

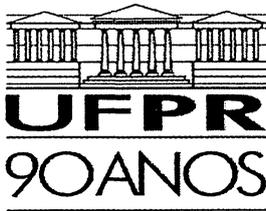
MIRIAM KAEHLER

**Partilha de recursos para polinização de Bromeliaceae
em uma área de Floresta Ombrófila Densa Alto-montana
no Estado do Paraná, Brasil**

Dissertação apresentada ao Curso de Pós-Graduação em Ciências Biológicas - Botânica, Setor de Ciências Biológicas da Universidade Federal do Paraná, como requisito parcial à obtenção do título de Mestre em Ciências - Botânica.

CURITIBA

2003



Universidade Federal do Paraná
Setor de Ciências Biológicas – Departamento de Botânica
Curso de Pós-Graduação em Botânica
Centro Politécnico - Jardim das Américas – Caixa Postal 19031
CEP: 81531-990 - CURITIBA - Paraná
Tel. (41) 361-1625 - Fax. (41) 266-2042
E-mail: pgbotani@bio.ufpr.br – home page: <http://www.ufpr.br>

“Partilha de recursos para polinização de Bromeliaceae em uma área de Floresta Ombrófila Densa Altomontana no Estado do Paraná, Brasil”

por

Miriam Kaehler

Dissertação aprovada como requisito parcial para obtenção do grau de mestre no Curso de Pós-Graduação em Botânica, pela Comissão formada pelos Professores

Prof.^a Dr.^a Isabela Galarda Varassin (Co-orientadora)

Prof.^a Dr.^a Silvana Buzato (Titular-IB-SP)

Prof.^a Dr.^a Márcia Cristina Mendes Marques (Titular-UFPR)

Curitiba, 28 de fevereiro de 2003

Agradecimentos

Aos meus orientadores, Renato Goldenberg e Isabela Galarda Varassin, pela orientação, amizade e estímulo que sempre ofereceram além da valiosa paciência e dedicação,

a todos os voluntários do Parque do Marumbi e amigos que ajudaram na (literalmente) pesada tarefa de construir e manter o acampamento, essencial para o desenvolvimento desta dissertação,

a todos os gerentes do Parque Estadual do Pico do Marumbi que deram irrestrito apoio logístico e ao IAP que permitiu a realização deste trabalho,

a Marise Pim Petean pela amizade e presteza que compartilhamos durante alguns meses de trabalho e cargueira nas costas,

aos amigos da Toca que foram fundamentais para a determinação dos vertebrados (especialmente Michel Miretzki, Gledson V. Bianconi e Fernando C. Straube) e a todos os outros entocados pelas discussões que também ajudaram a nortear minha redação desta dissertação,

ao Dr. Gabriel Mello pela determinação das espécies de abelhas,

a amiga Adriana C. P. Diniz por ter sido uma “ponte” entre eu e a Biblioteca do Instituto de Biologia da UNICAMP,

a meus pais por terem “paitrocinado” o início do projeto e estimulado sempre a conclusão deste,

ao Paulinho Labiak pelo sincero amor, amizade e cumplicidade em que convivemos durante estes anos (além da ótima atuação de pronto-socorrista nos acidentes de percurso),

a CAPES pela valiosa concessão de um ano de Bolsa de Estudos.

Sumário

Resumo.....	1
Abstract.....	2
Introdução.....	3
Revisão bibliográfica.....	3
Material e métodos.....	10
Resultados.....	18
Discussão.....	28
Conclusões.....	35
Referências Bibliográficas.....	36

Lista de Figuras e Tabelas

Figura 1: Localização do PEPM no estado do Paraná (A) e detalhe demonstrando localização mais precisa do PEPM (B).....	11
Figura 2: Médias de precipitação anual, período 1966-1985 (A) e mensal (B), em mm, para as estações: Morretes, Colônia do Cachoeira, Véu de Noiva, Pilão de Pedra e Piraquara (Extraído de SEMA-IAP, 1996).....	12
Figura 3: Época de floração das espécies analisadas.....	19
Figura 4: Dendrograma de similaridade das espécies de bromélias gerado a partir de suas características florais.....	25
Figura 5: Dendrograma de similaridade das espécies de bromélias gerado a partir da ocorrência de seus animais polinizadores.....	26
Tabela 1: Lista das espécies ocorrentes no Morro Facãozinho na subformação Alto-montana (AM) e as espécies analisadas no presente estudo.....	15
Tabela 2: Características florais e período da antese das espécies analisadas ...	20
Tabela 3: Relação das espécies de Bromeliaceae com respectivos animais polinizadores ou pilhadores, recurso procurado pelo animal e local de deposição do pólen.....	23
Tabela 4: Avistamentos de animais visitantes às espécies de Bromeliaceae do PEPM.....	24
Tabela 5: Frequência absoluta e relativa (%) de visitação dos grupos de polinizadores e gêneros de Bromélias.....	27

Resumo

Este trabalho teve por objetivo caracterizar os agentes polinizadores de uma comunidade de bromélias em Floresta Ombrófila Densa Altomontana e relacionar possíveis associações entre a morfologia de bromélias e seus polinizadores. O estudo foi conduzido no Parque Estadual do Pico do Marumbi com oito espécies de bromélias tendo resultado em cerca de 4450 minutos de observação distribuídos principalmente no amanhecer, meio-dia, anoitecer e noite. Foram identificados 12 espécies de polinizadores dos quais oito beija-flores, três morcegos e uma abelha. Tornou-se evidente a influência do tamanho da corola e horário da antese além da presença de odor e néctar como determinadores de qual grupo animal atuará como polinizador.

Abstract

The main goals of this research were to characterize the pollinators of a bromeliad community in the atlantic rain forest, as well as to understand the relationships between bromeliad morphology and its pollinators. The study was carried out in the Pico do Marumbi State Park on eight species of bromeliad, resulting in about 4450 minutes of observation during the periods of sunrise, midday, sunset and night. Twelve species of pollinators were identified, being eight hummingbirds, three bats and one bee. As results, came up evident the influence of the corolla size and time of anthesis, as well as the presence of a strong odor and nectar as establishers of which group will act as pollinator.

Introdução

Bromeliaceae é uma família de distribuição exclusivamente neotropical, excetuando-se uma espécie que ocorre no extremo oeste da África (SMITH & DOWNS, 1974). Esta família apresenta aproximadamente 2900 espécies distribuídas em 56 gêneros em três subfamílias (LUTHER, 2000). Apesar do elevado interesse ornamental que esta família possui, pouco se sabe sobre a biologia reprodutiva de bromélias (MARTINELLI, 1997).

Bromeliaceae pode representar cerca de 36% dos recursos alimentares utilizados por beija-flores (SAZIMA *et al.*, 1995), sendo este o grupo de polinizadores mais importante para esta família (SAZIMA *et al.*, 1995, MARTINELLI, 1997; VARASSIN & SAZIMA, 2000). Esta família também pode proporcionar cerca de 30% do recurso alimentar de morcegos nectarívoros, que são o segundo grupo de polinizadores mais importantes (SAZIMA *et al.*, 1999). Também ocorre polinização por borboletas (VARASSIN & SAZIMA, 2000) e abelhas (FISCHER, 1994), entretanto há pouca informação disponível sobre entomofilia em Bromeliaceae.

Este trabalho objetiva caracterizar os agentes polinizadores de uma comunidade de bromélias em Floresta Ombrófila Densa Altomontana e relacionar possíveis associações entre a morfologia de bromélias e seus polinizadores.

Revisão Bibliográfica

A região Neotropical apresenta a maior riqueza de espécies vegetais do mundo (GENTRY, 1982) sendo que em uma comunidade o componente epifítico

pode representar cerca de 63% de todas as espécies (GENTRY & DODSON, 1987). Uma dentre as marcantes características que as angiospermas epifíticas apresentam é a polinização biótica, realizada em quase todos os táxons desta comunidade (MADISON, 1977). A polinização pelo vento, anemofilia, é bastante característica em plantas que ocupam ambientes abertos e é desfavorecida pela complexa estrutura florestal de regiões tropicais e subtropicais (FÆGRI & PIJL, 1980).

Plantas e polinizadores apresentam características que tendem a maximizar o aproveitamento energético. É vantajoso para angiospermas produzir elevado número de sementes de alta qualidade (ZIMMERMAN, 1988) enquanto que os polinizadores tendem a maximizar o ganho energético com o menor esforço possível durante o forrageamento (WADDINGTON & HEINRICH, 1981 *apud*. FEINSINGER, 1983). A produção de sementes depende de diversos mecanismos genéticos que determinam o número de óvulos viáveis, o número mínimo de fecundações para que não haja aborto dos frutos (BERTIN, 1988; HAIG & WESTOBY, 1988; LEE, 1988), o número de flores produzidas pela planta e características envolvidas na atração dos polinizadores (WALLER, 1988).

