

Reprodução sexuada de *Dyckia tuberosa* (Vell.) Beer (Bromeliaceae, Pitcairnioideae) e interação planta-animal

SIMONE BAZARIAN VOSGUERITCHIAN¹ e SILVANA BUZATO^{1,2}

(recebido: 13 de outubro de 2005; aceito: 27 de julho de 2006)

ABSTRACT – (Sexual reproduction of *Dyckia tuberosa* (Vell.) Beer (Bromeliaceae, Pitcairnioideae) and plant-animal interaction). Bromeliaceae is an important component in several Biomas due to its remarkable ecological diversity as well as biotic interactions. It presents a combination of two reproductive mechanisms: sexual and clonal propagation. We describe in this study the various attributes related to the sexual reproduction of *Dyckia tuberosa* as well as plant-animal interactions that take place in its reproductive structures. In the population studied, 55% of individuals blossomed and set fruit over an 11-month period. The flowers developed from the basis to the top and had morphometrical differences with regard to its position in inflorescence that cause also differences in number of seeds set. Sugar concentration in the nectar was 20% and total production of nectar was about 24 $\mu\text{L flower}^{-1} \text{ day}^{-1}$. Nectar production was bigger in the morning period. *Dyckia tuberosa* is self-incompatible, an unusual feature for Bromeliaceae, and the index of self-incompatibility (ISI) was 0.08. Only hummingbirds were responsible for the legitimate visits of flowers, contacting anthers and stigma, and 3.9 flowers were visited per hour. *Chlorostilbon aureoventris*, *Colibri serrirostris* and *Phaethornis eurynome* were the hummingbird species registered. Sexual reproduction on *D. tuberosa* depends on hummingbirds' visitation. Inflorescences of *D. tuberosa* were also visited by the ant species *Camponotus rufipes*, *Camponotus* cf. *mus* and *Cephalotes* sp. As sexual reproduction is absent in many individuals and this species is dominant on the granite outcrop of Pedra Grande, we consider clonal propagation an important strategy for the spread of this species in this area. Given the presence of food resources for pollinating and non-pollinating animals on reproductive structures of *D. tuberosa*, this system seems suitable to assess how variation on resources availability change the results of these interactions as well as the reproductive output of *D. tuberosa*.

Key words - floral biology, hummingbird pollination, plant-ant interaction, reproductive phenology, self-incompatibility

RESUMO – (Reprodução sexuada de *Dyckia tuberosa* (Vell.) Beer (Bromeliaceae, Pitcairnioideae) e interação planta-animal). Bromeliaceae é um componente importante em vários Biomas, sendo notável a variedade de contextos ecológicos em que pode ser encontrada. Ocorre no grupo a combinação entre dois modos de reprodução: sexuada e propagação clonal. Neste estudo descrevemos vários atributos relacionados à reprodução sexuada de *Dyckia tuberosa*, bem como interações planta-animal que se estabelecem em suas estruturas reprodutivas. Ao longo de 11 meses, 55 % dos indivíduos na população estudada floresceram e frutificaram. As flores se desenvolvem da base para o ápice e apresentam diferenças morfométricas quanto à posição na inflorescência que acarretam diferenças na produção de sementes. A concentração de açúcares no néctar foi de 20% e a produção total de néctar foi de c. de 24 $\mu\text{L flor}^{-1} \text{ dia}^{-1}$, sendo esta última maior no período da manhã entre 8h00 e 9h00. *Dyckia tuberosa* é auto-incompatível e o índice de auto-incompatibilidade (ISI) foi de 0,08. Somente beija-flores exploraram as flores de modo legítimo, contatando anteras e estigma, sendo 3,9 flores visitadas por hora. *Chlorostilbon aureoventris*, *Colibri serrirostris* e *Phaethornis eurynome* foram as espécies registradas. Em *D. tuberosa* a reprodução sexuada depende das visitas dos beija-flores. Houve patrulhamento das inflorescências de *D. tuberosa* pelas formigas *Camponotus rufipes*, *Camponotus* cf. *mus* e *Cephalotes* sp. Como há ausência de reprodução sexuada em muitos indivíduos, e esta espécie é dominante no afloramento rochoso estudado, consideramos que a propagação clonal seja uma estratégia importante para a disseminação de *D. tuberosa* na área. A presença de animais, polinizadores ou não, na inflorescência de *D. tuberosa* torna esta espécie adequada para avaliar como variações na disponibilidade de recursos florais alteram o resultado das interações planta-animal e o sucesso reprodutivo de *D. tuberosa*.

Palavras-chave - auto-incompatibilidade, biologia floral, fenologia reprodutiva, interação formiga-planta, polinização por beija-flores

Introdução

A família Bromeliaceae, essencialmente neotropical, possui mais de 2000 espécies, e é subdividida

tradicionalmente em três subfamílias: Pitcairnioideae, Bromelioideae e Tillandsioideae (Smith & Downs 1974). O maior número de espécies da família é encontrado na América do Sul, cerca de 70% dos gêneros e 40% das espécies ocorrem no Brasil (Leme & Marigo 1993). Apesar de serem plantas quase exclusivamente herbáceas, é notável sua diversidade ecológica, visto que as espécies são encontradas em diferentes tipos de

1. Universidade de São Paulo, Instituto de Biociências, Departamento de Ecologia, Rua do Matão, travessa 14, 321, 05508-900 São Paulo, SP, Brasil.
2. Autor para correspondência: sbuzato@usp.br

substratos, bem como nos mais variados habitats (Benzing 2000, Fischer & Araújo 1995), constituindo um sistema de estudo favorável às abordagens ecológica e evolutiva. Diversas interações planta-animal se estabelecem em Bromeliaceae por estas fornecerem recursos e/ou condições favoráveis para diversas espécies animais (Benzing 2000).

Dentre as várias interações planta-animal em Bromeliaceae, são comuns estudos que exploram a relação entre flores e seus visitantes, sendo que os primeiros relatos deste tipo de interação datam do final do século XIX (Knuth 1904). Atualmente, a abordagem da utilização de recursos florais pelos seus visitantes continua como uma forte tendência no grupo (Araújo *et al.* 1994, Sazima *et al.* 1995, Buzato *et al.* 2000, Varassin & Sazima 2000, Canela & Sazima 2003a, Machado & Semir 2006). Informações detalhadas sobre atributos morfológicos florais e constituição química do néctar são encontradas (Varadarajan & Brown 1988, Bernardello *et al.* 1991), bem como sobre a utilização das inflorescências por animais que não polinizam, mas que afetam a interação planta-polinizador e o sucesso reprodutivo dos indivíduos (Vesprini *et al.* 2003, Canela & Sazima 2003b). Há também alguns estudos sobre a fauna associada às estruturas vegetativas dos indivíduos (Oliveira *et al.* 1994, Mestre *et al.* 2001).

