

**UNIVERSIDADE FEDERAL DE JUIZ DE FORA**  
**INSTITUTO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS**  
**PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BIODIVERSIDADE E CONSERVAÇÃO**  
**DA NATUREZA**

**Matheus Rezende e Silva**

Fenologia reprodutiva e interações planta-visitantes florais em espécies de Bromeliaceae da  
Floresta Atlântica

Juiz de Fora

2021

**Matheus Rezende e Silva**

Fenologia reprodutiva e interações planta-visitantes florais em espécies de Bromeliaceae da  
Floresta Atlântica

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Biodiversidade e Conservação da Natureza como parte dos requisitos para obtenção do título de Mestre em Biodiversidade e Conservação da Natureza.

Orientadora: Prof<sup>ta</sup>. Dr<sup>a</sup>. Ana Paula Gelli de Faria

Coorientador: Prof. Dr. Bruno Corrêa Barbosa

Juiz de Fora

2021

Ficha catalográfica elaborada através do programa de geração automática da Biblioteca Universitária da UFJF, com os dados fornecidos pelo(a) autor(a)

Silva, Matheus Rezende e.

Fenologia Reprodutiva e interações planta-visitantes florais em espécies de Bromeliaceae da Floresta Atlântica / Matheus Rezende e

Silva, -- 2021.

36 f. : il.

Orientadora: Ana Paula Gelli de Faria

Coorientador: Bruno Corrêa Barbosa

Dissertação (mestrado acadêmico) - Universidade Federal de Juiz de Fora, Instituto de Ciências Biológicas. Programa de Pós-Graduação em Biodiversidade e Conservação da Natureza, 2021.

1. Aechmea bruggeri. 2. Quesnelia indecora. 3. Interações. 4. Beija-flores. 5. Roubo de néctar. I. Faria, Ana Paula Gelli de, orient. II. Barbosa, Bruno Corrêa, coorient. III. Título.

*“Fenologia reprodutiva e interações planta-visitantes florais em espécies de Bromeliaceae da Floresta Atlântica”*


**Matheus Rezende e Silva**

Orientadora: Profa. Dra. Ana Paula Gelli de Faria

Coorientador: Bruno Corrêa Barbosa

Dissertação apresentada ao Instituto de Ciências Biológicas, da Universidade Federal de Juiz de Fora, como parte dos requisitos para obtenção do Título de mestre em Biodiversidade e Conservação da Natureza.

Aprovado em 31 de maio de 2021.



---

Profa. Dra. Ana Paula Gelli de Faria  
Universidade Federal de Juiz de Fora – UFJF



---

Prof. Dr. Bruno Corrêa Barbosa  
Universidade Federal de Juiz de Fora – UFJF



---

Prof. Dr. Fábio Prezoto  
Universidade Federal de Juiz de Fora - UFJF



---

Prof. Dr. Pedro Joaquim Bergamo  
Instituto de Pesquisas Jardim Botânico do Rio de Janeiro - JBRJ

## AGRADECIMENTOS

Primeiramente, agradeço ao Programa de Pós-Graduação em Biodiversidade e Conservação da Natureza da UFJF pela oportunidade e estrutura fornecida durante o curso, contribuindo diretamente para a minha formação. Ao Laboratório de Interações e Biologia Reprodutiva de Plantas, por toda estrutura que possibilitou a realização deste trabalho.

À minha orientadora, Ana Paula Gelli de Faria, pela orientação, paciência e incentivo na busca de novos conhecimentos. Pela compreensão, dedicação e por ter confiado este projeto a mim, me dando todo apoio necessário sempre que precisei, além de ter me acompanhado em vários campos, servindo de inspiração profissional.

Ao meu coorientador Bruno Corrêa Barbosa, pela orientação, suporte e paciência em ensinar, sempre me ajudando nas vezes em que tive dúvidas.

Aos amigos da Pós, em especial Larissa e Nathália, pela amizade, boas conversas, conselhos e apoio que contribuíram para a superação das dificuldades que surgiram ao longo do caminho.

Aos amigos da vida, em especial Fernanda, Geovana, Nina e Thaianne, pelos conselhos, forças, alegrias e tristezas compartilhadas que me fizeram superar mais este obstáculo, além de me acompanharem em alguns campos me dando toda ajuda possível.

Aos meus familiares, principalmente pai, mãe e irmã que, com muito carinho, apoio e paciência, não mediram esforços para que eu conseguisse completar mais esta etapa da minha vida.

Por fim, gostaria de agradecer a Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de Minas Gerais (FAPEMIG), pelo apoio financeiro durante o mestrado.

## RESUMO

A família Bromeliaceae apresenta grande importância na manutenção de comunidades neotropicais. Especialmente na Floresta Atlântica Brasileira, bromélias são o principal grupo responsável pela manutenção da fauna e flora local e participam de importantes interações ecológicas com insetos, anuros e especialmente beija-flores. Este trabalho relata os aspectos da ecologia reprodutiva e as interações entre duas espécies endêmicas de bromélias da Floresta Atlântica (*Aechmea bruggeri* e *Quesnelia indecora*) e seus visitantes florais, com o objetivo de avaliar o impacto dessas relações no sucesso reprodutivo e conservação dessas plantas. Foram investigados a fenologia reprodutiva, biologia floral e experimentos de polinização de ambas as espécies. Para a determinação dos visitantes florais, foram feitas observações pontuais, seguido de fotografias e coleta dos visitantes que não puderam ser identificados em campo. Ambas as espécies apresentaram padrão fenológico de floração individual e populacional classificados como anual e com duração intermediária. *Aechmea bruggeri* e *Quesnelia indecora* são parcialmente ou totalmente auto incompatíveis, respectivamente. Ambas as espécies apresentaram uma variada guilda de visitação, e embora *Quesnelia indecora* apresentou flores com características ornitófilas, nenhum beija-flor foi registrado para a espécie. O Beija-flor *Thalurania glaucopis* foi registrado como o principal visitante de *Aechmea bruggeri* e a abelha *Trigona* cf. *braueri*, foi o principal visitante de *Quesnelia indecora*. Roubo de néctar por lepidópteros foi registrado para as duas espécies. Roubo de pólen por besouros e roubo de néctar por abelhas foram registrados para *Aechmea bruggeri* e *Quesnelia indecora*, respectivamente. A produção de frutos e sementes foi altamente afetada pela intensa herbivoria sofrida por ambas as espécies, o que pode afetar negativamente o sucesso reprodutivo. Nosso estudo destaca a importância das bromélias nas comunidades neotropicais, mostrando como os visitantes florais e as plantas interagem participando da manutenção da diversidade biológica no remanescente florestal estudado.

**Keywords:** *Aechmea bruggeri*; beija-flores; florestas nebulares; polinização; predação; *Quesnelia indecora*; roubo de néctar.

## ABSTRACT

The Bromeliaceae family shows great importance in the maintenance of neotropical communities. In the Brazilian Atlantic Forest, bromeliads are among the major groups responsible for maintaining the local flora and fauna and participate in important ecological interactions with insects, anurans, and hummingbirds. This work reports aspects of the reproductive biology and the interactions between two endemic bromeliad species from the Atlantic Forest (*Aechmea bruggeri* and *Quesnelia indecora*) and their floral visitors to assess the impact of these relationships on the reproductive success and conservation of these plants. Reproductive phenology, floral biology, pollination experiments and the reproductive success of both species were investigated. To determine the floral visitors, we made direct observations on flowers and collected floral visitors that could not be identified in the field. Both species presented the individual and population flowering phenological pattern classified as annual with intermediate duration. *Aechmea bruggeri* and *Quesnelia indecora* are partially and totally self-incompatible, respectively. Both species presented a varied visitation guild, and although *Quesnelia indecora* presented flowers with ornitophilous characteristics, no hummingbirds were recorded for this species. The hummingbird *Thalurania glaucopis* was the main visitor for *Aechmea bruggeri* and the bee *Trigona* cf. *braueri*, the main visitor for *Quesnelia indecora*. Nectar thievery by lepidopterans was observed for both species. Pollen robbery by beetles and nectar robbery by bees were registered for *Aechmea bruggeri* and *Quesnelia indecora*, respectively. Fruit and seed set of both species were highly affected by herbivory, which may negatively affect their reproductive success. Our work highlights the important role of bromeliads in neotropical communities, showing how floral visitors and plants interact by participating in maintaining biological diversity in the studied forest remnant.

**Keywords** – *Aechmea bruggeri*; cloud forests; hummingbirds; nectar robbing; pollination; predation; *Quesnelia indecora*.

## SUMÁRIO

<b>1. INTRODUÇÃO</b> .....	7
<b>2. OBJETIVO</b> .....	10
2.1. OBJETIVOS ESPECÍFICOS .....	10
<b>3. MATERIAIS E MÉTODOS</b> .....	10
3.1. ÁREA DE ESTUDO .....	10
3.2. ESPÉCIES ESTUDADAS .....	12
3.3. FENOLOGIA REPRODUTIVA E BIOLOGIA FLORAL .....	13
3.4. EXPERIMENTOS DE POLINIZAÇÃO E SUCESSO REPRODUTIVO .....	14
3.5. VISITANTES FLORAIS .....	14
<b>4. RESULTADOS</b> .....	15
4.1. FENOLOGIA REPRODUTIVA E BIOLOGIA FLORAL .....	15
4.2. EXPERIMENTOS DE POLINIZAÇÃO E SUCESSO REPRODUTIVO .....	18
4.3. VISITANTES FLORAIS .....	20
4.3.1. VISITANTES DE <i>Aechmea bruggeri</i> .....	20
4.3.2. VISITANTES DE <i>Quesnelia indecora</i> .....	21
<b>5. DISCUSSÃO</b> .....	23
<b>6. CONCLUSÃO</b> .....	27
<b>AGRADECIMENTOS</b> .....	28
<b>REFERÊNCIAS</b> .....	28



## 1. INTRODUÇÃO

Bromeliaceae é uma das famílias mais representativas da flora neotropical, compreendendo cerca de 3.653 espécies (Gouda et al., 2020). Estima-se que o Brasil abrigue cerca de metade das espécies conhecidas para a família, distribuídas por todo território nacional, tendo a Floresta Atlântica, na região sudeste do país, como principal centro de endemismo e diversidade para a família (Benzing, 2000, Forzza et al., 2015), sendo a quarta família com maior riqueza de espécies neste domínio (Forzza et al., 2015).

A Floresta Atlântica é uma das florestas tropicais de maior importância do mundo, sendo considerada como área prioritária para conservação por abrigar uma grande diversidade de plantas (20.000 espécies aproximadamente), sendo 40% delas endêmicas (Martinelli et al., 2008; Myers et al., 2000; Stehmann et al., 2009). Seu território se estende por 17 estados brasileiros, onde estão localizados três dos maiores centros urbanos sul-americanos, abrigando cerca de 72% da população brasileira (Fundação SOS Mata Atlântica, 2020). Ao longo dos anos, sua área vem sofrendo grande fragmentação proveniente da expansão agrícola, criações de gado, atividades mineradoras, extrativismo e crescimento das áreas urbanas, apresentando atualmente cerca de 12.4% de sua área original (Fundação SOS Mata Atlântica, 2020), com grande parte dos seus fragmentos restritos a regiões montanhosas (Oliveira-Filho & Fontes, 2000). Em Minas Gerais, seus remanescentes cobrem cerca de 11.6% do território (Fundação SOS Mata Atlântica, 2020).

Em Minas Gerais, os maiores remanescentes florestais podem ser encontrados na Serra da Mantiqueira, umas das cadeias montanhosas mais importantes do sudeste mineiro (Almeida & Carneiro, 1998), que se estende pelos estados de São Paulo, Rio de Janeiro e Espírito Santo. A Serra da Mantiqueira é considerada um dos dez locais mais importantes para conservação da biodiversidade no mundo (Le Saout et al., 2013). Apresenta diferentes formações vegetacionais, como florestas altimontanas, florestas de araucária, campos de altitude e campos rupestres (Meireles et al., 2014; Menini Neto et al., 2009), com grande importância como habitat para espécies endêmicas da flora e da fauna (Salimena et al., 2013; Versieux & Wendt, 2007).

