

UNIVERSIDADE FEDERAL DE SANTA CATARINA
CENTRO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS
DEPARTAMENTO DE BOTÂNICA
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BIOLOGIA VEGETAL

**POLINIZAÇÃO POR ABELHAS EM *AECHMEA CAUDATA* LINDM., UMA
BROMÉLIA COM CARACTERÍSTICAS ORNITÓFILAS, NA ILHA DE
SANTA CATARINA, SUL DO BRASIL**

RAFAEL KAMKE

FLORIANÓPOLIS

2009

RAFAEL KAMKE

**POLINIZAÇÃO POR ABELHAS EM *AECHMEA CAUDATA* LINDM., UMA
BROMÉLIA COM CARACTERÍSTICAS ORNITÓFILAS, NA ILHA DE SANTA
CATARINA, SUL DO BRASIL**

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal da Universidade Federal de Santa Catarina como requisito para a obtenção do grau de Mestre.

Orientador: Prof. Dr. Benedito Cortês Lopes

Co-orientadora: Prof. Dra. Josefina Steiner

FLORIANÓPOLIS

2009

Dedico este trabalho às pessoas mais importantes e que mais amo na vida: meus pais, Nora e Rubens (*In memmorium*), minha irmã Rúbia, e minha futura esposa, Talita.

AGRADECIMENTOS

Lembrar de todas as pessoas direta e indiretamente envolvidas neste trabalho ou que de alguma maneira me incentivaram ou simplesmente me proporcionaram momentos agradáveis pelo convívio nestes dois anos de mestrado é, sem dúvida, um bom teste de memória. Como a minha não é das melhores, provavelmente cometerei injustiças com alguns em não citá-los nesta seção, mas deixar de agradecer seria uma injustiça maior ainda.

Primeiramente, agradeço ao meu orientador Dr. Benedito Cortês Lopes, não somente pela orientação deste trabalho, mas por todos estes anos de convívio que certamente me proporcionaram um enorme aprendizado. Também não poderia deixar de mencionar os agradáveis momentos passados juntos, em companhia também de sua esposa, Dra. Tânia T. Castellani, minha orientadora em épocas do PET.

À Dra. Josefina Steiner, que mais do que orientação formal em trabalhos científicos ao longo de seis anos no LANUFSC, tornou-se também uma verdadeira conselheira e amiga. Um “muito obrigado” é pouco para expressar toda a minha gratidão por todo o apoio profissional e pessoal.

À Dra. Anne Zillikens, primeiramente por toda a paciência em transmitir seu vasto conhecimento e também pelo apoio e colaboração ao longo destes anos. Espero que possamos manter contato por muito tempo ainda. Agradeço também por colaborar com esta dissertação e aceitar fazer parte da banca examinadora.

Aos demais membros da banca, Dra. Maria Bernadete Ferreira Canela e Dr. Maurício Lenzi, fico muito agradecido por colaborarem com este trabalho.

Ao pessoal do LANUFSC, que além de alegrar imensamente o ambiente, também me atualizam em diversos assuntos, entre eles os restaurantes com promoções especiais. Lívia, Renata, Fabiano, Márcia Manfredini, Mônica, Márcia Hennemann, Wilson, Simone e Volker, muito obrigado.

À Simone, meu agradecimento especial pela companhia e ajuda em algumas saídas de campo e troca de idéias. À Lívia, por valiosas discussões acerca do trabalho.

Ao Msc. Kurt Bourscheid por confirmar a identificação da bromélia, ao Msc. Eduardo Carneiro pela identificação das borboletas e ao biólogo Eduardo Cereto pela identificação das formigas.

Aos amigos e Stipeiros do corpo permanente, Cidão e Japa, que, além dos momentos únicos que a companhia de vocês proporciona, ajudam a manter uma importante tradição na Páscoa em Pomerode. A todos os demais Stipeiros itinerantes que em algum dos seis anos de estrada contribuíram e tiverem a oportunidade de fazer parte do grupo: Gordines, Jaquinha, Platt, Elsimar, Vianão, Flávio e Sandro. O caminho é árduo, mas é prazeroso. Gui, podemos contar contigo para 2010?

Agradeço à Dra. Tânia T. Castellani por todos os conselhos e apoio desde a época do PET. Estimo-te muito.

Aos colegas da Pós-Graduação, Adriano, Carol, Dávia, Fabiana, Éder, Jader, Rafaella, Roberta, Thaíse, e à prof. Terezinha. A todos meu muito obrigado pelo apoio e pelos momentos agradáveis compartilhados neste período de mestrado.

Ao pessoal do LNH (Laboratório de Neuro_ _ _ _), por ótimos momentos de descontração, geralmente acompanhado de algumas cervejas.

À minha família Schwarzer, Sr. Dalmir, Dona Antônia, Samira e Fernando (lê-se com um pouco de carioquês). Obrigado por todo o apoio e pelas ótimas conversas acompanhadas de vinho e peixinho frito.

À minha mãe, a qual sempre serei grato por todo seu amor e todo seu empenho em ajudar os filhos. Grande parte dessa caminhada foi realizada pelos seus pés. Te amo.

À Rúbia, obrigado por ser minha irmã. Te amo.

À Talita, agradeço simplesmente por estar presente na minha vida. Tenho certeza que grande parte de mim seria vazio sem o seu amor. Obrigado por tudo. Te amo muito.

RESUMO

A maioria das espécies de Bromeliaceae é polinizada por beija-flores, mas borboletas e, principalmente, abelhas estão entre os visitantes florais mais freqüentes em algumas bromélias ornitófilas de corola curta. A importância dos visitantes florais para a polinização de *Aechmea caudata* foi determinada através da freqüência e a eficiência de polinização desses visitantes. Foi determinado também o sistema reprodutivo e a taxa natural de frutificação e produção de sementes, além do registro da fenologia de *A. caudata*. Os estudos foram desenvolvidos em uma área secundária de Mata Atlântica na Ilha de Santa Catarina. Ao longo de um transecto (1 ha), foram realizadas 62 horas de observações focais entre março de 2008 e março de 2009. *Aechmea caudata* produziu néctar ao longo de toda a antese (das 05:00 às 20:00 h) e é uma espécie auto-incompatível, portanto, dependente de polinizadores para a formação de sementes. No total, 16 espécies de quatro ordens animais foram registradas nas flores obtendo o néctar e pólen em visitas legítimas. As abelhas (nove espécies) foram as mais diversas e freqüentes, com 91% do total de 647 visitas, enquanto as cinco espécies de borboletas representaram apenas 6,7% das visitas, além de uma única visita de *Coereba flaveola* (cambacica). Apesar de apresentar características ornitófilas, *A. caudata* foi visitada pelo beija-flor *Thalurania glaucopis* apenas ocasionalmente (16 visitas). Essa baixa taxa de visitação pode estar associada a uma pequena população de *T. glaucopis* na área, cuja demanda energética é suportada por outras fontes alimentares sem a necessidade de competir com as abelhas pelo néctar de *A. caudata*. Contrariamente ao hipotetizado, os testes de eficiência de polinização demonstraram que as visitas do beija-flor não resultaram em polinização cruzada; apenas as visitas de *Bombus morio* promoveram a formação de sementes. Estes resultados evidenciam a importância de co-polinizadores para espécies de plantas cujos polinizadores primários estão ausentes ou em densidades populacionais baixas em determinadas áreas e confirmam que sistemas de polinização mista podem ser vantajosos e ocorrer em plantas aparentemente especializadas, como as bromélias.

ABSTRACT

It is known that bromeliads have a close relationship with hummingbirds, but butterflies and mainly bees are among the most frequent visitors in some ornithophilous species with short corollas. The importance of visitors for pollination success in *Aechmea caudata* was determined through the frequency and pollination efficiency of these visitors. In addition, the floral phenology, fruit and seed set and the reproductive system of *A. caudata* were also studied in a secondary Atlantic Forest area at Santa Catarina Island. 62 hours of observations were performed along a transect (1 ha) between March 2008 and March 2009. *Aechmea caudata* provides nectar during the whole anthesis (05:00 – 20:00 h) and is a self-incompatible species and therefore pollinator-dependent. A total of 16 species of four animal orders were recorded on flowers, where nectar and pollen were obtained through legitimate visits. Bees were the most species rich and frequent taxon, with nine species and 91% of a total of 647 visits, respectively, while the five species of butterflies performed only 6.7% of the visits, besides only one visit of the bananaquit *Coereba flaveola*. Although *A. caudata* presents some ornithophilous floral features its flowers were visited only occasionally (16 visits) by the hummingbird *Thalurania glaucopis*. This low interaction rate may be associated with a small population of the hummingbird, whose energetic demands are supported by other sources in the area, thus avoiding competition with bees for the nectar of *A. caudata*. In contrary to the ornithophilous hypothesis, pollination efficiency tests showed that *T. glaucopis* visits did not result in cross-pollination; only flowers visited by *Bombus morio* formed seeds. These results highlight the importance of co-pollinators for plant species whose primary pollinators are absent or occur only in low densities in some areas and also confirm that mixed pollination can be beneficial and may occur in apparently specialized species, as bromeliads.

SUMÁRIO

1 INTRODUÇÃO	9
2 OBJETIVOS	
2.1 OBJETIVO GERAL	11
2.2 OBJETIVOS ESPECÍFICOS	11
3 MATERIAIS E MÉTODOS	12
3.1 ÁREA DE ESTUDO.....	12
3.2 PROCEDIMENTOS	13
3.2.1 Fenologia de floração	13
3.2.2 Biologia floral	13
3.2.3 Sistema reprodutivo	14
3.2.4 Visitantes florais	15
3.2.5 Polinizadores efetivos	15
3.2.6 Análises estatísticas	16
4 RESULTADOS	17
4.1 FENOLOGIA DE FLORAÇÃO.....	17
4.2 BIOLOGIA FLORAL.....	18
4.3 SISTEMA REPRODUTIVO.....	20
4.4 VISITANTES FLORAIS	21

4.5 POLINIZADORES EFETIVOS	25
5 DISCUSSÃO	27
5.1 FENOLOGIA DE FLORAÇÃO.....	27
5.2 BIOLOGIA FLORAL	28
5.3 SISTEMA REPRODUTIVO.....	29
5.4 VISITANTES FLORAIS	32
5.5 POLINIZADORES EFETIVOS	34
5.6 O QUE EXPLICA A BAIXA FREQUÊNCIA DE <i>Thalurania glaucopis</i> NAS FLORES DE <i>Aechmea caudata</i> ?	36
6 REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	39

1 INTRODUÇÃO

A costa leste brasileira é considerada um dos principais centros de diversidade de Bromeliaceae, sendo que das 3.086 espécies na família, 803 ocorrem na Mata Atlântica (Martinelli *et al.*, 2008). Este bioma, além de apresentar uma alta riqueza e abundância de Bromeliaceae (Reitz, 1983), contém também um alto nível de endemismo dessa família, pois 81% das espécies que ocorrem na Mata Atlântica estão restritas aos seus domínios (Martinelli *et al.*, 2008).

Florações sequenciais das espécies (Araújo *et al.*, 1994; Araújo *et al.*, 2004; Machado & Semir, 2006; Piacentini & Varassin, 2007; Marques & Lemos Filho, 2008), aliadas à alta densidade populacional em determinadas áreas, tornam as bromélias importantes fontes de recursos alimentares ao longo de todo o ano, principalmente de néctar para os beija-flores. Estas plantas podem representar até 36% da flora ornitófila utilizada por beija-flores em áreas de Mata Atlântica (Buzato *et al.*, 2000), sendo estas aves consideradas os principais polinizadores de Bromeliaceae (Sazima *et al.*, 1989). Embora até 85% da comunidade local de bromélias seja polinizada por beija-flores em áreas de Mata Atlântica (Araújo *et al.*, 2004), a polinização por morcegos (Sazima *et al.*, 1989; Sazima *et al.*, 1995; Araújo *et al.*, 2004; Tschapka & Von Helversen, 2007), abelhas (Siqueira Filho & Machado, 2001; Araújo *et al.*, 2004; Canela & Sazima, 2005; Kaehler *et al.*, 2005; Dorneles, 2006), borboletas (Varassin & Sazima, 2000) e aves Passeriformes (Sazima & Sazima, 1999) também tem sido registrada em algumas espécies.

Devido à estreita relação entre beija-flores e bromélias, Sick (1997) postula a hipótese de co-evolução destes taxa. Além disso, com base nas características florais (*sensu* Faegri & van der Pijl, 1971), o sistema de polinização em Bromeliaceae pode ser considerado especializado em um único tipo de polinizador. De fato, muitas bromélias aparentemente são polinizadas apenas por uma única espécie ou taxon animal. Isso parece ser o caso, por exemplo, do gênero *Vriesea*, no qual muitas espécies são visitadas e polinizadas apenas por beija-flores (Araújo *et al.*, 1994; Buzato *et al.*, 2000; Kessler & Krömer, 2000; Varassin & Sazima, 2000; Machado & Semir, 2006; Piacentini & Varassin, 2007) ou morcegos (Sazima *et al.*, 1995; Araújo *et al.*, 2004; Kaehler *et al.*, 2005).

