

Conservando uma larga porção da diversidade biológica através da conservação de Bromeliaceae

Carlos Frederico Duarte da Rocha^{1,2}, Luciana Cogliatti-Carvalho¹, André Felipe Nunes-Freitas¹, Thereza Christina Rocha-Pessôa¹, Aline dos Santos Dias¹, Cristina Valente Ariani¹ e Leila Nunes Morgado¹

Abstract – In different communities, the richness and diversity of species may be strongly related to the structural complexity of the environment. In some cases, this structural complexity is provided by the organisms themselves, as their presence creates conditions for the existence of other life forms, increasing the number of species. The family Bromeliaceae constitutes a plant group whose presence results in an increase in richness and diversity of species, due to an array of characteristics typical of its members. Bromeliads have a complex architecture with leaves displayed in a rosette, allowing the storage of free water, which constitutes different microhabitats available for several animal and plant species, for shelter, feeding, reproduction and provision of nutrients and moisture for their maintenance. Another characteristic is the fact that this family presents a great variety of forms and floral resources, which would attract a vast array of pollinators, both vertebrate and invertebrate, besides providing resources for flower mites. Thus, the negative effects of habitat degradation results in an accentuated reduction of richness, abundance and diversity of bromeliads in several regions. This leads to a loss of several microscopic and macroscopic life forms whose life cycles depend intrinsically on the presence of bromeliads and the consequent reduction of the biological diversity of the ecosystem. Therefore, preserving bromeliads means preserving a wide array of biological diversity of natural ecosystems.

Key words: Bromeliaceae, biodiversity, bromeliad fauna, plant architecture, structural complexity, ecological interactions.

Resumo – Em diferentes comunidades, a riqueza e a diversidade de espécies podem estar fortemente relacionadas com a complexidade estrutural do ambiente. Em alguns casos, esta complexidade estrutural é provida pelos próprios organismos, pois sua presença cria condições para a existência de outras formas de vida, ampliando o número de espécies. A presença da família

¹ Departamento de Ecologia, IBRAG/ UERJ.

² Autor para correspondência: C.F.D. Rocha. Departamento de Ecologia, IBRAG/ UERJ. Rua São Francisco Xavier nº 524, Maracanã, Rio de Janeiro, RJ, Brasil. CEP: 20550-019. e-mail: cfdrocha@uerj.br

Bromeliaceae resulta um aumento na riqueza e diversidade de espécies, devido a um conjunto de características de seus membros. As bromélias possuem uma arquitetura complexa, com folhas dispostas em forma de roseta, permitindo o armazenamento de água, proporcionando diferentes microhabitats para inúmeras espécies animais e vegetais, seja para abrigo, alimentação, sítio de reprodução e obtenção de nutrientes e humidade para a sua manutenção. Outra característica é o fato de a família apresentar uma importante variedade de formas e recursos florais, o que atrairia uma grande gama de polinizadores, desde vertebrados até invertebrados, além de servir como sítio de obtenção de recursos por ácaros florais. Dessa forma, os efeitos negativos da degradação de habitats resulta em uma acentuada diminuição da abundância e da diversidade de bromélias em várias regiões. Por sua vez, isto leva a uma perda de diversas formas de vida microscópicas ou macroscópicas que possuem seu ciclo de vida dependendo intrinsecamente da presença da bromélia e a uma consequente redução da diversidade biológica do ecossistema. Assim, conservar as bromeliáceas resulta na conservação de uma ampla gama da diversidade biológica dos ecossistemas naturais.

Palavras-chave: Bromeliaceae, biodiversidade, fauna bromelícola, complexidade estrutural, arquitetura da planta, interações ecológicas.

INTRODUÇÃO

Nas comunidades, de modo geral, a abundância e a diversidade de organismos existentes estão fortemente relacionadas à complexidade estrutural do ambiente em que a comunidade vive (MacArthur, 1964; MacArthur *et al.* 1966; Pianka, 1966, Rocha & Bergallo, 1997). Em grande parte, esta complexidade estrutural é provida bioticamente pelos próprios organismos da comunidade que, por estarem presentes, imediatamente criam condições para a existência de outras formas de vida na comunidade. Assim, cada organismo vivendo em uma comunidade potencialmente constitui um elemento capaz de, em algum grau, ampliar o número de espécies contidas no sistema. O que difere acentuadamente os organismos, sejam animais ou vegetais, é o grau de capacidade de criar condições para a inclusão de novas formas de vida: a presença de alguns organismos cria poucas condições, enquanto a presença de outros cria condições em grande escala, passando por organismos que criam condições de vida para outras espécies em uma ampla gama de graus intermediários.

As bromélias provavelmente constituem o grupo de organismos cuja presença no ecossistema

resulta em maior efeito de inclusão de novas espécies do que o encontrado na maioria das outras formas de organismo viventes (Rocha *et al.*, 2000). Este efeito é resultado de um complexo de características que, especialmente atuando em conjunto, torna as bromélias particularmente importantes para a manutenção da diversidade biológica do sistema. Este artigo visa revisar e analisar o atual conhecimento disponível na bibliografia sobre o efeito e a importância das bromélias para os ecossistemas em que estão inseridas, avaliando as consequências da perda de suas espécies na redução da diversidade biológica dos ecossistemas em que vivem.

ARQUITETURA DA BROMÉLIA E A FAUNA ASSOCIADA

Dentre as centenas de milhares de espécies vegetais que existem no planeta, pode-se dizer que as cerca de 2.921 espécies constituintes da família Bromeliaceae (Luther, 2002) compreendem plantas que se distribuem em ambientes com condições variadas e até mesmo antagônicas (Benzing, 1980). A presença de representantes desta família em ambientes méxicos, xéricos e ombrófilos ocorre como resultado de um processo evolutivo que faz com que as bromélias se adaptem e sobrevivam nestes habitats diversos (Picado, 1913; Pittendrigh,

Vidalia 2 (1): 52-68, 2004.

1948; Medina, 1974; Benzing & Renfrow 1974; Benzing, 1980; Zotz & Thomas, 1999).

Uma importante adaptação ocorrida nas bromélias, que possibilitou a sobrevivência destas plantas em habitats variados e com relativo estresse hídrico, como os substratos epifíticos ou os solos de restinga, foi a arquitetura complexa de suas folhas. São dispostas de modo espiralado, em roseta, com o formato de cone invertido em algumas espécies. As axilas foliares têm a capacidade de acumular água e nutrientes (Picado, 1913; Benzing & Renfrow, 1974; Benzing, 1980; Cogliatti-Carvalho, 2003), propiciando ainda diferentes microhabitats para inúmeras espécies animais e vegetais (Cotgreave *et al.*, 1993; Lopez, 1997; Oliveira *et al.*, 1994; Richardson, 1999).

Estas espécies, conhecidas como bromélias-tanque, formam um grupo abundante dentro da família Bromeliaceae, incluindo tanto espécies epífitas como espécies terrestres. Zotz & Thomas (1999) sugerem duas formas distintas para o tanque das bromélias: (i) um canal central único formado por folhas espiraladas, como ocorre em algumas espécies de *Catopsis*, *Billbergia* e *Aechmea*, ou (ii) folhas alternadas, formando vários compartimentos contendo corpos de água separados pelas bases das folhas, como ocorre com espécies de *Vriesea* e *Neoregelia*.

Os principais elementos estruturais da arquitetura das bromélias são as folhas, o tamanho e o volume total da planta. Estudos têm demonstrado que quanto mais complexa é a estrutura da roseta foliar de uma bromélia (e.g. quanto maiores forem o número de folhas, o tamanho e o volume da planta), maior será a riqueza de organismos a ela associados (Oliveira & Rocha, 1997; Richardson, 1999). A arquitetura complexa das bromélias-tanque afeta a composição da fauna associada não apenas no tanque central da roseta foliar, mas também na água armazenada periféricamente nos reservatórios de cada folha, por aumentar a oferta de microhabitats. Cada bainha foliar constitui um microhabitat relativamente distinto, uma vez que a comunicação

entre as águas de bainhas adjacentes é baixa ou, em alguns casos, inexistente (Giaretta, 1996).

As bromélias são frequentemente utilizadas por animais como abrigo ou refúgio. Algumas espécies passam todo ou parte do seu ciclo de vida no interior destas plantas (e.g. Peixoto, 1995), que possuem, devido à sua arquitetura foliar, capacidade de manter umidade e temperatura relativamente constantes no seu interior quando comparado com o ambiente externo. Em ambientes sujeitos a estresse hídrico, como Restingas, as bromélias oferecem um microhabitat bastante estável, já que os tanques permanecem com água mesmo nos períodos de seca (Krügel & Richter, 1995), o que é favorável ao desenvolvimento de organismos (Oliveira *et al.*, 1994). Adicionalmente, por possuir, em muitos casos, folhas providas de espinhos, as bromélias constituem um refúgio protegido de predadores para várias espécies. Muitos predadores evitam perseguir organismos no interior de bromélias evitando injúrias corporais que podem ser causadas pelos espinhos.

Dessa forma, em grande parte a riqueza e a diversidade de espécies de um ecossistema são afetadas pela complexidade da arquitetura das bromélias. Isto porque quanto maior é a complexidade estrutural do ambiente (mesmo em pequena escala como uma bromélia), maior será a quantidade de microhabitats disponíveis. Isto permite que um maior número de organismos encontre as condições necessárias (e.g. recursos alimentares, abrigo e parceiros sexuais) para a sua sobrevivência, o que por sua vez incrementa o total de espécies possíveis de serem mantidas naquele ecossistema.

