

UNIVERSIDADE FEDERAL DO RIO DE JANEIRO

**INTERAÇÃO BEIJA-FLORES E BROMÉLIAS DE UMA  
FORMAÇÃO ABERTA DE RESTINGA**

Amanda Ferreira Pinto Magalhães

2017



## **INTERAÇÃO BELJA-FLORES E BROMÉLIAS DE UMA FORMAÇÃO ABERTA DE RESTINGA**

**Amanda Ferreira Pinto Magalhães**

Dissertação de mestrado apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ciências Ambientais e Conservação como parte dos requisitos necessários à obtenção do título de Mestre em Ciências Ambientais e Conservação.

Orientador: Rodrigo Lemes Martins

Coorientador: Pietro Kiyoshi Maruyama Mendonça

Macaé, RJ  
Junho de 2017



INTERAÇÃO BEIJA-FLORES E BROMÉLIAS DE UMA FORMAÇÃO ABERTA DE  
RESTINGA

Amanda Ferreira Pinto Magalhães

Orientador: Rodrigo Lemes Martins

Coorientador: Pietro Kiyoshi Maruyama Mendonça

Dissertação de mestrado submetida ao Programa de Pós-Graduação em Ciências Ambientais e Conservação, Universidade Federal do Rio de Janeiro – UFRJ, como parte dos requisitos necessários à obtenção do título de Mestre em Ciências Ambientais e Conservação.

Aprovada por:

---

Presidente, Prof. Dr. Rodrigo Lemes Martins

---

Prof. Dr. Carlos Eduardo Pereira Nunes – UNICAMP (Titular Externo)

---

Prof. Dr. André Luiz Gomes da Silva – UFF (Titular Externo)

Macaé, RJ  
Junho de 2017

## FICHA CATALOGRÁFICA

M188i      Magalhães, Amanda Ferreira Pinto  
              Interação Beija-flores e Bromélias das Formações  
Abertas de Restinga / Amanda Ferreira Pinto  
Magalhães. -- Rio de Janeiro, 2017.  
              55 f.

              Orientador: Rodrigo Lemes Martins.  
              Coorientador: Pietro kiyoshi Maruyama Mendonça.  
              Dissertação (mestrado) - Universidade Federal do  
Rio de Janeiro, Campus Macaé, Programa de Pós  
Graduação em Ciências Ambientais e Conservação, 2017.

              1. Beija-flores. 2. Bromélias. 3. Restinga. 4.  
Aechmea nudicaulis. 5. Vriesea neoglutinosa. I.  
Martins, Rodrigo Lemes, orient. II. Mendonça, Pietro  
kiyoshi Maruyama, coorient. III. Título.

O bico do beija-flor beija a flor, beija a flor  
Toda fauna-flora grita de amor

*George Mautner*

## AGRADECIMENTOS

Ao NUPEM/UFRJ e ao PPGCIAC pela oportunidade de realizar esse trabalho.

A todo corpo docente, discente e social do NUPEM/UFRJ pela amizade, carinho e acolhimento, que desde a graduação vem contribuindo para que eu me apaixone cada dia mais pela biologia e pelo magistério.

À CAPES pela bolsa concedida.

Aos funcionários do Parque Nacional da Restinga de Jurubatiba pelo apoio.

Aos meus orientadores Rodrigo Lemes Martins e Pietro Kiyoshi Maruyama Mendonça, que tanto me ensinaram e contribuíram para o meu crescimento pessoal e profissional. Esses anos de convivência e aprendizado fizeram toda diferença. Sinto-me privilegiada por ter podido trabalhar sob a orientação de vocês. Muito obrigada por toda atenção, carinho, presteza e cooperação.

À Luisa Tavares, que foi minha companheira de trabalhos de campo, me deu força e me ajudou a superar meus limites. Sem ela, com certeza teria sido muito mais difícil.

Ao Luis Eduardo, à Viktória, Tatiana, Jaqueline e Quezia, que também contribuíram muito para a realização desse trabalho.

Aos membros da banca de qualificação pelas contribuições feitas para a melhoria desse trabalho.

Ao Rogério Peccioli pelas lindíssimas fotos.

À equipe da Escola Municipal Simar Machado Sodré, em especial à Mônica Beatriz por toda ajuda, carinho e compreensão. Fui privilegiada por ter no meu caminho uma pessoa tão especial no momento em que eu mais precisei.

À equipe de Escola Municipal Ernestina Jorge Pereira pelo apoio nessa reta final.

Aos meus amigos Nathalia Beraldini, Victor Ferrão e Viviane Silva pelas conversas, risadas, apoio e companheirismo nessa caminhada. Em especial a Nathalia, que mesmo extremamente ocupada com a pequena Marina arrumou um tempinho para me ajudar com a dissertação. E ao Victor, por ser essa pessoa maravilhosa, amigo exemplar, extremamente companheiro. Vocês estarão para sempre guardados no meu coração!

À Pamella Nivens pela colaboração no inglês.

À minha mãe, Ana Débora, e a Tetê pelo apoio incondicional. Amo vocês!

Enfim, agradeço a todos que contribuíram de alguma forma com essa caminhada, deixando ela mais leve e agradável.

# INTERAÇÃO BEIJA-FLORES E BROMÉLIAS DE UMA FORMAÇÃO ABERTA DE RESTINGA

Amanda Ferreira Pinto Magalhães

Orientador: Rodrigo Lemes Martins

Coorientador: Pietro Kiyoshi Maruyama Mendonça

Resumo da dissertação de mestrado submetida ao Programa de Pós-Graduação em Ciências Ambientais e Conservação, Universidade Federal do Rio de Janeiro – UFRJ, como parte dos requisitos necessários à obtenção do título de Mestre em Ciências Ambientais e Conservação.

Os beija-flores são os polinizadores mais importantes das bromélias, chegando a visitar cerca de 85% das espécies em diferentes comunidades. Devido às características ambientais mais severas, alguns autores têm relacionado uma baixa taxa de visitação e baixa diversidade de espécies polinizadoras nos ambientes de restinga. A hipótese central do estudo é que as formações florestais de restinga funcionam como fonte de polinizadores para as áreas de Formação Arbustiva Aberta de *Clusia*. Para testar essa hipótese, o presente estudo buscou unir dados do comportamento dos beija-flores com dados da produção de frutos e sementes de indivíduos de duas espécies de Bromeliaceae: *Aechmea nudicaulis* (L.) Griseb e *Vriesea neoglutinosa* Mez no Parque Nacional da Restinga de Jurubatiba, em Carapebus/RJ/Brasil. Após identificar as plantas visitadas pelos beija-flores como fonte de néctar, foram investigados os fatores responsáveis pela variação temporal na abundância de beija-flores em áreas de restinga aberta. Para isso, foi adotada uma abordagem de seleção de modelos, considerando o número de registro de beija-flores por período de amostragem nas faixas paralelas a mata como variável resposta e ajustando modelos generalizados lineares (GLMs) com uma distribuição Poisson. *Amazilia fimbriata* parece ser o único beija-flor residente na área de estudo. Os resultados sugerem que a restinga apresenta disponibilidade de recursos florais o ano inteiro, porém de forma não regular, não funciona como barreira para a persistência local e dispersão dos beija-flores e é capaz de suportar uma população residente de *A. fimbriata*. Além disso, este estudo evidencia a importância desses polinizadores para a manutenção da diversidade genética de populações de plantas chave nesse ambiente.

Palavras-chave: Beija-flores, Bromélias, Restinga, *Aechmea nudicaulis*, *Vriesea neoglutinosa*.

Macaé, RJ

Junho de 2017

## HUMMINGBIRDS AND BROMELIADS INTERACTION OF RESTINGA OPEN HABITATS

Amanda Ferreira Pinto Magalhães

Orientador: Rodrigo Lemes Martins

Coorientador: Pietro Kiyoshi Maruyama Mendonça

*Abstract* da dissertação de mestrado submetida ao Programa de Pós-Graduação em Ciências Ambientais e Conservação, Universidade Federal do Rio de Janeiro – UFRJ, como parte dos requisitos necessários à obtenção do título de Mestre em Ciências Ambientais e Conservação.

Hummingbirds are the most important pollinators of bromeliads, visiting about 85% of the species in some communities. Due to the relatively severe environmental characteristics, some authors suggests low visitation rates and low pollinator diversity in restinga environments. The central hypothesis of this study is that the restinga forest formations act as a source of pollinators to the Open *Clusia* Shrub Areas. Aiming to test this hypothesis, the present study sought to link hummingbird behavioral data with fruit and seed set from two species of Bromeliaceae: *Aechmea nudicaulis* (L.) Griseb and *Vriesea neoglutinosa* Mez at Jurubatiba Restinga National Park, in Carapebus/RJ/Brazil. After identifying the plants visited by hummingbirds for nectar, the factors associated to temporal variation in hummingbirds abundance in areas of open restinga were investigated. For this, a model selection approach was adopted, considering the number of hummingbirds per sampling period in sampling bands parallel to the forest as response variable and adjusting generalized linear models (GLMs) with a Poisson distribution. *Amazilia fimbriata* seems to be the only resident hummingbird within the studied open restinga area. The results suggest that areas of restinga offer floral resources all year round, but not regularly, and do not act as barriers to local persistence and dispersion of hummingbirds, being capable of supporting a resident population of *A. fimbriata*. In addition, it highlights the importance of these pollinators for the genetic diversity maintenance of key plant populations in this environment.

Key-Words: Hummingbirds, Bromeliads, Restinga, *Aechmea nudicaulis*, *Vriesea neoglutinosa*.

Macaé, RJ

Junho de 2017



## SUMÁRIO

RESUMO .....	vii
ABSTRACT .....	viii
<b>SUMÁRIO</b> .....	<b>ix</b>
ÍNDICE DE FIGURAS .....	x
ÍNDICE DE TABELAS .....	xii
<b>1 INTRODUÇÃO</b> .....	<b>1</b>
1.1 BEIJA-FLORES.....	2
1.2 BROMÉLIAS .....	3
1.3 RESTINGAS .....	5
<b>2 OBJETIVO</b> .....	<b>8</b>
<b>3 METODOLOGIA</b> .....	<b>9</b>
3.1 ÁREA DE ESTUDO.....	9
3.2 SISTEMA ESTUDADO.....	9
3.3 PROCEDIMENTOS.....	11
3.3.1 OBSERVAÇÃO DA OCORRÊNCIA, DO USO DE RECURSOS FLORAIS E ATIVIDADE DE FORRAGEAMENTO DOS BEIJA-FLORES .....	14
3.3.2 VISITAS ÚNICAS.....	14
3.3.3 EXCLUSÃO DE VISITANTES FLORAIS.....	15
3.4 ANÁLISES.....	17
<b>4 RESULTADOS</b> .....	<b>18</b>
4.1 ESPÉCIES DE PLANTAS VISITADAS POR BEIJA-FLORES.....	18
4.2 BEIJA-FLORES.....	23
4.3 VISITAS ÚNICAS.....	24
4.4 FORMAÇÃO DE FRUTOS E SEMENTES.....	27
<b>5 DISCUSSÃO</b> .....	<b>33</b>
5.1 VISITAS DE BEIJA-FLORES NA RESTINGA.....	33
5.2 BEIJA-FLORES.....	36
5.3 BEIJA-FLORES COMO POLINIZADORES DE BROMELIACEAE EM RESTINGA.....	37
<b>6 CONCLUSÃO</b> .....	<b>39</b>
<b>REFERÊNCIAS</b> .....	<b>41</b>

## ÍNDICE DE FIGURAS

- Figura 1.** Localização do Parque Nacional da Restinga de Jurubatiba, na costa sudeste do Estado do Rio de Janeiro. Fonte: Fonseca et al., 2015 ..... 11
- Figura 2 A:** Ramets de *Aechmea nudicaulis*. As folhas se dispõem espiraladamente formando uma roseta de formato fechado, que pode acumular água em seu interior servindo de abrigo ou local de reprodução para animais e sítio de germinação de algumas espécies vegetais. **B:** Inflorescência de *Aechmea nudicaulis* com botões de flores amarelas e brácteas vermelhas.....12
- Figura 3 A:** Ramets de *Vriesea neoglutinosa*. As folhas se dispõem espiraladamente, formando uma roseta de formato aberto. **B:** Detalhe da flor de *Vriesea neoglutinosa* de coloração amarela, formato tubular e brácteas vermelhas.....12
- Figura 4.** Imagem da área de estudo localizada Parque Nacional da Restinga de Jurubatiba em Formação Arbustiva Aberta de *Clusia*. A imagem mostra em diferentes cores os três transectos (I, J, K) com diferentes distâncias da borda da mata. A- Mata Periodicamente Inundada B- Formação Arbustiva Aberta de *Clusia*: Google Earth, 31/01/2017.....13
- Figura 5 A:** Flores ensacadas com tecido do tipo organza para experimento de visitas únicas em indivíduo de *Vriesea neoglutinosa*. **B:** Gaiola de exclusão de beija-flores em *Vriesea neoglutinosa*. **C:** Flores ensacadas com tecido do tipo organza para experimento de visitas únicas em indivíduo de *Aechmea nudicaulis*. **D:** Gaiola de exclusão de beija-flores em *Aechmea nudicaulis*. ..... 16
- Figura 6.** Número de flores abertas em *Aechmea nudicaulis* e *Vriesea neoglutinosa* por mês nos transectos da área de estudo, evidenciando o pico da floração de *Aechmea nudicaulis* durante o mês de agosto e de *Vriesea neoglutinosa* durante o mês de outubro. .... 21
- Figura 7 A:** frutos maduros de *Aechmea nudicaulis*. Os frutos são carnosos e quando maduros possuem coloração alaranjada. **B:** Sementes de *Aechmea nudicaulis* vistas com o auxílio da lupa .....22
- Figura 8 A:** frutos maduros de *Vriesea neoglutinosa*. Os frutos são secos e quando maduros possuem coloração marrom. **B:** Sementes de *Vriesea neoglutinosa*.....22
- Figura 9.** Relação entre a abundância de beija-flores e o número total de flores abertas de *Vriesea neoglutinosa* nos três transectos na área de estudo.....24
- Figura 10. A:** Resultado do experimento de visitas únicas mostrando a diferença no número de sementes produzidas em indivíduos de *Aechmea nudicaulis* visitados por beija-flores e formigas, evidenciando a maior eficiência dos beija-flores na polinização. **B:** Resultado do experimento de visitas únicas mostrando que não houve diferença no número de sementes

produzidas em indivíduos de *Vriesea neoglutinosa* visitados por beija-flores, formigas e abelha.....26

**Figura 11.** Beija-flor *Amazilia fimbriata* visitando flores de *Vriesea neoglutinosa* no Parque Nacional da Restinga de Jurubatiba, RJ. **A e B:** É possível observar as estruturas reprodutivas da flor tocando a testa do beija-flor e sujando de pólen. **C:** *Amazilia fimbriata* se aproximando de uma flor de *Vriesea neoglutinosa* já com pólen na testa. **D:** *Amazilia fimbriata* empoleirado em um galho seco com a testa suja de pólen (amarelo, conforme indicado pela seta). Foto: Rogério Peccioli. ....28

**Figura 12.** Formiga *Camponotus rufipes* visitando flor de *Vriesea neoglutinosa* no Parque Nacional da Restinga de Jurubatiba, RJ. Foto: Rogério Peccioli.....29

**Figura 13.** Abelha visitando flor de *Vriesea neoglutinosa* no Parque Nacional da Restinga de Jurubatiba, RJ. **A:** Abelha no interior da corola. **B:** Abelha carregando pólen nas pernas. Foto: Rogério Peccioli.....29

**Figura 14.** Formação de frutos (%) em *Aechmea nudicaulis* nos dois tratamentos: C= controle e G= gaiola. O maior número de frutos produzidos aconteceu nas plantas controle, ou seja, expostas a todos os polinizadores.....30

**Figura 15.** Produção de frutos por flor em *Aechmea nudicaulis* nos três transectos de diferentes distâncias da mata (Faixa I, J, K). O transecto mais distante da mata (K) apresentou o menor número de frutos produzidos. Já os outros dois transectos não apresentaram diferença significativa na produção de frutos.....30

**Figura 16.** Relação entre a formação de frutos em *Aechmea nudicaulis* e a distância de moitas com flores visitadas por beija-flores. Quanto mais próximo de uma moita florida, maior a produção de frutos.....31

**Figura 17.** Número de sementes por fruto formadas em *Aechmea nudicaulis* nos diferentes tratamentos (C=controle; G=gaiola). A formação de sementes não apresentou diferença significativa entre os tratamentos ( $P>0,05$ ).....31

**Figura 18.** Formação de frutos em *Vriesea neoglutinosa* nos dois tratamentos: C= controle e G= gaiola. O maior número de frutos produzidos aconteceu nas plantas controle, ou seja, expostas a todos os polinizadores.....32

**Figura 19.** Número de sementes por fruto formadas em *Vriesea neoglutinosa* nos diferentes tratamentos (Controle e Gaiola). A formação de sementes não apresentou diferença significativa entre os tratamentos.....32

**Figura 20.** Número de sementes por fruto formadas em *Vriesea neoglutinosa* nos três transectos de diferentes distâncias da mata (Faixa I, J, K). A formação de sementes não apresentou diferença significativa entre os transectos ( $P=0,09$ ).....33

## ÍNDICE DE TABELAS

- Tabela 1.** Espécies de plantas em que foram realizados registros de visita de beija-flores no Parque Nacional da Restinga de Jurubatiba, litoral sudeste do Rio de Janeiro, com suas respectivas famílias, hábito, formato da flor, cor, tipo de antese e síndrome de polinização. Fonte: adaptado de Ormond et al., 1993.....20
- Tabela 2.** Abundância de flores abertas das espécies de plantas em que foram realizados registros de visita de beija-flores no Parque Nacional da Restinga de Jurubatiba, litoral sudeste do Rio de Janeiro, por mês do ano.....21
- Tabela 3.** Visitantes florais, visitas únicas, número de indivíduos em que foram realizadas as visitas, número de flores visitadas e número de frutos formados em *Aechmea nudicaulis* e *Vriesea neoglutinosa*.....25

# 1 INTRODUÇÃO

Estudar as interações ecológicas entre animais e plantas na natureza é fundamental para a compreensão do funcionamento de um ecossistema, manutenção e conservação da fauna e da flora. Essas interações sustentam muitos aspectos funcionais fundamentais dos ecossistemas, e sua perda pode causar efeitos severos, como a aceleração da extinção local de espécies e o decaimento das funções ecossistêmicas, resultando em um colapso dos serviços fornecidos aos seres humanos (Díaz et al., 2013, Valiente-Banuet et al., 2015). Um declínio da fauna de polinizadores, por exemplo, pode representar uma queda na produção de frutos, que afetará a fauna de frugívoros e, conseqüentemente, os serviços de dispersão de sementes (Bueno et al., 2013; Valiente-Banuet et al., 2015).

Dentre todos os tipos de interações, uma das que se destacam, devido à sua importância, são as que ocorrem entre plantas e animais polinizadores. A polinização biótica é um fator chave na diversificação de um grande número de grupos animais e vegetais ao longo do tempo evolutivo (Dodd et al., 1999; Ollerton, 1999), além de ter grande importância econômica na produção de frutos e sementes utilizados na alimentação animal e humana (Klein et al., 2007, Ollerton et al., 2011). Estima-se que 90% das Angiospermas são polinizadas por animais (Buchmann & Nabhan, 1996; Kearns et al., 1998; Ollerton et al., 2011) podendo chegar a 99% entre as espécies arbóreas em florestas tropicais (Bawa, 1990; Rech et al., 2016).

A interação entre plantas e os animais polinizadores é considerada uma relação mutualística, ou seja, uma relação de exploração recíproca que resulta em benefícios para ambas as partes (Rech & Brito, 2012). Mutualismos compreendem a base do funcionamento de muitos ecossistemas na natureza, além de possuir um papel central na evolução da biodiversidade terrestre (Thompson, 2006), com exemplos que demonstram sua importância permeando todos os Reinos e Filos (Douglas & Raven, 2003; Rech & Brito, 2012). Sem os animais, muitas plantas não conseguiriam produzir sementes e se reproduzir, e sem as plantas para fornecer néctar, pólen e outros recursos, muitas populações animais sofreriam declínio, afetando severamente outras espécies (Kearns et al., 1998; Ollerton et al., 2011). O néctar é o principal recurso floral envolvido nas interações mutualísticas entre plantas e polinizadores, sendo uma importante fonte de energia para os animais (Heinrich, 1975; Abrol, 2005).

Até um pouco mais da metade do século XX, havia um predomínio de trabalhos que consideravam as interações entre plantas e polinizadores especializadas. Segundo estes, que

permitiriam uma maior eficiência da polinização. Por exemplo: características morfológicas convergentes em flores, sugerem adaptação de grupos de plantas não relacionados a um mesmo tipo de polinizador (Fenster et al., 2004; Rosas-Guerrero et al., 2014; Ferreira et al., 2016), como corolas alongadas, ajustadas ao aparelho bucal do beija-flor. Baseado nessas ideias, o trabalho de Faegri & van der Pijl (1979) traz o conceito de “síndromes de polinização”, incluindo as plantas que tem as aves como principais polinizadores na “síndrome de ornitofilia”.

