

**BIOLOGIA REPRODUTIVA DE *CANISTRUM AURANTIACUME*. MORREN
(BROMELIACEAE) EM REMANESCENTE DA FLORESTA ATLÂNTICA, NORDESTE
DO BRASIL**

José Alves de Siqueira Filho ²

Isabel Cristina S. Machado ³

Recebido em 04/01/00. Aceito em 25/07/01.

RESUMO – (Biologia reprodutiva de *Canistrum aurantiacum* E. Morren (Bromeliaceae) em remanescente da Floresta Atlântica, Nordeste do Brasil) - *Canistrum aurantiacum* é uma espécie esciófila, epifítica ou terrestre, componente do sub-bosque de mata e endêmica da Floresta Atlântica dos Estados de Pernambuco e Alagoas. Na Reserva Ecológica de Dois Irmãos (REDI) (8°7'30"S e 34°52'30"W a ± 80 msm), em Pernambuco, *C. aurantiacum* forma densa população, com período de floração de novembro a meados de fevereiro, com pico no início de dezembro, quando chega a abrir, num único dia, até doze flores por indivíduo. Suas flores são tubulosas, com 4 a 5 cm de comprimento. Apresenta síndrome de ornitofilia caracterizada pela antese diurna e ausência de odor nas flores, com corola amarelo-ouro e pela cor vermelha das brácteas involucrais, além do volume e concentração do néctar variando entre 22,6-40,5ml e 26-33%, respectivamente. O pólen e o estigma estão funcionais durante todo o período de antese, que se inicia por volta das 5:20 h da manhã e começam a fechar por volta das 16:00 h. Foram registrados os beija-flores: *Chlorostilbon aureoventris* e *Thalurania watertonii* (Trochilinae), *Glaucis hirsuta*, *Phaethornis pretrei* e *P. ruber* (Phaethornitinae). Este último foi observado em intervalos regulares de 10 a 30 min., caracterizando o padrão de visitas do tipo "trap-lining", sendo considerado o principal polinizador da espécie. *C. aurantiacum* é autocompatível, porém produz baixo número de sementes por fruto nas autopolinizações em relação às polinizações naturais promovidas pelos beija-flores. *Pipra rubrocapilla* (Pipridae) e *Tangara faustuosa* (Thraupinae) foram observados dispersando os frutos de *C. aurantiacum*. A ornitofilia predominante em Bromeliaceae tem sido interpretada como mecanismo de evolução paralela entre bromélias e beija-flores. *Canistrum aurantiacum* pode se caracterizar como um exemplo dessa estreita relação.

Palavras-chave – fenologia da floração, biologia floral, ornitofilia, auto-compatibilidade, ornitocoria.

ABSTRACT – (Reproductive biology of *Canistrum aurantiacum* E Morren (Bromeliaceae) in Atlantic Rain Forest Northeastern Brazil) - *Canistrum aurantiacum*, a shade-tolerant species, is either an epiphyte or a terrestrial plant, endemic of the coastal Atlantic forest understory from Pernambuco and Alagoas. The species forms dense terrestrial populations, flowering from November to mid-February with the peak of flowering in the last half of January, when 12 flowers per plant may open during one day. The flowers are tubular and vary from 4-5

¹ Parte da dissertação de mestrado do primeiro autor. Bolsista CAPES.

² Programa de Pós-graduação em Biologia Vegetal, Universidade Federal de Pernambuco.
e-mail: siqueira@npd.ufpe.br

³ Departamento de Botânica, Universidade Federal de Pernambuco, 50670-901 Recife, PE, Brasil.
e-mail: imachado@npd.ufpe.br

cm in length within the same inflorescence. The flowers begin to open from the centre of the inflorescence and progress towards the periphery. *C. aurantiacum* is an ornithophilous species, whose syndrome is characterised by odourless flowers, vivid-red involucral and scape bracts, and golden-yellow corolla. Nectar volume varies from 22,6 to 40,5 ml, with concentration of 26-33 %. Anthesis begins at dawn, around 5:20 a.m. and the flowers close around 4:00 p.m. Pollen and stigma are functional during the whole anthesis. Hummingbirds *Chlorostilbon aureoventris* and *Thalurania watertonii* (Trochilinae), *Glaucis hirsuta*, *Phaethornis pretrei* and *P. ruber* (Phaethornitinae) visited the flowers. The last one could be considered as the main pollinator, and was seen at regular intervals of 10 to 30 minutes, typical of the trap-lining visiting pattern. *C. aurantiacum* is a self-compatible species, nevertheless it produces low number of seeds per fruit in self-pollination treatments compared to the natural pollinations promoted by hummingbirds. *Pipra rubrocapilla* (Pipridae) and *Tangara faustuosa* (Thraupinae) were observed dispersing the fruits of *C. aurantiacum*. Ornithophily predominates in the Bromeliaceae, and has been characterised as a parallel evolution mechanism between bromeliads and hummingbirds. *Canistrum aurantiacum* is a typical example of this close relationship.

Key words – flowering phenology, floral biology, ornithophily, self-compatibility, ornithocory, Atlantic forest.

Introdução

O gênero *Canistrum* foi descrito em 1873 por Édouard Morren, a partir do tipo *Canistrum aurantiacum* coletado em Pernambuco e publicado no periódico “La Belgique Horticole”. O nome provém do grego *Kanos* que significa “cesto repleto de flores”. Este gênero é um dos sete endêmicos da Floresta Atlântica que apresenta distribuição restrita aos Estados de Pernambuco, Alagoas, Bahia e Espírito Santo (Leme 1997) e é composto atualmente por dez espécies (Leme 2000), sendo *C. aurantiacum*, uma espécie endêmica da floresta atlântica nordestina, de hábito epifítico ou terrestre, de ocorrência restrita aos Estados de Pernambuco e Alagoas (Siqueira Filho 1997).

A família Bromeliaceae ainda carece de informações sobre a biologia floral e sistema reprodutivo, principalmente considerando-se a riqueza de espécies (Martinelli 1997). Uma revisão recente de literatura sobre os sistemas de polinização em 192 táxons de Bromeliaceae sugere que os principais polinizadores são beija-flores (Martinelli 1994). O gênero *Canistrum* apresenta a ornitofilia como principal síndrome de polinização, sendo confirmada por alguns estudos de caso com espécies relacionadas (Buzato 1995).

Este estudo apresenta informações sobre a fenologia da floração, a biologia floral, o siste-

ma reprodutivo, os visitantes florais e os dispersores de *Canistrum aurantiacum*. Os atributos florais de outras espécies de Bromeliaceae que ocorrem na Reserva Ecológica de Dois Irmãos (REDI) também são fornecidos e discutidos.

Material e métodos

Locais de Estudo – As observações de campo foram feitas na Reserva Ecológica de Dois Irmãos (REDI) (8°7'30"S e 34°52'30"W a ± 80 msm), localizada na região metropolitana do Recife, Pernambuco, Nordeste do Brasil, entre janeiro de 1997 a fevereiro de 1998, correspondendo a um período total de observações no campo de 650 horas.

A população de *C. aurantiacum* está restrita a uma área com cerca de 2 ha, de um total correspondente a 388,67 ha de floresta com relevo ondulado e encostas acentuadas em alguns trechos. O clima enquadra-se no tipo As' na classificação de Köppen (Andrade & Lins 1965), com precipitação pluviométrica anual média em torno de 2.200 mm (Fidem 1987).

Foram realizadas observações de campo complementares em populações naturais encontradas nas áreas dos seguintes municípios: Reserva Biológica de Saltinho (8°43'00"S e 35°12'00"W a ± 100 msm) em Tamandaré, Reserva Ecológica de Brejo dos Cavalos

(8°22'00"S e 36°02'00"W ± 900 msm) em Caruaru e Mata da Serra do Quengo (8°43'22" e 35°50'46" ± 700 msm) em Jaqueira, todas localizadas em áreas de Floresta Atlântica no Estado de Pernambuco.

Fenologia da floração – Indivíduos ($N = 37$) marcados de *C. aurantiacum* foram monitorados semanalmente e, durante o período de floração, o registro foi diário. Foram observados: a) duração da floração/indivíduo; b) número de flores produzidas/indivíduo; c) número de flores abertas/indivíduo/dia; d) número de flores abertas na população/dia; e) número médio de flores abertas/indivíduo/dia. Foi determinado o padrão fenológico da espécie conforme as classificações de Gentry (1974) e Newstrom *et al.* (1994).

Foi registrado o período de floração e síndromes florais (ver próximo item) das outras espécies de Bromeliaceae e de outras famílias, localizadas em um raio de 500 m da população de *C. aurantiacum*.

Morfologia e Biologia floral – Foram realizadas visitas mensais às áreas durante todo o período de estudo e semanais ou diárias durante o período de floração e de frutificação de *C. aurantiacum*.