Nas Bromeliaceae é comum ocorrer a combinação entre dois modos de reprodução: via produção de sementes, normalmente envolvendo a fusão de gametas, e via propagação clonal (Benzig 2000). A diversidade genética registrada dentro das populações pode ser considerada alta se comparada a outras espécies que apresentam exclusivamente reprodução sexuada (Sarhou *et al.* 2001). Mecanismos reprodutivos complexos têm sido relatados para o grupo (Wendt *et al.* 2001, 2002), e devem contribuir para a manutenção da alta diversidade genética na população.

A subfamília Pitcairnioideae possui 13 gêneros e cerca de 678 espécies (Smith & Downs 1974). Apesar de grande diversidade nos atributos florais e sistemas de polinização (Benzing 2000), poucas espécies desta subfamília foram estudadas quanto à sua biologia floral, interação planta-animal e reprodução (Vogel 1969, Varadarajan & Brown 1988, Sazima *et al.* 1989, Bernardello *et al.* 1991, Stiles & Freemann 1993, Forzza *et al.* 2003, Vesprini *et al.* 2003, Ramalho *et al.* 2004). Este fato pode estar relacionado à distribuição das espécies em afloramentos rochosos (Benzing 2000, Forzza *et al.* 2003) que são áreas de difícil acesso. *Dyckia* é considerado um dos maiores gêneros em número de espécies (121 espécies) dentro de

Pitcairnioideae e ocorre exclusivamente no Sudeste da América do Sul (Smith & Downs 1974).

Neste estudo apresentamos os atributos florais, fenologia de floração e frutificação de *Dyckia tuberosa* (Vell.) Beer e verificamos as interações planta-animal associadas às suas estruturas reprodutivas. Além disto, o sistema reprodutivo da espécie foi caracterizado a fim de discutir a necessidade de polinizadores para a manutenção de sua reprodução sexuada.

Material e métodos

Área e sistema de estudo – O estudo foi realizado de julho de 2001 a dezembro de 2002, em um afloramento rochoso, conhecido como Pedra Grande, localizado no Parque Municipal da Grota Funda, Serra do Itapetinga em Atibaia, São Paulo (23°10'13" S e 46°31'44" W), que abrange uma extensão de 244 ha, com altitude variando de 1.000 a 1.450 m. Nesta região o período de abril a setembro apresenta os índices de menor pluviosidade e temperatura, com médias mensais de 60,8 mm e 16,6 °C, respectivamente; ao passo que a estação chuvosa, com médias mensais de 179,7 mm e 20,8 °C, ocorre de outubro a março (figura 1). As condições ambientais da área de estudo podem ser consideradas similares às comumente encontradas em outras áreas de campos de altitude na Serra da Mantiqueira (Safford 1999). Em afloramentos rochosos há grande insolação e altas taxas de evaporação (Mattos *et al.* 1997) e, por suas características edáficas e de microclima, constituem ilhas xéricas (Porembski *et al.* 1998). Nestas ilhas, a vegetação geralmente se estabelece em uma fina camada de solo, sendo Bromeliaceae, Amaryllidaceae e Orchidaceae importantes componentes da fisionomia (Meirelles *et al.* 1999, Wendt *et al.* 2001). *Dyckia tuberosa* (Vell.) Beer é uma bromélia terrestre que ocorre de Minas Gerais a Santa Catarina em afloramentos rochosos, campos rupestres e cerrados (Smith & Downs 1974, Reitz 1983). Pela sua dominância, *D. tuberosa* constitui um dos componentes mais importantes na comunidade do afloramento rochoso em estudo (Meirelles 1996), apresentando distribuição agregada e descontínua dos indivíduos, oriundos também de propagação clonal.

Atributos florais, fenologia reprodutiva e distribuição de recursos – A caracterização morfológica das flores de *D. tuberosa* foi realizada pelas medidas de comprimento interno do tubo e diâmetro da corola (Buzato *et al.* 2000), altura do androceu (da base do filete ao ápice da antera) e gineceu (da base do ovário ao estigma), bem como o número de óvulos. As medidas foram realizadas com paquímetro digital. Os atributos florais, forma e coloração da corola foram observados *in situ*. Para comparação dos atributos morfológicos entre flores situadas na base e no ápice da inflorescência foi utilizado teste *t-Student* (Sokal & Rohlf 1995). O material botânico foi depositado no Herbário de Plantas Vasculares da Universidade de São Paulo, São Paulo (SPF160953).

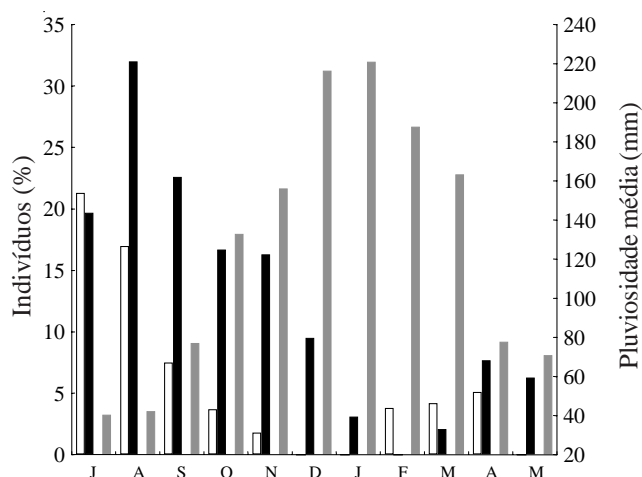


Figura 1. Fenologia de floração e frutificação de *Dyckia tuberosa* (Vell.) Beer da população localizada no afloramento rochoso Pedra Grande, Parque Municipal da Grotta Funda, Atibaia, SP, de julho de 2001 a maio de 2002. (□ = Floração; ■ = Frutificação; ▒ = Pluviosidade).

Figure 1. Flowering and fruiting phenology of *Dyckia tuberosa* (Vell.) Beer on the granite outcrop of Pedra Grande, Parque Municipal da Grotta Funda, Atibaia, SP, from July 2001 to May 2002. (□ = Flowering; ■ = Fruit-set; ▒ = Rainfall).

