

**MINISTÉRIO DO MEIO AMBIENTE
ICMBio**



PARQUE NACIONAL DO ITATIAIA



**BOLETIM
NÚMERO
20**

**Biologia Reprodutiva e Interações
Planta-Polinizador no Parque Nacional
do Itatiaia**



**MARINA WOLOWSKI
LEANDRO FREITAS**

2015

“Biologia reprodutiva e interações planta-polinizador no Parque Nacional do Itatiaia”

Marina Wolowski^{1,*} & Leandro Freitas²

¹ Departamento de Biologia Vegetal, Instituto de Biologia, CP 6109, Universidade Estadual de Campinas – UNICAMP, 13083-970, Campinas, SP, Brasil.

² Jardim Botânico do Rio de Janeiro - JBRJ, Diretoria de Pesquisa Científica. Rua Pacheco Leão, 915, 22460-030, Rio de Janeiro, RJ, Brasil.

* marina.wolowski@gmail.com

EDITORAL

O Boletim de Pesquisa nº 20 do Parque Nacional do Itatiaia nos traz a capacidade do pesquisador brasileiro em superar obstáculos.

Sim, Marina Wolowski é uma soma de esforço e competência, pois não é de hoje que a vejo pelas matas do Parque estudando e investigando desde a graduação, passando pelo Mestrado, Doutorado e Pós-Doutorado.

Seu orientador Leandro Freitas é um colaborador do PNI e orientou várias pesquisas com material desta UC que se tornaram ponto de referência em Botânica e Ecologia na ciência brasileira.

Quando Marina afirma que a pesquisa temática realizada pelo JBRJ no PNI teve início em 2002 e contabiliza até agora o desenvolvimento de oito estudos de pós-graduação nos dá a importância das interações planta-polinizador para a reprodução das espécies arbóreas.

Suas figuras (fotos) na página 15 visualizam e impõem a nossa imaginação, o esforço da Wolowski pendurada em andaimes para ter acesso à copa da Senna multijuga e o bailado da abelha e beija-flores caracterizando o sistema de polinização das espécies de plantas.

O seguimento (prosseguimento) de pesquisas no PNI mostrado nas tabelas 1,2 (páginas 20, 21,22) comparando as listas de espécies ornitófilas observadas por Marina (2013) e por Maria Bernadete Ferreira Canela (2006-Tese de Doutorado-UNICAMP- “Interação entre plantas e beija-flores em uma comunidade de Floresta Atlântica Montana em Itatiaia-RJ”) garante às futuras gerações de pesquisadores a continuação dessas pesquisas no primeiro PARNA criado no país (14/junho/1937), o ITATIAIA.

Marina Wolowski-

*Graduada em Ciências Biológicas-UFRJ (2005).

*Mestrado (2007) e Doutorado (2013)-Botânica-JBRJ-

*Pesquisadora de Pós-Doutorado-Departamento de Biologia Vegetal-Instituto de Biologia-UNICAMP.

Leandro Freitas-

*Graduado em Ciências Biológicas (1994) e Mestrado em Ciências Biológicas (Biologia Vegetal-1997) UNESP-

*Doutorado em Biologia Vegetal (2002)-UNICAMP-

*Pesquisador Titular do JBRJ-Docente nos Programas de Pós-Graduação em Botânica/JBRJ e em Ecologia/UFRJ e no Mestrado Profissional em Biodiversidade em UCs/JBRJ-ICMBio. Coordenador Adjunto de Mestrado Profissional na Área de Biodiversidade-CAPES.

EM, 12/OUTUBRO/2015.

LÉO NASCIMENTO.

EDITOR DO BOLETIM DE PESQUISA DO PNI.

Agradecimentos

Agradecemos primeiramente a Léo Nascimento, pelo convite para publicação do Boletim nº 20 do Parque Nacional do Itatiaia. Mais além, gostaríamos de registrar e agradecer seu apoio entusiasmado à pesquisa e seu empenho constante em manter adequada a infraestrutura para pesquisa no parque, o qual com sua biodiversidade fantástica e seu cenário de beleza única é fonte de inspiração e motivação para o desenvolvimento de nossos estudos.

Também agradecemos às seguintes pessoas e instituições:

Ao Instituto Chico Mendes de Conservação da Biodiversidade pela concessão das licenças para pesquisa científica.

À toda equipe de servidores e funcionários do Parque Nacional do Itatiaia, em especial a Walter Behr, Gustavo Wanderley Tomzhinski, Luiz Sérgio Sarahyba, José Ronaldo Almeida, Joel Bernardino Oliveira, Gerson Leite e Sebastião Barbosa Filho, pelo interesse, convivência e apoio para realização dos projetos, por exemplo na manutenção e disponibilização de alojamento e auxílio com o transporte e montagem de andaimes durante os trabalhos de campo.

À equipe da guarda do Parque Nacional do Itatiaia, Daniel da Silva, Edir Dias, Leonaldo da Silva, Marcos da Silva, Nilton Vieira, Roberto de Almeida e Valdair do Nascimento, por salvaguardar o trabalho de pesquisa e pela ajuda sempre que necessário.

A Alexandre, Izar, Jake, Maria Bernadete, Mariana, Rubem, autores das monografias, dissertações e teses realizadas no âmbito dos projetos em biologia reprodutiva do JBRJ realizados no PNI.

Àqueles que participaram das coletas de dados em campo e análises em laboratório, pela ajuda e companhia, em especial Carolina Saad, Thalita Campbell e Victor Silvestre.

Por fim, agradecemos às seguintes agências de fomento e programas de pesquisa pela concessão de recursos financeiros para desenvolvimento dos projetos e de bolsas de estudos em nível de graduação e pós-graduação: Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES), Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq), Centro Nacional de Conservação da Flora (CNCFlora), Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado do Rio de Janeiro (FAPERJ) e Programa Mata Atlântica (JBRJ/PETROBRAS), Projeto Biodiversidade do Bioma Mata Atlântica (PROBIO II/MCT/JBRJ).

Resumo

Os estudos em biologia reprodutiva e interações planta-polinizador em florestas neotropicais têm avançado desde a segunda metade do século XX, principalmente num contexto de se entender a história evolutiva das espécies e os fatores que determinam a composição e estrutura de comunidades tropicais como um todo. No Parque Nacional do Itatiaia, a pesquisa nesta temática realizada pelo Jardim Botânico do Rio de Janeiro teve início em 2003 e contabiliza até agora o desenvolvimento de oito estudos de pós-graduação. Estes trabalhos buscaram entender a importância das interações planta-polinizador para a reprodução de espécies arbóreas e de espécies polinizadas por beija-flores na área de Floresta Atlântica Montana. O sistema reprodutivo variou entre as espécies arbóreas na capacidade de fertilização com o próprio pólen (autocompatibilidade) ou não (autoincompatibilidade). Contudo, nestas espécies foi verificada a ausência de autogamia, definida pela capacidade da flor de produzir frutos e sementes após autopolinização espontânea, sugerindo uma possível predominância de dependência de polinizadores para reprodução destas espécies, independentemente do tipo de sistema reprodutivo. Quanto ao sistema de polinização das arbóreas, predominou a polinização por abelhas, mas outros grupos de insetos também se mostraram importantes (borboletas, esfingídeos, moscas, sirfídeos e vespas). Já para as plantas polinizadas por beija-flores, o enfoque foi na escala da comunidade com a caracterização da composição de espécies, interações, fenologia de floração, produção de néctar, sistema reprodutivo e limitação polínica (definida pela redução do sucesso reprodutivo das plantas decorrente da inadequada deposição de pólen no estigma). Entre estas espécies predominou a autocompatibilidade, mas com ausência de autogamia, reforçando a dependência da polinização para reprodução das plantas. De fato, esta dependência foi reforçada pelo registro da limitação polínica nesta comunidade. Por fim, ressalta-se que o desenvolvimento de estudos de biologia reprodutiva e da polinização em comunidades como estas são vantajosas pela possibilidade de conciliar as perspectivas de características florais e dos visitantes, sistema reprodutivo (*i.e.* autoincompatibilidade e autogamia), efetividade da polinização (*i.e.* sucesso reprodutivo) e características da história de vida (*e.g.* tamanho populacional e crescimento vegetativo) para entender a relação entre características reprodutivas e os padrões e processos das comunidades.

Palavras-chave: árvores, beija-flores, ecologia de comunidades, Parque Nacional do Itatiaia, polinização, sucesso reprodutivo.

Abstract

Studies on reproductive biology and plant-pollinator interactions in neotropical forests have advanced since the second half of the twentieth century in a context of understanding species evolutionary history and the factors that determine the composition and structure of tropical communities as a whole. In the Itatiaia National Park, the research on this subject began in 2003 and accounts so far in the development of eight graduate studies. These studies have sought to understand the importance of plant-pollinator interaction for the reproduction of tree species and species pollinated by hummingbirds in the montane rain forest. The breeding system varied among tree species in the ability of fertilization with self pollen (self-compatibility) or not (self-incompatibility). However, in these species were verified the lack of autogamy defined by the flower ability to produce fruit and seeds after spontaneous self-pollination, suggesting a possible predominance of dependency on pollinators for plant reproduction, regardless of the breeding system. Concerning the pollination system, bees were predominant, but other insect groups were also important (butterflies, hawkmoths, flies, wasps and syrphids). For the plants pollinated by hummingbirds, the focus was the community with the characterization of: species composition, interactions, flowering phenology, nectar production, breeding system, and pollen limitation (defined by the reduction in the reproductive success due to inadequate pollen deposition on the stigma). Among these species self-compatibility was predominant, but lack of autogamy reinforces the dependence on pollination for plant reproduction. Indeed, this dependence was reinforced by the occurrence of pollen limitation in this community. Finally, it is emphasized that the development of reproductive biology and pollination studies in communities like these are advantageous because of the possibility of reconciling the prospects of floral characteristics and visitors, reproductive system, (i.e. self-incompatibility and autogamy), effectiveness of pollination (i.e. reproductive success) and life history traits (e.g. population size and vegetative growth) to understand the relationship between reproductive traits and the patterns and processes of communities.

Keywords: Community ecology, hummingbirds, Itatiaia National Park, pollination, reproductive success, trees.

Apresentação

A pesquisa em biologia reprodutiva e das interações planta-polinizador no Parque Nacional do Itatiaia teve início em 2003 no contexto do Programa Mata Atlântica (1993-2009). Este programa foi um convênio Jardim Botânico do Rio de Janeiro com a Petróleo Brasileiro S.A. (PETROBRAS), apoiado pela Fundação Flora, mas que também recebeu recursos financeiros da Shell Brasil S.A. e da Fundação MacArthur antes de 1998. O objetivo inicial era elaborar uma proposta de Revegetação da Reserva Biológica de Poço das Antas, no município de Silva Jardim (RJ) e posteriormente foi ampliado para o estudo da florística, estrutura e dinâmica dos remanescentes de Floresta Atlântica no Rio de Janeiro, incluindo o Parque Nacional do Itatiaia.