A relação entre espécies vegetais e polinizadores geralmente não é representada por uma associação de dependência, e sim por mutualismo. A co-evolução pode ocorrer simplesmente devido ao fato do animal se beneficiar da planta e a planta se beneficiar do animal, sem que haja uma escolha, propriamente dita, entre estes (FEINSINGER, 1983). O comportamento do polinizador depende de fatores atrativos e da viabilidade de acesso às flores (ZIMMERMAN, 1988). As estruturas atrativas nas plantas podem variar pela

diferenciação de órgãos estéreis, estrutura e arquitetura da inflorescência e flores, presença ou ausência de odores e variação na composição dos odores. PIJL (1961) propôs a caracterização de classes de plantas de acordo com as características florais, como cor e dimensões da corola, odores e horário de antese, envolvidas na atração de polinizadores. As plantas foram categorizadas em 13 síndromes relacionadas ao agente polinizador.

Bromeliaceae apresenta como principais síndromes de polinização a polinização por aves, ornitofilia, polinização por morcegos, quiropterofilia e polinização por insetos, entomofilia (SMITH & DOWNS, 1974), com predomínio da polinização por vertebrados (SAZIMA *et al.*, 1989; MARTINELLI, 1997). A estrutura do nectário floral, em função de sua conformação de labirinto, garante elevada produção de néctar (SAZIMA *et al.*, 1989; BENZING, 2000), composto principalmente de açúcares, em concentração entre 13-15,9% em espécies quiropterófilas e 19,6-32% em espécies ornitófilas (MARTINELLI, 1997). A concentração de açúcares do néctar é uma característica bastante importante para a polinização por vertebrados (SAZIMA *et al.*, 1989; BENZING, 2000).

A ornitofilia é a síndrome predominante em Bromeliaceae (SAZIMA *et al.*, 1996; MARTINELLI, 1997; VARASSIN & SAZIMA, 2000). Quanto às principais características que as bromélias ornitófilas apresentam, pode-se citar brácteas florais com tonalidade vermelha, flores amarelas, tubulares, alta produção de néctar com concentração de açúcares mediana e antese diurna (SAZIMA *et al.*, 1996). Alguns trabalhos foram realizados com espécies ornitófilas. Dentre estes ARAÚJO *et al.* (1994) observaram floração sequencial em três espécies de *Vriesea* polinizadas por um único beija-flor. Em Floresta Ombrófila Densa

Montana, MARTINELLI (1997) analisou a biologia reprodutiva de 15 espécies de bromélias, 11 das quais polinizadas por beija-flores e quatro por morcegos. VARASSIN & SAZIMA (2000) encontraram em outra área desta mesma formação no estado do Espírito Santo 21 espécies de Bromeliaceae e destas 14 foram visitadas por beija-flores, 6 por beija-flores e borboletas e apenas uma por borboletas.

Dentre os trabalhos que tratam da comunidade de plantas polinizadas por beija-flores, estudos de SNOW & SNOW (1986) demonstram que sete entre 25 espécies eram bromélias, salientando que provavelmente esta família é responsável por grande parte do néctar utilizado por beija-flores neste ambiente. Em estudos com algumas espécies polinizadas por troquilídeos em quatro áreas montanhosas do Rio de Janeiro, SNOW & TEIXEIRA (1982) observaram apenas duas Bromeliaceae. Neste trabalho os autores comentam a importância de Gesneriaceae e Bromeliaceae como fonte de néctar para beija-flores com bico longo. Devido a grande abundância de bromélias, grande número de espécies de corola longa e floração sequencial, esta família disponibiliza recursos por longo período de tempo, o que é sustentado por observações de SAZIMA *et al.* (1995) em 23 espécies de 14 famílias.

Na região neotropical, morcegos nectarívoros são pertencentes a subordem Microchiroptera, e apresentam diversas características que facilitam a nectarivoria como: o grande comprimento da língua, palato longo e estreito, cabeça estreita, fusão dos ossos da maxila para sustentação do peso da língua, incisivos inferiores bastante espaçados ou ausentes, e caninos inferiores posicionados à frente dos superiores para que a língua possa ultrapassar a mandíbula (FREEMANN, 1995).

Dentre as características florais envolvidas na atração dos morcegos Glossophaginae, HELVERSEN (1993) cita a antese noturna e a presença de flores geralmente campanuladas, normalmente posicionadas pendulamente ou lateralmente nas espécies de florestas úmidas, ou ainda flores bastante abertas com exposição dos estames. As pétalas normalmente são de cores claras, bastante resistentes e as flores com odor que se assemelha a alho. Outra característica importante é a alta produção de néctar com baixa concentração de açúcares e o desenvolvimento de estruturas que minimizam a perda de néctar, como apêndices nas pétalas. Pelo menos 39 espécies de Bromeliaceae apresentam características quiropterófilas (MARTINELLI, 1997). A grande maioria destas encontra-se no gênero *Vriesea*, subgênero *Xiphion* e apresentam como características comuns a coloração das pétalas que varia de branco-amarelada a vermelho acastanhada, com disposição tubular bastante alargada, antese noturna, grande quantidade de néctar e odor desagradável (SAZIMA *et al.*, 1995).

Dentre os poucos trabalhos feitos acerca de polinização de Bromeliaceae por morcegos pode-se citar VOGEL (1969 *apud* SAZIMA *et al.* 1989), que observou a polinização de *Vriesea morrenii*; DOBAT & PEIKERT-HOLLE (1985 *apud* SAZIMA *et al.*, 1989) comentam sobre não publicados de HELVERSEN & HELVERSEN sobre polinização de *Vriesea platynema* por *Anoura caudifera*. SAZIMA *et al.* (1989) observaram pela primeira vez a polinização do gênero *Encholirium* por morcegos no sudeste do Brasil. SAZIMA *et al.* (1995) trabalharam com cinco espécies de *Vriesea* polinizadas por duas espécies de morcegos no estado de São Paulo. Em Macaé de Cima, MARTINELLI (1997) encontrou três espécies de *Vriesea* e uma de *Alcantarea* polinizadas por morcegos. Em estudo

de uma comunidade de plantas quiropterófilas no sudeste do Brasil, SAZIMA *et al.* (1999) encontraram 17 espécies distribuídas em dez famílias. Constataram que Bromeliaceae representa 30% das espécies utilizadas por morcegos, número bastante próximo ao encontrado por SAZIMA *et al.* (1996) e BUZATO *et al.* (2000) para as espécies ornitófilas, concluindo que esta família pode ser considerada como a mais significativa entre as comunidades de plantas polinizadas por aves e morcegos em Floresta Atlântica.

A polinização de Bromeliaceae por insetos é feita por abelhas ou borboletas. Flores com características melitófilas, polinizadas por abelhas, apresentam ausência de coloração vermelha nas pétalas, flores em densos agrupamentos e geralmente zigomórficas, com guias de néctar e local para pouso. Também apresentam nectários ocultos, geralmente as flores são pequenas ou com as pétalas formando tubo estreito (PIJL, 1961) e menor volume do grão de pólen, que facilita seu transporte (HARDER, 1998). As bromélias polinizadas por abelhas apresentam pétalas azuis, inflorescências densamente congestionadas, flores com tubo estreito e nectários ocultos, quando presentes. Abelhas são polinizadoras de apenas algumas espécies da subfamília Bromelioideae (FISCHER, 1994).

Plantas polinizadas por borboletas apresentam como características da síndrome de psicofilia a presença de tubo da corola estreito, guias de néctar e pétalas de cores variadas e flácidas (PIJL, 1961). Borboletas buscam principalmente o néctar como recurso, entretanto algumas espécies também se alimentam de pólen (KRENN & PENZ, 1998). As bromélias polinizadas por borboletas apresentam características semelhantes às polinizadas por abelhas.

Pouco se sabe acerca da psicofilia em Bromeliaceae, mas VARASSIN & SAZIMA (2000) encontraram cinco espécies de *Tillandsia* de uma área no Espírito Santo polinizadas por borboletas do gênero *Heliconius*.

