



POLINIZAÇÃO, FENOLOGIA E DISTRIBUIÇÃO ESPACIAL DE BROMELIACEAE
NUMA COMUNIDADE DE MATA ATLÂNTICA,
LITORAL SUL DE SÃO PAULO

Este exemplar corresponde à redação final
da tese defendida pelo(a) candidato (a)
Erich Arnold Fischer
e aprovada pela Comissão Julgadora.

01/02/94 Marlies Sazima

Erich A. Fischer 5001

Orientadora: Marlies Sazima t

Dissertação apresentada como requisito para
obtenção do título de Mestre em Ecologia.
Universidade Estadual de Campinas
1994



Aos meus pais, Marlene e Evaldo,
que sempre me apoiaram.

AGRADECIMENTOS

Este estudo contou com a cuidadosa participação de diversas pessoas, que se empenharam em melhorar sua qualidade. Andrea Araujo foi tão responsável quanto eu pela decisão de iniciar este estudo, bem como de desenvolvê-lo; sem ela, esta tese jamais teria alcançado os resultados apresentados aqui. Marlies Sazima, quem orientou minhas pesquisas desde a graduação, juntamente com Ivan Sazima participaram com idéias e discussões ao longo deste e de outros estudos, sendo este "apoio diário" responsável por grande parte do meu desenvolvimento acadêmico. Luis Duarte, Carlos Joly, Jader Marinho-Filho, Paulo Oliveira, Flávio dos Santos, João Semir, Jorge Tamashiro, Jacques Vielliard e Bruce Williamson me apoiaram em momentos importantes e muito contribuíram para minha experiência acumulada até aqui. Andrea Araujo, David Benzing, John Hay, Jader Marinho-Filho, Angelo Pires, Flávio dos Santos, Ivan Sazima, Marlies Sazima, João Semir e Jacques Vielliard fizeram sugestões e críticas sobre diversos aspectos deste estudo, que foram incorporadas ao manuscrito final. David Bossi, Silvana Buzato, Wagner Fischer, Andrea Franco, Marcelo Gordo, Cecília Guerrazzi, Francisco Jimenez, Luis Lima, Milton Longo, Ellen Pombal, José Pombal-Júnior e Marcel Tanaka deram valiosa ajuda no campo, além da companhia sempre agradável. Ana, Carlinhos, Cléris, Dalva, Malvino, Miguel, Nice e Valdir, moradores da Estação, proporcionaram ótima convivência e facilitaram de muitas maneiras os estudos de campo. João Semir e Maria das Graças Wanderley identificaram a maior parte das Bromeliaceae, Ivan Sazima e Jacques Vielliard identificaram os beija-flores e J. Camargo identificou as abelhas. Marisi Cardoso e Fernando Santiago fizeram as figuras em nanquim. SEMA, IBAMA e Instituto Florestal deram apoio logístico e autorizaram os estudos em Juréia. CNPq, CAPES e FMB deram auxílio financeiro ao longo das fases deste estudo. Quero agradecer, ainda, aos colegas, professores, funcionários e amigos que não se envolveram com este estudo, mas que muito contribuíram para minha formação e para a alegria do dia-a-dia. Obrigado a todos!

RESUMO

A biologia da polinização, a fenologia de floração e de frutificação, o modo de dispersão e a distribuição espacial de Bromeliaceae foram estudadas em quatro habitats na região estuarina do Rio Verde, vegetação de Floresta Atlântica, sudeste do Brasil.

Dezessete espécies de Bromeliaceae são polinizadas por beija-flores, duas são polinizadas por morcegos e uma é polinizada por abelhas. A maior parte das espécies floresce durante a estação úmida (setembro a março), quando as florações são mais curtas que na estação seca (abril a agosto) e poucas espécies florescem. O beija-flor *Ramphodon naevius* é o único vetor de pólen que visita flores de Bromeliaceae ao longo do ano todo, sendo o principal "recurso polinizador" para a comunidade estudada de bromélias. Este beija-flor possui bico longo (35 mm), o que permite exploração de flores de corola longa (>30 mm). Os beija-flores de bico curto (17 a 21 mm), *Thalurania glaucopis*, *Melanotrochilus fuscus* e *Hylocharis cyanus*, visitam apenas flores de corola curta (<30 mm). A concentração média de açúcares no néctar é positivamente correlacionada ($P < 0.001$) com o comprimento da corola. Flores de bromélias polinizadas por beija-flores depositam cargas de pólen em diferentes partes do corpo dos vetores: bico, garganta e topo da cabeça. As Bromeliaceae que utilizam um mesmo polinizador e cujo pólen é depositado no mesmo local do corpo dos beija-flores florescem sequencialmente. Por

outro lado, as espécies ornitófilas que depositam pólen em diferentes locais do corpo dos vetores apresentam ampla sobreposição no período de floração. Apenas três espécies de bromélias que florescem na estação seca utilizam semelhantes espécies de polinizadores e depositam cargas de pólen sobre o bico. Esses resultados indicam, portanto, partilha espacial e temporal do recurso polinizador entre as Bromeliaceae. Além disso, o beija-flor de bico longo *R. naevius* parece usar principalmente flores de bromélias como fontes de recurso alimentar na Floresta Atlântica.

O maior número de indivíduos de bromélias foi encontrada na Floresta Ripária (FR) seguida, em ordem decrescente, por Restinga (RE), Costão Rochoso (CR) e Floresta Densa (FD). As espécies de Bromelioideae dispersas por aves ocupam locais expostos a maiores alturas no dossel na FR e na FD que espécies da mesma subfamília dispersas por mamíferos. Espécies terrestres apresentam combinações semelhantes de exigência de luz e tipo de dispersores, ocorrendo na RE e no CR apenas em áreas abertas. Espécies de Bromelioideae dispersas por vetores semelhantes, que ocorrem num mesmo habitat, frutificam sequencialmente. As espécies de Tillandsioideae são dispersas pelo vento e são esciófilas ou heliófilas; esse grupo dispersa sementes durante a estação seca. O tipo de dispersor parece estar relacionado à distribuição espacial das espécies de Bromeliaceae no estuário do Rio Verde.

ABSTRACT

The pollination biology, flowering and fruiting phenology, dispersal mode, and spatial distribution of bromeliad species was studied in four habitats at the Rio Verde estuary in the Atlantic rainforest in SE Brazil.

Seventeen bromeliad species are pollinated by hummingbirds, two are bat-pollinated, and one is pollinated by bumblebees. Most bromeliad species flower during the wet season (September to March), when blooming periods are shorter than during the dry season (April to August) when few species are in flower. The hermit hummingbird *Ramphodon naevius* is the only pollen vector that visited flowers of Bromeliaceae throughout the year, being the main pollinator resource to the studied bromeliad community. This hummingbird features a long bill (35 mm), which allow its exploitation of long-corolla flowers (>30 mm). The short-billed (17-21 mm) hummingbirds *Thalurania glaucopis*, *Melanotrochilus fuscus* and *Hylocharis cyanus* visit only short-corolla flowers (<30 mm). The average sugar concentration in nectar is positively correlated ($P < 0.001$) with corolla length. Hummingbird-pollinated bromeliad flowers place pollen loads on different parts of the vector's body: bill, throat, and crown. The Bromeliaceae species using the same pollinator species and whose pollen is placed on the same part of the hummingbird's body bloom sequentially. On the other hand, ornithophilous species which place pollen loads in different parts of the pollinator's body present wide overlap

in their flowering seasons. Only three bromeliad species flowering during the dry season use the same pollinator species and all three place pollen on their bills. Therefore, these data indicate spatial and temporal partitioning of the pollinator resource among the Bromeliaceae. In addition, the long-billed hermit *R. naevius* appear to use mainly bromeliad flowers as food sources in the Atlantic rainforest.

The highest number of bromeliad individuals was recorded in the Riparian Forest (FR) habitat followed, in decreasing order, by the Restinga Scrub (RE), Rocky Shore (CR), and Dense Canopy Forest (FD) habitats. Bird-dispersed Bromelioideae occupy exposed microsites at higher elevations in the canopy in FR and FD than their relatives dispersed by mammals. Terrestrial species exhibit similar combinations of light requirements and seed vectors, and occur only in open sites in RE and CR. The Bromelioideae species dispersed by similar vectors in same habitats fruit sequentially along the year. Species of Tillandsioideae are wind-dispersed and occur in either shade or light conditions; the entire group releases seeds during the dry season. The kind of seed vector seems to be related to spatial distribution of Bromeliaceae species at the Rio Verde estuary.

INDICE

	PG.
1. - INTRODUÇÃO	09
2. - MATERIAIS E MÉTODOS	11
2.1 - Local de estudo	11
2.2 - Espécies estudadas	14
2.3 - Polinizadores e fenologia	18
2.4 - Frutificação e dispersão	21
2.5 - Análise dos dados	22
3. - RESULTADOS	24
3.1 - Polinizadores e fenologia	24
3.2 - Padrão espacial e dispersão	44
4. - DISCUSSÃO	53
4.1 - Polinizadores e fenologia	53
4.2 - Padrão espacial e dispersão	63
5. - CONCLUSÕES	68
6. - REFERÊNCIAS	70

1. INTRODUÇÃO

Bromeliaceae é uma família vegetal característica dos neotrópicos, com apenas uma espécie representada fora do continente americano (Mac Williams 1974, Benzing 1980, Dahlgren et al. 1985). No leste do Brasil, espécies de bromélias são mais abundantes na Floresta Atlântica (Reitz 1983, Fontoura et al. 1991). Em florestas úmidas com baixa variação sazonal tem sido encontrada alta diversidade de Bromeliaceae, o que pode ser explicado pela alta taxa de especiação nesta família e pela exigência de condições particulares de umidade e de exposição (Gentry & Dodson 1987). Diferenças de dispersão entre as subfamílias caracterizam Pitcairnioideae como anemocórica de sementes aladas; Tillandsioideae como anemocórica de sementes com plumas; Bromelioideae como endozoocórica (Benzing 1980).

A polinização por animais vertebrados é predominante em Bromeliaceae, a ornitofilia sendo encontrada na maioria das espécies nas três subfamílias (Mac Williams 1974, Reitz 1983, Snow & Snow 1986, Gentry & Dodson 1987, Sazima et al. 1989, Araujo et al. 1993). A distribuição geográfica dos beija-flores (Trochilidae) é restrita ao continente americano, sendo que no leste do Brasil a diversidade de beija-flores é maior na Mata Atlântica (Sick 1984). A ampla sobreposição na distribuição de ambas as famílias, Bromeliaceae e Trochilidae, somada à sua interdependência como "co-recursos" sugere evolução recíproca entre bromélias e beija-flores (Wolf et al. 1976, Sick 1984, Gentry & Dodson 1987).

Em locais e/ou períodos diferentes pode haver competição entre plantas pelo recurso polinizador, bem como entre as espécies de animais pelos recursos florais (Levin & Anderson 1970, Stiles 1975, Waser 1978, Feinsinger et al. 1982, Fischer 1992). Entretanto, a coexistência de espécies que usam o mesmo polinizador é favorecida pela partilha deste recurso (Mosquin 1971, Heithaus 1974, 1979, Stiles 1975, Araujo et al. 1993). Além disso, espécies de plantas polinizadas pelo mesmo vetor podem interagir mutualisticamente, quando a presença de cada uma contribui para a eficiência do sistema de polinização das demais (Waser & Real 1979, Feinsinger 1983, Araujo et al. 1993). A redução da oferta de flores num dado período pode causar mortalidade, emigração ou redução de fecundidade em vertebrados antófilos (Waser & Real 1979). Assim, a continuidade de oferta de flores contribui para a manutenção dos polinizadores numa dada região (Feinsinger 1983, Araujo et al. 1993).

Este trabalho é um estudo sobre a biologia da polinização, o modo de dispersão, e a distribuição espacial de espécies de Bromeliaceae numa comunidade de Mata Atlântica, no litoral sul de São Paulo. O principal enfoque é dado aos meios pelos quais as espécies da comunidade partilham o uso dos vetores de pólen e de sementes, além dos sítios de ocorrência. A ocorrência das espécies de bromélias em diferentes habitats e ao longo do estrato vertical foi relacionada ao hábito, à exposição à luz e ao modo de dispersão.

2. MATERIAIS E MÉTODOS

2.1. Local de estudo

O estudo foi desenvolvido em vegetação de Mata Atlântica na Estação Ecológica Estadual Juréia-Itatins (Figura 1A), litoral sul de São Paulo, sudeste do Brasil (aproximadamente 24°30'S, 47°15'W). A Estação tem área de aproximadamente 80 000 ha com vegetação contínua. O clima é tropical úmido, com estação seca pouco pronunciada (Paixão 1984). A pluviosidade anual média é de ca. 4200 mm e a temperatura anual média é ca. 23°C (Paixão 1984). Os meses de janeiro e fevereiro são os mais quentes do ano, os de junho, julho e agosto são os mais frios (Figura 2). Informações adicionais sobre o clima e o relevo da região são dadas por Hadel (1989) e Guerrazzi (1991).

Na região estuarina do Rio Verde, onde foi estudada a comunidade de bromélias, podem ser encontradas diferentes formações vegetais, como floresta pluvial, restinga e manguezal. O estuário do Rio Verde está situado em planície costeira (máximo de 10 m de altitude) circundado por formações rochosas com 300 a 900 m de altitude (Figura 1B). A drenagem nesta região é de média a alta, com padrão dendrítico, sendo o Rio Verde um dos principais captadores de água (Tarifa et al. 1983, Lopes & Por 1990). As características do relevo, bem como a influência marinha, causam heterogeneidade de habitats ao longo da planície costeira (veja também Hadel 1989, Fischer 1990). O estudo da comunidade de Bromeliaceae foi realizado em quatro tipos básicos de habitats: i) Floresta Ripária (FR), ii) Floresta Densa (FD),

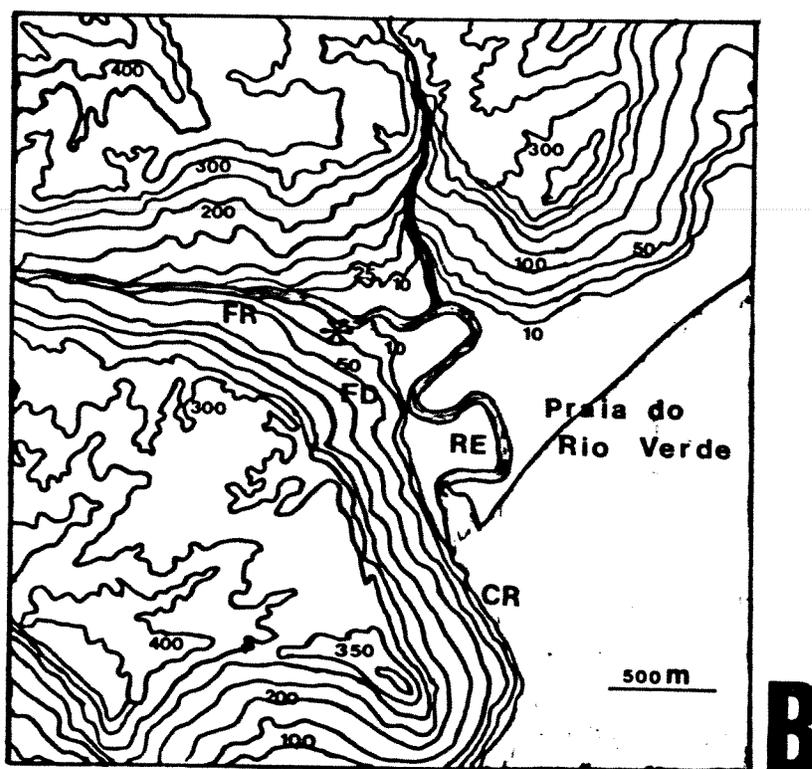
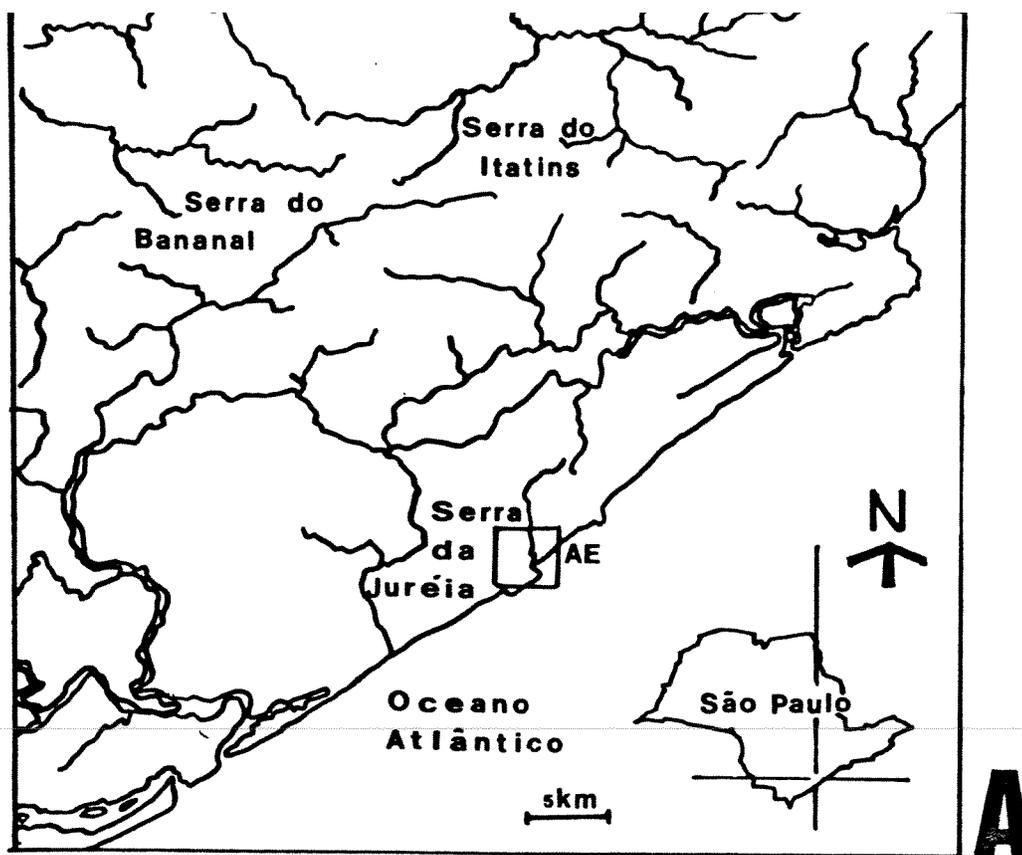


FIGURA 1. A) Localização da Estação Ecológica Estadual Juréia-Itatins, litoral sul de São Paulo. "AE" indica a área de estudo (estuário do Rio Verde). B) Topografia da região estuarina do Rio Verde, mostrando os habitats onde foram amostradas as Bromeliaceae (FR= Floresta Ripária; FD= Floresta Densa; RE= Restinga; CR= Costão Rochoso). O asterisco indica a localização do alojamento, onde foram tomados os dados de pluviosidade e temperatura mostrados na Figura 2.

