

## Variação morfológica e reprodutiva de *Aechmea lindenii* (E. Morren) Baker var. *lindenii* (Bromeliaceae)

Maurício Lenzi<sup>1,3</sup>, Josy Zarur de Matos<sup>2</sup> e Afonso Inácio Orth<sup>1</sup>

Recebido em 17/06/2005. Aceito em 25/11/2005

**RESUMO** – (Variação morfológica e reprodutiva de *Aechmea lindenii* (E. Morren) Baker var. *lindenii* (Bromeliaceae)). Buscou-se determinar o efeito da intensidade luminosa sobre as características morfológicas e reprodutivas de *A. lindenii*, em ambientes de restinga herbácea (alta luminosidade) e sub-bosque de restinga arbórea (baixa luminosidade), em Florianópolis, SC, onde os resultados indicam que a luminosidade pode influenciar no seu fenótipo, produção de néctar, fenologia e sucesso reprodutivo. As plantas esciófitas são maiores e apresentam um período de floração em torno de 120 dias, enquanto que as heliófitas são menores e florescem ao longo de todo o ano. A espécie apresenta atributos florais à ornitofilia, estando o volume ( $16,7 \mu\text{L} \pm 4$ ) e concentração (27,25%) do néctar produzido pelas flores dentro do esperado para espécies polinizadas por beija-flores. A freqüente visitação de *Amazilia fimbriata*, *Thalurania glaucopsis* e *Thalurania* sp. (Trochilidae) confirma esta observação, porém abelhas e borboletas também foram consideradas potenciais polinizadores, sugerindo co-evolução de síndromes florais secundárias. Baseando-se nos resultados dos testes de polinizações manuais e no desenvolvimento dos tubos polínicos, pode-se concluir que a espécie não apresenta auto-incompatibilidade, formando frutos com sementes férteis, com germinação superior a 80%, oriundas tanto de fecundação cruzada quanto da autopolinização. A população heliófita apresentou elevadas taxas de partenocarpia (52, 95%) e mostrou ser um método seguro e eficaz de se avaliar a fertilização das flores, podendo-se assim, relacionar a sua freqüência e abundância à ausência ou ineficiência dos visitantes florais. Os frutos e sementes foram dispersos por pássaros das famílias Thraupidae e Pipridae e predados por lagartas da borboleta *Tecla* sp. (Lycaenidae).

**Palavras-chave** : Bromeliaceae, Floresta Atlântica, partenocarpia, sistema reprodutivo, síndromes florais

**ABSTRACT** – (Morphological and reproductive variation of *Aechmea lindenii* (E. Morren) Baker var. *lindenii* (Bromeliaceae)). The purpose of this study was to determine the effect of the luminosity on morphological and reproductive characteristics of *A. lindenii*, in environments of “restinga herbácea” (high luminosity) and on an understory of a “restinga arbórea” (low luminosity), in Florianópolis, SC, where the results indicate that the luminosity can influence the bromeliad’s phenotype, nectar production, phenology and reproductive success. The shade tolerant plants are bigger and present a flowering period of around 120 days, while the heliophytic plants are smaller and blossom throughout all year. The species presents ornithophilous floral attributes, being the volume ( $16,7 \mu\text{L} \pm 4$ ) and concentration (27,25%) of the nectar produced by the flowers characteristic of a hummingbird pollinated flower. The frequent visitation of *Amazilia fimbriata*, *Thalurania glaucopsis* and *Thalurania* sp. (Trochilidae) confirms this suggestion; however bees and butterflies can also be considered potential pollinators, suggesting co-evolution of secondary floral syndromes. Based on the results of manual pollination tests and on the development of the polinic tubes, can be concluded that the species does not present self-incompatibility, forming fruits with fertile seeds, with a germination rate higher than 80%, both in cross-pollination as well as in selfing tests. The heliophytic population presented a high rate of parthenocarp (52, 95%) and showed to be a safe and efficient method to evaluate the fertilization of the flowers, being possible to relate the frequency and abundance of parthenocarp to the absence or inefficiency of the pollinators. The fruits and seeds were dispersed by birds of the families Thraupidae and Pipridae and predated by larva of the butterfly *Tecla* sp. (Lycaenidae).

**Key words**: Bromeliaceae, Atlantic rainforest, breeding systems, floral syndromes, parthenocarp

### Introdução

A família *Bromeliaceae* está dividida em três subfamílias: Pitcairnioideae, Tillandsioideae e Bromelioideae (Reitz 1983), com aproximadamente 3.126 táxons (espécies e subespécies) distribuídos nas

Américas (Martinelli 2000), dos quais aproximadamente 200 espécies e variedades estão presentes no Estado de Santa Catarina, Brasil (Reitz 1983). Das 1.056 espécies de bromélias encontradas na Mata Atlântica, 66% são endêmicas, sendo que 119 espécies estão em perigo de extinção, 188 são vulneráveis e 58

<sup>1</sup> Universidade Federal de Santa Catarina, Departamento de Fitotecnia, Centro de Ciências Agrárias, Programa de Pós-Graduação em Recursos Genéticos Vegetais, C. Postal 476, CEP 88040-900, Florianópolis, SC, Brasil

<sup>2</sup> Universidade de Alicante, Instituto Universitario de Investigación de Biodiversidad, Centro Iberoamericano de Investigación de la Biodiversidad, Carretera San Vicente - del Raspeig, s/n, 03690, San Vicente, Alicante, España

<sup>3</sup> Autor para correspondência: mlenzi\_pgrgv@yahoo.com.br

estão próximas da extinção (Martinelli 2000).

*Aechmea lindenii* (E. Morren) Baker var. *lindenii*, subfamília Bromelioidae, é uma bromélia endêmica, com ocorrência restrita à faixa litorânea dos estados de Santa Catarina e parte do Rio Grande do Sul. Trata-se de espécie heliófita ou mais raramente de luz difusa, em forma de roseta tubular (bromélia tanque), com poucas folhas, cujas plantas ocorrem sobre afloramentos rochosos, dunas, sub-bosques das matas arbóreas de restinga e interior da Floresta Pluvial de Encosta Atlântica. Nesses locais, podem apresentar hábito epífita, rupícola e terrícola (Reitz 1983). Atualmente é considerada rara e ameaçada de extinção, pois a fragmentação, destruição dos seus habitats e coleta ilegal têm reduzido drasticamente suas populações naturais.

Embora, já se saiba que, o componente genético e as variações ambientais, como incidência luminosa, temperatura e o balanço de água podem exercer efeito sobre a morfologia, distribuição (Scarano *et al.* 2001; Scarano 2002) e produção de recursos tróficos nas plantas (Faegri & van der Pijl 1979; Araújo *et al.* 1994), acredita-se que, a presença ou ausência de polinizadores em diferentes ambientes pode vir a atuar também, como força seletiva em aspectos reprodutivos.

A maioria das espécies de bromélias está relacionada à ornitofilia (Martinelli 1997; Siqueira Filho 1998), em especial aos beija-flores (Canela & Sazima 2003). Por outro lado, os insetos são responsáveis pela polinização da maioria das plantas tropicais (Bawa *et al.* 1985) e a entomofilia, apesar de pouco constatada na família Bromeliaceae (Benzing 2000), tem sido considerada uma estratégia de polinização intermediária, e em muitos casos, funcional (Siqueira Filho 1998; Benzing 2000; Siqueira Filho & Machado 2001).

Em Bromeliaceae a autocompatibilidade é tida como freqüente e predominante (Siqueira Filho 1998; Siqueira Filho & Machado 2001), apesar de muitas espécies apresentarem a alogamia como mecanismo reprodutivo preferencial e serem dependentes de agentes polinizadores para a fertilização das flores (Araújo *et al.* 1994; Siqueira Filho & Machado 2001).

A partenocarpia é a produção de frutos sem sementes (Verdú & García-Fayos 1998) e sua ocorrência pode estar relacionada a problemas fisiológicos das plantas e na ineficiência dos polinizadores (Zangerl *et al.* 1991), bem como, para a atração dos dispersores e defesa dos frutos férteis contra predadores (Fuentes 1995; Werpachowski *et al.* 2004). As bromélias apresentam dispersão pelo vento

e animais (Reitz 1983; Benzing 2000), sendo que, em Bromeliodeae os frutos estão mais adaptados à dispersão endozoocórica, realizada preferencialmente por pássaros frugívoros (Benzing & Kaelyn 1998).

A reprodução vegetativa é considerada uma estratégia vantajosa em diferentes situações, em especial na ocupação de novos ambientes, por outro lado, pode favorecer o cruzamento sexual entre clones e indivíduos aparentados, principalmente em espécies autocompatíveis (Richards 1997; Kittelson & Maron 2000). No gênero *Aechmea*, a reprodução vegetativa via estolões parece ser comum, sendo em geral, investida a formação de um perfilho por ano (Sampaio & Perissé 2002). Apesar de *A. lindenii* ser estolonífera (Reitz 1983), não há registros do número de perfilhos emitidos anualmente e se existe relação entre essa fase vegetativa e a sexuada.

