

## Polinização em uma comunidade de bromélias em Floresta Atlântica Alto-montana no Estado do Paraná, Brasil<sup>1</sup>

MIRIAM KAEHLER<sup>2,5</sup>, ISABELA G. VARASSIN<sup>3</sup> e RENATO GOLDENBERG<sup>4</sup>

(recebido: 30 de dezembro de 2003; aceito: 2 de dezembro de 2004)

**ABSTRACT** – (Pollination of a bromeliad community in the high montane Atlantic rain forest in Paraná state, Brazil). The main goals of this research were to characterize the pollinators of a bromeliad community in the Atlantic rain forest, as well as to understand the relationships between bromeliad flower morphology and its pollinators. The study was carried out at the “Pico do Marumbi” State Park on eight bromeliad species. The most of bromeliad species showed aggregate flowering between November and May. Five bromeliad species from the genera *Nidularium* Lem., *Vriesea* Lindl., and *Wittrockia* Lindm. were pollinated by hummingbirds, two *Vriesea* species were pollinated by bats and one *Aechmea* Ruiz & Pav. species by bees. Twelve species of pollinators were registered: eight hummingbirds, three bats and one bee. The high representativity of the hummingbird *Phaethornis eurynome* on bromeliad pollination suggests that it is a “key-species”. It is evident that the corolla size, the time of anthesis and the presence of odor and nectar are clearly related to the animal group that act as a pollinator, determining distinct guilds among bromeliad species.

Key words - Bromeliaceae, high montane Atlantic rainforest, *Phaethornis eurynome*, pollination

**RESUMO** – (Polinização em uma comunidade de bromélias em Floresta Atlântica Alto-montana no Estado do Paraná, Brasil). Este trabalho teve por objetivo caracterizar os agentes polinizadores de uma comunidade de bromélias em Floresta Ombrófila Densa e relacionar possíveis associações entre a morfologia de bromélias e seus polinizadores. O estudo foi conduzido no Parque Estadual do Pico do Marumbi em oito espécies de bromélias que ocorrem na área. A comunidade de bromélias apresentou floração agregada entre os meses de novembro e maio. Cinco espécies de bromélias dos gêneros *Nidularium* Lem., *Vriesea* Lindl. e *Wittrockia* Lindm. foram polinizadas por beija-flores, duas espécies de *Vriesea* foram polinizadas por morcegos e uma espécie de *Aechmea* Ruiz & Pav., por abelhas. Foram identificadas 12 espécies de polinizadores, das quais oito beija-flores, três morcegos e uma abelha. A alta representatividade do beija-flor *Phaethornis eurynome* na polinização de bromélias sugere que ele atua como “espécie chave”. Tornou-se evidente a influência do tamanho da corola e horário da antese, além da presença de odor e néctar, como determinadores de qual grupo animal atuará como polinizador, com formação de guildas distintas entre o conjunto de espécies de bromélias.

Palavras-chave - Bromeliaceae, Floresta Ombrófila Densa Alto-montana, *Phaethornis eurynome*, polinização

### Introdução

Bromeliaceae é uma família de distribuição exclusivamente neotropical, excetuando-se uma espécie que ocorre no extremo oeste da África (Smith & Downs 1974), apresentando 56 gêneros e cerca de 2.900 espécies (Luther 2000). Esta família tem como um de seus centros de diversidade o sudeste brasileiro (Benzing 1980). No Estado do Rio de Janeiro, a Floresta Atlântica é o local de maior ocorrência de bromélias, onde apresenta maior diversidade genérica e maior nível

de endemismo específico (Fontoura *et al.* 1991).

As bromélias têm sido tradicionalmente divididas em três subfamílias: Bromelioideae, Pitcairnioideae e Tillandsioideae (Benzig 1980), e parece haver tendências evolutivas na predominância de determinadas síndromes de polinização entre as subfamílias (Dobat & Peikert-Holle 1985, Sazima *et al.* 1995, Kessler & Krömer 2000).

Em Floresta Atlântica as bromélias congregam cerca de 30% dos recursos alimentares usados por beija-flores (Sazima *et al.* 1995, 1996) e por morcegos (Sazima *et al.* 1999). Apesar da elevada importância que apresenta nas florestas Neotropicais, pouco se sabe sobre a biologia reprodutiva da família Bromeliaceae (Martinelli 1997).

A ornitofilia é a síndrome predominante em Bromeliaceae (Sazima *et al.* 1996, Martinelli 1997, Varassin & Sazima 2000). Quanto às principais características que as bromélias ornitófilas apresentam, pode-se citar brácteas florais com tonalidade vermelha, flores amarelas, tubulares, alta produção de néctar com concentração de açúcares mediana e antese diurna

1. Parte da dissertação de mestrado - Pós-Graduação em Botânica, SCB/UFPR.
2. Mülleriana: Sociedade Fritz Müller de Ciências Naturais, Caixa Postal 19.093, 81531-970 Curitiba, PR, Brasil.
3. Universidade Tuiuti do Paraná, R. Marcelino Champagnat, 505, 80710-250 Curitiba, PR, Brasil.
4. Universidade Federal do Paraná, Setor de Ciências Biológicas, Departamento de Botânica, Caixa Postal 19.031, 81531-970 Curitiba, PR, Brasil.
5. Autora para correspondência: mikaehler@terra.com.br

(Sazima *et al.* 1996, Sazima *et al.* 2000).

A polinização por morcegos foi registrada pela primeira vez no gênero *Vriesea* Lindl. por Vogel (1969) que, em extenso estudo sobre flores polinizadas por morcegos na região neotropical, sugere que outras espécies do mesmo gênero exibem características quiropterófilas. Isto serviu de base de dados para estudos realizados por Sazima *et al.* (1995), que confirmam a polinização por morcegos no gênero *Vriesea*, em especial no subgênero *Xiphion*, cujas flores apresentam como características comuns coloração das pétalas que varia de branco-amarelada a vermelho-acastanhada, corola tubular alargada, antese noturna, grande quantidade de néctar e odor desagradável. Até o momento, a maioria dos registros de polinização de bromélias por morcegos encontra-se nesse gênero. Porém já houve registro em *Alcantarea* - Tillandsioideae (Martinelli 1997), e nos gêneros *Encholirium* Mart. ex Schult. (Sazima *et al.* 1989) e *Puya* Molina (Kessler & Kromer 2000), ambas Pitcairnioideae.

Em Bromeliaceae insetos são polinizadores menos comuns e, quando ocorrem, a polinização é realizada por abelhas ou borboletas. As bromélias polinizadas por abelhas apresentam pétalas azuis, inflorescências densamente congestionadas, flores com tubo estreito e nectários ocultos, quando presentes (Benzing 2000). Abelhas são polinizadoras de algumas espécies da subfamília Bromelioideae (Siqueira Filho 1998, Araújo *et al.* 2004) e provavelmente de algumas da subfamília Pitcairnioideae (Varadarajan & Brown 1988).