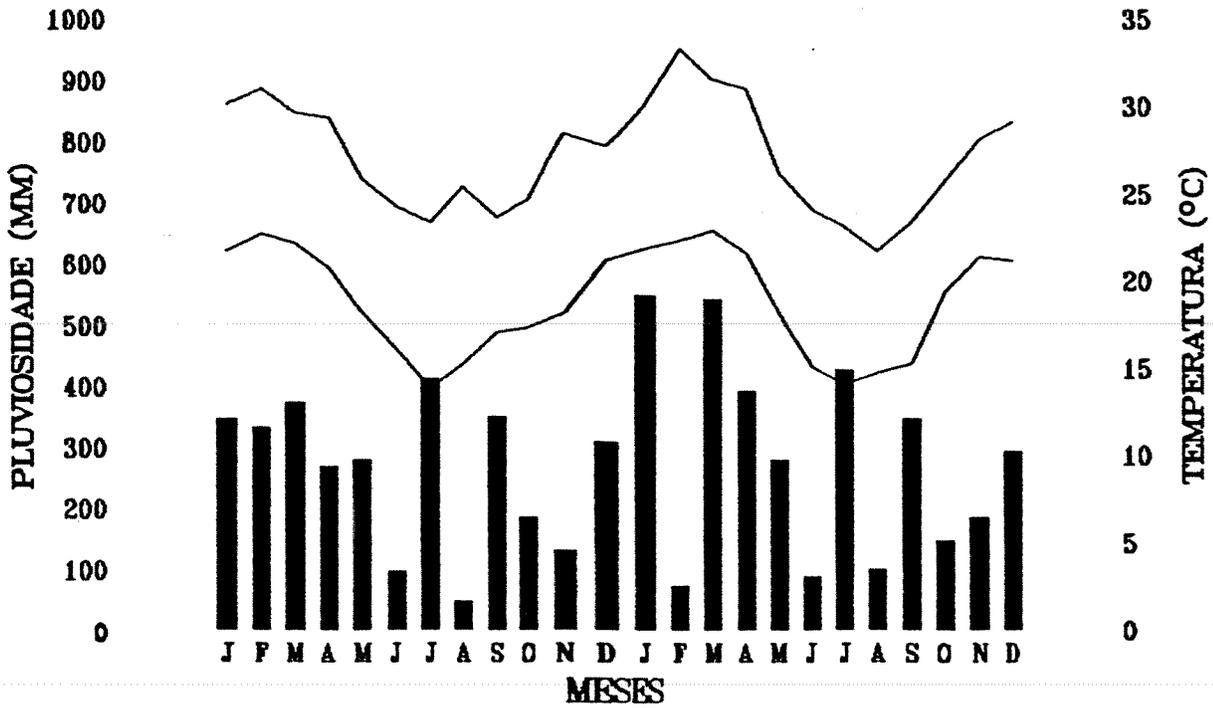


FIGURA 2. Pluviosidade mensal (barras) e temperaturas mínimas e máximas (linhas) para os anos de 1990 e 1991 na Estação Ecológica Estadual Juréia-Itatins, São Paulo (o local onde foram tomados os dados de pluviosidade e temperatura é indicado na Figura 1).

iii) Restinga (RE) e iv) Costão Rochoso (CR) (Figura 3). A Floresta Ripária apresenta dossel entre 10 a 15 m de altura, é contígua à Floresta Densa e está localizada à margem do Rio Verde, onde suas águas ainda não atingiram o "gradiente de salinidade" (Lopes & Por 1990). A Floresta Densa tem dossel com ca. 20 m de altura, está afastada da margem do rio e apresenta menor luminosidade sob o dossel do que a Floresta Ripária (veja também Figura 3). A Restinga tem dossel entre 4 e 10 m de altura e ocorre próxima à região costeira, onde as águas do Rio Verde apresentam gradiente de salinidade (Lopes & Por 1990). Além disso, manchas de manguezal são frequentes nas margens do Rio Verde ao longo do gradiente de salinidade (Figura 3). O Costão Rochoso é contíguo à vegetação de encosta, iniciando na desembocadura do rio e avançando para o mar (veja também Guerrazzi 1991).

2.2. Espécies estudadas

Na região estuarina do Rio Verde foram encontradas 27 espécies de Bromeliaceae, sendo 15 espécies da subfamília Bromelioideae e 12 de Tillandsioideae (Tabela 1). Do total de espécies, sete não são tratadas neste estudo devido a dificuldades para observações, sendo cinco delas muito raras: *Billbergia amoena*, *Bromelia antiacantha*, *Nidularium seidelii*, *Wittrockia superba* e *Tillandsia tenuifolia* (Figura 4). *Neoregelia laevis* frequentemente ocorre em alturas elevadas do estrato vertical e apresenta inflorescência no interior do "tanque" formado pela roseta, o que impossibilitou a visualização de

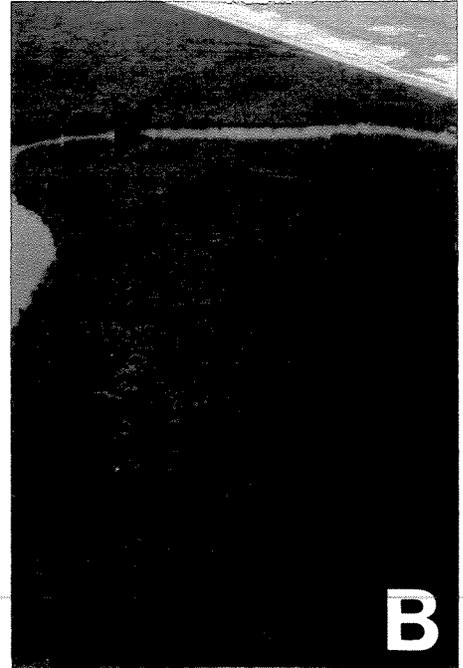


FIGURA 3. Aspecto dos habitats onde foram registradas as espécies de Bromeliaceae. A) Costão Rochoso; note presença de mata de encosta. B) Restinga, mostrando manchas de manguezal (seta) próximas as margens do rio. C) Floresta Ripária. D) Floresta Densa.

Tabela 1. Vinte e sete espécies de Bromeliaceae da região estuarina do Rio Verde, Estação Ecológica Estadual Juréia-Itatins, São Paulo.

Espécies por subfamília	hábito
SUBFAMILIA BROMELIOIDEAE	
<i>Aechnea distichantha</i> Lemaire	terrestre
<i>Aechnea ganosepala</i> Mittm.	facultativo
<i>Aechnea nudicaulis</i> (L.) Griesebach	facultativo
<i>Aechnea organensis</i> Nawra	facultativo
<i>Aechnea pectinata</i> Baker	facultativo
<i>Billbergia</i> cf. <i>anoena</i> L.B.Smith	epifito
<i>Bromelia antiacantha</i> Bertoloni	terrestre
<i>Neoregelia laevis</i> (Mez.) L.B.Smith	epifito
<i>Nidularium antoineanum</i> Lindman	epifito
<i>Nidularium innocentii</i> Lemaire	facultativo
<i>Nidularium seidelii</i> L.B.Smith	epifito
<i>Quesnelia arvensis</i> (Vell.) Mez	terrestre
<i>Quesnelia humilis</i> Mez	epifito
<i>Quesnelia testudo</i> Lind.	epifito
<i>Nitrockia superba</i> Lindman	epifito
SUBFAMILIA TILLANDSIOIDEAE	
<i>Tillandsia geminiflora</i> Brong.	epifito
<i>Tillandsia stricta</i> Solander	epifito
<i>Tillandsia tenuifolia</i> L.	epifito
<i>Tillandsia</i> sp.	epifito
<i>Vriesea atra</i> Mez	epifito
<i>Vriesea carinata</i> Nawra	epifito
<i>Vriesea ensiformis</i> (Vell.) Beer.	epifito
<i>Vriesea flannea</i> L.B.Smith	epifito
<i>Vriesea gigantea</i> Gaudichaud	epifito
<i>Vriesea incurvata</i> Gaudichaud	epifito
<i>Vriesea philippocoburgii</i> Nawra	epifito
<i>Vriesea vagans</i> (L.B.Smith) L.B.Smith	epifito

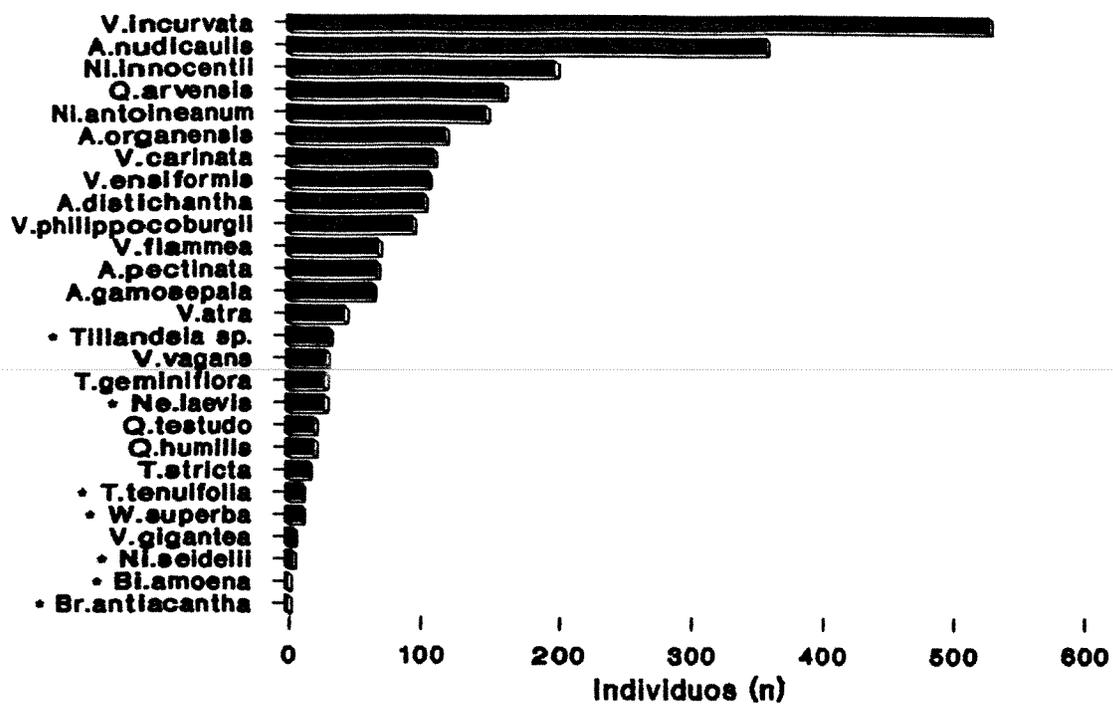


FIGURA 4. Quantidade de indivíduos de bromélias de 27 espécies da região estuarina do Rio Verde, Estação Ecológica de Juréia, litoral sul de São Paulo. As espécies indicadas com asterisco não foram tratadas neste estudo.

indivíduos em floração. *Tillandsia* sp. não foi encontrada em floração durante o período deste estudo, mas apenas plantas frutificando. *Tillandsia geminiflora* foi estudada apenas quanto a floração e polinização, não tendo sido registrada sua ocorrência no estrato vertical. A soma dos indivíduos das espécies não tratadas aqui é ca. 5% do total de bromélias amostradas no estuário do Rio Verde.

2.3. Polinizadores e fenologia

O estudo sobre a polinização na comunidade de bromélias foi feito ao longo de 39 meses (janeiro de 1989 a março de 1992) em viagens mensais com duração de 4 a 10 dias, totalizando 190 dias. Neste período, as espécies de bromélias (n=20) foram acompanhadas quanto à época e ao período de floração, bem como quanto às espécies de polinizadores.

A variação do número de indivíduos em flor de cada espécie de bromélia foi registrada de janeiro de 1990 a março de 1991. Trilhas foram usadas como transecto para amostrar os indivíduos, totalizando 500m de transecto em cada um dos quatro habitats. Mensalmente foi registrada a quantidade de indivíduos em floração, localizados até 3 m lateralmente a ambos os lados do transecto, a qualquer altura do estrato vertical. Foi registrada também a altura de fixação no substrato para cada um dos indivíduos.

Durante a floração de cada espécie, foram registrados o número de flores por dia e a quantidade total de flores por inflorescência. Características relacionadas à "Síndrome de

Polinização" (cf. Faegri & Van der Pijl 1980) foram determinadas por observações sobre a morfologia e a biologia florais. Foram registrados o horário de antese e a duração da flor, a receptividade do estigma (cf. Zeisler 1938), a oferta de néctar e a apresentação de pólen, a morfologia floral e da inflorescência, a coloração de flores e brácteas e a presença de odor (Sazima et al. 1982). A concentração de açúcares no néctar foi medida no campo durante o período de antese das flores, com auxílio de refratômetro portátil.

Os vetores efetivos de pólen, das espécies de bromélias, foram determinados por observações diretas, fotografias tomadas durante as visitas às flores e registro da frequência de visitas. O tempo de observação variou de 8 a 40 h entre as bromélias estudadas, sendo que para a maior parte delas foram feitas observações em mais de uma florada (Tabela 2). Nos indivíduos de bromélia situados em alturas elevadas os visitantes foram, por vezes, observados com auxílio de binóculo. Foram registrados o local de contato entre os vetores e as estruturas reprodutivas da flor, bem como o comportamento dos polinizadores durante as visitas às flores. Além disso, foram registradas as interações agonísticas intra e interespecíficas dos beija-flores.

Exemplares das espécies de bromélia foram herborizados para identificação e depositados no herbário da Universidade Estadual de Campinas (UEC). Os beija-flores foram identificados no campo e pela posterior análise de fotografias. Indivíduos das abelhas polinizadoras de *Aechmea gamosepala* foram coletados para identificação. A presumível identidade dos morcegos visitantes de

Tabela 2. Quantidade de horas, dias e florações dispendidas em observações dos visitantes a 19 espécies de bromélias, no estuário do Rio Verde, Estação Ecológica Estadual Juréia-Itatins, São Paulo.

Espécies por subfamília	Horas de observação	Dias de observação	Quantidade de florações
BROMELIOIDEAE			
<i>Aechnea organensis</i>	36	13	2
<i>Aechnea distichantha</i>	25	10	2
<i>Aechnea ganosepala</i>	12	5	2
<i>Aechnea nudicaulis</i>	11	6	2
<i>Aechnea pectinata</i>	17	5	2
<i>Quesnelia arvensis</i>	40	13	3
<i>Quesnelia testudo</i>	12	4	2
<i>Quesnelia humilis</i>	8	4	1
<i>Nidularium antoineanum</i>	15	5	2
<i>Nidularium innocentii</i>	14	4	3
TILLANDSIOIDEAE			
<i>Tillandsia geminiflora</i>	13	5	1
<i>Tillandsia stricta</i>	10	4	1
<i>Vriesea atra</i>	29	6	1
<i>Vriesea carinata</i>	19	10	2
<i>Vriesea ensiformis</i>	35	8	2
<i>Vriesea flannea</i>	13	4	2
<i>Vriesea incurvata</i>	20	9	2
<i>Vriesea philippocoburgii</i>	15	7	1
<i>Vriesea vagans</i>	12	4	1

flores das bromélias foi baseada no porte, no comportamento característico durante as visitas (Sazima & Sazima 1980, Sazima et al. 1982, Fischer et al. 1992) e no conhecimento sobre a ocorrência das espécies na região (Fischer et al. 1992). Para *Vriesea gigantea*, o tipo de morcego que pode polinizar suas flores foi inferido com base na morfologia floral, comparada a das flores de *Vriesea atra*.

2.4. Frutificação e dispersão

O período de frutificação de cada espécie de bromélia foi acompanhado por dois anos (1990-1991), em indivíduos situados a baixas alturas do estrato vertical. A quantidade de indivíduos que frutificaram é similar a de indivíduos que floresceram.

Foram observadas características das infrutescências como cor, morfologia e exposição aos agentes dispersores. A concentração de açúcares nos frutos de *Quesnelia* foi medida com refratômetro portátil e a presença de glicose foi testada. O modo de dispersão das espécies de bromélias foi observado diretamente ou inferido. Frutos de *Nidularium* foram oferecidos para pequenos mamíferos (<5 g) não-voadores capturados no mesmo habitat onde essas bromélias ocorrem (veja Bergallo 1991). Foi observada a manipulação das infrutescências por esses animais e, posteriormente, as marcas nas infrutescências manipuladas foram comparadas às marcas das encontradas no campo. Na noite de 4 de setembro de 1988, foi observado um roedor forrageando em infrutescência de *Quesnelia arvensis*, sendo registradas as marcas deixadas após a manipulação pelo animal. Baseado nestas

observações foi possível reconhecer visitas de mamíferos não-voadores a frutos de *Q. arvensis*. Visitas de aves Passeriformes foram observadas diretamente. De 17 a 21 de maio de 1990 foram observados diásporos de *Vriesea incurvata* dispersos pelo vento, sendo registrada a distância atingida por 17 diásporos.

2.5. Análise dos dados

As espécies de beija-flores que visitam flores de Bromeliaceae foram categorizadas como polinizador "exclusivo", "principal" ou "secundário" em relação à frequência de registros das suas visitas às espécies de bromélias. Um beija-flor foi denominado de polinizador exclusivo no caso de ser a única espécie registrada visitando as flores de dada espécie de bromélia, polinizador principal no caso de ser o mais frequente dos visitantes e polinizador secundário no caso de não ser o mais frequente.

A oferta total de flores pelo conjunto de bromélias ornitófilas foi estimada, para cada mês, através da multiplicação do número de indivíduos em flor pela média de flores por dia por indivíduo. Na média de flores por dia não foram considerados indivíduos em início ou final de floração.

A medida de comprimento interno da corola de cada espécie foi tomada de flores em corte longitudinal fixadas em álcool. Para determinar o comprimento médio da corola das flores em cada habitat foram considerados todos os indivíduos amostrados ao longo dos transectos. De modo semelhante, também foi calculado o comprimento médio da corola para espécies esciófilas e heliófilas

e, ainda, para espécies que florescem no verão e no inverno. Os dados sobre comprimento do bico das espécies de beija-flores foram baseados em Grantsau (1988). Os beija-flores *Thalurania glaucopis* e *Hylocharis cyanus* apresentam conspícuo dimorfismo sexual, o que possibilitou a identificação de fêmeas para estas duas espécies. Entretanto, as fêmeas foram identificadas seguramente após o período de coleta de dados, o que impossibilitou reconhecer nos registros se *Aechmea nudicaulis* e *A. pectinata* receberam visitas de *Hylocharis cyanus*, além das visitas de fêmeas de *T. glaucopis*.

O hábito das Bromeliaceae foi classificado como "terrestre" para espécies que ocorreram exclusivamente sobre solo ou pedra, "epífita" para espécies exclusivamente sobre árvores hospedeiras, e "facultativo" para espécies cujos indivíduos ocorreram sobre o solo, pedra ou árvores hospedeiras. As espécies encontradas em condições de sombra são denominadas de esciófilas e as que ocorrem em locais de luz difusa ou direta de heliófilas (cf. Reitz 1983).

3. RESULTADOS

3.1. Polinizadores e fenologia

Dentre as Bromeliaceae estudadas na região estuarina do Rio Verde, 17 espécies utilizam beija-flores como vetores de pólen, duas utilizam morcegos e uma espécie é polinizada por abelhas. As características relacionadas à "Síndrome de Polinização" (cf. Faegri & Van der Pijl 1980) para as Bromeliaceae foram - A) espécies ornitófilas: inflorescências de coloração vistosa, principalmente combinações de amarelo e vermelho ou azul e vermelho, sendo que diferentes partes da planta, como folhas, podem apresentar coloração vistosa durante a floração (Tabela 3), flores inodoras com antese diurna; B) espécies quiropterófilas: inflorescências robustas de coloração verde (Tabela 3) que se confundem com a vegetação, pétalas amarelas pouco vistosas, flores com odor desagradável e antese noturna; C) espécie melitófila: inflorescência pouco conspicua, pétalas de coloração lilás (Tabela 3) e corola muito reduzida (Tabela 4), antese diurna e odor suave, adocicado. A duração das flores das Bromeliaceae estudadas é de um dia, sendo que ao final deste período o cálice comprime a corola murcha, fechando as flores.

As flores de Bromelioideae são actinomorfas, com anteras e estigma no interior da corola (Figura 5A, C e E). As flores de Tillandsioideae são zigomorfas com anteras e estigma expostos fora da corola (espécies ornitófilas de *Vriesea*) ou são actinomorfas com estas estruturas no interior da corola (espécies quiropterófilas de *Vriesea* e *Tillandsia* spp.) (Figura 5B, D e F).

Tabela 3. Coloração dos indivíduos de bromélia no período de floração e tipo de vetor de pólen de 20 espécies estudadas no Rio Verde, Juréia, litoral sul de São Paulo.