Sistemas de polinização generalistas, contudo, podem ser comuns e vantajosos evolutivamente (Waser *et al.*, 1996), mesmo em plantas aparentemente especializadas e

adaptadas a um determinado tipo de polinizador (Fumero-Cabán & Meléndez-Ackerman, 2007), como Bromeliaceae, na qual algumas espécies comprovadamente apresentam polinização mista (Kessler & Krömer, 2000; Canela & Sazima, 2005; Dorneles, 2006). Muitas espécies de *Aechmea* com síndrome floral tipicamente ornitófila são generalistas e, além de poderem ser polinizadas por várias espécies de beija-flores, são visitadas também por um amplo espectro de abelhas e borboletas (Buzato *et al.*, 2000; Varassin & Sazima, 2000; Nara & Webber, 2002; Canela & Sazima, 2003; Machado & Semir, 2006; Lenzi *et al.*, 2006). Além disso, a polinização exclusiva por abelhas, principalmente do gênero *Bombus* (Apidae), em bromélias melitófilas (*A. cylindrata* Lindm.– Kaehler *et al.*, 2005; *A. gamosepala* Wittm.– Araújo *et al.*, 2004) e polinização mista por beija-flores e insetos ou aves Passeriformes (Sazima & Sazima, 1999; Kessler & Krömer, 2000; Dorneles, 2006) também têm sido registrada em *Aechmea*. Nas flores da bromélia com características ornitófilas, *A. lindenii* (E. Morren) Baker, por exemplo, 89% do total das visitas foram realizadas por nove espécies de abelhas e, através de testes de eficiência polinizadora, foi constatado que três destas têm a capacidade de polinizar a espécie, embora numa taxa inferior ao beija-flor *Thalurania glaucopis* (Gmelin) (Dorneles, 2006). Em outro estudo com *A. lindenii* na Ilha de Santa Catarina (Lagoa do Peri), Lenzi *et al.* (2006) registraram quatro espécies de abelhas e outras duas espécies de beija-flores, além de *Thalurania glaucopis*.

Aechmea caudata Lindm. apresenta uma ampla distribuição geográfica, ocorrendo ao longo da Mata Atlântica desde o Espírito Santo até o Rio Grande do Sul (Reitz, 1983). *Aechmea caudata* var. *caudata* apresenta características florais similares às de *A. lindenii*, com a qual ocorre simpatricamente na área de estudo, na Ilha de Santa Catarina, mas com períodos de floração distintos. Entre estas características estão flores tubulares, robustas e de coloração vívida entre amarelo e laranja, ausência de odor e de guias de néctar, corolas curtas e secreção de néctar ao longo de toda a antese (*sensu* Faegri & van der Pijl, 1971).

2 OBJETIVOS

2.1 OBJETIVO GERAL

Documentar todo o espectro de visitantes florais de *A. caudata* var. *caudata* e determinar entre estes os polinizadores efetivos através de testes quantitativos de eficiência de polinização e, com base na síndrome floral e nas características florais similares às de *A. lindenii*, testar a hipótese de ornitofilia em *A. caudata* e a partilha temporal de polinizadores por estas duas espécies de bromélias na área de estudo.

2.2 OBJETIVOS ESPECÍFICOS

- Documentar a fenologia de floração de *A. caudata*;
- Analisar aspectos da biologia floral;
- Determinar o sistema reprodutivo;
- Analisar, sob condições naturais, o sucesso na produção de sementes;
- Listar o espectro dos visitantes florais;
- Determinar, entre todos os visitantes florais, os polinizadores efetivos de *A. caudata*;
- Testar a hipótese de ornitofilia em *A. caudata*;
- Analisar a hipótese de partilha temporal de polinizadores entre *A. caudata* e *A. lindenii*

3 MATERIAIS E MÉTODOS

3.1 ÁREA DE ESTUDO

Esta pesquisa foi realizada na Ilha de Santa Catarina, no município de Florianópolis, Santa Catarina, sul do Brasil. A área de estudo, pertencente à Universidade Federal de Santa Catarina (UFSC) e denominada “Unidade de Conservação Ambiental Desterro” (UCAD), localiza-se nas encostas da região noroeste da ilha (48°30’ O e 27°31’ S), a aproximadamente 50 metros acima do nível do mar. Segundo a classificação de Köppen, o clima é do tipo Cfa, sub-tropical úmido, com temperatura média anual de 20,4°C e média de precipitação pluviométrica total anual em torno de 1.450 mm (CECCA, 1997). A UCAD, com 491,5 ha, apresenta vegetação de Mata Ombrófila Densa em diferentes estágios de regeneração, desde locais com cobertura herbácea até áreas com estrutura típica de floresta primária (CECCA, 1997).

Aechmea caudata var. *caudata* (figura 1) tem hábitos principalmente saxícolas (Reitz, 1983) e a população que foi estudada encontra-se ao longo de um transecto de aproximadamente 150 metros (cerca de 1 ha), no subdossel de uma área de mata secundária. A grande maioria dos indivíduos encontra-se agrupado, representando provavelmente grupos clonais, visto que a propagação por brotos axiais é comum em Bromeliaceae (Reitz, 1983).

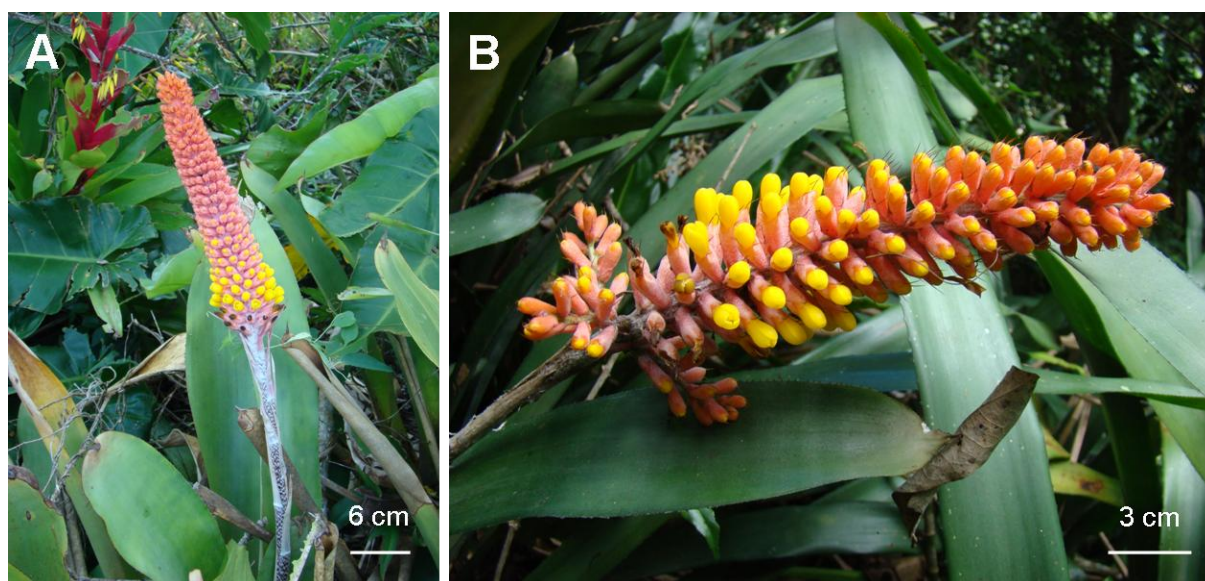


Figura 1 – Início da floração de indivíduos de *Aechmea caudata* sem ramificação (A) e com ramificação (B) na base da inflorescência, na UCAD, Ilha de Santa Catarina, sul do Brasil. Fotos: Rafael Kamke.

3.2 PROCEDIMENTOS

3.2.1 Fenologia de floração

A população de *A. caudata* estudada foi monitorada quinzenalmente na época de floração e mensalmente nas demais épocas, entre março de 2008 e março de 2009. Neste período foram registrados os indivíduos apenas com flores em botão, flores abertas ou frutos. Indivíduos (n=6) foram levados ao laboratório de abelhas nativas da UFSC (LANUFSC) para quantificação do número de flores abertas por dia ao longo de toda a floração e a duração das inflorescências individuais, além da contagem do número total de flores produzidas por inflorescência (n = 13).

3.2.2 Biologia floral

Os horários da abertura e senescência das flores e da deiscência das anteras foram observados em 30 flores de três indivíduos de *A. caudata*. As dimensões das flores (comprimento total, a distância entre a abertura da flor até a câmara nectarífera - comprimento efetivo da corola (Stiles, 1975) - e o diâmetro da abertura floral) foram medidas em cinco flores, com auxílio de paquímetro.

A receptividade do estigma foi testada em quatro indivíduos através de polinização cruzada manual realizada no LANUFSC. Para tanto, cinco flores diferentes a cada duas horas foram tratadas ao longo da antese. Estas flores foram emasculadas no dia anterior à antese, para garantir que as sementes formadas tenham sido originadas a partir dos cruzamentos manuais. Como controle, em seis flores emasculadas na pré-antese não foi depositado pólen nos respectivos estigmas (apomixia, veja 2.2.3 sistema reprodutivo). No presente trabalho nenhuma substância química foi utilizada para a verificação da receptividade do estigma. Obteve-se por cruzamentos manuais pela variável quantitativa (número de sementes formadas ao longo da antese) que estes experimentos proporcionam, mesmo considerando que o processo de formação das sementes nestes testes possa ser influenciado por outros fatores,

além da receptividade do estigma. Embora o peróxido de hidrogênio (água oxigenada) seja uma das substâncias mais utilizadas nos testes de receptividade do estigma, os resultados gerados não são quantitativos e, além disso, reações positivas podem, inclusive, ser detectadas em estigmas velhos e não-receptivos (Dafni & Maués, 1998).

O volume e a concentração do néctar foram quantificados em 35 flores de seis indivíduos levados ao laboratório. As medidas foram feitas em dois momentos distintos da floração de *A. caudata*, a cada duas horas nas mesmas flores ao longo da antese. O total de néctar produzido por flor por dia foi obtido através da soma dos volumes medidos a cada duas horas. O néctar foi coletado com microcapilares de vidro (5 e 10 μ l) e a concentração de açúcar medida com um refratômetro manual (ATAGO/Kübler HSR 500).

3.2.3 Sistema reprodutivo

A análise do sistema reprodutivo foi realizado através de seis experimentos, conforme sugerido por Dafni (1992). Em seis indivíduos de *A. caudata* levados ao laboratório foram feitos testes de: (1) autopolinização manual (n = 53 flores), que consistiu na transferência manual do pólen para o estigma da própria flor; (2) geitonogamia (n = 32 flores), caracterizada pela transferência do pólen de uma flor para o estigma de outra flor na mesma inflorescência, e (3) polinização cruzada manual (n = 70 flores), na qual o pólen de flores de uma inflorescência foi depositado no estigma de flores (emasculadas no dia anterior à sua antese) de outra inflorescência. Para o teste de (4) autopolinização espontânea foram marcados e ensacados botões florais (n = 78, de 5 indivíduos) no campo até o final da antese para evitar qualquer transferência externa de pólen para o estigma. A (5) polinização natural consistiu em marcar flores (n = 78, de 5 indivíduos) no campo e deixá-las sob condições naturais de polinização, sem manipulação. As flores para este experimento foram marcadas somente em dias sem chuva, evitando assim a influência de condições atmosféricas adversas na taxa de visitação às flores. A (6) apomixia foi testada em seis flores emasculadas na pré-antese e ensacadas, para evitar qualquer deposição de pólen no estigma. Após oito semanas, foi determinada a produção de frutos e sementes para todos os tratamentos. Além disso, foi quantificado o número de óvulos em duas flores.

Para a determinação da taxa de produção natural de frutos e sementes, nove infrutescências maduras ($n = 1.682$ frutos) foram coletadas aleatoriamente e quantificados o número de frutos formados com sementes (*fruit set*), sementes/fruto (*seed set*), e taxa de frutos com algum indício de dano por herbivoria. Além disso, foi determinada ainda a taxa de germinação através de 228 sementes que foram colocadas em solo (usado em jardinagem) e em câmara úmida durante dois meses, sob temperatura e fotoperíodo naturais.

3.2.4 Visitantes florais

O registro do espectro e da frequência dos visitantes florais foi realizado entre os meses de março e maio de 2008, em uma a quatro plantas por dia, num total de 20 indivíduos e 62 horas de observações. As visitas foram quantificadas por inflorescência, independentemente do número de flores visitadas. A identificação das abelhas, aves e da maioria dos espécimes de borboletas foi realizada com auxílio de binóculos e através de fotografias. Alguns exemplares de borboletas, abelhas e outras espécies visitantes florais foram capturados e fixados para identificação por especialistas e através da comparação com a coleção entomológica do LANUFSC.