A ornitofilia engloba flores com antese diurna, geralmente reunidas em inflorescência, com formato tubular, coloração viva ou contrastante, sem odor e com produção abundante de néctar diluído (Faegri & van der Pijl, 1979; Waser, 2006; Cronk & Ojeda, 2008; Ferreira et al., 2016). Entretanto, trabalhos mais recentes vêm mostrando que os casos de coevolução são raros, e que sistemas de polinização generalistas são frequentes (Jordano, 1987; Waser et al., 1996). Apesar disso, o conceito de síndromes de polinização continua tendo algum suporte com potencial de predição dos polinizadores a partir do conjunto de características florais (Danieli-Silva et al., 2012; Rosas-Guerrero et al., 2014).

## **1.1 BEIJA-FLORES**

Os beija-flores são aves pertencentes à família Trochilidae, que possuem tamanho do corpo reduzido e uma grande acuidade visual (Stiles, 1981). Essas aves chegaram ao continente Sul Americano há cerca de 22 milhões de anos atrás (Mc Guire et al., 2014) e desde então se tornaram o grupo de polinizadores mais importante dentre todos os vertebrados na região Neotropical (Bawa, 1990; Cronk & Ojeda, 2008). A base da sua alimentação é o néctar floral. Esse alimento fornece a energia necessária para suprir suas necessidades diárias, podendo as aves complementar a dieta com fontes de proteínas provenientes de insetos e aranhas (Stiles, 1981; Proctor et al., 1996; Sick, 1997; 2001). Beija-flores possuem metabolismo muito alto devido às estratégias de forrageamento baseadas no voo pairado, que é extremamente dispendiosa, demandando uma grande quantidade de energia (Carpenter, 1983; Suarez & Gass, 2002).

Os Trochilidae podem, de maneira geral, ser divididos em hermitões e não-hermitões, de acordo com características morfológicas e comportamentais (Betts et al., 2015). Os hermitões geralmente possuem bicos longos e curvados, tendendo a ser mais especialistas quanto aos recursos utilizados. Utilizam, preferencialmente, as flores com corolas mais longas e curvadas, onde o acesso aos outros tipos de polinizadores é dificultado. Também costumam forragear em linhas de captura (“trap-liners”), percorrendo longas distâncias

(Sazima et al., 1995; Betts et al., 2015). Já os não-hermitões incluem espécies com grande variedade no comportamento de forrageamento e na morfologia do bico. Eles tendem a ser mais generalistas quanto aos recursos utilizados (Stiles, 1978; Maruyama et al., 2013b; Matias et al., 2016) visitando, muitas vezes, flores com características associadas a outras síndromes de polinização.

## 1.2 BROMÉLIAS

A família Bromeliaceae compreende 58 gêneros e aproximadamente 3140 espécies (Givnish et al., 2011). A distribuição é neotropical, com exceção apenas da espécie *Pitcairnia feliciana* (A.Chev) Harms & Mildbr, que ocorre no leste da África (Porembski & Barthlott, 1999). No Brasil, apresenta ampla distribuição, tendo a região sudeste como um de seus centros de diversidade e a Mata Atlântica como uma das regiões mais diversas (Benzing, 1980, 2000; Reitz, 1983; Leme, 1997), onde se destacam como um dos principais componentes da flora (Martinelli, 1994).

Bromeliaceae compreende grande variedade no que se refere ao sistema reprodutivo, características florais e sistemas de polinização (Givnish et al., 2011). Tradicionalmente é dividida nas subfamílias Bromelioideae, Pitcairnoideae e Tillandsioideae, de acordo com os tipos de hábito, posição do ovário, tipos de frutos e sementes (Benzing, 2000; Luther, 2006). No entanto, existem estudos filogenéticos e morfológicos mais recentes que propõem novas divisões (Givnish et al., 2011).

Os hábitos de vida das bromélias variam entre plantas terrestres, epífitas e rupículas, em geral herbáceas, de pequeno porte (Reitz, 1983). As epífitas destacam-se pela completa independência do solo como substrato, sendo capazes de sobreviver em ambientes onde a disponibilidade de nutrientes e água são altamente variáveis (Pittendrigh, 1948; Crayn et al., 2004; Zotz & Thomas, 1999). Para isso, essas bromélias desenvolveram diversas adaptações anatômicas, morfológicas e fisiológicas.

As folhas, na maioria das espécies, se dispõem espiraladamente, formando uma roseta, que varia amplamente quanto à morfologia, algumas vezes tubulares, até amplamente abertas. O formato tubular propicia a formação de um reservatório de água e nutrientes (Reitz, 1983; Givnish et al., 2011), que tem função importante na nutrição da planta (Vianna & Verçosa, 2011) e na manutenção de uma rica comunidade animal (Givnish et al., 2011), além de servir como sítios propícios para a germinação de sementes (Leme, 1993; Richardson, 1999; Benzing, 2000). Dentre as adaptações que permitiram a evolução do hábito epifítico, destaca-se a presença de tricomas absorptivos nas folhas (Crayn et al., 2004). Esses tricomas

conferem às folhas permeabilidade, permitindo a entrada de água e nutrientes (Benzing & Renfrow, 1974; Moreira et al., 2006), já que nas epífitas as raízes são reduzidas com função principal de fixação (Pittendrigh, 1948). Outra adaptação presente em Bromeliaceae é o metabolismo do ácido crassuláceo (CAM) (Crayn et al., 2004; Givnish et al., 2011). O CAM é um modo fotossintético que proporciona uma maior eficiência no uso da água, permitindo ocupar com sucesso ambientes epifíticos, caracterizados com uma disponibilidade hídrica intermitente (Lüttge, 2004; 2011).

Na reprodução assexuada ou vegetativa são formados longos estolões, conectando vários indivíduos (rametes) (Moreira et al., 2006). A emissão de rametes (crescimento clonal) pode ser um comportamento frequente em espécies que habitam locais onde o estabelecimento de plântulas é difícil, como as restingas (Sampaio et al., 2002). Esses ambientes apresentam déficit hídrico e elevadas temperaturas, que são limitantes para germinação de sementes e estabelecimento de plântulas (Mantovani & Iglesias, 2008). A reprodução clonal permite a translocação de nutrientes da planta mãe ao ramete, garantindo os recursos necessários ao estabelecimento da plântula no solo, e diminuindo significativamente a mortalidade de indivíduos nas fases juvenis (Mantuano & Martinelli, 2007).

A reprodução sexuada também está presente nas bromélias, com formação de sementes mediante a polinização (Benzing, 2000; Buzato et al., 2000; Givnish et al., 2011). As flores geralmente estão distribuídas em inflorescências, de coloração vistosa e contrastante com as folhas ou brácteas. Os frutos podem ser secos ou carnosos, e as sementes podem apresentar apêndices alados, plumosos ou serem desprovidas de apêndice (Moreira et al., 2006). Por fazer parte de uma porção significativa da composição florística de alguns locais e por interagir com grande variedade de animais, a família Bromeliaceae possui grande importância na manutenção e ampliação da biodiversidade (Rocha et al., 2003, 2004; Lima & Wanderley, 2007).

Os beija-flores são os polinizadores mais importantes das bromélias, chegando a visitar cerca de 85% das espécies em diferentes comunidades (Snow & Snow, 1980, 1986; Snow & Teixeira, 1982; Gardner, 1986; Fischer & Araujo, 1995; Sazima et al., 1995, 1996; Canela & Sazima, 2003; Araujo et al., 2004; Machado & Semir, 2006; Schmidt-Lebuhn et al., 2007). Segundo Kaehler et al. (2005), características das bromélias como: brácteas florais com tonalidade vermelha, flores amarelas, tubulares, alta produção de néctar com concentração de açúcares mediana e antese diurna, contribuem para essa associação com os beija-flores (Sazima et al., 1996; Mendonça & Anjos, 2003). A floração sequencial também tem sido elencada como uma importante característica das bromélias, pois mantém os agentes



polinizadores na área por mais tempo (Waser & Real, 1979; Feinsinger, 1983; Araujo et al., 1994; Fischer & Araujo, 1995; Machado & Semir, 2006).

Apesar de possuir grande importância, os beija-flores não são os únicos visitantes florais das bromélias. Em ecossistemas florestais de Mata Atlântica, há registro de visitação por morcegos (Sazima et al., 1995; Sazima et al., 1999; Kaehler et al., 2005) e por insetos (Kessler & Krömer, 2000; Schmid et al., 2011; Varassim & Sazima, 2012). Em restingas há registros também para outros grupos de visitantes florais, como abelhas e borboletas (Araújo et al., 1994; Almeida et al., 2004; Canela & Sazima 2005, Schmid et al., 2011; Suizani et al., 2012). Inclusive, alguns estudos demonstram que a coloração vermelha de partes da inflorescência em algumas espécies de plantas polinizadas por aves pode estar mais relacionada com a evitação de insetos ladrões de néctar do que com a atração de aves (Raven, 1972; Bradshaw et al., 1995; Lunau & Maier, 1995; Cronk & Ojeda, 2008).

### **1.3 RESTINGAS**

Restingas são ecossistemas costeiros no domínio Mata Atlântica formados há cerca de oito mil anos atrás durante o período Holoceno. A sua gênese decorre da deposição de sedimentos marinhos em região de deltas de rios, devido à ação das sucessivas transgressões e regressões marinhas, resultando em cordões arenosos paralelos ao mar (Dansereu, 1947; Suguio & Tessler, 1984; Araújo, 1992; Araújo et al., 1998; Scarano, 2002). Esses cordões estão entremeados por áreas mais baixas em que aflora o lençol freático, formando lagoas conectadas às áreas escavadas dos antigos deltas de rios (Perrin, 1984; Suguio & Tessler, 1984; Martin et al., 1997). Por conta da sua história geológica recente, o ambiente de restinga é considerado uma área com baixo grau de endemismo (Freire, 1990; Reis, 1998, Reis & Gonzaga, 2000), quando comparada com outros ecossistemas do domínio Mata Atlântica.

Restingas são caracterizadas como ambientes com condições ambientais consideradas severas, com elevadas temperaturas, ventos constantes, alta salinidade, solos arenosos e com pouca disponibilidade de nutrientes (Scarano et al., 2001). A vegetação desse ecossistema possui diversas adaptações morfofisiológicas, como por exemplo, presença de cera nas folhas, suculência, tricomas foliares e metabolismo CAM, que funcionam principalmente para reduzir o ressecamento e aumentar a eficiência na utilização da água. Essas adaptações aumentam o sucesso na colonização e sobrevivência nesses ambientes (Benzing, 1976; 1990; 2000; Araújo et al., 1998).

As restingas ocupam grande parte do litoral brasileiro (Lacerda et al., 1993; Pires & Dias, 2013) e tem sofrido fortemente com as ações antrópicas, sendo rapidamente destruídas

principalmente pela especulação imobiliária, devido à acelerada ocupação do litoral (Sá, 2002; Alves et al., 2004). O Estado do Rio de Janeiro possui cerca de 1.194,3 Km<sup>2</sup> de vegetação de restinga, e em seu litoral norte fluminense encontram-se as maiores áreas (Assumpção & Nascimento, 2000). Esse tipo de vegetação tem papel importante na estabilização do substrato (Lamêgo, 1974; Costa et al., 1984), amenizando os efeitos dos agentes erosivos sobre os ecossistemas e protegendo o substrato principalmente da ação dos ventos (Lamêgo, 1974; Assumpção & Nascimento, 2000).

Em 1998 foi criado o Parque Nacional da Restinga de Jurubatiba (PNRJ), local onde está inserida a área de estudo, sendo a primeira unidade de conservação federal a proteger uma área de restinga. O PNRJ abrange os municípios de Macaé, Carapebus e Quissamã, e protege uma área de 14.860 hectares (Rocha et al., 2007) de grande diversidade de hábitats e riqueza florística, incluindo espécies ameaçadas de extinção (Pereira et al., 2004). O local tem sido indicado como uma das áreas mais extensas e menos alteradas de restinga no Estado do Rio de Janeiro, contendo matas de restinga quase desaparecidas no Estado sendo, portanto, área relevante e prioritária para o desenvolvimento de estudos (Gonzaga et al., 2000; Rocha et al., 2007).

Grande parte dos trabalhos realizados em restingas na região norte fluminense do Estado estão concentrados nas áreas do PNRJ (Henriques et al., 1986; Araújo et al., 1998; Petrucio & Faria, 1998; Montezuma, 1997; Araujo, 2000; Zaluar & Scarano, 2000; Cogliatti-Carvalho et al., 2001; Pimentel, 2002; Scarano, 2002; Alves et al., 2004; Araújo et al., 2004; Bergallo et al., 2004; Mattos et al., 2004; Pereira et al., 2004; Scarano et al., 2004; Martins, 2007; Fonseca et al., 2015; Gomes et al., 2016). No entanto, os dados sobre polinização/visitação das espécies vegetais das áreas abertas da restinga do PNRJ ainda são escassos, com poucos trabalhos desenvolvidos sobre esse tema (Almeida et al., 2004; Faria et al., 2006; Martins, 2007) e até o momento existe apenas um estudo que aborda a assembleia de flores utilizadas como fonte de recursos florais para beija-flores nessa região (Fonseca et al., 2015). Nesse trabalho foi avaliada a fenologia da floração das espécies vegetais visitadas por beija-flores e quantificado o volume e a concentração do néctar oferecido durante o dia por essas flores.

De acordo com Araújo et al. (1998) existem dez fitofisionomias caracterizadas no PNRJ, dando origem a um mosaico de tipos vegetacionais. Dentre as comunidades listadas para a área do PNRJ destacam-se a Formação Arbustiva Aberta de *Clusia* (FAAC) e a Formação Arbustiva Aberta de Ericaceae (FAAE), que são tipos vegetacionais caracterizados por moitas de vegetação de tamanhos variados, intercalados por espaço de areia nua. Essas

duas formações vegetacionais ocupam cerca de 61% das áreas de restinga na região norte fluminense, sendo 32% de FAAC e 29% de FAAE (Caris et al., 2013). A ocorrência de formações abertas está relacionada às condições oligotróficas do ambiente de restinga, fazendo com que algumas espécies com adaptações específicas funcionem como facilitadoras ao estabelecimento de outras espécies na comunidade (Zaluar & Scarano, 2000; Scarano, 2002). As espécies ditas facilitadoras atuam principalmente colonizando a areia nua, fornecendo sombra e criando condições favoráveis para o estabelecimento de novas espécies, ou servindo como fonte de água e abrigo para animais, como é o caso da bromélia *Aechmea nudicaulis* (L.) Griseb, que acumula água na sua roseta em formato de tanque (Scarano et al., 2004).

Bromeliaceae é uma das famílias com maior representatividade em ambientes de restinga (Henriques et al., 1986; Fontoura et al., 1991; Araújo, 1992), segundo Pereira & Araújo (2000) está entre as famílias mais abundantes nas restingas do Rio de Janeiro e Espírito Santo. Devido à sua capacidade de ocupar diferentes habitats, se estabelecer e sobreviver sob condições adversas (Benzing, 1976; 1990; 2000), as espécies de Bromeliaceae possuem grande importância na estrutura da comunidade (Henriques et al., 1986; Martinelli, 2006), podendo atuar como plantas facilitadoras no estabelecimento de outras espécies vegetais (Zaluar & Scarano, 2000; Sampaio et al., 2005; Mantovani & Iglesias, 2008), abrigo para animais (Mestre, 2001; Schineider & Teixeira, 2001) e fonte de recursos florais e frutos (Martinelli, 1994; Almeida et al., 2004, Gomes et al., 2008, Schmid et al., 2011).

Alguns autores têm apontado uma baixa taxa de visitação e baixa diversidade de espécies polinizadoras nos ambientes de restinga, o que ocorre em detrimento da capacidade das populações se manterem e das plantas produzirem frutos, na maioria das vezes, dispersos por zoocoria (Pimentel, 2002; Faria et al., 2006, Fonseca et al., 2015). Características ambientais e irregularidades na produção anual de recursos podem ser responsáveis por essa escassez de polinizadores, influenciando a sua distribuição e comportamento nesses ambientes. A fim de obter um entendimento mais completo sobre o funcionamento da restinga, buscando compreender a influência da comunidade sobre a interação planta-polinizador, o presente estudo buscou unir dados do comportamento dos beija-flores com dados da produção de frutos e sementes de indivíduos de duas espécies de Bromeliaceae: *Aechmea nudicaulis* (L.) Griseb e *Vriesea neoglutinosa* Mez.

Nas restingas Norte Fluminense, *A. nudicaulis* e *V. neoglutinosa* são espécies com hábito predominantemente terrestre, herbáceo, padrão de distribuição espacial do tipo agregado, provavelmente influenciado pela forma de crescimento clonal (Sampaio et al.,

2002; Mantuano & Martinelli, 2007). *A. nudicaulis* ocorre tanto nas moitas de vegetação quanto nas áreas entre moitas, ou seja, de areia nua (Loh et al., 2015). Já *V. neoglutinosa* tem sua ocorrência relacionada a ambientes de borda e interior das moitas de vegetação (Fontoura et al., 1991; Pires & Dias, 2013).

A grande heterogeneidade ambiental das restingas com diversas formações vegetacionais distintas, em mosaico, algumas delas com baixa oferta de plantas ornitófilas, podem influenciar na dispersão dos polinizadores. Essas características se opõem ao padrão encontrado nos ecossistemas florestais do domínio Mata Atlântica, com maior homogeneidade ambiental, pequenas variações na composição florística, além de maior diversidade de espécies ornitófilas, que resulta em uma oferta de recursos continuada, evitando o deslocamento acentuado dos polinizadores para outras áreas em busca de alimento (Wright & Caldeiron, 1995; Buzato et al., 2000; Machado & Semir, 2006; Machado et al., 2007; Machado, 2009; Machado & Rocca, 2010). Formações florestais de restinga se assemelham aos outros ecossistemas florestais do domínio Mata Atlântica quanto aos fatores abióticos, porém representam apenas uma parte da diversidade de fauna e flora das áreas de floresta Ombrófila, o que pode ter grande influência no comportamento e distribuição dos polinizadores. Considerando isso, adotamos como hipótese central do estudo que *as áreas de Formação Arbustiva Aberta de Clusia funcionam como barreiras para a dispersão dos beija-flores*. Ou seja, acreditamos que quanto maior a distância das formações florestais de restinga, menor a abundância de beija-flores e, conseqüentemente menor a taxa de produção de frutos e sementes.

## 2 OBJETIVOS

- a) Verificar a diferença na ocorrência e atividade de forrageamento de beija-flores em áreas de Formação Arbustiva Aberta de *Clusia* em relação à forma de distribuição dos recursos e sua proximidade com formações florestais de restinga;
- b) Responder se existe diferença na produtividade de frutos e sementes nos indivíduos de *V. neoglutinosa* e *A. nudicaulis*, considerando diferentes distâncias de formações florestais de restinga;
- c) Estimar a eficácia da polinização por beija-flores nas duas espécies focais de Bromeliaceae.

### 3 METODOLOGIA

#### 3.1 ÁREA DE ESTUDO

A área de estudo está inserida no Parque Nacional da Restinga de Jurubatiba (PNRJ), nas coordenadas 22° 16' 15.66" S, 41° 38' 59.57" W (Figura 1), mais especificamente na área onde se concentram os esforços de coleta do Programa de Pesquisas Ecológicas de Longa Duração (PELD) Sitio 5, no município de Carapebus, na estrada da Fazenda São Lázaro, há aproximadamente 1500 metros de distância da área onde foi realizado o trabalho de Fonseca et al. (2015). A vegetação local faz parte da Formação Arbustiva Aberta de *Clusia* (FAAC), e está rodeada por áreas de Mata Periodicamente Inundada (MPI), duas das dez fitofisionomias caracterizadas para o PNRJ, de acordo com Araújo et al. (1998). A escolha da área foi feita de maneira a contemplar uma área extensa e contínua de FAAC, que representa bem os trechos de FAAC isolados entre formações florestais do PNRJ. O clima é caracterizado por uma estação úmida entre outubro e abril e uma estação seca entre maio e setembro. A precipitação média anual é de 1200 mm e a temperatura média anual é 22,6 °C (Gomes et al., 2016).

#### 3.2 SISTEMA ESTUDADO

##### **Bromélias**

Nos tipos vegetacionais florestais da Mata Atlântica, *A. nudicaulis* (L.) Griseb geralmente cresce como epífita, enquanto que em restingas ela é principalmente terrestre (crescendo na superfície na areia; Figura 2 A; Loh et al., 2015). As inflorescências medem entre 60 - 100 cm de altura, e estão organizadas em panículas com muitas flores hermafroditas de cor amarela, formato tubular e com brácteas vistosas de coloração vermelha (Figura 2 B), que atraem polinizadores de visão apurada, como os beija-flores (Wendt, 1997). As folhas se dispõem espiraladamente, formando uma roseta de formato fechado, que acumula água em seu interior e serve de abrigo ou local de reprodução para alguns animais (Givnish et al., 2011), além de sítio para germinação de sementes de algumas espécies vegetais (Figura 2 A; Leme, 1993; Richardson, 1999; Benzing, 2000). A reprodução clonal é bastante comum na espécie, que geralmente forma grupos de três ou quatro indivíduos fisicamente conectados (Loh et al., 2015).