De julho de 2001 a maio de 2002, por meio de observações mensais, 60 indivíduos foram marcados ao acaso no afloramento rochoso para caracterizar o número de indivíduos que se reproduz sexuadamente na população, via registro da ocorrência das fenofases de floração (emissão de botões e flores) e frutificação (frutos imaturos e maduros) destes indivíduos. A porcentagem de indivíduos que apresenta uma determinada fenofase foi calculada a partir dos dados de presença ou ausência da fenofase. A maior porcentagem de indivíduos mostra o período em que uma determinada fenofase ocorreu na maioria dos indivíduos de *D. tuberosa*, permitindo avaliar sincronia intra-específica (San Martín-Gajardo & Morellato 2003).

A caracterização da distribuição de recursos para os visitantes florais foi feita pela amostragem da fenologia de floração e produção de néctar. As medidas de concentração e volume de néctar foram obtidas em intervalos regulares de duas horas, durante o período de antese da flor. A concentração foi medida com refratômetro de bolso e o volume de néctar com o auxílio de microseringas (Kearns & Inouye 1993). Essas medidas foram realizadas em flores previamente ensacadas. A comparação do volume de néctar produzido nos diversos horários do dia foi feita por ANOVA de um fator (Sokal & Rohlf 1995).

Sistema reprodutivo – A fim de determinar se *D. tuberosa* apresenta mecanismos de auto-incompatibilidade, tratamentos de polinização manual foram realizados:

Autopolinização - estigma recebeu pólen da própria flor e Polinização Cruzada - estigma recebeu pólen de flores de outro indivíduo. Para verificar a ocorrência de produção de frutos sem fecundação ou por autopolinização espontânea, algumas flores foram emasculadas ou mantidas ensacadas sem que ocorresse a autopolinização manual. Para todos os tratamentos, botões em pré-antese foram ensacados para evitar contato das flores com os visitantes florais. Além disto, flores foram deixadas sob condições naturais, com livre acesso aos visitantes florais. Todas as flores tratadas foram posteriormente ensacadas para acompanhamento da formação de frutos. O índice de auto-incompatibilidade (ISI, *sensu* Zapata & Arroyo 1978) foi calculado dividindo-se o número médio de sementes formadas em flores tratadas sob autopolinização manual pelo número médio de sementes em flores tratadas sob polinização cruzada. A comparação da formação de frutos entre polinização cruzada e condições naturais foi feita por qui-quadrado, e a comparação entre estes mesmos tratamentos quanto à produção de sementes, pelo teste *t-Student* (Sokal & Rohlf 1995).

Interação planta-animal nas inflorescências – Observações naturalísticas dos visitantes florais foram feitas em diversos horários de julho a dezembro de 2001, totalizando 840 minutos de observação, a fim de mensurar a frequência de visitas por flor e o comportamento de forrageio dos visitantes florais (Buzato *et al.* 2000). Uma vez que há registros de interação formiga-planta em algumas espécies de *Dyckia* (Forzza 1997, Vesprini *et al.* 2003), realizamos observações em três inflorescências em indivíduos diferentes, ao longo de cinco dias, nos horários de 7h30-8h30, 12h00 -13h00, 17h00-18h00. Durante estas observações foi registrada a abundância de formigas em censos de 3 minutos em cada um dos horários. A comparação da abundância de formigas nas inflorescências nos 3 horários foi feita por ANOVA de um fator (Sokal & Rohlf 1995).

Resultados

Atributos florais, fenologia reprodutiva e distribuição de recursos – *Dyckia tuberosa* (Vell.) Beer possui em média 15 flores por inflorescência (11 a 21 flores por inflorescência, $n = 6$). Na inflorescência há botões em vários estágios de desenvolvimento, sendo que a maturação ocorre da base para o ápice (figura 2). As flores são tubulares de coloração laranja e o comprimento interno do tubo da corola é de $12,3 \pm 2,1$ mm ($n = 63$). As pétalas têm disposição imbricada (figura 3) e, ao se distenderem, o diâmetro de abertura da flor é de $5,0 \pm 2,6$ mm ($n = 63$). O androceu é composto por 6 estames amarelos, que possuem comprimento de $10,8 \pm 1,7$ mm ($n = 63$) e estão unidos à base e inclusos no tubo da corola. As anteras ficam acima do estigma (figura 3, 4). O gineceu tem $8,2 \pm 1,5$ mm ($n = 62$) e é constituído por