Espécies por subfamília	Tipo de vetor	Cores durante a floração		
		Folhas	Inflorescência ^a	Pétalas
BROMELIOIDEAE				
<i>Aechmea organensis</i>	beija-flor	verde	rosa	azul
<i>Aechmea distichantha</i>	beija-flor	verde	vermelha	azul
<i>Aechmea ganosepala</i>	abelha	verde	esbranquiçada	lilás
<i>Aechmea nudicaulis</i>	beija-flor	verde	vermelha	amarela
<i>Aechmea pectinata</i>	beija-flor	vermelha ^b	verde	amarela
<i>Quesnelia arvensis</i>	beija-flor	verde	rosa	branca ^c
<i>Quesnelia testudo</i>	beija-flor	verde	rosa	branca ^c
<i>Quesnelia humilis</i>	beija-flor	verde	vermelha	vermelha ^c
<i>Nidularium antoineanum</i>	beija-flor	vermelha ^b		azul
<i>Nidularium innocentii</i>	beija-flor	vermelha ^b		branca
TILLANDSIOIDEAE				
<i>Tillandsia geninflora</i>	beija-flor	verde	rosa	azul
<i>Tillandsia stricta</i>	beija-flor	verde	rosa	azul
<i>Vriesea atra</i>	morcego	verde	verde	amarela
<i>Vriesea carinata</i>	beija-flor	verde	vermelha	amarela
<i>Vriesea ensiformis</i>	beija-flor	verde	vermelha	amarela
<i>Vriesea flamma</i>	beija-flor	verde	vermelha	branca
<i>Vriesea gigantea</i>	morcego	verde	verde	amarela
<i>Vriesea incurvata</i>	beija-flor	verde	vermelha	amarela
<i>Vriesea philippocoburgii</i>	beija-flor	vermelha ^d	vermelha	amarela
<i>Vriesea vagans</i>	beija-flor	vermelha ^d	vermelha	amarela

^a Inclui todas as partes visíveis, exceto as pétalas.

^b As próximas à inflorescência.

^c O ápice das pétalas é azul.

^d Coloração apenas no ápice das folhas.

Tabela 4. Espécies de polinizadores, local de deposição do pólen nos vetores, comprimento da corola e tipo de floração de 20 espécies de bromélias que ocorrem no Rio Verde, Juréia, litoral sul de São Paulo

Espécies por subfamília	Polinizadores ^a	Deposição de pólen ^b	Corola (mm)	Intervalo de floração
BROMELIOIDEAE				
<i>Aechmea organensis</i>	Tg, Hc, Rn	B	19	anual
<i>Aechmea distichantha</i>	Tg, Hc, Rn	B	17	anual
<i>Aechmea ganossepala</i>	Bm	C	14	anual
<i>Aechmea nudicaulis</i>	Tg, Rn	B	18	anual
<i>Aechmea pectinata</i>	Rn, Tg ^c	B	25	anual
<i>Quesnelia arvensis</i>	Rn, Tg, Hc	B	26	anual
<i>Quesnelia testudo</i>	Rn	B	38	anual
<i>Quesnelia humilis</i>	Rn	B	41	anual
<i>Nidularium antoineanum</i>	Rn	B	37	anual
<i>Nidularium innocentii</i>	Rn	B	50	anual
TILLANDSIOIDEAE				
<i>Tillandsia geminiflora</i>	Mf, Rn	B	16	anual
<i>Tillandsia stricta</i>	Mf	B	17	anual
<i>Vriesea atra</i>	Gl	C	--	bianual
<i>Vriesea carinata</i>	Rn	C	37	anual
<i>Vriesea ensiformis</i>	Rn	C	45	anual
<i>Vriesea flannea</i>	Mf, Tg ^d	C	25	bianual
<i>Vriesea gigantea</i>	Gl	C	--	bianual
<i>Vriesea incurvata</i>	Rn	C	38	anual
<i>Vriesea philippocoburgii</i>	Rn, Pe	G	30	bianual
<i>Vriesea vagans</i>	Tg ^d	G	23	bianual

^a Em ordem decrescente de frequência; Hc= *Hylocharis cyanus*, Mf= *Melanotrochilus fuscus*, Pe= *Phaethornis eurynome*, Rn= *Ramphodon naevius*, Tg= *Thalurania glaucopsis* (Trochilidae); Bm= *Bombus morio* (Apidae); Gl= morcegos glossophaginae.

^b B= bico; C= cabeça; G= garganta.

^c *Ramphodon naevius* é o único visitante na Floresta Ripária.

^d Foram observadas apenas fêmeas de *Thalurania glaucopsis* nestas flores.

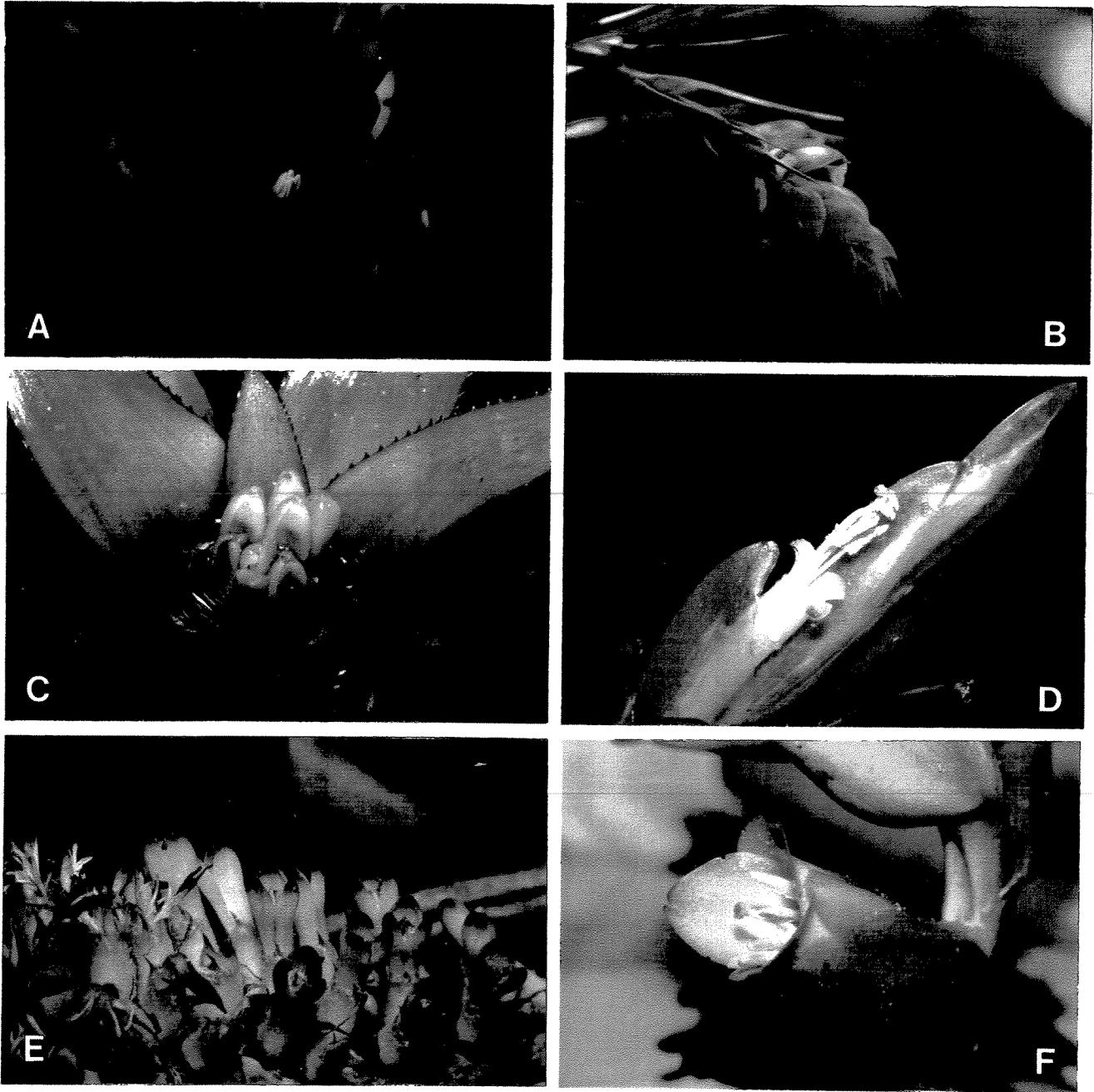


FIGURA 5. Características das flores e das inflorescências de seis espécies de Bromeliaceae (A, C e E são Bromelioideae; B, D e F são Tillandsioideae). A) Inflorescência de *Quesnelia humilis* com uma flor aberta; note que anteras e estigma são visíveis embora localizados no interior da corola. B) Flores de *Tillandsia stricta*; note que anteras e estigma não são aparentes. C) Inflorescência de *Nidularium antioleanum* com flores receptivas (azuis) e em pós-antese (amareladas); as pétalas não se separam, de modo que as anteras e o estigma permanecem abrigados no interior da corola. D) Flor de *Vriesea incurvata* com órgãos reprodutivos expostos fora da corola; note a ampla superfície estigmática. E) Inflorescência de *Aechaea ganosepala* com pétalas separadas quando em antese e exibindo anteras e estigma no interior da corola. F) Na flor de *Vriesea atra*, as anteras ocupam posição periférica em relação à corola e o estigma ocupa posição central; note a ampla abertura da flor.

Nas espécies ornitófilas com flores actinomorfas, o pólen é depositado sobre o bico dos beija-flores; nas ornitófilas zigomorfas o pólen é depositado na garganta ou no topo da cabeça dos beija-flores (Figura 6). As espécies ornitófilas, cujo pólen é depositado no bico da ave, frequentemente têm inflorescências em combinações de vermelho e azul; naquelas cujo pólen é depositado na cabeça ou na garganta dos beija-flores (*Vriesea*), as inflorescências são de cor vermelha e amarela. Nas espécies quiropterófilas o pólen é depositado na parte anterior da cabeça dos morcegos, principalmente em torno do focinho. Na espécie melitófila o pólen é depositado na cabeça das abelhas.

Espécies de Bromelioideae apresentam floração anual, ao passo que as Tillandsioideae podem ser anuais ou bianuais (Tabela 4). Dentre as espécies de Bromelioideae, *Quesnelia arvensis* apresenta a maior quantidade total de flores por indivíduo ($x=134.8$) e *Q. humilis* a menor, em média 13.3 flores por indivíduo (Tabela 5). Dentre as Tillandsioideae, *Vriesea atra*, *V. gigantea* e *V. philippocoburgii* (bianuais) são as que apresentam maior produção de flores por indivíduo ($x=64.3$ a 340 ; Tabela 5). *Vriesea vagans* (bianual) produz mais de 50 flores por indivíduo. A única espécie bianual que produz baixa quantidade de flores por indivíduo ($x=9.4$) é *V. flammea*.

Entre as espécies ornitófilas, a quantidade de flores abertas por dia por indivíduo variou, em média, de 0.4 (*V. incurvata*) a 11.5 (*Q. arvensis*) (Tabela 5). Destas as que florescem no verão apresentam 3.0 ± 2.7 ($n=11$) flores por dia e as que florescem no inverno, 5.3 ± 3.7 ($n=5$). As espécies

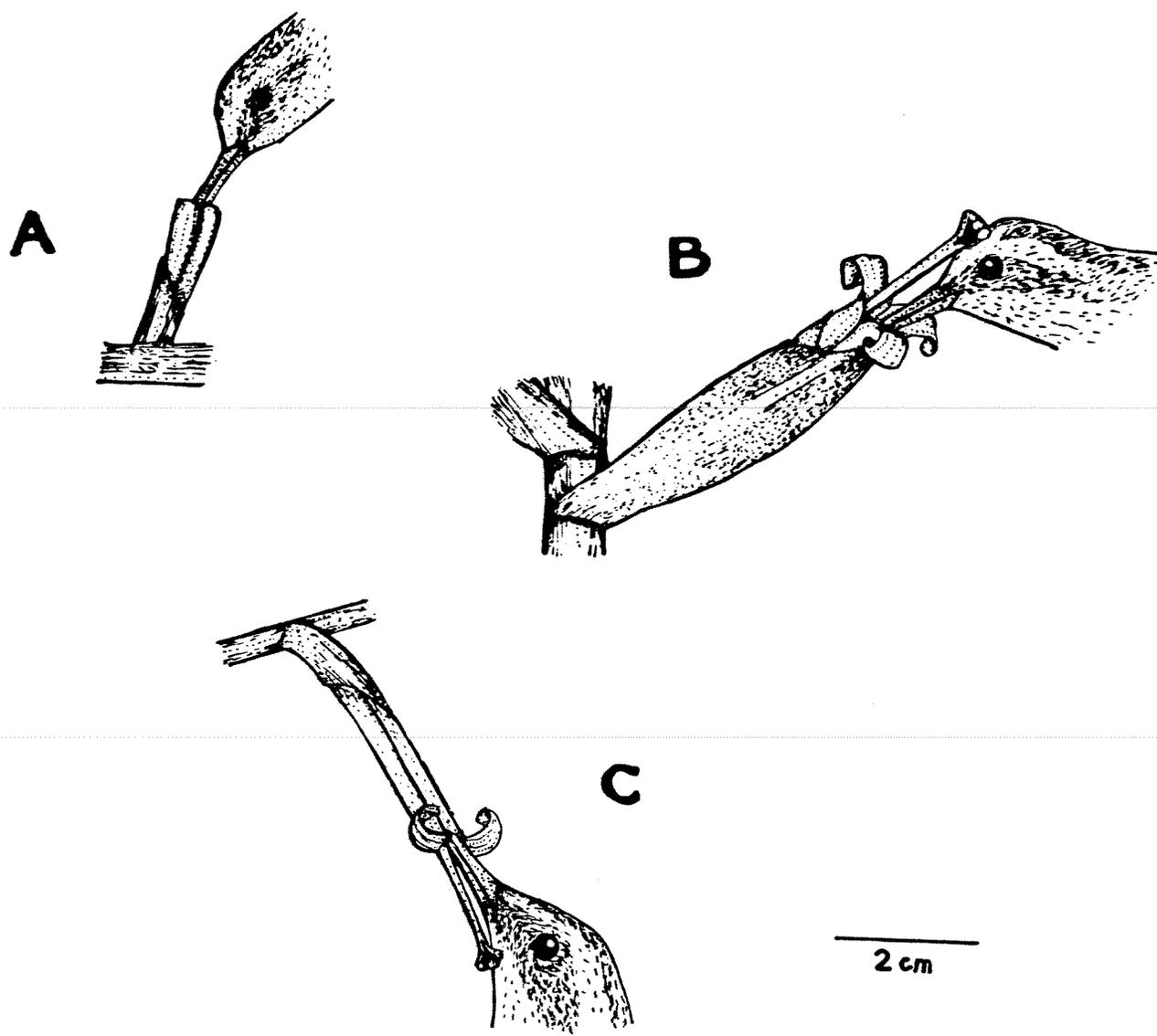


FIGURA 6. Esquema mostrando locais de contato do corpo dos beija-flores com órgãos reprodutivos das flores de Bromeliaceae: A) bico, B) topo da cabeça e C) garganta. Exemplos ilustrados: A- *Aechaea organensis*, B- *Vriesea ensiformis*, C- *Vriesea philippocoburgii*.

Tabela 5. Quantidade de flores produzidas por indivíduo, quantidade de flores abertas por indivíduo por dia e concentração de açúcares no néctar de 19 espécies de bromélias que ocorrem no Rio Verde, Juréia, litoral sul de São Paulo. Os valores correspondem a média \pm desvio padrão (N).

Espécies por subfamília	Flores produzidas ^a	Flores por dia ^b	Concentração do néctar
BROMELIOIDEAE			
<i>Aechmea distichantha</i>	64.2 \pm 33 (5)	5.1 \pm 2 (16)	24.5 \pm 2 (8)
<i>Aechmea nudicaulis</i>	45.2 \pm 15 (5)	4 \pm 1 (11)	24 \pm 4 (13)
<i>Aechmea organensis</i>	48.5 \pm 22 (4)	3.9 \pm 2 (18)	21 \pm 3 (8)
<i>Aechmea pectinata</i>	---	10.4 \pm 2 (13)	---
<i>Quesnelia arvensis</i>	134.8 \pm 39 (10)	11.5 \pm 3 (18)	27 \pm 2 (14)
<i>Quesnelia testudo</i>	45.5 \pm 4 (4)	4.3 \pm 1 (7)	28 \pm 3 (5)
<i>Quesnelia humilis</i>	13.3 \pm 4 (7)	2.5 \pm 1 (4)	27 (1)
<i>Nidularium antoineanum</i>	28.8 \pm 6 (4)	1.6 \pm 1 (9)	31 \pm 4 (2)
<i>Nidularium innocentii</i>	37.5 \pm 11 (4)	2.5 \pm 2 (14)	34 (1)
TILLANDSIOIDEAE			
<i>Tillandsia geminiflora</i>	20 \pm 5 (4)	2.1 \pm 1 (8)	18.5 \pm 2 (6)
<i>Tillandsia stricta</i>	13 \pm 3 (5)	2.6 \pm 1 (8)	
<i>Vriesea atra</i>	64.3 \pm 8 (3)	1.3 \pm 1 (17)	21 \pm 2 (4)
<i>Vriesea carinata</i>	9.6 \pm 3 (16)	1.3 \pm 1 (14)	
<i>Vriesea ensiformis</i>	26.7 \pm 6 (15)	0.6 \pm 1 (11)	26 \pm 6 (22)
<i>Vriesea flamma</i>	9.4 \pm 2 (5)	1.9 \pm 1 (8)	26 \pm 1 (5)
<i>Vriesea gigantea</i>	100-120 ^c	---	---
<i>Vriesea incurvata</i>	12 \pm 3 (7)	0.4 \pm 1 (17)	24.5 \pm 3 (6)
<i>Vriesea philippocoburgii</i>	300-350 ^c	7.2 \pm 1 (9)	23 \pm 1 (13)
<i>Vriesea vagaas</i>	---	2.8 \pm 1 (11)	22 \pm 7 (8)

^a Total ao longo da florada.

^b Não foram considerados indivíduos em início ou final de floração.

^c A quantidade de flores foi estimada em indivíduos inacessíveis.

ornitófilas apresentam concentração média de açúcares no néctar entre 18.5 e 34% e uma quiropterófila, *V. atra*, tem concentração média de 21% (Tabela 5). De um modo geral, há mais espécies florescendo no período úmido que no seco, e as floradas durante a estação úmida são mais curtas (Figura 7).

Ramphodon naevius é o beija-flor que poliniza a maior parte das espécies de Bromeliaceae (Figura 8), sendo a única espécie, no local de estudo, que visita flores de Bromeliaceae ao longo do ano (Tabela 6). O comprimento do seu bico (35 mm) é o maior entre os beija-flores sintópicos. Poliniza principalmente flores de corola longa (<30 mm) mas também as de corola curta (>30 mm) (Figura 9). Os beija-flores de bico curto, *Hylocharis cyanus* (17 mm), *Melanotrochilus fuscus* (21 mm) e *Thalurania glaucopis* (19 mm) visitam apenas flores de corola curta. *Phaethornis eurynome* (bico com 33 mm) foi registrado apenas em *V. philippocoburgii*, cuja corola (30 mm) é mais curta que a das visitadas exclusivamente por *R. naevius*, porém mais longa que a das demais espécies de bromélias. Para as espécies ornitófilas, a concentração média de açúcares no néctar está positivamente correlacionada ($P < 0.001$; $r = 0.97$; $N = 14$) ao comprimento da corola.