Os remanescentes de Floresta Atlântica em Minas Gerais são considerados *hotspots* de diversidade para diversos táxons de Bromeliaceae (Versieux & Wendt, 2007). Versieux & Wendt (2006) listaram 265 espécies e 27 gêneros da família ocorrendo no estado, sendo a Cadeia do Espinhaço e a Serra da Mantiqueira os locais com maior riqueza de espécies, correspondendo a quase 9% do total para toda a família. Esses mesmos autores relataram a

ocorrência de 98 espécies endêmicas no estado, sendo que 12% delas ocorrem somente na Serra da Mantiqueira. Do total de espécies relatado, mais da metade encontra-se ameaçado de extinção devido à grande fragmentação de habitats e o extrativismo para fins comerciais (Versieux & Wendt, 2007).

Inúmeras fitofisionomias florestais podem ser encontradas no domínio Atlântico e dentre elas, as florestas nebulares, ocorrem em áreas com coberturas frequentes de nuvens e nevoeiros (Bruijnzeel et al., 2011), sendo encontradas no Brasil ao longo da Serra do Mar, em montanhas na Amazônia e em pequenos trechos da Serra da Mantiqueira de Minas Gerais (Bertoncello et al., 2011; Oliveira-Filho, 2009). Essas áreas apresentam elevada importância biológica e biogeográfica por abrigarem grande riqueza de espécies com distribuição geográfica restrita e alto endemismo (Bertoncello et al., 2011; Meireles & Shepherd, 2015). Nas florestas nebulares, Bromeliaceae pode ser bastante abundante (Lasso & Ackerman, 2004; Richardson, 1999; Sugden & Robins, 1979), contribuindo para a diversidade biológica e funcionamento do ecossistema (Benzing & Seemann, 1978; Nadkarni, 1984, 1994).

Devido as suas diversas características morfológicas, fisiológicas e formas de vida, as espécies de Bromeliaceae foram capazes de se adaptarem e se diversificarem em diferentes tipos de ambientes (Benzing, 2000; Givnish et al., 2014; Luther, 2008; Rocha et al., 2004). Nesses ambientes, incluindo a Floresta Atlântica, a família se encontra como um importante elemento dentro das comunidades, contribuindo no estabelecimento e manutenção de muitos organismos (Benzing, 2000; Rocha et al., 2004, 2000) e participando de importantes interações ecológicas com outros seres vivos, que são parcialmente ou totalmente dependente dessas plantas para sua sobrevivência. Muitas Bromeliaceae são utilizadas como fonte de recursos (e.g. água, néctar, pólen, frutos), abrigo e sítio reprodutivo por diversos invertebrados, como insetos (Marrero et al., 1996; Basílio et al., 2015) e vertebrados, como anfíbios e aves (Rocha et al., 2004; Teixeira et al., 2002). A potencial extinção de espécies de bromélias pode ter grandes efeitos em aspectos chave do ecossistema que dependem dessas interações para sobrevivência, podendo acelerar a extinção local de outras espécies (Díaz et al., 2013).

Uma das mais importantes interações ecológicas que Bromeliaceae participa, consiste na sua relação com beija-flores. Em certas áreas da Floresta Atlântica, as espécies de bromélia chegam a representar mais de 30% dos recursos alimentares oferecidos a essas aves (Buzato et al., 2000; Sazima et al., 1996). Além disso, esses vertebrados são considerados o principal grupo polinizador para a família (Varassin, 2002), sendo responsáveis pela polinização de aproximadamente 60% dos seus gêneros (Givnish et al., 2014). Muitos estudos detalharam

essas interações (Buzato et al., 2000; Canela & Sazima, 2003a; Kessler et al., 2020; Machado & Semir, 2006; Magalhães et al., 2018; Piacentini & Varassin, 2007; Sazima et al., 1996; Martinelli, 1994; Sick, 1985; Smith & Downs, 1974;1977;1979), as quais ocorrem por um conjunto de características que consequentemente beneficiam ambos os grupos, como a presença abundante e composição de carboidratos no néctar, a distribuição vertical e horizontal das bromélias no ambiente, a floração sequencial das espécies, que garante uma fonte contínua de alimento durante todo o ano (Martinelli, 1997), a morfologia do bico, excelente memória espacial e a capacidade de percorrer grandes distâncias (Stiles, 1981; Abrahamczyk & Kessler, 2015).

Além dos beija-flores, outros grupos se favorecem dessas características, podendo se tornar polinizadores ocasionais (em menor escala que os beija-flores) ou apenas utilizando suas flores como fonte de recursos. Representantes de grupos de insetos como abelhas, borboletas, mariposas, besouros, e mamíferos como morcegos (Kamke et al., 2011; Machado & Semir, 2006; Siqueira Filho & Machado, 2001; Schmid et al., 2011; Schmid et al., 2010; Varassin & Sazima, 2000; Albertoni et al., 2016; Kaehler et al., 2005; Sazima et al., 1989; Benzing et al., 2000; Aguilar-Rodríguez et al., 2019) já foram relatados interagindo com as bromélias.

Embora muitos desses estudos abordem aspectos da biologia floral e ecologia da polinização (e.g. Benzing et al. 2000; Kaehler et al. 2005; Scrok & Varassin 2011; Schmid et al. 2011; Christianini et al. 2012; Hornung-Leoni et al. 2013; Rocca & Sazima 2013; Aguilar-Rodríguez et al. 2014, 2016, 2019; Marques et al. 2015; Velásquez-Noriega et al. 2020; Milet-Pinheiro et al. 2021), poucos trabalhos têm considerado interações ecológicas capazes de afetar negativamente o sucesso reprodutivo e o estabelecimento de novos indivíduos de Bromeliaceae. Florivoria já foi relatada para poucas espécies de Bromeliaceae (Canela & Sazima 2003b; Grohme et al. 2007; Cascante-Marín et al. 2009; Aguilar-Rodríguez et al. 2014; Saldarriaga 2014; Palacios-Mosquera et al. 2019; Freitas et al. 2020), assim como exemplos de roubo de néctar (González-Gómez & Valdivia 2005; Fumero-Cabán & Meléndez-Ackerman 2007, 2013).

Herbivoria em frutos e/ou sementes é outro tipo de interação ecológica que pode reduzir severamente o *fitness* das espécies. Estudos sobre as interações entre bromélias e seus predadores de frutos e semente também são escassos (Nara & Webber 2002; Cavallari 2004; Cascante-Marín et al. 2005; Lenzi et al. 2006; Schmid et al. 2010; Filippon et al. 2012; Saldarriaga 2014; Oliveira et al. 2021) e muito relevantes, devido ao seu impacto na

fertilidade e viabilidade das populações, que é a base para a estabilidade das espécies no seu habitat natural.

Estudos relacionando as interações ecológicas com os aspectos reprodutivos de Bromeliaceae são importantes, pois mostram que a manutenção de espécies dessa família em seus ambientes naturais resulta na conservação direta, não só das bromélias em si, mas também de organismos que constituem a diversidade biológica dos ecossistemas naturais, agindo como verdadeiros amplificadores da biodiversidade nas florestas tropicais.

## **2. OBJETIVO**

O presente trabalho teve como objetivo principal investigar aspectos da biologia reprodutiva e das relações ecológicas entre duas espécies de Bromeliaceae endêmicas da Floresta Atlântica e seus visitantes florais. Partindo da premissa de que os dados sobre polinizadores de bromélias são insuficientes, como destacado por Kessler et al. (2020), nosso objetivo foi aumentar o conhecimento sobre essas interações através do estudo de espécies em que a polinização não tenha sido estudada anteriormente. Nós também previmos que o sucesso reprodutivo dessas espécies pode ter sido afetado por interações não-mutualísticas, como roubo de pólen ou néctar e a herbivoria de frutos e sementes. Finalmente, considerando que as bromélias estudadas apresentam importantes serviços ecossistêmicos, nós pretendemos contribuir com dados para guiar políticas públicas que possam auxiliar no desenvolvimento de estratégias para a proteção de espécies endêmicas e/ou ameaçadas em *hotspots* de conservação.

### **2.1. OBJETIVOS ESPECÍFICOS**

- Definir os padrões fenológicos de floração e frutificação das duas espécies de bromélias estudadas;
- Investigar aspectos da biologia floral, dos sistemas de cruzamento e do sucesso reprodutivo sob condições naturais dessas espécies;
- Avaliar o impacto das relações mutualísticas e não mutualísticas no sucesso reprodutivo e conservação dessas espécies.

## **3. MATERIAIS E MÉTODOS**

### **3.1 ÁREA DE ESTUDO**

O presente trabalho foi realizado na região da Serra Negra da Mantiqueira, situada ao sul da Zona da Mata de Minas Gerais (21°58'11"S, 43°53'21"W). Essa região integra o

corredor sudeste do Complexo da Mantiqueira, reunindo remanescentes primários de Floresta Atlântica. É delimitada pelos municípios de Lima Duarte (ao norte), Rio Preto (ao sul), Santa Bárbara do Monte Verde (a leste) e Olaria (a oeste) e apresenta grande conectividade com outras áreas florestais, incluindo as florestas urbanas de Juiz de Fora, as áreas prioritárias para conservação de Bom Jardim de Minas, Bocaina de Minas, APA Fernão Dias em Monte Verde e do Parque Estadual de Ibitipoca, do qual a Serra Negra dista cerca de 25 km (Salimena et al., 2013). Apresenta altitude variando de 800 a 1.700 m, com clima do tipo Cwb (Köppen), com invernos secos e verões quentes e úmidos e média de precipitação anual de 1.886 mm (EMATER 2003). A vegetação é formada por um mosaico de campos rupestres, arbustais nebulares, florestas estacionais semidecíduifólias a perenifólias e florestas nebulares (Menini Neto et al., 2009).

A região é classificada como de alta importância biológica (Drummond et al., 2005), e nos últimos anos, vários estudos botânicos foram realizados na Serra Negra, destacando sua grande diversidade (Abreu et al., 2011; Feliciano & Salimena, 2011; Menini Neto et al., 2009; Mezzonato-Pires & Salimena, 2013; Salimena et al., 2013; Valente et al., 2011). Em particular, os trabalhos de Menini Neto et al. (2009) e Salimena et al. (2013) destacaram Bromeliaceae como uma das famílias com maior riqueza de espécies na região, com 12 e 43 espécies encontradas respectivamente.

No ano de 2018 foi criado na região o Parque Estadual da Serra Negra da Mantiqueira, com 4.203,96 hectares, compreendendo parte dos municípios de Olaria, Lima Duarte, Santa Bárbara do Monte Verde e Rio Preto (IEF, 2018). Abrigando um complexo de campos e matas de grande importância para proteção e conservação da biodiversidade local, a região onde hoje se encontra o parque sofreu inúmeros impactos negativos ao longo dos anos, relacionados a silvicultura, pecuária, extrativismo vegetal, supressão de vegetação, mineração, entre outros. Englobando parte da área de amortecimento na face sul do parque, em dezembro de 2019 foi criada a Reserva Particular do Patrimônio Natural (RPPN) Chapadão da Serra Negra (21°57'50"S, 43°48'1.00"W), local onde o presente estudo foi realizado (Figura 1). A RPPN possui área de 20 hectares, com altitude variando de 850 a 1.200 m e com a predominância de arbustais e nanoflorestas nebulares.

Figura 1 – RPPN Chapadão da Serra Negra



Fonte: Elaborado pelo autor (2021). Imagens: Matheus Rezende, Nina Caldeira e Fernanda Diegues.

### 3.2. ESPÉCIES ESTUDADAS

Duas espécies de Bromeliaceae foram utilizadas como modelos de estudo. São elas: *Aechmea bruggeri* Leme e *Quesnelia indecora* Mez. *Aechmea bruggeri* (Figura 2) é uma espécie terrícola, nativa e endêmica dos remanescentes florestais da Serra da Mantiqueira de Minas Gerais, com populações conhecidas para os municípios de Rio Preto e Lima Duarte, na região da Serra Negra. É classificada como “Críticamente Em Perigo”, de acordo com a lista de espécies ameaçadas da flora de Minas Gerais (Drummond et al., 2005). Já *Q. indecora* (Figura 2) é uma espécie rupícola ou terrícola que apresenta distribuição restrita na Floresta Atlântica dos estados de Minas Gerais e Espírito Santo. Segundo Versieux & Wendt (2007) a espécie é encontrada dentro de Unidades de Conservação e foi classificada como “Pouco Preocupante”, de acordo com seu *status* de conservação.

Figura 2 – *Aechmea bruggeri* (à esquerda) e *Quesnelia indecora* (à direita) encontradas na RPPN Chapadão da Serra Negra



Fonte: Elaborado pelo autor (2021). Imagens: Matheus Rezende.