Inúmeras dissertações e teses em botânica e ecologia vegetal foram desenvolvidas com o fomento do Programa Mata Atlântica no Parque Nacional do Itatiaia, incluindo as teses dos Drs. Marli Pires Morim, Rejan Rodrigues Guedes-Bruni e Sebastião José da Silva Neto. Especificamente, em biologia reprodutiva e polinização a partir de 2003 foram desenvolvidos um trabalho de iniciação científica, cinco dissertações de mestrado e uma tese de doutorado, incluindo o mestrado da primeira autora deste boletim, Marina Wolowski, e dos colegas Izar Araújo Aximoff, Jakeline Prata de Assis Pires, Maria Bernadete Ferreira Canela, Mariana Andrich e Rubem Samuel de Ávila Jr., sob orientação do segundo autor deste boletim, Leandro Freitas, e colaboração de Marlies Sazima da UNICAMP. Esses projetos de pesquisa tiveram como objetivos estudar a biologia reprodutiva de espécies arbóreas e a comunidade de plantas ornitófilas polinizadas por beija-flores. A maior parte dos resultados foi publicada em periódicos nacionais e internacionais (PIRES & FREITAS, 2007, 2008; AXIMOFF & FREITAS, 2009, 2010; WOLOWSKI & FREITAS, 2010, 2011; ÁVILA JR & FREITAS, 2011; FREITAS & ANDRICH 2013; WOLOWSKI *et al.* 2013a, 2013b), mas uma compilação mais abrangente dos resultados se faz premente para uma melhor compreensão dos padrões existentes.

Apesar do encerramento das atividades do Programa Mata Atlântica, a pesquisa em biologia reprodutiva e polinização no Parque Nacional do Itatiaia teve continuidade com o desenvolvimento da dissertação de mestrado de Alexandre Tomaz da Fonseca com apoio financeiro parcial do Projeto Biodiversidade do Bioma Mata Atlântica – PROBIO II / MCT / JBRJ e o desenvolvimento da tese de doutorado da primeira autora deste boletim, Marina Wolowski com apoio financeiro da Fundação de Amparo a Pesquisa do Estado de Rio de Janeiro (FAPESP), a qual teve por objetivo estudar o sistema reprodutivo e a limitação polínica em plantas da Floresta Atlântica com ênfase em polinização por beija-flores.

Neste fascículo do boletim apresentamos os resultados dos estudos em biologia reprodutiva e da polinização de espécies arbóreas e da comunidade de plantas ornitófilas polinizadas por beija-flores, desenvolvidos no Parque Nacional do Itatiaia no período de 2003 a 2012 no âmbito do Jardim Botânico do Rio de Janeiro.

Biologia reprodutiva e da polinização em florestas neotropicais

Os estudos em biologia reprodutiva e interações planta-polinizador em florestas neotropicais têm avançado desde a segunda metade do século XX num contexto de se entender a história evolutiva das espécies e os fatores que determinam a composição e estrutura de comunidades tropicais como um todo (CORNER 1954; HEITHAUS 1974; BAWA *et al.* 1985a; 1985b; BAWA 1990). As questões clássicas buscavam relacionar as características de alta riqueza de espécies e baixas densidades populacionais das comunidades tropicais com o sistema sexual e reprodutivo das plantas, a capacidade de movimento dos polinizadores entre indivíduos (e no mesmo indivíduo) e conseqüentemente, o fluxo de pólen e os níveis de exocruzamento e endocruzamento (CORNER, 1954; BAKER, 1959; FEDOROV, 1966; ASHTON, 1969; JANZEN, 1971). Esta temática permanece atual para os estudos na região Neotropical, especialmente pela complexidade dos diferentes ecossistemas (ANTONELLI & SANMARTIN, 2011) e pelo cenário de mudanças ambientais, tais como fragmentação de habitat e mudança climática global (AGUILAR *et al.*, 2006; MORELLATO, 2008).

As descrições dos sistemas sexuais e reprodutivos tiveram início na década 1970 (BAWA, 1974; ZAPATA & ARROYO, 1978; BAWA *et al.*, 1985a; BULLOCK, 1985) para conjuntos de espécies na Costa Rica, México e Venezuela. Apesar do predomínio de espécies com flores hermafroditas (66% em BAWA *et al.*, 1985a), há maior ocorrência de dioicéia em relação as angiospermas como todo (23% em BAWA *et al.* 1985a *versus* 6% em RENNERT & RICKLEFS 1995). Além disso, a autoincompatibilidade, definida pela incapacidade de plantas hermafroditas produzirem sementes após autopolinização (DE NETTANCOURT, 1977), prevalece em 80% das espécies estudadas (BAWA, 1974; BAWA *et al.*, 1985a). Tanto a ocorrência de dioicéia como a presença de autoincompatibilidade implicam na dependência da polinização cruzada. De fato, a prevalência da autoincompatibilidade provavelmente está relacionada a pressões seletivas para a manutenção da variabilidade genética (BAWA, 1974; ZAPATA & ARROYO, 1978; SEAVEY & BAWA 1986). Entretanto, KRESS & BEACH (1994), em sua revisão sobre sistema reprodutivo na Estação Biológica La Selva (Costa Rica) propõe a estratificação do sistema reprodutivo, na qual a autoincompatibilidade prevalece no

dossel (88% das espécies), enquanto é reduzida no sub-bosque (34%) e praticamente restrita a Rubiaceae (BAWA & BEACH, 1983). Nestes estudos, o sistema reprodutivo das plantas foi determinado por testes de polinização manual.

Paralelamente, observações de visitantes florais permitiram identificar os sistemas de polinização nas florestas neotropicais (BAWA *et al.*, 1985b; BAWA, 1990; STILES, 1978a, 1978b), que confirmam o predomínio da polinização por animais nos trópicos como um todo (94% na revisão mais ampla de OLLERTON *et al.*, 2011). Como exemplo, abelhas, mariposas e outros insetos pequenos predominam como polinizadores no dossel e subdossel em florestas de La Selva, enquanto a polinização por vertebrados (morcegos e pássaros) é escassa neste estrato (BAWA *et al.*, 1985b, revisado em KRESS & BEACH, 1994). Em contraposição, seguindo a ideia de estratificação, no sub-bosque predomina a polinização por abelhas, beija-flores e besouros (KRESS & BEACH, 1994). Parte destes vetores (beija-flores e algumas abelhas) foram indicados como forrageadores de longas distâncias (JANZEN 1971), assumindo-se como importantes para garantir a polinização cruzada na ausência de barreiras fisiológicas de autoincompatibilidade (*i.e.* presença de sistema de incompatibilidade) (KRESS & BEACH, 1994). Entretanto, apesar do reconhecido papel das interações planta-polinizador na manutenção da integridade funcional dos ecossistemas, pouco se sabe sobre a dependência das plantas em seus polinizadores e a variação nos diferentes tipos de comunidades (OLLERTON *et al.*, 2011), particularmente em florestas neotropicais na América do Sul.

Polinização por beija-flores e sua ocorrência na Floresta Atlântica

Os atributos florais estão envolvidos na atratividade e recompensa aos polinizadores e acabam influenciando o transporte de pólen e, conseqüentemente, a produção de sementes e o fluxo gênico (VOGEL & WESTERCAMP, 1991). Neste sentido, informações sobre a biologia floral, disponibilidade de recursos, presença de autoincompatibilidade e interação com polinizadores são fundamentais para o conhecimento sobre a reprodução sexual de cada espécie de planta em particular e, em conjunto, para o entendimento da dinâmica das comunidades.

A especialização em certo tipo de polinizador é considerada como um processo central na diversificação das angiospermas (STEBBINS, 1970; CREPET, 1983), além de refletir a influência do conceito de síndromes de polinização (FAEGRI & VAN DER PIJL, 1979). De acordo com esse conceito, as plantas apresentam características que normalmente refletem seus principais visitantes florais, relacionando a morfologia floral ao sistema

sensorial e comportamento de forrageio de seu visitante (FAEGRI & VAN DER PIJL, 1979). Tal conceito tem sido amplamente questionado nas últimas décadas, devido à suposta prevalência de sistemas de polinização generalistas (e.g. JORDANO *et al.*, 1987; HERRERA, 1996; WASER *et al.*, 1996; HINGSTON & MC QUILLAN, 2000; FREITAS & SAZIMA, 2006; OLLERTON *et al.*, 2009). Porém, a aplicação das síndromes é bem reconhecida em certos casos (JOHNSON & STEINER, 2000), particularmente em espécies polinizadas por vertebrados. Em particular na síndrome de ornitofilia, as flores apresentam um conjunto de características peculiares, como a ausência de odor e néctar de difícil acesso, que dificultam visitas legítimas por outros grupos de animais (DALSGAARD *et al.*, 2008; DANIELI-SILVA *et al.*, 2012). No Neotrópico, espécies ornitófilas são polinizadas, na sua grande maioria, por beija-flores (Trochilidae) em contraste a polinização por aves que pousam, da ordem Passeriformes, predominante na África e Eurásia. De fato, a arquitetura e o arranjo floral das espécies ornitófilas neotropicais polinizadas por beija-flores difere das espécies polinizadas por aves que pousam (GRANT & GRANT, 1968), predominando corolas com formato tubular e flores com pecíolo alongado (ou não), em contraste a flores em formato de pincel com estruturas robustas para suportar o pouso (PROCTOR *et al.*, 1996). Assim, atributos florais partilhados por plantas ornitófilas consistentemente suportam esta síndrome de polinização, principalmente em ambientes florestais, apesar de distinções morfológicas entre flores de beija-flores e flores de outras aves que pousam.

Mais além, beija-flores apresentam grande diversidade em relação aos habitats de ocorrência, aos grupos de plantas que utilizam e ao modo de forrageamento (STILES, 1981; DALSGAARD *et al.*, 2009). Como essas aves forrageiam de diversas maneiras entre diferentes plantas (FEINSINGER, 1976), o pólen é frequentemente transferido entre flores heteroespecíficas (STILES, 1975; FEINSINGER, 1983; KODRIC-BROWN *et al.*, 1984; FEINSINGER *et al.*, 1986; AIZEN & ROVERE, 2010). A resultante carga de pólen misturada pode reduzir a eficácia da polinização (FAEGRI & VAN DER PIJL, 1979; MORALES & TRAVESET, 2008; NE'EMAN *et al.*, 2010) e afetar negativamente o sucesso reprodutivo das espécies vegetais envolvidas (MURCIA & FEINSINGER, 1996; MITCHELL *et al.*, 2009; AIZEN & ROVERE, 2010). No entanto, características das plantas como a época de floração, o habitat, a morfologia floral e o recurso oferecido (SNOW & SNOW, 1972; STILES, 1975; FEINSINGER, 1976; FEINSINGER, 1978; BROWN & BOWERS, 1985; DALSGAARD *et al.*, 2009; AIZEN & ROVERE, 2010), tendem a se diferenciar para evitar os efeitos da competição pelos polinizadores (MITCHELL *et al.*, 2009). Esses processos de seleção e exclusão de plantas como recurso, por sua vez, resultam na composição e dinâmica

das guildas de beija-flores (FEINSINGER, 1976; DALSGAARD *et al.*, 2009; AIZEN & ROVERE, 2010).