Foi realizado um censo dos indivíduos férteis e sua disposição onde a população estava estabelecida, isto é, isolados ou agrupados, bem como registradas informações sobre as inflorescências e flores, tais como: morfologia externa, cor, emissão de odor, horário, sequência e duração da antese, número e disposição das peças florais e disponibilidade de pólen. A receptividade do estigma foi testada com H_2O_2 (peróxido de hidrogênio) e observada com o auxílio de lente de aumento (Zeisler 1938; Galen & Ploverwright 1987). O diâmetro das inflorescências e o tamanho dos escapos florais foram medidos semanalmente desde sua emissão até a senescência. A cor das flores, frutos e sementes foram determinadas de acordo com o guia de cores de Smithe (1975).

Foram feitas ilustrações esquemáticas das flores e estruturas florais a partir de material fresco e preservado em álcool 70%, com o auxílio de câmara clara acoplada a estereomicroscópio Wild.

Foi registrado o padrão de produção de néctar em flores previamente ensacadas ($N = 30$) para evitar o contato com os visitantes florais. A concentração de açúcares no néctar foi medida no campo durante o período de antese das flores, com o auxílio de refratômetro de bolso Atago N1.

O volume total de néctar produzido e acumulado pela flor foi medido com auxílio de seringas de 10 e 25ul, realizadas durante o período de antese, em horários sucessivos, com intervalos de uma hora, tomando-se o cuidado de evitar o contato da agulha da seringa com a água acumulada na inflorescência, o que poderia alterar os resultados.

Visitantes florais – O comportamento dos visitantes foi estudado a partir de observações naturalísticas (Lehner 1979), em horários variados do dia complementados pela análise de fotografias.

Os beija-flores foram identificados através de fotografias comparadas com a literatura disponível (Grantsau 1989; Sick 1997) e com o material depositado na coleção de aves do Departamento de Zoologia da Universidade Federal de Pernambuco.

Durante as sessões de visitas, foram registrados: o período, a duração e o comportamento de visita do beija-flor, além da permanência ou não das aves nas proximidades das plantas, bem como suas interações com indivíduos da mesma ou de outras espécies de beija-flores. Estes foram classificados em relação ao comportamento de visitas, utilizando-se o trabalho de Feinsinger & Colwell (1978). Foram também determinadas a frequência de visitas às flores de *C. aurantiacum*, sendo os beija-flores classificados como polinizador exclusivo, principal ou secundário, de acordo com o trabalho de Fischer (1994).

Sistema reprodutivo – Foram feitos três tratamentos para análise do sistema reprodutivo: autopolinização espontânea, autopolinização manual e controle (condições naturais). Os botões, em pré-antese foram previamente ensacados, utilizando-se sacos de papel semipermeáveis. Em virtude das inflorescências serem congestas, as inflorescências jovens, que ainda não haviam emitido suas primeiras flores, foram ensacadas e suas flores utilizadas para um único tipo de tratamento.

Os sacos foram periodicamente substituídos, sendo retirados ao final da floração e as inflorescências marcadas para o acompanhamento da formação ou não de frutos. No experimento de autopolinização manual, as flores foram ensacadas no dia anterior à antese e polinizadas no dia seguinte, com o pólen da própria flor, ao passo que na autopolinização espontânea as flores previamente ensacadas não foram manipuladas. Foram também registrados o número de frutos/indivíduo e o número de sementes/fruto nos três tratamentos

Dispersão de diásporos – Foram feitas observações no campo, em horários variados do dia, sobre os dispersores dos diásporos de *C. aurantiacum*.

Material Botânico - Os espécimes-testemunho das populações estudadas foram herborizados e depositados no Herbário da Universidade Federal de Pernambuco (UFP 15652, 16287, 18751, 20246 e 20247).

Resultados

Fenologia da floração – As observações ocorreram em duas etapas: janeiro e fevereiro de 1997 e novembro de 1997 a janeiro de 1998. Na primeira etapa a floração terminou mais tarde, isto é, no fim de fevereiro, ao passo que em 1998 a floração acabou no início de janeiro. (Fig. 1).

Na população, abrem-se em média $48 \pm 25,52$ flores por dia ($N = 27$), desde o início até o fim da floração. Os indivíduos abrem em mé-

dia $2,5 \pm 0,85$ flores diariamente ($N = 27$), com variação de uma a doze flores por dia, durante um período médio de $46 \pm 6,14$ dias ($N = 27$).

A estratégia de floração de *C. aurantiacum* é do tipo disponibilidade regular (“steady state” *sensu* Gentry 1974). De acordo com a classificação de Newstrom *et al.* (1994) é contínua e anual, com a população iniciando a floração no final de outubro e início de novembro e o pico de floração ocorrendo em dezembro, embora alguns poucos indivíduos floresçam ainda em janeiro e fevereiro.

A partir de observações de campo, foram encontradas 30 espécies floridas simultaneamente à população de *C. aurantiacum*. Destas, apenas *Lundia cordata* (Bignoniaceae) e *Heliconia psittacorum* (Heliconiaceae) foram visitadas exclusivamente por beija-flores, além de *Inga bahiensis* (Leguminosae, Mimosoidae), *Souroubea guianensis* (Marcgraviaceae) e *Hohenbergia ridleyi* (Bromeliaceae), que apesar de não serem espécies tipicamente ornitófilas são visitadas por beija-flores. As espécies entomófilas foram as mais bem representadas (66,6%) na REDI, seguidas pelas ornitófilas (16,6%), quiropterófilas (6,6%) e as generalistas (6,6%) do total de espécies floridas (Fig. 2).

Morfologia e biologia floral – Os indivíduos de *Canistrum aurantiacum* encontram-se agrupados, e cada grupo apresenta duas a seis inflorescências; raramente encontram-se indivíduos isolados com flores. As etapas do ciclo reprodutivo estão ilustradas na Fig. 3.

Em média, a inflorescência apresenta $20 \pm 2,18$ brácteas involucrais vermelhas ($N = 9$). O comprimento médio do escapo é de 45 cm ($N = 37$) e o diâmetro da inflorescência é 22 cm ($N = 37$). As flores ficam agrupadas em inflorescências subcorimbosas (*sensu* Leme 1997), que acumulam água e detritos orgânicos. A abertura das flores, em cada inflorescência, inicia-se pelo centro em direção à periferia.

Em alguns casos há o desenvolvimento de fungos nas flores velhas em virtude da alta umidade existente no interior da inflorescência, a

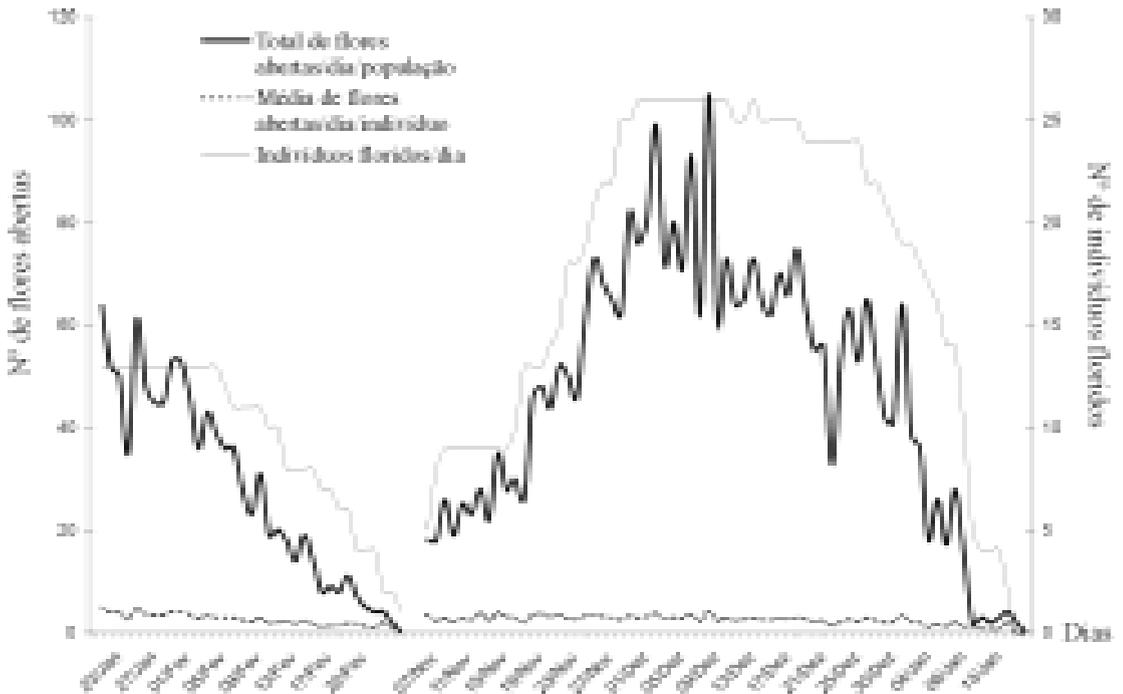


Figura 1. Dinâmica de floração de *C. aurantiacum* ($N=27$) na Reserva Ecológica de Dois Irmãos (REDI), durante o período de floração (107 dias).