*Aechmea nudicaulis* é descrita como facilitadora nos ambientes de restinga devido (1) a presença de metabolismo do ácido crassuláceo (CAM), que garante a sobrevivência e crescimento em condições de alta temperatura e pouca umidade; (2) a formação de um tanque de armazenamento de água que altera as condições microclimáticas das áreas que colonizam; (3) capacidade de se reproduzir sexuadamente e clonalmente, que garante sua habilidade de invadir o espaço entre moitas, permitindo a germinação e instalação de outras espécies (Leme, 1993; Richardson, 1999; Benzing, 2000; Givnish et al., 2011). O ovário tem placentação trilocular e a média do número de óvulos por flores é  $198.5 \pm 64.2$  (Schmid et al., 2010). A deiscência da antera ocorre simultaneamente com o início da produção de néctar (Schmid et al., 2010).

*Vriesea neoglutinosa* Mez, é uma espécie de Bromeliaceae que em restingas possui hábito predominantemente terrestre, herbáceo, padrão de distribuição espacial do tipo agregado, influenciado pelo sistema de reprodução assexuada promovido pelo crescimento clonal, que também é bastante comum na espécie (Sampaio et al., 2002; Mantuano & Martinelli, 2007). O ambiente de borda e o interior das moitas são locais preferidos para o seu estabelecimento em oposição ao ambiente de solo nu (entre moitas) (Fontoura et al., 1991; Pires & Dias, 2013). As folhas se dispõem espiraladamente, formando uma roseta de formato aberto, ou seja, sem a formação do “tanque”, comum em *A. nudicaules* (Figura 3 A). Suas flores são amarelas e tubulosas (Figura 3 B; Rodrigues, 2008).

### **Beija-flores**

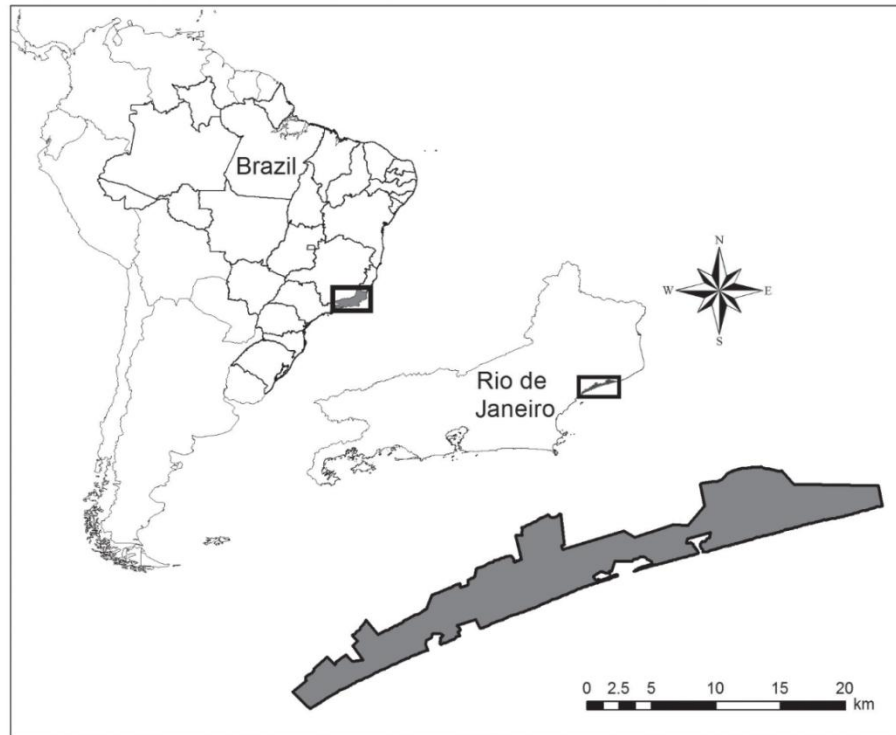
De acordo com Fonseca et al. (2015) existe o registro de duas espécies de beija-flores para a área de estudo: *Amazilia fimbriata* Gmelin, que foi considerado o beija-flor residente, com grande abundância e frequência de registros, e *Eupetomena macroura* Gmelin, que foi considerado raro, com registro sazonal bem marcado durante apenas o mês de abril.

*Amazilia fimbriata*, também conhecido como Beija-flor-de-garganta-verde possui de 8,5 a 11 cm da ponta do bico até a ponta da cauda (<http://www.wikiaves.com.br>). Essa espécie tem ampla distribuição, com registro no Brasil todo e é comumente encontrada em áreas abertas, como as restingas (Sick, 1997; Alves et al., 2004). Já *E. macroura*, também conhecido como Beija-flor-tesoura, devido ao formato da sua cauda, possui cerca de 18 cm de comprimento e ocorre em todo o Brasil, exceto na região Amazônica (<http://www.wikiaves.com.br>).

### 3.3 PROCEDIMENTOS

Os dados foram coletados de janeiro de 2016 até janeiro de 2017 considerando diferentes distâncias da borda da MPI, que circunda a FAAC na área de estudo. Devido à facilidade na diferenciação entre as espécies, as plantas focais foram identificadas visualmente, no campo, enquanto os beija-flores foram identificados visualmente com o auxílio de binóculo, fotografias e através de consulta à literatura especializada (Grantsau, 1989; Sick, 2001; Sigrist, 2009). As plantas focais foram incluídas em três transectos paralelos em diferentes distâncias da borda de uma das áreas de mata que circundam o local do estudo (45 metros, 135 metros e 225 metros, respectivamente, Figura 4). A disposição dos transectos foi estabelecida de forma que um deles ficasse no centro do cordão arenoso, ou seja, com a maior distância possível das áreas de mata que circundam o local do estudo (Figura 4). Cada transecto era composto por 21 pontos distantes 10 metros entre si, o que significa faixas de 210 metros de comprimento e que abrange 90 metros de largura. Ao todo foi acompanhada uma área de 56.700 m<sup>2</sup> (210 m x 270 m). Nessa área, foram realizadas três etapas de estudo independentes entre si:

- (1) Observação da ocorrência, do uso de recursos florais e atividade de forrageamento dos beija-flores;
- (2) Experimento de visitas únicas;
- (3) Experimento de exclusão de visitantes florais.



**Figura 1:** Localização do Parque Nacional da Restinga de Jurubatiba, na costa sudeste do Estado do Rio de Janeiro. Fonte: Fonseca et al., 2015.



**Figura 2:** **A:** Ramets de *Aechmea nudicaulis*. As folhas se dispõem espiraladamente formando uma roseta de formato fechado, que pode acumular água em seu interior servindo de abrigo ou local de reprodução para animais e sítio de germinação de algumas espécies vegetais. **B:** Inflorescência de *Aechmea nudicaulis* com botões de flores amarelas e brácteas vermelhas.





**Figura 3:** **A:** Ramets de *Vriesea neoglutinosa*. As folhas se dispõem espiraladamente, formando uma roseta de formato aberto. **B:** Detalhe da flor de *Vriesea neoglutinosa* de coloração amarela, formato tubular e brácteas vermelhas.



**Figura 4:** Imagem da área de estudo localizada Parque Nacional da Restinga de Jurubatiba em Formação Arbustiva Aberta de *Clusia*. A imagem mostra em diferentes cores os três transectos (I, J, K) com diferentes distâncias da borda da mata. A- Mata Periodicamente Inundada B- Formação Arbustiva Aberta de *Clusia*: Google Earth, 31/01/2017.

### **3.3.1 OBSEVAÇÃO DA OCORRÊNCIA, DO USO DE RECURSOS FLORAIS E ATIVIDADE DE FORRAGEAMENTO DOS BEIJA-FLORES**

A fim de identificar a assembleia de plantas utilizadas como recursos por beija-flores, verificar o comportamento dos beija-flores e a distribuição espacial dos recursos florais nos três diferentes transectos da área de estudo, foram feitas observações com a frequência de quatro vezes por mês, sempre com boas condições climáticas, ou seja, na ausência de chuva. Devido às irregularidades temporais, por algumas vezes essa frequência precisou ser alterada.

As observações foram divididas em dois turnos de 2 horas cada um, sendo um turno na parte da manhã, iniciando com o nascer do Sol, e outro turno na parte da tarde, finalizando com o pôr do Sol. Os turnos de observação foram escolhidos com base na literatura, que aponta esses horários como sendo de maior atividade de aves em geral devido à temperatura mais amena (Araújo, 1996; Marques, 2003). Cada turno de observação era iniciado em um transecto diferente, possibilitando assim que todos os transectos fossem homogeneamente amostrados nos diferentes horários. Duas pessoas caminharam ao longo dos transectos, permanecendo 10 minutos em um determinado ponto, observando com o auxílio de binóculo, e fotografando, sempre que possível, os beija-flores e todas as interações planta-beija-flor. O campo de visão em cada ponto compreendia uma área de até 30 metros de raio. Ao todo foram realizadas 96 horas de observação, e em cada transecto foram amostrados oito pontos por turno de observação.

As espécies de plantas foram incluídas no estudo na medida em que receberam visitas de beija-flores, sendo classificadas quanto à síndrome de polinização de acordo com a coloração, formato da corola e tipo de antese (Faegri & van der Pijl, 1979). Depois de incluídas, as plantas passaram a ser quantificadas por abundância, com base no número total de flores abertas. Os beija-flores foram quantificados com base nos registros aurais e visuais, ou seja, os beija-flores eram contabilizados todas as vezes que eram vistos ou ouvidos.

### **3.3.2 VISITAS ÚNICAS**

Os experimentos de visitas únicas tiveram como objetivo analisar a eficiência da polinização de um determinado grupo animal, através de uma única visita à flor. Para isso, foi necessário isolar os botões e expô-los quando as flores estavam abertas. A exposição das flores foi feita de forma controlada, ou seja, pouco a pouco, em uma quantidade segura, para

que todas as visitas fossem observadas. Esse experimento foi realizado sempre com duas idas consecutivas à área de estudo. No primeiro dia era feito o ensacamento dos botões de flores, e no segundo dia, acontecia a exposição das flores abertas até a visitação. As flores visitadas foram isoladas novamente até a fase de maturação dos frutos, para posterior contagem da taxa de frutificação e do número de sementes. Para o ensacamento dos botões e das flores visitadas foi utilizado sacos de tecido do tipo organza (Figura 5 A e C). Foram ensacadas ao todo 216 flores de *A. nudicaulis* e 48 flores de *V. neoglutinosa* em 44 e 33 indivíduos respectivamente. Todos os frutos formados através das visitas únicas tiveram suas sementes contadas com o auxílio de lupa para posterior comparação da eficiência dos polinizadores.

### 3.3.3 EXCLUSÃO DE VISITANTES FLORAIS

Para realizar o experimento de exclusão de beija-flores foram colocadas gaiolas de arame (Figura 5 B e D) ao redor das inflorescências de *A. nudicaulis* e *V. neoglutinosa*, em cada um dos três transectos em que está compreendido a área de estudo. Cada planta isolada por gaiola teve uma planta controle, sem gaiola, de idade aparentemente semelhante, em uma moita próxima (menos de 10 m de distância), com a qual teve seus resultados comparados. A idade da planta foi estimada pela aparência, altura e número de flores abertas. Procuramos escolher plantas com inflorescências ainda em fase de botão, mas quando não foi possível, as flores que já estavam abertas foram marcadas e desconsideradas nas análises. Para cada conjunto de gaiola de exclusão de beija-flores e planta controle, foi registrada a menor distância da mesma com relação a flores identificadas como fonte de recursos florais para beija-flores ao longo do estudo. Na grande maioria das vezes, cerca de 99%, essas espécies eram *A. nudicaulis* e *V. neoglutinosa*.

Alguns pares de gaiola e controle foram perdidos no decorrer do experimento devido a diversos fatores, como por exemplo, consumo de frutos por animais, predação de partes florais e ataque por fungos nas bromeliáceas.

Para *A. nudicaulis* foram colocadas 42 gaiolas de exclusão de beija-flores, sete desses experimentos foram reduzidos devido aos motivos citados acima e os 35 restantes foram distribuídos da seguinte maneira: 12 gaiolas no transecto mais próximo da mata, 11 no transecto de distância intermediária e 12 no transecto de maior distância da mata. Já em *V. neoglutinosa*, foram instaladas 30 gaiolas de exclusão de beija-flores. Oito experimentos foram reduzidos e os 22 restantes foram distribuídos da seguinte forma: oito no transecto mais



próximo da mata, seis no transecto de distância intermediária e no transecto de maior distância da mata foram instaladas oito gaiolas. Ao final do experimento, quando os conjuntos gaiola e controle encontravam-se no período de frutificação, as infrutescências foram coletadas para análise da taxa de produção de frutos e sementes.

Experimentos de isolamento foram realizados em inflorescências de 25 indivíduos de cada espécie de planta, a fim de verificar a ocorrência de autopolinização espontânea. Esses indivíduos foram ensacados antes que suas flores abrissem, para impedir que as mesmas recebessem visitas de animais, e permaneceram assim até o final do período de floração. Após esse período, as flores ensacadas foram coletadas e analisadas com o auxílio de lupa para verificar se ocorreu formação de frutos e sementes.

A contagem das sementes foi feita com o auxílio de lupa da seguinte forma: em *A. nudicaulis* foram contadas as sementes de cinco frutos de cada indivíduo, escolhidos aleatoriamente, através de sorteio. E em *V. neoglutinosa* foram contadas as sementes de um dos três lóculos de cada fruto em 10 frutos de cada indivíduo.



**Figura 5:** **A:** Flores ensacadas com tecido do tipo organza para experimento de visita única em indivíduo de *Vriesea neoglutinosa*. **B:** Gaiola de exclusão de beija-flores em *Vriesea neoglutinosa*. **C:** Flores ensacadas com tecido do tipo organza para experimento de visita única em indivíduo de *Aechmea nudicaulis*. **D:** Gaiola de exclusão de beija-flores em *Aechmea nudicaulis*.

### 3.4 ANÁLISES

Após identificar as plantas visitadas pelos beija-flores como fonte de néctar, foram investigados os fatores responsáveis pela variação temporal na abundância de beija-flores em áreas de restinga aberta. Para isso, foi adotada uma abordagem de seleção de modelos, considerando o número de registro de beija-flores por período de amostragem nas faixas paralelas a mata como variável resposta e ajustando modelos generalizados lineares (GLMs) com uma distribuição Poisson (Zuur et al., 2009). Foram incluídos como preditores: (1) as faixas com diferentes distâncias da mata, (2) a riqueza de plantas com flores associadas a beija-flores, (3) o número total de flores produzidas por estas espécies como uma estimativa de disponibilidade total de recurso, (4) e o número de flores de *A. nudicaulis* e (5) de *V. neoglutinosa*. A multicolinearidade entre os preditores foi checada, no entanto, não foi encontrado correlação entre estes. A seleção de modelos foi conduzida pela exclusão sequencial do preditor menos significativo, até que apenas preditores significativos fossem incluídos no modelo linear (Zuur et al., 2009). O poder explanatório do teste em prever a distribuição dos dados foi avaliado calculando-se a proporção do desvio explicado, dividindo a diferença entre desvio nulo e desvio residual pelo desvio residual (Zuur et al., 2009).

Para o experimento de visitas únicas, tanto para *A. nudicaulis* quanto para *V. neoglutinosa*, foi primeiro calculado o número médio de sementes formadas por frutos provenientes da mesma visita. Esse número médio de frutos formados por visita foi considerado como a variável resposta em um GLM com distribuição quasi-Poisson, após detectado sobredispersão (Zuur et al., 2009). Como variáveis preditoras, foram utilizadas: (1) o grupo funcional do visitante floral (beija-flores, formigas e abelhas) e (2) número de flores visitadas na mesma amostragem.

Por fim, para o experimento de exclusão de beija-flores e subsequente formação de frutos, foram utilizados modelos generalizados lineares mistos (GLMMs) que além das variáveis respostas e preditoras, incluem variáveis preditoras aleatórias (Zuur et al., 2009). Tanto para *A. nudicaulis* quanto para *V. neoglutinosa* foi utilizado GLMM com distribuição binomial para dados de proporção (Zuur et al., 2009). Foi considerado a proporção de frutos formados por indivíduo como a variável resposta, com o tratamento (exclusão de beija-flores), distância mínima de uma moita com flores de espécies visitadas por beija-flores e a faixa de distância a partir da mata como variáveis preditoras fixas. Além disso, como o desenho amostral é pareado, foi incluída a identidade dos pares de indivíduos controle e tratamento como uma variável aleatória no modelo (Zuur et al., 2009). No processo de validação do

modelo ajustado, foi detectado sobredispersão, então adicionalmente foi acrescentada uma variável aleatória para cada nível de observação (Harrison, 2015), o que reduziu consideravelmente a sobredispersão do modelo. Também foi avaliada a formação de sementes nos frutos utilizados nesses experimentos, com um GLMM com distribuição Poisson. Para isso, foi utilizado o número de sementes formadas por frutos como variável resposta, a faixa de distância a partir da mata e o tratamento (exclusão de beija-flores) como variáveis preditoras fixas e os indivíduos de plantas aninhado nos pares experimentais como fatores aleatórios (Zuur et al., 2009). Ou seja, como as amostras provinham do mesmo indivíduo de planta, dentro dos pares experimentais, esta dependência entre as variáveis foi incorporada nos modelos. Após detectar sobredispersão nos modelos, também foi incluída uma variável aleatória para cada nível de observação nos GLMMs com distribuição Poisson (Harrison, 2014). Todos os modelos generalizados foram validados posteriormente checando-se distribuição dos resíduos (Zuur et al., 2009).

## 4 RESULTADOS

### 4.1 ESPÉCIES DE PLANTAS VISITADAS POR BEIJA-FLORES

Foram registradas 10 espécies de plantas, pertencentes a sete famílias, caracterizadas com variadas síndromes de polinização, cujas flores foram visitadas por beija-flores (Tabela 1). As famílias que apresentaram o maior número de espécies visitadas por beija-flores foram Bromeliaceae (3/10) e Verbenaceae (2/10). A maioria dessas espécies apresentou antese diurna (8/10), com exceção de *Pilosocereus arrabidaei* e *Passiflora mucronata*. Nestas espécies as flores abriram no início da noite e permaneceram abertas nas primeiras horas da manhã. Das espécies que serviram de recurso alimentar para os beija-flores, apenas três foram caracterizadas com a síndrome de ornitofilia. Estas apresentaram flores com formato tubular, corola ou brácteas com coloração vermelha, amarela ou rosa. Já as não-ornitófilas apresentaram flores com coloração branca, amarela, violeta e azul, e formato da flor que variou entre aberta, campânula e goela (Tabela 1). Todas as flores foram visitadas por beija-flores pela abertura da corola.

Foram registradas 268 visitas de beija-flores às flores das dez espécies de plantas listadas na Tabela 1 em 96 horas de observação. As espécies que receberam o maior número de visitas foram *V. neoglutinosa* (150/268), *A. nudicaulis* (73/268) e *Vitex polygama* (10/268).

Uma vez ocorrido o registro da visita do beija-flor, os dados da abundância de flores começaram a ser produzidos e geraram os resultados obtidos na Tabela 2.

### ***Aechmea nudicaulis***

*A. nudicaulis* foi a espécie que recebeu o segundo maior número de visitas por beija-flores durante o estudo (73/268). As flores abertas de uma inflorescência, na maioria das vezes, eram visitadas em sua totalidade e de maneira sequencial, tanto no sentido horário, quanto no sentido anti-horário. O número de flores por inflorescência variou de 12 a 106, e em média seis flores abriram por dia por inflorescência. O período reprodutivo, contado desde a abertura da primeira flor até a maturação dos frutos, durou em média dois meses por indivíduo. Foram encontradas flores abertas de junho a novembro, com o pico da floração acontecendo durante o mês de agosto (Figura 6). Os frutos são carnosos, apresentando coloração alaranjada quando maduros e apresentam em média  $74,08 \pm 56,17$  sementes por frutos (Figura 7 A e B).

Frutos maduros de *A. nudicaulis* foram consumidos por um pássaro preto de porte médio que arrancava o interior dos frutos e deixava a casca próximo à planta mãe. Devido à distância, não foi possível a identificação dessa ave.

### ***Vriesea neoglutinosa***

Essa espécie recebeu o maior número de visitas por beija-flores (150/268). O número de flores por inflorescência variou entre quatro e 109, e o número de flores abertas por dia variou de um a três. As flores abertas nem sempre eram visitadas em sua totalidade. O período de floração aconteceu entre os meses de abril e novembro, com o pico durante o mês de outubro (Figura 6). O período da formação da inflorescência até a abertura do primeiro fruto durou em média seis meses por indivíduo. Os frutos são secos, divididos em três cápsulas e as sementes possuem apêndices plumosos que auxiliam na dispersão pelo vento (Figura 8 A e B). Cada fruto possui em média  $173,67 \pm 54,69$  sementes.

Foi observado predação de partes florais, inviabilizando a polinização e formação de frutos, e utilização da haste das inflorescências por besouros curculionídeos como sítios para oviposição. Esse comportamento de furar a haste para colocar ovos fazia com que as plantas secassem e morressem.

