



## MINISTÉRIO DA EDUCAÇÃO

FUNDAÇÃO UNIVERSIDADE FEDERAL DE MATO GROSSO DO SUL  
CENTRO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS E DA SAÚDE  
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BIOLOGIA VEGETAL



**ALINE DA CONCEIÇÃO GOMES**

**Fenologia reprodutiva, sistema de reprodução e polinização de três espécies  
sintópicas de *Tillandsia* (Bromeliaceae: Tillandsioideae) em vegetação chaquenha: estudo  
comparado**

**Orientação: MARIA ROSÂNGELA SIGRIST** (Universidade Federal de Mato Grosso do Sul, Centro de Ciências Biológicas e da Saúde, Laboratório de Botânica. CEP 79070-900. Campo Grande, MS, Brasil).

**Co-orientação: CAMILA AOKI**

(Universidade Federal de Mato Grosso do Sul, Campus Universitário de Aquidauana, CPAq. Avenida Oscar Trindade de Barros 740, Unidade II, Serraria. CEP 79200-000. Aquidauana, MS, Brasil).

**Campo Grande/MS**

**2016**



**MINISTÉRIO DA EDUCAÇÃO**

FUNDAÇÃO UNIVERSIDADE FEDERAL DE MATO GROSSO DO SUL  
CENTRO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS E DA SAÚDE  
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BIOLOGIA VEGETAL



**ALINE DA CONCEIÇÃO GOMES**

**Fenologia reprodutiva, sistema de reprodução e polinização de três espécies  
sintópicas de *Tillandsia* (Bromeliaceae: Tillandsioideae) em vegetação chaquenha: estudo  
comparado**

Dissertação apresentada como um dos requisitos para obtenção  
do grau de Mestre em Biologia Vegetal junto ao Centro de  
Ciências Biológicas e da Saúde.

**Campo Grande/MS**

**2016**

## **Agradecimentos**

Agradeço primeiramente á Deus por me permitir o dom da vida e por nunca me desamparar em momentos de fraqueza e por todas as bênçãos.

A toda a minha família pelo incentivo, por acreditarem em mim e todo apoio, especialmente aos meus amados avós/pais Anadir e Antonio, meus pilares, a minha mãe Adélia, meu padasto Celso e minhas irmãs Dayara, Bárbara e Lenóra, que apesar da saudade por conta da distância, compreendem o caminho que segui e sempre estiveram do meu lado. Ao meu irmão Bruno Gomes que sempre esteve comigo em todos os momentos da minha vida.

Ao meu esposo HM. Neto, por todo amor, amizade, parceria, companheirismo e compreensão que sempre teve, principalmente durante toda a minha vida acadêmica.

A minha querida amiga e co-orientadora Camila Aoki pelo incentivo, compreensão, ensinamentos e co-orientação, que sem a sua ajuda não estaria concluindo mais esta etapa acadêmica na minha vida, a quem eu sempre agradeço à Deus por tê-la colocado em meu caminho, assim como agradeço seu esposo Paulo L. Filho, pela amizade e por todo apoio que prestaram no nosso processo de mudança para Campo Grande.

A minha querida orientadora Maria Rosângela Sigrist, por ter aceito me orientar, por confiar em mim, por todo ensinamento transmitido (que foram excelentes) e por ser mãezona, pelos puxões de orelha, que com toda certeza irão me ajudar e muito a crescer profissionalmente.

Programa de Pós-graduação em Biologia Vegetal (UFMS/CCBS) e todos os professores que fazem parte dele, por todos os conhecimentos transmitidos durante as disciplinas. Projeto Casadinho-Procad II (CNPq) pelo apoio financeiro e logístico, CAPES pela concessão da bolsa de mestrado.

Ao Amábílio Camargo, Bruno Paixão de Souza, Onildo João Marini Filho, Renan Olivier e Rosângela Tardivo, pelas identificações das espécies animais e vegetais, ao Alan Fredy Eriksson, pelo equipamento de filmagem noturna, João Roberto Fabri e Tamires Yule, por dirigirem durante

as coletas de campo, Augusto Ribas pela ajuda com as análises estatísticas, ao Luis Alberti pela ajuda na interpretação de dados de fenologia.

Ao Sérgio Oliveira e seu pai (*in memoriam*), proprietário da Fazenda Retiro Conceição e Nelson Cintra e Romeu Ribeiro e servidores em especial sra. Gedalva da Fazenda Anahí ambas em Porto Murtinho, Mato Grosso do Sul, Brasil, pela hospedagem durante oito meses e por nos permitir o acesso em suas propriedades para realização das coletas.

Agradeço aos meus queridos amigos que arrasam no bloco da Botânica, Bruno Henrique, Camila Silveira, Larissa Bérghamo, Nayla Silva, Tayeme Piva, por ter conhecido vocês, por todo amor, companheirismo, amizade e as grandes histórias que temos para contar, juntamente com as amigas que já concluíram o curso Angélica Guerra e Andressa Pirolla.

A todos os colegas e amigos da turma 2014, em especial as minhas queridas amigas Crisley Helena e Bruna Coutinho, as quais dividiram comigo alegria de ingressar no curso de Biologia Vegetal e aos grandes amigos da época de graduação Alessandra Venturini, Junior Henrique os quais dividimos muitos momentos no mestrado, pois, pode mudar o curso, mais a tensão é a mesma.

A minha querida sogra Maria Aparecida por todo incentivo prestado na minha vida acadêmica, assim como os meus cunhados Alberto Junior e Kesnner Galvão e ao seu marido Rudson Britto.

Aos amigos Araildo (Zinho) e Elisangela Vasconcelos, por toda ajuda durante o período de traslado Miranda/Campo Grande e vice-versa, para mim e minha família.

## RESUMO

Bromeliaceae é uma família de angiospermas cuja distribuição é quase exclusivamente Neotropical. Cerca de metade das espécies conhecidas de bromélias são epífitas. No Brasil a maioria dos estudos sobre floração, sistema de reprodução e polinização com Bromeliaceae foi desenvolvido na Floresta Atlântica, seguidos por poucos registros para as formações de Caatinga, Cerrado, em vegetação de campo rupestre e floresta ombrófila mista. Estudos desta natureza são ainda mais escassos para vegetação chaquenha e os poucos dados conhecidos são oriundos do Chaco Argentino e para vegetação de Chaco brasileiro há apenas um. Em Tillandsioideae ocorrem alguns dos mais diversos gêneros de Bromeliaceae, como por exemplo, *Tillandsia*, cuja distribuição é a mais ampla da família. O gênero é constituído por ervas, epífitas ou rupícolas, de tamanho variável. Neste trabalho, apresentado em um capítulo que será submetido a revista Flora, foram investigados comparativamente a fenologia reprodutiva, a morfologia e a biologia floral, o sistema de reprodução, os visitantes florais e polinizadores de três espécies sintópicas de *Tillandsia* (*T. duratii*, *T. loliacea*, *T. recurvifolia*) em remanescente de vegetação chaquenha. As três espécies apresentaram diferença quanto ao padrão de floração e frutificação, à morfologia floral e não compartilharam visitantes florais e polinizadores, apresentando sobreposição de seus períodos de floração. A floração na estação seca pode ter sido responsável pela relação negativa das espécies com fotoperíodo. A relação positiva com a pluviosidade e a umidade relativa do ar entre *T. duratii* e *T. recurvifolia*, respectivamente, provavelmente ocorreu devido as datas médias destas ocorrerem nos meses de abril e junho, meses atípicos nos anos da amostragem, com altos índices de pluviosidade. Enquanto que em *T. loliacea* a pluviosidade de quase zero em julho possa ter contribuído com a relação negativa com a umidade relativa do ar. Frutificação sazonal e na estação seca foi registrada somente para *T. recurvifolia*, enquanto, as demais frutificam o ano todo e dispersam no período chuvoso. Este trabalho mostrou a ocorrência de polinização bimodal em *T. duratii* (mariposas não-esfingídeo e abelhas medio-grande porte) e *T. recurvifolia* (beija-flores e borboletas) e provável ocorrência de polinização generalista (entomófila) em *T. loliacea*. Somente *T. recurvifolia* é autoincompatível e depende de vetor de pólen/polinizador, enquanto as demais espécies são auto-compatíveis e autoférteis.

Palavras-chave: Sintopia, epífita, sobreposição.

## ABSTRACT

Bromeliaceae is a family of angiosperms plants whose distribution is almost exclusively Neotropical. Approximate half of the known species of bromeliads are epiphytes. In Brazil, most studies of flowering, reproduction and pollination system with bromeliads was developed in the Atlantic Forest, followed by a few records in Caatinga, Cerrado, in rupestrian fields and mixed ombrophilous forest. Studies on these topics are scarce for Chaco vegetation and the few known data are from the Argentine Chaco with the Brazilian Chaco there is only one. One of the largest genera of Bromeliaceae, is *Tillandsia*, presenting the wider distribution within subfamily and bromeliads as a whole. The genus include species with variable habits as herbs, epiphytes or rupicolous with variable size. In this paper presented in a chapter that will be submitted to the journal Flora, we were investigated compared to reproductive phenology, morphology and floral biology, the reproductive system, the pollinators and pollination of three syntopic species of *Tillandsia* (*T. duratti*, *T. loliacea*, *T. recurvifolia*) in a remnant of Chaco vegetation. The three species showed differences in the pattern of flowering and fruiting, the floral morphology and not shared floral visitors and pollinators, with overlap of flowering periods. The flowering in the dry season may have been responsible for the negative relationship between the species and day length. The positive relationship with rainfall and air humidity between *T. duratti* and *T. recurvifolia*, respectively, probably due the average dates of these occur in the months of April and June, atypical months in the years of sampling, with high rainfall. While in *T. loliacea* rainfall of nearly zero in July may have contributed to the negative relation to the air humidity. Seasonal and dry season fruiting was recorded only *T. recurvifolia*, while other fruit all year round and disperse during the rainy season. This paper shows the occurrence of bimodal pollination *T. duratii* ("settling-moths" and medium-large bees) and *T. recurvifolia* (hummingbird and butterflies) and likely occurrence of generalist pollination (entomophilous) in *T. loliacea*. Only *T. recurvifolia* is self incompatible and depends on pollen / pollinator vector, while other species are self-compatible.

Key-words: Syntopy, epiphyte, overlap.

## SUMÁRIO

|                                                                                                                                                                |           |
|----------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|-----------|
| INTRODUÇÃO GERAL .....                                                                                                                                         | 8         |
| OBJETIVOS.....                                                                                                                                                 | 11        |
| OBJETIVOS ESPECÍFICOS .....                                                                                                                                    | 11        |
| REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....                                                                                                                                | 12        |
| Capítulo I.....                                                                                                                                                | 20        |
| <b>Polinização bimodal e generalista em espécies sintópicas de <i>Tillandsia</i> que não compartilham polinizadores em vegetação chaquenha brasileira.....</b> | <b>20</b> |
| Resumo .....                                                                                                                                                   | 21        |
| 1. Introdução.....                                                                                                                                             | 22        |
| 2. Material e Métodos.....                                                                                                                                     | 25        |
| 2.1. Área de estudo e espécies estudadas .....                                                                                                                 | 25        |
| 2.2. Fenologia reprodutiva.....                                                                                                                                | 26        |
| 2.3. Morfologia e biologia floral .....                                                                                                                        | 27        |
| 2.4. Sistema de reprodução.....                                                                                                                                | 28        |
| 2.5. Visitantes florais.....                                                                                                                                   | 28        |
| 3. Resultados.....                                                                                                                                             | 29        |
| 3.1. Fenologia reprodutiva.....                                                                                                                                | 29        |
| 3.2. Morfologia e biologia floral .....                                                                                                                        | 30        |
| 3.3. Sistema de reprodução.....                                                                                                                                | 31        |
| 3.4. Visitantes florais.....                                                                                                                                   | 32        |
| 4. Discussão.....                                                                                                                                              | 33        |
| 4.1. Fenologia reprodutiva.....                                                                                                                                | 33        |
| 4.2. Morfologia e biologia floral, polinização e sistema de reprodução.....                                                                                    | 36        |
| Agradecimentos.....                                                                                                                                            | 43        |
| Referências .....                                                                                                                                              | 43        |
| ANEXOS .....                                                                                                                                                   | 50        |
| Tabela 1 .....                                                                                                                                                 | 50        |
| Tabela 2 .....                                                                                                                                                 | 51        |
| Tabela 3 .....                                                                                                                                                 | 52        |
| Tabela 4 .....                                                                                                                                                 | 53        |
| Tabela 5 .....                                                                                                                                                 | 54        |
| Figura 1 .....                                                                                                                                                 | 55        |
| Figura 2 .....                                                                                                                                                 | 56        |
| Figura 3 .....                                                                                                                                                 | 57        |
| Figura 4 .....                                                                                                                                                 | 58        |

## INTRODUÇÃO GERAL

Taxonomicamente, Bromeliaceae compreende oito subfamílias (Bromelioideae, Brocchinioideae, Hechtioideae, Lindmanioideae, Navioideae, Pitcairnoideae, Puyoideae e Tillandsioideae) (Givnish et al. 2011), sendo que em Tillandsioideae os representantes são predominantemente epífitas, com folhas de margens inteiras, escamas peltadas distintas e sementes plumosas (Smith e Downs 1977). Este grupo parece ter origem nas regiões periféricas ao Escudo das Guianas, próximo ao litoral do Caribe, sendo aparentemente o primeiro grupo de Bromeliaceae a ocupar regiões neotropicais (Givnish et al. 2007), junto a *Hechtia* (Hechtioideae). Os principais centros de diversidade de Tillandsioideae são o norte dos Andes e as Antilhas, com centros secundários localizados na América Central e no sudeste do Brasil (Till 2000).

Bromeliaceae é uma família de angiospermas quase exclusivamente neotropical, composta por 58 gêneros e cerca de 3.140 espécies ocorrentes nas Américas (exceto *Pitcairnia feliciana* registrada na África) (Porembski e Barthlott 1999, Jacques-Felix 2000), sendo aproximadamente 50% das espécies epífitas (Kröemer et al. 2006). O Escudo das Guianas é o principal centro de diversidade taxonômica da família e está associado à vegetação aberta; o outro se encontra na região andina (Smith e Downs, 1974; Forzza 2005). No Brasil são registrados aproximadamente 73% dos gêneros e 40% das espécies (Leme e Marigo 1993), sendo a costa leste do país, nos domínios de Floresta Atlântica, um dos centros de diversidade da família. Destacam-se os Estados da região Sudeste e o sul da Bahia que abrigam 50% das espécies inventariadas para o domínio, com cerca de 10% dos gêneros endêmicos desta formação (Forzza 2005; Martinelli et al. 2008).

No Brasil a maioria dos estudos sobre floração, sistema de reprodução e polinização com Bromeliaceae foi desenvolvido na Floresta Atlântica (e.g. Araujo et al. 1994; Wendt et al. 2001; Nara e Webber 2002; Canela e Sazima 2003; Kaehler et al. 2005; Machado e Semir 2006; Marques e Lemos Filho 2008; Matallana et al. 2010; Rocca e Sazima 2013), com poucos registros para as formações de Caatinga (Pereira e Quirino 2008), Cerrado (Guerta et al. 2015), em vegetação de



campo rupestre (Santana e Machado 2010) e floresta ombrófila mista (Scrok e Varassin 2011). Estudos sobre estes temas com Bromeliaceae são escassos para vegetação chaquenha se comparados a outras formações vegetais, com dados principalmente para o Chaco Argentino, sendo que alguns estudos envolvem espécies co-genéricas e simpátricas (Bernadello et al. 1991; Cabido et al. 1993; Aizen e Feinsinger 1994; Galetto e Bernadello 2003; Christianson 2013; Bianchi e Vesprini 2014) e apenas um registro para vegetação de Chaco brasileiro (Freitas et al. 2013).

De modo geral, as espécies da família florescem na estação chuvosa e frutificam principalmente no período seco (Fischer e Araujo 1995; Machado e Semir 2006; Marques e Lemos Filho 2008; Nunes Freitas e Rocha 2011), porém, mesmas espécies em ambientes diferentes, podem variar quanto ao período e pico de floração, em decorrência de fatores ambientais serem mais importantes para a fenologia das espécies (Machado e Semir, 2006).

Com relação à polinização, Bromeliaceae está entre as poucas famílias de plantas onde vetores vertebrados predominam sobre insetos (Sazima et al. 1989), principalmente por beija-flores (Snow e Teixeira 1982; Snow e Snow 1986; Araujo et al. 1994; Sazima et al. 1999; Canela e Sazima 2003; 2005; Rocca e Sazima 2013) e secundariamente morcegos (Sazima et al. 1989; Kaehler et al. 2005; Aguilar- Rodríguez et al. 2014; 2015). Contudo, há registros de espécies polinizadas por abelhas (Siqueira Filho e Machado 2001; Nara e Webber 2002; Wendt et al. 2001; 2002; Araujo et al. 2004; Kaehler et al., 2005; Canela e Sazima 2005; Kamke et al. 2011), borboletas e mariposas (Wendt et al. 2001; Varassin e Sazima 2000; Lenzi et al. 2006; Pereira e Quirino 2008). Polinização pelo vento parece ocorrer em *Navia* (Navioideae) (Wolowski e Freitas, 2015).

Sobre o sistema de reprodução a maioria das espécies de Bromeliaceae é auto-compatível (e.g. Brewbaker e Gorrez 1967; Lasso e Ackerman 2003; 2004; Ramírez-Morillo et al. 2004; Cascante-Marin et al. 2005, 2006, 2009; Matallana et al. 2010; Paggi et al. 2013, Aguilar-Rodríguez et al. 2014; 2015), embora também haja registros de auto-incompatibilidade (Nara e Webber 2002;

Vosgueritchian e Buzato 2006; Ramírez-Morillo et al. 2009; Matallana et al. 2010, Mondragón et al. 2015).