Nas últimas décadas, considerável informação básica foi acumulada sobre interações planta-polinizador nas comunidades de plantas ornitófilas na Floresta Atlântica brasileira, particularmente em relação à composição florística, diversidade de atributos florais, fenologia das plantas e ocorrência e comportamento dos beija-flores (SNOW & TEIXEIRA, 1982; BUZATO *et al.*, 2000; LOPES, 2002; KAEHLER *et al.*, 2005; CANELA, 2006; ROCCA-DE-ANDRADE, 2006; VARASSIN & SAZIMA, 2012). A existência desse conhecimento associado à consistência da síndrome de ornitofilia favorece a preposição de estudos sobre o papel dos beija-flores para o sucesso reprodutivo das plantas ornitófilas. Tais estudos podem representar um ponto de partida para o entendimento das relações entre a biologia reprodutiva e a estrutura e dinâmica das comunidades na Floresta Atlântica bem como para responder questões numa escala de debate internacional, sobre em que extensão comunidades de plantas locais dependem dos polinizadores e como espécies de plantas que compartilham polinizadores interagem através de competição ou facilitação (MAYER *et al.*, 2011).

Limitação polínica e associação com atributos da história de vida

A limitação polínica (LP) é definida pela redução do sucesso reprodutivo das plantas decorrente da inadequada deposição de pólen no estigma (LARSON & BARRETT, 2000; ASHMAN *et al.*, 2004; KNIGHT *et al.*, 2005). A LP tem sido apresentada como a principal explicação para os casos de maior produção de frutos e sementes, após suplementação manual de pólen, em relação a flores em condições naturais (BIERZYCHUDEK, 1981; STEPHENSON, 1981; YOUNG & YOUNG, 1992). Estudos empíricos mostram que a suplementação de pólen frequentemente aumenta a produção de frutos e sementes (BURD, 1994; ASHMAN *et al.*, 2004). Diferenças significativas para LP foram registradas em 62% e 73% das angiospermas incluídas nos estudos de revisão de BURD (1994) e ASHMAN *et al.* (2004), respectivamente. Uma das causas para LP seria a grande variação na quantidade de pólen depositado entre flores, resultando na baixa produção relativa de frutos (STEPHENSON, 1981; BURD, 1995). Ainda, atribui-se a LP às recentes modificações ecológicas no processo de polinização ou disponibilidade de recurso no ambiente, como exemplo, introdução de espécies exóticas, fragmentação de habitats, diminuição do tamanho populacional e perda de polinizadores nativos (ASHMAN *et al.*, 2004).

A ideia de LP, de certa forma, surge em oposição à teoria da seleção sexual que assume que o sucesso reprodutivo feminino é limitado pela disponibilidade de recurso e não

pela acessibilidade a cruzamentos (deposição de pólen) (JANZEN, 1977; WILLSON & BURLEY, 1983; BURD, 1994; WILSON *et al.*, 1994). Ainda, contrapõe-se, em parte, ao modelo gráfico de HAIG & WESTOBY (1988), que prevê que o aumento no investimento para atração de pólen é compensado energeticamente pela redução na capacidade de produção de sementes, de tal modo que haveria um ponto ótimo de produção de sementes na interseção das duas curvas (funções de limitação polínica e de limitação de recursos). Acima do ponto de equilíbrio, a suplementação de pólen não teria resposta, pois o recurso limitaria a produção de sementes, enquanto a redução experimental na deposição de pólen abaixo do nível de equilíbrio poderia reduzir a produção de sementes. HAIG & WESTOBY (1988) ressaltam que variação em um ambiente estocástico de polinização pode produzir afastamentos aparentes do equilíbrio e, ocasionalmente, a suplementação de pólen pode produzir aumento da produção de sementes mesmo se a população está em média no equilíbrio esperado.

Estudos de revisão, alguns destes com meta-análise (BURD 1994; LARSON & BARRETT, 2000; ASHMAN *et al.*, 2004; KNIGHT *et al.*, 2006; GARCIA-CAMACHO & TOTLAND, 2009), têm demonstrado que na maioria dos casos a deposição de pólen é inadequada e limita a fecundidade feminina, indicando que a LP é difundida entre as angiospermas. Entretanto, a magnitude da LP pode ter sido superestimada, tanto pela tendência à publicação de resultados significativos, delineamento amostral e escolha da variável-resposta (KNIGHT *et al.*, 2006). Por exemplo, estimativas mais altas de PL são registradas quando a suplementação de pólen é realizada em parte da planta (flor ou inflorescência) em relação à planta inteira (KNIGHT *et al.*, 2006). Estas diferenças são atribuídas à realocação de recursos entre flores e inflorescências (STEPHENSON, 1981; HAIG & WESTOBY 1988; ZIMMERMAN & PIKE, 1988). Ainda, a LP foi significativamente maior quando se mediu a produção de frutos (0,55) em comparação à razão semente/fruto (0,15) (KNIGHT *et al.*, 2006), sugerindo que a escolha das variáveis-resposta influencia os níveis de magnitude da LP. Mais além, a avaliação da eficácia da polinização deve incluir medidas quantitativas e qualitativas (AIZEN & HARDER, 2007; WESSELINGH, 2007; BURD *et al.*, 2009; ALONSO *et al.*, 2012).

A limitação polínica pode ter consequências em nível populacional e de comunidade. Em espécies em que o recrutamento for limitado pela produção ou pela qualidade de sementes, a limitação polínica pode diminuir o tamanho populacional e afetar a abundância relativa ou absoluta da espécie (HEGLAND & TOTLAND, 2007; CAMPBELL, 2008). Na comunidade, a ocorrência e intensidade da limitação polínica podem ser influenciadas pela abundância de espécies sincronopátricas (*i.e.* com populações que ocorrem em uma mesma área geográfica e que tem floração sobreposta) que partilham polinizadores (FELDMAN *et*

al., 2004; ISHIII & HIGASHI, 2001; HEGLAND & TOTLAND, 2008) e levar à dominância de uma espécie menos susceptível à esta limitação (ASHMAN *et al.*, 2004).

Apesar da extensão da LP nas angiospermas, certos atributos da história de vida das plantas podem explicar melhor sua ocorrência. O mais proeminente é a associação de LP e autoincompatibilidade (BURD, 1994; LARSON & BARRETT, 2000; ASHMAN *et al.*, 2004; KNIGHT *et al.*, 2005). A presença de mecanismos de autoincompatibilidade impedem a autofertilização no mesmo indivíduo (DE NETTANCOURT, 1977). Assim, espécies autoincompatíveis dependem em maior grau dos polinizadores para receber o pólen coespecífico de outros indivíduos e atingir a fecundação cruzada. Em contraste, a capacidade de autofertilização, em geral, diminui a probabilidade de LP e ainda mais a capacidade de autogamia (*i.e.* autopolinização espontânea) (LARSON & BARRETT, 2000; ASHMAN *et al.*, 2004). Aspectos relacionados ao ciclo de vida também podem prever a ocorrência de LP: espécies de ciclo vida curto podem ser menos propensas a LP que espécies de ciclo de vida longo. Para as espécies de ciclo de vida longo, a redução no sucesso reprodutivo em uma temporada pode ser compensada em outro episódio reprodutivo, embora seja crucial para espécies de ciclo de vida curto. Assim, a seleção deve favorecer características que minimizam a LP mais fortemente em espécies de ciclo de vida curto. De fato, os níveis de LP foram maiores em espécies lenhosas que em espécies herbáceas (LARSON & BARRETT, 2000). No entanto, esta previsão não foi confirmada para espécies policárpicas contra espécies monocárpicas (LARSON & BARRETT, 2000). Mais além, o aumento da LP é esperado com a especialização da polinização pois plantas especializadas são mais sensíveis à variação estocástica no ambiente de polinização como diminuição ou perda dos polinizadores (WILCOCK & NEILAND 2002; MEMMOTT *et al.*, 2004). De fato, a especialização das plantas em uma ou poucas espécies de polinizadores refletiu em maior LP (KNIGHT *et al.*, 2005; MARTEN-RODRIGUEZ & FENSTER 2010).

Embora a LP tenha sido estimada para muitas angiospermas (cerca de 306 espécies revisadas por KNIGHT *et al.*, 2005), essas estimativas foram feitas em estudos pontuais para uma ou poucas espécies ou compiladas por meta-análise de estudos independentes. Contudo a perspectiva da comunidade tem sido pouco considerada nos estudos, apesar da sua importância para o entendimento da ocorrência, dos componentes e dos mecanismos da LP. Além disso, dentro de uma comunidade, variações relacionadas às diferenças de habitats, clima e tipo de polinizadores são mais constantes, assim os padrões derivados correspondem melhor a respostas espécie-específicas e possivelmente refletem mais proximamente diferenças nas características das espécies. Apesar da vantagem desta abordagem, poucos estudos foram desenvolvidos em todas (ou na maioria) das plantas de uma comunidade

(MOTTEN, 1986; HEGLAND & TOTLAND, 2008; GONZALEZ & PEREZ, 2010), e até então, nenhum deles incluía uma guilda que partilha o mesmo tipo de polinizador. De fato, esses estudos foram conduzidos em comunidades subtropicais ou temperadas polinizadas por insetos (MOTTEN, 1986; HEGLAND & TOTLAND, 2008; GONZALEZ & PEREZ, 2010).). Todavia, estudos em comunidades tropicais são necessários para avaliar se os padrões observados em outras comunidades podem ser generalizados (*i.e.* LP associada mais fortemente ao sistema reprodutivo, MOTTEN, 1986; GONZALEZ & PEREZ, 2010) e diferenças entre as variáveis respostas (HEGLAND & TOTLAND, 2008).