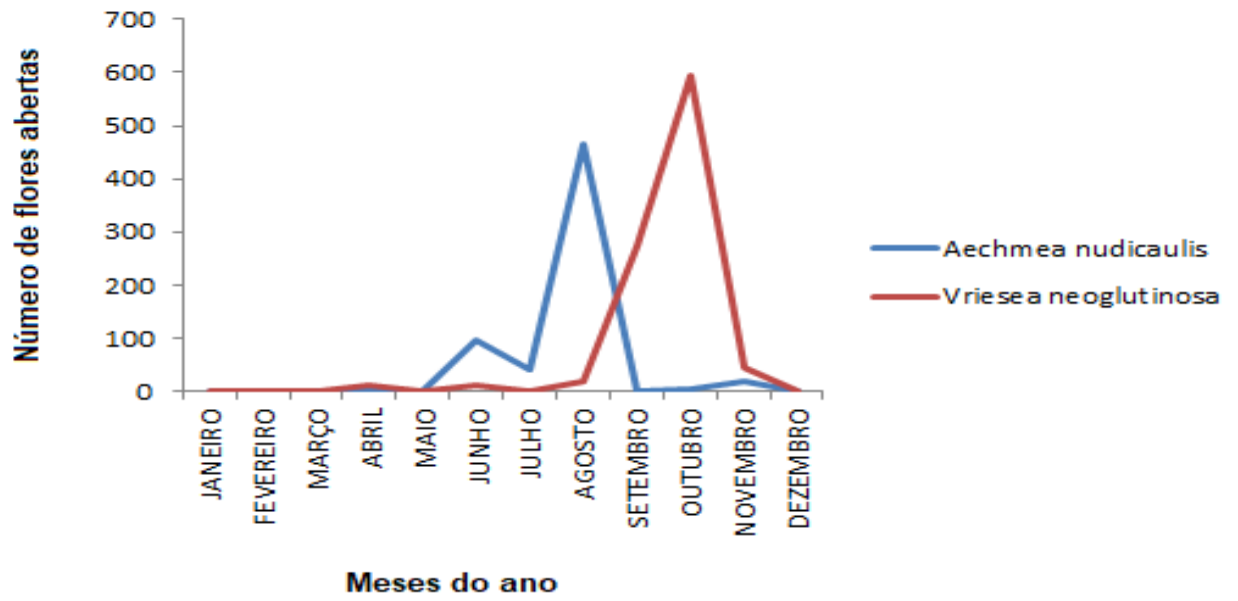
**Tabela 1:** Espécies de plantas em que foram realizados registros de visita de beija-flores no Parque Nacional da Restinga de Jurubatiba, litoral sudeste do Rio de Janeiro, com suas respectivas famílias, hábito, formato da flor, coloração da flor, tipo de antese e síndrome de polinização. Fonte: adaptado de Ormond et al., 1993

Família/Espécie	Hábito	Formato da flor	Coloração da flor	Antese	Síndrome de polinização
<b>Apocynaceae</b>					
<i>Mandevilla guanabara</i> Casar.ExM.F.Sales, Kin-Gouv. And A.O.Simões	Liana	Campânula	Amarela	Diurna	Melitofilia/ Psicofilia
<b>Bromeliaceae</b>					
<i>Aechmea nudicaulis</i> (L.) Griseb.	Herbácea terrestre	Tubular	Amarela	Diurna	Ornitofilia
<i>Tillandsia stricta</i> Sol.	Herbácea epífita	Tubular	Rosa	Diurna	Ornitofilia
<i>Vriesea neoglutinosa</i> Mez.	Herbácea epífita/ terrestre	Tubular	Amarela	Diurna	Ornitofilia
<b>Cactaceae</b>					
<i>Pilosocereus arrabidaei</i> Lem. Byles & G.D.Rowley	Herbácea terrestre	Aberta	Branca	Noturna	Quiropterofilia
<b>Erythroxylaceae</b>					
<i>Erythroxylum ovalifolium</i> Peyr.	Arbustivo	Aberta	Branca	Diurna	Melitofilia/ Psicofilia
<b>Lythraceae</b>					
<i>Cuphea flava</i> Spreng.	Subarbustivo	Tubular	Amarela	Diurna	Melitofilia
<b>Passifloraceae</b>					
<i>Passiflora mucronata</i> Lam.	Liana	Campânula	Branca	Noturna	Quiropterofilia
<b>Verbenaceae</b>					
<i>Vitex polygama</i> Cham.	Arbustivo/arbóreo	Campânula	Violeta	Diurna	Melitofilia
<i>Stachytarpheta schottiana</i> Schauer	Subarbustivo	Goela	Azul	Diurna	Psicofilia

**Tabela 2:** Abundância de flores abertas das espécies de plantas em que foram realizados registros de visita de beija-flores no Parque Nacional da Restinga de Jurubatiba, litoral sudeste do Rio de Janeiro, por mês do ano.

Espécies	Jan	Fev	Mar	Abr	Mai	Jun	Jul	Ago	Set	Out	Nov	Dez	Total
<i>Cuphea flava</i>	780	-	879	370	45	402	696	1.165	460	2.415	2.160	1.062	<b>10.434</b>
<i>Erythroxylum ovalifolium</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	180	3.117	-	<b>3.297</b>
<i>Vitex polygama</i>	60	-	-	-	-	-	-	120	227	1.076	430	83	<b>1.996</b>
<i>Stachytarpheta schottiana</i>	93	-	159	18	9	-	-	-	-	-	-	-	<b>279</b>
<i>Vriesea neoglutinosa</i>	-	-	-	13	1	10	-	18	274	593	43	-	<b>952</b>
<i>Aechmea nudicaulis</i>	-	-	-	-	-	96	40	464	-	6	18	-	<b>624</b>
<i>Mandevilla guanabara</i>	-	-	19	14	12	3	-	14	4	2	3	-	<b>71</b>
<i>Pilosocereus arrabidaei</i>	-	-	3	-	2	-	-	-	12	29	6	1	<b>53</b>
<i>Passiflora mucronata</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	5	4	2	<b>11</b>
<i>Tillandsia stricta</i>	-	-	-	-	-	-	-	3	1	-	-	-	<b>4</b>





**Figura 6:** Número de flores abertas em *Aechmea nudicaulis* e *Vriesea neoglutinosa* por mês nos transectos da área de estudo, evidenciando o pico da floração de *Aechmea nudicaulis* durante o mês de agosto e de *Vriesea neoglutinosa* durante o mês de outubro.



**Figura 7:** **A:** frutos maduros de *Aechmea nudicaulis*. Os frutos são carnosos e quando maduros possuem coloração alaranjada. **B:** Sementes de *Aechmea nudicaulis* vistas com o auxílio da lupa.



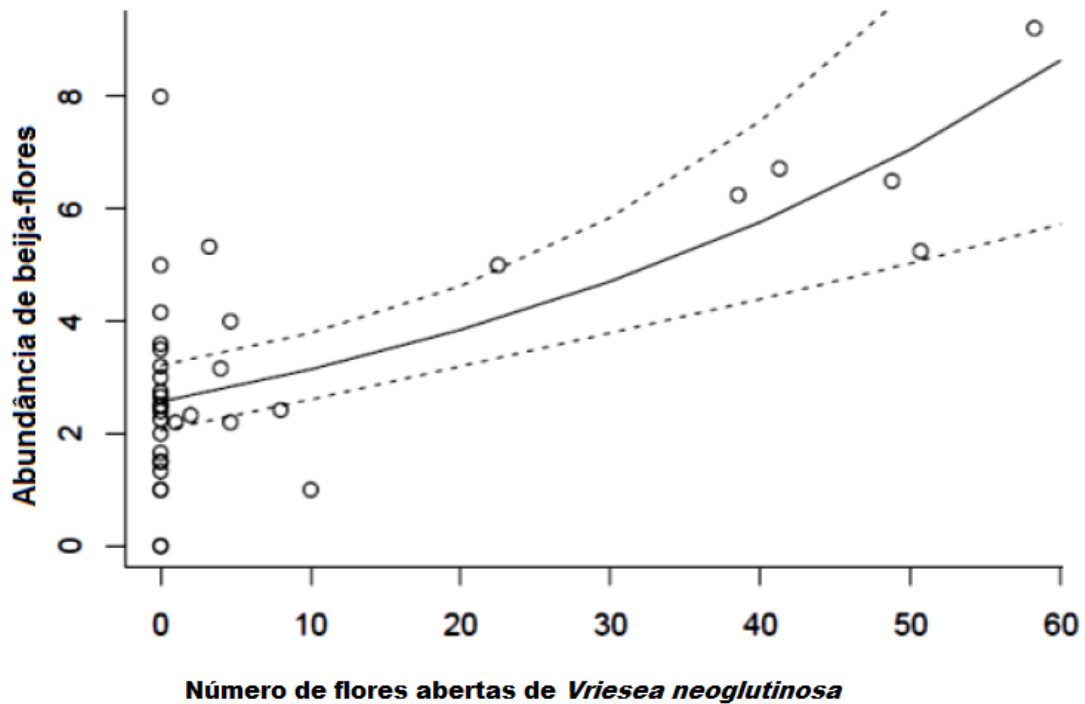
**Figura 8:** **A:** frutos maduros de *Vriesea neoglutinosa*. Os frutos são secos e quando maduros possuem coloração marrom. **B:** Sementes de *Vriesea neoglutinosa*.

## 4.2 BEIJA-FLORES

Durante os 12 meses de coleta de dados foram registradas duas espécies de beija-flores na área de estudo: *A. fimbriata* Gmelin e *E. macroura* Gmelin. *A. fimbriata*, teve uma totalidade de 614 registros (261 visuais e 353 aurais) durante todos os meses do ano e visitou as 10 espécies de plantas inseridas no presente estudo (Tabela 1). Esse beija-flor apresentou comportamento territorialista, defendendo moitas e interagindo de forma agonística com indivíduos da mesma espécie e com *E. macroura*, que tentavam se aproximar dos recursos florais defendidos por ele. Já o *E. macroura* foi registrado com baixa densidade de indivíduos (oito registros no total entre aurais e visuais), visitando flores de *A. nudicaulis* e *V. neoglutinosa* apenas durante o mês de outubro de 2016, coincidindo com o pico da floração de *V. neoglutinosa*.

O período de coexistência das duas espécies de beija-flores e a maior abundância de beija-flores esteve diretamente relacionado com a floração de *V. neoglutinosa*. Essa bromeliácea mostrou ser um importante recurso floral para os beija-flores, influenciando seu comportamento e abundância na região. As interações agonísticas também foram mais frequentes com o pico da floração dessa espécie, que forneceu recurso abundante para que os territórios fossem estabelecidos e defendidos. Entre uma sessão e outra de forrageio, os indivíduos de *A. fimbriata* permaneciam empoleirados próximo às plantas floridas, vigiando e defendendo seus territórios através de vocalizações ou voos agressivos na direção dos intrusos.

A abundância de beija-flores nas áreas abertas de restinga não se mostrou associada à distância das áreas de mata, nem a abundância total de recursos florais. O único fator associado à frequência de registro de beija-flores foi a floração de *V. neoglutinosa* (único preditor significativo após seleção de modelos; intercepto = 0,94; inclinação 0.02; 60.9% do desvio explicado; Figura 9).



**Figura 9:** Relação entre a abundância de beija-flores e o número total de flores abertas de *Vriesea neoglutinosa* nos três transectos na área de estudo.

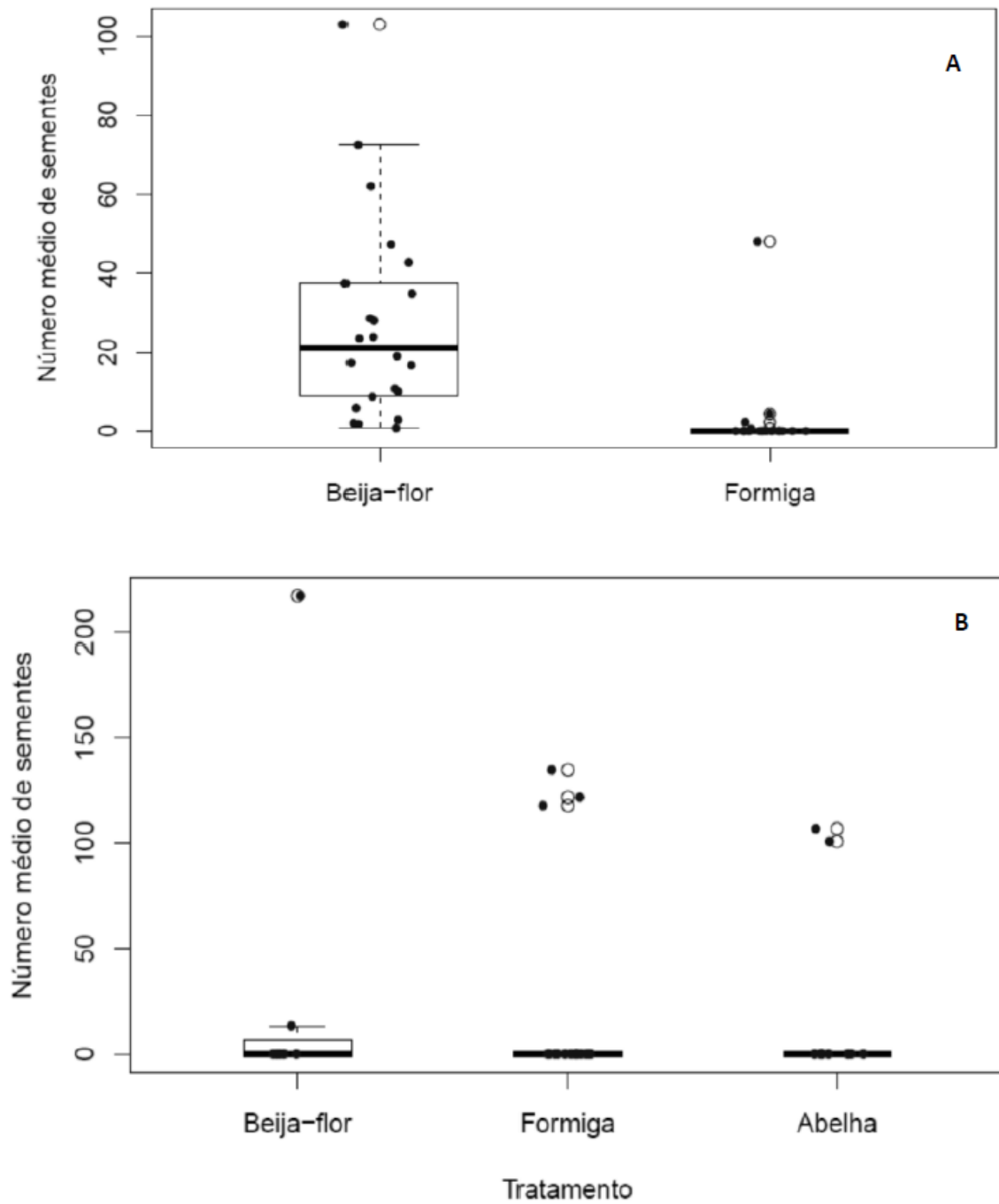
### 4.3 VISITAS ÚNICAS

O experimento de visitas únicas foi realizado nos visitantes florais mais frequentes: beija-flores (*A. fimbriata*) e formigas (*Camponotus rufipes*) em *A. nudicaulis*, e beija-flores (*A. fimbriata*), formigas (*Camponotus rufipes*) e abelhas (*Apis mellifera* e *Trigona spinipes*) em *V. neoglutinosa* (Tabela 3). No entanto, outros visitantes florais menos frequentes também foram observados, porém a raridade dessas visitas impediu que os testes de visitas únicas fossem realizados. Abelhas e borboletas foram observadas em *A. nudicaulis*, e besouros em *V. neoglutinosa*.

Para *A. nudicaulis* os beija-flores se mostraram polinizadores mais eficientes que formigas, formando em média  $27,2 \pm 25,9$  sementes por fruto em relação a  $2,5 \pm 10,2$  sementes por fruto formadas nas visitas de formigas (Figura 10 A;  $X^2 = 528,45$ ;  $P < 0,0001$ ). Para *V. neoglutinosa*, no entanto, não houve diferença na eficácia dos diferentes grupos de visitantes florais em termos de formação de sementes ( $P > 0,05$ ) (Figura 10 B).

**Tabela 3:** Visitantes florais, visitas únicas, número de indivíduos em que foram realizadas as visitas, número de flores visitadas e número de frutos formados em *Aechmea nudicaulis* e *Vriesea neoglutinosa*.

<b>Espécie</b>	<b>Visitantes florais</b>	<b>Visita única</b>	<b>Nº indivíduos</b>	<b>Nº flores visitadas</b>	<b>Nº frutos formados</b>
<i>Aechmea nudicaulis</i>	<i>Amazilia fimbriata</i>	Sim	22	127	92
<i>Aechmea nudicaulis</i>	<i>Camponotus rufipes</i>	Sim	22	97	7
<i>Aechmea nudicaulis</i>	<i>Apis mellifera</i> / <i>Trigona spinipes</i>	Não	—	—	—
<i>Aechmea nudicaulis</i>	Borboleta (Lepidoptera)	Não	—	—	—
<i>Vriesea neoglutinosa</i>	<i>Amazilia fimbriata</i>	Sim	16	16	3
<i>Vriesea neoglutinosa</i>	<i>Camponotus rufipes</i>	Sim	10	10	2
<i>Vriesea neoglutinosa</i>	<i>Apis mellifera</i> / <i>Trigona spinipes</i>	Sim	7	22	2
<i>Vriesea neoglutinosa</i>	Besouro (Curculionidae)	Não	—	—	—



**Figura 10:** **A:** Resultado do experimento de visitas únicas mostrando a diferença no número de sementes produzidas em indivíduos de *Aechmea nudicaulis* visitados por beija-flores e formigas, evidenciando a maior eficiência dos beija-flores na polinização. **B:** Resultado do experimento de visitas únicas mostrando que não houve diferença no número de sementes produzidas em indivíduos de *Vriesea neoglutinosa* visitados por beija-flores, formigas e abelhas.

As visitas de beija-flores às flores foram realizadas de forma legítima, ou seja, tocando as estruturas reprodutivas da flor (Figura 11; anteras e estigmas). O pólen das anteras foi depositado em diferentes locais do corpo do beija-flor, e transportado de uma flor para outra durante as visitas. O local de deposição do pólen varia de acordo com a altura das estruturas reprodutivas. Em *A. nudicaulis* essa deposição ocorreu no bico do beija-flor, e em *V. neoglutinosa* na testa. Durante o intervalo entre uma visita e outra, o beija-flor ficou no local, defendendo o território, ou visitando flores em uma moita vizinha.

As formigas estavam presentes no interior da corola (Figura 12). Elas também tocavam as estruturas reprodutivas, e era possível observar pólen em seu corpo.

As abelhas foram observadas visitando flores nas áreas mais próximas da mata. Elas se concentravam no interior da corola, e também tocavam as estruturas reprodutivas da flor. Em algumas vezes era possível observar pólen nas corbículas de suas pernas (Figura 13).

O registro de borboleta (Lepidoptera) como visitante floral das bromeliáceas ocorreu apenas uma vez, na espécie *A. nudicaulis*, e devido à brevidade da visita, não foi possível observar o tipo de interação entre a flor e a borboleta.

Os besouros Curculionidae foram visitantes frequentes em *V. neoglutinosa*, e na maioria das vezes eram observados furando a haste das inflorescências, provavelmente para oviposição. Grande parte das inflorescências visitadas por esses besouros secavam e acabavam morrendo.