Tillandsioideae é um grupo monofilético, composto por cinco linhagens: (1) *Catopsis*, (2) *Glomeropitcairnia*, (3) clado contendo representantes de *Vriesea* subgênero *Vriesea* seção *Xiphion*, (4) *Vriesea* subgênero *Vriesea* e (5) espécies de *Guzmania* e *Tillandsia* (Terry et al. 1997). Atualmente a subfamília é composta por quatro tribos e nove gêneros: Catopsidae (*Catopsis*), Glomeropitcairnieae (*Glomeropitcairnia*), Vrieseae (*Alcantarea*, *Vriesea*, *Werauhia*) e Tillandsieae (*Guzmania*, *Mezobromelia*, *Racinaea*, *Tillandsia*) (Barfuss et al. 2005). Em Tillandsioideae ocorrem alguns gêneros com maior riqueza dentro de Bromeliaceae, como por exemplo, *Tillandsia*, o qual é o gênero com a mais ampla distribuição dentro da subfamília e de Bromeliaceae como um todo (Wanderley 1990).

O gênero *Tillandsia* é constituído por ervas, epífitas ou rupícolas, de tamanho variável, com plantas que vão de 3 cm (*T. bryoides* Griseb.) a 2-4 m de comprimento (*T. grandis* Schltdl.) (Pontes e Agra 2006; Krömer et al. 2012; Christianson 2013) e com variação dentro dos seis subgêneros que o compõe (*Allardtia*, *Anoplophytum*, *Diaphoranthema*, *Phytarrhiza*, *Pseudalcantarea*, *Tillandsia*) (Till 2000).

No Brasil ocorrem três destes subgêneros, que estão representados no Nordeste (*Anoplophytum*, *Diaphoranthema*, *Phytarrhiza*), Centro-Oeste e Sul (*Anoplophytum*) (Gilmartin 1983; Luther 1995; Betancur e Jaramillo 1998; Strehl 2000; Pontes e Agra 2006; Pontes 2012; Versieux et al. 2013; Buneker et al. 2014, 2015).

Representantes destes subgêneros apresentam flores bastante vistosas e aparentemente casmógamas como em *Anoplophytum*, em *Diaphoranthema* as flores podem ser pequenas, discretas e possivelmente cleistógamas (Bianchi e Vesprini, 2014). O subgênero *Diaphoranthema* e algumas espécies xerófitas do subgênero *Phytarrhiza* estão estreitamente relacionados (Donatio et al., 2015) e ambos subgêneros podem diferir principalmente pela forma e tamanho das pétalas.

Dados sobre fenologia reprodutiva, polinização e sistema de reprodução para o gênero *Tillandsia* estão disponíveis em estudos de caso envolvendo uma espécie (e.g. Ramírez-Morillo et al. 2004, 2009; Aguilar-Rodríguez et al. 2014, 2015), espécies congêneras (Bianchi e Vesprini 2014; Guerta et al. 2015; Orozco- Ibarrola et al. 2015) ou comunitários onde os autores investigam espécies de diferentes gêneros (e.g. Kodric-Brown et al. 1984; Snow e Snow 1986; Arizmendi e Ornelas 1990; Bernadello et al. 1991; Galletto e Bernadello 2003; Araujo et al. 2004; Cascante-Marín et al. 2006; Machado e Semir 2006; Favretto et al. 2010; Matallana et al. 2010).

Dentre os trabalhos realizados com *Tillandsia*, em diferentes tipos de vegetação, entre elas Cerrado, Floresta Atlântica, floresta tropical decídua, floresta secundária de cordilheira e vegetação de Chaco Florestado, são avaliados mecanismos de isolamento reprodutivo pré- e pós-zigóticos, envolvendo comparação da biologia floral, o sistema e o sucesso na reprodução das espécies, sendo desconhecido até o momento, trabalhos com este enfoque para espécies de *Tillandsia* em área de vegetação de Chaco brasileiro.

## **Objetivos**

Investigar comparativamente, visto as grandes variações dentro deste gênero, a fenologia reprodutiva, a morfologia e a biologia floral, o sistema de reprodução, os visitantes florais e polinizadores de três espécies sintópicas (*sensu* Rivas 1964) de *Tillandsia* (*T. duratti*, *T. loliacea*, *T. recurvifolia*) em remanescente de vegetação chaquenha (Savana Estépica Arbórea), visando entender os mecanismos de isolamentos reprodutivo destas espécies congêneras.

## **Objetivos Específicos**

- (1) verificar se *T. duratti*, *T. loliacea* e *T. recurvifolia* diferem entre si quanto ao padrão de floração e frutificação;
- (2) verificar se as fenofases apresentam relação com fatores abióticos;
- (3) caracterizar a morfologia e biologia floral e verificar há diferença significativa entre elas;
- (4) investigar o sistema de reprodução, a fim de verificar se dependem igualmente de vetores de pólen;

(5) verificar se as espécies compartilham visitantes florais e investigar o papel dos mesmos (polinização, pilhagem) na polinização destas espécies.

### Referências bibliográficas

Aizen MA, Feinsinger P (1994) Forest fragmentation, pollination, and plant reproduction in a Chaco dry forest, Argentina. *Ecology* 75: 330–351

Aguilar-Rodríguez PA, MacSwiney MCG, Krömer T, García-Franco JG, Knauer A, Kessler M (2014) First record of bat-pollination in the species-rich genus *Tillandsia* (Bromeliaceae). *Annals of Botany* 113:1047-1055.

Aguilar-Rodríguez PA, Krömer T, García-Franco JG, Macswiney MCG (2015) From dusk till dawn: nocturnal and diurnal pollination in the epiphyte *Tillandsia heterophylla* (Bromeliaceae). *Plant Biology* 17:1-9

Araujo AC, Fischer EA, 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

Araujo AC, Fischer E, Sazima M (2004) As bromélias na região do Rio Verde. In: Marques OAV, Duleba W (eds) *Estação Ecológica Juréia-Itatins: Ambiente físico, flora e fauna*. Editora Holos, Ribeirão Preto

Arizmendi MC, Ornelas JF (1990) Hummingbirds and their floral resources in a tropical dry forest in Mexico. *Biotropica* 22:172-180

Barfuss MHJ, Samuel R, Till W, Stuessy TF (2005) Phylogenetic relationships in subfamily Tillandsioideae (Bromeliaceae) based on DNA sequence data from seven plastid regions. *American Journal of Botany* 92:337-351

Betancur, J, Jaramillo, MA (1998) Distribución de la familia Bromeliaceae en dos vertientes andinas del sur de Colombia. *Selbyana*, 52-65

- Bernadello LM, Galetto L, Juliani HR (1991) Floral nectar, nectary structure and pollinators in some Argentinean. *Annals of Botany* 67: 401-411
- Bianchi MB, Vesprini JL (2014) Contrasting breeding systems in six species of *Tillandsia* L. (Bromeliaceae) from woody areas of Santa Fe Province: Argentina. *Plant Biosystems - An International Journal Dealing with all Aspects of Plant Biology: Official Journal of the Societa Botanica Italiana*. doi: 10.1080/11263504.2013.806965
- Buneker HM, Pontes RP, Soares KP (2014) Duas novas espécies de *Tillandsia* L., subgênero *Anoplophytum* (Beer) Baker (Bromeliaceae, Tillandsioideae) para a flora sul brasileira. *Iheringia Série Botânica* 54: 91–98
- Buneker HM, Pontes RC, Witeck-Neto L, Soares KP (2015) *Tillandsia leucopetala*, a new species of Bromeliaceae from Rio Grande do Sul, southern Brazil. *Phytotaxa* 202(2):143-148
- Brewbaker JL, Gorrez DD (1967) Genetics of self-incompatibility in the monocot genera *Ananas* (pineapple) and *Gasteria*. *American Journal of Botany* 54: 611-616
- Cabido M, González C, Acosta A, Díaz S (1993) Vegetation changes along a precipitation gradient in Central Argentina. *Vegetatio* 109: 5-14
- Canela MBF, Sazima M (2003) *Aechmea pectinata*: a hummingbird-dependent bromeliad with inconspicuous flowers from the rainforest in South-eastern Brazil. *Annals of Botany* 92:731-737
- Canela MBF, Sazima M (2005) The pollination of *Bromelia antiacantha* (Bromeliaceae) in the southeastern Brazil: ornithophilous versus melittophilous features. *Plant Biology* 7: 411-416
- Cascante-Marín A, Oostermeijer JGB, Wolf JHD, Den Nijs JCM (2005) Reproductive biology of the epiphytic bromeliad *Werauhia gladioliflora* in a Premontane Tropical Forest. *Plant Biology* 7: 203-209
- Cascante-Marín A, Jong M, Borg ED, Oostermeijer JGB, Wolf JHD, Den Nijs JCM (2006) Reproductive strategies and colonizing ability of two sympatric epiphytic bromeliads in a tropical premontane area. *International Journal of Plant Sciences* 167:1187–1195

- Cascante-Marín A, von Meijenfeldt N, de Leeuw HMH, Wolf JHD, Oostermeijer JGB, den Nijs JCM (2009) Dispersal limitation in epiphytic bromeliad communities in a Costa Rican fragmented montane landscape. *Journal of Tropical Ecology* 25: 63-73
- Christianson N (2013) Bromeliads of Northwestern Argentina. *Cactus and Succulent Journal*, 85:210-218
- Donadío S, Pozner R, Giussani LM (2015) Phylogenetic relationships within *Tillandsia* subgenus *Diaphoranthema* (Bromeliaceae, Tillandsioideae) based on a comprehensive morphological dataset. *Plant Systematics and Evolution* 301: 387-410
- Favretto, MA, Hoeltgebaum MP, Lingnau R, D'Agostini FM (2010) Beija- flores visitantes de bromélias no Parque Natural Municipal Rio do Peixe, Joaçaba, Santa Catarina, Brasil. *Atualidades Ornitológicas* 158: 11- 13
- Fischer EA, Araujo AC (1995) Spatial organization of a bromeliad community in the Atlantic Rainforest, South Eastern Brazil. *Journal of Tropical Ecology* 11: 559-567
- Freitas TG, Souza CS, Aoki C, Arakaki LMM, Stefanello TH, Sartori ALB, Sigrist MR (2013) Flora of Brazilian humid Chaco: Composition and reproductive phenology. *Check List* 9:973-979
- Forzza, RC (2005) Revisão Taxonômica de *Encholirium* Mart. ex Schult. & Schult. f. (Pitcairnoideae - Bromeliaceae). *Boletim de Botânica da Universidade de São Paulo* 23: 1-49
- Galetto L, Bernardello G (2003) Nectar sugar composition in angiosperms from Chaco and Patagonia (Argentina): na animal visitor's matter? *Plant Systematics and Evolution* 238: 69-86
- Gilmartin AJ (1983) Evolution of Mesic and Xeric Habits in *Tillandsia* and *Vriesea* (Bromeliaceae). *Systematic Botany* 8: 233-242
- Givnish TJ, Millam KC, Berry PE, Sytsma KJ (2007) Phylogeny, adaptive radiations, and historical biogeography of Bromeliaceae inferred from *ndhF* sequence data. *Rancho Santa Ana Botanic Garden* 23:3-26

- Givnish TJ, Barffus MHJ, Van EB, Riina R, Schulte K, Horres R, Gonsiska PA, Jabaily RS, Crayn DM, Smith JAC, Inverno K, Brown GK, Evans TM, Holst BK, Luther H, Até W, Zizka G, Barry PE, Sytsma KJ (2011) Phylogeny, adaptative radiation, and historical biogeography in Bromeliaceae: insights from an eight-locus plastid phylogeny. *American Journal of Botany* 98: 872-895.
- Guerta RS, Lucon LG, Figueiredo RA (2015) Fenologia de três espécies de *Tillandsia* (Bromeliaceae), em um fragmento de Cerrado no sudeste do Brasil. *Revista Biociências, Taubaté* 21: 118-128
- Jacques-Felix, H (2000) The discovery of a bromeliad in Africa: *Pitcairnia feliciana*. *Selbyana* 21: 118-124
- Kaehler M, Varassin IG, 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
- Kamke R, Schmid S, Zillikens A, Cortés-Lopes B, Steiner J (2011) The importance of bees as pollinators in the short corolla bromeliad *Aechmea caudate* in Southern Brazil. *Flora* 206: 749-756
- Kodric-Brown A, Brown JH, Byers GS, Gori DF (1984) Organization of a tropical island community of hummingbirds and flowers. *Ecology* 65:1358-1368
- Krömer, T., Kessler, M., Herzog, S. K (2006) Distribution and flowering ecology of bromeliads along two climatically contrasting elevational transects in the Bolivian Andes. *Biotropica* 38: 183-195.
- Krömer T, Espejo-Serna A, López-Ferrari A, Ehlers R, Lautner J (2012) Taxonomic and nomenclatural status of the Mexican species in the *Tillandsia viridiflora* complex (Bromeliaceae). *Acta Botanica Mexicana* 99: 1-20
- Lasso E, Ackerman JD (2003) Flowering phenology of *Werauhia sintenisii*, a bromeliad from the dwarf montane forest in Puerto Rico: An indicator of climate change. *Selbyana* 29:95-104

- Lasso E, Ackerman JD (2004) The flexible breeding system of *Werauhia sintenisii*, a cloud forest bromeliad from Puerto Rico. *Biotropica* 36: 414–417
- Leme EMC, Marigo LC (1993) Bromélias na natureza. Marigo Comunicação Visual, Rio de Janeiro.
- Lenzi M, Matos JZ, Orth AI (2006) Variação morfológica e reprodutiva de *Aechmea lindenii* (E. Morren) Baker var. *lindenii* (Bromeliaceae). *Acta Botanica Brasilica* 20: 487-500
- Levin DA (1971) The origin of reproductive isolating mechanisms in flowering plants. *Taxon* 20: 91-113
- Luther HE (1995) An annotated checklist of the Bromeliaceae of Costa Rica. *Selbyana* 16: 230–234
- Machado CG, Semir J (2006) Fenologia da floração e biologia floral de bromeliáceas ornitófilas de uma área de Mata Atlântica do Sudeste brasileiro. *Revista Brasileira de Botânica* 29: 163-174
- Matallana G, Godinho MAS, Guilherme FAG, Belisario M, Coser TS, Wendt T (2010) Breeding systems of Bromeliaceae species: evolution of selfing in the context of sympatric occurrence. *Plant Systematics and Evolution* 289: 57–65
- Marques AR, Lemos Filho JP (2008) Fenologia reprodutiva de espécies de bromélias na Serra da Piedade, MG, Brasil. *Acta Botânica Brasilica* 22: 417- 424
- Martinelli G, Vieira CM, Gonzáles M, Leitman P, Piratininga A, Costa AFC, Forzza RC (2008) Bromeliaceae da Mata Atlântica Brasileira: Lista de Espécies, Distribuição e Conservação. *Rodriguésia* 59: 209-258
- Mondragón D, Valverde T, Hernández-Apolina M (2015) Population ecology of epiphytic angiosperms: A review. *Tropical Ecology* 56: 01-39
- Nara AK, Webber AC (2002) Biologia floral e polinização de *Aechmea beeriana* (Bromeliaceae) em vegetação de baixio na Amazônia Central. *Acta Amazônica* 32: 571-588
- Nunes-Freitas AF, Rocha CFD (2011) Reproductive phenology and flower visitors guild of *Canistropsis microps* (Bromeliaceae) in an Atlantic Rainforest of southeastern Brazil. *Journal of Natural History* 45: 1021-1034



- Orozco-Ibarrola OA, Flores-Hernández PS, Victoriano-Romero E, Corona-López, AM, Flores-Palacios A (2015) Are breeding system and florivory associated with the abundance of *Tillandsia* species (Bromeliaceae)?. *Botanical Journal of the Linnean Society* 177:50–65
- Paggi GM, Silveira LCT, Zanella CM, Bruxel M, Bered F, Kaltchuk-Santos E, Palma-Silva C (2013) Reproductive system and fitness of *Vriesea friburgensis*, a self-sterile bromeliad species. *Plant Species Biology* 28: 169-176
- Pereira FRL, Quirino ZG (2008) Fenologia e biologia floral de *Neoglaziovia variegata* (Bromeliaceae) na Caatinga paraibana. *Rodriguésia* 59: 835-844
- Pontes RAS, Agra MF (2006) Flora da Paraíba, Brasil: *Tillandsia* L. (BROMELIACEAE). *Rodriguésia* 57: 47-61
- Pontes, RASD (2012) *Tillandsia paraibensis*, a new species of Bromeliaceae from Northeastern Brazil. *Rodriguésia*, 63: 551-555
- Porembski S, W Barthlott (1999) *Pitcairnia feliciana*: the only indigenous African bromeliad. *Harvard Papers in Botany* 4: 175–184
- Ramírez-Morillo IM, Carnevali G, May FC (2004) Portraits of Bromeliaceae from the Mexican Yucatan Peninsula-IV: *Tillandsia dasyliriifolia* Baker: taxonomy and reproductive biology. *Journal of the Bromeliad Society* 54: 112-121
- Ramírez-Morillo, IMR, May FC, Carnevali G, Pat FM (2009) It takes two to tango: self incompatibility in the bromeliad *Tillandsia streptophylla* (Bromeliaceae) in Mexico. *Revista Biología Tropical* 57: 761-770
- Rocca MA, Sazima M. 2013. Quantity versus quality: identifying the most effective pollinators of the hummingbird-pollinated *Vriesea rodigasiana* (Bromeliaceae). *Plant Systematics and Evolution* 299: 97-105
- Santana CS, Machado CG (2010) Fenologia de floração e polinização de espécies ornitófilas de bromeliáceas em uma área de campo rupestre da Chapada Diamantina, BA, Brasil. *Revista Brasileira de Botânica*, São Paulo 33: 469 - 477