As bromélias polinizadas por borboletas apresentam características semelhantes às polinizadas por abelhas. Psicofilia em Bromeliaceae não é muito comum, mas Hallwachs (1983 *apud* Benzing 2000) relatou a ocorrência de polinização por borboletas em duas espécies de *Bromelia* L. (Bromelioideae), Siqueira Filho (1998) em uma espécie de *Hohenbergia* (Bromelioideae) e Varassin & Sazima (2000) em sete espécies de bromélias, gêneros *Acanthostachys* Klotzch, *Aechmea*, *Billbergia* Thunb. (Bromelioideae), *Tillandsia* L. e *Vriesea* (Tillandsioideae).

Este trabalho objetiva identificar as espécies visitantes e potenciais polinizadores de uma comunidade de bromélias em Floresta Ombrófila Densa Alto-montana, bem como relacionar possíveis associações morfológicas entre bromélias e polinizadores.

## Material e métodos

O Parque Estadual do Pico do Marumbi (PEPM), unidade de conservação sob responsabilidade do Instituto Ambiental

do Paraná, foi criado pelo Decreto Estadual 7.300 de 24 de setembro de 1990, com aproximadamente 2.342 ha, totalmente inserido na Área de Proteção Ambiental Estadual da Serra do Mar. Está situado no Município de Morretes a cerca de 15 km de sua sede municipal, entre as coordenadas geográficas 25°24' - 25°31' S e 48°58' - 48°53' W (figura 1). Situa-se na porção central da Serra do Mar, entre as Serras da Farinha Seca e da Prata e é geomorfologicamente formado por corpos graníticos do Granito Marumbi e por migmatitos homogêneos e heterogêneos periféricos (SEMA-IAP 1996).

Adotando os critérios de Veloso *et al.* (1991), o PEPM está inserido nos domínios da Floresta Ombrófila Densa Atlântica, apresentando as subformações sub-montana, montana e alto-montana. O clima do PEPM, de acordo com a classificação climática de Köppen, é Cfb - com verões frescos, geadas frequentes e sem estação seca, com a média de temperatura do mês mais quente inferior a 22 °C e do mês mais frio inferior a 18 °C, sem deficiência hídrica (SEMA-IAP 1996).

O estudo foi conduzido em uma parcela em Floresta Ombrófila Densa Alto-montana com 0,5 ha, no cume do Morro do Facãozinho, a cerca de 1.100 m de altitude. Foram realizadas saídas a campo semanais, com duração aproximada de quatro dias. Foram observadas oito espécies de Bromeliaceae (figura 2) entre janeiro de 2001 e abril de 2002. No período do estudo, as espécies floresceram durante 11 meses.

De cada espécie foram coletadas, aleatoriamente, dez flores e conservadas em álcool 70%. Com base nesse material, foram medidos o comprimento e o diâmetro do tubo da corola e a partir desta informação foi determinada a forma da corola (segundo Faegri & van der Pijl 1980) distinguindo-se flores

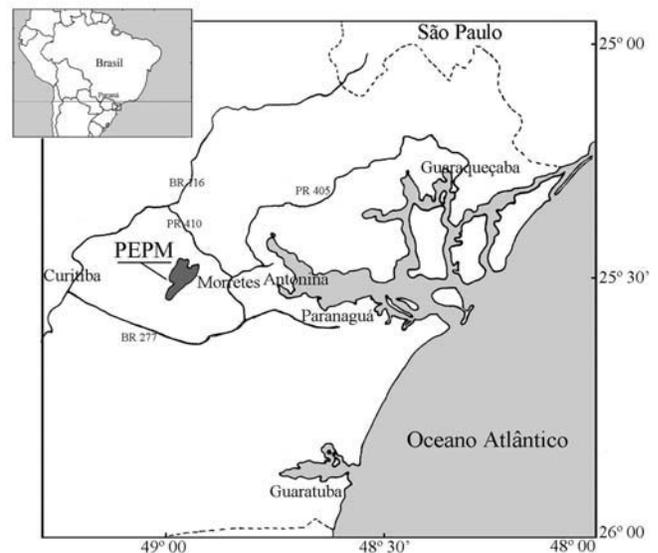


Figura 1. Localização do Estado do Paraná e do Parque Estadual do Pico do Marumbi.

Figure 1. Localization of Paraná State and "Pico do Marumbi" State Park.

Espécies de bromélias	2001												2002			
	J	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D	J	F	M	A
<i>Aechmea cylindrata</i> Lindm.	■	■										■	■	■		
<i>Nidularium campo-alegrensis</i> Leme				■	■											■
<i>Vriesea altodaserrae</i> L.M.Sm.	■	■										■	■			
<i>Vriesea guttata</i> Linden & André										■	■					
<i>Vriesea heterostachys</i> (Baker) L.B.Sm.			■	■									■	■	■	■
<i>Vriesea hoehneana</i> L.B.Sm.											■					
<i>Vriesea platynema</i> Gaudich										■	■		■			
<i>Wittrockia cyathiformis</i> (Vellozo) Leme													■	■		
N. espécies floridas	2	2	1	2	1	0	0	0	0	0	2	5	4	3	1	2

Figura 2. Época de floração das espécies de bromélias estudadas e quantidade de espécies em flor por mês no Parque Estadual do Pico do Marumbi.

Figure 2. Flowering period of bromeliad species and number of species flowered each month in the "Pico do Marumbi" State Park.

de tubos largos (diâmetro Ø1,0 cm) ou estreitos (< 1,0 cm). Em flores frescas foram observados: período da antese, coloração de pétalas e brácteas florais, presença ou ausência de odor e néctar.

A atividade dos visitantes florais foi acompanhada ao longo da antese por observação focal das espécies em flor (Dafni 1992), com um mínimo de quatro horas de observação para cada espécie vegetal, durante o início da manhã, meio do dia e fim da tarde em todo o período amostral e durante a noite nos meses de novembro e dezembro. Procurou-se evitar a repetição de observação em um mesmo indivíduo de bromélia. Beija-flores foram identificados em campo por comparação com a literatura (Ruschi 1982, Grantsau 1988). Morcegos foram coletados com redes de neblina dispostas próximas às plantas em flor, segundo método proposto por Kunz (1990), e identificados com auxílio de especialistas. Logo após a captura dos morcegos, foi coletado pólen aderido à cabeça, pescoço, tórax e membros, utilizando-se gelatina corada com Fucsina básica a 2% (Dafni 1992), para verificar potencialidades de polinização por parte desses visitantes, mediante comparação com material polínico obtido *in situ*. Himenópteros foram coletados e depositados na Coleção Entomológica Pe. Jesus Santiago Moure (DZUP), sendo identificados por especialista.

