

UNIVERSIDADE FEDERAL DE SANTA CATARINA
CENTRO DE CIÊNCIAS AGRÁRIAS
DEPARTAMENTO DE FITOTECNIA
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM RECURSOS GENÉTICOS VEGETAIS

Biologia da Conservação da reófito *Dyckia brevifolia*
Baker (Bromeliaceae), Rio Itajaí-Açu, SC

Juliana Marcia Rogalski

Florianópolis 2007

UNIVERSIDADE FEDERAL DE SANTA CATARINA
CENTRO DE CIÊNCIAS AGRÁRIAS
DEPARTAMENTO DE FITOTECNIA
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM RECURSOS GENÉTICOS VEGETAIS

Biologia da Conservação da reófito *Dyckia brevifolia*
Baker (Bromeliaceae), Rio Itajaí-Açu, SC

Juliana Marcia Rogalski

Orientador: Ademir Reis

Co-orientador: Maurício Sedrez dos Reis

Tese apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Recursos Genéticos Vegetais, Universidade Federal de Santa Catarina, como um dos requisitos para obtenção do título de Doutor em Ciências, Área de Concentração Recursos Genéticos Vegetais.

Florianópolis 2007

TERMO DE APROVAÇÃO

JULIANA MARCIA ROGALSKI

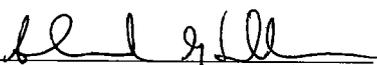
BIOLOGIA DA CONSERVAÇÃO DA REÓFITA *DYCKIA BREVIFOLIA* BAKER (BROMELIACEAE), RIO ITAJAÍ-AÇU, SC

Tese julgada e aprovada em 27/08/2007, em sua forma final, pelo Orientador e Membros da Comissão Examinadora, para obtenção do título de Doutora em Ciências, Área de Concentração Recursos Genéticos Vegetais, no Programa de Pós-Graduação em Recursos Genéticos Vegetais, Centro de Ciências Agrárias, Universidade Federal de Santa Catarina.



Prof. Dr. Ademir Reis
Presidente e Orientador (CCB/UFSC)

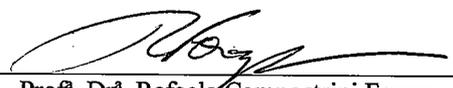
BANCA EXAMINADORA:



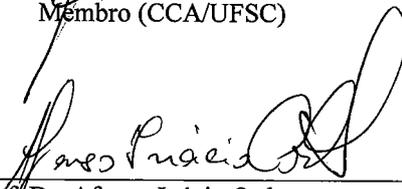
Prof. Dr. Alexandre Magno Sebbenn
Membro (ESALQ/USP)



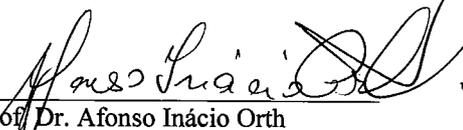
Prof. Dr. Miguel Pedro Guerra
Membro (CCA/UFSC)



Prof. Dr. Rafaela Campostrini Forzza
Membro (JBRJ/RJ)



Prof. Dr. Afonso Inácio Orth
Membro (CCA/UFSC)



Prof. Dr. Afonso Inácio Orth
Coordenador do Programa

Florianópolis, agosto de 2007



DEDICO

À minha família pelo amor e apoio incondicional em toda minha vida.

Aos meus queridos pais Nelson Henrique e Ilse Rogalski, pelo incentivo e apoio durante toda etapa de estudos.

Aos meus irmãos lindos Marcelo, Giovana e Vanessa, meus melhores amigos.

À minha avó querida Margarida Rottenfusser (reza sempre vó, que dá certo) e a tia Elza por todo amor e carinho.

Ao meu avô querido Luiz Rogalski (*in memoriam*) pelo carinho e pelas histórias contadas, sem dúvidas as melhores e mais engraçadas.

À querida amiga Maike Hering de Queiroz (*in memoriam*), com certeza a pessoa mais generosa que conheci, pelo incentivo, apoio e troca de conhecimentos.

AGRADECIMENTOS

Ao Professor Ademir Reis pela orientação, apoio, amizade e confiança depositada, durante todas as etapas deste estudo.

Ao Professor Maurício Sedrez dos Reis pela co-orientação, acompanhamento, amizade e principalmente paciência com os dados genéticos.

À Maike Hering Queiroz (*in memorian*) por ter me hospedado durante a fase de elaboração do projeto de doutorado.

Ao amigo Adelar Mantovani (UDESC) pela ajuda e incentivo durante todas as etapas deste estudo.

Aos queridos amigos Cássio Daltrini Neto, Karina Vanessa Hmeljevski e Manuela Waisbauer, pela fundamental ajuda a campo e em laboratório no decorrer deste estudo. À Karina também pelo desenho da espécie estudada.

Ao amigo Gustavo Curcio pela identificação das rochas em que a espécie ocorre e pelas ótimas sugestões.

Ao Dr. Juarez José Aumond pela identificação das rochas em que a espécie ocorre.

Ao Dr. André Victor Lucci Freitas (UNICAMP) pela identificação das espécies de borboleta.

Ao professor Dr. Afonso Inácio Orth (UFSC) pela identificação das espécies de abelha.

Ao Vitor Queiroz (USP) pela identificação das espécies de beija-flor.

Ao amigo Juliano Zago pela paciência em ensinar a técnica de eletroforese de isoenzimas.

À querida amiga Isabela Berkenbrook por me ajudar a desenvolver o protocolo de isoenzimas.

Ao querido amigo e colega Maurício Lenzi pela ajuda nos experimentos de biologia reprodutiva.

Às amigas Daniela, Talita, Caroline, Tatiana e Nadia pela ajuda nos levantamentos demográficos.

Ao amigo Jonatha Alves pela figura com as áreas de estudo.

Ao David por revisar o abstract.

À querida amiga Annete Bonnet pelo incentivo, apoio e ótimas sugestões.

Ao amigo Kurt pelas agradáveis conversas, ajuda e troca de conhecimentos.

Aos amigos e colegas de do Laboratório de Ecologia Florestal Deisy, Eliziane, Cristina, Heloisa, Marina, Fabiana, Luciane, Cecília e Henrique, pela agradável convivência e troca de conhecimentos.

Aos queridos amigos e colegas Ângelo Puchalski (*in memorian*) e Carlos Daniel Peixoto (*in memorian*) pela convivência e pelo carinho.

Aos queridos e maravilhosos amigos Camila Vieira da Silva, Neide K. Vieira, Daniela Werner, Ricardo Drechsler-Santos, Isabela Berkenbrook, Maris Gaio, Maritza Martins, presentes em os todos os momentos.

Aos amigos e colegas do NPFT Alexandre Siminski, Diogo Klock Ferreira, Ricardo Bittencourt, Marcelo Caffer e Marcelo Mantovani pela ajuda e troca de conhecimentos.

As amigas e colegas Lisiane Kadine, Karine, Magda, Neusa e Gabriela pela amizade, agradável convivência e troca de conhecimentos.

À Luiza Peixoto pela amizade, disponibilidade e ajuda nos experimentos de laboratório.

Aos amigos Josiane, Sarah, Murilo, Gustavo e Lírio, por tornarem os dias no laboratório mais agradáveis.

À querida amiga Vera Pompeu da Silva pela amizade, disponibilidade, eficiência, agradáveis conversas e paciência em ouvir e aconselhar.

À Bernardete Ribas pela amizade, disponibilidade e eficiência.

Ao colega de apartamento Calisto Schwedersky pela agradável convivência, amizade, conversas e por desenvolver o programa para mostrar a distribuição espacial dos indivíduos.

Ao Mateus por emprestar, várias vezes, o monitor do PC quando o do Calisto queimava.

À CAPES pela concessão de bolsa.

A todos que contribuíram de alguma forma para a realização deste estudo.

SUMÁRIO

DEDICATÓRIA	iv
AGRADECIMENTOS	v
SUMÁRIO	vii
RESUMO	01
ABSTRACT	02
CAPÍTULO 1. Contextualização inicial	03
CAPÍTULO 2. Área de estudo: a Bacia Hidrográfica do Itajaí	06
CAPÍTULO 3. Estrutura demográfica da reófito <i>Dyckia brevifolia</i> Baker (Bromeliaceae) no Rio Itajaí-Açu, SC	08
CAPÍTULO 4. Biologia reprodutiva da reófito <i>Dyckia brevifolia</i> Baker no Rio Itajaí- Açu, Santa Catarina	28
CAPÍTULO 5. Diversidade genética e taxa de cruzamento da reófito endêmica <i>Dyckia</i> <i>brevifolia</i> Baker, Rio Itajaí-Açu, SC	51
CAPÍTULO 6. Conservação de reófitas: o caso da bromélia <i>Dyckia brevifolia</i> Baker, Rio Itajaí-Açu, SC	74