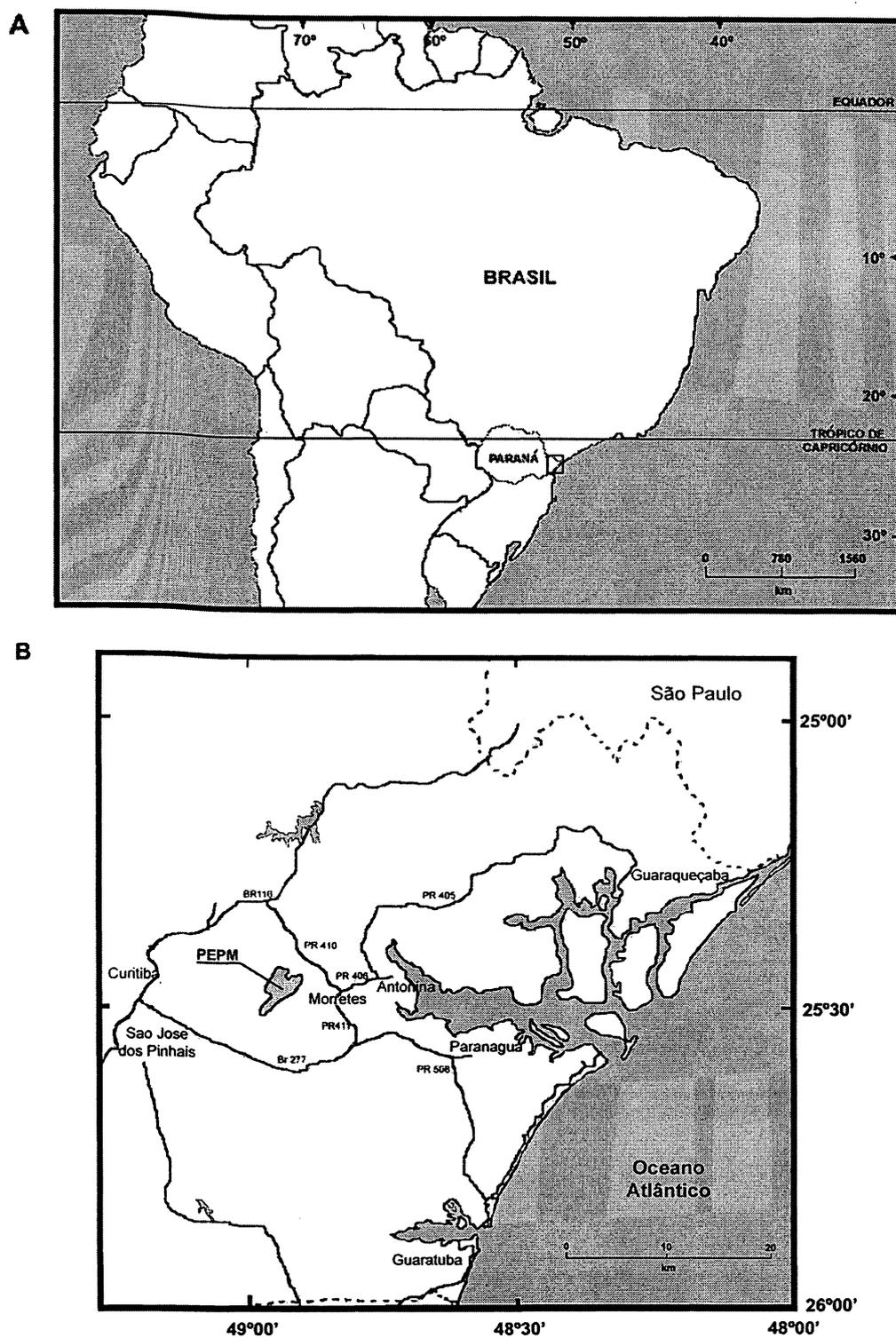
Material e métodos

Local de estudo:

O Parque Estadual do Pico do Marumbi (PEPM), Unidade de Conservação sob responsabilidade do Instituto Ambiental do Paraná, foi criado através do Decreto Estadual 7.300 de 24 de setembro de 1990. Possui aproximadamente 2.342 ha de área, estando inserido na Área de Proteção Ambiental (APA) Estadual da Serra do Mar (Fig.01), dentro do município de Morretes e cerca de 15 km da sede deste, entre as coordenadas geográficas 25°24' a 25°31' de latitude sul e 48°58' a 48°53' de longitude oeste. O PEPM situa-se na porção central da Serra do Mar entre as Serras da Farinha Seca e da Prata. É formado por corpos graníticos do Granito Marumbi e por Migmatitos homogêneos e heterogêneos periféricos (SEMA-IAP, 1996).

A Serra do Mar é um sistema montanhoso que estende-se do Espírito Santo até Santa Catarina próximo a linha da costa. No estado do Paraná dista em média 50 km do oceano e representa a região limítrofe entre o Planalto Meridional e a Planície Costeira bem como um divisor de águas entre o litoral e os planaltos, sendo classificada como uma escarpa com serras marginais que elevam-se de 500 a 1000m sobre o nível do Planalto, sendo mais escarpada no lado Atlântico. É constituída por um conjunto de montanhas em blocos, escarpas e restos de planalto bastante dissecados (BIGARELLA, 1978).

Devido ao fato de representar uma barreira contra ventos úmidos oceânicos, a Serra do Mar apresenta peculiaridades quanto ao clima. Quanto a temperatura da Planície Litorânea no Paraná, observa-se média anual de 21°C enquanto que no cume de algumas montanhas a média fica em torno de 13°C. As isotermas



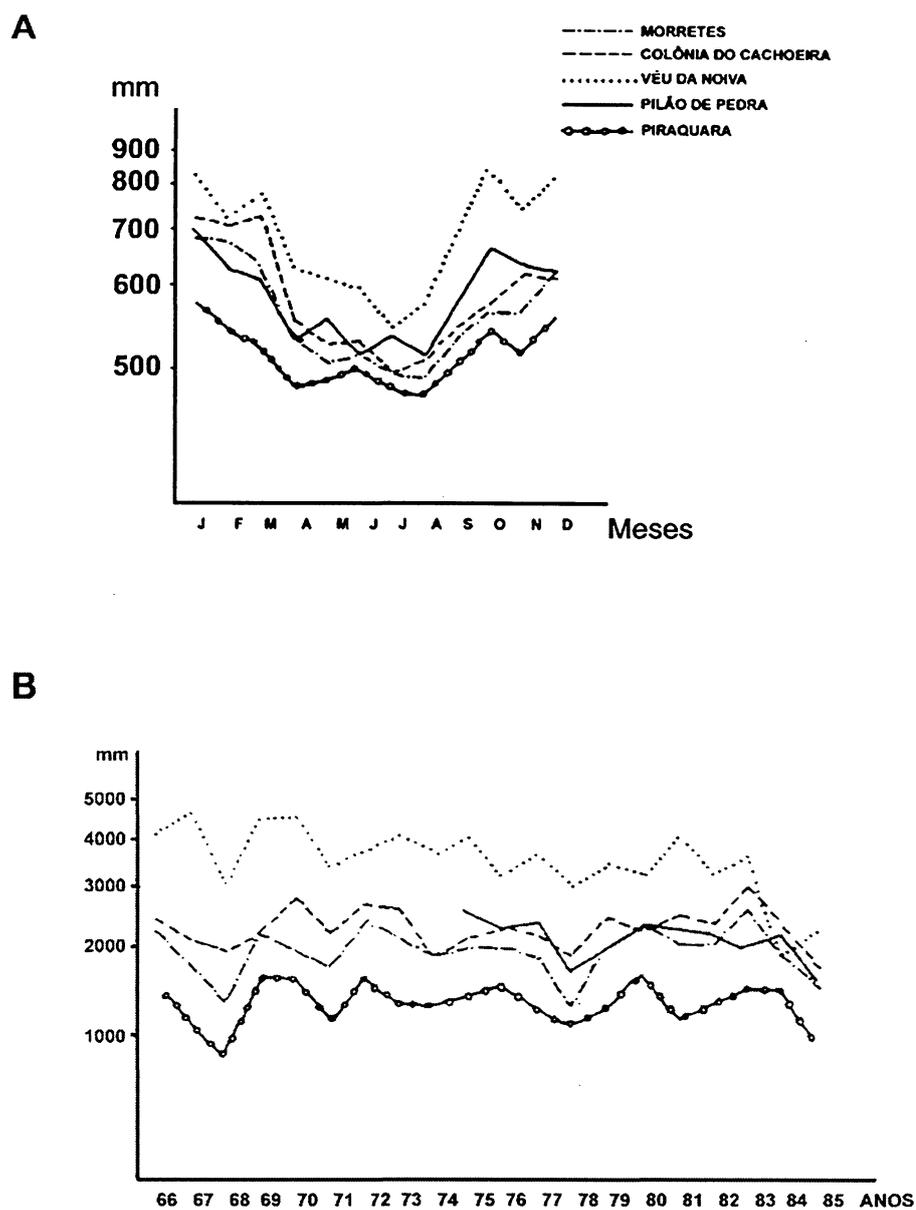


Figura 2: Médias de precipitação anual, período 1966-1985 (A) e mensal (B), em mm, para as estações: Morretes, Colônia do Cachoeira, Vêu de Noiva, Pilão de Pedra e Piraquara (Extraído de SEMA-IAP, 1996).

acompanham as diferentes altitudes no sentido Norte-Sul podendo-se inferir que o relevo é responsável pelas diferentes temperaturas e assim favorecendo a entrada de massas de ar quente pelos vales dissecados da vertente oriental. Quando há o encontro destas massas de ar quente com as massas frias provenientes da vertente ocidental ocorrem as chamadas chuvas orográficas. Os índices pluviométricos de Morretes demonstram que nos períodos de janeiro à março há maior precipitação média, 269,3 mm, e nos meses de maio-agosto o menor valor, 83,2 mm, apresentando 1679,7 mm anuais (SEMA-IAP, 1996). Entretanto no interior do vale do rio Ipiranga (Estação Meteorológica de Véu de Noiva, mais próxima a área de estudo) a pluviosidade média é de 3.728mm anuais e nos meses mais chuvosos (Fig. 2) os valores ultrapassam 400mm mensais (BIGARRELA, 1978). O clima do PEPM, de acordo com a classificação climática de Köppen, é classificado como Cfb - com verões frescos, geadas freqüentes e sem estação seca, com a média de temperatura do mês mais quente inferior a 22° C e do mês mais frio inferior a 18° C, sem deficiência hídrica (SEMA-IAP, 1996). Adotando os critérios de VELOSO *et al.* (1991), o PEPM está inserido nos domínios da Floresta Ombrófila Densa Atlântica (apresentando as subformações submontana, montana e altomontana) além dos refúgios altomontanos herbáceos, campos de altitude. A subformação submontana, até 600m s.n.m., pode ser encontrada em uma restrita região nas encostas do vale do rio São João abaixo da linha férrea. A floresta montana, bem mais extensa, ocorre na encosta das montanhas entre as altitudes de 600-1000m s.n.m. A subformação altomontana encontra-se nas altitudes acima dos 1000m s.n.m. na encosta de quase todos os morros do parque, abrangendo também a porção ocidental do parque que

apresenta uma transição com Floresta Ombrófila Mista. Os refúgios vegetacionais altomontanos herbáceos ocorrem em altitudes superiores a 1.300m, nos locais onde o solo é muito raso, impedindo a ocupação por espécies arbóreas e mesmo arbustivas. Associados a esta subformação incluem-se os refúgios vegetacionais altomontanos herbáceos rupestres que desenvolvem-se sobre grandes blocos graníticos semi-expostos (SEMA-IAP, 1996).