Neste contexto, o objetivo deste estudo é o determinar a ecologia reprodutiva de *A. lindenii* e verificar se a variação de luminosidade, em diferentes ambientes (beira de praia e sub-bosque), pode acarretar mudanças nos padrões morfológicos, fenológicos, e na funcionalidade dos sistemas de reprodução e polinização da espécie. Procura-se também, constatar e caracterizar a partenocarpia nesta espécie estudada, buscando relacionar a sua ocorrência à ausência ou ineficiência dos polinizadores.

## Material e métodos

Locais de estudo – Os estudos foram conduzidos no município de Florianópolis, localizado na Ilha de Santa Catarina, Brasil. A ilha possui uma área de 436,5 km<sup>2</sup> e está localizada entre 27°10' e 27°50'S e 48°25' e 48°35'W. O clima da Ilha de Santa Catarina enquadra-se no tipo Cfa na classificação de Köppen (1948), com temperatura, precipitação pluviométrica e umidade relativa do ar anuais médias de 22 °C 1.400 mm, 1.800 mm e (82, 14%), respectivamente (Cecca 1997).

Os dados foram obtidos em duas áreas de estudo, ambas inseridas na Floresta Tropical de Encosta Atlântica, distando aproximadamente 32 km entre si: a primeira, com alta luminosidade e vegetação de restinga herbácea, localizada na costa leste da ilha, na Praia Mole (27°36'01''S e 48°28'51''W). A segunda, com baixa incidência luminosa, no sub-bosque de Restinga Arbórea, inserida no interior do Parque Municipal da Lagoa do Peri (27°44'36''S e 48°30'65''W).

Distribuição espacial – Foram realizadas observações preliminares sobre a distribuição das populações

heliófitas e esciófitas, bem como do substrato que a espécie utiliza como suporte.

**Fenologia** – Os dados foram obtidos no período de 22 de maio/2004 a 30 de maio/2005, durante visitas sistemáticas quinzenais às duas populações. As fenofases foram avaliadas qualitativamente e divididas em duas categorias: não fértil (sem floração) e fértil (floração e frutificação), sendo neste último caso, avaliadas em botões florais, flores em antese, frutos verdes e maduros e dispersão.

**Morfologia** – As medidas da altura das plantas ( $n = 30$ ), desde a base até o ápice da maior folha, bem como das folhas, escapos e estruturas florais foram determinados com auxílio de fita métrica e paquímetro.

**Biologia floral** – Os estudos relacionados às síndromes de polinização foram determinados seguindo-se o proposto por Faegri & van der Pijl (1979), sobre: morfologia e coloração do escapo floral, flores, brácteas e das inflorescências, como também dos horários de abertura das flores, liberação do pólen, viabilidade do estigma, número de flores por inflorescência e do número dessas abertas ao dia.

O volume de néctar (néctar diário) (Dafni 1992) foi determinado nas flores ( $n = 30$ ) ensacadas na pré-antese, e em ambos os ambientes, entre 7 h e 19 h utilizando-se de microcapilares de 10  $\mu$ L. A concentração do néctar foi medida com um refratômetro portátil com escala de 0 a 50% °BRIX (Bellingham & Stanley, modelo Eclipse).

A estimativa do número de grãos de pólen foi feita mediante sua retirada das anteras ( $n = 2$ ) de seis flores de plantas distintas ensacadas na pré-antese, diluídas em 0,5 mL de ácido láctico a 85%. A contagem do número de grãos de pólen por flor foi realizada em quatro amostras de 1,5  $\mu$ L de cada frasco separadas em lâminas reticuladas, e observadas sob microscópio óptico com aumento de 100X (Kearns & Inouye 1993). O número de óvulos foi determinado através do corte da parede do ovário ( $n = 12$ ), seguindo a contagem dos mesmos sob estereomicroscópio (16X de aumento). A razão pólen/óvulo (Cruden 1977) foi obtida a partir destes dados.

A receptividade do estigma foi testada quimicamente adaptando-se a técnica proposta por Galen & Plowright (1987), em 10 flores femininas e em cinco inflorescências distintas, com peróxido de hidrogênio a 10%, em diferentes horários do dia.

**Sistema reprodutivo** – Seguiu-se à técnica de coloração de Martin (1959) para observação do crescimento do

tubo polínico sobre o pistilo, sendo que dez pistilos foram polinizados manualmente (cinco de autopolinização e cinco de polinização cruzada), coletados e fixados em FAA 50%, após um intervalo de 24 h, cujas observações foram feitas sob microscópio invertido Olympus IMT-2.

O sistema reprodutivo sexual foi caracterizado através de testes de polinização manual em 34 plantas previamente ensacadas: 1) Para a polinização aberta (controle) foram marcados 10 indivíduos e suas flores acompanhadas, sob condições naturais de polinização, sem manipulação; 2) no tratamento de polinização cruzada, utilizaram-se cinco plantas, suas flores foram emasculadas e o pólen proveniente de flores de plantas distintas depositado sobre os estigmas da mesma; 3) o tratamento de autopolinização espontânea foi desenvolvido em cinco plantas, suas flores foram ensacadas no dia que antecedeu a antese; 4) para o tratamento de autopolinização manual (geitonogamia) marcaram-se seis indivíduos, onde se seguiu a mesma metodologia da polinização cruzada manual (2), porém, com grãos de pólen provenientes de flores da mesma planta; 5) para o tratamento de apomixia (agamospermia) utilizaram-se oito plantas, suas flores foram ensacadas na pré-antese e em seguida emasculadas.

Após 30 dias dos experimentos, os frutos gerados dos diversos testes de polinização foram avaliados e o número de sementes contado. A formação de frutos partenocárpicos foi acompanhada e determinada nas flores utilizadas nos experimentos de polinização. Dessa forma, foram estabelecidas para cada teste de polinização às proporções flor/fruto (*fruit set*), semente/fruto (*seed set*) e a sua relação com a formação de frutos partenocárpicos.

Foram quantificados o comprimento (mm), diâmetro (mm) e peso (g) de frutos férteis e partenocárpicos coletados aleatoriamente em infrutescências de *A. lindenii* nas duas populações estudadas.

Testes de germinação das sementes oriundas dos tratamentos de polinização foram realizados em rolos de papel filtro, em uma BOD ( $\geq 28$  °C) sob fotoperíodo de 12 horas. O delineamento experimental foi inteiramente casualizado, com cinco repetições, considerando-se como uma unidade experimental cada grupo de 100 sementes.

A reprodução assexuada via estolões foi avaliada em campo durante o acompanhamento fenológico da espécie.

**Dispersão** – Foram feitas observações no campo, em horários variados do dia, sobre os dispersores dos

diásporos de *A. lindenii*, com o auxílio de binoculares. Os critérios para análise de dispersão dos frutos e sementes seguiram os padrões morfológicos propostos por Benzing & Kaelyn (1998) para bromélias com frutos carnosos.

Visitantes florais – As sessões de observações ocorreram em dias alternados ao longo de toda a época de floração da espécie, totalizando quatro horas diárias. Foram acompanhados e anotados diretamente no campo a presença, frequência de visitas e o comportamento dos visitantes florais (Araújo *et al.* 1994; Siqueira Filho 1998). Os beija-flores foram observados com o auxílio de binoculares e os insetos foram coletados com auxílio de redes entomológicas, posteriormente alfinetados, identificados e depositados em gavetas entomológicas no acervo do Laboratório de Entomologia Agrícola/CCA/UFSC.

Predação – Foram feitas observações no campo, sobre os predadores das inflorescências e infrutescências de *A. lindenii*. Coletaram-se infrutescências (n = 33) com frutos em início de maturação, num total de 16 infrutescências de plantas heliófitas e 17 de plantas esciófitas. Posteriormente, foram armazenadas em