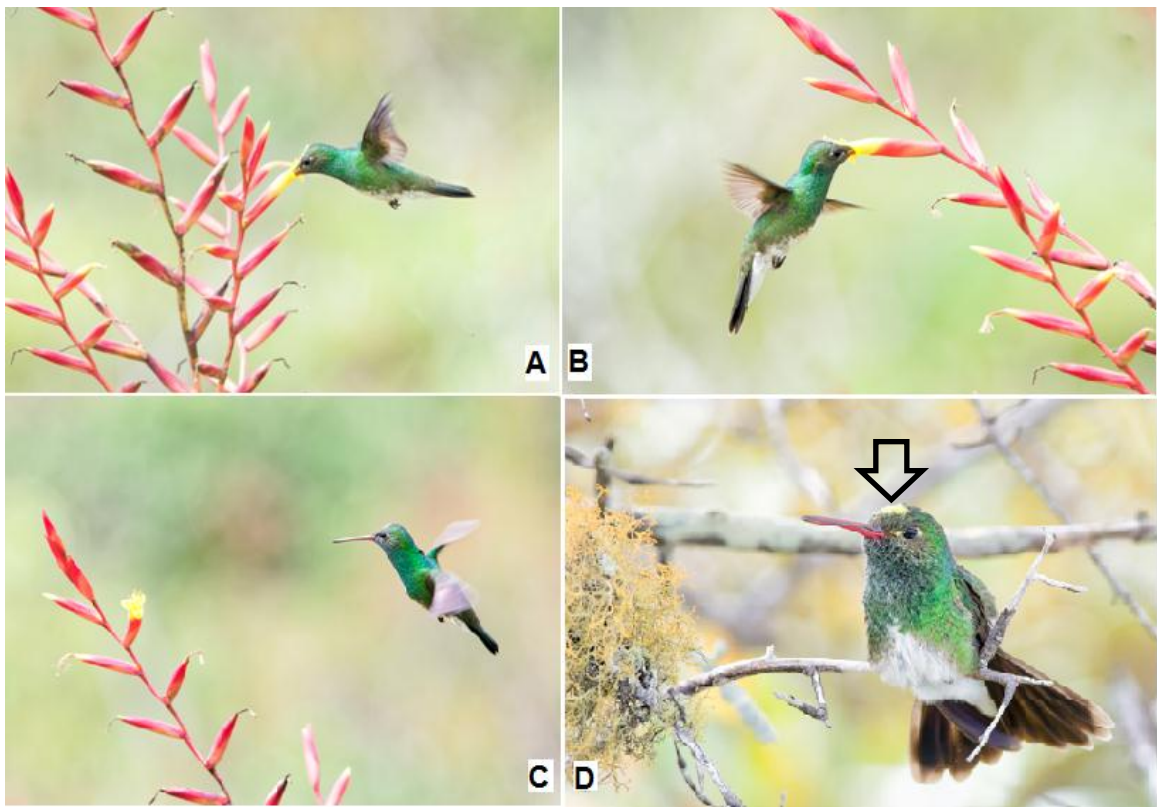
#### 4.4 FORMAÇÃO DE FRUTOS E SEMENTES

Os resultados das análises mostraram que a formação de frutos em plantas controle foi maior do que em plantas com gaiolas de exclusão de beija-flores ( $X^2 = 23,0$ ;  $P < 0,0001$ ; Figura 14). Ao comparar a formação de frutos nas diferentes distâncias da mata, o transecto de maior distância apresentou menor frutificação, já entre os outros dois, não houve diferença significativa ( $X^2 = 9,2$ ;  $P < 0,01$ ; *post hoc* Dunn test  $P < 0,05$ ; Figura 15). A distância de moitas floridas também se mostrou importante. A distância média entre plantas de *A. nudicaulis* floridas foi de 10,18 ( $\pm 12,78$ ) e para essa espécie a relação entre o número de frutos formados e a distância de uma moita com flores de espécies visitadas por beija-flores foi positiva ( $X^2 = 6,9$ ;  $P < 0,01$ ; Figura 16). No entanto, essa relação da frutificação não se reflete no número de sementes formadas. Todos os frutos, nos diferentes transectos e nos dois tratamentos apresentaram quantidades semelhantes de sementes ( $P > 0,05$ , Figura 17).



Em *V. neoglutinosa* os resultados também mostraram uma maior produção de frutos nas plantas controle em relação à gaiola ( $X^2 = 11,0$ ;  $P < 0,001$ ; Figura 18). Já a proximidade com flores das espécies de plantas visitadas por beija-flores não teve efeito significativo na produção de frutos, nem a distância da mata. Ocorrendo praticamente em todas as moitas de vegetação da área de estudo, foi possível registrar menor distância média entre indivíduos floridos ( $7,36 \pm 3,91$  metros) se comparado a *A. nudicaulis*. As diferenças entre a formação de sementes nos dois tratamentos (gaiola e controle, Figura 19) e nos transectos (Figura 20) não se mostraram significativas ( $P=0,09$ ).

O experimento de isolamento realizado em inflorescências de 25 indivíduos de cada espécie de bromélia mostrou que a autopolinização espontânea não ocorre nas duas espécies, já que as inflorescências ensacadas antes da abertura das flores não formaram frutos.



**Figura 11:** Beija-flor *Amazilia fimbriata* visitando flores de *Vriesea neoglutinosa* no Parque Nacional da Restinga de Jurubatiba, RJ. **A e B:** É possível observar as estruturas reprodutivas da flor tocando a testa do beija-flor e sujando de pólen. **C:** *Amazilia fimbriata* se aproximando de uma flor de *Vriesea neoglutinosa* já com pólen na testa. **D:** *Amazilia fimbriata* empoleirado em um galho seco com a testa suja de pólen (amarelo, conforme indicado pela seta). Foto: Rogério Peccioli.

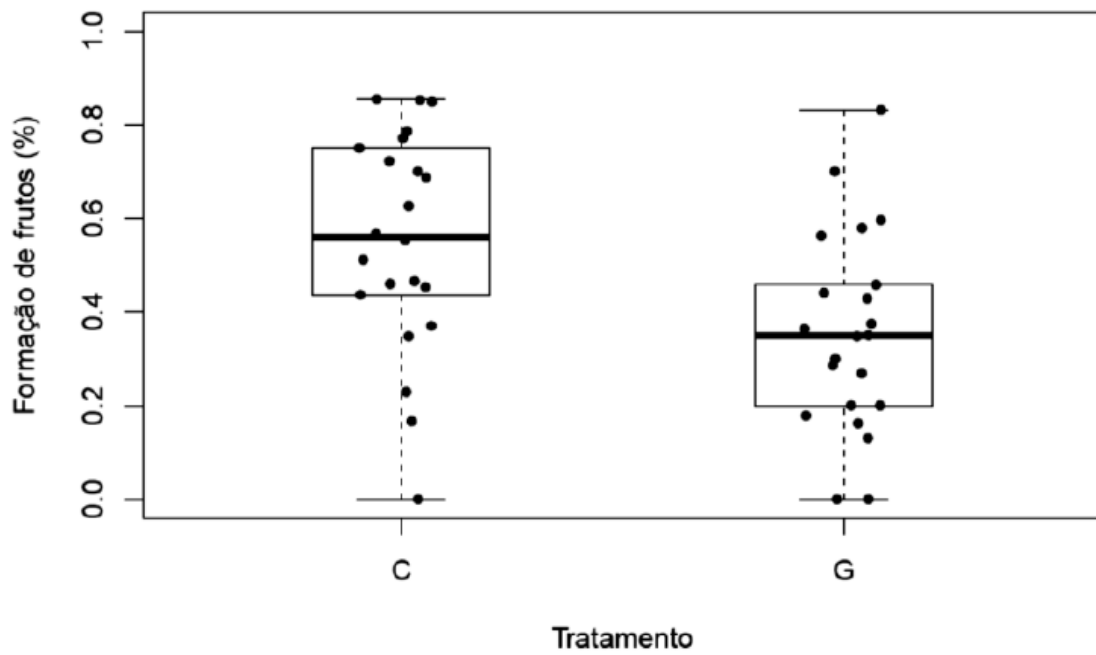




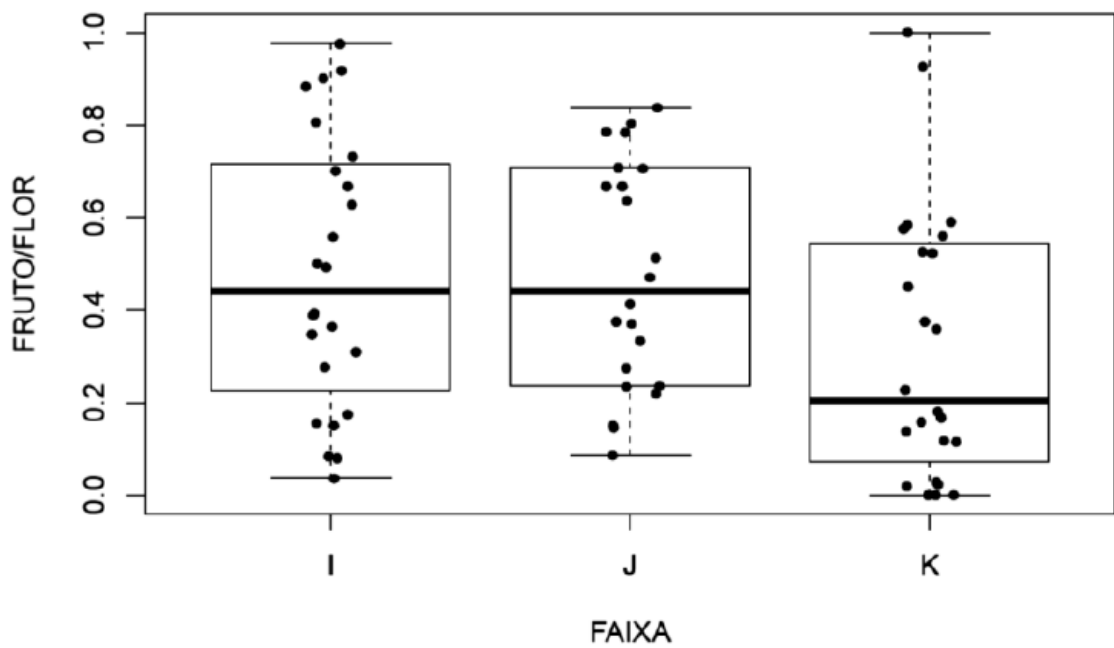
**Figura 12:** Formiga *Camponotus rufipes* visitando flor de *Vriesea neoglutinosa* no Parque Nacional da Restinga de Jurubatiba, RJ. Foto: Rogério Peccioli.



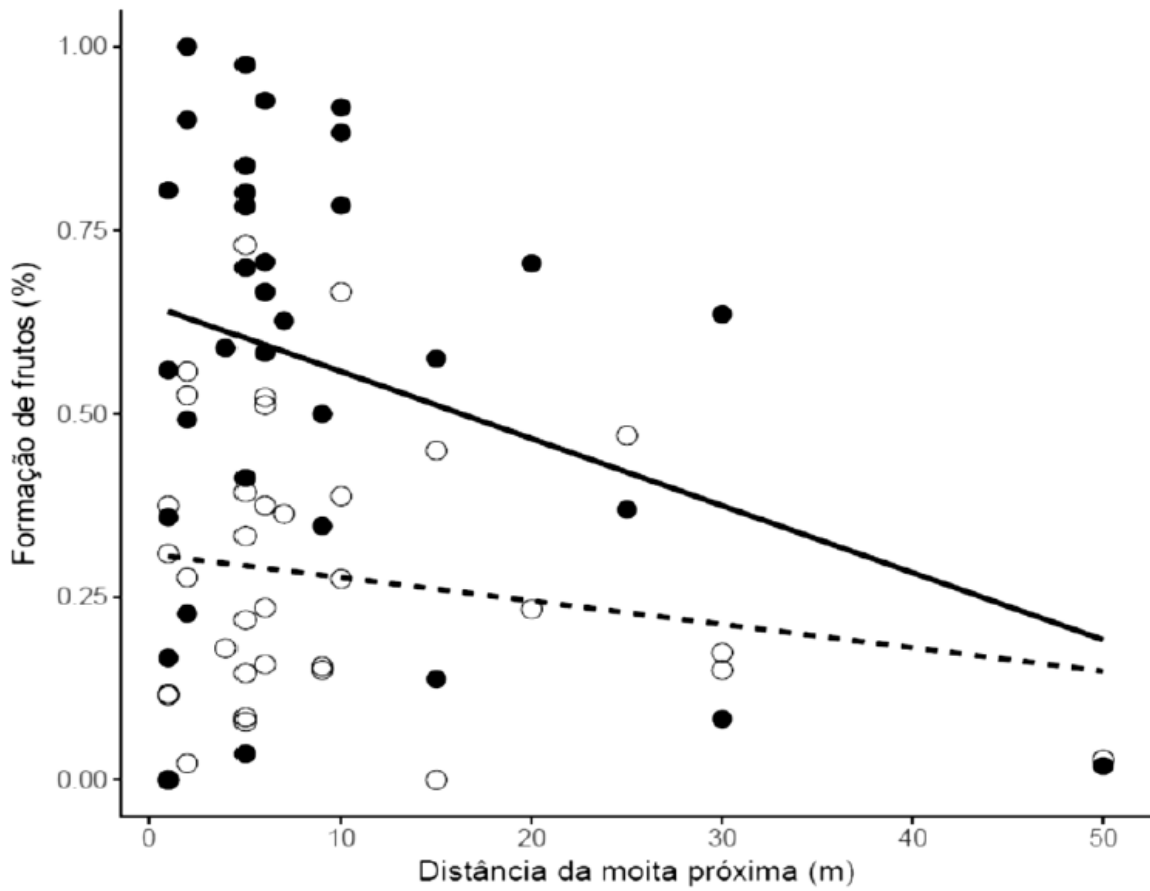
**Figura 13:** Abelha visitando flor de *Vriesea neoglutinosa* no Parque Nacional da Restinga de Jurubatiba, RJ. **A:** Abelha no interior da corola. **B:** Abelha carregando pólen nas pernas. Foto: Rogério Peccioli.



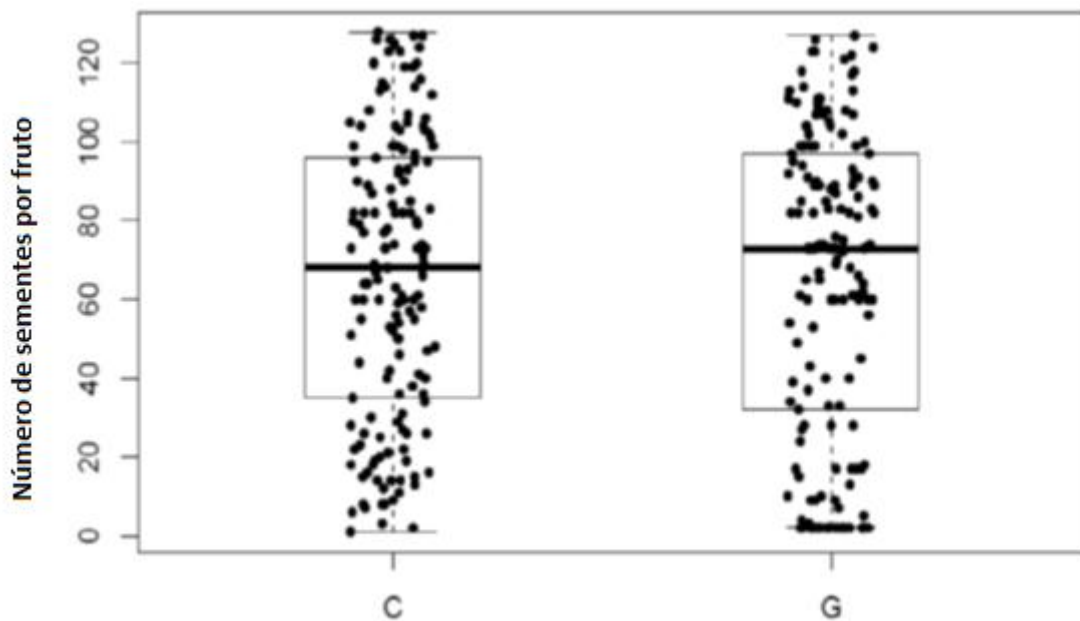
**Figura 14:** Formação de frutos (%) em *Aechmea nudicaulis* nos dois tratamentos: C= controle e G= gaiola. O maior número de frutos produzidos aconteceu nas plantas controle, ou seja, expostas a todos os polinizadores.



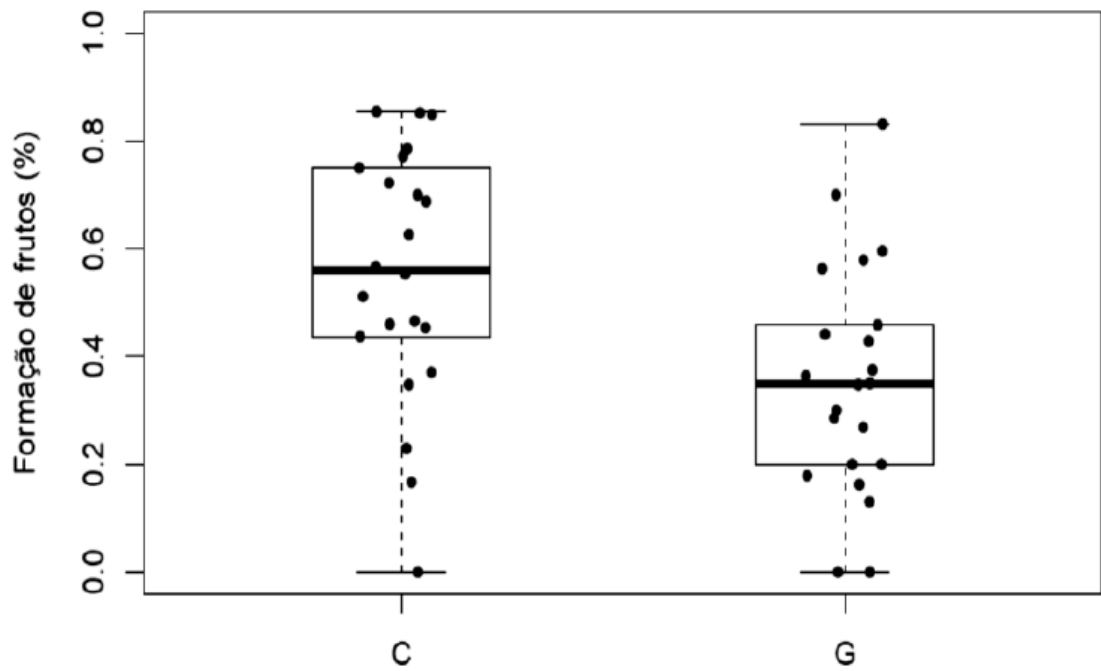
**Figura 15:** Produção de frutos por flor em *Aechmea nudicaulis* nos três transectos de diferentes distâncias da mata (Faixa I, J, K). O transecto mais distante da mata (K) apresentou o menor número de frutos produzidos. Já os outros dois transectos não apresentaram diferença significativa na produção de frutos.



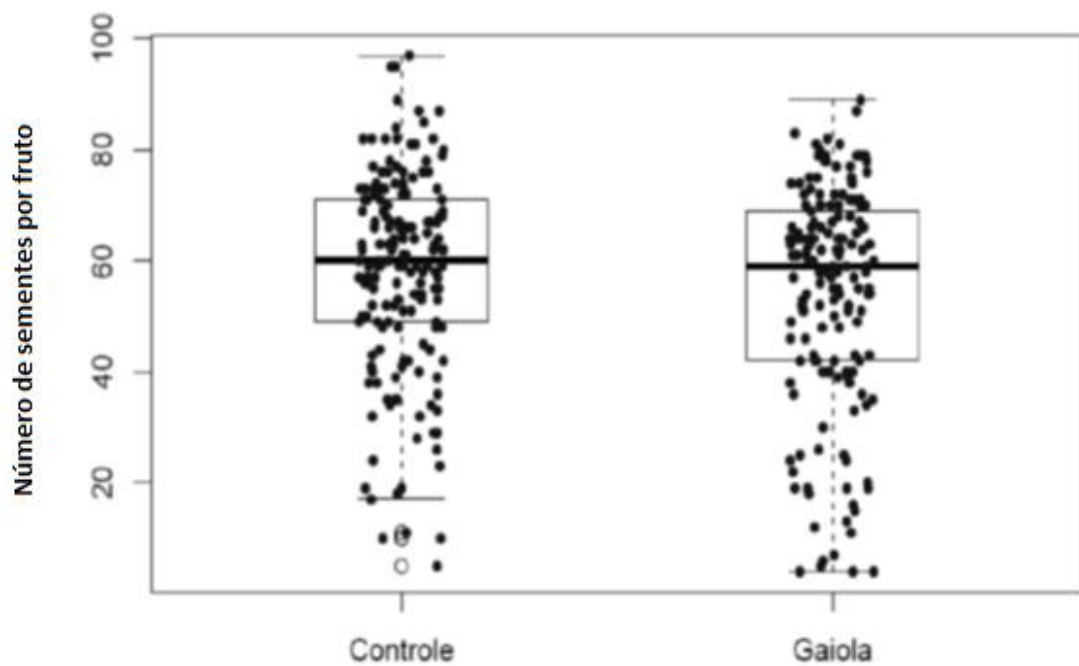
**Figura 16:** Relação entre a formação de frutos em *Aechmea nudicaulis* e a distância de moitas com flores visitadas por beija-flores. Quanto mais próximo de uma moita florida, maior a produção de frutos.



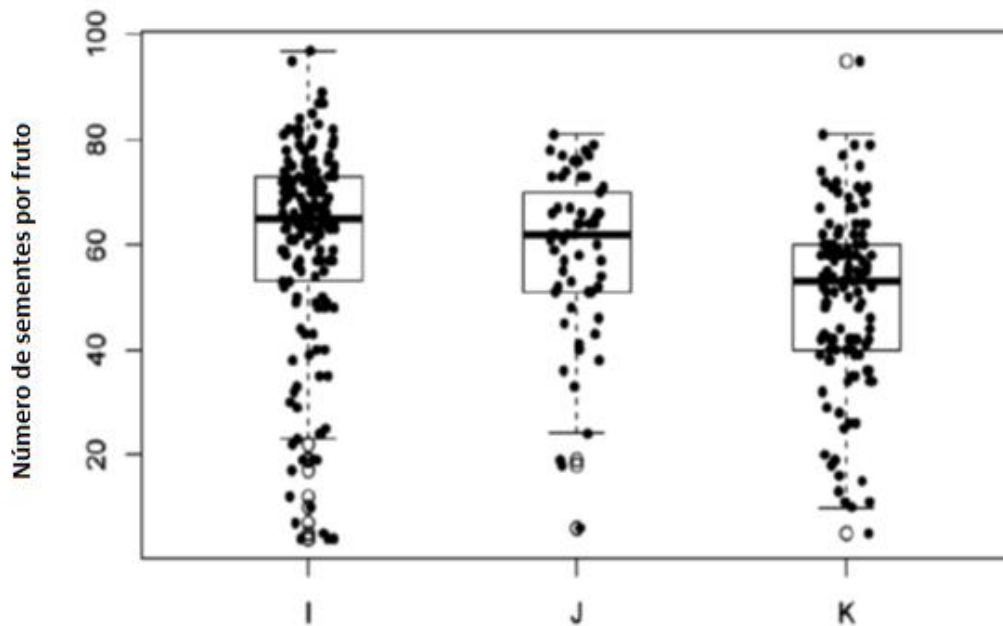
**Figura 17:** Número de sementes por fruto formadas em *Aechmea nudicaulis* nos diferentes tratamentos (C=controle; G=gaiola). A formação de sementes não apresentou diferença significativa entre os tratamentos ( $P > 0,05$ ).