Método Amostral

O estudo foi conduzido em uma parcela em Floresta Ombrófila Densa Altomontana pré-delimitada, com 0,5ha de área no cume do Morro do Facãozinho (1100m s.n.m.). Dentre as 25 espécies de bromélias que ocorrem neste morro (M. Kaehler, dad. não publ.), 14 espécies são encontradas na área de estudo (Tabela 1). Neste trabalho foram observadas as oito espécies que floresceram entre janeiro de 2001 e abril de 2002. Foram realizadas atividades de campo intensivas, havendo permanência aproximada de quatro dias por semana durante 11 meses neste período. Durante as fases de campo foi acompanhada a floração e anotadas as espécies floridas semanalmente.

De cada espécie foram mensurados comprimento e largura do tubo da corola e foi determinada a forma da corola (de acordo com FÆGRI & PIJL, 1980) sendo considerado tubo largo acima de 1,0 cm de largura e tubo estreito abaixo desta medida e observada a posição dos estames. Para isso, foram conservadas em álcool 70° dez flores de cada espécie, excetuando-se *Vriesea hoehneana*, da qual

foram coletadas 5 flores. Em flores frescas foram observados: período da antese, coloração de pétalas e brácteas florais, presença ou ausência de odor e néctar.

Tabela 1: Lista das espécies ocorrentes no Morro Facãozinho na subformação Alto-montana (M. Kaehler, dados não publ.) e as espécies analisadas no presente estudo.

Espécies	Espécies analisadas
<i>Aechmea cylindrata</i> Lindman	X
<i>Aechmea ornata</i> Backer	
<i>Nidularium campoalegrense</i> Leme	X
<i>Nidularium procerum</i> var. <i>procerum</i> L.	
<i>Pitcairnia flammea</i> var. <i>floccosa</i> L.B. Smith	
<i>Tillandsia geminiflora</i> Brongn.	
<i>Vriesea</i> sp.	
<i>Vriesea altodaserrae</i> L.B. Smith.	X
<i>Vriesea erythrodactylon</i> (E. Morren) Mez	
<i>Vriesea guttata</i> Lind. & André	X
<i>Vriesea heterostachys</i> (Baker) L.B. Smith	X
<i>Vriesea hoehneana</i> Baker	X
<i>Vriesea platynema</i> var. <i>variegata</i> Reitz	X
<i>Wittrockia cyathiformis</i> (Vellozo) Leme	X

A atividade dos animais visitantes foi acompanhada ao longo da antese, por observação focal das espécies em flor (DAFNI, 1992), com um mínimo de 4 horas de observação para cada espécie vegetal, durante o início da manhã, meio do dia e final da tarde, além de durante a noite nos meses de novembro e dezembro (Tabela 2). Quando possível foi evitada a repetição de observação de um mesmo indivíduo de bromélia. Beija-flores foram identificados por comparação com a literatura (RUSCHI, 1982; GRANTS AU, 1988) e com a coleção zoológica do Museu de História Natural do Capão da Imbuia (MHNCI). Morcegos foram

coletados segundo método proposto por KUNZ (1990) e identificados com auxílio de especialistas (MSc. Michel Miretzki-USP e Gledson Bianconi-UNESP). Logo após a captura foi coletado pólen depositado na cabeça, pescoço, tórax e membros, utilizando gelatina corada com Fucsina básica a 2% (DAFNI, 1992), para verificar a ocorrência das espécies estudadas por comparação da morfologia do pólen coletado dos animais e das flores. Abelhas foram coletadas e posteriormente identificadas por especialista (Dr. Gabriel Mello-UFPR). Foi coletado uma esperança que foi submetido a determinação de especialista (Dr. Francisco A.G. Mello-UNESP) e fotografada uma borboleta submetida a determinação de especialista (Dr. Keith Brown Jr.-UNICAMP).

Análise de Dados

Para testar se existe partilha dos grupos de polinizadores pelo uso dos gêneros de bromélias foi realizado um teste de associação por χ^2 validado pelo teste de ROSCOE & BYARS (1971 *apud*. ZAR, 1999), considerando inicialmente, para o nível de significância de 5%, que não há preferência dos polinizadores por gêneros de bromélias.

Para verificar se as espécies de bromélias são visitadas pelo mesmo conjunto de polinizadores foi comparada a similaridade de uso de recursos florais, demonstrada por Análise de Agrupamento sobre uma matriz de presença/ausência das espécies de polinizadores avistados nas bromélias. Para comparação foi realizada uma análise de agrupamento de similaridade de estruturas florais (comprimento e largura de pétalas, presença ou ausência de

néctar e odor, coloração das pétalas e brácteas, posição dos estames e horário da antese) sobre matriz de presença/ausência das características florais para cada espécie vegetal, tendo sido usado o método Ward's de variância mínima como método de ligação e os valores do quadrado das correlações semiparciais como método de agrupamento (programa JMP, versão 4.0.4).

Resultados

Fenologia

Todas as espécies analisadas floresceram do final da primavera ao início do outono (Fig. 3) entre os meses de novembro e abril. Houve sobreposição de floração de *Aechmea cylindrata*, *Vriesea altodasserrae* e *Wittrockia cyathiformis* nos meses de janeiro e fevereiro. No mês de março floresceu apenas *V. heterostachys* e o final de sua floração foi concomitante com a florada de *Nidularium campoalegreense*. No mês de novembro apenas *V. platynema* floresceu, mas o auge da florada desta espécie ocorreu conjuntamente com *A. cylindrata* e *V. hoehneana*.

A grande maioria das espécies de bromélias apresentou antese diurna entre as 6:00 e 7:30h com fechamento próximo às 19h.. Apenas *Aechmea cylindrata* abriu as flores próximo ao horário mais quente do dia, entre as 10 e 11h, e as flores fecharam próximo às 18h. Duas espécies apresentaram antese noturna, com as flores abrindo no horário do ocaso, entre 18:30-19:30h, sendo que as flores de *Vriesea platynema* fecharam entre 8 e 9h do dia posterior e *V. hoehneana* entre 9 e 11 horas.

Características florais

A forma das flores da área de estudo variaram entre tubo estreito e tubo largo (Tabela 2). Apenas *Vriesea hoehneana* e *V. platynema* apresentaram tubo largo e as demais espécies apresentaram tubo estreito. O comprimento médio da corola (Tabela 2) de espécies com pétalas brancas ou amarelas variou de 2,28 a 4,55 cm enquanto que a espécie com pétalas azuis apresentou a corola mais

curta, 1,19 cm, e as espécies com pétalas cor creme apresentaram o maior comprimento, 4,49 e 4,60cm.

A análise das características florais mostra que há dois grupos distintos de espécies (Fig. 4). O grupo com maior similaridade, *Vriesea platynema* e *V. hoehneana*, refere-se a duas espécies com antese noturna, produção de odor, grande comprimento e largura da corola, esta com coloração creme (Tabela 2).

O segundo grupo é formado pelas espécies que apresentaram comprimento e largura inferiores das demais além de antese diurna e ausência de odor (Tabela 2). *Nidularium campoalegreense* e *V. altodasserrae* são as únicas que possuem brácteas vermelhas, *V. guttata* e *W. cyathiformis* apresentam brácteas cor de rosa e *V. heterostachys* apresenta brácteas alaranjadas. Já *Aechmea cylindrata*, apesar de possuir brácteas róseas, apresenta menor similaridade devido ao pequeno comprimento e largura de corola, coloração azul das flores e ausência de néctar (Tabela 2).

