

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

**Ecologia reprodutiva de *Deuterocohnia meziana* Kuntz ex Mez
(Bromeliaceae), Corumbá, MS**

Kelly Conceição Rondon de Arruda
Orientadora: Prof.^a Dr.^a Gecele Matos Paggi
Coorientadora: Prof.^a Dr.^a Adriana Takahasi

Campo Grande, MS

2016

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

**Ecologia reprodutiva de *Deuterocohnia meziana* Kuntz ex Mez
(Bromeliaceae), Corumbá, MS**

Kelly Conceição Rondon de Arruda

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

Dedico este trabalho à minha família, em especial ao meu pai (in memoriam). Obrigada por sempre estarem ao meu lado e me inspirarem a novas conquistas. Amo vocês!

Agradecimentos

À Deus, por colocar pessoas maravilhosas em meu caminho, por me dar muitas oportunidades, coragem e disposição para alcançar meus objetivos e por estar ao meu lado em todos os momentos.

À minha família, por ser tão maravilhosa! Eu nada seria sem a coragem que vocês me transmitem.

Obrigada por ser meu porto seguro.

Ao Diego Nascimento, por ser meu amigo, companheiro e principalmente meu amor. Obrigada por estar ao meu lado e por cuidar de mim. Te amo!

À minha orientadora Gecele Matos Paggi, por me acolher e ensinar com toda paciência e disposição, não somente metodologias de pesquisa, mais por ensinar coisas da vida. Muito obrigada por me transmitir tranquilidade e coragem, nos meus momentos de aflições!

À Adriana Takahasi, por aceitar ser minha coorientadora e se disponibilizar a me ajudar.

Ao Maurício Lenzi por ser sempre atencioso e construtivo em me ajudar, pelas valiosas sugestões e principalmente pela amizade.

À Deborah Cainelli por todo esforço, disposição e ajuda na realização deste trabalho.

Ao Programa de Pós Graduação em Biologia Vegetal, pela oportunidade.

Aos professores do PPGBV, que contribuíram e enriqueceram meus conhecimentos durante este período.

Aos meus amigos de turma do PPGBV 2014, foi muito bom conhecê-los e compartilhar nossas dúvidas, medos, aflições e momentos de alegria.

À Universidade Federal de Mato Grosso do Sul - *Campus do Pantanal*, por toda estrutura para que esse trabalho se realizasse.

À equipe do Laboratório de Ecologia da UFMS-CPAN, por ceder o espaço para a realização de parte deste trabalho.

A Capes pela bolsa concedida, foi muito importante!

Ao Dr. André Sezerino da Epragri- Estação Experimental de Caçador/SC, pela ajuda na identificação das abelhas.

Ao Prof. Dr. Benedito Cortês Lopes da Universidade Federal de Santa Catarina (UFSC), pela ajuda na identificação das formigas.

Ao Prof. Dr. Cristiano Agra Iserhard da Universidade Federal de Pelotas (UFPel), pela ajuda na identificação das borboletas

Enfim a todos que contribuíram direta ou indiretamente para a realização deste trabalho. Meu muito obrigada!

Resumo

Deuterocohnia meiziana Kuntze ex Mez pertence à família Bromeliaceae e à subfamília Pitcairnioideae. A espécie ocorre em Corumbá, Mato Grosso do Sul, em áreas próximas a Morraria do Urucum, formadas por bancadas lateríticas (“cangas”), as quais possuem uma grande importância tanto pelo seu caráter insular quanto pela escassez de informações sobre este bioma particular. O objetivo deste estudo foi investigar a ecologia reprodutiva (fenologia, biologia floral, sistema preferencial de reprodução e interações com a fauna polinizadora) de uma população natural de *D. meiziana* de cangas em Corumbá, Mato Grosso do Sul, Brasil. A coleta de dados foi realizada em uma população natural localizada em uma bancada laterítica do Parque Natural Municipal de Piraputangas, distante 25 quilômetros da área urbana de Corumbá-MS. A fenologia foi avaliada no período de 13 meses, de Março de 2015 a Março de 2016. As características florais, produção de néctar e os visitantes florais foram estudados e para caracterizar o sistema reprodutivo foram conduzidos cinco tratamentos de polinização. *D. meiziana* apresenta dois picos de floração, com padrão de floração contínuo ao longo do ano, facilitando a manutenção de seus agentes polinizadores. A espécie é xenogâmica e auto-incompatível, apresentando formação de frutos apenas no teste de polinização cruzada e polinização livre. A auto-incompatibilidade apresentada pela espécie indica a necessidade de grãos de pólen exógenos e da ação de polinizadores para que ocorra a formação de frutos através de fecundação cruzada. Após o período reprodutivo sexual, a espécie investe na reprodução assexuada com a produção de brotos (clones). O estigma encontra-se receptivo durante a antese e os grãos de pólen apresentaram alta viabilidade. A espécie apresenta dois tipos de inflorescência, jovem e perene, foram observadas médias de $13,1 \pm 15,0$ flores abertas por dia nas inflorescências jovens, e de $3,6 \pm 3,5$ nas inflorescências perenes. *D. meiziana* produz maior quantidade de néctar no período matutino, com características de volume e concentração de açúcar que permitem classificar a espécie como generalista, sendo uma flor ornitófila, visitada também por abelhas. Os seguintes polinizadores foram observados: Beija-flores da família Trochilidae: *Chlorostilbon lucidus* e *Hylocharis chrysura*; abelhas da família Apidae: *Apis mellifera*

e *Bombus morio*. Também foi observada a liberação de néctar extrafloral em botões florais e na corola das flores em antese, o que foi correlacionado com a presença de visitantes florais de espécies de formigas das famílias Pieridae e Formicidae.

Palavras-chaves: bancadas lateríticas, biologia da polinização, sistema de cruzamento.

Abstract

Deuterocohnia Meziana Kuntze ex Mez belongs to the bromeliad family and Pitcairnioideae subfamily. The species occurs in Corumbá, Mato Grosso do Sul, in areas near Morraria of Urucum, formed by lateritic stands ("cangas"), which have a great importance both for its insular character and the scarcity of information on this particular biome. The aim of this study was to investigate the reproductive ecology (phenology, floral biology, preferred system of reproduction and interactions with the pollinating fauna) of a natural population of *D. Meziana* sarongs in Corumbá, Mato Grosso do Sul, Brazil. Data collection was conducted in a natural population located on a lateritic bench of the Municipal Natural Park Piraputangas, distant 25 kilometers from the urban area of Corumbá-MS. Phenology was assessed in 13 months, from March 2015 to March 2016. The floral characteristics, production of nectar and floral visitors were studied and to characterize the reproductive system were conducted five pollination treatments. *D. Meziana* features two flowering peaks, with standard continuous flowering throughout the year, facilitating the maintenance of their pollinators. The species is xenogamic and self-incompatible, with fruit formation only in the cross-pollination test and open pollinated. Self-incompatibility presented by species indicates the need for exogenous pollen and pollinating action to occur the formation of fruit through cross-pollination. After the sexual reproductive period, the species invests in asexual reproduction with the production of shoots (clones). The stigma is receptive during anthesis and pollen grains showed high viability. The species has two types of inflorescence, young and perennial, averaging 13.1 ± 15.0 flowers open daily in young inflorescences were observed, and 3.6 ± 3.5 in the perennial inflorescences. *D. Meziana* produces higher amount of nectar in the morning, with volume characteristics and concentration of sugar for classifying the species as generalist, one ornithophilous flower, also visited by bees. The following pollinators were observed: Hummingbirds Trochilidae family: *Chlorostilbon lucidus* and *Hylocharis chrysurus*; Apidae family of bees: *Apis mellifera* and *Bombus morio*. It also was the release of extrafloral nectar in flower buds and corolla of the flowers in

anthesis, which was correlated with the presence of pollinators of ant species of Pieridae and Formicidae families.

Keywords: ironstone outcrops, mating system, pollination biology

Sumário

1- Introdução	10
1.1- Bromeliaceae	10
1.2- Planalto Residual do Urucum	15
1.3- Fenologia	16
2- Objetivos	17
2.1 Objetivo geral	17
2.2 Objetivos específicos.....	17
3- Referências Bibliográficas.....	18
4- Artigo: Ecologia reprodutiva de <i>Deuterocohnia meziana</i> Kuntz ex. Mez (Bromeliaceae), Pantanal, Centro-Oeste do Brasil	27
Introdução.....	31
Material e Métodos.....	33
Resultados	38
Discussão.....	43
Conclusões Finais.....	49
Referências Bibliográficas	49
Tabelas.....	60
Legenda de Figuras.....	65
Figuras.....	66

1- Introdução

1.1 Bromeliaceae

Bromeliaceae compreende aproximadamente três mil espécies distribuídas em 58 gêneros e oito subfamílias: Bromelioideae, Puyoideae, Pitcairnoideae, Navioideae, Hechtioideae, Tillandsioideae, Lindmanioideae e Brocchinioideae (Givnish et al. 2011). A família apresenta ampla variedade de formas, cores e tamanhos, ocupando diversos ambientes e são reconhecidas pela habilidade em florescer em ambientes áridos e com deficiência nutricional (Benzing 2000), podendo ser terrestres, rupícolas, epífitas ou reófitas (Reitz 1983). Possuem caule reduzido, com folhas dispostas espiraladamente (Zomlefer 1994). Geralmente, a base foliar é alargada, conferindo a algumas espécies maior capacidade de armazenamento de água e detritos orgânicos (Leme & Marigo 1993), as margens podem ser lisas ou cobertas por espinhos, as flores são hermafroditas, trímeras, com ovário de súpero à ínfero (Smith & Downs 1974). O fruto pode ser carnoso do tipo baga ou capsular deiscente (Schultz 1990).

Quanto ao sistema reprodutivo, em Bromeliaceae é comum ocorrer a combinação entre dois modos de reprodução: via produção de sementes que envolve a fusão de gametas e via propagação clonal (Benzing 2000). Alguns estudos têm indicado que a principal forma de recrutamento de indivíduos é via propagação vegetativa (Villegas 2001, García-Suarez et al. 2003, Alves et al. 2004, Mondragón et al. 2004, Sampaio et al. 2005, Duarte et al. 2007). Contudo, ambas as formas possuem grande importância (Cogliatti-Carvalho & Rocha 2001, Paggi et al. 2010, Zanella et al. 2012).

Bromeliaceae encontra-se distribuída na América Tropical e Subtropical com exceção de uma espécie, *Pitcairnia feliciana* (A. Chev.) Harms e Mildbr., descoberta no oeste da África, na região da Guiné, o que pode ter sido um caso de dispersão a longa distância (Porembski & Barthlott 1999, Givnish et al. 2014). Na América, a família estende-se desde o sul dos Estados Unidos até a região central da Argentina e Chile (Reitz 1983, Benzing 2000). Existem quatro centros de diversidade de Bromeliaceae, localizados em regiões montanhosas, um na região dos Andes, outra no Planalto das

Guianas, outras duas no Brasil, uma na Serra do Mar e outra na faixa costeira próximo ao escudo brasileiro na América do Sul (Smith & Downs 1977, Givnish et al. 2011).

No Brasil são encontrados aproximadamente 40% das espécies e 73% dos gêneros, o que representa um contingente significativo e faz do país o mais importante centro de diversidade deste grupo (Leme 1997, Leme & Marigo 1993, Vosgueritchian & Buzato 2006). No Brasil, o principal centro de diversidade está localizado no domínio da Mata Atlântica (Reitz 1983, Rundel & Dillon 1998), onde se encontra o maior número de espécies endêmicas do planeta (Cogliatti-Carvalho et al. 2001).

As bromélias consistem em um subsistema ecológico complexo que contribui para a estabilidade dos ecossistemas florestais, pois este grupo de plantas integra complexas teias alimentares e interage de forma bastante intensa com diferentes grupos de animais (Matos 2000). Desempenham função ecológica de grande importância nos ambientes em que vivem, principalmente pela capacidade de armazenar água nos tanques formados pelas rosetas foliares, contribuindo para a ampliação da biodiversidade (Braga 2008). Muitos animais utilizam as bromélias para forrageio, reprodução e proteção (Leme & Marigo 1993, Rocha et al. 1997, Martinelli 2000, Cogliatti-Carvalho et al. 2001), estabelecendo assim uma diversidade de interações planta-animal nesta família (Benzing 2000). Também são utilizadas como bioindicadores da qualidade do ar (Calasans & Malm 1994, Benzing 2000), na alimentação (Leme & Marigo 1993, Benzing 2000), na medicina popular, como fonte de fibras (Benzing 2000, Paula & Guarçoni 2007), rituais místicos, entre outros (Bennett et al. 2001).

Além disso, existe um grande interesse pela utilização de espécies dessa família como plantas ornamentais. Entretanto, há uma carência de bromélias cultivadas, o que favorece o extrativismo ilegal (Coffani-Nunes 2002), sendo que a retirada indiscriminada de plantas do seu habitat natural pode alterar drasticamente os níveis tróficos. Além de causar uma diminuição do número de indivíduos, o que remete na perda da diversidade genética nas populações (Bered et al. 2008, Zanella et al. 2012).

Bromeliaceae está entre as poucas famílias em que a polinização por vertebrados predomina sobre a polinização por insetos (Sazima et al. 1989). Uma revisão na literatura sobre os sistemas de polinização em 192 táxons de Bromeliaceae sugere que os principais polinizadores são beija-flores (Martinelli 1997, Sazima et al. 1996, Siqueira-Filho 1998, Kessler & Krömer 2000; Sazima et al. 2000; Canela & Sazima 2003, Kaehler et al. 2005; Siqueira-Filho & Machado 2006), mas a melitofilia (Siqueira-Filho 1998, Wendt et al. 2001, Araújo et al. 2004), a psicofilia (Varassin & Sazima 2000, Lenzi et al. 2006) e a quiropterofilia (Sazima et al. 1989, Sazima et al. 1995) também ocorrem. Além disso, algumas espécies visitadas por beija-flores também apresentam visitação por insetos e/ou morcegos, sendo muitas vezes diferentes grupos (guildas) participam dos processos de polinização (Kessler & Krömer 2000, Canela & Sazima 2005).

Em um estudo sobre aves, Sick (1984) sugeriu que a diversificação das famílias Bromeliaceae e Trochilidae tenha se desenvolvido paralelamente, pois esta última contém os agentes polinizadores mais importantes para as bromélias. O mesmo foi registrado por Givnish et al. 2014 sugerindo que a polinização realizada por essas aves favorece uma maior riqueza, taxas de diversificação e a coevolução das espécies, inferindo que os beija-flores também podem ter acelerado a especiação das bromélias, uma vez que tais flores evoluíram o seu comprimento e forma para facilitar e atrair mais espécies polinizadoras. Essa ideia tem sido corroborada por diversos estudos que apontam os beija-flores como vetores de pólen de cerca de 85% das bromeliáceas em diferentes comunidades investigadas, sendo as demais espécies visitadas por morcegos e, em menor quantidade, as abelhas (Snow & Snow 1980, Snow & Teixeira 1982, Gardner 1986, Fischer & Araújo 1995, Sazima et al. 1995, 1996, Canela & Sazima 2003, Lenzi et al. 2006, Bered et al. 2008, Zanella et al. 2012). Quanto às principais características que as bromélias ornitófilas apresentam, podem ser citadas as brácteas florais com tonalidade vermelha, flores amarelas, tubulares, alta produção de néctar com concentração de açúcares mediana e antese diurna (Sazima et al. 1996, Sazima et al. 2000).

Os insetos são responsáveis pela polinização da maioria das plantas tropicais (Bawa et al. 1985) e a entomofilia, apesar de ser menos constatada na família Bromeliaceae (Benzing 2000), tem sido considerada uma estratégia de polinização intermediária, e em muitos casos, funcional (Siqueira-Filho 1998; Benzing 2000; Lenzi et al. 2006; Siqueira-Filho & Machado 2001). As abelhas são polinizadoras de algumas espécies da subfamília Bromelioideae (Siqueira-Filho 1998, Lenzi et al. 2006) e provavelmente de algumas espécies da subfamília Pitcairnioideae (Kaehler et al. 2005).