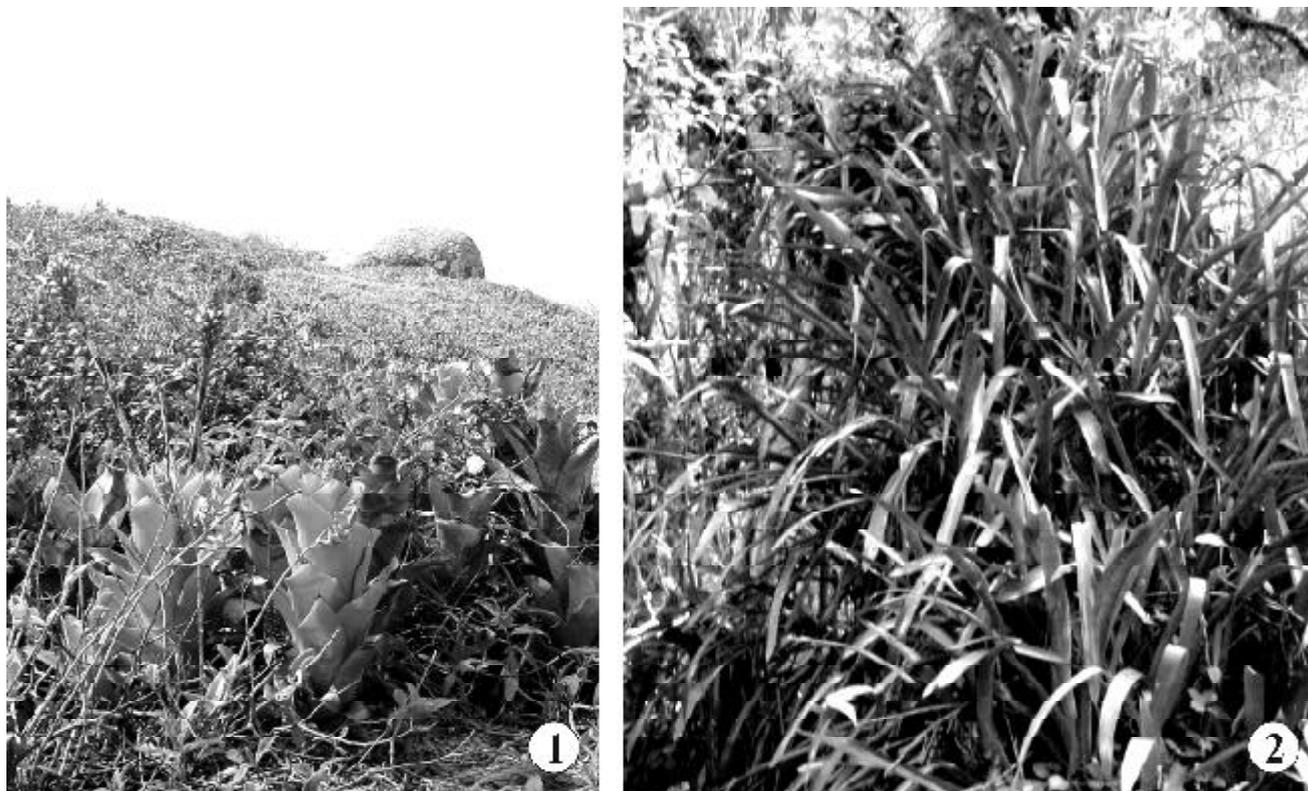
gaiolas teladas, sob fotoperíodo de 14 horas, em sala de criação no laboratório de Entomologia Agrícola da CAA/UFSC. Os parasitas tiveram o seu desenvolvimento e comportamento acompanhado, assim que emergiram foram mortos, alfinetados e identificados.

Os dados obtidos foram analisados através dos testes de Kruskal-Wallis (Siegel & Castellani Junior 1988) e t-Student (Sokal & Rohlf 1995), ambos ao nível de 5% de significância.

## Resultados

Distribuição – Na área com alta luminosidade, os indivíduos apresentaram-se densamente agrupados, ocorrendo apenas sobre dunas fixas e costões rochosos, expostos diretamente ao sol, com hábito terrestre e rupícola (Fig. 1). Na área com baixa luminosidade, a distribuição ocorre da mesma forma, porém apresenta epifitismo sobre caule e ramos de árvores com maior diâmetro, nos estratos inferiores da floresta (Fig. 2).

Morfologia – *Aechmea lindenii* apresentou variação morfológica no tamanho e forma do corpo, conforme a intensidade luminosa a qual é exposta. As folhas são



Figuras 1-2. *Aechmea lindenii* (E. Morren) Baker var. *lindenii*. Indivíduos heliófitos sobre costão rochoso (1). Agrupamento esciófito epífita, no sub-bosque de Mata Arbórea de Restinga (2).

mais curtas, largas e coriáceas nos indivíduos heliófitos (Fig. 1), enquanto nos indivíduos esciófitos apresentam-se mais alongadas, estreitas e membranáceas (Fig. 2). De acordo com os dados da Tab. 1, verificou-se que as características altura das plantas, comprimento e largura da folha externa e interna, bem como da bainha/folha externa e largura da bainha/folha interna, apresentaram diferenças estatísticas. Apenas para o comprimento da bainha/folha interna não houve diferença estatística entre os ambientes ( $t = 4,48$ ;  $p > 0,05$ ).

*Aechmea lindenii* é uma espécie homogâmica, cuja a inflorescência é do tipo espiga simples, terminal, um pouco mais alta que as folhas e sem espaço algum entre as flores; o escapo é alvo-tomentoso (Fig. 3, 4) e não apresenta diferença significativa ( $t = - 1,53$ ;  $p > 0,05$ ) no comprimento (Tab. 2). Nos indivíduos heliófitos o escapo floral é ereto e nos esciófitos, em geral, pendente.

A morfologia floral dos indivíduos heliófitos e esciófitos é similar, onde as flores são sésseis e apresentam três pétalas de coloração amarelo-citrino, concrescidas na base formando um tubo (Fig. 3). Possuem seis estames eretos com anteras amarelas

Tabela 1. Número de estruturas (N), média (X) e desvio padrão (SD) da morfologia de *Aechmea lindenii* (E. Morren) Baker, sob alta e baixa incidência luminosa. Valores seguidos por letras iguais, nas mesmas linhas e dentro da mesma característica analisada, não diferem significativamente entre si ( $t$  - Student,  $\alpha = 0,05$ ).

Características	N	Luminosidade alta (X cm $\pm$ SD)	Luminosidade baixa (X cm $\pm$ SD)
Altura das plantas	30	42 $\pm$ 5,27 a	128,37 $\pm$ 40,04 b
Comprimento da folha externa	15	27,97 $\pm$ 6,18 a	134,19 $\pm$ 40,83 b
Largura da Folha externa	15	5,60 $\pm$ 1,57 a	3,41 $\pm$ 0,76 b
Comprimento da folha interna	15	37,53 $\pm$ 3,35 a	148,55 $\pm$ 19,82 b
Largura da folha interna	15	9,27 $\pm$ 1,33 a	4,47 $\pm$ 0,66 b
Comprimento da bainha/folha externa	15	12,17 $\pm$ 3,44 a	19,40 $\pm$ 2,35 b
Largura da bainha/folha externa	15	8,45 $\pm$ 2,05 a	5,57 $\pm$ 0,86 b
Comprimento da bainha/folha interna	15	19,80 $\pm$ 3,85 a	20,53 $\pm$ 4,47 a
Largura da bainha/folha interna	15	10,57 $\pm$ 1,26 a	6,67 $\pm$ 0,86 b



Figuras 3-4. Inflorescências de *Aechmea lindenii* (E. Morren) Baker e seus visitantes florais. Notar o padrão centrífugo de abertura floral (3 e 4) e, visita da abelha *Bombus (Fervidobombus) morio* (3) e do beija-flor *Thalurania* sp. (4).

Tabela 2. Número de estruturas (N), média (X) e desvio padrão (SD) da morfologia e biologia floral de *Aechmea lindenii* (E. Morren) Baker, sob alta e baixa incidência luminosa. Valores seguidos por letras iguais, nas mesmas linhas e dentro do mesma característica analisada, não diferem significativamente entre si (t - Student,  $\alpha = 0,05$ ).

Características	N	Luminosidade alta (X cm $\pm$ SD)	Luminosidade baixa (X cm $\pm$ SD)
Comprimento da inflorescência (cm)	30	58,46 $\pm$ 12,16 a	63,7 $\pm$ 14 a
Tamanho botão floral (mm)	15	23,8 $\pm$ 2,5 a	20,4 $\pm$ 4,3 a
Comprimento corola (mm)	15	10,5 $\pm$ 1,7 a	11 $\pm$ 1,7 a
Largura corola (mm)	15	5,6 $\pm$ 0,8 a	5,8 $\pm$ 0,10 a
Comprimento cálice (mm)	15	13,3 $\pm$ 1,0 a	13,9 $\pm$ 1,2 a
Largura cálice (mm)	15	6,3 $\pm$ 0,8 a	6,4 $\pm$ 0,10 a
Flores por inflorescência	8	44,13 $\pm$ 12,24 a	50,38 $\pm$ 49,25 a
Flores abertas ao dia/inflorescência	31	4,03 $\pm$ 2,02 a	3,87 $\pm$ 2,03 a
Pólen/flor	6	221.460 $\pm$ 560,80 a	196.130 $\pm$ 524,90 a
Óvulos/flor	9	151 $\pm$ 21,92 a	146,44 $\pm$ 20,38 a
Razão Pólen/óvulo	1 x 10 <sup>4</sup> /1	1x 10 <sup>3</sup> /1	
Volume ( $\mu$ L)		14,70 $\pm$ 5,41 a	16,7 $\pm$ 4 b
Néctar diário	30		
Concentração (%)		27,25 $\pm$ 3,6 a	23 $\pm$ 3,8 b

dorsifixas, bem como estigma com três lobos espiralados e ovário róseo ínfero, com três lóculos, sendo estes, envolvidos pela ráquis e brácteas involucrais, de coloração róseo-violáceas. O nectário é interseptal e o néctar é acumulado na base da corola. As estruturas morfológicas florais não apresentaram diferenças entre os parâmetros de alta e baixa luminosidade avaliados (Tab. 2).

O fruto é uma baga armada. Sua coloração variou do alaranjado, no início da maturação, ao azul turquesa quando totalmente maduro, ficando suas sementes envolvidas por uma abundante substância mucilagínosa. É envolto por brácteas róseas, sendo sua morfologia e coloração externa similares em ambas às variações luminosas e em frutos férteis e partenocárpicos.