Espécies de bromélias	2001												2002				MESES EM FLORAÇÃO	
	J	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D	J	F	M	A		
<i>A. cylindrata</i>	■	■										■	■	■			5	
<i>N. campoalegreense</i>				■	■	■										■	3	
<i>V. altodasserrae</i>	■	■										■	■				4	
<i>V. guttata</i>										■	■	■					2	
<i>V. heterostachys</i>			■	■	■									■	■	■	5	
<i>V. hoehneana</i>												■	■				1	
<i>V. platynema</i>											■	■	■	■			3	
<i>W. ciathyformis</i>													■	■			2	
Nº. espécies floridas	2	2	1	2	1	0	0	0	0	0	0	2	5	4	3	1	2	

Figura 3: Época de floração das espécies analisadas. As letras representam os meses do ano.

Tabela 2: Características florais e período da antese das espécies analisadas (n=10).

Espécie	Comprimento (X cm, d)	Largura do tubo (X cm, d)	Cor da flor e bráctea	Forma do tubo da corola	Néctar	Odor	Antese	Tempo de observação (minutos)
<i>A. cylindrata</i>	1,19 ± 0,26	0,39 ± 0,05	Azul/ rosa	Estreito	-	-	Diurna	325
<i>N. campoalegrense</i>	4,55 ± 0,26	0,32 ± 0,04	Branca/ vermelha	Estreito	+	-	Diurna	420
<i>V. altodasserrae</i>	2,28 ± 0,23	0,34 ± 0,02	Amarela/ vermelha	Estreito	+	-	Diurna	930
<i>V. guttata</i>	3,39 ± 0,18	0,39 ± 0,04	Amarela/ rosa	Estreito	+	-	Diurna	360
<i>V. heterostachys</i>	4,17 ± 0,28	0,50 ± 0,03	Amarela/ alaranjada	Estreito	+	-	Diurna	1530
<i>V. hoehneana</i> **	4,49 ± 0,11	2,12 ± 0,14	Amarela/ amarela	Largo	+	+	Noturna	210
<i>V. platynema</i>	4,60 ± 0,31	2,07 ± 0,16	Amarela/ Vinho	Largo	+	+	Noturna	300
<i>W. cyathiformis</i>	3,46 ± 0,21	0,31 ± 0,03	Amarela/ rosa	Estreito	+	-	Diurna	370

* n=5

Guilda de Polinizadores

Foram observados 5 grupos de organismos forrageando néctar ou pólen nas oito espécies de bromélias observadas (Tabela 3). Cinco espécies de bromélias (62,5%) foram polinizadas por beija-flores, 2 espécies por morcegos (25%) e uma espécie por abelhas (12,5%). Três grupos foram considerados apenas pilhadores, sendo uma borboleta ainda não determinada (Lepidoptera) que forrageou em *Wittrockia cyathiformis*, uma esperança jovem (Tettigonidae) pilhou pólen de *Vriesea platynema* durante a noite e uma espécie indeterminada de formiga (Hymenoptera) pilhou néctar de *Nidularium campoalegreense* sem ter tocado as estruturas reprodutivas da flor. Ainda entre os pilhadores, três espécies de beija-flores, *Phaethornis eurynome*, *Thalurania glaucopis* e *Leucochloris albicollis*, forragearam em *Vriesea platynema* pela manhã, quando as flores já estavam murchando. *Vriesea hoehneana* e *Aechmea cylindrata* foram visitadas por abelhas, *Plebeia saiqui*, durante as horas mais quentes da manhã.

Seis espécies de bromélias foram visitadas por oito espécies beija-flores (Tabela 4). Destes, *Phaethornis eurynome* visitou todas as espécies, *Thalurania glaucopis* e *Leucochloris albicollis* visitaram três espécies e *Amazilia versicolor* e *Clytolaema rubricauda* visitaram duas. As outras três espécies de beija-flores visitaram apenas *Vriesea altodasserrae*.

Três espécies de morcegos (Tabela 4) apresentaram pólen de duas espécies de *Vriesea* depositado sobre o corpo, geralmente pescoço. Duas espécies são amplamente citadas como nectarívoras (*Anoura geoffroyi* e *A. caudifera*) e uma espécie possui dieta ainda não definida (*Pygoderma bilabiatum*) em literatura.

Apenas *Aechmea cylindrata* e *Vriesea hoehneana* foram visitadas por duas espécies de abelhas, *Bombus brasiliensis* e *Plebeia saiqui*.

Há diferença significativa no uso dos gêneros de Bromélias entre grupos de polinizadores ($\chi^2_6=70,5$ $p<0,05$). Os valores de frequência de visitação são apresentados na Tabela 5.

Dois grupos de plantas foram separados segundo seus animais polinizadores (Fig.5). O grupo com maior similaridade é representado por três espécies (*Nidularium campoalegreense*, *Vriesea guttata* e *V. heterostachys*) polinizadas por apenas uma espécie de beija-flor (*Phaethornis eurynome*). O outro grupo é representado pelas duas espécies polinizadas apenas por morcegos. Provavelmente a similaridade é menor do que a do primeiro grupo devido a *V. platynema* ser polinizada por três espécies de morcegos e *V. hoehneana* por duas. Duas espécies (*Wittrockia cyathiformis* e *V. altodasserrae*) foram polinizadas por pelo menos três espécies de beija-flores e *Aechmea cylindrata* foi polinizada por apenas uma espécie de abelha.

Tabela 3: Relação das espécies de Bromeliaceae com respectivos animais polinizadores ou pilhadores, recurso procurado pelo animal e local de deposição do pólen. (T: Apodiformes (Trochilidae); H: Hymenoptera; C: Chiroptera; O: Orthoptera (Tettigonidae) e L: Lepidoptera).

Bromeliaceae	Polinizador	Pilhador	Recurso procurado	Local de deposição
<i>Aechmea cylindrata</i>	<i>Bombus brasiliensis</i> (H)		Pólen	Patas
		<i>Plebeia saiqui</i> (H)	Pólen	Patas
<i>Nidularium campoalegreense</i>	<i>Phaethornis eurynome</i> (T)		Néctar	Bico
		Hymenoptera indet. (H)	Néctar	---
<i>Vriesea altodasserrae</i>	<i>Phaethornis eurynome</i> (T)		Néctar	Bico
	<i>Thalurania glaucopis</i> (T)		Néctar	Bico
	<i>Leucochloris albicollis</i> (T)		Néctar	Bico
	<i>Antracothorax nigricollis</i> (T)		Néctar	Bico
	<i>Lophornis magnificus</i> (T)		Néctar	Bico
	<i>Amazilia versicolor</i> (T)		Néctar	Bico
	<i>Clitolaema rubricauda</i> (T)		Néctar	Bico
<i>Vriesea guttata</i>	<i>Phaethornis eurynome</i> (T)		Néctar	Bico
<i>Vriesea heterostachys</i>	<i>Phaethornis eurynome</i> (T)		Néctar	Bico
<i>Vriesea hoehneana</i>	<i>Anoura caudifera</i> (C)		Néctar	Pescoço
	<i>Pigoderma bilabiatum</i> (C)		Néctar	Pescoço/axila
		<i>Plebeia saiqui</i> (H)	Pólen	Patas
<i>Vriesea platynema</i>	<i>Anoura caudifera</i> (C)		Néctar	Pescoço
	<i>Anoura geoffroyi</i> (C)		Néctar	Pescoço
	<i>Pigoderma bilabiatum</i> (C)		Néctar	Pescoço/axila
		<i>Phaethornis eurynome</i> (T)	Néctar	Pescoço
		<i>Thalurania glaucopis</i> (T)	Néctar	Pescoço
		<i>Leucochloris albicollis</i> (T)	Néctar	Pescoço
		Orthoptera indet. (O)	Pólen	Patas/ap. bucal
<i>Wittrockia ciathyformis</i>	<i>Phaethornis eurynome</i> (T)		Néctar	Bico
	<i>Thalurania glaucopis</i> (T)		Néctar	Bico
	<i>Leucochloris albicollis</i> (T)		Néctar	Bico

Tabela 4: Avistamentos de animais visitantes às espécies de Bromeliaceae do PEPM.