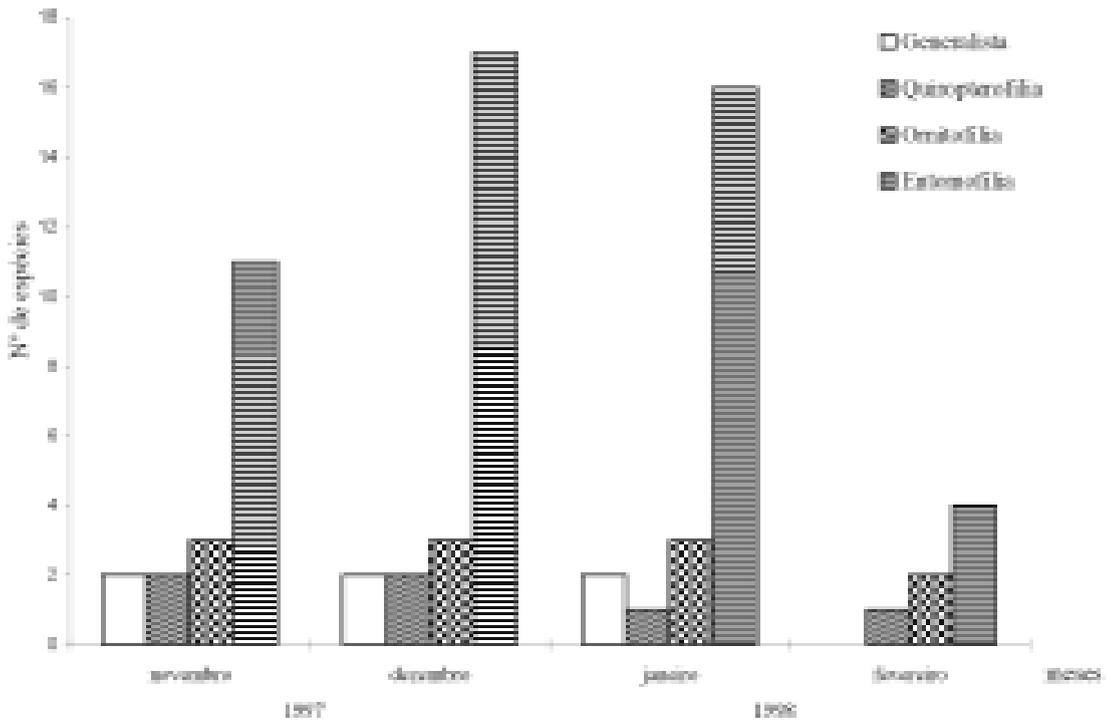


Figura 2. Espécies ($N=30$) em floração nas imediações da população de *Canistrum aurantiacum* suas respectivas síndromes de polinização, na Reserva Ecológica de Dois Irmãos (REDI).



Figura 3. *Canistrum aurantiacum*. (a) No sub-bosque da mata. (b) Inflorescência com flores abertas. (c) Escapo floral jovem. (d) Em frutificação, com frutos e plântulas no interior da inflorescência (setas). (e) Escapo floral senescente.

qual apresentam em média $173 \pm 35,75$ flores ($N = 7$). As flores de pedicelos inconspícuos, medem de 4-5 cm de comprimento, são actinomorfas, inodoras, de coloração amarelo-ouro e apresentam ápice da corola agudo.

As flores de uma mesma inflorescência podem apresentar tamanhos distintos, com um grupo de flores maiores e outro de flores menores. O estigma é exserto do tipo conduplicado espiral (*sensu* Brown & Gilmartin 1989) e úmido, secretando substância viscosa que facilita a aderência do pólen. Encontra-se receptivo des-

de o momento de abertura até o fechamento da flor. O pólen também se encontra disponível desde o momento da abertura até o fechamento das flores. O nectário do tipo septal apresenta três aberturas na base do ovário. Possui ainda apêndices petalinos basais, sublineares e obtusos que contatam a base dos estiletos onde o néctar é acumulado.

O volume médio de néctar por flor é de $29,14 \text{ ml} \pm 4,34$ ($N = 8$, variando entre 22,6-40,5ml), com uma concentração média de equivalentes de sucrose de $31\% \pm 0,35$ ($N = 15$, va-

Tabela 1. Nove espécies reunidas em sete gêneros de Bromeliaceae registradas na Reserva Ecológica de Dois Irmãos, Recife, PE.

ESPÉCIES	Hábito de vida	Síndrome floral	Cor da flor ^a	Formato da flor	Flores /planta/dia	Tamanho da corola (Xmm±sd)	Volume de néctar (Xµl±sd)	Concentração de açúcares (X%±sd)
<i>Aechmea lingulata</i>	epífita	melitofilia	Branca	tubo/patente	2-87	11-12	3,4	45
<i>Bromelia plumieri</i> ^b	terrestre	ornitofilia	Lilás/creme	tubo/imbricado	15	6	10	42
<i>Canistrum aurantiacum</i>	terrestre	ornitofilia	Amarela/vermelha	tubo/reflexa	1-12	4	29,14±4,34	30
<i>Cryptanthus zonatus</i>	terrestre	melitofilia	Branca	tubo/patente	1-4	35	10	28
<i>Hohenbergia ridleyi</i>	facultativo	melitofilia	Lilás	tubo/reflexa	70	15±0,08	10±0,06	41,5±3,54
<i>Tillandsia bulbosa</i>	epífita	ornitofilia	Azul/rosa	tubo	1-4	—	—	—
<i>Tillandsia stricta</i> ^b	epífita	ornitofilia	Azul/rosa	tubo	1-3	18	3,4±1,1	30,7±0,7
<i>Tillandsia tenuifolia</i>	epífita	ornitofilia	Branca/vermelha	tubo	1-3	—	—	—
<i>Vriesea procera</i>	epífita	ornitofilia	Amarela	tubo	1-20	—	—	—

^aCor das brácteas ou do cálice após barra (*B. plumieri* apresenta a parte basal das folhas avermelhada na época de floração).

^b Fonte Buzato (1995) com acréscimos e modificações dos autores do presente trabalho.

riando entre 26 e 33%) (Fig. 4). Na população da Mata da Serra do Quengo, o volume fica em torno de 26ml e a concentração alcança valores de até 40%. A antese inicia por volta das 5:20 h da manhã e o fechamento da corola ocorre por volta das 16:00 h. É possível identificar as

flores que abriram no dia anterior, pelas pétalas retorcidas de coloração amarronzada. Na floresta de Dois Irmãos, a variação do volume e concentração de açúcares no néctar das espécies ornitófilas de Bromeliaceae foram de 3 – 29ml e 28 – 45%, respectivamente, sendo re-

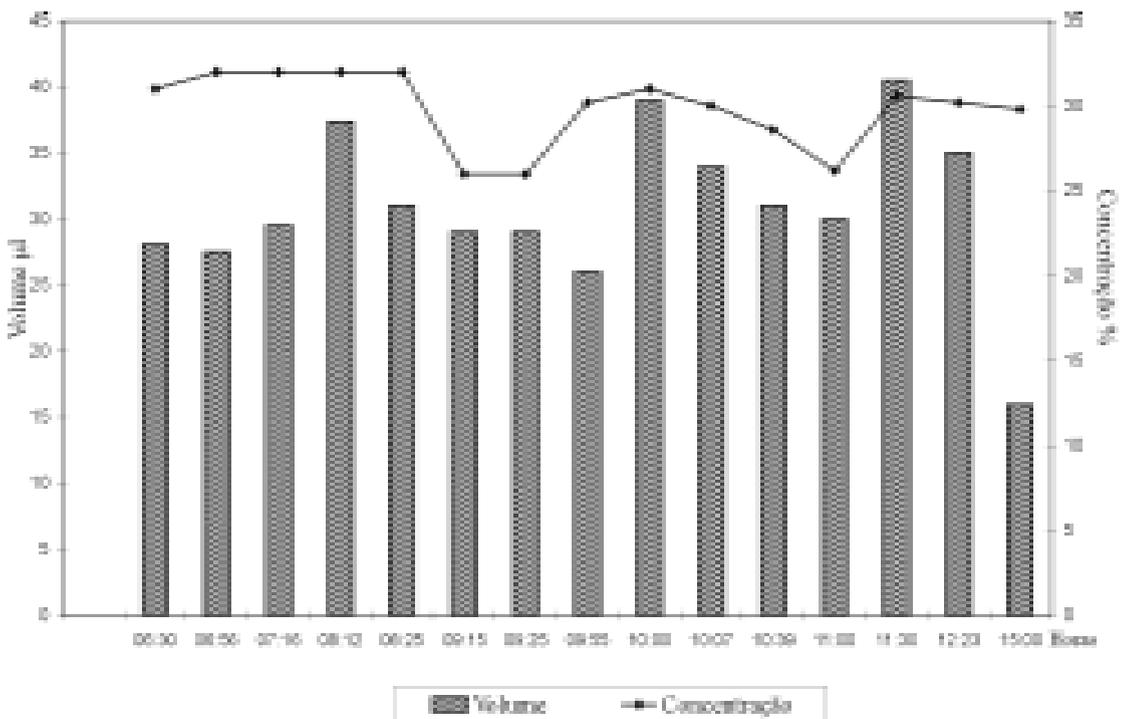


Figura 4. Valores acumulados de volume e concentração de açúcares no néctar de diferentes flores ensacadas de *Canistrum aurantiacum* na Reserva Ecológica de Dois Irmãos (REDI).

