



# CARACTERIZAÇÃO DE ESTRATÉGIA ALIMENTAR DE DUAS ESPÉCIES SIMPÁTRICAS DO GÊNERO *HELICONIUS* NO PARQUE NATURAL MUNICIPAL DAVID VICTOR FARINA: *HELICONIUS ERATO* E *HELICONIUS MELPOMENE*.

Bruna Scarpati Fracalossi

Jamila Piol Carrara; Leonardo Vanderlei Lutz; Lorena Dos Reis Costa; Luci Ferreira Ribeiro<sup>1</sup>

email: brunafracalossi\_bio@yahoo.com.br; <sup>1</sup>Profa. da Universidade Federal da Bahia (UFBA) Instituto de Ciências Ambientais e Desenvolvimento Sustentável (ICADS) Colegiado de Ciências Biológicas Rua Prof. José Seabra s/n - Centro - Barreiras - BA CEP: 47805 - 100 Tel.: (77) 3614 - 3515

## INTRODUÇÃO

A região da Mata Atlântica possui uma fauna de borboletas muito diversa, representando 2/3 das espécies brasileiras, muitas das quais são raras e difíceis de encontrar. A diversidade de borboletas (mais do que a riqueza) está significativamente correlacionada tanto com a área de mata quanto com seu grau de isolamento. As diferenças entre os habitats podem ser atribuídas à variedade de condições apropriadas para as borboletas, o que inclui fonte de água, lama, incidência de luz solar e néctar (Brown & Hutchings, 1997).

Dentre os lepidópteros, a família Nymphalidae talvez seja a mais diversificada em hábitos e morfologia, tanto de adultos como de imaturos, e forma de 25 a 29% das espécies de borboletas em comunidades neotropicais (De Vries, 1987 apud Brown & Freitas, 2004). Dentre suas subfamílias, Heliconiinae é uma das mais estudadas, cujos adultos são, juntamente com os Ithomiinae, os principais modelos de anéis miméticos neotropicais (Brown, 1981). Possuem, ainda, a característica de serem impalatáveis aos predadores, anunciando, aparentemente, este fato com coloração de advertência (Turner, 1977), o que é demonstrado pelo padrão de coloração conspicuo de *Heliconius erato* e pela espécie que a co - mimetiza, *Heliconius melpomene*, as quais estabelecem uma relação de mimetismo Mülleriano (McMillan *et al.*, 1997).

O benefício mútuo de servirem de modelos para a aprendizagem do predador, depende da coexistência dessas borboletas que acabam interagindo numa mesma área geográfica (Thompson, 1999). A partilha de nicho pode levar a uma diversificação do nicho em si, contribuindo para a manutenção do habitat ou ainda resultar em uma competição entre as espécies envolvidas (Araújo *et al.*, 1994).

Mas, nessa dinâmica, não somente interações ocorrem entre os competidores, quando buscam o alimento. No simples ato de uma espécie se alimentar em flores, por exemplo, essa relação traz conseqüências para todos os organis-

mos envolvidos, dando diferentes graus de dependência e reprodução tanto para o que se alimenta quanto para a espécie vegetal, (Abrahamson, 1989).

## OBJETIVOS

O presente trabalho teve como objetivo observar as espécies em floração que foram visitadas por adultos de *Heliconius erato* e *Heliconius melpomene*, o tempo em que o indivíduo ficou pousado na flor para se alimentar e se as duas espécies simpátricas utilizaram os mesmos recursos alimentares.

## MATERIAL E MÉTODOS

### Área de estudo

O Parque Natural Municipal David Farina localiza - se na Praia dos Padres, litoral do município de Aracruz (19<sup>o</sup> 55' S e 40<sup>o</sup> 07' W ), a 32 km da sede e possui uma área de 441.250,00 m<sup>2</sup> (Figura 1) . Faz limite com uma grande plantação de eucalipto, uma estação de tratamento de esgoto, o distrito de Coqueiral e a praia. Foi criado pelo Decreto n<sup>o</sup> 14.558 de 13/10/2005 e tem como objetivo preservar e conservar os remanescentes dos ecossistemas naturais, possibilitar a manutenção da biodiversidade, estimular e promover a realização de pesquisas científicas, de atividades de recreação envolvendo a natureza (Aracruz Celulose, 2006).