### 3.3. FENOLOGIA REPRODUTIVA E BIOLOGIA FLORAL

As fenofases reprodutivas foram registradas mensalmente entre Janeiro de 2019 e Dezembro de 2020, cobrindo dois períodos consecutivos de floração e frutificação para ambas as espécies. A ausência ou presença das seguintes fenofases foi registrada para 31 indivíduos de *A. bruggeri* e 67 indivíduos de *Q. indecora*: inflorescência jovem; botões florais; flores abertas; flores senescentes; frutos imaturos e frutos maduros. A classificação dos padrões fenológicos de floração seguiu Newstrom et al. (1994) e Gentry (1974).

A biologia floral foi investigada em dois indivíduos de *A. bruggeri* ( $n = 20$  flores) e dois indivíduos de *Q. indecora* ( $n = 6$  flores) coletadas no campo e cultivadas em casa de vegetação. Nós coletamos dados sobre o número de flores abertas por dia; comprimento e cor da corola; horário da antese; período de disponibilidade das flores abertas; volume, concentração e quantidade de açúcares no néctar. A determinação do volume de néctar foi realizada com micro seringas graduadas de 50  $\mu\text{L}$  (Hamilton, NV, USA) em flores previamente ensacadas no momento de abertura da flor. A concentração de açúcares no néctar foi medida no momento de abertura da flor utilizando um refratômetro de bolso (0-33%;

Atago, Tokyo, Japan) e a quantidade total de açúcares foi calculada seguindo Galetto & Bernadello (2005).

### 3.4. EXPERIMENTOS DE POLINIZAÇÃO E SUCESSO REPRODUTIVO

Os sistemas de cruzamento foram investigados em quatro indivíduos de *A. bruggeri* e cinco de *Q. indecora* coletados em campo e cultivados em casa de vegetação. Os seguintes experimentos de polinização controlada foram realizados: (1) autopolinização manual (n = 93 flores de *A. bruggeri* e n = 9 flores de *Q. indecora*), no qual botões florais em pré-antese foram ensacados e as flores abertas no dia seguinte foram polinizadas com pólen proveniente da mesma flor; (2) polinização cruzada manual (n = 96 flores para *A. bruggeri* e n = 9 flores para *Q. indecora*), no qual botões florais em pré-antese foram emasculados e polinizados no dia seguinte com pólen proveniente de outros indivíduos da mesma espécie. Adicionalmente, 14 indivíduos (n = 2236 flores) de *A. bruggeri* e 33 indivíduos de *Q. indecora* (n = 288 flores) foram selecionados aleatoriamente em campo para os experimentos de polinização natural (aberta).

Para cada experimento de polinização controlada e para a polinizada aberta, a taxa de frutificação foi calculada como o número de frutos formados dividido pelo número de flores testadas. Além disso, a média de sementes produzidas em cada experimento foi calculada. Índices de autocompatibilidade (SCI) foram estimados para cada espécie (Lloyd & Schoen, 1992). O índice de autocompatibilidade foi calculado baseado na porcentagem de frutificação ( $SCI_f$ ) ou média de sementes por fruto ( $SCI_s$ ) via autopolinização manual em relação aos valores da polinização cruzada manual. Valores próximos a 1 é interpretado como autocompatibilidade completa e valores inferiores a 0.75 são interpretados como autoincompatibilidade parcial ou total (valor igual a zero).

### 3.5. VISITANTES FLORAIS

As observações dos visitantes florais foram realizadas em 24 indivíduos de *A. bruggeri* e em 60 indivíduos de *Q. indecora*. O comportamento dos visitantes florais foi registrado no início da manhã (8:00h), ao meio do dia (12:00h) e no fim da tarde (16:00h), a fim de cobrir diferentes períodos de forrageamento, ficando de 15 a 30 minutos em frente as touceiras dos indivíduos das duas espécies. Devido a dificuldades em acessar a área de estudo durante a noite, não foi possível observar e registrar visitantes noturnos. Nós registramos o tempo, frequência de visitação e o comportamento dos visitantes a fim de determinar seu papel na interação (e.g. polinizador, pilhador de recursos florais, herbívoro). A atividade dos



visitantes florais foi observada a olho nu e registrada através de fotos e vídeos. Visitantes invertebrados foram coletados com o auxílio de rede entomológica, eutanaziados em câmara contendo algodão impregnado com éter, armazenados em álcool 70% e levados para o laboratório para posterior identificação, e vertebrados foram registrados através de fotos e vídeos para posterior identificação.

## 4. RESULTADOS

### 4.1. FENOLOGIA REPRODUTIVA E BIOLOGIA FLORAL

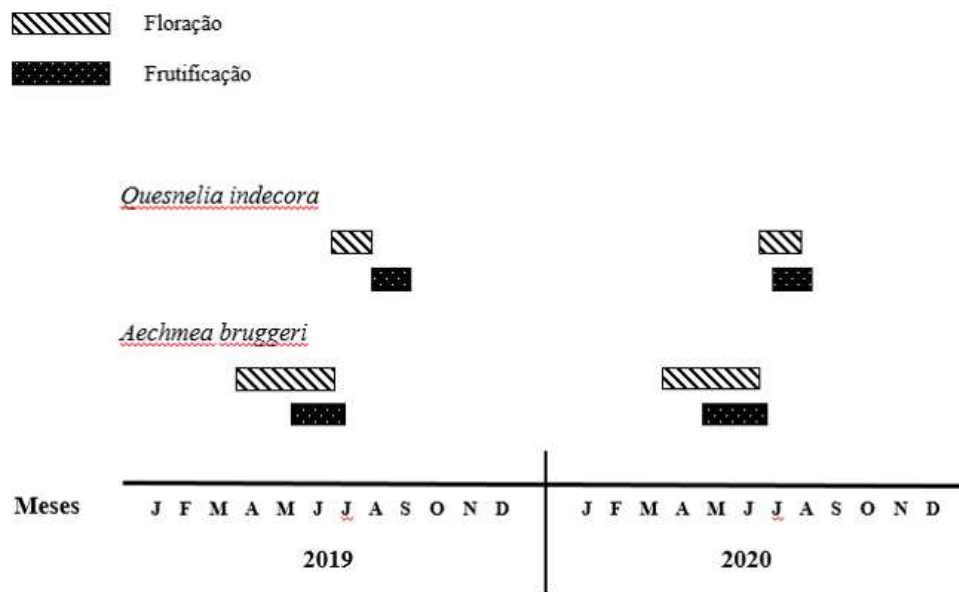
*Aechmea bruggeri* iniciou seu período de floração no fim da estação chuvosa, estendendo este evento pela estação seca. Houve uma sobreposição entre os períodos de floração e frutificação e os frutos maduros também estavam disponíveis durante a estação seca (Figura 3). De acordo com Newstrom et al. (1994), o padrão individual de floração pode ser classificado como anual (indivíduos com um único evento de floração por ano) com duração intermediária (variando de um a cinco meses), mostrando uma assincronia entre os indivíduos. De acordo com Gentry (1974), a floração dessa espécie se encaixa no padrão *steady-state*, onde as plantas produzem poucas flores por dia durante um longo período de tempo (geralmente um mês ou mais).

O potencial reprodutivo dessa espécie (total de flores produzidas/indivíduo) foi de  $159 \pm 28$ , com aproximadamente 11 flores abertas por dia. As flores apresentam brácteas róseo-avermelhadas, sépalas marrom-esverdeadas e pétalas lilases, com a inflorescência a cerca de um metro acima do solo. A corola é tubular, com comprimento médio de  $1.37 \pm 0.11$  cm. As flores abrem da base para o topo da inflorescência (Figura 4). A antese se inicia próximo do meio-dia e as flores permanecem abertas por um período de 24 h. o volume médio de néctar produzido foi de  $9.79 \pm 3.34$   $\mu$ L, com concentração de açúcares variando de 30 a 33%. A quantidade total de açúcar encontrada foi de 3.49 mg por flor (Tabela 1). Uma diminuição no volume médio de néctar foi observada quatro horas depois do início da antese ( $0.70 \pm 0.75$   $\mu$ L), atingindo zero microlitros nas flores senescentes.

*Quesnelia indecora* completou seu ciclo de floração e frutificação dentro do período seco do ano. Assim como *A. bruggeri*, o padrão fenológico de floração individual e populacional de *Q. indecora* foi anual, com os indivíduos florescendo assincronicamente com um a cinco meses de duração (Figura 3). De acordo com Gentry (1974), a floração dessa espécie também pode se encaixar no padrão *steady-state*.

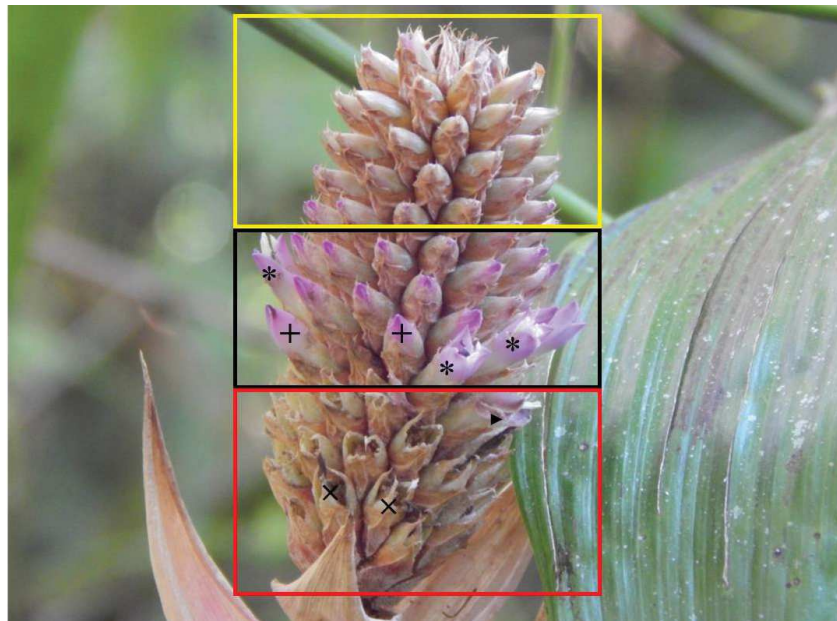
A espécie apresentou potencial reprodutivo de  $8 \pm 3$  flores/indivíduo, com uma flor abrindo por dia. As flores possuem brácteas róseas, sépalas e pétalas roxas e o comprimento médio da corola foi de  $4.42 \pm 0.2$  cm, com o pedúnculo da inflorescência recurvado e caindo aproximadamente a 10 cm do solo. A antese se iniciou por volta da 06:00 da manhã, com aproximadamente 26 h de disponibilidade da flor aberta. *Quesnelia indecora* não apresentou uma ordem de abertura das flores na inflorescência (Figura 5). No momento de abertura da flor, o volume médio de néctar foi de  $7.58 \pm 3.96$   $\mu$ L, com concentração de açúcares variando de 31 a 33%. A quantidade total de açúcares encontrado no néctar foi de 2.79 mg de açúcar por flor (Tabela 1). Uma diminuição do volume médio de néctar também foi observada quatro horas depois do início da antese ( $1.83 \pm 1.84$   $\mu$ L), atingindo zero microlitros nas flores senescentes.

Figura 3 – Fenologia reprodutiva de *Aechmea bruggeri* e *Quesnelia indecora*.



Fonte: Elaborado pelo autor (2021).

Figura 4 – Inflorescência de *Aechmea bruggeri* em diferentes estágios fenológicos.



Nota: Botões florais (amarelo); flores em pré-antese (+) e antese (\*) (preto); flores senescentes (•) e frutos (x) (vermelho). Fonte: Elaborado pelo autor (2021).

Figura 5 – Inflorescência de *Quesnelia indecora* em diferentes estágios fenológicos.



Nota: Botão floral (x); flores em antese (\*); flores senescentes (•). Fonte: Elaborado pelo autor (2021).

Tabela 1 – Biologia floral de *Aechmea bruggeri* e *Quesnelia indecora*.