RESUMO

A ocorrência de espécies reófitas está vinculada à presença de corredeiras nos rios. Devido à perda destes habitats, principalmente pela construção de represas, e a inexistência de estudos com reófitas, a geração de dados é imprescindível para dar embasamento à conservação deste grupo. Assim, o presente estudo objetivou gerar informações sobre a reófito *Dyckia brevifolia* Baker (Bromeliaceae), bem como propor estratégias para sua conservação. A determinação da distribuição geográfica da espécie foi feita por meio de caminhamento ao longo das margens do Rio Itajaí-Açu, Santa Catarina, Brasil. Para caracterizar sua estrutura demográfica foi realizado um censo em 12 locais, onde as rosetas foram classificadas quanto ao seu estágio de desenvolvimento (plântulas, imaturas ou reprodutivas). As rosetas também foram classificadas em isoladas ou agrupadas. Em cinco locais foi avaliada a emissão clonal e a mortalidade de indivíduos, exceto plântulas. Para caracterizar o sistema reprodutivo foram conduzidos cinco tratamentos: agamosperma, autopolinização espontânea, autopolinização manual, polinização cruzada e controle. As características florais, a produção de néctar e os visitantes florais também foram estudados. A caracterização da diversidade genética (oito populações) e da taxa de cruzamento (quatro populações) foi feita através de marcadores alozímicos. A extensão de ocorrência de *D. brevifolia* corresponde a cerca de 80 km ao longo do Rio Itajaí-Açu, desde Lontras até Blumenau. Porém, as populações são disjuntas e nos 12 locais estudados sua área de ocupação correspondeu a menos de um hectare, o que se deve a alta seletividade ambiental apresentada pela espécie. O número de rosetas por local variou de 204 a 7.185, havendo uma correlação positiva entre a área ocupada pela espécie e o número total de rosetas ($r = 0,82$; $p < 0,05$). A densidade média encontrada foi de 3,5 rosetas por m^2 ($s \pm 1,9$). Apenas 2,4% das rosetas ocorreram isoladas e 97,6% ocorreram agrupadas, em 2.254 grupos. Nos 12 locais avaliados foram registradas 30.443 rosetas, destas 1.789 (5,9%) eram plântulas, 24.426 (80,2%) eram imaturas e 4.228 (13,9%) eram reprodutivas. A taxa média de mortalidade foi de 5,3%. As plântulas corresponderam, em média, a 3,7% dos indivíduos, enquanto os clones a 6%. A propagação vegetativa foi considerada a principal forma de recrutamento. Cada inflorescência apresentou, em média, 60,4 flores ($s \pm 14,5$; $n = 30$) e 58,3 frutos ($s \pm 13,3$; $n = 30$), sendo a relação fruto/flor de 0,97. O número médio de sementes por fruto foi de 129,6 ($s \pm 24,3$; $n = 90$). A abertura das flores ocorreu no sentido da base para o ápice da inflorescência e o número de flores abertas/dia por inflorescência foi, em média, de 6,8 ($s \pm 1,2$; $n = 30$). Suas flores apresentaram antese ao longo do dia e duração de um dia e meio. Com relação ao sistema reprodutivo, os resultados indicaram que *D. brevifolia* é autocompatível e que a agamosperma pode ocorrer. O volume e a concentração médios do néctar ($n = 30$) foram de 30,5 μ l e de 25,7%, respectivamente. O beija-flor *Amazilia versicolor* Vieillot e as abelhas *Xylocopa brasiliatorum* Linnaeus e *Bombus* spp. foram considerados os principais polinizadores de *D. brevifolia*. A taxa de cruzamento foi de 8,2%, indicando que a espécie é predominantemente autógama. Com relação à diversidade genética, as populações apresentaram, em média, 1,4 alelos por loco, 27% de polimorfismo e heterozigosidade esperada foi de 0,067, em 13 locos analisados. O valores médios encontrados para a relação G/N e para a diversidade genotípica foram de 0,22 e 0,612, respectivamente. As populações a jusante no Rio Itajaí-Açu apresentaram os maiores índices de diversidade, o que foi atribuído à hidrocoria visto que o rio apresenta fluxo unidirecional. Grande parte da diversidade genética está distribuída entre suas populações ($\hat{F}_{ST} = 0,376$) e a espécie apresenta, ainda, alelos raros e exclusivos. Com a construção da represa da Hidrelétrica Salto Pilões, Lontras, algumas populações poderão ser atingidas, sendo recomendada a conservação *ex situ*. Desta forma, no percurso de ocorrência da reófito *D. brevifolia*, a instalação de outras hidrelétricas não é recomendada, pois poderia inviabilizar a conservação *in situ* desta espécie.

Palavras-chave - reófito, bromélia, conservação, isoenzimas, demografia, biologia reprodutiva.

ABSTRACT

The occurrence of rheophytes is linked to the presence of swift-running rivers. Due to the loss of these habitats, mainly as a result of dam constructions, and the lack of studies on rheophytes data collection is fundamental to the conservation of this particular group. Thus, this study presents necessary information on the rheophyte *Dyckia brevifolia* Baker (Bromeliaceae) and proposes strategies for its conservation. The determination of the geographical distribution of the species was accomplished by field observations along of the banks of Itajaí-Açu River, Santa Catarina, Brazil. In order to characterize its demography a census was carried out in 12 sites where the rosettes were classified according to their developmental stage (seedlings, immature or reproductive). The rosettes were also classified to be isolated or grouped. The clone emission and mortality of rosettes were assessed in five sites, except for seedlings. To characterize the reproductive system, five treatments were conducted: agamospermy, spontaneous pollination, self-pollination, cross-pollination and controls. The floral characteristics, the nectar production and the behavior of floral visitors were also studied. The characterization of genetic diversity (eight populations) and the outcrossing rate (four populations) was carried out using allozyme markers. The occurrence of *D. brevifolia* is restricted to an 80km section of the banks of Itajaí-Açu River, reaching from Lontras to Blumenau. However, the populations are disjunctives and in the 12 places studied its occupied area corresponded to less than one hectare. This is caused by the high environmental selectivity of this species. The number of rosettes per site ranged from 204 to 7185, with a positive correlation between the area occupied by the species and the total number of rosettes ($r = 0.82$; $p < 0.05$). The average density found was 3.5 individuals per m^2 ($s \pm 1.9$). Only 2.4% of the rosettes occurred isolated and 97.6% occurred grouped, in 2254 groups. In the 12 sites evaluated 30443 rosettes were registered, from these, 1789 (5.9%) were seedlings, 24426 (80.2%) were immature and 4228 (13.9%) were reproductive. The average mortality rate was 5.3%. Seedlings corresponded, in average, to 3.7% of the individuals, while clones corresponded to 6%. The vegetative propagation was considered the main form of recruitment. Each inflorescence presented 60.4 flowers ($s \pm 14.5$; $n = 30$) and 58.3 fruits ($s \pm 13.3$; $n = 30$) on average and the fruit/flower relation was 0.97. The average number of seeds per fruit was 129.6 ($s \pm 24.3$; $n = 90$). The flowers opened from the base of the inflorescence apex and the number of opened flowers per inflorescence and day was 6.8 ($s \pm 1.2$; $n = 30$) on average. Flower anthesis occurs along the day and lasts a day and half. Regarding the reproductive system, the results indicated that *D. brevifolia* is self-compatible and that agamospermy can occur. The volume and average concentration of nectar ($n = 30$) was 30.5 μ l and 25.7%, respectively. The hummingbird *Amazilia versicolor* Vieillot and the bees *Xylocopa brasiliatorum* Linnaeus and *Bombus* spp. were the main pollinators of *D. brevifolia*. The outcrossing rate was 8.2%, indicating that this species is predominantly autogamous. Regarding the genetic diversity the populations presented on average 1.4 alleles per locus, 27% polymorphisms and the expected genetic diversity was 0.067 in the 13 loci analyzed. The average values found for the relation G/N and the genotypic diversity were 0.22 and 0.612, respectively. The downstream populations of Itajaí-Açu River presented the highest diversity rates which were attributed to hydrochory, since the river presents a unidirectional flow. A great part of the genetic diversity of the species was distributed among its populations ($\hat{F}_{ST} = 0.376$) and the species presents rare and exclusive alleles. With the construction of the Salto Pilões Hydroelectric Plant, Lontras, some populations may be affected and *ex situ* conservation are therefore necessary. In this way, the places where the rheophyte *D. brevifolia* occurs are not suitable for the construction of other hydroelectric plants since this could turn the *in situ* conservation of this species not feasible.

Key words - rheophyte, bromeliad, conservation, allozyme, demography, reproductive biology.

Capítulo 1

Contextualização inicial

O termo reófito foi criado por van Steenis (1932) e designa espécies vegetais confinadas a leitos de rios com corredeira, crescendo acima do nível do rio, mas sendo atingidas pelas cheias (van Steenis, 1981). As reófitas ocorrem praticamente no mundo todo, apresentando maior diversidade nos trópicos (van Steenis, 1952; 1981). As espécies não são necessariamente relacionadas taxonomicamente, mas mostram adaptação a fatores ou nichos ecológicos restritos (van Steenis, 1981).

As reófitas são plantas altamente seletivas e adaptadas a viver em ambientes adversos e variáveis (Klein, 1979), sendo que muitas espécies apresentam distribuição restrita.

No Brasil, estudos com este grupo biológico são praticamente inexistentes. Para o Estado de Santa Catarina, existe somente uma lista preliminar de reófitas, com 42 espécies pertencentes a 21 famílias (Klein, 1979).

Este grupo biológico tem sofrido enorme pressão antrópica, principalmente devido à implantação de usinas hidrelétricas. Como a ocorrência destas espécies está vinculada à presença de corredeiras, a perda destes habitats pode comprometer algumas populações e, muitas vezes, a espécie como um todo (por exemplo, *Dyckia distachya* Hassler). Desta forma, gerar informações referentes às reófitas é extremamente importante para dar embasamento à conservação destas espécies.

Espécies do gênero *Dyckia* ocorrem como reófitas somente no Sul do Brasil (Rafaela Forzza, comunicação pessoal). Assim sendo, optou-se por estudar a espécie *Dyckia brevifolia* Baker (Bromeliaceae). Esta espécie foi enquadrada como reófito por Klein (1979). A espécie forma densos agrupamentos descontínuos sobre as rochas, nas ilhas e margens dos trechos dos rios com corredeira (Klein, 1979; Reitz, 1983), é adaptada às condições extremas, onde permanece totalmente submersa durante as cheias e totalmente exposta (heliófito) a um ambiente seco e quente durante a seca (Reitz, 1983).

Em condições naturais, com local determinado, *D. brevifolia* apresenta registros no Rio Uruguai, município de Concórdia, e no Rio Itajaí-Açu, municípios de Blumenau e de Indaial (Smith e Downs, 1974; Reitz, 1983). Porém, o material de coleta do Rio Uruguai (Estreito de Augusto César, Concórdia) foi revisado pelos especialistas, em bromeliáceas,

Rafaela Campostrini Forzza (Jardim Botânico do Rio de Janeiro) e Elton Leme, onde ambos concluíram tratar-se de *Dyckia distachya* Hassler. Portanto, em Santa Catarina, com base nos registros em herbários e em publicações, a ocorrência de *D. brevifolia*, em condições *in situ*, se restringe ao Rio Itajaí-Açu, Bacia do Itajaí.

No Rio Itajaí-Açu será implantada a Hidrelétrica Salto Pilão, assim como há previsão de implantação de outras pequenas centrais hidrelétricas. Desta forma, gerar informações sobre *D. brevifolia* e propor estratégias de conservação pode ser imprescindível para sua manutenção em condições *in situ*.

Conforme Connell *et al.*, (1984) a manutenção da diversidade das comunidades tropicais pode ser discutida a partir de dados populacionais. Visando à conservação das espécies alguns autores mostram a importância da integração de estudos. Oyama (1993) enfatiza a importância da integração de estudos demográficos e genéticos. Nason e Hamrick (1997) mostram a importância de integrar a caracterização da estrutura genética com estudos de ecologia da polinização e da dispersão de sementes. O sistema reprodutivo e aspectos da auto-ecologia têm se mostrado de grande importância para o entendimento de padrões de fluxo gênico e a diferenciação genética de populações (O'Malley *et al.*, 1988; Bawa, 1992).

