

## INTERAÇÕES PLANTA-POLINIZADOR EM VEGETAÇÃO DE ALTITUDE NA MATA ATLÂNTICA

Marina Wolowski <sup>1\*</sup>, Carlos Eduardo Pereira Nunes <sup>2</sup>, Felipe W. Amorim <sup>3</sup>, Jeferson Vizentin-Bugoni <sup>4</sup>, Izar Aximoff <sup>5</sup>, Pietro Kiyoshi Maruyama <sup>1</sup>, Vinicius Lourenço Garcia de Brito <sup>6</sup> & Leandro Freitas <sup>7</sup>

<sup>1</sup> Universidade Estadual de Campinas (Unicamp), Instituto de Biologia, Departamento de Biologia Vegetal. Laboratório de Biossistemática e Polinização. Rua Monteiro Lobato, 255, Caixa Postal 6109, Cidade Universitária Zeferino Vaz, Campinas, SP, Brasil. CEP: 13083-862

<sup>2</sup> Universidade Estadual de Campinas (Unicamp), Instituto de Biologia, Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal. Rua Monteiro Lobato, 255, Cidade Universitária Zeferino Vaz, Campinas, SP, Brasil. CEP: 13083-862

<sup>3</sup> Universidade Estadual Paulista Júlio de Mesquita Filho (UNESP), Campus Botucatu, Instituto de Biociências. Departamento de Botânica. Rua Prof. Dr. Antonio Celso Wagner Zanin, s/nº, Distrito de Rubião Júnior, Caixa Postal 510, Unesp Campus de Botucatu, Botucatu, SP, Brasil. CEP: 18618-689

<sup>4</sup> Universidade Estadual de Campinas (Unicamp), Instituto de Biologia, Programa de Pós-Graduação em Ecologia. Rua Monteiro Lobato, 255, Cidade Universitária Zeferino Vaz, Campinas, SP, Brasil. CEP: 13083-862

<sup>5</sup> Jardim Botânico do Rio de Janeiro (JBRJ), Programa de Pós-graduação em Botânica. Rua Pacheco Leão, 2040, Rio de Janeiro, RJ, Brasil. CEP: 22460-036

<sup>6</sup> Universidade Federal de Uberlândia (UFU), Campus Umuarama, Instituto de Biologia Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal. Rua Ceará s/n, bloco 1 GAL, sala 37, Uberlândia, MG, Brasil. CEP 38400-902

<sup>7</sup> Jardim Botânico do Rio de Janeiro (JBRJ), Diretoria de Pesquisa Científica. Rua Pacheco Leão, 915, Rio de Janeiro, RJ, Brasil. CEP: 22460-030

E-mails: marina.wolowski@gmail.com, cepnunes@gmail.com, amorimfelipe@yahoo.com.br, jbugoni@yahoo.com.br, izar.aximoff@gmail.com, pietrokioshi@gmail.com, viniciusduartina@gmail.com, leandro@jbrj.gov.br.

### RESUMO

A vegetação de altitude em regiões tropicais é singular pela susceptibilidade a condições climáticas mais severas em relação às formações de áreas mais baixas, e pela peculiaridade de sua flora com muitos componentes relictuais. Estudos sobre interações planta-polinizador nos campos e florestas de altitude da Mata Atlântica são escassos, mas a compilação das informações permite identificar alguns padrões: baixa frequência de visitas, alta longevidade floral e generalização do sistema de polinização. Em ecossistemas de montanha, o grau de generalização dos sistemas de polinização em termos funcionais (grupos de polinizadores) e ecológicos (número de espécies) tende a ser alto pela representatividade de certas famílias (*e.g.*, Asteraceae nos campos de altitude e Fabaceae, Myrtaceae, Rubiaceae e Sapindaceae nas florestas montanas). Sistemas de polinização generalistas e autogamia podem ser vantajosos para plantas de altitude devido às condições climáticas mais severas (*e.g.*, temperaturas baixas) que afetam a abundância e limitam a atividade de polinizadores, ocasionando menor frequência de visitação. Todavia, alguns grupos bem representados em florestas montanas, como orquídeas e plantas polinizadas por beija-flores e morcegos, exemplificam casos de maior especialização funcional, bem como as plantas com anteras poricidas polinizadas por abelhas nos campos de altitude. Contudo, nos campos de altitude, para alguns grupos funcionais de polinizadores (*e.g.*, beija-flores, morcegos, esfingídeos e besouros), a disponibilidade de recursos não garante a manutenção de todas as espécies durante o ano todo, favorecendo prováveis deslocamentos locais ou migrações altitudinais. Assim, campos e florestas de altitude constituem uma unidade do ponto de vista de manutenção da comunidade de polinizadores. De fato, campos e florestas de altitude compartilham uma história evolutiva na escala regional, pois passaram por eventos semelhantes de expansão e retração em resposta às mudanças climáticas no Quaternário. Isto poderia explicar a complementariedade entre os dois tipos de vegetação no uso de recursos florais pelos polinizadores. Apesar das associações identificadas aqui, a ecologia e evolução das interações planta-polinizador em vegetação de altitude da Mata Atlântica permanece pouco compreendida, tornando premente o desenvolvimento de um programa de pesquisa integrado, bem como projetos em temas relacionados às mudanças climáticas e conservação biológica.

**Palavras-chave:** campos de altitude; floresta altomontana; floresta montana; Mata Atlântica; polinização.

### ABSTRACT - PLANT-POLLINATOR INTERACTIONS IN HIGHLAND VEGETATION IN THE ATLANTIC FOREST

Tropical high-altitude vegetation is unique due to susceptibility to severe weather conditions in relation to lower formations, and by the peculiarity of its flora with many relictual components. Studies on plant-pollinator interactions in high-altitude rocky outcrops and forests of the Atlantic Forest are scarce, but compilation of information allows us to identify some patterns: low frequency of visits, high floral longevity and generalized pollination system. In tropical mountain ecosystems, the degree of generalization of pollination systems in functional (pollinator groups) and ecological (number of species) terms tends to be high, mainly due to the over-representation of certain plant

taxa (*e.g.*, Asteraceae in rocky outcrops and Fabaceae, Myrtaceae, Rubiaceae and Sapindaceae in montane forests). Generalized pollination systems and autogamy may be advantageous for tropical high-altitude plants due to the more severe weather conditions (*e.g.*, low temperature), which decrease abundance and limit the activity of pollinators, resulting in lower visitation frequency. Nevertheless, some well represented groups in forests, such as orchids and plants pollinated by hummingbirds and bats, exemplify cases of higher functional specialization, as well as plants with poricidal anthers pollinated by bees in the high-altitude grasslands. However, in rocky outcrops, for some functional groups of pollinators (*e.g.*, hummingbirds, bats, beetles and hawkmoths), the availability of resources does not allow the maintenance of all species throughout the year, favoring possible local or altitudinal migrations. Thus, rocky outcrops and high-altitude forests constitute a unit in the sense of sustaining the pollinator community. Indeed rocky outcrops and high-altitude forests share an evolutionary history at the regional scale since they passed through similar events of expansion and retraction in response to climate changes in the Quaternary. This could explain the complementarity between the two types of vegetation in the use of floral resources by pollinators. Besides the associations identified here, the ecology and evolution of plant-pollinator interactions in high-altitude vegetation of the Atlantic Forest remain poorly understood, making urgent the development of an integrative research program, as well as projects on issues related to climate change and biodiversity conservation.

**Keywords:** Atlantic forest; montane forest; pollination; rocky outcrops; upper montane forest.

## INTRODUÇÃO

As vegetações de altitude na Mata Atlântica são singulares pela sua riqueza e composição de espécies bem como pela quantidade de elementos relictuais, endemismos e ameaças (Brade 1956, Safford 1999a, b, Martinelli 2007, Aximoff 2011). A peculiaridade da diversidade dos campos de altitude e florestas circundantes reflete tanto a história biogeográfica como as condições climáticas presentes. O soerguimento das cadeias montanhosas do sudeste brasileiro a altitudes elevadas o suficiente para sustentar campos com influência orográfica deve ter ocorrido no Terciário médio a tardio, com registros de pólen ao menos desde o final do Pleistoceno (Safford 1999a, 2007). Dessa forma, os campos de altitude se localizam, em geral, a partir de 1500 m acima do nível do mar (a.n.m.) e estão associados a afloramentos de rochas ígneas e metamórficas (*e.g.*, granito, gnaisse, nefelino-sienito) no domínio da Mata Atlântica, nas Serras do Mar, da Mantiqueira e do Caparaó (Safford 1999a, Vasconcelos 2011). O clima atual dos campos de altitude é frio e úmido com sazonalidade nos padrões de precipitação e temperatura e ocorrência frequente de geadas no inverno (Safford 1999a). Quanto à flora, os campos de altitude mostram maior afinidade florística com outras cadeias de montanha no Brasil, tal como a Cadeia do Espinhaço e as florestas de Araucária no sul do país, e com os Andes, bem como com as florestas circundantes de baixa

e média altitude (Brade 1956, Behling 1997, Safford 2007), sendo que tais semelhanças são mais bem explicadas por similaridades climáticas (Safford 1999a). Especificamente, a composição florística dos campos de altitude apresenta origem predominantemente tropical (*i.e.*, dois terços dos gêneros), mas também ocorrem espécies com origem temperada e cosmopolita (Safford 2007). Por um lado, as espécies de origem tropical são derivadas de ambientes secos dos planaltos do interior do Brasil. Por outro lado, os táxons de origem temperada parecem ter chegado via dispersão através de habitats favoráveis nos campos de altitude, ao invés de eventos recentes de dispersão a longa distância, já que estes táxons, mesmo que nunca atinjam a abundância observada nos Andes, aumentam em importância com a altitude (Brade 1956).