	<i>A. bruggeri</i>	<i>Q. indecora</i>
Cor da corola	Lilás	Roxa
Comprimento da corola (cm)	1.37 ± 0.11 (10 flores)	4.42 ± 0.2 (3 flores)
Nº de flores por inflorescência	159 ± 28 (14 inflorescências)	8 ± 3 (33 inflorescências)
Nº de flores abertas por dia	11 ± 1 (2 inflorescências)	2 ± 0.5 (2 inflorescências)
Horário de abertura	12:00 h	06:10 h
Disponibilidade da flor aberta	24:00 h	26:00 h
Volume de néctar (µL)	9.79 ± 3.34 (20 flores)	7.58 ± 3.96 (6 flores)
Variação da concentração de açúcar no néctar (%)	30 – 33 (10 flores)	31 – 33 (3 flores)
Quantidade total de açúcar (mg)	3.49	2.79

Nota:  $X \pm s$  = média ± SD. Fonte: Elaborado pelo autor (2021).

#### 4.2. EXPERIMENTOS DE POLINIZAÇÃO E SUCESSO REPRODUTIVO

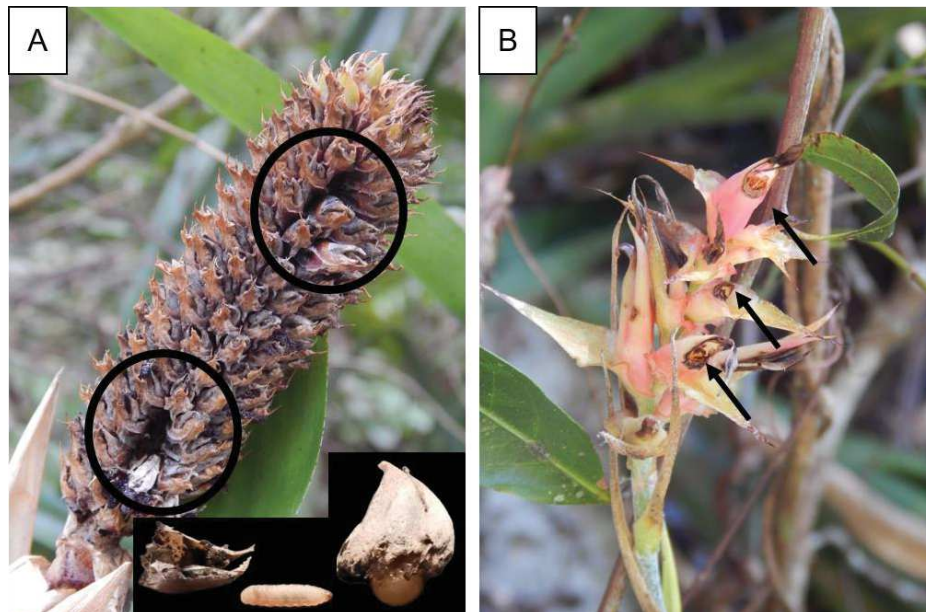
*Aechmea bruggeri* apresentou uma maior taxa de frutificação no tratamento de polinização cruzada manual (88%), comparado ao tratamento de autopolinização manual (9.6%). A média de sementes da autopolinização manual foi de  $21.06 \pm 2.71$  e da polinização cruzada manual foi  $32 \pm 2.23$ . Os índices  $SCI_f$  e  $SCI_s$  foram de 0.10 e 0.65, respectivamente, o que indica uma autoincompatibilidade parcial.

Sob condições naturais, *A. bruggeri* apresentou taxa de frutificação variando de 0% (devido a predação total dos frutos; Figura 6A) no primeiro ano de experimento a 87% no segundo ano. Para frutos não predados, a média de sementes formadas foi de  $32 \pm 3.02$  (Tabela 2).

Os indivíduos de *Q. indecora* também apresentaram maior taxa de frutificação no tratamento de polinização cruzada manual (100%) comparada à autopolinização manual (0%). A média de sementes produzidas na autopolinização manual foi 0 e na polinização cruzada manual foi de  $92 \pm 6.21$ . Os índices  $SCI_f$  e  $SCI_s$  foram 0.0, o que indica uma autoincompatibilidade total para a espécie. Sob condições naturais, as espécies apresentaram taxa de frutificação variando de 0% no primeiro ano a 100% no segundo ano (Tabela 2). Os

indivíduos de *Q. indecora* também sofreram alta predação dos frutos. Dos 33 indivíduos selecionados, 18 apresentaram destruição parcial ou total das infrutescências (Figura 6B). Não foi possível identificar qual visitante foi responsável pelos danos, e mais observações são necessárias para verificar a possível presença de predadores noturnos. Para frutos não predados, a média de sementes formadas foi de  $90 \pm 7.91$  (Tabela 2).

Figura 6 – Predação dos frutos.



Nota: A – *Aechmea bruggeri*; larvas de Curculionidae se alimentando dos frutos. B – *Quesnelia indecora*. Fonte: Elaborado pelo autor (2021).

Tabela 2 – Taxa de frutificação e número de sementes viáveis por fruto (média  $\pm$  SD) de

	Polinização cruzada manual	Autopolinização manual	Polinização natural (aberta)	Número de sementes/frutos
<i>A. bruggeri</i>	88% (85/96) (N = 1)	9.6% (9/93) (N = 1)	0%* (2019) 87% (2020) (995/2236) (N = 14)	$32 \pm 3.02$ (50 frutos)
<i>Q. indecora</i>	89% (8/9) (N = 2)	0 (0/9) (N = 2)	0%* (2019) 100% (2020) (79/288) (N = 33)	$90 \pm 7.91$ (50 frutos)

*Aechmea bruggeri* e *Quesnelia indecora* depois dos experimentos de polinização.

Nota: O número de plantas usadas em cada tratamento é dado em parênteses (N). O número de frutos formados e o número de flores testadas são dados em parênteses (frutos/flor). O \* indica que os resultados de 0% são de inflorescências totalmente predadas. Fonte: Elaborado pelo autor (2021).

### 4.3. VISITANTES FLORAIS

Oito espécies de visitantes florais foram coletadas, seis visitando *A. bruggeri* e três visitando *Q. indecora*, com uma única espécie sendo comum para ambas as plantas.

**4.3.1. Visitantes de *Aechmea bruggeri*** – As visitas iniciaram no início da manhã, por volta das 7:00h. O beija-flor *Thalurania glaucopis* Gmelin, 1788 (Figura 7A-B) fez visitas frequentes após a abertura das flores, geralmente entre 13:00 e 16:00h. Nós observamos a presença de indivíduos machos e fêmeas da espécie, que se revezavam durante as visitas, com duração entre 3-5 segundos e intervalos de cerca de 10 minutos entre elas. Em busca de néctar, eles introduziam o bico na flor, removendo o néctar e conseqüentemente pólen, forrageando todas as flores abertas de um indivíduo, e então partindo para a inflorescência de outro indivíduo.

Menos frequente, o beija-flor *Phaethornis pretrei* Lesson & Dellatre, 1839 apresentou o mesmo comportamento de *T. glaucopis*, e suas visitas apresentaram um menor tempo de duração e maior intervalo entre elas, já que comportamentos agressivos de *T. glaucopis* em relação a *P. pretrei* foram registrados. Por muitas vezes, foi possível registrar *T. glaucopis* pousado em galhos próximos a indivíduos de *A. bruggeri*, impedindo que outras aves visitassem as flores, como aconteceu com *P. pretrei*. Quando ele se aproximava das flores, era atacado e perseguido por *T. glaucopis*, impedindo-o de visitar todos os indivíduos naquele local.

Com relação aos invertebrados, nas primeiras horas da manhã foi observada a presença de um grande número de indivíduos machos e fêmeas de *Drosophila* sp. visitando e circundando as flores em pré-antese (Figura 7C-D). Besouros da família Curculionidae foram registrados nas brácteas da inflorescência. Sempre em uma média de cinco indivíduos por inflorescência, os Curculionidae esperavam o momento da antese para que se alimentassem de pólen (Figura 7E-G). Com as flores abertas, eles usavam suas pernas para raspar as anteras, removendo o pólen, e depois as descartavam após se alimentar do pólen. Larvas também foram encontradas nos frutos, causando destruição parcial ou total, tornando-os ocos (Figura 6A).

A borboleta *Strymon oreala* Hewitson, 1868 foi registrada somente duas vezes, voando ao redor da inflorescência e introduzindo sua probóscide nas flores para coletar néctar (Figura 7H-I). Os registros foram feitos no meio da tarde, entre 15:00 e 16:00h. A abelha *Trigona* cf. *braueri* Friese, 1900, foi a espécie com menos registros, visitando somente três

vezes. Essa espécie forrageava a flor em busca de néctar localizado no fim do tubo da corola. Por se tratar de uma flor pequena, a abelha tocava a antera e liberava o pólen, causando transferência dos grãos entre os indivíduos.

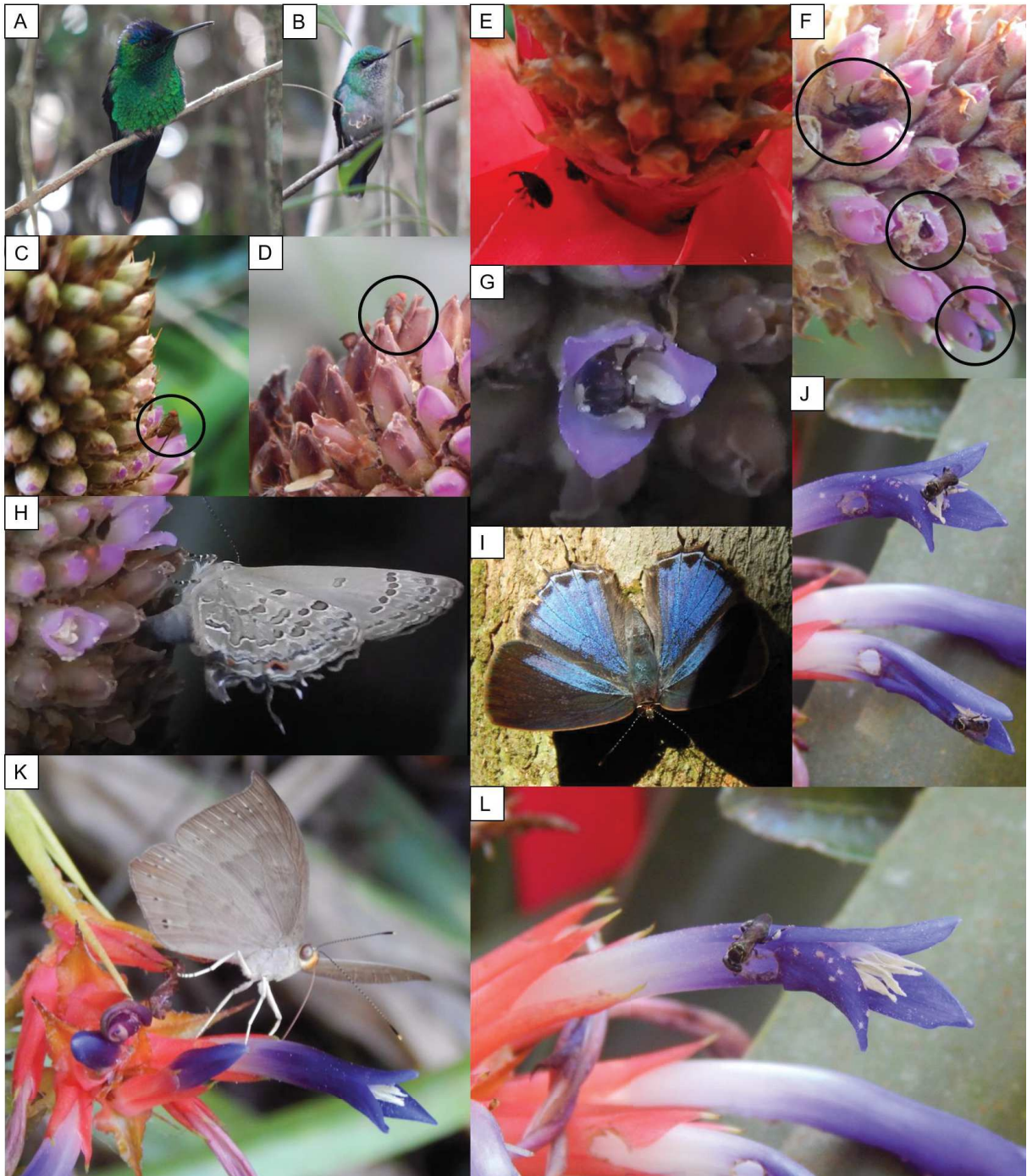
Baseado nos comportamentos registrados, foi possível classificar *Drosophila* sp. e *Strymon oreala* como ladrões de néctar, já que elas usam as flores sem necessariamente transferir pólen para outras plantas e sem causar danos às estruturas florais. Os besouros Curculionidae, por causarem danos às estruturas florais em busca pelo recurso apresentaram comportamento ladrões de pólen. Os beija-flores *T. glaucopis* e *P. pretrei* foram considerados espécies polinizadoras, já que para acessar o recurso disponível, o pólen acaba sendo liberado, depositado no corpo do beija-flor e sendo transferido para outras plantas. Já *Trigona* cf. *braueri*, por apresentar ambos os comportamentos, foi considerada polinizadora e ladrão de néctar.