Para testar se existe partilha dos grupos de polinizadores pelo uso dos gêneros de bromélias foi realizado teste de associação por  $\theta^2$  validado pelo teste de Roscoe & Byars (1971 *apud* Zar 1999), considerando-se inicialmente que não há preferência dos polinizadores por gêneros de bromélias para o nível de significância de 5%.

Para verificar se as espécies de bromélias são visitadas pelo mesmo conjunto de polinizadores foi comparada a similaridade de uso de recursos florais, demonstrada por análise de agrupamento sobre uma matriz de presença/ausência das espécies de polinizadores avistadas nas

bromélias, o que não representa um agrupamento organizado pelos tipos de polinizadores, e sim pelo número de espécies que visitaram as plantas. Foi utilizado o método de agrupamento de Bray-Curtis com o índice de Jaccard como medida de distância (programa BioDiversity Professional, versão 2).

Adicionalmente, foi realizada análise de agrupamento de similaridade de estruturas florais (comprimento das pétalas, largura do tubo floral, presença ou ausência de néctar e odor, coloração das pétalas e brácteas, posição dos estames e de antese: noturna ou diurna) sobre matriz de presença/ausência das características florais para cada espécie vegetal, tendo sido usado o método de variância mínima de Ward como método de ligação e os valores do quadrado das correlações semiparciais como método de agrupamento (programa JMP, versão 4.0.4).

## Resultados

Todas as espécies estudadas floresceram no período que compreende o fim da primavera a meados do outono, abrangendo os meses de novembro a maio (figura 2). A maioria das espécies de bromélias floresceu entre os meses de dezembro e fevereiro, levando à sobreposição de floração de várias espécies.

A maior sobreposição de floração ocorreu no mês de dezembro, quando cinco espécies floresceram: *Aechmea cylindrata* Lindm., *Vriesea altodaserrae* L.B.Sm., *V. guttata* Linden & André, *V. platynema* Gaudich. e *Wittrockia cyathiformis* (Vellozo) Leme. No mês subsequente, janeiro, ocorreu a segunda maior sobreposição envolvendo quatro espécies (figura 2).

A grande maioria das espécies de bromélias apresentou antese diurna entre 6:00 e 7:30 h, com

fechamento próximo das 19:00 h. Apenas em *A. cylindrata* as flores abriram próximo ao horário mais quente do dia (10:00-11:00 h) e fecharam próximo ao crepúsculo vespertino (18:00 h). Duas espécies apresentaram antese noturna, com as flores abrindo no horário do ocaso (18:30-19:30 h) e fechando no dia seguinte entre 8:00 h e 9:00 h, no caso de *Vriesea platynema*, e entre 9:00 h e 11:00 h, no caso de *V. hoehneana* L.B.Sm.

O diâmetro do tubo floral variou entre estreito e largo sendo que apenas *Vriesea hoehneana* e *V. platynema* apresentaram tubo largo e as demais espécies, tubo estreito (tabela 1). O comprimento médio da corola de espécies com pétalas brancas ou amarelas variou de 2,28 a 4,55 cm, enquanto que a espécie com pétalas azuis apresentou a corola mais curta, 1,19 cm e as espécies com pétalas cor creme apresentaram o maior comprimento, 4,49 e 4,60 cm (tabela 1).

A análise das características florais mostrou que há três conjuntos distintos de bromélias (figura 3). O grupo com maior similaridade, *Vriesea platynema* e *V. hoehneana*, apresentou antese noturna, produção de odor, comprimento longo e diâmetro largo da corola com coloração creme (tabela 1). O segundo grupo foi formado pelas espécies que apresentaram comprimento e diâmetro de tamanho intermediário, além de antese diurna e ausência de odor. Neste grupo, *Nidularium*

*campo-alegrensis* Leme e *V. altodaserrae* foram as únicas a apresentarem brácteas vermelhas, *V. guttata* e *W. cyathiformis* apresentam brácteas róseas e *V. heterostachys*, brácteas alaranjadas (tabela 1). *Aechmea cylindrata*, apesar de possuir brácteas róseas, destaca-se das demais espécies, apresentando menor similaridade devido ao comprimento curto e diâmetro estreito da corola, coloração azul das flores e aparente ausência de néctar (tabela 1).

Nas oito espécies de bromélias em foco foram observadas cinco ordens de visitantes forrageando néctar ou pólen (Apodiformes, Chiroptera, Hymenoptera, Lepidoptera e Orthoptera) relacionados na tabela 2, sendo que apenas Chiroptera não pilhou flores. Duas ordens de insetos, Orthoptera e Lepidoptera, foram observadas apenas como pilhadoras. Cinco espécies de bromélias (62,5%) foram polinizadas por beija-flores, duas por morcegos (25%) e uma por abelhas (12,5%) (tabela 2). Cinco espécies de bromélias foram polinizadas por oito beija-flores (tabela 2). Destes, *Phaethornis eurynome* visitou todas as cinco bromélias; *Amazilia versicolor*, *Leucochloris albicollis* e *Thalurania glaucopis* visitaram duas. As outras quatro espécies (*Anthracothorax nigricollis*, *Clytolaema rubricauda*, *Lophornis magnificus*, e uma espécie indeterminada) visitaram apenas *Vriesea altodaserrae*. Três espécies de morcegos (tabela 2) apresentaram

Tabela 1. Características florais, tipo de antese das espécies estudadas (n = 10) e período total de observação sobre os visitantes às flores de Bromeliaceae no Parque Estadual do Pico do Marumbi, Paraná. X = média e d = desvio padrão. (A = *Aechmea cylindrata* Lindm.; N = *Nidularium campo-alegrensis* Leme; V = *Vriesea altodaserrae* L.B.Sm.; *Vriesea guttata* Linden & André; *Vriesea heterostachys* (Baker) L.B.Sm.; *Vriesea hoehneana* L.B.Sm.; *Vriesea platynema* Gaudich.; W = *Wittrockia cyathiformis* (Vellozo) Leme).

Table 1. Floral characters, anthesis type (n = 10) and observation period on the visitors of bromeliad flowers in the “Pico do Marumbi” State Park, Paraná. X = mean; d = standard deviation. (A = *Aechmea cylindrata* Lindm.; N = *Nidularium campo-alegrensis* Leme; V = *Vriesea altodaserrae* L.B.Sm.; *Vriesea guttata* Linden & André; *Vriesea heterostachys* (Baker) L.B.Sm.; *Vriesea hoehneana* L.B.Sm.; *Vriesea platynema* Gaudich.; W = *Wittrockia cyathiformis* (Vellozo) Leme).