**Figura 18:** Formação de frutos em *Vriesea neoglutinosa* nos dois tratamentos: C= controle e G= gaiola. O maior número de frutos produzidos aconteceu nas plantas controle, ou seja, expostas a todos os polinizadores.



**Figura 19:** Número de sementes por fruto formadas em *Vriesea neoglutinosa* nos diferentes tratamentos (Controle e Gaiola). A formação de sementes não apresentou diferença significativa entre os tratamentos.



**Figura 20:** Número de sementes por fruto formadas em *Vriesea neoglutinosa* nos três transectos de diferentes distâncias da mata (Faixa I, J, K). A formação de sementes não apresentou diferença significativa entre os transectos ( $P=0,09$ ).

## 5 DISCUSSÃO

### 5.1 VISITAS DE BEIJA-FLORES NA RESTINGA

O número de espécies vegetais registradas neste estudo como recursos florais utilizados por beija-flores é comparável ao estudo de Fonseca et al., (2015) realizado em uma área próxima, há aproximadamente 1500 metros de distância, apesar de englobar tamanhos diferentes. Fonseca et al., (2015) acompanhou uma área de 12.000 m<sup>2</sup>, mais de quatro vezes menor do que a área acompanhada nesse estudo. Embora a riqueza de plantas tenha sido semelhante, as espécies vegetais são diferentes, portanto a guilda de plantas utilizadas por beija-flores na restinga da região certamente é maior do que a amostrada. A riqueza de espécies da flora utilizada por beija-flores na restinga foi menor do que o observado em outros estudos, como por exemplo, na Floresta Amazônica Colombiana (Lasprilla & Sazima, 2004), Florestas Tropicais da Costa Rica (Stiles, 1978) e outras formações da Mata Atlântica Brasileira (Araújo, 1996; Buzato et al., 2000; Canela, 2006; Rocca-de-Andrade, 2006). É importante ressaltar que as restingas são caracterizadas como ambientes de menor

diversidade, áreas em que os filtros ambientais são severos e que permitem a instalação de um grupo seletivo de espécies com características fisiológicas relacionadas à resistência a dessecação, salinidade e altas temperaturas (Scarano et al., 2004). Em contrapartida, os dados obtidos são semelhantes aos encontrados para o Cerrado em estudos da flora visitada por beija-flores (Borges, 2000; Araújo et al., 2013; Maruyama et al., 2013b; Machado & Oliveira, 2015). Esse ambiente, assim como a restinga, possui condições ambientais de alta temperatura e baixa umidade, que são apontadas como causa da baixa riqueza de espécies ornitófilas, quando comparado com ambientes de florestas ombrófilas (Araújo, 1996; Rocca-de-Andrade, 2006). Tais fatores fazem com que alguns autores caracterizem o cerrado como ambiente marginal, um hábitat secundário para os beija-flores (Gottsberger & Silberbauer-Gottsberger, 2006; Machado & Oliveira, 2015). O mesmo pode ser dito com relação aos ambientes de restinga, que são áreas marginais de origem geológica recente, colonizada por espécies da Mata Atlântica.

Diversos estudos realizados na Mata Atlântica destacam a importância da família Bromeliaceae como fonte de recursos florais para os beija-flores, além do papel desempenhado por essas aves na reprodução das espécies vegetais incluídas nessa família (Snow & Teixeira, 1982; Araújo, 1996; Buzato et al., 2000; Canela, 2006; Rocca-de-Andrade, 2006; Fonseca et al., 2015). O ajuste morfológico entre flores e beija-flores, constituindo a síndrome de ornitofilia, é responsável por essa íntima relação entre esses dois grupos (Faegri & van der Pijl, 1979). Além disso, características fenológicas, padrões de distribuição das plantas e oferta de néctar podem afetar a atração de polinizadores, impactando o fluxo de pólen e o sucesso na polinização (Stiles, 1975; Linhart et al., 1987). As duas espécies de Bromeliaceae focais do estudo foram as que receberam o maior número de visitas por beija-flores, destacando-se *V. neoglutinosa* com 150 visitas. Apesar das espécies se enquadrarem na síndrome de ornitofilia (Faegri & van der Pijl, 1979), as características morfológicas de cada uma podem ser responsáveis pela diferença na taxa de visitação por beija-flores, refletindo talvez, uma preferência destas aves por determinada espécie. *Vriesea neoglutinosa*, por exemplo, possui comprimento de corola maior que *A. nudicaulis*. Estudos apontam que flores com corolas mais longas podem produzir maiores quantidades de néctar que flores com corolas de tamanhos menores (Feinsinger & Colwell, 1978; Araújo et al., 2013; Fonseca et al., 2015; Tavares et al., 2016). Além disso, de acordo com Fonseca et al., (2015) a energia disponível para os visitantes florais no néctar das flores de *V. neoglutinosa* é maior do que em *A. nudicaulis*. A grande quantidade de interações registradas entre beija-flores e bromélias no presente estudo sugere que Bromeliaceae também pode representar uma fonte importante de

recursos para os beija-flores nas áreas abertas de restinga. A presença de beija-flores e a ocorrência de visitas durante todo o estudo sugerem que a restinga apresenta disponibilidade de recursos florais o ano inteiro. No entanto, existem irregularidades, com períodos em que a disponibilidade desses recursos é maior ou menor.

Apesar da grande quantidade de interações registradas entre beija-flores e bromélias, a maior diversidade de espécies de plantas visitadas por essas aves foi caracterizada com outras síndromes de polinização, diferentes da ornitofilia. O comportamento generalista de beija-flores, visitando espécies vegetais com variadas síndromes é comum, principalmente em ecossistemas pobres em flores ornitófilas (Oliveira & Gibbs, 1994; Araújo, 1996; Rojas & Ribon, 1997; Araujo & Sazima, 2003; Muchhala, 2006; Rocca-de-Andrade, 2006). A utilização dessas espécies como fonte de recursos florais na restinga pode ser em função da menor ocorrência de plantas tipicamente ornitófilas, mas também pode estar refletindo uma capacidade adaptativa em explorar recursos localmente vantajosos (Carvalho, 1999; Machado & Oliveira, 2015), já que esse comportamento generalista tem sido observado mesmo em ambientes com maior diversidade de espécies tipicamente ornitófilas, como a Mata Atlântica (Rocca-de-Andrade, 2006), com exceção apenas para os campos de altitude (Freitas & Sazima, 2006). Alguns estudos demonstram que beija-flores com comportamento generalista causam prejuízo devido à perda de pólen coespecífico ao visitar diferentes espécies de plantas em sequência (Feisinger et al., 1991), podendo também afetar a taxa de produção de frutos ao promover a oclusão da superfície estigmática pela deposição de pólen de outras espécies.

É sabido que a visita dos beija-flores às espécies vegetais com características não ornitófilas pode ser crucial para o fornecimento da energia necessária para manter o metabolismo dessas aves (Maruyama et al., 2013b). A ocorrência de beija-flores durante todo o ano, mesmo em períodos em que as bromélias não estavam floridas, e o grande número de espécies com características florais distintas recebendo visitas de beija-flor pode significar que as espécies vegetais não ornitófilas também desempenham papel importante no fornecimento de recursos para os beija-flores, sendo responsáveis por manter a disponibilidade de recursos florais, suprindo as necessidades energéticas diárias dessas aves nas áreas de restinga aberta de *Clusia* nos períodos em que as bromélias não estão floridas.

Todas as espécies de plantas inseridas no estudo compartilharam visitantes florais entre si, mesmo que, na maioria dos casos, em baixa intensidade. Essa sobreposição de visitantes pode estar relacionada com a inexistência de fatores limitantes para alguns grupos de animais, como por exemplo, o comprimento da corola, favorecendo o comportamento generalista dos polinizadores. Apesar disso, alguns estudos mostram que para beija-flores não

há correlação significativa entre as variáveis profundidade da corola e comprimento do bico (Buzato et al., 2000; Machado & Semir, 2006; Machado et al., 2007, Machado, 2009). As duas espécies de bromélia avaliadas no estudo apresentaram padrão de floração sequencial, com picos de floração se sucedendo. Esse padrão evitou pausa acentuada na oferta de alimentos, o que favorece a manutenção dos polinizadores na área por mais tempo (Waser & Real, 1979; Feinsinger, 1983; Araujo et al., 1994; Fischer & Araujo, 1995; Machado & Semir, 2006). Além disso, não houve sobreposição nos picos de floração, fato que evita a competição por polinizadores (Machado & Semir, 2006).

## 5.2 BEIJA-FLORES

Os resultados sugerem que *A. fimbriata* é o único beija-flor residente na área de estudo, devido a sua abundância local e temporal. A sua frequência elevada, quando comparada a de outros beija-flores, também foi registrada em outros trabalhos realizados no PNRJ, em áreas próximas a do presente estudo (Almeida et al., 2004; Alves et al., 2004; Gomes, 2006; Fonseca et al., 2015) e em outra área de restinga em São Paulo (Araújo, 1996). Portanto, entre os beija-flores, *A. fimbriata* parece ser um importante polinizador em ambientes de restinga. A presença de beija-flores durante todos os meses do ano no período estudado, com frequência semelhante em todos os transectos, realizando visitas a diferentes espécies vegetais, mostra que as áreas abertas de restinga não funcionam apenas como passagem para polinizadores que transitam entre um cordão de mata e outro.

A baixa riqueza de beija-flores encontrada no presente estudo, quando comparado com estudos realizados em outras formações da Mata Atlântica, onde o número de espécies de beija-flores variou de seis a oito (Sazima et al., 1996; Abreu & Vieira, 2004; Machado & Semir, 2006) e de 12 a 15 espécies (Araujo, 1996; Buzato et al., 2000; Siqueira-Filho, 2003) pode ser explicada pela necessidade energética dessas aves. Estudos estimam que a quantidade de calorias necessárias para um beija-flor varia entre seis e 10 Kcal/dia (Carpenter, 1983; Powers & McKee, 1994). Considerando essa necessidade diária, um beija-flor teria que percorrer uma área maior que seis hectares a procura de néctar na restinga (Fonseca et al., 2015), fato que pode ser responsável pela coexistência de duas espécies (*A. fimbriata* e *E. macroura*) de comportamento territorialista e características morfológicas semelhantes (comprimento do bico) durante apenas um mês do ano. Essas espécies provavelmente



disputam pelo mesmo hábitat e alimento, conseguindo coexistir somente nos períodos de maior disponibilidade de recursos florais.

Muitos autores defendem que o comportamento territorialista em beija-flores é determinado pela disponibilidade de recursos florais (Feisinger, 1978; Feisinger & Cowell, 1978; Brody & Mitchell, 1997; Kodric-Brown & Brown, 1978; Cotton, 1998; Justino et al., 2012). A quantidade de energia disponível nesses recursos deve compensar a defesa do território. Quando este fica menos favorável, com menor quantidade de energia disponível, os beija-flores tendem a abandonar seus territórios a procura de locais mais rentáveis energeticamente (Feisinger & Cowell, 1978; Kodric-Brown & Brown, 1978). O tamanho reduzido e metabolismo acelerado dos beija-flores aumentam a sensibilidade às alterações ambientais, fazendo com que respondam rapidamente às variações na disponibilidade de recursos florais (Wolf & Hainsworth, 1971), além de adotar estratégias de forrageamento que garantam uma grande disponibilidade de néctar com o menor custo possível (Wolf & Hainsworth, 1971; Feisinger, 1978; Cotton, 1998). A disponibilidade de recursos pode tanto direcionar mudanças nas estratégias de forrageamento, quanto na composição de beija-flores de uma comunidade (Feisinger & Cowell, 1978; Kodric-Brown & Brown, 1978; Cotton, 1998; Henderson et al., 2006), influenciando o fluxo de pólen e o sucesso reprodutivo das plantas (Feisinger, 1978; Brody & Mitchell, 1997; Franceschinelli & Bawa, 2000; Maruyama et al., 2016). O pico da floração das bromélias *A. nudicaulis* e *V. neoglutinosa* propiciou uma grande disponibilidade de recursos florais, afetando diretamente a abundância e comportamento dos beija-flores nas áreas abertas de restinga, sugerindo um efeito de atração de *E. macroura* e a manifestação de um comportamento territorialista em *A. fimbriata*. Desta forma, apesar da floração das bromélias aumentar a riqueza e abundância de beija-flores na área de restinga, a manifestação do comportamento territorialista pode limitar esse fluxo a pequenas distâncias (Feisinger 1978; Linhart et al., 1987; Justino et al., 2012).

### **5.3 BEIJA-FLORES COMO POLINIZADORES DE BROMELIACEAE EM RESTINGA**

O experimento de exclusão mostrou que os beija-flores tem um papel central na reprodução sexuada de *A. nudicaulis* e *V. neoglutinosa*, duas espécies importantes de plantas da restinga. Plantas com a gaiola onde o beija-flor não consegue visitar apresentaram menor número de frutos produzidos, provavelmente pela visitação de abelhas e formigas, uma vez

que a espécie não apresentou autopolinização espontânea. Aves, incluindo os beija-flores, são consideradas polinizadores eficientes devido a sua grande mobilidade, promovendo a dispersão de pólen em longas distâncias, reduzindo as taxas de endogamia (Krauss et al., 2017).

Os dados de formação de frutos nas diferentes distâncias da mata mostraram que apenas o transecto de maior distância apresentou menor taxa de frutificação. Considerando que o PNRJ possui poucas áreas abertas com tamanho comparável ao avaliado no presente estudo, e que a maior distância possível da mata foi representada nos transectos, podemos inferir que as formações abertas de restinga não funcionam como barreiras para dispersão de polinizadores.

O efeito positivo da distância entre moitas floridas sobre a taxa de produção de frutos em *A. nudicaulis* reforça o papel territorialista assumido pelo beija-flor *A. fimbriata*. Em *V. neoglutinosa* esse padrão não foi verificado, provavelmente porque os indivíduos dessa espécie estavam mais abundantemente distribuídos pela área de estudo, ocorrendo praticamente em todas as moitas de vegetação. Essa espécie apresenta um metabolismo mais limitado às áreas sombreadas, habitando as moitas de vegetação e formando agregados densos embaixo da copa das mesmas (Sampaio et al., 2002; Mantuano & Martinelli, 2007). Na área de estudo foi possível registrar menor distância média entre indivíduos floridos de *V. neoglutinosa* se comparado a *A. nudicalis*.

O experimento de visitas únicas confirmou a importância dos beija-flores para a reprodução sexuada da Bromeliaceae *A. nudicaulis* na restinga, resultado que já era esperado devido à estreita relação existente entre beija-flores e bromélias, comprovada em diversos estudos que demonstram a importância que esse grupo de polinizadores tem para a reprodução e diversificação dessas plantas (Snow & Snow, 1980, 1986; Snow & Teixeira, 1982; Gardner, 1986; Fischer & Araujo, 1995; Sazima et al., 1995, 1996; Canela & Sazima, 2003; Araujo et al., 2004; Machado & Semir, 2006; Schmidt-Lebuhn et al., 2007). Para *V. neoglutinosa*, apesar do experimento de gaiolas indicar que beija-flores são importantes para a formação de frutos, uma vez que haja visitas, outros grupos também contribuem para a formação de sementes. Nesse sentido, visitantes além de beija-flores parecem ser pouco frequentes em *V. neoglutinosa* e a importância dos beija-flores pode ser uma consequência da sua elevada frequência de visitas.

Formigas e bromélias se ajustam em vários tipos de interações (Benzing, 2000). Em grande parte dos estudos as formigas são classificadas como ladrões de néctar, florívoras, disruptoras da polinização e até repelentes de visitantes florais, pelo seu comportamento, presença e/ou odor (Ghazoul, 2001; Galen & Butchart, 2003; Dutton & Frederickson, 2012;

Cembrowski et al., 2014; Li et al., 2014; Le Van et al., 2014). No entanto, existem alguns estudos demonstrando que formigas podem promover a formação de frutos, agindo como polinizadores (García et al., 1995; Gómez et al., 1996; Luo et al., 2012), inclusive em áreas abertas de restingas (Ibarra-Isassi & Sendoya, 2016), fato que também pode ser verificado no presente estudo.

Por fim, os dados obtidos no presente estudo evidenciam o papel dos beija-flores na reprodução sexuada de espécies importantes para o ambiente de restinga, como por exemplo, *A. nudicaulis*. Essa espécie funciona como facilitadora devido aos seus atributos ecológicos, que se devem sobretudo, a sua capacidade de se reproduzir clonalmente, colonizando a areia nua, e conseqüentemente, iniciando novas ilhas de vegetação. Para Scarano et al. (2004) esses atributos são chave na colonização das áreas de restinga a partir das formações florestais da Mata Atlântica, onde a espécie é descrita como epífita e associada às áreas rochosas (Loh et al., 2015). Em ambientes arenosos como as restingas, a espécie se torna abundante por meio da reprodução clonal e sexuada, formando populações contínuas onde a diversidade genética intrapopulacional é maior do que a diversidade interpopulacional (Loh et al., 2015). Assim, é possível inferir que essa diversidade é, em parte, mantida pela atuação dos beija-flores, que promovem polinizações de longa distância.

Os dados obtidos também sugerem que a *V. neoglutinosa* pode ser importante na atração e manutenção de beija-flores para esses ambientes marginais e recentes. A atração de beija-flores generalistas pode ser importante fator para a reprodução de outras espécies vegetais que florescem concomitantemente à *V. neoglutinosa*. Devido a maior mobilidade dos beija-flores, esses cruzamentos podem ocorrer em uma escala espacial maior do que o promovido pelos artrópodes, que tem seu deslocamento limitado pela estrutura em moitas.

## 6 CONCLUSÃO

A escala do trabalho desenvolvido corresponde a uma seção de restinga de 270 metros ao redor de uma área florestada, o que corresponde a uma extensa área contínua de restinga aberta no Parque Nacional da Restinga de Jurubatiba, que apresenta poucas áreas abertas com raio maior que 250 metros (o que também é verdade para outras áreas de restingas). Assim, é possível inferir que os ambientes de restinga não funcionam como

barreiras para a persistência local e dispersão dos beija-flores, e são capazes de suportar uma população residente de *A. fimbriata*.

As espécies de Bromeliaceae *A. nudicaulis* e *V. neoglutiosa* são grandes fontes de recursos florais para os beija-flores na área de Formação Arbustiva Aberta de *Clusia*, regulando a abundância e comportamento dos mesmos.

Ao contribuir como polinizador principal para duas das espécies mais abundantes nesse ambiente de restinga, e com funções ecológicas importantes na estruturação do habitat e estabelecimento de outras espécies vegetais, *A. fimbriata* se destaca como um importante componente para a manutenção e funcionamento desse ecossistema.

## REFERÊNCIAS

- Abreu, C.R.M.; Vieira, M.F. 2004. Os beija-flores e seus recursos florais em um fragmento florestal de Viçosa, sudeste brasileiro. *Lundiana* 5: 129-134.
- Abrol, D.P. 2005. Pollination energetic. *Journal of Asia-Pacific Entomology* 8: 3-14.
- Almeida, E.M.; Storni, A.; Ritter, P.D.; Alves, M.A.S. 2004. Floral visitors of *Tillandsia stricta* Sol. (Bromeliaceae) at Restinga of Jurubatiba, Macaé, Rio de Janeiro, Brazil. *Vidalia*, 2 (1): 30-35.
- Alves-dos-Santos, I.; Silva, C. I.; Pinheiro, M.; Kleinert, A. M. P. 2016. Quando um visitante floral é um polinizador? *Rodriguésia* 67 (2): 295 – 307.
- Alves, M. A. S.; Storni, A.; Almeida, M.; Gomes, V. S. M.; Oliveira, C. H. P.; Marques, R. V.; Vechi, M. B. 2004. A comunidade de aves na Restinga de Jurubatiba. In: da Rocha, C. F. D.; Esteves, F. A.; Scarano, F. R. (eds.) Pesquisas de longa duração na Restinga de Jurubatiba: ecologia, história natural e conservação. São Carlos, Rima, 199-214.
- Araújo, A.C.; Fischer, E.; Sazima, M. 1994. Floração sequencial e polinização de três espécies de *Vriesea* (Bromeliaceae) na região da Juréia, Sudeste do Brasil. *Revista Brasileira de Botânica* 17:113-118.
- Araújo, A.C. 1996. Beija-flores e seus recursos florais numa área de planície costeira do litoral norte de São Paulo. Dissertação de mestrado. Universidade Estadual de Campinas, 69p.
- Araújo, A.C.; Fischer, E.; Sazima, M. 2004 As bromélias na região do Rio Verde. In Marques, O.A.V.; Duleba, W. (eds). Estação Ecológica Juréia-Itatins: Ambiente físico, flora e fauna. São Paulo, Editora Holos, 162-171.
- Araújo, A.C.; Sazima, M. 2003. The assemblage of flowers visited by hummingbirds in the “capões” of Southern Pantanal, Mato Grosso do Sul, Brazil. *Flora* 198:427–435.
- Araújo, D.S.D. 1992. Vegetation types of sandy coastal plains of tropical Brazil: a first approximation. In: Seelingere, U. (ed.). Coastal plant communities of Latin America. San Diego, Academic Press, 337-347.
- Araújo, D.S.D; Pereira, M.C.A.; Pimentel, M.C.P. 2004. Flora e estrutura de comunidades no Parque Nacional da Restinga de Jurubatiba - Síntese dos conhecimentos com enfoque especial para formação aberta de *Clusia*. In: Rocha, C.F.D.; Esteves, F.A.; Scarano, F.R. (eds.). Pesquisas de longa duração na Restinga de Jurubatiba: ecologia, história e conservação. Rima Editora, São Carlos. 59-76.
- Araújo, D.S.D.; Scarano, F. R.; Sá, C. F. C.; Kurtz, B. C.; Zaluar, H. L. T.; Montezuma, R. C. M.; Oliveira, R. C. 1998. Comunidades vegetais do Parque Nacional da Restinga de Jurubatiba. In Esteves, F. A. (ed). Ecologia das lagoas costeiras do Parque Nacional da Restinga de Jurubatiba e do Município de Macaé (RJ). NUPEM. Universidade Federal do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro, Brasil, 39-62.