Tabela 2. Beija-flores visitantes às flores de *Canistrum aurantiacum*.

Beija-flores	Comprimento do bico (mm)*	Peso (g)*	nº visitas (horas)	Funções na população**
Phaethornitinae				
<i>Phaethornis ruber</i>	24	2	4	rondas de alto ganho
<i>Phaethornis pretrei</i>	35	7	2	rondas de alto ganho
<i>Glaucis hirsuta</i>	33	9	0,2	rondas de alto ganho, territorialista
Trochilinae				
<i>Thalurania watertonii</i> ***	20	-	2	rondas de alto ganho, territorialista
<i>Chlorostilbon aureoventris</i>	20	3,5	0,1	generalista

* Segundo Grantsau (1989). ** De acordo com Feinsinger & Colwell (1978). *** Observado na Serra do Quengo.

presentada por nove espécies distribuídas em sete gêneros (Tab. 1). Visitantes florais - Os beija-flores visitantes às flores de *C. aurantiacum* foram: *Phaethornis ruber*, *P. pretrei*, *Glaucis hirsuta*, *Thalurania watertonii* e *Chlorostilbon aureoventris* (Tab. 2). *P. ruber* iniciava suas atividades logo após a abertura das flores, com intervalos de 10 a 30 minutos entre as visitas.

O horário de visitas foi restrito ao período da manhã. Inicialmente, a ave fazia um vôo de reconhecimento sobre as flores, vocalizando, passando em seguida a adotar uma rota, percorrendo-a continuamente. *Phaethornis ruber* alternava suas visitas às flores de *C. aurantiacum* com as de *Heliconia psittacorum*, que ocorre nas proximidades. Encontros agressivos foram registrados apenas entre machos.

Em dezembro, quando a população de *C. aurantiacum* atingiu o pico de floração, surgiram as outras espécies de beija-flores. *Phaethornis ruber* era afugentado por *Glaucis hirsuta* que apresentava comportamento territorialista e cujas visitas se estendiam desde a antese até 9:00

h. Muito arisco, vocalizava ao final de cada visita. Ainda em dezembro, *Phaethornis pretrei* foi observado partilhando o conjunto de flores de *C. aurantiacum* com *P. ruber* (Fig. 5). Mais raramente foi observada uma fêmea de *Chlorostilbon aureoventris* visitando o conjunto de flores de *C. aurantiacum* no sub-bosque. Na Mata da Serra do Quengo, foi registrada sobreposição de visitas em *C. aurantiacum* entre *Glaucis hirsuta* e *Thalurania watertonii*.

Geralmente, após as visitas dos beija-flores, a abertura da corola aumenta, expondo o estigma. O estilete permanece ereto ou pode ser deslocado para um dos lados ou ficar retorcido dentro do tubo da corola (Fig. 6).

As 7:00 h grande parte das flores da população já apresentavam estes sinais de visitas dos beija-flores. O pólen fica depositado no bico das cinco espécies de beija-flores visitantes de *C. aurantiacum*. De acordo com o modo de forragear dos beija-flores e atributos morfológicos de *C. aurantiacum* foram atribuídas duas funções para as três espécies de Phaethornitinae.

Tabela 3. Resultado dos experimentos para avaliar o sistema reprodutivo de *Canistrum aurantiacum*.

TRATAMENTO	FLORES (nº)	FRUTOS (nº)	SUCESSO (%)	SEMENTES/FRUTO
Autopolinização				
Espontânea	415	104	25,06	1,31
Manual	390	246	63,07	8,65
Condições Naturais (Controle)	1209	1073	88,75	27,73

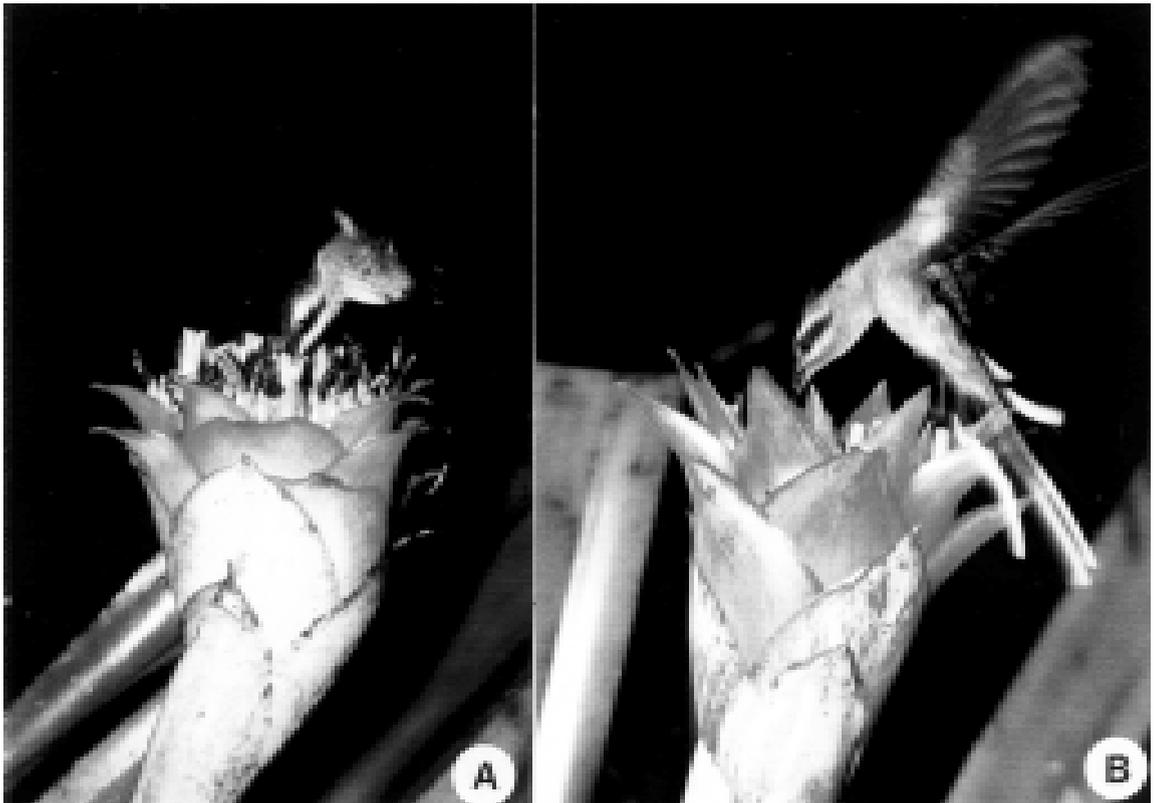


Figura 5. Visitantes de *Canistrum aurantiacum*. (a) *Phaethornis ruber*. (b) *Phaethornis pretrei*.

Phaethornis ruber e *P. pretrei* desempenham a função de rondas de alto ganho. Já *G. hirsuta* pode desenvolver as funções de alto ganho e territorialista (Tab. 2). Entre os Hymenoptera, as abelhas *Partamona* sp. (3 mm) e *Plebeia* sp. (2 mm) foram observadas na inflorescência de *C. aurantiacum*.

Estas abelhas pousavam nas flores introduzindo a cabeça e o primeiro par de pernas na corola para coletar o pólen, que em seguida era transferido para as pernas medianas e destas para a corbícula no último par de pernas, ou ainda retirando o pólen diretamente com as mandíbulas.

As visitas eram raras e pouco eficientes, em virtude do comportamento e dimensão dessas abelhas. A formiga *Ectatomma tuberculatum* (Ponerinae) também foi observada em algumas inflorescências de *C. aurantiacum*, não

sendo, porém, identificada sua atividade nas mesmas. Outros visitantes como mariposas (Hesperiidae, Lepidoptera) foram observados em *C. aurantiacum*, além de duas espécies de besouros (Curculionidae, Coleoptera).