A temperatura média da região de Aracruz é de 24,3 °C, com precipitação de 1228,0 mm/ano. O clima predominante é o tropical úmido com estação chuvosa no verão e seca no inverno. Nas áreas próximas ao litoral e ao longo de toda a costa, a precipitação é bem distribuída durante o ano e não há estação de seca pronunciada (Aracruz Celulose, 2006). A vegetação da área de estudo é composta por uma dominância de camará e gramíneas. Há presença de

espécies do gênero *Lantana* (Verbenaceae), indivíduos da família *Palmae* e também orquídeas e bromélias.

Espécies estudadas

As borboletas do gênero *Heliconius* apresentam uma diversa ordem de formato e ainda cores brilhantes demonstrada nas asas para advertir o predador de seu sabor desagradável. As variações geográficas dessas espécies em inúmeras subespécies têm sido apresentada para apoiar a hipótese de diversificação dos trópicos (Brower, 1994).

A borboleta *Heliconius erato* Linnaeu, 1758 é uma espécie aposemática impalatável (Benson, 1972 apud Jiggins et al., 2005). A espécie descrita participa de anéis miméticos Mülllerianos junto a outras espécies do mesmo gênero. *H. erato* é encontrada em florestas secundárias, jardins, matas ciliares e savanas, desde o norte do México até o nordeste do Peru e Argentina Central. Seu padrão de coloração, na região Sudeste do Brasil, é preto com larga banda vermelha nas asas anteriores e uma lista transversal amarela nas asas posteriores (Brown, 1981).

*Heliconius melpomene* é geralmente menos abundante que *H. erato*, mas ambas são encontradas em áreas abertas. *H. melpomene* pode ser encontrada, em bordas de rio e ao longo de córregos, apresenta distribuição geográfica, desde a América Central ao Sul do Brasil na região Sudeste do Brasil, o padrão de coloração é muito semelhante ao de *H. erato*. *Heliconius melpomene* juntamente com *H. erato* têm pelo menos 30 subespécies geográficas (Brower et al., 007).

Coleta de dados

Segundo Freitas & Ramos (1999), adultos de *Heliconius* podem ser vistos por volta das 08:00 durante o verão, e 09:30, durante o inverno; entretanto, esse horário pode variar de acordo com a estação do ano e com as condições atmosféricas. Em dias muito frios, a atividade da espécie pode começar somente as 10:30 h, por exemplo. As observações que fazem parte deste trabalho começaram cerca de uma hora e meia antes do pico (08:00 h), por volta das 06:30 h e se estenderam até as 11:00 h da manhã.

O Parque possui duas trilhas principais: uma que se estende pela mata de *Myrtaceae*, com vegetação arbustiva - arbórea fechada, e outra trilha que se estende pela mata seca, onde se localizam regiões de clareiras e se divide em trilhas secundárias com vegetação arbustiva e herbácea. Foram demarcadas três trilhas de 200 de comprimento e, aproximadamente, 4 de largura, que corresponde à área amostral.

A primeira trilha foi demarcada na área que se estende desde o portão principal até o interior da mata de *Myrtaceae*, acompanhando o leito do córrego que passa pelo Parque. A segunda e a terceira trilhas se situam na área de clareira pertencente à mata seca. Essas áreas são menos úmidas, com presença de camarás (*Vernonia* sp.) e palmeiras, além de gramíneas.

Durante os meses de julho a outubro de 2007, as áreas de clareira foram amostradas três vezes por semana, totalizando 40 observações, num período amostral de cerca de quatro horas e meia por dia. As observações foram feitas em dias ensolarados, pois sinais de mudança de temperatura ou mesmo chuva interferem na atividade das borboletas.

Nas amostragens, os adultos de *H. erato* e *H. melpomene* foram observados quanto à atividade alimentar, adotando-se como sinal afirmativo de alimentação, denominado de

“investida”, o pouso em uma dada flor e a inserção da probóscide no tubo floral. Neste caso, o adulto era capturado com rede entomológica, identificado com base nos critérios descritos em Holzinger & Holzinger (1994), numerado com caneta de retroprojeção para quantificação posterior e diferenciação das duas espécies. Após a captura e marcação, o indivíduo era liberado. Caso ele pousasse novamente no recurso alimentar, ele seria reconsiderado. A duração de cada visita foi determinada com o auxílio de cronômetro. Ainda, cada visita foi caracterizada em relação a trilha, recurso, situação em que o indivíduo se encontrava (em vôo ou alimentação) e idade, que é demonstrada através da intensidade de coloração das asas.