Dentre as espécies de Bromeliaceae com floração anual, polinizadas exclusivamente por *R. naevius*, aquelas cujo pólen é depositado sobre o mesmo local no corpo do beija-flor possuem picos de floração em períodos distintos (Figura 10). As espécies de Tillandsioideae de corola curta e/ou bianuais florescem principalmente no período úmido (Figura 11), ao passo que

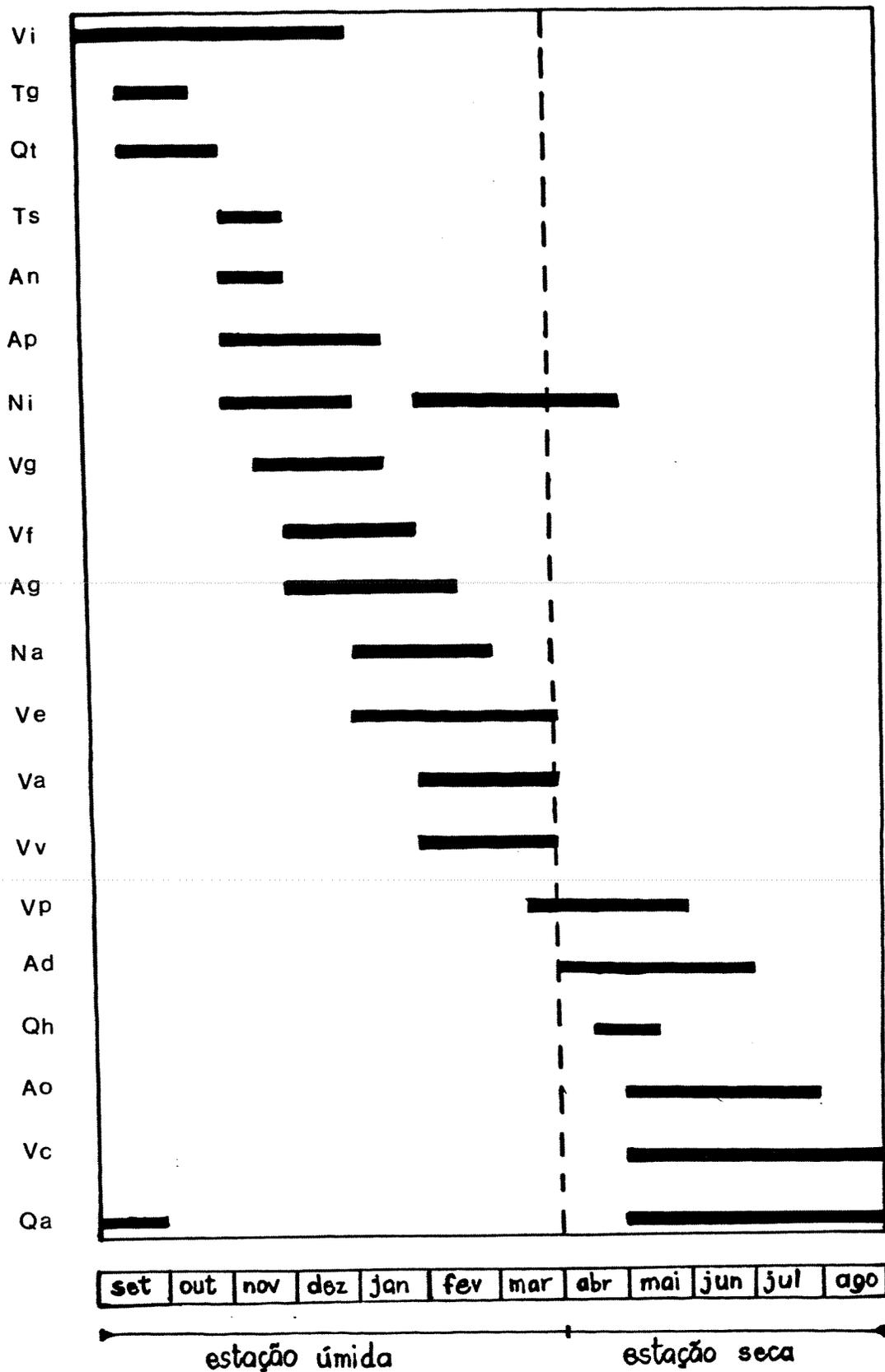


FIGURA 7. Período de floração de 20 espécies de bromélias estudadas no estuário do Rio Verde, Estação Ecológica de Juréia, litoral sul de São Paulo. A primeira letra corresponde a inicial do gênero e a segunda a da espécie (veja nomes na Tabela 4). Indivíduos de *M. innocentii* que florescem em novembro-dezembro ocorrem na Floresta Ripária, os que florescem em fevereiro-abril ocorrem na Restinga.

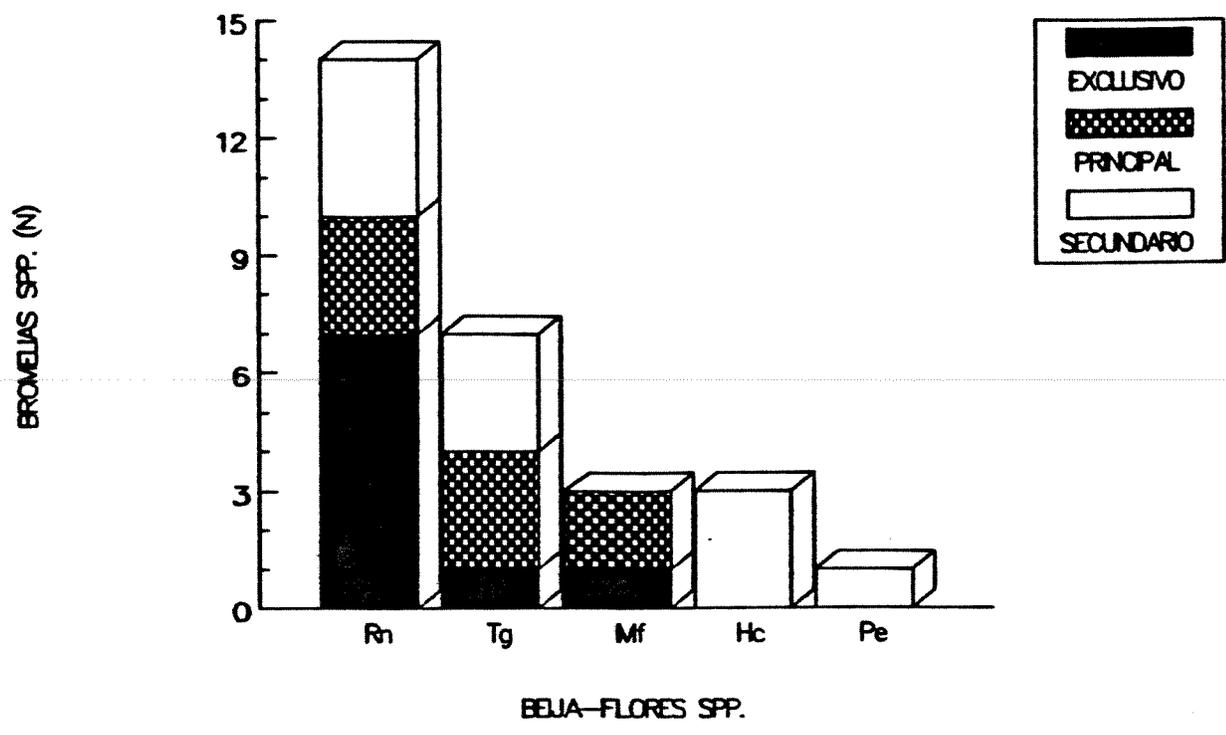


FIGURA 8. Número de espécies de bromélias polinizadas por beija-flores na região estuarina do Rio Verde, Juréia, São Paulo. Rn= *Raiphodon naevius*; Tg= *Thalurania glaucopis*; Mf= *Melanotrochilus fuscus*; Hc= *Myiocharis cyanus*; Pe= *Phaethornis eurhnoe*. Veja definição de polinizador "exclusivo", "principal" e "secundário" em Materiais e Métodos (item 2.5).

Tabela 6. Quantidade de espécies de Bromeliaceae visitadas por cinco espécies de beija-flores ao longo do ano na região do Rio Verde, Juréia, litoral sul de São Paulo.

Beija-flores	jan	fev	mar	abr	mai	jun	jul	ago	set	out	nov	dez
<i>Nylocharis cyanus</i> (F) ^a			1	3	3	2	2	1				
<i>Melanotrochilus fuscus</i>	1								1	1	1	1
<i>Phaethornis eurynome</i>			1	1	1							
<i>Ramphodon naevius</i>	2	3	2	4	5	4	3	3	3	3	4	3
<i>Thalurania glaucopis</i> (F) ^a	1	1	1	3	3	2	2	1		2	2	
<i>Thalurania glaucopis</i> (M) ^b				1	3	3	2	2	1		2	1

^a F= fêmeas.

^b M= machos.

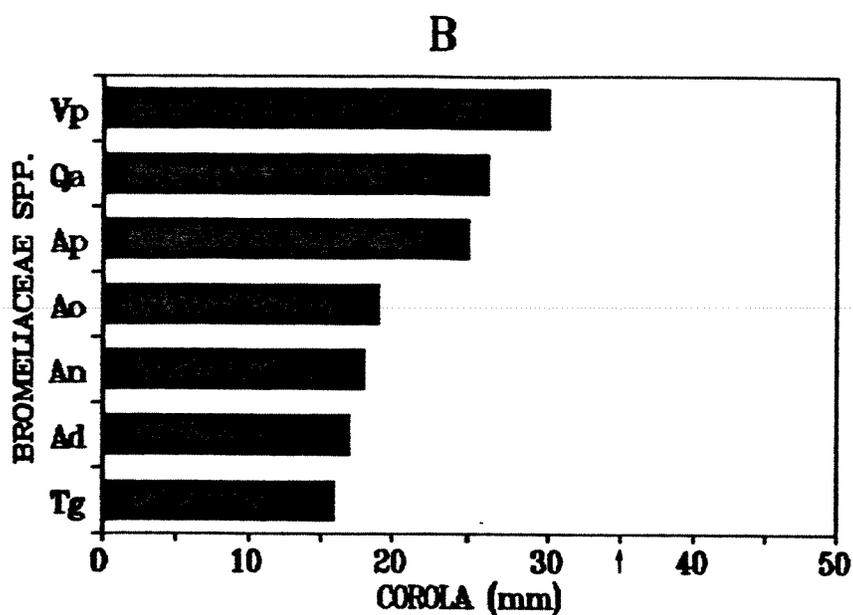
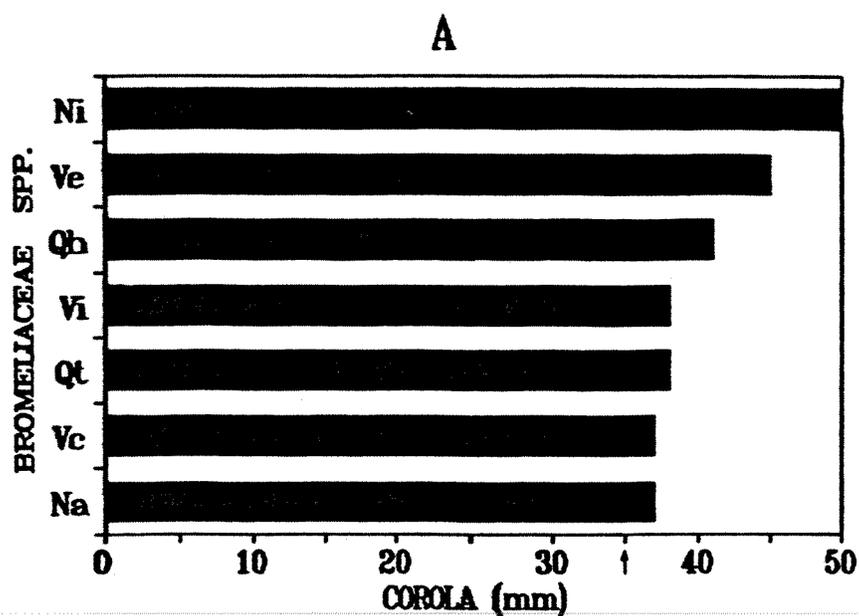


FIGURA 9. Comprimento da corola de 14 espécies de bromélias visitadas por *Ranphodon naevius*. As setas indicam o comprimento do bico do beija-flor. A) Bromélias visitadas exclusivamente por *R. naevius*. B) Bromélias visitadas também por outros beija-flores. (A primeira letra corresponde a inicial do gênero e a segunda a inicial da espécie; veja nomes na Tabela 4).

Bromelioideae de corola curta frequentemente florescem na estação seca (Figura 12). As duas espécies de *Tillandsia*, polinizadas principal ou exclusivamente por *M. fuscus*, florescem sequencialmente e de ambas o pólen é depositado no bico deste beija-flor (Figura 11A). *Tillandsia stricta* coincide seu pico de floração com o de *A. nudicaulis* (Figuras 11A e 12), mas são polinizadas por beija-flores distintos (Tabela 4). *Aechmea distichantha*, *A. organensis* e *Q. arvensis* utilizam três espécies de beija-flores como vetores de pólen (Tabela 4) e florescem por mais tempo, com ampla sobreposição (Figura 12). Estas três espécies que florescem no período seco, juntamente com *N. innocentii* (floresce no período úmido; Figura 10B), são as que apresentam dois picos de floração.

As três espécies bianuais são visitadas com maior frequência por diferentes espécies de beija-flores (Tabela 4). *Vriesea philippocoburgii* e *V. vagans* divergem no período de floração (Figura 11B) e seus órgãos reprodutivos contatam a garganta dos beija-flores. *Vriesea philippocoburgii* (corola longa) é visitada principalmente por *R. naevius*, florescendo sequencialmente entre as anuais *V. ensiformis* e *V. carinata* (corola longa) (Figuras 10A e 11B). A floração de *V. vagans* (corola curta) coincide com a das anuais *V. ensiformis* e *N. innocentii* (corola longa; Figuras 10A,B e 11B), que são polinizadas exclusivamente por *R. naevius*, enquanto *V. vagans* não é visitada por este beija-flor (Tabela 4). Na terceira espécie bianual, *V. flammea* (corola curta), o pólen é depositado na cabeça dos beija-flores. O pico de floração de *V. flammea* é sequencial aos das anuais *Tillandsia* spp. (corola

A

37

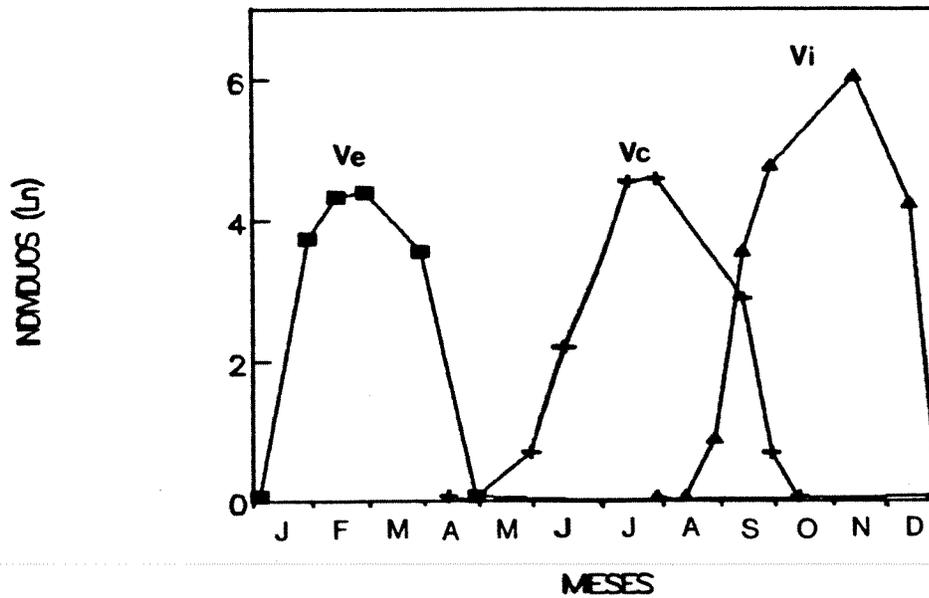
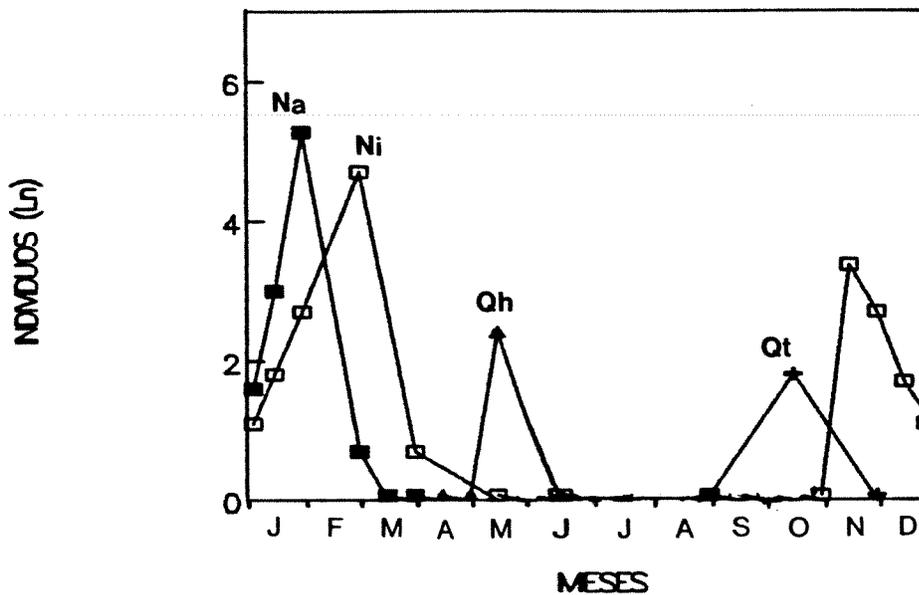
**B**

FIGURA 10. Fenologia de floração de sete espécies de bromélias polinizadas exclusivamente por *Ranphodon naevius*. A) Flores de Tillandsioideae, cujo pólen é depositado sobre a cabeça do beija-flor. B) Flores de Bromelioideae, cujo pólen é depositado sobre o bico do beija-flor. Notar que *Nidularium innocentii* apresenta dois picos de floração, que correspondem a indivíduos em habitats diferentes (veja Figura 7). A primeira letra corresponde a inicial do gênero e a segunda a da espécie (veja nomes na Tabela 4).

A

38

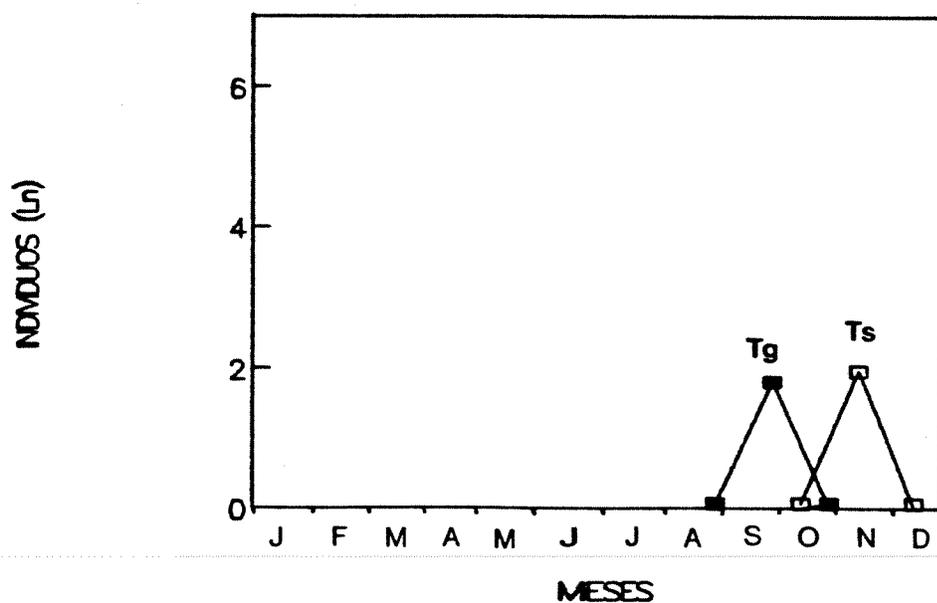
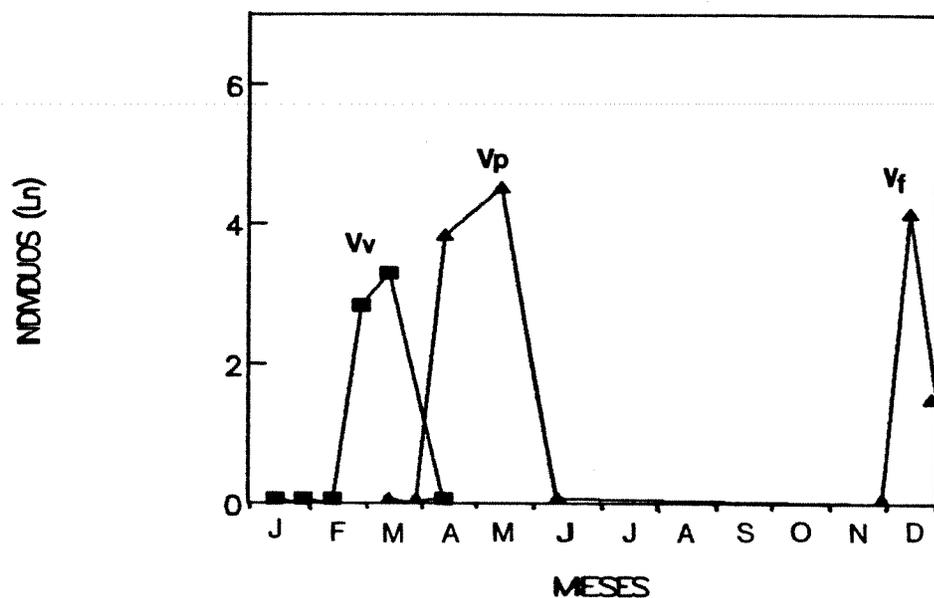
**B**

FIGURA 11. Fenologia de floração de cinco espécies de Tillandsioideae. A) Espécies anuais de *Tillandsia* polinizadas principalmente por *Melanotrochilus fuscus*. O pólen é depositado no bico deste beija-flor. B) *Vriesea* spp. de floração bianual: *Vriesea vagans* (polinizada por *Thalassidroma glaucopsis*) e *V. philippocoburgii* (polinizada por *Ramphodon naevius* e *Phaethornis eurhnaone*) depositam o pólen na garganta dos beija-flores e *V. flavnea* (polinizada por *M. fuscus* e *T. glaucopsis*), sobre a cabeça dos vetores. A primeira letra corresponde a inicial do gênero e a segunda a da espécie (veja nomes na Tabela 4).