Os padrões de diversidade e endemismo nas montanhas brasileiras do Sudeste sugerem que o principal processo de especiação seria alopatria dirigida pelo clima (Safford 1999a). Assim, expansões e retrações da flora ao longo das glaciações do Pleistoceno tardio (Behling 1997) teriam contribuído para o estabelecimento de uma composição peculiar de espécies com alta redundância funcional, especialmente através da filtragem de linhagens tolerantes às adversidades impostas pelo clima (*e.g.*, Hardy & Senterre 2007). Portanto, em altitudes mais elevadas, além de espécies de diferentes clados com convergência de atributos, as comunidades tenderiam a ser

filogeneticamente agregadas, o que explicaria a alta riqueza de algumas famílias como Asteraceae e Poaceae (Safford 1999a, Körner 2013). Apesar de constituir um modelo interessante de pesquisa para testar hipóteses sobre a estruturação das comunidades e padrões das interações planta-polinizador em comparação com as formações florestais circundantes, estudos com este enfoque ainda são escassos.

As vegetações de altitude do sudeste brasileiro despertaram o interesse de diversos pesquisadores desde o século XIX, porém a despeito da proximidade de vários centros de pesquisa em diversidade no país, predominaram estudos florísticos (Brade 1956, Safford 2007) e ecológicos pontuais (Ribeiro & Medina 2002, Scarano 2002, Medina *et al.* 2006, Ribeiro *et al.* 2007, Scarano 2007) com nenhum programa de pesquisa duradouro e abrangente, tanto do ponto de vista geográfico como temático. Por outro lado, o conhecimento acerca da biologia reprodutiva e polinização de plantas nativas aumentou expressivamente desde as primeiras publicações da década de 1970 (Sazima 1972, Sazima & Sazima 1975, Gottsberger 1977).

De maneira geral, quatro abordagens têm sido reconhecidas nos estudos desenvolvidos no país (Maués *et al.* 2012): i. estudos de caso de uma ou algumas espécies aparentadas em determinada localidade e por uma ou poucas estações reprodutivas; ii. estudos de guildas de plantas associadas a certos grupos de polinizadores com a perspectiva de síndromes ou dos recursos utilizados por este grupo; iii. estudos com conjuntos de plantas de uma localidade sob a perspectiva das interações em comunidades; iv. estudos com abordagens mais recentes pela perspectiva de paisagem, principalmente relacionados a processos de fragmentação e diversidade funcional. Para as formações de altitude do sudeste do Brasil em particular, destacam-se diversos estudos de guildas de plantas associadas a certos grupos funcionais de polinizadores (*e.g.*, Sazima *et al.* 1999, Buzato *et al.* 2000, Wolowski *et al.* 2013a, 2013b, Amorim *et al.* 2014, Vizentin-Bugoni *et al.* 2014) e poucos estudos abrangendo a comunidade de plantas zoófilas (*e.g.*, Freitas & Sazima 2006). Somam-se a esses, alguns estudos de caso de uma ou algumas espécies (San Martin-Gajardo & Sazima

2005, Pires & Freitas 2008, Aximoff & Freitas 2009, 2010, Wolowski & Freitas 2010, Avila Jr & Freitas 2011, Fonseca 2012, Brito & Sazima 2012, Amorim *et al.* 2013, Freitas & Andrich 2013).

Nesse contexto, o objetivo deste trabalho foi revisar os estudos desenvolvidos com interações planta-polinizador em áreas de campos de altitude (Figuras 1a, 2) e florestas altomontana (Figuras 1a, 2) e montana (Figura 1b) na Mata Atlântica do sudeste do Brasil (*sensu* IBGE, 2012), a fim de sintetizar o conhecimento gerado até o momento com vistas à identificação de possíveis padrões e indicação de lacunas e oportunidades para estudos futuros. Primeiramente são apresentados dados e padrões sobre interações planta-polinizador em ambientes montanos, organizados por grupos funcionais de polinizadores (*i.e.*, espécies que supostamente exercem pressão seletiva semelhante sobre as características florais, e, que na prática, são agrupados por semelhanças na morfologia, comportamento e requerimentos energéticos, podendo ser filogeneticamente relacionadas ou não), seguido de aspectos gerais relacionados aos sistemas sexual e reprodutivo e à fenologia das plantas.

## GRUPOS FUNCIONAIS DE POLINIZADORES

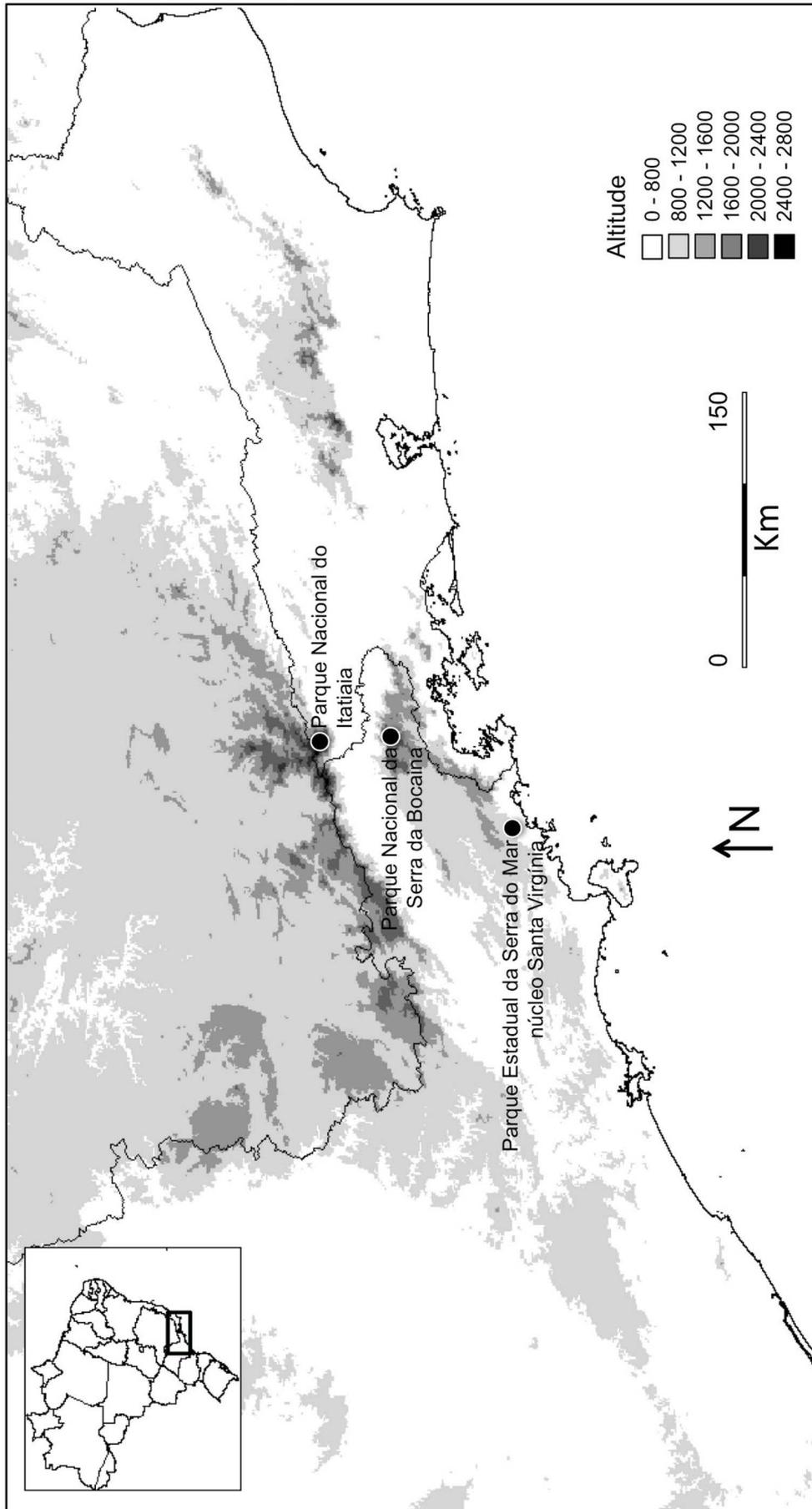
### *Abelhas*

De forma geral, a riqueza e abundância da melitofauna são menores em altitudes mais elevadas (a partir de 800 m a.n.m.) quando comparadas a menores altitudes e decrescem com o aumento da altitude em gradiente de ambientes montanos (*e.g.*, nos Andes chilenos entre 2200 a 3600 m a.n.m. em Arroyo *et al.* (1985), nos Alpes da Noruega a 1300 e 1500 m a.n.m. em Totland (1993) e de 600 a 2000 m a.n.m. nos Alpes do sudeste da Alemanha em Hoiss *et al.* (2012)). Além disso, no estudo realizado nos Alpes alemães, a diminuição da abundância de abelhas com o aumento da altitude se deu mesmo quando corrigida pela abundância de flores, indicando que outros fatores ambientais que não a disponibilidade de alimento influenciam negativamente a abundância desses insetos em regiões mais altas (Hoiss *et al.* 2012). A reduzida diversidade de abelhas em ambientes montanos



**Figura 1.** Interações planta-polinizador em vegetações de altitude da Mata Atlântica, sudeste do Brasil. a. Transição dos campos de altitude para floresta ombrófila altomontana no Parque Nacional do Itatiaia (PNI). b. Floresta ombrófila montana no Parque Estadual da Serra do Mar, núcleo Santa Virgínia (PESM-NSV). c. *Pseudagapostemon cyaneus* (Moure & Sakagami, 1984) (Apidae) visitando capítulo de *Senecio oleosus* Vell. (Asteraceae) (originalmente publicado em Freitas & Sazima 2006). d. *Thalurania glaucopsis* (Gmelin, 1788) (Trochilidae) (macho) visitando flor de *Vriesea* sp. (Bromeliaceae) no PESM-NSV. e. *Manduca florestan* (Stoll, 1782) (Sphingidae) adejando sobre inflorescências de *Inga sessilis* (Vell.) Mart. (Fabaceae) no PESM-NSV. f. *Anoura caudifer* (É. Geoffroy, 1818) (Phyllostomidae) se aproximando da flor de *Callianthe bedfordiana* (Hook.) Donnell (Malvaceae) em floresta montana no PNI. Imagens de Marina Wolowski (a,b), Leandro Freitas (c, f), Carlos Eduardo Pereira Nunes (d) e Felipe W. Amorim (e).