Os ramos florais e as flores de todos os indivíduos observados em floração foram registrados.

Também observou-se as espécies que estavam em floração em todos os meses de amostragem.

Identificação dos recursos utilizados

As plantas visitadas pelas espécies sob estudo receberam etiquetas numeradas em campo, foram fotografadas e, delas, foram coletados ramos com flores para herborização, identificação e conservação em álcool 50%. Depósitos correspondentes foram feitos na coleção didática da Escola Superior São Francisco de Assis (ESFA), localizada no município de Santa Teresa.

## RESULTADOS

No estudo realizado no Parque Natural Municipal David Victor Farina foram observadas duas espécies do gênero *Heliconius*: *H. erato* e *H. melpomene*, tendo sido capturados 31 e 14 indivíduos de cada espécie, respectivamente. A visitação em flores foi registrada em oito espécies vegetais de hábito predominantemente herbáceo, pertencentes a cinco famílias, variando a disponibilidade de acordo com o local. Houve uma variação relativa ao padrão de cores das flores utilizadas (Tabela 1).

Tabela 1. Características das espécies vegetais cujas flores foram utilizadas por adultos de *H. erato* e *H. melpomene* em atividade de alimentação.

Família Espécie Hábito Padrão de cor  
Verbenaceae *Lantana camara* Herbáceo Vermelha e Amarela

Verbenaceae *Lippia* sp. Herbáceo Branca

Verbenaceae *Stachytarpheta cayennensis* Herbáceo Lilás

Asteraceae *Emilia sonchifolia* Herbáceo Vermelha

Asteraceae *Vernonia scorpioides* Herbáceo Lilás

Rubiaceae *Posoqueria* sp. Arbóreo Amarela

Styraceae *Pamphilia* sp. Herbáceo Amarela

Euphorbiaceae *Cnidoculus urens* Herbáceo Branca

Cada recurso floral foi observado quanto ao tempo de investida na flor. Tanto *H. erato* quanto *H. melpomene* visitaram sete das oito espécies, principalmente *Lantana camara* (Tabela 2).

Tabela 2 Porcentagem da preferência de visitação às flores das duas espécies de borboletas.

Espécies de plantas *H. erato* *H. melpomene*

*Lantana camara* 72 % 68 %

*Lippia* sp. 6 % 4 %

*Stachytarpheta cayennensis* 8 % 11 %

Emilia sonchifolia 2% 0  
 Vernonia scorpioides 2 % 7 %  
 Posoqueria sp. 0 3 %  
 Pamphilia sp. 9 % 6 %  
 Cnidosculus urens 1% 1 %  
 Amplitude de nicho trófico

Nas observações feitas em campo, comparando os valores de amplitude de nicho em relação aos recursos alimentares de *H. erato* e *H. melpomene*, observou-se os resultados através do número de flores visitadas em relação tempo de investida; em alimentação durante o período de observação. As espécies apresentaram dieta similar, porém, através do Índice de Levins detectou-se uma diferença entre *H. erato* (BP=0,028) e *H. melpomene* (BP=0,793), demonstrando que a segunda possui um nicho comparativamente mais amplo.

#### Sobreposição de nicho trófico

Os dados obtidos na avaliação dos dados a partir da estimativa de sobreposição proposta por Krebs (1989) indicou um alto nível de sobreposição, 95%. Contudo a partir do índice de sobreposição, *H. melpomene* (1,04) apresenta uma maior interferência no nicho ocupado por *H. erato*, quando se compara ao inverso (0,94).

#### Preferência Alimentar

A análise do índice de preferência alimentar apontou como os principais recursos para as espécies de *Heliconius*, *Lantana camara*, *Pamphilia sp.* e *Stachytarpheta cayennensis* (Tabela 3).

Tabela 3: Preferência das duas espécies em relação aos recursos alimentares visitados.