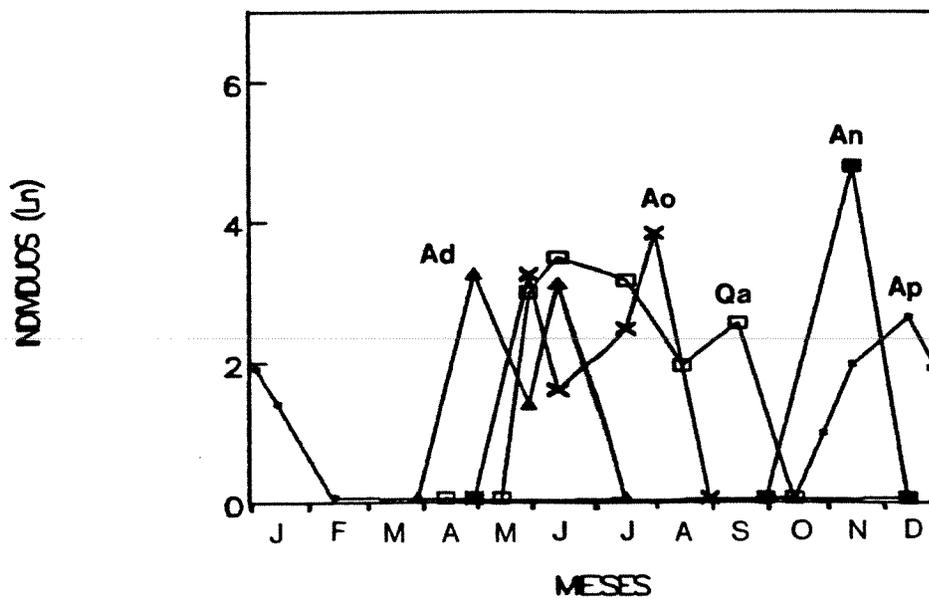


FIGURA 12. Fenologia de floração de cinco espécies de Bromelioidae polinizadas por mais de uma espécie de beija-flor, cujo pólen é depositado no bico destes vetores. As espécies que florescem no período seco apresentam dois picos de floração. A primeira letra corresponde a inicial do gênero e a segunda a da espécie (veja nomes na Tabela 4).

curta), que também são polinizadas por *M. fuscus* (Figura 11A e B). A floração de *V. flammea* coincide com a de *A. pectinata* (Figura 11B e 12), e ambas são polinizadas em menor frequência por *T. glaucopis* (Tabela 4). Este beija-flor recebe o pólen sobre sua cabeça quando visita a primeira espécie e no seu bico quando visita a segunda.

No conjunto de bromélias ornitófilas, a oferta de flores/dia é maior durante a estação seca, principalmente nos anos em que florescem as espécies bianuais (Figura 13). Embora a maior oferta seja na estação seca, há um pico de quantidade de flores em novembro durante a estação úmida (Figura 13), que está relacionado à alta densidade de flores de *A. nudicaulis* (veja Figura 12). Espécies que florescem no período úmido apresentam, em média, corola mais longa que aquelas que florescem no período seco (Figura 14A). O comprimento médio da corola de espécies esciófilas é bem maior que o de espécies heliófilas (Figura 14B). Nos habitats de estudo, a maior média de comprimento da corola de bromélias ornitófilas é encontrada na Floresta Ripária e a menor no Costão Rochoso (Figura 15).

Quando em visita às flores de bromélias, um dado indivíduo de beija-flor não visita inflorescências em diferentes estratos, mantendo uma determinada altura de vôo. Além disso, frequentemente a sequência de inflorescências visitadas é semelhante a cada turno de visitas. Enquanto forrageiam em flores de bromélias, indivíduos de *Ramphodon naevius*, *Thalurania glaucopis* e *Hylocharis cyanus* podem coincidir em suas visitas sobre uma determinada bromélia ou grupo de bromélias, ocasião em

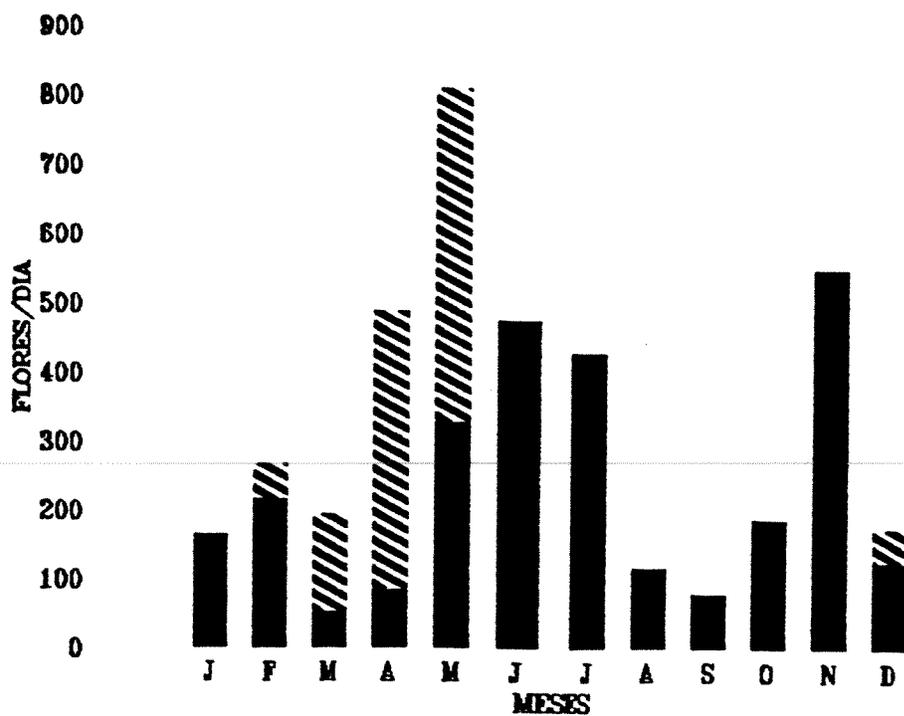


FIGURA 13. Variação da oferta de flores por 17 espécies de bromélias ornitófilas ao longo do ano no estuário do Rio Verde, Estação Ecológica de Juréia, São Paulo. Barras escuras representam a oferta de flores pelas espécies anuais. A parte clara representa aumento de flores nos anos em que florescem as espécies bianuais.

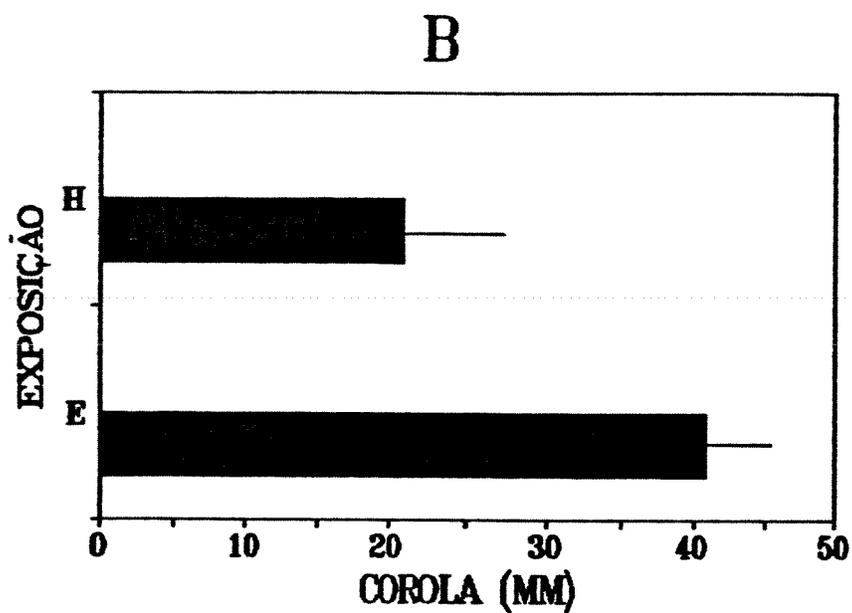
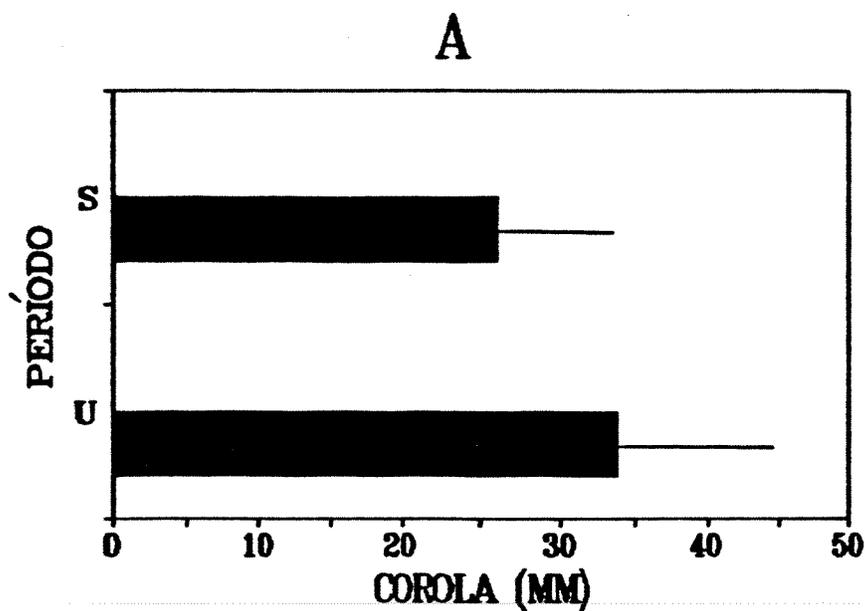


FIGURA 14. Média (+ desvio padrão) do comprimento da corola de Bromeliaceae ornitófilas: A) de espécies (n=11) que florescem no período úmido (U) e de espécies (n=6) que florescem no período seco (S); B) de espécies (n=7) esciúfilas (E) e de espécies (n=9) heliófilas (H).

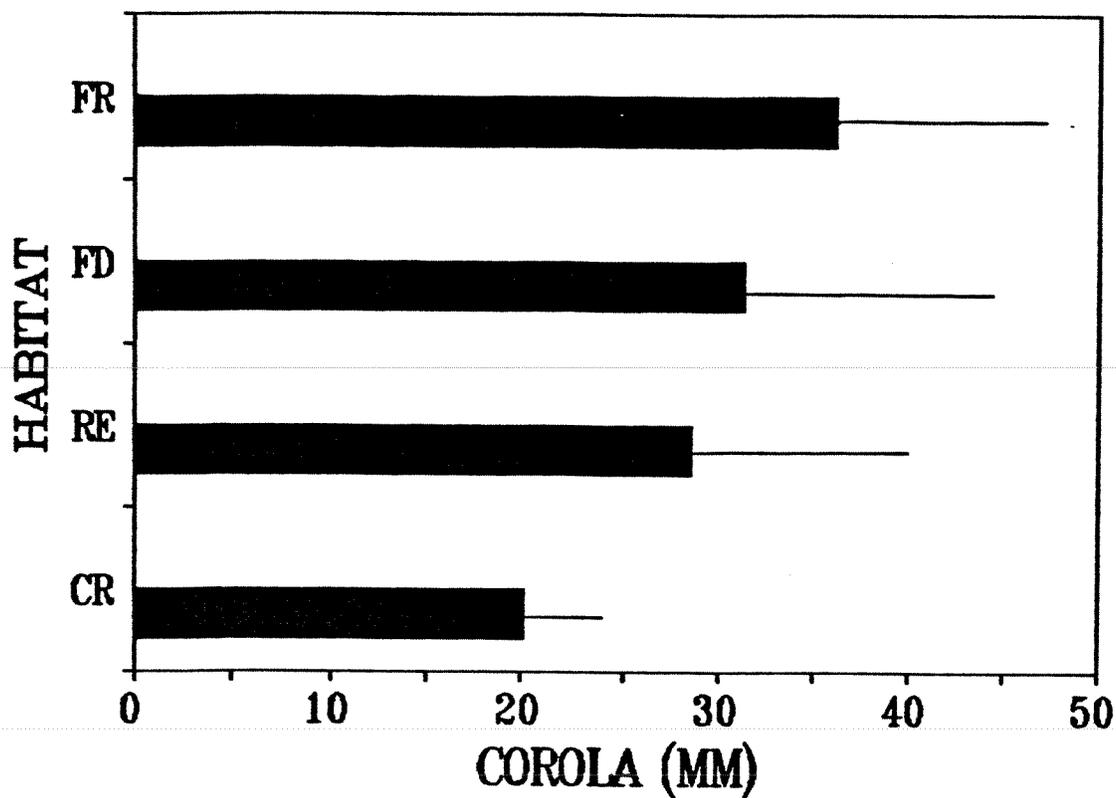


FIGURA 15. Média (+ desvio padrão) do comprimento da corola de bromélias ornitófilas em diferentes habitats (CR= Costão Rochoso, RE= Restinga, FD= Floresta Densa e FR= Floresta Ripária) na região do Rio Verde, Estação Ecológica de Juréia, São Paulo. O cálculo das médias considerou os indivíduos (de qualquer espécie) amostrados em cada habitat (veja Materiais e Métodos).

que foram observadas interações agressivas entre beija-flores. Encontros inter ou intraespecíficos são mais frequentes no período seco, sendo que *R. naevius* é dominante nos encontros interespecíficos. Machos de *T. glaucopsis* são dominantes em relação às fêmeas da sua espécie e de *H. cyanus* (machos de *H. cyanus* não foram observados no local de estudo). Na estação úmida foram observados raros encontros entre indivíduos de *R. naevius*, quando em visita a *N. antoineanum*.

Os morcegos Glossophaginae, polinizadores de *V. atra*, visitam as flores solitariamente e com intervalos constantes entre as visitas a uma dada inflorescência. A mamangava *Bombus morio* (Apidae) poliniza flores de *A. gamosepala*, podendo ser encontrados até três indivíduos numa inflorescência. Esta espécie de abelha também visita flores de *A. organensis*, *A. nudicaulis* e *Q. arvensis*. Entretanto, *B. morio* frequentemente não contata as anteras e o estigma das flores destas bromélias.

3.2. Padrão espacial e dispersão

Dentre as espécies (n=19) estudadas quanto aos habitats de ocorrência e modo de dispersão, 15 ocorrem na Floresta Ripária, 13 na Restinga, 10 na Floresta Densa e seis no Costão Rochoso (Tabela 7). Indivíduos de bromélias foram mais frequentes na Floresta Ripária (52%) e na Restinga (27%) que no Costão Rochoso (15%) e na Floresta Densa (6%). Nenhuma das espécies estudadas apresenta maior frequência de indivíduos na Floresta Densa (Tabela 7). Na subfamília Bromelioideae, as espécies têm hábito

Tabela 7. Tolerância à sombra, hábito, agente dispersor, habitat, ocorrência vertical de 19 espécies de bromélias, na região do Rio Verde, Juréia, litoral sul de São Paulo.

Espécies por subfamília	Exposição à luz ^a	Hábito ^b	Agente dispersor ^c	N	habitat ^d (Z)				Altura (m) ^e			
					CR	RE	FR	FD	x	SD	min	max
<i>A. organensis</i>	H	F	A	123	79	11	9	1	1	1.7	0	6
<i>A. ganosepala</i>	H	F	A	48	11	79	4	6	2.6	1	0	8
<i>A. nudicaulis</i>	H	F	A	355	32	35	20	13	6.6	4.3	0	18
<i>A. pectinata</i>	H	F	?	68	45	24	31	—	3.2	3.9	0	9
<i>A. distichantha</i>	H	T	M	107	23	77	—	—	0	0	0	0
<i>Q. arvensis</i>	H	T	M	160	34	66	—	—	0	0	0	0
<i>Q. humilis</i>	E	E	M	21	—	—	100	—	3.6	1.4	2	7
<i>Q. testudo</i>	E	E	M	21	—	—	95	5	4.6	1.7	1	7
<i>M. antoineanum</i>	E	E	M	198	—	—	94	6	2.7	1.4	1	7
<i>M. innocentii</i>	E	F	M	155	—	25	63	12	0.5	0.8	0	2
TOTAL BROMELIOIDEAE				1256	26	34	33	7	3.4	4	0	18
<i>T. stricta</i>	H	E	V	8	—	—	100	—	11.6	1.9	8	14
<i>V. atra</i>	H	E	V	45	—	—	100	—	6.8	2.1	4	12
<i>V. flannea</i>	H	E	V	69	—	28	72	—	10.1	3.1	3	14
<i>V. gigantea</i>	H	E	V	6	—	100	—	—	5.7	1.2	4	7
<i>V. philippocoburgii</i>	H	E	V	72	—	36	32	32	7.5	3.1	1	15
<i>V. vagans</i>	H	E	V	30	—	10	87	3	6.8	2.2	3	11
<i>V. carinata</i>	E	E	V	112	—	11	73	16	3.4	1.7	1	9
<i>V. ensiformis</i>	E	E	V	108	—	100	—	—	1.3	0.8	0.5	3
<i>V. incurvata</i>	E	E	V	532	—	—	98	2	3.1	1.6	1	8
TOTAL TILLANDSIOIDEAE				982	—	18	77	5	4.1	3	0.5	15
TOTAL COMUNIDADE				2238	15	27	52	6	3.8	3.7	0	18

^a E= esciófila; H= heliófila.

^b E= epifito; T= terrestre; F= facultativo.

^c A= aves; M= mamíferos; V= vento.

^d CR= Costão Rochoso; RE= Restinga; FR= Floresta Ripária; FD= Floresta Densa.

^e 0= crescendo ao nível do chão (solo, rocha).

terrestre, epífita ou facultativo e podem ocorrer em todos os habitats (Tabela 7). As Bromelioideae heliófilas são terrestres ou facultativas e ocorrem principalmente no Costão Rochoso e na Restinga; as esciófilas são frequentemente epífitas, mais restritas quanto ao habitat, com indivíduos agrupados na Floresta Ripária (Tabela 7). Entre as Tillandsioideae, todas as espécies são exclusivamente epífitas, estando ausentes no Costão Rochoso. A maior parte das espécies de Tillandsioideae ocorre com maior frequência em um ou dois habitats, mas a espécie heliófila *V. philippocoburgii* ocorre em três habitats com similar frequência (Tabela 7). Os gêneros *Aechmea* (Bromelioideae) e *Vriesea* (Tillandsioideae) são os que mais diferem entre si, quanto ao hábito e ao modo de dispersão (Tabela 7).