- 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 (1999) Bat-pollinated flower assemblages and bat visitors at two Atlantic Forest Sites in Brazil. *Annals of Botany* 83:705-712
- Siqueira Filho JA, Machado IC (2001) Biologia reprodutiva de *Canistrum aurantiacum* E. Morren (Bromeliaceae) em remanescente da Floresta Atlântica, Nordeste do Brasil. *Acta Botanica Brasilica* 15: 427 - 443
- Scrok GJ, Varassin IG (2011) Reproductive biology and pollination of *Aechmea distichantha* Lem. (Bromeliaceae). *Acta Botanica Brasilica* 25: 571-576
- Smith LB, Downs RJ (1974) Pitcairnioideae (Bromeliaceae). *Flora Neotropica Monograph* 14(1) New York, Hafner Press
- Smith LB, Downs RJ (1977) Tillandsioideae (Bromeliaceae). *Flora Neotropica Monograph* 14 (2) New York, Hafner Press
- Snow DW, Teixeira DL (1982) Hummingbirds and their flowers in the coastal montains of southeastern Brazil. *Journal of Ornithology* 123: 446-450
- Snow DW, Snow BK (1986) Feeding ecology of hummingbirds in the Serra do Mar, southeastern Brazil. *El Hornero* 12: 286-296
- Strehl T (2000) New taxons of *Tillandsia* subgenus *Anoplophytum* (Bromeliaceae) from Rio Grande do Sul, Brazil. *Iheringia, Série Botânica* 54: 19-44
- Till, W (2000) Tillandsioideae. In: Benzing, DH. *Bromeliaceae: Profile of an Adaptative Radiation*. Cambridge Universit Press. Cambridge, 690p.
- Terry R, Brown G, Olmstead R (1997) Examination of subfamilial phylogeny in Bromeliaceae using comparative sequencing of the plastid locus *ndhF*. *American Journal of Botany*, 84: 664-664

- Varassin IG, Sazima M (2000) Recursos de Bromeliaceae utilizados por beija-flores e borboletas em Mata Atlântica no Sudeste do Brasil. Boletim do Museu de Biologia Mello Leitão, nova série 11/12:57-70
- Versieux LM, Vasconcellos N, Martinelli G (2013) *Tillandsia bonita* (Bromeliaceae), a New Species from Mato Grosso do Sul, Brazil, with Notes on Leaf Anatomy. Systematic Botany 38: 75-81
- Vosgueritchian SB, Buzato S (2006) Reprodução sexuada de *Dyckia tuberosa* (Vell.) Beer (Bromeliaceae, Pitcairnioideae) e interação planta-animal. Revista Brasileira de Botânica 29: 433-442
- Wanderley MGL (1990) Diversidade e distribuição geográfica das espécies de *Orthophytum* (Bromeliaceae) Acta Botanica Brasilica 4: 169-175
- Wendt T, Canela MBF, Faria APG, Rios RI (2001) Reproductive biology and natural hybridization between two endemic species of *Pitcairnia* (Bromeliaceae). American Journal of Botany 88:1760-1767
- Wendt T, Canela MBF, Klein DE, Rios RI (2002) Selfing facilitates reproductive isolation among three sympatric species of *Pitcairnia* (Bromeliaceae). Plant Systematics and Evolution 232: 201–212
- Wendt T, Coser TS, Matallana G, Guilherme FAG (2008) An apparent lack of prezygotic reproductive isolation among 42 sympatric species of Bromeliaceae in southeastern Brazil. Plant Systematics and Evolution 275: 31-41
- Wolowski, M, Freitas, L (2015). An overview on pollination of the Neotropical Poales. Rodriguésia, 66: 329-336

## **Polinização bimodal e generalista em espécies sintópicas de *Tillandsia* que não compartilham polinizadores em vegetação chaquenha brasileira**

Aline da C. Gomes<sup>a,d,\*</sup>, Bruno Henrique dos Santos Ferreira<sup>a,d</sup>, Luan Marcell Mitsuo Arakaki<sup>a</sup>, Camila Aoki<sup>b</sup>, Gecele Matos Paggi<sup>c</sup>, Maria Rosângela Sigrist<sup>d</sup>

<sup>a</sup> Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal, Centro de Ciências Biológicas e da Saúde, Universidade Federal de Mato Grosso do Sul, CEP 79070-900. Campo Grande, MS, Brasil.

<sup>b</sup> Universidade Federal de Mato Grosso do Sul, Campus Universitário de Aquidauana, CPAq. Avenida Oscar Trindade de Barros 740, Unidade II, Serraria. CEP 79200-000. Aquidauana, MS, Brasil.

<sup>c</sup> Universidade Federal de Mato Grosso do Sul, Campus do Pantanal, CPAN. Avenida Rio Branco 1270. CEP 79304-902. Corumbá, MS, Brasil.

<sup>d</sup> Laboratório de Polinização, Reprodução e Fenologia de Plantas, Universidade Federal de Mato Grosso do Sul, Centro de Ciências Biológicas e da Saúde, Laboratório de Botânica. CEP 79070-900. Campo Grande, MS, Brasil.

### **Resumo**

Em um dos tipos de vegetação de Chaco brasileiro (Savana Estépica Arbórea) ocorrem em sintopia as espécies de *Tillandsia duratii*, *T. loliacea* e *T. recurvifolia*. Foi avaliado se estas espécies diferem entre si quanto ao padrão de floração e frutificação, a relação das fenofases com variáveis climáticas (fatores abióticos), a caracterização da morfologia e biologia floral, se dependem de vetores de pólen considerando o sistema de reprodução e se compartilham e/ou competem visitantes florais ou polinizadores. As três espécies florescem na estação seca, apresentando sobreposição de seus períodos de floração, podendo ser a época da estação responsável pela relação negativa com fotoperíodo. A relação positiva com a pluviosidade e a umidade relativa do ar entre *T. duratii* e *T. recurvifolia*, respectivamente, provavelmente ocorreu devido as datas médias destas ocorrerem nos meses de abril e junho, os quais foram atípicos nos anos da amostragem, com altos índices de pluviosidade, enquanto que em *T. loliacea* a pluviosidade de quase zero em julho possa ter contribuído com a relação negativa com a umidade relativa do ar. Frutificação sazonal e na estação seca foi registrada somente para *T. recurvifolia*; as demais espécies frutificam o ano todo e dispersam no período chuvoso. Embora haja semelhança na organização geral da flor, as três espécies apresentam morfologia distinta, o que sugere o não compartilhamento de visitantes florais e polinizadores entre *T. duratii* e *T. recurvifolia* as quais receberem visitas durante o estudo. Contudo as três espécies diferiram quanto ao padrão de floração e frutificação e diferiram de modo geral quanto à morfologia floral e dessa forma não compartilharam visitantes florais e polinizadores. Polinização bimodal ocorre em *T. duratii* (mariposas não-esfingídeo e abelhas medio-grande porte) e *T. recurvifolia* (beija-flores e borboletas) e polinização generalista (entomófila) provavelmente ocorre em *T. loliacea*. Somente *T. recurvifolia* é autoincompatível e depende de vetor de pólen/polinizador, enquanto as demais espécies são auto-compatíveis e autoférteis.

**Palavras-chaves:** polinização generalista, abelha, beija-flor, borboleta, mariposa, fenologia.

## 1. Introdução

*Tillandsia* é o mais diverso e rico gênero de Tillandsioideae, com cerca de 670 espécies, sendo a maioria epífita (635 spp.) (Zotz, 2013). Ocorrem em regiões tropicais e subtropicais (Gardner, 1984), sendo amplamente distribuídas do sul da América do Norte ao centro da Argentina e Chile (Smith e Downs, 1977). Representantes deste gênero são encontrados em toda área de distribuição de Bromeliaceae sendo responsável pela grande amplitude geográfica desta família (Wanderley, 1990; Benzing, 2000).

Espécies de *Tillandsia* são caracterizadas por apresentarem folhas em roseta sem formar tanque, inermes, com disposição dística ou polística (Pontes e Agra, 2006). Possuem inflorescências em espigas de onde emergem flores com corolas geralmente coloridas e vistosas, protegidas por brácteas, sendo raros casos de flores solitárias (Pontes e Agra, 2006; Coffani-Nunes et al., 2010). Atualmente o gênero está dividido em seis subgêneros, distintos entre si principalmente por caracteres florais, como estames inclusos ou exsertos, pelo comprimento do estilete e formato das pétalas (e folhas) (Smith e Downs, 1977; Benzing, 2000; Barfuss et al., 2005). No Brasil ocorrem espécies dos subgêneros *Anoplophytum*, *Diaphoranthema* e *Phytarrhiza* (Strehl, 2000; Pontes e Agra, 2006; Pontes, 2012; Versieux et al., 2013; Bueneker et al., 2014, 2015). As espécies destes subgêneros apresentam características florais distintas como em *Anoplophytum* em que as flores são bastante vistosas, aparentemente casmógamas, em *Diaphoranthema* as flores são pequenas, discretas, possivelmente cleistógamas (Bianchi e Vesprini, 2014) e apresentam relações estreitas filogeneticamente entre *Diaphoranthema* e algumas espécies xerófitas de *Phytarrhiza* sendo distinguidas por caracteres florais, como formato e tamanho das pétalas (Donadío et al., 2015).

Informações sobre a fenologia reprodutiva, polinização e sistema de reprodução com espécies do gênero estão contidas em estudos com espécies individuais (e.g. Ramírez-Morillo et al., 2009; Aguilar-Rodríguez et al., 2014, 2015). Em alguns estudos comunitários de Bromeliaceae, são investigadas espécies de diversos gêneros, incluindo as de *Tillandsia* (e.g. Kodric-Brown et al., 1984; Snow e Snow, 1986; Arizmendi e Ornelas, 1990; Araujo et al., 2004; Galetto e Bernadello,

2003) e ainda estudos com diversas espécies simpátricas do gênero em vários tipos de vegetação, como; Floresta Atlântica (Machado e Semir, 2006; Marques e Lemos Filho, 2008), Cerrado (Guerta et al., 2015), floresta montanhosa úmida (Hietz et al., 2006), floresta tropical seca (Orozco- Ibarrola et al., 2015) e em vegetação de Chaco (Bianchi e Vesprini, 2014). Nestes estudos a maioria das espécies de *Tillandsia* florescem na estação seca, diferindo do observado para a maioria das Bromeliaceae (Marques e Lemos Filho, 2008; Santana e Machado, 2010), porém, mesmas espécies em ambientes diferentes, podem variar quanto ao período e pico de floração, sendo este fato ligado a fatores ambientais serem mais importantes para a fenologia das espécies do que fatores intrínsecos (Machado e Semir, 2006).

A frutificação, de modo geral, ocorre também na estação seca e parece estar relacionada com baixa umidade relativa do ar, pois as espécies possuem diásporos com plumas (dispersão pogonocórica) (Benzing, 2000).

No gênero, como em Bromeliaceae, predomina polinização por aves (beija-flores) (e.g. Kodric-Brown et al., 1984; Snow e Snow, 1986; Aizen e Feinsinger, 1994; Galetto e Bernardello, 2003; Machado e Semir, 2006), sendo registrada também polinização por borboletas em *T. geminiflora* (Varassin e Sazima, 2000) e por morcegos em *T. macropetala* (Aguilar-Rodríguez et al., 2014). Krömer et al., (2006) levantaram a hipótese, baseando-se somente na morfologia da flor, de casos de polinização mista entre morcegos e beija-flores para algumas espécies de *Tillandsia*, , sendo este caso recentemente registrado por Aguilar-Rodríguez et al., (2015) em flores de *T. heterophylla* que são funcionais de noite e de dia e ainda recebem visita de abelhas que atuam como ladrões diurnos de pólen.

Autocompatibilidade parece predominar no gênero (Lasso e Ackerman, 2003, 2004; Ramírez-Morillo et al., 2004; Cascante-Marín et al., 2005, 2006, 2009; Matallana et al., 2010; Kamke et al., 2011, Aguilar-Rodríguez et al., 2014, 2015), embora haja registros de espécies auto-incompatíveis (e.g. Hietz et al., 2006, Ramírez-Morillo et al., 2009, Bianchi e Vesprini, 2014, Orozco- Ibarrola et al., 2015). Agamospermia é registrada em *T. prodigiosa* (Lem.) Baker, espécie endêmica do México

(Escobedo 2007). Hibridização natural é relatada para *T. baileyi* Rose, *T. balbisiana* Schultes, *T. fasciculata* Swartz, *T. ionantha* Planchon, *T. paucifolia* J. G. Baker, *T. polystachia* L., *T. schiedeana* Steudel e *T. utriculata* L. (Gardner 1984). Gonçalves e Azevêdo-Gonçalves (2009) descrevem *T. × baptistana*, como espécie provavelmente híbrida natural entre *T. mallemontii* Glaz. ex Mez e *T. recurvata* (L.) L. no sul do Brasil. Cleistogamia ocorre em *T. capillaris* Ruiz & Pav. e *T. valenzuelana* (Gilamtin & Brown 1985; Culley e Klooster 2007).

Em vegetação chaquenha há poucos estudos com *Tillandsia* em comparação a outros tipos de vegetação, sendo a maioria deles no Chaco argentino, com enfoque em estudos de comunidade relacionados à composição de néctar (Bernadello et al., 1991; Galletto e Bernadello, 2003), florística (Cabido et al., 1993), polinização e sistema de reprodução (Aizen e Feinsinger, 1994) e apenas um estudo com espécies congêneras comparando a biologia floral, o sistema e o sucesso na reprodução destas espécies (Bianchi e Vesprini, 2014), investigando mecanismos pré- ou pós-zigóticos de isolamento reprodutivo, barreiras reprodutivas internas que impedem a germinação do pólen (pré-zigóticos) e produção de sementes ou formação de híbridos inviáveis (pós-zigóticos), sendo desconhecido trabalhos com este enfoque para espécies de *Tillandsia* em vegetação chaquenha brasileira.

Em uma região do Chaco brasileiro diversas espécies de Bromeliaceae, ocorrem em sintopia (sensu Rivas 1964) dentre elas quatro espécies de *Tillandsia* (*T. didisticha* (E.Morren) Baker, *T. duratti* Vis., *T. loliacea* Mart. ex Schult. f., *T. recurvifolia* Hook.) (Freitas et al. 2013). Aqui estudamos comparativamente, visto as grandes variações existentes e a ampla distribuição deste grupo, a fenologia reprodutiva, a morfologia e a biologia floral, o sistema de reprodução e a polinização de três destas espécies (*T. duratti*, *T. loliacea*, *T. recurvifolia*), pertencentes a distintos subgêneros *Phytarrhiza*, *Diaphoranthema* e *Anoplophytum*, respectivamente, a fim de verificar: (1) se as espécies diferem quanto ao padrão de floração e frutificação; (2) se estas fenofases mostram relação com variáveis climáticas (fatores abióticos); (3) caracterizar a morfologia e biologia floral, (4) se dependem igualmente de vetores de pólen considerando o sistema de reprodução e (5) se

compartilham visitantes florais ou polinizadores. Esperamos que as espécies apresentem padrão de floração e frutificação sazonais com concentração na seca, como observado geralmente para as espécies do gênero em formações vegetais sazonais e por possuírem dispersão anemocórica, respectivamente. Acreditamos que se as espécies apresentarem características florais e morfológicas distintas contribuirá para o sucesso reprodutivo, uma vez que, aumentará a oferta de alimento, não ocorrendo competição por vetores de pólen (visitantes florais e/ou polinizadores) evitando perda de pólen em flores de outras espécies.

## 2. Material e Métodos

### 2.1. Área de estudo e espécies estudadas

O estudo foi realizado em duas fases: de agosto/2012 a julho/2013 (fenologia reprodutiva) e de agosto/2014 a julho/2015 (sistema de reprodução e polinização) em remanescentes de vegetação chaquenha (Savana Estépica Arbórea) localizados nas Fazendas Retiro Conceição (21°40'57"S, 57°46'44.46"W) e Anahí (21°41'13.05"S, 57°44'08.02"W), Porto Murtinho, Mato Grosso do Sul, Brasil. O clima na região do Chaco apresenta acentuada sazonalidade, com temperaturas que variam de 0°C (com geadas no inverno) até 49°C (Pennington et al., 2000), com precipitação atingindo mais de 100 mm mensal (Freitas et al., 2013). Na área de estudo, a estação chuvosa ocorre de novembro a fevereiro (pluviosidade  $\geq 100$ mm) e a seca inicia em abril, ficando mais pronunciada de junho a setembro, quando ocorre déficit hídrico. Estação transicional ocorre entre março e maio (da chuvosa para a seca) e em outubro (da seca para chuvosa) (Freitas et al., 2013). No período do estudo fenológico (agosto/2012-julho/2013) o clima foi marcado por temperaturas altas durante a estação chuvosa ( $> 35^{\circ}\text{C}$ ) e temperaturas baixas durante a seca ( $< 15^{\circ}\text{C}$ ). Menores valores de precipitação e temperatura ocorreram de julho a setembro, e os maiores em abril e dezembro-fevereiro, respectivamente (Fig.1).