3.2.5 Polinizadores efetivos

Os testes de eficiência de polinização foram realizados de acordo com Dorneles (2006), com algumas modificações. Para tanto, foram ensacadas cinco inflorescências com saco TNT para evitar o acesso de visitantes às flores e durante cinco dias estas eram desensacadas no início da antese, resultando num total de 110 flores que foram manipuladas. Para cada flor foi permitida apenas uma visita, após a qual os visitantes foram excluídos, através da proteção da flor com um eppendorf emborcado. O número de flores tratadas para cada espécie de visitante variou de duas a 39. Essa ampla variação foi devido ao fato das espécies de visitantes apresentarem frequências diferentes nas flores de *A. caudata*. Quando possível, a ordem de visita às flores foi registrada até a quarta flor visitada, após a qual o visitante foi ativamente disperso pelo observador, com exceção do beija-flor, cujas 14 flores

marcadas foram visitadas seguidamente em uma única ocasião. Após os experimentos, as inflorescências foram ensacadas novamente até o final da antese e as sementes contadas após a formação dos frutos.

3.2.6 Análises estatísticas

Para o sistema reprodutivo, o número de sementes por fruto foi comparado através da análise de variância não-paramétrica (Kruskal-Wallis), seguida do teste Dunn para separação das médias entre os tratamentos. Para verificar se o número de frutos formados com sementes diferiu entre os tratamentos foi aplicado o Teste Qui-Quadrado.

Para detectar diferenças na receptividade do estigma ao longo da antese, o número de sementes formadas por fruto foi analisado através da análise de variância não-paramétrica seguido do teste Dunn. Os mesmos testes foram aplicados para determinar se houve diferenças no volume e na concentração do néctar secretado ao longo da antese, além da análise dos gráficos em box-plot (GraphPad Prism 4.0).

Para os testes de polinizadores efetivos, a comparação da proporção de frutos que formaram sementes entre os visitantes florais foi analisada através de Qui-Quadrado. Para a avaliação de diferenças no número de sementes/fruto entre os visitantes florais, foi utilizada a ANOVA não-paramétrica (Kruskal-Wallis) e teste Dunn. Os mesmos testes foram usados para analisar se a ordem de visita às flores afetou o número de sementes formadas por fruto. Além disso, foi analisado através de Qui-Quadrado se os danos nos frutos afetou a formação de sementes, comparando a proporção de frutos com sementes formadas nos frutos sem e com algum indício de herbivoria.

Todas as análises estatísticas foram testadas a 5% de significância, através do programa BioEstat 5.0 (Ayres *et al.*, 2007).

4 RESULTADOS

4.1 FENOLOGIA DE FLORAÇÃO

A floração de *Aechmea caudata* na UCAD teve início em março e se estendeu até o começo de junho de 2008, com o pico entre o final de abril e começo de maio de 2008 (figura 2). Um total de 92 indivíduos reprodutivos foi quantificado. A maturação dos frutos ocorre a partir de julho e é perceptível pela mudança de coloração, de verde para roxo.

As inflorescências perduraram em média 15,5 dias com flores abertas (variação de 13 a 17 dias) e a média de flores por inflorescência foi de 181,8 (57 a 254). O número médio de flores abertas por dia foi de 12,4 com uma ampla variação (1 a 36).

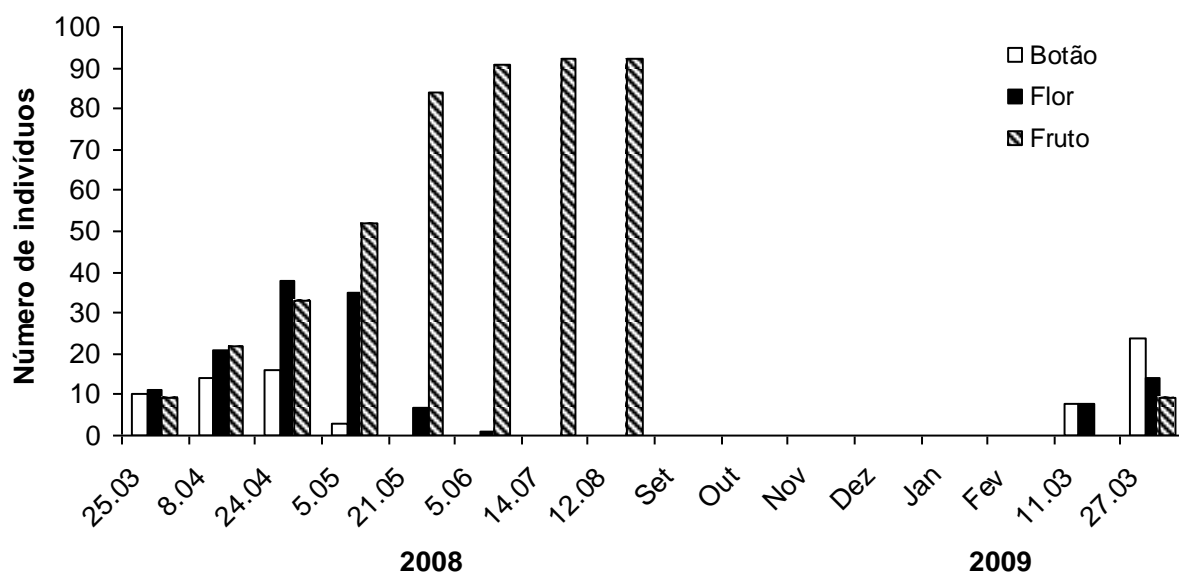


Figura 2 - Fenologia da floração de *Aechmea caudata* na UCAD, Ilha de Santa Catarina, sul do Brasil.

4.2 BIOLOGIA FLORAL

As flores de *Aechmea caudata* abrem a partir da base da inflorescência e possuem antese diurna, entre 05:00 e 20:00 h do mesmo dia. A deiscência das anteras ocorre logo após a abertura das flores. Alguns indivíduos podem apresentar ramificações na base da inflorescência (figura 1), sendo que estas flores abrem mais ao final da floração, muitas vezes representando as últimas flores abertas nesses indivíduos. As flores possuem corola em formato tubular com comprimento total de 21,8 ($\pm 0,4$) mm. O tamanho efetivo da corola (Stiles, 1975) é de 14,6 ($\pm 0,9$) mm e a abertura da flor varia de 2 a 4 mm. As flores têm coloração vívida, com pétalas amarelas, sépalas geralmente vermelhas, embora possam ser também amareladas e brácteas vermelhas (figura 1).

Os testes de receptividade do estigma resultaram na formação de frutos com sementes ao longo de todo o dia, desde a abertura até o fechamento das flores, indicando que a espécie é receptiva durante toda a antese. O número de sementes formadas por fruto para cada horário foi significativamente diferente ($p < 0,05$) apenas no início (06:00 h) e final da antese (18:00 h), sendo que ao final do dia o número médio de sementes formadas foi o menor entre todos os horários (figura 3).

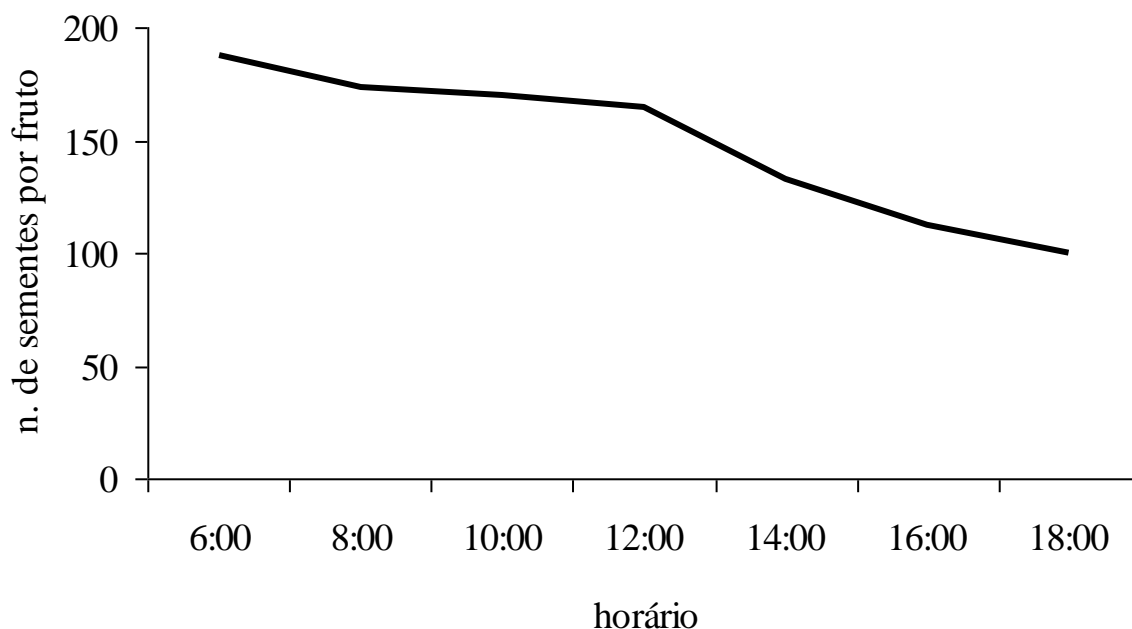


Figura 3 – Número de sementes formadas nos testes de receptividade do estigma, através de polinização cruzada manual realizada ao longo de toda a antese, em *Aechmea caudata*, na UCAD, Ilha de Santa Catarina, sul do Brasil.

O maior volume de néctar ($4,54 \pm 4,55 \mu\text{l}$) foi medido nas primeiras horas da antese, diminuindo ao longo do dia (figura 4). A partir das 15:00 h a redução no volume do néctar é significativamente diferente ($p < 0,05$) do volume produzido até as 11:00 h. Da mesma maneira, a maior concentração ($29,27 \pm 1,94 \%$) foi quantificada no início da antese. A concentração inicial do néctar diferiu significativamente ($p < 0,05$) das demais concentrações ao longo do dia. A soma dos volumes de néctar medidos a cada duas horas foi de $15,5 (\pm 5,1) \mu\text{l}$.

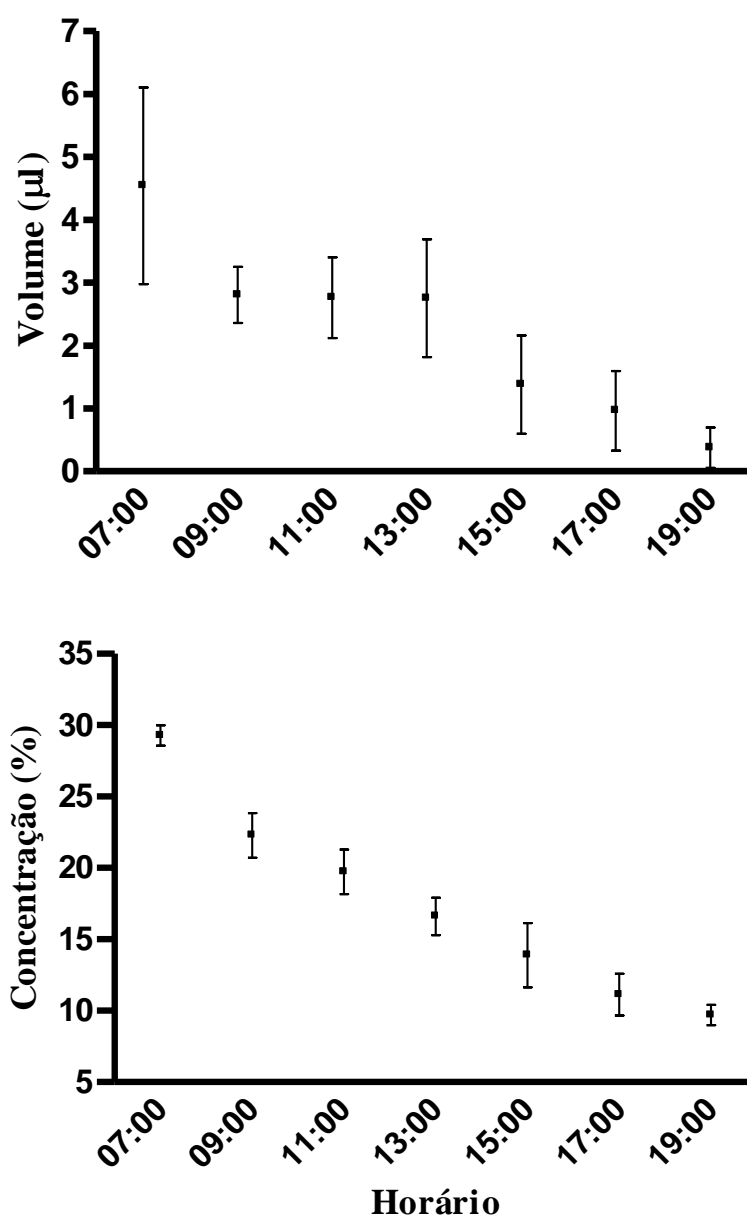


Figura 4 – Volume e concentração do néctar de *Aechmea caudata* ao longo da antese na UCAD, Ilha de Santa Catarina, sul do Brasil. Os quadrados representam as médias aritméticas e as linhas verticais superiores e inferiores representam o intervalo de confiança de 95%.