Não foi detectada diferença no comprimento dos frutos ( $t = -1,19$ ;  $p > 0,23$ ), média de 14,86 mm  $\pm$  1,31 para os frutos férteis e 15,29 mm  $\pm$  1,52 para os partenocárpicos. O diâmetro também não diferiu ( $t = -0,14$ ;  $p > 0,88$ ), média de 6,65 mm  $\pm$  0,90 e de 6,68 mm  $\pm$  1,06, respectivamente. Entretanto, o peso dos frutos diferiu ( $t = 6,91$ ;  $p < 0,05$ ), sendo os férteis mais pesados (3,65 g  $\pm$  0,37) do que os partenocárpicos (2,82 g  $\pm$  0,54), os quais não possuem mucilagem e sementes.

Fenologia – O período de floração entre os meses de agosto e novembro/2004, em ambas às áreas de estudo, foi o mais intenso e durou em torno de 120 dias. Entretanto, outras floradas menores foram observadas apenas nos agrupamentos heliófitos ao longo de todo o ano de estudo. Neste local, além da florada mais intensa

entre agosto e novembro, foram registrados períodos de floração durante segunda quinzena de janeiro até a primeira de fevereiro, a segunda quinzena de maio e junho e todo o mês de julho. A formação e desenvolvimento dos frutos são concomitantes a floração, ocorrendo sobreposição de fenofases, cuja maturação completa dos frutos ocorreu em torno de aproximadamente 45 a 60 dias após o evento da polinização.

Biologia Floral – Conforme os dados expostos na Tab. 1, verificou-se que as características número de flores por inflorescência e número de flores abertas ao dia não apresentaram diferenças significativas entre os ambientes. O período total de abertura das flores em uma inflorescência leva aproximadamente entre sete e dez dias.

O padrão de abertura floral de *A. lindenii* ocorre do centro da inflorescência para o seu ápice e base, simultaneamente, ou seja, de maneira centrífuga (Fig. 4). A abertura das flores ocorreu em torno das 6 h, em ambos os ambientes e tiveram uma longevidade média de 12 horas, sendo que o estigma permaneceu receptivo desde a antese até às 18 horas.

De acordo com os dados da Tab. 1, verificou-se que o número médio de grãos de pólen estimado por flor ( $n = 6$ ) não diferiu entre as variáveis de luminosidade analisadas, bem como, o número médio de óvulos por flor ( $n = 9$ ).

Os dados de produção do néctar nas flores ( $n = 30$ ) de *Aechmea lindenii* são apresentados na Tab. 2, onde é possível evidenciar que a média da produção diária

de néctar apresentou diferença significativa ( $t = -5,52$ ;  $p < 0,05$ ) no volume, entre os dois ambientes comparados, sendo o maior volume médio ( $16,7\mu\text{L} \pm 4$ ) o produzido pelas flores na área com baixa luminosidade. A concentração do néctar também diferiu ( $t = 5,57$ ;  $p < 0,05$ ) entre os dois ambientes, embora o maior valor médio ( $27,25\% \pm 3,6$ ), esteja relacionado às plantas sob alta incidência luminosa (Tab. 2).

Sistema reprodutivo – *A. lindenii* é autocompatível, pois o crescimento completo dos tubos polínicos ocorreu em polinizações cruzadas e de autopolinização, onde após 24 h os mesmos já haviam penetrado o ovário. Não foi detectada nenhuma barreira de auto-incompatibilidade ao nível esporofítico e gametofítico.

A razão pólen óvulo para uma flor, nos indivíduos heliófitos, foi de  $1 \times 10^4:1$  e, nos indivíduos esciófitos, foi de  $1 \times 10^3:1$ , por flor (Tab. 2), enquadrando-a como xenogâmica facultativa (Cruden 1977).

Conforme os dados da Tab. 3, verificou-se a existência de diferença significativa ( $H = 3,53$ ;  $p < 0,05$ ) entre os tratamentos de polinização. Houve formação de frutos com sementes férteis por fecundação cruzada e autopolinização, porém nem todos os frutos dos diferentes tratamentos apresentaram sementes, e aqueles oriundos da autopolinização espontânea foram responsáveis pelas menores taxas de formação de frutos férteis (5%).

As taxas de relação fruto/partenocarpia foram altas quando na ausência de polinização natural ou artificial, para os tratamentos de agamospermia (100%), autopolinização espontânea (95%) e polinização aberta (52%) na população heliófita (Tab. 3).

De acordo com os dados da tabela 4, constatou-se que o número médio de sementes por fruto diferiu significativamente ( $H = 72$ ;  $p > 0,05$ ) entre os tratamentos de polinização e populações avaliadas ( $t = -2,66$ ;  $p < 0,05$ ). Verificou-se também, que o tratamento de polinização cruzada manual, nos indivíduos esciófitos, apresentou o maior número médio de sementes ( $118,9 \pm 33,12$ ) por fruto ( $n = 20$ ), e os frutos ( $n = 6$ ) do tratamento de autopolinização espontânea o menor número médio de sementes ( $1 \pm 0$ ) (Tab. 4).

Embora tenha sido constatado um número inferior de sementes no tratamento de autopolinização espontânea, essas sementes, e as oriundas dos demais tratamentos de polinização, atingiram altos índices de germinação, acima de 80% (Tab. 4). As sementes iniciaram a germinação após quatro dias do início do experimento.

Visitantes florais – Os visitantes florais observados ou coletados, pertencem a duas classes: Insecta, representada pelos himenópteros (Apoidea) e lepidópteros (Nymphalidae), e Aves, representada por beija-flores (Apodiforme, Trochilidae).

As abelhas pertencem à superfamília Apoidea e família Apidae, estando esta, representada nesse estudo pelas espécies *Bombus (Fervidobombus) morio* Swederus 1787 (Bombinae), *Euglossa* sp. (Euglossini), *Trigona spinipes* Fabricius, 1793 (Trigoninae) e *Xylocopa (Neoxylocopa) brasilianorum* Linnaeus 1767 (Xylocopinae). As abelhas *B. (Fervidobombus) morio*, *Euglossa* sp. e *X. (Neoxylocopa) brasilianorum* visitaram preferencialmente às plantas

Tabela 3. Número de inflorescências (N) e testes de polinização: 1 - Polinização aberta, 2 - Polinização cruzada manual, 3 - Autopolinização espontânea, 4 - Autopolinização manual (Geitonogamia) e 5 - Apomixia; número de frutos formados pelo número de flores por teste e taxas de frutificação (%), em indivíduos de *Aechmea lindenii* (E. Morren) Baker, sob alta e baixa incidência luminosa. Valores seguidos por letras minúsculas iguais, nas mesmas linhas, e dentro do mesma característica, não diferem significativamente entre si ( $t$  - Student,  $\alpha = 0,05$ ). Valores seguidos por letras maiúsculas iguais, nas mesmas colunas, não diferem significativamente entre si (Kruskall - Wallis,  $\alpha = 0,05$ ).

Testes	N	Incidência luminosa	Fruto/Flor	Taxa de sucesso (%)	Partenocarpia/ Frutos	Taxa de partenocarpia (%)	Taxa de sucesso efetivo (%)
1	10	Alta	346/353	98,0	180/346	Ba 52	Bb 48
		Baixa	394/403	97,8	58/394	Cb 14,7	Aa 85,3
2	5	Alta	26/30	86,7	0/26	0	Aa 86,6
		Baixa	28/30	93,3	0/28	0	Aa 93,3
3	5	Alta	120/120	100,0	114/120	Aa 95	Ca 5
		Baixa	118/126	93,7	110/118	Aa 93,2	Ca 6,8
4	6	Alta	26/30	86,6	0/26	0	Aa 86,6
		Baixa	27/30	90,0	0/27	0	Aa 90
5	8	Alta	119/120	99,0	119/119	Aa 100	0
		Baixa	102/120	85,0	102/102	Aa 100	0

Tabela 4. Testes de polinização, número de frutos utilizados (N), média (X) e desvio padrão (SD) da relação semente/fruto, e taxa de germinação (%) das sementes de *Aechmea lindenii* (E. Morren) Baker, sob alta e baixa incidência luminosa, Florianópolis. Valores seguidos por letras minúsculas iguais, nas mesmas linhas, e dentro da mesma característica analisada, não diferem significativamente entre si (t - Student,  $\alpha = 0,05$ ). Valores seguidos por letras maiúsculas iguais, nas mesmas colunas, não diferem significativamente entre si (Kruskall - Wallis,  $\alpha = 0,05$ ).

Experimentos de polinização	Incidência luminosa	N	Sementes/Fruto (X $\pm$ SD)	Germinação de sementes (%)
Polinização aberta	Alta	15	Aa 76,72 $\pm$ 50,50	Aa 100
	Baixa	21	ABa 110,48 $\pm$ 64,52	Aa 99
Polinização cruzada manual	Alta	20	Aa 95,1 $\pm$ 47,5	Aa 100
	Baixa	20	Ab 118,9 $\pm$ 33,12	Aa 100
Autopolinização espontânea	Alta	6	Da 1 $\pm$ 0	Aa 100
	Baixa	8	Da 1,5 $\pm$ 1	Aa 100
Autopolinização manual	Alta	20	CDa 31,95 $\pm$ 27,9	Aa 82
	Baixa	20	BCDa 42,1 $\pm$ 29	Aa 90

de sub-bosque, na área da Lagoa do Peri e no horário da manhã. Foi registrada apenas uma única visita de *B. (Fevidobombus) morio*, às flores de *A. lindenii* na praia Mole.