Espécie	Comprimento em cm (X ± d)	Diâmetro do tubo em cm (X ± d)	Cores flor/bráctea	Forma da inflorescência	Néctar	Odor	Antese	Tempo de observação (horas)
<i>A. cylindrata</i>	1,19 ± 0,26	0,39 ± 0,05	azul/ rosa	simples congesta	-	-	Diurna	5h20'
<i>N. campo-alegrensis</i>	4,55 ± 0,26	0,32 ± 0,04	branca/ vermelha	nidular	+	-	Diurna	7h
<i>V. altodaserrae</i>	2,28 ± 0,23	0,34 ± 0,02	amarela/ vermelha	composta 2-pinada	+	-	Diurna	15h30'
<i>V. guttata</i>	3,39 ± 0,18	0,39 ± 0,04	amarela/ rosa	simples dística	+	-	Diurna	6h
<i>V. heterostachys</i>	4,17 ± 0,28	0,50 ± 0,03	amarela/ alaranjada	simples deflexa	+	-	Diurna	25h30'
<i>V. hoehneana</i> *	4,49 ± 0,11	2,12 ± 0,14	creme/ amarela	composta pinada	+	+	Noturna	3h30'
<i>V. platynema</i>	4,60 ± 0,31	2,07 ± 0,16	creme/ vinho	simples dística	+	+	Noturna	5h
<i>W. cyathiformis</i>	3,46 ± 0,21	0,31 ± 0,03	amarela/ rosa	composta corimbosa	+	-	Diurna	6h10'

\* n=5

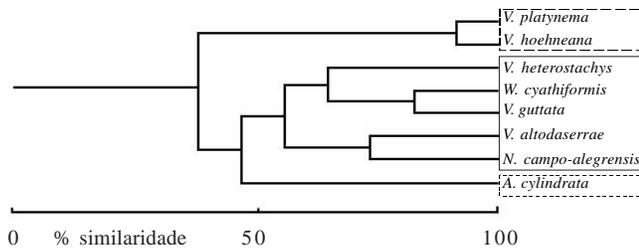


Figura 3. Similaridade das espécies de bromélias estudadas no Parque Estadual do Pico do Marumbi, gerada a partir de suas características florais. Notar que há três grupos distintos de espécies: polinizadas por morcegos (linha longo tracejada), polinizada por beija-flores (linha inteira), polinizada por abelhas (linha curto tracejada). (A = *Aechmea cylindrata* Lindm.; N = *Nidularium campo-alegrensis* Leme; V = *Vriesea altodaserrae* L.B.Sm.; *Vriesea guttata* Linden & André; *Vriesea heterostachys* (Baker) L.B.Sm.; *Vriesea hoehneana* L.B.Sm.; *Vriesea platynema* Gaudich.; W = *Wittrockia cyathiformis* (Vellozo) Leme).

Figure 3. Similarity of floral characters among bromeliad species in the "Pico do Marumbi" State Park. Note that there are three distinct species groups: pollinated by bats (long-dashed line), pollinated by hummingbirds (continuous line) and pollinated by bees (short-dashed line). (A = *Aechmea cylindrata* Lindm.; N = *Nidularium campo-alegrensis* Leme; V = *Vriesea altodaserrae* L.B.Sm.; *Vriesea guttata* Linden & André; *Vriesea heterostachys* (Baker) L.B.Sm.; *Vriesea hoehneana* L.B.Sm.; *Vriesea platynema* Gaudich.; W = *Wittrockia cyathiformis* (Vellozo) Leme).

pólen de duas espécies de *Vriesea* aderido ao corpo, geralmente pescoço. Duas espécies são amplamente citadas como nectarívoras (*Anoura geoffroyi* e *A. caudifer*) e uma espécie possui dieta ainda pouco conhecida (*Pygoderma bilabiatum*). Apenas *Aechmea cylindrata* foi polinizada por uma espécie de abelha (*Bombus brasiliensis*). A coleta de pólen por *Bombus brasiliensis* em *Aechmea cylindrata* é devida ao movimento da abelha sobre a inflorescência, inserindo as pernas no interior da flor e recobrando os pelos com pólen, sem que haja protrusão da língua em busca de néctar.

Os quatro gêneros de bromélias foram polinizados diferencialmente pelos grupos de polinizadores ( $\theta^2 = 70,5$  GL = 6;  $p < 0,05$ ), *Aechmea* foi polinizada apenas por abelhas, *Nidularium*, *Vriesea* e *Wittrockia* foram polinizadas por beija-flores, sendo que duas espécies de *Vriesea* foram polinizadas por morcegos.

Três grupos de visitantes foram considerados apenas pilhadores (tabela 2). Uma espécie de borboleta (Lepidoptera) forrageou em *Wittrockia cyathiformis*, uma espécie de esperança jovem (Orthoptera) pilhou

pólen de *Vriesea platynema* e uma espécie de formiga (Hymenoptera) pilhou néctar de *Nidularium campo-alegrensis* sem ter tocado as estruturas reprodutivas da flor. Ainda foram considerados pilhadoras, as três espécies de beija-flores, *Phaethornis eurynome*, *Leucochloris albicollis* e *Thalurania glaucopsis*, que forragearam em *Vriesea platynema* pela manhã, quando as flores já estavam murchando. *Vriesea hoehneana* e *Aechmea cylindrata* foram pilhadas por abelhas, *Plebeia saiqui*, durante as horas mais quentes da manhã (tabela 2).

As espécies de bromélias foram separadas segundo o tipo e quantidade de espécies de polinizadores (figura 4). Um conjunto de espécies é polinizado por morcegos, sendo *V. platynema* polinizada por três espécies de morcegos e *V. hoehneana* por duas (67% de similaridade); outro conjunto é polinizado por beija-flores (linha inteira), onde se destacam as espécies polinizadas apenas por uma espécie de beija-flor, *Phaethornis eurynome*, com 100% de similaridade, e *Wittrockia cyathiformis* e *V. altodaserrae* que foram polinizadas por quatro espécies de beija-flores idênticas atingindo 40% de similaridade em virtude da presença de mais quatro polinizadores em *V. altodaserrae*. *Aechmea cylindrata* foi polinizada por apenas uma espécie de abelha, não apresentando nenhuma similaridade com as demais.

## Discussão

No PEPM, a floração das bromélias é agregada e o período de floração é semelhante ao encontrado por Martinelli (1997) em uma área de Floresta Atlântica Montana no Estado do Rio de Janeiro. Este tipo de floração agregada difere do padrão observado em três áreas de Floresta Atlântica no Estado do Espírito Santo, bem como daquele encontrado por Buzato *et al.* (2000) em duas áreas de Floresta Atlântica e uma de Floresta com Araucária no Estado de São Paulo e por Araújo *et al.* (2004) em planícies costeiras no Estado de São Paulo, onde a floração é escalonada. A ausência de espécies de bromélias floridas durante os meses de estação seca (maio-agosto) e início da estação úmida (setembro e outubro) pode ser devida ao predomínio de temperaturas médias muito baixas, como sugerido por Martinelli (1997). A ocorrência de maior número de espécies de Bromeliaceae floridas na estação úmida foi registrada em outras comunidades (Araújo *et al.* 2004) e parece ser comum entre plantas ornitófilas (Arizmendi & Ornelas 1990, Sazima *et al.* 1995). A maior sobreposição de floração das bromélias ocorreu nos meses de

Tabela 2. Relação das espécies de Bromeliaceae estudadas no Parque Estadual do Pico do Marumbi, com respectivos polinizadores e pilhadores, recurso procurado e local de deposição do pólen no corpo do visitante. (T = Apodiformes (Trochilidae); H = Hymenoptera; C = Chiroptera; O = Orthoptera (Tettigoniidae); L = Lepidoptera).