De todos os atrativos florais, o néctar tem em geral, um grande apelo a todos os grupos de animais (vertebrados e invertebrados), sendo importante como fonte de energia, de compostos essenciais como aminoácidos e, também uma fonte de água para os animais polinizadores (Faegri & Van Der Pijl 1980).

Pitcairnioideae, uma das oito subfamílias de Bromeliaceae, possui 16 gêneros e aproximadamente 670 espécies (Luther 2012). Apesar da grande diversidade de atributos florais e de sistemas de polinização (Benzing 2000), existem poucas informações sobre esta subfamília especificamente (Varadarajan & Brown 1988, Sazima et al. 1989, Bernardello et al. 1991, Stiles & Freeman 1993, Wendt et al. 2001, Ramalho et al. 2004, Vosgueritchian & Buzato 2006), possivelmente devido a distribuição das espécies em afloramentos rochosos (Benzing 2000, Forzza et al. 2003), que são áreas geralmente de difícil acesso (Vosgueritchian & Buzato 2006).

Deuterocohnia meziana Kuntze ex. Mez pertence à subfamília Pitcairnioideae (Givnish et al. 2007, 2011), cuja maioria das espécies do gênero está distribuída no sul da Bolívia e norte da Argentina, com algumas ocorrendo no Paraguai, Peru e Chile (Schütz 2014). Somente *D. meziana* ocorre no Brasil (Smith & Downs 1974, Versieux et al. 2016), descrita pela primeira vez em 1896 por Carl Christian Mez baseado em uma coleta realizada na cidade de Corumbá, Mato Grosso do Sul, Brasil (Schütz 2014). Indivíduos de *D. meziana* também podem ser encontrados no sudeste da Bolívia e norte do Paraguai (Schütz 2014). *Deuterocohnia* possui 17 espécies, todas adaptadas a ambientes áridos, sendo *D. meziana* considerada a espécie com maior porte no gênero (Schütz 2014).

De acordo com a cor, forma das flores e a distribuição geográfica das populações, em estudo recente, Shütz (2014) observou a existência de quatro subespécies para *D. meiziana*: *D. meiziana* subsp. *meiziana*, *D. meiziana* subsp. *carmineo-viridiflora*, *D. meiziana* subsp. *pedicellata* e *D. meiziana* subsp. *vogtii*. Nas bancadas lateríticas do Planalto Residual do Urucum em Corumbá, Mato Grosso do Sul (MS), ocorre *D. meiziana* subsp. *meiziana*, a qual é o objeto de estudo do presente trabalho. Entretanto, nesse estudo, trataremos essa espécie apenas como *Deuterocohnia meiziana* Kuntze ex. Mez.

Indivíduos das diferentes populações de *D. meiziana* variam em relação ao tamanho das folhas e características das flores, suas sépalas e pétalas podem apresentar vários tons de cor como rosa, avermelhado, laranja ou amarelo (Benzing 2000, Schütz 2014) e as pétalas sempre exibem o ápice esverdeado. Assim, a ampla variação entre as populações desta espécie pode ser distinguida morfológicamente bem como geográfica e ecologicamente (Schütz 2014). São polinizadas principalmente por beija-flores e eventualmente por insetos (Benzing 2000), apresentam hercogamia de aproximação, ou seja, o estigma se posiciona acima das anteras e das pétalas evitando a autopolinização, possuem fruto capsular e sementes aladas (Shütz 2014). *Deuterocohnia meiziana* possui inflorescência lenhosa e um câmbio meristemático, sendo considerada uma característica do gênero (Harms 1930, Foster 1962, Smith e Downs 1974), que lhe permite permanecer ativa por um longo período, mesmo após sua primeira floração que ocorre após o início de cada estação chuvosa (Foster, 1962). A inflorescência lenhosa das *D. meiziana*, já foi relatada com flores continuamente ao longo de um período de 6-8 anos. (Foster, 1962).

No Brasil, *D. meiziana* ocorre em Corumbá, Mato Grosso do Sul, no Planalto Residual do Urucum, exclusivamente em áreas de bancadas lateríticas, também conhecidas como “cangas”. Ressalta-se a importância deste estudo por encontrar-se na área do Geoparque Bodoquena Pantanal que contém, em seu interior, várias inscrições rupestres denominadas petrogrifos (Girelli 1994), além de espécies endêmicas, raras e provavelmente ainda não descritas. A espécie ocorre sobre afloramentos rochosos onde as características ambientais impõem à vegetação condições inóspitas

para a maioria das espécies, tais como: elevadas taxas de insolação, grande amplitude térmica, ausência ou exiguidade de solo e intenso déficit hídrico, além da ação deletéria de ventos e enxurradas (Porembski et al. 1998, Takahasi & Meirelles 2014). Por este motivo, as plantas se agrupam em ilhas de vegetação propiciando o aumento do volume do substrato e redução da exposição do solo, permitindo um tempo maior de conservação de água e amenizando as severas condições ambientais nas épocas de seca característica do Pantanal (Conceição et al. 2007). Em áreas planas estas ilhas apresentam formato concêntrico, enquanto que em locais com declividades ou de escoamento de água da chuva, possuem formato alongado (Takahasi & Meirelles 2014). Porém, esse processo está sujeito a perturbações em maior ou menor grau por influências diversas, desde a ação do homem a fenômenos naturais (Seine et al. 1998).

1.2 Planalto Residual do Urucum

O Planalto Residual do Urucum é uma região formada por afloramentos rochosos ferríferos, também denominados bancadas lateríticas (Takahasi & Meirelles 2014), constituído por material laterítico endurecido, de natureza ferrífera (Cardoso et al. 2000) podendo também ser conhecido como canga couraçada. Constituem um relevo e não um tipo de solo, apresentando-se plano em quase toda a sua extensão e possuem pouca vocação para usos agrícolas ou pastoris (Pott et al. 2000).

No Brasil, as lateritas endurecidas também denominadas de cangas ocorrem principalmente no Planalto Central e na região Nordeste, enquanto na região amazônica sua distribuição se dá de forma mais ampla como plintita (laterita não endurecida) (Bigarella et al. 2007). Nestes locais, especificamente no Quadrilátero Ferrífero (MG), na Serra de Carajás (PA), na região de Caetité (BA) e na Morraria do Urucum (MS) (Carmo et al. 2012), encontram-se as maiores reservas de minério de ferro do país, cuja exploração econômica, sem o devido planejamento ambiental, tem sido a principal ameaça à flora destes habitats (Jacobi et al. 2007).

Embora a legislação ambiental brasileira determine a recuperação de áreas degradadas por mineração, o potencial da vegetação sobre cangas, para este propósito, ainda é pouco explorado (Jacobi et al. 2008). Na região de Corumbá, as atividades mineradoras não afetam diretamente as comunidades vegetais sobre cangas, porém elas apresentam-se pouco preservadas tanto por atividades extrativistas, quanto por pastoreio pelo gado, destruição pelo fogo ou construção de casas pelos proprietários destas áreas (Takahasi & Meirelles 2014).

O Maciço do Urucum, juntamente com os morros calcários de Corumbá, é uma das formações de morros residuais situadas ao longo da fronteira com a Bolívia, a oeste do rio Paraguai com altitude máxima de 1.060 m, constituindo o ponto mais alto do Mato Grosso do Sul (MS), com uma área de 1.311 km². A riqueza botânica da área é alta, ocorrendo mais de 973 espécies de 116 famílias (Pott et al. 2000), justificada principalmente pela grande variedade de fitofisionomias. Sendo assim, ambientes de suma importância que permanecem ainda pouco estudados, particularmente os afloramentos ferruginosos do Maciço do Urucum (Takahasi & Meirelles 2014).

1.3 Fenologia

Os dados fenológicos permitem compreender as fases do ciclo de vida dos organismos, as respostas às condições climáticas e edáficas de acordo com a região e contribuem para o entendimento dos ritmos de reprodução e regeneração das plantas, da organização temporal dos recursos dentro das comunidades e sobre o ciclo de vida dos animais que dependem das plantas para alimentação, como herbívoros, polinizadores e dispersores (Fournier 1974, Morellato 1995, Talora & Morellato 2000). Desse modo, a importância de uma espécie na sustentação da fauna e sua influência na estrutura do ecossistema no qual está inserida pode ser avaliada com o conhecimento da sua fenologia (Mantovani & Morellato 2000).

A fenologia é geralmente estudada separadamente da biologia floral e da polinização, mas somente uma visão integrada desses enfoques metodológicos e teóricos da reprodução vegetal pode permitir o entendimento de estratégias reprodutivas das plantas e de interações destas com seus

polinizadores (Otárola & Rocca 2014). Contudo, compreender a fenologia das bromeliáceas e a organização e distribuição dos recursos aos polinizadores permitem não só o entendimento dos processos reprodutivos das plantas, mas também, padrões de interação com a fauna associada (Meirelles 2011). Dessa forma, devemos destacar a importância da conservação da flora das bancadas lateríticas de Corumbá-MS, tanto pelo seu caráter insular quanto pela escassez de informações sobre este ecossistema (Takahasi & Meirelles 2014). Diante disso, é preciso que se realizem estudos que possam contribuir com informações importantes para a conservação das espécies e ampliar o conhecimento sobre a flora do Pantanal sul-mato-grossense.

2- Objetivo geral

O objetivo do presente estudo foi avaliar a ecologia reprodutiva de *Deuterocohnia meziana* investigando aspectos como: fenologia, biologia floral, sistema de reprodução e interações com a fauna polinizadora.

2.1 Objetivos específicos

- Determinar a fenologia reprodutiva da espécie para compreender suas fenofases;
- Avaliar aspectos da biologia floral, buscando-se compreender as estratégias de polinização e interações florais;
- Avaliar o investimento da espécie na oferta dos recursos florais, quantificando a produção de néctar;
- Caracterizar o sistema reprodutivo da espécie realizando testes de polinização manual e avaliando o sucesso reprodutivo pela produção de frutos e germinação de sementes;
- Quantificar o potencial reprodutivo natural da espécie ao longo de um ano;
- Inventariar os visitantes florais e extra-florais, caracterizando o seu papel na polinização das flores, bem como detalhar seus comportamentos de forrageio.

3- Referências Bibliográficas

- Alves GM, Filho AR, Puchalski A, Reis MS, Nodari RO, Guerra MP. 2004. Allozymic markers and genetic characterization of natural population of *Vriesea friburguensis* var. *paludosa*, a bromeliad from the Atlantic Forest. *Plant Genetic Resources* 2: 23-28.
- Araújo AC, Fischer EA, Sazima M. 2004. As bromélias na região do Rio Verde. In: Estação da Juréia- Itatins. Ambiente físico, flora e fauna (OAV Marques, W Duleba, eds.). Holos, São Paulo.
- Bawa KS, Bulloch SH, Perry DR, Coville RE, Grayum MH. 1985. Reproduction biology of tropical lowland rain forest tree. II. Pollination system. *American Journal of Botany* 72: 346-356.
- Bennett BC, Baker MA, Gómez P. 2001. Ethnobotany of the Shuar of Eastern Ecuador. *Advances in Economic Botany* 14: 1-299
- Benzing DH. 2000. Bromeliaceae: profile of an adaptative radiation. Cambridge University Press, Cambridge.
- Bered F, Kaltchuk-Santos E, Palma-Silva C, Paggi GM. 2008. Bromélias – A beleza exótica do Novo Mundo. In: Barbieri RL e Stumpf ERT (Eds). *Origem e evolução de plantas cultivadas*. Embrapa Informação Tecnológica. Brasília – DF.
- Bernardello LM, Galetto L, Juliani HR. 1991. Floral Nectar, Nectary Structure and Pollinators in Some Argentinean Bromeliaceae. *Annals of Botany* 67: 401-411.
- Bigarella JJ, Becker RD, Santos GF. 2007. *Estrutura e origem das paisagens tropicais e subtropicais*. 2 ed. Editora da UFSC, Florianópolis.
- Braga IF. 2008. Bromeliaceae Juss. na Reserva Particular do Patrimônio Natural Luis Carlos Jurovsky Tamassia, Ouro Branco, Minas Gerais. Tese de Magister Scientiae, Universidade Federal de Viçosa. Minas Gerais - Brasil.
- Calasans CF, Malm O 1994. Using *Tillandsia usneoides* to monitor air pollution by Mercury. *Bromélia* 1: 7-10.

- Canela M BF, 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 pollinization of *Bromelia antiacantha* (Bromeliaceae) in the southeastern Brazil: ornithophilous *versus* melittophilous features. *Plant Biology* 7: 411-416.
- Cardoso EL, Oliveira H, Amaral JAM, Ker JC, Pereira NR, Santos RD, Tôsto SG, Spera ST, Carvalho Júnior W. 2000. Pedologia. In: Zoneamento ambiental da borda oeste do Pantanal: maciço do Urucum e adjacências (JSV SILVA, org.). Brasília DF, Embrapa Comunicação para Transferência de Tecnologia.
- Carmo FF, Campo IC, Jacobi CM. 2012. Cangas: ilhas de ferro estratégicas para a conservação. *Ciência Hoje* 295: 48-53.
- Coffani-Nunes JV. 2002. Bromélias. In: Simões LL e Lino CF (2002) Sustentável Mata Atlântica: a exploração de seus recursos florestais. Editora SENAC. São Paulo.
- Cogliatti-Carvalho L, Rocha CFD, Freitas AFN, Rocha-Pessôa TC. 2001. As Bromélias da Ilha Grande. *Bromélia* 6(1-4): 7-11.
- Cogliatti-Carvalho L, Rocha CFD. 2001. Spatial distribution and preferential substrate of *Neoregelia johannis* (Carrière) L.B. Smith (Bromeliaceae) in a disturbed area of Atlantic Rainforest at Ilha Grande, RJ, Brazil. *Revista Brasileira de Botânica* 24: 389-394.
- Conceição AA, Giulietti AM, Meirelles ST. 2007. Ilhas de vegetação em afloramentos de quartzito-arenito no Morro do Pai Inácio, Chapada Diamantina, Bahia, Brasil. *Acta Botanica Brasilica* 21(2): 335-347.
- Duarte AS, Vieira da Silva C, Puchalski A, Mantovani M, Silva JZ, Reis MS. 2007. Estrutura demográfica e produção de frutos de *Bromelia antiacantha* Bertol. *Revista Brasileira de Plantas Mediciniais* 9(3): 106-112.
- Faegri K, Van der Pijl L. 1980. The principles of pollination ecology. Pergamon Press, New York.

- Fischer EA, Araújo AC. 1995. Spatial organization of a bromeliad community in the Atlantic rainforest, southeastern Brazil. *Journal of Tropical Ecology* 11: 559-567.
- Fournier OLA. 1974. Un método cuantitativo para la medición de características fenológicas en árboles. *Turrialba* 24: 422-423.
- Forzza RC, Christiani AV, Wanderley MGL, Buzato S. 2003. *Encholirium* (Pitcarnioideae-Bromeliaceae): conhecimento atual e sugestões para conservação. *Vidalia* 1: 7-20.
- Foster MB. 1962. Lateral inflorescence in the Bromeliaceae II. *Bromeliad Society Bulletin* 12: 88-91.
- García-Suarez MD, Rico-Gray V, Serrano H. 2003. Distribution and abundance of *Tillandsia* sp. (Bromeliaceae) in the Zapotitlán Valley, Puebla, México. *Plant Ecology* 166: 207-215.
- Gardner JE. 1986. Invertebrate fauna from Missouri caves and springs. Conservation Commission of the State of Missouri, 72 p.
- Girelli M. 1994. Lajedos com gravuras na região de Corumbá, MS. Dissertação de Mestrado, Instituto Anchietano de Pesquisas/UNISINOS. São Leopoldo, RS.
- Givnish TJ, Barfuss MHJ, Van Ee B, Riina R, Schulte K, Horres R, Gonsiska PA, Jabaily RS, Crayn DM, Smith JAC, Winter K, Brown GK, Evans TM, Holst BK, Luther H, Till W, Zizka G, Berry PE, Sytsma KJ. 2011. Phylogeny, adaptive radiation, and historical biogeography in Bromeliaceae: insights from an eight-locus plastid phylogeny. *American Journal of Botany* 98(5): 872–895.
- Givnish TJ, Barfuss MHJ, Van Ee B, Riina R, Schulte K, Horres R, Gonsiska PA, Jabaily RS, Crayn DM, Smith JAC, Winter K, Brown GK, Evans TM, Holst BK, Luther H, Till W, Zizka G, Berry PE, Sytsma KJ. 2014. Adaptive radiation, correlated and contingent evolution, and net species diversification in Bromeliaceae. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 71: 55–78.
- Givnish TJ, Millam KC, Berry PE, Sytsma KJ. 2007. Phylogeny, adaptive radiation and historical biogeography of Bromeliaceae inferred from *ndhF* sequence data. *Aliso* 23: 3–26.