Espécies de Bromelioideae têm frutos do tipo baga e suas sementes são dispersas nas fezes de animais. As espécies dispersas por aves apresentam infrutescências coloridas e conspícuas em posição inclinada ou horizontal (Figuras 16A,B), de modo que Passeriformes podem usá-las como poleiros. As espécies dispersas por mamíferos não-voadores apresentam infrutescências em posição vertical e pouco conspícuas (Figuras 16C,D). *Aechmea pectinata* é a única espécie que apresenta infrutescência vertical com frutos conspícuos (Figura 16E). A concentração de açúcares em frutos maduros de *Q. arvensis* foi de $20.4 \pm 1.5\%$ (n=10) e a presença de glicose foi detectada. Indivíduos cativos de *Proechimys iheringi* (Rodentia, Echimyidae) e *Philander opossum* (Marsupialia, Didelphidae) comeram frutos de *Nidularium*; os mesmos frutos oferecidos a um indivíduo de *Didelphis marsupialis*

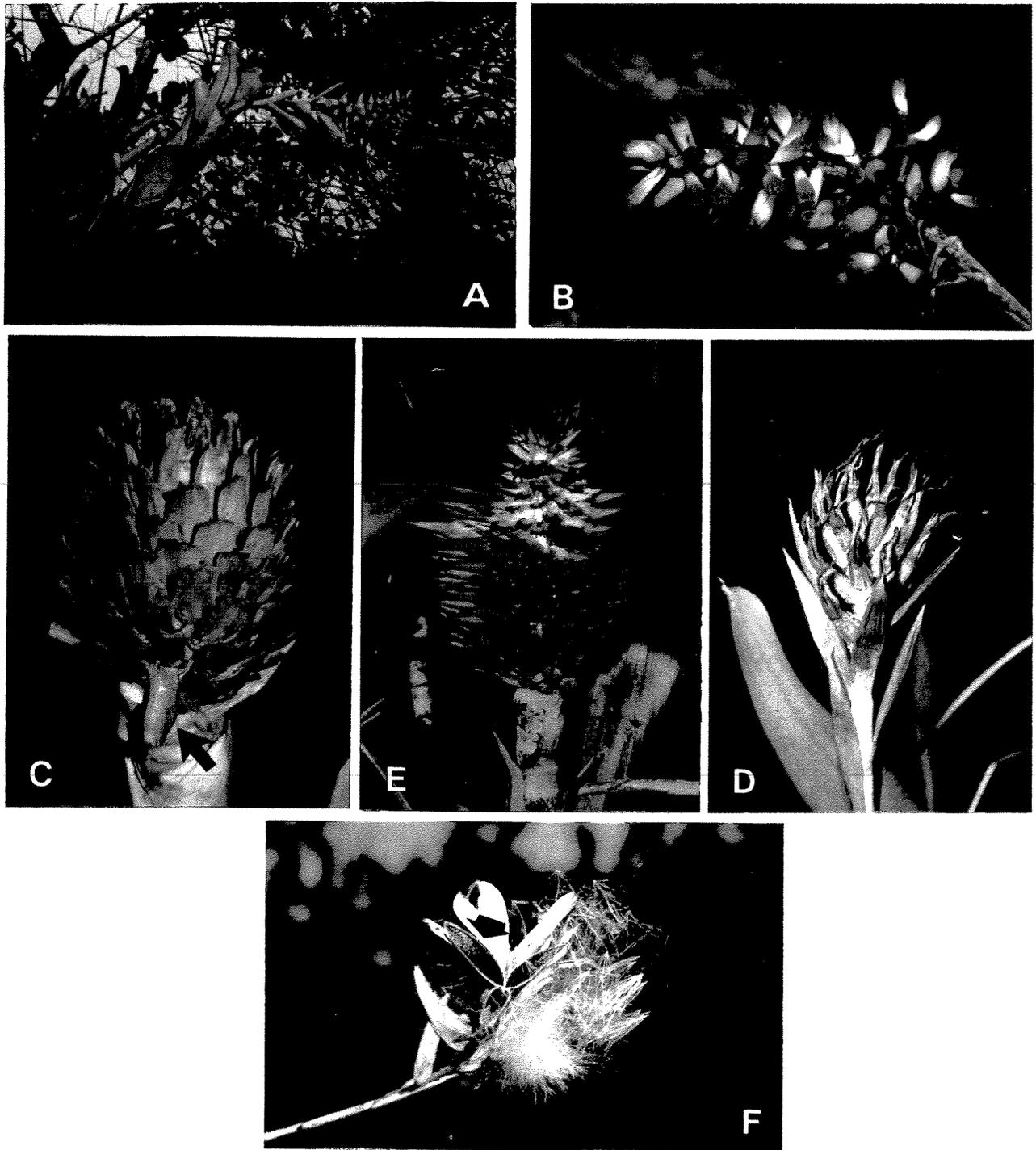


FIGURA 16. Características dos frutos e das infrutescências de seis espécies de Bromeliaceae (A-E são Bromelioideae e F é Tillandsioideae). A) *Aechmea nudicaulis* com frutos imaturos (vermelhos quando maduros). B) Frutos de *Aechmea organensis* em diferentes estádios de desenvolvimento (os mais escuros estão maduros). C) Infrutescência de *Quesnelia arvensis* com frutos maduros sob brácteas secas (seta mostra uma bráctea que foi deslocada). D) Infrutescência de *Quesnelia humilis* também com brácteas secas. E) *Aechmea pectinata* com frutos vermelhos e infrutescência em posição vertical; note que os frutos superiores foram arrancados. F) Infrutescência de *Vriesea carinata* com diásporos sendo dispersos pelo vento; note um fruto vazio (seta) e outro com muitas sementes.

(Marsupialia, Didelphidae) não foram consumidos. *Proechimys iheringi* e *Ph. opossum* retiraram habilmente os frutos da infrutescência, para consumi-los. As espécies de Bromelioideae dispersas pelo mesmo tipo de vetor (ave ou mamífero) e que ocorrem no mesmo habitat apresentam baixa sobreposição no período de frutificação (Figura 17A,B), exceto as espécies de hábito terrestre (Figura 17C). Espécies de Bromelioideae que dispersam suas sementes na estação seca apresentam período de frutificação mais longo que aquelas que as dispersam no período úmido.

As espécies de Tillandsioideae são dispersas pelo vento, via sementes com plumas (pogonocoria) (Figura 16F), e seus frutos abrem durante a estação seca, principalmente de maio a agosto. Na Floresta Ripária, diásporos de *V. incurvata* (n=17) foram dispersos a distâncias de 5-15m da planta mãe para uma nova árvore hospedeira. Turbulências de ar, que são frequentes próximas ao rio, carregam verticalmente as sementes para diversas alturas, acima ou abaixo da altura da planta mãe. Frutos deiscentes de espécies de Tillandsioideae podem apresentar diásporos danificados após períodos de chuva. Estes diásporos persistem junto da infrutescência até sua abscisão.

A ocorrência no estrato vertical das espécies facultativas heliófilas está associada a altura do dossel, ao passo que as espécies epífitas tendem a ser mais amplamente distribuídas ao longo do gradiente vertical (Figura 18). Na Floresta Ripária e na Floresta Densa, a espécie facultativa e esciófila (*N. innocentii*) é a única que ocorre sobre o solo, mas sua distribuição vertical não está associada à altura do dossel, como ocorre nas demais

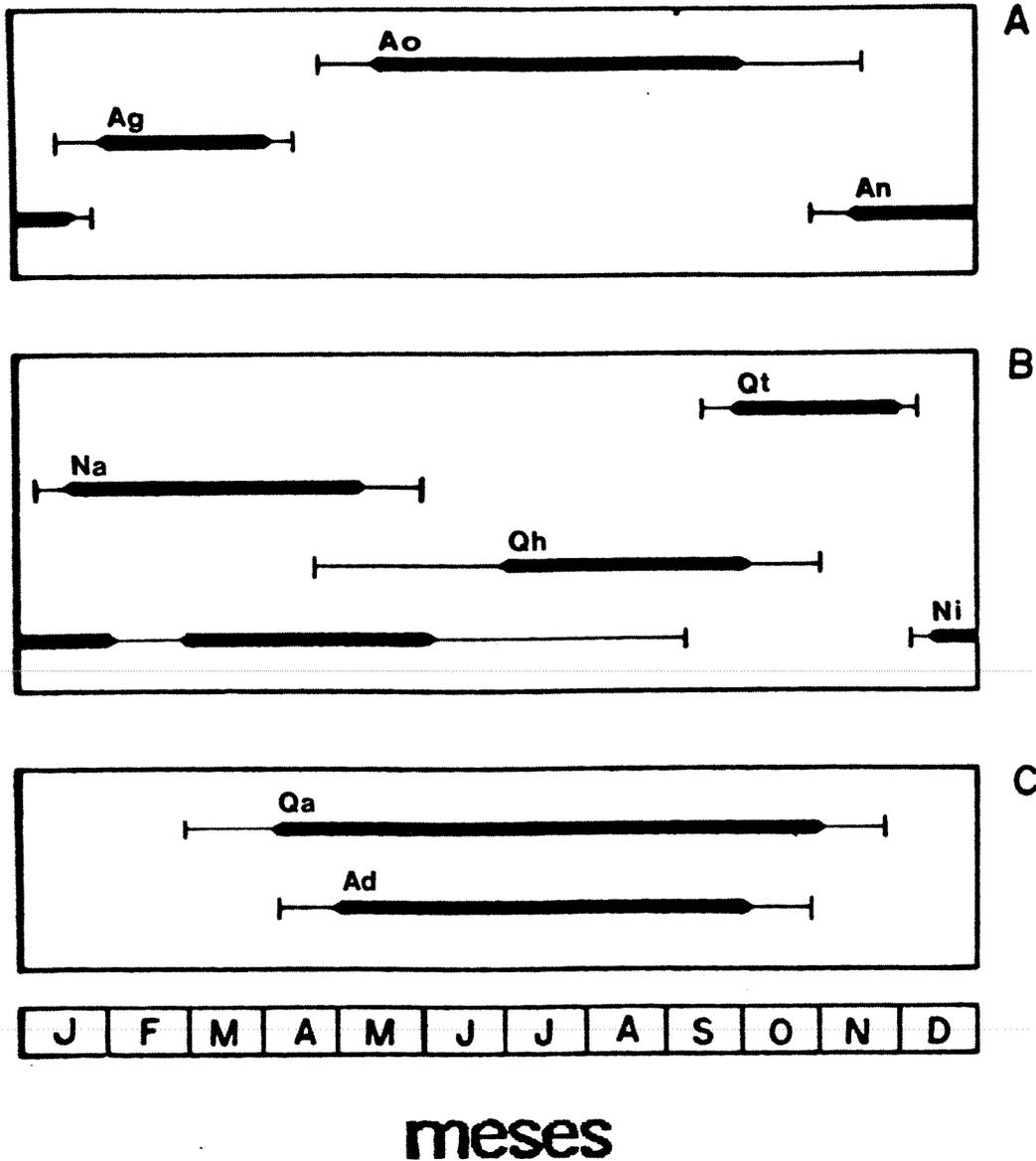


FIGURA 17. Períodos de dispersão de sementes de nove espécies de Bromelioidae na região do Rio Verde, Estação Ecológica de Juréia, São Paulo. A) Espécies facultativas dispersas por aves que ocorrem juntas nos quatro habitats. B) Espécies epífitas dispersas por mamíferos que ocorrem na Floresta Ripária e na Floresta Densa, exceto *Nidularium innocentii* que também ocorre na Restinga e tem hábito facultativo (notar dois períodos de frutificação para *N. innocentii*, que correspondem a indivíduos em habitats diferentes). C) Espécies terrestres dispersas por mamíferos ocorrendo no Costão Rochoso e na Restinga. As barras mostram os períodos de plena frutificação e as linhas o período em que foram registrados alguns indivíduos com frutos. A primeira letra corresponde a inicial do gênero e a segunda a da espécie (veja nomes na Tabela 7).

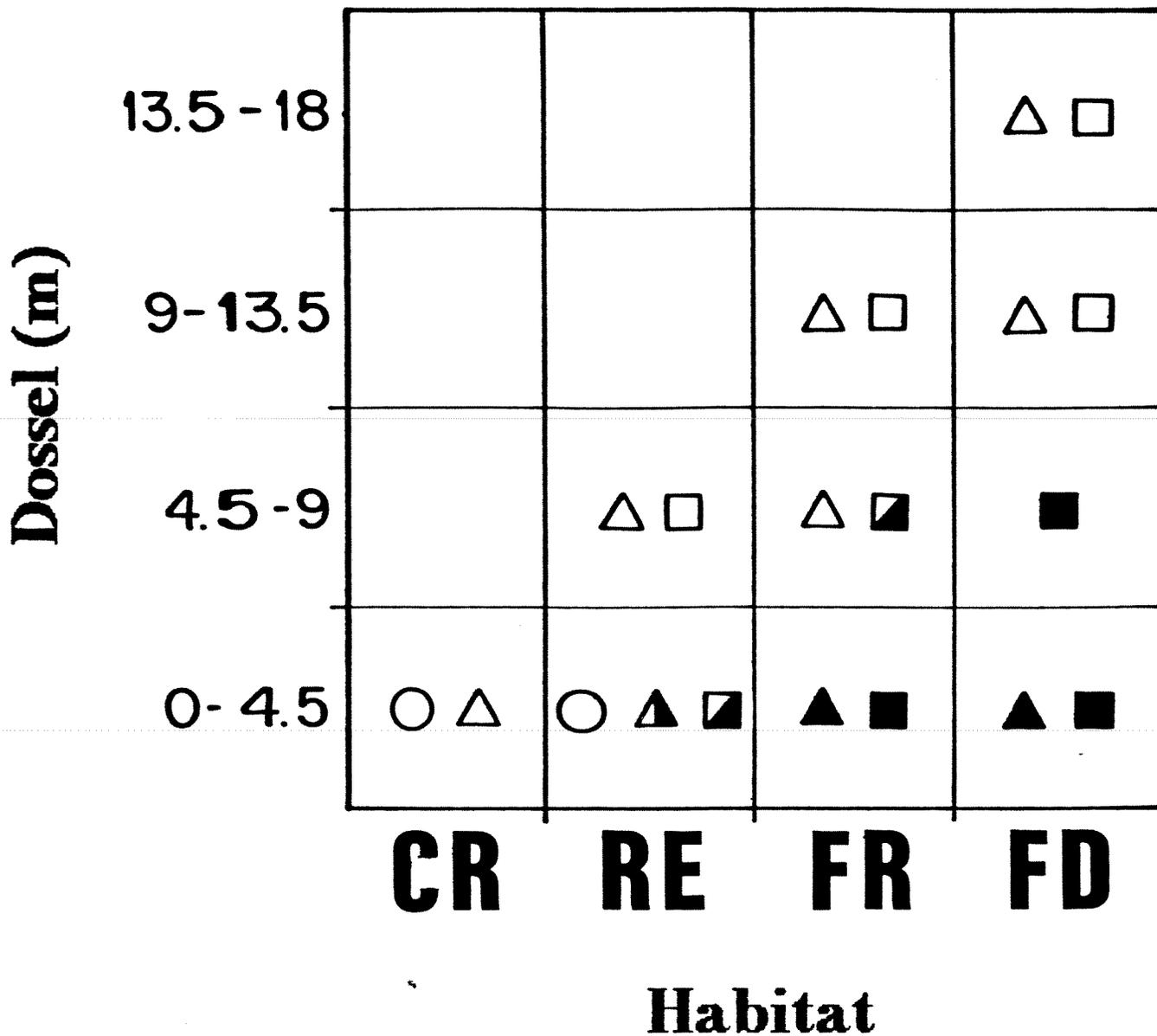


FIGURA 18. Distribuição vertical de 19 espécies de bromélias em cada habitat relacionada ao tipo de hábito e à exposição à luz (CR= Costão Rochoso, RE= Restinga, FR= Floresta Ripária, FD= Floresta Densa). Os círculos representam as bromélias terrestres, os triângulos as bromélias facultativas e os quadrados as epífitas. Figuras hachuriadas representam as espécies esciófilas, figuras não-hachuriadas representam as espécies heliófilas e figuras parcialmente hachuriadas representam ambos os tipos.

espécies de hábito facultativo. As espécies epífitas esciófilas ocorrem até o nível médio da vegetação e as heliófilas ocorrem próximas às copas (Figura 18). As bromélias terrestres *Q. arvensis* e *A. distichantha* crescem apenas em áreas abertas, como no Costão Rochoso e próximas ao manguezal na Restinga. As espécies tolerantes à sombra *V. ensiformis* e *N. innocentii* ocorrem na Restinga (onde o dossel é baixo), sendo restritas a baixas alturas, quando comparadas a outras espécies esciófilas (Tabela 7, Figura 18). Um esquema dos atributos e dos habitats (Figura 19) permite uma visão mais ampla do conjunto das bromélias estudadas no estuário do Rio Verde em Juréia.

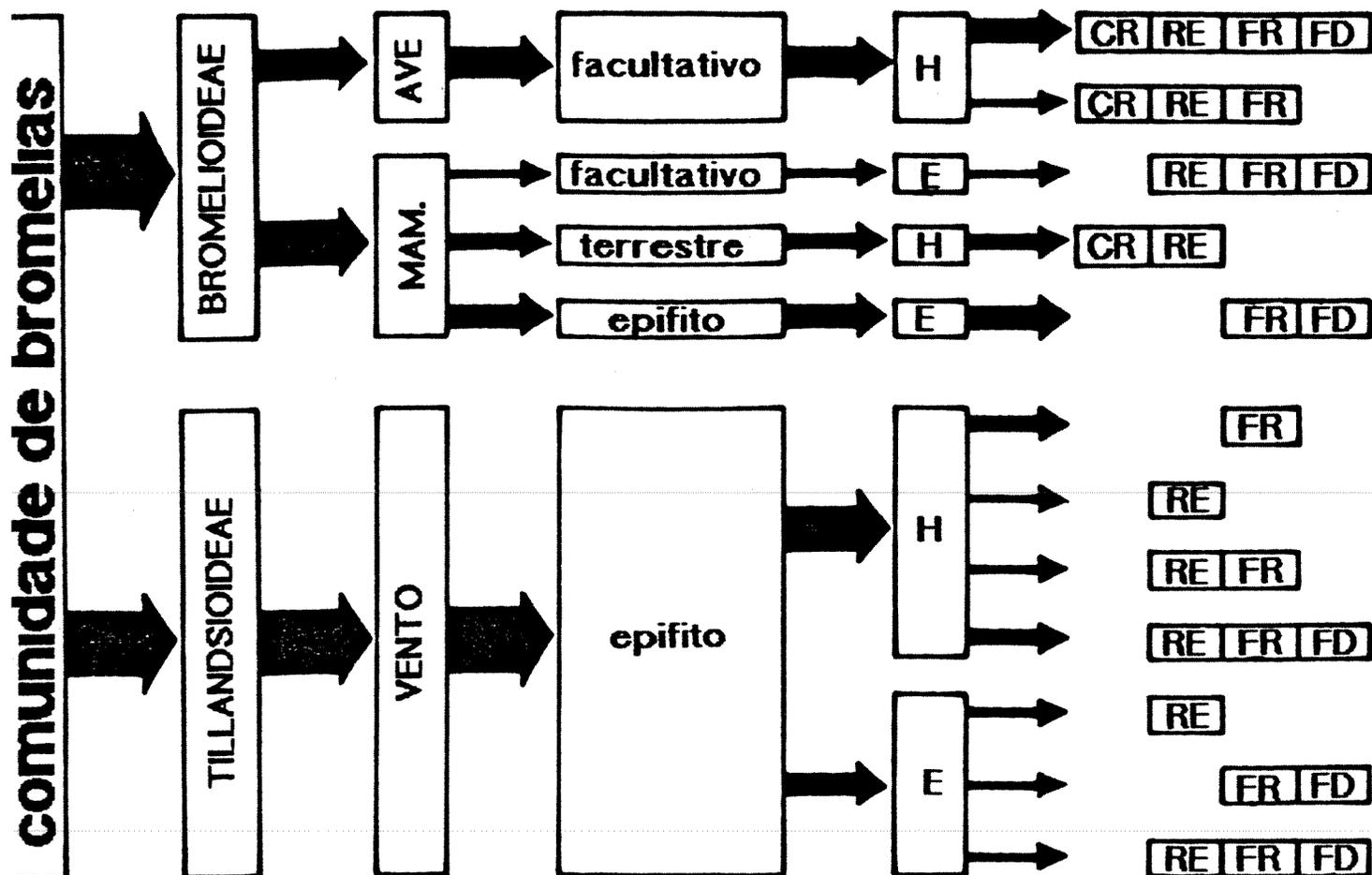


FIGURA 19. Representação esquemática de 19 espécies de bromélias no estuário do Rio Verde, divididas conforme subfamília, modo de dispersão, hábito, exposição à luz (E= esciόfίla , H= heliόfίla) e habitats (CR= Costão Rochoso, RE= Restinga, FR= Floresta Ripária, FD= Floresta Densa). A largura das setas é proporcional à quantidade de espécies.