Conforme Hutchings (1997) a estrutura das populações vegetais resulta da ação de fatores bióticos e abióticos sobre seus membros atuais e ancestrais, os quais afetam o arranjo espacial e as estruturas etária e genética de seus componentes.

Considerando este contexto, esta tese está estruturada em outros cinco capítulos, sendo que o Capítulo 2 traz informações sobre a área de estudo, os Capítulos 3, 4 e 5 apresentam os resultados gerados para a espécie a partir de estudos de demografia, biologia reprodutiva e diversidade genética, respectivamente. No Capítulo 6 são propostas estratégias de conservação para a reófito *D. brevifolia*.

Referências bibliográficas

BAWA, K.S. 1992. Mating systems, genetic differentiation and speciation in tropical rain forest plants. **Biotropica** 24: 250-255.

CONNELL, J.H.; TRACEY, J.G.; WEBB, L.J. 1984. Compensatory recruitment, growth, and mortality as factors maintaining rain forest tree diversity. **Ecological Monographs** 54: 141-164.

HUTCHINGS, M.J. 1997. The structure of plant populations. *In*: CRAWLEY, M.J. (eds.). **Plant ecology**. Blackwell Science, Oxford, 325-358.

- KLEIN, R.M. 1979. Reófitas no Estado de Santa Catarina, Brasil. **Anais da Sociedade Botânica do Brasil**. Campo Grande, 159-169.
- NASON, J. D.; HAMRICK, J. L. 1997. Reproductive and genetic consequences of forest fragmentation: two case studies of neotropical canopy trees. **Journal of Heredity** 88: 264-76.
- O'MALLEY, D.M.; BUCKLEY, D.P.; PRANCE, G.T.; BAWA, K.S. 1988. Genetics of Brazil nut (*Bertholletia excelsa* Humb. & Bonpl.: Lecythidaceae). 2. Mating system. **Theoretical and Applied Genetics** 76: 1432-2242.
- OYAMA, K. 1993. Conservation biology of tropical trees: demographic and genetic considerations. **Environment Update** 1: 17-32.
- REITZ, R. 1983. Bromeliáceas e a malária-bromélia endêmica. **Flora Ilustrada Catarinense**.
- SMITH, L.B.; DOWNS, R.J. 1974. Pitcarnioideae (Bromeliaceae). **Flora Neotropica** 14: 1-658.
- VAN STEENIS, C.G.C.J. 1932. Report of a botanical trip to the Anambas and Natoena Islands. **Bull. Jard. Bot.** 12: 151-211.
- VAN STEENIS, C.G.C.J. 1952. Rheophytes. **Proc. R. Soc. Old.** 62: 62-68.
- VAN STEENIS, C.G.C.J. 1981. **Rheophytes of the world**. Sijthoff & Noordhoff., Maryland.

Capítulo 2

Área de estudo: a Bacia Hidrográfica do Itajaí

A Bacia Hidrográfica do Itajaí possui aproximadamente 15.500 Km², o que corresponde a cerca de 16% do território do Estado de Santa Catarina. Considerando suas características naturais, a Bacia do Itajaí pode ser dividida em: Alto, Médio e Baixo Vale do Itajaí. O Alto Vale apresenta 26 Km de extensão, desde a área das nascentes dos Rios Itajaí do Sul e Itajaí do Oeste até Salto Pilões (Lontras). O Médio Vale apresenta 93 Km de extensão, desde Salto Pilões até Salto Waissbach (Blumenau). O Baixo Vale apresenta cerca de 80 Km de extensão, desde Salto Waissbach até o Oceano Atlântico (Itajaí). Seu maior curso d'água é o Rio Itajaí-Açu.

O Rio Itajaí-Açu é formado a partir da confluência dos Rios Itajaí do Oeste e Itajaí do Sul e seus principais afluentes são os Rios Hercílio (Ibirama), Benedito (Indaial), Luiz Alves (Ilhota) e Itajaí-Mirim (Itajaí) (Comitê do Itajaí, 2005). Após sua confluência com o Rio Itajaí-Mirim, o Rio Itajaí-Açu passa a ser chamado de Rio Itajaí.

Ao longo do vale do Rio Itajaí-Açu os relevos apresentam topos convexos e o curso é variado. No alto curso ocorrem vales profundos em forma de “V”, com encostas íngremes, leitos rápidos, corredeiras e blocos; no médio curso as vertentes são suavizadas pela dissecação em colinas e fundo plano; e no baixo curso apresentam gradiente baixo, formando amplas planícies (Planícies Litorâneas) (Bacic *et al.*, 1994). Conforme estes autores, do ponto de vista geomorfológico, encostas íngremes e vales profundos favorecem o processo erosivo, principalmente se as encostas sofrerem desmatamento.

Na região da Bacia do Itajaí, o clima, segundo classificação de Köppen, é do tipo mesotérmico úmido com verões quentes (Cfa), com distribuição uniforme das chuvas ao longo do ano (Bacic *et al.*, 1994). A umidade relativa do ar é em torno de 85%. Em Blumenau a temperatura média anual é de 20,1°C, com média mínima e máxima de 15,8 e 27,2°C, respectivamente (Comitê do Itajaí, 2005) e as temperaturas máxima e mínima absolutas registradas foram de 43°C e de -3°C, respectivamente (Klein, 1979).

Klein (1980), em seu trabalho sobre a ecologia da vegetação do Vale do Itajaí, faz uma descrição geral das espécies que compõem o ambiente reofítico. Segundo o autor, apesar de pertencerem a grupos taxonômicos distintos, praticamente todos os arbustos de caules finos e

flexíveis, presentes nas margens dos rios, são denominados “sarandis”. Os arbustos mais frequentes são *Sebastiania schottiana* M. Arg., *Phyllanthus sellowianus* M. Arg. e *Calliandra selloi* (Spreng) Macbr., mas também ocorrem frequentemente *Sebastiania brasiliensis* Spreng, *Myrcia bombycina* (Berg) Legr., *Calypttranthes kleinii* e *Calliandra tweedei* Benth.

Entre as espécies exclusivas das margens de rios ou das ilhas, embora presentes de forma descontínua ou rara, ocorrem: *Raulinoa echinata* Cowan (endêmica do Médio Vale do Itajaí), *Dyckia brevifolia* Baker, *Campomanesia tenuifolia* Berg, *Maytenus boaria* Mol. e *Erythoxylum myrsinites* Mart. (Klein, 1979; 1980). Nos blocos rochosos e na orla das ilhas é frequente a presença das gramíneas *Panicum spathellosum* Doell e *Panicum pilosum* Sw. (Klein, 1980).

As ilhas comportam vegetação de maior porte, sendo encontradas arvoretas, denominadas “cambuís” (*Myrciaria cuspidata* Berg, *Myrcia ramulosa* DC., *Myrceugenia regnelliana* (Camb.) Berg e *Myrceugenia glaucescens* (Camb.) Berg) e árvores que compõem o estrato superior (*Alchornea iricurana* Casar., *Ficus organensis* (Miq.) Miq., *Myrcia rostrata* (Berg) Legr., *Luehea divaricata* Mart., *Parapiptadenia rigida* (Benth.) Brenan, *Brosimum lactescens* (S. Moore) C.C. Berg, *Attalea dubia* (Mart.) Burr., *Schizolobium parahya* (Vell.) Blake, *Syagrus romanzoffianum* (Cham.) Glasm.), entre outras menos frequentes (Klein, 1980).

Referências bibliográficas

BACIC, I.L.Z.; PANICHI, J.A.V.; LAUS NETO, J.A. 1994. Aspectos gerais dos solos. In: SANTA CATARINA. Secretaria de Estado da Agricultura e Abastecimento (ed.). **Manual de uso, manejo e conservação do solo e da água: Projeto de recuperação, conservação e manejo dos recursos naturais em microbacias hidrográficas**. EPAGRI, Florianópolis, 29-71.

COMITÊ DO ITAJAÍ. 2005. **A Bacia hidrográfica do Rio Itajaí-Açu** 4: 60-72.

KLEIN, R.M. 1979. Reófitas no Estado de Santa Catarina, Brasil. **Anais da Sociedade Botânica do Brasil**. Campo Grande, 159-169.

KLEIN, M.R. 1980. Ecologia da flora e vegetação do vale do Itajaí. **Sellowia** 32: 1-389.

Capítulo 3

Estrutura demográfica da reófito *Dyckia brevifolia* Baker (Bromeliaceae) no Rio Itajaí-Açu, SC



Subida/Apiúna II

Foto: Juliana Marcia Rogalski

Introdução

Na Mata Atlântica a família Bromeliaceae apresenta um grande número de representantes e um alto grau de endemismo (Leme e Marigo, 1993; Martinelli, 1997). Em termos ecológicos as bromeliáceas podem ser descritas como um grupo de ervas tropicais tolerantes ao estresse (luminoso, hídrico e nutricional), com uma tendência pronunciada à ocupação de ambientes rupestres, bem como ao epifitismo (Benzing, 1980).

Klein (1979) enquadra a bromélia *Dyckia brevifolia* Baker como reófito. Segundo este autor, as reófitas são plantas altamente seletivas e adaptadas a viver em ambientes adversos e variáveis. No Rio Itajaí-Açu, *D. brevifolia* foi registrada nos municípios de Blumenau e de Indaial (Reitz, 1983), onde apresenta distribuição descontínua sobre as rochas, nas ilhas e margens dos trechos do rio em que há corredeira (Klein, 1979; Reitz, 1983).

Os estudos com a família Bromeliaceae indicam o predomínio de indivíduos imaturos e aumento da sobrevivência com o aumento do tamanho da planta (Augsburger, 1985; Hietz, 1997; Benzing, 2000; Mondragón *et al.*, 2004; Winkler *et al.*, 2005). As evidências também sugerem que as bromélias têm crescimento lento (Benzing, 1981, 1990; Hietz *et al.*, 2002). A maioria das espécies de bromélias apresenta reprodução sexuada e propagação vegetativa. Neste sentido, os estudos indicam que a principal forma de recrutamento de indivíduos é via propagação vegetativa (Garcia-Franco, 1990; Zaluar e Scarano, 2000; Villegas, 2001; Sampaio *et al.*, 2005; García-Suarez *et al.*, 2003; Alves *et al.*, 2004; Mondragón *et al.*, 2004; Duarte *et al.*, 2007), que ambas as formas têm igual importância (Cogliatti-Carvalho e Rocha, 2001) ou que a reprodução sexuada predomina (Zotz *et al.*, 2005).