- Harms H. 1930. Bromeliaceae. *In* Engler & Prantl, Die Natürlichen Pflanzenfamilien ed. 2, 15a: 65-159.
- Jacobi CM, Carmo FF, Vincent RC, Stehmann JR. 2007. Plant communities on ironstone outcrops: a diverse and endangered Brazilian ecosystem. *Biodiversity and Conservation* 16: 2185-2200.
- Jacobi CM, Carmo FF, Vincent RC. 2008. Estudo fitossociológico de uma comunidade vegetal sobre canga como subsídio para a reabilitação de áreas mineradas no Quadrilátero Ferrífero, MG. *Revista Árvore* 32(2): 345-353
- 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(2): 2119-228
- Kessler M, Krömer T. 2000. Patterns and ecological correlates of pollination modes among bromeliad communities of Andean forests in Bolivia. *Plant Biology* 2: 659-669.
- Leme EM. 1997. *Canistrum* - Bromélias da Mata Atlântica. Rio de Janeiro: Salamandra.
- Leme EMC, Marigo LC. 1993. Bromélias na Natureza. Ed. Marigo Comunicações Visuais, 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(2): 487-500.
- Lieth H. 1974. Introduction to phenology and the modeling of seasonality. Phenology and seasonality modeling. In: Lieth H. (Org.). *Ecological Studies* 8. Berlin: Springer Verlag.
- Luther HE. 2012. An alphabetical list of bromeliad binomials. Thirteenth edition. Marie Selby Botanical Gardens and Bromeliad Society International.
- Martinelli G. 1997. Biologia reprodutiva de Bromeliaceae na Reserva Ecológica de Macaé de Cima. In: Serra de Macaé de Cima: Diversidade florística e conservação em Mata Atlântica. (H.C. Lima e R.R. Guedes-Bruni, eds.). Jardim Botânico do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro, 213-250.
- Martinelli G. 2000. The bromeliads of the Atlantic Forest. *Scientific American* 282(3): 86-93.

- Mantovani A, Morelletto LPC. 2000. Fenologia da floração, frutificação, mudança foliar e aspectos da biologia do palmito. In: Reis MS e Reis A. *Euterpe edulis* Martius – (Palmito) - biologia, conservação e manejo. Herbário Barbosa Rodrigues, Itajaí.
- Matos JZ. 2000. Ecologia de bromélias com ênfase em *Vriesea incurvata* Gaud. (Bromeliaceae), em áreas com vegetação primária e secundária da floresta tropical atlântica, no sul do Brasil. Dissertação de Mestrado. Universidade Federal de Santa Catarina, Florianópolis.
- Meirelles AS. 2011. Fenologia e ecologia da polinização de duas espécies Bromeliaceae na Ilha da Maromba, RJ. Dissertação de Mestrado. Universidade Federal Rural do Rio de Janeiro. Seropédica, Rio de Janeiro.
- Mondragón D, Durán R, Ramírez I, Valverde T. 2004. Temporal variation in the demography of the clonal epiphyte *Tillandsia brachycaulos* (Bromeliaceae) in the Yucatán Peninsula, Mexico. *Journal of Tropical Ecology* 20: 189-200.
- Morelletto LPC. 1995. As estações do ano na floresta, In: Morelletto LPC, Leitão-Filho HF (Eds.), *Ecologia e preservação de uma floresta tropical urbana: Reserva de Santa Genebra*. Editora da Unicamp, Campinas.
- Otárola MF, Rocca MA. 2014. Flores no tempo: a floração como uma fase da fenologia reprodutiva. In: Rech AR, Agostini K, Oliveira PE, Machado IC (2014) *Biologia da Polinização*. Editora Projeto Cultural, 1ª edição. Rio de Janeiro.
- Paggi GM, Sampaio JAT, Bruxel M, Zanella CM, Goetze M, Büttow MV, Palma-Silva C, Bered F. 2010. Seed dispersal and population structure in *Vriesea gigantea*, a bromeliad from the Brazilian Atlantic Rainforest. *Botanical Journal of the Linnean Society* 164: 317-325.
- Paula CC, Guarçoni EAE. 2007. *Neoglaziovia variegata*: a fiber-producing Brazilian bromeliad. *Journal of Botanical Sciences* 57(3): 119.
- Pedroni F, Sanchez M, Santos FA M. 2002. Fenologia da copaíba (*Copaifera langsdorffii* Desf. – Leguminosae, Cesalpiniodeae) em uma floresta semidecídua no sudeste do Brasil. *Revista Brasileira de Botânica* 25(2): 183-194.

- Porembski S, Barthlott W. 1999. *Pitcairnia feliciana*: the only indigenous African bromeliad. Harvard Papers in Botany 4: 175-184.
- Porembski S, Martinelli G, Ohlemüller R, Barthlott W. 1998. Diversity and ecology of saxicolous vegetation mats on inselbergs in the Brazilian Atlantic rainforest. Diversity and Distributions 4: 107-119.
- Pott A, Silva JSV, Salis SM, Pott VJ, Silva MP. 2000. Vegetação e uso da terra. In: Silva JSV (Ed.). Zoneamento ambiental da borda oeste do Pantanal: Maciço do Urucum e adjacências. Brasília: Embrapa Informação e Tecnologia.
- Ramalho M, Batista MA, Silva M. 2004. *Xylocopa* (Monoxylocopa) abbreviata Hurd e Moure (Hymenoptera: Apidae) e *Encholirium spectabile* (Bromeliaceae): uma associação estreita no semi-árido do Brasil tropical. Neotropical Entomology 33: 417-425.
- Reitz R. 1983. Bromeliáceas e a malária – bromélia endêmica. In: Reitz R. Flora Ilustrada Catarinense (Fasc. Brom.) Herbário Barbosa Rodrigues, Itajaí.
- Rocha CFD, Cogliatti-Carvalho L, Almeida DR, Freitas AFN. 1997. Bromélias: ampliadoras da biodiversidade. Bromélia 4: 7-10.
- Rundel PW, Dillon MO. 1998. Ecological patterns in the Bromeliaceae of the lomas formations of Coastal Chile and Peru. Plant Systematics and Evolution 212: 261-278.
- Sampaio MC, Picó FX, Scarano FR. 2005. Ramet demography of a nurse bromeliad in Brazilian restingas. American Journal of Botany 92: 674-681.
- Sazima I, Vogel S, Sazima M. 1989. Bat pollination of *Encholirium glaziovii*, a terrestrial bromeliad. Plant Systematics and Evolution 168: 167-179.
- Sazima I, Buzato S, Sazima M. 1996. An assemblage of hummingbird – pollinated flowers in a montane forest in southeastern Brazil. Botanica Acta 109(2): 149-160.
- Sazima M, Buzato S, Sazima I. 1995. Polinização de *Vriesea* por morcegos no sudeste brasileiro. Bromélia 2: 29-37.

- Sazima M, Buzato S, Sazima I. 2000. Polinização por beija-flores em *Nidularium* e gêneros relacionados. In: Leme EMC. *Nidularium*: Bromélias da Mata Atlântica. Sextante Artes, Rio de Janeiro.
- Schultz A. 1990. Introdução à botânica sistemática. Sagra. Porto Alegre.
- Schütz N. 2014. *Deuterocohnia meiziana* (Bromeliaceae): subspecies classification and the description of the new subspecies *D. meiziana* subsp. *vogtii* from northern Paraguay. *Phytotaxa* 162(1): 018-030.
- Seine R, Becker U, Porembski S, Follmann G, Barthlott W. 1998. Vegetation of inselbergs in Zimbabwe. *Edinburgh Journal of Botany* 55: 267-293.
- Sick H. 1984. *Ornitologia Brasileira, uma introdução*. Editora Universidade de Brasília. Brasília.
- Siqueira-Filho JA. 1998. Biologia floral of *Hohenbergia ridleyi* (Baker) Mez. *Bromélia* 5: 3-13.
- Siqueira-Filho JA de, Machado ICS. 2001. Biologia reprodutiva de *Canistrum aurantiacum* E. Morren (Bromeliaceae) em remanescente da Floresta Atlântica, Nordeste do Brasil. *Acta Botanica Brasilica* 15(3): 427-443.
- Siqueira-Filho JA, Machado ICS. 2006. Floração e polinização das bromélias da Mata Atlântica nordestina. In: Siqueira-Filho JA, Leme EMC. *Fragmentos de Mata Atlântica do Nordeste; biodiversidade, conservação e suas bromélias*. Andrea Jakobsson Estúdio. Rio de Janeiro.
- Smith LB, Downs RJ. 1974. Bromeliaceae (Pitcarnioideae). *Flora Neotropica Monografia* 14(1): 1-662.
- Smith LB, Downs RJ. 1977. Tillandsioideae (Bromeliaceae). *Flora Neotropica Monografia* 14(2): 663-1492.
- Snow DW, Snow B. 1980. Feeding ecology of hummingbirds in the Serra do Mar, southeastern Brasil. *El Hornero* 12: 286-296.
- Snow DW, Teixeira DL. 1982. Hummingbirds and their flowers in the coastal mountains of southeastern Brazil. *Journal für Ornithology* 123(4): 446-450.

- Stiles FG, Freeman CE. 1993. Patterns in floral nectar characteristics of some bird visited plant species from Costa Rica. *Biotropica* 25: 191-205.
- Takahasi A, Meirelles ST. 2014. Ecologia da vegetação herbácea de bancadas lateríticas (cangas) em Corumbá, MS, Brasil. *Hoehnea* 41(4): 515-528.
- Talora DC, Morellato LPC. 2000. Fenologia de espécies arbóreas em floresta de planície litorânea do sudeste do Brasil. *Revista Brasileira de Botânica* 23: 13-26.
- Varadarajan GS, Brown GK. 1988. Morphological variation of some features of subfamily Pitcairnioideae (Bromeliaceae) and their significance in pollination biology. *Botanical Gazette* 14(9): 82-91.
- 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, Coffani-Nunes JV, Paggi GM, Costa AF. 2016. Check list of Bromeliaceae from Mato Grosso do Sul, Brazil. *Iheringia. Série Botânica* (In press).
- Villegas AC. 2001. Spatial and temporal variability in clonal reproduction of *Aechmea magdalenae*, a tropical understory herb. *Biotropica* 33: 48-59.
- Vosgueritchian SB, Buzato S. 2006. Reprodução sexuada de *Dychia tuberosa* (Vell.) Beer (Bromeliaceae) Pitcairnioideae e interação planta-animal. *Revista Brasileira de Botânica* 29(3): 433-442.
- 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.
- Zanella CM, Janke A, Palma-Silva C, Kaltchuk-Santos E, Pinheiro FG, Paggi GM, Soares LES, Goetze M, Büttow MV, Bered F. 2012. Genetics, Evolution, and Conservation of Bromeliaceae. *Genetics and Molecular Biology* 35(4): 1020-1026.

Zomlefer WB. 1994. Guide to Flowering Plant Families. University of North Carolina Press,
Chapel Hill.

4- Artigo

Ecologia reprodutiva de *Deuterocohnia meziana* Kuntze ex Mez: uma bromélia clonal e auto-incompatível do Centro-Oeste brasileiro

Artigo a ser submetido à revista *American Journal of Botany*

Ecologia reprodutiva de *Deuterocohnia meziana* Kuntze ex Mez: uma bromélia clonal e auto-incompatível do Centro-Oeste brasileiro¹

Kelly C. R. de Arruda^{2,3}, Maurício Lenzi³, Adriana Takahasi⁴ e Gecele M. Paggi^{2,3,5}

²Universidade Federal de Mato Grosso do Sul, Centro de Ciências Biológicas e da Saúde, Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal, Campo Grande, MS, Brasil.

³Universidade Federal de Mato Grosso do Sul, *Campus* do Pantanal, Laboratório de Genética e Laboratório de Ecologia, Corumbá, MS, Brasil.

⁴Universidade Federal de Mato Grosso do Sul, *Campus* do Pantanal, Laboratório de Botânica, Corumbá, MS, Brasil.

¹ Artigo submetido _____; revisão aceito _____.

Os autores agradecem ao Programa de Pós Graduação em Biologia Vegetal, à Universidade Federal de Mato Grosso do Sul/*Campus* do Pantanal, à Deborah Cainelli, ao Dr. André Sezerino da Estação Experimental de Caçador/SC pela identificação das abelhas, ao Dr. Benedito Cortês Lopes da Universidade Federal de Santa Catarina pela identificação das formigas, e ao Dr. Cristiano Agra Iserhard da Universidade Federal de Pelotas, pela identificação das borboletas. Os autores também agradecem a Capes pela concessão da bolsa e a FUNDECT pelo apoio financeiro através de projetos aprovados pelos Editais Chamada FUNDECT/CNPq N° 03/2009 – DCR Chamada FUNDECT/CNPq N° 05/2011 – PPP.

⁵ Autor para correspondência: (e-mail: gecele.paggi@ufms.br)

Título resumido: Ecologia Reprodutiva de *D. meziana*

Resumo

- *Premissa do estudo:* Compreender a fenologia, biologia floral, sistema reprodutivo e a distribuição dos recursos aos polinizadores nos permite entender os processos reprodutivos das plantas, bem como, auxilia na interpretação das interações ecológicas entre espécies.
- *Métodos:* Nesse estudo, foi avaliada a fenologia e a ecologia reprodutiva de *Deuterocohnia meziana*. Para caracterizar o sistema reprodutivo foram conduzidos cinco tratamentos de polinização.
- *Principais resultados:* *Deuterocohnia meziana* apresentou dois picos de floração, nos meses de fevereiro e agosto, a espécie é xenogâmica e auto-incompatível produzindo frutos apenas nos testes de polinização livre e cruzada. Após o período reprodutivo sexuado a espécie investe na reprodução assexuada. O estigma encontrou-se receptivo durante toda a antese e os grãos de pólen apresentaram alta viabilidade. A espécie apresenta dois tipos de inflorescência, jovem e perene, de acordo com seu posicionamento nas rosetas, abrindo por dia uma média de $13,1 \pm 15,0$ flores nas inflorescências jovens e uma média de $3,6 \pm 3,5$ nas inflorescências perenes. *D. meziana* produz maior quantidade de néctar, em média $10,4 \pm 2,9$ μ l no período matutino. Observou-se, também, a liberação de néctar extrafloral na base das corolas florais. As flores de *D. meziana* são visitadas por beija flores, abelhas, borboletas e formigas, porém apenas os beija-flores e as abelhas atuam como polinizadores efetivos.
- *Conclusões:* *Deuterocohnia meziana* apresenta um padrão de floração regular, com disponibilidade regular de flores, contínua ao longo do ano, facilitando a manutenção de seus agentes polinizadores. A auto-incompatibilidade apresentada pela espécie indica a necessidade de grãos de pólen exógenos e ação de polinizadores para a formação de frutos.