Table 2: List of bromeliad species studied in the “Pico do Marumbi” State Park, with pollinator and nectar or pollen thieves species, reward and place of pollen deposition on the visitant. (T = Apodiformes (Trochilidae); H = Hymenoptera; C = Chiroptera; O = Orthoptera (Tettigoniidae); L = Lepidoptera).

Bromeliaceae	Polinizador	Pilhador	Recurso procurado	Local de deposição	
<i>Aechmea cylindrata</i>	<i>Bombus brasiliensis</i> (H)		pólen	pernas	
		<i>Plebeia saiqui</i> (H)	pólen	pernas	
<i>Nidularium campo-alegrensis</i>	<i>Phaethornis eurynome</i> (T)		néctar	bico	
		Hymenoptera indet. (H)	néctar	—	
<i>Vriesea altodaserrae</i>	<i>Amazilia versicolor</i> (T)		néctar	bico	
	<i>Anthracothonax nigricollis</i> (T)		néctar	bico	
	<i>Clytolaema rubricauda</i> (T)		néctar	bico	
	<i>Leucochloris albicollis</i> (T)		néctar	bico	
	<i>Lophornis magnificus</i> (T)		néctar	bico	
	<i>Phaethornis eurynome</i> (T)		néctar	bico	
	<i>Thalurania glaucopis</i> (T)		néctar	bico	
	Indeterminado (T)				
<i>Vriesea guttata</i>	<i>Phaethornis eurynome</i> (T)		néctar	bico	
<i>Vriesea heterostachys</i>	<i>Phaethornis eurynome</i> (T)		néctar	bico	
<i>Vriesea hoehneana</i>	<i>Anoura caudifer</i> (C)		néctar	pescoço	
	<i>Pygoderma bilabiatum</i> (C)		néctar	pescoço/ axila	
<i>Vriesea platynema</i>	<i>Anoura caudifer</i> (C)	<i>Plebeia saiqui</i> (H)	pólen	pernas	
			néctar	pescoço	
	<i>Anoura geoffroyi</i> (C)		néctar	pescoço	
		<i>Pygoderma bilabiatum</i> (C)		néctar	pescoço/ axila
	<i>Phaethornis eurynome</i> (T)		néctar	pescoço	
	<i>Thalurania glaucopis</i> (T)		néctar	pescoço	
	<i>Leucochloris albicollis</i> (T)		néctar	pescoço	
	Orthoptera indet. (O)		pólen	pernas/ap. bucal	
	<i>Wittrockia cyathiformis</i>	<i>Amazilia versicolor</i> (T)		néctar	bico
		<i>Leucochloris albicollis</i> (T)		néctar	bico
<i>Phaethornis eurynome</i> (T)			néctar	bico	
<i>Thalurania glaucopis</i> (T)			néctar	bico	
Lepidoptera indet. (L)			néctar	ap. bucal	

dezembro e janeiro, período semelhante ao observado por Martinelli (1997) e se aproxima dos dados obtidos por Buzato *et al.* (2000) em uma área de Floresta com Araucária, onde o período de maior sobreposição ocorreu no mês de fevereiro.

Entre as espécies que apresentaram antese diurna, aquelas polinizadas por beija-flores apresentaram antese nas primeiras horas da manhã e a espécie visitada por abelhas abriu suas flores nas horas próximas ao meio-dia. Tal diferença pode estar associada ao fato de que várias espécies de abelhas retardam a saída do ninho em horários mais frios do dia, em especial nas estações

frias (Roubik 1989). Somente duas bromélias apresentaram antese no final da tarde, como esperado em plantas quiropterófilas, devido ao hábito noturno de seus polinizadores (van der Pijl 1961, Faegri & van der Pijl 1980). A sincronia no horário da antese favorece o aumento do número de flores disponíveis e aumenta as chances de polinização cruzada em plantas (Seres & Ramírez 1995).

Neste estudo, todas as espécies de Bromeliaceae, subfamília Bromelioideae, com tubo estreito foram polinizadas por beija-flores, com exceção de *Aechmea cylindrata*, polinizada por uma abelha, *Bombus*

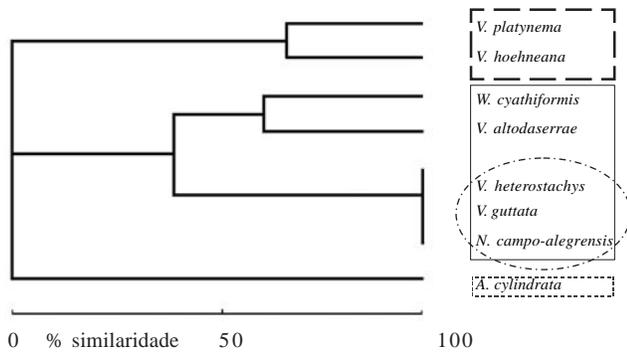


Figura 4. Similaridade das espécies de bromélias estudadas no Parque Estadual do Pico do Marumbi, gerada a partir da ocorrência de espécies polinizadoras. Notar que há três grupos distintos de espécies: polinizadas por morcegos (linha longo tracejada), polinizadas por beija-flores (linha inteira), neste grupo destacando aquelas polinizadas apenas por *Phaethornis eurynome* (linha traço e pontos), e polinizada por abelhas (linha curto tracejada). (A = *Aechmea cylindrata* Lindm.; N = *Nidularium campo-alegrensis* Leme; V = *Vriesea altodaserrae* L.B.Sm.; *Vriesea guttata* Linden & André; *Vriesea heterostachys* (Baker) L.B.Sm.; *Vriesea hoehneana* L.B.Sm.; *Vriesea platynema* Gaudich.; W = *Wittrockia cyathiformis* (Vellozo) Leme).

Figure 4. Similarity of the occurrence of pollinators among bromeliad species in the "Pico do Marumbi" State Park. Note that there are three distinct species groups: pollinated by bats (long-dashed line), pollinated by hummingbirds (continuous line), within these a group only pollinated by *Phaethornis eurynome* (dotted and dashed line), and pollinated by bees (short-dashed line). (A = *Aechmea cylindrata* Lindm.; N = *Nidularium campo-alegrensis* Leme; V = *Vriesea altodaserrae* L.B.Sm.; *Vriesea guttata* Linden & André; *Vriesea heterostachys* (Baker) L.B.Sm.; *Vriesea hoehneana* L.B.Sm.; *Vriesea platynema* Gaudich.; W = *Wittrockia cyathiformis* (Vellozo) Leme).