Mais além, os estudos de revisão de LP (LARSON & BARRETT, 2000; ASHMAN *et al.*, 2004; KNIGHT *et al.*, 2005) incluíram espécies de diferentes biomas e apenas uma pequena parcela de espécies tropicais (15% dos estudos de ASHMAN *et al.*, 2004). Dada a predominância de autoincompatibilidade e dioiccia e à característica de predomínio de tamanho populacional pequeno, as espécies tropicais são mais propensas a ocorrência de LP (LARSON & BARRETT, 2000). De fato, a LP foi maior em espécies de áreas de elevada riqueza (VAMOSI *et al.*, 2006) e em espécies endêmicas (ALONSO *et al.*, 2010). Isto pode ser resultado de maior competição interespecífica pelos polinizadores (Vamosi *et al.* 2006) ou maior transferência de pólen heteroespecífico (ALONSO *et al.*, 2010). Apesar deste conhecimento, a avaliação da LP para plantas dentro de florestas tropicais ainda é escassa, especialmente na escala do bioma, em que esta avaliação se torna mais interessante pois considera a influência da história evolutiva comum entre as espécies.

Área de de estudo

O Parque Nacional do Itatiaia (PNI) está localizado na Serra da Mantiqueira, nos estados do Rio de Janeiro e Minas Gerais com área de 30.000 ha. O trabalho de campo dos estudos em biologia reprodutiva e da polinização foi desenvolvido na parte baixa do PNI (22° 27' S; 44° 36' W), entre 900 e 1200 m de altitude acima do nível do mar. Na área de estudo, a vegetação é classificada como Floresta Ombrófila Densa Montana (IBGE 2012). O clima nessa faixa altitudinal é do tipo subtropical úmido (*i.e.* *Cwa* no sistema de classificação de Köeppen, PEEL *et al.*, 2007) e apresenta duas estações distintas: um período quente coincidindo com chuvas abundantes e um período frio associado à pluviosidade menos intensa (SEGADAS-VIANNA & DAU, 1965). De acordo com a normal climatológica (1961-1990) da estação meteorológica do município de Resende (400 m de altitude) (Figura 1), a estação seca se estende de maio a setembro, com média mensal de 30 mm de precipitação e média de temperaturas mínimas de 13,8⁰C e máximas de 25,7⁰C. A estação chuvosa se estende de

outubro a abril com média mensal de 179,9 mm de precipitação e média de temperaturas mínimas de 18,9⁰C e máximas de 29,1⁰C (Figura 1).

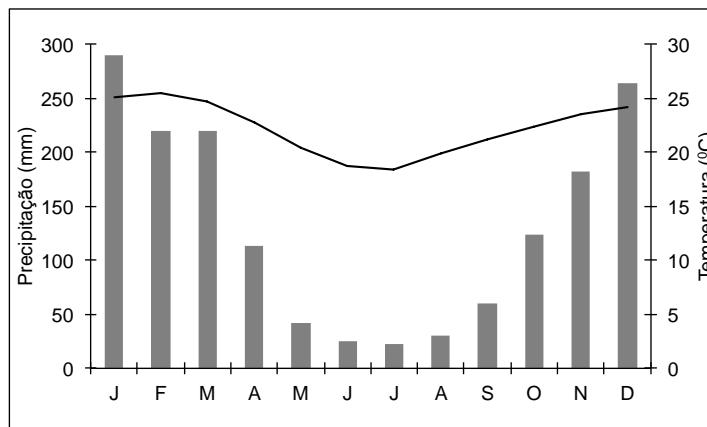


Figura 1 - Precipitação (mm) média mensal (barra) e temperatura (⁰C) média mensal (curva) da normal climatológica (1961-1990) do município de Resende. Fonte: Instituto de Meteorologia, sexto distrito do Rio de Janeiro.

Biologia reprodutiva e da polinização de espécies arbóreas

Um total de sete espécies arbóreas foram estudadas quanto à biologia reprodutiva e da polinização, a saber: *Pseudopiptadenia contorta* (DC.) G.P.Lewis & M.P.Lima, *P. leptostachya* (Benth.) Rauschert (PIRES & FREITAS, 2008) e *Senna multijuga* (Rich.) H.S. Irwin & Barneby (WOLOWSKI & FREITAS, 2010) da família Fabaceae, *Bathysa australis* (A.St.-Hil.) K.Schum., *Schizocalyx cuspidatus* (A.St.-Hil.) Kainul. & B. Bremer (FREITAS & ANDRICH, 2013) e *Randia itatiaiae* Silva Neta & Avila (AVILA JR & FREITAS, 2011) da família Rubiaceae e *Cupania oblongifolia* Mart. (FONSECA, 2012) da família Sapindaceae.

Nestes estudos, o sistema reprodutivo das espécies arbóreas foi caracterizado a partir de experimentos de polinização controlados (Figura 2A). A autoincompatibilidade foi verificada em *P. contorta*, *S. multijuga* e *S. cuspidatus*. Enquanto a autocompatibilidade foi registrada em *P. leptostachya*, *B. australis* e *C. oblongifolia*. Mais além, foram exploradas as relações entre o sistema reprodutivo, a distribuição geográfica e a densidade das plantas, havendo associação entre autocompatibilidade e distribuição geográfica restrita em *P. contorta*; autoincompatibilidade e distribuição geográfica ampla em *P. leptostachya*; autoincompatibilidade com maior agregação em *S. cuspidatus*; autocompatibilidade com menor abundância em *B. australis*. Além disso, nestas espécies arbóreas foi verificada a ausência de autogamia, sugerindo uma possível predominância de dependência de

polinizadores para reprodução destas espécies, independentemente do tipo de sistema reprodutivo.

Quanto à polinização, o grau de especialização do sistema variou tanto funcionalmente (*i.e.* número de grupos funcionais de polinizadores) quanto ecologicamente (*i.e.* número de espécies de polinizadores). As espécies *P. contorta*, *P. leptostachya* e *S. multijuga* apresentaram um sistema de polinização especialista em termos funcionais, pois foram polinizadas apenas por abelhas (Figura 2B), apesar de serem generalistas em termos ecológicos, pois foram visitadas por diversas espécies de abelhas. Enquanto sistemas de polinização generalistas foram registrados nas espécies *B. australis* (abelhas, vespas e borboletas) (Figura 2C), *C. oblongifolia* (abelhas, borboletas, sirfídeos e moscas), *S. cuspidatus* (abelhas, borboletas e sirfídeos) (Figura 2D) e *R. itatiaiae* (mariposas e esfingídeos). Entretanto, FONSECA (2012) ressaltou que, apesar do registro de diversas espécies de polinizadores em *C. oblongifolia*, a espécie foi funcionalmente especialista, pois abelhas da tribo Meliponini foram responsáveis pela maior parte das visitas às flores. Dessa forma, ressalta-se a importância de considerar a frequência de visitas e a eficácia de cada visita para melhor caracterizar o sistema de polinização das espécies de plantas.

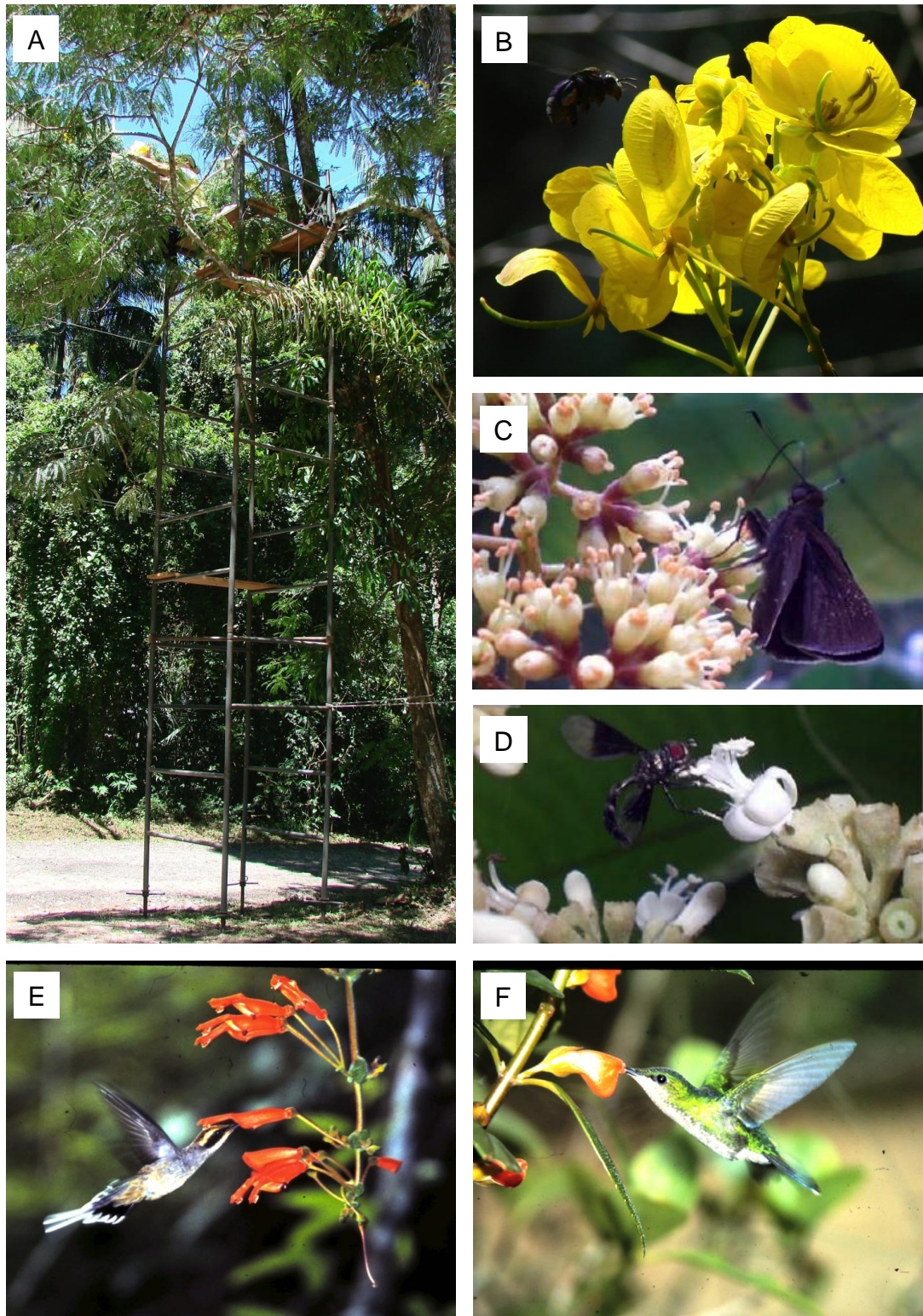


Figura 2 – A. Estudo de biologia reprodutiva e polinização em indivíduo arbóreo de *Senna multijuga* (Rich.) H.S. Irwin & Barneby com acesso à copa através de andaime. B. Abelha *Euglossa* sp. se aproximando de inflorescência de *S. multijuga* para coleta do único recurso floral oferecido aos visitantes, o pólen. C. Borboleta Hesperinae sp. consumindo néctar em flores de *Bathysa australis* (A.St.-Hil.) K.Schum. (Freitas & Andrich 2013). Note pólen nas

asas. **D.** Mosca Syrphidae sp. visitando flores de *Schizocalyx cuspidatus* (A.St.-Hil.) Kainul. & B. Bremer (Freitas & Andrich 2013). Note pólen nas pernas. **E.** *Phaethornis eurynome* (Lesson, 1832) visitando flor de *Sinningia cooperi* (Paxton) Wiehler. **F.** *Thalurania glaucopsis* (Gmelin, 1788) (fêmea) visitando flor de *Nematanthus fornix* (Vell.) Chautems. Floresta Atlântica Montana, Parque Nacional do Itatiaia, RJ.