4. DISCUSSÃO

4.1. Polinização e fenologia

Beija-flores são os vetores de pólen mais importantes para Bromeliaceae no estuário do Rio Verde (polinizam 85% das espécies), ao passo que morcegos são secundários (polinizam 10% das espécies) e abelhas pouco importantes (polinizam 5% das espécies). Este resultado, pioneiro para uma comunidade de bromélias na Mata Atlântica, apoia a sugestão de que a diversificação de Trochilidae e Bromeliaceae pode ter se processado paralelamente (Sick 1984). A grande importância de beija-flores para a polinização de Bromeliaceae foi também registrada em outras localidades de Mata Atlântica (Snow & Snow 1986, Araujo et al. 1993, Sazima et al. 1993), bem como em outras florestas tropicais (e.g. Gentry & Dodson 1987). No local de estudo, polinização por morcegos foi observada apenas para espécies de *Vriesea* (Tillandsioideae), como já registrado para *V. irazuense* na América Central (Salas 1973) e sugerido para mais algumas espécies deste gênero (veja em Sazima et al. 1989). Snow & Snow (1986) descreveram as características florais de *V. pabstii* na Mata Atlântica e sugeriram que insetos noturnos poderiam ser os polinizadores desta espécie. Entretanto, dada as semelhanças das flores de *V. atra* e *V. gigantea* (este estudo) com as de *V. pabstii*, é mais provável que esta última seja polinizada por morcegos. A polinização de *Aechmea gamosepala* por *Bombus morio*, no estuário do Rio Verde, é possivelmente o primeiro registro de melitofilia para o gênero *Aechmea* (Bromelioideae).

Além das Bromeliaceae, mais quatro espécies de plantas (1 arbórea, 1 epífita e 2 herbáceas) foram observadas sendo polinizadas por beija-flores no local de estudo (Franco & Buzato 1992, A.C. Araujo & E.A. Fischer -observações inéditas). Portanto, o conjunto de plantas ornitófilas no estuário do Rio Verde é fortemente representado por espécies de Bromeliaceae (ca 81% das espécies) e inclui mais espécies de hábito epífita (ca 76% das espécies), conforme registrado também em outras localidades (Snow & Snow 1986, Gentry & Dodson 1987, Sazima et al. 1993). A importância de flores de Bromeliaceae como recurso para beija-flores parece ser maior na Mata Atlântica (Snow & Snow 1986, Araujo et al. 1993, Sazima et al. 1993; este estudo) que em outras florestas neotropicais onde há estudos disponíveis (e.g. Stiles 1975, Snow & Snow 1980, Feinsinger et al. 1982). Além disso, a importância de Bromeliaceae como recurso para beija-flores é maior no estuário do Rio Verde que em outras localidades estudadas da Mata Atlântica (Snow & Snow 1986, Sazima et al. 1993). As Bromeliaceae participam com ca. 40% das espécies de plantas quiropterófilas conhecidas no estuário do Rio Verde (veja Fischer et al. 1992).

A predominância de espécies florescendo no período úmido, como foi encontrada na comunidade estudada, seria esperada para espécies de plantas em florestas tropicais (Frankie et al. 1974, Pandey & Singh 1992, Poulin et al. 1992). Nestas comunidades, a alta produtividade primária (incluindo floração, frutificação e produção de folhas) durante a estação úmida está relacionada a fatores climáticos, principalmente à pluviosidade e à temperatura

(Sims & Singh 1978, Sala et al. 1988). Portanto, é provável que mais espécies de bromélias (70%) florescem no período úmido devido às condições climáticas favoráveis, principalmente à pluviosidade (veja Benzing 1987, Gentry & Dodson 1987). No período úmido há também maior divisão no uso dos vetores de pólen pela comunidade de Bromeliaceae. Neste período, os vetores podem ser beija-flores, morcegos ou abelhas, e as florações são mais curtas e com menos sobreposição. Por outro lado, na estação seca todas as espécies são ornitófilas, florescem por mais tempo e com maior sobreposição.

Na comunidade de bromélias do Rio Verde, as espécies ornitófilas que utilizam a mesma espécie de polinizador podem partilhar este "recurso" através de diferenças do período de pico de floração, bem como do local de deposição do pólen sobre o corpo do vetor (veja Howell 1977, Feinsinger 1978, 1983, Zimmerman et al. 1989, Araujo et al. 1993 para exemplos semelhantes). Na comunidade estudada, a deposição de pólen em locais diferentes do corpo dos beija-flores ocorre principalmente entre bromélias de subfamílias diferentes: de todas as Bromelioideae o pólen é depositado no bico, e das espécies ornitófilas de *Vriesea* (Tillandsioideae) o pólen é depositado na cabeça (4 espécies) ou na garganta (2 espécies). Por outro lado, as bromélias (frequentemente da mesma subfamília) cujo pólen é depositado no mesmo local do corpo dos beija-flores apresentam floração sequencial, dividindo temporalmente o uso do polinizador (veja também Feinsinger 1983, Araujo et al. 1993).

Nas Bromeliaceae polinizadas apenas por *R. naevius*, há maior sobreposição entre as florações de *N. antoineanum* e *N. innocentii*, embora seus picos de floração ocorram em períodos distintos. Durante os meses (janeiro-fevereiro) em que há sobreposição, indivíduos em flor de *N. innocentii* não ocorrem no mesmo habitat que *N. antoineanum*, o que pode contribuir para que diferentes indivíduos de *R. naevius* visitem cada espécie de bromélia (veja Feinsinger 1976, 1983, Heinrich 1979). Indivíduos de *N. innocentii* em flor em novembro-dezembro ocorrem no mesmo habitat que *N. antoineanum*, que neste período não está em flor. *Aechmea pectinata*, cujos indivíduos na Floresta Ripária são polinizados exclusivamente por *R. naevius*, ocorre no mesmo ambiente e floresce simultaneamente com *N. innocentii* (Figuras 10B e 12). Entretanto, durante um turno de visitas um beija-flor não faz polinizações interespecíficas nestas duas espécies, pois elas ocorrem em estratos verticais distintos e *R. naevius* geralmente mantém a altura de vôo durante determinado turno de visitas (observação pessoal). Assim, a estratificação vertical de certas espécies de bromélias também pode permitir a partilha de *R. naevius* como vetor de pólen. Suponho que flores de *N. innocentii* e de *N. antoineanum* seriam visitadas durante um único turno de visitas de *R. naevius* caso florescessem sincrônicamente no mesmo habitat, já que ambas ocorrem em laturas baixas. Portanto, dois picos de floração em *N. innocentii*, que correspondem a indivíduos em habitats diferentes, parecem ser resultado da interação entre as populações das espécies ornitófilas polinizadas por *R. naevius*, permitindo a divisão

espaço-temporal do uso deste beija-flor como exclusivo vetor de pólen (veja conclusões semelhantes em Mosquin 1971, Feinsinger 1978, Armbruster 1986).

No estuário do Rio Verde, as espécies de Bromeliaceae polinizadas por *R. naevius* que florescem simultaneamente geralmente apresentam inflorescências de diferentes combinações de cores, ao passo que espécies florescendo sequencialmente apresentam combinação semelhante de cores (veja também Araujo et al. 1993). Beija-flores formam uma imagem de procura baseada na coloração de inflorescências (Macior 1971, Brown & Kodric-Brown 1979). Assim, diferentes combinações de cores entre espécies florescendo num mesmo período poderiam resultar em que cada uma delas seja visitada por diferentes indivíduos de *R. naevius* (veja Feinsinger 1983 para mais discussões sobre este aspecto). Por outro lado, espécies de bromélias florescendo sequencialmente, com coloração semelhante, podem ser beneficiadas pela imagem de procura previamente formada durante a floração da espécie anterior (cf. Thomson 1980, Feinsinger 1983, Araujo et al. 1993).

Contrastando com o que foi encontrado para bromélias polinizadas apenas por *R. naevius*, as espécies *Aechmea distichantha*, *A. organensis* e *Quesnelia arvensis* são sincrônicas, apresentam combinações de cores semelhantes e são visitadas por *R. naevius*, *T. glaucopis* e *H. cyanus*. A bromélia *Q. arvensis* apresenta a maior produção de flores por indivíduo, maior quantidade de flores por dia e maior concentração de açúcares no néctar que *A. distichantha* e *A. organensis*. Esta maior recompensa poderia explicar porque *R. naevius* visita preferencialmente as

flores de *Q. arvensis* que das outras duas espécies (veja Hainsworth & Wolf 1976, Feinsinger 1976, 1983, Arizmendi & Ornelas 1990 para discussões semelhantes). Na comunidade estudada, *R. naevius* é o beija-flor de maior porte e domina os recursos mais ricos (veja conclusão semelhante, para outra comunidade de plantas ornitófilas, em Sazima et al. 1993). A dominância através de encontros agressivos e/ou da maior capacidade de explorar flores (Gill 1988) provavelmente influencia a frequência das espécies de beija-flores às flores de cada uma destas três espécies de bromélias. Embora a relação de dominância entre os beija-flores possa reduzir a sobreposição na utilização de vetores, por estas três espécies de bromélias, este fator não é suficiente para evitar polinizações interespecíficas (observação pessoal). Em outras comunidades, entretanto, beija-flores territoriais podem excluir espécies não-territoriais e, assim, promover uma efetiva divisão dos polinizadores pelas espécies de plantas (Wolf 1978, Feinsinger 1983, Snow & Snow 1986).

A baixa quantidade de bromélias ornitófilas florescendo na estação seca pode contribuir para o aumento da sobreposição de espécies de beija-flores em cada espécie de bromélia (veja observação semelhante em Janzen 1967). Além disso, temperaturas mais baixas, neste período, aumentam a demanda energética diária dos beija-flores (Herrera 1982), assim promovendo aumento da frequência de visitas destes vetores. Portanto, do ponto de vista das plantas, parece haver maior "disponibilidade" de beija-flores como "recurso polinizador" na estação seca. Esta sugestão é

apoiada pela alta frequência de encontros agressivos intra e interespecíficos de beija-flores, observados quase exclusivamente na estação seca. A baixa quantidade de espécies de bromélias em flor, a maior demanda energética dos beija-flores sob temperaturas baixas e a alta ocorrência de encontros agressivos entre estes vetores permitem especular que: 1) na estação seca há menor pressão competitiva entre as bromélias ornitófilas pelo uso dos polinizadores e 2) que esta "menor pressão competitiva" estaria relacionada ao fato de apenas *A. distichantha*, *A. organensis* e *Q. arvensis* apresentarem ampla sobreposição de florações e utilizarem os mesmos vetores de pólen. No período seco, portanto, polinizadores não parecem ser um recurso limitante para as Bromeliaceae ornitófilas no estuário do Rio Verde, mas poderiam ser limitante na estação úmida.

Considerando as Bromeliaceae ornitófilas estudadas, a quantidade de espécies visitantes está relacionada ao comprimento da corola, pois beija-flores de bico curto parecem não alcançar o néctar em flores de corola longa (Stiles 1978a,b, Feinsinger 1983). Na área de estudo, portanto, as Bromeliaceae de corola longa podem ser consideradas especialistas em relação ao polinizador, no caso o beija-flor *R. naevius* (Araújo et al. 1993). Embora beija-flores de bico curto possam pilhar o néctar em flores de corola longa de outras famílias de plantas (Feinsinger 1983), esta atividade não foi observada em flores de Bromeliaceae. As espécies de *Aechmea* (Bromelioideae; corola curta) são, comparativamente às espécies de corola longa, generalistas quanto aos polinizadores. Em Tillandsioideae, *V.*

vagans e *T. stricta* foram observadas sendo polinizadas por apenas uma espécie de beija-flor apesar de apresentarem corola curta. De um modo geral, no estuário do Rio Verde as Tillandsioideae são especialistas (veja também Araujo et al. 1993) quanto aos polinizadores, quando comparadas às Bromelioideae. É possível que esta relação seja mantida em outras comunidades de Bromeliaceae.

Flores de Bromeliaceae de corola longa estão disponíveis em maior abundância no período úmido, ocorrem principalmente na Floresta Ripária e sob a sombra do dossel, ao passo que as de corola curta são mais frequentes no período seco, no Costão Rochoso e expostas a maior luminosidade. Os habitats próximos à praia, Costão Rochoso e Restinga, são mais instáveis devido a influência marinha e a variações no curso do rio próximo a sua desembocadura (Guerrazzi 1991; observações pessoais). A maior densidade de flores ornitófilas de corola curta em habitats sujeitos a mais perturbações, em estágios iniciais de sucessão, parece representar uma estratégia mais generalista e foi mencionada também para outras comunidades neotropicais (Feinsinger 1983).

As Bromeliaceae de corola longa oferecem néctar mais concentrado e, habitualmente, baixa quantidade de flores por dia, à semelhança do encontrado para outras flores ornitófilas de corola longa (e.g. Feinsinger 1983, Sazima et al. 1993). As bromélias de corola curta, embora tenham néctar menos concentrado, apresentam quantidade de flores por dia semelhante às espécies de corola longa no estuário do Rio Verde. Além disso, na comunidade de bromélias do Rio Verde as espécies com corola

curta, que florescem na estação úmida, estão amplamente distribuídas entre os habitats, enquanto as espécies de corola longa estão mais agrupadas num determinado habitat (Tabela 7). Portanto, a própria disposição das espécies de bromélias entre os habitats faz com que, na estação úmida, flores de corola longa estejam mais agrupadas espacialmente que as flores de corola curta, de modo inverso ao encontrado em outras comunidades neotropicais (veja referências em Feinsinger 1983).

Ramphodon naevius é espécie residente, que poliniza maior quantidade de espécies de bromélias, sendo o vetor de pólen mais importante na comunidade estudada, assim como encontrado em outra comunidade na Mata Atlântica (Sazima et al. 1993). Este beija-flor utiliza as mais ricas fontes de recurso (néctar) ao longo do ano no estuário do Rio Verde, uma vez que: 1) tem acesso às flores de corola longa, que apresentam néctar mais concentrado e 2) desloca os beija-flores de bico curto das flores de *Q. arvensis* durante a estação seca. Esta situação difere das encontradas em Costa Rica e no México, onde beija-flores de bico longo (Phaetorninae) são deslocados por beija-flores territoriais de bico curto (Trochilinae) (Feinsinger 1983, Arizmendi & Ornelas 1990).

Machos de *Thalurania glaucopis* visitam apenas espécies de Bromelioideae, sendo mais frequentes na estação seca, ao passo que fêmeas visitam tanto espécies de Bromelioideae como de Tillandsioideae em ambas as estações. O menor comprimento do bico dos machos pode ser relacionado ao fato dos machos visitarem preferencialmente flores de corola entre 17 e 19 mm de

comprimento, ao passo que as fêmeas visitam flores de até 23 mm de comprimento. Diferença de tamanho entre as flores visitadas por machos e fêmeas foi encontrada para o mesmo beija-flor na região de Boracéia, Mata Atlântica (Snow & Snow 1986). Machos de *T. glaucopis* são agressivos e territoriais em recurso agrupado (Snow & Snow 1986, I. Sazima -comunicação pessoal, A.C. Araujo & E.A. Fischer -observações pessoais). Embora territorialidade de *T. glaucopis* não tenha sido registrada em flores de Bromeliaceae, os machos polinizam as espécies com maior quantidade de flores por dia (*Aechmea* spp. e *Q. arvensis*) e provavelmente migram para outras áreas em busca de flores agrupadas (veja observações sobre migrações de beija-flores territoriais em Feinsinger 1983, Snow & Snow 1986). As fêmeas, por outro lado, estão ausentes do local de estudo apenas em outubro, quando visitam flores de *Aechmea* cf. *caudata* (espécie que não ocorre na comunidade estudada) a ca. de 10 km do estuário do Rio Verde (A.C. Araujo & E.A. Fischer, dados inéditos).

Melanotrochilus fuscus visita flores de bromélias apenas no período úmido. No litoral de São Paulo, este beija-flor emigra para regiões mais altas durante o período seco (I. Sazima e M. Sazima -comunicações pessoais). *Melanotrochilus fuscus* é polinizador exclusivo ou principal de *Tillandsia* spp. e *Vriesea flammea* (Tillandsioideae). Estas espécies de bromélias são características da Floresta Ripária, onde são as menos abundantes e de néctar mais pobre em açúcares entre as espécies ornitófilas. Estas espécies visitadas por *M. fuscus* são recursos que parecem preteridos por *R. naevius* na Floresta Ripária. Portanto, *M.*

fuscus pode ser considerado um polinizador importante para uma pequena parte das espécies de Bromeliaceae no estuário do Rio Verde. Fêmeas de *Hylocharis cyanus* são polinizadores secundários das Bromelioideae que florescem na estação seca, no Costão Rochoso e na Restinga. *Phaethornis eurynome*, o mais raro visitante de Bromeliaceae no estuário do Rio Verde, parece ser atraído apenas pelas flores de corola longa de *V. philippocoburgii*, que floresce maciça e bianualmente no início da estação seca.

4.2 Padrão espacial e dispersão

Comparativamente ao Costão Rochoso e à Restinga, a concentração de espécies e de indivíduos na Floresta Ripária pode ser explicada pela proximidade do rio e pela maior complexidade espacial deste habitat relativa a disponibilidade de diferentes locais de fixação utilizados pelas Bromeliaceae (veja também Benzing 1980). A umidade do ar é provavelmente maior próxima ao rio, influenciando a diversidade de epífitas (Gentry & Dodson 1987); a maior altura do dossel aumenta a variação de condições de luz entre os locais de ocorrência, favorecendo uma comunidade mista de espécies esciófilas e heliófilas. Além disso, variações de luminosidade e de umidade podem estar relacionadas ao diâmetro dos ramos (de plantas hospedeiras) e as espécies epífitas podem exibir preferência quanto ao diâmetro dos ramos de suporte (Zimmerman & Olmsted 1992). Além da possível menor umidade do ar, que na Floresta Ripária, o intenso sombreamento sob a copa pode ter influência na raridade de bromélias na Floresta Densa, pois a

maioria das espécies de Bromeliaceae no estuário do Rio Verde é heliófila (Figura 19). A baixa quantidade de espécies no Costão Rochoso provavelmente está relacionada à menor complexidade espacial deste habitat, bem como à salinidade neste local (veja Benzing 1987).

Diferenças de hábito entre as espécies de Bromelioideae possibilita a ocupação de diferentes tipos de habitats por esta subfamília (Benzing 1980, Fontoura et al. 1991). Bromelioideae de hábito terrestre ocorrem em locais onde o dossel é baixo (Restinga e Costão Rochoso) e as de hábito epífita em ambientes de dossel alto (Floresta Ripária e Floresta Densa), assim evitando a sobreposição de habitats entre Bromelioideae terrestres e epífitas no local de estudo (Figura 19). Por outro lado, espécies facultativas de Bromelioideae ocupam três ou quatro habitats (Figura 19), sendo generalistas quanto ao habitat dentro do grupo. Em ambientes florestais, as espécies facultativas e heliófilas de *Aechmea* são encontradas próximas ao dossel e a espécie facultativa e esciófila *N. innocentii* ocorre principalmente sobre o solo. Esta diferença indica que o hábito facultativo de *Aechmea* está relacionado à sua ocorrência em diferentes substratos expostos à maior luminosidade, ao passo que o hábito facultativo de *N. innocentii* poderia facilitar maior ocupação dos estratos verticais baixos em habitats de floresta. Na Floresta Densa, as espécies facultativas não se sobrepõem, no estrato vertical, às espécies epífitas e esciófilas de Bromelioideae, que ocorrem até o nível médio da vegetação. As diferenças de hábito, portanto, podem estar relacionadas à

divisão de habitats, bem como do estrato vertical, entre as Bromelioideae no estuário do Rio Verde.