*Tillandsia duratii* e *T. loliacea* ocorrem na Bolívia, Argentina, Paraguai e Uruguai e *T. recurvifolia* ocorre no Uruguai (WCSP, 2014). Segundo Forzza et al. (2015), no Brasil *T. duratii*



ocorre nas regiões Centro-Oeste e Sul, *T. loliacea* no Centro-Oeste, Nordeste, Sudeste e Sul e *T. recurvifolia* no Sudeste e Sul. São ervas epífitas e cespitosas, nas quais as rosetas não formam tanque (Fig. 2a, c, e). *Tillandsia duratii* possui as maiores rosetas (19-35 cm) e *T. loliacea* as menores (2,5-5,0 cm); *T. recurvifolia* apresenta rosetas de tamanho intermediário (10-15 cm) (tabela 3). Os frutos são cápsulas septicidas e as sementes possuem apêndices plumosos, sendo dispersas pelo vento (Pontes e Agra, 2006; Coffani-Nunes et al., 2010). Material testemunho das espécies foi coletado, herborizado, identificado e depositado no Herbário de Campo Grande (CGMS), da Universidade Federal de Mato Grosso do Sul (UFMS): *T. duratii* (CGMS 53309), *T. loliacea* (CGMS 53308), *T. recurvifolia* (CGMS 53310).

## 2.2. Fenologia reprodutiva

As observações fenológicas foram feitas em indivíduos marcados de *T. duratii* (n = 24), *T. loliacea* (n = 30) e *T. recurvifolia* (n = 36) ocorrentes em forófitos registrados ao longo de cinco transectos fixos com cerca de 200 m cada. Nas rosetas foram contados mensalmente o número de brotos e flores (fenofase floração) e frutos imaturos e maduros (fenofase frutificação). Para estas fenofases foram calculados o ângulo médio (ou vetor médio -  $\mu$ ), o desvio padrão do vetor médio, o comprimento do vetor médio (r) e o teste de Rayleigh (Z e p) usando estatística circular pelo programa Oriana 2.0 (Kovach, 2004). O ângulo médio representa a data média de atividade fenológica e r o que é o grau de sincronia de fenofase para cada espécie. Valores de r acima de 0,4 e/ou p significativo indicam agregação (sazonalidade) o Teste de Rayleigh (Z) foi aplicado para determinar se a fenofase esteve distribuída de modo uniforme ao longo do ano (Zar, 2010). A ocorrência de sobreposição na floração e frutificação entre as espécies foi verificada pelo índice de sobreposição de Pianka (Ojk) (Pianka, 1973) pelo programa EcoSim software (Gotelli e Entsminger, 2000), podendo a sobreposição ser alta (> 0,6), média (entre 0,6 e 0,4) ou baixa (< 0,4). A duração das fenofases foi classificada de acordo com Newstrom et al., (1994).

Regressão múltipla inicial foi aplicada para verificar a relação entre as variáveis climáticas testadas (temperatura média, a precipitação mensal total, fotoperíodo, umidade relativa do ar) durante o período de amostragem fenológica e a floração e frutificação, a fim selecionar o modelo mais simples e mais parcimonioso suportado pelos dados, utilizando o Critério de Informação de Akaike (AIC) (Johnson e Omland, 2004) pelo pacote *vegan* através da linguagem R (R Development Core Team, 2015).

### 2.3. Morfologia e biologia floral

A morfologia e a biologia floral das espécies foram estudadas em laboratório e em campo a partir de material fresco e fixado (FAA 70%, álcool 70%). As medidas das plantas (*T. recurvifolia* n= 24, *T. duratii*, *T. loliacea* n = 20 cada; uma roseta por forófito), inflorescências e flores, foram feitas com auxílio de paquímetro digital 0,01 mm de precisão (Tabela 3). As medidas são apresentadas por média e coeficiente de variação que é utilizado para comparar a variação de séries de dados que são medidos em escalas diferentes (*sensu* Taylor et al., 1999), sendo calculado pela fórmula  $[SD \text{ (desvio padrão)} / X \text{ (média)} * 100]$ .

A presença de osmóforos nas estruturas florais foi verificada utilizando-se vermelho neutro (modificada de Dafni et al., 2005) em dez flores em estágios diferentes de antese de *T. duratii*. A viabilidade polínica foi testada com coloração de carmin acético em botões (n = 15, um por planta) coletados na pré-antese e fixados em FAA 70% (Dafni, 1992). A receptividade do estigma foi observada a partir da formação de bolhas na superfície estigmática após adição de peróxido de hidrogênio 3% (H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>) (Dafni, 1992) e observação de exsudados utilizando lupa especial (“Lupenbrille”) e sob estereomicroscópio (Sigrist e Sazima, 2004). O local de produção e armazenamento de néctar foi verificado sob estereomicroscópio a partir de flores frescas (n = 10 flores, 1 por planta). Volume e concentração de solutos no néctar produzido durante o dia foram medidos com microseringa graduada (10µl) e refratômetro de bolso digital (0+53 Brix, modelo Pocket Pal-1 Atago), respectivamente, a partir de flores ensacadas na pré-antese (*T. loliacea* n = 30

flores, *T. recurvifolia* n = 12 flores, uma por planta). A biologia floral foi estudada a partir de botões marcados em pré-antese (n = 20 por espécie, dois por planta), cujas mudanças foram acompanhadas do início da antese até a murcha (Cascante-Marín et al., 2005). Após testar a normalidade dos dados pelo teste de Kolmogorov-Smirnov, foram usados teste de Tukey com pós-teste one-way ANOVA (dados paramétricos) ou teste de Kruskal-Wallis com pós-teste de Dunn (dados não-paramétricos) (Zar, 2010) para avaliar as diferenças entre as três espécies nas características morfológicas avaliadas.

#### 2.4. Sistema de reprodução

No estudo do sistema de reprodução foram realizados tratamentos de autopolinização espontânea e manual, polinização cruzada intra-específica (Kearns e Inouye 1993) a partir de flores emasculadas e ensacadas na pré-antese (Tabela 3). Adicionalmente foram marcadas flores não ensacadas, acessíveis aos visitantes florais, para verificar o percentual de frutificação em condições naturais (polinização aberta ou controle). Após um mês, foi registrado o percentual de flores que formaram frutos. Para verificar se ocorre diferença na frutificação entre os tratamentos dentro da espécie foi utilizado teste exato de Fisher com nível de significância de 5% (Zar, 2010).

O estudo do sistema reprodutivo de *T. duratii* e *T. recurvifolia* foi complementado com observações da germinação dos grãos de pólen no estigma e/ou do crescimento de tubos polínicos em flores submetidas a autopolinização espontânea e polinização cruzada realizadas no campo (n = 10 flores por tratamento por espécie). Após as polinizações, os gineceus foram fixados em FAA 70%, a intervalos 24 e 36 horas (n = 5 flores por horário, por tratamento), e após 24 horas, foram estocados em álcool 70%. Posteriormente, foram submetidos à técnica de Martin (1959) e observados sob microscopia de fluorescência.

#### 2.5. Visitantes florais

Os visitantes florais (qualquer animal que fez contato com a corola) (*sensu* Schmid et al., 2011) foram amostrados durante o pico de floração das espécies, no período diurno (todas as

espécies) e noturno (exceto *T. loliacea*), totalizando 40 horas de observações para *T. duratii* (20 horas e 30 minutos diurnas e um total de 19 horas e 20 minutos noturnas, sendo 12 horas e 20 minutos feita através de filmagens e 7 horas focais), 36 horas para *T. loliacea* e 28 horas para *T. recurvifolia* (21 horas diurnas, sete noturnas). Durante as observações foi registrado o número e o comportamento de visita e o recurso floral coletado (néctar, pólen), sendo posteriormente calculada a frequência de visita (número de visitas/número total de horas de observação). O comportamento de visita às flores foi registrado a partir de observações visuais diretas (diurnas) e com auxílio de lanternas (noturnas), fotografias e filmagens noturnas com auxílio de câmera tipo de segurança modificada adaptada, modo de filmagem noturno com luz infravermelho, contínua de um frame por segundo com filmagem de 25 frames ao detectar movimento. Os insetos foram coletados com rede entomológica e acondicionados em recipientes plásticos, sendo posteriormente armazenados em freezer. O material identificado por especialistas foi incorporado à Coleção Zoológica de Referência da Universidade Federal do Mato Grosso do Sul (ZUFMS).

### 3. Resultados

#### 3.1. Fenologia reprodutiva

*Tillandsia duratii* e *T. recurvifolia* florescem por cinco (março-julho) e seis meses (abril-setembro), respectivamente, e apresentam floração unimodal e sazonal. Em *T. loliacea* a floração duran nove meses (exceto outubro-novembro, janeiro), bimodal e menos sazonal que espécies anteriores ( $r = 0,41$ ,  $z = 70,23$ ;  $p = 0$ ). Todas as espécies apresentaram datas médias de floração na estação seca (tabela 1, Fig. 3). *Tillandsia duratii* apresentou sobreposição de floração intermediária com *T. loliacea* ( $O_{jk}$  0,48) e alta com *T. recurvifolia* ( $O_{jk}$  0,60), que apresentou baixa sobreposição com *T. loliacea* ( $O_{jk}$  0,35). A floração das três espécies apresentou relação negativa com o fotoperíodo. A umidade relativa do ar apresentou relação positiva com o florescimento de *T. recurvifolia* e negativa com o de *T. loliacea*. A pluviosidade mostrou relação positiva com a floração de *T. duratii* (Tabela 2).

A frutificação de *T. duratii* e *T. loliacea* é contínua (12 meses), regular (*T. loliacea*) ou bimodal (*T. duratii*) e fracamente sazonal ( $r < 0,4$ ;  $z = 183,4$ ;  $p = 0$ ), com datas médias na estação chuvosa. *Tillandsia recurvifolia* frutifica por sete meses (junho-dezembro), principalmente na estação seca, e apresenta sazonalidade mais intensa que das demais ( $r = 0,73$ ;  $z = 190,4$ ;  $p = 0$ ), com data média em agosto (Tabela 1, Fig. 3). *Tillandsia duratii* apresentou alta sobreposição de frutificação com *T. loliacea* ( $O_{jk} 0,93$ ); ambas as espécies apresentaram sobreposição intermediária com *T. recurvifolia* ( $T. duratii = O_{jk} 0,58$ ,  $T. loliacea = O_{jk} 0,57$ ). A temperatura média mostrou relação positiva e negativa com a frutificação de *T. duratii* e *T. recurvifolia*, respectivamente (Tabela 2). O fotoperíodo se relacionou positivamente com a frutificação de *T. loliacea* e negativamente com a de *T. duratii*. A frutificação de *T. loliacea* e *T. recurvifolia* apresentou relação negativa com a umidade relativa do ar (Tabela 2).

### 3.2. Morfologia e biologia floral

Em *Tillandsia loliacea* e *T. recurvifolia*, as inflorescências do tipo espiga são solitárias ( $n = 1$  por planta), enquanto que as espigas de *T. duratii* ( $n = 11,8 \pm 3,4$  por planta) saem de longa raques ( $44,6 \pm 14,15$  cm), que elevam as flores muito acima da roseta (Fig. 2a). Em *T. loliacea* as espigas são menores ( $64,7 \pm 18,5$  mm) que as de *T. recurvifolia* ( $109,5 \pm 28,4$  mm). Desta forma, o número de flores abertas diariamente por planta é maior em *T. duratii* que nas demais espécies (Tabela 3). Em cada espiga abre-se no máximo uma (*T. duratii*, *T. loliacea*) a quatro flores (*T. recurvifolia*). A corola é lilás em *T. duratii*, amarela em *T. loliacea* e branca em *T. recurvifolia* (Fig. 2b, d, f) e protegida por brácteas vistosas em *T. recurvifolia* e inconspícuas nas demais espécies (Fig. 2). Nas três espécies as flores são trímeras, diplostêmones, dialistêmones, isodínamas, actinomorfas, tubulosas (Fig. 2b, d, f) e nectaríferas. *Tillandsia recurvifolia* possui as flores com maior dimensão (exceto pelo diâmetro total do limbo da corola, que é mais amplo em *T. duratii*), seguida por *T. duratii* e *T. loliacea* (Tabela 3). As anteras são introrsas, rimosas, dorsifixas (*T. recurvifolia*) ou basifixas (demais espécies) e produzem pólen de coloração amarela (*T. recurvifolia*) ou alaranjada

(demais espécies), com elevada viabilidade (Tabela 3). O estigma é branco e, quando receptivo, fica situado acima (*T. recurvifolia*) ou abaixo das anteras (demais espécies). O estilete é espesso e curto em *T. duratii* e *T. loliacea* e delgado em *T. recurvifolia* (Tabela 3). O ovário é súpero, trilocular, com menor quantidade de óvulos em *T. loliacea* que em *T. duratii* e *T. recurvifolia* (Tabela 3). Néctar é produzido em nectário septal como é comum em Bromeliaceae (Mosti et al., 2013) e fica armazenado na base do tubo floral. *Tillandsia recurvifolia* apresentou néctar com maior concentração de solutos que *T. loliacea*, e ambas produzem pequeno volume de néctar (Tabela 3). As flores de *T. duratii* exalam odor adocicado durante toda longevidade floral (*sensu* Primack, 1985), sendo mais intenso no período noturno. Nesta espécie o vermelho neutro corou a entrada do tubo floral em flores de primeiro dia. Em *T. loliacea* e *T. recurvifolia* não foi percebido odor nas flores.

Nas três espécies as flores iniciam a abertura entre 19h00 e 21h30 em um processo que durou em média 16 horas, finalizando aproximadamente entre 11h00-12h30 com longevidade floral (*sensu* Primack, 1985) de aproximadamente três dias, permanecendo funcionais também no período noturno. No botão em pré-antese o estigma está receptivo (*T. duratii*) ou não (demais espécies), as anteras estão abertas (*T. duratii*, *T. recurvifolia*) ou abrem após a abertura total da corola (*T. loliacea*). Em todas as espécies, néctar é produzido a partir do primeiro dia de antese e cessa ao final do terceiro dia, quando a flor começa a murchar e as pétalas desbotam (*T. duratii*) e fecham pelo enrolamento do limbo da corola. Em *T. recurvifolia* no segundo dia o estilete cresce e eleva o estigma que, neste momento, se torna receptivo e fica exserto, exposto fora do tubo e acima dos estames.

### 3.3. Sistema de reprodução

*Tillandsia loliacea* e *T. duratii* formaram frutos via autopolinização espontânea, sendo que em *T. duratii* o percentual de frutificação foi baixo e similar ao registrado em condições naturais (Tabela 4). *Tillandsia recurvifolia* frutificou somente no tratamento controle (condições naturais),

com percentual relativamente elevado (67,4%), porém menor que o registrado para *T. loliacea* (82%), que frutificou também após autopolinização manual. Flores de *T. duratii* submetidas à autopolinização manual e polinização cruzada não frutificaram (Tabela 3). No estigma de todos os gineceus de *T. duratii* e *T. recurvifolia* submetidos à autopolinização espontânea e polinização cruzada, observados sob microscopia de fluorescência não ocorreu germinação do grão de pólen.

### 3.4. Visitantes florais

Vinte uma espécies de animais visitaram as flores de *T. duratii* e *T. recurvifolia*, compartilhando somente uma espécie de florívoro (*Apacris aberrans*) (Tabela 5). Não foram registrados visitantes florais associados a *T. loliacea* durante nosso estudo. Dentre os visitantes florais, uma espécie de beija-flor *Chlorostilbon lucidus* e insetos pertencentes às Ordens Lepidoptera (11 spp.), Hymenoptera (4), Orthoptera (2), Coleoptera, Diptera e Hemiptera (uma espécie cada) (Tabela 5, Fig. 4). Mariposas, besouro e mosca foram amostrados somente em *T. duratii*, enquanto que as borboletas, o hemíptero e o beija-flor foram visitantes florais exclusivos de *T. recurvifolia* (Tabela 5).

A maioria dos visitantes foi amostrada durante o dia, exceto nove espécies de mariposas não-esfingófilas, registradas entre as 19h00-00h30 nas flores de *T. duratii*. Nas flores os visitantes coletaram néctar (borboletas, mariposas, a abelha *Trigona* sp., *C. lucidus*) (Fig. 4c), pólen (demais espécies de abelhas) (Fig. 4a-b) ou comeram partes florais, como pétalas (grilos, besouro, hemíptera). A espécie de mosca somente pousou sobre os lobos da corola de *T. duratii*, sem coletar nenhum recurso.

Em flores de *T. duratii*, os visitantes mais freqüentes foram a abelha *Ceratina* sp. (Fig. 4a) e uma espécie indeterminada de mariposa, enquanto que em *T. recurvifolia* foram *C. lucidus* e a borboleta *Heliconius erato*, sendo os demais visitantes menos frequentes ou esporádicos (Tabela 5). *Chlorostilbon lucidus* foi registrado entre 06h00-08h00, realizando visitas em intervalos de

aproximadamente 20 minutos. Ao visitar as flores o beija-flor inseriu o bico no interior do tubo floral, provavelmente contatando estigma e anteras com a porção terminal do bico, e após dois a três segundos, e abandonava a planta. As borboletas *Heliconius erato* e *Phoebis* sp. foram observadas entre 09h00-11h00, para coletar néctar, pousavam sobre as flores/inflorescência de *T. recurvifolia*, introduziam a probóscide no tubo floral, momento em que contatam estigma e anteras com a probóscide, que muitas vezes ficava cheia pólen (Fig. 4c). As visitas ocorreram com intervalos de cerca de 40 minutos e após a coleta de recurso em diversas flores abandonavam o local. Comportamento similar foi registrado para as mariposas em flores de *T. duratii* no período noturno. *Trigona* sp. também coletou néctar nas flores de *T. recurvifolia* no período da tarde, perfurando a base das brácteas e do tubo floral para acessar o néctar.