Considerando a ausência de estudos para bromélias em ambiente reofítico, o presente estudo objetivou estudar a estrutura demográfica e a distribuição geográfica das populações da reófito *D. brevifolia* ao longo do Rio Itajaí-Açu.

Material e métodos

A determinação da distribuição geográfica da reófito *Dyckia brevifolia* foi feita por meio de caminhamento às margens do Rio Itajaí-Açu, Bacia do Itajaí, Santa Catarina. Ao longo de sua distribuição, 12 locais (Ressacada, Subida/Apiúna I, II e III, município de Apiúna; Subida/Ibirama I e II, Morro Santa Cruz, município de Ibirama; Ascurra, município de Ascurra; Encano Baixo e Encano, município de Indaial; Salto Waissbach I e II, município de Blumenau) foram estudados. A área de ocupação da espécie em cada local foi determinada

a partir dos limites extremos de sua ocorrência. Cada conjunto de rosetas isoladas e agrupadas presentes em um determinado local foi considerado como população. Em cada população foi realizado um censo, sendo medido o maior diâmetro de cada roseta, exceto nas plântulas em que foi realizada somente contagem. Os dados obtidos para cada população foram distribuídos em classes de diâmetro das rosetas foliares (cm), para todos os estádios de desenvolvimento e para rosetas reprodutivas. As plântulas foram incluídas na classe até 5 cm de diâmetro. A aderência dos dados à normal ($p < 0,05$) foi testada para cada população, utilizando o Programa STATISTICA 6.0.

Quanto à classificação do estádio de desenvolvimento das rosetas, foram consideradas: plântulas aquelas que continham apenas duas folhas; imaturas as que apresentavam forma de roseta e não apresentavam sinais ou emissão de inflorescência; e reprodutivas as que tinham forma de roseta e apresentavam sinal e/ou emissão de inflorescência e/ou formação de frutos. Com relação à forma de ocorrência, as rosetas foram classificadas em: isoladas ou agrupadas.

A propagação vegetativa (clonal) foi avaliada em um único momento, em cinco populações (Subida/Apiúna I, Subida/Apiúna II, Subida/Ibirama I, Morro Santa Cruz e Encano), sendo verificadas as formas de emissão clonal apresentadas pela espécie e registrado o número de clones axilares emitidos. Além disso, foi verificado se a roseta era reprodutiva. Nestas populações, também foi avaliada, em um único momento, a mortalidade das rosetas, exceto das plântulas.

Para os locais estudados, as correlações entre o número total de rosetas e a área ocupada pela espécie e entre a porcentagem de rosetas reprodutivas e o centro de cada classe de diâmetro foram estimadas, empregando-se o coeficiente de correlação de Pearson, conforme Steel e Torrie (1980).

A distribuição espacial das rosetas da espécie foi avaliada em três locais de estudo (Subida Apiúna II, Encano Baixo e Salto Weissbach I). Para as rosetas isoladas foi medido o diâmetro da roseta e foram registradas as posições x (paralela ao leito do rio) e y (distância perpendicular ao leito do rio) de cada planta. Para os grupos foram registradas as posições x (paralela ao leito do rio) e y (distância perpendicular ao leito do rio) do centro do grupo e foram tomadas duas medidas de tamanho do grupo, uma em relação a cada eixo. Em ambos os casos, o eixo x tem início na zona de baixa recorrência d'água. Posteriormente, foram plotados, considerando seu respectivo tamanho, as rosetas isoladas e os grupos presentes em cada local.

Em razão da diversidade do arcabouço geológico do Rio Itajaí-Açu (Brasil, 1986; Curcio *et al.*, 2006), as litotípias dos locais estudados foram identificadas pelos pesquisadores

da Embrapa Florestas/Universidade Federal do Paraná (Dr. Gustavo Ribas Curcio) e da Universidade Regional de Blumenau (Dr. Juarês José Aumond).

Resultados

A reófito *D. brevifolia* apresentou uma extensão de ocorrência de cerca de 80 km ao longo do Rio Itajaí-Açu, desde Lontras até Blumenau (Figura 1). Porém, as populações da espécie apresentaram distribuição disjunta e nos 12 locais estudados, os quais correspondem à maioria de suas populações, sua área de ocupação foi de 9.185 m², ou seja, menos de um hectare (Tabela 1). A maior concentração de populações ocorreu próxima à confluência dos Rios Itajaí-Açu e Hercílio, nos municípios de Apiúna e de Ibirama.

Nos 12 locais estudados foram avaliadas 30.443 rosetas, sendo que o número de rosetas, nestes locais, variou de 204 (Salto Waissbach II) a 7.185 (Subida/Ibirama I) (Tabela 1). A densidade por local variou de 0,4 (Subida/Ibirama II) a 6,6 (Subida/Apiúna I) rosetas por m², com média de 3,5 rosetas por m² ($s \pm 1,9$) (Tabela 1), ocorrendo uma correlação positiva entre a área ocupada pela espécie e o número total de rosetas ($r = 0,82$; $p < 0,05$).

Nos locais estudados, *D. brevifolia* ocorreu sobre rochas dos tipos gnaisses do Arqueano (Complexo Granulítico Santa Catarina) e riolitos do Proterozóico Superior (Grupo Itajaí, Formação Campo Alegre). Em ambas as litotipias, a espécie encontrava-se predominantemente sobre rocha não meteorizada, todavia, nas disjunções rochosas (fraturas, falhas e deslocamentos por descompressão).

A espécie ocorreu nas zonas de baixa recorrência de água nas margens ou dentro do leito maior do rio, em locais com corredeira e forte turbulência (rugosidade de fundo e vórtice de água), o que deixa as rochas expostas sem depósito de sedimentos. Durante as cheias os locais ficam parcialmente ou totalmente submersos.

Apenas 722 rosetas (2,4%) ocorreram isoladas e 29.721 (97,6%) ocorreram agrupadas, em 2.254 grupos (Tabela 2). O número de grupos por população variou de 13 (Salto Waissbach II) a 686 (Subida/Ibirama I) (Tabela 2).

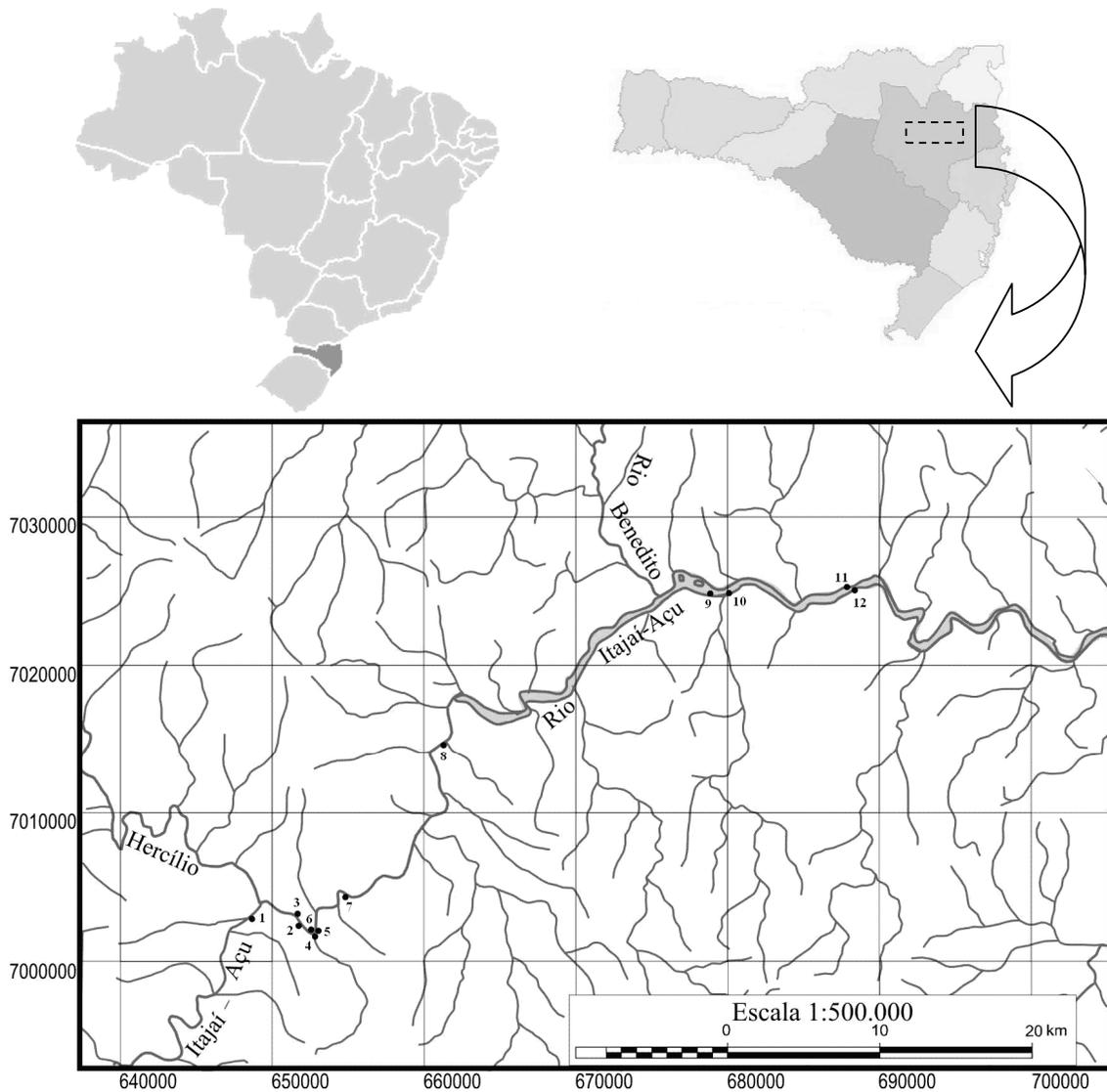


Figura 1. Localização das populações estudadas de *Dyckia brevifolia* Baker, Rio Itajaí-Açu, SC. 1. Ressacada; 2. Subida/Apiúna I; 3. Subida/Ibirama I; 4. Subida/Apiúna II; 5. Subida/Apiúna III; 6. Subida/Ibirama II; 7. Morro Santa Cruz; 8. Ascurra; 9. Encano Baixo; 10. Encano; 11. Salto Waissbach I; 12. Salto Waissbach II. Figura modificada do Mapa da Bacia Hidrográfica do Vale do Itajaí (RH7) (FATMA, 2003). Organização J.A.A. Alves.