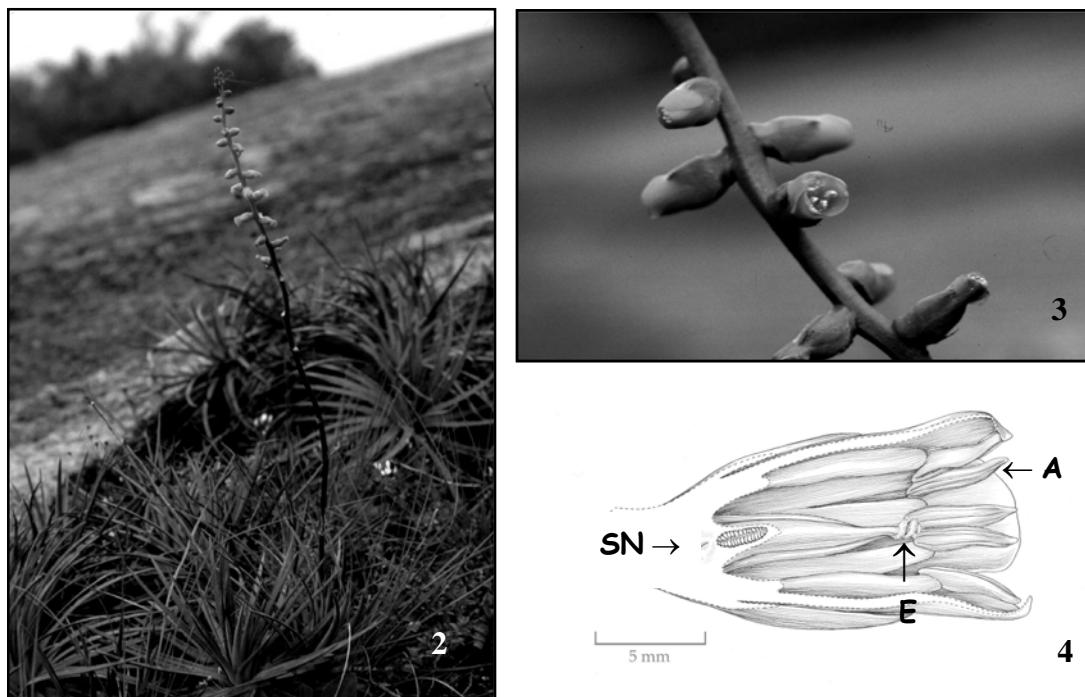


Figura 2-4. *Dyckia tuberosa* (Vell.) Beer: 2. Aspecto geral da planta no afloramento rochoso Pedra Grande, Parque Municipal da Grota Funda, Atibaia, SP. 3. Detalhe da flor. 4. Esquema da flor em corte longitudinal, indicando a posição relativa das anteras (A) e estigma (E). Note a posição do septo nectarífero (SN). Esquema da flor feito por Rogério Lupo.

Figure 2-4. *Dyckia tuberosa* (Vell.) Beer: 2. Plant on the granite outcrop of Pedra Grande, Parque Municipal da Grota Funda, Atibaia, SP. 3. Flower details. 4. Flower drawing in longitudinal section, showing the relative position of anthers (A) and stigma (E). Note the nectary (SN). Drawing was made by Rogério Lupo.

ovário súpero, tricarpelado, com $99,0 \pm 33,9$ óvulos ($n = 30$) e estigma do tipo conduplicado-espiral (figura 4). Na base do ovário está localizado o septo nectarífero (figura 4). Há diferenças entre as flores do ápice e da base da inflorescência quanto à morfometria (tabela 1).

Ao longo de 11 meses (julho 2001- maio 2002), 55% dos indivíduos na população floresceram e frutificaram ($n = 60$). Apesar da manifestação destes eventos fenológicos ocorrer na maioria dos meses, eles foram mais intensos nos meses correspondentes à estação seca (figura 1). Duas a cinco flores abrem por dia por indivíduo. A antese da flor se inicia às 6h30 da manhã, estando as pétalas completamente abertas às 10h00. O pólen é liberado no botão em pré-antese, estando disponível aos visitantes florais durante toda antese. No momento da antese, o estigma se encontra úmido. As flores não apresentam odor perceptível. A concentração média de açúcares no néctar é 20% ($n = 2$) e a produção total de néctar é de $24,8 \pm 11,7 \mu\text{L flor}^{-1} \text{ dia}^{-1}$ ($n = 12$). A maior produção de néctar ocorreu no período da manhã entre 8h00 e 9h00

(figura 5), havendo diferenças na quantidade de néctar por flor ao longo do dia ($F_{(3,35)} = 11,92$; $P < 0,001$). O néctar produzido fica acumulado entre os estames.

Sistema reprodutivo – *Dyckia tuberosa* é auto-incompatível (tabela 2), sendo que apenas 3,12% das flores oriundas de cruzamentos de autopolinização formaram frutos e o índice de auto-incompatibilidade (ISI) é 0,08. Não há diferença significativa na formação de frutos ($\chi^2 = 0,029$; $gl = 1$; $P > 0,05$; n.s) entre indivíduos mantidos sob condições naturais, com livre acesso de polinizadores às flores, e aqueles sob tratamento de polinização cruzada. Porém, há diferença entre estes tratamentos quanto ao número de sementes formadas ($t = 7,67$; $DF = 84$; $P < 0,001$).

Interação planta-animal – Os visitantes florais de *D. tuberosa* foram beija-flores e abelhas. As abelhas ocorrem esporadicamente, sendo registradas na flor somente em duas ocasiões. As abelhas pousam sobre a flor e introduzem a cabeça somente na abertura da corola, retirando pólen, não entrando em contato com o estigma. Durante o censo de visitantes florais foram registrados apenas beija-flores como visitantes legítimos

Tabela 1. Atributos florais de *Dyckia tuberosa* (Vell.) Beer no afloramento rochoso da Pedra Grande, Atibaia, SP. \bar{x} = média; s^2 = Desvio padrão e n = tamanho da amostra.

Table 1. Floral features of *Dyckia tuberosa* (Vell.) Beer on the granite outcrop of Pedra Grande, Atibaia, SP. \bar{x} = media; s^2 = standard deviation and n = sample size.

Atributo floral	Posição das flores		Teste
	Ápice($\bar{x} \pm s^2$)	Base($\bar{x} \pm s^2$)	
Diâmetro da abertura da corola (mm)	4,5 \pm 2,6 (n = 8)	5,8 \pm 1,2 (n = 9)	$t = -1,31$; DF = 15; $P = 0,21$
Comprimento do tubo da corola (mm)	10,0 \pm 2,7 (n = 14)	12,5 \pm 1,7 (n = 9)	$t = -2,5$; DF = 21; $P = 0,02$
Altura do androceu (mm)	9,1 \pm 2,5 (n = 14)	11,3 \pm 0,7 (n = 9)	$t = -2,48$; DF = 21; $P = 0,02$
Altura do gineceu (mm)	6,8 \pm 1,0 (n = 14)	9,3 \pm 0,7 (n = 9)	$t = -6,37$; DF = 21; $P < 0,001$
Óvulos por ovário	77,0 \pm 34,1 (n = 14)	122,0 \pm 20,2 (n = 9)	$t = -3,62$; DF = 21; $P = 0,001$

(figura 6), ou seja, aqueles que acessam a flor pela abertura da corola e contatam anteras e estigmas. Estes, após visitarem as flores de uma dada planta, não permanecem no local. A frequência de visita dos beija-flores é de 3,9 flores visitadas h^{-1} . As espécies de beija-flores registradas foram: *Chlorostilbon aureoventris*, *Colibri serrirostris* e *Phaethornis eurynome*, sendo a primeira espécie mais frequente

(figura 6A-B). Houve patrulhamento das inflorescências de *D. tuberosa* por formigas de duas subfamílias: Formicinae (*Camponotus rufipes* e *Camponotus* cf. *mus*) e Myrmicinae (*Cephalotes* sp., figura 7A), não havendo diferença na abundância de formigas ao longo do dia ($F_{(2,70)} = 0,34$; $P = 0,71$; figura 7B).