Uma das espécies de besouro, deslocava-se entrando e saindo das flores; a outra de porte mais avantajado, introduzia a tromba no tubo floral para coleta de néctar. Ambas poderiam ocasionalmente polinizar as flores, uma vez que contactavam as anteras e o estigma.

Foi observada a presença de grande número de ácaros (Ascidae), que utilizam o pólen como parte de sua dieta alimentar. Estes se deslocam por toda a inflorescência, sobretudo naquelas em que havia grande acúmulo de água.

Sistema reprodutivo - *Canistrum aurantiacum* é autocompatível, formando frutos tanto em testes de autopolinização espontânea como

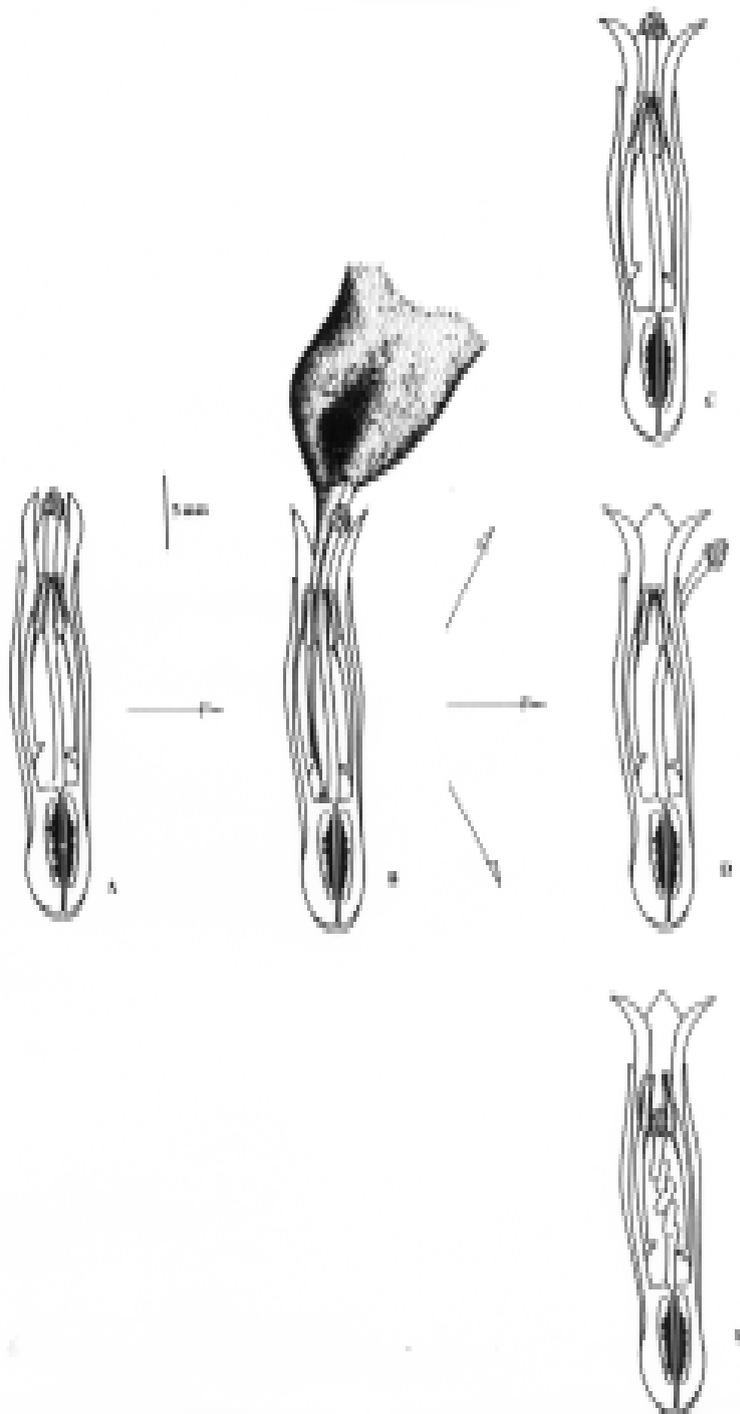


Figura 6. Representação esquemática da flor de *Canistrum aurantiacum* em corte longitudinal, ressaltando as disposições das estruturas florais antes (a), durante (b) e após a visita do beija-flor (c, d, e). (a) Flor não visitada. (b) Flor sendo visitada por *Phaethornis ruber*. (c) Estilete ereto. (d) Estilete deslocado, estigma exteriorizado. (e) Estilete retorcido, estigma incluso na corola. Notar que nos três casos (c, d, e) a corola se abre expondo o estigma.

em autopolinização manual (Tab. 3). A formação de frutos em condições naturais é bastante alta, ou seja, 88,75% das flores formaram frutos. Assim, o percentual de flores não fecundadas e/ou abortadas corresponde a 11,24% do total de flores produzidas pela inflorescência.

Dispersão de diásporos – A frutificação de *C. aurantiacum* ocorreu entre os meses de maio a julho em 1997 e entre março e maio em 1998, cujos frutos apresentam cor rosa escuro e o escapo floral torna-se esverdeado com manchas vermelhas. O fruto do tipo baga ao amadurecer torna-se, em geral, arroxeadado na porção apical com a base variando entre o lilás e o azul ciano (*sensu* Smithe 1975), mantendo as sépalas persistentes.

Sob condições naturais, cada indivíduo de *C. aurantiacum* produz cerca de $153 \pm 26,18$ frutos ($N = 7$), com uma média de 5475 sementes por inflorescência ($N = 5$) e $28 \pm 13,19$ sementes por fruto ($N = 140$). As sementes apresentaram um alto índice de germinação (89%; $N = 300$), que ocorreu em torno de cinco dias. O número de sementes produzidas por fruto na autopolinização espontânea foi baixo, cerca de 1,3 ($N = 104$).

Os frutos arroxeados atraíam passeriformes generalistas como Thraupinae e Pipridae, sendo registrada a coleta de frutos por *Pipra rubrocapilla* (Pipridae). Na Mata da Serra do Quengo foi observada a presença de *Tangara faustuosa* (Thraupinae). Os pássaros arrancavam as bagas com o bico, podendo comer as sementes na própria inflorescência. Na ocasião, algumas sementes caídas germinavam na própria inflorescência (Fig. 3d). Após 7-8 meses, o escapo floral secava, caía, quando, só então, as pequenas plântulas protegidas na inflorescência atingiam o solo, estabelecendo os novos indivíduos da população.

Discussão

Fenologia da floração – No presente estudo, se encontram os primeiros registros diários da

fenologia de floração, nos níveis de indivíduo e população, para a família Bromeliaceae. O número total de flores abertas por dia na população está relacionado principalmente com o número de indivíduos floridos, não sendo determinado pelo número médio de flores abertas por dia por indivíduo.

Apesar das etapas de início, pico e fim de floração serem visualizadas em conjunto no gráfico (Fig. 1) estas podem ser mascaradas se forem tomadas medidas pontuais ou esporádicas. Poucas flores abertas por dia na população são acompanhadas por várias flores abertas no dia seguinte. Deste modo, sugerimos que a planta que investe em alta produção de flores num determinado dia, passa a produzir poucas ou mesmo nenhuma flor no dia seguinte, como um mecanismo de compensação.

O padrão fenológico do tipo “steady state” encontrado em *C. aurantiacum* tem sido observado em outras famílias de Angiospermas (Buzato 1995; Sazima & Sazima 1990), embora não seja o único padrão encontrado em Bromeliaceae, como é o caso de *Billbergia amoena*, *B. pyramidalis* que apresentam floração do tipo cornucópia (Martinelli 1997) e *Pepinia sprucei* que possui floração do tipo explosiva (J. Siqueira Filho *in prep.*).

Morfologia e Biologia floral – As flores de *Canistrum aurantiacum* apresentam atributos florais relacionados à síndrome de ornitofilia, tais como corola tubulosa, cor amarelo-alaranjada das pétalas, brácteas involucrais vermelhas, grande distância entre a câmara nectarífera e os órgãos sexuais e ausência de odor (Faegri & van der Pijl 1979).

Por outro lado, 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. Em outras famílias há casos de síndrome intermediária entre dois vetores como por exem-

plo, *Abutilon* e *Bakeridesia* (Malvaceae), que apresentam espécies polinizadas tanto por beija-flores como morcegos (Buzato 1995; Lopes *et al.* 1998). *Canistrum aurantiacum* possui flores inodoras, sendo considerada rara a presença de odor em flores de Bromelioideae, exceto em alguns poucos casos comprovados como: *Cryptanthus* (Ramírez 1996), *Hohenbergia ridleyi* (Siqueira Filho & Machado 1998), *Aechmea gamosepala* (Fischer 1994), *A. lingulata* (J. Siqueira Filho *obs. pess.*) e *Araeococcus micranthus* (Nara 1998). Nestas espécies o odor é geralmente doce e suave e está associado à polinização por abelhas. Por sua vez, *Encholirium glaziovii* (Pitcairnioideae) e algumas espécies de *Vriesea* (Tillandsioideae), apresentam odor desagradável e copiosa quantidade de néctar, sendo visitadas por morcegos (Sazima *et al.* 1989; Sazima *et al.* 1995^b).