Os grupos eram constituídos somente por *D. brevifolia* ou, por vezes, a espécie estava associada às espécies arbustivas: *Calliandra selloi* (Spreng.) J.F.Macbr., *Sebastiania schottiana* (Müll. Arg.) Müll. Arg. e *Phyllanthus sellowianus* (Klotzsch) Müll. Arg.

Tabela 1. Coordenadas geográficas (UTM), número de rosetas, área ocupada e densidade (rosetas/m²) de *Dyckia brevifolia* Baker (Bromeliaceae) para cada população estudada. Rio Itajaí-Açu, SC.

Locais	Coordenadas geográficas (UTM)	Nº de rosetas	Área (m ²)	Densidade (rosetas/m ²)
Ressacada	(22J) 0647547, 7003408	606	150	4,0
Subida/Apiúna I	(22J) 0651906, 7002176	4.860	736	6,6
Subida/Ibirama I	(22J) 0651815, 7002320	7.185	1.302	5,5
Subida/Apiúna II	(22J) 0652896, 7001402	2.308	432	5,3
Subida/Apiúna III	(22J) 0652902, 7001462	5.773	2.296	2,5
Subida/Ibirama II	(22J) 0652798, 7001515	273	630	0,4
Morro Santa Cruz	(22J) 0654850, 7004371	4.702	2.400	2,0
Ascurra	(22J) 0661614, 7014765	664	286	2,3
Encano Baixo	(22J) 0679296, 7024784	467	195	2,4
Encano	(22J) 0679980, 7024765	508	200	2,5
Salto Waissbach I	(22J) 0688230, 7025570	2.893	486	6,0
Salto Waissbach II	(22J) 0688305, 7025431	204	72	2,8
Total	-	30.443	9.185	-
Média	-	2.536,9	765,4	3,5
Desvio padrão	-	2.496,3	811,6	1,9

Tabela 2. Número de rosetas isoladas e agrupadas por população de estudo de *Dyckia brevifolia* Baker (Bromeliaceae), Rio Itajaí-Açu, SC.

Locais	Rosetas isoladas	Rosetas agrupadas	Número de grupos	Número total de rosetas
Ressacada	7	599	39	606
Subida/Apiúna I	56	4.804	249	4.860
Subida/Ibirama I	195	6.990	686	7.185
Subida/Apiúna II	24	2.284	98	2.308
Subida/Apiúna III	105	5.668	394	5.773
Subida/Ibirama II	23	250	25	273
Morro Santa Cruz	112	4.590	318	4.702
Ascurra	84	580	58	664
Encano Baixo	5	462	40	467
Encano	14	494	37	508
Salto Waissbach I	95	2.798	297	2.893
Salto Waissbach II	2	202	13	204
Total	722	29.721	2.254	30.443

O número de rosetas por grupo variou de duas até 339. A maioria dos grupos (68%) é composta por até 10 rosetas e apenas 25 grupos (1,1%) contêm mais de 100 rosetas (Tabela 3).

Na Figura 2, em três locais de estudo, pode ser observada a distribuição espacial das rosetas isoladas e agrupadas, a qual ocorre sobre as disjunções presentes nas rochas. Nesta figura, também se observa poucas rosetas isoladas e o predomínio de grupos pequenos.

Tabela 3. Número de grupos por classe do número de rosetas, em 12 populações de *Dyckia brevifolia* Baker (Bromeliaceae). Rio Itajaí-Açu, SC.

Locais	Número de grupos por classe do número de rosetas				N° total de grupos
	até 10	11-50	51-100	>100	
Ressacada	27	9	2	1	39
Subida/Apiúna I	142	88	14	5	249
Subida/Ibirama I	502	169	13	2	686
Subida/Apiúna II	55	32	6	5	98
Subida/Apiúna III	245	133	13	3	394
Subida/Ibirama II	18	6	1		25
Morro Santa Cruz	218	85	8	7	318
Ascurra	42	15	1		58
Encano Baixo	25	14	1		40
Encano	25	9	3		37
Salto Waissbach I	232	57	6	2	297
Salto Waissbach II	8	3	2		13
Total	1.539 (68,3%)	620 (27,5%)	70 (3,1%)	25 (1,1%)	2.254

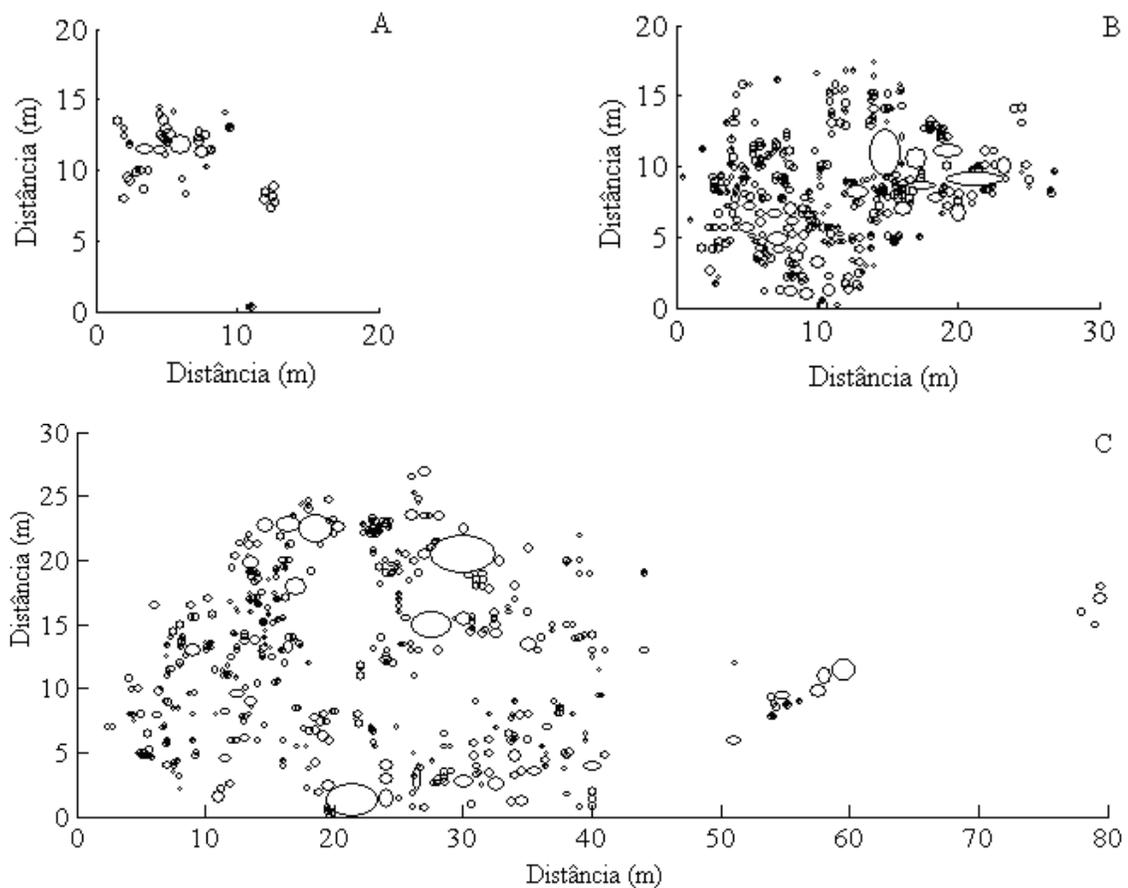


Figura 2. Distribuição espacial das rosetas isoladas e agrupadas de *Dyckia brevifolia* Baker (Bromeliaceae), Rio Itajaí-Açu, SC. A. Encano Baixo; B. Salto Waissbach I; C. Subida Apiúna II. ● roseta isolada; ○ grupo de rosetas. O tamanho das elipses corresponde ao tamanho das rosetas isoladas ou dos grupos. Em A e B o eixo x está paralelo ao leito do rio; em C os eixos x e y acompanham o rio, devido a uma curva.

Foram registradas 1.789 plântulas (5,9%), com média de 149,1 ($s \pm 202,6$) (Tabela 4). Em duas populações (Encano Baixo e Salto Waissbach II) não foram registradas plântulas. Em média 77,4% das rosetas eram imaturas e estas predominaram em todos locais estudados (Tabela 4).

A reprodução sexuada foi constatada em rosetas a partir de nove centímetros de diâmetro. A porcentagem de rosetas reprodutivas variou de 4,1 (Encano Baixo) a 20,4% (Subida/Apiúna II), sendo que, em média, 13,5% ($s \pm 5,9$) das rosetas eram reprodutivas (Tabela 4). Nenhuma roseta isolada foi classificada como reprodutiva.

Tabela 4. Classificação do estágio de desenvolvimento das rosetas da reófito *Dyckia brevifolia* Baker (Bromeliaceae) em diferentes populações estudadas no Rio Itajaí-Açu, SC.

Locais	Número (N°) e porcentagem (%) de rosetas						Total
	Plântulas		Imaturas		Reprodutivas		
	N°	%	N°	%	N°	%	
Ressacada	56	9,2	441	72,8	109	18,0	606
Subida/Apiúna I	20	0,4	3.867	79,6	973	20,0	4.860
Subida/Ibirama I	133	1,9	6.052	84,2	1.000	13,9	7.185
Subida/Ibirama II	107	39,2	125	45,8	41	15,0	273
Subida/Apiúna II	632	27,4	1.206	52,3	470	20,4	2.308
Subida/Apiúna III	361	6,3	5.101	88,4	311	5,4	5.773
Morro Santa Cruz	24	0,5	3.847	81,8	831	17,7	4.702
Ascurra	54	8,1	545	82,1	65	9,8	664
Encano Baixo	0	-	448	95,9	19	4,1	467
Encano/Indaial	12	2,4	394	77,6	102	20,1	508
Salto Waissbach I	390	13,5	2.212	76,5	291	10,1	2.893
Salto Waissbach II	0	-	188	92,2	16	7,8	204
Média	149,1	10,9	2035,5	77,4	352,3	13,5	2.536,9
Total	1.789	5,9	24.426	80,2	4.228	13,9	30.443

As populações não apresentaram um padrão de distribuição das rosetas nas classes diamétricas, porém em todas as populações pode ser observada uma diminuição no número de rosetas nas classes com maior diâmetro (Figura 3). Somente a população Encano Baixo aderiu à normal ($\chi^2 = 2,847$; GL = 4; $p < 0,05$). A correlação (r) entre a porcentagem de rosetas reprodutivas e o diâmetro das rosetas foi positiva e significativa em todas as populações (variando entre 0,84 e 0,98; $p < 0,01$), exceto para Salto Waissbach II (Tabela 5). Considerando todas as populações avaliadas (Figura 4B) a correlação entre estas variáveis também foi positiva e significativa (0,97; $p < 0,01$) (Tabela 5).