**Figure 1.** Plant-pollinator interactions in highland vegetation in the Atlantic forest, Southeast Brazil. a. Transition from rocky outcrops to montane rainforest in the Itatiaia National Park (INP). b. Montane rainforest in the Serra do Mar State Park, Santa Virginia (PESM-NSV). c. *Pseudagapostemon cyaneus* (Moure & Sakagami, 1984) (Apidae) visiting inflorescence of *Senecio oleosus* Vell. (Asteraceae) (originally published in Freitas & Sazima 2006). d. *Thalurania glaucopsis* (Gmelin, 1788) (Trochilidae) (male) visiting flower of *Vriesea* sp. (Bromeliaceae) in PESM-NSV. e. *Manduca florestan* (Stoll, 1782) (Sphingidae) approaching inflorescences of *Inga sessilis* (Vell.) Mart. (Fabaceae) in PESM-NSV. f. *Anoura caudifer* (Is. Geoffroy, 1818) (Phyllostomidae) approaching flower of *Callianthe bedfordiana* (Hook.) Donnell (Malvaceae) in montane rainforest in the INP. Images by Marina Wolowski (a, b), Leandro Freitas (c, f), Carlos Eduardo Pereira Nunes (d) and Felipe W. Amorim (e).



**Figura 2.** Localização geográfica das principais áreas de estudo incluídas nesta revisão no sudeste do Brasil. Mapa elaborado por J. A. M do Carmo e M. Wolowski no Diva-GIS.

**Figure 2.** Geographical location of the main study areas included in this review, in Southeast Brazil. Map prepared by J. A. M do Carmo and M. Wolowski in Diva-GIS.

pode ser atribuída basicamente a fatores abióticos associados à capacidade metabólica das abelhas, que estariam limitadas em locais com temperaturas mais baixas e estações de crescimento mais curtas (Hodkinson 2005). De fato, muitos estudos relatam uma associação entre estas condições ambientais e tamanhos corporais maiores em insetos (Dillon *et al.* 2006, Chown & Gaston 2010), sendo que para abelhas (Hoiss *et al.* 2012) essa associação seguiu a regra de Bergmann (q.v. Malo & Baonza 2002). Assim, em ambientes montanos, corpo maior garantiria uma maior tolerância à dessecação e uma maior eficiência energética já que abelhas maiores poderiam regular a temperatura corporal mais facilmente e aumentar suas distâncias de voo (Chown & Gaston 1999, Ellington 1999). Contudo, a validade da regra de Bergmann é idiossincrática, dependendo do grupo de insetos e do gradiente estudado (Shelomi 2012). Além disso, a estrutura e composição da comunidade de abelhas que ocorrem em ambientes montanos também podem ser influenciadas pela sua história evolutiva. Por exemplo, no estudo de Hoiss *et al.* (2012), as espécies de abelhas ocorrentes em maiores altitudes são mais aparentadas entre si do que quando comparadas com as espécies ocorrentes em altitudes mais baixas. Isso indica que nestas regiões alguns clados específicos tendem a ser dominantes na composição das comunidades de abelhas. No Brasil, estudos de inventários da melitofauna propõe relações entre altitude e redução da riqueza e abundância de abelhas (Faria-Mucci *et al.* 2003), porém estudos que tratam especificamente da hipótese de diminuição da riqueza e abundância de abelhas com o aumento da altitude, levando em consideração as possíveis características funcionais e a história evolutiva deste grupo, ainda são escassos (Nemésio 2008).

Por outro lado, a maioria dos outros grupos de insetos em ambientes de altitude não seguem este padrão (Janzen *et al.* 1976, Hodkinson 2005), indicando maior representatividade relativa de grupos como as moscas nas interações planta-polinizador com o aumento da altitude (*e.g.*, Arroyo *et al.* 1985). Todavia, mesmo com o aumento da representatividade de outros grupos, abelhas aparecem como o principal grupo de polinizadores nas vegetações de altitude na Mata Atlântica brasileira. Por exemplo, abelhas pequenas, vespas

e abelhas grandes foram os grupos de polinizadores mais importantes em uma comunidade de plantas dos campos de altitude da Serra da Bocaina, sendo o sistema de polinização de flores produtoras de néctar polinizadas por abelhas o mais frequente (28% das espécies) (Freitas & Sazima 2006) (Figura 1c).

A diminuição na diversidade de abelhas em locais de elevadas altitudes pode estar correlacionada a mudanças na diversidade e nas características reprodutivas da flora melitófila nestes locais. Por exemplo, a flora de espécies melitófilas de altitudes elevadas é sazonal, com muitas espécies floridas na estação úmida e poucas espécies floridas na estação seca (Freitas & Sazima 2006). Segundo esses autores, condições climáticas como baixa precipitação e temperatura, atingindo o ponto de congelamento, restringem a floração de algumas plantas e a ocorrência de certos grupos de abelhas, como euglossíneos e, principalmente, de meliponídeos, que são os grupos mais abundantes nas áreas mais baixas (q.v. Pires & Freitas 2008). Outro estudo realizado em uma região de altitude elevada da Serra do Mar (*ca.* 1000 m a.n.m), registrou que uma população de *Tibouchina pulchra* Cogn. (Melastomataceae), uma espécie polinizada exclusivamente por abelhas, recebem uma quantidade menor de visitas e há maior limitação polínica em relação à outra população da espécie em região de menor altitude (Brito & Sazima 2012). Esse padrão também foi observado em outras áreas elevadas no Chile e na Noruega (Arroyo *et al.* 1985, Totland 1993) e acredita-se que esta seja uma importante força que dirige a evolução de sistemas reprodutivos independentes de polinizadores nestes locais, uma vez que espécies melitófilas que são capazes de se reproduzir via apomixia ou autopolinização espontânea teriam uma vantagem em regiões elevadas, onde a visita de abelhas é rara ou mesmo inexistente (Molau 1993, Sandvik *et al.* 1999, Lloyd & Schoen 1992, Freitas & Sazima 2009). Seguindo a mesma lógica, espera-se que em ambientes elevados o tamanho relativo de flores que dependem de abelhas para sua reprodução aumente seguindo o tamanho dos polinizadores. De fato, Malo & Baonza (2002) encontraram um aumento do tamanho médio das flores de *Cytisus scoparius* (L.) Link (Fabaceae) e de abelhas

polinizadoras à medida que a altitude aumenta em uma formação montanhosa na Espanha.

Já em relação às abelhas *Euglossina*, houve redução de 10 vezes na abundância das abelhas na maior altitude em relação à menor, em um gradiente de 850 m a 1350 m a.n.m. no sudeste brasileiro (Nemésio 2008), embora a riqueza de espécies permanecesse constante, contrariando expectativas baseadas em outros estudos (Janzen *et al.* 1976, Hodkinson 2005). Esses resultados concordam com a sugestão de que a redução na abundância das populações de insetos explica as baixas taxas de visitação observadas nos campos de altitude (Freitas & Sazima 2006). Tal redução nas visitas por abelhas também pode favorecer maior generalização dos sistemas de polinização nas vegetações de altitude (Freitas & Sazima 2006).

Portanto, padrões de distribuição em resposta ao aumento de altitude, bem como as características funcionais de abelhas em relação à polinização nestes ambientes, já foram estabelecidos em outras regiões do mundo (Arroyo *et al.* 1985, Totland 1993, Hodkinson 2005, Dillon *et al.* 2006, Hoiss *et al.* 2012). Entretanto, ainda faltam testes de hipóteses relacionados a estes padrões para as vegetações de altitude no Brasil, avaliando, por exemplo, se restrições ambientais ocasionadas pelas altitudes elevadas favoreceriam abelhas de maior porte. Outro ponto é que apesar de uma tendência geral para redução em diversidade nos distintos grupos funcionais de polinizadores com o aumento da altitude, os padrões da composição da altitude observados em abelhas, devido a restrições metabólicas, podem não ser os mesmos observados para outros grupos de polinizadores, particularmente outros insetos (Hodkinson 2005), para os quais não é possível indicar padrões para as vegetações de altitude brasileiras, devido à escassez de inventários ao longo de gradientes de altitude.

### *Beija-flores*

Tipicamente a diversidade de beija-flores também decresce com a altitude (Rahbek & Graves 2000), o que provavelmente é um efeito das restrições fisiológicas e aerodinâmicas impostas por ambientes mais elevados (Stiles 2004, Graham *et al.* 2009, Projecto-Garcia *et al.* 2013). Essas

restrições são apontadas como responsáveis pela similaridade filogenética das espécies compondo comunidades de beija-flores em altitudes elevadas (Graham *et al.* 2009), e deve ter influência sobre o padrão das interações com plantas. Todavia, as condições climáticas não são tão limitantes para a atividade dos beija-flores em altitudes no sudeste brasileiro (*ca.* 2000 m a.n.m.) como em altitudes superiores a 3.000 m nos Andes (Projecto-Garcia *et al.* 2013). De qualquer forma, mesmo no inverno menos rigoroso do sudeste brasileiro deve-se considerar as variações na quantidade e qualidade dos recursos florais disponíveis para se entender a dinâmica de migração dos beija-flores.

O número de espécies de beija-flores interagindo com plantas em florestas montanas e campos de altitude da Mata Atlântica é inferior ao observado em baixas altitudes. Nos campos de altitude da Serra da Bocaina foram registradas cinco espécies (Freitas & Sazima 2006), semelhante ao observado nos campos de altitude do Itatiaia e da Serra dos Órgãos (seis e quatro espécies, respectivamente, Vasconcelos & Rodrigues (2010)). Em florestas montanas, foram registradas seis espécies em Campos do Jordão (Sazima *et al.* 1996) e oito espécies em Itatiaia (Wolowski 2013), ambas na Serra da Mantiqueira, assim como nove espécies em uma localidade na Serra do Mar (Vizentin-Bugoni *et al.* 2014) (Figura 1d) e nove na região serrana do Espírito Santo (Varassin & Sazima 2000).