Discussão

Apesar de espécies de Pitcairnioideae serem reconhecidas como um grupo de grande variedade floral (Benzig 2000), a convergência morfológica entre algumas espécies e gêneros dificulta a delimitação taxonômica e a inferência dos possíveis vetores de pólen (Forzza 1997, 2001). As observações da interação planta-animal em áreas naturais são essenciais para definir as relações e os possíveis caminhos de irradiação adaptativa no grupo. Notamos que pela morfologia e coloração floral, bem como pelo tipo de estigma, espécies de *Dyckia* têm sido mencionadas como dependentes de insetos para reprodução (Varadarajan & Brown 1988, Benzig 2000). No entanto, registros recentes, apesar de relatarem a ocorrência de abelhas *Bombus* e borboletas como visitantes florais, consideram que beija-flores sejam os seus polinizadores (Bernardello *et al.* 1991, Martinelli 1994).

Em *Dyckia tuberosa* (Vell.) Beer, os únicos visitantes que realizaram visitas legítimas às flores, contatando anteras e estigmas, foram os beija-flores. Pela antese diurna, bem como pelo formato e coloração da corola, era esperado que beija-flores participassem

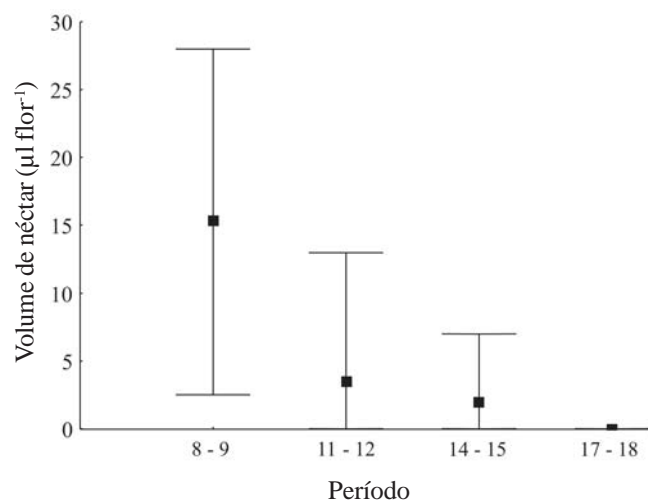


Figura 5. Produção de néctar em flores de *Dyckia tuberosa* (Vell.) Beer, ao longo do dia, no afloramento rochoso Pedra Grande, Parque Municipal da Grota Funda, Atibaia, SP.

Figure 5. Day nectar secretion for *Dyckia tuberosa* (Vell.) Beer flowers from population on the granite outcrop of Pedra Grande, Parque Municipal da Grota Funda, Atibaia, SP.

Tabela 2. Produção de frutos e sementes de *Dyckia tuberosa* (Vell.) Beer sob diversos tratamentos de polinização. (n_{fl} = número de flores; n_{fr} = número de frutos; n_{se} = número de sementes).

Table 2. Fruit- and seed-set of *Dyckia tuberosa* (Vell.) Beer on diverse pollination treatments. (n_{fl} = number of flowers; n_{fr} = number of fruits; n_{se} = number of seeds).

Sucesso Reprodutivo	Tratamentos de Polinização			
	Cruzada	Auto	Espontânea	Controle
Frutos/Flores (%)	67,0 $n_{fl} = 182$ $n_{fr} = 122$	3,1 $n_{fl} = 32$ $n_{fr} = 1$	2,7 $n_{fl} = 222$ $n_{fr} = 6$	64,1 $n_{fl} = 39$ $n_{fr} = 25$
Sementes/Fruto ($\bar{x} \pm DP$)	95,2 \pm 26,4 $n_{fl} = 62$ $n_{se} = 5903$	91,0 $n_{fl} = 1$ $n_{se} = 91$	62,8 \pm 30,3 $n_{fl} = 6$ $n_{se} = 377$	48,6 \pm 21,6 $n_{fl} = 24$ $n_{se} = 1168$

do processo de polinização (Feinsinger 1983). Das três espécies registradas, *C. aureoventris*, pela sua frequência, pode ser considerado o mais importante vetor para transferência de pólen entre as flores de

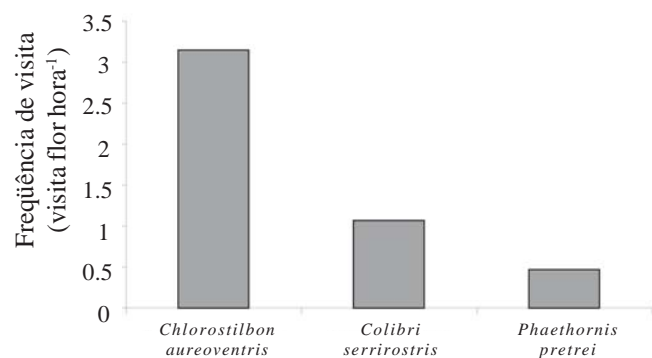


Figura 6. A. Frequência de visitas dos beija-flores em *Dyckia tuberosa* no afloramento rochoso Pedra Grande, Parque Municipal da Grotta Funda, Atibaia, SP. B. O beija-flor *Chlorostilbon aureoventris* ao visitar a flor.

Figure 6. A. Frequency of visits of hummingbirds on *Dyckia tuberosa* on the granite outcrop of Pedra Grande, Parque Municipal da Grotta Funda, Atibaia, SP. B. The hummingbird *Chlorostilbon aureoventris* on visiting flowers.

D. tuberosa. Esta espécie de beija-flor é comum em áreas abertas (Develey & Endrigo 2004), podendo ser considerada um polinizador importante para outras espécies ornitófilas no afloramento rochoso da Pedra Grande em Atibaia (V.L. Mendonça, dados não publicados). *Colibri serrirostris* foi observado em um único momento durante o mês de novembro nas flores de *D. tuberosa* e de *Vitex polygama* (Verbenaceae) na área de floresta que circunda o afloramento (J.N. Soares, dados não publicados). A ocorrência pontual desta espécie na área reforça a inferência de que a espécie seja migratória (Willis 1979, Grantsau 1988). A baixa frequência de *P. eurynome* nas flores de *D. tuberosa* deve estar associada ao seu hábito florestal (Develey & Endrigo 2004), ocorrendo muito raramente em áreas abertas representadas por afloramentos de granito na região.