Palavras-chaves: biologia da polinização; Pitcairnioideae; sistema reprodutivo

Abstract

- *Premise of the study:* Understanding phenology, floral biology, reproductive system and the distribution of resources to pollinators allows us to understand the reproductive processes of plants, as well as assists in the interpretation of ecological interactions among species.
- *Methods:* This study was conducted phenology and reproductive ecology of *Deuterocohnia meiziana*. To characterize the reproductive system pollination were conducted five treatments.
- *Key results:* *Deuterocohnia meiziana* presented two flowering peaks in the months of february and august, the species is self-incompatible xenogamic and bearing fruit only in open pollinated and cross tests. After the breeding period sexed species invests in asexual reproduction. Stigma met receptive throughout anthesis and pollen grains showed high viability. The species has two types of inflorescence, young and perennial, according to its position in the rosettes, opening day for an average of 13.1 ± 15.0 flowers in young inflorescences and an average of 3.6 ± 3.5 in inflorescences perennials. *D. meiziana* produces higher amount of nectar on average 10.4 ± 2.9 μ l in the morning. It was observed, too, the release extrafloral nectar at the base of flower corollas. The flowers of *D. meiziana* are visited by hummingbirds, bees, butterflies and ants, that only kiss the flowers and bees act as pollinators.
- *Conclusions:* *Deuterocohnia meiziana* shows a pattern of regular flowering, with regular availability of flowers, continuous throughout the year, facilitating the maintenance of their pollinators. Self-incompatibility presented by species indicates the need for exogenous pollen and pollinators of action for the formation of fruit.

Keywords: Pitcairnioideae; mating system; pollination biology

INTRODUÇÃO

Os dados fenológicos permitem compreender as fases do ciclo de vida dos organismos, as respostas às condições climáticas e edáficas de acordo com a região e contribuem para o entendimento dos ritmos de reprodução das plantas, da organização temporal dos recursos dentro das comunidades e sobre o ciclo de vida dos animais que dependem das plantas para alimentação, como polinizadores, herbívoros e dispersores (Fournier, 1974; Morellato, 1995; Talora e Morellato, 2000). Dessa forma, compreender a fenologia, organização e distribuição dos recursos aos polinizadores permite não só o entendimento dos processos reprodutivos das plantas, mas também, padrões de interação com a fauna associada (Meirelles, 2011). Estudos sobre fenologia e polinização de bromélias realizados nos últimos anos confirmam a importância dessas plantas pela variada cadeia de interações com animais e plantas associados (Araújo et al., 1994; Fischer, 1994; Martinelli, 1997; Varassin e Sazima, 2000; Nara e Webber, 2002; Siqueira-Filho, 2003; Kaehler et al., 2005; Marques e Lemos-Filho, 2008; Kamke, 2009; Santana e Machado, 2010; Nunes-Freitas e Rocha, 2011). Tais estudos são fundamentais para se entender a organização da comunidade e como ocorre a disponibilidade de recursos aos polinizadores ao longo do ano (Siqueira-Filho, 2003; Santana e Machado, 2010).

Além da fenologia, o estudo do sistema reprodutivo também auxilia na interpretação das interações ecológicas entre espécies. É conhecido que as espécies auto-incompatíveis são dependentes de polinizadores e, também, mesmo as espécies geneticamente autocompatíveis apresentam diferentes mecanismos florais que evitam a ocorrência de autopolinização espontânea (Siqueira-Filho e Machado, 2001; Wendt et al., 2001; Canela e Sazima, 2003; Paggi et al., 2013).

Na família Bromeliaceae a auto-incompatibilidade não é muito comum (Canela e Sazima, 2003), porém já foram descritas complexas interações entre bromélias e seus polinizadores (Zanella et al., 2012). Bromeliaceae está entre as poucas famílias em que a polinização por vertebrados predomina sobre a polinização por insetos (Sazima et al., 1989), mas a melitofilia (Siqueira-Filho,

1998; Wendt et al., 2001; Araújo et al., 2004, Lenzi et al. 2006), a psicofilia (Varassin e Sazima, 2000; Lenzi et al., 2006) e a quiropterofilia (Sazima et al., 1989; Sazima et al., 1995) também ocorrem. Além disso, algumas espécies visitadas por beija-flores também apresentam visitaç o por insetos e/ou morcegos, sendo que muitas vezes diferentes grupos (guildas) participam dos processos de polinizaç o (Kessler e Kr mer, 2000; Canela e Sazima, 2005).

Em Bromeliaceae   comum ocorrer a combinaç o entre dois modos de reproduç o: via produç o de sementes que envolve a fus o de gametas e via propagaç o clonal (Benzing 2000). Alguns estudos t m indicado que a principal forma de recrutamento de indiv duos   via propagaç o vegetativa (Villegas 2001, Garc a-Suarez et al. 2003, Alves et al. 2004, Mondrag n et al. 2004, Sampaio et al. 2005, Duarte et al. 2007). Contudo, ambas as formas possuem grande import ncia (Cogliatti-Carvalho & Rocha 2001, Paggi et al. 2010, Zanella et al. 2012). A reproduç o assexuada pode ser importante para o sucesso reprodutivo da esp cie em locais onde a reproduç o sexual est  sujeita a limitaç es fisiol gicas (Silvertown, 2008). Por outro lado, populaç es com alta frequ ncia de clones s o menos h beis a responder adaptativamente a mudanç as ambientais, al m de poder reduzir o tamanho efetivo de uma populaç o, permitindo a fixa o de alelos delet rios que podem contribuir para a extinç o da esp cie (Holsinger, 2000).

Existem aproximadamente tr s mil esp cies distribu das em 58 g neros e oito subfam lias em Bromeliaceae (Givnish et al., 2011), as quais est o distribu das na Am rica Tropical e Subtropical com exceç o de uma esp cie *Pitcairnia feliciana* (A. Chev.) Harms e Mildbr. descoberta no oeste da  frica, na regi o da Guin  (Porembski e Barthlott, 1999, Givnish et al. 2014). Pitcairnioideae, uma das oito subfam lias de Bromeliaceae, possui 16 g neros e aproximadamente 670 esp cies (Luther, 2012), a maioria das esp cies encontra-se distribu das no sul da Bol via, norte da Argentina e Brasil com algumas ocorrendo no Paraguai, Peru e Chile (Sch tz, 2014). *Deuterocohnia*   um dos g neros pertencentes   subfam lia Pitcairnioideae, possui 17 esp cies, todas adaptadas a ambientes  ridos (Smith e Downs, 1974; Sch tz, 2014).

Nas bancadas lateríticas do Planalto Residual do Urucum em Corumbá, Mato Grosso do Sul, ocorre a espécie *Deuterocohnia meziana* subsp. *meziana* (Shütz, 2014), a qual é o objeto de estudo do presente trabalho. Entretanto, nesse estudo, trataremos essa espécie apenas como *Deuterocohnia meziana* Kuntze ex Mez. Devido à importância da conservação da flora das bancadas lateríticas de Corumbá-MS, tanto pelo seu caráter insular quanto pela escassez de informações sobre este ecossistema (Takahasi e Meirelles, 2014), o objetivo do presente estudo foi estudar a ecologia reprodutiva de uma espécie endêmica desta região central da América do Sul, avaliando aspectos como: fenologia, biologia floral, sistema preferencial de reprodução e interações com a fauna polinizadora.

MATERIAL E MÉTODOS

Espécie de estudo— *Deuterocohnia meziana* é a única espécie do gênero que ocorre no Brasil (Smith e Downs, 1974; Schütz, 2014; Versieux et al., 2016). Indivíduos das diferentes populações de *D. meziana* variam em relação ao tamanho das folhas e características das flores, suas sépalas e pétalas podem apresentar vários tons de cor, como rosa, avermelhado, laranja ou amarelo e as pétalas sempre exibem o ápice esverdeado (Benzing, 2000; Schütz, 2014) (Fig. 3A). Assim a ampla variação entre as populações desta espécie, pode ser distinguida, morfológicamente bem como geográfica e ecologicamente (Schütz, 2014). São polinizadas principalmente por beija-flores e eventualmente por insetos (Benzing 2000), apresentam hercogamia de aproximação, ou seja, o estigma se posiciona acima das anteras e das pétalas, evitando assim a autopolinização, possuem fruto capsular e sementes aladas (Shütz, 2014). *Deuterocohnia meziana* possui inflorescência lenhosa e um câmbio meristemático semelhante ao encontrado em plantas dicotiledôneas, sendo considerada uma característica do gênero (Foster, 1962; Harms, 1930; Smith e Downs, 1974), a qual permite que a inflorescência permaneça ativa por um longo período, mesmo após sua primeira floração que ocorre após o início de cada estação chuvosa (Foster, 1962; Smith e Downs, 1974). A

inflorescência lenhosa de *D. meiziana*, já foi relatada com flores continuamente ao longo de um período de 6-8 anos (Foster, 1962).

Área de estudo— A coleta de dados foi realizada em uma população natural de *D. meiziana* localizada na bancada laterítica do Parque Natural Municipal de Piraputangas (PNMP), que possui área total de 1.300 ha. O PNMP localiza-se a 25 quilômetros da área urbana de Corumbá-MS, próximo a Morraria do Planalto Residual Urucum (19°14'36,6" S e 57°38'19,1" O, Fig. 1). Essa população foi escolhida por estar localizada em uma área distante da cidade, sem a influência de ações antrópicas e também por ser de fácil acesso e conter grande quantidade de indivíduos da espécie.

O clima de Corumbá é do tipo Awa, segundo a classificação de Köppen, correspondendo a um clima tropical megatérmico, com inverno seco e chuvas no verão (Soriano, 2000). A precipitação média anual é de 1070 mm e a temperatura média anual é de 25,1 °C, oscilando entre 21,4 e 25,1 °C (Soriano, 2000).

Fenologia reprodutiva— Para as análises de fenologia foram acompanhados, ao longo de 13 meses (março de 2015 à março de 2016), mensalmente 12 agrupamentos de indivíduos de *D. meiziana*, em uma área total de 135,7 m². Estes agrupamentos foram avaliados durante o período de um ano considerando os seguintes aspectos: período de floração, definido quando mais da metade dos indivíduos se apresentaram com flor; número e local na planta da emissão de brotos (clones); número de inflorescências jovens e perenes e o de flores abertas por dia e por inflorescência. O padrão de floração de *D. meiziana*, foi classificado segundo Newstrom et. al (1994) e a disponibilidade de flores, classificado segundo Gentry (1974). As inflorescências foram classificadas como jovens ou perenes, utilizando como critério de diferenciação o posicionamento da inflorescência na planta. A inflorescência jovem é emitida na posição apical da roseta foliar (Fig. 3C); a inflorescência perene encontra-se posicionada na posição basal (Fig. 3D).

Biologia floral— Características da antese— Foram marcados 10 botões de indivíduos diferentes, em pré-antese, os quais foram observados durante o período de antese para determinar o horário de abertura das flores e o tempo de duração.

Receptividade do estigma— A receptividade do estigma foi testada quimicamente em diferentes intervalos de tempo, a cada hora, durante a antese (n=20). Cada estigma foi utilizado apenas uma vez para a análise da receptividade. As flores foram ensacadas e foi medida a atividade da catalase utilizando H₂O₂ (volume 10%) nas papilas receptivas, onde ocorre liberação de O₂ na superfície do estigma receptivo (Zeisler, 1938).

Viabilidade do pólen— A viabilidade polínica foi testada com metodologia adaptada de Dantas et al. (2005) mediante a germinação *in vitro*, bem como a emissão do tubo polínico em meio de cultura contendo diferentes concentrações de sacarose. Foi coletado o pólen de flores em início de antese (n=40), e distribuídos de forma homogênea em placas de Petri de 9 cm de diâmetro, contendo 35 ml de meio solidificado com 0,8% de ágar e pH ajustado para 7,0, com variação na concentração de sacarose 0, 10, 20 e 40%. Para cada meio de cultura foi utilizado uma amostra composta por pólen de 10 flores. A avaliação dos grãos de pólen germinados foi feita meia hora após a incubação e, em seguida, de hora em hora, totalizando cinco horas. A última avaliação ocorreu 24 horas após a incubação dos grãos de pólen. Foi considerada a porcentagem de germinação *in vitro* (GIV) sendo contabilizados 100 grãos de pólen em cada uma das concentrações de sacarose. Os grãos de pólen foram considerados germinados quando o seu tubo polínico atingiu comprimento maior que o seu diâmetro, conforme a metodologia sugerida por Cook e Stanley (1960).

Produção de néctar— Foram feitas duas medidas de volume de néctar, uma para obter o volume de néctar acumulado por 12 horas e outra para avaliar a interferência dos polinizadores ao longo do dia. Durante o período de floração, foi quantificado o volume de néctar produzido (n=30) com o auxílio de microcapilares com capacidade de 20 µL. A concentração de açúcares no néctar foi caracterizada com o auxílio de um refratômetro portátil com escala de zero a 30° BRIX. Para

obter o volume de néctar acumulado durante o período de 12 horas, 20 flores foram ensacadas em pré-antese no período das 18h até às 6h do dia seguinte, para impedir a remoção de néctar por polinizadores, o néctar acumulado foi coletado no início da antese e o seu volume e concentração quantificados. Para avaliar o efeito do néctar acumulado ao longo do dia, levando em consideração a interferência do forrageamento dos visitantes florais (*standing-crop*), este foi coletado em intervalos de 2 horas, das 7h às 17h, em flores previamente ensacadas (n=20), esgotando-se o néctar de cada flor a cada intervalo. A caracterização foi feita através da quantificação da produção de néctar, foi utilizada a metodologia proposta por Dafni (1992): $VN = (CN \times VM) / CM$, onde: VN = volume de néctar (mm); CN = comprimento da coluna do capilar; VM = volume do capilar calibrado; CM = comprimento do microcapilar.

Produção de flores e frutos (potencial reprodutivo anual) sobre inflorescências perenes—

Foram realizadas contagens do número de flores, frutos e emissão de ramos por planta em 18 indivíduos, quinzenalmente, de maio de 2015 a janeiro de 2016. Foi calculada a média, desvio padrão, porcentagem e a razão fruto/flor para a produção de flores e frutos formados, para avaliar a taxa de frutificação.

Produção de sementes por fruto— Foram coletados frutos (n=30) de diferentes indivíduos e contabilizado o número de sementes formadas. A contagem das sementes foi realizada em apenas um dos três locos do fruto, este número foi multiplicado por três e dividido pelo número total de frutos analisados (n=30) para obter a média de sementes formadas por fruto.

Biologia Reprodutiva— Testes de polinização— Os experimentos de polinização foram realizados adaptando-se as metodologias propostas por Lenzi et al. (2006) e Rogalski et al. (2009), da seguinte forma: 1) Controle (n=120): flores não manipuladas sendo apenas o seu desenvolvimento acompanhado durante toda a sua duração; 2) Autopolinização manual (autocompatibilidade) (n=50): flores autopolinizadas manualmente, com o pólen da própria flor, e ensacadas para se evitar a contaminação por pólen exógeno; 3) Autopolinização espontânea

(autogamia) (n=50): flores ensacadas para se verificar a capacidade de autopolinização independentemente da ação de agentes polinizadores; 4) Polinização cruzada manual (n=120): flores emasculadas e polinizadas manualmente com pólen de flores de indivíduos de agrupamentos distintos e ensacadas novamente; 5) Teste de agamospermia ou apomixia (n=50): flores emasculadas (retirada de anteras e estigma) e ensacadas. As diferenças estatísticas na produção de frutos entre os diferentes tratamentos de polinização foram analisadas pelo teste *t* de Student, com 95% de confiabilidade pelo programa R (versão 3.1.2).

Foi calculado o índice de eficiência reprodutiva (IER, Oliveira e Gibbs 2000), para estimar a eficácia das polinizações naturais, que é a razão entre frutos formados pelo controle e pela polinização cruzada manual (Sobrevila e Arroyo, 1982).

Germinação de sementes— A viabilidade das sementes foi testada através de germinação de sementes oriundas dos diferentes testes de polinização. A germinação foi conduzida em sala de crescimento sob fotoperíodo de 12 horas (Lenzi et al., 2006; Kriek, 2008). O delineamento experimental foi inteiramente casualizado, totalizando 300 sementes, em seis repetições, por tratamento. A germinação foi definida quando a emergência do cotilédone atingiu duas vezes maior que o diâmetro da semente. As diferenças estatísticas na germinação de sementes entre os diferentes tratamentos de polinização foram analisadas pelo teste *t* de Student, com 95% de confiabilidade utilizando o programa R (versão 3.1.2), esse teste foi aplicado devido ao fato de apenas o teste de polinização cruzada manual e polinização livre apresentarem resultados com a formação de frutos.