A abelha *X. (Neoxylocopa) brasilianorum* durante suas visitas às inflorescências de *A. lindenii* retirava pedaços das pétalas das flores, expondo parte das estruturas reprodutivas florais. Porém, aparentemente, esse comportamento não danificou estas estruturas e não influenciou no padrão de visitas de outros polinizadores. Apesar do comportamento pilhador, em algumas ocasiões, estas abelhas acabavam tocando as estruturas reprodutivas das flores, sugerindo uma participação secundária e acidental na polinização das flores de *A. lindenii*.

As visitas das abelhas *B. (Fevidobombus) morio* (Fig. 3) e *Euglossa* sp. foram legítimas, todas tocaram as estruturas reprodutivas das flores e apresentaram movimento intra e interfloral, portanto, consideradas potenciais polinizadores. A abelha *T. spinipes* foi vista apenas duas vezes sobre as flores de *A. lindenii*, na área da praia Mole, no horário da manhã, coletando pólen, sendo considerado um visitante não determinado.

As visitas das borboletas *Heliconius* sp. 1 e *Heliconius* sp. 2 (Nymphalidae) às flores de *A. lindenii* foram freqüentes ao longo de todo o dia, em especial à tarde. Apresentaram comportamento similar, embora suas visitas tenham sido registradas apenas no sub-bosque (Lagoa do Peri). Nas flores, ao introduzir seguidamente a probóscide no tubo da corola, para sugar o néctar, estes visitantes chegaram a introduzir também a cabeça na entrada da corola. Durante esse processo, permaneciam nas flores por

cerca de 120 seg, tocando o estigma e as anteras, logo em seguida, voavam carregando grãos de pólen, aderidos a cabeça e probóscide, para outras inflorescências de *A. lindenii*, sendo dessa forma, consideradas potenciais polinizadores.

Os beija-flores *Amazilia fimbriata*, *Thalurania glaucopis* e *Thalurania* sp. (Trochilidae) foram vistos (Fig. 4), apenas, visitando as flores de *A. lindenii* na área da Lagoa do Peri (sub-bosque), onde foram mais freqüentes durante o período da tarde. Suas visitas às flores ocorreram em intervalos curtos ( $\geq 50$  min), tratando-se de polinizadores freqüentes e efetivos, pois na busca do néctar nas flores, contataram com o bico o estigma e as anteras, ocasião, em que o pólen aderiu na extremidade do bico. A visitas dos beija-flores resultou numa maior abertura da corola, ocorrendo deslocando do estilete para um dos lados.

As formigas *Camponotus rufipes*, *Camponotus* sp. 1 e *Camponotus* sp. 2 da subfamília Formicinae, e *Pseudomyrmex* sp. da subfamília Pseudomyrmecinae caminharam sobre as inflorescências de *A. lindenii* em busca de alguma substância, possivelmente néctar extrafloral, secretado em pequena quantidade na base da corola das flores. Algumas vezes as formigas entravam no tubo da corola, mas não foram consideradas visitantes florais, assim como os abundantes ácaros encontrados no interior das flores. Colônias de *C. rufipes* foram comumente encontradas no interior das rosetas foliares de *A. lindenii*.

Dispersão – Os frutos arroxeados atraíram passeriformes generalistas como *Chiroxiphia* sp. (tangará), *Tachyphonus coronatus* (tié-preto), ambos da família Thraupinae e *Tangara* sp. (saíra) da família Pipridae. Estes pássaros, quando pousados sobre as

infrutescências, arrancavam as bagas com o bico, em seguida, ingerindo-as.

**Predação** – Foi constatada predação de frutos e sementes por lagartas da borboleta *Tecla* sp. (Lepidoptera, Lycaenidae). Em geral, após trinta dias do empupamento, os adultos emergiram; nas infrutescências coletadas de plantas heliófitas (costão rochoso) foram obtidos 12 indivíduos (sete machos e cinco fêmeas), enquanto naquelas das plantas esciófitas (sub-bosque) registrou-se 18 indivíduos oito machos e 10 fêmeas).

## Discussão

Os dados obtidos neste estudo permitiram relacionar o tipo de ambiente à variação no fenótipo de *Aechmea lindenii*, onde as diferenças na morfologia de *A. lindenii*, observadas apenas na forma, ou seja, no “corpo” da planta, parecem estar relacionadas ao ambiente em que se desenvolveram. Para Reitz (1983), as bromélias *Aechmea cylindrata* Lindman, *A. ornata* Gaud. e *Nidularium scheremetiewii* Regel, também podem apresentar essa característica, alterando drasticamente o diâmetro das rosetas, o tamanho e a coloração das folhas, dependendo do ambiente em que se estabeleceram. *Bromelia atiachanta* Bertolini, por exemplo, quando heliófita, apresenta folhas de 0,5 m, mas quando na sombra (esciófita), suas folhas podem chegar a medir até 3,10 m de comprimento (Reitz 1983).

Segundo Benzing (2000), a morfologia da planta e o aspecto foliar, além de determinar se a bromélia pode acessar nutrientes em substratos, também influencia na aptidão dos tipos fitotelmatas para climas específicos, especialmente em condições de umidade e irradiação. De acordo com Dimmit (1985), *Tillandsia caput-medusae* E. Morren crescendo em um ambiente seco e altamente exposto, no deserto Sonora, se torna mais densa e mais refletiva que uma planta crescendo em locais mais úmidos e sombreados, as quais apresentam superfície foliar mais glabra, folhas mais finas e soltas. Folhas tipicamente mais largas e mais curtas, no entanto, mais rígidas e verticais, provavelmente aumentam a tolerância à seca, além de reduzir a exposição à irradiação solar. Em bromélias fitotelmatas, crescida ao sol, também ocorre um aumento da capacidade relativa do tanque (Benzing 2000). Variações desta natureza podem estar ligadas evolutivamente ao tipo de metabolismo CAM,

estratégias de colonização e permanência em ambientes notadamente edáficos, como os de restinga (Scarano *et al.* 2001).

A ausência de diferenças morfológicas das estruturas reprodutivas de *A. lindenii*, entre indivíduos heliófitos e esciófitos demonstram que, a variação de luminosidade não influencia na formação destas estruturas, fato este, pouco relatado na literatura é de difícil discussão e conclusão. Portanto, sugere-se que, por ser o período de floração menos longo do que à fase vegetativa (anual), as características de adequação ambiental não estariam sendo fixadas ou expressadas nas estruturas reprodutivas. Cardim *et al.* (2001), encontraram variações intra-específicas na morfologia floral de cinco populações de *Oncidium varicosum* Lindl. (Orchidaceae, Oncidiinae), associando-as às diferenças da longitude entre as áreas, embora este único fator, conforme estes autores, não seja suficiente para explicá-lo, pois a variabilidade presente nos caracteres florais estaria constituída quase que exclusivamente por variabilidade genética, sendo pouco influenciados pelo ambiente.

*Aechmea lindenii* apresenta padrões fenológicos distintos, conforme o ambiente que se encontra, possivelmente associados a adequações ambientais. A estratégia de floração de *A. lindenii*, na área de baixa intensidade luminosa (sub-bosque), é do tipo disponibilidade regular ou “steady state” estando, principalmente, associada a abelhas e ao tipo de forrageamento de fixação “trapliners” (*sensu* Gentry 1974). Sendo também, registrada em *Canistrum aurantiacum* E. Morren (Siqueira Filho & Machado 2001) e *Aechmea pectinata* Baker (Canela & Sazima 2003), porém, espécies tipicamente polinizadas por beija-flores. A estratégia de floração do tipo disponibilidade regular, com a produção de poucas flores por dia durante um longo período, também favorece cruzamentos aleatórios entre indivíduos de diferentes grupos (Siqueira Filho & Machado 2001).

A floração nos agrupamentos heliófitos (restinga herbácea) pode ser enquadrada como do tipo “multiple bang”, pois apresenta múltiplos períodos de floração ao longo de todo o ano (*sensu* Gentry 1974). Neste caso, a oferta do néctar durante períodos intercalados favoreceria uma alta porcentagem de polinização cruzada entre agrupamentos. Por outro lado, poderia reduzir a fidelidade das visitas dos potenciais polinizadores, em parte pela imprevisibilidade na oferta de recursos tróficos nos agrupamentos, o que poderia gerar uma redução no sucesso reprodutivo das plantas (*sensu* Gentry 1974), como o observado com

*A. lindenii* neste estudo.