**4.3.2. Visitantes de *Quesnelia indecora*** – Para esta espécie, foram registrados três visitantes florais: *Trigona* cf. *braueri*, *Plebeia* sp. e *Eurybia pergaea* Geyer, 1832.

*Trigona* cf. *braueri* (Figura 7J,L) foi considerada o visitante mais frequente, com 23 visitas. Foi possível registrar que, além de acessar o néctar no fundo da flor através abertura do tubo da corola (consequentemente causando a transferência dos grãos de pólen para outros indivíduos), essa abelha também danificou a base da flor para acessar o néctar (Figura 7L). O mesmo comportamento foi observado para *Plebeia* sp. A borboleta *E. pergaea* mostrou comportamento similar ao de *S. oreala*, desenrolando a probóscide para acessar o néctar pela abertura da corola (Figura 7K). A diferença é que essa espécie não seguiu um padrão de visitação floral, como registrado para *S. oreala*.

Devido a esses comportamentos, *E. pergaea* foi classificada como ladrão de néctar, sem transferir pólen para outras plantas. As abelhas *T. cf. braueri* e *Plebeia* sp. exibiram comportamentos de ladrões de néctar (causando danos à estrutura da flor) e polinizadores eventuais, ao acessar o néctar pela abertura da corola.

Figura 7 – Visitantes florais de *Aechmea bruggeri* e *Quesnelia indecora*.



Nota: A – macho de *Thalurania glaucopsis*; B – fêmea de *T. glaucopsis*; C-D – Indivíduos de *Drosophila* sp.; E-G – Indivíduos de Curculionidae; H-I – *Strymon oreala*; J, L – *Trigona* cf. *braueri*; K – *Eurybia pergaea*. Fonte: Elaborado pelo autor (2021).



## 5. DISCUSSÃO

Não houve variação nos períodos de floração e frutificação de ambas as espécies ao longo dos dois ciclos reprodutivos. O padrão fenológico contínuo ou *steady-state* (i.e. plantas que produzem poucas flores/frutos a cada dia e por um longo período de tempo, Gentry, 1974) registrado para *A. bruggeri* e *Q. indecora* aponta essas bromélias como importantes mantenedoras de fonte de alimento para os polinizadores na área de estudo. O padrão de floração *steady-state* é geralmente relacionado a plantas visitadas por polinizadores *trapliners*, como beija-flores e muitas abelhas tropicais, caracterizado por possuir uma rota repetida e fixa de visitação, sendo capazes de cobrir longas distâncias (Gentry, 1974; Janzen, 1971; Tello-Ramos et al., 2015). Visitas por *trapliners* são comuns em Bromeliaceae (Canela & Sazima, 2003a; Kessler et al., 2020), já tendo sido relatado para outras espécies de *Aechmea* (Canela & Sazima, 2003a; Kamke et al., 2011; Lenzi et al., 2006; Pool-Chalé et al., 2018; Scrok & Varassin, 2011).

*Aechmea bruggeri* apresentou a maioria de características florais para ornitofilia: flores sem cheiro, corola tubular, brácteas do pedúnculo da inflorescência róseo-avermelhadas, produção de néctar durante toda antese diurna (Faegri & Van Der Pijl, 1979). No entanto, a concentração de açúcar no néctar é relacionada a polinização por borboleta e/ou mariposa (Krömer et al., 2008). Muitas espécies de bromélias ainda são pouco conhecidas a respeito de seus insetos polinizadores (Krömer et al., 2008). Apesar de *S. oreala* ter apresentado um comportamento de ladrão de néctar, uma grande variedade de outros insetos visitou *A. bruggeri*. Nossos resultados sugerem que *A. bruggeri* é uma planta generalista, entretanto, mais análises incluindo observações de visitantes noturnos são importantes para elucidar o tipo de sistema de polinização desta espécie.

Os indivíduos de *A. bruggeri* produziram o maior volume de néctar no momento de abertura da flor, com a concentração de açúcares sendo mantida por todo período da antese. Essa dinâmica de produção de um maior volume de néctar no momento da antese é comum entre espécies de Bromeliaceae (Canela & Sazima, 2003a; Machado & Semir, 2006; Schmid et al., 2011). Néctares com alta concentração de açúcares tendem a atrair e prender a atenção do visitante, e quando presente em pequenas quantidades, porém suficientes, como observado em *A. bruggeri*, força o animal a visitar o maior número de flores, aumentando as chances de haver polinização cruzada (Baker, 1975).

A média de produção de néctar por *A. bruggeri* (9.79  $\mu$ L) pode ser considerada baixa, comparada a outras espécies ornitófilas do mesmo gênero com corola tubular mais longas, como *A. beeriana* LBSm & MASpencer (37  $\mu$ L; Nara & Webber, 2002) e *A. pectinata* Baker (79.5  $\mu$ L; Canela & Sazima, 2003a), além de bromélias de outros gêneros como *Billbergia horrida* Regel e *Tillandsia polystachia* (L.) L. (64.1  $\mu$ L e 43.7  $\mu$ L, respectivamente; Tagliati et al., 2018). Baixos volumes de néctar similares a *A. bruggeri* foram observados para as espécies de corola curta *A. caudata* Lindm. (15.5  $\mu$ L; Kamke et al., 2011), onde abelhas foram registradas como um importante visitante para sucesso na polinização, e para *A. bracteata* (Sw.) Griseb (4.64  $\mu$ L; Pool-Chalé et al., 2018), cuja baixa produção de néctar foi diretamente relacionada ao pequeno tamanho da corola. Insetos, principalmente abelhas, são visitantes florais frequentes em muitas bromélias com corola curta com características ornitófilas (Araujo et al., 2004; Lenzi et al., 2006; Nara & Webber, 2002) e também podem ter um importante papel no sistema de polinização dessas espécies devido a sua alta frequência nas flores. Como uma guilda de abelhas não foi observada frequentemente visitando *A. bruggeri*, cuja polinização foi realizada principalmente por beija-flores, o baixo volume de néctar produzido para essa espécie está provavelmente associado ao seu curto comprimento da corola.

*Thalurania glaucopis* foi o polinizador efetivo de *A. bruggeri*, corroborando a estreita relação mutualística desse grupo de plantas com beija-flores da família Trochilidae (Sick, 1985). Essa ave também foi considerada o principal polinizador para outras espécies de *Aechmea*, como *A. pectinata* (Canela & Sazima, 2003a), *A. lindenii* (Lenzi et al., 2006) e *A. nudicaulis* (Schmid et al., 2011), assim como para diversos outros gêneros de Bromeliaceae (Kessler et al., 2020). O comportamento agonístico e territorial dessa espécie em relação a outros beija-flores já foi relatado por Canela & Sazima (2003a) para *A. pectinata*. Embora *P. pretrei* seja considerado o beija-flor polinizador mais efetivo para outras espécies de Bromeliaceae, como *A. constantinii* (Mez) L.B.Sm (Rios et al., 2010), *Alcantarea turgida* Versieux & Wand (Versieux & Wanderley, 2007), *Tillandsia geminiflora* Brogn., *T. polystachia* (L.) L. e *T. stricta* Sol. (Tagliati et al., 2018), a frequência das visitas nas flores de *A. bruggeri* e conseqüentemente, sua importância no sucesso total da polinização desta espécie foi prejudicada pelo comportamento agonístico de *T. glaucopis*.

Embora polinização por beija-flores já tenha sido relatado para outras espécies de *Quesnelia*, como *Q. arvensis* (Vell.) Mez, *Q. humilis* Mez e *Q. lateralis* Wawra (Kessler et al., 2020), em nosso estudo, *Q. indecora* não foi visitada por espécies de beija-flores, embora

apresente alguns traços florais característicos de ornitofilia, como a corola tubular, brácteas do pedúnculo da inflorescência róseo-avermelhadas e néctar com alta concentração de açúcares (Faegri & Van Der Pijl, 1979; Hainsworth & Wolf, 1976). Isso pode ser explicado pela baixa produção de flores, que ocasiona na baixa oferta dos recursos florais, já que essa espécie secreta pouco ou nenhum volume de néctar. Como a planta oferece uma pequena quantidade de néctar e as abelhas possuem uma alta frequência de visitação durante todo o tempo de disponibilidade da flor, elas estariam esgotando este recurso, além de danificar as flores para removê-lo, dificultando a atração dos beija-flores. Outra explicação para a ausência de visitação destas aves nesta espécie seria relacionada à exposição das flores. Durante o desenvolvimento da inflorescência, o pedúnculo tomba e fica próximo ao solo, se misturando na vegetação e posicionando-se fora do campo visual dos beija-flores, dificultando o acesso destes visitantes. Blem et al. (1997) relataram que o beija-flor *Selasphorus rufus* Gmelin, 1788, apresenta preferência por fontes de sacarose variando de 25 cm a 3 m de altura, sendo este comportamento interpretado como uma maneira de se evitar a predação desses indivíduos. Além disso, eles pontuaram que flores mais altas são mais visíveis no campo de visão destes animais. Henderson et al. (2001) demonstraram que não somente esta espécie de beija-flor, mas também outras, possuem habilidade cognitiva para lembrar a localização de certa flor, mostrando preferência para aquelas mais altas. Como em *Q. indecora* as inflorescências estavam aproximadamente a 10 cm do chão, isso pode explicar a não visitação de beija-flores. A atração por cor de cada grupo também pode ser levada em consideração. Enquanto abelhas e borboletas apresentam preferência por cores dos espectros amarelo-rosa-violeta e amarelo-azul-vermelho-laranja (Faegri & Van Der Pijl, 1979; Weiss, 2009; Westerkamp, 1997), respectivamente, aves tendem a se atrair por cores do espectro vermelho (Varassin & Amaral-Neto, 2014), que mesmo presente nas brácteas de *Q. indecora*, se misturam na folhagem.

Polinização por dípteros é altamente distribuída entre as angiospermas basais, sendo encontrada em Cabombaceae, todas as famílias de Austrobaileyales, algumas Annonaceae, Monimiaceae, Lauraceae, Winteraceae, Saururaceae, Piperaceae e Aristolochiaceae (Endress, 2010). As flores polinizadas por este grupo são geralmente hermafroditas e protogênicas, com produção de odor e regulação de temperatura (termogênese). A produção de néctar não é comum e outros recursos florais estão disponíveis, como pólen, calor, abrigo e locais para reprodução (Larson et al., 2001; Endress, 2010). As interações entre bromélias e moscas foram pouco investigadas, com registros somente para o gênero *Aechmea* (Dejean & Olmsted,

1997). Schmid et al. (2011) observaram a presença de dípteros da subordem Brachycera visitando *A. nudicaulis*, removendo néctar de nectários extraflorais presentes nas sépalas. Dejean & Olmsted (1997) observaram uma grande diversidade de larvas de dípteros habitando o fitotelma de *A. bracteata* (Sw.) Griseb. Para *A. bruggeri*, os indivíduos de *Drosophila* não agem como polinizadores, mas sim como pilhadores de néctar, um dos principais recursos dietéticos dos dípteros.

Os besouros da família Curculionidae causaram sérios danos nas inflorescências de *A. bruggeri*. Além de se alimentarem de pólen, arrancando suas anteras, inúmeras larvas foram encontradas nos frutos, interferindo diretamente na reprodução da planta, uma vez que eles impedem o desenvolvimento dos frutos e acabam predando as sementes. Estudos anteriores já indicaram que adultos e larvas de Curculionidae se alimentam de uma variedade de estruturas vegetativas e reprodutivas, causando perdas nas populações de bromélias (Frank, 1999). Albertoni et al. (2016) listaram 18 espécies de besouros associados com *Hohenbergia augusta* (Vell.) E.Morren and *Vriesea friburguensis* Mez, sendo a primeira lista de besouros associados a espécies de bromélias.