Apesar de *D. tuberosa* ser a segunda espécie em valor de importância no afloramento rochoso da Pedra Grande em Atibaia (Meirelles 1996), somente 22% dos indivíduos da população disponibilizam recurso (néctar), aos beija-flores durante o pico de floração. A porcentagem de indivíduos florescendo juntos indica que a sincronia intra-específica em *D. tuberosa* é baixa, sendo os recursos florais dispersos ao longo do ano. O evento de floração ocorre principalmente em dois momentos, o que caracteriza o padrão de floração da espécie como sub-anual (Newstrom *et al.* 1994). *Dyckia tuberosa* e *Hippeastrum morelianum* (Amaryllidaceae), que florescem durante todo o ano e são visitadas também por várias espécies de beija-flores (Piratelli 1997, Darrigo 2002), podem ser consideradas as principais fontes de néctar para os beija-flores na área de estudo.

Tanto os valores de volume e de concentração de açúcares no néctar das flores de *D. tuberosa*, bem como

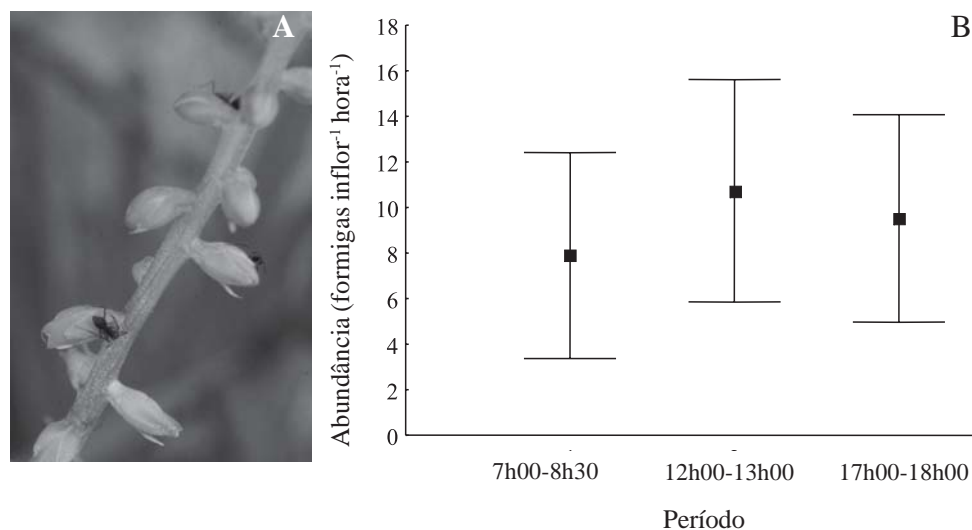


Figura 7. *Dyckia tuberosa* (Vell.) Beer no afloramento rochoso Pedra Grande, Parque Municipal da Grota Funda, Atibaia, SP: A. formiga *Camponotus rufipes* na base da flor. B. Abundância de formigas na inflorescência.

Figure 7. *Dyckia tuberosa* (Vell.) Beer on the granite outcrop of Pedra Grande, Parque Municipal da Grota Funda, Atibaia, SP: A. The ant *Camponotus rufipes* on the base of flowers. B. Abundance of ants on inflorescence.

a caracterização da composição química do néctar de outras espécies de *Dyckia* (Bernardello *et al.* 1991), indicam que espécies neste grupo possuem os atributos para serem visitadas por beija-flores devido à produção abundante de néctar, com concentração de açúcares ao redor de 20% e ricos em sacarose (Stiles & Freeman 1993, Baker *et al.* 1998). A produção de néctar em *D. tuberosa* não é constante ao longo do dia, sendo marcante a diferença entre os períodos da manhã e da tarde. Aparentemente, este padrão na produção de néctar é uma tendência em flores visitadas por beija-flores (Feinsinger 1976) e pode estar afetando em parte o comportamento de visitas dos beija-flores (Canela & Sazima 2003a).

Em espécies vegetais é comum ocorrer a combinação entre dois modos de reprodução: via produção de sementes, normalmente envolvendo a fusão de gametas, e via propagação clonal (Richards 1997). Quando o recrutamento de indivíduos via produção de sementes é pequeno ou ausente, a propagação clonal pode ser suficiente para manter o crescimento populacional (Eriksson 1993, Silvertown *et al.* 1993). Segundo Benzing (2000), o ciclo de vida de espécies de Bromeliaceae geralmente é lento, sendo necessários vários anos para que um indivíduo se reproduza sexualmente. Uma vez que metade dos indivíduos marcados na população de *D. tuberosa* não se reproduziu sexualmente, há indícios para considerarmos a propagação clonal uma estratégia

reprodutiva importante para a disseminação da espécie na área. Esta estratégia permite que os genótipos que sobreviveram ao ambiente se dispersem rapidamente sem envolver as fases críticas da germinação de sementes e do estabelecimento de plântulas (Callaghan *et al.* 1992). Porém, indivíduos de *D. tuberosa* que se reproduzem sexualmente produzem muitas sementes. Devido as diferenças morfológicas entre as flores da base e do ápice da inflorescência, as flores da base são as responsáveis pelo maior aporte de sementes na população. Visto que a espécie é auto-incompatível, o sucesso na produção de frutos e sementes depende da presença de beija-flores na área. Poucas espécies de Bromeliaceae têm sido reconhecidas como auto-incompatíveis (Martinelli 1994, Canela & Sazima 2003a). Consideramos que a presença de tal mecanismo em *D. tuberosa* é importante para assegurar a diversidade gênica, uma vez que a morfologia floral permite a autopolinização. A combinação entre os dois modos de reprodução, produção de grande número de sementes e propagação clonal, certamente contribui para que esta espécie tenha um dos maiores valores de importância nas comunidades insulares do afloramento rochoso (Meirelles 1996).

Embora não tenham sido registradas diferenças na produção de frutos entre as flores dos tratamentos de polinização manual cruzada e aquelas deixadas ao livre acesso dos polinizadores, há diferenças quanto ao número de sementes produzidas em cada condição. Este fato

poderia estar relacionado à existência de outros fatores restringindo o sucesso reprodutivo da planta (p.ex. alocação de recursos), que levariam a diferenças na produção de sementes entre as flores localizadas na base e no ápice da inflorescência nos indivíduos da população. A ocorrência de reprodução sexuada em *D. tuberosa* deve possibilitar novas recombinações gênicas, via fluxo de pólen, e deve ser considerada como um mecanismo essencial para promover a diversidade gênica na população. Em espécies que possuem alta expressão de propagação clonal, a presença de vetores que efetuem a dispersão de pólen entre os indivíduos pode ser considerada elemento chave para manutenção de diversidade gênica (Sarhou *et al.* 2001, Wendt *et al.* 2001, 2002).