As espécies dispersas por mamíferos são terrestres, epífitas ou facultativas, mas sempre ocorrem em alturas baixas (até 7 m), indicando que o uso de vetores não-voadores pode restringir a ocorrência vertical destas espécies em ambientes onde o dossel é alto. Assim, a tolerância à sombra para espécies em habitats de floresta parece ser um atributo relacionado à dispersão por mamíferos frugívoros, como roedores e marsupiais, que percorrem parte do estrato vertical até o nível médio da vegetação (Emmons & Feer 1990, Malcolm 1991). Por outro lado, as espécies dispersas por aves são heliófilas e encontradas nos quatro habitats, indicando que aves carregam sementes a maiores distâncias (Hubbell 1979), diversidade maior de ambientes e também para as partes mais altas do gradiente vertical.

As Tillandsioideae são todas epífitas e dispersas pelo vento (Figura 19), sendo o grupo que apresenta mais espécies ocorrendo em apenas um habitat. Entre as Tillandsioideae, a distância de dispersão atingida pelos diásporos das espécies esciófilas é provavelmente mais restrita que para propágulos de espécies heliófilas, expostas sobre as partes mais altas do dossel. A vegetação da floresta é uma barreira mecânica que intercepta diásporos das espécies esciófilas (observação pessoal); ao passo que espécies heliófilas, como *V. philippocoburgii*, podem dispersar sementes em ventos mais fortes acima das copas (Augsburger 1986, Greene & Johnson 1989). Apesar da dispersão "horizontal" ser aparentemente restrita às Tillandsioideae

esciófilas, o movimento vertical destes diásporos é provavelmente promovido por turbulências de ar (observação pessoal; veja também Burrows 1975). Embora a dispersão vertical tenha sido observada apenas para *V. incurvata*, a grande semelhança entre os diásporos de Tillandsioideae permite inferências sobre a dispersão das demais espécies do grupo no estuário do Rio Verde. Assim, suponho que sementes com plumas são um tipo de diásporo que permite às espécies epífitas de Bromeliaceae atingirem maior parte do estrato vertical. Esta capacidade de viajar verticalmente durante turbulências de ar e a eficiência para aderir à casca de árvores podem explicar porque a pogonocoria (diásporos com plumas), comparada a pterocoria (diásporos alados), é predominante (Gentry e Dodson 1987) entre espécies epífitas anemocóricas.

A frutificação sequencial permite às Bromeliaceae ornitocóricas partilharem temporalmente o uso dos agentes dispersores (Snow 1986, Janzen 1983), apesar de divergências no período de frutificação não serem necessariamente causadas por competição pelo "serviço" dos vetores (veja Terborgh 1990, Marinho-Filho 1991). Schoener (1986) aponta que espécies que se sobrepõem quanto aos locais de ocorrência devem apresentar mecanismos de partilhar outros recursos comuns. Portanto, embora não tenham sido estudadas aqui plantas ornitocóricas de outras famílias, diferenças na estação de frutificação poderiam ser evidência da partilha de dispersores entre *A. gamosepala*, *A. organensis* e *A. nudicaulis*, uma vez que são espécies heliófilas que crescem juntas sobre o mesmo estrato vertical em qualquer dos habitats. Para as espécies dispersas por mamíferos, frutificação

sequencial aparece quando são agrupadas espécies com atributos similares que ocorrem no mesmo habitat, como *N. antoineanum*, *Q. humilis* e *Q. testudo*. De modo semelhante às espécies ornitocóricas, estas três espécies dispersas por mamíferos ocorrem no mesmo habitat e estrato vertical. Outra espécie dispersa por mamíferos, *N. innocentii*, frutifica sequencialmente às tres espécies citadas acima, na Floresta Ripária e na Floresta Densa, mas indivíduos de *N. innocentii* na Restinga não frutificam sequencialmente. Além disso, entre as bromélias da Restinga apenas *N. innocentii* é dispersa por mamíferos e esciófila.

Uma vez que *A. distichantha* e *Q. arvensis* sobrepõem seus períodos de frutificação e ambas são terrestres ocorrendo nos mesmos ambientes, estas espécies poderiam competir pela "atenção" dos dispersores (Janzen 1983). Entretanto, no inverno (período seco) frutos do tipo baga são menos frequentes na área de estudo (observação pessoal), e pequenos mamíferos, como marsupiais e roedores, têm maior demanda energética para manter a temperatura corporal (Heatwole 1983). Considerando que os frutos de *Q. arvensis* são fonte de alimento rica em açúcar (e provavelmente também os de *A. distichantha*; observação pessoal), e que outros frutos deste tipo são menos abundantes no inverno, dispersores de sementes parecem não ser um recurso limitado para *Q. arvensis* e *A. distichantha*.

5. CONCLUSÕES

Os principais "mecanismos" de partilha de vetores pela comunidade de bromélias do Rio Verde (diferentes espécies de vetores, floração sequencial e deposição de pólen em diferentes locais do corpo dos vetores) são também encontrados em outras comunidades de plantas. Entretanto, não há registro de alguma comunidade de espécies ornitófilas onde estes mecanismos atuem conjuntamente, durante o ano todo e envolvendo grande número de espécies de tal modo como encontrado para a comunidade estudada. Além disso, as combinações de cores apresentadas ao longo do ano pelas Bromeliaceae em flor, somadas às variações de ocorrência no estrato vertical e habitats, aumentam a precisão da transferência de pólen intraspecífica, reduzindo polinizações interespecíficas.

Outras particularidades no estuário do Rio Verde são o comportamento e as relações de dominância das espécies de beija-flores que dividem as flores de Bromeliaceae. *Ramphodon naevius* (Phaetorninae), espécie mais importante como polinizador, é agressivo e dominante sobre espécies de Trochilinae, diferindo do relatado para outros Phaetorninae. Sua presença tem forte papel na divisão das flores de bromélias entre os beija-flores no estuário do Rio Verde. As vegetações vizinhas ao local de estudo abrigam fontes de recurso para beija-flores migratórios utilizados pelas bromélias do Rio Verde durante parte do ano. Estudos sobre recursos usados durante o ano por beija-flores migratórios seriam subsídios para conhecer as interações entre plantas de locais vizinhos que usam vetores semelhantes.

O grau de organização do fluxo de pólen pode estar relacionado a quantidade de espécies de bromélias coexistindo no estuário do Rio Verde. A densidade e a riqueza de espécies de Bromeliaceae no local de estudo parecem ser excepcionais dentre as comunidades de plantas ornitófilas da Mata Atlântica no estado de São Paulo (I. Sazima -com. pess., obs. pess.). Entretanto, é difícil responder se esta condição excepcional é devido a particularidades em Juréia, pois quase inexitem áreas preservadas da influência antrópica na Mata Atlântica paulista.

A diversidade de habitats também pode estar influenciando a riqueza de Bromeliaceae no estuário do Rio Verde. Os sítios usados pelas espécies de bromélias, que parecem relacionados ao tipo de hábito, à luminosidade e ao modo de dispersão de sementes, podem ser mais diversificados em locais com maior variação de tipos de vegetação. O modo de dispersão das bromélias parece relacionado aos sítios de ocorrência, influenciando a distribuição espacial das espécies no estuário do Rio Verde. Estudos sobre a dispersão de Bromeliaceae por mamíferos não-voadores, incluindo espécies terrestres e arborícolas, parece ser novo e importante conhecimento sobre esta família de planta.

6. REFERÊNCIAS

- Araujo, A. C., Fischer, E. A. & Sazima, M. 1993. Floração sequencial e polinização de três espécies de *Vriesea* (Bromeliaceae) na região de Juréia, sudeste do Brasil. *Revta brasil. Bot.* (no prelo)
- Arizmendi, M. del C. & Ornelas, J. F. 1990. Hummingbirds and their floral resources in a tropical dry forest in Mexico. *Biotropica* 22: 172-180
- Armbruster, W. S. 1986. Reproductive interactions between sympatric *Dalechampia* species: are natural assemblages "random" or organized? *Ecology* 67: 522-533
- Augsburger, C. K. 1986. Morphology and dispersal potential of wind-dispersed diaspores of neotropical trees. *Amer. J. Bot.* 73: 353-363
- Benzing, D. H. 1980. The biology of the bromeliads. Mad River Press, California
- Benzing, D. H. 1987. Vascular epiphytism: taxonomic participation and adaptive diversity. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 74: 183-204

Bergallo, H. G. 1991. Dinâmica populacional, área de vida, parasitismo e mutualismo de uma comunidade de pequenos mamíferos da Estação Ecológica da Juréia, SP. Dissertação de Mestrado, Universidade Estadual de Campinas, Campinas

Brown, J. H. & A. Kodric-Brown. 1979. Convergence, competition, and mimicry in a temperate community of hummingbird-pollinated flowers. *Ecology* 54: 788-797

Burrows, F. M. 1975. Wind-borne seed and fruit movement. *New Phytol.* 75: 405-418

Dahlgren, R. M. T., H. T. Clifford and P. F. Yeo. 1985. The families of monocotyledons. Springer-Verlag, Berlin

Emmons, L. H. & F. Feer. 1990. Neotropical rainforest mammals: a field guide. University of Chicago Press, Chicago

Faegri, K. & van der Pijl, L. 1980. The principles of pollination ecology. Pergamon Press, New York

Feinsinger, P. 1976. Organization of a tropical guild of nectarivorous birds. *Ecol. Monogr.* 46: 257-291

Feinsinger, P. 1978. Ecological interactions between plants and hummingbirds in a successional tropical community. *Ecol. Monogr.* 48: 269-287

- Feinsinger, P. 1983. Coevolution and pollination. In:
Coevolution, pp. 282-310 (D.J.Futuyma & M.Slatkin, eds.).
Sinauer Associates, Massachusetts
- Feinsinger, P. & Swarm, L. A. 1982. "Ecological release",
seasonal variation in food supply, and the hummingbird
Amazilia tobaci on Trinidad and Tobago. Ecology 63:
1574-1587
- Feinsinger, P., Wolfe, J. A. & Swarm, L. A. 1982. Island ecology:
reduced hummingbird diversity and the pollination biology of
plants, Trinidad and Tobago, West Indies. Ecology 63:
494-506
- Fischer, E. A. 1990. Distribuição de frequência de classes de
tamanho e estratégia reprodutiva de *Calophyllum brasiliense*
Camb. (Guttiferae) em mata ciliar na Estação Ecológica
Juréia-Itatins, São Paulo. Anais da Academia de Ciências de
São Paulo 71(1): 337-347
- Fischer, E. A. 1992. Foraging of nectarivorous bats on *Bauhinia*
ungulata. Biotropica 24: 579-582
- Fischer, E. A., Jimenez, F. A. & Sazima, M. 1992. Polinização por
morcegos em duas espécies de Bombacaceae na Estação
Ecológica de Juréia, São Paulo. Revta brasil. Bot. 15: 76-72

- Fontoura, T., A. Costa and T. Wendt. 1991. Preliminary checklist of the Bromeliaceae of Rio de Janeiro State, Brazil. *Selbyana* 12: 5-45
- Franco, A.L.M. & Buzato, S. 1992. Biologia floral de *Nematanthus fritschii* (Gesneriaceae). *Rev. Brasil. Biol.* 52: 661-666
- Frankie, G. W., Baker, H. G. & Opler, P. A. 1974. Comparative phenological studies of trees in tropical wet and dry forests in the lowlands of Costa Rica. *J. Ecol.* 62: 881-919
- Gentry, A. H. & Dodson, C. H. 1987. Diversity and biogeography of neotropical vascular epiphytes. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 74: 205-233
- Gill, F. B. 1988. Trapline foraging by hermit hummingbirds: competition for an undefended, renewable resource. *Ecology* 69: 1933-1942
- Grantsau, R. 1988. Os beija-flores do Brasil. Editora Expressão e Cultura, Rio de Janeiro, Brasil
- Greene, D. F. and E. A. Johnson. 1989. A model of wind dispersal of winged or plumed seeds. *Ecology* 70: 339-347

- Guerrazzi, M. C. 1991. Influência de fatores abióticos na distribuição de duas espécies de gastrópodos herbívoros na região entre marés, na Estação Ecológica de Juréia-Itatins, SP. Dissertação de Mestrado, Universidade Estadual de Campinas, Campinas
- Hadel, V. F. 1989. A fauna associada aos fitotelmata bromelícolas da Estação Ecológica da Juréia - Itatins (SP). Dissertação de Mestrado, Universidade de São Paulo, São Paulo
- Hainsworth, F. R. & Wolf, L. L. 1976. Nectar characteristics and food selection by hummingbirds. *Oecologia* 25: 101-113
- Heatwole, H. 1983. Physiological responses of animals to moisture and temperature. In *Tropical rain forest ecosystems*, pp. 239-265 (F. B. Golley, ed.). Elsevier Scientific Publishing Company, Amsterdam - Oxford - New York
- Heinrich, B. 1979. Resource heterogeneity and patterns of movements in foraging bumble bees. *Oecologia* 40: 235-245
- Heithaus, E. R. 1974. The role of plant-pollinator interactions in determining community structure. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 61: 675-691

- Heithaus, E. R. 1979. Community structure of neotropical flower visiting bees and wasps: diversity and phenology. *Ecology* 60: 190-202
- Herrera, C. M. 1982. Seasonal variation in the quality of fruits and diffuse coevolution between plants and avian dispersers. *Ecology* 63: 773-785
- Howell, D. J. 1977. Time sharing and body partitioning in bat-plant pollination systems. *Nature* 270: 509-510
- Hubbell, S. P. 1979. Tree dispersion, abundance, and diversity in a tropical dry forest. *Science* 203: 1299-1309
- Janzen, D. H. 1967. Synchronization of sexual reproduction of trees within the dry season in Central America. *Evolution* 21: 620-637
- Janzen, D. H. 1983. Dispersal of seeds by vertebrate guts. In *Coevolution*, pp. 232-262 (D. J. Futuyma and M. Slatkin, eds.). Sinauer Associates, Sunderland, USA
- Levin, D. A. & Anderson, W. W. 1970. Competition for pollinators between simultaneously flowering species. *Am. Nat.* 104: 455-467

Lopes, R. M. & Por, F. D. 1990. Tipos fluviais da área de Juréia-Itatins e Baixo Ribeira (São Paulo). Anais da Academia de Ciências de São Paulo 71(2): 85-94

Macior, L. W. 1971. Coevolution of plants and animals - Systematic insights from plant-insect interactions. Taxon 20: 17-28

Malcolm, J. R. 1991. Comparative abundances of neotropical small mammals by trap height. Journal of Mammalogy 72:188-192.

Marinho-Filho, J. S. 1991. The coexistence of two frugivorous bat species and the phenology of their food plants in Brazil. J. Trop. Ecol. 7: 59-67

McWilliams, E. L. 1974. Evolutionary ecology. In: Flora Neotropica, Monograph 14, *Pitcairnia* (Bromeliaceae), pp. 40-64. Hafner Press, New York

Mosquin, T. 1971. Competition for pollinators as a stimulus for the evolution of flowering time. Oikos 22: 398-402

Paixão, I. L. S. C. 1984. Estação Ecológica da Juréia. Ministério do Interior, Secretaria Especial do Meio Ambiente, Brasília

Pandey, C. B. & Singh, S. J. 1992. Rainfall and grazing effects on net primary productivity in a tropical savanna, India. *Ecology* 73: 2007-2021

Poulin, B., Lefebvre, G. & McNeil, R. 1992. Tropical avian phenology in relation to abundance and exploitation of food resources. *Ecology* 73: 2295-2309

Reitz, R. 1983. Bromeliáceas e a malária-bromélia endêmica. *Flora Ilustrada Catarinense*, Itajaí, Santa Catarina

Sala, O. E., Biondini, M. E. & Lauenroth, W. K. 1988. Bias in estimates primary production: an analytical solution. *Ecological Modelling* 44: 43-55

Salas, D. 1973. Una bromeliacea costarricense polinizada por murcielagos. *Brenesia* 2: 5-10

Sazima, I., Vogel, S. & Sazima, M. 1989. Bat pollination of *Encholirium glaziovii*, a terrestrial bromeliad. *Pl. Sys. Evol.* 168: 167-179

Sazima, I., Buzato, S. and Sazima, M. 1993. The Saw-billed Hermit, *Ramphodon naevius*, and its flowers in southeastern Brazil. (submetido a publicação)

- Sazima, M. & Sazima, I. 1980. Bat visits to *Marcgravia myriostigma* Tr. et Planch. (Marcgraviaceae) in southeastern Brazil. *Flora* 169: 84-88
- Sazima, M., Fabián, M. E. & Sazima, I. 1982. Polinização de *Luehea speciosa* (Tiliaceae) por *Glossophaga soricina* (Chiroptera, Phyllostomidae). *Revta brasil. Biol.* 42: 505-513
- Schoener, T. W. 1986. Resource partitioning. *In* Community ecology: pattern and process, pp. 91-126 (J. Kikkawa & D. J. Anderson, eds.). Blackwell Scientific Publications, Oxford
- Sick, E. 1984. Ornitologia brasileira, uma introdução. Editora Universidade de Brasília, Brasília
- Sims, P. L. & Singh, J. S. 1978. The structure and function of ten western North American grasslands. III. Net primary production, turnover and efficiencies of energy capture and water use. *J. Ecol.* 66: 573-597
- Snow, D. W. 1966. A possible selective factor in the evolution of fruiting species in a tropical forest. *Oikos* 15:274-281
- Snow, D. W. & Snow, B. K. 1986. Feeding ecology of hummingbirds in the Serra do Mar, southeastern Brazil. *El Hornero* 12: 286-296

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

Stiles, F. G. 1978a. Temporal organization of flowering among the hummingbird foodplants of a tropical wet forest. *Biotropica* 10: 194-210

Stiles, F. G. 1978b. Ecological and evolutionary implications of bird pollination. *Amer. Zool.* 18: 715-727

Tarifa, J. R. 1983. Zoneamento do meio físico da Estação Ecológica da Juréia. *Notícias da Juréia* 1: 32-37

Terborgh, J. 1990. Seed and fruit dispersal - commentary. *In* Reproductive ecology of tropical forest plants, pp. 181-190 (K. S. Bawa & M. Handley, eds.). UNESCO, Paris

Thomson, J. D. 1980. Skewed flowering distributions and pollinator attraction. *Ecology* 61: 572-579

Waser, N. M. 1978. Interspecific pollen transfer and competition between co-occurring plant species. *Oecologia* 36: 223-236

Waser, N. M. & Real, L. A. 1979. Effective mutualism between sequentially flowering plant species. *Nature* 281: 670-672

Wolf, L. L. 1978. Aggressive social organization in nectarivorous birds. *Amer. Zool.* 18: 765-778

Wolf, L. L., Stiles, F. G. & Hainsworth, F. R. 1976. Ecological organization of a tropical, highland hummingbird community. *J. Anim. Ecol.* 32: 349-379

Zeisler, M. 1938. Über die Abgrenzung der eigentlichen Narbenfläche mit Hilfe von Reaktionen. *Beih. bot. Zbl.* 58: 308-318

Zimmerman, J. K. & Olmsted, I. C. 1992. Host tree utilization by vascular epiphytes in a seasonally inundated forest (Tintal) in Mexico. *Biotropica* 24: 402-407

Zimmerman, J. K., Roubik, D. W. & Ackerman, J. D. 1989. Asynchronous phenologies of a neotropical orchid and its euglossine bee pollinator. *Ecology* 70: 1192-1195