A emissão de um novo broto (estolão) em *A. lindenii*, durante o período final da floração e dispersão dos frutos, demonstrou haver um investimento também na reprodução assexuada como modo de propagação. A combinação da reprodução sexual com a assexual é considerada vantajosa, quando comparada à existência de apenas um modo de propagação, pois ambas as formas de reprodução são importantes sob condições adversas e competitivas (Cruden 1977; Faegri & van der Pijl 1979). Nesse sentido, a reprodução vegetativa seria um complemento à reprodução sexuada e uma forma de crescimento e de persistência das populações locais, sendo uma estratégia muito difundida na família Bromeliaceae (Reitz 1983; Sampaio & Perissé 2002). A distribuição agregada apresentada pelos indivíduos de *A. lindenii*, devido à reprodução vegetativa, poderia também, exercer um papel importante na polinização cruzada. Para Coelho & Barbosa (2004), a formação de agrupamentos ou “moitas” favorece o aumento do atrativo visual e concentração de recursos para os agentes polinizadores, pois a agregação de flores garante uma maior oferta de recursos tróficos.

O padrão de abertura floral do tipo centrífugo das inflorescências de *A. lindenii* pode ser considerado distinto e pouco freqüente em Bromeliaceae, estando possivelmente, adaptado evolutivamente aos seus polinizadores e dispersores. Reitz (1983), já havia descrito este tipo de abertura para *A. lindenii*, *Aechmea kertesziae* Reitz e *Dyckia encholirioides* (Gaudichaud) Mez var. *encholirioides*, porém atentou que a maior parte das espécies de Bromeliaceae iniciam a abertura das flores pela base da inflorescência. Siqueira Filho & Machado (2001), relacionam *Aechmea lingulata* (L.) Baker, *A. muricata* (Arruda) L.B. Sm, *A. tomentosa* Mez, *Bilbergia morelii* Brongn., e grande parte das espécies de *Vriesea* a um tipo padrão de abertura unidirecional, no sentido da base para o ápice da inflorescência. Contudo, outras espécies apresentam abertura aleatória, como *Hohenbergia ridleyi* (Baker) Mez e *Aechmea fulgens* Brongn. (Siqueira Filho 1998), e mais recentemente *Aechmea beeriana* Smith & Spencer (Nara & Webber, 2002). Já *Canistrum aurantiacum* apresenta um padrão similar, também, do centro para a base da inflorescência. As variações na disposição das inflorescências e na ordem de abertura floral estão, em geral, intimamente relacionadas ao tipo de polinizador e ao seu padrão forrageiro (Siqueira Filho & Machado 2001).

Embora os valores de volume e concentração do néctar tenham apresentado diferença entre as duas áreas estudadas, possivelmente associada à temperatura local e evaporação natural do néctar, encontram-se dentro do esperado para espécies de *Aechmea* ornitófilas. Sazima *et al.* (1996), estudando a relação entre plantas e beija-flores polinizadores, encontrou média de 6,2  $\mu$ L e 14,5  $\mu$ L de néctar para *Aechmea distichantha* Lem. e *A. nudicaulis* (L.) Griseb., respectivamente. A concentração do néctar, de aproximadamente 24%, é descrita na literatura como característica de plantas polinizadas por beija-flores (Sazima *et al.* 1996), sendo uma tendência evolutiva na família Bromeliaceae (Siqueira Filho 1998). Contudo, a constatação de outros grupos de animais além dos beija-flores, indica que, a espécie pode apresentar síndromes de polinização secundárias, como psicofilia (borboletas) e melitofilia (abelhas).

A penetração dos tubos polínicos na micrópila dos óvulos ainda nas primeiras 24 horas após a polinização cruzada manual e autopolinização manual, demonstrou não haver nenhum mecanismo preferencial ou barreira de auto-incompatibilidade na espécie. Os resultados positivos para os tratamentos de polinização aberta, autopolinização manual e cruzada manual e, da razão pólen/óvulo, confirmaram esta afirmação, demonstrando que a espécie não apresenta auto-incompatibilidade tardia.

Apesar da taxa de autocompatibilidade ser elevada, a pequena formação de sementes através do teste de autopolinização espontânea demonstra que a visita do polinizador é fundamental para que ocorra a fertilização das flores. A limitação do polinizador pode reduzir a formação de sementes, enquanto a visita freqüente em áreas próximas pode aumentar a chance de troca de pólen entre plantas próximas e reduzir as distantes (Rathcke & Jules 1993; Goverde *et al.* 2002). Espécies herbáceas podem realizar altos níveis de polinização cruzada, mesmo não possuindo barreiras contra autopolinização (Kress 1983).

A autocompatibilidade pode propiciar a formação de frutos e sementes em muitas bromélias, mas a relação entre estes pode divergir. Siqueira Filho & Machado (2001) atentam que, apesar de *Canistrum arauticum* formar frutos e sementes através da autocompatibilidade, o sistema preferencial da espécie ainda é a alogamia. Embora a autocompatibilidade seja uma estratégia vantajosa na ocupação de novos ambientes, principalmente onde os polinizadores são escassos (Kress 1983; Richards 1997), a visita dos polinizadores é um estímulo à polinização e ao aumento

na quantidade de óvulos fecundados (Schlindwein & Wittmann 1997). Para Richards (1997), a polinização cruzada pode ter sucesso quando a capacidade reprodutiva não é limitada pela escassez de polinizadores, porém quando a limitação ocorre, a autopolinização pode ser favorecida por visitantes não adaptados à morfologia floral.

A constatação de diferença estatística no teste de polinização aberta, em favor dos indivíduos esciófitos, somada a formação e permanência de frutos partenocárpicos nas infrutescências de *A. lindenii* confirma que, a presença de polinizadores é fundamental para a fertilização das flores *A. lindenii*. Além disso, a partenocarpia demonstrou ser um método seguro e eficaz de se avaliar o sucesso reprodutivo sexual da espécie, podendo ser considerado um indicador da ausência dos polinizadores. Este indicador pode inclusive, ser estendido a outras espécies de bromélias partenocárpicas, desde que se tenha um conhecimento prévio de seus mecanismos reprodutivos e polinizadores.

Os frutos partenocárpicos produzidos nas inflorescências controle, ou seja, naquelas que não sofreram ensacamento e manipulação artificial, reforça a possibilidade destas plantas estarem com problemas nos processos naturais de polinização ou fertilização (Werpachowski *et al.* 2004). Somado a isso, esta produção pode também, expressar uma adaptação à dispersão e à diminuição da predação dos frutos e sementes. A ausência de diferença na morfologia externa dos frutos férteis e partenocárpicos de *A. lindenii* corrobora essa idéia. Fuentes (1995) e Werpachowski *et al.* (2004) relacionam que, no caso de frutos zoocóricos, uma maior produção, mesmo que por via partenocárpica, pode funcionar com um aumento na capacidade da planta em atrair dispersores e evitar predação dos frutos férteis (Fuentes 1995). Entendido portanto, como uma estratégia funcional, aparentemente incorporada por *A. lindenii* para aumentar a dispersão por pássaros e amenizar a predação dos seus frutos por lagartas da borboleta *Tecla* sp. No caso da ausência da partenocarpia em *A. lindenii*, o ataque das lagartas estaria restrito aos frutos férteis, tornando-se assim, prejudicial à propagação sexual da espécie.

*A. lindenii* pode ser enquadrada na síndrome de ornitofilia, pois visualmente, apresenta os atributos florais característicos propostos por Faegri & van der Pijl (1979), tais como: escapo floral alvo, corola vistosa, pétalas de cor amarelo-vibrante, brácteas involucrais róseas, ausência de odor e distância entre a câmara nectarífera e os órgãos sexuais. Contudo, as síndromes

florais nem sempre são suficientes para definir o polinizador da espécie. Em Bromeliaceae, há uma transição entre os visitantes mais aptos à polinização, pois embora sejam confirmadas visitas por um determinado vetor de pólen, é preciso considerar outros visitantes às flores da mesma espécie (Siqueira Filho & Machado 2001).

Os beija-flores *Amazilia fimbriata*, *Thalurania glaucopsis* e *Thalurania* sp. foram os visitantes mais freqüentes e que apresentaram o comportamento de polinizadores de *A. lindenii*, cujas visitas resultaram em deposição de pólen nos bicos, próximos as narinas, o que segundo Siqueira Filho & Machado (2001) é comum em beija-flores não ermitões de bicos mais curtos (ca. 30 mm), como os da subfamília Trochilinae, registrada neste estudo. Visitas freqüentes, de alto ganho energético para os beija-flores e tendo como resultado o sucesso reprodutivo das bromélias, estão dentro do observado por Siqueira Filho & Machado (2001) para *Canistrum arautiacum*, Nara & Webber (2002) para *Aechmea beeriana* e Canela & Sazima (2003) para *Aechmea pectinata*. Entretanto, Araujo *et al.* (1994), estudando flores de diversas espécies de *Vriesea*, não relaciona o sucesso da polinização à alta freqüência de visitas dos polinizadores, pois os beija-flores podem garantir a polinização em poucas visitas, sendo pouco relevante à baixa freqüência destes; principalmente se a espécie visitada for autocompatível e formar agrupamentos clonais, como em *A. lindenii*.

O deslocamento ou retorcimento do estilete e da corola provocados pelo bico dos beija-flores pode estar relacionado à sua visitação e participação na fertilização das flores da espécie. Essa informação corrobora o proposto por Siqueira Filho & Machado (2001), para *Portea leptantha* Harms (Bromelioideae) e *Canistrum aurantiacum*, onde esse fato foi considerado um indicador da visita do beija-flor.