BROMÉLIAS COMO MICROHABITAT DE REPRODUÇÃO E FORRAGEAMENTO

Diversos estudos têm indicado que as bromélias-tanque são uma importante fonte de recursos para várias espécies que vivem diretamente associadas a elas (Picado, 1913; Lopez 1997; Oliveira & Rocha 1997; Richardson 1999) ou que passam parte do dia ou da noite no interior

do tanque (Britto-Pereira *et al.* 1988a, b), especialmente em locais onde o ambiente externo é pouco favorável ao desenvolvimento e sobrevivência destes organismos (Fialho, 1990; Fialho & Furtado, 1993; Oliveira *et al.*, 1994, Oliveira & Rocha, 1997).

O primeiro registro científico de larvas de insetos aquáticos vivendo em bromélias data de 1878 (Müller, 1878). A partir de trabalhos realizados com organismos de tanques de bromélias, pode-se constatar que existe uma ampla gama de organismos que vive durante toda a vida no interior dessas plantas, enquanto outros ali vivem apenas durante um certo período do seu ciclo de vida. Vários destes organismos aquáticos bromelícolas experimentaram processos de rápida especiação (Benzing, 1990; Little & Herbert, 1996; Araújo *et al.*, 1998). Araújo *et al.* (1998) demonstraram que leveduras estão presentes na água acumulada dentro dos tanques de cinco espécies de bromélias, distribuídas em habitats de Mangue, de Floresta Atlântica (*sensu strictu*) e de dunas de restinga. Vários autores sugerem que os microorganismos que vivem na água acumulada dentro das bromélias exercem um importante papel na ciclagem de nutrientes e nas cadeias alimentares do ecossistema (Araújo *et al.*, 1998; Richardson *et al.*, 2000), fazendo com que o complexo bromélia-microorganismos funcione como um mini-ecossistema (Utley & Burt-Utley 1983). Um estudo realizado nas restingas de Barra de Maricá e Saquarema (RJ) demonstrou que a água presente nos tanques das bromélias *Aechmea nudicaulis*, *A. bromeliifolia* e *Neoregelia cruenta* serve de sítio para a sobrevivência de organismos aquáticos, cuja distribuição no interior do tanque é verticalmente estratificada (Lopez, 1997). Laessle (1961), estudando bromélias-tanque na Jamaica, encontrou vários organismos vivendo associados a elas, como bactérias, algas, insetos e girinos, demonstrando a possibilidade de haver endemismo em algumas espécies da fauna bromelícola.

Estudos recentes indicam que a fauna associada a cada espécie de bromélia, seja ela microscópica ou macroscópica, é relativamente específica.

Tem sido demonstrado que algumas espécies de invertebrados macroscópicos são características da espécie de bromélia em que vivem (Oliveira *et al.*, 1994; Madeira *et al.*, 1995; Lopez, 1997). O mesmo ocorre para as espécies aquáticas animais que, em sua maioria, são espécie-específicas e em geral não são encontradas em nenhum outro ambiente de água doce (Oliveira *et al.*, 1994; Lopez, 1997).

Por outro lado, alguns microorganismos que vivem na água das bromélias não são específicos mas sim de ampla distribuição e são dispersos para o ambiente aquático da bromélia por vertebrados. Em um estudo utilizando *Neoregelia cruenta* e *Quesnelia quesneliana* no Rio de Janeiro, na água do tanque central e das bainhas foliares foram encontradas bactérias coliformes fecais, entre elas, a *Escherichia coli* (Haegler, 1993). Neste caso, as fezes de vertebrados que defecam ao se deslocarem acima das bromélias, podem atingir o tanque da planta, e as bactérias existentes nas fezes encontram no meio aquático um ambiente propício para sua manutenção.

Os invertebrados constituem organismos que ocorrem freqüentemente no interior de bromélias, estando entre os seres mais comumente encontrados associados aos tanques destas plantas. Em vários estudos (e.g. Lopez, 1997; Oliveira *et al.*, 1994; Oliveira & Rocha, 1997; Madeira *et al.*, 1995), os mais abundantes foram os artrópodes, principalmente os da classe Insecta. Entre os insetos, os mais comuns são os coleópteros, formigas, hemípteros, ortópteros, blatários (Oliveira *et al.*, 1994; Madeira *et al.*, 1995; Lopez, 1997; Oliveira & Rocha, 1997) e larvas de diferentes espécies de insetos como de lepidópteros, coleópteros, odonatas e dípteros (Laessle, 1961; Reitz, 1985; Oliveira *et al.*, 1994; Madeira *et al.*, 1995; Lopez, 1997; Oliveira & Rocha, 1997). Entre os aracnídeos, Aranae, Acarina, Opilionidae e Pseudoescorpionidae são grupos com muitas espécies vivendo no interior de bromélias (Laessle, 1961; Oliveira *et al.*, 1994; Madeira *et al.*, 1995; Oliveira & Rocha, 1997; Lopez, 1997). Entre outros artrópodes, como Diplopoda, Chilopoda, Decapoda e Ostracoda, são encontradas várias espécies com o

ciclo de vida fortemente dependente do ambiente do interior da bromélia. Um exemplo é o *Elpidium bromeliarum*, uma espécie de ostrácoda cujo ciclo de vida se dá integralmente no interior de bromélias (Lopez, 1997).

Não apenas espécies de invertebrados dependem das bromélias para a realização de seu ciclo de vida (parcial ou integral) mas também várias espécies de vertebrados. Entre os vertebrados, os anfíbios anuros são os organismos mais comumente encontrados em associação com bromélias, tendo sido encontrados nas diversas fases de seu ciclo de vida (Brito-Pereira, 1988 a, b; Peixoto, 1995; Krügel & Richter, 1995; Giaretta, 1996). O anuro *Phyllodytes luteolus* mantém estreita relação com a bromélia *Aechmea blanchetiana*, sendo dependente da água que a bromélia armazena no tanque durante todas as fases do seu ciclo de vida (Teixeira *et al.* 1997). No interior da bromélia, os ovos são colocados, fertilizados, as larvas eclodem e se desenvolvem, ocorre a metamorfose, o jovem cresce, torna-se adulto, alimenta-se e se reproduz. Neste ambiente, o sapo também obtém a umidade que necessita para manter sua pele úmida e se refugia dos predadores (Teixeira *et al.*, 1997). A vocalização, a presença de adultos, a postura de ovos e o desenvolvimento dos girinos são aspectos descritos em vários trabalhos abrangendo bromélias (Brito-Pereira *et al.*, 1988 a, b; Krügel & Richter, 1995; Cotgreave, 1993; Oliveira *et al.*, 1994; Oliveira & Rocha, 1997; Peixoto, 1995; Giaretta, 1996). Em alguns casos, a associação planta-animal pode ser tão estreita como a encontrada no microhilídeo *Syncope antenori*, cujos girinos se desenvolvem integralmente no interior de bromélias e, por não possuírem boca, não se alimentam durante a fase larvar (Krügel & Richter, 1995). Os tipos de associação entre anuros e bromélias, em geral, categorizam as espécies de acordo com o nível de dependência da bromélia para vida do animal. Assim, espécies bromelícolas seriam aquelas que utilizam a bromélia como abrigo ou sítio de forrageamento, mas o seu ciclo reprodutivo não estaria estritamente dependente da bromélia para ser completo. Algumas espécies de anuros bromelícolas como *Scinax alter*, *S. cuspidatus*, *S. agilis*, *S.*

similis, *Aparasphenodon brunoi* e *Xenohyla truncata*, embora utilizem bromélias-tanque nas restingas como abrigo, deslocam-se até poças ou até o bordo de brejos ou lagos para se reproduzir (Carvalho e Silva *et al.*, 2000). Espécies bromelígenas são aquelas que dependem intimamente das bromélias para completar seu ciclo de vida, como ocorre por exemplo com *Gastrotheca fissipes*, *Scinax littoreus*, *S. perpusillus* e *Phyllodytes luteolus* (Peixoto, 1995; Carvalho & Silva *et al.*, 2000).

Outros vertebrados, como os lagartos *Tropidurus torquatus* e *Mabuya macrorhyncha*, comuns em restingas, utilizam bromélias como sítio de assoalhamento e de forrageamento (Oliveira *et al.*, 1994; Vrcibradic & Rocha, 1996). Muitas espécies de serpentes, como *Liophis miliaris*, *Oxyrhopus petola* e *Tamnodynastes cf. strigilis*, também utilizam as bromélias como sítio de forrageamento (Rocha & Vrcibradic, 1998).

Muitas espécies de aves utilizam bromélias como local de forrageamento e como sítio de nidificação [e.g. Thraupinae (sanhaços): Pizo, 1994; M. A. S. Alves, comunicação pessoal]. O furnárideo *Syndactyla rufosuperciliata*, por exemplo, se especializou em forragear no interior de bromélias (Pizo, 1994). Outras aves como o icterídeo *Cacicus haemorrhous* utilizam tufos ou partes da bromélia *Tillandsia usneoides* para construir seu ninho (Pizo, 1994). Um estudo recente (Alves *et al.*, 2000) analisou as taxas de alimentação por adultos e o desenvolvimento inicial de filhotes do formicárideo *Conopophaga melanops* em ninho construído sobre o vaso central da bromélia *Neoregelia johannis* na Floresta Atlântica da Ilha Grande. Estas informações mostram a relevância dessas plantas como sítios apropriados para aves encontrarem alimento ou para, através da nidificação, completar seu ciclo.