Schmid et al. (2010) registraram a predação de inflorescências de bromélias por larvas de lepidóptera do gênero *Strymon*, dentre elas, *S. orela*, que se alimentou dos frutos em desenvolvimento de *A. caudata* e *A. lindenii*. Após se alimentarem, as larvas se abrigam nas rosetas dessas espécies para iniciar seu estágio de pupa. Esses autores também destacam a importância da família Bromeliaceae na manutenção da fauna de lepidóptera na Floresta Atlântica. Embora *S. orela* foi registrada neste trabalho somente se alimentando do néctar de *A. bruggeri*, futuras observações são necessárias para confirmar se essa espécie também usa *A. bruggeri* durante seu desenvolvimento larval.

As interações entre organismos não são fixas, mas mutáveis baseadas nas circunstâncias do ambiente (Zhang et al., 2015). Alguns visitantes da mesma espécie podem apresentar um papel duplo, com comportamentos mutualísticos e antagonísticos. Neste trabalho, as abelhas *T. cf. braueri* e *Plebeia* sp. apresentam comportamento como polinizadores e ladrões, sendo esse último comportamento observado mais frequentemente em *Q. indecora*, onde eles se alimentam de néctar danificando a base das flores.

Ladrões de néctar podem ter efeitos diretos ou indiretos no sucesso reprodutivo das plantas, desde danificando os órgãos reprodutivos até a remoção de recursos florais sem o benefício da polinização (Irwin et al., 2010). Entretanto, a presença de roubo de néctar não é

prova de um efeito negativo no fitness (Fumero-Cabán & Meléndez-Ackerman, 2013). Alguns estudos, por exemplo, encontraram que flores com pouco néctar pode aumentar a polinização cruzada (Lasso & Naranjo, 2003; Irwin et al., 2010; Pelayo et al., 2011; Rojas-Nossa et al., 2015; Hazlehurst & Karubian, 2016). Considerando que *Q. indecora* é totalmente dependente de um polinizador para frutificar e produzir sementes, nossos dados sobre a biologia reprodutiva sugerem que o custo de se perder recursos florais pelo roubo de néctar pode variar do máximo ao mínimo, dado a taxa de frutificação sob condições naturais. Enquanto comportamentos agonísticos das abelhas pode levar a ausência total de frutos em certos períodos da fenologia reprodutiva dessa planta, esses visitantes também possuem um papel fundamental como polinizadores, permitindo a formação de 100% dos frutos em outros períodos. Para *A. bruggeri*, o comportamento de *T. cf. braueri* parece não afetar os beija-flores na atuação como polinizadores efetivos desta espécie. Como Aguilar-Rodriguez et al. (2016) apresentaram, polinizadores secundários podem ser importantes como um sistema “a prova de falhas” para garantir a polinização de algumas espécies.

Outras interações planta-animal podem afetar negativamente o sucesso reprodutivo das espécies, interferindo em importantes processos (e.g. dispersão de sementes) para o estabelecimento de novos indivíduos em seu habitat natural. Na área de estudo, a dispersão de sementes de *A. bruggeri* está sendo severamente afetada pela predação das sementes pelos besouros da família Curculionidae. A frugivoria e predação de sementes afetando negativamente o sucesso reprodutivo já foi registrada para outras espécies de bromélias, como *A. beeriana* Smith & Spencer (Nara & Webber, 2002), *A. lindenii* (Lenzi et al., 2006), *A. nudicaulis* (L.) Griseb. (Schmid et al., 2010) e *Puya nítida* Mez (Saldarriaga, 2014). Problemas na produção e dispersão de sementes pode trazer grandes riscos a espécies ameaçadas, especialmente para aquelas que possuem distribuição restrita e alta especificidade de habitat, como *A. bruggeri*.

## 6. CONCLUSÃO

Esforços na conservação das espécies estudadas devem focar primariamente na preservação do habitat e seus polinizadores. Estudos futuros envolvendo observações de visitantes noturnos e experimentos de exclusão de polinizador serão importantes para aprofundar o conhecimento sobre a ecologia da polinização dessas espécies. No entanto, considerando a importância ecológica da família Bromeliaceae na Floresta Atlântica, este

trabalho reforça como as interações entre animais e bromélias são importantes sustentar a diversidade biológica desse remanescente florestal.

## AGRADECIMENTOS

Os autores agradecem o apoio dos colaboradores que tornaram este estudo possível, em particular Leonardo Moreira Campos Lima e Lúcio Moreira Campos Lima, gestores da RPPN Chapadão da Serra Negra. Ao SISBIO, pela concessão da autorização para coleta e transporte das espécies (SISBIO # 70113-2), e a Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de Minas Gerais (FAPEMIG), pela concessão da bolsa de mestrado do primeiro autor.

## REFÊRENCIAS

- Abrahamczyk, S., & Kessler, M. (2015). Morphological and behavioural adaptations to feed on nectar: How feeding ecology determines the diversity and composition of hummingbird assemblages. *Journal of Ornithology*, *156*, 333–347. <https://doi.org/10.1007/s10336-014-1146-5>
- Abreu, N. L. de, Menini Neto, L., & Konno, T. U. P. (2011). Orchidaceae das Serras Negra e do Funil, Rio Preto, Minas Gerais, e similaridade florística entre formações campestres e florestais do Brasil. *Acta Botanica Brasilica*, *25*(1), 58–70. <https://doi.org/10.1590/s0102-33062011000100009>
- Aguilar-Rodríguez, P. A., Krömer, T., García-Franco, J. G., & MacSwiney G, M. C. (2016). From dusk till dawn: Nocturnal and diurnal pollination in the epiphyte *Tillandsia heterophylla* (Bromeliaceae). *Plant Biology*, *18*(1), 37–45. <https://doi.org/10.1111/plb.12319>
- Aguilar-Rodríguez, P. A., Krömer, T., Tschapka, M., García-Franco, J. G., Escobedo-Sarti, J., & MacSwiney G, M. C. (2019). Bat pollination in Bromeliaceae. *Plant Ecology and Diversity*, *12*(1), 1–19. <https://doi.org/10.1080/17550874.2019.1566409>
- Aguilar-Rodríguez, P. A., MacSwiney G, M. C., Krömer, T., & García-Franco, J. G. (2014). Pollen consumption by free-living mice. *Acta Theriologica*, *59*, 361–365. <https://doi.org/10.1007/s13364-013-0164-7>
- Aguilar-Rodríguez, P. A., MacSwiney G, M. C., Krömer, T., García-Franco, J. G., Knauer, A., & Kessler, M. (2014). First record of bat-pollination in the species-rich genus *Tillandsia* (Bromeliaceae). *Annals of Botany*, *113*, 1047–1055. <https://doi.org/10.1093/aob/mcu031>
- Albertoni, F. F., Steiner, J., & Zillikens, A. (2016). The associated beetle fauna of *Hohenbergia augusta* and *Vriesea friburgensis* (Bromeliaceae) in southern Brazil. *Journal of Natural History*, *50*(47–48), 2917–2939. <https://doi.org/10.1080/00222933.2016.1218079>
- Almeida, F. F. M. de, & Carneiro, C. D. R. (1998). Origem e evolução da Serra do Mar. *Revista Brasileira de Geociências*, *28*(2), 135–150.
- Araujo, A. C., Fischer, E., & Sazima, M. (2004). As bromélias na região do Rio Verde. In O. Marques & W. Duleba (Eds.), *Estação Ecológica Juréia-Itatins: ambiente físico, flora e*

- fauna* (pp. 162–171). Holos Editora.
- Baker, H. G. (1975). Sugar concentrations in nectars from hummingbird flowers. *Biotropica*, 7(1), 37–41. <https://doi.org/10.2307/2989798>
- Basílio, G. A., Barbosa, D. E. F., Furtado, S. G., Silva, F. R., & Menini Neto, L. (2015). Community ecology of epiphytic Bromeliaceae in a remnant of Atlantic Forest in Zona da Mata, Minas Gerais State, Brazil. *Hoehnea*, 42(1), 21–31. <https://doi.org/10.1590/2236-8906-68/2013>
- Benzing, D. H. (2000). *Bromeliaceae : Profile of an Adaptive Radiation*. Cambridge University Press.
- Benzing, D. H.; Luther, H. & Bennett, B. (2000). Reproduction and life history. In Benzing, D.H (Ed), *Bromeliaceae: profile of an adaptive radiation* (pp. 245-326). Cambridge University Press.
- Benzing, D. H., & Seemann, J. (1978). Nutritional piracy and host decline: a new perspective on the epiphyte-host relationship. *Selbyana*, 2(2/3), 133–148.
- Bertoncello, R., Yamamoto, K., Meireles, L. D., & Shepherd, G. J. (2011). A phytogeographic analysis of cloud forests and other forest subtypes amidst the Atlantic forests in south and southeast Brazil. *Biodiversity and Conservation*, 20(14), 3413–3433. <https://doi.org/10.1007/s10531-011-0129-6>
- Blem, C. R., Blem, L. B., & Cosgrove, C. C. (1997). Field studies of rufous hummingbird sucrose preference: does source height affect test results? *Journal of Field Ornithology*, 68(2), 245–252.
- Bruijnzeel, L. A., Kappelle, M., Mulligan, M., & Scatena, F. N. (2011). Tropical montane cloud forests: State of knowledge and sustainability perspectives in a changing world. In L. A. Bruijnzeel, F. N. Scatena, & L. S. Hamilton (Eds.), *Tropical Montane Cloud Forests: Science for Conservation and Management*. Cambridge University Press.
- Buzato, S., Sazima, M., & Sazima, I. (2000). Hummingbird-pollinated floras at three Atlantic forest sites. *Biotropica*, 32(4), 824–841. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7429.2000.tb00621.x>
- Canela, Maria Bernadete F., & Sazima, M. (2003). Florivory by the crab *Armasas angustipes* (Grapsidae) influences hummingbird visits to *Aechmea pectinata* (Bromeliaceae). *Biotropica*, 35(2), 289–294. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7429.2003.tb00287.x>
- Canela, Maria Bernadete Ferreira, & Sazima, M. (2003). *Aechmea pectinata*: A Hummingbird-dependent bromeliad with inconspicuous flowers from the rainforest in south-eastern Brazil. *Annals of Botany*, 92(5), 731–737. <https://doi.org/10.1093/aob/mcg192>
- Cascante-Marín, A., Oostermeijer, J. G. B., Wolf, J. H. D., & den Nijs, J. C. M. (2005). Reproductive biology of the epiphytic bromeliad *Werauhia gladioliflora* in a premontane tropical forest. *Plant Biology*, 7, 203–209. <https://doi.org/10.1055/s-2005-837584>
- Cascante-Marín, Alfredo, Wolf, J. H. D., & Oostermeijer, J. G. B. (2009). Wasp florivory decreases reproductive success in an epiphytic bromeliad. *Plant Ecology*, 203(1), 149–153. <https://doi.org/10.1007/s11258-008-9522-y>
- Cavallari, M. M. (2004). Estrutura genética de populações de *Encholirium* (Bromeliaceae) e