Espécies *Heliconius erato* *Heliconius melpomene*

Índice de Preferência (IP)

*Lantana camara* 19,50 17,71

*Lippia sp.* 1,25 0,79

*Stachytarpheta cayennensis* 8,37 10,50

*Emilia sonchifolia* 7,26 0,00

*Vernonia scorpioides* 0,90 3,28

*Posoqueria sp.* 0,00 2,05

*Pamphilia sp.* 15,87 8,80

*Cnidosculus urens* 2,09 2,97

Ao comparar a preferência exibida pelas duas espécies, em relação ao recurso, *H. erato* destaca-se somente para *Lantana camara*, *Pamphilia sp.* e *Lippia sp.*, enquanto *H. melpomene*, prevalece nos recursos onde ocorreu pouca visitação de *H. erato* (Figura 1).

Figura 1 Representação comparativa entre os recursos utilizados pelas espécies de borboletas.

O resultado obtido através da aplicação do teste Qui-quadrado, que tinha como objetivo verificar a diferença do tempo de investida nos diferentes recursos florais, para as duas espécies acompanhadas, mostrou que existe uma diferença significativa no uso de *L. camara*, *Pamphilia sp.*, *Vernonia scorpioides*, *Stachytarpheta cayennensis*, *Lippia sp.* e *Posoqueria sp.* Indicando que existe proporcionalmente um maior uso das espécies de *L. camara*, *Pamphilia sp.* e *Lippia sp.* por *H. erato* e um maior uso das espécies *Stachytarpheta cayennensis*, *Vernonia scorpioides* e *Posoqueria sp.* por *H. melpomene*, quando comparado ao valor esperado (Figura 3). Os demais recursos não apresentaram

diferença significativa entre o valor observado e o esperado em relação às espécies estudadas.

A Figura 2 representa a diferença entre os valores esperados e observados relacionados ao tempo de investida das duas espécies de *Heliconius*. As barras positivas no eixo das coordenadas do gráfico representam um maior tempo de investida, em relação ao esperado, e as barras negativas deste eixo representam um valor observado inferior ao esperado. A ausência de diferença está representada pela barras próximos ao eixo.

Figura 2 Observado e esperado em relação ao tempo de investida no recurso alimentar.

#### Discussão

Apesar da proximidade filogenética das duas espécies, que poderia resultar em similaridades quanto ao uso dos recursos alimentares, levando a um potencial de competição (Futuyma, 1992) os resultados indicaram que, apesar as duas espécies apresentarem alta sobreposição, possuem amplitude de nicho diferenciada, o que se reflete na distribuição dos índices de preferência alimentar entre os recursos utilizados. As diferenças entre espécies simpátricas com respeito ao uso de aspectos trófico, temporal e espacial de seus ambientes esclarecem como as espécies coexistem. A segregação ao longo de uma ou de mais destas dimensões do nicho facilita dividir os recursos e, desse modo, à separação ecológica das espécies evoluídas (Schoener, 1982).

Foi demonstrado, ainda, que a espécie *Heliconius erato* investiu proporcionalmente maior tempo em alimentação nas espécies *Lantana camara*, *Lippia sp.* e *Pamphilia sp.*, sendo que a espécie *Heliconius melpomene* utiliza as espécies *Vernonia scorpioides*, *Stachytarpheta cayennensis* e *Cnidosculus urens*. Dentro do contexto de polinização o gênero *Heliconius* agrupa espécies que realizam coleta de pólen, em especial *H. erato*, por exemplo, que retira o pólen de *L. camara* de forma ativa, levando mais tempo para extraí-lo de suas flores quando comparado com a coleta de néctar desta *Verbenaceae* (Gilbert, 1972).

Esse comportamento alimentar aumenta o potencial das espécies de *Heliconius* como polinizadores efetivos, dada a formação de uma massa considerável de pólen na probóscide durante a coleta e possibilidade de transferência desta para outras flores, em visitas subsequentes (Corrêa *et al.*, 2001). Entretanto, quando há uma falta das plantas preferidas, as borboletas podem se deslocar a outros recursos e, compensando a ausência destas através do forrageamento em larga escala de espécies de diferentes plantas, (Lewis & Lipani, 1990), não apresentando compromisso em um determinado recurso, ao contrário das especialistas (Caley & Munday, 2003).

De certa forma, a ingestão de energia depende da quantidade e da qualidade de recursos disponíveis no ambiente e o tempo gasto alimentando-se dependerá dos custos totais aos quais os indivíduos estão sujeitos. Por isso, ajustes no tempo de forrageio devem consistir em mudanças associadas no gasto e ingestão de energia. Enquanto forrageiam em busca do alimento, os animais têm que tomar várias decisões buscando a maximização de seu ato, como, por exemplo, quais alimentos comer ou não, escolher tipos de hábitat para forragear ou ainda decidir quando deixar uma determinada área ou fonte de alimento em busca de outra

que possa proporcionar quantidade (e qualidade) suficiente de alimento que garantam a sua sobrevivência (Wolf *et al.*, 1976 apud Verassin *et al.*, 2005).