4.3 SISTEMA REPRODUTIVO

A polinização natural e a cruzada manual não demonstraram diferenças ($p > 0,05$) em relação ao número de frutos com sementes e o número de sementes por fruto, mas estes dois tratamentos formaram significativamente mais frutos com sementes e sementes por fruto do que a autopolinização manual, autopolinização espontânea e geitonogamia (tabela 1). O tratamento de apomixia não resultou na formação de sementes. O número médio de óvulos por ovário é 320.

Tabela 1 – Testes do sistema reprodutivo de *Aechmea caudata* na Ilha de Santa Catarina, sul do Brasil. Letras diferentes significam que houve diferença estatística ($p < 0,05$).

Tratamento	Flores tratadas (n)	Número de frutos com sementes		Número médio de sementes por fruto \pm desvio padrão
		n	%	
Polinização cruzada manual	70	60	85,7 a	51,9 \pm 71,1 a
Polinização natural	78	62	80 a	30 \pm 35,3 a
Autopolinização manual	53	9	17 b	0,4 \pm 1,2 b
Geitonogamia	32	4	12,5 b	0,2 \pm 0,5 b
Autopolinização espontânea	78	1	1,3 c	0,01 \pm 0,1 b

De 1.682 flores marcadas, 1.230 (73,1%) produziram frutos, dos quais apenas 372 (30,2%) formaram sementes (tabela 2). Dos 472 frutos que apresentavam algum tipo de dano, apenas 62 formaram sementes (13,1% dos frutos com danos), uma taxa significativamente menor ($p < 0,0001$) da proporção de frutos com sementes entre os frutos sem nenhum dano aparente (40,9%). Dos 1.230 frutos formados, foi quantificada uma média de 4,77 (\pm 12,55) sementes/frutos, representando apenas 1,5% da capacidade máxima de produção de sementes. Caso sejam incluídos os frutos não formados, esta proporção cai para 1,1%. A taxa de germinação foi de 41,0%.

Os danos observados nos frutos de *A. caudata* consistiram basicamente de furos na base desses frutos, realizados principalmente pela borboleta *Strymon oreala* Hewitson (Lepidoptera, Lycaenidae). Lagartas dessa espécie permaneceram na inflorescência e se alimentaram de tecidos florais, principalmente através de orifícios na região do ovário dos

botões florais. Além disso, a ausência de 26,9% de frutos formados nas infrutescências coletadas se deve à herbivoria realizada por gafanhotos, e principalmente por formigas cortadeiras *Acromyrmex* sp..

Tabela 2 – Número e proporção (em % dos frutos formados) de frutos com e sem sementes e número de sementes por fruto de *Aechmea caudata* na UCAD, Ilha de Santa Catarina, sul do Brasil.

	N	%
Total de frutos analisados	1682	100
Frutos formados	1230	73,1
Frutos com danos	472	38,4
Frutos sem sementes	858	69,8
Frutos com sementes	372	30,2

4.4 VISITANTES FLORAIS

No total foram registradas pelo menos 28 espécies animais visitando as flores de *Aechmea caudata* na UCAD (tabela 3). Destas, 16 espécies fizeram visitas legítimas, buscando néctar, pólen ou os dois recursos nas flores. As abelhas, com nove espécies, formaram o grupo mais diverso que visitaram as flores da bromélia, seguido de Lepidoptera, com cinco espécies (tabela 3). Duas espécies de aves foram documentadas, uma cambacica, *Coereba flaveola* (Linnaeus) e uma espécie de beija-flor, *Thalurania glaucopis* (♂ e ♀).

De um total de 647 visitas legítimas registradas, 90,9% foram realizadas por abelhas (figura 5). Dentre estas, a mais freqüente foi *Bombus morio* (Swederus) (41% do total de visitas), seguida de *Euglossa annectans* Dressler e *Plebeia droryana* Friese (figura 6). Estas três espécies de abelhas foram freqüentes nas flores ao longo de toda a floração de *A. caudata*. Diferentemente de *P. droryana*, que geralmente visitava apenas uma flor, na maioria dos registros de *B. morio* e *E. annectans* todas as flores abertas nas inflorescências observadas de *A. caudata* eram visitadas por estas duas espécies de abelhas. O beija-flor *T. glaucopis* foi registrado visitando apenas 16 inflorescências (2,5% do total), sendo que todas as flores abertas foram visitadas, enquanto *C. flaveola* foi observado uma única vez nas flores.

Tabela 3 – Visitantes florais de *Aechmea caudata* registrados na UCAD, Ilha de Santa Catarina, sul do Brasil.

Ordem	Taxon	Recurso	Número de visitas
Apodiformes	<i>Thalurania glaucopis</i>	Néctar	16
Passeriformes	<i>Coereba flaveola</i>	Néctar	1
Araneae	Aranhas	Predação de insetos	
Blattodea	Baratas	Patrulhamento na inflorescência	
Coleoptera	Chrysomelidae	Fora da flor ou herbivoria	
Diptera	Moscas	Fora da flor	
Hymenoptera	Apidae		
	<i>Apis mellifera</i>	Pólen	10
	<i>Bombus brasiliensis</i>	Pólen e néctar	35
	<i>Bombus morio</i>	Pólen e néctar	265
	<i>Euglossa annectans</i>	Pólen e néctar	178
	<i>Euglossa anodorynchi</i>	Pólen e néctar	14
	<i>Plebeia droryana</i>	Pólen	77
	<i>Trigona spinipes</i>	Pólen	6
	Halictidae		
	Augochlorini	Pólen	1
	<i>Caenohalictus sp.</i>	Pólen	1
	Formicidae		
	<i>Acromyrmex sp.</i>	Herbivoria (formiga cortadeira)	
	<i>Camponotus trapezoideus</i>	Patrulhamento na inflorescência	
	<i>Cephalotes angustus</i>	Patrulhamento na inflorescência	
	<i>Crematogaster curvispinosa</i>	Patrulhamento na inflorescência	
	<i>Procryptocerus convergens</i>	Patrulhamento na inflorescência	
	<i>Solenopsis sp.</i>	Patrulhamento na inflorescência	
	<i>Tapinoma atriceps</i>	Patrulhamento na inflorescência	
Lepidoptera	Hesperiidae		43
	<i>Saliana sp.</i>	Néctar	visitas de todas as espécies de borboletas
	Nymphalidae		
	<i>Heliconius erato</i>	Néctar	
	<i>Heliconius ethilla narcaea</i>	Néctar	

continua na próxima página...

Tabela 3 – continuação

Ordem	Táxon	Recurso	Número de visitas
Lepidoptera	Pieridae		
	<i>Phoebis sennae marcelina</i>	Néctar	
	<i>Phoebis</i> sp.	Néctar	
Orthoptera	Gafanhotos	Herbivoria de pétalas	

As flores de *A. caudata* foram visitadas ao longo de todo o dia, desde o início da antese, mas as maiores frequências de visitantes ocorreram entre 11:00 e 12:00 h (figura 7), que correspondeu ao pico de frequência de *Plebeia droryana*. *Bombus morio* foi mais frequente nas flores entre 13:00 e 14:00 h, enquanto *Euglossa annectans* manteve uma taxa de visitação constante e alta entre 09:00 e 12:00 h.

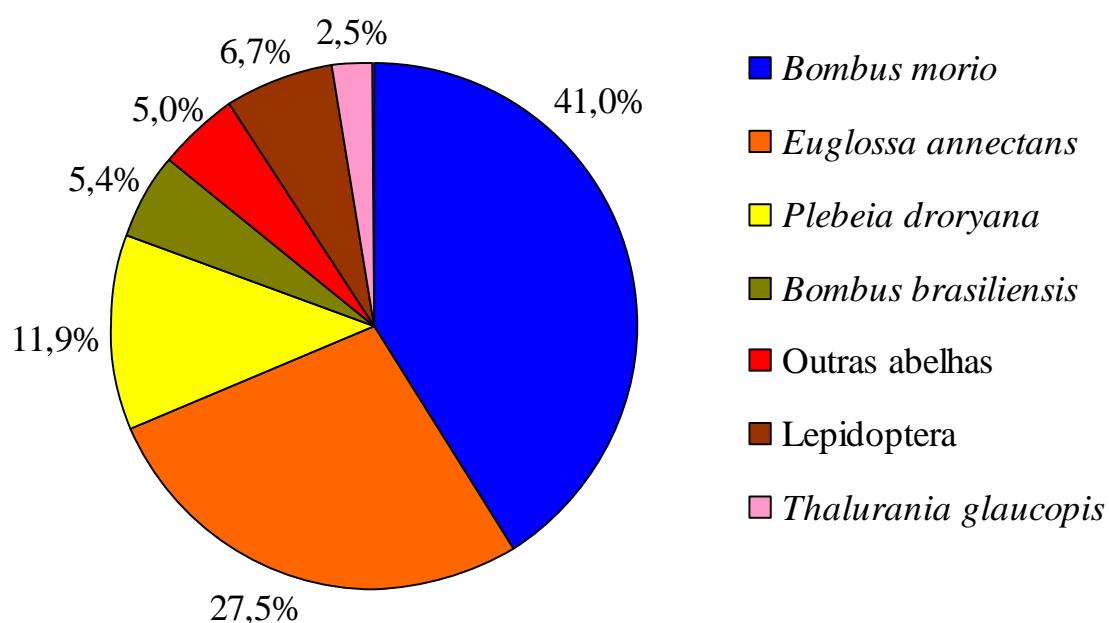


Figura 5 – Frequência relativa dos visitantes florais de *Aechmea caudata* na UCAD, Ilha de Santa Catarina, sul do Brasil.

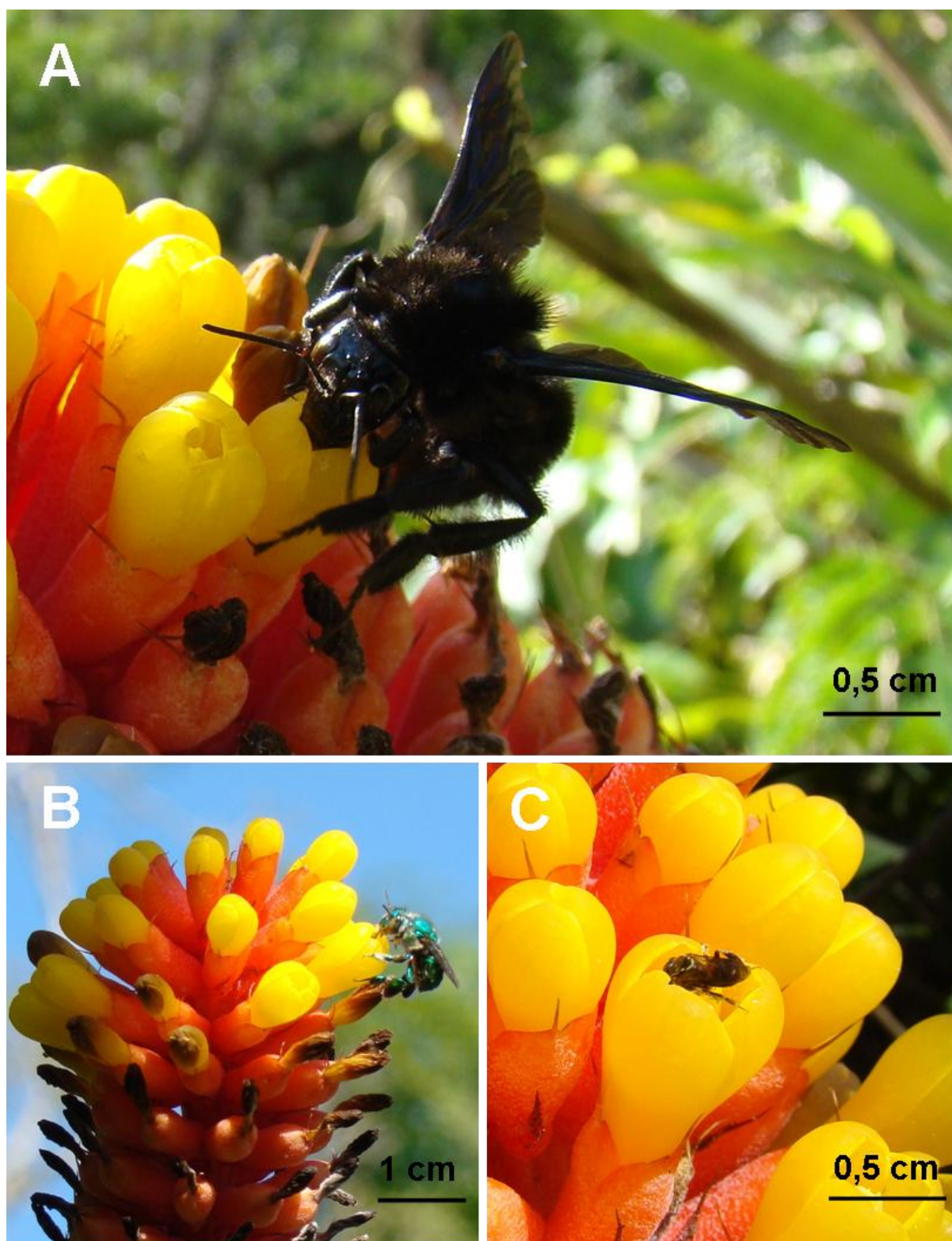


Figura 6 – Visitantes mais frequentes nas flores de *Aechmea caudata* na UCAD, Ilha de Santa Catarina, sul do Brasil. Em ordem decrescente de frequência: (A) *Bombus morio*, (B) *Euglossa annectans* e (C) *Plebeia droryana*. Fotos: Rafael Kamke.