Ecologia da Polinização— As observações dos visitantes florais foram desenvolvidas a partir de observações naturalísticas (Lehner, 1979; Proctor et al., 1996; Siqueira-Filho e Machado, 2001; Lenzi e Orth, 2004; Rogalski et al., 2009), em horários variados do dia, das 06 às 18 horas, totalizando 30 horas de observações distribuídas ao longo de todo o período de floração em diferentes períodos do dia. A identificação dos possíveis polinizadores foi complementada pela análise de fotografias (Siqueira-Filho e Machado, 2001; Sigrist e Sazima, 2002; Teixeira e

Machado, 2000, 2004; Amorim e Oliveira, 2006) comparadas com a literatura disponível e consulta a especialistas nos diferentes grupos. Durante as observações, foram registrados: o período, a duração, a frequência, o recurso coletado e o comportamento dos possíveis polinizadores, além da permanência ou não nas proximidades das plantas, bem como suas interações com indivíduos da mesma ou de outras espécies (Araújo et al., 1994; Siqueira-Filho, 1998; Siqueira-Filho e Machado, 2001; Rogalski, 2009). Os beija-flores foram observados com o auxílio de binóculos e fotografados, para posterior comparação com a literatura disponível (Frisch e Frisch, 2005; <http://www.wikiaves.com/>). As abelhas, formigas e borboletas foram coletadas com auxílio de redes entomológicas e identificadas por especialistas.

RESULTADOS

Fenologia reprodutiva— Durante o período de avaliações fenológicas constatou-se que *D. meziana* apresenta dois picos de floração, apesar desses picos, a floração é contínua. O primeiro pico de floração com início no mês de fevereiro estendendo-se até abril, sendo constituído em sua maioria por inflorescências jovens e o segundo mais intenso com início no final do mês de agosto estendendo-se até outubro, sendo constituído em sua maioria por inflorescências perenes (Tabela 1). *Deuterocohnia meziana* apresenta um padrão de floração contínuo, segundo Newstrom et al. (1994), com disponibilidade regular (ou *steady state*) de flores, segundo Gentry (1974), sendo contínuo ao longo do ano, porém com poucas flores em seus indivíduos (Fig. 2), ocorrendo sobreposição de fenofases (botões, flores e frutos) (Fig. 3A).

Após o período reprodutivo sexuado a espécie investe massivamente na reprodução assexuada emitindo brotos vegetativos (clones) (Fig. 3B), podendo emitir de uma única só vez um (28%), dois (58%) ou três (14%) brotos por roseta (n=50).

As inflorescências permanecem ativas, podendo florescer outras vezes ao longo do ano, em ramificações secundárias (Tabela 3). Foi observado um período reprodutivo sexuado prolongado sobreposto por um período reprodutivo assexuado curto (vegetativo) (Fig. 2).

Biologia floral— *Deuterocohnia meziana* possui um período de pré-antese, onde ocorre a emissão do estigma para fora do botão, com duração de três dias. Sua antese, com abertura da flor, ocorre entre 6 e 7h da manhã com duração de 24 h até o fechamento total das pétalas (senescência completa). A média de flores abertas por dia nas inflorescências jovens foi de $13,1 \pm 15,0$ (n= 74), e nas inflorescências perenes foi de $3,6 \pm 3,5$ (n= 74). A sequência de abertura das flores acontece da base do escapo em direção ao ápice, padrão esse também estendido para as ramificações. O maior número de flores abertas na população foi constatado no mês de agosto ($26,3 \pm 35,6$), sendo proporcional com o maior número de inflorescências perenes reprodutivas (Tabela 1).

O estigma encontra-se receptivo durante toda a antese (Fig. 4A) e está posicionado acima das anteras durante todas as fases da flor. Os grãos de pólen permanecem disponíveis apenas no período matutino.

O teste de viabilidade polínica mostrou baixo percentual de germinação dos grãos de pólen (2%) na ausência de sacarose. Houve maior taxa de germinação (70 e 77%) à medida que a concentração de sacarose foi aumentando (10 e 20%) (Fig. 4B e C). Contudo, no tratamento de 40% de sacarose a germinação dos grãos de pólen ocorreu em somente 8% do material analisado.

Deuterocohnia meziana produz maior quantidade de néctar, em média $10,4 \pm 3,2$ μ l, no início de sua antese, às 8h da manhã. A espécie continua produzindo néctar ao longo do período matutino, contudo foi decrescendo até ficar ausente, entre as 14 e 17h. A concentração de açúcar no néctar foi proporcional com o volume produzido, tendo em média $23,4 \pm 3,1$ °Brix, no início da antese (8h), havendo decréscimo em sua concentração ao longo de sua produção (Tabela 2).

Foi observado, também, que *D. meiziana* libera gotas de um líquido açucarado extrafloral próximo da base da corola e nas pétalas, desde o estágio de botão floral até a senescência da flor (Fig 6F).

Quanto ao potencial reprodutivo das inflorescências perenes (n= 18), a espécie mostrou maior produção de flores nos meses de agosto, em média $13 \pm 9,3$ e setembro, em média $18 \pm 9,9$, coincidindo com seu segundo pico anual de floração. A maior taxa de frutificação (97%) foi no mês de dezembro coincidindo com o final do segundo pico anual de floração, constituído na maioria por inflorescências perenes (Tabela 3). Foi observado que *D. meiziana* apresentou uma elevada taxa de produção de flores, e uma menor produção de frutos ao longo dos meses, exceto no mês de dezembro. Entretanto, ao longo de todo o ano as inflorescências produziram flores e frutos, constituindo-se em uma floração contínua (Tabela 3).

Biologia Reprodutiva— Com relação ao sistema reprodutivo, os resultados revelaram que *D. meiziana* é auto-incompatível e xenogâmica e (Tabela 4), ou seja, a espécie necessita obrigatoriamente de grãos de pólen exógenos e da ação de polinizadores para que ocorra a fecundação cruzada.

Houve formação de frutos apenas no teste de polinização cruzada manual (92 %) e polinização livre (51%), os quais diferiram significativamente ($t = -3,44$; $p < 0,001$). O percentual para o índice de eficiência reprodutiva (IRE) foi baixo (0,55 %). Não houve formação de frutos nos experimentos de autopolinização manual, autopolinização espontânea e apomixia (Tabela 4).

A espécie produziu em média $344 \pm 96,7$ sementes por fruto no teste de polinização livre e 275 ± 142 no teste de polinização cruzada manual. As sementes começam a germinar após 48 horas, com melhor observação do cotilédone após 96 horas. A polinização cruzada manual produz uma elevada taxa de produção de frutos, porém com menor produção de sementes e menor viabilidade de germinação (48%) comparada à polinização livre (Tabela 4). No teste de polinização livre, a espécie apresentou uma menor taxa de produção de frutos, entretanto teve maior produção

de sementes e uma maior taxa de germinação (63%). Não houve diferença significativa entre as taxas de germinação da polinização cruzada manual e polinização livre realizada pelo teste *t* de Student ($t = -24,1; p = -2,2$) (Tabela 4).

Ecologia da Polinização— Visitantes florais— As flores de *D. meiziana* são visitadas por beija-flores, abelhas, borboletas e formigas, porém apenas os beija-flores e as abelhas atuam como polinizadores efetivos fazendo contato com as estruturas reprodutivas da flor, sendo assim a espécie pode ser classificada como generalista, com flor ornitófila, polinizada também por abelhas.

As espécies de beija-flores observadas durante o período de estudo pertencem à família Trochilidae: *Chlorostilbon lucidus* (Shaw, 1812) e *Hylocharis chrysura* (Shaw, 1812). Ambos possuem comportamento de visita semelhante entre si, são territorialistas, pairam defronte à flor e introduzem o bico no tubo da corola para acessar o néctar (Fig. 5C e D). Nessa ocasião contatam o estigma e as anteras com a porção superior do bico e/ou frente, visitando diversas flores do mesmo agrupamento ou de agrupamentos próximos. Entretanto, *C. lucidus* possui um maior campo de forrageamento também visitando agrupamentos distantes e tendo um comportamento “trapliner”, visitando os mesmos agrupamentos em intervalos de 30 minutos, pousando em árvores, arbustos ou na própria inflorescência algumas vezes durante a visita (Fig. 5A). *Hylocharis chrysura* possui um comportamento mais territorialista, visitando diversas flores do mesmo ou de agrupamentos próximos, e após as visitas, pousam em alguma árvore, arbusto ou na própria inflorescência (Fig. 5B) marcando seu território e voltam a visitar os mesmos agrupamentos, com intervalo médio de 5 minutos.

As espécies de abelhas identificadas pertencem à família Apidae, subfamília Apinae, tribo Apini e subtribo Apina: *Apis mellifera* (Linnaeus, 1758), uma espécie exótica, e subfamília Apoidea, tribo Bombini: *Bombus morio* (Swederus, 1787). Ambas são polinizadores legítimos, pois ao visitarem as flores, tocam as estruturas reprodutivas (estigma e anteras) durante o forrageamento do néctar floral e coleta de grãos de pólen, neste último caso mais frequente em *A. mellifera*.

Dentre as abelhas, a espécie *B. morio* é a mais frequente, fazendo visitas legítimas às flores de *D. meziana*. Ao pousar na flor, a abelha introduz a glossa no tubo floral e o primeiro par de pernas na base da corola para apoiar-se durante a coleta do néctar, depositando assim pólen no abdômen e tocando o estigma (Fig. 6B). Durante esse processo, o indivíduo força as peças florais para adentrar mais no tubo floral, causando o deslocamento das pétalas, pistilo e estames (Fig. 6C). Esta abelha possui um campo maior de forrageamento, visitando diversos agrupamentos a longas distâncias bem como visita várias flores por inflorescência e várias inflorescências por agrupamento, permanecendo cerca de 5s em cada flor.

Apis mellifera (Fig. 6A) atua como polinizadora, pois transfere pólen entre as flores, entretanto, foi observada em baixa frequência. Esta abelha durante as visitas coleta pólen ocorre mais frequentemente pela manhã, porém foi avistada durante todo o dia começando a partir das 8h e terminando às 17h. *Apis mellifera* visita todas as flores da mesma inflorescência, permanecendo cerca de 10s em cada flor, e do mesmo agrupamento de plantas, bem como aquelas de agrupamentos vizinhos.

Representantes da família Pieridae, *Phoebis sennae marcellina* (Cramer, 1777), foram registrados com visitantes florais, sem que houvesse contato com as estruturas reprodutivas (Fig. 6D), portanto considerados visitantes florais indeterminados.

Foram registrados também outros visitantes florais representantes da família Formicidae, subfamília Formicinae: *Camponotus rufipes* (Fabricius, 1775), subfamília Dolichoderinae: *Dorymyrmex* sp., e subfamília Myrmicinae: *Pheidole* sp. Todas estas espécies foram consideradas apenas visitantes florais indeterminados, pois não foram registradas visitas legítimas a flor, apenas a coleta de néctar extrafloral, sem que houvesse contato com as estruturas reprodutivas (Fig. 6E).

DISCUSSÃO

Fenologia e biologia reprodutiva

Deuterocohnia meziana apresentou padrão de floração contínuo (Newstrom et al., 1994), com disponibilidade regular (ou *steady state*) de flores segundo Gentry (1974). A disponibilidade regular de floração foi observada em outras espécies de bromélias de diferentes biomas, como em *Canistrum aurantiacum* E. Morren (Siqueira-Filho e Machado, 2001), *Aechmea lindenii* (E. Morren) Baker var. *lindenii* (Lenzi et al., 2006), *Aechmea caudata* Lindl. (Kamke, 2009), *Hohenbergia ramageana* Mez (Santana & Machado 2010), e *Canistropsis microps* E. Morren ex Mez (Nunes-Freitas e Rocha, 2011). Apesar de padrões de floração, como *cornucópia* e *big bang* já tenham sido registrados em Bromeliaceae, a estratégia *steady state* parece ser a mais predominante na família (Canela e Sazima, 2003, Lenzi et al. 2006). O padrão contínuo de floração ao longo do ano pode ser considerado uma estratégia de oferta de recurso aos polinizadores, favorecendo assim, a polinização cruzada (Araújo et al., 1994; Siqueira Filho e Machado, 2001; Marques e Filho, 2008). A presença destes polinizadores é de extrema importância uma vez que a espécie é dependente de polinizadores por ser xenogâmica e auto-incompatível, necessitando obrigatoriamente de grãos de pólen exógenos e da ação de polinizadores para que ocorra a fecundação. Segundo Poulin et al. (1992) esse padrão de floração contínua garante a permanência de polinizadores ao longo do ano, assegurando que os primeiros indivíduos da espécie, ao florirem, terão seu polinizador disponível. Assim, a espécie garante recursos alimentares para diversos agentes polinizadores durante todo o ano, como observado também por Marques e Lemos-Filho (2008), estudando algumas espécies de bromélias na Serra da Piedade.

Após o período reprodutivo sexuado, *D. meziana* investe na reprodução assexuada emitindo brotos vegetativos. A combinação de reprodução sexuada e assexuada é uma estratégia muito encontrada na família Bromeliaceae (Reitz, 1983). Quando o recrutamento de indivíduos via produção de sementes é pequeno ou ausente, a propagação clonal pode ser suficiente para manter o

crescimento populacional (Eriksson, 1993; Silvertown et al., 1993). Segundo Benzing (2000), o ciclo de vida de espécies de Bromeliaceae geralmente é lento, sendo necessários vários anos para que um indivíduo se reproduza sexuadamente. Uma vez que *D. meiziana* é auto-incompatível, havendo uma menor taxa de reprodução sexuada, nossos resultados sugerem que a propagação clonal é uma estratégia reprodutiva importante para a disseminação da espécie na área. Segundo Souza (2004), essa estratégia serve como forma alternativa de estabelecimento e persistência em ambientes adversos. A combinação de reprodução sexuada e assexuada foi constatada para diversas outras espécies de bromélias *Canistrum aurantiacum* E. Morren (Siqueira-Filho e Machado 2001), *Aechmea beeriana* Smith & Spencer (Nara e Webber, 2002), *Vriesea friburgensis* Mez var. *paludosa* (Souza. 2004), *Aechmea lindenii* (Lenzi et al., 2006), *Dyckia encholirioides* var. *encholirioides* (Gaud.) Mez (Krieck, 2008), *Dyckia brevifolia* Baker (Rogalski et al., 2009), e *Aechmea nudicaulis* (L.) Griseb. (Loh et al., 2015). A combinação entre os dois modos de reprodução certamente contribui para que estas espécies tenham um dos maiores valores de importância nas comunidades insulares dos afloramentos rochosos (Meirelles, 1996).

A distribuição agregada dos indivíduos de *D. meiziana* devido à reprodução assexuada pode ser vista além de uma estratégia de conservação de água e aumento do subsolo, mas como um importante papel na polinização cruzada já que esse fato poderia favorecer o aumento do atrativo visual, e garantir uma maior oferta dos recursos (Coelho e Barbosa, 2004). Entretanto, poderia também colaborar com a diminuição da produção de frutos (Krieck, 2008), como observado em nossos resultados, devido à polinização realizada por algumas espécies de abelhas, que ao forragear as flores do mesmo agrupamento realizam autopolinização e não a polinização cruzada.

Biologia floral e síndrome de polinização

Deuterocohnia meiziana possui antese diurna e flores com duração de apenas um dia, o mesmo padrão observado para *Dyckia tuberosa* (Vell.) Beer (Vosgueritchian e Buzato, 2006). A sequência de abertura das flores acontece da base do escapo em direção ao ápice, o que parece ser

um padrão comum para a subfamília Pitcairnoideae, já que é encontrado em *Dyckia tuberosa* (Vosgueritchian e Buzato, 2006), *Dyckia distachya* Hassler e *Dyckia ibiramensis* Reitz (Rogalski et al., 2009). Porém, pode, também, ser constatado na subfamília Bromelioideae, *Neoglaziovia variegata* (Arruda) Mez (Pereira e Quirino, 2008).