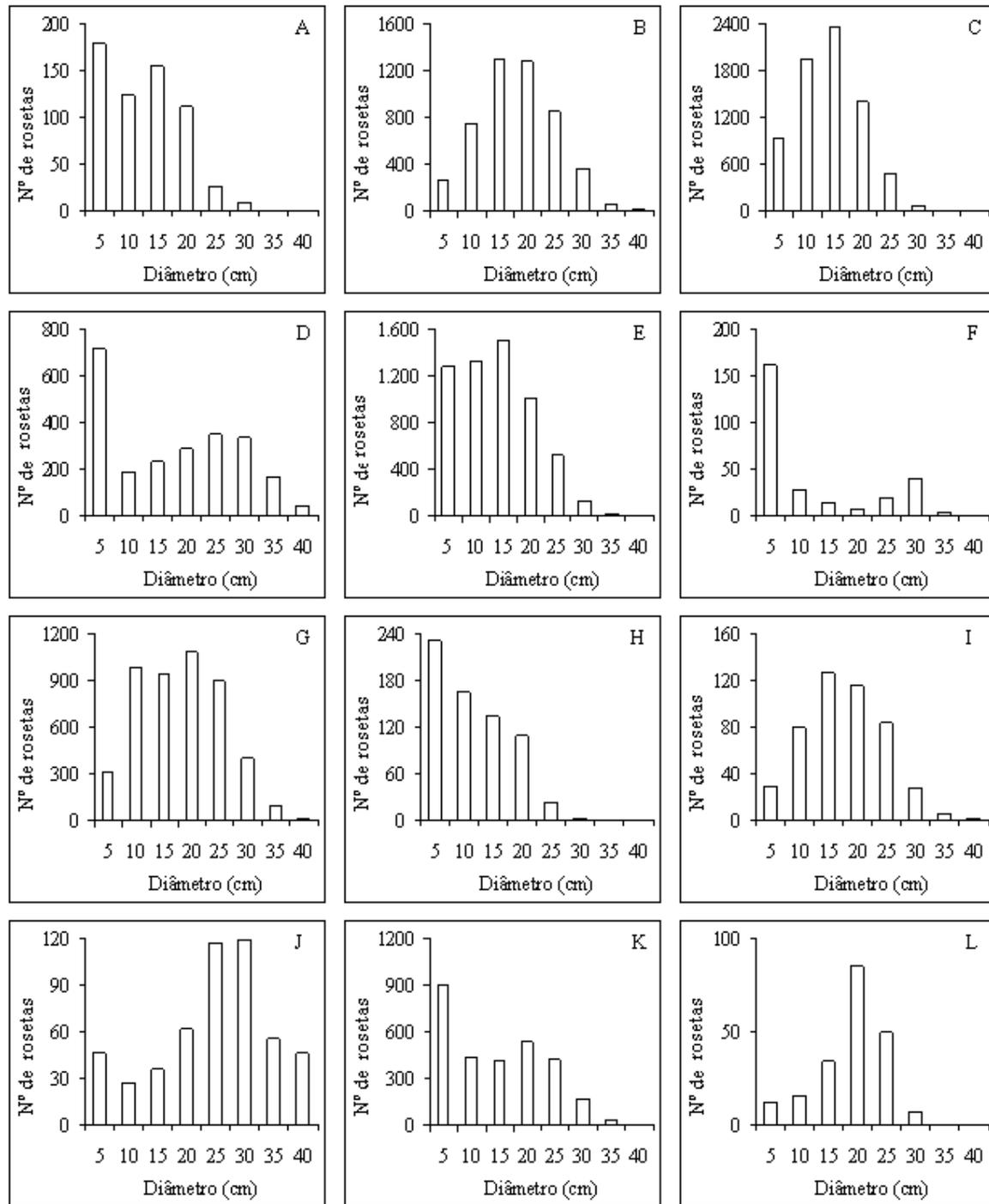


Figura 3. Número de rosetas por classe de diâmetro (cm) em 12 populações de *Dyckia brevifolia* Baker (Bromeliaceae), Rio Itajaí-Açu, SC. A. Ressacada; B. Subida/Apiúna I; C. Subida/Ibirama I; D. Subida/Apiúna II; E. Subida/Apiúna III; F. Subida/Ibirama II; G. Morro Santa Cruz; H. Ascurra; I. Encano Baixo; J. Encano; K. Salto Waissbach I; L. Salto Waissbach II. A classe até cinco centímetros de diâmetro inclui as plântulas.

Tabela 5. Número (N), porcentagem (%) de rosetas reprodutivas por classe diamétrica e correlação de Pearson (r) entre o diâmetro da roseta e a porcentagem de rosetas reprodutivas em 12 locais de ocorrência da reófito *Dyckia brevifolia* Baker. Rio Itajaí-Açu, SC.

Locais	Classes diamétricas (cm)							Total	r
	5-10	10-15	15-20	20-25	25-30	30-35	35-40		
Ressacada	N		39	45	17	8		108	0,98*
	%		25,2	40,2	65,4	88,9		17,8	p = 0,001
Subida/	N	3	82	266	380	194	39	973	0,98*
Apiúna I	%	0,4	6,3	20,8	44,5	52,9	76,5	81,8	p = 0,000
Subida/	N	12	263	448	232	39	5	1.000	0,98*
Ibirama I	%	0,6	11,2	32,0	47,4	53,4	71,4	100	p = 0,000
Subida/	N			25	69	195	140	41	0,93*
Apiúna II	%			8,7	19,8	58,7	84,8	100	p = 0,001
Subida/	N	2	64	114	113	41	7	341	0,97*
Apiúna III	%	0,2	2,3	11,4	21,9	31,5	35,0	5,4	p = 0,000
Subida/	N			3	11	25	2	41	0,94*
Ibirama II	%			42,9	55,0	62,5	66,7	15,0	p = 0,002
Morro Santa	N		18	158	368	209	66	831	0,96*
Cruz	%		1,9	14,5	41,2	52,9	71,0	100	p = 0,000
Ascurra	N	1	13	37	12	2		65	0,93*
	%	0,6	9,8	33,9	52,2	100		9,8	p = 0,006
Encano Baixo	N			2	8	5	3	19	0,84*
	%			1,7	9,6	17,9	60,0	100	p = 0,009
Encano	N			1	16	32	20	102	0,89*
	%			1,6	13,7	26,9	36,4	71,7	p = 0,003
Salto	N	9	42	85	100	41	13	291	0,86*
Waissbach I	%	2,1	10,2	15,9	23,7	25,3	43,3	100	p = 0,006
Salto	N			7	5	4		16	0,78
Waissbach II	%			8,2	10,0	57,1		7,8	p = 0,069
Geral	N	27	491	1.191	1.331	795	295	4.228	0,97*
	%	0,4	6,8	19,6	34,7	47,8	68,8	86,7	p = 0,000

*significativos pela correlação de Pearson, considerando $p < 0,01$.

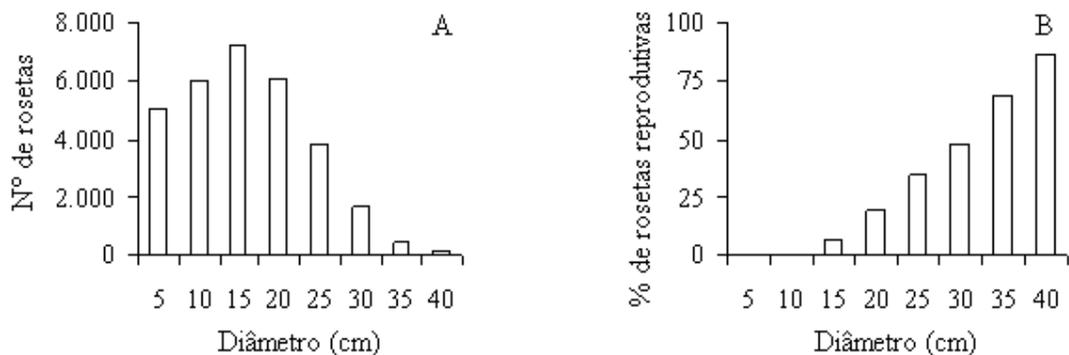


Figura 4. Número de rosetas por classe diamétrica (A) e porcentagem (%) de rosetas reprodutivas por classe diamétrica (B), considerando as 12 populações estudadas. *Dyckia brevifolia* Baker (Bromeliaceae), Rio Itajaí-Açu, SC. Em B, entre cinco e 10 cm ocorreu uma porcentagem de 0,4% de rosetas reprodutivas.

O recrutamento de novas rosetas nas populações ocorreu através da entrada de plântulas (reprodução sexuada) e clones (propagação vegetativa), e a emissão clonal ocorreu tanto em rosetas imaturas quanto reprodutivas (Figura 5). A mortalidade de rosetas (saída) ocorreu em todas as fases (Figura 5).

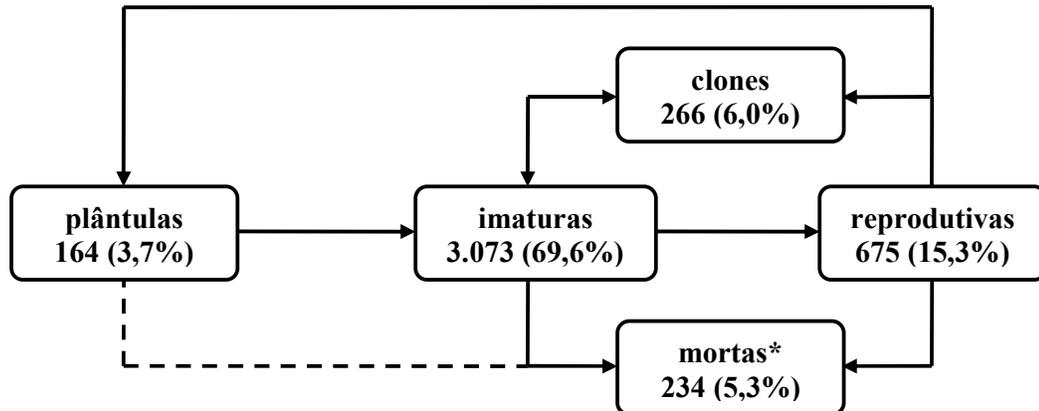


Figura 5. Ciclo de vida da reófito *Dyckia brevifolia* no ano de 2006, considerando o número médio de rosetas em cinco locais de estudo (Subida/Apiúna I, Subida/Apiúna II, Subida/Ibirama I, Morro Santa Cruz e Encano), em uma área média de 1.017,6m² (s ± 874,4), Rio Itajaí-Açu, SC. *a mortalidade de plântulas não foi quantificada.