A abelha *Ceratina* sp. (Fig. 4a) visitou as flores de *T. duratii* entre 12h00-16h00, enquanto as demais espécies de abelhas visitaram as flores de *T. duratii* e *T. recurvifolia* entre 09h00-10h00. Para coletar pólen, estas abelhas pousam sobre os lobos da corola, caminham até a entrada do tubo floral, onde introduzem a cabeça e iniciam a coleta do pólen com o primeiro par de pernas transferindo-o para o terceiro par. Neste momento contatam as anteras com parte da cabeça, e após um minuto e meio de coleta deixam a flor e abandonam o local.

## 4. Discussão

### 4.1. Fenologia reprodutiva

Como esperado, nas três espécies estudadas o florescimento ocorreu principalmente na estação seca, semelhante ao observado em *Tillandsia* spp. estudadas em vegetação sazonal como as de Cerrado (Guerta et al., 2015) e Chaco (Aizen e Feinsinger, 1994; Bianchi e Vesprini, 2014), bem como em floresta tropical seca (Orozco-Ibarrola et al., 2015) ou decídua (Arizmendi e Ornelas, 1990; Lara e Ornelas, 2002) e campo rupestre (Coser, 2008; Marques e Lemos Filho, 2008). Difere, porém da maioria das espécies de vegetação mais úmida como, por exemplo, as de Mata Atlântica e restinga associada (Buzato et al., 2000; Machado e Semir, 2006; Fonseca et al., 2015), floresta



montanhosa úmida (Garcia-Franco et al., 2001) e campos de altitude (Marques e Lemos Filho, 2008). Espécies de *Tillandsia* em ambientes com restrição hídrica geralmente apresentam adaptações fisiológicas e anatômicas para evitar ou reduzir a perda de água (Proença e Sajo, 2007, Marques e Lemos Filho, 2008), características que podem favorecer a floração em ambiente xérico, que segundo Pereira e Quirino 2008 a ausência de precipitação pode ser considerada como fator desencadeador da fenofase reprodutiva em algumas espécies de Bromeliaceae.

O florescimento principalmente na estação seca das espécies, pode ter permitido a ocorrência do alto índice de sobreposição na floração entre *T. duratii* e *T. recurvifolia*. A sobreposição no período de floração aqui registrada difere do que é comumente reportado em espécies congêneras de Bromeliaceae e de *Tillandsia* polinizadas pelo mesmo grupo de vetores de pólen (e.g. Araujo et al., 1994; Marques e Lemos Filho, 2008) (ver adiante). Entretanto, as espécies estudadas diferiram quanto às datas médias e, portanto, “picos” de floração e quanto à ocorrência de sazonalidade, foi menos intensa em *T. loliacea* em decorrência do maior período de florescimento e do padrão bimodal de floração desta espécie.

A floração estendida (> 5 meses) (*sensu* Newstrom et al., 1994) registrada para as espécies estudadas é também verificada para outras espécies do gênero (e.g. *T. deppeana*, *T. fasciculata*, *T. foliosa*, *T. gardneri*, *T. geminiflora*, *T. hubertiana*, *T. macropetala*, *T. tenuifolia*) em vegetações de Floresta Atlântica (Wendt et al., 2008), em floresta montanhosa úmida (Cascante-Marín et al., 2006; Hietz et al., 2006; Aguilar-Rodríguez et al., 2014), floresta ombrófila (Garcia-Franco et al., 2001), floresta tropical seca (Orozco-Ibarrola et al., 2015), em campos de altitude (Marques e Lemos Filho, 2008) e restinga (Fonseca et al., 2015). Entretanto, floração intermediária (1-5 meses) (*sensu* Newstrom et al., 1994) parece ser a mais comum para o gênero (e.g. Ramirez-Morillo et al., 2004, 2009; Hietz et al., 2006; Machado e Semir, 2006; Marques e Lemos Filho, 2008; Bianchi e Vesprini, 2014; Aguilar-Rodríguez et al., 2015; Guerta et al., 2015; Orozco-Ibarrola et al., 2015).

Florescimento na estação seca, quando os dias são mais curtos na região tropical, pode ter sido responsável pela relação negativa desta fenofase nas três espécies com o fotoperíodo, que

geralmente é considerado importante “gatilho” para o início da floração, juntamente com temperatura e umidade (Rathcke e Lacey, 1985). Porém, a floração de *T. duratii* e *T. recurvifolia* mostrou relação positiva com a pluviosidade e umidade relativa do ar, respectivamente, provavelmente porque as datas médias para a floração destas espécies ocorreram nos meses de abril e junho, que foram atípicos nos anos de amostragem fenológica, registrando elevados índices de pluviosidade (Fig. 1). Por outro lado, em *T. loliacea* a data média em julho (pluviosidade quase zero) (Fig. 1) pode ter contribuído para a relação negativa da floração desta espécie com a umidade relativa do ar.

*Tillandsia duratii* e *T. loliacea* têm padrão similar de frutificação, pois apresentaram frutos nas plantas o ano todo, com datas médias na estação chuvosa, baixa sazonalidade e elevada sobreposição. Diferiram de *T. recurvifolia* que frutificou por sete meses, principalmente na estação seca (data média em agosto) e apresentou elevada sazonalidade, com sobreposição intermediária com as demais espécies. De modo geral, espécies de *Tillandsia* frutificam por período  $\geq 5$  meses ( $\bar{x} = 7,9 \pm 3,2$ ) e geralmente dispersam as sementes na estação seca (aproximadamente 70% das espécies estudadas) (Ramírez-Morillo et al., 2004; Hietz et al., 2006; Coser, 2008; Marques e Lemos Filho, 2008), com poucos registros de dispersão na estação chuvosa (e.g. *T. fasciculata*, *T. pohliana*) ou em ambas as estações (*T. tricholepis*, *T. stricta*) (Cascante-Marín et al., 2006; Coser, 2008; Guerta et al., 2015). Dispersão na estação seca é esperada para espécies com diásporos anemocóricos como os de *Tillandsia* spp. (Benzing, 2000). Entretanto, a dispersão na estação chuvosa pode ser vantajosa para a germinação e estabelecimento das plântulas destas epífitas, pois são as fases mais vulneráveis do ciclo de vida das plantas, em especial das bromélias epífitas, nas quais a seca e/ou a queda de ramos são os principais responsáveis pela mortalidade de plântulas no primeiro ano de vida (Winkler et al., 2005). Em campo de altitude, Marques e Lemos Filho (2008) registraram quatro espécies de *Tillandsia*, todas com dispersão na estação seca e três com longo período de frutificação em decorrência do lento desenvolvimento dos frutos (*T. gardneri*, *T. stricta*, *T. geminiflora*), que parece estar relacionado com a diminuição da umidade do ar, pois os diásporos

com plumas de *Tillandsia* spp. dependem de baixa umidade do ar para ser dispersados. Em nosso estudo a umidade relativa do ar mostrou relação negativa com a frutificação de *T. loliacea* e *T. recurvifolia*, ambas diferindo de *T. duratii*, cuja frutificação mostrou relação positiva com a temperatura média (negativa para *T. recurvifolia*) e negativa com fotoperíodo (positiva para *T. loliacea*).

#### 4.2. Polinização e reprodução

A maior quantidade de flores abertas por dia observada em *T. duratii* pode ser vantajosa, pois, aumenta o “display floral” diurno (visual) e noturno (olfativo) e/ou eleva a quantidade de recurso disponível (néctar, pólen) para os visitantes florais e potenciais polinizadores. Por outro lado, pode também “atrair” diversos herbívoros. Com efeito, nesta espécie registramos maior riqueza de visitantes florais, diurnos e noturnos relacionados a *T. duratii* (n = 15), entre os quais três espécies (20%) atuaram como florívoros, danificando as flores, fato que pode de alguma forma ter contribuído para o baixo percentual de frutificação em condições naturais durante nosso estudo (1,92%). Herbívoros podem reduzir o sucesso reprodutivo de plantas em decorrência dos danos nas anteras, ovários (perda de gametas) e corola que pode diminuir sua atração ou impedir visitas dos polinizadores, fato registrado em diversas espécies de *Tillandsia* em floresta tropical seca no México (Orozco-Ibarrola et al., 2015) e em *Aechmea pectinata* em floresta tropical úmida do sudeste brasileiro (Canela e Sazima, 2003).

Embora semelhantes na organização geral da flor, as três espécies estudadas apresentam morfologia floral distinta, em especial quanto à dimensão e/ou coloração das brácteas e dos componentes florais. Tais diferenças sugerem parcialmente o não compartilhamento de visitantes florais e polinizadores entre as espécies cujas flores receberam visitas durante nosso estudo (*T. duratii*, *T. recurvifolia*). Espécies de *Tillandsia* evoluíram características florais que atraem grande variedade de polinizadores, como insetos, aves e morcegos (Kessler & Kröemer, 2000; Kröemer et al., 2006; Aguilar-Rodríguez et al., 2015). No gênero predomina ornitofilia e entomofilia, com

alguns registros de polinização mista (e.g. ornitofilia/quirpterofilia, ornitofilia/entomofilia) ou não especializada (Kessler & Kröemer, 2000; Kröemer et al., 2006, Aguilar-Rodrigues et al., 2014; 2015).

Em plantas com flores de antese prolongada é comum observar visitantes florais diurnos e noturnos, conforme verificado aqui para *T. duratii* cujas flores foram visitadas nos dois períodos.

As flores das três espécies duram três dias, período similar ao registrado para espécies de *Tillandsia* em vegetação de Chaco Florestado e de Cerrado, quando as flores permanecem “funcionais” por três, quatro e seis dias (e.g. Bianchi e Vesprini, 2014; Guerta et al., 2015). Nas espécies estudadas ocorre também antese floral prolongada sendo as flores “funcionais” nos períodos diurno e noturno ( $\geq 24$  horas) (*sensu* Aguilar-Rodríguez et al., 2015) característica registrada também em seis espécies de *Tillandsia* em vegetação de Chaco florestado na Argentina (Bianchi e Vesprini, 2014) e em *T. heterophylla* (Aguilar-Rodríguez et al., 2015) e *T. macropetala* (Aguilar-Rodríguez et al., 2014) em floresta montanhosa úmida no México. Em Floresta Atlântica, Machado e Semir (2006) relatam mecanismo de antese diferente: as flores duram dois (*T. tenuifolia*) ou três dias (*T. geminiflora*, *T. stricta*), porém fecham durante a noite e voltam a abrir no dia seguinte, aproveitando somente visitas de animais diurnos.

*Tillandsia duratii* apresenta diversos atributos florais (morfológicos e funcionais) que a “habilitam” ser polinizada por abelhas (antese diurna, coloração lilás, emissão fraca de odor durante o dia, plataforma de pouso) e por pequenas mariposas (são “funcionais” também à noite, tem tubo fino, com entrada estreita, odor intenso à noite) (Faegri e van der Pijl, 1979; Araujo et al., 2004; Oliveira et al., 2004).

Neste estudo somente as flores de *T. duratii* receberam visitas noturnas, sendo visitadas de dia por abelhas de pequeno porte ( $< 12$  mm) (*sensu* Frankie et al., 1983) e à noite por pequenas mariposas (“settling moths”) (*sensu* Oliveira et al., 2004), sugerindo a ocorrência de sistema de polinização misto entre visitantes diurnos e noturnos, como relatado para *T. heterophylla* polinizada à noite por morcegos e de dia por beija-flores e, em menor proporção, por abelhas (Aguilar-

Rodríguez et al., 2015 e referências). Sugere também sistema de polinização bimodal nas quais as flores apresentam características intermediárias entre duas síndromes e compartilham dois conjuntos de polinizadores adaptados a sistemas de polinização diferentes (Manning e Goldblatt, 2005). Durante o período de estudo consideramos as mariposas não-esgínfídeos os principais polinizadores de *T. duratii*, pela frequência e comportamento de visita ao coletar néctar. Essas mariposas pertencem a diversas famílias de lepidópteros com atividade principalmente crepuscular e noturna (e.g. Geometridae, Noctuidae, Pyralidae) e, embora boas voadoras, não podem adejar, necessitando pousar sobre as inflorescências e flores (Oliveira et al., 2004; Oliveira et al., 2014). Entre as espécies visitadas por mariposas não-esgínfídeos, o odor é marcadamente mais forte, classificado como adocicado e penetrante, provavelmente com função de guias de néctar (Oliveira et al., 2014). Em *T. duratii* o odor fica mais intenso durante a noite e as flores apresentaram possíveis osmóforos na entrada do tubo floral. Entretanto, é necessário verificar se há diferenças qualitativa e quantitativa nos compostos voláteis emitidos pelas flores de *T. duratii* nos períodos diurno e noturno (e.g. Hoballah et al. 2005).

O fato das abelhas de pequeno porte coletarem pólen durante o dia em *T. duratii*, podem reduzir a quantidade de pólen disponível para a polinização e comprometer o serviço de polinização noturna. Entretanto são necessários experimentos com exclusão dos grupos de polinizadores para testar esta hipótese, a exemplo do que foi feito em outros estudos (e.g. Wolff et al., 2003; Maruyama et al., 2010; Amorim et al., 2013; Aguilar-Rodríguez et al., 2015). Acreditamos, porém que abelhas de médio-grande porte ( $\geq 12\text{mm}$ ) (*sensu* Frankie et al., 1983) consigam acessar o néctar e polinizar as flores de *T. duratii*, a exemplo do registrado para *Faramea cyanea*, espécie distílica de Rubiaceae (Maruyama et al., 2010). Nesta rubiáceae as flores apresentam atributos de polinização por mariposas, porém têm antese prolongada e são polinizadas à noite por mariposas e de dia principalmente por abelhas de médio-grande porte; ambos os grupos contribuem igualmente no fluxo polínico e na polinização legítima entre morfos (Maruyama et al., 2010).

Polinização bimodal ocorre também em *T. recurvifolia*, porém neste caso entre beija-flores e borboletas como registrado em duas espécies de *Tritoniopsis* (Iridaceae) polinizadas por ave e borboleta (Manning e Goldblatt, 2005). De modo geral há grande sobreposição de caracteres entre flores polinizadas por beija-flores e borboletas, como por exemplo, coloração vistosa (contraste brácteas rosadas com corola branca), flores tubulosas, inodoras, funcionais de dia, nectaríferas e acessíveis aos dois grupos de visitantes. Diferem quanto ao volume de néctar, que costuma ser mais baixo em flores polinizadas por borboletas (em *T. recurvifolia*,  $x = 6,2 \mu\text{l}$ ), e no comprimento e largura da entrada do tubo floral, mais curto (14,3 mm) e largo (3,1 mm) em flores ornitófilas e são atributos que permitem a entrada do bico da ave no tubo e consequente acesso ao néctar (Faegri e Pijl 1979). A concentração de solutos no néctar foi baixa ( $x = 16,4\%$ ) em relação a ambos os grupos de polinizadores (geralmente fica em torno de 20-25%) (Heyneman, 1983 e referências; Kröemer et al., 2008). Foi menor também que a concentração registrada para *Tillandsia* spp. em vegetação de Chaco (26-46%,  $x = 34,5\%$ ) (Bernardello et al., 1991) e de Floresta Atlântica (20-21%) (Machado e Semir, 2006), porém dentro do registrado para Bromeliaceae (16-48%) (Heyneman, 1983 e referências; Bernardello et al., 1991; Kröemer et al., 2008). Sistema de polinização semelhante parece ocorrer em *T. geminiflora*, que apresenta características florais similares às de *T. recurvifolia* e em vegetação de Mata Atlântica foi polinizada por beija-flores de bico curto (*Amazilia fimbriata*, *A. versicolor*, *Chlorostilbon aureoventris*, *Leucochloris albicollis*, *Thalurania glaucopsis*) (Varassin e Sazima, 2000; Machado e Semir, 2006) e borboletas (*Heliconius erato-phyllis*) (Varassin & Sazima, 2000). Segundo Scrok e Varassin (2011) o uso de bromélias por beija-flores e borboletas é comum e as borboletas parecem favorecer a reprodução no gênero *Tillandsia*. Em *T. recurvifolia* o beija-flor *Chlorostilbon lucidus* apresentou frequência de visita similar a de *Heliconius erato* e parece realizar melhor serviço de polinização pois realiza visitas mais rápidas e nos primeiros horários da manhã, provavelmente realizando maior número de visitas inter-plantas e mesmo entre sub-populações distantes. Entretanto, a contribuição de cada agente polinizador o

sucesso reprodutivo deve ser avaliada através de estudos sobre a produção frutos e/ou sementes (Spears, 1983; Wolff et al., 2003).

Considerando os resultados dos tratamentos de autopolinização a população estudada de *T. recurvifolia* é auto-incompatível (SI), sendo, portanto polinizador-dependente. De modo geral, em Tillandsioideae e *Tillandsia* predomina autocompatibilidade (SC) (Matallana et al., 2010; Bianchi e Vesprini 2014), apesar de autoincompatibilidade (SI) ser registrada também em diversas espécies (Orozco-Ibarrola et al., 2015). Segundo Bianchi e Vesprini (2014) até o momento, todos os relatados com SI em *Tillandsia* são em espécies pertencentes aos subgêneros *Tillandsia* e *Anoplophytum*, embora também ocorra autocompatibilidade (SC) em espécies de *Anoplophytum* (e.g. *T. geminiflora*, *T. stricta*, *T. tenuifolia*) (Matallana et al., 2010; Bianchi e Vesprini, 2014).