	<i>Aechmea cylindrata</i>	<i>Nidularium campoalegreense</i>	<i>Vriesea altodasserrae</i>	<i>Vriesea guttata</i>	<i>Vriesea heterostachys</i>	<i>Vriesea hoehneana</i>	<i>Vriesea platynema</i>	<i>Wittrockia cyathiformis</i>
Trochilidae								
<i>Phaetornis eurynome</i>	---	6	3	7	7	---	9	1
<i>Thalurania glaucopis</i>	---	---	11	---	---	---	1	1
<i>Leucochloris albicollis</i>	---	---	3	---	---	---	1	1
<i>Anthracotorax nigricollis</i>	---	---	2	---	---	---	---	---
<i>Lophomis magnifica</i>	---	---	2	---	---	---	---	---
<i>Amazilia versicolor</i>	---	---	2	---	---	---	---	1
<i>Clitolaema rubricauda</i>	---	---	2	---	---	---	---	---
Indeterminado	---	---	2	---	---	---	---	---
Hymenoptera								
<i>Plebeia saiqui</i>	2	---	---	---	---	3	---	---
<i>Bombus brasiliensis</i>	16	---	---	---	---	---	---	---
Chiroptera								
<i>Anoura caudifera</i>	---	---	---	---	---	1	1	---
<i>Anoura geoffroyi</i>	---	---	---	---	---	---	1	---
<i>Pigoderma bilabiatum</i>	---	---	---	---	---	1	1	---

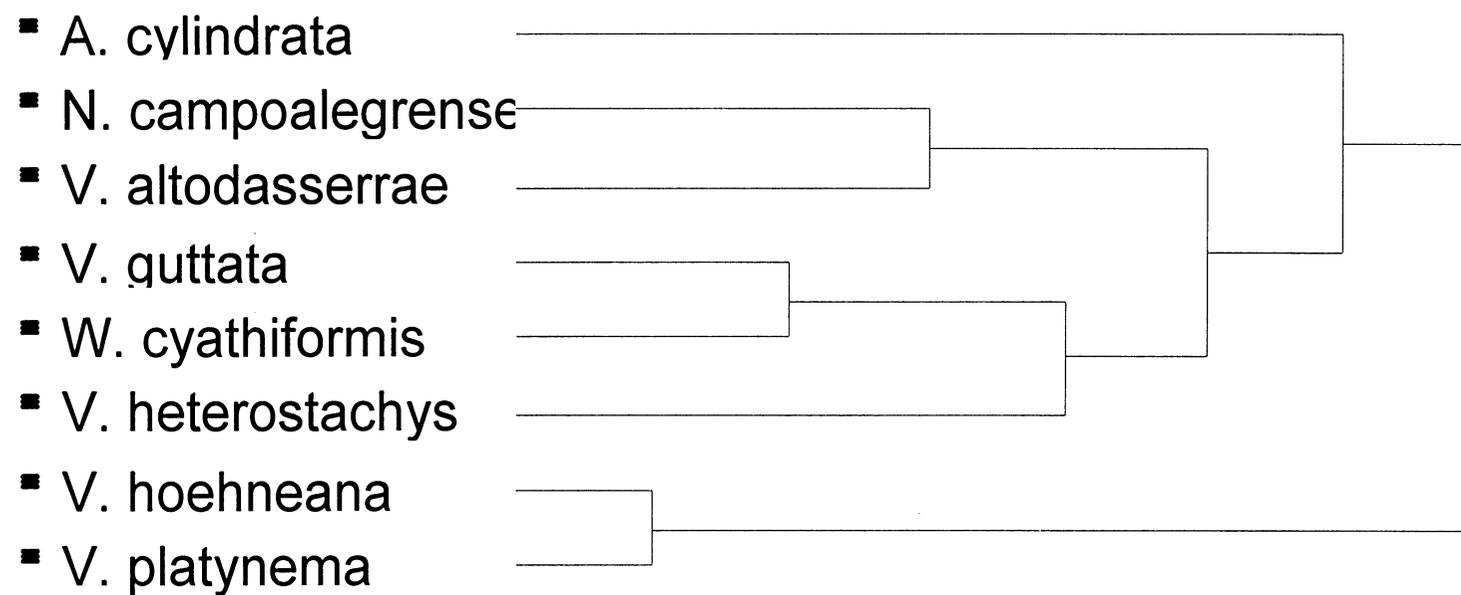


Figura 3: Dendrograma de similaridade das espécies de bromélias gerado a partir de suas características florais.

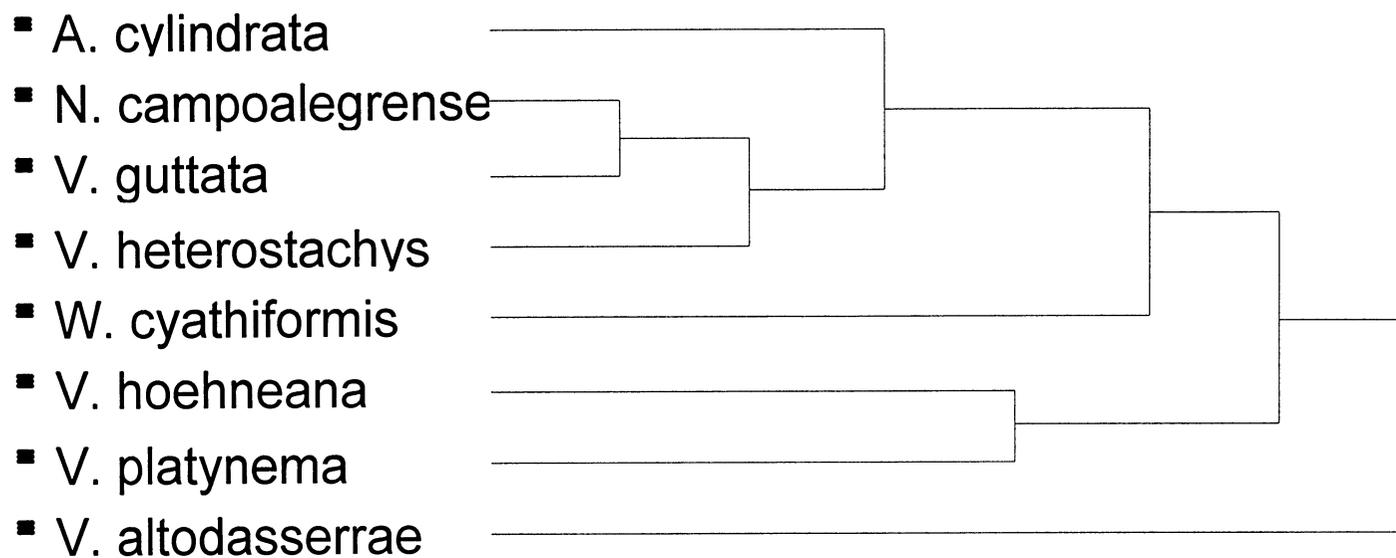


Figura 4: Dendrograma de similaridade das espécies de bromélias gerado a partir da ocorrência seus animais polinizadores

Tabela 5: Frequência absoluta e relativa (%) de visitação dos grupos de polinizadores e gêneros de Bromélias.

Gêneros	Beija-flores	Abelhas	Morcegos
<i>Vriesea</i>	52 (96,3 %)	---	2 (3,7%)
<i>Aechmea</i>	---	18 (100%)	---
<i>Wittrockia</i>	4 (100%)	---	---
<i>Nidularium</i>	6 (100%)	---	---

Discussão

Biologia floral

Todas as espécies analisadas no presente estudo apresentaram floração ocorrendo entre o final da primavera e início do outono. O período de floração é semelhante ao encontrado por MARTINELLI (1997) que observou a maioria das espécies de bromélias florescendo durante a estação úmida do verão em uma área de Floresta Atlântica Montana no estado do Rio de Janeiro. Este período difere do período observado por VARASSIN (2002) em três áreas de Floresta Atlântica no estado do Espírito Santo e do período observado por BUZATO *et al.* (2000) em duas áreas de Floresta Atlântica e uma de Floresta com Araucária no estado de São Paulo, onde as espécies apresentaram floração anual. A ausência de espécies de bromélias floridas durante os meses de estação seca (maio-agosto) e início da estação úmida (setembro e outubro), pode ser devida ao predomínio de temperaturas médias muito baixas durante todo o inverno e durante a noite no início da primavera (obs. pessoal) ou ainda pelo baixo comprimento do dia neste período. É provável que o presente estudo possua maior similaridade da época de floração com o estudo desenvolvido por MARTINELLI (1997) devido as condições climáticas serem bastante semelhantes às do PEPM.

A maior sobreposição da época de floração das espécies analisadas ocorreu nos meses de dezembro e janeiro, semelhante ao período observado por MARTINELLI (1997) e se aproxima dos dados obtidos por BUZATO *et al.* (2000) em uma área de Floresta com Araucária, que ocorreu no mês de fevereiro.

A grande maioria das espécies analisadas (ca. 86%) apresentaram antese diurna. Espécies polinizadas por beija-flores apresentaram antese nas primeiras horas da manhã, horário de maior atividade destes animais (obs. pess.) e a espécie visitada por abelhas abriu suas flores nas horas próximas ao meio-dia. A sincronia no horário da florada favorece o aumento do número de indivíduos receptivos e aumenta a chance de polinização cruzada, pois estas plantas não apresentam dicogamia (SERES *et al.*, 1995). Somente duas espécies apresentaram antese no final da tarde como esperado em espécies quiropterófilas, devido ao hábito noturno de seus polinizadores (FÆGRI & PIJL, 1980).

Forma das flores

Apesar de apresentar alguma convergência, a forma das flores não está necessariamente associada especificamente com organismos polinizadores. Geralmente, flores de tubo estreito são polinizadas por abelhas de pequeno porte ou borboletas (ver CORRÊA *et al.*, 2001) entretanto existem trabalhos que registram polinização por beija-flores (VARASSIN & SAZIMA, 2000). Flores de tubo largo são associadas a ornitofilia (SNOW & TEIXEIRA, 1982; SNOW & SNOW, 1986; SAZIMA *et al.* 1996; MARTINELLI, 1997) ou quiropterofilia, (SAZIMA *et al.*, 1995; SAZIMA *et al.* 1999), mas também podem ser polinizadas por borboletas (VARASSIN & SAZIMA, 2000).