A reófito *D. brevifolia* é policárpica (o mesmo *ramet* pode florescer e frutificar várias vezes) e apresenta duas formas de emissão clonal: uma basal (não quantificada neste estudo) e outra axilar (Figura 6). A emissão de clones axilares ocorreu em rosetas de diâmetros variados, porém acima de cinco centímetros, e independe da roseta apresentar reprodução sexuada. Das rosetas que apresentaram emissão clonal 41% foram classificadas como reprodutivas.

Com relação à emissão axilar, cada roseta emitiu de um a quatro clones no centro da planta-mãe (Tabela 6), sendo que a maioria (85,1%) emitiu somente uma (ver Figura 6). Também foi constatado que *D. brevifolia* é herbivorada pela *Hydrochaeris hydrochaeris* (capivara), a qual consome principalmente a parte central de suas rosetas (Figura 6). As rosetas herbivoradas morrem ou, muitas vezes, rebrotam, emitindo de um (32%) a 20 brotos (Tabela 6).



Figura 6. Propagação clonal em *Dyckia brevifolia* Baker, Rio Itajaí-Açu, SC. A. Emissão clonal basal; B. Emissão clonal axilar; C. Brotação após herbivoria de *Hydrochaeris hydrochaeris*.

Tabela 6. Número de rosetas de *Dyckia brevifolia* Baker com emissão natural (N) de clones e após herbivoria de *Hydrochaeris hydrochaeris* (C) em cinco locais de estudo. Rio Itajaí-Açu, SC.

Nº de clones	Encano		Número de rosetas com emissão de clones								Total	
	N	C	Morro Santa Cruz		Subida Ibirama I		Subida Ibirama III		Subida Apiúna		N	C
			N	C	N	C	N	C	N	C		
1	29		214	1	74		219	3	146	35	682	39
2	3		36	6	16		38	5	15	2	108	13
3	1		3	6			3	9	1		8	15
4			3	13				10			3	23
5				10				9				19
6				6								6
7				2								2
8				2								2
12				1								1
20				1								1
Total	33	-	256	48	90	-	260	36	162	37	801	121

Discussão

A espécie ocorreu nas margens rochosas ou mesmo dentro do leito maior, todavia, em zonas de baixa recorrência fluviométrica, ficando parcialmente ou totalmente submersa durante as cheias. Nestes locais, o caudal fluvial apresentou alta turbulência, a qual decorre da interdependência de três fatores: elevados gradientes altimétricos ao longo do canal, leito rochoso e maiores velocidades de fluxo. Deve-se ter em conta que regimes turbulentos são condicionados as variações da profundidade do canal e da velocidade do fluxo (Bigarella, 2003) e, que esta é controlada pelo gradiente hidráulico, pela rugosidade do leito e pela profundidade do canal (Summerfield, 1991; Suguio, 2003).

Os caudais permanentemente turbulentos favorecem a remoção dos depósitos terrígenos das margens, proporcionando o afloramento das rochas, substrato no qual a espécie, aparentemente, tem forte grau de adaptabilidade.

Os indivíduos de *D. brevifolia* instalaram-se nas disjunções rochosas (fraturas, falhas e deslocamentos por descompressão), presentes nas duas litotipias (gnaiesses e riolitos). Estas disjunções possivelmente facilitam a fixação dos indivíduos e proporcionam melhores condições à sobrevivência, pois retêm matéria orgânica e umidade. Além disso, a expansão dos grupos também pareceu ocorrer no sentido das mesmas. As plantas podem apresentar crescimento direcional, o que pode admitir seleção de hábitat, através de sua mobilidade limitada dentro do ambiente (Salzman, 1985; Bazzaz, 1991). A primeira evidência de seleção de hábitat, através de crescimento direcional, foi obtida para a bromélia *Aechmea nudicaulis*, em ambiente de restinga (Sampaio *et al.*, 2004).

Também foi observado que as plântulas ocorrem agrupadas, em locais com acúmulo de substrato e presença de umidade, o que sugere que cada grupo seja composto por mais de um *genet*. Conforme Benzing (1980), até as bromélias mais xéricas, como *Dyckia* spp., requerem umidade para a germinação e o início do desenvolvimento. Em bromélias epífitas, durante as fases iniciais do seu desenvolvimento, a seca é considerada a principal causa de morte (Benzing, 1981; Mondragón *et al.* 2004; Zotz *et al.*, 2005).

Pelo observado, depreende-se que a presença de falhas/fraturas ou deslocamentos nas rochas tornam-se regentes abióticos importantes para a nucleação da espécie. Além disso, foi observado que nestes locais é comum a presença de musgos. A bromélia *Dyckia maritima* Baker ocorre em afloramentos rochosos e também inicia seu desenvolvimento sobre mantos de musgos (*Campylopus*, spp.) (Waldemar e Irgang, 2003).

Com relação à estrutura demográfica, o diâmetro das rosetas fornece uma idéia da faixa etária dos indivíduos. Porém, indivíduos provindos de propagação clonal apresentam crescimento mais acelerado e requerem menos tempo para tornarem-se reprodutivos (Benzing e Davidson, 1979; Ticktin *et al.*, 2003; Mondragón *et al.*, 2004). A variação no tamanho das rosetas da espécie, provavelmente, também ocorre em função da intensidade luminosa e da disponibilidade nutrientes. Neste estudo, constatou-se que rosetas em pleno sol eram menores (diâmetro das rosetas) do que aquelas sob os “sarandis” (arbustos de caules finos e flexíveis das margens dos rios) (observação pessoal).

Conforme Abrahamson (1980), o balanço entre a reprodução sexuada e a propagação clonal tem grande influência na demografia das populações. As populações que apresentaram poucas rosetas nas classes iniciais provavelmente são constituídas por poucos indivíduos gerados sexuadamente, sendo a propagação clonal a principal forma de recrutamento. Por outro lado, nas outras populações as duas formas (sexuada e clonal) parecem ter importância na constituição das populações. Porém, o levantamento foi realizado num único momento e as populações poderiam apresentar variações ao longo dos anos. Embora a espécie apresente floração anual, as taxas de germinação, de recrutamento (plântulas e clones) e de mortalidade poderiam variar ao longo dos anos. Assim, estas variações poderiam explicar as diferenças encontradas entre as populações avaliadas. Conforme Mondragón *et al.* (2004), estudos em longo prazo são necessários para descrever adequadamente a demografia de espécies de longa vida, pois as populações podem variar ao longo dos anos.

Nas populações Encano Baixo e Salto Waissbach II nenhuma plântula foi registrada. Além disso, estas populações apresentaram as menores porcentagens de rosetas reprodutivas, o que poderia indicar colonização recente.

O número médio de plântulas (164) pode ser considerado baixo se comparado ao número médio de rosetas reprodutivas (675) (Figura 5) e ao número médio de sementes produzidas por inflorescência (7.555,7 sementes, com 96% de germinação) (Capítulo 4). Além disso, a mortalidade de plântulas não foi quantificada e provavelmente poucas foram recrutadas. Para que haja sucesso na reprodução sexuada as sementes de *D. brevifolia* precisam atingir micro-habitats favoráveis (disjunções rochosas) à germinação e ao desenvolvimento das plântulas, visto que a espécie ocorre num ambiente que apresenta escassez de nutrientes e de umidade (rocha exposta). As cheias também constituem fator de impacto, pois os indivíduos podem ser carreados. Assim sendo, a germinação e a sobrevivência de plântulas podem ser consideradas os principais “gargalos” no ciclo de vida da espécie.

Estudos com bromélias indicam que indivíduos produzidos sexuadamente são mais vulneráveis (Cogliatti-Carvalho e Rocha, 2001; Villegas, 2001; Mondragón *et al.*, 2004), que a mortalidade é maior nos estádios iniciais de desenvolvimento e que a sobrevivência de plântulas aumenta com o aumento do tamanho da planta (Augspurger, 1985; Benzing, 2000; Mondragón *et al.*, 2004; Winkler *et al.*, 2005).

Na família Bromeliaceae, em algumas espécies: *Puya dasylirioides* (Augspurger, 1985), *Tillandsia deppeana* (Garcia-Franco, 1990), *Aechmea nudicaulis* (Zaluar e Scarano, 2000; Sampaio *et al.*, 2005) e *Aechmea magdalenae* (Villegas, 2001) o recrutamento de

plântulas raramente ocorreu; enquanto em outras: *Neoregelia johannis* (Cogliatii-Carvalho e Rocha, 2001), *Tillandsia brachycaulos* (Mondragón *et al.*, 2004) e *Werauhia sanguinolenta* (Zotz *et al.*, 2005) foi constatado freqüentemente.

Em bromélias epífitas, a probabilidade das plântulas, após germinação e estabelecimento, tornarem-se reprodutivas variou de 2,8 a 5% (Hietz *et al.*, 2002). Estes resultados corroboram as conclusões de Harper (1977), em sua revisão sobre a dinâmica de populações de herbáceas perenes, onde é sugerido que o recrutamento via sementes contribui pouco para a manutenção das populações.

O número médio de clones emitidos foi de 266 (6% do número total de rosetas) (Figura 5) e os clones provavelmente são menos suscetíveis ao estresse ambiental, pois permanecem ligados à planta-mãe, constituindo-se, possivelmente, a herbivoria pelas capivaras, além da senescência, a principal causa de morte. A partilha de recursos entre os *ramets* é considerada uma vantagem particular quando os recursos são distribuídos em locais discretos dentro do hábitat (Cook, 1983), como ocorre neste ambiente.