Em *T. recurvifolia* a autopolinização pode ser evitada ou reduzida pela protandria (flores de primeiro dia são funcionalmente masculinas) e pela hercogamia após a elevação do estigma acima das anteras, fato que pode reduzir a obstrução dos estigmas com pólen de polinizações incompatíveis (Souza et al., 2007). Bianchi e Vesprini (2014) registraram protandria aparente que denominaram como "dicogamia funcional incompleta" em flores de *T. aeranthos*, *T. ixioides* e *T. meridionalis*, por os estigmas estarem receptivos desde o início da antese e as flores polinizadas na fase "masculina" formarem frutos e produzirem sementes viáveis.

Em condições naturais o percentual de frutificação de *T. recurvifolia* foi relativamente elevado (67,4%), apesar desta espécie apresentar mecanismos florais para evitar ou reduzir autopolinização, bem como aparentemente ser autoincompatibilidade (SI). Isto demonstra que no período de estudo os vetores de pólen desta espécie (beija-flor, borboletas) prestaram bom serviço de polinização. O mesmo não pode ser dito para *T. duratii*, cuja taxa de frutificação em condições naturais foi muito baixa (1,92%). Esta espécie parece ser autocompatível (SC) e capaz de se autopolinizar, considerando os resultados de nosso experimento de autopolinização espontânea, bem como os dados obtidos por Arakaki (2014) para a mesma população em experimentos realizados em 2013. O mesmo autor obteve frutificação após autopolinização espontânea (25%) e

manual (53%), concluindo que *T. duratii* é SC, autofértil e apresentou eficácia reprodutiva (ER) (serviço de polinização) moderada, com base na razão entre o percentual de frutificação obtido em condições naturais (42,4%) e via polinização cruzada (76,7%) (ER = 0,55).

Em *T. duratii* e *T. recurvifolia* não foi observada germinação de grãos de pólen nos estigmas após 24 e 36 horas em gineceus submetidos à autopolinização manual e polinização cruzada. Fato semelhante foi registrado em gineceus autopolinizados de *T. aethanthes*, *T. meridionalis* e *T. ixioideis*, nos quais a germinação do pólen e crescimento dos tubos polínicos ocorreu somente após 96 horas da polinização, em que os autores chamaram de “germinação atrasada do pólen”, diferindo do pólen “cruzado” que germinou normalmente em pistilos fixados após 24 e 48 horas (Bianchi e Vesprini, 2014). O mesmo pode estar ocorrendo com nossas espécies, sugerindo que os indivíduos utilizados na realização do cruzamento podem ser aparentados. Para *T. duratii* este “comportamento” do pólen “auto” pode ser prejudicial, pois nesta espécie a ausência de hercogamia e dicogamia (no botão em pré-antese as anteras estão abertas e os estigmas receptivos) podem favorecer o entupimento do estigma com pólen oriundo de autopolinização (autogâmica, geitonogâmica), que demoram a germinar. Este fato, associado à florivoria, pode explicar o baixo percentual de frutificação obtido em condições naturais neste estudo. As flores de *T. duratii* apresentam corola mais delicada que as de *T. recurvifolia* e, portanto, podem ser mais suscetíveis à florivoria. Danos às pétalas ou sépalas alteram o display floral e podem afetar o serviço de polinização, enquanto o consumo de estames (pólen) e pistilos (óvulos) pode afetar diretamente a aptidão masculina e feminina (McCall e Irwin, 2006). Orozco-Ibarrola et al. (2015) demonstram redução da frutificação em *Tillandsia* spp. cujas inflorescências foram danificadas por florivoria.

*Tillandsia liliacea* é autógama e apresentou elevado índice de autopolinização espontânea ou autofertilidade, que corresponde à razão entre o percentual de frutos obtidos após autopolinização espontânea e autopolinização manual (Sobrevila e Arroyo, 1982). Com efeito, o percentual de frutificação em condições naturais desta espécie foi elevado e significativamente maior que os obtidos nos tratamentos de autopolinização, sugerindo a contribuição de vetores de pólen.



Entretanto, o pequeno volume e a baixíssima concentração de solutos no néctar desta espécie pode também desestimular visitas, o que poderia explicar a não observação de visitantes florais durante este estudo, que podem ser raros ou pouco frequentes. Autogamia é comum em espécies do subgênero *Diaphoranthema*, ao qual pertence *T. loliacea* e que é caracterizado por apresentar adaptações a condições extremamente xéricas, produzir poucas e pequenas flores, apresentar poliploidia, poliembrionia e, mais raramente, cleistogamia (e.g. *T. capillaris*, *T. tricholepis*, *T. recurvata*) (Gilmartin e Brown, 1985; Till, 1992; Kessler e Kröemer, 2000; Kröemer et al., 2006; Bianchi e Vesprini, 2014). Com base na morfologia floral, Kröemer et al. (2006) propõem polinização mista ou não especializada para *T. loliacea*, bem como para outras espécies (e.g. *T. bryoides*, *T. capillaris*, *T. tricholepis*) com morfologia floral similar a da espécie estudada, ou seja, com brácteas esverdeadas, flores pequenas e amareladas. Considerando os atributos florais de *T. loliacea* (flores pequenas, amarelas, com tubo curto e plataforma de pouso oferecida pelos lobos da corola, diurnas e noturnas, néctar muito diluído e em pequeno volume) sugerimos para esta espécie polinização generalista e entomófila (diversos grupos de insetos) na área de estudo, com visitas provavelmente preponderantes de pequenas abelhas, moscas e borboletas. Estes insetos estão entre os grupos mais ricos e abundantes da fauna antófila da área de estudo e polinizam diversas espécies de Asteraceae, Amaranthaceae e Rubiaceae com flores pequenas e reunidas em inflorescências congestas (Souza, 2011; Souza et al., 2011). Segundo Kessler e Kröemer (2000) em Bromeliaceae, entomofilia é mais comum em regiões áridas com estação seca bem definida ou pronunciada.

As três espécies florescem na estação seca e sobrepõem período de floração. Entretanto, o padrão de floração de *T. loliacea* (bimodal, fracamente sazonal, mais longo) difere das outras espécies (unimodal, sazonal, mais curto). Frutificação sazonal e na estação seca foi registrada somente para *T. recurvifolia*; as demais espécies frutificam o ano todo e dispersam no período chuvoso. As três espécies diferem quanto à morfologia floral e, de modo geral, não compartilharam visitantes florais e polinizadores. Polinização bimodal ocorre em *T. duratii* (mariposas não-esfingídeo e abelhas medio-grande porte) e *T. recurvifolia* (beija-flores e borboletas) e polinização

generalista (entomófila) provavelmente ocorre em *T. loliacea*. Somente *T. recurvifolia* é autoincompatível e polinizador dependente, enquanto as demais espécies são auto-compatíveis e autoférteis. Concluimos que apesar da sobreposição na floração a divergência na morfologia floral destas espécies contribuem para o não compartilhamento/competição dos visitantes e polinizadores, garantindo assim que não ocorra fluxo interespecífico de pólen, evitando também possível hibridação entre elas, garantindo o sucesso reprodutivo.

**Agradecimentos** - Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) pela bolsa concedida à primeira autora, Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal/UFMS pelo apoio logístico e financeiro, Sérgio Oliveira pela autorização de entrada em sua propriedade para realização do estudo e Nelson Cintra e Romeu Ribeiro por ceder local de estadia e área de estudo.

## Referências

- Aizen, M.A., Feinsinger, P., 1994. Forest fragmentation, pollination, and plant reproduction in a Chaco dry forest, Argentina. *Ecology* 75, 330–351.
- Aguilar-Rodríguez, P.A., MacSwiney, M.C.G., Krömer, T., García-Franco, J.G., Knauer, A., Kessler, M., 2014. First record of bat-pollination in the species-rich genus *Tillandsia* (Bromeliaceae). *Ann. Bot.* 113, 1047-1055.
- Aguilar-Rodríguez, P.A., Krömer, T., García-Franco, J.G., Macswiney, M.C.G., 2015. From dusk till dawn: nocturnal and diurnal pollination in the epiphyte *Tillandsia heterophylla* (Bromeliaceae). *Plant Biol.* 17, 1-9.
- Amorim, F.W., Galetto, L., Sazima, M., 2013. Beyond the pollination syndrome: nectar ecology and the role of diurnal and nocturnal pollinators in the reproductive success of *Inga sessilis* (Fabaceae). *Plant Biol.* 15, 317-327.
- Arakaki, L.M.M., 2014. Fenologia reprodutiva de Bromeliaceae e Cactaceae em Chaco úmido brasileiro. Dissertação de mestrado, p-99.
- Araujo, A.C., Fischer, E.A., Sazima, M., 1994. Floração sequencial e polinização de três espécies de *Vriesea* (Bromeliaceae) na região da Juréia, sudeste do Brasil. *Rev. Bras. Bot.* 17, 113-118.

- Araujo, A.C., Fischer, E., Sazima, M., 2004. As bromélias na região do Rio Verde. In: Marques OAV, Duleba W (eds) Estação Ecológica Juréia-Itatins: Ambiente físico, flora e fauna. Editora Holos, Ribeirão Preto.
- Arizmendi, M.C., Ornelas, J.F., 1990. Hummingbirds and their floral resources in a tropical dry forest in Mexico. *Biotropica* 22, 172-180.
- Barfuss, M.H.J., Samuel, R., Till, W., Stuessy, T.F., 2005. Phylogenetic relationships in subfamily Tillandsioideae (Bromeliaceae) based on DNA sequence data from seven plastid regions. *Am. J. Bot.* 92, 337-351.
- Benzing, D., 2000. Bromeliaceae: profile of an adaptive radiation. University Press Cambridge, Cambridge.
- Bernadello, L.M., Galetto, L., Juliani, H.R., 1991. Floral nectar, nectary structure and pollinators in some Argentinean. *Ann. Bot.* 67, 401-411.
- Bianchi, M.B., Vesprini, J.L., 2014. Contrasting breeding systems in six species of *Tillandsia* L. (Bromeliaceae) from woody areas of Santa Fe Province: Argentina. *Plant Biosyst.* 148, 956-964.
- Buneker, H.M., Pontes, R.P., Soares, K.P., 2014. Duas novas espécies de *Tillandsia* L., subgênero *Anoplophytum* (Beer) Baker (Bromeliaceae, Tillandsioideae) para a flora sul brasileira. *Iheringia* 54, 91-98.
- Buneker, H.M., Pontes, R.C., Witeck-Neto, L., Soares, K.P., 2015. *Tillandsia leucopetala*, a new species of Bromeliaceae from Rio Grande do Sul, southern Brazil. *Phytotaxa* 202, 143-148.
- Buzato, S., Sazima, M., Sazima, I., 2000. Hummingbird-pollinated floras at three Atlantic forest sites. *Biotropica* 32, 824-841.
- Cabido, M., González, C., Acosta, A., Díaz, S., 1993. Vegetation changes along a precipitation gradient in Central Argentina. *Vegetatio* 109, 5-14.
- Canela, M. B. F., Sazima, M. 2003. Florivory by the Crab *Armases angustipes* (Grapsidae) influences hummingbird visits to *Aechmea pectinata* (Bromeliaceae). *Biotropica* 35, 289-294.
- Cascante-Marín, A., Oostermeijer, J.G.B., Wolf, J.H.D., Den Nijs, J.C.M., 2005. Reproductive biology of the epiphytic bromeliad *Werauhia gladioliflora* in a Premontane Tropical Forest. *Plant Biol.* 7, 203-209.

- Cascante-Marín, A., Jong, M., Borg, E.D., Oostermeijer, J.G.B., Wolf, J.H.D., Den Nijs, J.C.M., 2006. Reproductive strategies and colonizing ability of two sympatric epiphytic bromeliads in a tropical premontane area. *Int. J. Plant. Sci.* 167, 1187-1195.
- Cascante-Marín, A., von Meijenfeldt N., de Leeuw, H.M.H., Wolf, J. H. D., Oostermeijer J. G. B., den Nijs, J. C. M., 2009. Dispersal limitation in epiphytic bromeliad communities in a Costa Rican fragmented montane landscape. *J. Trop. Ecol.* 25, 63-73.
- Coffani-Nunes, J.V., Versieux, L.M., Wanderley, M.G.L., Pirani, J.R., 2010. Flora da Serra do Cipó, Minas Gerais: Bromeliaceae – Tillandsioideae. *Bol. Bot. Univ. São Paulo* 28, 35–54.
- Coser, T. D. S. 2008. Bromeliaceae Juss. dos campos rupestres do Parque Estadual do Itacolomi, Minas Gerais, Brasil: florística e aspectos fenológicos. Dissertação de mestrado, 84 pp.
- Culley, T.M., Klooster, M.R., 2007. The cleistogamous breeding system: a review of its frequency, evolution, and ecology in angiosperms. *Bot Rev.* 73, 1-30.
- Dafni, A., 1992. Pollination ecology: a practical approach Oxford University Press, New York. 250p.
- Dafni, A., Kevan, P.G., Husband, B.C. 2005. Practical pollination biology. Enviroquest Ltd., Ontario.
- Donadío, S., Pozner, R., Giussani, L.M. 2015. Phylogenetic relationships within *Tillandsia* subgenus *Diaphoranthema* (Bromeliaceae, Tillandsioideae) based on a comprehensive morphological dataset. *Plant Syst. Evol.* 301, 387- 410.
- Escobedo, G. J. S. 2007. Biología de la reproducción de *Tillandsia prodigiosa* (Lem.) Baker Bromeliaceae (Doctoral dissertation, Tesis de Maestría. Instituto Politécnico Nacional. Santa Cruz Xoxocotlán, Oaxaca, México).
- Faegri, K., Van der Pijl, L., 1979. The principles of pollination ecology. Pergamon.
- Fonseca, L.C., Vizentin-Bugoni, J., Rech, A.R., Alves, M.A.S. 2015. Plant-hummingbird interactions and temporal nectar availability in a restinga from Brazil. *An Acad Bras Cienc.* 87, 2163-2175.
- Forzza, R.C., Costa, A., Siqueira Filho, J.Á., Martinelli, G., Monteiro, R.F., Santos-Silva, F., Saraiva, D.P., Paixão-Souza, B., Louzada, R.B., Versieux, L., 2015. Bromeliaceae in Lista de Espécies da Flora do Brasil. Jardim Botânico do Rio de Janeiro.  
[<http://floradobrasil.jbrj.gov.br/jabot/floradobrasil/FB6387>]
- Frankie, G.W., Haber, W.A., Opler, P.A., Bawa, K.S., 1983. Characteristics and organization of the large bee pollination system in the Costa Rican dry forest, p. 411-447. In: Jones, C.E.; Little, R.J.

(eds.), Handbook of Experimental Pollination Biology. Nova York, Van Nostrand Reinhold Co. 558pp.

Freitas, T.G., Souza, C.S., Aoki, C., Arakaki, L.M.M., Stefanello, T.H., Sartori, A.L.B., Sigrist, M.R., 2013. Flora of Brazilian humid Chaco: Composition and reproductive phenology. Check List. 9, 973-979.

Galetto, L., Bernardello, G., 2003. Nectar sugar composition in angiosperms from Chaco and Patagonia (Argentina): na animal visitor's matter? Plant Syst. Evol. 238, 69-86.

García-Franco, J.G., Burgoa, D.M., Pérez, T. M., 2001. Hummingbird flower mites and *Tillandsia* spp.(Bromeliaceae): polyphagy in a cloud forest of Veracruz, Mexico. Biotropica 33, 538-542.

Gardner, C.S., 1984. Natural hybridization in *Tillandsia* subgenus *Tillandsia*. Selbyana 7, 380-393.

Gilmartin, A.J., Brown, G.K. 1985. Cleistogamy in *Tillandsia capillaris* (Bromeliaceae). Biotropica 17, 256-259.

Guerta, R.S., Lucon, L.G., Figueiredo, R.A., 2015. Fenologia de três espécies de *Tillandsia* (Bromeliaceae), em um fragmento de Cerrado no sudeste do Brasil. Rev bras. biociênc. 21, 118-128.

Gonçalves, C.N., Azevêdo-Gonçalves, C. F. 2009. A new hybrid bromeliad from southernmost Brazil, *Tillandsia* × *baptistana*. Novon 19, 353-356.

Gotelli, N.J., Entsminger, G.L., 2000. EcoSim: Null models software for ecology. Version 7 Acquired Intelligence Inc. & Kesey-Bear, Jericho VT. 05465. [<http://garyentsminger.com/ecosim/index.htm>.]

Heyneman, A.J., 1983. Optimal sugar concentrations of floral nectars-dependence on sugar intake efficiency and foraging costs. Oecologia 60, 198-213.

Hietz, P., Winkler, M., Cruz-Paredes, L., Jimenez-Aguilar, A., 2006. Breeding systems, fruit set, and flowering phenology of epiphytic bromeliads and orchids in a Mexican humid montane forest. Selbyana 27, 156-164.

Hoballah, M.E., Stuurman, J., Turlings, T.C., Guerin, P.M., Connetable, S., Kuhlemeier, C., 2005. The composition and timing of flower odour emission by wild *Petunia axillaris* coincide with the antennal perception and nocturnal activity of the pollinator *Manduca sexta*. Planta 222, 141-150.

Johnson, J., Omland, K., 2004. Model selection in ecology and evolution. Trends Ecol. Evol. 19,101-108.