A concentração de néctar de *C. aurantiacum* é maior do que a média apresentada por flores ornitófilas de outras famílias de Angiospermas (Baker 1975). Segundo Buzato (1995), a família Bromeliaceae apresenta maiores taxas de concentração de néctar, podendo este fato ser uma tendência evolutiva da família (Sazima *et al.* 1995^a).

Os apêndices petalinos presentes em *C. aurantiacum* também ocorrem em várias espécies da subfamília Bromelioideae (Martinelli 1997). O estudo destes apêndices tem sido mais explorado em estudos taxonômicos (Brown & Gilmartin 1984, 1989; Evans & Brown 1989; Brown & Terry 1992; Leme 1997).

Entretanto, é opinião da maioria destes autores que os apêndices petalinos têm função de evitar a evaporação do néctar e diluição deste pela chuva. Acreditamos que esses apêndices também poderiam diminuir o espaço entre os filetes e estilete ao longo do tubo floral, direcionando a língua do visitante até o nectário, garantindo assim visitas legítimas. Sazima & Sazima (1990) sugerem que estes apêndices também protegem a câmara nectarífera, talvez desencorajando a visitas de abelhas. Os indivíduos

os férteis de *C. aurantiacum* agrupados foram mais visitados pelos beija-flores, porém Sluys & Stotz (1995), acreditam que os grupos com poucas inflorescências e indivíduos isolados não sofrem consequências da menor intensidade de visitação em virtude do comportamento em linha de captura dos Phaethornitinae. Estes autores encontraram diferença não significativa no número de sementes produzidas em flores com menor frequência de visitas por beija-flores em *Vriesea neoglutinosa*. A estratégia de floração do tipo disponibilidade regular, com a produção de uma ou duas flores por dia durante um longo período, também favorece cruzamentos entre indivíduos de diferentes grupos de *C. aurantiacum*.

De um modo geral, há um florescimento sequencial das espécies de Bromeliaceae ocorrentes na REDI, promovendo uma oferta contínua de néctar aos polinizadores e já observado em outros trabalhos (Ayala 1986; Araújo *et al.* 1994). Estes autores sugerem que a floração sequencial pode ser uma evidência de adaptação para reduzir a competição pelos vetores de pólen favorecendo a polinização cruzada.

Sobreposição de floração ocorreu entre *C. aurantiacum*, *Hohenbergia ridleyi* e *Vriesea procera*. Entretanto, *H. ridleyi* produz pequenas quantidades de néctar e está mais relacionada com a polinização por abelhas (Siqueira Filho & Machado 1998). Por sua vez, *Vriesea procera*, apesar de ser uma espécie ornitófila, apresentava apenas uma pequena população, além de uma oferta de flores pouco expressiva, cerca de uma a duas flores/dia com intervalos entre dois e oito dias (J. Siqueira Filho *obs. pess.*).

Visitantes florais – Em 1898, Ule (*apud* Martinelli 1994) inferiu que as flores de *C. aurantiacum* seriam polinizadas por beija-flores, o que foi agora confirmado. *Phaethornis ruber* foi considerado o polinizador efetivo e principal das flores de *C. aurantiacum*, visitando as flores na população em “trap-lining”. Os demais beija-flores foram considerados visitantes secundári-

os (*sensu* Fischer 1994) em virtude da baixa frequência de visitas. Considerando que a flor de *C. aurantiacum* produz em média 29,14ml de néctar e que na população abrem em média 48 flores diariamente, desde o início até o fim da floração, *Phaethornis ruber*, por exemplo, poderia tomar 1,39ml de néctar das flores diariamente. Portanto, absorveria néctar equivalente à cerca de $\frac{3}{4}$ do peso total de seu corpo (Tab. 2). Tal consumo confirma a necessidade de grande quantidade de energia (fornecida pelo néctar) para o beija-flor manter suas atividades de forrageio (Sazima *et al.* 1995^a). Em algumas espécies que delimitam território, como *Chrysolampis mosquitus* (Trochilinae) as necessidades de néctar estão relacionadas ao tamanho da área defendida (Raw 1986).

Devido ao seu maior teor energético, a alta concentração de néctar como observada em *C. aurantiacum*, é também importante na manutenção de espécies de beija-flores residentes, incluindo espécies endêmicas da Floresta Atlântica Nordeste como *Thalurania watertonii* ou aquelas criticamente ameaçadas de extinção como *Glaucis dohrnii* que poliniza espécies de Bromeliaceae epífitas nas Florestas do Sul da Bahia (Sick 1997).

Phaethornis ruber foi a espécie dominante em *C. aurantiacum*. Isto pode estar relacionado ao seu pequeno porte, coloração camuflada (pouco visível aos predadores) e a preferência de explorar conjuntos de flores em sub-bosque de mata, onde *C. aurantiacum* predomina. Em áreas de floresta atlântica no sudeste brasileiro, Buzato (1995) pôde observar que *Ramphodon naevius* desempenhava o papel de espécie dominante sobre as demais espécies de beija-flores que exploravam a comunidade de espécies ornitófilas.

Na REDI ocorrem 14 espécies de beija-flores (Azevedo Júnior *et al.* 1998) das 24 relacionadas para Pernambuco (Farias *et al.* 1995). Tem-se, portanto, em um fragmento relativamente pequeno (388,67ha), cerca da metade das espécies (58,3%) ocorrentes no Estado. Apesar

da riqueza de espécies de beija-flores na área (Azevedo Júnior *et al. op. cit.*), poucas espécies foram observadas visitando o conjunto de espécies ornitófilas, o que sugere se tratar de espécies migratórias, ao contrário de *P. ruber*, uma espécie residente ou eremita (*sensu* Sazima 1995^a).

Com relação à comunidade vegetal existente nas imediações de *C. aurantiacum*, a maior concentração de espécies entomófilas (66,6%) em relação às espécies ornitófilas (16,6%) é semelhante ao encontrado para outras regiões neotropicais (Silva *et al.* 1997). Entretanto, há poucas evidências da relevância do papel desempenhado pelas espécies de Bromeliaceae na comunidade local de espécies ornitófilas, sendo registrados oito gêneros e dez espécies sintópicas, das quais sete espécies são ornitófilas, mas com pouca representatividade e escassa distribuição na área.

Atribui-se a este fato a perturbação antrópica da área, que provocou a extinção local de algumas espécies, como é o caso de *Cryptanthus zonatus*, que tem seu último registro de coleta na área de estudo em 1954 e *Billbergia morelli* em 1972 (J. Siqueira Filho *obs. pess.*). A sobreposição na utilização do recurso floral entre os beija-flores pode ser interessante para *C. aurantiacum*, pois a ausência de uma das espécies pode ser compensada pela outra a exemplo do que ocorre em comunidades ornitófilas da Floresta Atlântica no Sudeste do Brasil (Buzato 1995). A autora realizou os primeiros registros de sobreposição entre as duas subfamílias de beija-flores em uma mesma planta. Na REDI, foi evidenciada baixa sobreposição na utilização do recurso floral entre Phaethornitinae e Trochilinae.

A taxa de visitação de *P. ruber* às flores de *C. aurantiacum* é quase o dobro da encontrada para outras Bromeliaceae em Floresta Atlântica (Snow & Snow 1986), com 0,2 a 1,3 visitas/hora; ou em áreas mais abertas como as restingas (Sluys & Stotz 1995), com 1,0 visita/hora, ambas relacionadas ao gênero *Vriesea*. Porém

a taxa de visitação deve estar diretamente relacionada com o pico de floração, não sendo comparáveis dados sem o devido acompanhamento fenológico da planta.

O deslocamento ou retorcimento do estilete e da corola provocados pela visita do beija-flor foi detectado também em *Portea leptantha* (Bromelioideae) (J. Siqueira Filho *obs. pess.*), sendo este um indicador de que a flor foi visitada. Este indicador pode, inclusive, ser utilizado para outras espécies de Bromeliaceae com morfologia floral semelhante, porém é necessário o conhecimento prévio da disposição das estruturas florais ainda não visitadas.

Observaram-se vôos nupciais de *Phaethornis ruber*, semelhante ao descrito por Sick (1997), nas imediações da população de *C. aurantiacum*. Isto reforça a idéia de que beija-flores residentes, sobretudo Phaethornitinae, fazem sua nidificação no período em que aumentam os recursos florais na comunidade vegetal. Fato semelhante foi registrado para *Phaethornis eurynome* e *Stephanoxis lalandi* em áreas de Floresta Atlântica no Sudeste brasileiro (Buzato 1995). Na Amazônia Central, foram assinalados leques de acasalamento de *Phaethornis superciliosus*, *P. bourcierii*, *Glaucis hirsuta* e *Thalurlania furcata* próximo às inflorescências de *Aechmea beeriana* (Nara 1998).