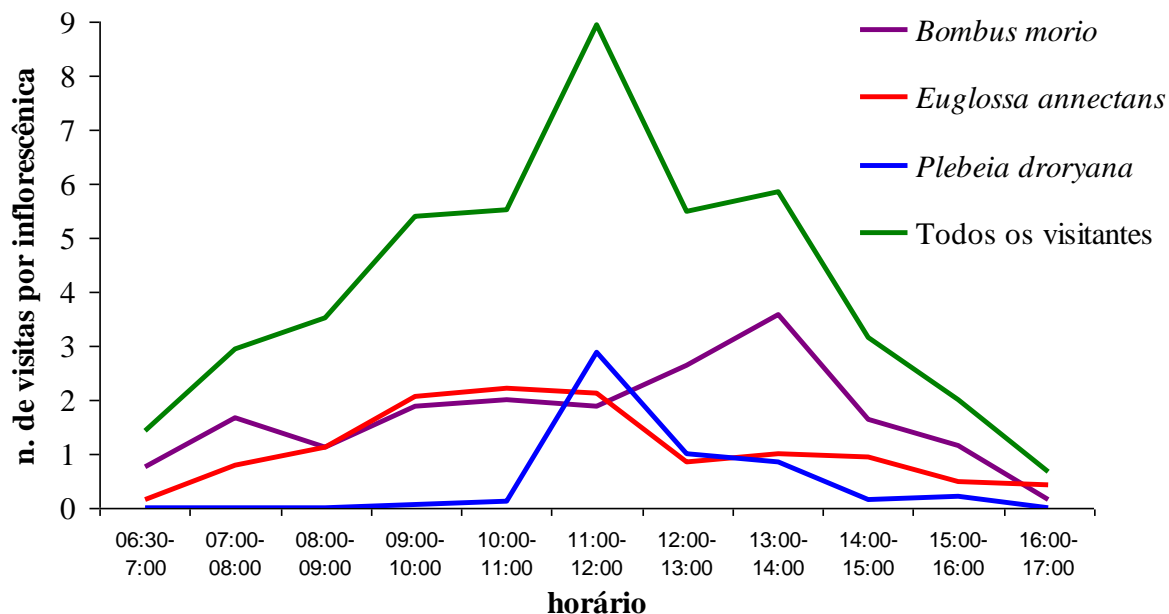


Figura 7 – Número de visitas total e das espécies de visitantes florais mais freqüentes em *Aechmea caudata* ao longo da antese na UCAD, Ilha de Santa Catarina, sul do Brasil.

4.5 POLINIZADORES EFETIVOS

Pelo fato de *Bombus morio*, *Euglossa annectans*, *Plebeia droryana* e *Bombus brasiliensis* Lepeletier terem sido os visitantes mais freqüentes nas flores de *A. caudata*, os testes de eficiência de polinização foram realizados com essas espécies. Embora a freqüência tenha sido baixa, a eficiência de *Thalurania glaucopsis* também foi testada, uma vez que *A. caudata* apresenta características ornitófilas. Além disso, duas e três flores foram tratadas para a abelha *Euglossa anodorynchi* Nemésio e a borboleta *Heliconius erato* (Linnaeus), respectivamente. As visitas de *E. anodorynchi*, *P. droryana*, *H. erato* e *T. glaucopsis* resultaram em frutos que não formaram sementes (tabela 4). Embora as flores visitadas por *E. annectans* e *B. brasiliensis* tenham formado um fruto com uma semente para cada visitante, apenas as visitas de *Bombus morio* promoveram uma alta taxa de frutos que produziram sementes (67%) (tabela 4).

Devido ao fato de apenas *Bombus morio* ter mostrado resultados positivos para os testes de eficiência de polinização, a análise da variância do número de sementes por fruto entre a ordem das flores visitadas foi feita apenas com este visitante floral. Para a amostra obtida (11 flores marcadas como a 1ª flor visitada, 11 para a 2ª flor visitada, 10 para a 3ª flor

visitada e sete para a 4ª flor visitada) não houve diferenças significativas ($p = 0,38$), embora o número de sementes formadas nas primeiras flores visitadas tenha sido quatro vezes maior do que nas quartas flores. (figura 8).

Tabela 4 – Taxa de frutos com sementes e número médio de sementes por fruto nos testes de polinizadores efetivos em *Aechmea caudata*, na Ilha de Santa Catarina, sul do Brasil. Letras iguais não diferem estatisticamente a 5% de significância.

Visitante	Número de flores tratadas (n)	Número de frutos com sementes	Número médio de sementes por fruto
<i>Bombus morio</i>	39	26 (67%) a	11.07 a
<i>Bombus brasiliensis</i>	7	1 (14%) b	0.14 b
<i>Euglossa annectans</i>	33	1 (3%) b	0.03 b
<i>Euglossa anodorynchi</i>	2	0 (0%) b	0 b
<i>Plebeia droryana</i>	12	0 (0%) b	0 b
<i>Thalurania glaucopis</i>	14	0 (0%) b	0 b
<i>Heliconius erato</i>	3	0 (0%) b	0 b

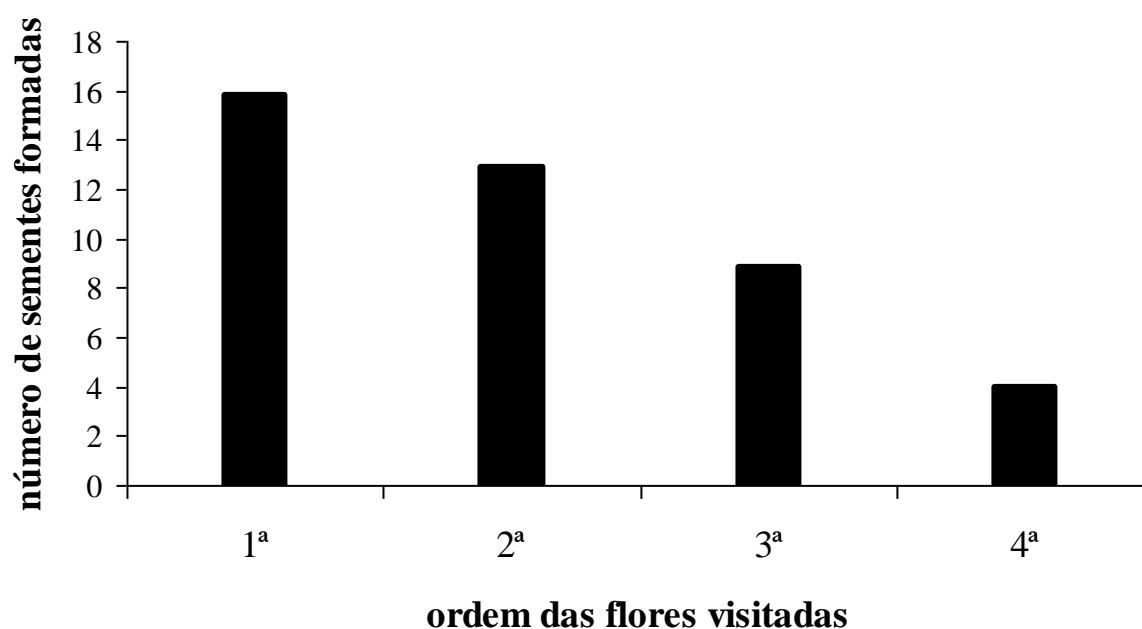


Figura 8 – Número de sementes formadas com base no ordenamento das flores (n=39) de *Aechmea caudata* visitadas por *Bombus morio* na UCAD, Ilha de Santa Catarina, sul do Brasil.

5 DISCUSSÃO

5.1 FENOLOGIA DE FLORAÇÃO

Na área estudada de mata secundária na UCAD, *Aechmea caudata* apresenta um período longo e bem definido de floração, disponibilizando regularmente os recursos florais. Esta estratégia é conhecida como “steady state” e favorece visitantes que forrageiam seguidamente em rotas fixas, denominada de linha de captura (“trap-line”) (Gentry, 1974), ao longo de vários dias, como beija-flores (Feinsinger & Colwell, 1978; Sick, 1997) e abelhas Euglossini e do gênero *Bombus* (Janzen, 1971; Ackerman *et al.*, 1982; Williams & Thomson, 1998). Embora outros padrões fenológicos de floração, como “cornucopia” e “big-bang” (sensu Gentry, 1974), também tenham sido documentados em algumas espécies de Bromeliaceae (Siqueira-filho & Machado, 2001; Canela & Sazima, 2005), a estratégia do tipo “steady state” parece ser a mais comum nessa família (Canela & Sazima, 2003).

Reitz (1983) documentou a floração de *A. caudata* var. *caudata* também nos meses de dezembro e janeiro em áreas de Mata Atlântica em outros municípios de Santa Catarina. Além disso, alguns indivíduos (n=14) floridos foram registrados em outras duas localidades na Ilha de Santa Catarina entre agosto e outubro de 2007, em áreas mais abertas e menos florestadas (obs. pess.) que a estudada no presente trabalho. Aparentemente, indivíduos heliófitos de *A. caudata* não apresentam um período definido de floração, diferentemente do observado para a população esciófita na UCAD, na qual nenhum indivíduo foi observado florescendo fora do período compreendido entre março e junho. Este mesmo padrão foi observado em *A. lindenii*, que floresce apenas de agosto a novembro no sub-bosque de áreas florestadas, enquanto floradas menores ocorrem ao longo de todo o ano em áreas abertas, como restingas (Dorneles, 2006; Lenzi *et al.*, 2006).

5.2 BIOLOGIA FLORAL

O curto período de antese das flores é comum para as espécies de Bromeliaceae e pode estar relacionado, evolutivamente, entre outros fatores, a uma alta eficiência dos polinizadores (Canela & Sazima, 2003). De modo geral, os beija-flores parecem ser altamente eficientes na polinização das bromélias ornitófilas, embora na maioria dos estudos nenhum teste quantitativo de eficiência polinizadora tenha sido realizado. Em *Aechmea lindenii*, por exemplo, a alta eficiência de polinização de *Thalurania glaucopis* resulta, em média, na formação de 86% dos óvulos de uma flor em sementes após uma única visita (Dorneles, 2006). Por outro lado, o comportamento das espécies de beija-flores territorialistas de defender áreas geralmente com grupos clonais de plantas resulta em uma menor taxa de polinização cruzada nestes indivíduos do que nas plantas visitadas por beija-flores “trap-liners”, como observado por Canela & Sazima (2003) em *Aechmea pectinata*.

Embora se verifique uma clara tendência de queda na receptividade do estigma em *A. caudata* ao longo da antese, qualquer visita de um polinizador pode potencialmente resultar em fecundação em qualquer horário em que a flor estiver aberta. A receptividade do estigma ao longo de todo o curto período de antese parece ser um padrão em Bromeliaceae e garante que com uma ou poucas visitas de um polinizador eficiente a polinização cruzada seja promovida (Canela & Sazima, 2003), mesmo no final da antese.

As características florais de *A. caudata* se enquadram claramente na síndrome de ornitofilia (sensu Faegri & van der Pijl, 1971) e são similares às de *A. lindenii* (Dorneles, 2006; obs. pess.), que também ocorre na UCAD. Devido a uma variação no tamanho dos bicos das diferentes espécies de beija-flores (Buzato *et al.*, 2000), o comprimento e formato da corola, entre outros fatores, são características importantes na interação entre plantas ornitófilas e beija-flores (Stiles, 1975). Bromélias com corolas curtas e abertas no ápice, como em *A. caudata*, podem ser visitadas por beija-flores de bico curto e longo (Temeles *et al.*, 2002), mas também por abelhas de língua longa, que além de néctar, também podem coletar pólen (Dorneles, 2006; Lenzi *et al.*, 2006; Cortopassi-Laurino *et al.*, 2009).