A espécie possui investimento massivo na produção de flores, o que pode ser caracterizado como um atrativo para polinizadores, no entanto a menor produção de frutos, na maioria dos meses, pode ser vista como consequência da baixa abundância ou ineficiência de agentes polinizadores (Howe e Westley, 1997) e do sistema de auto-incompatibilidade que a espécie possui.

Deuterocohnia meziana é auto-incompatível, apresentando sucesso de frutificação apenas nos testes de polinização livre e polinização cruzada manual. Poucas espécies de bromélias têm sido reconhecidas como auto-incompatíveis (Bianchi et al., 2000; Canela e Sazima, 2003; Vosgueritchian e Buzato, 2006). Devido ao padrão de alta propagação clonal existente na família Bromeliaceae, a auto-incompatibilidade pode ser vista como um fator positivo para a manutenção da diversidade genética, uma vez que evita a polinização de indivíduos do mesmo *genet* gerados pela reprodução clonal, assim a espécie necessita obrigatoriamente de vetores que realizem a polinização cruzada (Sarhou et al., 2001; Wendt et al., 2001; KriECK, 2008). Corroborando com os resultados de auto-incompatibilidade para a espécie, foi observado que a polinização livre, efetuada por agentes polinizadores, apresentou uma maior confiabilidade no transporte de grãos de pólen advindos de áreas mais distantes, produzindo assim um número maior de sementes e com alta viabilidade.

A taxa de germinação das sementes oriundas dos testes de polinização livre e polinização cruzada manual foram diferentes. Observamos que a polinização livre possui uma menor taxa de frutificação comparada com a polinização cruzada manual, entretanto, suas sementes são mais viáveis. Altos níveis de germinação também foram constatados para *Canistrum aurantiacum* (Siqueira-Filho e Machado, 2001), *Aechmea beeriana* (Nara e Webber, 2002), *Vriesea gigantea* Gaud. (Paggi et al., 2007), e *Dyckia brevifolia* (Rogalski et al., 2009).

Deuterocohnia meziana produz maior quantidade de néctar (10,4 µl) com maior concentração de açúcar (23,4 °Brix) no início da antese e encerrando sua produção ao longo da tarde. Um padrão semelhante foi observado em *Dyckia tuberosa* (Vosgueritchian e Buzato, 2006), porém com maior volume de néctar (24 µl). Segundo Van Sluys e Stotz (1995) esse padrão, de maior produção de néctar no período matutino, se reflete na frequência de visitas realizadas pelos polinizadores que estão concentradas principalmente nesse horário. Faegri e van der Pijl (1979) consideram plantas ornitófilas as que apresentam flores com antese diurna, tubulosas, inodoras, com cores vistosas, baixa concentração de açúcares (entre 20 e 30%) e alta produção de néctar. Dessa forma, *D. meziana* possui todas as características para ornitofilia exceto a produção de néctar, que nessa espécie, é relativamente baixa comparada com outras espécies de bromélias como: *Canistrum aurantiacum* (Siqueira-Filho e Machado, 2001), *Aechmea beeriana* (Nara e Webber, 2002), *Aechmea nudicaulis* e *Vriesea incurvata* Gaudich. (Machado e Semir, 2006) *Tillandsia geminiflora* Brongn. (Machado e Semir, 2006), e *Dyckia tuberosa* (Vosgueritchian e Buzato, 2006). Além de ornitofilia, *D. meziana* possui visitação por abelhas, com mesma abundância e frequência, mostrando que a polinização realizada pela abelha *Bombus morio* que teve a mesma importância da polinização realizada por beija-flores, uma vez que a mesma contribui para o transporte de pólenes advindos de agrupamentos distantes efetivando a polinização cruzada que *D. meziana* necessita para formação de frutos.

Segundo Siqueira-Filho e Machado (2006), existem correlação entre a síndrome de polinização e o volume de néctar secretado em bromélias. Espécies meliófilas secretam em média 5,8 µl, espécies ornitófilas 26,6 µl, quiropterófilas 288,4 µl, de néctar por flor ao dia. Considerando esses valores de volume de néctar, *D. meziana* apresenta características intermediárias entre espécies melitofilia e ornitofilia, secretando 10,4 µl. Entretanto nossos resultados de concentração de açúcar no néctar (23,4 °Brix) são consistentes com os dados apresentado por Heynemann (1983), que indicam uma média de concentração de 23% de açúcar para plantas ornitófilas, caracterizando *D. meziana* nesse grupo, mesmo que o volume disponível de néctar por flor seja baixo, a

concentração de açúcar se torna mais importante e compensatória para suprir as necessidades dos beija-flores do que o volume, devido a grande disponibilidade de indivíduos e flores em uma mesma área. Segundo Baker (1961), a adaptação a diferentes tipos de polinizadores evoluiria gradualmente e estaria relacionada ao estabelecimento e à maior taxa de sobrevivência das espécies, frente à escassez ou falta dos polinizadores efetivos. Krömer et.al. 2008 observou em seu estudo que as características de néctar em Bromeliaceae são predominantemente determinadas pelas relações de preferências e tipos de polinizadores, em vez de relações filogenéticas. Apesar de diversos estudos sugerirem que a maioria das bromélias é ornitófila e formam uma das mais importantes fontes de alimento para beija-flores em muitas regiões de florestas neotropicais (Cruden 1972; Araujo et al. 1994; Sazima et al. 1995a, 1996; Benzing 2000; Buzato et al. 2000; Dzedzioch et al. 2003; Kromer et al. 2006), esse padrão de polinização realizada principalmente por beija-flores, havendo também a ocorrência de visitas realizadas por abelhas, já foi registrado em outras espécies como por Canela & Sazima (2003) para *Aechmea pectinata* e por Wiesbauer (2008) em *Dyckia distachya* Hassler.

As flores de *D. meiziana* são visitadas por beija-flores e insetos (abelhas), o que juntamente com as características morfológicas e fisiológicas, nos permitem classificar a espécie como generalista, apresentando características relativas à síndrome de ornitofilia, porém são polinizadas por espécies de abelhas. A não especificidade de um único polinizador é interessante para *D. meiziana*, pois diante de diferentes comportamentos de forrageio, a transferência de pólen entre indivíduos distintos pode ocorrer a longas distâncias. Segundo Kaehler et al. (2005), sistemas de polinização generalistas implicam em maior resiliência às extinções locais já que não dependem da regularidade de um único agente polinizador. Síndromes mistas de polinização já foram observadas em outras espécies de bromélias, como por exemplo, em *Bromelia antiacantha* Bertol. (Canela e Sazima, 2005), *Aechmea lindenii* (Lenzi et al., 2006), *Dyckia distachya* (Wiesbauer, 2008) e *D. brevifolia* (Rogalski et al., 2009), *A. caudata* (Kamke et al., 2010) *A. nudicaulis* (Schmid et al., 2011). No entanto, registros na família Bromeliaceae, apesar de relatarem a ocorrência de abelhas e

borboletas como visitantes florais, consideram que beija-flores sejam os seus polinizadores principais (Bernardello et al., 1991; Nara e Webber, 2002; Vosgueritchian e Buzato, 2006), sendo uma tendência evolutiva na família Bromeliaceae (Siqueira-Filho, 1998; Zanella et al., 2012, Givnish et al., 2014).

A polinização por beija-flores ajuda na fecundação cruzada (Feinsinger e Colwell, 1978), uma vez que os indivíduos visitam diversos grupos em maiores distâncias, o que é de extrema importância para *D. meiziana* necessidade devido ao seu sistema de auto-incompatibilidade. As abelhas realizaram visitas legítimas em *D. meiziana*, contatando seus órgãos reprodutores. Esses insetos polinizadores são os mais importantes para angiospermas e formam o grupo com maior diversidade envolvido na polinização de 45 espécies vegetais (Heard, 2001; Zanette, 2005). As bromélias polinizadas por borboletas apresentam características semelhantes às polinizadas por abelhas, sendo que a psicofilia não é muito comum em Bromeliaceae (Kaehler et al., 2005). Em *D. meiziana* as borboletas foram consideradas pilhadoras de néctar, pois apresentaram probóscide comprida em relação ao tubo floral e não tocaram o estigma. Mesmo comportamento foi constatado por Rogalski et al. (2009) em *Dyckia brevifolia*.

Foi observado que *D. meiziana* libera gotas de néctar extra-floral na parte externa de suas flores e atrai algumas espécies da família Formicidae. Nectários extranupciais ocorrem em pelo menos três gêneros da família Bromeliaceae e contribuem para a repulsão de herbívoros (Rogalski et al., 2009). Tal mecanismo juntamente com a ação dos polinizadores, pode determinar o sucesso reprodutivo nesta espécie. Há registros de nectários extraflorais e de interação com a fauna para algumas espécies de Pitcairnoideae (Bernardello et al., 1991; Galetto e Bernardello, 1991, Galetto e Bernardello, 1992), como: *Dyckia floribunda* Griseb (Vesprini et al., 2003), *Dyckia tuberosa* (Vosgueritchian e Buzato, 2006), *Dyckia encholirioides* (Krieck, 2008), e *Dyckia distachya* e *Dyckia ibiramensis* (Rogalski et al., 2009). Elias (1983) considera nectários extranupciais ou extraflorais como estruturas morfológicas glandulares que produzem secreção açucarada, sendo diferenciados dos nectários nupciais devido a sua função ou posição nas plantas, o seu

desenvolvimento pode ter coincido com a evoluçã das flores que dependem de polinizadores. *Deuterocohnia meiziana* possui nectários extranupciais que mediam a interaçã com formigas de diferentes espécies, *Camponotus rufines*, *Dorymyrmex* sp. e *Pheidole* sp. Segundo Galetto e Bernardello (1991), o período de secreçã de néctar extrafloral e a constante atividade de formigas parecem indicar uma forma de mutualismo entre formigas-plantas, pelo menos durante o período de reproduçã das espécies vegetais.

Conclusões finais

Deuterocohnia meiziana apresenta um padrão de floraçã contínuo ao longo do ano, com disponibilidade regular de flores, o que facilita a manutençã de seus agentes polinizadores. A espécie foi classificada ornitófila, apresentando também visitaçã por abelhas que atuaram semelhante aos beija-flores como polinizadores efetivos. A auto-incompatibilidade apresentada por *D. meiziana* indica a necessidade de grãos de pólen exógenos e açã de polinizadores para a formaçã de frutos.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

ALVES, G.M., A.R. FILHO, A. PUCHALSKI, M.S. REIS, R.O. NODARI, E M.P. GUERRA. 2004.

Allozymic markers and genetic characterization of natural population of *Vriesea friburguensis* var. *paludosa*, a bromeliad from the Atlantic Forest. *Plant Genetic Resources* 2: 23-28.

AMORIM, F.W., E P.E. OLIVEIRA. 2006. Estrutura sexual e ecologia reprodutiva de *Amaioua*

guianensis Aubl. (Rubiaceae), uma espécie dioica de formaçõs florestais de cerrado. *Revista Brasileira de Botânica* 29(3): 353-362.

- ARAÚJO, A.C., E.A. FISCHER, E M. SAZIMA. 1994. Floração sequencial e polinização de três espécies de *Vriesea* (Bromeliaceae) na região de Juréia, sudeste do Brasil. *Revista Brasileira de Botânica* 17: 113-118.
- ARAÚJO, A.C., E.A. FISCHER, E M. SAZIMA. 2004. As bromélias na região do Rio Verde. *In: Estação da Juréia- Itatins. Ambiente físico, flora e fauna* (OAV Marques, W Duleba, eds.). Holos, São Paulo.
- BAKER, H.G. 1961. The adaptation of flowering plants to nocturnal and crepuscular pollinators. *The Quarterly Review of Biology* 36:64-73.
- BENZING, D.H. 2000. *Bromeliaceae: profile of an adaptative radiation*. Cambridge University Press, Cambridge.
- BERNARDELLO, L.M., L. GALETTO, E H.R. JULIANI. 1991. Floral Nectar, Nectary Structure and Pollinators in Some Argentinean Bromeliaceae. *Annals of Botany* 67: 401-411.
- BIANCHI, M.B., P.E. GIBBS, D.E. PRADO, E J.L. VESPRINI. 2000. Studies on the breeding systems of understory species of a Chaco woodland in NE Argentina. *Flora* 195: 339-348.
- BUZATO, S., M. SAZIMA, E I. SAZIMA. 2000. Hummingbird-pollinated floras at three Atlantic forest sites. *Biotropica* 32:824– 841.
- CANELA, M. B.F., E M. SAZIMA. 2003. *Aechmea pectinata*: a hummingbird dependente bromeliad with inconspicuous flowers from the rainforest in South-eastern Brazil. *Annals of Botany* 92: 731-737.
- CANELA, M.B.F., E M. SAZIMA. 2005. The pollinization of *Bromelia antiacantha* (Bromeliaceae) in the southeastern Brazil: ornithophilous versus melittophilous features. *Plant Biology* 7: 411-416.
- COELHO, P.C., E A.A.A. BARBOSA. 2004. Biologia reprodutiva de *Psychotria poeppigiana* Mull. Arg. (Rubiaceae) em mata de galeria. *Acta Botanica Brasilica* 18(3): 481-489.

- COGLIATTI-CARVALHO, L., E C.F.D. ROCHA. 2001. Spatial distribution and preferential substrate of *Neoregelia johannis* (Carrière) L.B. Smith (Bromeliaceae) in a disturbed area of Atlantic Rainforest at Ilha Grande, RJ, Brazil. *Revista Brasileira de Botânica* 24: 389-394.
- COOK, S.A., E R.G. STANLEY. 1960. *Tetrazolium chlorideas* an indicator of pine pollen germinability. *Silvae Genetica*, Frankfurt.
- CRUDEN, R.W. 1972. Pollinators in high-elevation ecosystems: relative effectiveness of birds and bees. *Science* 176: 1439–1440.
- DAFNI, A. 1992. *Pollination ecology – a practical approach*. Oxford University Press, Oxford.
- DANTAS, A.C.M., M.L. PEIXOTO, R.O. NODARI, E M.P. GUERRA. 2005. Viabilidade do pólen e desenvolvimento do tubo polínico em macieira (*Malus* spp.). *Revista Brasileira de Fruticultura* 356-359. Jaboticabal-SP.
- DUARTE, A.S., C. VIEIRA DA SILVA, A. PUCHALSKI, M. MANTOVANI, J.Z. SILVA, E M.S. REIS. 2007. Estrutura demográfica e produção de frutos de *Bromelia antiacantha* Bertol. *Revista Brasileira de Plantas Mediciniais* 9(3): 106-112.
- DZIEDZIOCH, C., A. -D. STEVENS, E G. GOTTSBERGER. 2003. The hummingbird plant community of a tropical montane rain forest in Southern Ecuador. *Plant Biology* 5: 331–337.
- ELIAS, T.S. 1983. Extrafloral nectaries: their structure and distribution. *In: The biology of nectaries* (B. Bentley & T.S. Elias, eds.). Columbia University Press, New York.
- ERIKSSON, O. 1993. Dynamics of genets in clonal plants. *Trends in Ecology and Evolution* 8:313-316.
- FAEGRI, K., E L. VAN DER PIJL. 1979. *The principles of pollination ecology*. Pergamon Press, Oxford, England.
- FEISENGER, P, E R.K. COLWELL. 1978. Community organization among neotropical Nectar feeding birds. *American Zoologist* 18: 779-795.