- Araújo, D.S.D. 2000. Análise florística e fitogeográfica das restingas do Estado do Rio de Janeiro. Tese de Doutorado, Universidade Federal do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro. 176p.
- Araújo, F.P.; Sazima, M.; Oliveira, P.E. 2013. The assembly of plants used as nectar sources by hummingbirds in a Cerrado area of Central Brazil. *Plant Systematics and Evolution* 299:1119–1133.
- Assumpção, J.; Nascimento, M.T. 2000. Estrutura e composição florística de quatro formações vegetais de restinga no complexo lagunar Grussai/Iquipari/São João da Barra, RJ, Brasil.
- Bawa, K. S. 1990. Plant-pollinator interactions in tropical rain forests. *Annual Review of Ecology and Systematics*. 21:399-422.
- Benzing, D.H. 1976. Bromeliad trichomes: structure, function and ecological significance. *Selbyana* 1:330-348.
- Benzing, D.H. 1980. *The Biology of bromeliads*. Mad River Press, Eureka, California.
- Benzing, D.H. 1990. *Vascular epiphytes: general biology and associated biota*. Cambridge University Press, New York, USA. 354p.
- Benzing, D.H. 2000. *Bromeliaceae: profile of an adaptative radiation*. Cambridge, Cambridge University Press.
- Benzing, D.H.; Renfrow, A. 1974. The mineral nutrition of the Bromeliaceae. *Botanical Gazette*, v.135, n.4, 281-288.
- Bergallo, H.G.; Martins-Hatano, F.; Raíces, D.S.; Ribeiro, T.T.L.; Alves, A.G.; Luz, J.L.; Mangolin, R.; Mello, M.A.R. 2004. Os mamíferos da Restinga de Jurubatiba, p. 215-230. In: Rocha C.F.D.; Esteves, F.A.; Scarano, F.R. (eds.) *Pesquisas ecológicas de longa duração na Restinga de Jurubatiba: Ecologia, História Natural e Conservação*. São Carlos, RiMa, 374p.
- Betts, M.G.; Hadley, A.S.; Kress, W.J. 2015. Pollinator recognition by a keystone tropical plant. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, 112, 3433–3438.
- Borges, H.B. N., 2000, *Biologia reprodutiva e conservação do estrato lenhoso numa comunidade do cerrado*. Ph.D. Thesis. Universidade Estadual de Campinas, Brasil.
- Bueno, R.S.; Guevara, R.; Ribeiro, M.C.; Culot, L.; Bufalo, L.S.; Galetti, M. 2013. Functional redundancy and complementarities of seed dispersal by the last neptropical megafrugivores. *Plos One*, 8, e56252.
- Bradshaw, H.D.Jr.; Wilbert, S.M.; Otto, K.G.; Schemske, D.W. 1995. Genetic mapping of floral traits associated with reproductive isolation in monkeyflowers (*Mimulus*). *Nature* 376, 762-765.

- Brody, A.K.; Mitchell, R. J. 1997. Effects of experimental manipulation of inflorescence size on pollination and pre-dispersal seed predation in the hummingbird-pollinated plant *Ipomopsis aggregata*. *Oecologia* 110:86-93.
- Buchmann, S.L.; Nabhan, G.P. 1996. The forgotten pollinators. Island Press, Washington, DC. 292pp.
- Buzato, S.; Sazima, M.; Sazima, I. 2000. Hummingbird-pollinated floras at three Atlantic forest sites. *Biotropica* 32: 824-841.
- Canela, M.B.F.; Sazima, M. 2003. *Aechmea pectinata*: a hummingbird-dependent Bromeliad with inconspicuous flowers from the rainforest in Southeastern Brazil. *Annals of Botany* 92:731-737.
- Canela, M.B.F.; Sazima, M. 2005. The pollination of *Bromelia antiacantha* (Bromeliaceae) in Southeastern Brazil: ornithophilous versus Melittophilous features. *Plant Biology*. Online.
- Canela, M.B.F. 2006. Interações entre plantas e beija-flores numa comunidade de Floresta Atlântica Montana em Itatiaia, RJ. Tese de doutorado. Universidade Estadual de Campinas, 75p.
- Caris, E.A.P.; Kurtz, B.C.; Cruz, C.B.M.; Scarano, F.R. 2013. Vegetation cover and land use of a protected coastal area and its surroundings, southeast Brazil. *Rodriguésia*, vol.64, n.4. 2175-7860.
- Carpenter, F. L. 1983. Pollination energetics in avian communities: simple concepts and complex realities. In Jones, C. E.; Little, R.J. (eds). *Handbook of Experimental Pollination Biology*. Van Nostrand Reinhold, New York. 215-234.
- Carvalho, C.B.V. 1999. Memória e aprendizado: influência de características florais no padrão de forrageamento de beija-flores (Aves, Trochilidae). Dissertação de Mestrado. Universidade de Brasília, Brasília. 44p.
- Cembrowski, A.R.; Tan, M.G.; Thomson, J.D.; Frederickson, M.E. 2014. Ants and ant scent reduce bumblebee pollination of artificial flowers. *The American Naturalist* 183:133-139.
- Cogliatti-Carvalho, L.; Freitas, A.F.N.; Rocha, C.F.D.; Van Sluys, M. 2001. Variação na estrutura e na composição de Bromeliaceae em cinco zonas de restinga no Parque Nacional da Restinga de Jurubatiba, Macaé, RJ. *Revista Brasileira de Botânica*, São Paulo, v.24, n.1, 1-9.
- Costa, C. S. B.; Seeliger, U.; Cordazzo, C. V. 1984. Aspectos da ecologia populacional do *Panicum racemosum* (Spreng) nas dunas costeiras do Rio Grande do Sul, Brasil. In: Lacerda, L. D.; Araujo, D. S. D.; Cerqueira, R.; Turq, B. (eds.) *Restingas: Origem, Estrutura e Processos*. CEUFF, Niteroi. 395-411.
- Cotton, P.A. 1998. Temporal partitioning of a floral resource by territorial hummingbirds. *Ibis* 140:647-653.

- Crayn, D. M.; Winter, K.; Smith, J. A. C. 2004. Multiple origins of crassulacean acid metabolism and the epiphytic habitat in the Neotropical family Bromeliaceae. *Pnas*, v.110, n.10, 3707-3708.
- Cronk, Q.; Ojeda, I. 2008. Bird-pollinated flowers in an evolutionary and molecular context. *Journal of Experimental Botany* 59:715–727.
- Danieli-Silva, A.; de Souza, J.M.T.; Donatti, A.J.; Campos, R.P.; Vicente-Silva, J.; Freitas, L.; Varassin, I.G. 2012. Do pollination syndromes cause modularity and predict interactions in a pollination network in tropical high-altitude grasslands? *Oikos*, 121, 35–43.
- Dansereu, P. 1947. Zonation et succession sur la restinga de Rio de Janeiro - I. Halosère. *Revue Canadienne de Biologie* 6(3): 447-477.
- 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.
- Dodd, M. E.; Silvertown, J.; Chase, M.W. 1999. Phylogenetic analysis of trait evolution and species diversity variation among angiosperm families. *Evolution* 53: 732-744.
- Douglas, A.E.; Raven, J.A. 2003. Genomes at the Interface between Bacteria and Organelles. *Philosophical Transactions of Royal Society of London, B*, 358: 5-18.
- Dutton, E.M.; Frederickson, M.E. 2012. Why ant pollination is rare: new evidence and implications of the antibiotic hypothesis. *Arthropod Plant Interact* 6:561-569.
- Faegri, K.; van der Pijl, L. 1979. *Principles of Pollination Ecology*. Pergamon Press, Oxford.
- Faria, A.P.G.; Matallana, G.; Wendt, T.; Scarano, F.R. 2006. Low fruit set in the abundant dioecious tree *Clusia hilariana* (Clusiaceae) in a Brazilian restinga. *Flora* 201: 606–611.
- Feinsinger, P. 1978. Ecological interactions between plants and hummingbirds in a successional tropical community. *Ecological Monographs* 48(3):269–287.
- Feinsinger, P. 1983. Coevolution and pollination. In *Coevolution*. Futuyma, D.J.; Slatkin, M. (eds.). Sinauer Associates, Sunderland, 282-310.
- Feinsinger, P.; Cowell, R. K. 1978. Community organization among Neotropical nectar feeding birds. *American Zoologist* 18:779-795.
- Feinsinger, P.; Tiebout III, H.M. 1991. Competition among plants sharing hummingbird pollinators: laboratory experiments on a mechanism. *Ecology*, 72, 1946-1952.
- Fenster, C.B.; Armbruster, W.S.; Wilson, P.; Dudash, M.R.; Thomson, J.D. 2004. Pollination syndromes and floral specialization. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematic*, 35, 375–403.



- Ferreira, C.; Maruyama, P.K.; Oliveira, P.E. 2016. Convergence beyond flower morphology? Reproductive biology of hummingbird pollinated plants in the Brazilian Cerrado. *Plant Biology*. 18:316-324.
- Fisher, E.A.; Araujo, A.C. 1995. Spatial organization of bromeliad community in the Atlantic rain forest, south-eastern Brasil. *Journal of Tropical Ecology* 11: 559-567.
- Fonseca, L.C.N.; Vizentin-Bugoni, J.; Rech, A.R.; Alves, M.A.S. 2015. Plant-hummingbird interactions and temporal néctar availability in a restinga from Brazil. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*. 87(4), 2163-2175.
- Fontoura, T.; Costa, A.; Wendt, T. 1991. Preliminary checklist of the Bromeliaceae of Rio de Janeiro State, Brazil. *Selbyana*. 12:5-45.
- Franceschinelli, E.V.; Bawa, K.S. 2000. The effect of ecological factors on the mating system of a South American shrub species (*Helicteres brevispira*). *Heredity* 84:116–123.
- Freire, M. S. B. 1990. Levantamento florístico do Parque Estadual das Dunas de Natal, *Acta Botanica Brasilica* 4: 41-59.
- Freitas, L.; Sazima, M. 2006. Pollination biology in a tropical high-altitude grassland in Brazil: interactions at the community level. *Annals of Missouri Botanical Garden* 93:465-516.
- Galen, C.; Butchart, B. 2003. Ants un your plants: effects of nectar-thieves on pollen fertility and seed-siring capacity in the alpine wildflower, *Polemonium viscosum*. *Oikos* 101:521-528.
- García, M.B.; Antor, R.J.; Espadaler, X. 1995. Ant pollination of the palaeoendemic dioecious *Borderea pyrenaica* (Dioscoreaceae). *Plant Systematic Evolution* 198:17–27.
- Gardner, C.S. 1986. Inferences about pollination in *Tillandsia* (Bromeliaceae). *Selbyana* 9:76-87.
- Ghazoul, J. 2001. Can floral repellents pre-empt potencial ant-plant conflict? *Ecology Letters* 4:295-299.
- Givnish, T.J.; Barfuss, M.H.J.; Ee, B.V.; Riina, R.; Schulte, K.; Horres, R.; Gonsiska, P.A.; Jabaily, R.S.; Crayn, D.M.; Smith, 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. 2011. Phylogeny, adaptive radiation, and historical biogeography in Bromeliaceae: insights from an eight-locus plastid phylogeny. *American Journal of Botany*, 98(5): 872-895.
- Gomes, V. S. M. 2006. Variação espacial e dieta de aves terrestres na restinga de Jurubatiba, RJ. Tese de Doutorado. Universidade Federal do Rio de Janeiro.
- Gomes, V.S.M.; Loiselle, B.A.; Alves, M.A.S. 2008. Birds foraging for fruits and insects in shrubby restinga vegetation, southeastern Brazil. *Biota Neotropica*. V.8, n.4.

- Gomes, V.S.M.; Vecchi, M.B.; Loiselle, B.A.; Missagia, C.C.C.; Alves, M.A.S. 2016. Heterogeneity of bird communities in a mosaic of habitats on a resting ecosystem in southeast Brazil. *Zoologia*, 33(5): e2015205.
- Gómez, J.M.; Zamora, R.; Hódar, J.A.; García, D. 1996. Experimental study of pollination by ants in Mediterranean high mountain and arid habitats. *Oecologia* 105:236–242.
- Gonzaga, L. P.; Castiglioni, G. D. A.; Reis, H. B. R. 2000. Avifauna das restingas do Sudeste: Estado do conhecimento e potencial para futuros estudos. In: Esteves, F. A.; Lacerda, L. D. (eds.). *Ecologia de restingas e lagoas costeiras*. NUPEM, Universidade Federal do Rio de Janeiro, Macaé, Rio de Janeiro, Brasil. 151-163.
- Gottsberger, G.; Silberbauer-Gottsberger, I. 2006. Life in the Cerrado: a South American Tropical Seasonal Vegetation, Vol. II. Pollination and seed dispersal. Reta Verlag, Ulm
- Grantsau, R. 1989. Os beija-flores do Brasil. *Expressão e Cultura*, Rio de Janeiro.
- Harrison, X.A. 2014. Using observation-level random effects to model overdispersion in count data in ecology and evolution. *PeerJ*, 2, e616.
- Harrison, X.A. 2015. A comparison of observation-level random effects to model overdispersion in count data in ecology and evolution. *PeerJ*, 2, e616.
- Heinrich, B. 1975. Energetics of pollination. *Annual Review of Ecology and Systematics* 6: 139-170.
- Henderson, J.; Hurly, T.A.; Bateson, M.; Healy, S.D. 2006. Timing in free-living rufous hummingbirds, *Selasphorus rufus*. *Current Biology* 16:512–515.
- Henriques, R. P. B.; Araujo, D. S. D.; Reis, J. D. 1986. Descrição e classificação dos tipos de vegetação da Restinga de Carapebus, Rio de Janeiro. *Revista Brasileira de Botânica* 9: 173-189.
- Ibarra-Isassi, J.; Sendoya, S.F. 2016. Ants as floral visitors of *Blutaparón portulacoides* (A.St-Hil.) Mears (Amaranthaceae): an ant pollination system in the Atlantic Rainforest. *Arthropod-Plant Interactions* 10:221-227.
- Jordano, P. 1987. Patterns of mutualistic interactions in pollination and seed dispersal: connectance, dependence asymmetries, and coevolution. *American Naturalist*, 129, 657-677.
- Justino, D.G.; Maruyama, P.K.; Oliveira, P.E. 2012. Floral resource availability and hummingbird territorial behaviour on a Neotropical savanna shrub. *Journal of Ornithology*, 153, 189–197.
- Kaehler, M.; Varassini, 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: 219-228.

- Kearns, C. A.; Inouye, D.W.; Waser, N. M. 1998. Endangered mutualisms: the conservation of plant – pollinator interactions. *Annual Review of Ecology and Systematics* 29:83–112.
- Kessler, M.; Krömer, T. 2000. Patterns and ecological correlates of pollination modes among bromeliad communities of Andean forests in Bolivia. *Plant Biology*, v. 2, 659-669.
- Klein, A.-M.; Vaissiére, B.E.; Cane, J.H.; Steffan-Dewenter, I.; Cunningham, S.A.; Kremen, C.; Tscharntke, T. 2007. Importance of pollinators in changing landscapes for world crops. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 274(1608):303 – 313.
- Kodric-Brown, A.; Brown, J.H. 1978. Influence of economics, interspecific competition, and sexual dimorphism on territoriality of migrant rufous hummingbirds. *Ecology* 59:285–296.
- Krauss, S.L.; Phillips, R.D.; Karron, J.D.; Johnson, S.D.; Roberts, D.G.; Hopper, S.D. 2017. Novel consequences of bird pollination for plant mating. *Trends in Plant Science*. 22(5): 395-410.
- Lacerda, L.D.; Araújo, D.S.D.; Maciel, N.C. 1993. Dry coastal ecosystems of the tropical Brazilian coast. In: van der Maarel, E. (ed.). *Dry coastal ecosystems: Africa, America, Asia, Oceania*. Amsterdam, Elsevier. 4777-493.
- Lamêgo, A. R. 1974. *O Homem e a Restinga*. 2<sup>a</sup> ed. Editora Lidador, Rio de Janeiro.
- Lasprilla, L.R.; Sazima, M. 2004. Interacciones planta-colibrí en tres comunidades vegetales de la parte suroriental del Parque Nacional Natural Chiribiquete, Colombia. *Ornitologia Neotropical* 15: 183-190.
- Leme, E. M. C. 1993. *Bromeliads in the Brazilian wilderness*. Marigo Comunicacao, Rio de Janeiro, Brazil.
- Leme, E.M.C. 1997. *Canistrum: Bromélias da Mata Atlântica*. Rio de Janeiro: Salamandra, 107p.
- Le Van, K.E.; Hung, K-L.J.; McCann, K.R.; Ludka, J.T.; Holway, D.A. 2014. Floral visitation by the Argentine ant reduces pollinator visitation and seed set in the coast barrel cactus, *Ferocactus viridescens*. *Oecologia* 174: 163-171.
- Li, J.; Wang, Z.; Tan, K. Qu, Y.; Nieh, J.C. 2014. Giant asian honeybees use olfactory eavesdropping to detect and avoid ant predators. *Animal Behaviour* 97:69-76.
- Lima, T.T.; Wanderley, M.G.L. 2007. Diversidade de Bromeliaceae da Serra do Lopo Extrema – Minas Gerais. *Revista Brasileira de Biociências* 5: 1146-1148.
- Linhart, Y.B.; Busby, W.H.; Beach, J.H.; Feinsinger, P. 1987. Forager behavior, pollen dispersal, and inbreeding in two species of hummingbird-pollinated plants. *Evolution*, 41, 679–682.

- Loh, R.; Scarano, F.R.; Alves-Ferreira, M.; Salgueiro, F. 2015. Clonality strongly affects the spatial genetic structure of the nurse species *Aechmea nudicaulis* (L.) Griseb. (Bromeliaceae). *Botanical Journal of the Linnean Society*.
- Lunau, K.; Maier, E.J. 1995. Innate colour preferences of flower visitors. *Journal of Comparative Physiology. A* 177, 1-19.
- Luo, C.W.; Li, K.; Chen, X.M.; Huang, Z.Y. 2012. Ants contribute significantly to the pollination of a biodiesel plant, *Jatropha curcas*. *Environmental Entomology* 41:1163–1168.
- Luther, H. E. 2006. An alphabetical list of bromeliad binomials. *Bromeliad Society International*. Sarasota, 119p.
- Lüttge, U. 2004. Ecophysiology of crassulacean acid metabolism (CAM). *Annals of Botany*, v.93, 629-652.
- Lüttge, U. 2011. Ability of crassulacean acid metabolism plants to overcome interacting stresses in tropical environments. *Aobplants*, v.2010, 1-15.
- Machado, A. O.; Oliveira, P. E. 2015. Diversidade beta de plantas que oferecem néctar como recurso floral aos beija-flores em cerrados do Brasil Central. *Rodriguésia* 66(1): 001-019.
- Machado, C. G.; Coelho, A. G.; Santana, C. S.; Rodrigues, M. 2007. Beija-flores e seus recursos florais em uma área de campo rupestre da Chapada Diamantina, Bahia. *Revista Brasileira de Ornitologia* 15(2): 215-227.
- Machado, C. G.; Rocca, M. 2010. Protocolos para o estudo de polinização por aves. In: Von Matter, S.; Straube, F.; Candido Jr, J.F.; Piacentini, V.; Accordi, I. (org.). *Ornitologia e Conservação: Ciência Aplicada, Técnicas de Pesquisa e Levantamento*. Editora Technical Books, v. 1, 1 ed. Rio de Janeiro. 473-489.
- 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* 29:163-174.
- Machado, C. G. 2009. Beija-flores (Aves: Trochilidae) e seus recursos florais em uma área de caatinga da chapada Diamantina, Bahia, Brasil. *Zoologia (Curitiba, Impr.)* Vol. 26 no 2 Curitiba.
- Mantovani, A.; Iglesias, R.R. 2008. Factors limiting seed germination of terrestrial bromeliads in the sandy coastal plains (restinga) of Maricá, Rio de Janeiro, Brazil. *Rodriguesia*, v.59, n.1, 135-150.
- Mantuano, D. G.; Martinelli, G. E. 2007. Estrutura populacional e crescimento da bromélia clonal *Neoregelia cruenta* na Restinga de Jurubatiba. *Revista Brasileira de Biociências*, Porto Alegre, v.5, n.1, 876-878.