Guilda de polinizadores

Foram identificados três grupos de polinizadores das espécies de bromélias analisadas no presente estudo. A porcentagem de bromélias polinizadas por beija-flores (73%) é igual a encontrada por MARTINELLI (1997) e próxima aos 61% encontrado por KESSLER & KROMER (2000). O pólen das espécies polinizadas por beija-flores é depositado no bico, enquanto que nas espécies pilhadas por estes animais é depositado no pescoço. Os beija-flores foram considerados pilhadores de *Vriesea platynema* por visitarem as flores na manhã posterior a antese.

Dentre as oito espécies de beija-flores avistados, cabe ressaltar a importância que *Phaethornis eurynome* representa para a comunidade de bromélias analisada. Das oito espécies analisadas, cinco foram polinizadas por este beija-flor, o que representa 62,5% das espécies de bromélias analisadas. Assim este animal parece ser a “espécie chave” (WOLF, 1976, SAZIMA *et al.*, 1995) para polinização desta comunidade.

Morcegos glossofagíneos apresentam elevada especialização para o hábito nectarívoro (FREEMANN, 1995). Além das duas espécies de *Anoura* (Glossophaginae) amostradas também foi verificada ocorrência de pólen em *Pygoderma bilabiatum* (Stenoderminae), presente nas axilas e pescoço. Poucos estudos foram feitos sobre a dieta deste animal, contudo provavelmente ele se alimenta de polpa de frutos (EISENBERG & REDFORD, 1999) ou até de folhas, devido a ausência de sementes e forte coloração esverdeada de suas fezes (G. Bianconi, com. pessoal). Apesar de não apresentar características morfológicas de nectarívoro, este animal apresenta capacidade de voo de adejamento, ou seja,

pode parar em frente ao alimento como as espécies nectarívoras do gênero *Anoura* (EISENBERG & REDFORD, 1999). Aliado a este fato, TAVARES (1995) constatou presença ocasional de pólen no conteúdo estomacal deste animal, o que indica a possibilidade dele ser um polinizador ocasional de *Vriesea platynema* e *V. hoehneana*.

Segundo HELVERSEN (1993) uma das características de flores melitófilas é a produção de néctar e grande quantidade de pólen. Algumas espécies não produzem néctar como recurso oferecido a abelhas, sendo que a maioria destas espécies apresentam anteras poricidas, que dispersam o pólen através de movimentos vibratórios que o polinizador produz (ROUBIK, 1992). A única espécie melitófila encontrada no presente estudo, *Aechmea cylindrata*, aparentemente não apresenta produção de néctar e não possui anteras poricidas apesar de produzir grande quantidade de pólen. Néctar é um recurso extremamente importante para abelhas de grande porte devido a termorregulação do animal e do ninho, e pólen representa um importante recurso, pois é a base alimentar para desenvolvimento de larvas e abelhas jovens (BARTH, 1985; RASHEED *et al.*, 1997) e para a produção dos ovos pelas rainhas (RASHEED, 1997). A captura de pólen pelas abelhas, em *Aechmea cylindrata*, é devida ao movimento da abelha sobre a inflorescência, que insere as patas no interior da flor e recobre os pelos de pólen, entretanto não foi verificada a protusão da língua deste animal em busca de néctar. A densa inflorescência desta espécie permite que haja um número considerável de flores visitadas pelo mesmo animal, o que maximiza o ganho de pólen e minimiza a perda energética que o animal sofre durante o forrageamento. Pode-se considerar que a ocorrência de outras espécies de plantas visitadas por

Bombus na área de estudo (obs. pess.) permite que a abelha colete néctar em outras espécies, formando uma guilda única, como postulado por (ROOT, 1967 *apud* FEINSINGER, 1983) para plantas polinizadas por abelhas do gênero *Bombus*.

Similaridade de características florais

A similaridade das características florais demonstrou a formação de dois grupos distintos, havendo relação com os animais polinizadores. A formação do primeiro grupo, composto por *Vriesea hoehneana* e *V. platynema*, provavelmente é devida a características únicas apresentadas por estas flores, como presença de odor, antese noturna, além de comprimento e largura das pétalas bem maiores que das demais espécies. A elevada similaridade destas espécies, inclusive quanto a época de floração, indica uma elevada sobreposição de nicho segundo definição de ELTON (1297 *apud* SCHOENER, 1989). A abundância dos indivíduos de *V. hoehneana* é bem menor que *V. platynema*, sendo esta última a espécie de epífita mais abundante na área de estudo (M. Petean, dados não public.), já a distribuição de *V. hoehneana* é restrita a áreas abertas em grandes altitudes (campos de altitude) de área bem inferior a ocupada por *V. platynema* que ocorre como epífita desde as formações submontanas até terrícola eventualmente nos campos de altitude. A sobreposição da época de floração poderia indicar uma relação de competição, entretanto parece mais forte a relação de comensalismo entre as populações, sendo que *V. hoehneana* aproveitaria para sua polinização a

elevada densidade e, conseqüentemente, atratividade de *V. platynema* sem que haja prejuízos para esta população.

O segundo grupo, constituído por *Vriesea heterostachys*, *Wittrockya cyathiformis*, *V. guttata*, *V. altodasserrae* e *Nidularium campoalegrense*, apresenta como característica mais marcante a ausência de odor, comprimento e largura das pétalas intermediário ao dos outros grupos e estruturas da inflorescência vermelhas ou próximo à tonalidade vermelha. Grandes brácteas florais ou da inflorescência são presentes em todas as espécies analisadas e a coloração destas é bastante variável, o que é esperado, uma vez que FÆGRI & PIJL (1980) afirmam não haver coloração específica para atração por beija-flores.

A espécie isolada encontrada nesta análise, *Aechmea cylindrata*, difere bastante das demais espécies pela coloração azulada da corola, comprimento e largura das pétalas bem inferior às demais e ausência de néctar. A coloração das pétalas de *A. cylindrata* é bastante característica de polinização por abelhas. Abelhas não são sensíveis às bandas do vermelho e alaranjado, fazendo com que espectros próximos à banda verde sejam bastante contrastantes com espectros próximos a banda ultravioleta (ROUBIK, 1982). Assim, pode-se inferir que a densa inflorescência de *A. cylindrata* é bastante atrativa para estes animais.

Similaridade nas visitasões

O dendrograma apresentado na figura 5 demonstra a similaridade de número de visitas de polinizadores diferentes para cada espécie de bromélia, assim não representa um agrupamento organizado pelas classes de polinizadores, e sim pelo número de espécies que visitaram as plantas. Portanto a espécie

ornitófila *Vriesea altodasserrae* apresentou-se bastante afastada das demais devido ao elevado número de espécies de beija-flores que a visitou. Pode-se considerá-la como a espécie mais generalista quanto ao polinizador dentre as espécies analisadas. Já *V. hoeneana* e *V. platynema* foram as únicas a apresentarem os morcegos como visitantes.

O grupo com maior similaridade, representado por *Nidularium campoalegreense*, *V. guttata* e *V. heterostachys*, foi polinizado por uma única espécie de beija-flor, *Phaethornis eurynome*. Esta elevada similaridade indica a alta convergência destas espécies quanto ao polinizador, que é bastante generalista devido ao seu bico longo. Entretanto a floração não concomitante descarta ocorrência de competição entre elas atualmente.

A espécie mais próxima ao grupo de *Vriesea heterostachys*, *V. guttata* e *Nidularium campoalegreense* foi *Aechmea cylindrata*. Provavelmente esta proximidade se deu pela ocorrência de apenas uma espécie visitando esta planta. Esta espécie, *Vriesea heterostachys*, *V. guttata* e *Nidularium campo-alegreense*, por possuírem apenas um polinizador, podem ser consideradas espécies bastante específicas quanto ao agente polinizador.

Conclusões

Três grupos de polinizadores foram identificados nas bromélias analisadas. Os polinizadores da maioria das espécies de bromélias foram os beija-flores que representaram 73% dos animais visitantes, número igual ou bastante próximo ao encontrado por autores em outros trabalhos. Outro grupo importante de animais foram os morcegos, que representaram 24,7% das espécies polinizadoras o que também se assemelha ao encontrado por outros autores. O último grupo, uma espécie de abelha, representou 2,3% das espécies polinizadoras.

Pôde-se verificar que tamanho da corola, horário da antese e presença de odor e néctar são fundamentais para a planta escolher, de certa forma, qual animal será atraído e qual terá acesso ao recurso procurado em contrapartida da polinização.