- FISCHER, E.A. 1994. Polinização, Fenologia e distribuição Espacial de Bromeliaceae numa comunidade de Mata Atlântica, litoral Sul de São Paulo. Dissertação de Mestrado. Universidade Estadual de Campinas.
- FOSTER, M.B. 1962. Lateral inflorescence in the Bromeliaceae II. Bromeliad Society Bulletins. 12: 88-91.
- FOURNIER, O.L.A. 1974. Un método cuantitativo para la medición de características fenológicas en árboles. Turrialba 24: 422-423.
- FRISCH, J.D., E C.D. FRISCH. 2005. Aves brasileiras e plantas que as atraem. 3ª Edição. Dalas Ecoltec, São Paulo.
- GALETTO, L., E BERNARDELLO LM. 1991. Extrafloral nectaries that attract ants in Bromeliaceae: structure and nectar composition. Canadian Journal of Botany 70: 1101-1106.
- GALETTO L, E BERNARDELLO L. 1992. Nectar secretions pattern and removal effects in six Argentinean Pitcairnioideae (Bromeliaceae). Acta Botanica 105(4): 292-299.
- GARCÍA-SUAREZ, M.D., V. RICO-GRAY, E H. SERRANO. 2003. Distribution and abundance of *Tillandsia* sp. (Bromeliaceae) in the Zapotitlán Valley, Puebla, México. Plant Ecology 166: 207-215.
- GENTRY, A.H. 1974. Flowering phenology and diversity in tropical Bignoniaceae. Biotropica 6(1): 64-68.
- GIVNISH, T.J., M.H.J. BARFUSS, B.V. EE, R. RIINA, K. SCHULTE, R. HORRES, P.A. GONSISKA, ET AL. 2011. Phylogeny, adaptive radiation, and historical biogeography in Bromeliaceae: insights from an eight-locus plastid phylogeny. American Journal of Botany 98(5): 872–895.
- GIVNISH, T.J., M.H.J. BARFUSS, B. VAN EE, R. RIINA, K. SCHULTE, R. HORRES, P.A. GONSISKA, R.S. JABAILY, D.M. CRAYN, J.A.C. SMITH, ET AL. 2014. Adaptive radiation, correlated and contingent evolution, and net species diversification in Bromeliaceae. Molecular Phylogenetics and Evolution 71: 55–78.

- HARMS, H. 1930. Bromeliaceae. *In*: Engler & Prantl, Die Natürlichen Pflanzenfamilien ed. 2, 15a: 65-159.
- HEARD, T.A. 2001. Stingless bee and crop pollination. *Bee World* 85(2): 110-112.
- HEYNEMANN, A.J. 1983. Optimal sugar concentration of floral nectars – dependence on sugar intake efficiency and foraging costs. *Oecologia* 198–213.
- HOLSINGER, K.E. 2000. Reproductive systems and evolution in vascular plants. Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA. 7037-7042. *In*: Biologia da Polinização (Rech, A.R., K. Agostini, P.E. Oliveira, e I.C. Machado), 2014, 93-111. Rio de Janeiro.
- HOWE, H.F., E L.C. WESTLEY. 1997. Ecology of pollination and seed dispersal. *In*: Plant Ecology (M.J. Crawley ed.). Blackwell science, Oxford.
- KAEHLER, M., I.G. VARASSIN, E R. GOLDENBERG. 2005. Polinização em uma comunidade de bromélias em Floresta Atlântica alto-montana no estado do Paraná, Brasil. *Revista Brasileira de Botânica* 28(2): 2119-228
- KAMKE, R. 2009. Polinização por abelhas em *Aechmea caudata* Lindl., uma bromélia com características ornitófilas, na ilha de Santa Catarina, sul do Brasil. Dissertação de Mestrado. Universidade Federal de Santa Catarina.
- KAMKE, R., S. SCHMID, A. ZILLIKENS, B.C. LOPES, E J. STEINER. 2010. The importance of bees as pollinators in the short corolla bromeliad *Aechmea caudata* in southern Brazil. *Flora* 206: 749-756.
- KESSLER, M., E T. KRÖMER. 2000. Patterns and ecological correlates of pollination modes among bromeliad communities of Andean forests in Bolivia. *Plant Biology* 2: 659-669.
- KRIECK, C. 2008. Ecologia Reprodutiva de *Dyckia encholirioides* var. *encholirioides* (Gaud) Mez. (Bromeliaceae) em Costões Oceânicos em Florianópolis, Santa Catarina. Dissertação de Mestrado, Universidade Federal de Santa Catarina.

- KROMER, T., M. KESSLER, E S.K. HERZOG. 2006. Distribution and flowering ecology of bromeliads along two climatically contrasting elevational transects in the Bolivian Andes. *Biotropica* 38: 183–195.
- KROMER, T., M. KESSLER, E A.N. SCHMIDT-LEBUHN. 2008. Nectar sugar composition and concentration in relation to pollination syndromes in Bromeliaceae. *Plant Biology* 502–511.
- LEHNER, P.N. 1979. Handbook of ethological methods. New York, Garland STPM. *In Press*.
- LENZI, M., J.Z. MATOS, E A.I. ORTH. 2006. Variação morfológica e reprodutiva de *Aechmea lindenii* (E. Morren) Baker var. *lindenii* (Bromeliaceae). *Acta Botanica Brasilica* 20(2): 487-500.
- LENZI, M., E A.I. ORTH AI. 2004. Fenologia reprodutiva, morfologia e biologia floral de *Schinus terebinthifolius* Raddi (Anacardiaceae), em restinga da ilha de Santa Catarina, Brasil. *Biotemas* 17(2): 67-89.
- LOH, K.M., B. LIM, E L.T. ANG. 2015. Ex Uno Plures: Molecular Designs for Embryonic Pluripotency. *Physiological Reviews* 95(1): 245-295
- LUTHER, H.E. 2012. An alphabetical list of bromeliad binomials. Thirteenth edition. Marie Selby Botanical Gardens and Bromeliad Society International, 110p.
- MACHADO, C.G., E J. SEMIR. 2006. Fenologia da floração e biologia floral de Bromeliáceas ornitófilas de uma área da Mata Atlântica do Sudeste brasileiro. *Revista Brasileira de Botânica* 29(1): 163-174.
- MARQUES, A.R., E J.P. LEMOS FILHO. 2008. Fenologia reprodutiva de espécies de bromélias na Serra da Piedade, MG, Brasil. *Acta Botanica Brasilica* 22(2): 417-424.
- MARTINELLI, G. 1997. Biologia reprodutiva de Bromeliaceae na Reserva Ecológica de Macaé de Cima. *In: Serra de Macaé de Cima: Diversidade florística e conservação em Mata Atlântica.* (H.C. Lima e R.R. Guedes-Bruni, eds.). Jardim Botânico do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro, 213-250.

- MEIRELLES, S.T. 1996. Estrutura da comunidade e características funcionais dos componentes da vegetação de um afloramento rochoso em Atibaia, SP. Tese de doutorado, Universidade Federal de São Carlos, São Carlos.
- MEIRELLES, A.S. 2011. Fenologia e ecologia da polinização de duas espécies Bromeliaceae na Ilha da Marambaia, RJ. Dissertação de Mestrado. Universidade Federal Rural do Rio de Janeiro. Seropédica, Rio de Janeiro.
- MONDRAGÓN, D., R. DURÁN, I. RAMÍREZ, E T. VALVERDE. 2004. Temporal variation in the demography of the clonal epiphyte *Tillandsia brachycaulos* (Bromeliaceae) in the Yucatán Peninsula, Mexico. *Journal of Tropical Ecology* 20: 189-200.
- MORELLATO, L.P.C. 1995. As estações do ano na floresta, *In*: Morellato LPC, Leitão-Filho HF (Eds.), *Ecologia e preservação de uma floresta tropical urbana: Reserva de Santa Genebra*. Editora da Unicamp, Campinas.
- NARA, A.K., E A.C. WEBBER. 2002. Biologia floral e polinização de *Aechmea beeriana* (Bromeliaceae) em vegetação de baixio na Amazônia Central. *Acta Amazonica* 32(4): 571-588.
- NEWSTROM, L.E., G.W. FRANKIE, E H.G. BAKER. 1994. A new classification for plant phenology based on flowering patterns of in lowland tropical rain forest trees at La Selva, Costa Rica. *Biotropica* 26: 141-159.
- NUNES-FREITAS, A.F., E C.F.D. ROCHA. 2011. Reproductive phenology and flower visitors' guild of *Canistropsis microps* (Bromeliaceae) in an Atlantic Rainforest of southeastern Brazil. *Journal of Natural History* 45 (17-18): 1021-1034.
- OLIVEIRA, P.E., E P.E. GIBBS. 2000. Reproductive biology of Woody plants in a cerrado community. *Flora* 195: 311-329.
- PAGGI, G.M., C. PALMA-SILVA, L.C.T. SILVEIRA, E. KALTCHUK-SANTOS, M.H. BODANESE-ZANETTINI, E F. BERED. 2007. Fertility of *Vriesea gigantea* Gaud. (Bromeliaceae), in Southern Brazil. *American Journal of Botany* 94(4): 683-689.
- PAGGI, G.M., L.C.T. SILVEIRA, C.M. ZANELLA, M. BRUXEL, F. BERED, E. KALTCHUK-SANTOS, E C. PALMA-SILVA. 2013. Reproductive system and fitness of *Vriesea friburgensis*, a self-sterile

- bromeliad species. *Plant Species Biology* 28(3): 169-176.
- PAGGI, G.M., J.A.T. SAMPAIO, M. BRUXEL, C.M. ZANELLA, M. GOETZE, M.V. BÜTTOW, C. PALMA-SILVA, E F. BERED. 2010. Seed dispersal and population structure in *Vriesea gigantea*, a bromeliad from the Brazilian Atlantic Rainforest. *Botanical Journal of the Linnean Society* 164: 317-325.
- PEREIRA, F.R.L., E Z.G.M. QUIRINO. 2008. Fenologia e biologia floral de *Neoglaziovia variegata* (Bromeliaceae) na caatinga paraibana. *Rodriguésia* 59 (4): 835-844.
- POREMBSKI, S, E W. BARTHLOTT. 1999. *Pitcairnia feliciana*: the only indigenous African bromeliad. *Harvard Papers in Botany* 4: 175-184.
- POULIN, B., G. LEFEBVRE, E R. MCNEIL. 1992. Tropical avian phenology in relation to abundance and exploitation of food resources. *Ecology* 73: 2295-2309.
- PROCTOR, M., P. YEO, E A. LACK. 1996. The natural history of pollination. Oregon Timber Press, Oregon, USA.
- REITZ, R. 1983. Bromeliáceas e a malária – bromélia endêmica. *In: Reitz, R. Flora Ilustrada Catarinense (Fasc. Brom.)* Herbário Barbosa Rodrigues, Itajaí.
- ROGALSKI, J.M., A. REIS, M.S. REIS, E K.V. HMELJEVSKI. 2009. Biologia reprodutiva da reófito *Dyckia brevifolia* Baker (Bromeliaceae), no Rio Itajaí-Açu, Santa Catarina, Brasil. *Revista Brasileira de Botânica* 32(4): 691-702.
- SAMPAIO, M.C., F.X. PICÓ, E F.R. SCARANO. 2005. Ramet demography of a nurse bromeliad in Brazilian restingas. *American Journal of Botany* 92: 674-681.
- SANTANA, C.S., E C.G. MACHADO. 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* 33(3): 469-477.
- SARTHOU, C., S. SAMADI, E M.C. BOISSELIER-DUBAYLE. 2001. Genetic structure of the saxicole *Pitcairnia geyskesii* (Bromeliaceae) on inselbergs in French Guiana. *American Journal of Botany* 88: 861-868.

- SAZIMA, I., S. VOGEL, E M. SAZIMA. 1989. Bat pollination of *Encholirium glaziovii*, a terrestrial bromeliad. *Plants Systematics and Evolution* 168: 167-179.
- SAZIMA, M., S. BUZATO, E I. SAZIMA. 1995. Polinização de *Vriesea* por morcegos no sudeste brasileiro. *Bromélia* 2: 29-37.
- SAZIMA, I., S. BUZATO, E M. SAZIMA. 1996. An assemblage of hummingbird – pollinated flowers in a montane forest in southeastern Brazil. *Botanica Acta* 109(2): 149-160.
- SCHMID, S., V.S. SCHMID, A. ZILLIKENS, B. HARTE-MARQUES, E J. STEINER. 2011. Bimodal pollination system of the bromeliad *Aechmea nudicaulis* involving hummingbirds and bees. *Plant Biology* 13: 41–50.
- SCHÜTZ, N. 2014. *Deuterocohnia meziana* (Bromeliaceae): subspecies classification and the description of the new subspecies *D. meziana* subsp. *vogtii* from northern Paraguay. *Phytotaxa* 162(1): 018-030.
- SIGRIST, M.R., E M. SAZIMA. 2002. *Ruellia brevifolia* (Pohl) Ezcurra (Acanthaceae): fenologia da floração, biologia da polinização e reprodução. *Revista Brasileira de Botânica* 25: 35-42.
- SILVERTOWN, J. 2008. The evolutionary maintenance of sexual reproduction; evidence from ecological distribution of asexual reproduction in clonal plants. *International Journal of Plant Sciences*, 157-168. *In: Biologia da Polinização* (Rech, A.R., K. Agostini, P.E. Oliveira, e I.C. Machado), 2014, 93-111. Rio de Janeiro.
- SILVERTOWN, J.W., M. FRACO, I. PISANTY, E A. MENDOZA. 1993. Comparative plant demography- relative importance of the life cycle components to the finite rate of increase in woody and herbaceous perennials. *Journal of Ecology* 81: 465-476.
- SMITH, L.B., E R.J. DOWNS. 1974. Bromeliaceae (Pitcarnioideae). *Flora Neotropica Monografia* 14(1): 1-662.
- SIQUEIRA-FILHO, J.A. 1998. Biologia floral of *Hohenbergia ridleyi* (Baker) Mez. *Bromélia* 5: 3-13.

- SIQUEIRA-FILHO, J.A. 2003. Fenologia da Floração, ecologia da polinização e conservação de Bromeliaceae na Floresta Atlântica Nordestina. Tese de Doutorado. Universidade Federal de Pernambuco.
- SIQUEIRA-FILHO, J.A. DE, E I.C.S. MACHADO . 2001. Biologia reprodutiva de *Canistrum aurantiacum* E. Morren (Bromeliaceae) em remanescente da Floresta Atlântica, Nordeste do Brasil. Acta Botanica Brasilica 15(3): 427-443.
- SIQUEIRA-FILHO, J.A., E I.C.S. MACHADO. 2006. Floração e polinização das bromélias da Mata Atlântica nordestina. In: Siqueira-Filho JA, Leme EMC. Fragmentos de Mata Atlântica do Nordeste; biodiversidade, conservação e suas bromélias. Andrea Jakobsson Estúdio. Rio de Janeiro.
- SOBREVILA, C., E ARROYO, M.T.K. 1982. Breeding systems in montane tropical cloud forest in Venezuela. Plant Systematics and Evolution 140: 19-37.
- SOUZA, D.A.S. 2004. Ecologia reprodutiva de *Vriesea friburgensis* MEZ var. *paludosa* (L. B. Smith) L. B. Smith (BROMELIACEAE), em área de restinga, no litoral sul de Santa Catarina, Brasil. Dissertação. Universidade Federal de Santa Catarina.
- SORIANO, B.M.A. 2000. Climatologia. In: Zoneamento ambiental da borda oeste do Pantanal: maciço do Urucum e adjacências (JSV. Silva, org). Brasília, DF, Embrapa lateríticas Comunicação para Transferência de Tecnologia.
- TAKAHASI, A., E S.T. MEIRELLES. 2014. Ecologia da vegetação herbácea de bancadas (cangas) em Corumbá, MS, Brasil. Hoehnea 41(4): 515-528.
- TALORA, D.C., E L.P.C. MORELLATO. 2000. Fenologia de espécies arbóreas em floresta de planície litorânea do sudeste do Brasil. Revista Brasileira de Botânica 23: 13-26.
- TEIXEIRA, L.A.G., E I.C. MACHADO. 2000. Sistema de Polinização e Reprodução de *Byrsonima sericea* DC (Malpighiaceae). Acta Botanica Brasilica 14(3): 347 -357
- VAN SLUYS, M., E D.F. STOTZ. 1995. Padrões de visitação a *Vriesea neoglutinosa* por beija flores no Espírito Santo, sudeste do Brasil. Bromélia 2(3): 27-35.