As borboletas *Heliconius* sp. 1 e *Heliconius* sp. 2, foram observadas coletando eficientemente o néctar das flores de *A. lindenii*, onde sua constatação como visitantes florais em outras famílias de Angiospermas é tida como freqüente (Rathcke & Jules 1993; Andersson & Dobson 2003), porém em Bromeliaceae é rara, ou pelo menos seus relatos são escassos e nem sempre conclusivos. Os dados apresentados neste trabalho, com *A. lindenii*, constituem-se num dos primeiros relatos que descrevem essa interação em Bromelioideae. Embora Benzing (2000), relate a coleta de néctar por *Papilio thoas* em flores de *Dychia floribunda* Grisebach., este autor relaciona a psicofilia com Tillandsioideae, em especial, por suas flores serem

claras e emitirem fragrâncias. Por outro lado, Siqueira Filho (1988) não considera os Hesperidae polinizadores eficientes das flores de *Hohembergia ridleyi*, pois possuem espirotromba muito comprida em relação ao tubo floral. Siqueira Filho & Machado (2001) relataram a presença de lepidópteros nas flores de *Canistrum auratiacum*, porém suas visitas foram consideradas ineficientes pela baixa frequência, comportamento e morfologia do corpo.

A abelha *X. brasilianorum* foi considerada um pilhador de néctar, embora tenha tocado algumas vezes as estruturas reprodutivas das flores de *A. lindenii*. O comportamento da mamangava *X. brasilianorum* de perfurar ou na maioria das vezes retirar parte das pétalas das flores de *A. lindenii*, está associado à morfologia da flor e ao tamanho da probóscide desta abelha. De acordo com Silva Souza *et al.* (2004), as abelhas *Xylocopa* possuem língua curta e por isto não conseguem alcançar o néctar na base do tubo da corola. Espécies tropicais de *Xylocopa* são habituais pilhadoras de néctar de flores tubulares, principalmente em espécies de Bignoniaceae. Já, as abelhas *B. (Fervidobombus) morio* e *Euglossa* sp. possuem língua mais longa, as quais promovem polinização do tipo nototribica (Laroca & Almeida 1985; Silva Souza *et al.* 2004).

A abelha *B. (Fervidobombus) morio* foi vista apenas uma vez na área de estudo da praia Mole (alta luminosidade), enquanto foi considerada constante na área da Lagoa do Peri (sub-bosque). Segundo Goverde *et al.* (2002), *Bombus veteranus* Fabricius 1793, prefere estar dentro de um fragmento a ter que voar longas distâncias para buscar a próxima inflorescência fora do fragmento.

A ocorrência das abelhas *Euglossa* sp. e *T. spinipes*, das borboletas *Heliconius* sp. 1 e *Heliconius* sp. 2 e dos beija-flores *A. fimbriata*, *T. glaucopsis* e *Thalurania* sp. apenas no sub-bosque, sugere que, o tipo de ambiente, no caso o de alta luminosidade (borda de praia), estaria reduzindo ou restringindo a visitação dos polinizadores às flores de *A. lindenii* na vegetação de restinga herbácea. Entretanto, esses visitantes estiveram presentes em inflorescências de indivíduos heliófitos situados na borda de clareiras e de afloramentos rochosos indicando não ser esse o fator determinante na visitação. O interior da floresta assegura uma maior estabilidade no ambiente e isso favorece a presença de diversos agentes polinizadores (Rathcke & Jules 1993). A maior presença de visitantes nos primeiros horários da manhã na restinga, quando a velocidade do vento ainda é

pequena, comparada aos ventos fortes que começam a soprar no final da manhã, pode explicar em parte a reduzida presença dos polinizadores. Os ventos fortes quase sempre dificultam a atividade dos visitantes florais em áreas costeiras (Gottsberger *et al.* 1988; Lenzi *et al.* 2003; Silva-Souza *et al.* 2004).

As formigas *Camponotus rufipes*, *Camponotus* sp. 1 e sp. 2 e *Pseudomyrmex* sp. foram vistas apenas coletando néctar extrafloral nas inflorescências de *A. lindenii*, porém, acredita-se que, esses insetos estejam envolvidos em algum tipo de simbiose com esta planta, pois sua presença foi frequente ao longo de todo o dia, e em ambas as áreas. Vesprini *et al.* (2003) relataram a relação formiga-bromélia em *Dyckia floribunda*, encontrando uma forte relação entre a formação de frutos e sementes viáveis e o comportamento de defesa desses insetos. Segundo Bernardello *et al.* (1991), as diferenças na composição entre o néctar floral e extrafloral, a duração longa do período de secreção do néctar extrafloral e a constante atividade de formigas favorecem a forte interação mutualística planta-formiga. Oliveira *et al.* (1999) descreveram que, várias espécies de formigas, incluindo-se *Camponotus* e *Pseudomyrmex*, ao coletarem o néctar extrafloral em *Opuntia stricta* Haw. (Cactaceae), acabam, também, alimentando-se ou destruindo os ovos de insetos predadores, o resultado positivo dessa relação seria o aumento no “fitness” vegetativo e reprodutivo das plantas e uma maior oferta de recursos para as formigas.

Os frutos de *A. lindenii* enquadraram-se nos padrões propostos por Benzing & Kaelyn (1998) para bromélias com frutos carnosos e dispersos por pássaros, mamíferos e formigas, o que confirma a procura e participação neste processo por *Chiroxiphia* sp. (Thraupinae) e *Tangara* sp. (Pipridae) neste estudo. De acordo com Sick (1997), esta última família ocupa áreas fragmentadas com influência antrópica, o que poderia, segundo Rathcke & Jules (1993), garantir a dispersão dos frutos em diversas áreas e ambientes. Nesse sentido, os frutos de *A. lindenii* estão, possivelmente, sendo dispersos dentro e entre suas populações, favorecendo o fluxo gênico por via de sementes.

*Aechmea lindenii* também apresenta propagação vegetativa, após o período reprodutivo, evento comum em várias outras Bromeliaceae que se reproduzem assexuadamente (Reitz 1983; Benzing 2000). Os estolões (brotos) apresentaram um crescimento mais acelerado atingindo a maturação em poucos anos. Segundo Siqueira Filho & Machado (2001), este fato

pode indicar cruzamentos entre indivíduos de um mesmo grupo, sendo as visitas dos polinizadores promotoras das autopolinizações ou polinização entre clones.

O incremento de novos indivíduos nas populações de *A. lindenii* está diretamente relacionado à dispersão, ao potencial germinativo das sementes e do estabelecimento das plântulas. Para Scarano (2002) e Sampaio & Perissé (2002), em ambientes de restinga o crescimento clonal em bromélias apresenta um papel importante, considerando a dificuldade de germinação de sementes nesse ambiente. Entretanto, *A. lindenii* parece conseguir superar, em parte, esta dificuldade, pois suas sementes são numerosas e apresentam altas porcentagens de germinação, o que, segundo Benzing (2000), auxilia na dispersão, instalação e permanência das bromélias em diversos locais, incluindo-se os de restingas.

A variação no fenótipo e fenologia reprodutiva de *A. lindenii* esta, possivelmente, relacionada a adequações fisiológicas aos diferentes ambientes. Porém, a ausência de diferenças na morfologia das estruturas reprodutivas e na biologia floral da espécie, demonstrou não haver relação entre as características analisadas.

A formação e permanência de frutos partenocárpicos mostrou ser um método seguro e eficaz de se avaliar o sucesso da fertilização das flores de *A. lindenii*. Sendo assim, as elevadas taxas de partenocarpia estão associadas à baixa frequência de visitas dos polinizadores na área com alta luminosidade, demonstrando que o tipo de ambiente pode interferir na presença destes, e conseqüentemente no sucesso reprodutivo de *A. lindenii*.

Sugere-se que, os dispersores de frutos e sementes observados neste estudo possam estar favorecendo o fluxo gênico dentro e entre populações de *A. lindenii* diminuindo, dessa forma, os efeitos da autocompatibilidade e reprodução clonal da espécie. Estudos de estrutura genética poderão auxiliar na caracterização e entendimento da dinâmica populacional de *A. lindenii* nos diferentes ambientes onde ocorre, sendo fundamentais para sua conservação.

### Agradecimentos

Ao Dr. Ademir Reis, Herbário Barbosa Rodrigues, Itajaí, SC, pela identificação da espécie vegetal estudada; ao Dr. Benedito C. Lopes, CEZ/UFSC, pela identificação das formigas; à Fundação Municipal do Meio Ambiente - FLORAM, pela autorização das

pesquisas nas áreas de estudo; à CAPES, pela bolsa de estudos concedida ao primeiro autor.