Referências Bibliográficas

- ARAÚJO, A.C.; FISCHER, E.F.; SAZIMA, M. Floração seqüencial de três espécies de *Vriesea* (Bromeliaceae) na região de Juréia, sudeste do Brasil. **Revista Brasileira de Botânica**. 17(2): 113-118. 1994.
- BARTH, F.G. **Insects and flowers**. Princeton: Princeton University Press. 408p. 1985.
- BENZING, D.H. **Bromeliaceae: profile of an adaptative radiation**. New York: Cambridge University Press. 2000. 690p.
- BERTIN, R. I. Paternity in plants. *In* DOUST, J.L. & DOUST, L.L.(eds.) **Plant reproductive ecology: patterns and strategies**. New York: Oxford University Press. p. 30-59. 1988.
- BIGARELLA, J.J. **A serra do mar e a porção oriental de Estado do Paraná**. Secretaria do Estado e Planejamento. Curitiba. 1978. 248p.
- BUZATO, S.; SAZIMA, M.; SAZIMA, I. Hummingbird-pollinated floras at three Atlantic forest sites. **Biotropica**: 32: 824-841. 2000.
- CORRÊA, C.A.; IRGANG, B.E.; MOREIRA, G.R.P. Estrutura floral das angiospermas usadas por *Heliconius erato phyllis* (Lepidoptera, Nymphalidae) no Rio Grande do Sul, Brasil. **Iheringia Série Zoológica**: 90:71-84. 2001.
- DAFNI, A. **Pollination ecology. A practical approach**. Oxford: IRL Press at Oxford University Press. 1992. 250p.
- EISENBERG, J.F.; REDFORD, K.H. **Mammals of the Neotropics**. Chicago: University of Chicago Press. 1999. Vol. 3. The central Neotropics: Ecuador, Peru, Bolívia, Brazil. 609p.

- FÆGRI, K. & PIJL, L van der. **The principles of pollination ecology**. 3^a ed. Oxford: Pergamon Press. 1980. 244p.
- FARIA, D. Reports on the diet and reproduction of the Ipanema fruit bat, *Pygoderma bilabiatum* in a Brazilian forest fragment. *Chiroptera Neotropical* 3(1): 65-66. 1997.
- FEISINGER, P. Coevolution and pollination. *In* FUTUYMA, D. & SLATKIN, M. **Coevolution**. Sunderland: Sinauer Associates Publishers. p. 282-310. 1983.
- FISHER, E. **Fenologia, polinização e distribuição espacial de Bromeliaceae numa comunidade de Mata Atlântica, litoral sul de São Paulo**. Campinas, 1994. Dissertação (Mestrado em Ecologia) – Departamento de Botânica, Universidade Estadual de Campinas.
- FREEMANN, P.W. Nectarivorous feeding mechanisms in bats. **Biological Journal of Linnean Society** 56: 439-463. 1995.
- GENTRY, A.H. Neotropical floristic diversity: Phytogeographical connections between Central and South America, Pleistocene climatic fluctuations, or an accident of the Andes orogeny? **Annals of Missouri Botanical Garden** 69: 557-593. 1982.
- GENTRY, A.H.; DODSON, C.H. Diversity and biogeography of neotropical vascular epiphytes. **Annals of Missouri Botanical Garden** 74: 204-233. 1987.
- GRANTSAU, R. **Os beija-flores do Brasil**. Rio de Janeiro: Expressão e Cultura. 1988. 233p.

- HAIG, D.; WESTOBY, M. Inclusive fitness, seed resources, and maternal care. *In* DOUST, J.L.; DOUST, L.L. (eds.) **Plant reproductive ecology: patterns and strategies**. New York: Oxford University Press. p. 60-79. 1988.
- HARDER, L.D. Pollen-size comparisons among animal-pollinated angiosperms with different pollination characteristics. **Biological Journal of Linnean Society** 64: 513-525. 1998.
- HELVENSEN, O. von. Adaptations of flowers to the pollination by glossophagine bats. *In* BARTHLOTT, W. *et al.* (eds.) **Plant animal interactions in Tropical environment**. Bonn: Museum Alexander Koenig. p. 41-59. 1993.
- KESSLER, M.; KROMER, T. Patterns and ecological correlates of pollination modes among bromeliad communities of Andean Forests in Bolivia. *Plant Biology* 2: 659-669. 2000.
- KRENN, H.W.; PENZ, C.M. Mouthpart of *Heliconius* butterflies (Lepidoptera: Nymphallidae): a search for anatomic adaptation to pollen-feeding behavior. **International Journal of Insect Morphology & Embryology** 27: 301-309. 1998.
- KUNZ, T.H. **Ecological and behavioral methods for the study of Bats**. Washington: Smithsonian Institut. 1990. 534p.
- LEE, T.D. Patterns of fruit and seed production. *In* DOUST, J.L.; DOUST, L.L. (eds.) **Plant reproductive ecology: patterns and strategies**. New York: Oxford University Press. p. 179-202. 1988.

- LUTHER, H.E. 2000. An alphabetical list of Bromeliad binomials. Disponível em: <
http://www.selby.org/research/bic/Binom_2000_Alpha.pdf> Acesso em 06 de
janeiro de 2003.
- MADISON, M. Vascular epiphytes: their systematic occurrence and salient
features. *Selbyana* 2: 1-13. 1977.
- MARTINELLI, G. Biologia reprodutiva de Bromeliaceae na Reserva Ecológica de
Macaé de Cima. In LIMA, H.C. & GUEDES-BRUNI, R.R. (eds.) **Serra de
Macaé de Cima: Diversidade florística e conservação em Mata Atlântica**. Rio
de Janeiro: Jardim botânico do Rio de Janeiro. p. 213-250. 1997.
- PIJL, L. var der Ecological aspects of flowers evolution. II Zoophilous flower
classes. *Evolution* 15: 44-59. 1961.
- RASHEED, S.A.; LAWRENCE D.H. Foraging currencies for non-energetic
resources: pollen collection by bumblebees. *Animal Behavior* 54: 911-926.
1997.
- ROUBIK, D.W. **Ecology and Natural History of tropical bees**. Cambridge
Tropical Biology Series. 2^a ed. New York: Cambridge University Press. 1992.
514p.
- RUSCHI, A. **Beija-flores do estado do Espírito Santo**. São Paulo: Editora Rios.
1982.
- SAZIMA, I.; BUZATO, S.; SAZIMA, M. An assemblage of hummingbird – pollinated
flowers in a montane forest in southeastern Brazil. *Acta Botanica Brasilica*
109: 149-160. 1996.

- SAZIMA, I.; VOGEL, S.; SAZIMA, M. Bat pollination of *Encholirium glaziovii*, a terrestrial bromeliad. **Plant, Systematics and Evolution** 168: 167-179. 1989.
- SAZIMA, M.; BUZATO, S.; SAZIMA, I. Polinização de *Vriesea* por morcegos no sudeste brasileiro. **Bromélia** 2(4): 29-37. 1995.
- SAZIMA, M.; BUZATO, S.; SAZIMA, I. Bat-pollinated flower assemblages and bat visitors at two Atlantic Forest Sites in Brazil. **Annals of Botany** 83: 705-712. 1999.
- SEMA-IAP. **Plano de Manejo do Parque Estadual do Pico do Marumbi - Pr.** Curitiba: Secretaria de Estado do Meio Ambiente-Instituto Ambiental do Paraná. 1996. 128p.
- SERES, A.; RAMÍREZ, N. Biología floral y polinización de algunas monocotiledoneas de um bosque nublado venezuelano. **Annals of Missouri Botanical Garden** 82: 61-81. 1995.
- SCHOENER, T.W. The ecological niche. In CHERRETT, J.M. (ed.) **Ecological concepts**. Oxford: Blackwell. 1989
- SMITH, L.B.; DOWNS, R.J. **Bromeliaceae (Pitcairnioideae)**. Flora Neotropica Monograph, 14:1-658. New York: Hafner Press. 1974. 658p.
- SNOW, D.W.; SNOW, B.K. Feeding ecology of hummingbirds in the Serra do Mar, southeastern Brazil. **El Hornero** 12: 286-296. 1986.
- SNOW, D.W.; TEIXEIRA, D.L. Hummingbirds and their flowers in the coastal mountains of southeastern Brazil. **Journal of Ornithology** 123: 446-450. 1982.
- VARASSIN, I.G. **Estrutura espacial e temporal de uma comunidade de Bromeliaceae e seus polinizadores em floresta atlântica no sudeste do**

Brasil. Campinas, 2002. Tese (Doutorado em Ecologia) – Departamento de Botânica, Universidade Estadual de Campinas.

VARASSIN, I.G.; SAZIMA, M. 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. 2000.

VELOSO, H.P.; RANGEL FILHO, A.L.R.; ALVES LIMA, J.C. **Classificação da vegetação brasileira, adaptada a um sistema universal.** Rio de Janeiro: Fundação IBGE. 1991. 124p.

WALLER, D.M. Plant morphology and reproduction. *In* DOUST, J.L.; DOUST, L.L. (eds.) **Plant reproductive ecology: patterns and strategies.** New York: Oxford University Press, p. 203-227. 1988.

WOLF, L.L.; STILES, F.G.; HAINSWORTH, F.F. Ecological organization of a tropical highland hummingbird community. **Journal of Animal Ecology** 45: 349-379. 1976.

ZAR, J.H. **Biostatistical analysis.** 3^a ed. New Jersey: Prentice-Hall International Inc. 1999. 718p.

ZIMMERMAN, M. Nectar production, flowering phenology, and strategies for pollination. *In* DOUST, J.L. & DOUST, L.L. (eds.) **Plant reproductive ecology: patterns and strategies.** New York: Oxford University Press. p. 157-178. 1988.