- Kamke, R., Schmid, S., Zillikens, A., Cortés-Lopes, B., Steiner, J., 2011. The importance of bees as pollinators in the short corolla bromeliad *Aechmea caudate* in Southern Brazil. *Flora* 206, 749-756.
- Kearns, C.A., Inouye, D.W., 1993. Techniques for pollination biologists. University Press of Colorado, Colorado, USA, 583pp.
- Kessler, M., Krömer, T., 2000. Patterns and ecological correlates of pollination modes among bromeliad communities of Andean forests in Bolivia. *Plant Biol.* 2, 659-669.
- Kodric-Brown, A., Brown, J.H., Byers, G.S., Gori, D.F., 1984. Organization of a tropical island community of hummingbirds and flowers. *Ecology* 65, 1358-1368.
- Kovach, W., 2004. Oriana Version 2.0 for Windows. Kovach Computing Services, Anglesey, Wales.
- Krömer, T., Kessler, M., Herzog, S. K. 2006. Distribution and flowering ecology of bromeliads along two climatically contrasting elevational transects in the Bolivian Andes. *Biotropica* 38, 183-195.
- Krömer, T., Kessler, M., Lohaus, G., Schmidt-Lebuhn, A. N. 2008. Nectar sugar composition and concentration in relation to pollination syndromes in Bromeliaceae. *Plan Biol.* 10, 502-511.
- Lara, C., Ornelas, J. F. 2002. Flower mites and nectar production in six hummingbird-pollinated plants with contrasting flower longevities. *Can. J. Bot.* 80, 1216 - 1229.
- Lasso, E., Ackerman, J.D., 2003. Flowering phenology of *Werauhia sintenisii*, a bromeliad from the dwarf montane forest in Puerto Rico: An indicator of climate change. *Selbyana* 29, 95-104.
- Lasso, E., Ackerman, J.D., 2004. The flexible breeding system of *Werauhia sintenisii*, a cloud forest bromeliad from Puerto Rico. *Biotropica* 36, 414-417.
- Levin, D.A., 1971. The origin of reproductive isolating mechanisms in flowering plants. *Taxon* 20, 91-113.
- Machado, C.G., Semir, J., 2006. Fenologia da floração e biologia floral de bromeliáceas ornitófilas de uma área de Mata Atlântica do Sudeste brasileiro. *Rev. Bras. Bot.* 29, 163-174.
- Manning, J.C., Goldblatt, P., 2005. Radiation of pollination systems in the Cape genus *Tritoniopsis* (Iridaceae: Crocoideae) and the development of bimodal pollination strategies. *Int J Plant Sci.* 166, 459-474.

- Matallana, G., Godinho, M.A.S, Guilherme, F.A.G., Belisario, M., Coser, T.S., Wendt, T. 2010. Breeding systems of Bromeliaceae species: evolution of selfing in the context of sympatric occurrence. *Plant Syst. Evol.* 289, 57- 65.
- Marques, A.R., Lemos Filho, J.P., 2008. Fenologia reprodutiva de espécies de bromélias na Serra da Piedade, MG, Brasil. *Acta Bot. Bras.* 22, 417- 424.
- Martin, F.W., 1959. Staining and observing pollen tubes in the style by means of fluorescence. *Stain Technol.* 34, 125-128.
- Maruyama, P.K., Amorim, F.W., Oliveira, P.E., 2010. Night and day service: distyly and mixed pollination system in *Faramea cyanea* (Rubiaceae). *Flora* 205, 818-824.
- McCall, A.C., Irwin, R. E., 2006. Florivory: the intersection of pollination and herbivory. *Ecol. Lett.* 9, 1351-1365.
- Mosti, S., Ross Friedman, C., Pacini, E., Brighigna, L., Papini, A. 2013. Nectary ultrastructure and secretory modes in three species of *Tillandsia* (Bromeliaceae) that have different pollinators. *Botany* 91, 786 -798.
- 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, 41-159.
- Oliveira, P.E., Gibbs, P. E., Barbosa, A. A. 2004. Moth pollination of woody species in the Cerrados of Central Brazil: a case of so much owed to so few?. *Plant Syst. Evol.* 245, 41-54.
- Oliveira, R., Avila Junior, J. A. D., Rech, A. R., Avila Junior, R. S. 2014. Polinização por lepidópteros. In: Rech AR, Agostini K, Oliveira PE, Machado IC (Orgs) *Biologia da polinização*, 1 ed. Projeto Cultural, Rio de Janeiro, pp 171-181.
- Orozco-Ibarrola, O. A., Flores-Hernández, P.S., Victoriano-Romero, E., Corona-López, A.M., Flores-Palacios, A., 2015. Are breeding system and florivory associated with the abundance of *Tillandsia* species (Bromeliaceae)?. *Bot J Linn Soc* 177, 50-65.
- Pennington, R.T., Prado, D.E., Pendry, C.A., 2000. Neotropical seasonally dry forests and quaternary vegetation changes. *J. Biogeogr.* 27, 261-273.
- Pianka, E.R., 1973. The structure of lizard communities. *Ann Rev Eco Syst.* 4, 53-74.

- Pontes, R.A.S., Agra, M.F., 2006. Flora da Paraíba, Brasil: *Tillandsia* L. (BROMELIACEAE). *Rodriguésia* 57, 47-61.
- Pontes, R.A.S.D., 2012. *Tillandsia paraibensis*, a new species of Bromeliaceae from Northeastern Brazil. *Rodriguésia* 63, 551-555
- Primack, R. B. (1985). Longevity of individual flowers. *Ann. Rev. Eco. Syst.* 16, 15-37.
- Proença, S.L., Sajo, M.D.G. 2007. Anatomia foliar de bromélias ocorrentes em áreas de cerrado do Estado de São Paulo, Brasil. *Acta Bot. Bras.* 21, 657- 673.
- Ramírez-Morillo, I.M., Carnevali, G., May, F.C., 2004. Portraits of Bromeliaceae from the Mexican Yucatan Peninsula-IV: *Tillandsia dasyliriifolia* Baker: taxonomy and reproductive biology. *J. Bromeliad Soc* 54, 112-121.
- Ramírez-Morillo, I.M.R., May, F.C., Carnevali, G., Pat, F.M., 2009. It takes two to tango: self incompatibility in the bromeliad *Tillandsia streptophylla* (Bromeliaceae) in Mexico. *Rev Biol Trop* 57, 761-770.
- Rathcke, B., Lacey, E. P. 1985. Phenological patterns of terrestrial plants. *Ann Rev Eco Syst.* 16, 179-214.
- Rivas, L.R., 1964. A Reinterpretation of the Concepts “Sympatric” and “Allopatric” with Proposal of the Additional Terms “Syntopic” and “Allotopic”. *Syst Zool* 13, 42-43.
- R Core Team. 2015. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. [<https://www.R-project.org/>]
- Santana, C.S., Machado, C.G., 2010. Fenologia de floração e polinização de espécies ornitófilas de bromeliáceas em uma área de campo rupestre da Chapada Diamantina, BA, Brasil. *Rev. Bras. Bot.* 33, 469-477.
- Schmid, S., Schmid, V.S., Zillikens, A., Steiner, J., 2011. Diversity of flower visitors and their role for pollination in the ornithophilous bromeliad *Vriesea friburgensis* in two different habitats in southern Brazil. *Ecotropica* 17, 91-102.
- Scrok, G.J., Varassin, I.G., 2011. Reproductive biology and pollination of *Aechmea distichantha* Lem. (Bromeliaceae). *Acta Bot. Bras.* 25, 571-576.
- Sigrist, M.R., Sazima, M., 2004. Pollination and reproductive biology of twelve species of neotropical Malpighiaceae: stigma morphology and its implications for the breeding system. *Ann. Bot.* 94, 33-41.



- Smith, L.B., Downs, R.J., 1977. Tillandsioideae (Bromeliaceae). Flora Neotropica Monograph 14, 2, New York, Hafner Press.
- Snow, D.W., Snow, B.K., 1986. Feeding ecology of hummingbirds in the Serra do Mar, southeastern Brazil. El Hornero 12, 286-296.
- Sobrevila, C., Arroyo, M.T.K., 1982. Breeding systems in a montane tropical cloud forest in Venezuela. Plant Syst. Evol. 140, 19-37.
- Souza, E. B., Costa, C. B., Borba, E. L. 2007. Ocorrência de auto-incompatibilidade homomórfica em *Mitracarpus longicalyx* EB Souza & MF Sales (Rubiaceae-Spermacoceae). Rev. Bras. Bot. 30, 281-287.
- Souza, C.S.S., 2011. Fauna antófila diurna em formação chaquenha brasileira: composição e flora visitada. Monografia de graduação (Ciências Biológicas), Universidade Federal de Mato Grosso do Sul.
- Souza, C.S., Aoki, C., Sazima, M., Laroca, S., Sigrist, M.R., 2011. Entomofauna antófila diurna em formação chaquenha brasileira: composição e flora visitada. In: X Congresso de Ecologia do Brasil, São Lourenço- MG.
- Spears, E.E., 1983. A direct measure of pollinator effectiveness. Oecologia 57, 196-199.
- Strehl, T., 2000. New taxons of *Tillandsia* subgenus *Anoplophytum* (Bromeliaceae) from Rio Grande do Sul, Brazil. Iheringia, 54, 19-44.
- Taylor, S.L., Payton, M.E., Raun, W.R., 1999. Relationship between mean yield, coefficient of variation, mean square error, and plot size in wheat field experiments. Commun. Soil Sci. Plant Anal. 30, 1439-1447.
- Till, W. 1992. Systematics and evolution of the tropical-subtropical *Tillandsia* subgenus *Diaphoranthema* (Bromeliaceae). Selbyana 88-94.
- Varassin, I.G., Sazima, M., 2000. Recursos de Bromeliaceae utilizados por beija-flores e borboletas em Mata Atlântica no Sudeste do Brasil. Bol. Mus. Biol. Mello Leitão 11/12, 57-70.
- Veloso, H.P., 1992. Sistema fitogeográfico. In: Manual técnico da vegetação brasileira. Rio de Janeiro: Fundação Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística, p. 9-38.
- Versieux, L.M., Vasconcellos, N., Martinelli, G., 2013. *Tillandsia bonita* (Bromeliaceae), a new species from Mato Grosso do Sul, Brazil, with notes on leaf anatomy. Syst Botany. 38, 75-81.

- Wanderley, M.G.L., 1990. Diversidade e distribuição geográfica das espécies de *Orthophytum* (Bromeliaceae) Acta Bot. Bras. 4, 169-175.
- Wendt, T., Coser, T.S., Matallana, G., Guilherme, F.A.G., 2008. An apparent lack of prezygotic reproductive isolation among 42 sympatric species of Bromeliaceae in southeastern Brazil. Plant Syst. Evol. 275, 31-41.
- Winkler, M., Huelber, K., Hietz, P. 2005. Effect of canopy position on germination and seedling survival of epiphytic bromeliads in a Mexican humid montane forest. Ann. Bot. 95, 1039-1047.
- Wolff, D., Braun, M., Liede, S., 2003. Nocturnal versus diurnal pollination success in *Isertia laevis* (Rubiaceae): a sphingophilous plant visited by hummingbirds. Plant Biol. 5, 71-78.
- WCSP, 2014. World Checklist of Selected Plant Families. Facilitated by the Royal Botanic Gardens, Kew [ <http://apps.kew.org/wcsp/> ].
- Zar, J.H., 2010. Biostatistical Analysis, 5 ed. Pearson Prentice-Hall, NJ.
- Zotz, G., 2013. The systematic distribution of vascular epiphytes - a critical update. Bot J Linn Soc 177, 453-481.

## ANEXOS

**Tabela 1**

Número de observações (N), vetor médio ( $\mu$ ), data média, desvio padrão do vetor médio, comprimento do vetor médio (r), teste Rayleigh (z) e qui-quadrado ( $\chi^2$ ) da floração e frutificação de *Tillandsia duratii*, *T. loliacea* e *T. recurvifolia* (Bromeliaceae) em remanescente de vegetação chaquenha (Savana Estépica Arbórea), Porto Murtinho, Mato Grosso do Sul, Brasil, de agosto/2012 a julho/2013. Rayleigh e qui-quadrado obtiveram valores de  $p=0$ .

| Fenofase                       | N    | $\mu$<br>data média | Desvio padrão<br>do vetor médio | r           | Z      | $\chi^2$ |
|--------------------------------|------|---------------------|---------------------------------|-------------|--------|----------|
| <i>Tillandsia duratii</i>      |      |                     |                                 |             |        |          |
| Floração                       | 110  | 117.99°<br>29/Abr   | 35.14°                          | <b>0.83</b> | 75.52  | 211.16   |
| Frutificação                   | 3504 | 330.89°<br>01/Dec   | 98.40°                          | 0.23        | 183.48 | 744.78   |
| <i>Tillandsia loliacea</i>     |      |                     |                                 |             |        |          |
| Floração                       | 418  | 198.91°<br>21/Jul   | 76.52°                          | <b>0.41</b> | 70.23  | 427.86   |
| Frutificação                   | 1465 | 329.51°<br>30/Nov   | 105.00°                         | 0.19        | 50.97  | 147.46   |
| <i>Tillandsia recurvifolia</i> |      |                     |                                 |             |        |          |
| Floração                       | 307  | 154.51°<br>06/Jun   | 29.30°                          | <b>0.88</b> | 236.36 | 834.49   |
| Frutificação                   | 356  | 228.52°<br>20/Ago   | 45.33°                          | <b>0.73</b> | 190.40 | 440.92   |

**Tabela 2**

Critério de informação de Akaike (AIC) para a temperatura média, precipitação mensal total, fotoperíodo, umidade relativa do ar e a floração e frutificação de três espécies de *Tillandsia* (Bromeliaceae) em remanescente de vegetação chaquenha (Savana Estépica Arbórea), Porto Murtinho, Mato Grosso do Sul, Brasil, de agosto de 2012 a julho de 2013.  $\Delta AIC = AIC_{inicial} - AIC_{final}$ .

| Espécie                        | Fenofases    | $\Delta AIC$ | Intercepto | $r^2$ | F     | p      | Temperatura média | Pluviosidade | Fotoperíodo | Umidade relativa do ar |
|--------------------------------|--------------|--------------|------------|-------|-------|--------|-------------------|--------------|-------------|------------------------|
| <i>Tillandsia duratii</i>      | Floração     | 3,53         | 78,49      | 0,69  | 10,22 | 0,004  | -                 | +0,10        | -6,78       | -                      |
|                                | Frutificação | 2,82         | 138,47     | 0,78  | 16,69 | 0,0009 | +58,99            | -            | -113,79     | -                      |
| <i>Tillandsia loliacea</i>     | Floração     | 3,47         | 495,85     | 0,64  | 8,06  | 0,009  | -                 | -            | -25,80      | -2,30                  |
|                                | Frutificação | 3,55         | -151,66    | 0,68  | 9,64  | 0,005  | -                 | -            | +28,60      | -0,99                  |
| <i>Tillandsia recurvifolia</i> | Floração     | 2,61         | 175,83     | 0,62  | 7,49  | 0,012  | -                 | -            | -23,12      | +1,86                  |
|                                | Frutificação | 3,88         | 459,31     | 0,80  | 18,45 | 0,0006 | -8,92             | -            | -           | -3,01                  |

**Tabela 3**

Características da planta e das estruturas florais de três espécies sintópicas de *Tillandsia* (Bromeliaceae) em remanescente de vegetação chaquenha (Savana Estépica Arbórea), Porto Murtinho, Mato Grosso do Sul, Brasil. N° = número. Valores apresentados em forma de média (coeficiente de variação), exceto viabilidade do pólen (desvio padrão). Valores seguidos de mesma letra na mesma coluna não diferem significativamente ( $p < 0,05$ ).

| Características                | Altura roseta (cm) | N° de flores abertas por dia por planta | Corola (tubo floral) |                             |                               | Androceu                     |                          | Gineceu                     |                      | Néctar       |                             |
|--------------------------------|--------------------|-----------------------------------------|----------------------|-----------------------------|-------------------------------|------------------------------|--------------------------|-----------------------------|----------------------|--------------|-----------------------------|
|                                |                    |                                         | Comprimento (mm)     | Diâmetro limbo (total) (mm) | Diâmetro entrada do tubo (mm) | Comprimento dos estames (mm) | Viabilidade do pólen (%) | Comprimento do estigma (mm) | Óvulos por lóculo(n) | Volume (µl)  | Concentração de solutos (%) |
| <i>Tillandsia duratii</i>      | 27,3 (27,2) a      | 11,3 (42,6) a                           | 12,2 (17,4) a        | 15,6 (16,7) a               | 0,8 (40,3) a                  | 8,8 (4,2) a                  | 85,5 ± 28,7              | 5,5 (15,6) a                | 20,5 (11,2) a        | -            | -                           |
| <i>Tillandsia loliacea</i>     | 3,5 (24,2) b       | 1,3 (36,5) b                            | 7,7 (7,8) b          | 2,0 (25,6) b                | 0,2 (20,3) b                  | 3,9 (14,1) b                 | 92,1 ± 3,5               | 2,5 (10,1) b                | 13,1 (0,2) b         | 5,9 (5,6) a  | 3,5 (53,4) a                |
| <i>Tillandsia recurvifolia</i> | 12,7 (31,6) c      | 3,9 (26,2) c                            | 14,3 (13,1) a        | 6,6 (23,4) c                | 3,1 (27) c                    | 12,6 (1,2) c                 | 93,8 ± 7,7               | 12,5 (11,9) c               | 24,0 (5,6) a         | 6,2 (50,8) a | 16,4 (47,7) b               |

**Tabela 4**

Resultados dos tratamentos para testar o sistema de reprodução de três espécies sintópicas de *Tillandsia* (Bromeliaceae) em remanescente de vegetação chaquenha (Savana Estépica Arbórea), Porto Murtinho, Mato Grosso do Sul, Brasil. n° = número. Valores seguidos de mesma letra, na mesma coluna, não diferem significativamente ( $p < 0,05$ ).