Espécies de mamíferos, como roedores (e.g. *Oryzomys subflavus*), foram encontrados na natureza (Restinga de Jurubatiba, no norte fluminense) utilizando muitas de bromélias como local de nidificação (Bergallo *et al.*, no prelo), ficando assim supostamente mais protegidos de seus

predadores devido à arquitetura da bromélia que, em muitos casos (especialmente quando as folhas são providas de espinhos) pode ser agressiva a um predador potencial do mamífero. Marsupiais como *Philander opossum* já foram observados bebendo água no interior da bromélia *Neoregelia cruenta* na Restinga de Maricá, no Rio de Janeiro (e.g. Fernandez, 1989).

O conjunto das características da arquitetura das bromélias resulta na facilitação da vida para várias espécies de invertebrados e de vertebrados, as quais provavelmente não poderiam permanecer em um determinado habitat se as bromélias que ocupam ou utilizam não estivessem presentes.

AS BROMÉLIAS COMO SISTEMAS DE RESERVA DE ÁGUA LIVRE

A água possui propriedades que favorecem a vida e a sobrevivência dos seres vivos (Ricklefs, 1996), constituindo cerca de 75% da massa corporal dos animais e mais de 90% da massa da maioria dos tecidos vegetais (Raven *et al.*, 1999). Desta forma, a peculiar característica que várias espécies da família Bromeliaceae possuem de acumular em suas rosetas a água que provém do ambiente externo, como a chuva e o orvalho, mantendo este recurso disponível para o ambiente, proporciona para este grupo de plantas elevada importância ecológica dentro de um ecossistema (Cogliatti-Carvalho, 2003).

Ao se fazer um levantamento sobre trabalhos que quantificam o volume de água acumulada dentro de bromélias, pode-se chegar à conclusão que ainda estamos longe de esgotar este assunto. No entanto, com os poucos estudos realizados já se pode perceber o quanto estas plantas contribuem com água livre para os ecossistemas. Picado (1913) encontrou nos tanques de *Glomeropitcairnia erectiflora* rosetas com mais de 20 litros de água, enquanto Pittendrigh (1948) registrou rosetas com 5 litros de água. Giaretta (1996), em um estudo sobre uma população de anfíbios anuros na Restinga do Nativo do Paraju em Linhares, no Espírito Santo, encontrou um volume médio de 734,2 mm³ de água por roseta de *Vriesea neogluti-*

nosa. Cogliatti-Carvalho (2003) estimou a quantidade de água reservada no interior do tanque de diferentes espécies de bromélias por hectare de cada uma das 13 restingas vistoriadas na costa leste do Brasil (Praia do Sul, Grumari, Maricá, Massambaba, Jurubatiba, Grussaí, Praia das Neves, Setiba, Guriri, Prado, Trancoso, Abaeté e Baixio). Foi medido um total de 17.000 litros de água armazenados em 59.007 bromélias-tanque encontradas, com um valor médio de aproximadamente 3,5 litros de água por roseta (Cogliatti-Carvalho, 2003; Tabela 1). Desta forma, podemos concluir que ao longo destas restingas, as bromélias-tanque contribuem com a manutenção no sistema de pelo menos 1.300 litros de água livre por hectare, a qual se torna disponível para a manutenção de vários outros organismos. Com isso, ao funcionarem como fontes de água livre disponível para espécies animais e vegetais, as bromélias-tanque mostram mais uma característica que as torna espécies-chave dentro do ecossistema em que vivem.

A água que circula em um ecossistema pode ser medida através do índice de pluviosidade na área. Esta água, no entanto, terá vários destinos e, entre eles, poderá cair diretamente no solo ou sobre a vegetação e percolar rapidamente para o lençol freático, abastecendo a rede fluvial ou lagunar, ou cair sobre as rosetas das bromélias, ser ali armazenada e permanecer disponibilizada para outros seres vivos por um determinado tempo. Uma vez no interior do tanque das bromélias, parte da água armazenada irá evaporar, parte poderá ser ingerida por diferentes organismos (e.g. mamíferos, répteis, anfíbios) ou ser aproveitada no ciclo de vida de organismos que vivem na água da bromélia ou ainda, ser absorvida pela própria bromélia. Assim, da água total inicialmente reservada, uma parte considerável é transferida para outros organismos. Como consequência, o volume de água efetivamente reservado no tanque de uma bromélia, de forma geral, constituirá então um valor diferente e inferior ao volume que potencialmente pode ser armazenado.

A quantidade de água que é acumulada no interior do tanque de uma bromélia depende de

vários fatores intrínsecos e extrínsecos à planta, podendo haver variações interespecíficas ou mesmo intraespecíficas no volume de água armazenado. Entre bromélias de uma mesma espécie, o volume de água armazenada pode variar devido às extensas variações fenotípicas que apresentam várias espécies da família devido à influência de fatores abióticos, como a luz solar, a umidade e a quantidade e qualidade de nutrientes (Benzing, 1980; Cogliatti-Carvalho *et al.*, 1998). Teixeira *et al.* (1997) registraram uma variação de 5 a 1.270 ml no volume de água de rosetas de *Aechmea blanchetiana*. Richardson (1999) encontrou uma relação positiva e significativa entre o tamanho da bromélia e a quantidade de água armazenada nas rosetas para as bromélias *Guzmania sp.* e *Vriesea sp.* Espécies diferentes de bromélias possuem diferentes morfologias (e.g. forma e tamanho do tanque), vivem em diferentes habitats e possuem diferentes hábitos, o que constituem fatores que alteram a capacidade de armazenamento de água entre as espécies-tanque.

Em um estudo na restinga do Parque Nacional da Restinga de Jurubatiba, em Macaé, RJ, Cogliatti-Carvalho *et al.* (2001) demonstraram que diferentes espécies de bromélias-tanque armazenam volumes de água significativamente distintos. Como a água que é armazenada nos tanques das bromélias provém basicamente da chuva, o volume acumulado nos vasos pode também variar de acordo com o índice de pluviosidade do local.

A medida do volume do cone das bromélias-tanque pode constituir uma ferramenta útil para estimar o volume de água armazenada em uma bromélia (ver Laessle, 1961), ou no conjunto de bromélias em um ambiente. Um estudo realizado em 1995 na Restinga do nativo do Paraju, que analisou o efeito do fogo em uma população de *Vriesea neoglutinosa*, demonstrou a perda de 99,9% do volume total dos cones de bromélias pré-existentes ao fogo na área (Rocha *et al.*, 1996). Alves *et al.* (1996), 15 meses após a queimada, mostraram que havia 3,48 rosetas/ha nesta mesma área, estimando em 537.015,9 litros a água que estaria reservada nas rosetas das bromélias através da medida do

volume do cone, correspondendo a uma recomposição de aproximadamente 28% do total da água que havia sido perdida pelo ambiente devido à queimada. Os autores sugeriram que as bromélias que permaneceram intactas ao fogo provavelmente exerceram um importante papel não só na regeneração da população da bromélia, como também na recomposição da fauna associada aos tanques desta planta.

A água acumulada no interior do tanque da bromélia forma um microhabitat úmido e nutritivo conhecido como fitotelmata, que suporta organismos da fauna e da flora (Picado, 1913; Benzing, 1980; Cotgreave *et al.*, 1993; Oliveira *et al.*, 1994; Madeira *et al.*, 1995; Dejean & Olmsted, 1997). A roseta torna-se, então, um ambiente rico em nutrientes provenientes da decomposição de detritos orgânicos de partes de vegetais ou de animais (Picado, 1913; Benzing, 1970; Benzing & Renfrow, 1974; Oliveira *et al.*, 1994; Richardson *et al.*, 2000). Os nutrientes presentes na água são absorvidos por células especializadas, os tricomas, concentrados especialmente na base das folhas das bromélias, região onde há o contato da planta com a água (Benzing & Renfrow, 1974; Benzing, 1980). Assim, o fato de as bromélias-tanque armazenarem água livre em seus vasos permite que não só a própria planta aproveite este recurso, mas também outros seres vivos que utilizam esta água para as mais diversas funções (Picado, 1913; Laessle, 1961).

BROMÉLIAS COMO SÍTIOS APROPRIADOS DE GERMINAÇÃO

Em vários habitats as bromélias-tanque exercem também um importante papel na germinação de sementes de outras espécies vegetais, atuando no recrutamento e no estabelecimento destas espécies (Correia, 1983; Fialho, 1990; Fialho & Furtado, 1993) e no processo de sucessão de habitats (Hay & Lacerda, 1980; Zaluar, 1997). No interior da bromélia, a água e o material em decomposição tornam o ambiente dentro do vaso bastante úmido e nutritivo, o que facilita a germinação de sementes. Isto é de especial valor em

ambientes áridos ou com restrição de água livre como as Restingas. O solo de restinga é extremamente pobre em nutrientes e água (Van der Valk, 1974; Wacchter, 1985), principalmente nas regiões entre-moitas, as quais são destituídas de qualquer tipo de vegetação (Pereira & Araujo, 1995) e cuja temperatura pode atingir mais de 60°C (Rocha, 1988; Fialho, 1990).