Sistema reprodutivo e limitação polínica de plantas polinizadas por beija-flores

A comunidade de plantas ornitófilas foi inicialmente caracterizada por 32 espécies de plantas nativas polinizadas por beija-flores por CANELA (2006) com maior representatividade de Bromeliaceae (11 espécies), Gesneriaceae (5) e Acanthaceae (4) (Tabela 1). Cinco espécies de beija-flores foram descritas para esta comunidade por CANELA (2006): *Phaethornis eurynome* (Lesson, 1832), *P. squalidus* (Temminck, 1822), *Clytolaema rubricauda* (Boddaert, 1783), *Leucochloris albicollis* (Vieillot, 1818) e *Thalurania glaucopsis* (Gmelin, 1788). As duas espécies de *Phaethornis* (Phaethornitinae) visitaram as flores, predominantemente, em rondas alimentares (*traplining*, cf. FEINSINGER & COLWELL, 1978) (CANELA, 2006). As outras espécies atuaram como territoriais e em menor frequência, em rondas de baixo ganho e como parasitas de território (cf. FEINSINGER & COLWELL, 1978) (CANELA, 2006). Além dessas espécies, outros quatro beija-flores - *Florisuga fusca* (Vieillot, 1818), *Heliothryx aurita* (Gmelin, 1788), *Lophornis magnificus* (Vieillot, 1817) e *Stephanoxis lalandi* (Vieillot, 1818) - foram vistos frequentemente em áreas antropomorfizadas (por exemplo, visitando plantas ornamentais em jardins e alimentadores em hotéis e residências) no PNI (M. Wolowski, observação pessoal). No estudo de Canela (2006), as espécies de plantas foram caracterizadas quanto à fenologia, composição e taxa de visitação dos polinizadores e produção de néctar (volume e concentração).

Posteriormente, a comunidade de plantas nativas ornitófilas foi caracterizada por 36 espécies observadas em campo no período de junho de 2009 a fevereiro de 2012 por WOLOWSKI (2013). A composição de espécies foi marcada pela maior representatividade de Bromeliaceae (42%), seguida de Gesneriaceae (14%) e Acanthaceae (11%) (Tabela 1). Considerando as espécies observadas nos dois estudos (CANELA 2006; WOLOWSKI 2013), 39 espécies foram registradas para a flora ornitófila nativa na área de estudo no PNI (Tabela 1). Ainda, as famílias com maior riqueza foram Bromeliaceae (16 espécies), Gesneriaceae (5), Acanthaceae (4) e Rubiaceae (3) (Tabela 1). Outras onze famílias foram representadas por apenas uma espécie (Tabela 1). As espécies se diferenciam quanto ao hábito: arvoretas,

trepadeiras (ou lianas, indistintamente) e arbustos ou ervas terrestres, epífitas ou saxícolas (Tabela 1).

A comunidade de plantas ornitófilas na Floresta Atlântica Montana no Parque Nacional do Itatiaia expressou riqueza de plantas ornitófilas semelhante à registrada em outras comunidades neotropicais de plantas polinizadas por beija-flores (STILES, 1978c; MURRAY *et al.*, 1987; ARIZMENDI & ORNELAS, 1990; VASCONCELOS & LOMBARDI, 1999; BUZATO *et al.*, 2000; LOPES, 2002; ARAUJO & SAZIMA, 2003; DZIEDZIOCH *et al.*, 2003; ROCCA-DE-ANDRADE, 2006). As floras ornitófilas são similares, ao menos em nível de família e gêneros, principalmente para a Floresta Atlântica, na qual se destacam Bromeliaceae, Gesneriaceae, Acanthaceae e Rubiaceae. A comparação das espécies ornitófilas observadas no estudo de WOLOWSKI (2013) e de CNELA (2006) mostrou que a composição de espécies da comunidade pode variar mesmo em curto intervalo de tempo: em torno de dez espécies em um intervalo de cinco anos. Apesar disso, a maioria das espécies (74%) esteve presente nos dois períodos estudados. A representatividade da maior parte das espécies ao longo do tempo reflete uma comunidade com composição estável para os beija-flores, tal qual em comunidades estudadas em outras áreas (STILES, 1978c; BUZATO *et al.*, 2000; ROCCA-DE-ANDRADE, 2006).

As plantas polinizadas por beija-flores também foram caracterizadas quanto ao sistema reprodutivo (WOLOWSKI *et al.*, 2013a), em que predominou a autocompatibilidade, mas com ausência de autogamia (Tabela 2). A autoincompatibilidade esteve restrita a espécies das famílias Bromeliaceae, Malvaceae e Rubiaceae (WOLOWSKI *et al.*, 2013a). O sistema de autoincompatibilidade homomórfico gametofítico é sugerido para Bromeliaceae e foi corroborado pelos resultados de inibição de tubos polínicos de autopolinização ao longo do estilete em quatro espécies estudadas (WOLOWSKI *et al.*, 2013a). Apesar da ocorrência de autoincompatibilidade em Bromeliaceae, a autocompatibilidade é registrada como predominante na família (Matallana *et al.* 2010).

O predomínio de autocompatibilidade em plantas polinizadas por beija-flores, contrasta com a incidência global de cruzamento obrigatório entre as plantas neotropicais (BAWA, 1974; BAWA & OPLER, 1975; ZAPATA & ARROYO, 1978; BAWA & BEACH, 1983; BAWA *et al.*, 1985a; BULLOCK, 1985). No entanto, este padrão está de acordo com a perspectiva de KRESS & BEACH (1994) sobre a estratificação do sistema reprodutivo em florestas de La Selva (Costa Rica). Estes autores mostraram que a autoincompatibilidade domina no dossel em relação ao subosque, com exceção de espécies de Rubiaceae. Além disso, apesar da falta de uma barreira fisiológica para a autofertilização em plantas de

subosque em geral, foi sugerido que a polinização cruzada é garantida em muitas espécies pela baixa produção de flores por dia, associada ao movimento dos polinizadores que apresentam o comportamento de forrageamento de longas distâncias (por exemplo, abelhas da tribo Euglossini e beija-flores) (KRES & BEACH, 1994).

Mais além, se buscou avaliar a relação entre o sistema reprodutivo e a estratégia de forrageamento dos beija-flores (*i.e.* rondas de captura ou territorialismo) (WOLOWSKI *et al.*, 2013a). A estratégia de forrageamento dos beija-flores teve pouco efeito sobre o sistema reprodutivo das plantas. Apesar de beija-flores hermitões (Figura 2E dispersarem pólen a distâncias maiores em comparação a beija-flores territoriais (Figura 2F) (LINHART, 1973), os resultados sugerem que a distância de forrageamento de beija-flores territoriais é suficiente para promover a polinização cruzada. Entretanto, questões relacionadas ao movimento dos beija-flores ainda estão em aberto, tais como a necessidade de validar se beija-flores hermitões realmente forrageiam em rotas de captura.

Na comunidade de plantas polinizadas por beija-flores, a LP foi registrada a partir da comparação de variáveis-resposta (quantitativas: taxa de frutificação e produção de sementes e qualitativas: peso e germinação das sementes) entre o tratamento de polinização manual cruzada e a polinização em condições naturais (*i.e.* flores expostas aos polinizadores). A magnitude da LP foi de baixa a moderada para as variáveis quantitativas e alta apenas para a variável qualitativa de germinação de sementes e não para o peso das sementes. A ocorrência da LP na comunidade de plantas ornitófilas no Itatiaia foi maior em comparação à comunidades de plantas polinizadas por insetos em ambientes temperados ou subtropicais. Tais diferenças podem ser atribuídas a alguns fatores como sistema reprodutivo, tipo de polinizador, bioma e procedimentos metodológicos. Apesar do predomínio de autocompatibilidade na comunidade de plantas ornitófilas no Itatiaia, a capacidade de autogamia (*i.e.* formação de frutos e sementes após autopolinização espontânea) foi baixa em relação às outras comunidades (MOTTEN, 1986; GONZALEZ & PEREZ, 2010), o que pode contribuir para os níveis maiores de LP no Itatiaia. Apesar disso, não houve uma relação direta entre o sistema reprodutivo e a LP na comunidade ornitófila no Itatiaia, bem como para os outros atributos das plantas testados (especialização da polinização e densidade das plantas).

Apesar da variação no número de espécies de polinizadores e taxas de visitação entre as plantas da comunidade do Itatiaia, a maioria partilha o mesmo grupo funcional de polinizadores - os beija-flores (à exceção de *Abutilon bedfordianum* e *Vriesea longicaulis* que são espécies com flores com características de polinização por morcegos). Assim, a ausência

de efeito da estratégia de forrageamento sobre o sistema reprodutivo das plantas sugere que considerar apenas o nível de especialização da polinização não é suficiente para detectar diferenças entre as espécies de uma mesma guilda. De fato, a ocorrência da LP nesta comunidade ornitófila pode estar associada à competição entre plantas pelos polinizadores (*e.g.* redução na taxa de visitação na presença de uma espécie mais abundante e efeito negativo de carga de pólen heteroespecífico, MITCHELL *et al.*, 2009). Neste sentido, estudos experimentais com uma espécie focal, ou pares de espécies no contexto comunitário, podem ser mais promissores (*e.g.* FEINSINGER 1987; FEINSINGER *et al.*, 1986), como exemplo, considerar a eficácia da polinização de uma única visita (NE'EMAN *et al.*, 2010) em diferentes situações (maior ou menor *display* floral, indivíduos isolados ou em agregamentos, sítios com maior ou menor riqueza de espécies) e o efeito da deposição de pólen heteroespecífico no sucesso reprodutivo (ARCEO-GOMEZ & ASHMAN, 2011). Além disso, outras medidas de LP devem ser incorporadas aos estudos tanto para distinguir os aspectos quantitativos e qualitativos da LP (*e.g.* relação entre grão de pólen no estigma e tubos polínicos no estilete, ALONSO *et al.*, 2012), como considerar a relação pólen/óvulo e o componente masculino do sucesso reprodutivo (MAYER *et al.*, 2011).