- Marques, R. V. 2003. Partilha de recursos entre três espécies de *Thraupis* (Aves: emberezidae) na vila Dois Rios, Ilha Grande, RJ. Dissertação de Mestrado. Universidade do Estado do Rio de Janeiro, 65pp.
- Martin, F.; Beaugrand, J. P.; Laguë, P. C. 1997. The role of hen's weight and recent experience on dyadic conflict outcome. *Behavioral Process* 139-150.
- Martinelli, G. 1994. Reproductive Biology of Bromeliaceae in the Atlantic rainforest of southeastern Brazil. Phd Thesis. University of St. Andrews. St. Andrews, Scotland.
- Martinelli, G. 2006. Manejo de populações e comunidades vegetais: um estudo de caso na conservação de Bromeliaceae. In Rocha, F. D.; Bergallo, H. G.; Sluys, M.V.; Alves, M. A. S. (eds). *Biologia da Conservação: Essências*. Ed. Rima, São Paulo. 479-503.
- Martins, R. L. 2007. Ecologia da polinização e variabilidade genética de *Clusia hilariana* Schtdl. (Clusiaceae), uma espécie-chave de vegetação de restinga. Tese de Doutorado Em Ecologia (PPGE). Universidade Federal do Rio de Janeiro.
- Maruyama, P. K.; Oliveira, C.; Ferreira, B.; Dalsgaard, B.; Oliveira, P. E. 2013b. Pollination syndromes ignored: Importance of non-ornithophilous flowers to neotropical savanna hummingbirds. *Naturwissenschaften* 100: 1061–1068.
- Maruyama, P. K.; Justino, D. G.; Oliveira, P. E. 2016. Does intraespecific behavioural variation of pollinator species influence pollination? A quantitative study with hummingbirds and a Neotropical shrub. *Plant Biology* 18(6) 1435-8603.
- Matias, R.; Maruyama, P. K.; Consolaro, H. 2016. A non-hermit hummingbird as main pollinator for ornithophilous plants in two isolated forest fragments of the Cerrados. *Plant Systematics and Evolution* 302:1217-1226.
- Mattos, E. A; Braz, M. I. G.; Cavalin, P. O.; Rosado, B. H. P.; Gomes, J. M.; Martins, L. S. T.; Arruda, R. C. O. 2004. Variação Espacial e Temporal em Parâmetros Fisiocológicos de Plantas. In: Rocha, C.F.D.; Esteves, F.A.; Scarano, F.R. (eds.). *Pesquisas de longa duração na Restinga de Jurubatiba: ecologia, história e conservação*. Rima Editora, São Carlos. 99-116.
- McGuire, J.A.; Witt, C. C.; Remsen, J. V. Jr.; Corl, A.; Rabosky, D. L.; Altshuler, D. L.; Dudley, R. 2014. Molecular phylogenetics and the diversification of hummingbirds. *Current Biology*, 24, 910–916.
- Mendonça, L. B.; Anjos, L. 2003. Bird-flower interactions in Brazil: a review. *Ararajuba* 11: 195-205.
- Mestre, L. A.; Aranha, J. M.; Esper, M. L. 2001. Macroinvertebrate Fauna Associated to the Bromeliad *Vriesea inflata* of the Atlantic Forest (Paraná State, Southern Brazil) *Brazilian Archives of Biology and Technology* 44:89-94.
- Montezuma, R. C. M. 1997. Estrutura da vegetação de uma restinga de Ericaceae no município de Carapebus, RJ. Dissertação de mestrado, Universidade Federal do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro, Brasil.

- Moreira, B.A.; Wanderley, M. G. L.; Cruz-Barros, M. A. V. 2006. Bromélias: importância ecológica e diversidade. Taxonomia e morfologia. Instituto de Botânica – Ibt. Jardim Botânico de São Paulo/SP.
- Muchhala, N. 2006. The pollination biology of *Burmeistera* (Campanulaceae): specialization and syndromes. *American Journal of Botany* 93:1081–1089
- Oliveira, P. E.; Gibbs, P. E. 1994. Pollination biology and breeding systems of six *Vochysia* species (Vochysiaceae) in Central Brazil. *Journal of Tropical Ecology* 10:509–522.
- Ollerton, J. 1999. The evolution of pollinator-plant relationships within the arthropods. In Melic, A.; Deharo, J. J. Mendez, M.; Ribera, I. (eds). *Evolution and phylogeny of the arthropoda*. Entomological Society of Aragon, Zaragoza. 741-758.
- Ollerton, J; Winfree, R; Tarrant, S. 2011. How many flowering plants are pollinated by animals? *Oikos* 120:321-326.
- Ormond, W. T.; Pinheiro, M. C. B.; Lima, H. A.; Correia, M. C. R.; Pimenta, M. L. 1993. Estudo das recompensas florais das plantas da restinga de Maricá - Itaipuaçu, RJ. I – Nectaríferas (\*). *Boletim do Herbarium Bradeanum*. 179–195.
- Ormond, W. T.; Pinheiro, M. C. B.; Alves, H.; Correia, M. C. R.; Castro, A. C. 1991. Sexualidade das plantas da restinga de Maricá, RJ. *Boletim do Museu Nacional Nova Serie Botânica* 87:1–24.
- Pereira, M. C. A.; Cordeiro, S. Z.; Araújo, D. S. D. 2004. Estrutura do estrato herbáceo na formação aberta de *Clusia* do Parque Nacional da Restinga de Jurubatiba, RJ, Brasil. *Acta Botanica Brasilica* 18(3): 677-687.
- Pereira, O. J.; Araujo, D. S. D. 2000. Análise florística das Restingas dos Estados do Espírito Santo e Rio de Janeiro. In: Esteves, F. A.; Lacerda, L. D. (eds.). *Ecologia de Restingas e Lagoas Costeiras*. Macaé: NUPEM/UFRJ, 25-63.
- Perrin, P. 1984. Evolução da costa fluminense entre as pontas de Itacoatiara e Negra: preenchimentos e restingas. In: Lacerda, L.D.; Araújo, D.S.D.; Cerqueira, R.; Turcq, B. (orgs). *Restingas: origem, estrutura, processos*. Niterói: CEUFF. 65-73.
- Petrucio, M.M.; Faria, M.F. 1998. Concentrações de carbono orgânico, nitrogênio total e fósforo disponível no sedimento das Lagoas Cabiúnas e Comprida. Comunidades Vegetais do Parque Nacional da Restinga de Jurubatiba. In Esteves, F.A. (ed) *Ecologia das Lagoas Costeiras do Parque Nacional da Restinga de Jurubatiba e do Município de Macaé (RJ)*. Universidade Federal do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro, 135-144.
- Pimentel, M.C.P. 2002. Variação espacial na estrutura de comunidades vegetais da Formação Aberta de *Clusia* no Parque Nacional da Restinga de Jurubatiba. D.Sc Thesis, Universidade Federal do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro, Brasil.
- Pires, E.R.; Dias, H.M. 2013. Estrutura populacional de *Vriesea neoglutinosa* Mez em uma restinga no Estado da Bahia. *Ambiência*.v.9. n.2, 369-379.

- Pittendrigh, C.S. 1948. The Bromeliad-Anopheles-Complex in Trinidad. I-The Bromeliad Flora. Society for the study of Evolution, v.2,n.1, 58-89.
- Porembski, S., Barthlott, W. 1999. *Pitcairnia Felicianae*: The only indigenous African bromeliad. Harvard Papers in Botany, 4:175-184.
- Powers, D. R.; McKee, T. 1994. The effect of food availability on time and energy expenditures of territorial and non-territorial hummingbirds. The Condor 96:1064-1075.
- Proctor, M.; Yeo, P.; Lack, A. 1996. The natural history of pollination. Harper Collins, London.
- Raven, P.H. 1972. Why are bird-visited flowers predominantly red? Evolution 26, 674.
- Rech, A.R.; Brito, V.L.G. 2012. Mutualismos extremos de polinização: história natural e tendências evolutivas. Oecologia Australis 16(2) 297-310.
- Rech, A.R.; Dalsgaard, B.; Sandel, B.; Sonne, J.; Svenning, J.C.; Holmes, N.; Ollerton, J. 2016. The macroecology of animal versus wind pollination: ecological factors are more important than historical climate stability. Plant Ecology & Diversity. 9(3) 253-262.
- Reis, C.A. 1998. Pteridófitas da Reserva Biológica de Poço das Antas, Município de Silva Jardim – Rio de Janeiro: Lista das espécies e Análise florística. Monografia de Graduação. Universidade Federal Rural do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro.
- Reis, H.B.R.; Gonzaga, L.P. 2000. Análise da distribuição geográfica das aves das restingas do Estado do Rio de Janeiro. In: Esteves, F.A.; Lacerda, L.D. (eds.). Ecologia de restingas e lagoas costeiras. Rio de Janeiro, NUPEM/UFRJ, 394p.
- Reitz, R.1983. Bromeliáceas e a Malária – Bromélia Endêmica. In Reitz R. (Org.). Flora Ilustrada Catarinense. Itajaí, Herbário Barbosa Rodrigues, Fasc.Bromélias. 59p.
- Richardson, B. A. 1999. The bromeliad microcosm and the assessment of faunal diversity in a Neotropical forest. Biotropica 31: 321 – 336.
- Rocca-de-Andrade, M. A. 2006. Recurso floral para aves em uma comunidade de Mata Atlântica de encosta: sazonalidade e distribuição vertical. Tese de Doutorado. Universidade Estadual de Campinas.
- Rocha, C.F.D.; Bergallo, H.G.; Alves, M.A.S.; Van Sluys, M. 2003. A biodiversidade nos grandes remanescentes florestais do estado do Rio de Janeiro e nas restingas da Mata Atlântica. São Paulo: Editora RiMa.
- Rocha, C. F. D.; Bergallo, H. G.; Van Sluys, M.; Alves, M. A. S.; Jamel, C. E. 2007. The remnants of restinga habitats in the brazilian Atlantic Forest of Rio de Janeiro state, Brazil: Habitat loss and risk of disappearance. Brazilian Journal of Biology 67(2): 263-273.

- Rocha, C.F.D.; Cogliatti-Carvalho, L.; Nunes-Freitas, A.F.; Rocha-Pessoa, T.C.; Dias, A.S.; Ariani, C.V.; Morgado, L.N. 2004. Conservando uma larga porção da diversidade biológica através da conservação de Bromeliaceae. *Vidália* 2: 52-72.
- Rojas, R.; Ribon, R. 1997. Guilda de aves em *Bowdichia virgilioides* (Fabaceae: Faboideae) em área de cerrado de Furnas, Minas Gerais. *Ararajuba* 52: 189–194.
- Rosas-Guerrero, V.; Aguilar, R.; Martén-Rodríguez, S.; Ashworth, L.; Lopezaraiza-Mikel, M.; Bastida, J.M.; Quesada, M. 2014. A quantitative review of pollination syndromes: do floral traits predict effective pollinators? *Ecology Letters*, 17, 388-400.
- Sá, C.F.C. 2002. Regeneração de um trecho de floresta de restinga na Reserva Ecológica Estadual de Jacarepiá, Saquarema Estado do Rio de Janeiro: II – Estrato arbustivo. *Rodriguésia* 53: 5-23.
- Sampaio, M. C.; Perissé, L. E.; Oliveira, G. A.; Rios, R. I. 2002. The contrasting clonal architecture of two bromeliads from sandy coastal plains in Brazil. *Flora*, v.197, 443-451.
- Sampaio, M. C.; Picó, F.X.; Scarano, F. R. 2005. Ramet demography of a nurse bromeliad in Brazilian restingas. *American Journal of Botany* 92: 674-681.
- Sazima, M.; Buzato, S.; Sazima, I. 1995. Polinização de *Vriesea* por morcegos do Sudeste brasileiro. *Bromelia*, v.2, n. 4, 29-27.
- Sazima, I.; Buzato, S.; Sazima, M. 1996. An assemblage of hummingbird pollinated flowers in a montane forest in southeastern Brazil. *Botanica Acta* 109:149–160.
- Sazima, M.; Buzato, S.; Sazima, I. 1999. Bat-pollinated Flower Assemblages and Bat Visitors at Two Atlantic Forest Sites in Brazil. *Annals of Botany*, 83: 705-712.
- Scarano, F.R. 2002. Structure, function and floristic relationships of plant communities in stressful habitats marginal to the Brazilian Atlantic Rainforest. *Annals of Botany* 90(4): 517-524.
- Scarano, F.R.; Duarte, H.M.; Ribeiro, K.T.; Rodrigues, P.J.F.P; Barcellos, E.M.B. 2001. Four sites contrasting environmental stress in southeastern Brazil: relations of species, life form diversity, and geographic distribution to ecophysiological parameters. *Botanical Journal of the Linnean Society* 136(4): 345-364.
- Scarano, F.R.; Cirne, P.; Nascimento, M.T.; Sampaio, M.C.; Villela, D.; Wendt, T.; Zaluar, H.L.T. 2004. Ecologia Vegetal: integrando ecossistema, comunidades, populações e organismos. In: Rocha, C.F.D.; Esteves, F.A.; Scarano, F.R. (Eds.), *Pesquisas de Longa Duração na Restinga de Jurubatiba: Ecologia, História Natural e Conservação* RiMa Editora, São Carlos, 77–97.
- Schmid, S.; Schmid, V.S.; Zillikens, A.; Harter-Marques, B.; Steiner, J. 2010. Bimodal pollination system of the bromeliad *Aechmea nudicaulis* involving hummingbirds and bees. *Plant Biology*. 13: 41–50.



- Schmidt-Lebuhn, A. N.; Schwerdtfeger, M.; Kessler, M.; Lohaus, G. 2007. Phylogenetic constraints versus ecology in the nectar composition of Acanthaceae. *Flora*, 202, 62–69.
- Schneider, J. A. P.; Teixeira, R. L. 2001. Relacionamento entre anfíbios anuros e bromélias da Restinga de Regência, Linhares, Espírito Santo, Brasil. *Iheringia, Série Zool.* 91: 41- 48.
- Sick, H. 1997. *Ornitologia Brasileira*. Editora Nova Fronteira. Rio de Janeiro.
- Sick, H. 2001. *Ornitologia Brasileira*. Edição revista e ampliada por José Fernando Pacheco. Editora Nova Fronteira, Rio de Janeiro, 862pp.
- Sigrist, T. 2009. *Guia de Campo Avis Brasilis - Avifauna Brasileira: Descrição das Espécies – The Avis Brasilis Field Guide to the Birds of Brazil: Species Accounts*. *Avis Brasilis*, v. 1 e 2, 1 ed., São Paulo 480-600.
- Siqueira-Filho, J.A. 2003. Fenologia da floração, ecologia da polinização e conservação de Bromeliaceae na Floresta Atlântica Nordestina. Tese de Doutorado, Universidade Federal de Pernambuco, Recife.
- Snow, D.W.; Snow, B.K. 1980. Relationships between hummingbirds and flowers in the Andes of Colombia. *Bulletin of the British Museum of Natural History (Zoology)* 38:105-139.
- Snow, D.W.; Snow, B.K. 1986. Feeding ecology of hummingbirds in the Serra do Mar, southeastern Brazil. *El Hornero* 12:286-296.
- Snow, D.W.; Teixeira, D.L. 1982. Hummingbirds and their flowers in the coastal mountains of southeastern Brazil. *Journal of Ornithology* 123:446-450.
- Stiles, F.G. 1975. Ecology, flowering phenology, and hummingbird pollination of some Costa Rican *Heliconia* species. *Ecology*, 56, 285–301.
- Stiles, F.G. 1978. Temporal organization of flowering among the hummingbirds foodplants of a tropical wet forest. *Biotropica* 10: 194-210.
- Stiles, F.G. 1981. Geographical aspects of bird-flower coevolution, with particular reference to Central America. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 68: 323-251.
- Suarez, R.K.; Gass, C.L. 2002. Hummingbird foraging and the relation between bioenergetics and behavior. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A*. 133: 335-343.
- Suizani, C.V.; Lima, H.; Rodarte, A.T.A.; Benevides, C. 2012. Flowering phenology of a Bromeliaceae community of an environmental protection area (EPA) in the restinga of Maricá (RJ, Brazil) as compared to other habitats of southeastern Brazilian Atlantic Rain Forest. *Brazilian Journal of Ecology*, v. 1, 93-100.
- Suguió, K.; Tessler, M. G. 1984. Planícies de cordões litorâneos quaternários do Brasil: origem e nomenclatura. In: Lacerda, L. D.; Araujo, D.S.D.; Cerqueira, R.; Turcq, B. (orgs.). *Restingas: origem estruturas e processos*. Niterói, CEUFF. 195-216.

- Suguio, K.; Tessler, M. G. 1984. Planícies de cordões litorâneos quaternários do Brasil: origem e nomenclatura. In: Lacerda, L.D.; Araujo, D. S. D.; Cerqueira, R.; Turcq, B. (eds.) Restingas: origem, estrutura e processos. Niterói, CEUFF. 15-26.
- Tavares, D.C.; Freitas, L.; Gaglianone, M.C. 2016. Nectar volume is positively correlated with flower size in hummingbird-visited flowers in the Brazilian Atlantic Forest. *Journal of Tropical Ecology*, 32(4) 335-339.
- Thompson, J. N. 2006. Mutualistic web of species. *Science*. Vol 312, 372-373.
- Valiente-Banuet, A.; Aizen, M. A.; Alcantara, J. M.; Arroyo, J.; Cocucci, A.; Galetti, M.; García, M. B.; García, D.; Gómez, J. M.; Jordano, P.; Medel, R.; Navarro, L.; Obeso, J. R.; Oviedo, R.; Ramírez, N.; Rey, P.J.; Traveset, A.; Verdú, M.; Zamora, R. 2015. Beyond species loss: the extinction of ecological interactions in a changing world. *Functional Ecology*, 29, 299–307.
- Varassin, I.G.; Sazima, M. 2012. Spatial heterogeneity and the distribution of bromeliad pollinators in the Atlantic Forest. *Acta Oecologica*, n. 43, 104-112.
- Vianna, M.; Verçozza, F.C. 2011. Bromélias da vegetação de restinga do Parque Natural Municipal Chico Mendes, Rio de Janeiro, RJ. *Natureza on line* 9(3): 109-112.
- Vizentin-Bugoni, J.; Maruyama P.K.; Sazima, M. 2014. Processes entangling interactions in communities: forbidden links are more important than abundance in a hummingbird–plant network. *Proceedings of the Royal Society B* 281: 20132397.
- Waser, N. M.; Real, L.A. 1979. Effective mutualism between sequentially flowering plant species. *Nature* 281(25): 670-672.
- Waser, N. M.; Chittka, L.; Price, M.V.; Williams, N.M.; Ollerton, J. 1996. Generalization in pollination systems, and why it matters. *Ecology* 77: 1043–1060.
- Waser, N. M. 2006. Specialization and Generalization in plant-pollinator interactions: A Historical Perspective. In Waser, N. M.; Ollerton, J. *Plant-pollinator interactions. From specialization to generalization*. The University of Chicago Press, Chicago 3-17.
- Wendt T. 1997. A review of the subgenus *Pothuava* (Baker) Baker of *Aechmea* Ruiz and Pav. (Bromeliaceae) in Brazil. *Botanical Journal of the Linnean Society* 125: 245–271.
- Wikiaves – Disponível em: <http://www.wikiaves.com/beija-flor-de-garganta-verde> Acesso em: 13/05/2017.
- Wolf, L. L.; Hainsworth, F.R. 1971. Time and energy budgets of territorial hummingbirds. *Ecology* 52:980–988.
- Wright, S. J.; Calderon, O. 1995. Phylogenetic patterns among tropical flowering phenologies. *Journal of Ecology* 83: 937-948.

- Zaluar, H. L. T. 2002. Dinâmica da vegetação em restingas abertas fluminenses: uma aproximação através da interação entre plantas. Tese de Doutorado. Universidade Federal do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro, Brasil.
- Zaluar, H. L. T.; Scarano, F. R. 2000. Facilitação em restingas de moitas: um século de buscas por espécies focais. In: Esteves, F. A.; Drude, L. D.(eds.), Ecologia de restingas e lagoas costeiras. NUPEM. Universidade Federal do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro, Macaé. 3-23.
- Zotz, G.; Thomas, V. 1999. How much water is in the tank? Model calculations for two epiphytic bromeliads. *Annals of Botany*, V.83, 183-192.
- Zuur,A.F.; Leno, E.N.; Walker, N.J.; Saveliev, A.A.; Smith, G.M. 2009. Mixed effects models and extensions in ecology with R. Springer, New York.