*brasiliensis*. A polinização de flores de tubo estreito por beija-flores ou abelhas de pequeno porte era esperada (Sazima *et al.* 1996, Varassin & Sazima 2000, Canela & Sazima 2003, Araújo *et al.* 2004). A melitofilia no gênero *Aechmea* (Bromelioideae) só havia sido registrada uma única vez (Araújo *et al.* 2004), quando outra espécie do gênero *Bombus* (*B. morio*) foi avistada. No PEPM, as bromélias polinizadas por morcegos apresentaram corola de tubo largo, o que parece ser comum em Bromeliaceae (Vogel 1969, Dobat & Peikert-Holle 1985, Martinelli 1997, Sazima *et al.* 1999), em especial na subfamília Tillandsioideae, gênero *Vriesea* subgênero *Xiphion* (Sazima *et al.* 1995).

A porcentagem de bromélias polinizadas por beija-flores (62,5%) é muito próxima à encontrada por Kessler

& Krömer (2000) e por Martinelli (1997), o que ressalta a importância deste grupo de animais na polinização de Bromeliaceae. *Phaethornis eurynome* possui papel de destaque para comunidade de bromélias estudadas uma vez que todas as cinco espécies de bromélias polinizadas por beija-flores foram polinizadas por esta ave, sendo três delas polinizadas exclusivamente por *P. eurynome*. A alta representatividade desse beija-flor na polinização de bromélias sugere que *P. eurynome* atua como "espécie chave" (Wolf *et al.* 1976, Sazima *et al.* 1995) na formação de Floresta Ombrófila Densa Alto-montana em foco.

Morcegos glossofagíneos apresentam elevada especialização para o hábito nectarívoro (Freemann 1995). Além das duas espécies de *Anoura* (Glossophaginae) também foi verificada ocorrência de pólen em *Pygoderma bilabiatum* (Stenoderminae). Poucos estudos foram realizados sobre a dieta deste animal, contudo ele provavelmente se alimenta de polpa de frutos (Eisenberg & Redford 1999) ou até de folhas, devido à ausência de sementes e forte coloração esverdeada de suas fezes (G. Bianconi, dados não publicados). Tavares (1995 *apud* Faria 1997) constatou a presença ocasional de pólen no conteúdo estomacal deste morcego, presumindo que ele possa enriquecer sua dieta com pólen e néctar. É possível que na área de estudo *Pygoderma bilabiatum* tenha se alimentado de partes florais de bromélias, o que corresponderia ao seu hábito herbívoro (Eisenberg & Redford 1999). Entretanto, a ausência de predação nas pétalas e outras estruturas reprodutivas pode sugerir que este seja um polinizador ocasional de *Vriesea platynema* e *V. hoehneana*.

A única espécie melitófila encontrada no presente estudo, *Aechmea cylindrata*, não produz néctar mas produz grande quantidade de pólen, o que permite considerá-la uma flor de pólen (Proctor *et al.* 1996), à semelhança do descrito para *Canistrum aurantiacum* E. Morren (Siqueira Filho & Machado 2001) que, além de oferecer pólen para abelhas, também oferece néctar para beija-flores. Pólen é um recurso importante para abelhas, pois é a base alimentar de larvas e abelhas jovens (Barth 1985, Rasheed & Lawrence 1997) e de rainhas para a produção dos ovos (Rasheed & Lawrence 1997). A forma da inflorescência desta espécie (espiga congesta) faz com que um número considerável de flores seja visitado em curto intervalo de tempo, maximizando o ganho de pólen e minimizando a perda energética durante o forrageamento. Para suprir a grande demanda de energia de *Bombus* (Rasheed & Lawrence 1997), esta abelha intercala a visitação de

*A. cylindrata* com espécies da família Rubiaceae onde coleta néctar. Tal coleta de pólen e néctar em momentos distintos sugere que as diferentes espécies de plantas utilizadas por *Bombus* representam uma guilda vegetal para estas abelhas, como postulado por Root (1967 *apud* Feinsinger 1983).

A similaridade das características florais evidenciou a formação de conjuntos distintos de bromélias, sendo bastante semelhantes aos formados pela similaridade entre os polinizadores. A formação do grupo composto por *Vriesea hoehneana* e *V. platynema* é provavelmente devida às características únicas apresentadas por suas flores, como presença de odor e antese noturna conforme já observado em outras espécies de *Vriesea* (Martinelli 1997, Sazima *et al.* 1989, Sazima *et al.* 1995), que também citam a secreção de grande volume de néctar. Além disso o comprimento e diâmetro do tubo floral é bem maior que o das demais espécies, como esperado em flores polinizadas por morcegos (Proctor *et al.* 1996). A elevada similaridade destas espécies, inclusive quanto à época de floração, indica elevada sobreposição de nicho segundo definição de Elton (1927 *apud* Schoener 1989). A abundância dos indivíduos de *V. hoehneana* é muito inferior à de *V. platynema*, sendo esta última a espécie de epífita mais abundante na área de estudo (M. Petean, dados não publicados) e ocorrendo eventualmente como terrícola em áreas abertas, enquanto *V. hoehneana* é restrita às áreas abertas em grandes altitudes (campos de altitude). A sobreposição da época de floração poderia implicar em competição, entretanto parece mais forte a relação de cooperação entre as populações, sendo que ambas espécies se beneficiariam da atratividade da floração conjunta sem haver dependência nessa relação (Pianka 1982).

O grupo constituído por *Nidularium campo-alegrensis*, *Vriesea altodaserrae*, *V. guttata*, *V. heterostachys* e *Wittrockia cyathiformis* reúne todas espécies polinizadas por beija-flores e apresenta como características mais marcantes a ausência de odor, comprimento e diâmetro do tubo floral intermediário ao das outras espécies. Neste grupo a coloração das brácteas da inflorescência é distinta entre as espécies, não havendo um padrão de coloração específico envolvido na atração dos beija-flores, como o proposto por Faegri & van der Pijl (1980).