Por fim, estudos de biologia reprodutiva e da polinização em comunidades como estes que vem sendo desenvolvidos no PNI são vantajosos pela possibilidade de conciliar as perspectivas de características florais e dos visitantes, sistema reprodutivo (*i.e.* autoincompatibilidade e autogamia), efetividade da polinização (*i.e.* sucesso reprodutivo) e características da história de vida (*e.g.* tamanho populacional e crescimento vegetativo), com vistas ao melhor entendimento da relação entre características reprodutivas e os padrões e processos das comunidades.

Tabela 1 - Lista de espécies ornitófilas observadas em Floresta Atlântica Montana na parte baixa do Parque Nacional do Itatiaia por CANELA (2006) e WOLOWSKI (2013).

Família	CANELA (2006)	WOLOWSKI (2013)	Hábito
Espécie			
Acanthaceae			
<i>Justicia sebastianopolitana</i> Profice	•	•	erva terrestre
<i>Mendoncia velloziana</i> Mart.	•	•	trepadeira
<i>Odontonema barbelerioides</i> (Nees) Kuntze	•	•	arbusto terrestre
<i>Staurogyne itatiaiae</i> (Wawra) Leonard	•	•	erva terrestre
Alstroemeriaceae			

<i>Bomarea edulis</i> (Tussac) Herb.	•		trepadeira
Amaryllidaceae			
<i>Hippeastrum aulicum</i> Herb.	•	•	erva terrestre
Bignoniaceae			
<i>Pyrostegia venusta</i> (Ker Gawl.) Miers	•	•	trepadeira
Bromeliaceae			
<i>Aechmea nudicaulis</i> (L.) Griseb.	•	•	erva epífita, saxícola
<i>Aechmea vanhoutteana</i> (Van Houtte) Mez	•	•	erva epífita, saxícola
<i>Billbergia distachia</i> (Vell.) Mez	•	•	erva epífita, saxícola
<i>Billbergia vittata</i> Brong	•	•	erva epífita
<i>Nidularium bicolor</i> (E.Pereira) Leme		•	erva, epífita
<i>Nidularium itatiaiae</i> L.B.Sm.	•	•	erva terrestre, epífita, saxícola
<i>Pitcairnia flammea</i> Lindl.	•	•	erva terrestre, saxícola
<i>Quesnelia augusto-coburgii</i> Wawra	•	•	erva epífita, saxícola
<i>Tillandsia gardneri</i> Lindl.	•		erva epífita
<i>Tillandsia geminiflora</i> Brongn.		•	erva epífita
<i>Tillandsia stricta</i> Sol.		•	erva epífita
<i>Tillandsia tenuifolia</i> L.		•	erva epífita
<i>Vriesea carinata</i> Wawra	•	•	erva epífita
<i>Vriesea gradata</i> (Baker) Mez		•	erva epífita
<i>Vriesea longicaulis</i> (Baker) Mez	•	•	erva epífita
<i>Vriesea penduliflora</i> L.B.Sm.	•	•	erva epífita

Tabela 1 - Continuação.

Família Espécie	CANELA (2006)	WOŁOWSKI (2013)	Hábito
Campanulaceae			
<i>Siphocampylus longepedunculatus</i> Pohl	•		erva terrestre
Gesneriaceae			
<i>Nematanthus crassifolius</i> (Schott) Wiehler	•	•	arbusto epífita, saxícola
<i>Nematanthus fornix</i> (Vell.) Chautems	•	•	arbusto epífita
<i>Nematanthus lanceolatus</i> (Poir.) Chautems	•	•	arbusto epífita, saxícola
<i>Sinningia cooperi</i> (Paxton) Wiehler	•	•	arbusto saxícola

<i>Sinningia gigantifolia</i> Chautems	•	•	arbusto saxícola
Lamiaceae			
<i>Salvia sellowiana</i> Benth.	•	•	arbusto terrestre
Loranthaceae			
<i>Psittacanthus brasiliensis</i> (Desr.) G.Don	•	•	trepadeira
Malvaceae			
<i>Abutilon bedfordianum</i> (Hook.) A.St.-Hil. & Naudin	•	•	arvoreta
Marantaceae			
<i>Stromanthe thalia</i> (Vell.) J.M.A.Braga	•	•	erva terrestre
Onagraceae			
<i>Fuchsia regia</i> (Vell.) Munz	•	•	arbusto terrestre
Orchidaceae			
<i>Elleanthus brasiliensis</i> (Lindl.) Rchb.f.		•	erva epífita
Orobanchaceae			
<i>Velloziella dracocephaloides</i> (Vell.) Baill.	•	•	erva terrestre
Rubiaceae			
<i>Manettia mitis</i> (Vell.) K.Schum.	•	•	trepadeira
<i>Palicourea rudgeoides</i> (Müll.Arg.) Standl.	•	•	arvoreta
<i>Psychotria ruelliaefolia</i> (Cham. & Schltdl.) Müll.Arg.		•	erva terrestre
Número de espécies observadas por estudo	32	36	

Tabela 2 – Sistema reprodutivo e polinizadores das plantas ornitófilas estudadas em Floresta Atlântica Montana na parte baixa do Parque Nacional do Itatiaia por CANELA (2006) e WOLOWSKI (2013). Sistema reprodutivo (autocompatível ou autoincompatível, AC ou AI, respectivamente), autogamia (*) e polinizadores (beija-flores: *Clytolaema rubricauda* (Boddaert, 1783), CLRU, *Phaethornis eurynome* (Lesson, 1832), PHEU, *Phaethornis* sp., PHSP, *P. squalidus* (Temminck, 1822), PHSQ, e *Thalurania glaucopis* (Gmelin, 1788), THGL; morcegos: *Anoura caudifer* (É. Geoffroy, 1818), ANCA, e *A. geoffroyi* (Gray, 1838), ANGE).

Família	Sistema reprodutivo	Polinizador
Espécie		
Acanthaceae		
<i>Justicia sebastianopolitana</i>	AC	PHEU
<i>Odontonema barbelerioides</i>	AC	PHEU, PHSQ

<i>Staurogyne itatiaiae</i>	AC*	PHEU, PHSQ
Bromeliaceae		
<i>Aechmea nudicaulis</i>	AI	CLRU, PHEU, PHSQ, THGL
<i>Aechmea vanhoutteana</i>	AI	CLRU, PHEU, PHSQ
<i>Billbergia distachia</i>	AI	PHEU, PHSQ, THGL
<i>Nidularium itatiaiae</i>	AI	PHEU
<i>Pitcairnia flammea</i>	AC*	PHEU, PHSQ, THGL
<i>Quesnelia augusto-coburgii</i>	AI	PHEU
<i>Tillandsia geminiflora</i>	AI	CLRU, PHEU, PHSQ, THGL
<i>Vriesea carinata</i>	AC*	PHEU, THGL
<i>Vriesea gradata</i>	AC*	PHSP
<i>Vriesea longicaulis</i>	AC*	PHEU, THGL
Gesneriaceae		
<i>Nematanthus crassifolius</i>	AC	PHEU
<i>Nematanthus lanceolatus</i>	AC	PHEU, PHSQ
<i>Sinningia cooperi</i>	AC	PHEU, PHSQ, THGL
<i>Sinningia gigantifolia</i>	AC*	PHEU, PHSQ
Lamiaceae		
<i>Salvia sellowiana</i>	AC	PHEU, PHSQ
Malvaceae		
<i>Abutilon bedfordianum</i>	AI	CLRU, PHEU, THGL, ANCA, ANGE
Orchidaceae		
<i>Elleanthus brasiliensis</i>	AC	PHSQ
Rubiaceae		
<i>Manettia mitis</i>	AC*	PHEU, PHSQ, THGL

Referências bibliográficas

- AGUILAR, R., ASHWORTH, L., GALETTO, L. & AIZEN, M.A. 2006. Plant reproductive susceptibility to habitat fragmentation: review and synthesis through a meta-analysis. **Ecology Letters**, v.9, p.968-980.
- AIZEN, M.A. & HARDER, L.D. 2007. Expanding the limits of the pollen-limitation concept: effects of pollen quantity and quality. **Ecology**, v.88(2), p.271-281.
- AIZEN, M.A. & ROVERE, A.E. 2010. Reproductive interactions mediated by flowering overlap in a temperate hummingbird–plant assemblage. **Oikos**, v.119, p.696–706.
- ALONSO, C., VAMOSI, J.C., KNIGHT, T.M., STEETS, J.A. & ASHMAN, T-L. 2010. Is reproduction of endemic plant species particularly pollen limited in biodiversity hotspots? **Oikos**, v.119, p.1192-1200.

- ALONSO, C., HERRERA, C.M. & ASHMAN, T-L. 2012. A piece of the puzzle: a method for comparing pollination quality and quantity across multiple species and reproductive events. **New Phytologist**, v.193, p.532-542.
- ANTONELLI, A. & SANMARTIN, I. 2011. Why are there so many plant species in the Neotropics? **TAXON**, v.60(2), p.403–414.
- ARAUJO, A.C. & SAZIMA, M. 2003. The assemblage of flowers visited by hummingbirds in the “capões” of Southern Pantanal, Mato Grosso do Sul, Brazil. **Flora**, v.198, p.427–435.
- ARCEO-GOMEZ, G. & ASHMAN, T.-L. 2011. Heterospecific pollen deposition: does diversity alter the consequences? **New Phytologist**, v.192, p.738–746.
- ARIZMENDI, M.A. & ORNELAS, J.F. 1990. Hummingbirds and their floral resources in a tropical dry forest in Mexico. **Biotropica**, v.22(2), p.172-180.
- ASHMAN, T.-L., KNIGHT, T.M., STEETS, J.A., AMARASEKARE, P., BURD, M., CAMPBELL, D.R., DUDASH, M.R., JOHNSTON, M.O., MAZER, S.J., MITCHELL, R.J., MORGAN, M.T. & WILSON, W.G. 2004. Pollen limitation of plant reproduction: ecological and evolutionary causes and consequences. **Ecology**, v.85(9), p.2408-2421.
- ASHTON, P.S. 1969. Speciation among tropical forest trees: some deduction in the light of recent evidence. **Biological Journal of the Linnean Society**, v.1, p.155-196.
- ÁVILA JR, R.S. & FREITAS, L. 2011. Frequency of visits and efficiency of pollination by diurnal and nocturnal lepidopterans for the dioecious tree *Randia itatiaiae* (Rubiaceae). **Australian Journal of Botany**, v.59, p.176-184.
- AXIMOFF, I. & FREITAS, L. 2009. Composição e comportamento de aves nectarívoras em *Erythrina falcata* (Leguminosae) durante duas florações consecutivas com intensidade diferente. **Ararajuba**, v.17, p.194-203.
- AXIMOFF, I. & FREITAS, L. 2010. Is pollen removal or seed set favoured by flower longevity in a hummingbird-pollinated *Salvia* species? **Annals of Botany**, v.106, p. 413-419.
- BAKER, H.G. 1959. Reproductive methods as factors in speciation in flowering plants. **Cold Spring Harbor Symposia Quantitative Biology**, v.24, p.177-199.
- BAWA, K.S. & BEACH, J.H. 1983. Self-incompatibility systems in the Rubiaceae of a tropical lowland wet forest. **American Journal of Botany**, v.70, p.1281-1288.