O alimento é normalmente encontrado em manchas ('patches') e a ação dos animais normalmente resulta na diminuição da oferta do recurso encontrado dentro delas. No momento da alimentação, esse forrageamento visa otimizar os resultados e obter um ganho líquido maximizado (Pyke, 1984 apud Peret, 2004). Uma conseqüência comum da atividade forrageadora de um animal é reduzir a disponibilidade de alimento e, conseqüentemente, sua taxa de encontro, na mancha onde ele está se alimentando (Charnov *et al.*, 1976 apud Peret, 2004).

Ambas as espécies apresentaram preferências alimentares semelhantes como *L. camara*, *Pamphilia sp.* e *Lippia sp.*, indicando assim uma sobreposição de nicho de 95%; porém, *Heliconius erato* investe mais proporcionalmente, tempo nas espécies preferenciais, o que a torna uma espécie especialista (nichos estreitos). Desta forma, *Heliconius melpomene* precisa se deslocar para outros recursos, o que a torna uma espécie de nicho amplo, ou generalista.

Essa utilização simultânea do mesmo recurso alimentar, por mais de um organismo, independente do recurso (Zaret & Rand, 1971 apud Peret, 2004) no entanto, por si só não se traduz em competição pois as distribuições verticais e horizontais, e o horário de forrageamento e a abundância relativa das espécies envolvidas devem ser informações também consideradas (Alvim, 1999), pois possibilitam o desenvolvimento de inúmeras estratégias para evitar a competição e, desta forma, permitir a coexistência de espécies.

O período de Julho a Outubro, no qual a pesquisa foi realizada, correspondeu ao período de escassez em termos de recursos florais. Mathews (1998) sugere que, em situações de disponibilidade de recursos, espécies podem divergir na sua exploração dos recursos remanescentes, caracterizando assim uma competição. Ainda, segundo Corrêa *et al.*, (2001) a diversidade de famílias, formas e cores das flores utilizadas, podem contribuir para que *H. erato* e *H. melpomene* comportem-se como espécies oportunistas utilizando uma variedade considerável de flores disponíveis em uma dada área, uma vez satisfeitos os padrões morfológicos passíveis de uso. Arsenos *et al.*, (2000) descrevem que tal preferência alimentar pode se dar devido à capacidade de discriminar alimentos de diferentes proteínas e uma necessidade de recolher informações sobre ambos os alimentos. Cada animal seleciona uma dieta que evite tanto uma deficiência quanto um excesso de proteínas, sempre que tal seja possível.

Sendo assim, dentro de um determinado tipo de comunidade, flexibilidade nas interações é exigido entre os especialistas e generalistas que coexistem influenciando na composição da comunidade. Nesses casos de coexistência de espécies num habitat, a identidade entre especialista e generalista necessita ser mantida e isso sofre influência da comunidade pela presença de diferentes fatores bióticos como predadores, recursos, etc. ou ainda fatores abióticos que acabam por determinar essa dinâmica (McPeck, 1996).

## CONCLUSÃO

Agradecimentos

A todos que acompanharam nosso trabalho, sempre dispostos a ajudar, à Secretaria Municipal de Meio Ambiente de Aracruz pela colaboração, cedendo - nos o espaço. Aos nossos mestres por todo conhecimento adquirido, em especial à Dra. Luci Ferreira Ribeiro e Dr. Leonardo Vanderlei Lutz, que confiaram na nossa capacidade e acima de tudo colaboram com mais essa realização; ao Prof. Dr. Ary Gomes da Silva e o Prof. Msc. Felipe Zamborlini Saiter pela identificação das plantas. Aos familiares por todo apoio e compreensão. À natureza em toda sua grandeza, por nos permitir observá-la e, acima de tudo, a Deus.