Nas restingas, o sucesso na germinação e no desenvolvimento de plântulas tem sido demonstrado ser maior no microhabitat do interior da bromélia do que sobre a areia do entorno da planta (Fialho, 1990; Zaluar, 1997). Fialho (1990) estudou a dispersão de sementes de uma espécie de planta bastante comum na Restinga de Barra de Maricá, RJ, *Erythroxilum ovalifolium*, sendo suas sementes dispersas por um lagarto (*Tropidurus torquatus*) e por uma espécie de anfíbio (*Xenohyla truncata*). Observou que as sementes não dispersas pelo lagarto geralmente caem sobre a areia nua da restinga e não germinam, ao passo que as sementes dispersas pelo anfíbio são depositadas dentro da bromélia *Neoregelia cruenta* e possuem alta taxa de germinação e de viabilidade. No entanto, Fialho & Furtado (1993) demonstraram que a localização em que a semente é depositada na bromélia também influencia a taxa de germinação da semente. Neste estudo, as sementes de *E. ovalifolium* possuem maior taxa de germinação na periferia roseta foliar do que dentro do tanque central da bromélia *N. cruenta*, possivelmente pelo primeiro ser um local onde um forte dispersor (*X. truncata*) de *E. ovalifolium* é mais observado (Fialho, 1990). Ao germinar a semente, a planta se desenvolve e enraíza no solo ao redor da bromélia, o qual, conforme dito anteriormente, é enriquecido em matéria orgânica pela presença da bromélia. Os autores sugerem que, ao germinarem na porção periférica da roseta foliar da bromélia, as sementes de *E. ovalifolium* estariam mais próximas do solo, facilitando a emissão das raízes para atingirem este substrato. Zaluar (1997), em estudo realizado com *Clusia hilariana* (Clusiaceae) na restinga de Juruatiba, no Norte fluminense, sugeriu que a semente da clúsia, por possuir testa delgada e ser sensível ao dessecação, germinaria no interior do tanque das

bromélias existentes nesta restinga, ao passo que a germinação das sementes na areia da restinga não seria possível.

Ao servir como sítio de germinação de sementes, as bromélias podem ter grande influência nos processos de sucessão de ecossistemas, servindo como substrato para o banco de sementes das espécies vegetais que colonizarão o ambiente. Hay e Lacerda (1980) demonstraram que as bromélias possuem um importante papel na sucessão do ecossistema de Restinga de Barra de Maricá, RJ. No estudo, os autores demonstraram que a bromélia *Neoregelia cruenta* aumenta a concentração de matéria orgânica no solo e consegue se estabelecer nos primeiros estágios de sucessão no desenvolvimento das dunas de areia, atuando como fonte de matéria orgânica e nutrientes sem removê-los do solo. Uma vez presentes, as bromélias tornam o solo mais ameno para a colonização de outras espécies de plantas, já que a presença de bromélias-tanque representa um aumento na disponibilidade de água e de nutrientes no solo, o que facilitaria a germinação de sementes que não conseguiriam germinar no solo quente da restinga. (Hay & Lacerda, 1980). Além disso, a presença da bromélia age como uma barreira contra o depósito excessivo de sal, tornando o solo logo abaixo da bromélia mais propício ao estabelecimento e enraizamento da planta que germinou e se desenvolve dentro da bromélia (Fialho & Furtado, 1993). Um outro fator que pode contribuir para a presença de sementes nas bromélias-tanque é a arquitetura propícia para o depósito de sementes, sejam estas dispersas pelo vento ou depositadas na bromélia através das fezes de animais frugívoros (Fialho, 1990). Anfíbios, aves ou macacos frugívoros, ao defecarem na bromélia, podem estar depositando sementes de espécies vegetais em um ambiente propício à germinação.

Assim, além de disponibilizar água livre para os animais, as bromélias-tanque servem como sítios apropriados de germinação de sementes de diferentes espécies de plantas, o que demonstra o papel de relevância que as bromélias-tanque exercem nos ecossistemas, principalmente aqueles que

estão sujeitos a constantes distúrbios antrópicos.

RELAÇÕES COMPLEXAS ENTRE BROMÉLIAS E POLINIZADORES

A família Bromeliaceae apresenta também uma grande variedade de formas e estruturas florais. São encontrados representantes com flores bastante primitivas, como as espécies dos gêneros *Hechtia* e *Fosterella*, cujas flores são diminutas e pouco coloridas (Benzing, 1980) e outros com flores excepcionalmente coloridas e grandes (Benzing, 1980; Rocha *et al.*, 2000). Essa grande variedade de forma e estrutura de flores encontrada na família, somada aos recursos por elas produzidos (néctar, pólen e odor) e à conspicuidade de suas inflorescências, freqüentemente coloridas (Benzing, 1980; Leme, 1997), atrai uma grande variedade de polinizadores (Heithaus, 1979; Gardner, 1986), tanto vertebrados (Reitz, 1979; Sazima *et al.*, 1989; 1995; 1999; Fischer, 1994; Araújo *et al.*, 1994; Van Sluys & Stotz, 1995; Alves *et al.*, 2000; Varassin & Sazima, 2000), quanto invertebrados (Gardner, 1986; Siqueira-Filho, 1998; Rocha *et al.*, 1997; Varassin & Sazima, 2000; Freitas, 2000), que nela vão obter recursos. Assim, as bromélias mantêm uma grande variedade de polinizadores que dependem da contínua disponibilização dos recursos florais para sua manutenção.

Há vários exemplos de como diferentes espécies polinizadoras são mantidas por estas plantas em seus ambientes naturais. Como um primeiro exemplo podemos citar as aves. Entre os vertebrados, as aves, especialmente beija-flores, estão entre os mais comuns visitantes florais das Bromeliaceae (Benzing, 1980). Na grande maioria das espécies as flores são equipadas com corolas tubulosas e longas, em geral, vistosamente coloridas, apresentando os órgãos reprodutores (pistilo e anteras) também alongados e exsertos (Benzing, 1980). Estas flores são diurnas e produzem grandes quantidades de néctar e com concentrações de açúcar variando entre 16% e 50% (Baker, 1975; Stiles, 1978; Araújo *et al.*, 1994; Snow & Snow, 1986; Sazima *et al.*, 1995; Martinelli, 1997; Bernardello *et al.*, 1991; Galletto & Bernardello, 1992). A adap-

tação desse conjunto de características nas espécies de bromélias maximizou a atração de um determinado grupo de polinizadores (Baker & Hurd, 1968; Waser *et al.*, 1996), resultando em uma síndrome de polinização ornitófila (Faegri & Van der Pijl, 1979). Como os beija-flores necessitam de um recurso alimentar rico em compostos energéticos, no caso o néctar, as bromélias constituem importantes fontes de recursos nutricionais para estes organismos, pelas razões seguintes: (i) em um determinado ambiente existem diferentes espécies de bromélias com estas características; (ii) estas se distribuem vertical e horizontalmente no espaço (Fischer, 1994; Martinelli, 1997; Varassin & Sazima, 2000; Cogliatti-Carvalho *et al.*, 2000); (iii) as diferentes espécies de bromélias de uma área, em geral, possuem um padrão seqüencial de floração (Fischer, 1994; Fischer & Araújo, 1996; Martinelli, 1997), o que permite que ao longo do ano e do espaço os recursos estejam disponíveis, mantendo uma grande diversidade destas aves. Isto tem levado vários autores a sugerir que, entre as aves, os beija-flores são os principais polinizadores associados às bromélias, ou mantidos por elas (Smith & Downs, 1974; McWilliams, 1974; Sick, 1984), apesar de alguns estudos mostrarem que espécies de aves de outras famílias podem também utilizar o néctar produzido pelas bromélias (Nadkarni & Matelson, 1987; Pizo, 1994), o que amplia ainda mais a diversidade de polinizadores associada às bromélias.

A presença de morcegos como polinizadores de bromélias também tem sido observada em alguns estudos (Vogel, 1969; Dobat & Peikert-Holle, 1985; Sazima *et al.*, 1989, 1995; Martinelli, 1997; Leme, 2000). Müller (1897) observou, no final do século XIX, que *Vriesea gamba* (sinonimizada com *V. jonghei*) possuía antese noturna, coloração pálida, odor desagradável e grande produção de néctar, as quais constituem características de plantas com síndrome de polinização para os morcegos (Faegri & Van der Pijl, 1979). Benzing (1980) sugeriu que a quiropterofilia é uma síndrome de polinização menos freqüente que a ornitofilia, ocorrendo apenas em espécies de bromélias com distribuição restrita aos trópicos. As

flores quiropterófilas são geralmente grandes e de antese noturna, com a corola possuindo coloração críptica (variando do branco ao marrom escuro), com estrutura, em geral, bastante resistente, altas taxas de produção de néctar e pólen, e exalando geralmente um odor forte semelhante à uréia ou frutos podres (Benzing, 1980). Não são conhecidos muitos casos de quiropterofilia em bromélias, sendo que esta síndrome é encontrada principalmente no gênero *Vriesea*, particularmente em espécies tais como *V. minuta*, *V. sazimae* (Leme, 1995) e *V. fenestralis* (Leme, 2000). Em alguns casos, as flores das espécies de bromélias com síndrome para a quiropterofilia também são visitadas por algumas espécies de beija-flores e por mariposas noturnas. Da mesma forma que nas espécies polinizadas por beija-flores, nas espécies visitadas por morcegos ocorre um padrão de floração seqüencial, mantendo os recursos disponíveis para uma grande gama de organismos.