Apesar da similaridade na riqueza de espécies de beija-flores entre estas comunidades, o número de espécies de plantas polinizadas por beija-flores diferiu, tanto para campos de altitude: cinco espécies na Bocaina (Freitas & Sazima 2006) e 24 espécies nos campos de altitude do Itatiaia (I. Aximoff dados não publicados), como para florestas montanas: 29 espécies em Campos do Jordão (Buzato *et al.* 2000), 36 espécies em Cunha (Buzato *et al.* 2000), 39 espécies em Itatiaia (Canela 2006, Wolowski 2013) e 47 espécies em Santa Virgínia (Vizentin-Bugoni *et al.* 2014) (Figura 1d). As diferenças em riqueza podem ser explicadas por características físicas distintas de cada área e/ou podem refletir diferenças de amostragem.

Para os campos de altitude, provavelmente diferenças geomorfológicas são um fator

preponderante, uma vez que mais de 60% das espécies polinizadas por beija-flores no Itatiaia são rupícolas (I. Aximoff, dados não publicados) e os afloramentos rochosos ocupam grande parte do platô do Itatiaia, diferentemente dos campos de altitude da Bocaina, que são dominados por escarpas com solo que suporta uma matriz graminóide e raros afloramentos rochosos de pequena dimensão (Martinelli 1989). Além disso, a extensão e diversidade de habitats nos campos de altitude no Itatiaia são maiores que na Bocaina (Martinelli 1989, Freitas & Sazima 2006, Ribeiro *et al.* 2007, Aximoff & Ribeiro 2012). Enquanto que para as florestas montanas, a diferença em riqueza entre as áreas provavelmente se explica pela relação positiva observada entre riqueza e área amostrada. O estudo de Vizentin-Bugoni *et al.* (2014), que apresentou maior riqueza, teve uma área amostrada duas e quatro vezes maior que nos estudos de Wolowski (2013) e Buzato *et al.* (2000), respectivamente. Sendo assim, estudos comparativos de interações planta-polinizador devem levar em consideração as características intrínsecas de cada área e os métodos de amostragem para uma melhor caracterização e avaliação das mudanças espaciais e temporais destas interações.

Mudanças espaciais e temporais na composição e abundância das espécies de beija-flores provavelmente afetam a estruturação das interações planta-polinizador nas vegetações de altitude da Mata Atlântica, embora se trate de um aspecto pouco estudado. Na Serra da Bocaina, *Colibri serrirostris* (Vieillot, 1816) (Trochilidae) parece migrar para as áreas altas durante a estação chuvosa, enquanto as outras quatro espécies de beija-flores são residentes, alternando visitas a plantas nos campos e nas florestas altomontanas, o que indica uso complementar de recursos florais entre as fitofisionomias (Freitas & Sazima 2006). De modo semelhante, os avistamentos de *Stephanoxis lalandi* (Vieillot, 1818) (Trochilidae) (fêmeas), *Leucochloris albicollis* (Vieillot, 1818) (Trochilidae) e *Clytolaema rubricauda* (Boddaert, 1783) (Trochilidae) aparentemente diminuem no inverno nos campos de altitude e aumentam nas florestas altomontanas do Itatiaia durante a mesma estação (I. Aximoff, observação pessoal). Outro aspecto é que faltam estudos específicos sobre a diversidade de espécies ornitófilas nas florestas

altomontanas (mas q.v. Sazima *et al.* 1996, Buzato *et al.* 2000), a qual é aparentemente mais baixa que nas florestas montanas e constitui um promissor sistema de estudo.

### *Esfingídeos*

A polinização por mariposas provavelmente é um dos sistemas menos estudados na região Neotropical (Bawa 1990). Entre os lepidópteros, as mariposas da família Sphingidae representam os principais polinizadores em florestas tropicais (Haber & Frankie 1989). Entretanto, os estudos sobre esfingofilia no Brasil ainda são escassos, sobremaneira aqueles realizados em vegetação de altitude. Em tais áreas, os estudos sobre polinização por esfingídeos estão restritos a espécies distribuídas em apenas três famílias: Fabaceae, Orchidaceae e Rubiaceae (*e.g.*, Avila Jr & Freitas 2011, Amorim *et al.* 2013, 2014). Por outro lado, a diversidade de espécies esfingófilas em vegetação de altitude é pronunciadamente mais baixa do que aquela observada em vegetações de menor elevação (*e.g.*, Haber & Frankie 1989). Em regiões altomontanas (altitude acima de 1600 m a.n.m.) do sul e sudeste do Brasil, espécies estritamente associadas à síndrome de polinização por esfingídeos (*i.e.*, aquelas que apresentam tubo floral longo com comprimento superior a 6,0 cm, em conjunção com antese noturna, coloração branca ou pálida e produção de odor) estão virtualmente ausentes (q.v. levantamentos florísticos em Koehler *et al.* 2002, Meireles *et al.* 2008, Scheer & Moco-chinski 2009). Possivelmente, a diminuição do número de tais espécies em áreas mais elevadas pode estar diretamente relacionada à diminuição do número de espécies de esfingídeos em regiões mais altas, tal como observado em um gradiente de elevação na Amazônia Andina (Ignatov *et al.* 2011). Entretanto, não existem levantamentos faunísticos de Sphingidae em regiões altomontanas no Brasil que pudessem corroborar o fato destes polinizadores estarem ausentes neste tipo de ecossistema. Todavia, amostragens de esfingídeos realizadas em áreas de floresta montana na Serra do Mar revelam uma elevada diversidade destas mariposas, com um número superior a 50 espécies (F. W. Amorim dados não publicados, mas q.v. Laroca & Mielke 1975) e na floresta montana do

Itatiaia foram registradas 38 espécies (Avila Jr. 2005). Apesar de tal diversidade de esfingídeos, a ocorrência de plantas estritamente esfingófilas em floresta montana parece ser muito limitada, tendo sido registradas apenas quatro espécies em uma área da Serra do Mar (Amorim *et al.* 2014) (Figura 1e). Nesta mesma área, a análise da carga polínica de mais de 570 esfingídeos amostrados revelaram que estas mariposas visitaram mais de 80 espécies de plantas, das quais, a maioria (> 90%) não apresentava características florais relacionadas à síndrome de polinização por esfingídeos ou de mariposas de maneira geral (Amorim *et al.* 2014). Porém, entre as plantas visitadas pelas mariposas de probóscide longa (>8,0 cm), encontrava-se uma espécie de Rubiaceae esfingófila extremamente especializada (tubo floral >10,0 cm) e endêmica da vegetação de Restinga, a qual ocorre até 10 m a.n.m.. Isso revela que assim como observado para algumas espécies de beija-flores (q.v. Freitas & Sazima 2006), esfingídeos também podem migrar para as áreas de vegetação de altitude durante a estação quente e chuvosa (Amorim *et al.* 2014). Por outro lado, tais análises de pólen também revelaram que as espécies de esfingídeos mais abundantes e com probóscides curtas (<4,0 cm), podem ser altamente generalistas na utilização de recursos florais. O que, em conjunção com a baixa abundância de mariposas com probóscides longas, e supostamente mais especializadas, pode levar a ocorrência de limitação polínica naquelas espécies estritamente esfingófilas, cuja reprodução sexuada é dependente de polinizadores (Amorim *et al.* 2014). Contudo, não sabemos se este é um padrão local ou regional e, tampouco, quais fatores limitam a ocorrência de espécies esfingófilas e esfingídeos em ecossistemas de altitude, o que mostra que o estudo das interações entre esfingídeos e plantas é um campo completamente aberto e premente de novas pesquisas.

### Morcegos

Os estudos de polinização por morcegos em florestas de altitude da Mata Atlântica registraram aspectos do comportamento de forrageamento, ocorrência das espécies de morcegos e das plantas polinizadas por eles (Sazima *et al.* 1999), bem como a dependência desses vetores para a efetividade

da polinização de algumas dessas espécies de plantas. A diversidade de plantas e de morcegos polinizadores é menor nas comunidades de maior altitude em relação às matas de baixada (Sazima *et al.* 1999), sendo que sete espécies das famílias Campanulaceae, Bromeliaceae, Lythraceae, Malvaceae e Solanaceae são polinizadas por uma única espécie de morcego nectarífero, *Anoura caudifer* (E. Geoffroy, 1818) (Phyllostomidae), e potencialmente por duas espécies tipicamente frugívoras, *Carollia perspicillata* (Linnaeus, 1758) (Phyllostomidae) e *Sturnira lilium* (E. Geoffroy, 1810) (Phyllostomidae), nas florestas montanas em Campos do Jordão. Bromeliaceae representa um percentual expressivo das comunidades de plantas quiropterófilas na Mata Atlântica, ca. 30% das espécies (Sazima *et al.* 1999), notadamente espécies de *Vriesea* (Sazima *et al.* 1995). Esses autores sugerem que *A. caudifer* é o principal morcego glossofagíneo que visita flores em florestas em altitudes superiores a 1000 m a.n.m na Mata Atlântica. Esta espécie também foi a única registrada como polinizador noturno em flores de três espécies de Malvaceae em florestas de altitude tanto na Serra do Mar como na Serra da Mantiqueira (Buzato *et al.* 1994). Entretanto, em floresta montana na Serra do Mar, *Glossophaga soricina* (Pallas, 1766) (Phyllostomidae) também foi registrado como visitante frequente e importante polinizador de *Inga sessilis* (Vell.) Mart. (Fabaceae), uma espécie arbórea generalista quanto à diversidade de grupos funcionais de polinizadores, o que inclui beija-flores, morcegos e esfingídeos (Amorim *et al.* 2013). Adicionalmente, em floresta montana no Itatiaia (ca. 1000 m a.n.m.), além de *A. caudifer*, *Anoura geoffroyi* Gray, 1838 (Phyllostomidae) foi registrado visitando as flores de *Callianthe bedfordiana* (Hook.) Donnell (Malvaceae) (L. Freitas, dados não publicados) (Figura 1f). Considerando a intensidade de visitaçao e eficácia da polinização (*sensu* Freitas 2013), esses morcegos foram mais efetivos que beija-flores na polinização de *C. bedfordiana* conferindo uma taxa de frutificação e produção média de sementes por fruto cinco e 11 vezes maior, respectivamente. Considerando que *C. bedfordiana* é uma espécie autoincompatível (Wolowski *et al.* 2013a) e que a maior intensidade de visitaçao por beija-