Em *D. tuberosa*, além da interação mutualista entre flores e beija-flores, registramos também alta frequência de formigas nas inflorescências. Vários trabalhos têm abordado a interação entre plantas e formigas como associações mutualistas, sendo estas interações mantidas, em muitos casos, pela presença de nectários extranupciais (Koptur 1992). Nectários extranupciais ou extraflorais são estruturas morfológicas glandulares que produzem secreção açucarada, sendo diferenciados dos nectários nupciais devido a sua função ou posição nas plantas (Elias 1983). *Dyckia tuberosa* possui nectários extranupciais em suas inflorescências, e estes servem como mediadores de interações com formigas. *Camponotus rufines* também foi observada visitando as inflorescências de *D. floribunda* (Vesprini *et al.* 2003). Em *D. floribunda*, plantas cujas formigas foram excluídas tiveram redução no sucesso reprodutivo quando comparadas às plantas cujas formigas estavam presentes (Vesprini *et al.* 2003). Dada a presença de nectários extranupciais em outras espécies de *Dyckia* (Vesprini *et al.* 2003), consideramos que a interação formiga-planta seja comum ao grupo e, junto com a ação dos polinizadores, determinem o sucesso reprodutivo nestas espécies.

Agradecimentos – À Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo pelo apoio financeiro para a primeira autora (Iniciação Científica Fapesp 01/06088-0). Ao Departamento de Ecologia, I.B., USP-SP pelo apoio logístico. Aos amigos Sylene Del Carlo, Luciano E. Lopes e Maria Rosa Darrigo pelo companheirismo e apoio em vários momentos. C.R.F. Brandão (MZUSP) pela identificação das formigas. Wagner Zullo (CEPAGRI) pelos dados climáticos. Ivany B. Vosgueritchian, João R.L. Godoy, Gabriela Couto, Maria Tereza Thomé e Tessa Roorda pelo auxílio no trabalho de campo, e Regina Bazarian pela confecção de material para os tratamentos de polinização.

Referências bibliográficas

- ARAÚJO, A.C., FISHER, E.A. & 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.
- BAKER, H.G., BAKER, I. & HODGES, S.A. 1998. Sugar composition of nectars and fruits consumed by birds and bats in the tropics and subtropics. *Biotropica* 30:559-586.
- BENZING, D.H. 2000. Bromeliaceae: profile of an adaptive radiation. Cambridge University Press, Cambridge.
- BERNADELLO, L.M., GALETTO, L. & JULIANI, H.R. 1991. Floral nectar, nectary structure and pollinators in some Argentinean Bromeliaceae. *Annals of Botany* 67:401-411.
- BUZATO, S., SAZIMA, M. & SAZIMA, I. 2000. Hummingbird-pollinated floras at three atlantic forest sites. *Biotropica* 32:824-841.
- CALLAGHAN, T.V., CARLSSON, B.A., JONDOTTI, I.S., SYENSSON, B.M. & JONASSON, S. 1992. Clonal plants and its environmental change: introduction to the proceedings and summary. *Oikos* 64:341-347.
- CANELA, M.B.F. & SAZIMA, M. 2003a. *Aechmea pectinata*: a hummingbird-dependent bromeliad with inconspicuous flowers from the rainforest in south-eastern Brazil. *Annals of Botany* 92:731-737.
- CANELA, M.B.F. & SAZIMA, M. 2003b. Florivory by the crab *Armases angustipes* (Grapsidae) influences hummingbird visits to *Aechmea pectinata* (Bromeliaceae). *Biotropica* 35:289-294.
- DARRIGO, M.R. 2002. Polinizador como recurso limitante para fecundidade de *Hippeastrum morelianum* e conseqüências para estrutura genética. Dissertação de mestrado, Universidade de São Paulo, São Paulo.
- DEVELEY, P.F. & ENDRIGO, E. 2004. Guia de campo: aves da grande São Paulo. Aves e Fotos Editora, São Paulo.
- ELIAS, T.S. 1983. Extrafloral nectaries: their structure and distribution. *In* The biology of nectaries (B. Bentley & T.S. Elias, eds.). Columbia University Press, New York, p. 174-203.
- ERIKSSON, O. 1993. Dynamics of genets in clonal plants. *Trends in Ecology and Evolution* 8:313-316.
- FEINSINGER, F. 1976. Organization of a tropical guild of nectarivorous birds. *Ecological Monographs* 46:257-291.
- FEINSINGER, P. 1983. Coevolution and pollination. *In* Coevolution (D.J. Futuyma & N. Slatkin, eds.), Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts, p.282-310.
- FISHER, E.A. & ARAÚJO, A.C. 1995. Spatial organization of a bromeliad community in the Atlantic rainforest, south-eastern Brazil. *Journal of Tropical Ecology* 11:559-567.
- FORZZA, R.C. 1997. Pitcairnioideae (Bromeliaceae) na Serra do Cipó, Minas Gerais, Brasil. Dissertação de mestrado, Universidade de São Paulo, São Paulo.