De acordo com Imperatriz-Fonseca *et al.* (1993), os insetos são responsáveis pela polinização de cerca de dois terços das espécies de angiospermas. No entanto, quando considerada a família Bromeliaceae, há relativamente poucos registros de polinização por insetos (Ule, 1898; Knuth, 1904; Gardner, 1986; Varadarajan & Brown, 1988; Till, 1992; Fischer, 1994; Siqueira-Filho, 1998; Freitas, 1999, 2000; Varassin & Sazima, 2000). Dentre as flores de bromélias polinizadas por insetos, diferentes tipos de síndromes de polinização podem ser encontradas, tais como a melitofilia (abelhas), cantarofilia (besouros), miofilia e sapromiofilia (moscas), psicofilia (borboletas) e esfingofilia [(mariposas Esphingidae), (Faegri & van der Pijl, 1979)] embora apenas alguns estudos em Bromeliaceae sugiram espécies de bromélias que possam ser encaixadas em algumas destas síndromes. Por exemplo, Ule (1898) menciona que em algumas espécies do gênero *Hohenbergia* ocorre a melitofilia; Varadarajan & Brown (1988) sugerem que algumas espécies de *Brocchinia*, *Cattendorfia*, *Deuterocohnia*, *Fosterella* e *Pitcairnia* apresentam síndrome para a entomofilia; Fischer (1994), estudando uma comunidade de bromélias, cita que apenas *Aechmea*

gamosepala é visitada por abelhas; Siqueira-Filho (1998) afirma que *Hohenbergia ridleyi* apresenta claramente características para a entomofilia e suas observações corroboram as características florais da planta; *Canistropsis microps* da Mata Atlântica apresenta sua guilda de polinizadores composta exclusivamente por espécies de Apoidea e suas flores são claramente melitófilas (Freitas, 1999, 2000).

Adicionalmente, algumas espécies de uma comunidade de bromélias no Estado do Espírito Santo possuem características para a psicofilia, segundo Varassin & Sazima (2000). No entanto, em Bromeliaceae, a polinização por vertebrados tem sido considerada mais importante do que a polinização por insetos (Smith & Downs, 1974). A quantidade relativamente baixa de estudos sobre a polinização de espécies da família (incluindo medições de taxas de visitação e eficiência de polinização) tem limitado a interpretação sobre a real extensão da importância dos insetos para a polinização das bromélias (Alves *et al.*, 2000; Freitas, 1999, 2000). Conseqüentemente, é subestimada a potencialidade de existência de outros tipos de guildas, permitindo especular que a diversidade de polinizadores seja consideravelmente superior à que se supõe atualmente. No entanto, quando analisamos os membros da família Bromeliaceae como espécies com potencial incrementador da biodiversidade de organismos polinizadores, devemos entender que esta relação ocorra dentro de uma comunidade, onde as diferentes espécies de Bromeliaceae vão apresentar guildas de visitantes florais, que podem variar de 2 a 10 espécies animais de diferentes grupos e entre as quais poderá ou não haver sobreposição entre espécies componentes da guilda (Fischer, 1994; Alves *et al.*, 2000; Varassin & Sazima, 2000).

É oportuno ressaltar que as bromélias caracteristicamente possuem um padrão de distribuição espacial estratificado dentro das comunidades em que ocorrem, sendo a segunda maior família de angiospermas em termos de espécies epífitas (Pittendrigh, 1948; Aragão, 1967; Gentry & Dodson, 1987; Fischer & Araújo, 1996). Por outro lado, em uma comunidade, as diferentes espécies

Restinga	Volume de água (litros/ha)
Praia do Sul - RJ	544,3
Grumari - RJ	170,2
Maricá - RJ	4353,4
Massambaba - RJ	225,1
Jurubatiba - RJ	1604,3
Grussaí - RJ	1060,1
Praia das Neves - ES	935,6
Setiba - ES	1151,3
Guriri - ES	600,9
Prado - BA	3255,6
Trancoso - BA	2801,9
Abaeté - BA	142,3
Baixio - BA	155,6

Tabela 1: Estimativas de volume de água livre total disponível no vaso das espécies de Bromeliaceae encontradas ao longo de 13 restingas estudadas no leste brasileiro.* Dados do Projeto de Ecologia de Bromeliaceae de Restingas, do Departamento de Ecologia do Instituto de Biologia Roberto Alcântara Gomes - IBRAG da UERJ.

de bromélias tendem a apresentar uma floração seqüencial, de forma a evitar a sobreposição da floração e, conseqüentemente, de competição por polinizadores (Fischer, 1994; Araújo *et al.*, 1994; Sazima *et al.*, 1995; Martinelli, 1997; C. F. D.Rocha, comunicação pessoal). Varassin & Sazima (2000) mostram que quanto maior o número de espécies de bromélias florindo, isto é, quanto maior a disponibilidade de recursos florais, maior será o número de espécies de polinizadores. Freitas (2000) encontrou uma tendência de aumento da riqueza e da diversidade de visitantes florais com o número de indivíduos de *C. microps* florindo. Estes dados estão de acordo com o sugerido por Varassin & Sazima (2000) da existência de uma relação entre o aumento da diversidade de espécies de polinizadores e a oferta de recursos pelas espécies de bromélias da comunidade.

Vidalia 2 (1): 52-68, 2004.

Além do néctar produzido pelos nectários florais, em algumas espécies de *Deuterocohnia* e de *Dyckia* podem ser encontrados nectários extraflorais, que atraem formigas de diferentes espécies (Galletto & Bernardello, 1992). Esses nectários teriam a função primária de eliminar o excesso de açúcares produzidos pela planta (O'Dowd & Catchpole, 1983; Bory & Claire-Maczulajty, 1984), secundariamente atraindo formigas (Galletto & Bernardello, 1992) ou aves, como ocorre em espécies do gênero *Acacia* [(Fabaceae), (Hölldobler & Wilson, 1990)].

Assim, através dos nectários florais ou dos nectários extraflorais, as bromélias produzem recursos importantes para manter um amplo conjunto de tipos de polinizadores ou outros utilizadores destes recursos, incluindo espécies de invertebrados e vertebrados. O resultado destas relações é a constituição de caminhos adicionais através dos quais diferentes organismos são mantidos por espécies de Bromeliaceae. Isto, por sua vez, constitui mais uma via pela qual a presença de plantas dessa família afetam positivamente a diversidade biológica dos ambientes em que vivem.

AS BROMÉLIAS COMO MANTENEDORAS DE POPULAÇÕES DE ÁCAROS FLORAIS

Apesar de menos evidente do que as guildas de polinizadores, um grupo de pequenos organismos pode ser encontrado associado às flores das bromélias: os ácaros de flor. Ácaros de flor (gênero *Rhinoseius* e algumas espécies do gênero *Proctolaelaps*, ambos Mesostigmata: Ascidae - Lindquist & Evans, 1965) possuem uma ampla distribuição geográfica nas Américas, ocorrendo desde o Alaska até a Terra do Fogo (Colwell, 1979). Essas espécies de ácaros vivem e se reproduzem exclusivamente nas flores e alimentam-se do néctar elas produzido (Colwell, 1988, 1995). Os beija-flores, em especial (Colwell, 1973, 1979, 1988), e possivelmente algumas espécies de mariposas e de abelhas, constituem os organismos foréticos destas espécies. As fêmeas destes ácaros movem-se entre diferentes flores para se reproduzir, utilizando a narina das aves como transporte.

Quando uma ave insere o bico na corola da flor para obter o néctar, o ácaro rapidamente se move sobre o bico até o interior da narina da ave, ali permanecendo até que a ave, após ter voado para a flor de uma outra planta da mesma espécie, insira novamente o bico na flor. O ácaro é espécie-específico da planta e, embora durante um único transporte a narina de uma ave possa abrigar mais de dez espécies de ácaros, os indivíduos de cada espécie de ácaro só desembarcam precisamente na flor da espécie de planta que vivem e completam seu ciclo (Colwell, 1988).

Embora ainda não existam na literatura registros sobre a presença de ácaros nas flores de bromélias, nossos estudos com as bromélias da Mata Atlântica da Ilha Grande no Rio de Janeiro indicaram que, nas flores de todas as espécies de bromélias que analisamos na área até o momento (e.g. *Canistropsis microps*, *Tillandsia stricta*, *Neoregelia johannis*, *Vriesea vagans* e *Aechmea gracilis*), são encontrados ácaros florais. A existência desta relação nas flores das bromélias, mantendo populações de espécies de ácaros, constitui mais um exemplo de como estas plantas representam sítios apropriados e fundamentais para várias outras formas de vida.