## REFERÊNCIAS

- Abrahamson WG (1989) Plant - Animal interactions. McGraw, New York.
- Alvin MCC (1999) Composição e alimentação da Ictiofauna em um trecho do alto Rio São Francisco, município de Três Marias, MG. Universidade Federal São Carlos (Tese de Doutorado) in <http://www.sfrancisco.bio.br>
- Aracruz Celulose S.A. (2006) Plano de manejo florestal da Aracruz Celulose S.A.-Unidade Barra do Riacho, Aracruz. Aracruz celulose 1-22. [online] <http://www.aracruz.com>
- Araújo AC, Fisher EA & Sazima M (1994) Floração seqüencial e polinização de três espécies *Vriesea* (Bromeliaceae) na região de Juréia, sudeste do Brasil. *Revista Brasileira de Botânica* 17: 113-118.
- Arsenos G, Emmans GC & Kyriakis I (2000) Variations between individuals and the consequences for diet selection by groups of animals. *Animal Behaviour* 60: 811-820.
- Brown KS (1981) The biology of *Heliconius* and related genera. *Annual Review Entomology* 26: 427-456.
- Brown Jr KS & Hutchings RW (1997) Disturbance fragmentation and dynamics of diversity in Amazonian Butterflies. University Chicago Press. 91-110.
- Brown jr KS & Freitas AVL (2004) Phylogeny of the Nymphalidae (Lepidoptera) Syst. Biol. No prelo.
- Brower AVZ (1994) Rapid morphological radiation and convergence among races of the butterfly *Heliconius erato* inferred from patterns of mitochondrial DNA evolution. *Proceedings of the National Academic of Sciences* 91: 6491-6495.
- Brower AZV, Jiggins CD & Beltran M (2007) *Heliconius melpomene* (Lineaus, 1758). Tree of Life Web Project [online] <http://www.tolweb.org/Arthropoda>.
- Caley MJ & Munday PL (2003) Growth trades off with habitat specialization. *Proceedings of the Royal Society London B (Suppl.)* 270: S175 - S177.
- Corrêa CA, Irgang BE & Moreira GRP (2001) Estrutura floral das angiospermas usadas por *Heliconius erato phyllis* (Lepidoptera, Nymphalidae) no Rio Grande do Sul, Brasil. *Iheringia* 90:71-84.
- Freitas AV & Ramos R (1999) Population biology and wing color variation in *Heliconius erato phyllis*. *Journal Lepidoptera Society* 53: 11-21.
- Futuyma DJ (1992) *Biologia Evolutiva* 2ª edição. Ribeirão Preto, SBG/CNPq. 631 p.
- Gilbert LE (1972) Pollen feeding and reproduction biology of *Heliconius* butterflies. *Proceedings of the National Academy of Science* 69: 1403-1407.

- Holzinger H & Holzinger R (1994) Heliconius and related genera. *Sciences Naturales* 328p.
- Jiggins CD, Malvarez J, Beltran M, McMillan WO, Johnston JS & Bermingham (2005) A genetic linkage map of the Mimetic Butterfly *Heliconius melpomene*. *Genetics* 171: 557–570.
- Krebs CJ (1989) *Ecological Methodology*. Harper and Row.
- Lewis AC & Lipani GA (1990) Learning and flowers use butterflies: Hypotheses from honey - bees. *CRC Press* 95 - 110.
- Mathews WJ (1998) *Patterns in freshwater fish gold ecology*. New York Chappman & Hall, <http://www.sfrancisco.bio.br>
- McPeck MA (1996) Trade - offs, food web structure, and the coexistence of habitat specialists and generalists. *American Naturalist* 148: 124 - 138.
- McMillan WO, Jiggins CD & Mallet J (1997) What initiates speciation in passion - vine butterflies? *Proceedings of the National Academic of Sciences* 94: 8628–8633.
- Peret AM (2004) Dinâmica da alimentação piscívoros da represa de Três Marias, MG in <http://www.sfrancisco.bio.br>
- Schoener TW (1982) The controversy over the interspecific competitions. *America Science* 70: 586 - 595.
- Thompson JN (1999) Specific hypotheses on the geographic mosaic of evolution. *American Nature* 153: 1 - 14.
- Turner JRG (1977) Butterfly mimicry: the genetical evolution of an adaptation. *Evolutionary Biology* 10: 163–206.
- Verassin IG, Kaehler M & Goldenberg R (2005) Polinização de uma comunidade de bromélias em uma Floresta Atlântica Alto - montana no estado do Paraná, Brasil. *Revista Brasileira de Botânica* 2: 219 - 228.