O padrão de secreção de néctar em *A. caudata*, cujos maiores volumes e concentração ocorrem no período da manhã, principalmente nas primeiras horas da antese, é característico em Bromeliaceae (Nara & Webber, 2002; Canela & Sazima, 2003, 2005; Machado & Semir, 2006; Dorneles, 2006) e em outras espécies ornitófilas (Stiles, 1975, McDade & Weeks,

2004). Além disso, plantas ornitófilas apresentam, de maneira geral, um padrão consistente de secreção de grandes quantidades de néctar (Stiles, 1976). Entretanto, a soma dos volumes de néctar medidos a cada duas horas ao longo da antese em uma flor de *A. caudata* (15,5 µl) pode ser considerado baixo quando comparado com outras espécies de bromélias ornitófilas, como *A. beeriana* (89,5 µl – Nara & Webber, 2002), *A. lindenii* (37 µl – Dorneles, 2006), *A. pectinata* (79,5 µl – Canela & Sazima, 2003), *Bromelia antiacantha* (74,5 µl – Canela & Sazima, 2005), *Canistrum aurantiacum* (29 µl – Siqueira-Filho & Machado, 2001) e *Vriesea altodaserrae* L.B. Sm. (490,5µl – Machado e Semir, 2006).

5.3 SISTEMA REPRODUTIVO

Os experimentos do sistema reprodutivo demonstram que *Aechmea caudata* é uma espécie autoincompatível, embora alguns frutos nos testes de autopolinização tenham formado poucas sementes. Uma baixa taxa de frutificação nos testes de autopolinização manual também foi obtida em *Bromelia antiacantha* Bertol. (Canela & Sazima, 2005) e *Dyckia ibiramensis* Reitz (Hmeljevski *et al.*, 2007), apesar das análises microscópicas do crescimento do tubo polínico terem resultado em autoincompatibilidade. A inibição da autofertilização é o processo mais conhecido, mas plantas monóicas apresentam outros mecanismos que evitam a autocompatibilidade (Vallejo-Marín & Uyenoyama, 2004). Mecanismos pós-zigóticos de autoincompatibilidade (Lee, 1988), por exemplo, não são detectados apenas por análises do crescimento do tubo polínico e/ou pela quantificação dos frutos formados. Desta maneira, o fato de apenas um baixo número de sementes terem se formado nos frutos oriundos dos tratamentos de autopolinização e de geitonogamia indica a autoincompatibilidade da espécie.

Sendo uma espécie xenogâmica, *A. caudata* é, portanto, dependente de vetores de pólen para a polinização. Bromeliaceae parece ser altamente dependente de polinizadores, pois mesmo em espécies autocompatíveis, diferentes mecanismos florais, como a dicogamia ou a hercogamia, prejudicam a autopolinização espontânea (Canela & Sazima, 2003).

Considera-se que a autoincompatibilidade não seja comum na família Bromeliaceae (Canela & Sazima, 2003). Ao longo da evolução, o crescimento clonal pode tanto favorecer a autocompatibilidade quanto a autoincompatibilidade (Jacquemyn & Honnay, 2008). Em bromélias, além do crescimento clonal, a visitação seguida de flores em uma única

inflorescência amentaria a geitonogamia, reduzindo o sucesso reprodutivo do pólen exógamo nas espécies autocompatíveis. A autocompatibilidade pode ser favorecida evolutivamente em grupos de crescimento clonal nos quais ocorre uma redução na reprodução sexuada, como resultado da limitação de pólen exógamo (Jacquemyn & Honnay, 2008). Em Bromeliaceae, teoricamente, a polinização da maioria das espécies por beija-flores (Sazima *et al.*, 1989), que usam amplas áreas para forrageamento devido à alta mobilidade e necessidade energética (Stiles, 1978), promoveria a polinização cruzada entre vários grupos clonais, não afetando a reprodução sexuada pela limitação de pólen exógamo.

Entretanto, diferentes estratégias podem ser observadas em Bromeliaceae. A geitonogamia que seria promovida nas espécies autocompatíveis *Vriesea ensiformis* (Vell.) Beer e *V. incurvata* Gaudich. pela visita seguida das flores numa mesma inflorescência, é evitada por características fenológicas das espécies, nas quais a maioria dos indivíduos abre apenas uma flor por dia (Araújo *et al.*, 1994). Além disso, a autopolinização também é evitada através da hercogamia e a autocompatibilidade não diminui o sucesso da polinização cruzada nestes exemplos anteriores. Em *Vriesea carinata* Wawra, entretanto, quase metade dos indivíduos monitorados por Araújo *et al.* (1994) abriram duas flores por dia, mas a autopolinização é impedida pela autoincompatibilidade da espécie. Seria esperado que espécies de bromélias sem mecanismos morfológicos que evitam a autopolinização, e nas quais indivíduos abrem muitas flores por dia, como observado em *A. lindenii* (Dorneles, 2006; Lenzi *et al.*, 2006) e *A. caudata*, a autoincompatibilidade favoreceria um aumento no sucesso da polinização cruzada. Sob estes aspectos, o estudo do sistema reprodutivo de mais espécies de bromélias pode vir a confirmar que a autoincompatibilidade na família talvez não seja tão incomum. Além de *A. caudata*, em outras espécies de bromélias estudadas, como *Aechmea beeriana* L.B. Sm. & M.A. Spencer (Nara & Webber, 2002), *A. lindenii* (Dorneles, 2006), *A. pectinata* Baker (Canela & Sazima, 2003), *Bromelia antiacantha* (Canela & Sazima, 2005), *Canistrum aurantiacum* E. Morren (Siqueira-Filho & Machado, 2001), *Dyckia ibiramensis* (Hmeljevski *et al.*, 2007), *D. tuberosa* (Vell.) Beer (Vosgueritchian & Buzato, 2006) e *Vriesea carinata* (Araújo *et al.*, 1994), têm sido observada a autoincompatibilidade ou baixas taxas de autopolinização.

Canela & Sazima (2003) observaram que grandes grupos de indivíduos autoincompatíveis em *Aechmea pectinata* são defendidos por beija-flores territoriais, resultando numa taxa de frutificação menor nesses grupos (clonais) quando comparado a plantas com distribuição isolada, que não são defendidas e, por isso, polinizadas por beija-

flores “trap-liners”, que aumentam o fluxo de pólen exógamo entre os indivíduos. Por outro lado, a autopolinização é o mecanismo reprodutivo mais importante em *Pitcairnia albiflos* Herb., *P. corcovadensis* Wawra, *P. flammea* Lindl. e *P. staminea* Lodd. (Wendt *et al.*, 2001, 2002). Desta forma, a amplitude da distribuição geográfica das espécies de plantas (Wendt *et al.*, 2001), além da distribuição espacial das populações e a dinâmica da comunidade de beija-flores (Canela & Sazima, 2003), são fatores importantes que também devem ser considerados para o sucesso da polinização cruzada e na evolução da compatibilidade em Bromeliaceae.

O sucesso reprodutivo (“fitness”) de uma espécie de planta não deve ser estimado apenas através de eventos pré-dispersivos, uma vez que diferentes etapas do ciclo vital influenciam este processo (Gómez, 2002). Embora nenhum estudo de estabelecimento de plântulas e sobrevivência até indivíduos adultos tenha sido feita, a análise apenas de uma etapa pré-dispersiva (número de sementes formadas) indica que a população de *A. caudata* na UCAD apresenta um baixo sucesso reprodutivo. Em espécies auto-incompatíveis, como *A. caudata*, a limitação de pólen pode resultar em um alto custo reprodutivo, pois ocorre baixo número de sementes formadas (Vallejo-Marín & Uyenoyama, 2004). Este parece ser o caso de *A. caudata* na UCAD. Além disso, plantas ornitófilas gastam muita energia na produção de grandes quantidades de néctar para atrair aves, principalmente beija-flores (Stiles, 1978). Sob este ponto de vista, a população de *A. caudata* estudada, embora não secrete muito néctar em comparação a outras bromélias ornitófilas (*Vriesea altodaserrae* - 490µl/flor/dia, por exemplo – Machado & Semir, 2006), tem um alto custo energético e um baixo sucesso reprodutivo. Ainda assim, o baixo sucesso na polinização cruzada em *A. caudata* na UCAD ocorre pela polinização de *Bombus morio*, evidenciando a importância de co-polinizadores para populações de plantas que não são polinizadas pelo polinizador considerado mais eficiente.

Aparentemente, os danos causados aos botões florais e flores pelas lagartas de *Strymon oreala* têm um alto impacto sobre o sucesso reprodutivo de *A. caudata*, uma vez que quase 40% dos frutos apresentaram algum dano e apenas 13,1% destes frutos formaram sementes. Outras espécies de *Strymon* ocorrem na Ilha de Santa Catarina e estão associadas a diferentes espécies de bromélias (Grohme *et al.*, em preparação), podendo ter um impacto similar nestas bromélias.

Em agosto de 2008, 23% das infrutescências quantificadas na população de *A. caudata* estavam completamente secas. O aborto de sementes e/ou frutos pode ser causado por vários fatores, dentre estes a quantidade e qualidade do pólen exógamo (Lee, 1988). É possível que a população de *A. caudata* na UCAD tenha um alto nível de endogamia e um baixo fluxo

gênico entre os indivíduos e, aparentemente, é uma das poucas populações conhecidas na Ilha de Santa Catarina. O aborto de todos os frutos das infrutescências pode ser resultado também de um baixo fluxo de pólen entre os indivíduos, ou mesmo ser causado por fatores fisiológicos e ambientais. Estudos sobre a diversidade genética e fluxo gênico nesta população poderão esclarecer alguns destes aspectos.

5.4 VISITANTES FLORAIS

Uma alta diversidade de visitantes florais, como registrada em *A. caudata*, também foi documentada em outras espécies de bromélias ornitófilas (Siqueira-Filho e Machado, 2001; Nara & Webber, 2002; Canela & Sazima, 2003; Canela & Sazima, 2005; Kaehler *et al.*, 2005; Dorneles, 2006; Lenzi *et al.*, 2006;). Enquanto borboletas aparentemente não são visitantes freqüentes, as abelhas constituem um grupo visitante floral importante na família Bromeliaceae. Muitas bromélias atraem uma alta riqueza e/ou freqüência de abelhas (Nara & Webber, 2002; Wendt *et al.*, 2002; Canela & Sazima, 2005), podendo representar o grupo mais freqüente em algumas espécies ornitófilas, como *Aechmea nudicaulis* (L.) Griseb. (Grohme *et al.*, 2008), *A. lindenii* (Dorneles, 2006), *Pitcairnia staminea* (Wendt *et al.*, 2001), além de *A. caudata*. Em relação aos beija-flores, *Amazilia fimbriata*, *Thalurania glaucopsis* e *Thalurania* sp. foram registradas em *A. lindenii* por Lenzi *et al.* (2006) na Lagoa do Peri, enquanto Dorneles (2006) registrou apenas *T. glaucopsis* na mesma bromélia na UCAD, ambas as áreas na Ilha de Santa Catarina. O espectro de riqueza e freqüência de beija-flores que visitam bromélias ornitófilas é muito amplo nas diferentes espécies e locais estudados. Enquanto em *Vriesea altodaserrae* oito espécies de beija-flores foram registradas (Kaehler *et al.*, 2005; Machado & Semir, 2006), em *Pitcairnia corcovadensis* apenas uma visita foi documentada (Wendt *et al.*, 2005). A disponibilidade de plantas de outras famílias vegetais como fontes alimentares em (Kessler & Krömer, 2000) e a estrutura da comunidade de beija-flores são alguns dos fatores que influenciam a interação entre bromélias e beija-flores.

Algumas espécies de *Nidularium* e *Vriesea* são visitadas e polinizadas apenas por uma ou duas espécies de beija-flores em determinados locais (veja Varassin & Sazima, 2000 e Kaehler *et al.*, 2005). Por outro lado, bromélias polinizadas por beija-flores mas visitadas também por abelhas, borboletas e cambacicas são consideradas generalistas (Piacentini &

Varassin, 2007). Esta generalização no uso dos recursos florais nas espécies ornitófilas está associada principalmente à presença de corolas curtas e abertas no ápice, que não representam barreiras eficientes para evitar o acesso ao néctar por borboletas, abelhas de língua longa e Passeriformes de bico curto a médio (Sazima & Sazima, 1999; Araújo *et al.*, 2004; Dorneles, 2006; Lenzi *et al.*, 2006), como observado em muitas espécies de *Aechmea*. Entre as abelhas de língua longa, espécies do gênero *Bombus* e *Euglossa* parecem ser capazes de explorar muito bem os recursos de bromélias de corola curta, sendo comumente registradas em algumas espécies de bromélias ornitófilas. Além disso, Bolten & Feinsinger (1978) postularam que abelhas sejam menos freqüentes em plantas com baixa concentração de açúcares no néctar. Desta maneira, a secreção de um néctar com alta concentração de açúcares, aliada à ausência de barreiras morfológicas que impeçam abelhas de língua longa de alcançar este recurso, pode explicar as altas freqüências de *Bombus morio* e *Euglossa annectans* nas flores de *A. caudata*, assim como as altas freqüências de abelhas em outras bromélias com estas características.