- implicações para sua conservação (Dissertação de Mestrado. Curso de Pós-Graduação em Agronomia, Universidade de São Paulo (ESALQ/USP), Piracicaba, SP).
- Christianini, A. V., Forzza, R. C., & Buzato, S. (2012). Divergence on floral traits and vertebrate pollinators of two endemic *Encholirium* bromeliads. *Plant Biology*, *15*(2), 360–368. <https://doi.org/10.1111/j.1438-8677.2012.00649.x>
- Dejean, A., & Olmsted, I. (1997). Ecological studies on *Aechmea bracteata* (Swartz) (Bromeliaceae). *Journal of Natural History*, *31*(9), 1313–1334. <https://doi.org/10.1080/00222939700770741>
- Díaz, S., Purvis, A., Cornelissen, J. H. C., Mace, G. M., Donoghue, M. J., Ewers, R. M., Jordano, P., & Pearse, W. D. (2013). Functional traits, the phylogeny of function, and ecosystem service vulnerability. *Ecology and Evolution*, *3*(9), 2958–2975. <https://doi.org/10.1002/ece3.601>
- Drummond, G. M., Martins, C. S., Machado, A. B. M., Sebaio, F. A., & Antonini, Y. (2005). *Biodiversidade em Minas Gerais: um atlas para sua conservação (2ª)*. Fundação biodiversitas. <http://www.biodiversitas.org.br/atlas/>
- Endress, P. K. (2010). The evolution of floral biology in basal angiosperms. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, *365*, 411–421. <https://doi.org/10.1098/rstb.2009.0228>
- Faegri, K., & van der Pijl, L. (1979). *Principles of Pollination Ecology*. Elsevier. <https://doi.org/10.1016/c2009-0-00736-3>
- Feliciano, E. A., & Salimena, F. R. G. (2011). Solanaceae na Serra Negra, Rio Preto, Minas Gerais. *Rodriguésia*, *62*(1), 55–76.
- Filippon, S., Fernandes, C. D., Ferreira, D. K., Duarte, A. S., & Reis, M. S. (2012). Produção de frutos para uso medicinal em *Bromelia antiancata* (caraguatá) : Fundamentos para um extrativismo sustentável. *Revista Brasileira de Plantas Mediciniais*, *14*(3), 506–513.
- Forzza, R.C., Costa, A., Siqueira Filho, J.A., Martinelli, G., Monteiro, R.F., Santos-Silva, F., Saraiva, D. P., Paixão-Souza, B., Louzada, R.B., Versieux, L. 2015. Bromeliaceae in Lista de Espécies da Flora do Brasil. Jardim Botânico do Rio de Janeiro. Disponível em: <http://floradobrasil.jbrj.gov.br/jabot/floradobrasil/FB66>
- Frank, J. . H. (1999). Bromeliad-eating weevils. *Selbyana*, *20*(1), 40–48.
- Freitas, L., Ribeiro, P. C. C., Cancio, A. S., Machado, M. A., Sampaio, M. C., Forzza, R. C., & Viccini, L. F. (2020). Population demography, genetic variation and reproductive biology of two rare and endangered *Neoregelia* species (Bromeliaceae). *Botanical Journal of the Linnean Society*, *192*(4), 787–802. <https://doi.org/10.1093/botlinnean/boz110>
- Fumero-Cabán, J. J., & Meléndez-Ackerman, E. J. (2007). Relative pollination effectiveness of floral visitors of *Pitcairnia angustifolia* (Bromeliaceae). *American Journal of Botany*, *94*(3), 419–424. <https://doi.org/10.3732/ajb.94.3.419>
- Fumero-Cabán, J. J., & Meléndez-Ackerman, E. J. (2013). Effects of nectar robbing on pollinator behavior and plant reproductive success of *Pitcairnia angustifolia* (Bromeliaceae). *Plant Species Biology*, *28*(3), 224–234. <https://doi.org/10.1111/j.1442-1984.2012.00388.x>



- Fundação SOS Mata Atlântica (2020). Relatório técnico. In *Atlas dos remanescentes florestais da Mata Atlântica – Período 2018-2019*. São Paulo. Disponível em: <https://www.sosma.org.br/sobre/relatorios-e-balancos/>
- Galetto, L., & Bernardello, G. (2005). Rewards in flowers: Nectar. In A. Dafni, P. G. Kevan, & B. C. Husband (Eds.), *Practical Pollination Biology* (pp. 231–325). Enviroquest, Ltd.
- Gentry, A. H. (1974). Flowering phenology and diversity in tropical Bignoniaceae. *Biotropica*, 6(1), 64. <https://doi.org/10.2307/2989698>
- Givnish, T. J., Barfuss, M. H. J., Ee, B. Van, Riina, R., Schulte, K., Horres, R., Gonsiska, P. A., Jabaily, R. S., Crayn, D. M., Smith, J. A. C., Winter, K., Brown, G. K., Evans, T. M., Holst, B. K., Luther, H., Till, W., Zizka, G., Berry, P. E., & Sytsma, K. J. (2014). Adaptive radiation, correlated and contingent evolution, and net species diversification in Bromeliaceae. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 71(1), 55–78. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2013.10.010>
- González-Gómez, P. L., & Valdivia, C. E. (2005). Direct and indirect effects of nectar robbing on the pollinating behavior of *Patagona gigas* (Trochilidae). *Biotropica*, 37(4), 693–696. Disponível em: <https://doi.org/10.1111/j.1744-7429.2005.00088.x>
- Gouda, E. J. (2018). Encyclopaedia of Bromeliads. Encyclopaedia of Bromeliads version 4. <https://bromeliad.nl/encyclopedia/>
- Grohme, S., Steiner, J., & Zillikens, A. (2007). Destruction of floral buds in the bromeliad *Vriesea friburgensis* by the phytophagous larvae of the wasp *Eurytoma* sp in southern Brazil (Hymenoptera: Eurytomidae). *Entomologia Generalis*, 30(2), 167–172. <https://doi.org/10.1127/entom.gen/30/2007/167>
- Hainsworth, F. R., & Wolf, L. L. (1976). Nectar characteristics and food selection by hummingbirds. *Oecologia (Berl.)*, 25, 101–113.
- Hazlehurst, J. A., & Karubian, J. O. (2016). Nectar robbing impacts pollinator behavior but not plant reproduction. *Oikos*, 000, 001–009. <https://doi.org/10.1111/oik.03195>
- Henderson, J., Hurly, T. A., & Healy, S. D. (2001). Rufous hummingbirds' memory for flower location. *Animal Behaviour*, 61(5), 981–986. <https://doi.org/10.1006/anbe.2000.1670>
- Hornung-Leoni, C. T., González-Gómez, P. L., & Troncoso, A. J. (2013). Morphology, nectar characteristics and avian pollinators in five Andean *Puya* species (Bromeliaceae). *Acta Oecologica*, 51, 54–61. <https://doi.org/10.1016/j.actao.2013.05.010>
- Irwin, R. E., Bronstein, J. L., Manson, J. S., & Richardson, L. (2010). Nectar robbing: Ecological and evolutionary perspectives. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 41, 271–292. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.110308.120330>
- Janzen, D. H. (1971). Euglossine bees as long-distance pollinators of tropical plants. *Science*, 171(3967), 203–205. <https://doi.org/10.1126/science.171.3967.203>
- Kaehler, M., Varassin, I. G., & Goldenberg, R. (2005). Polinização em uma comunidade de bromélias em floresta atlântica alto-montana no estado do Paraná, Brasil. *Revista Brasileira de Botânica*, 28(2), 219–228. <https://doi.org/10.1590/s0100-84042005000200003>
- Kamke, R., Schmid, S., Zillikens, A., Lopes, B. C., & Steiner, J. (2011). The importance of

- bees as pollinators in the short corolla bromeliad *Aechmea caudata* in southern Brazil. *Flora*, 206(8), 749–756. <https://doi.org/10.1016/j.flora.2010.12.004>
- Kessler, M., Abrahamczyk, S., & Krömer, T. (2020). The role of hummingbirds in the evolution and diversification of Bromeliaceae: Unsupported claims and untested hypotheses. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 192(4), 592–608. <https://doi.org/10.1093/botlinnean/boz100>
- Krömer, T., Kessler, M., Lohaus, G., & Schmidt-Lebuhn, A. N. (2008). Nectar sugar composition and concentration in relation to pollination syndromes in Bromeliaceae. *Plant Biology*, 10, 502–511. <https://doi.org/10.1111/j.1438-8677.2008.00058.x>
- Larson, B. M. H., Kevan, P. G., & Inouye, D. W. (2001). Flies and flowers: taxonomic diversity of anthophiles and pollinators. *The Canadian Entomologist*, 133(4), 439–465. <https://doi.org/10.4039/Ent133439-4>
- Lasso, E., & Ackerman, J. D. (2004). The flexible breeding system of *Werauhia sintenisii*, a cloud forest bromeliad from Puerto Rico. *Biotropica*, 36(3), 414–417.
- Lasso, E., & Naranjo, M. E. (2003). Effect of pollinators and nectar robbers on nectar production and pollen deposition in *Hamelia patens* (Rubiaceae). *Biotropica*, 35(1), 57–66. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7429.2003.tb00262.x>
- Le Saout, S., Hoffmann, M., Shi, Y., Hughes, A., Bernard, C., Brooks, T. M., Bertzky, B., Butchart, S. H. M., Stuart, S. N., Badman, T., & Rodrigues, A. S. L. (2013). Protected areas and effective biodiversity conservation. *Science*, 342(6160), 803–805. <https://doi.org/10.1126/science.1239268>
- Lenzi, M., Matos, J. Z. de, & Orth, A. I. (2006). Variação morfológica e reprodutiva de *Aechmea lindenii* (E. Morren) Baker var. *lindenii* (Bromeliaceae). *Acta Botanica Brasílica*, 20(2), 487–500.
- Lloyd, D. ., & Schoen, D. . (1992). Self- and cross-fertilization in plants: I. Functional dimensions. *International Journal of Plant Sciences*, 153(3), 358–369.
- Luther, H. E. (2008). An alphabetical list of bromeliad binomials. *The Bromeliad Society International*, 110.
- Machado, C. G., & Semir, J. (2006). Fenologia da floração e biologia floral de bromeliáceas ornitófilas de uma área da Mata Atlântica do Sudeste brasileiro. *Revista Brasileira de Botânica*, 29(1), 163–174. <https://doi.org/10.1590/s0100-84042006000100014>
- Magalhães, A. F. P., Maruyama, P. K., Tavares, L. A. F., & Martins, R. L. (2018). The relative importance of hummingbirds as pollinators in two bromeliads with contrasting floral specializations and breeding systems. *Botanical Journal of the Linnean Society*, XX, 1–11.
- Marques, J. S., Tagliati, M. C., & Faria, A. P. G. (2015). Diurnal versus nocturnal pollination success in *Billbergia horrida* Regel (Bromeliaceae) and the first record of chiropterophily for the genus. *Anais Da Academia Brasileira de Ciências*, 87(2), 835–842. <https://doi.org/10.590/0001-3765201520140340>
- Marrero, C., Garcia, J.E., Farrera, J., Mendonza, M., Stambury, N., Batista, R. & Schargel, W. (1996). Invertebrados asociados a las bromélias en el Parque Nacional General Cruz Carrillo (Guaramacal edo. Trujillo Venezuela). *BioLlania* 12, 143-144.

- Martinelli, G. (1994). *Reproductive biology of Bromeliaceae in the Atlantic Rainforest of Southeastern Brazil*. University of St. Andrews.
- Martinelli, G. (1997). Biologia reprodutiva da Bromeliaceae na Reserva Ecológica de Macaé de Cima. In H. C. Lima & R. R. Guedes-Bruni (Eds.), *Serra de Macaé de Cima: Diversidade Florística e Conservação em Mata Atlântica* (pp. 213–250). Jardim Botânico.
- Martinelli, G., Vieira, C. M., Gonzalez, M., Leitman, P., Piratininga, A., Costa, A. F. da, & Forzza, R. C. (2008). Bromeliaceae Da Mata Atlântica Brasileira: Lista De Espécies, Distribuição E Conservação. *Rodriguésia*, 59(1), 209–258.
- Meireles, L. D., Kinoshita, L. S., & Shepherd, G. J. (2014). Composição florística da vegetação altimontana do distrito de Monte Verde (Camanducaia, MG), Serra da Mantiqueira Meridional, Sudeste do Brasil. *Rodriguesia*, 65(4), 831–856. <https://doi.org/10.1590/2175-7860201465403>
- Meireles, L. D., & Shepherd, G. J. (2015). Structure and floristic similarities of upper montane forests in Serra Fina mountain range, southeastern Brazil. *Acta Botanica Brasílica*, 29(1), 58–72. <https://doi.org/10.1590/0102-33062014abb3509>
- Menini Neto, L., Matozinhos, C. N., Abreu, N. L. de, Valente, A. S. M., Antunes, K., Souza, F. S. de, Viana, P. L., & Salimena, F. R. G. (2009). Flora vascular não-arbórea de uma floresta de gruta na Serra da Mantiqueira, Zona da Mata de Minas Gerais, Brasil. *Biota Neotropica*, 9(4), 149–161. <https://doi.org/10.1590/s1676-06032009000400015>
- Mezzonato-Pires, A. C., Salimena, F. R. G., & Bernacci, L. C. (2013). Passifloraceae na Serra Negra, Minas Gerais, Brasil. *Rodriguésia*, 64(1), 123–136.
- Milet-Pinheiro, P., Domingos-Melo, A., Olivera, J. B., Albuquerque, N. S. L., Costa, A. C. G., Albuquerque-Lima, S., Silva, M. F. R., Navarro, D. M. A. F., Maia, A. C. D., Gundersen, L.-L., Schubert, M., Dötterl, S., & Machado, I. C. (2021). A semivolatile floral scent marks the shift to a novel pollination system in Bromeliads. *Current Biology*, 31, 1–9. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2020.11.012>
- Myers, N., Mittermeier, R. A., Mittermeier, C. G., Fonseca, G. A. B. da, & Kent, J. (2000). Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature*, 403(February), 853–858. [www.nature.com](http://www.nature.com)
- Nadkarni, N. M. (1984). Epiphyte biomass and nutrient capital of a neotropical elfin forest. *Biotropica*, 16(4), 249–256. <https://doi.org/10.2307/2387932>
- Nadkarni, N. M. (1994). Diversity of species and interactions in the upper tree canopy of forest ecosystems. *American Zoologist*, 34, 70–78.
- Nara, A. K., & Webber, A. C. (2002). Biologia floral e polinização de *Aechmea beeriana* (Bromeliaceae) em vegetação de baixio na Amazônia Central. *Acta Amazonica*, 32(4), 571–588.
- Newstrom, L. E., Frankie, G. W., & Baker, H. G. (1994). A new Cclassification for plant phenology based on flowering patterns in lowland tropical rain forest Trees at La Selva , Costa Rica. *Biotropica*, 26(2), 141–159.
- Oliveira-Filho, A. T. (2009). Classificação das fitofisionomias da América do Sul cisandina tropical e subtropical: proposta de um novo sistema - prático e flexível - ou uma injeção a mais de caos? *Rodriguésia*, 60(2), 237–258. <https://doi.org/10.1590/2175->