As inflorescências de *Canistrum aurantiacum* dispostas verticalmente, também foram visitadas por *P. pretrei*. Sazima (1981), Sazima & Machado (1983) e Machado & Sazima (1987) ao descreverem o comportamento de visitas de *P. pretrei* às flores, sugeriram que este beija-flor visitava apenas flores pendentes de *Pavonia* (Malvaceae), *Mutisia coccinea* (Asteraceae) e *Ipomoea quamoclit* (Convolvulaceae), respectivamente, e associam este fato ao maior comprimento do corpo e da cauda, além do formato curvo do bico. É sugerido que este comportamento também esteja relacionado a rondas de alto ganho (*sensu* Feinsinger & Colwell 1978), uma vez que os beija-flores desenvolveram a capacidade de vôo librado, garantindo

maior tomada de volume de néctar durante as visitas em flores pendentes. Além disso, *P. pretrei* pode visitar flores com morfologia variável, eretas ou horizontalmente dispostas. Os registros fotográficos de Frisch & Frisch (1995) em diversas famílias tais como: Acanthaceae, Asteraceae, Bignoniaceae, Combretaceae, Myrtaceae, Bromeliaceae, Heliconiaceae e Musaceae evidenciam o comportamento do beija-flor associado à variedade das flores.

Em outras populações de *C. aurantiacum* localizadas na Mata da Serra do Quengo, ficou evidenciado que houve uma maior sobreposição entre Trochilinae e Phaethornitinae, sugerindo a escassez de recursos alimentares e a competição entre os beija-flores nesta época do ano, forçando-os a migrarem das áreas mais baixas no período da “queimada” da monocultura da cana-de-açúcar, até as serras com condições mais amenas e favoráveis de alimentação.

O sub-bosque da mata é um dos primeiros estratos a desaparecer com a fragmentação da Floresta Atlântica, desestruturando as partições do nicho na comunidade e restringindo as atividades dos polinizadores em plantas deste estrato. A família Bromeliaceae é responsável por grande parte da riqueza de espécies ornitófilas no bioma Floresta Atlântica, sendo a relação entre Bromeliaceae e beija-flores de fundamental importância para manutenção dessas aves.

Ácaros (Ascidae) são registrados pela primeira vez em flores de Bromeliaceae. Parece que sua presença está condicionada ao longo tubo floral que oferece proteção e a umidade do ambiente. Foi observada a presença de ácaros também em flores de outras espécies de Bromeliaceae que apresentam o tubo da corola longo tais como: *Bromelia plumieri* e *Portea leptantha* (J. Siqueira Filho *obs. pess.*). Colwell (1979) registrou a presença de ácaros em flores de *Heliconia* que são transportados de uma flor à outra no bico dos beija-flores. O autor sugeriu que tais Aracnídeos são ectoparasitos das narinas dos beija-flores. Porém outros estudos

poderão fornecer maiores indicações sobre as implicações da presença dos ácaros nas flores de Bromeliaceae e se há alguma relação com os polinizadores.

Sistema reprodutivo – Algumas espécies de Bromeliaceae apresentam vários mecanismos que favorecem a alogamia, tais como forte dicogamia e dioicia (Martinelli 1997), porém a maioria, assim como *C. aurantiacum* é autocompatível (McWilliams 1974; Martinelli 1994).

A formação de um menor número de sementes nos frutos formados a partir de autopolinizações manuais e espontâneas, sugere que a espécie é predominantemente alógama e que os beija-flores são importantes vetores de pólen para *C. aurantiacum*, garantindo uma elevada taxa de produção de sementes assegurando a variabilidade genética da espécie.

A hercogamia, evidente nas flores de *C. aurantiacum*, se constitui na principal barreira física a formação de frutos por autopolinizações. Apesar disso, foi observada a formação de frutos sob essas condições, possivelmente provocada pelo deslocamento dos ácaros entre as flores de uma mesma inflorescência. A ocorrência de geitonogamia em *C. aurantiacum* pode ser efetivada pelas repetidas visitas dos beija-flores às flores de uma mesma inflorescência numa única sessão, a semelhança do que ocorre em outras espécies de Bromeliaceae, seja em inflorescências ramificadas como *Portea leptantha* e *Hohenbergia ramageana*, ou congestas como *Bromelia plumieri* e *Neoregelia* sp. As inflorescências de *C. aurantiacum* funcionam, portanto, como uma unidade de polinização ou forrageio (Brener 1991).

Canistrum aurantiacum também apresenta propagação vegetativa, como em várias outras Bromeliaceae que se reproduzem assexuadamente (Benzing 1980; 2000). Os brotos geralmente têm um crescimento mais acelerado atingindo a maturação em poucos anos. Assim, os indivíduos de um grupo de *C. aurantiacum* podem ser considerados clones de um ou poucos indivíduos. Portanto, as constantes visitas

dos beija-flores poderiam estar promovendo autopolinizações ou polinização entre clones. Dispersão de diásporos - Os frutos de *C. aurantiacum* são procurados por aves generalistas como Emberizidae, Furnariidae, Formicariidae e Pipridae. Esta última família ocupa áreas fragmentadas com influência antrópica (Sick 1997), garantindo a dispersão dos frutos nas diversas áreas onde foram localizadas populações naturais de *C. aurantiacum*. Apesar de não distinguir as bromélias frutificadas ou não, C. Graco (*com. pess.*) estudou o forrageamento de aves em bromélias com inflorescências em roseta. O autor concluiu que 16 espécies de aves, distribuídas em cinco famílias (Dendrocolaptidae, Emberizidae, Furnariidae, Formicariidae e Picidae) forrageavam na maioria das bromélias, abrindo espaço entre as folhas em busca de alimento. Estas aves são potenciais dispersores de sementes de bromélias.

Canistrum aurantiacum se constitui em uma fonte de recursos ainda pouco conhecida para *Tangara faustosa*, tornando-se útil para subsidiar planos de conservação deste Thraupinae, visto que é uma ave endêmica da floresta atlântica nordestina (Azevedo Júnior *et al.* 1998) e ameaçada de extinção (Collar 1994).

Em função dos dados apresentados, sugerimos que *C. aurantiacum* poderia ser uma espécie-chave (*sensu* Terborgh 1992) da floresta atlântica nordestina, principalmente por envolver espécies endêmicas e ameaçadas deste ecossistema fragilizado.

Agradecimentos

Os autores agradecem a Diretoria do Parque Dois Irmãos, aos Drs. G.J.P.S.Barros e L.G.Façanha, pela autorização dos trabalhos na REDI, Serra do Quengo e REBIO Saltinho, respectivamente. Aos Drs. C.P. Schilindwein e M. Tabarelli pela leitura crítica do manuscrito. A Msc. A.V.F.Lopes pelo auxílio no abstract. Ao Pe. J.S. Moure e Dr. F.C.V. Zanella pela identificação dos insetos. Ao Msc. G.S. Baracho

pela representação esquemática. Aos dois assessores anônimos da Revista pelas sugestões. A CAPES e ao CNPq pelo auxílio financeiro.