flores é realizada por aqueles que apresentam comportamento territorial, *Thalurania glaucopsis* (Gmelin, 1788) (Trochilidae) e *Clytolaema rubricauda*, os morcegos possivelmente garantem o fluxo de pólen xenógamo entre indivíduos através do comportamento de forrageamento em rotas de captura (q.v. Sazima *et al.* 1995). Ainda, para *Vriesea longicaulis* (Baker) Mez (Bromeliaceae), apesar de ser uma espécie autógama e autocompatível (Wolowski *et al.* 2013a), as flores submetidas a exposição diferencial aos morcegos tiveram maior frutificação (43%) que flores submetidas a exposição diferencial por beija-flores, em que não houve formação de frutos (M. Wolowski, dados não publicados). Apesar da presença expressiva de espécies quiropterófilas nas florestas montanas, e.g., sete espécies em Campos do Jordão (Sazima *et al.* 1995), estas não foram observadas nos campos de altitude da Bocaina (Freitas & Sazima 2006) e os poucos relatos de espécies polinizadas por morcegos nos campos de altitude se restringem a espécies rupícolas de Bromeliaceae (Martinelli

1997). Se este resultado é devido a restrições à ocorrência dos morcegos ou se reflete limitações ao estabelecimento de plantas quiropterófilas é um ponto em aberto.

## SISTEMAS SEXUAL E REPRODUTIVO

Entre os sistemas sexuais mais comuns nas angiospermas, o hermafroditismo é predominante (ca. 80% das espécies) em relação a monoiccia e dioiccia (Richards 1997, Bawa 1980, Ramirez & Brito 1990). Por sua vez, estima-se que a dioiccia, ocorra entre 6 e 7% das angiospermas (Renner & Ricklefs 1995). A dominância de espécies hermafroditas e maiores percentuais de dioiccia (ca. 15% das espécies) foram verificados em florestas montanas do Itatiaia (Sigiliano 2010) e de Macaé de Cima (Lima *et al.* 1997). Especificamente, em Itatiaia, tanto as 369 espécies arbóreas da floresta montana (Sigiliano 2010), quanto as 294 espécies dos campos de altitude (I. Aximoff, dados não publicados), foram representadas por

**Tabela 1.** Grupos funcionais de polinizadores tratados neste estudo e alguns de seus atributos e das características florais das plantas que polinizam em vegetações de altitude na Mata Atlântica, sudeste do Brasil.  
*Table 1.* Functional groups of pollinators described in this study and some of their features and floral characteristics of the plants they pollinate in highland vegetation in the Atlantic Forest, Southeast Brazil.

Grupo funcional	Atributos dos polinizadores	Características florais das plantas
<b>Abelhas</b>	Hábito diurno; modo de vida solitário ou social; distância de voo maiores ou menores dependendo da massa corporal; redução em abundância com aumento da altitude	Antese diurna; atrativos cor e odor; recurso néctar, pólen, perfumes e resinas; forma da flor aberta ou tubular com abertura da corola compatível com tamanho do corpo;
<b>Beija-flores</b>	Hábito diurno; distâncias de voo relativamente longas, que variam em função do comportamento (territorial ou em rotas de captura); movimentos migratórios entre fitofisionomias ao longo do ano	Antese diurna; atrativo cor; recurso néctar; forma da flor tubular e abertura da corola estreita
<b>Esfingídeos</b>	Hábito noturno; distâncias de voo relativamente longas; movimentos migratórios entre fitofisionomias ao longo do ano	Antese noturna; atrativo odor; recurso néctar; forma da flor tubular e abertura da corola estreita a flores abertas e generalistas; baixa representatividade com aumento da altitude
<b>Morcegos</b>	Hábito noturno; distâncias de voo relativamente longas; redução em abundância com aumento da altitude	Antese noturna; atrativo odor; recurso néctar e pólen (possivelmente); forma da flor tubular e abertura da corola ampla; baixa representatividade com aumento da altitude

percentuais semelhantes, respectivamente, 79% e 81% de espécies hermafroditas, 20% e 17% de dióicas, 7% e 2% de monóicas. Enquanto nos campos de altitude da Bocaina, a dioicia foi menos representada entre as espécies zoófilas: 82% hermafroditas, 9% dióicas e 3% monóicas de 124 espécies (Freitas & Sazima 2006). Tais proporções são semelhantes às de outros ambientes tropicais (Bawa 1980, Ramirez & Brito 1990, Vamosi & Vamosi 2004, Matallana *et al.* 2005).

Todavia, nos campos de altitude, os maiores percentuais de espécies hermafroditas (acima de 80%) e inferiores de dioicia e monoicia sugerem que espécies que dependem em menor extensão da polinização cruzada tenham vantagem neste ambiente, em que a atividade dos polinizadores é limitada pelas restrições intrínsecas dos ambientes de altitude. Contudo, a dioicia se concentra em apenas dois gêneros de Asteraceae (*Baccharis* e *Senecio*), que representam 71% do total das espécies dióicas na Bocaina (Freitas & Sazima 2006). Isto sugere que a história evolutiva das espécies vegetais também pode explicar a distribuição dos sistemas sexuais neste ambiente, uma vez que a dioicia está concentrada em apenas poucos gêneros. Assim, tanto a menor atividade de polinizadores como a relação filogenética podem explicar as diferenças entre os percentuais observados de espécies monóicas nos campos de altitude.

O sistema reprodutivo de espécies das vegetações de altitude na Mata Atlântica foi caracterizado predominantemente através de estudos de caso para espécies de plantas polinizadas por beija-flores e esfingídeos (San Martín-Gajardo & Sazima 2005, Vosgueritchian & Buzato 2006, Aximoff & Freitas 2010, Amorim *et al.* 2013, Wolowski *et al.* 2013a, Amorim *et al.* 2014) e espécies arbóreas de floresta montana (Pires & Freitas 2008, Wolowski & Freitas 2010, Fonseca 2012, Freitas & Andrich 2013). Nas plantas polinizadas por beija-flores predomina autocompatibilidade (Wolowski *et al.* 2013a), mas com ausência de autogamia. Consequentemente, plantas polinizadas por beija-flores apresentam limitação polínica (Wolowski *et al.* 2013b). A autoincompatibilidade esteve restrita a espécies das famílias Bromeliaceae, Malvaceae e Rubiaceae (Vosgueritchian &

Buzato 2006, Wolowski *et al.* 2013a). Apesar da ocorrência de autoincompatibilidade em Bromeliaceae, autocompatibilidade predomina na família (Matallana *et al.* 2010). O sistema de autoincompatibilidade homomórfico gametofítico é sugerido para Bromeliaceae (Vervaeke *et al.* 2001) e corroborado pelos resultados de inibição de tubos polínicos de autopolinização ao longo do estilete em quatro espécies do Itatiaia (Wolowski *et al.* 2013a). No caso de espécies polinizadas por esfingídeos, a autoincompatibilidade parece estar diretamente associada com o nível de especialização das espécies, independentemente do hábito. Ao passo que espécies mais especializadas são autocompatíveis (q.v. Amorim *et al.* 2014), espécies com sistema de polinização misto ou generalista tendem à autoincompatibilidade (F.W. Amorim dados não publicados, mas q.v. Amorim *et al.* 2013).

Para as espécies arbóreas, a autoincompatibilidade foi verificada em espécies de Fabaceae, *Pseudopiptadenia contorta* (DC.) G.P.Lewis & M.P.Lima (Pires & Freitas 2008), *Senna multijuga* (Rich.) H.S. Irwin & Barneby (Wolowski & Freitas 2010) e *Inga sessilis* (Amorim *et al.* 2013), e de Rubiaceae, *Schizocalyx cuspidatus* (A.St.-Hil.) Kainul. & B. Bremer (Freitas & Andrich 2013). Contudo, a autocompatibilidade foi registrada em *Pseudopiptadenia leptostachya* (Benth.) Rauschert (Fabaceae) (Pires & Freitas 2008), *Bathysa australis* (A.St.-Hil.) K.Schum. (Rubiaceae) (Freitas & Andrich 2013) e *Cupania oblongifolia* Mart. (Sapindaceae) (Fonseca 2012). Nestes estudos, foram exploradas relações entre sistema reprodutivo, distribuição geográfica e 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*. Nestas espécies arbóreas também houve ausência de autogamia, o que sugere uma possível predominância de dependência de polinizadores para reprodução nas florestas montanas, independentemente do tipo de sistema reprodutivo.

Já para os campos de altitude, a escassez de conhecimento sobre sistema reprodutivo das

plantas impede maior aprofundamento sobre o assunto, embora aparentemente a autogamia seja frequente, o que condiz com as expectativas advindas da redução na abundância de polinizadores com aumento na altitude (Freitas & Sazima 2006). De fato, autopolinização espontânea associada a características de dicogamia e hercogamia em flores sem recompensas florais foi verificada nas cinco espécies de Gentianaceae estudadas na Serra da Bocaina (Freitas & Sazima 2009). Assim, a capacidade de autogamia e os sistemas de polinização generalistas devem refletir em menor limitação polínica nas espécies dos campos de altitude. Contudo, a prevalência de autocompatibilidade associada a mecanismos que promovem autogamia nos campos de altitude é uma questão em aberto, sendo que estudos direcionados para esta questão sob a perspectiva filogenética e de relações com menor abundância ou flutuações das populações de polinizadores são particularmente promissores (Mayer *et al.* 2011, Cheptou 2012).