CONCLUSÕES

Atualmente, em vários ecossistemas, as comunidades de Bromeliaceae têm sido consideravelmente reduzidas ou mesmo erradicadas. As principais razões para o decréscimo ou perda de espécies de bromélias estão relacionadas a três fatores básicos: I) Destruição dos habitats como resultado de ações antrópicas ao longo de vários séculos: Grande parte dos ecossistemas naturais brasileiros foi amplamente modificada e se encontra amplamente degradada. Ao serem degradados, várias características do habitat estrutural são alteradas o que, na maioria dos casos, devido a modificações na umidade, taxa de incidência de luz, temperatura e disponibilidade de suporte, afeta negativamente as populações das bromélias. II) Extrativismo seletivo: Como as bromélias possuem considerável beleza estética e ornamental, sua uti-

lização para fins de paisagismo e jardinagem tem sido amplamente difundida. Na maioria dos casos, onde não há a disponibilidade de mudas produzidas pelos meios hortícolas, a fonte de obtenção de indivíduos é o extrativismo de plantas de ambientes naturais, o que constitui causa importante do desfalque ou supressão de populações e comunidades naturais de Bromeliaceae. III) Associação equivocada das bromélias com problemas de saúde pública: A visão distorcida de que as bromélias podem constituir grande risco para a saúde pública, por sua capacidade de reservar água e a possibilidade de utilização desses nichos como sítio para desenvolvimento de larvas de mosquitos transmissores de doença, tem levado a uma pressão (com base no desconhecimento efetivo da relação planta-animal), favorável à destruição não apenas de plantas cultivadas em residências, mas, o que é especialmente negativo, à destruição em ampla escala dessas plantas na natureza. É necessário que sejam realizados estudos analisando o papel efetivo desta relação, o que é fundamental para dirimir os receios da sociedade e, conseqüentemente, reduzir a taxa de destruição intencional de espécies desta família.

Os efeitos negativos dessas ações têm levado à uma acentuada diminuição da abundância e da diversidade de bromélias em várias regiões, o que por sua vez, leva de modo exponencial a uma perda de diversas formas de vida microscópicas ou macroscópicas cujo ciclo de vida depende intrinsecamente da presença da bromélia. O resultado final previsível, dada a imensa gama de organismos que as bromélias tendem a manter no ambiente, é uma conseqüente redução da diversidade biológica do ecossistema como um todo.

Assim, manter espécies de bromeliáceas nos seus ambientes significa, não apenas conservar as espécies de bromélias *per se*, mas sim conservar uma ampla gama da diversidade local. Como conservar o ecossistema como um todo é muito mais efetivo do que conservar espécies isoladamente (Rocha, 2000), uma importante estratégia para programas visando a conservação de sistemas naturais deve obrigatoriamente abranger a manutenção ou recuperação da diversidade e riqueza de Brome-

liacea. Adicionalmente, é importante monitorar a densidade e abundância dessas plantas nas áreas de interesse de conservação, devido não apenas a sua importância na manutenção de imensa variedade de formas de vida, mas também, pela sensibilidade que revelam às alterações do ambiente, como bioindicadoras das condições e qualidade dos sistemas que se quer conservar.

Conservar membros da família Bromeliaceae resulta na conservação direta de espectro relevante de organismos dela dependentes e que constituem uma ampla gama da diversidade biológica dos ecossistemas naturais.

AGRADECIMENTOS

Este trabalho foi realizado como parte do Projeto Ecologia de Bromélias da Costa leste do Brasil, do Departamento de Ecologia, Instituto de Biologia Roberto Alcântara Gomes – IBRAG, da Universidade do Estado do Rio de Janeiro e foi parcialmente subvencionado através de Auxílio à Pesquisa da Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado do Rio de Janeiro (FAPERJ, Processo N.º E-26/170.884/2002) e parcialmente com Auxílio à Pesquisa do Conselho Nacional do Desenvolvimento Científico e Tecnológico – CNPq (Processo N.º 477981/2003-8) para o primeiro autor. C. F. D. Rocha recebeu bolsa de Produtividade em Pesquisa do CNPq (processo 307653/2003-0). L. Cogliatti-Carvalho e L. N. Morgado receberam bolsa de Doutorado do CNPq, A. F. N. Freitas e T. C. Rocha-Pessôa receberam bolsa de Mestrado da Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Ensino Superior – CAPES. C.V. Ariani e A. S. Dias receberam bolsa de Iniciação Científica PIBIC/UERJ. Agradecemos a Monique Van Sluys e D. Vrcibradic pela revisão crítica do texto.

LITERATURA CITADA

- ALVES, M. A. S., C. F. D. ROCHA & M. VAN-SLUYS. 1996. Recomposição de uma população de *Vriesea neoglutinosa* 15 meses após uma queimada. *Bromélia* 3(4): 3-8.
- ALVES, M. A. S., C. F. D. ROCHA, M. VAN SLUYS & H.G. BERGALLO. 2000. Guilda de beija-flores polinizadores de quatro espécies de Bromeliaceae de Mata Atlântica: composição e taxas de visitação. Pp. 171-185 in M.A.S.ALVES, J. M. C. SILVA, M. VAN SLUYS, H. G. BERGALLO & C. F. D. ROCHA, eds. *A Ornitologia no Brasil: pesquisa atual, conservação e perspectivas*. Editora da Universidade do Estado do Rio de Janeiro (EDUERJ), Rio de Janeiro.
- ARAGÃO, M.B. 1967. Condições de habitat e distribuição geográfica de algumas bromeliáceas. *Sellowia* 19: 83-95.
- ARAÚJO, A. C., E. A. FISCHER & SAZIMA, M. 1994. Floração seqüencial e polinização de três espécies de *Vriesea* (Bromeliaceae) na região de Juréia, sudeste do Brasil. *Revista Brasileira de Botânica* 17 (2): 113-118.
- ARAUJO, F. V., R. J. MEDEIROS, L. C. MENDONÇA-HAGLER & A. N. HAGLER. 1998. A preliminary note on yeast communities of bromeliad-tank waters of Rio de Janeiro, RJ, Brazil. *Revista de Microbiologia* 29: 118-121.
- BAKER, H.G. & HURD, P.D.J. 1968. Intrafloral ecology. *Annual Review of Entomology* 13: 385-414.
- BAKER, H.G. 1975. Sugar concentration in nectars from hummingbirds flowers. *Biotropica* 7(1): 37-41.
- BENZING, D. H. 1970. Foliar permeability and the absorption of minerals and organic nitrogen by certain tank bromeliads. *Botanical Gazette* 131: 23-31.
- BENZING, D. H. & A. RENFROW. 1974. The mineral nutrition of Bromeliaceae. *Botanical Gazette* 135(4): 281-288.
- BENZING D. H. 1980. *The Biology of Bromeliads*. Mad River Press, California.
- BENZING D. H. 1990. *Vascular epiphytes*. Cambridge University Press, Cambridge.
- BERGALLO, H.G., J. L. LUZ, D. L. RAICES, F. H. HATANO & F. MARTINS-HATANO. No prelo. Habitat use by *Oryzomys subflavus* (Rodentia) in an open shrubland formation in Restinga de Jurubatiba National Park, RJ, Brazil. *Brazilian Journal of Biology*.
- BERNARDELLO, L.N., L. GALETTO & H.R. JULIANI 1991. Floral nectar, nectary structure and pollinators in some Argentinian Bromeliaceae. *Annals of Botany* 67: 401-411.
- BORY, G. & D. CLAIRE-MACZULAJTYS. 1984. Composition du nectar et rôle des nectarines extraflorales chez

Vidalia 2 (1): 52-68, 2004.