Entre as plantas ornitófilas em estudo, o grupo composto por *Nidularium campo-alegrensis*, *V. guttata* e *V. heterostachys* foi polinizado apenas por *Phaethornis eurynome*. Tem sido demonstrada uma

relação positiva entre o bico de beija-flores Phaethorninae, que é longo, e o comprimento do tubo floral (Arizmendi & Ornelas 1990, Vasconcelos & Lombardi 2001, Walther & Briescheke 2001). *Nidularium campo-alegrensis* e *V. heterostachys* têm tubo floral maior, porém o comprimento da corola de *V. guttata* é próximo ao de *Wittrockia cyathiformis*, polinizada também por outras espécies de beija-flores. O comprimento do tubo floral não é, portanto, suficiente para explicar a especialização neste grupo, mas a análise conjunta das características florais indica que este seja um grupo de espécies que apresenta adaptação à coleta de néctar por beija-flores de bico longo, como *P. eurynome*. Feinsinger (1983) sugere que plantas polinizadas por um mesmo conjunto de beija-flores tendem a apresentar floração não sobreposta, descartando a ocorrência de competição entre elas, o que foi observado com estas espécies de bromélias e entre outras três espécies de *Vriesea* em um estudo de Araújo *et al.* (1994).

*Vriesea altodaserrae* e *Wittrockia cyathiformis* são as espécies ornitófilas que formam uma guilda mais generalista, apresentando maior número de polinizadores. Uma maior quantidade de espécies de beija-flores polinizando estas bromélias é esperada, visto que plantas com baixo comprimento de corola permitem a coleta de néctar por beija-flores de bico curto (Trochilinae) (Wolf *et al.* 1976, Feinsinger 1983, Varassin & Sazima 2000, Vasconcelos & Lombardi 2001, Walther & Briescheke 2001) que representam a maioria das espécies de beija-flores na área de estudo (Straube 2003). A ausência de especificidade na polinização em bromélias pode ser extremamente importante quando se considera uma eventual estacionalidade na oferta de polinizadores (van Sluys *et al.* 2001) ou a extinção local dos polinizadores (Siqueira Filho & Machado 2001), levando a uma redução das populações de bromélias por falta de polinizadores. Sistemas de polinização generalistas, provavelmente os mais comuns em Angiospermas, implicam em maior resiliência à extinções locais, mas por outro lado tornam os sistemas mais sensíveis à possível entrada de espécies exóticas (Waser *et al.* 1996).

A espécie isolada encontrada nesta análise, *Aechmea cylindrata*, difere bastante das demais espécies pela coloração azulada da corola, comprimento das pétalas bem inferior e ausência de néctar. A coloração das pétalas de *A. cylindrata* é bastante característica de flores melitófilas, pois abelhas não são sensíveis ao vermelho e alaranjado. Por esse motivo, para abelhas, espectros próximos à banda verde são

bastante contrastantes com espectros próximos ao ultravioleta (Roubik 1989), o que deve tornar a densa inflorescência de *A. cylindrata* muito atrativa para estes insetos.

Em Bromeliaceae, como também observado por Alves *et al.* (2000), parece haver uma forte tendência de que as semelhanças nas características florais de conjuntos de espécies de uma mesma comunidade resultem em guildas de polinizadores similares.

O papel da fenologia na seleção dos polinizadores poderia ser realçado com estudos conduzidos em áreas próximas ao PEPM, porém em altitudes mais baixas. Esta poderia ser uma maneira de se comparar o efeito diferencial da estacionalidade dos fatores abióticos, neste caso a temperatura, sobre comunidades possivelmente constituídas do mesmo conjunto de espécies.

Agradecimentos – Aos voluntários e estagiários do PEPM e a Amazonas Chagas Jr., Alberto Urben Filho, Juliana Quadros, Luciano Pohl, Marise P. Petean, Paulo H.C. Marques, Paulo H. Labiak Evangelista, pelo auxílio nas atividades de campo; a Gledson V. Bianconi e Michel Miretzki pela identificação dos morcegos e Gabriel Melo pela identificação das abelhas; Márcia M. Marques e Silvana Buzato pela leitura crítica do texto e sugestões; a Fernando C. Straube pela revisão do texto; aos assessores anônimos pelas sugestões à versão anterior; ao Instituto Ambiental do Paraná, que concedeu permissão e apoio logístico para o trabalho no PEPM; a Serra Verde Express que concedeu transporte ferroviário, ao MEC/Capes por um ano de bolsa de mestrado e ao CNPq, pela bolsa de produtividade em pesquisa para R. Goldenberg.

### Referências bibliográficas

- ALVES, M.A.S., ROCHA, C.F.D., VAN SLUYS, M. & BERGALLO, H.G. 2000. Guildas de beija-flores polinizadores de quatro espécies de Bromeliaceae de Mata Atlântica da Ilha Grande, RJ, Brasil: composição e taxas de visitação. *In* A ornitologia no Brasil: pesquisa atual e perspectivas (M.A.S. Alves, J.M.C. da Silva, M. Van Sluys, H.G. Bergallo & C.F.D. Rocha, orgs.). Editora da Universidade Estadual do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro, p. 171-185.
- 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. *Revista Brasileira de Botânica* 17:113-118.
- ARAÚJO, A.C., FISCHER, E.A. & SAZIMA, M. 2004. As bromélias na região do Rio Verde. *In* Estação Ecológica Juréia-Itatins. Ambiente físico, flora e fauna (O.A.V. Marques & W. Duleba, eds.). Holos editora, São Paulo, p.162-171.
- ARIZMENDI, M.C. & ORNELAS, J.F. 1990. Hummingbirds and their floral resources in a tropical dry forest in Mexico. *Biotropica* 22: 172- 180.
- BARTH, F.G. 1985. *Insects and flowers*. Princeton University Press, Princeton.
- BENZING, D.H. 1980. *The biology of Bromeliads*. Eureka, Mad River Press.
- BENZING, D.H. 2000. *Bromeliaceae: profile and adaptive radiation*. Cambridge University Press.
- BUZATO, S., SAZIMA, M. & SAZIMA, I. 2000. Hummingbird-pollinated floras at three Atlantic forest sites. *Biotropica* 32:824-841.
- CANELA, M.B.F. & SAZIMA, M. 2003. *Aechmea pectinata*: a hummingbird-dependent bromeliad with inconspicuous flowers from the rainforest in South-eastern Brazil. *Annals of Botany* 92:731-737.
- DAFNI, A. 1992. *Pollination ecology. A practical approach*. IRL Press at Oxford University Press, Oxford.
- DOBAT, K. & PEIKERT-HOLLE, T. 1985. Blüten und Fledermäuse. Bestäubung durch Fledermäuse und Flughunde (Chiropterophilie). Waldemar Kramer, Frankfurt am Main.
- EISENBERG, J.F. & REDFORD, K.H. 1999. *Mammals of the Neotropics. v.3. The central Neotropics: Ecuador, Peru, Bolívia, Brazil*. University of Chicago Press, Chicago.
- FAEGRI, K. & VAN DER PIJL, L. 1980. *The principles of pollination ecology*. Pergamon Press, Oxford.
- FARIA, D. 1997. Reports on the diet and reproduction of the Ipanema fruit bat, *Pygoderma bilabiatum* in a Brazilian forest fragment. *Chiroptera Neotropical* 3:65-66.
- FEINSINGER, P. 1983. Coevolution and pollination. *In* Coevolution (D. Futuyma & M. Slatkin, eds.). Sinauer Associates, Sunderland, p.282-310.
- FONTOURA, T., COSTA, A. & WENDT, T. 1991. Preliminary checklist of the Bromeliaceae of Rio de Janeiro State, Brazil. *Selbyana* 12:5-45.
- FREEMANN, P.W. 1995. Nectarivorous feeding mechanisms in bats. *Biological Journal of Linnean Society* 56:439-463.
- GRANTSAU, R. 1988. *Os beija-flores do Brasil*. Expressão e Cultura, Rio de Janeiro.
- KESSLER, M. & KRÖMER, T. 2000. Patterns and ecological correlates of pollination modes among bromeliad communities of Andean Forests in Bolivia. *Plant Biology* 2:659-669.
- KUNZ, T.H. 1990. *Ecological and behavioral methods for the study of Bats*. Smithsonian Institution, Washington.
- LUTHER, H.E. 2000. An alphabetical list of Bromeliad binomials. [http://www.selby.org/research/bic/Binom\\_2000\\_Alpha.pdf](http://www.selby.org/research/bic/Binom_2000_Alpha.pdf) (Acesso em 6 de janeiro de 2003).
- MARTINELLI, G. 1997. Biologia reprodutiva de Bromeliaceae na Reserva Ecológica de Macaé de Cima. *In* Serra de Macaé de Cima: Diversidade florística e conservação em Mata Atlântica. (H.C. Lima & R.R. Guedes-Bruni, eds.). Jardim Botânico do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro, p.213-250.