## FENOLOGIA

A fenologia reprodutiva é um processo determinante da dinâmica das interações planta-polinizador em comunidades. Nas vegetações de altitude, por exemplo, fenofases de floração sobrepostas devido à sazonalidade e consequente partilha de polinizadores, podem afetar o sucesso reprodutivo das plantas (Rathcke & Lacey 1985), bem como influenciar a dinâmica das populações de visitantes florais. Nesse sentido, a floração agregada de diferentes espécies pode ser vantajosa se ocorre facilitação, ou seja, se a presença de uma espécie implica em aumento da taxa de visitação e do sucesso reprodutivo de outras espécies (Rathcke & Lacey 1985). Por outro lado, para beija-flores, morcegos e mariposas nas florestas montanas na Mata Atlântica, a oferta de recursos é constante ao longo do ano, pois há plantas ornitófilas, quiropterófilas e esfingófilas em floração tanto na estação chuvosa e quente quanto na estação seca e fria (Sazima *et al.* 1996, 1999, Buzato *et al.* 2000, Canela 2006, Freitas *et al.* 2006, Amorim *et al.* 2013, Wolowski 2013). Neste caso, a separação temporal da floração entre as espécies pode representar competição interespecífica pelos

polinizadores se a redução na taxa de visitação ou a transferência de pólen heteroespecífico acarretam em redução do sucesso reprodutivo (Rathcke & Lacey 1985). De fato, tais variações na distribuição temporal da floração das plantas ornitófilas e as flutuações na presença das espécies de beija-flores ao longo do tempo são fatores importantes na estruturação das interações planta-polinizador nas florestas montanas (*e.g.*, Vizentin-Bugoni *et al.* 2014).

Ademais, para espécies melitófilas de campos de altitude a floração é sazonal, com redução no número de espécies floridas na estação seca (Freitas & Sazima 2006). Algumas espécies tipicamente melitófilas com floração nesta estação, são polinizadas também por sirfídeos, muitas vezes preponderantemente (*e.g.*, *Sisyrinchium vaginatum* Spreng., (Iridaceae); Freitas & Sazima 2003), o que sugere que pode haver uma influência da fenologia no grau de generalização dos sistemas de polinização nas comunidades de altitude. Outro aspecto é que plantas polinizadas por insetos de grande porte (*e.g.*, abelhas solitárias e esfingídeos) em ecossistemas de altitude podem experimentar maior limitação no processo de polinização (*e.g.*, Brito & Sazima 2012, Amorim *et al.* 2014). Isso somado à maior sazonalidade em comparação à polinização por vertebrados, por exemplo, poderia levar à seleção de maior sincronização das florações de plantas entomófilas em épocas mais favoráveis do ano para a atividade dos insetos (q.v. Cruden 1972). Esta hipótese carece ser testada nas comunidades de altitude da Mata Atlântica, embora deva se considerar que a época da floração pode refletir outras pressões, como limitações fisiológicas impostas às plantas pelo ambiente, por exemplo (Freitas & Sazima 2006).

Independente dos mecanismos seletivos, a sincronização fenológica é crucial tanto para plantas quanto para polinizadores e é um dos aspectos com maior potencial de ser afetado pelas mudanças climáticas presentes e futuras (Parmesan 2006, Rafferty *et al.* 2014). De fato, mutualismos não-simbiontes envolvendo parceiros de vida livre, sazonal e de curta duração, como a maioria das interações entre flores e polinizadores, são sistemas que serão potencialmente mais vulneráveis a tais mudanças (Rafferty *et al.* 2014). A ruptura na sincronia fenológica pode ser especialmente

severa se a interação envolve movimentos verticais dos polinizadores, *i.e.*, polinizadores vindo de áreas mais baixas, de acordo com variações nas condições ambientais (Amorim *et al.* 2014), especialmente se os sinais utilizados para a atividade temporal forem diferentes entre plantas e polinizadores. Finalmente, associações específicas entre parceiros mais generalistas tendem a ser mais suscetíveis a rupturas, já que teoricamente deve existir menor pressão seletiva para que os parceiros da interação reajam da mesma maneira frente às mudanças climáticas (Parmesan 2006, Rafferty *et al.* 2014). Mas ao mesmo tempo, estas espécies mais generalistas devem sofrer menor impacto como consequência dessas rupturas em termos de sucesso reprodutivo, assumindo que outros parceiros funcionalmente equivalentes existam na comunidade (*i.e.*, redundância ecológica, Amorim *et al.* 2013, Rafferty *et al.* 2014). Finalmente, espécies ocorrendo em ecossistemas de altitude tendem a ter distribuições restritas e são muitas vezes endêmicas a cadeias de serras específicas ou mesmo microendêmicas, o que as tornam especialmente suscetíveis a extinções causadas pelas mudanças climáticas (Parmesan 2006), bem como por outras ameaças (*e.g.*, Martinelli 2007, Ribeiro & Freitas 2010). Considerando que estudos em regiões tropicais avaliando o impacto das mudanças climáticas são comparativamente mais raros (Parmesan 2006), se reforça a necessidade de programas de pesquisa de longo prazo em cadeias de montanhas brasileiras, que poderiam contribuir para melhor avaliar como as mudanças climáticas globais estão afetando o funcionamento dos ecossistemas.

## LACUNAS DE CONHECIMENTO E PERSPECTIVAS FUTURAS

As áreas montanas do sudeste brasileiro conformam importantes cenários para estudos em biologia reprodutiva e polinização de plantas, permitindo a experimentação de teorias amplas sobre a ecologia e a evolução dos organismos habitantes desses ambientes. Entretanto, os estudos nesses ambientes têm sido majoritariamente descritivos e restritos espacialmente, limitando a robustez das conclusões. Por exemplo, seria importante entender se as populações de espécies

de plantas mantêm fluxo gênico entre campos de altitude isolados e avaliar, com um delineamento amostral específico, a complementaridade de uso de recursos florais por polinizadores entre campos de altitude e florestas altomontanas e montanas.

Nosso conhecimento ainda é incipiente para a maior parte dos grupos funcionais de polinizadores em florestas de altitude na Mata Atlântica brasileira. Em particular para alguns grupos de polinizadores, como moscas, besouros, vespas e lepidópteros e para as plantas que estes polinizam, a escassez de informação é predominante, de forma que devem ser direcionados esforços para amostragem dessas interações. De fato, a abordagem que potencialmente gera mais informação sobre padrões ecológicos das interações planta-polinizador envolve estudos em nível de comunidades. Apesar disso, até o momento apenas um estudo foi conduzido nesta escala dentre as vegetações abarcadas nesta revisão (Freitas & Sazima 2006).

Por fim, uma crítica, que cabe aos estudos em biologia reprodutiva e polinização em geral, é a carência de metas e objetivos de pesquisa de longo prazo. Sendo assim, mais do que dificuldades logísticas de acesso e condições climáticas adversas encontradas nos campos e florestas de altitude, o conhecimento das interações planta-polinizador nos ambientes montanos do sudeste brasileiro é limitado pela falta de programas de pesquisa mais abrangentes e integrados no tema. O número de especialistas em biologia reprodutiva tem crescido expressivamente na última década favorecendo a proposição de ações articuladas para este fim nos próximos anos.

## AGRADECIMENTOS

Agradecemos aos editores pela organização deste número especial sobre “Campos de Altitude”, a dois revisores anônimos pela revisão do manuscrito e a J. A. M. do Carmo pela elaboração de mapa. Este trabalho foi apoiado pela Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo (FAPESP) através da concessão de bolsa de Doutorado a VLGB (2010/51494-5) e a FWA (2007/58666-3) e Pós-Doutorado a MW (2013/15129-9), pela Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado do Rio de Janeiro (FAPERJ) e Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq) através da concessão de bolsa de produtividade a LF (PQ e JCE, respectivamente).

## REFERÊNCIAS

Amorim, F. W., Galetto, L., & Sazima, M. 2013. Beyond the pollination syndrome: nectar ecology and the role of diurnal and nocturnal pollinators in the reproductive