### Referências bibliográficas

- Andersson, S. & Dobson, H.E.M. 2003. Behavioral foraging responses by the butterfly *Heliconius melpomene* to *Lantana camara* floral scent. **Journal of Chemical Ecology** **29**(10): 2302-2318.
- Araujo, A.C.; Fischer, E.A. & Sazima, M. 1994. Floração sequencial e polinização de três espécies de Vrisea (Bromeliaceae) na região da Juréia, sudeste do Brasil. **Revista Brasileira de Botânica** **17**(2): 113-118.
- Bawa, K.S.; Bullock, S.H.; Perry, D.R.; Coville R.E. & Grayum, M.H. 1985. Reproductive biology of tropical lowland rainforest trees: II pollination systems. **American Journal of Botany** **72**: 346-356.
- Benzing, D.L. 1980. **The biology of the bromeliads**. California, Mad River Press.
- Benzing, D.L. & Kaelyn, E.S. 1998. Dispersão de sementes em bromélias de frutos carnosos: interpretações incorretas e orientação para estudos mais aprofundados. **Revista Bromélia** **5**(1-4): 23-35.
- Benzing, D.L. 2000. **Bromeliaceae: profile of a adaptive radiation**. Cambridge, Cambridge University Press.
- Bernardello, L.M.; Galetto, L. & Juliani, H.R. 1991. Floral nectar, nectary structure and pollinators in some Argentinean *Bromeliaceae*. **Annals of Botany** **67**(5): 401-411.
- 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**: 731-737.
- Daruska, C.C.; Carlini-Garcia, L.A.; Mondin, M.; Martins, M.; Veasey, A.E. & Akihiko, A.E. 2001. Variabilidade intra-específica em cinco populações de *Oncidium varicosum* Lindl. (Orchidaceae, Oncidiinae) em Minas Gerais. **Revista Brasileira de Botânica** **24**(4): 553-560.
- Cecca - Centro de Estudos Cultura e Cidadania. 1997. **Uma cidade numa ilha**. Florianópolis, Editora Insular.
- Coelho, P.C. & Barbosa, A.A.A. 2004. Biologia reprodutiva de *Psychotria poeppigiana* Mull. Arg. (Rubiaceae) em mata de galeria. **Acta Botanica Brasilica** **18**(3): 481-489.
- Cruden, R.W. 1977. Pollen-ovule ratio: a conservative indicator of breeding system in flowering plants. **Evolution** **31**: 32-36.
- Dafni, A. 1992. **Pollination ecology: a practical approach**. Oxford, Oxford University Press.
- Dimmit, M.A. 1985. Intraspecific variation in *Tillandsia*: selecting superior forms. **Journal of Bromeliad Society** **19**: 101-103.
- Faegri, K. & van der Pijl, L. 1979. **The principles of pollination ecology**. New York, Pergamon Press.
- Fuentes, M. 1995. The effect of unripe fruits on ripe fruit removal by birds in *Pistacia terebinthus*: flag or handicap? **Oecologia** **101**: 55-58.
- Galen, C. & Plowright, R.C. 1987. Testing the accuracy of using peroxidase activity to indicate stigma receptivity. **Canadian Journal of Botany** **65**: 11-107.

- Gentry, A.H. 1974. Flowering phenology and diversity in Tropical Bignoniaceae. **Biotropica** **6**(1): 64-68.
- Gottsberger, G.; Camargo, J.M.F. & Silberbauer-Gottsberger, I. 1988. A bee-pollinated tropical community: the beach vegetation of Ilha de São Luís, Maranhão, Brazil. **Botanische Jahrbücher für Systematik** **109**(4): 469-500.
- Goverde, M.; Baur, B. & Erhardt, A. 2002. Small-scale habitat fragmentation effects on pollinator behavior: experimental evidence from the bumblebee *Bombus veteranus* on calcareous grassland. **Biological Conservation** **104**: 293-299.
- Kearns, C.A. & Inouye, D.W. 1993. **Techniques for pollination biologists**. Niwot, University Press of Colorado.
- Kittelson, P.M. & Maron, J.L. 2000. Outcrossing rate and inbreeding depression in the perennial yellow bush lupine, *Lupinus arboreus* (Fabaceae). **American Journal of Botany** **87**: 652-660.
- Kress, W.J. 1983. Self-incompatibility systems in Central American *Heliconia*. **Evolution** **37**: 735-744.
- Laroca, S. & Almeida, M.C. 1985. Adaptação dos palpos labiais de *Niltonia virgiliai* (Hymenoptera, Apoidea, Colletidae) para coleta de néctar em *Jacaranda puberula* (Bignoniaceae), com descrição do macho. **Revista Brasileira de Entomologia** **29**(2): 289-297.
- Lenzi, M.; Orth, A.I. & Laroca, S. 2003. Associação das abelhas silvestres (Hym., Apoidea) visitantes das flores de *Schinus terebinthifolius* (Anacardiaceae), na Ilha de Santa Catarina (sul do Brasil). **Acta Biologica Paranaense** **32**(1-4): 107-127.
- Martin, F.W. 1959. Staining and observing pollen tubes in the style by means of fluorescence. **Stain Technology** **34**: 125-128.
- Martinelli, G. 1997. Biologia reprodutiva de Bromeliaceae na Reserva Ecológica de Macaé de Cima. Pp. 213-250. In: H.C. Lima & R.R. Guedes-Bruni (eds.). **Serra de Macaé de Cima: diversidade florística e conservação em mata atlântica**. Rio de Janeiro, Instituto de Pesquisas do Jardim Botânico do Rio de Janeiro.
- Martinelli, G. 2000. The bromeliads of the Atlantic Forest. **Scientific American** **282**(3): 86-93.
- 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.
- Oliveira, P.S.; Rico Gray, V.; Díaz Castelazo, C. & Castillo Guevara, C. 1999. Interaction between ants, extrafloral nectarios and insect herbivores in Neotropical coastal sand dunes: herbivore deterrence by visiting ants increases fruit set in *Opuntia stricta* (Cactaceae). **Functional Ecology** **13**: 623-631.
- Reitz, R. 1983. **Bromeliáceas e a malária-bromélia endêmica**. Flora Ilustrada Catarinense, Itajaí, SC.
- Rathcke, B.J. & Jules E.S. 1993. Habitat fragmentation and plant-pollinator interactions. **Current Science** **65**: 273-277.
- Richards, A.J. 1997. **Plant breeding systems**. Londres, Chapman & Hall.
- Sampaio, M.C. & Perissé, L.E. 2002. The contrasting clonal architecture of two bromeliads from sandy coastal plains in Brazil. **Flora** **197**: 443-451.
- Scarano, F.R.; Duarte, H.M.; Ribeiro, K.T.; Rodrigues, P.J.F.P.; Barcellos, E.M.B.; Franco, A.C.; Brulfert, J.; Deléens, E. & Lüttge, U. 2001. Four sites with contrasting environmental stress in southeastern Brazil: relations of species, life form diversity, and geographic distribution to ecophysiological parameters. **Botanical Journal of the Linnean Society** **136**: 345-364.
- Scarano, F.R. 2002. Structure, function and floristic relationships of plant communities in stressful habitat marginal to the Brazilian Atlantic Forest. **Review** **90**: 517-524.
- Sazima, I.; Buzato, S. & Sazima, M. 1996. An assemblage of hummingbird-pollinated flowers in a montane forest in southeastern Brazil. **Botanica Acta** **109**: 149-160.
- Schindwein, C. & Wittmann, D. 1997. Stamen movements in flowers of *Opuntia* (Cactaceae) favour oligolectic pollinators. **Plant Systematics and Evolution** **204**: 179-193.
- Sick, H. 1997. **Ornitologia brasileira, uma introdução**. Rio de Janeiro, Nova Fronteira.
- Siegel, S. & Castellani Junior, N.J. 1988. **Nonparametric statistics for the behavioral sciences**. New York, Cataloging in Publication Data.
- Siqueira Filho, J.A. 1998. Biologia floral de *Hohenbergia ridleyi* (Baker) Mez. **Bromélia** **5**(1-4): 3-13.
- Siqueira Filho, J.A. & Machado, I.C.S. 2001. Biologia reprodutiva de *Canistrum aurantiacum* E. Morren (Bromeliaceae) em remanescente da Floresta Atlântica, Nordeste do Brasil. **Acta Botanica Brasilica** **15**(3): 427-443.
- Silva-Souza, D.A.; Lenzi, M. & Orth, A.I. 2004. Contribuição à ecologia da polinização de *Tabebuia pulcherrima* (Bignoniaceae) em área de restinga, no sul de Santa Catarina. **Biotemas** **17**(2): 47-66.
- Sokal, R.R. & Rohlf, F.J. 1995. **Biometry: the principles and practice of statistics in biological research**. New York, W.H. Freeman.
- Verdú, M. & García-Fayos, P. 1998. Ecological causes, function, and evolution of abortion and parthenocarpy in *Pistacia lentiscus* (Anacardiaceae). **Canadian Journal of Botany** **76**: 134-141.
- Vesprini, J.L.; Galetto, L. & Bernardello, G. 2003. The beneficial effect of ants on the reproductive success of *Dyckia floribunda* (Bromeliaceae), an extrafloral nectary plant. **Canadian Journal of Botany** **81**: 24-27.
- Werpachowski, J.S.; Varassin, I.G. & Goldenberg, R. 2004. Ocorrência de apomixia e partenocarpia em algumas espécies subtropicais de Asteraceae. **Revista Brasileira de Botânica** **27**(3): 607-613.
- Zangerl, A.R.; Berenbaum, M.R. & Nitao, J.K. 1991. Parthenocarpic fruits in wild parsnip: decoy defense against a specialist herbivore. **Evolutionary Ecology** **5**: 136-145.