- Ailanthus glandulosa*. *Canadian Journal of Botany* 64: 247-253.
- BOURLIÈRE, F. 1983. Animal species diversity in tropical forests. Pp. 77-91 in F.B. Golley, ed. *Tropical Rain Forest Ecosystems. Structure and Function*. Ecosystems of the world 14A. Elsevier, Amsterdam.
- BRITTO-PEREIRA, M. C., R. CERQUEIRA, H. R. SILVA & U. CARAMASHI. 1988a. Anfíbios anuros da restinga de Barra de Maricá, RJ: levantamento e observações preliminares sobre a atividade reprodutiva das espécies registradas. *Anais do V Seminário Regional de Ecologia*: 295-306. São Carlos, SP.
- BRITTO-PEREIRA, M.C., R. CERQUEIRA, H. R. SILVA E U. CARAMASCHI 1988b. Utilização de *Neoregelia cruenta* (Bromeliaceae) como abrigo diurno por anfíbios anuros na Restinga de Maricá, Rio de Janeiro. *Anais do Seminário Regional de Ecologia VI*: 307-318. São Carlos.
- CARVALHO E SILVA, S. P., E. IZECHSOHN E A. M. P. T. CARVALHO E SILVA 2000. Diversidade e Ecologia de Anfíbios em Restingas do Sudeste Brasileiro. Pp 89-97 in F. A. Esteves e Lacerda, L. D., eds. *Ecologia de Restingas e Lagoas Costeiras*. NUPEN-UFRJ, Macaé, RJ.
- COGLIATTI-CARVALHO, L. *Bromeliaceae em restingas da costa brasileira: variação interhabitats nos parâmetros da ecologia da taxocenose*. Tese de Doutorado, Universidade Federal do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro, Brasil. 2003.
- COGLIATTI-CARVALHO, L., D. R. ALMEIDA & C. F. D. ROCHA 1998. Phenotypic response of *Neoregelia johannis* (Bromeliaceae) dependent on light intensity reaching the plant microhabitat. *Selbyana* 19 (2): 240-244.
- COGLIATTI-CARVALHO, L., D. R. ALMEIDA & C. F. D. ROCHA 2000. Distribuição vertical, uso de substratos e hábitos das bromeliáceas da Mata Atlântica da Ilha Grande. *Bromélia* 7: 1-4.
- COGLIATTI-CARVALHO, L., A. F. N. FREITAS, C. F. D. ROCHA & M. VAN-SLUYS. 2001. Variação na estrutura e na composição de Bromeliaceae em cinco zonas de restinga no Parque Nacional da Restinga de Jurubatiba, Macaé, RJ. *Revista Brasileira de Botânica* 24(1): 1-9.
- COLWELL, R. K. 1973. Competition and coexistence in a simple tropical community. *American Naturalist* 107(958): 737-760.
- COLWELL, R. K. 1979. The geographical ecology of hummingbird flower mites in relation to their host plants and carriers. *Recent Advances in Acarology II*: 461-468.
- COLWELL, R. K. 1988. Stowaways on the hummingbird express. *Natural History* 7 (85): 57-63.
- COLWELL, R. K. 1995. Effects of nectar consumption by the hummingbird flower mite *Proctolaelaps kirmsei* on nectar availability in *Hamelia patens*. *Biotropica* 27(2): 206-217.
- CORREIA, M. C. *Contribuição ao estudo da biologia floral e do sistema de reprodução de Clusia fluminensis Pl. & Tr. (Guttiferae)*. Dissertação de Mestrado, Universidade Federal do Rio de Janeiro, RJ, Brasil. 1983.
- COTGRGREAVE, P., M. J. HILL & D. A. J. MIDDLETON. 1993. The relationship between body size and population size in bromeliad tank faunas. *Biological Journal of the Linnean Society* 49: 367-380.
- DEJEAN, A. & I. OLMSTED. 1997. Ecological studies on *Aechmea bracteata* (Swartz) (Bromeliaceae). *Journal of Natural History* 31:1313-1334.
- DOBAT, K. & T. PEIKERT-HOLLE. 1985. *Blüten und Fledermäuse. Bestäubung durch Fledermäuse und Flughunde (Chiropterophilie)*. Waldemar Kramer, Frankfurt am Main.
- FAEGRI, K. & L. VAN DER PIJL. 1979. *The principles of pollination ecology*. Pergamon Press, Oxford.
- FEISINGER, P. 1976. Organization of a tropical guild of nectarivorous birds. *Ecological Monographs* 46: 257-291.
- FERNANDEZ, F. A. S. *Dinâmica de populações e uso do espaço e do tempo em uma comunidade de pequenos mamíferos na restinga de Barra de Maricá, Rio de Janeiro*. Dissertação de mestrado, Universidade Estadual de Campinas, São Paulo, Brasil. 1989.
- FIALHO, R. F. 1990. Seed dispersal by a lizard and a tree frog – effect of dispersal site on seed survivorship. *Biotropica* 22(4): 423-424.
- FIALHO, R. F. & L. S. FURTADO. 1993. Germination of *Erythroxylum ovalifolium* (Erythroxylaceae) seeds within the terrestrial bromeliad *Neoregelia cruenta*. *Biotropica* 25 (3): 359-362.
- FISCHER, E.A. *Polinização, fenologia e distribuição espacial de Bromeliaceae numa comunidade de Mata Atlântica, litoral Sul de São Paulo*. Dissertação de Mestrado, Universidade Estadual de Campinas, São Paulo, Brasil. 1994.

- FISCHER, E. A. & A. C. ARAÚJO 1996. A flora de bromélias no estuário do Rio Verde (Juréia, São Paulo): uma comparação com outras comunidades neotropicais. *Bromelia* 3(2): 19-25.
- FISHBEIN, M. & D. L. VENABLE. 1996. Diversity and temporal change in the effective pollinators of *Asclepias tuberosa*. *Ecology* 77: 1061-1073.
- FRANK, J. H. 1986. Bromeliads as ovipositional sites for *Wyeomyia* mosquitoes: form and color influence behavior. *Fla. Entomology* 69: 728-742.
- FREITAS, A. F. N. *A guilda de polinizadores de Canistropsis microps (Bromeliaceae: Bromelioideae) na Mata Atlântica da Ilha Grande, Rio de Janeiro*. Monografia de Bacharelado, Universidade do Estado do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro, Brasil. 1999.
- FREITAS, A. F. N. *Fenologia, ecologia da polinização e distribuição espacial de Canistropsis microps (Bromeliaceae: Bromelioideae) em uma área de Mata Atlântica da Ilha Grande, RJ*. Dissertação de Mestrado, Universidade Federal do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro, Brasil. 2000.
- GALETTO, L. & L. M. BERNARDELLO. 1992. Extrafloral nectaries that attract ants in Bromeliaceae: structure and nectar composition. *Canadian Journal of Botany* 70: 1101-1106.
- GARDNER, C. S. 1986. Inferences about pollination in *Tillandsia* (Bromeliaceae). *Selbyana* 9: 76-87.
- GENTRY, A. H. & C. H. DODSON. 1987. Diversity and biogeography of neotropical vascular epiphytes. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 74: 205-233.
- GIARETTA, A. A. 1996. Reproductive specializations of the bromeliad Hyliid frog *Phyllodytes luteolus*. *Journal of herpetology* 30(1): 96-97.
- HAEGLER ET AL. 1993. Yeasts and coliform bacteria of mater accumulated in bromeliads of mangrove and sand dune ecosystems of southeast Brazil. *Canadian Journal of Microbiology* 39: 973-977.
- HAY, J. D. & L. D. LACERDA. 1980. Alterações nas características do solo após a fixação de *Neoregelia cruenta* (R. Gran.) L. Smith (Bromeliaceae) em um ecossistema de restinga. *Ciência e Cultura* 32: 863-867.
- HEITHAUS, E. R. 1979. Community structure of neo-tropical flower visiting bees and wasps: diversity and phenology. *Ecology* 60: 190-202.
- HÖLLDOBLER, B. & E. O. WILSON. 1990. *The ants* Springer-Verlag, Berlin.
- IMPERATRIZ-FONSECA, V.L., M. RAMALHO & A. KLEINERT-GIOVANNINI. 1993. Pp. 17-30 in J. R. Pirani & M. Cortopassi-Laurino, eds. *Flores e Abe-lhas em São Paulo*. EDUSP/FAPESP, São Paulo, SP.
- KNUTH, P. 1904. *Handbuch der Blütenbiologie* Verlag von Wilhelm Engelmann, Leipzig.
- KRUGEL, P. & S. RICHTER 1995. *Syncope antenori* – a bromeliad breeding frog with free-swimming, non-feeding tadpoles (Anura, Microhylidae). *Copeia* 1995 (4): 955-963.
- LAESSLE, A. M. 1961. A micro-limnological study of Jamaican bromeliads. *Ecology* 42(3): 499-517.
- LEME, E. C. M. 1995. Contribuição ao estudo da seção *Xiphion (Vriesea)* – I. *Bromélia* 2(4): 24-28.
- LEME, E. M. C. 1997. *Canistrum – Bromélias da Mata Atlântica*. Salamandra Consultoria Editorial Ltda, Rio de Janeiro, Brasil.
- LEME, E. M. C. 2000. A new night-blooming *Vriesea* from Rio de Janeiro, Brazil. *Journal of the Bromeliad Society* 50(2): 52-54.
- LINDQUIST, E. E. & G. O. EVANS. 1965. Taxonomic concepts in the Ascidae, with a modified setal nomenclature for the idiosoma of the *Gamasina* (Acarina: Mesostigmata). *Memorial of Entomological Society of Canada* 47: 1-64.
- LITTLE, T. J. & P. D. N. HERBERT. 1996. Endemism and ecological islands: the ostracods from Jamaican bromeliads. *Freshwater Biology* 36: 327-338.
- LOPEZ, L. C. S. *Comunidades aquáticas em tanques de bromélias: zanação e sucessão*. Dissertação de Mestrado, Universidade Federal do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro, Brasil. 1997.
- LUTHER, H. E. 2002. *An Alphabetical List of Bromeliad Binomials*. The Bromeliad Society International, Florida. 106 p. MacArthur, R. H. 1964. Environmental factors affect bird species diversity. *The American Naturalist* 48 (903): 387-397.
- MACARTHUR, R. H., H. RECHNER & M. CODY. 1966. On the relation between habitat selection and species diversity. *American Naturalist* 100 (913): 319-332.
- MADEIRA, J. A., K. T. RIBEIRO, L. C. S. LOPEZ & R. R. IGLESIAS. 1995. Comunidades associadas aos tan-

Vidalia 2 (1): 52-68, 2004.