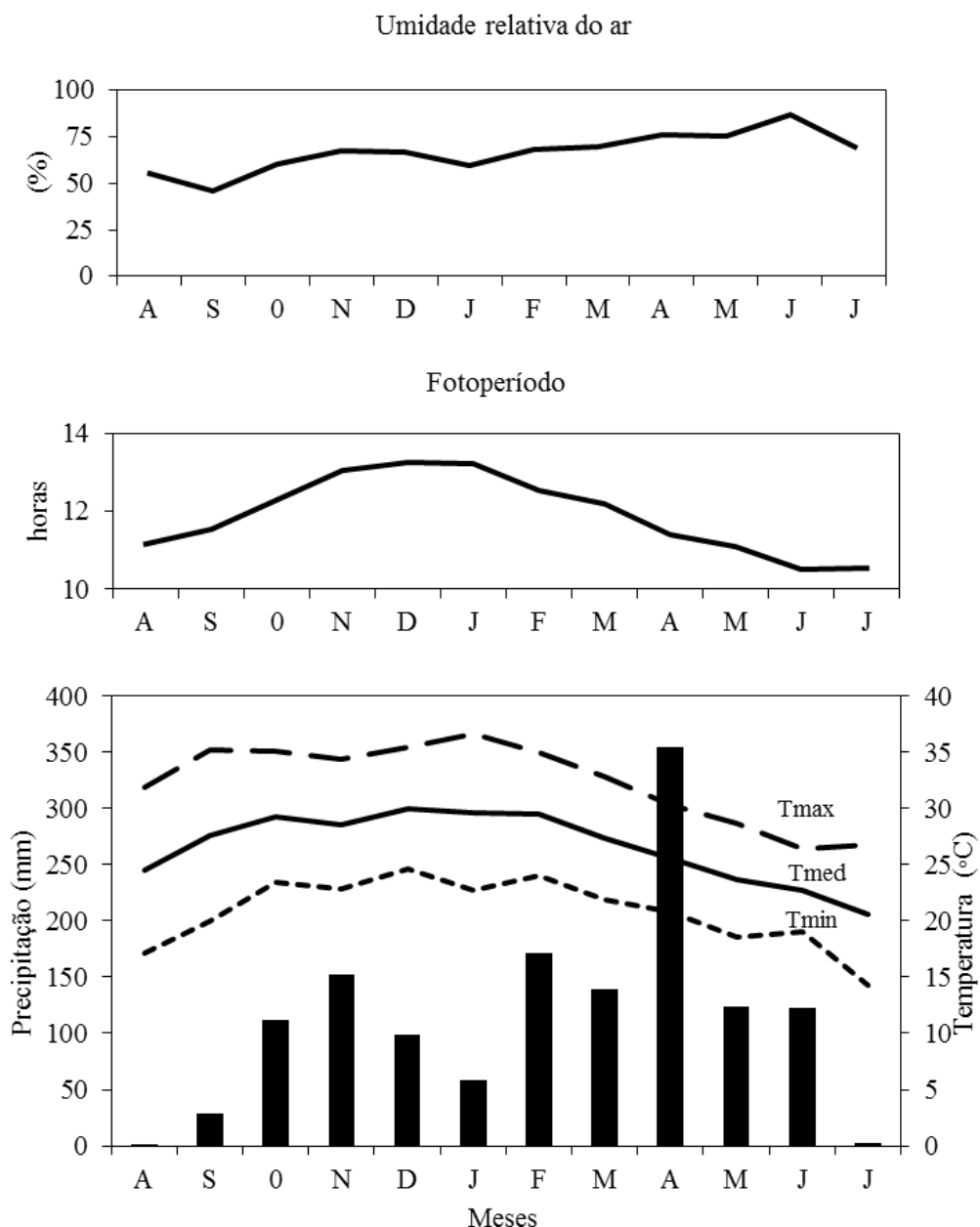
| Tratamento                         | <i>Tillandsia duratii</i><br>% (n° frutos/ n° flores) | <i>Tillandsia loliacea</i><br>% (n° frutos/ n° flores) | <i>Tillandsia recurvifolia</i><br>% (n° frutos/ n° flores) |
|------------------------------------|-------------------------------------------------------|--------------------------------------------------------|------------------------------------------------------------|
| Autopolinização espontânea         | 2,53 (2/79) a                                         | 55 (11/20) a                                           | 0 (0/30)                                                   |
| Autopolinização manual             | 0 (0/75)                                              | 40 (8/20) b                                            | 0 (0/30)                                                   |
| Polinização cruzada<br>(xenogamia) | 0 (0/75)                                              | -                                                      | 0 (0/30)                                                   |
| Condições naturais<br>(controle)   | 1,92 (28/1455)a                                       | 82 (49/60)c                                            | 67,4 (112/166)a                                            |

**Tabela 5**

Frequência de visitas (número de visitas /total de horas de observação) e recurso floral coletado pelos visitantes florais de *T. duratii* e *T. recurvifolia* em remanescente de vegetação chaquenha (Savana Estépica Arbórea), Porto Murtinho, Mato Grosso do Sul, Brasil.

| Visitante floral                           | <i>Tillandsia duratii</i> |                | <i>Tillandsia recurvifolia</i> |                |
|--------------------------------------------|---------------------------|----------------|--------------------------------|----------------|
|                                            | Frequência de visita      | Recurso floral | Frequência de visita           | Recurso floral |
| <b>INVERTEBRADOS (insetos)</b>             |                           |                |                                |                |
| <b>HYMENOPTERA (abelhas)</b>               |                           |                |                                |                |
| Apidae                                     |                           |                |                                |                |
| <i>Ceratina (Crewella)</i> sp.             | 0,17                      | Pólen          | -                              | -              |
| <i>Trigona</i> sp.                         | -                         | -              | 0,03                           | Néctar         |
| Apidae sp. 1                               | 0,07                      | Pólen          | -                              | -              |
| Apidae sp. 2                               | -                         | -              | 0,13                           | Pólen          |
| <b>LEPIDOPTERA (borboletas, mariposas)</b> |                           |                |                                |                |
| Nymphalidae                                |                           |                |                                |                |
| <i>Heliconius erato</i>                    | -                         | -              | 0,31                           | Néctar         |
| Pieridae                                   |                           |                |                                |                |
| <i>Phoebis</i> sp.                         | -                         | -              | 0,06                           | Néctar         |
| Pyalidae                                   |                           |                |                                |                |
| Pyalidae 1 <sup>N</sup>                    | 0,02                      | Néctar         | -                              | -              |
| Pyalidae 2 <sup>N</sup>                    | 0,02                      | Néctar         | -                              | -              |
| Pyalidae 3 <sup>N</sup>                    | 0,02                      | Néctar         | -                              | -              |
| Pyalidae 4 <sup>N</sup>                    | 0,02                      | Néctar         | -                              | -              |
| Indeterminada 1 <sup>N</sup>               | 0,15                      | Néctar         | -                              | -              |
| Indeterminada 2 <sup>N</sup>               | 0,02                      | Néctar         | -                              | -              |
| Indeterminada 3 <sup>N</sup>               | 0,02                      | Néctar         | -                              | -              |
| Indeterminada 4 <sup>N</sup>               | 0,02                      | Néctar         | -                              | -              |
| Indeterminada 5 <sup>N</sup>               | 0,02                      | Néctar         | -                              | -              |
| <b>COLEOPTERA (besouros)</b>               |                           |                |                                |                |
| Indeterminada 7                            | 0,02                      | Partes florais | -                              | -              |
| <b>DIPTERA (moscas)</b>                    |                           |                |                                |                |
| Muscidae                                   |                           |                |                                |                |
| Muscidae 1                                 | 0,1                       | -              | -                              | -              |
| <b>HEMIPTERA (hemípteros)</b>              |                           |                |                                |                |
| Lygaeidae                                  |                           |                |                                |                |
| <i>Oncopeltus</i> sp.                      | -                         | -              | 0,06                           | Partes florais |
| <b>ORTOPTERA (grilos)</b>                  |                           |                |                                |                |
| Acrididae (Melanoplinae)                   |                           |                |                                |                |
| <i>Apacris aberrans</i>                    | 0,1                       | Partes florais | 0,1                            | Partes florais |
| Tettigoniidae                              |                           |                |                                |                |
| Tettigoniidae 1                            | 0,1                       | Partes florais | -                              | -              |
| <b>VERTEBRADOS (aves)</b>                  |                           |                |                                |                |
| <b>APODIFORMES (beija-flores)</b>          |                           |                |                                |                |
| Trochilidae                                |                           |                |                                |                |
| <i>Chlorostilbon lucidus</i> (Shaw,1812)   | -                         | -              | 0,31                           | Néctar         |

(<sup>N</sup> = visitantes noturnos - mariposas).

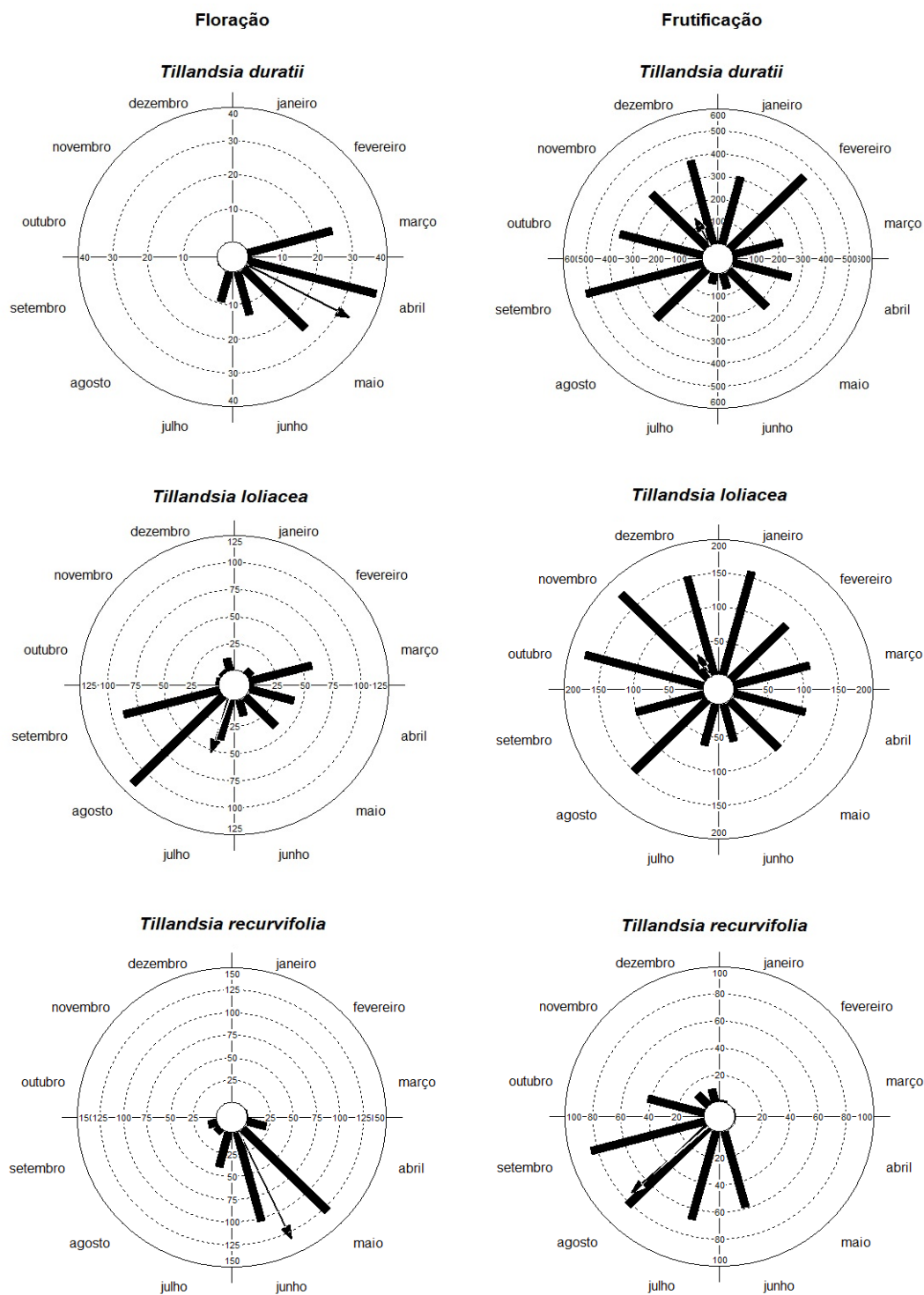


**Fig. 1.** Diagrama climático da região de Porto Murtinho, Mato Grosso do Sul. Dados de (a) umidade relativa do ar, (b) comprimento do dia (fotoperíodo) e (c) distribuição da precipitação acumulada (barras) e temperaturas médias (linhas) de agosto/2012 a julho/2013, no período de estudo fenológico. Tmax = média da temperatura máxima; Tmed = temperatura média; Tmin = média da temperatura mínima. Fonte: Centro de Monitoramento do Tempo, Clima e Recursos Hídricos de MS (Cemtec).



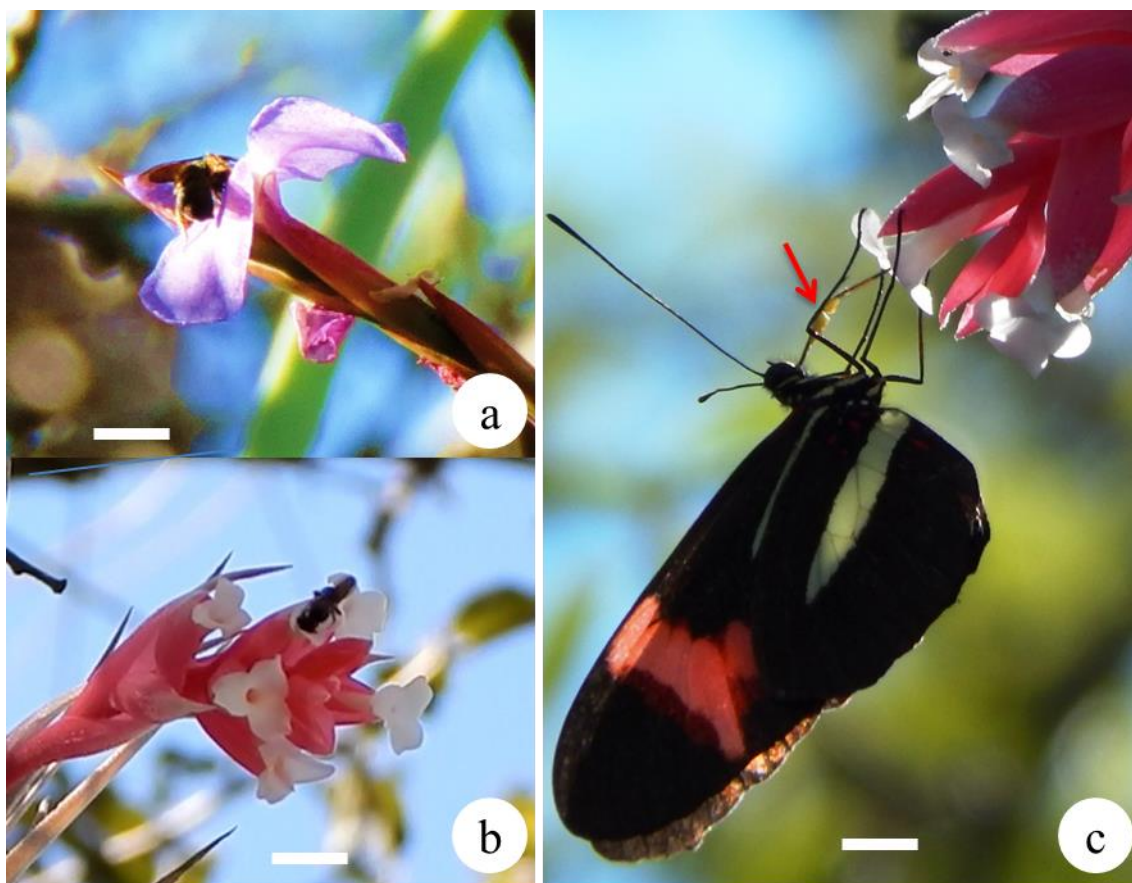


**Fig. 2.** Plantas (a, c, e) e inflorescências/flores (b, d, f) de *Tillandsia duratii* (a-b), *T. recurvifolia* (c-d) e *T. loliacea* (e-f) em remanescente de vegetação chaquenha (Savana Estépica Arbórea), Porto Murtinho, Mato Grosso do Sul, Brasil. Barras = 1cm.



**Fig. 3.** Diagramas circulares da floração (esquerda) e frutificação (direita) de *Tillandsia duratii*, *T.loliacea* e *T. recurvifolia* (Bromeliaceae) em remanescente de vegetação chaquenha (Savana Estépica Arbórea), Porto Murtinho, Mato Grosso do Sul, Brasil, de agosto 2012 a julho de 2013.





**Fig. 4.** As abelhas *Ceratina* (*Crewella*) sp. (a) e *Apidae* sp. 2 (b) coletando pólen pela entrada do tubo floral de *Tillandsia duratii* e *T. recurvifolia*, respectivamente. *Heliconius erato* coletando néctar em flor de *T. recurvifolia* na fase masculina da flor (c). Note a deposição de pólen na probóscide da borboleta (seta vermelha). Barras = 1 cm.