- VARASSIN, I.G., E M. SAZIMA. 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, L.M., J.V. COFFANI-NUNES, G.M. PAGGI, E A.F. COSTA. 2016. Check list of Bromeliaceae from Mato Grosso do Sul, Brazil. Iheringia. Série Botânica (*In press*).
- VESPRINI, J.L., L. GALETTO, E G. BERNARDELLO. 2003. The beneficial effect of ants on the reproductive success of *Dyckia floribunda* (Bromeliaceae), an extrafloral nectary plant. Canadian Journal of Botany 81: 24-27.
- VILLEGAS, A.C. 2001. Spatial and temporal variability in clonal reproduction of *Aechmea magdalenae*, a tropical understory herb. Biotropica 33: 48-59.
- VOSGUERITCHIAN, S.B., E S. BUZATO. 2006. Reprodução sexuada de *Dyckia tuberosa* (Vell.) Beer (Bromeliaceae) Pitcairnioideae e interação planta-animal. Revista Brasileira de Botânica 29(3): 433-442.
- WENDT, T., M.B.F. CANELA, A.P.G. FARIA, E R.I. RIOS. 2001. Reproductive biology and natural hybridization between two endemic species of *Pitcairnia* (Bromeliaceae). American Journal of Botany 88: 1760-1767.
- WIESBAUER, M.B. 2008. Biologia reprodutiva e diversidade genética de *Dyckia distachya* Hassler (Bromeliaceae) como subsídio para conservação e reintrodução de populações extintas na natureza. Dissertação de mestrado. Universidade Federal de Santa Catarina.
- ZANELLA, C.M., A. JANKE, C. PALMA-SILVA, E. KALTCHUK-SANTOS, F.G. PINHEIRO, G.M. PAGGI, L.E.S. SOARES, ET AL. 2012. Genetics, Evolution, and Conservation of Bromeliaceae. Genetics and Molecular Biology 35(4): 1020-1026.
- ZANETTE, L.R.S., R.P. MARTINS, E S.P. RIBEIRO. 2005. Effects of urbanization on Neotropical wasp and bee assemblages in a Brazilian metropolis. Landscape and Urban Planning 71: 105-121.
- ZEISLER, M. 1938. Ubre die Abgrenzung der eigentlichen Narbenfläche mit Hilfe von Reaktionen. Beihefte zum Botanischen Zentralblatt 58: 308-318.

Tabela 1. Número total (N), média (x) e desvio padrão (sd) de brotos, inflorescência jovem, inflorescência perene e flores abertas em população natural de *D. meziana*. Dados fenológicos amostrados mensalmente durante o período de março de 2015 à março de 2016. Corumbá, MS.

Meses 2015/2016	Brotos (clones) N (x ± sd)	Inflorescência jovem N (x ± sd)	Inflorescência perene N (x ± sd)	Flores abertas na população
Março	44 (3,7 ± 2,92)	56 (4,7 ± 3,4)	290 (24 ± 8,51)	17 (1,4 ± 2,43)
Abril	35 (3 ± 2,15)	5 (0,4 ± 0,71)	326 (27 ± 12)	4 (0,6 ± 0,65)
Maió	84 (7 ± 4,61)	14 (1,2 ± 0,72)	330 (27,5 ± 11,87)	87 (7,25 ± 8,91)
Junho	38 (3 ± 3,04)	14 (1,2 ± 0,94)	343 (29 ± 12)	17 (1,4 ± 2,71)
Julho	19 (1,6 ± 1,56)	17 (1,4 ± 1,73)	357 (30 ± 12,28)	94 (8 ± 11,36)
Agosto	12 (1 ± 1,35)	2 (0,2 ± 0,39)	374 (31 ± 13)	316 (26 ± 35,65)
Setembro	8 (0,7 ± 1,07)	0	376 (31 ± 12,96)	141 (12 ± 10,21)
Outubro	3 (0,2±0,4)	4 (0,3±0,6)	402 (33±14)	62 (5±9)
Novembro	5 (0,4±0,8)	1 (0,08±0,3)	374 (31±12)	141 (12±8,2)
Dezembro	3 (0,2±0,6)	1 (0,08±0,3)	401 (33±14)	32 (2,6±3)
Janeiro	1 (0,08)	11 (0,9±1,2)	372 (31±12)	29 (2,4±3,2)
Fevereiro	5(0,41±0,7)	16(1,3±0,7)	368(30±12,4)	28(2,3±3,4)
Março	38(3,1±1,7)	47(3,9±1,8)	366(30±12)	5(0,4±0,7)

Tabela 2. Volume (μl) e concentração de açúcares ($^{\circ}$ Brix), (média \pm desvio padrão) do néctar potencial coletado de flores de *D. meziana*. Corumbá, MS.

	Número de flores (N)	Volume (μl) N ($\bar{x} \pm \text{sd}$)	Concentração ($^{\circ}$ Brix) N ($\bar{x} \pm \text{sd}$)
8h	30	10,4 \pm 3	23,4 \pm 3,2
11h	30	4,2 \pm 2,8	21,5 \pm 3,9
14h	30	0	0
17h	30	0	0

Tabela 3. Porcentagem (%) de inflorescência ativa, média (x) e desvio padrão (sd) de ramos por inflorescência, flores por ramo e a taxa de frutificação do potencial reprodutivo de *D. meziana* acompanhado mensalmente de maio (2015) á março (2016). Corumbá, MS.

	Inflor. Ativa (%)	ramos/inflor. X ± SD	Flores/ramo X ± SD	Frutos/ramo X ± SD	Taxa frutificação (%)
Meses 2015/2016					
Maio	61	3 ± 2,4	3 ± 3,2	2 ± 2,3	51
Junho	44	5 ± 3,9	3,5 ± 3	1,5 ± 2,4	33
Julho	44	3,5 ± 2,7	3 ± 2,7	0,8 ± 0,9	26
Agosto	72	13 ± 9,3	5 ± 3,9	0,7 ± 1	12
Setembro	100	18 ± 9,9	4 ± 4,5	0,5 ± 1	12
Outubro	100	35±23	3,6±4,6	1,4±2	40
Novembro	75	5±3	4,6±4,4	2±2,6	40
Dezembro	69	5±3	0,3±1,5	3±2	97

Janeiro	62	4,9±4,1	0,3±1,6	0,08±0,44	28
Fevereiro	72	5,6±5,5	2,4±3,6	0,05±0,37	2
Março	66	9,5±8,1	2,4±3,6	1,6±2	66

Tabela 4. Taxas de formação de frutos (%), produção de sementes ($X \pm SD$) e germinação de sementes (%) de *D. meziana* provenientes dos diferentes testes de polinizações. Valores seguidos por letras minúsculas iguais não diferem entre si (Teste *t* de Student, $p > 0,05$), comparações nas colunas.

Testes	Nº de flores testadas	Taxa de frutificação (%)	Número de sementes/fruto ($X \pm SD$)	Taxa de germinação % (n=300)
Polinização cruzada manual	120	92a	275 ± 142	48a
Polinização livre (controle)	120	51b	344 ± 96,7	63a
Apomixia	50	0	0	0
Autopolinização manual	50	0	0	0
Autopolinização espontânea	50	0	0	0

LEGENDA DE FIGURAS

Figura 1. População amostrada no Parque Natural Municipal de Piraputangas (PNMP), distante 25 km da área urbana de Corumbá, MS. Fonte: Google Earth.

Figura 2. Fenologia reprodutiva de *D. meiziana*, média de brotos (clones), inflorescência jovem, inflorescência perene e flores abertas, acompanhados mensalmente de Março (2015) á Março (2016).

Figura 3. *Deuterocohnia meiziana* (A) sobreposição de fenofases (botão, flor e fruto), (B) emissão de brotos vegetativos (seta). Diferenciação das inflorescências de *D. meiziana* (setas): (C) inflorescência jovem, posição apical; (D) inflorescência perene, posição basal. Fotos: K.C.R. Arruda.

Figura 4. *Deuterocohnia meiziana*: (A) estigma receptivo reagindo com H₂O₂ (10%) onde ocorre uma reação de borbulhamento (liberação de O₂); (B) germinação de pólen com 10% de sacarose; (C) germinação de pólen com 20% de sacarose. Fotos: K.C.R. Arruda.

Figura 5. Polinizadores de *Deuterocohnia meiziana*, família Trochilidae: (A) e (C) *Chlorostilbon lucidus* (Shaw 1812); (B) e (D) *Hylocharis chrysurus* (Shaw 1812). Fotos: K.C.R. Arruda.

Figura 6. (A) e (B) polinizadores de *D. meiziana*, família Apidae: *Apis mellifera* e *Bombus morio*, respectivamente; (C) Flores de *D. meiziana* após visita de *Bombus morio*; (D) *Phoebis sennae marcellina*, representante da família Pieridae atuando como visitante floral; (E) visitantes florais da família Formicidae; (F) Botões florais e flores de *D. meiziana* liberando gotas de néctar extrafloral (setas). Fotos: K.C.R. Arruda.

FIGURAS

Figura 1.



Figura 2.

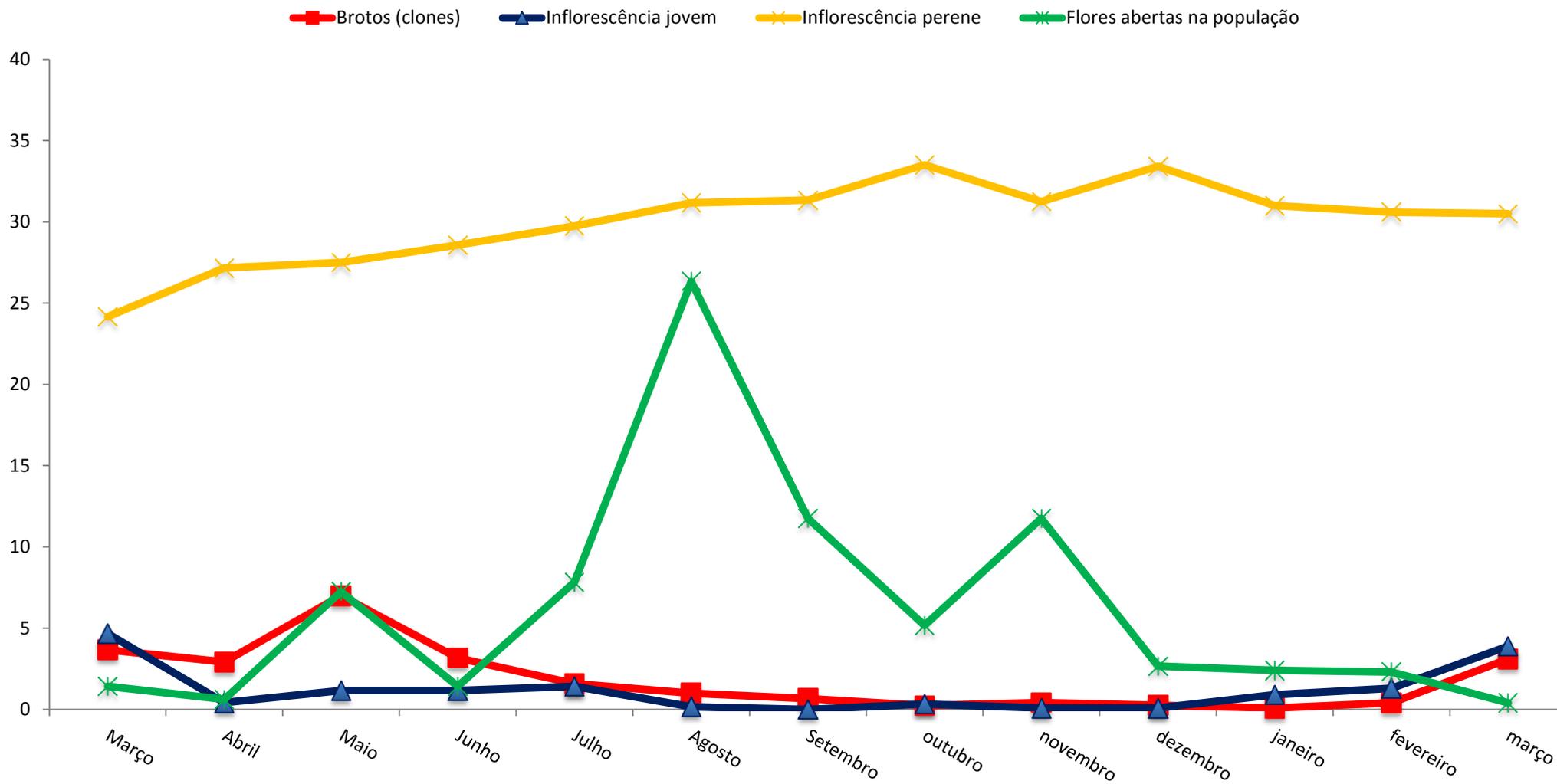


Figura 3.

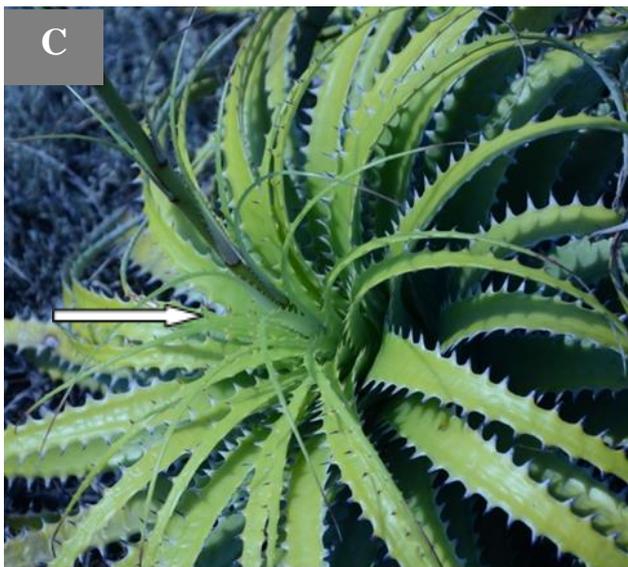


Figura 4.

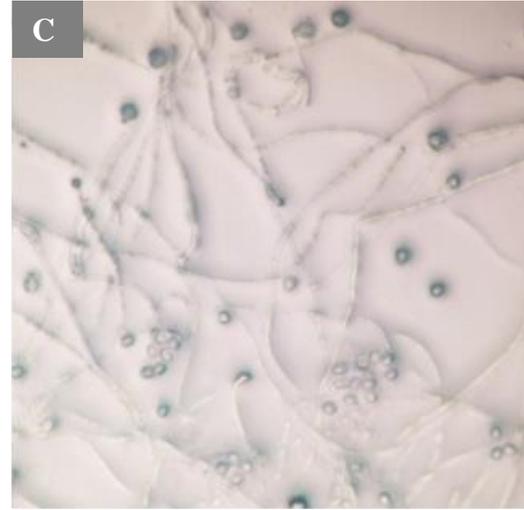
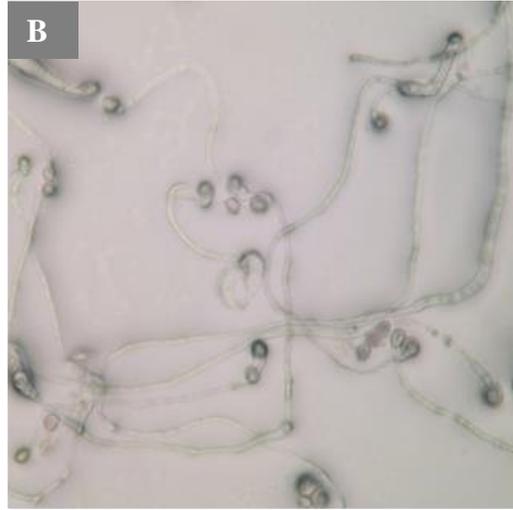


Figura 5.



Figura 6.