- ques de duas bromélias da restinga de Maricá e seus processos de recolonização. *Bromélia* 2(1): 18-31.
- MAGUIRE, B. JR. 1970. Aquatic communities in bromeliad leaf axils and the influence of radiation. Pp. E-95-E-101 in H. T. Odum & R. F. Pigeon, eds. *A tropical rain forest: a study of irradiation and ecology at El Verde, Puerto Rico. TID-24270*. Division of technical Information, U.S. Atomic Energy Agency, Washington, DC.
- MAGURRAN, A.E. 1988. *Ecological Diversity and Its Measurement*. University Press, Cambridge.
- MARTINELLI, G. 1997. Biologia Reprodutiva da Bromeliaceae na Reserva Ecológica de Macaé de Cima. Pp. 213-250 in H.C. Lima & R.R. Guedes-Bruni, eds. *Serra de Macaé de Cima: Diversidade Florística e Conservação em Mata Atlântica*. Jardim Botânico, Rio de Janeiro.
- MCWILLIAMS, E.L. 1974. Evolutionary Ecology. Pp. 1-658 in L.B. Smith & R.J. Downs, eds. *Flora Neotropica Monographs*. Hafner Press, New York.
- MEDINA, E. 1974. Dark CO₂ fixation, habitat preference and evolution within the Bromeliaceae. *Evolution* 28: 677-686.
- MÜLLER, F. 1897. Einige Bemerkungen Über Bromeliaceen. Ix-Xiii. *Flora* 83: 455-473.
- MÜLLER, F. 1878. Sobre as casas constituídas pelas larvas de insetos trichopteros da província de Santa Catarina. *Arquivos do Museu Nacional* 3:99-134.
- NADKARNI, N. M. & T. J. MATELSON. 1989. Bird use of epiphytes resources in neotropical trees. *Condor* 91: 891-907.
- O'DOWD, D. J. & E. A. CATCHPOLE 1983. Ants and extrafloral nectarines: no evidence for plant protection in *Helichrysum* spp. – ant interactions. *Oecologia* 59: 191-200.
- OLIVEIRA, M. G. N., C. F. D. ROCHA & T. BAGNALL 1994. A comunidade animal associada à bromélia-tanque *Neoregelia cruenta* (R. Graham) L. B. Smith. *Bromélia* 1(1): 22-29
- OLIVEIRA, M. G. N., C. F. D. ROCHA 1997. O efeito da complexidade da bromélia-tanque *Neoregelia cruenta* (R. Graham) L. B. Smith sobre a comunidade animal associada. *Bromélia* 4(2): 13-22
- PEIXOTO, O. L. 1995. Associação de anuros a Bromeliáceas na Mata Atlântica. Associação de anuros a bromeliáceas na Mata Atlântica. *Revista da Universidade Rural – Série Ciências da Vida* 17(2): 75-83.
- PEREIRA, O. J. & D. S. D. ARAÚJO. 1995. Estrutura da vegetação de entre moitas da formação aberta de Ericaceae no Parque Estadual de Setiba, ES. *Oecologia Brasiliensis. Estrutura, Funcionamento e Manejo de Ecossistemas Brasileiros* 1: 245-257
- PIANKA, E. R. 1966. Convexity, desert lizard and spatial heterogeneity. *Ecology* 47: 1055-1059.
- PICADO, C. 1913. Les broméliacées épiphytes considérées comme milieu biologique. *Bulletin Scientifique France et Belgique* 5: 215-360.
- PITTENDRIGH, C. S. 1948. The bromeliad-anopheles-malaria complex in Trinidad I – the bromeliad flora. *Evolution* 2: 58-89.
- PIZO, M. A. 1994. O uso de bromélias por aves na Mata Atlântica da Fazenda Intervalas, sudeste do Brasil. *Bromélia* 1(4) : 3-7.
- RAVEN, P. H., R. F. EVERT & S. E. EICHHORN. 1999. *Biology of plants*. Freeman Worth.
- REITZ, R. 1979. Bromeliáceas e a malária-bromélia endêmica. In *Flora Ilustrada Catarinense, Itajaí, Santa Catarina*.
- REITZ, R. 1985. Bromélias na trama da malária *Ciência Hoje* 4(21):51-57.
- RICHARDSON, B.A. 1999. The bromeliad microcosm and the assessment of faunal diversity in a neotropical forest. *Biotropica* 31(2): 312-336.
- RICHARDSON, B. A., M. J. RICHARDSON, F. N. SCATENA & W.H. MCDOWELL. 2000. Effects of nutrient availability and other elevational changes on bromeliad populations and their invertebrate communities in a humid tropical forest in Puerto Rico. *Journal of Tropical Ecology* 16: 167-188.
- RICKLEFS, R. E. 1996. *A economia da natureza*. Ed. Guanabara Koogan, RJ.
- ROCHA, C. F. D. 1988. Atividade e microclimatologia do habitat de *Liolaemus lutzae* (Sauria: Iguanidae). *Anais do Seminário Regional de Ecologia VI*: 269-281.
- ROCHA, C. F. D., M. VAN-SLUYS, A. B. ORNELLAS, A. E. SIQUEIRA, C. F. V. CONDE, E. B. BITTENCOURT, M. G. N. OLIVEIRA, M. C. BARROS & S. A. P.

- MAGALHÃES. 1996. O efeito do fogo em populações naturais de *Vriesea neoglutinosa* em uma restinga relicta no Espírito Santo. *Bromélia* 3(1): 16-26.
- ROCHA, C. F. D. & H. G. BERGALLO 1997. Intercommunity variation in the distribution of abundance of dominant lizard species in restinga habitats. *Ciência e Cultura* 49: 269-274.
- ROCHA, C. F. D., L. COGLIATTI-CARVALHO, D. R. ALMEIDA & A. F. N. FREITAS. 1997. Bromélias: Amplificadoras da Biodiversidade. *Bromélia* 4(4): 7-10
- ROCHA, C. F. D. & D. VRCIBRADIC. 1998. Reptiles as predators of vertebrates and preys in a restinga habitat of southeastern Brazil. *Ciência e Cultura* 50(5): 364-368.
- ROCHA, C. F. D., L. COGLIATTI-CARVALHO, D. R. ALMEIDA & A. F. N. FREITAS. 2000. Bromeliads: Biodiversity amplifiers. *Journal of Bromeliad Society* 50 (2): 81-83.
- SAZIMA, I., S. VOGEL & M. SAZIMA 1989. Bat pollination of *Encholirium glaziovii*, terrestrial bromeliad. *Plant Systematic and Evolution* 168: 167-179.
- SAZIMA, M., S. BUZATO & I. SAZIMA 1995. Polinização de *Vriesea* por morcegos no sudeste brasileiro. *Bromelia* 2: 29-37.
- SAZIMA, M., S. BUZATO & I. SAZIMA. 1999. Bat-pollinated flower assemblages and bat visitor at two Atlantic Forest sites in Brazil. *Annals of Botany* 83: 705-712.
- SICK, H. 1984. *Ornitologia brasileira, uma introdução*. Brasília, Ed. Universidade de Brasília.
- SIQUEIRA-FILHO, J. A. 1998. Biologia floral de *Hohenbergia ridleyi* (Baker) Mez. *Bromelia* 5: 3-13.
- SMITH, L. B. & R. J. DOWNS. 1974. Bromeliaceae, subfamily Bromelioideae. *Flora Neotropica*. Hafner Press, New York, Mon. 14, part 3, p. 1493-2142, fig. 468-730.
- SNOW, D. W. & B. K. SNOW 1986. Feeding ecology of hummingbirds in the Serra do Mar, southeastern Brazil. *El Hornero* 12: 286-296.
- STILES, F. G. 1978. Ecology, flowering phenology and hummingbird pollination of some Costa Rican *Heliconia* species. *Ecology* 56: 285-310.
- TEIXEIRA, R. L., C. ZAMPROGNO, G. I. ALMEIDA & J. A. P. SCHNEIDER 1997. Tópicos ecológicos de *Phylloclites luteolus* (Amphibia, Hylidae) da restinga de Guriri, São Mateus-ES. *Revista Brasileira de Biologia* 57(4): 647-654.
- TILL, W. 1992. Systematics and evolution of tropical-subtropical *Tillandsia* subgenus *Diaphoranthema* (Bromeliaceae). *Selbyana* 13: 88-94.
- ULE, E. 1898. Weiteres uber Bromeliaceen mit Blutheneverschluss und Blutheneinrichtungen dieser Familie. *Berlin Deutsch Botanische Geset* 16:346-362.
- UTLEY J. F. & K. BURT-UTLEY 1983. Bromeliads. Pp. 197-200 in D.H. Janzen, ed. *Costa Rica Natural History*. The University of Chicago Press, Chicago.
- VAN DER VALK, A.G. 1974. Environmental factors controlling the distribution of forbs on coastal foredune in Cape Hatteras National Seashore. *Canadian Journal of Ecology* 52: 1057-1073.
- VAN SLUYS, M. D. F. & STOTZ. 1995. Padrões de visitação a *Vriesea neoglutinosa* por beija-flores no Espírito Santo, sudeste do Brasil. *Bromelia* 2: 27-35.
- VARADARAJAN, G. S. & G. K. BROWN 1988. Morphological variation of some floral features of the subfamily Pitcairnioideae (Bromeliaceae) and their significance in pollination biology. *Botanical Gazette* 149: 82-91.
- VARASSIN, I.G. & 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* 11/12: 57-70.
- VOGEL, S. 1969. Chiropterophilie in der neotro- Flora. Neue Mitteil. III. *Flora* 158: 289-323.
- VRCIBRADIC, D. & C. F. D. ROCHA 1996. Ecological differences in tropical sympatric skinks (*Mabuya macrorhyncha* and *Mabuya agilis*) in southeastern Brazil. *Journal of Herpetology* 30(1): 60-67.
- WAECHTER, J. L. 1985. Aspectos ecológicos da vegetação de restinga no Rio Grande do Sul, Brasil. *Comunidade do Museu Científico da PUCRS, Série Botânica* 33: 49-68.
- WASER, N. M., L. CHITTKA, M. V. PRICE, N. M. WILLIAMS & J. OLLERTON 1996. Generalization in pollination systems and what it matters. *Ecology* 77(4): 1043-1060.
- ZALUAR, H. L. T. 1997. *Espécies focais e a formação de moitas na restinga aberta de Clusia, Carapebus, RJ*. Dissertação de mestrado, Universidade Federal do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro, Brasil.
- ZOTZ, G. & V. THOMAS 1999. How much water is in the tank? Model calculations for two epiphytic bromeliads. *Annals of Botany* 83: 183-192.
- Vidalia* 2 (1): 52-68, 2004.