- BAWA, K.S. 1974. Breeding systems of tree species of a lowland tropical community. **Evolution**, v.28(1), p.85-92.
- BAWA, K.S. 1990. Plant-pollinator interactions in tropical rain forests. **Annual Review of Ecology and Systematics**, v.21, p.399-422.
- BAWA, K.S., PERRY, D.R. & BEACH, J.H. 1985a. Reproductive biology of tropical lowland rain forest trees. I. Sexual systems and incompatibility mechanisms. **American Journal of Botany**, v.72, p.331-345.
- BAWA, K.S., BULLOCK, S.H., PERRY, D.R., COVILLE, R.E. & GRAYUM, M.H. 1985b. Reproductive biology of tropical lowland rain forest trees. II. Pollination systems. **American Journal of Botany**, v.72, p.346-356.
- BIERZYCHUDEK, P. 1981. Pollinator limitation of plant reproductive effort. **The American Naturalist**, v.117, p.838-840.
- BROWN, J.H. & BOWERS, M.A. 1985. Community organization in hummingbirds: relationships between morphology and ecology. **Auk**, v.102, p.251-269.
- BULLOCK, S.H. 1985. Breeding systems in the flora of a Tropical deciduous forest in Mexico. **Biotropica**, v.17(4), p.287-301.
- BURD, M. 1994. Bateman's principle and plant reproduction: the role of pollen limitation in fruit and seed set. **Botanical Review**, v.60, p.83-139.
- BURD, M. 1995. Ovule packing in stochastic pollination and fertilization environments. **Evolution**, v. 49, p.100-109.
- BURD, M. ASHMAN, T-L, CAMPBELL, D.R., DUDASH, M.R., JOHNSTON, M.O., KNIGHT, T.M., MAZER, S.J., MITCHELL, R.J., STEETS, J.A. & VAMOSI J.C. 2009. Ovule number per flower in a world of unpredictable pollination. **American Journal of Botany**, v.96(6), p.1159-1167.
- BUZATO, S., SAZIMA, M. & SAZIMA, I. 2000. Hummingbird-pollinated floras at Three Atlantic Forest sites. **Biotropica**, v.32, p.824-841.
- CAMPBELL, D.R. 2008. Pollinator shifts and the origin and loss of plant species. **Annals of the Missouri Botanical Garden**, v.95(2), p.264-274.
- CANELA, M.B.F. 2006. Interações entre plantas e beija-flores em uma comunidade de Floresta Atlântica Montana em Itatiaia, RJ. Tese (doutorado). Universidade Estadual de Campinas.

- CANELA, M.B.F. & SAZIMA, M. 2003. *Aechmea pectinata*: a hummingbird-dependent bromeliad with inconspicuous flowers from the rainforest in south-eastern Brazil. **Annals of Botany**, v.92, p. 731-737
- CORNER, E.J.H. 1954. The evolution of tropical forests. In: HUXLEY, J., HARDY, A.C. & FORD, E.C. **Evolution as a process**. London: Allen and Unwin. P.34-46.
- CREPET, W. L. 1983. The role of pollination in the evolution of the angiosperms. In: REAL, L. **Pollination biology**. Orlando: Academic Press. P. 29-50.
- DALSGAARD, B., MARTIN-GONZALEZ, A.M., OLESEN, J.M., TIMMERMANN, A., ANDERSEN, L.H. & OLLERTON, J. 2008. Pollination networks and functional specialization: a test using Lesser Antillean plant–hummingbird assemblages. **Oikos**, v.117(5), p. 789-793.
- DALSGAARD, B., MARTIN-GONZALEZ, A.M., OLESEN, J.M., OLLERTON, J., TIMMERMANN, A., ANDERSEN, L.H. & TOSSAS A.G. 2009. Plant–hummingbird interactions in the West Indies: floral specialisation gradients associated with environment and hummingbird size. **Oecologia**, v.159, p.757–766.
- DANIELI-SILVA, A., DE SOUZA, J.M.T., DONATTI, A.J., CAMPOS, R.P., VICENTE-SILVA, J., FREITAS, L. & VARASSIN, I.G. 2012. Do pollination syndromes cause modularity and predict interactions in a pollination network in tropical high-altitude grasslands? **Oikos**, v.121, p.35-43.
- DE NETTANCOURT, D. 1977. **Incompatibility in angiosperms**. Berlin: Springer-Verlag.
- DZIEDZIOCH, C., STEVENS, A.D., GOTTSBERGER, G. 2003. The hummingbird plant community of a tropical montane rain forest in Southern Ecuador. **Plant Biology**, v.5, p. 331-337.
- FAEGRI, K. & VAN DER PIJL, L. 1979. **The principles of pollination biology**. Oxford: Pergamon Press.
- FEDOROV, A.A. 1966. The structure of the tropical rain forest and speciation in the humid tropics. **Journal of Ecology**, v.54, p.1-11.
- FEINSINGER, P. 1983. Coevolution and pollination. In: FUTUYMA, D.J. & SLATKIN, M. **Coevolution**. Sunderland: Sinauer Associates. P.282-310.
- FEINSINGER, P. & COLWELL, R.K. 1978. Community organization among Neotropical nectar feeding birds. **American Zoologist**, v.18, p.779-795.

- FEINSINGER, P. 1976. Organization of a tropical guild of nectarivorous birds. **Ecological Monographs**, v. 46, p.257-291.
- FEINSINGER, P. 1978. Ecological interactions between plants and hummingbirds in a successional tropical community. **Ecological Monographs**, v.48(3), p.269-287.
- FEINSINGER, P. 1987. Effects of plant species on each other's pollination: Is community structure influenced? **Tree**, v.2(5), p.123-126.
- FEINSINGER, P., Murray, G., Kinsman, S. & Busby, W.H. 1986. Floral neighborhood and pollinator success in four hummingbird-pollinated cloud forest plant species. **Ecology**, v.67(2), p.449-464.
- FREITAS, L. & ANDRICH, M. 2013. Is the pollination biology of *Bathysa* and *Schizocalyx* consistent with their segregation? A first approach for two sympatric species in southeastern Brazil. **Journal of Systematics and Evolution**, v.51, p.522-535.
- FREITAS, L. & SAZIMA, M. 2006. Pollination biology in a tropical high-altitude grassland in Brazil: interactions at the community level. **Annals of the Missouri Botanical Garden**, v.93, p.465-516.
- GARCIA-CAMACHO, R. & TOTLAND, Ø. 2009. Pollen limitation in the alpine: a meta-analysis. **Arctic, Antarctic and Alpine Research**, v.41, p.103-111.
- GONZALEZ, A.V. & PEREZ, F. 2010. Pollen limitation and reproductive assurance in the flora of the coastal Atacama desert. **Intertional Journal of Plant Sciences**, v.171(6), p.607-614.
- GRANT, K.A. & GRANT, V. 1968. **Hummingbirds and their flowers**. New York: Columbia University Press.
- HAIG, D. & WESTOBY, M. 1988. On limits to seed production. **The American Naturalist**, v.131, p.757-759.
- HEGLAND, S.J. & TOTLAND, Ø. 2007. Pollen limitation affects progeny vigour and subsequent recruitment in the insect-pollinated herb *Ranunculus acris*. **Oikos**, v.116, p.1204-1210.
- HEGLAND, S.J. & TOTLAND, Ø. 2008. Is the magnitude of pollen limitation in a plant community affected by pollinator visitation and plant species specialization levels? **Oikos**, v.117, p.883-891.
- HEITHAUS, E.R. 1974. The role of plant-pollinator interactions in determining community structure. **Annals of the Missouri Botanical Garden**, v.61, p.675-691.

- HERRERA, C.M. 1996. Floral traits and plant adaptation to insect pollinators: a devil's advocate approach. In: LLOYD, D.G. & BARRETT, S.C.H. **Floral Biology**. New York: Chapman and Hall. P.65-87.
- HINGSTON, A.B. & MC QUILLAN, P.B. 2000. Are pollination syndromes useful predictors of floral visitors in Tasmania? **Austral Ecology** v.25, p.600–609.
- IBGE. 2012. **Manual Técnico da Vegetação Brasileira**. Rio de Janeiro: Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística.
- ISHII, R. & HIGASHI, M. 2001. Coexistence induced by pollen limitation in flowering-plant species. **Proceedings of the Royal Society B**, v.268, p.579-585.
- JANZEN, D.H. 1971. Euglossine bees as long-distance pollinators of tropical plants. **Science**, v.171, p.203-205.
- JANZEN, D.H. 1977. A note on optimal mate selection in plants. **American Naturalist**, v.111, p.530-534.
- JOHNSON, S.D. & STEINER, K.E. 2000. Generalization versus specialization in plant pollination systems. **Trends in Ecology and Evolution**, v.15, p.140-143.
- JORDANO, P. 1987. Patterns of mutualistic interactions in pollination and seed dispersal: connectance, dependence asymmetries, and coevolution. **American Naturalist**, v. 129(5), p.657–677.
- KAEHLER, M., VARASSIN, I.G. & GOLDENBERG, R. 2005. Polinização em uma comunidade de bromélias em floresta atlântica alto-montana no estado do Paraná, Brasil. **Revista Brasileira de Botânica**, v.28, p.219-228.
- KNIGHT, T.M., STEETS, J.A. & ASHMAN, T.-L. 2006. A quantitative synthesis of pollen supplementation experiments highlights the contribution of resource reallocation to estimates of pollen limitation. **American Journal of Botany**, v.93(2), p.271-277.
- KNIGHT, T.M., STEETS, J.A., VAMOSI, J.C., MAZER, S.J., BURD, M., CAMPBELL, D.R., DUDASH, M.R., JOHNSTON, M.O., MITCHELL, R.J. & ASHMAN, T.-L. 2005. Pollen limitation of plant reproduction: pattern and process. **Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics**, v.36, p.467-497.
- KODRIC-BROWIN, A., BROWN, J.H., BYERS, G.S. & GORI, D.F. 1984. Organization of a tropical island community of hummingbirds and flowers. **Ecology**, v.65(5), p.1358-1368.