7860200960201

- Oliveira-Filho, A. T., & Fontes, M. A. L. (2000). Patterns of floristic differentiation among Atlantic Forests in southeastern Brazil and the influence in climate. *Biotropica*, 32(4b), 793–810.
- Oliveira, A. M. S., Peixoto, P. H. P., Barbosa, B. C., & Faria, A. P. G. (2021). Reproductive success, herbivory and ex situ conservation of *Neoregelia ibitipocensis* (Bromeliaceae): An endemic and endangered species from the Atlantic Forest. *Australian Journal of Botany*, 69(4), 237–246. <https://doi.org/10.1071/BT21011>
- Palacios-Mosquera, Y., Mondragón, D., & Santos-Moreno, A. (2019). Vertebrate florivory of vascular epiphytes: the case of a bromeliad. *Brazilian Journal of Biology*, 79(2), 201–207. <https://doi.org/10.1590/1519-6984.176023>
- Pelayo, R. C., Rengifo, C., & Soriano, P. J. (2011). Avian nectar robbers of *Passiflora mixta* (Passifloraceae): Do they have a positive effect on the plant? *Interciencia*, 36(8), 587–592.
- Piacentini, V. D. Q., & Varassin, I. G. (2007). Interaction network and the relationships between bromeliads and hummingbirds in an area of secondary Atlantic rain forest in southern Brazil. *Journal of Tropical Ecology*, 23(6), 663–671. <https://doi.org/10.1017/S026646740700449X>
- Pool-Chalé, M., Ramírez-Morillo, I., Carnevali Fernández-Concha, G., & Hornung-Leoni, C. T. (2018). Reproductive biology of *Aechmea bracteata* (Sw.) Griseb. (Bromelioideae: Bromeliaceae). *Plant Biology*, 20(1), 113–120. <https://doi.org/10.1111/plb.12645>
- Richardson, B. A. (1999). The bromeliad microcosm and the assessment of faunal diversity in a neotropical forest. *Biotropica*, 31(2), 321–336. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7429.1999.tb00144.x>
- Rios, P. A. F., Da Silva, J. B., & Moura, F. D. B. P. (2010). Visitantes florais de *Aechmea constantinii* (Mez) L. B. Sm. (Bromeliaceae) em um remanescente da Mata Atlântica do Nordeste Oriental. *Biotemas*, 23(4), 29–36. <https://doi.org/10.5007/2175-7925.2010v23n4p29>
- Rocca, M. A., & Sazima, M. (2013). Quantity versus quality: Identifying the most effective pollinators of the hummingbird-pollinated *Vriesea rodigasiana* (Bromeliaceae). *Plant Systematics and Evolution*, 299(1), 97–105. <https://doi.org/10.1007/s00606-012-0706-5>
- Rocha, C. F. D., Cogliatti-Carvalho, L., Nunes-Freitas, A. F., Rocha-Pessôa, T. C., Dias, A. dos S., Ariani, C. V., & Morgado, L. N. (2004). Conservando uma larga porção da diversidade biológica através da conservação de Bromeliaceae. *Vidalia*, 2(1), 52–72. <https://www.researchgate.net/publication/283641477>
- Rocha, C. F. D. Da, Cogliatti-Carvalho, L., Almeida, D. R., & Freitas, A. F. N. (2000). Bromeliads: Biodiversity amplifiers. *Journal of the Bromeliad Society*, 50(2), 81–83.
- Rojas-Nossa, S. V., María Sánchez, J., & Navarro, L. (2016). Effects of nectar robbing on male and female reproductive success of a pollinator-dependent plant. *Annals of Botany*, 117, 291–297. <https://doi.org/10.1093/aob/mcv165>
- Saldarriaga, A. F. (2014). Estrategias de la reproducción sexual de *Puya nitida* (NT) Mez. (Bromeliaceae) en el Parque Nacional Natural Chingaza (Cundinamarca, Colombia). (*Departamento de Biología*. Master Thesis, Universidad Nacional de

Colombia, CO).

- Salimena, F. R. G., Matozinhos, C. N., Abreu, N. L. De, Ribeiro, J. H. C., Souza, F. S. De, & Menini Neto, L. (2013). Flora fanerogâmica da Serra Negra, Minas Gerais, Brasil. *Rodriguésia*, *64*(2), 311–320.
- Sazima, I., Buzato, S., & Sazima, M. (1996). An assemblage of hummingbird-pollinated flowers in a montane forest in southeastern Brazil. *Botanica Acta*, *109*(2), 149–160. <https://doi.org/10.1111/j.1438-8677.1996.tb00555.x>
- Sazima, Ivan, Vogel, S., & Sazima, M. (1989). Bat pollination of *Encholirium glaziovii*, a terrestrial bromeliad. *Plant Systematics and Evolution*, *168*(3–4), 167–179. <https://doi.org/10.1007/BF00936097>
- Schmid, S., Schmid, V. S., Zillikens, A., Harter-Marques, B., & Steiner, J. (2011). Bimodal pollination system of the bromeliad *Aechmea nudicaulis* involving hummingbirds and bees. *Plant Biology*, *13*(SUPPL. 1), 41–50. <https://doi.org/10.1111/j.1438-8677.2010.00348.x>
- Schmid, SIMONE, Schmid, V. S., Kamke, R., Steiner, J., & Zillikens, A. (2010). Association of three species of *Strymon* Hübner (Lycaenidae: Theclinae: Eumaeini) with bromeliads in southern Brazil. *Journal of Research on the Lepidoptera*, *42*(2003), 50–55.
- Scrok, G. J., & Varassin, I. G. (2011). Reproductive biology and pollination of *Aechmea distichanta* Lem. (Bromeliaceae). *Acta Botanica Brasilica*, *25*(3), 571–576.
- Sick, H. (1985). *Ornitologia brasileira, uma introdução*. Editora Universidade de Brasília.
- Siqueira Filho, J. A. de, & Machado, I. C. S. (2001). Biologia reprodutiva de *Canistrum aurantiacume* Morren (Bromeliaceae) em remanescente da Floresta Atlântica, Nordeste do Brasil. *Acta Botanica Brasilica*, *15*(3), 427–443. <https://doi.org/10.1590/S0102-33062001000300011>
- Smith, L. B., & Downs, R. J. (1974). Pitcairnoideae (Bromeliaceae). Flora Neotropica. Monograph 14, part 1, p. 1-658.
- Smith, L. B., & Downs, R. J. (1977). Tillandsioideae (Bromeliaceae). Flora Neotropica. Monograph 14, part 2, p. 663-1492.
- Smith, L. B., & Downs, R. J. (1979). Bromelioideae (Bromeliaceae). Flora Neotropica. Monograph 14, part 3, p.1493-2142.
- Stehmann, J. R., Forzza, R. C., Salino, A., Sobral, M., Costa, D. P. da, & Kamino, L. H. Y. (2009). Plantas da Floresta Atlântica. In *Bothalia*.
- Stiles, F. G. (1981). Geographical aspects of bird-flower coevolution, with particular reference to Central America. *Annals of Missouri Botanical Garden*, *68*, 323–351.
- Sugden, A. M., & Robins, R. J. (1979). Aspects of the ecology of vascular epiphytes in colombian cloud forests, I. The distribution of the epiphytic flora. *Biotropica*, *11*(3), 173–188. <https://doi.org/10.2307/2388037>
- Tagliati, M. C., Oliveira, H. C. de, & Faria, A. P. G. de. (2018). Fenologia reprodutiva, recursos florais e polinização de espécies de bromeliaceae em um remanescente urbano de floresta atlântica do sudeste brasileiro. *Diversidade e Gestão*, *2*(2), 139–150.
- Teixeira, R. L., Schineider, J. A. P., & Almeida, G. I. (2002). The occurrence of amphibians

- in bromeliads from a southeastern Brazilian restinga habitat, with special reference to *Aparasphenodon bruno* (Anura, Hylidae). *Brazilian Journal of Biology*, 62(2), 263–268. <https://doi.org/10.1590/S1519-69842002000200010>
- Tello-Ramos, M. C., Hurly, T. A., & Healy, S. D. (2015). Traplining in hummingbirds: Flying shortdistance sequences among several locations. *Behavioral Ecology*, 26(3), 812–819. <https://doi.org/10.1093/beheco/arv014>
- Valente, A. S. M., Garcia, P. O., Salimena, F. R. G., & Oliveira-Filho, A. T. de. (2011). Composição, estrutura e similaridade florística da Floresta Atlântica, na Serra Negra, Rio Preto - MG. *Rodriguésia*, 62(2), 321–340.
- Varassin, I. G. (2002). Estrutura espacial e temporal de uma comunidade de Bromeliaceae e seus polinizadores em floresta atlântica no sudeste do Brasil. (Phd Thesis, Universidade Estadual de Campinas, Campinas, SP).
- Varassin, I. G., & Amaral-Neto, L. P. do. (2014). Atrativos. In *Biologia da polinização* (1ª, pp. 151–170). Editora Projeto Cultural.
- Varassin, I. G., & Sazima, M. (2000). Recursos de Bromeliaceae utilizados por beija-flores e borboletas em Mata Atlântica no Sudeste do Brasil. *Bol. Mus. Biol. Mello Leitão*, 11/12, 57–70.
- Velásquez-Noriega, P., Mayta, C., Cuba, E., García E., E., Montaña-Centellas, F., & Krömer, T. (2020). Floral ecology and floral visitors of *Puya atra* (Bromeliaceae), a Bolivian endemic plant. *Ecologia En Bolivia*, 55(1), 36–45.
- Versieux, L. M., & Wanderley, M. G. L. (2007). Two new species of *Alcantarea* (Bromeliaceae, Tillandsioideae) from Brazil. *Brittonia*, 59(1), 57–64.
- Versieux, L. M., & Wendt, T. (2007). Bromeliaceae diversity and conservation in Minas Gerais state, Brazil. *Biodiversity and Conservation*, 16(11), 2989–3009. <https://doi.org/10.1007/s10531-007-9157-7>
- Versieux, L. M., & Wendt, T. (2006). Checklist of Bromeliaceae of Minas Gerais, Brazil, with notes on taxonomy and endemism. *Selbyana*, 27(2), 107–146.
- Weiss, M. R. (2009). Vision and learning in some neglected pollinators: beetles, flies, moths, and butterflies. In *Cognitive Ecology of Pollination* (pp. 171–190). Cambridge University Press. <https://doi.org/10.1017/cbo9780511542268.010>
- Westerkamp, C. (1997). Keel blossoms: Bee flowers with adaptations against bees. *Flora*, 192(2), 125–132. [https://doi.org/10.1016/S0367-2530\(17\)30767-3](https://doi.org/10.1016/S0367-2530(17)30767-3)
- Zhang, Z., Yan, C., Krebs, C. J., & Stenseth, N. C. (2015). Ecological non-monotonicity and its effects on complexity and stability of populations, communities and ecosystems. *Ecological Modelling*, 312, 374–384. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2015.06.004>