A maior freqüência de *E. annectans* nas flores de *A. caudata* no período da manhã pode estar relacionada à disponibilidade de pólen e maior concentração de néctar neste período, como observado também por Canela & Sazima (2005) no padrão de visitação total de abelhas em *Bromelia antiacantha*. O pico de visitação de *Bombus morio* entre 13-14 h pode estar associado à menor freqüência de *E. annectans* e *Plebeia droryana* nas flores de *A. caudata* neste horário. Considerando todos os visitantes, o pico de visitação observado entre 11-12 h, se deve à *Plebeia droryana*, que foi freqüente nas flores apenas neste intervalo de tempo. Espécies de *Plebeia* apresentam tamanho corporal pequeno, sendo que as atividades de forrageamento são mais intensas nos horários mais quentes do dia, como observado por Hilário *et al.* (2001) em *Plebeia pugnax* Moure.

A coleta de pólen por todas as nove espécies de abelhas registradas indica que *A. caudata* é uma importante fonte deste recurso para a apifauna local. O pólen pode ser o único recurso disponível em bromélias melitófilas, como *A. cylindrata* (Kaehler *et al.*, 2005), mas representa também um recurso importante em muitas bromélias ornitófilas, atraindo diferentes espécies de abelhas, principalmente dos gêneros *Bombus*, *Euglossa*, *Partamona*, *Plebeia* e *Trigona* (Siqueira-Filho & Machado, 2001; Nara & Webber, 2002; Canela & Sazima, 2005; Dorneles, 2006). Desta forma, muitas espécies de bromélias constituem recursos importantes de néctar e pólen para as abelhas, como destacado por Cortopassi-Laurino *et al.* (2009) e

Steiner *et al.* (no prelo) que registraram 16 espécies de abelhas nas espécies de Bromeliaceae na Ilha de Santa Catarina.

Sazima & Sazima (1999) documentaram polinização de *Coereba flaveola* em *Aechmea bromeliifolia* (Rudge) Baker, *A. distichantha* Lem. e *Acanthostachys strobilacea* (Schult. f.) Klotzsch em uma área de Mata Atlântica na costa litorânea de São Paulo e postularam que espécies do gênero *Aechmea* e outras bromélias com corolas curtas poderiam ser co-polinizadas pela cambacica em outras áreas. Entretanto, sendo aparentemente rara na área de estudo, apenas uma visita de *C. flaveola* foi documentada em *A. caudata*.

Além dos visitantes florais que buscaram néctar floral e pólen, Dorneles (2006) e Lenzi *et al.* (2006) registraram formigas, vespas, besouros, moscas e abelhas sendo atraídas a nectários extraflorais em *A. lindenii*. Embora *A. caudata* não produza néctar extrafloral, também foi registrado um amplo espectro de visitantes que utilizam as flores ou a inflorescência, principalmente para se alimentar de pétalas, partes reprodutivas e, raramente, néctar floral.

5.5 POLINIZADORES EFETIVOS

Aechmea caudata representa o primeiro caso no gênero no qual uma espécie com características tipicamente ornitófilas não é efetivamente polinizada por beija-flores.

Entre as abelhas, espécies do gênero *Bombus* desempenham o principal papel na polinização de algumas espécies de Bromeliaceae. Dentre as bromélias melitófilas, *Aechmea cylindrata* é polinizada por *Bombus brasiliensis* (Kaehler *et al.*, 2005), enquanto *A. gamosepala* e *Neoregelia* sp. por *B. morio* (Araújo *et al.*, 2004). Além disso, *B. morio* também é freqüente em algumas bromélias ornitófilas como *A. nudicaulis*, *A. lindenii* e *Bromelia antiacantha*, sendo considerada co-polinizadora nestas duas últimas (Araújo *et al.*, 2004; Canela & Sazima, 2005; Dorneles, 2006).

Em média, apenas 3,4% dos óvulos de uma flor de *A. caudata* foram fertilizados e formaram sementes com uma visita de *B. morio*, enquanto uma eficiência cinco vezes maior foi observada em *A. lindenii* (Dorneles, 2006). Não está claro porque as visitas de *B. morio* resultaram em uma eficiência tão variável nas duas espécies de bromélias, tendo em vista que a morfologia e características florais são similares nestas espécies de plantas e o

comportamento das abelhas nas flores de *A. caudata* foi idêntico ao registrado por Dorneles (2006) em *A. lindenii*. Além do mais, o padrão de forrageamento do tipo linha de captura (“trap-line”), que espécies de *Bombus* podem realizar (Williams & Thomson, 1998), foi observado em *B. morio* nas visitas às duas bromélias.

Os experimentos da seqüência das flores visitadas por *B. morio* demonstram claramente que a quantidade de pólen exógeno disponível diminui à medida que as flores são seqüencialmente visitadas na inflorescência. Embora não se tenha verificado nenhuma diferença significativa no número de sementes formadas entre a primeira e a quarta flor visitada, um aumento no número de flores testadas possivelmente indicará diferenças estatísticas.

Apesar de *B. brasiliensis* ter tamanho corporal similar ao de *B. morio*, podendo potencialmente polinizar *A. caudata*, a freqüência e o padrão de forrageamento nas flores foi diferente entre estas espécies. Aparentemente *A. caudata* não é um recurso regularmente explorado por *B. brasiliensis* e/ou esta espécie apresenta baixa densidade populacional na UCAD, pois apenas 35 visitas foram registradas. Em relação às demais abelhas, mesmo que abelhas Euglossini sejam capazes de fazer “trap-line” (Janzen, 1971; Ackerman *et al.*, 1982) e que *Euglossa annectans* tenha sido freqüente nas flores de *A. caudata*, não seria esperado que as duas espécies de *Euglossa* registradas fossem eficientes vetores de pólen. A obtenção de néctar através de glossas extremamente longas evita qualquer contato das estruturas reprodutivas das flores com outra parte do corpo das abelhas nestas espécies. O mesmo é válido para as espécies de borboletas. Contudo, visitas de *Euglossa annectans* originaram a formação de poucas sementes em *A. lindenii* e Dorneles (2006) atribui este resultado ao comportamento de coleta de pólen pelas fêmeas. Uma vez que *Euglossa* spp. coletaram pólen em *A. caudata*, é possível que taxas baixas de polinização cruzada sejam promovidas também por estas duas espécies de abelhas nesta bromélia. O comportamento de coleta de pólen por *Plebeia droryana* em uma ou poucas flores na mesma inflorescência definitivamente não promove polinização cruzada, podendo ser classificada como pilhadora de pólen (veja Kaehler *et al.*, 2005 e Dorneles, 2006).

As 16 visitas registradas de *Thalurania glaucopis* em mais de 60 horas de observações, ao longo de dois meses, indicam que esta espécie de beija-flor se alimentava apenas ocasionalmente em *A. caudata* e que a polinização cruzada poderia não estar sendo realizada por este visitante. As flores marcadas nos testes de polinização efetiva e que foram visitadas exclusivamente por *T. glaucopis* numa única ocasião não formaram nenhuma semente.

Sazima & Sazima (1999) destacam a importância de Passeriformes nectarívoros como co-polinizadores de bromélias ornitófilas em áreas nas quais o polinizador principal (beija-flores) apresenta baixa densidade populacional. Da mesma forma, as abelhas, principalmente do gênero *Bombus*, também são agentes polinizadores importantes na família Bromeliaceae, como evidenciado neste trabalho por *B. morio* que representa o único agente polinizador em *A. caudata*. Estes resultados revelam também que sistemas generalizados de polinização (Waser *et al.*, 1996), nos quais as espécie de plantas são polinizadas por mais de um tipo de polinizador, são encontrados também em plantas que aparentemente são especializadas em apenas um único tipo de polinizador, segundo as características florais (*sensu* Faegri & van der Pijl, 1971), como em Bromeliaceae. Sob este aspecto, o foco apenas no “polinizador potencial”, segundo a síndrome floral, deve ser encarado com cautela (Johnson & Steiner, 2000, Ollerton *et al.*, 2009). Todos os visitantes florais de uma espécie vegetal devem ser considerados (Siqueira-Filho & Machado, 2001) para que co-polinizadores sejam detectados e sua importância relevada, por exemplo, em programas de conservação.

Com base na morfologia floral de *A. caudata* e do bico do beija-flor, esperava-se que *Thalurania glaucopsis* fosse o polinizador mais eficiente na área de estudo para esta bromélia. Flores podem ser efetivamente polinizadas nas situações em que *T. glaucopsis* visita seguidamente mais de um indivíduo de *A. caudata*, fato registrado em apenas três ocasiões (duas plantas seguidamente visitadas, no início da floração da espécie, em março de 2008). É possível que a interação entre *T. glaucopsis* e *A. caudata* apresente oscilações em diferentes anos, sendo necessário um período maior de estudo para verificar este fato. Mas com base nas observações realizadas ao longo da floração em 2008, *T. glaucopsis* não pode ser considerada polinizadora de *A. caudata*. A polinização cruzada não é promovida devido à interrupção do fluxo de pólen pela não visitação seguida dos indivíduos e pelas raras visitas que este beija-flor realiza às flores desta bromélia.

5.6 O QUE EXPLICA A BAIXA FREQUÊNCIA DE *Thalurania glaucopsis* NAS FLORES DE *Aechmea caudata* ?

Tendo em vista que o néctar em *A. caudata* é acessível não somente à *T. glaucopsis*, mas também para as abelhas dos gêneros *Bombus* e *Euglossa*, é preciso considerar que pode

haver competição por este recurso. De fato, competição por néctar entre beija-flores e abelhas, principalmente do gênero *Bombus*, tem sido observada em diversos táxons vegetais (Carpenter, 1979; Brown *et al.*, 1981; Lavery & Plowright, 1985). Beija-flores podem diminuir ou cessar suas visitas nos horários que correspondem ao período em que abelhas são mais freqüentes nas flores (Brown *et al.*, 1981). Os baixos volumes de néctar restantes nas flores durante o período de alta atividade das abelhas tornam o forrageamento muito custoso para beija-flores, que então podem cessar as visitas (Brown *et al.*, 1981). Da mesma forma, a alta freqüência de abelhas nas flores ao longo de toda a antese, aliada a um baixo volume naturalmente secretado por *A. caudata*, pode resultar em uma quantidade reduzida de néctar disponível nas flores ao longo de todo o dia. Dessa maneira, a exploração dessa baixa quantidade de néctar pode ser energeticamente inviável para os beija-flores (Brown *et al.*, 1981), que se alimentavam apenas ocasional e aleatoriamente nesta bromélia na UCAD. O mesmo foi verificado por Wendt *et al.* (2002) em *Pitcairnia corcovadensis*, cujas flores naturalmente oferecem pouco néctar, secretando apenas 0,92µl por dia. Embora esta espécie seja tipicamente ornitófila e nenhuma abelha foi observada nas flores, apenas uma visita de beija-flor foi registrada em mais de 30 h de observações, diferentemente de *P. flamea* na mesma área, que secreta 14,28µl e foi visitada freqüentemente por três espécies de beija-flores (Wendt *et al.*, 2002).

A disponibilidade de outras fontes alimentares também influencia a interação específica entre beija-flores e bromélias (Kessler & Krömer, 2000). De fato, *T. glaucopis* foi freqüente ao longo da antese nas flores de *Vriesea philippocoburgii* Wawra, uma bromélia que tem um período de floração sobreposto com a de *A. caudata* na UCAD (obs. pess.). As espécies de *Vriesea* têm morfologia floral mais restritiva às visitas de abelhas, sendo consideradas especializadas na polinização por beija-flores (Piacentini & Varassin, 2007). Embora *V. philippocoburgii* secreta apenas uma quantidade ligeiramente superior de néctar (26,8µl/flor/dia) (Machado & Semir, 2006) do que *A. caudata* (15,5µl/flor/dia), a ausência de competição resulta na exploração de quase todo o néctar de *V. philippocoburgii* pelo beija-flor *T. glaucopis* na UCAD (obs. pess.).

Além disso, a baixa freqüência de *T. glaucopis* nas flores de *A. caudata* pode também estar relacionada a uma baixa densidade populacional do beija-flor na área de estudo. Assim, a demanda energética diária da população de beija-flores entre março e junho seria suportada por outras flores ornitófilas na área, como *V. philippocoburgii*, sem a necessidade de competir com abelhas por um recurso aparentemente menor, como o fornecido por *A. caudata*. A

constante frequência de *T. glaucopis* nas flores de *A. lindenii* entre os meses de setembro e outubro na mesma área do presente estudo (Dorneles, 2006) pode estar relacionada a uma maior produção de néctar (37,8µl/flor/dia) por esta bromélia e a uma maior demanda energética devido ao período reprodutivo dos beija-flores. Desta forma, mesmo competindo com abelhas, que representaram quase 90% das visitas nas flores de *A. lindenii* (Dorneles, 2006), a polinização cruzada é promovida por *Thalurania glaucopis*, que tem uma demanda energética maior na época de floração desta bromélia.