- KRESS, W.J. & BEACH, J.H. 1994. Flowering plant reproductive systems. In: MCDADE, L.A., BAWA, K.S., HESPENHEIDE, H.A. & HARTSHORN, G.S. **La Selva: ecology and natural history of a Neotropical rainforest**. Chicago: The University of Chicago Press. P.161-182.
- LARSON, B.M.H. & BARRETT, S.C.H. 2000. A comparative analysis of pollen limitation in flowering plants. **Biological Journal of the Linnean Society**, v.69, p.503-520.
- LINHART, Y.B. 1973. Ecological and behavioral determinants of pollen dispersal in hummingbird-pollinated *Heliconia*. **The American Naturalist**, v.107(956), p.511-523.
- LOPES, A.F.V. 2002. Polinização por beija-flores em remanescentes da Mata Atlântica Pernambucana, Nordeste do Brasil. Tese (doutorado). Universidade Estadual de Campinas.
- MARTEN-RODRIGUEZ, S. & FENSTER, C.B. 2010. Pollen limitation and reproductive assurance in Antillean Gesneriaceae: a specialists vs. generalist comparison. **Ecology**, v.91(1), p.155–165.
- MATALLANA, G., GODINHO, M.A.S., GUILHERME, F.A.G., BELISARIO, M., COSER, T.S. & WENDT, T. 2010. Breeding systems of Bromeliaceae species: evolution of selfing in the context of sympatric occurrence. **Plant Systematics and Evolution**, v.289, p.57-67.
- MAYER, C., ADLER, L., ARMBRUSTER, W.S., DAFNI, A., EARDLEY, C., HUANG, S.Q., KEVAN, P.G., OLLERTON, J., PACKER, L., SSYMANK, A., STOUT, J.C. & POTTS, S.G. 2011. Pollination ecology in the 21st Century: Key question of future research. **Journal of Pollination Ecology**, v.3(2), p.8-23.
- MEMMOTT, J., WASER, N.M. & PRICE, M.V. 2004. Tolerance of pollination networks to species extinctions. **Proceedings of the Royal Society of London B**, v.271, p.2605-2611.
- MITCHELL, R.J., FLANAGAN, R.J., BROWN, B.J., WASER, N.M. & KARRON, J.D. 2009. New frontiers in competition for pollination. **Annals of Botany**, v.103, p.1403–1413.
- MORALES, C.L. & TRAVESET, A. 2008. Interspecific pollen transfer: magnitude, prevalence and consequences for plant Fitness. **Critical Reviews in Plant Sciences**, v.27, p.221–238.

- MORELLATO, L.P.C. 2008. Fenologia de plantas e os efeitos das mudanças climáticas. In: BUCKERIDGE, M.S. **Biologia e as Mudanças Climáticas Globais**. São Paulo: Rima Editora. P.181-191.
- MOTTEN, A.F. 1986. Pollination ecology of the spring wildflower community of a temperate deciduous forest. **Ecological Monographs**, v.56(1), p.21-42.
- MURCIA, C. & FEINSINGER, P. 1996. Interspecific pollen loss by hummingbirds visiting flower mixtures: effects of floral architecture. **Ecology**, v.77(2), p.550-560.
- MURRAY, K.G., FEINSINGER, P., BUESBY, W.H., LINHART, Y.B., BEACH, J.H. & KINSMAN, S. 1987. Evaluation of character displacement among plants in two tropical pollination guilds. **Ecology**, v.68(5), p.1283-1293.
- NE'EMAN, G., JURGENS, A., NEWSTROM-LLOYD, L., POTTS, S.G. & DAFNI, A. 2010. A framework for comparing pollinator performance: effectiveness and efficiency. **Biological Reviews**, v.85, p.435–451.
- OLLERTON, J., ALARCON, R., WASER, N.M., PRICE, M.V., WATTS, S., CRANMER, L., HINGSTON, A., PETER, C.I. & ROTENBERRY, J. 2009. A global test of the pollination syndrome hypothesis. **Annals of Botany**, v.103, p.1471–1480.
- OLLERTON, J., WINFREE, R. & TARRANT, S. 2011. How many flowering plants are pollinated by animals? **Oikos**, v.120, p.321–326.
- PEEL, M.C., FINLAYSON, B.L., MCMAHON, T.A. 2007. Updated world map of the Köppen-Geiger climate classification. **Hydrology and Earth System Sciences**, v.11, p.1633-1644.
- PIRES, J.P.A. & FREITAS, L. 2007. Fenodinâmica reprodutiva de *Pseudopiptadenia* (Leguminosae Mimosoideae) em uma área de Mata Atlântica Montana. **Natureza On Line**, v.5, p.48-54.
- PIRES, J.P.A. & FREITAS, L. 2008. Reproductive biology of two tree species of Leguminosae in a Montane Rain Forest in Southeastern Brazil. **Flora (Jena)**, v.203, p.491-498.
- PROCTOR, M.C.F., YEO, P. & LACK, A. 1996. **The Natural History of Pollination**. Portland: Timber.
- RENNER, S.S. & RICKLEFS, R.E. 1995. Dioecy and its correlates in the flowering plants. **American Journal of Botany**, v.82, p.596-606.
- ROCCA-DE-ANDRADE, M.A. 2006. Recurso floral para aves em uma comunidade de Mata

- Atlântica de encosta: sazonalidade e distribuição vertical. Tese (Doutorado).
Universidade Estadual de Campinas.
- SEAVEY, S.R. & BAWA, K.S. 1986. Late-acting self-incompatibility in Angiosperms. **Botanical Review**, v.52, p.195-219.
- SEGADAS-VIANNA, F. & DAU, L. 1965. Ecology of Itatiaia range, southeastern Brazil. II, Climates and altitudinal climatic zonation. **Arquivos do Museu Nacional Rio de Janeiro**, v.53, p.31-53.
- SNOW, B.K. & SNOW, D.W. 1972. Feeding niches of hummingbirds in a Trinidad Valley. **Journal of Animal Ecology**, v.41, p.471-485.
- SNOW, B.K. & TEIXEIRA, D.L. 1982. Hummingbirds and their flowers in the coastal mountains of southeastern Brazil. **Journal für Ornithology**, v.123(4), p.446-450.
- STEBBINS, G.L. 1970. Adaptive radiation of reproductive characteristics in angiosperms, I: Pollination mechanisms. **Annual Review of Ecology and Systematics**, v.1, p.307-326.
- STEPHENSON, A.G. 1981. Flower and fruit abortion: proximate causes and ultimate functions. **Annual Review Ecology, Evolution and Systematics**, v.12, p.432-440.
- STILES, F.G. 1975. Ecology, flowering phenology and hummingbird pollination of some Costa Rican *Heliconia* species. **Ecology**, v.56, p.285-310.
- STILES, F.G. 1978a. Ecological and evolutionary implications of bird pollination. **American Zoologist**, v.18, p.715-727.
- STILES, F.G. 1978b. Possible specialization for hummingbird-hunting in the tiny hawk. **Auk**, v.95, p.550-553.
- STILES, F.G. 1978c. Temporal organization of flowering among the hummingbird foodplants of a tropical wet forest. **Biotropica**, v.10(3), p.194-210.
- STILES, F.G. 1981. Geographical aspects of bird-flower coevolution, with particular reference to Central America. **Annals of the Missouri Botanical Garden**, v.68, p.323-351.
- VAMOSI, J.C., KNIGHT, T.M., STEETS, J.A., MAZER, S.J., BURD, M., ASHMAN, T-L. 2006. Pollination decays in biodiversity hotspots. **PNAS**, v.103(4), p.956-961.
- VARASSIN, I.G.; SAZIMA, M. 2012. Spatial heterogeneity and the distribution of bromeliad pollinators in the Atlantic Forest. **Acta Oecologica**, v.43, p.104-112.

- VASCONCELOS, M.F. & LOMBARDI, J.A. 1999. Padrão sazonal na ocorrência de seis espécies de beija-flores (Apodiformes: Trochilidae) em uma localidade de campo rupestre na Serra do Curral, Minas Gerais. **Ararajuba**, v.7, p.71–79.
- VOGEL, S. & WESTERKAMP, C. 1991. Pollination: an integrating factor of biocenoses. In: SEITZ, A. & LOESCHKE, V. **Species conservation: a population-biological approach**. Basel: Birkhäuser Verlag. P.159-170.
- WASER, N.M., CHITTKA, L., PRICE, M.V., WILLIAMS, N.M. & OLLERTON, J. 1996. Generalization in pollination systems, and why it matters. **Ecology**, v.77, p.1043–1060.
- WESSELINGH, R.A. 2007. Pollen limitation meets resource allocation: towards a comprehensive methodology. **New Phytologist**, v.174, p.26-37.
- WILCOCK, C. & NEILAND, R. 2002. Pollination failure in plants: why it happens and when it matters. **Trends in Plant Science**, v.7(6), p.270-277.
- WILLSON, M.F. & BURLEY, N. 1983. **Mate choice in plants**. Princeton: Princeton University Press.
- WILSON, P., THOMSON, J.D. & STANTON, M.L. 1994. Beyond floral Batemanian: gender biases in selection for pollination success. **American Naturalist**, v.143, p.283-296.
- WOLOWSKI, M. & FREITAS, L. 2010. Sistema reprodutivo e polinização de *Senna multijuga* (Fabaceae) em Mata Atlântica Montana. **Rodriguésia**, v.61, p.167-179.
- WOLOWSKI, M. & FREITAS, L. 2011. Reproduction, pollination, and seed predation of *Senna multijuga* (Fabaceae) in two protected areas in the Brazilian Atlantic forest. **Revista de Biologia Tropical**, v.59, p.1939-1948.
- WOLOWSKI, M., ASHMAN, T-L & FREITAS, L. 2013a. Community-wide assessment of pollen limitation in hummingbird-pollinated plants of a tropical montane rain forest. **Annals of Botany**, v.112(5), p.903-910.
- WOLOWSKI, M., SAAD, C.F., ASHMAN, T-L & FREITAS, L. 2013b. Predominance of self-compatibility in hummingbird-pollinated plants in the Neotropics. **Naturwissenschaften**, v.100, p.69-79.
- YOUNG, H.J. & YOUNG, T.P. 1992. Alternative outcomes of natural and experimental high pollen loads. **Ecology**, v.73, p.639-647.
- ZAPATA, T.R. & ARROYO, M.T.K. 1978. Plant reproductive ecology of a secondary deciduous tropical forest in Venezuela. **Biotropica**, v.10, p.221-223.

ZIMMERMAN, M., & PYKE, G.H. 1988. Reproduction in *Polemonium*: assessing the factors limiting seed set. **The American Naturalist**, v.131, p.723–738.