- success of *Inga sessilis* (Fabaceae). *Plant Biology*, 15, 317–327. DOI: 10.1111/j.1438-8677.2012.00643.x
- Amorim, F.W., Wyatt, G., & Sazima, M. 2014. Low abundance of long-tongued pollinators leads to pollen limitation in four specialized hawkmoth-pollinated plants in the Atlantic Rain forest, Brazil. *Naturwissenschaften*, 101, 893-905. DOI: 10.1007/s00114-014-1230-y
- Arroyo, M. T. K., Armesto, J. J., & Primack, R. B. 1985. Community studies in pollination ecology in the high temperate Andes of central Chile II. Effect of temperature on visitation rates and pollination possibilities. *Plant Systematics and Evolution*, 149, 187-203.
- Avila Jr., R. S. 2005. Biologia reprodutiva de *Randia itatiaiae* (Rubiaceae): espécie dióica polinizada por lepidópteros diurnos e noturnos no Parque Nacional do Itatiaia, RJ. Instituto de Pesquisa Jardim Botânico do Rio de Janeiro. p. 70.
- Avila Jr, R. S., & Freitas, L. 2011. Frequency of visits & efficiency of pollination by diurnal & nocturnal lepidopterans for the dioecious tree *Randia itatiaiae* (Rubiaceae). *Australian Journal of Botany*, 59, 176-184. DOI: org/10.1071/BT10280
- Aximoff, I. 2011. O que perdemos com a passagem do fogo pelos campos de altitude do estado do Rio de Janeiro? *Biodiversidade Brasileira*, 1, 180-200.
- Aximoff, I., & Freitas, L. 2009. Composition and behaviour of avian nectarivores in *Erythrina falcata* (Leguminosae) in two consecutive flowerings that differed in intensity. *Revista Brasileira de Ornitologia*, 17(3-4), 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*, 106, 413-419. DOI: 10.1093/aob/mcq141
- Aximoff, I., & Ribeiro, K. T. 2012. Guia de plantas: Planalto do Itatiaia. 1ª ed. Rio de Janeiro: Technical Books: p. 224.
- Bawa, K. S. 1980. Evolution of dioecy in flowering plants. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 11, 15-39.
- Bawa, K. S. 1990. Plant-pollinator interactions in Tropical Rain Forests. *American Journal of Botany*, 72, 346- 456.
- Behling, H. 1997. Late Quaternary vegetation, climate and fire history in the Araucaria forest and Campos region from Serra Campos Gerais (Paraná), S. Brazil. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 97, 109–121.
- Brade, A. C. 1956. A flora do Parque Nacional do Itatiaia. *Boletim do Parque Nacional do Itatiaia*, 5, 1–112.
- Brito, V. L. G., & Sazima, M. 2012. *Tibouchinapulchra* (Melastomataceae): reproductive biology of a tree species at two sites of an elevational gradient in the Atlantic Rainforest in Brazil. *Plant Systematics and Evolution*, 298, 1271-1279. DOI: 10.1007/s00606-012-0633-05
- Buzato, S., Sazima, M., & Sazima, I. 1994. Pollination of three species of *Abutilon* (Malvaceae) intermediate between bat and hummingbird flowers syndromes. *Flora*, 189, 327-334.
- Buzato, S., M. Sazima, & Sazima, I. 2000. Hummingbird-pollinated floras at three Atlantic Forest sites. *Biotropica*, 32 (4b), 824-841.
- Canela, M.B.F. 2006. Interações entre plantas e beija-flores em uma comunidade de Floresta Atlântica Montana em Itatiaia, RJ. Universidade Estadual de Campinas.
- Cheptou, P. O. 2012. Clarifying Baker's Law. *Annals of Botany*, 109, 633–641.
- Chown, S. L., & Gaston, K. J. 1999. Exploring links between physiology and ecology at macroscales: the role of respiratory metabolism in insects. *Biological Review*, 74, 87–120.
- Chown, S. L., & Gaston, K. J. 2010. Body size variation in insects: a macroecological perspective. *Biological Review*, 85, 139–169. DOI: 10.1111/j.1469-185X.2009.00097.x
- Cruden, R. W. 1972. Pollinators in high-elevation ecosystem: Relative effectiveness of birds and bees. *Science*, 176, 1439-1440.
- Dillon, M., Frazier, M., & Dudley, R. 2006. Into thin air: physiology and evolution of alpine insects. *Integrative and Comparative Biology*, 46(1), 49–61. DOI: 10.1093/icb/iccj007
- Ellington, C. P. 1999 The novel aerodynamics of insect flight: applications to micro-air vehicles. *Journal of Experimental Biology*, 202, 3439–3448.
- Faria-Mucci, G. M., Melo, M. A., & Campos, L. A. O. 2003. A fauna de abelhas (Hymenoptera, Apoidea) e plantas utilizadas como fonte de recursos florais, em um ecossistema de campos rupestres em Lavras Novas, Minas Gerais, Brasil. In: G. A. R. Melo & I. Alves-dos-Santos (Eds), *Apoidea Neotropica: Homenagem aos 90 anos de Jesus Santiago Moure*. pp. 241-256, Criciúma: Editora Unesc.
- Fonseca, A. T. 2012. Polinização e sucesso reprodutivo de *Cupania oblongilofia* (Sapindaceae) em resposta a parâmetros dendrométricos, agregação espacial e sincronia de floração. Instituto de Pesquisa Jardim Botânico do Rio de Janeiro. p. 93.
- Freitas, L. 2013. Concepts of pollinator performance: is a simple approach necessary to achieve a standardized terminology? *Revista Brasileira de Botânica*, 36, 3-8. DOI: 10.1007/s40415-013-0005-6
- 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*, 51, 522-535. DOI: 10.1111/jse.12040
- Freitas, L., & Sazima M. 2003. Daily blooming pattern and pollination by syrphids in *Sisyrinchium vaginatum* (Iridaceae) in southeastern Brazil. *The Journal of the Torrey Botanical Society*, 130(2), 55-61.
- 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*, 93, 465-516.
- Freitas, L., & Sazima, M. 2009. Floral biology and mechanisms of spontaneous self-pollination in five neotropical species of Gentianaceae. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 160, 357-368. DOI: 10.1111/j.1095-8339.2009.00989.x

- Freitas, L., Galetto, L., & Sazima, M. 2006. Pollination by hummingbirds and bees in eight syntopic species and a putative hybrid of Ericaceae in southeastern Brazil. *Plant Systematics and Evolution*, 258, 49-61. DOI:10.1007/s00606-005-0392-7
- Gottsberger, G. 1977. Some aspects of beetle pollination in the evolution of flowering plants. *Plant Systematics and Evolution*, 1, 211-226.
- Graham, C. H., Parra, J. L., Rahbek, C., & McGuire, J. A. 2009. Phylogenetic structure in tropical hummingbird communities. *PNAS*, 106, 19673-19678. DOI: 10.1073/pnas.0901649106
- Haber, W.A., & Frankie, G. W. 1989. A tropical hawkmoth community: Costa Rican dry forest Sphingidae. *Biotropica*, 21, 155-172.
- Hardy, O. J., & Senterre, B. 2007. Characterizing the phylogenetic structure of communities by an additive partitioning of phylogenetic diversity. *Journal of Ecology*, 95, 493-506. DOI: 10.1111/j.1365-2745.2007.01222.x
- Hodkinson, I. D. 2005. Terrestrial insects along elevation gradients: species and community responses to altitude. *Biological Reviews*, 80, 489-513. DOI:10.1017/S1464793105006767
- Hoiss, B., Krauss, J., Potts, S. G., Roberts, S., & Steffan-Dewenter, I. 2012. Altitude acts as an environmental filter on phylogenetic composition, traits and diversity in bee communities. *Proceedings of the Royal Society B*, 279, 4447-4456.
- IBGE. 2012. Manual Técnico da Vegetação Brasileira. Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística, Rio de Janeiro. p. 274.
- Ignatov, I. I., Janovec, J. P., Centeno, P., Tobler, M. W., Grados, J., Lamas, G., & Kitching, I. J. 2011. Patterns of richness, composition, and distribution of sphingid moths along an elevational gradient in the Andes-Amazon region of southeastern Peru. *Annals of the Entomological Society of America*, 104, 68-76.
- Janzen, D. H., Ataroff, M., Fariñas, M., Reyes, S., Rincon, N., Soler, A., Soriano, P., & Vera, M. 1976. Changes in the Arthropod Community along an Elevational Transect in the Venezuelan Andes. *Biotropica*, 8, 193-203.
- Koehler, A., Galvão, F., & Longhi, S. J. 2002. Floresta Ombrófila Densa Altomontana: aspectos florísticos e estruturais de diferentes trechos na Serra do Mar, PR. *Ciência Florestal*, 12, 27-39.
- Körner, C. 2013. *Alpine Plant Life: Functional Plant Ecology of High Mountain Ecosystems*. Heidelberg: Springer: p. 344.
- Laroca, S., & Mielke, O. H. 1975. Ensaios sobre a ecologia de comunidade em Sphingidae na Serra do Mar, Paraná, Brasil (Lepidoptera). *Revista Brasileira de Biologia*, 35, 1-19.
- Lima, H. C., & Guedes-Bruni, R. R. 1997. Diversidade de plantas vasculares na Reserva Ecológica de Macaé de Cima. In: H. C. Lima & R. R. Guedes-Bruni (Eds), *Serra de Macaé de Cima: Diversidade Florística e Conservação em Mata Atlântica*. pp. 29-39. Rio de Janeiro: Instituto de Pesquisas Jardim Botânico do Rio de Janeiro.
- Lloyd, D. G., & Schoen, D. J. 1992. Self-and cross-fertilization in plants. I. Functional dimensions. *International Journal of Plant Sciences*, 153, 358-369.
- Malo, J. E., & Baonza, J. 2002. Are there predictable clines in plant-pollinator interactions along altitudinal gradients? The example of *Cytisus scoparius* (L.) Link in the Sierra de Guadarrama (Central Spain). *Diversity and Distributions*, 8, 365-371. DOI: 10.1046/j.1472-4642.2002.00161.x
- Martinelli, G. 1989. *Campos de Altitude*. Rio de Janeiro: Editora Index: p.160 .
- Martinelli, G. 1997. *Biologia Reprodutiva de Bromeliaceae na Reserva Ecológica de Macaé de Cima*. In: H. C. de Lima & R. R. Guedes-Bruni (orgs.), *Serra de Macaé de Cima: diversidade florística e conservação em Mata Atlântica*. pp. 213-150. Rio de Janeiro: Instituto de Pesquisas Jardim Botânico do Rio de Janeiro.
- Martinelli, G. 2007. Mountain biodiversity in Brazil. *Revista Brasileira de Botânica*, 30(4), 587-597.
- Matallana, G., Godinho, M. A. S., Coser, T. S., & Wendt, T. 2010. Breeding systems of Bromeliaceae species: evolution of selfing in the context of sympatric occurrence. *Plant Systematics and Evolution*, 289, 57-65. DOI: 10.1007/s00606-010-0332-z
- Matallana, G., Wendt, T., Araujo, D. S. D., & Scarano, F. R. 2005. High abundance of dioecious plants in a tropical coastal vegetation. *American Journal of Botany*, 92, 1513-1519. DOI: 10.3732/ajb.92.9.1513
- Maués, M. M., Varassin, I. G., Freitas, L., Machado, I. C. S., & Oliveira, P. E. A. M. 2012. A importância dos polinizadores nos biomas brasileiros, conhecimento atual e perspectivas futuras para conservação. In: V.L. Imperatriz-Fonseca, D. A. L. Canhos, D. A. Alves & A. M. Saraiva (Eds), *Polinizadores no Brasil*. pp. 49-66. São Paulo: Edusp.
- 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 21<sup>st</sup> Century: Key question for future research. *Journal of Pollination Ecology*, 3(2), 8-23.
- Medina, B. O., Ribeiro, K. T., & Scarano, F. R. 2006. Plant-plant and plant-topography interactions on a rock outcrop at high altitude in Southeastern Brazil. *Biotropica*, 38(1), 27-34.
- Meireles, L. D., Shepherd, G. J., & Kinoshita, L. S. 2008. Variações na composição florística e na estrutura fitossociológica de uma floresta ombrófila densa altomontana na Serra da Mantiqueira, Monte Verde, M. *Revista Brasileira de Botânica*, 31, 559-574.
- Molau, U. 1993. Relationships between flowering phenology and life history strategies in tundra plants. *Arctic Alpine Research*, 25, 391-402.
- Nemésio, A. 2008. Orchid bee community (Hymenoptera, Apidae) at an altitudinal gradient in a large forest fragment in southeastern Brazil. *Revista Brasileira de Zoociências*, 10, 249-256.