- PIANKA, E.R. 1982. Ecología evolutiva. Ediciones Omega, Barcelona.
- PROCTOR, M., YEO, P. & LACK, A. 1996. The natural history of pollination. Harper Collins Publishers, London.
- RASHEED, S.A. & LAWRENCE D.H. 1997. Foraging currencies for non-energetic resources: pollen collection by bumblebees. *Animal Behavior* 54:911-926.
- ROUBIK, D.W. 1989. Ecology and natural history of tropical bees. Cambridge Tropical Biology Series. Cambridge University Press, New York.
- RUSCHI, A. 1982. Beija-flores do estado do Espírito Santo. Editora Rios, São Paulo.
- SAZIMA, I., VOGEL, S. & SAZIMA, M. 1989. Bat pollination of *Encholirium glaziovii*, a terrestrial bromeliad. *Plant Systematics and Evolution* 168:167-179.
- 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.
- SAZIMA, M., BUZATO, S. & SAZIMA, I. 1995. Polinização de *Vriesea* por morcegos no sudeste brasileiro. *Bromélia* 2:29-37.
- SAZIMA, M., BUZATO, S. & SAZIMA, I. 1999. Bat-pollinated flower assemblages and bat visitors at two Atlantic Forest Sites in Brazil. *Annals of Botany* 83:705-712.
- SAZIMA, M., BUZATO, S. & SAZIMA, I. 2000. Polinização por beija-flores em *Nidularium* e gêneros relacionados. In Leme E.M.C. *Nidularium: Bromélias da Mata Atlântica*. Sextante Artes, Rio de Janeiro, 190-195.
- SEMA-IAP. 1996. Plano de Manejo do Parque Estadual do Pico do Marumbi - PR. Secretaria de Estado do Meio Ambiente-Instituto Ambiental do Paraná, Curitiba.
- SERES, A. & RAMÍREZ, N. 1995. Biología floral y polinización de algunas monocotiledoneas de um bosque nublado venezuelano. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 82:61-81.
- SCHOENER, T.W. 1989. The ecological niche. In *Ecological concepts* (J.M. Cherrett, ed.). Blackwell, Oxford.
- SIQUEIRA FILHO, J.A. 1998. Biología floral de *Hohenbergia ridleyi* (Baker) Mez. *Bromélia* 5:1-13.
- SIQUEIRA FILHO, J.A. & MACHADO, I.C.S. 2001. Biología reprodutiva de *Canistrum aurantiacum* E. Morren (Bromeliaceae) em remanescente da Floresta Atlântica, Nordeste do Brasil. *Acta Botanica Brasilica* 15:427-444.
- SMITH, L.B. & DOWNS, R.J. 1974. Bromeliaceae (Pitcairnioideae). *Flora Neotropica Monograph*. Hafner Press, New York, v.14, p.1-64.
- STRAUBE, F.C. 2003. Avifauna da Área Especial de Interesse Turístico do Marumbi (Paraná, Brasil). *Atualidades Ornitológicas* 113:12-34.
- VAN DER PIJL, L. 1961. Ecological aspects of flowers evolution. II. Zoophilous flower classes. *Evolution* 15:44-59.
- VAN SLUYS, M., CARDOZO, C.A., MANGOLIN, R. & ROCHA, C.F.D. 2001. Taxas de visitação de polinizadores a *Vriesea procera* (Bromeliaceae) na Ilha Grande, Rio de Janeiro, Sudeste do Brasil. *Bromélia* 6:19-24.
- VARADARAJAN, G.S. & BROWN, G.K. 1988. Morphological variation of some floral features of the subfamily Pitcairnioideae (Bromeliaceae) and their significance in pollination biology. *Botanical Gazzete* 149:82-91.
- VARASSIN, I.G. & SAZIMA, M. 2000. Recursos de Bromeliaceae utilizados por beija-flores e borboletas em Mata Atlântica no Sudeste do Brasil. *Boletim do Museu de Biologia Mello Leitão, nova série* 11/12:57-70.
- VASCONCELOS, M.F. & LOMBARDI, J.A. 2001. Hummingbirds and their flowers in the campos rupestres of southern Espinhaço Range, Brazil. *Mellopsitacus* 4:3-30.
- VELOSO, H.P., RANGEL FILHO, A.L.R. & ALVES-LIMA, J.C. 1991. Classificação da vegetação brasileira, adaptada a um sistema universal. Fundação IBGE, Rio de Janeiro.
- VOGEL, S. 1969. Chripoterophilie in der neotropischen Flora. *Neue Mitteilugen III. Flora* 148:289-323.
- WALTHER, B.A. & BRIESCHKE, H. 2001. Hummingbird-flower relationships in a mid-elevation rain forest near Mimdo, northwest Ecuador. *International Journal of Ornithology* 4:115-135.
- WASER, N.M., CHITTKA, L., PRICE, M.V., WILLIAMS, N.M. & OLLERTON, J. 1996. Generalization in pollination systems, and why it matters. *Ecology* 77:1043-1060.
- WOLF, L.L., STILES, F.G. & HAINSWORTH, F.F. 1976. Ecological organization of a tropical highland hummingbird community. *Journal of Animal Ecology* 45:349-379.
- ZAR, J.H. 1999. *Biostatistical analysis*. Prentice-Hall, New Jersey.