Referências bibliográficas

- Andrade, G.O. & Lins, R.C. 1965. Introdução a morfoclimatologia do nordeste do Brasil. **Arq. Inst. Ciência Terra** 4: 17-28.
- Araújo, A.C., Fischer, E.A. & Sazima, M. 1994. Floração sequencial e polinização de três espécies de *Vriesea* (Bromeliaceae) na região de Juréia, sudeste do Brasil. **Rev. Bras. Bot.** 17: 113-118.
- Ayala, A.V. 1986. Aspectos de la relación entre *Thalurania furcata colombica* (Aves-Trochilidae) y las flores en que liba en un bosque subandino. **Caldasia** 14: 549-562.
- Azevedo Júnior, S.M.A.; Coelho, A.G.M.; Larrazabal, M.E.; Neves, R.M.L. & Telino Júnior, W.R. 1998. Conservação e diversidade de aves da Reserva Ecológica de Dois Irmãos pp. 241-250. In I.C.Machado, A.V. Lopes e K.C. Porto (orgs.) **Reserva Ecológica de Dois Irmãos: Estudos em um remanescente de mata Atlântica em Área Urbana (Recife, Pernambuco, Brasil)**. Recife: SECTMA, Editora Universitária da UFPE, Pernambuco.
- Baker, H.G. 1975. Sugar concentrations in nectars from hummingbird flowers. **Biotropica** 7: 37-41.
- Benzing, D.L. 1980. **The biology of the bromeliads**. California, Mad River Press.
- Benzing, D.L. 2000. **Bromeliaceae: Profile of an adaptive radiation**. Cambridge, Cambridge University Press
- Brener, A.G.F. 1991. Forrajeo del colibrí *Selasphorus flammula* en relación con tamaños y distribución de parches florales. **Revista de Biología Tropical** 39: 169-172.
- Brown, G.K. & Gilmartin, A.J. 1984. Stigma structure and variation in Bromeliaceae: Neglected taxonomic characters. **Brittonia** 364: 364-374.
- Brown, G.K. & Gilmartin, A.J. 1989. Stigma types in Bromeliaceae - A systematic survey. **Systematic Botany** 14: 110-132.
- Brown, G.K. & Terry, R. 1992. Petal appendages in Bromeliaceae. **American Journal of Botany** 79: 1051-1071.
- Buzato, S. 1995. **Estudo comparativo de flores polinizadas por beija-flores em três comunidades da Mata Atlântica no Sudeste do Brasil**. Tese de Doutorado, Universidade Estadual de Campinas, Campinas.
- Collar, N.J.; Crosby, M.J. & Stattersfield, A.J. 1994. **Birds to watch 2: The world list of threatened birds**. Birdlife International (conservation series, n. 4) Cambridge, England.
- Colwell, R.K. 1979. The geographical ecology of hummingbird flower mites in relation to their host plants and carriers. **Recent Advances in Acarology** 2: 461-468.
- Evans, T.M. & Brown, G.K. 1989. Plicate staminal filaments in *Tillandsia* subgenus *Anoplophytum* (Bromeliaceae). **American Journal of Botany** 76: 1478-1485.
- Faegri, K. & van der Pijl, L. 1979. **The principles of pollination ecology**. 3rd edition. Pergamon Press, Oxford, England.
- Farias, G.B., Pacheco, G.L & Brito, M.T. 1995. **Lista das aves de Pernambuco**. Publicação Técnica da OAP (Observadores de Aves de Pernambuco), n.1.
- Feinsinger, P. & Colwell, R.K. 1978. Community organization among neotropical nectar-feeding birds. **American Zoology** 18: 779-795.
- Fidem (Fundação de Desenvolvimento da Região Metropolitana do Recife). 1987. **Região Metropolitana do Recife: Reservas Ecológicas**. Série de Desenvolvimento Urbano e Meio Ambiente. 108 pp.
- Fischer, E.A. 1994. **Polinização, fenologia e distribuição espacial de Bromeliaceae numa comunidade de Mata Atlântica, Litoral Sul de São Paulo**. Dissertação de Mestrado. Universidade Estadual de Campinas, Campinas.
- Frisch, J.D. & Frisch, C.A.D. 1995. **O jardim dos beija-flores**. São Paulo, Dalgas Ecoltec Ecologia Técnica.
- Galen, C. & Plowright, R.C. 1987. Testing the accuracy of using peroxidase activity to indicate stigma receptivity. **Canadian Journal of Botany** 65: 107-111.
- Gentry, A.H. 1974. Flowering phenology and diversity in tropical Bignoniaceae. **Biotropica** 6: 64-68.
- Grantsau, R. 1989. **Os beija-flores do Brasil**. Rio de Janeiro, Expresso e Cultura, 2 ed.
- Lehner, P.N. 1979. **Handbook of ethological methods**. New York, Garland STPM. Press.
- Leme, E.M.C. 1997. **Canistrum: Bromélias da Mata Atlântica**. Rio de Janeiro, Salamandra, 107 pp.
- Leme, E.M.C. 2000. **Nidularium: Bromélias da Mata Atlântica**. Rio de Janeiro, Sextante Artes, 263 pp.
- Lopes, A.V.F.; Machado, I.C.S. & Baracho, G.S. 1998. Polinização de *Abutilon scabridum* K.Schumann (Malvaceae): Morcegos, Beija-flores e Esfíngídeos p. 122. In **Resumos do VII Congresso Latinoamericano de Botânica e XIV Congresso**

Mexicano de Botânica.

- Machado, I.C. & Sazima, M. 1987. Estudo comparativo da biologia floral em duas espécies invasoras: *Ipomoea heredifolia* e *I. quamoclit* (Convolvulaceae). **Revista Brasileira de Biologia** 47: 425-436.
- Martinelli, G. 1994. **Reproductive biology of Bromeliaceae in the Atlantic rainforest of Southeastern Brazil**. PhD thesis. University of St. Andrews. St. Andrews, Scotland.
- Martinelli, G. 1997. Biologia reprodutiva de Bromeliaceae na Reserva Ecológica de Macaé de Cima pp. 213-250. In H.C de Lima & R.R.Guedes-Bruni (Eds.). **Serra de Macaé de Cima: diversidade florística e conservação em mata atlântica**. Instituto de Pesquisas do Jardim Botânico do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro.
- McWilliams, E.L. 1974. Evolutionary ecology. In **L.B.Smith & R.J.Downs (Eds.), Bromeliaceae (Pitcairnioideae)**. Flora Neotropica. Monograph n. 14, pp. 40-55. Hafner Press, New York, USA.
- Nara, A. K. 1998. Biologia Floral e polinização de quatro espécies de Bromeliaceae de ocorrência em vegetação de baixo na Amazônia Central. Dissertação de mestrado, Universidade do Amazonas, Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia, Manaus.
- Newstrom, L.E.; Frankie, G.W. & Baker, H.G. 1994. A new classification for plant phenology based on flowering patterns in lowland tropical rain forest trees at La Selva, Costa Rica. **Biotropica** 26: 141-159.
- Ramirez, I.M. 1996. **Systematics, Phylogeny and chromosome number evolution of *Cryptanthus* (Bromeliaceae)**. PhD thesis. University of Missouri-St.Louis. St.Louis. USA.
- Raw, A. 1996. Territories of the ruby-topaz hummingbird *Chrysolampis mosquitus* at flowers of the "turk's-cap" cactus *Melocactus salvadorensis* in the dry Caatinga of Northeastern Brazil. **Revista Brasileira de Biologia** 56:581-584.
- Sazima, I., Vogel, S & Sazima, M. 1989. Bat pollination of *Encholirium glaziovii*, a terrestrial bromeliad. **Plants Systematics and Evolution** 168: 167-179.
- Sazima, I., Buzato, S & Sazima, M. 1995^a. The saw-billed hermit *Ramphodon naevius* and its flowers in southeastern Brazil. **Journal für ornithologie** 136: 195-206.
- Sazima, M. 1981. Polinização de duas espécies de *Pavonia* (Malvaceae) por beija-flores na Serra do Cipó, Minas Gerais, Brasil. **Flora** 166: 239-247.
- Sazima, M. & Machado, I.C. 1983. Biologia floral de *Mutisia coccinea* St.Hil. (Asteraceae). **Revista Brasileira de Botânica** 6: 103-108.
- Sazima, M. & Sazima, I. 1990. Hummingbird pollination in two species of *Vellozia* (Liliiflorae: Velloziaceae) in southeastern Brazil. **Botanica Acta**. 103:83-86.
- Sazima, M., Buzato, S. & Sazima, I. 1995.^b Bat pollination of *Vriesea* in Southeastern Brazil. **Bromelia** 2: 29-37.
- Sick, H. 1997. **Ornitologia brasileira**. Rio de Janeiro, Nova Fronteira, ed. rev., ampl., p. 422-466.
- Silva, A.G.; Guedes-Bruni, R.R. & Lima, M.P.M. 1997. Sistemas sexuais e recursos florais do componente arbustivo-arbóreo em mata preservada na Reserva Ecológica de Macaé de Cima pp. 187-211. In H.C de Lima & R.R.Guedes-Bruni (Eds.). **Serra de Macaé de Cima: diversidade florística e conservação em mata atlântica**, Instituto de Pesquisas do Jardim Botânico do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro.
- Siqueira Filho, J.A. 1997. Ecology and distribution of *Canistrum aurantiacum*. **Bromelia** 4: 23-27.
- Siqueira Filho, J.A. & Machado, I.C. 1998. Biologia floral de *Hohenbergia ridleyi* (Baker) Mez (Bromeliaceae). **Bromelia** 5: 3-13.
- Sluys, M.V. & Stotz, D.F. 1995. Patterns of hummingbird to *Vriesea neoglutinosa* in Espírito Santo, southeastern Brazil. **Bromelia** 2: 27-35.
- Smithe, F.B. 1975. **Naturalist's color guide**. New York, The American Museum of Natural History.
- Snow, D.W. & Snow, B. 1986. Feeding ecology of hummingbirds in the serra do mar, southeastern Brazil. **El Hornero** 12: 286-296.
- Terborgh, J. 1992. Diversity and the tropical rain forests. Scientific American Library, New York, EUA.
- Zeisler, M. 1938. Über die Abgrenzung der eigentlichen narbenfläche mit Hilfe von Reaktionen. **Beiheft Botanischer Zeitblatt** 58: 308-318.