- Parmesan, C. 2006. Ecological and evolutionary responses to recent climate change. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics*, 37, 637-669.
- 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)*, 203, 491-498. DOI:10.1016/j.flora.2007.10.002
- Projecto-Garcia, J., Natarajan, C., Moriyama, H., Weber, R. E., Fago, A., Cheviron, Z. A. Dudley, R., McGuire, J. A., Witt, C. C., & Storz, J. F. 2013. Repeated elevational transitions in hemoglobin function during the evolution of Andean hummingbirds. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, 110, 20669-20674. DOI: 10.1073/pnas.1315456110
- Rafferty, N. E., CaraDonna, P. J., & Bronstein. J. L. 2014. Phenological shifts and the fate of mutualisms. *Oikos*, 124, 14-21. DOI: 10.1111/oik.01523
- Rahbek, C., & Graves, G. R. 2000. Detection of macroecological patterns in South American hummingbirds is affected by spatial scale. *Proceedings of the Royal Society B Biological Sciences*, 267, 2259-2265. DOI: 10.1098/rspb.2000.1277
- Ramirez, N., & Brito, Y. 1990. Reproductive biology of a tropical palm swamp community in the Venezuelan llanos. *American Journal of Botany*, 77(10), 1260-1271.
- Rathcke, B., & Lacey, E. P. 1985. Phenological patterns of terrestrial plants. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics*, 16, 179-214.
- Renner, S. S., & Ricklefs, R. E. 1995. Dioecy and its correlates in the flowering plants. *American Journal of Botany*, 82(5), 596-606.
- Ribeiro, K. T., & Medina, B. O. 2002. Estrutura, dinâmica e biogeografia das ilhas de vegetação sobre rocha do Planalto do Itatiaia, RJ. *Boletim do Parque Nacional do Itatiaia*, 10, 1-84.
- Ribeiro, K. T., Medina, B. O., & Scarano, F. R. 2007. Species composition and geographic relations of the flora on rocky outcrops at the high altitude plateau of Itatiaia, Se - Brazil. *Revista Brasileira de Botânica*, 30, 623-639.
- Ribeiro, K. T., & Freitas, L. 2010. Impactos potenciais das alterações no Código Florestal sobre a vegetação de campos rupestres e campos de altitude. *Biota Neotropica*, 10, 239-246.
- Richards, A. J. 1997. *Plant breeding systems*. Londres: Chapman & Hall. p. 544.
- Safford, H. D. 1999a. Brazilian páramos I. Introduction to the physical environment and vegetation of the campos de altitude. *The Journal of Biogeography*, 26, 713-738.
- Safford, H. D. 1999b. Notas sobre a ecologia e preservação de *Nothochilus coccineus* (Scrophulariaceae), espécie endêmica ao Maciço do Caparaó, ES/MG. *Acta Botanica Brasilica*, 13(2), 175-185.
- Safford, H. D. 2007. Brazilian páramos IV. Phytogeography of the campos de altitude. *Journal of Biogeography*, 34, 1701-1722. DOI: 10.1111/j.1365-2699.2007.01732.x
- Sandvik, S. M., Totland, Ø., & Nylehn J. 1999. Breeding system and effects of plant size and flowering time on reproductive success in the alpine herb *Saxifraga stellaris* L. *Arctic, Antarctic and Alpine Research*, 31(2), 196-201.
- San Martin-Gajardo, I., & Sazima, M. 2005. Espécies de *Vanhouttea* Lem. E *Sinningia* Nees (Gesneriaceae) polinizadas por beija-flores: interações relacionadas ao hábitat da planta e ao néctar. *Revista Brasileira de Botânica*, 28(3), 441-450.
- Sazima, M. 1972. Observações sobre polinização em Velloziaceae. *Ciência e Cultura*, 24(6), 335.
- Sazima, M., & Sazima, I. 1975. Quiropterofilia em *Lafoensia pacari* St. Hil (Lythracea), na Serra do Cipó, Minas Gerais. *Ciência e Cultura*, 27, 406-416.
- Sazima, M., Buzato, S., & Sazima, I. 1995. Polinização de *Vriesea* por morcegos no sudeste brasileiro. *Bromélia*, 2, 29-37.
- Sazima, I., Buzato, S., & Sazima, M. 1996. An assemblage of hummingbird-pollinated flowers in a montane forest in southeastern Brazil. *Botanica Acta*, 109, 149-160.
- Sazima, M., Buzato, S., & Sazima, I. 1999. Bat-pollinated flower assemblages and bat visitors at two Atlantic Forest sites in Brazil. *Annals of Botany*, 83, 705-712.
- Scarano, F. R. 2002. Structure, function and floristic relationships of plant communities in stressful habitats marginal to the Brazilian Atlantic Rainforest. *Annals of Botany*, 90, 517-524.
- Scarano, F. R. 2007. Rock outcrop vegetation in Brazil: a brief overview. *Revista Brasileira de Botânica*, 30(4), 561-568.
- Scheer, M. B., & Mocoichinski, A. Y. 2009. Florística vascular da Floresta Ombrófila Densa Altomontana de quatro serras no Paraná. *Biota Neotropica*, 9(2), 51-70.
- Shelomi, M. 2012. Where are we now? Bergmann's rule sensu lato in insects. *The American Naturalist*, 180(4), 511-519. DOI: 10.1086/667595
- Sigiliano, M. I. 2010. Distribuição dos sistemas sexuais de espécies arbóreas em Mata Atlântica do Estado do Rio de Janeiro. Universidade Federal do Estado do Rio de Janeiro. p. 49.
- Stiles, F. G. 2004. Phylogenetic constraints upon morphological and ecological adaptation in hummingbirds (Trochilidae): Why are there no hermits in the paramo? *Ornitologia Neotropical*, 15 (Suppl.), 191-198.
- Totland, Ø. 1993. Pollination in alpine Norway: flowering phenology, insect visitors, and visitation rates in two plant communities. *Canadian Journal of Botany*, 71, 1072-1079. DOI: 10.1139/b93-124
- Vamosi, J. C., & Vamosi, S. M. 2004. The role of diversification in causing the correlates of dioecy. *Evolution*, 58(4), 723-731.
- Varassin, I. G., & Sazima, M. 2000. Recursos de Bromeliaceae utilizados por beija-flores e borboletas em Mata Atlântica no sudeste do Brasil. *Boletim do Museu de Biologia Mello Leitão*, 11/12, 57-70.
- Vasconcelos, M. F. D., & Rodrigues, M. 2010. Patterns of geographic distribution & conservation of the open-habitat avifauna of southeastern Brazilian mountaintops (campos rupestres & campos de altitude). *Papéis Avulsos de Zoologia (São Paulo)*, 50(1), 1-29.

- Vasconcelos, M. F. 2011. O que são campos rupestres e campos de altitude nos topos de montanha do Leste do Brasil? *Revista Brasileira de Botânica*, 34(2), 241-246.
- Vervaeke, I., Parton, E., Maene, L., Deroose, R., & Proft, M. P. 2001. Prefertilization barriers between different Bromeliaceae. *Euphytica*, 118(1), 91-97.
- Vizentin-Bugoni, J., Maruyama, P. K., & Sazima, M. 2014. Processes entangling interactions in communities: Forbidden links are more important than abundance in a hummingbird–plant network. *Proceedings of the Royal Society B Biological Sciences*, 281, 2013.2397. DOI: 10.1098/rspb.2013.2397
- Vosgueritchian, S. B., & Buzato, S. 2006. Reprodução sexuada de *Dyckia tuberosa* (Vell.) Beer (Bromeliaceae, Pitcairnioideae) e interação planta-animal. *Revista Brasileira de Botânica*, 29(3), 433-442.
- Wolowski, M., & Freitas, L. 2010. Sistema reprodutivo e polinização de *Senna multijuga* (Fabaceae) em Mata Atlântica Montana. *Rodriguésia*, 61, 167-179.
- Wolowski, M. 2013. Sistema reprodutivo e limitação polínica em plantas da Floresta Atlântica com ênfase em polinização por beija-flores. Instituto de Pesquisa Jardim Botânico do Rio de Janeiro. 138 p.
- Wolowski, M., Saad, C. F., Ashman, T. L., & Freitas, L. 2013a. Predominance of self-compatibility in hummingbird-pollinated plants in the Neotropics. *Naturwissenschaften*, 100, 69-79. DOI: 10.1007/s00114-012-0995-0
- Wolowski, M., Ashman, T. L., & Freitas, L. 2013b. Community-wide assessment of pollen limitation in hummingbird-pollinated plants of a tropical montane rain forest. *Annals of Botany*, 112, 903-910. DOI: 10.1093/aob/mct140

Submetido em: 18/12/2014

Aceito em: 14/03/2016