- FORZZA, R.C. 2001. Filogenia da tribo Puyeeae Wittm. e revisão taxonômica do gênero *Encholirium* Mart. ex Schult. & Schult. F. (Pitcairnioideae-Bromeliaceae). Tese de doutorado, Universidade de São Paulo, São Paulo.
- FORZZA, R.C., CHRISTIANINI, A.V., WANDERLEY, M.G.L. & BUZATO, S. 2003. *Encholirium* (Pitcairnioideae-Bromeliaceae): conhecimento atual e sugestões para conservação. *Vidalia* 1:7-20.
- GRANTSAU, R. 1988. Os beija-flores do Brasil. Expressão e Cultura, Rio de Janeiro.
- KEARNS, C.A. & INOUE, D.W. 1993. Techniques for pollination biologists. University Press of Colorado, Nywit, Colorado.
- KNUTH, F. 1904. Handbuch der Blütenbiologie. Verlag von Wilhelm Engelmann, Leipzig.
- KOPTUR, S. 1992. Extrafloral nectary-mediated interactions between insects and plants. In *Insect-plant interactions* (E. Bernays, ed.). CRC Press, Boca Raton, Fla. p.81-129.
- LEME, E.M.C. & MARIGO, L.C. 1993. Bromélia na natureza. Marigo Comunicação Visual Ltda, Rio de Janeiro.
- 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.
- MARTINELLI, G. 1994. Reproductive biology of Bromeliaceae in the Atlantic rainforest of southeastern Brazil. Tese de doutorado, University of St. Andrews, Scotland.
- MATTOS, E.A., GRAMS, T.E.E., BALL, E., FRANCO A.C., HAAG-KERWER, A., HERZOG, B., SCARANO, F.R. & LÜTTGE, U. 1997. Diurnal patterns of chlorophyll *a* fluorescence and stomatal conductance in species of two types of coastal tree vegetation in southeastern Brazil. *Trees: Structure and Function* 11:363-369.
- MEIRELLES, S.T. 1996. Estrutura da comunidade e características funcionais dos componentes da vegetação de um afloramento rochoso em Atibaia, SP. Tese de doutorado, Universidade Federal de São Carlos, São Carlos.
- MEIRELLES, S.T., PIVELLO, V.R. & JOLY, C.A. 1999. The vegetation of granite rock outcrops in Rio de Janeiro, Brazil, and the need for its protection. *Environmental Conservation* 26:10-20.
- MESTRE, L.A.M., ARANHA, J.M.R. & 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.
- NEWSTROM, L.E., FRANKIE, G.W. & BAKER, H.G. 1994. A new classification for plant phenology based on flowering patterns in lowland tropical rain-forest trees at La Selva, Costa Rica. *Biotropica* 26:141-159.
- OLIVEIRA, M.G.N., ROCHA, C.F.D. & BANGNALL, T. 1994. A comunidade animal associada à bromélia-tanque *Neoregelia cruenta* (R. Graham) L.B. Smith. *Bromelia* 1:22-29.
- PIRATELLI, A.J. 1997. Comportamento alimentar de beija-flores em duas espécies de *Hippeastrum* Herb. (Amaryllidaceae). *Revista Brasileira de Biologia* 57:262-273.
- POREMSKI, S., MARTINELLI, G., OHLEMÜLLER, R. & BARTHLOTT, W. 1998. Diversity and ecology of saxicolous vegetation mats on inselbergs in the Brazilian Atlantic rainforest. *Biodiversity Letters* 4:107-119.
- RAMALHO, M., BATISTA, M.A. & SILVA, M. 2004. *Xylocopa* (*Monoxylocopa*) *abbreviata* Hurd & Moure (Hymenoptera: Apidae) e *Encholirium spectabile* (Bromeliaceae): uma associação estreita no semi-árido do Brasil tropical. *Neotropical Entomology* 33:417-425.
- REITZ, R. 1983. Bromeliáceas e a malária - bromélia endêmica. *Flora Ilustrada Catarinense* 1:1-518.
- RICHARDS, A.J. 1997. Plant breeding systems. London Unwin Hyman, London.
- SAFFORD, H.D. 1999. Brazilian Páramos I. An introduction to the physical environment and vegetation of the campos de altitude. *Journal of Biogeography* 26:693-712.
- SAN MARTIN-GAJARDO, I. & MORELLATO, L.P.C. 2003. Fenologia de Rubiaceae do sub-bosque em floresta atlântica no sudeste do Brasil. *Revista Brasileira de Botânica* 26:299-309.
- SARTHOU, C., SAMADI, S. & BOISSELIER-DUBAYLE, M.C. 2001. Genetic structure of the saxicole *Pitcairnia geyskesii* (Bromeliaceae) on inselbergs in French Guiana. *American Journal of Botany* 88:861-868.
- SAZIMA, I., VOGEL, S. & SAZIMA, M. 1989. Bat pollination of *Encholirium glaziovii*, a terrestrial bromeliad. *Plant Systematics and Evolution* 168:167-179.
- SAZIMA, M., BUZATO, S. & SAZIMA, I. 1995. Polinização de *Vriesea* por morcegos no sudeste brasileiro. *Bromélia* 2:29-37.
- SILVERTOWN, J.W., FRACO, M., PISANTY, I. & MENDOZA, A. 1993. Comparative plant demography-relative importance of the life cycle components to the finite rate of increase in woody and herbaceous perennials. *Journal of Ecology* 81:465-476.
- SMITH, L.B. & DOWNS, R.J. 1974. Bromeliaceae (Pitcairnioideae). *Flora Neotropica Monograph* 14:1-662.
- SOKAL, R.R. & ROHLF, F.J. 1995. Biometry. Freeman WH & Co, New York.
- STILES, F.G. & FREEMAN, C.E. 1993. Patterns in floral nectar characteristics of some bird-visited plant species from Costa Rica. *Biotropica* 25:191-205.
- VARADARAJAN, G.S. & BROWN, G.K. 1988. Morphological variation of some floral features of the subfamily Pitcairnioideae (Bromeliaceae) and their significance in pollination biology. *Botanical Gazette* 149:82-91.
- VARASSIN, I.G. & SAZIMA, M. 2000. Recursos de Bromeliaceae utilizados por beija-flores e borboletas em mata atlântica no sudeste do Brasil. *Boletim do Museu de Biologia Mello Leitão* 11/12:57-70.

- VESPRINI, J.L., GALETTO, L. & BERNADELLO, G. 2003. The beneficial effect of ants on the reproductive success of *Dyckia floribunda* (Bromeliaceae), an extrafloral nectary plant. *Canadian Journal of Botany* 81:24-27.
- VOGEL, S. 1969. Chiropterophile in der neotropischen Flora. *Neue Mitteil. III. Flora* 158:289-323.
- WENDT, T., CANELA, M.B.F., FARIA, A.P.G. & RIOS, R.I. 2001. Reproductive biology and natural hybridization between two endemic species of *Pitcairnia* (Bomeliaceae). *American Journal of Botany* 88:1760-1767.
- WENDT, T., CANELA, M.B.F, KLEIN, D.E. & RIOS, R.I. 2002. Selfing facilitates reproductive isolation among three sympatric species of *Pitcairnia* (Bromeliaceae). *Plant Systematics and Evolution* 232:201-212.
- WILLIS, E.O. 1979. The composition of avian communities in remanescent woodlots in southern Brazil. *Papéis avulsos de Zoologia* 33:1-25.
- ZAPATA, R.T. & ARROYO, M.T.K. 1978. Plant reproductive ecology of a secondary deciduous forest in Venezuela. *Biotropica* 10:221-230.