Os resultados obtidos no presente trabalho reforçam as observações que as interações entre beija-flores e bromélias são influenciadas pela estrutura local da comunidade de beija-flores e a distribuição espacial dos seus recursos alimentares em uma determinada área (Canela & Sazima, 2003, 2005). Dessa maneira, as interações entre *A. caudata* e beija-flores em outros locais podem estar diferentemente estruturadas em comparação ao observado na UCAD.

6 REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

ACKERMAN, J.D.; MESLER, M.R.; LU, K.L. & MONTALVO, A.M. 1982. Food-foraging behavior of male Euglossini (Hymenoptera: Apidae): vagabonds or trapliners?. **Biotropica**, 14(4): 241-248.

ARAÚJO, A.C.; FISCHER, E.A. & SAZIMA, M. 1994. Floração seqüencial e polinização de três espécies de *Vriesea* (Bromeliaceae) na região de 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. In: MARQUES, A.V. & DULEBA, W. (Eds.). **Estação Ecológica Juréia-Itatins: ambiente físico, flora e fauna**. Ribeirão Preto, Holos Editora. p.162-171.

AYRES, M.; AYRES JR., M.; AYRES, D.L. & SANTOS, A.A.S. 2007. **BioEstat: Aplicações estatísticas nas áreas das ciências bio-médicas**. Versão 5.0. Belém, UFPA. 339p.

BOLTEN, A.B. & FEINSINGER, P. 1978. Why do hummingbird flowers secrete dilute nectar? **Biotropica**, 10(4): 307-309.

BROWN, J.H.; KODRIC-BROWN, A.; WHITHAM, T.G. & BOND, H.W. 1981. Competition between hummingbirds and insects for the nectar of two species of shrubs. **The Southwestern Naturalist**, 26(2): 133-145.

BUZATO, S.; SAZIMA, M. & SAZIMA, I. 2000. Hummingbird-pollinated floras at three Atlantic Forest sites. **Biotropica**, 32(4b): 824-841.

CANELA, M.B.F. & SAZIMA, M. 2003. *Aechmea pectinata*: a hummingbird-dependent bromeliad with inconspicuous flowers from the rainforest in South-eastern Brazil. **Annals of Botany**, 92(5): 731-737.

CANELA, M.B.F. & SAZIMA, M. 2005. The pollination of *Bromelia antiacantha* (Bromeliaceae) in Southeastern Brazil: ornithophilous versus melittophilous features. **Plant Biology**, 7(4): 411-416.

CARPENTER, F.L. 1979. Competition between hummingbirds and insects for nectar. **American Zoologist**, 19(4): 1105-1114.

CECCA, Centros de Estudos da Cultura e Cidadania. 1997. **Unidades de conservação e áreas protegidas da Ilha de Santa Catarina: caracterização e legislação**. Florianópolis, Ed. Insular. 160p.

CORTOPASSI-LAURINO, M.; ZILLIKENS, A. & STEINER, J. 2009. Pollen sources of the orchid bee *Euglossa annectans* Dressler 1982 (Hymenoptera: Apidae, Euglossini) analyzed from larval provisions. **Genetics and Molecular Research**, 8(2): 546-556.

DAFNI, A. 1992. **Pollination ecology: a practical approach**. New York, IRL, 250p.

DAFNI, A. & MAUÉS, M.M. 1998. A rapid and simple procedure to determine stigma receptivity. **Sexual Plant Reproduction**, 11(3): 177-180.

DORNELES, L.L. 2006. **Biologia da polinização de *Aechmea lindenii* (Bromeliaceae) e as fontes de alimento utilizadas por *Euglossa annectans* (Apidae: Euglossina) em áreas florestais da Ilha de Santa Catarina**. Trabalho de Conclusão do Curso de Ciências Biológicas da Universidade Federal de Santa Catarina, Florianópolis, 57p.

FAEGRI, K. & VAN DER PIJL, L. 1971. **The principles of pollination ecology**. 2nd ed., Oxford, Pergamon Press Ltd. 291p.

FEINSINGER, P. & COLWELL, R.K. 1978. Community organization among neotropical nectar-feeding birds. **American Zoologist**, 18(4): 779-795.

FUMERO-CABÁN, J.J. & MELÉNDEZ-ACKERMAN, E. 2007. Relative pollination effectiveness of floral visitors of *Pitcairnia angustifolia* (Bromeliaceae). **American Journal of Botany**, 94(3): 419-424.

GENTRY, A. H. 1974. Flowering phenology and diversity in tropical Bignoniaceae. **Biotropica**, 6(1): 64-68.

GÓMEZ, J.M. 2002. Generalización en las interacciones entre plantas y polinizadores. **Revista Chilena de Historia Natural**, 75(1): 105-116.

GROHME, S.; ZILLIKENS, A. & STEINER, J.. 2008. Diversity, foraging behaviour, and diel pattern of bees visiting flowers of *Aechmea nudicaulis* (Bromeliaceae) on Santa Catarina Island, Southern Brazil. In: DE JONG, D.; FRANCOY, T.M. & SANTANA, W.C. (Eds.). **Anais do VIII Encontro sobre Abelhas**. Ribeirão Preto, SP, Brasil. p. 491.

GROHME, S.; SCHMID, V.; KAMKE, R.; STEINER, J. & ZILLIKENS, A. 2009. Association of three species of *Strymon* Hübner (Lepidoptera: Lycaenidae) with bromeliads in southern Brazil. **Em preparação**.

HILÁRIO, S.D.; IMPERATRIZ-FONSECA, V.L. & KLEINERT, A.M.P. 2001. Responses to climatic factors by foragers of *Plebeia pugnax* Moure (*In Litt.*) (Apidae, Meliponinae). **Revista Brasileira de Biologia**, 61(2): 191-196.

HMELJEVSKI, K.V.; REIS, A.; REIS, M.S.; ROGALSKI, J.M.; NETO, C.D. & LENZI, M. 2007. Resultados preliminares da biologia reprodutiva de *Dyckia ibiramensis* Reitz (Bromeliaceae): uma espécie rara e endêmica de Santa Catarina. **Revista Brasileira de Biociências**, 5(1): 267-269.

JACQUEMYN, H. & HONNAY, O. 2008. Mating systems evolution under strong clonality: towards self-compatibility or self-incompatibility? **Evolutionary Ecology**, 22(3): 483-486.

JANZEN, D.H. 1971. Euglossine bees as long-distance pollinators of tropical plants. **Science**, 171(3967): 203-205

JOHNSON, S.D. & STEINER, K.E. 2000. Generalization versus specialization in plant pollination systems. **Tree**, 15(4): 140-143.

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(6): 659-669.

LAVERTY, T.M. & PLOWRIGHT, R.C. 1985. Competition between hummingbirds and bumble bees for nectar in flowers of *Impatiens biflora*. **Oecologia**, 66(1): 25-32.

LEE, T. 1988. 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.

LENZI, M.; MATOS, J. Z. & ORTH, A.I. 2006. Variação morfológica e reprodutiva de *Aechmea lindenii* (E. Morren) Baker var. *lindenii* (Bromeliaceae). **Acta Botanica Brasilica**, 20(2): 487-500.

MACHADO, C.G. & SEMIR, J. 2006. Fenologia da floração e biologia floral de bromélias ornitófilas de uma área da Mata Atlântica do Sudeste brasileiro. **Revista Brasileira de Botânica**, 29(1): 163-174.

MARQUES, A.R. & LEMOS-FILHO, J.P. 2008. Fenologia reprodutiva de espécies de bromélias na Serra da Piedade, MG, Brasil. **Acta Botanica Brasilica**, 22(2): 417-424.

MARTINELLI, G.; VIEIRA, C.M.; GONZALEZ, M.; LEITMAN, P.; PIRATININGA, A.; COSTA, A.F. & FORZZA, R.C. 2008. Bromeliaceae da Mata Atlântica brasileira: lista de espécies, distribuição e conservação. **Rodriguésia**, 59(1): 209-258.

MCDADE, L.A. & WEEKS, J.A. 2004. Nectar in hummingbird-pollinated neotropical plants II: interactions with flower visitors. **Biotropica**, 36(2): 216-230.

NARA, A.K. & WEBBER, A.C. 2002. Biologia floral e polinização de *Aechmea beeriana* (Bromeliaceae) em vegetação de baixio na Amazônia Central. **Acta Amazonica**, 32(4): 571-588.

OLLERTON, J.; ALARCÓN, R.; WASER, N.M.; PRICE, M.V.; WATTS, A.; CRANMER, L.; HINGSTON, A.; PETER, C.I. & ROTENBERRY, J. 2009. A global test of the pollination syndrome hypothesis. **Annals of Botany**, 103: 1471-1480.

PIACENTINI, V.Q. & VARASSIN, I.G. 2007. Interaction network and the relationships between bromeliads and hummingbirds in an area of secondary Atlantic rain forest in southern Brazil. **Journal of Tropical Ecology**, 23(6): 663-671.

REITZ, R. 1983. Bromeliáceas e a malária – bromélia endêmica. **Flora Ilustrada Catarinense**. Herbário Barbosa Rodrigues, Itajaí, Santa Catarina. 797p.

SAZIMA, I.; VOGEL, S. & SAZIMA, M. 1989. Bat pollination of *Encholirium glaziovii*, a terrestrial bromeliad. **Plant Systematics and Evolution**, 168(3-4): 167-179.

SAZIMA, M.; BUZATO, S. & SAZIMA, I. 1995. Polinização de *Vriesea* por morcegos no sudeste brasileiro. **Bromélia**, 2(4): 29-37.

SAZIMA, M. & SAZIMA, I. 1999. The perching bird *Coereba flaveola* as a co-pollinator of bromeliad flowers in southeastern Brazil. **Canadian Journal of Zoology**, 77(1): 47-51.

SICK, H. 1997. **Ornitologia brasileira**. Segunda edição, Rio de Janeiro, Editora Nova Fronteira. 912p.

SIQUEIRA-FILHO, J.A. & MACHADO, I.C.S. 2001. Biologia reprodutiva de *Canistrum aurantiacum* E. Morren (Bromeliaceae) em remanescentes da floresta atlântica, Nordeste do Brasil. **Acta Botanica Brasilica**, 15(3): 427-443.

STEINER, J.; ZILLIKENS, A.; KAMKE, R.; FEJA, E.P. & FALKENBERG, D.B. Submetido. Bees and melittophilous plants of secondary Atlantic Forest habitats at Santa Catarina Island, Southern Brazil. **Oecologia Brasiliensis**, “no prelo”.

STILES, F.G. 1975. Ecology, flowering phenology, and hummingbird pollination of some Costa Rican *Heliconia* species. **Ecology**, 56(2): 285- 301.

STILES, F.G. 1976. Taste preferences, color preferences, and flower choices in hummingbirds. **The Condor**, 78:10-26.

STILES, F.G. 1978. Ecological and evolutionary implications of bird pollination. **American Zoologist**, 18(4): 715- 727.

TEMELES, E.J.; LINHART, Y.B.; MASONJONES, M. & MASONJONES, H.D. 2002. The role of width in hummingbird bill length-flower length relationships. **Biotropica**, 34(1): 68-80.

TSCHAPKA, M. & VON HELVERSEN, O. 2007. Phenology, nectar production and visitation behaviour of bats on the flowers of the bromeliad *Werauhia gladioliflora* in a Costa Rica lowland rain forest. **Journal of Tropical Ecology**, 23(4): 385-395.

VALLEJO-MARÍN, M. & UYENOYAMA, M.K. 2004. On the evolutionary costs of the self-incompatibility: incomplete reproductive compensation due to pollen limitation. **Evolution**, 58(9): 1924-1935.

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**, nova série 11/12:57-70.

VOSGUERITCHIAN, S.B. & BUZATO, S. 2006. Reprodução sexuada de *Dyckia tuberosa* (Vell.) Beer (Bromeliaceae, Pitcairnioideae) e interação planta-animal. **Revista Brasileira de Botânica**, 29(3): 433-442.

WASER, N.M.; CHITTKA, L.; PRICE, M.V.; WILLIAMS, N.M. & OLLERTON, J. 1996. Generalization in pollination systems, and why it matters. **Ecology**, 77(4): 1043-1060.

WENDT, T.; CANELA, M.B.F.; FARIA, A.P.G. & RIOS, R.I. 2001. Reproductive biology and natural hybridization between two endemic species of *Pitcairnia* (Bromeliaceae). **American Journal of Botany**, 88(10): 1760-1767.

WENDT, T.; CANELA, M.B.F.; KLEIN, D.E. & RIOS, R.I. 2002. Selfing facilitates reproductive isolation among three sympatric species of *Pitcairnia* (Bromeliaceae). **Plant Systematics and Evolution**, 232(3-4): 201-212.

WILLIAMS, N.M. & THOMSON, J.D. 1998. Trapline foraging by bumble bees: III. Temporal patterns of visitation and foraging success at single plants. **Behavioral Ecology**, 9(6): 612-621.