Como a espécie apresenta propagação vegetativa, os grupos devem ser constituídos principalmente por clones. Considerando todos os locais avaliados, 97,6% das rosetas ocorreram agrupadas, sendo que a maioria dos grupos continha até 10 rosetas. Resultados muito similares foram encontrados para as reófitas *D. ibiramensis* Reitz e *D. distachya* Hassler (J.M. Rogalski *et al.*, dados não publicados). Por outro lado, os grupos maiores podem ser constituídos pela fusão de grupos menores quando estes se expandem, devido à proximidade entre os mesmos, ou, ainda, poderiam indicar grupos mais antigos.

A propagação clonal dificulta a determinação do número de *genets* presentes nas populações. Mas, a alta porcentagem de rosetas agrupadas e o número de clones axilares emitidos indicam que a propagação clonal predomina na espécie. Por outro lado, além das plântulas, as rosetas isoladas e os diferentes grupos poderiam ser considerados *genets*, pois não há conexão entre eles. Além disso, rosetas pertencentes a diferentes grupos foram avaliadas geneticamente e algumas apresentaram diferentes genótipos multilocos, indicando que não são clones (Capítulo 5).

A emissão clonal em *D. brevifolia* ocorreu em plantas com diâmetro variado e independente da reprodução sexuada. Nas bromeliáceas a propagação clonal não é restrita aos adultos e nem todos os adultos reprodutivos produzem clones (Benzing, 1980). A herbivoria aparentemente estimulou a emissão de um número maior de clones, visto que rosetas não herbivoradas emitiram até quatro clones, enquanto as herbivoradas até 20.

A estratégia de crescimento clonal de *D. brevifolia* pode ser classificada como *phalanx* (segundo Lovett Doust, 1981), visto que os *ramets* são bem agregados, devido à emissão clonal no centro da roseta da planta-mãe. Como a espécie ocorre em ambiente reofítico, a formação de grupos densos possivelmente ajuda a resistir à correnteza, durante as cheias.

A propagação clonal pode ser extremamente importante para *D. brevifolia*, considerando que a espécie ocorre em ambiente com condições adversas (rocha exposta, correnteza, períodos de seca e de cheia), tanto para a formação, devido ao efeito fundador (aumentando rapidamente o tamanho das populações), como para a manutenção de suas populações. Em ambientes que sofrem algum tipo de distúrbio espécies que se reproduzem assexuadamente têm mais chance de sobreviver (Janzen, 1980; Cook, 1983). Além disso, a propagação clonal diminui os riscos de mortalidade dos *genets*, pois dilui o risco entre os *ramets* (Cook, 1979), o que pode ajudar a minimizar os efeitos da endogamia (visto que a espécie é autocompatível, Capítulo 4) e da deriva genética ao longo das gerações, pois mantém a diversidade genética existente. Por outro lado, a reprodução sexuada pode gerar diversidade genética.

As rosetas reprodutivas de *D. brevifolia* concentraram-se nas classes com maior diâmetro, o que também ocorreu nas reófitas *D. distachya* e *D. ibiramensis* (J.M. Rogalski *et al.*, dados não publicados) e em outras bromeliáceas (Benzing, 1981; Hietz *et al.* 2002; Mondragón, *et al.* 2004; Duarte *et al.*, 2007). Diferentemente da maioria das bromeliáceas que apresenta *ramets* monocárpico, os quais morrem após a reprodução (Benzing, 1980, 2000), *D. brevifolia* é policárpica. A longevidade das rosetas e a propagação clonal parecem ser fundamentais para a manutenção das populações da espécie, visto que aparentemente poucos indivíduos são recrutados sexualmente.

A estrutura das populações de plantas resulta da ação de fatores bióticos e abióticos sobre seus membros atuais e ancestrais, que afetam o arranjo espacial e as estruturas etária e genética de seus componentes (Hutchings, 1997). Nos locais estudados, a espécie se caracterizou por apresentar poucas rosetas isoladas, por formar pequenos grupos e pela grande variação em relação ao número e a densidade, assim como, na distribuição das rosetas em classes diamétricas. Estas variações provavelmente ocorrem em função do tempo de colonização de cada um destes locais, das características do substrato rochoso (presença de fraturas, falhas e deslocamentos) e da área disponível em cada local. Além destes fatores, a forma de recrutamento (via reprodução sexuada e/ou propagação vegetativa) nas populações parece ser determinante para a estrutura demográfica de *D. brevifolia*. Desta forma, estudos em longo prazo poderiam ajudar a entender melhor as diferenças encontradas entre as populações avaliadas.

A reófito *D. brevifolia* apresentou distribuição restrita e ocorreu em locais com características específicas (corredeira, rocha exposta, sem depósito de sedimentos), o que torna sua distribuição disjunta ao longo do Rio. A alta especificidade ambiental apresentada, pela espécie, a torna muito vulnerável a perda de habitats e às alterações ambientais, portanto, a manutenção de locais com estas características torna-se essencial para sua conservação.

Agradecimentos

Agradeço aos Drs. Gustavo Ribas Curcio (Embrapa Florestas/UFPR) e Juarês José Aumond (FURB) pela identificação das rochas em que a espécie ocorre.

Referências Bibliográficas

ABRAHAMSON, W.G. 1980. Demography and vegetative reproduction. In: SOLBRIG, O.T. (ed.). **Demography and evolution in plant populations**. Blackwell, Oxford, 89-106.

ALVES, G.M.; FILHO, A.R.; PUCHALSKI, A.; REIS, M.S.; NODARI, R.O.; GUERRA, M.P. 2004. Allozymic markers and genetic characterization of natural population of *Vriesea friburguensis* var. *paludosa*, a bromeliad from the Atlantic Forest. **Plant Genetic Resources** 2: 23-28.

AUGSPURGER, C.K. 1985. Demography and life history variation of *Puya dasylirioides*, a long-lived rosette in tropical subalpine bogs. **Oikos** 45: 341-352.

BAZZAZ, F.A. 1991. Habitat selection in plants. **American Naturalist** 137: 116-130.

BENZING, D.H. 1980. **The biology of the bromeliads**. Mader River Press, California.

BENZING, D.H. 1981. The population dynamics of *Tillandsia circinnata* (Bromeliaceae): cypress crown colonies in southern Florida. **Selbyana** 5: 256-263.

BENZING, D.H. 1990. **Vascular epiphytes**. Cambridge University Press, Cambridge.

BENZING, D.H. 2000. **Bromeliaceae: profile of an adaptative radiation**. Cambridge University Press, New York.

BENZING, D.H.; DAVIDSON, E.A. 1979. Oligotrophic *Tillandsia circinnata* Schlecht (Bromeliaceae): an assessment of its patterns of mineral allocation and reproduction. **American Journal of Botany** 66: 386-397.

BIGARELLA, J.J. 2003. **Estrutura e origem das paisagens tropicais e subtropicais**. UFSC, Florianópolis.

BRASIL. Departamento Nacional de Produção Mineral. 1986. **Mapa Geológico do Estado de Santa Catarina**.

- COGLIATTI-CARVALHO, L.; ROCHA, C.F.D. 2001. Spatial distribution and preferential substrate of *Neoregelia johannis* (Carrière) L.B. Smith (Bromeliaceae) in a disturbed area of Atlantic Rainforest at Ilha Grande, RJ, Brazil. **Revista Brasileira de Botânica** 24: 389-394.
- COOK, R. E. 1979. Asexual reproduction: a further consideration. **American Naturalist** 113: 769-772.
- COOK, R. E. 1983. Clonal plant populations. **American Scientist** 71: 244-253.
- CURCIO, G.R.; UHLMANN, A.; SEVEGNANI, L. 2006. A geopedologia e sua influência sobre espécies arbóreas de florestas fluviais. **Documentos**. Embrapa Florestas, Colombo, 135: 1-49.
- DUARTE, A.S.; VIEIRA DA SILVA, C.; PUCHALSKI, A.; MANTOVANI, M.; SILVA, J.Z.; REIS, M.S. 2007. Estrutura demográfica e produção de frutos de *Bromelia antiacantha* Bertol. **Revista Brasileira de Plantas Mediciniais**, no prelo.
- FATMA, 2003. **Mapa da Bacia Hidrográfica do Vale do Itajaí (RH7)**. Escala: 1:500.000. FATMA/GTZ, Florianópolis.
- GARCÍA-FRANCO, J. 1990. **Biología reproductiva de *Tillandsia deppeana* Steudel (Bromeliaceae)**. Master thesis. Facultad de Ciencias. UNAM, México.
- GARCÍA-SUAREZ, M.D.; RICO-GRAY, V.; SERRANO, H. 2003. Distribution and abundance of *Tillandsia* spp. (Bromeliaceae) in the Zapotitlán Valley, Puebla, México. **Plant Ecology** 166: 207-215.
- HARPER, J.L. 1977. **Population Biology of Plants**. Academic Press, London.
- HARPER, J.L. 1980. Plant demography and ecological theory. **Oikos** 35: 244-253.
- HIETZ, P. 1997. Population dynamics of epiphytes in a Mexican humid montane forest. **Journal of Ecology** 85: 767-775.
- HIETZ, P.; AUSSERER, J.; SCHINDLER, G. 2002. Growth, maturation and survival of epiphytic bromeliads in a Mexican humid montane forest. **Journal of Tropical Ecology** 18: 177-191.
- HUTCHINGS, M.J. 1997. The structure of plant populations. In: CRAWLEY, M.J. (ed.) **Plant ecology**. Blackwell Science, Oxford, 325-358.
- JANZEN, D.H. 1980. **Ecologia vegetal nos trópicos**. USP, São Paulo.
- KLEIN, R.M. 1979. Reófitas no Estado de Santa Catarina, Brasil. **Anais da Sociedade Botânica do Brasil**. Campo Grande, 159-169.
- LEME, E. M. C.; MARIGO, L. C. 1993. **Bromélias na natureza**. Marigo Comunicação Visual, Rio de Janeiro.

- LOVETT DOUST, L. 1981. Population dynamics and local specialization in a clonal perennial (*Ranunculus repens*). I. The dynamics of ramets in contrasting habitats. **Journal of Ecology** 69: 743-755.
- MARTINELLI, G. 1997. Biologia reprodutiva de Bromeliaceae na Reserva Ecológica de Macaé de Cima, 213–250. In: LIMA, H.C; GUEDES-BRUNI, R.R. (eds.). **Serra de Macaé de Cima: Diversidade Florística e Conservação em Mata Atlântica**. IP/JBRJ, Rio de Janeiro.
- MONDRAGÓN, D.; DURÁN, R.; RAMÍREZ, I.; VALVERDE, T. 2004. Temporal variation in the demography of the clonal epiphyte *Tillandsia brachycaulos* (Bromeliaceae) in the Yucatán Peninsula, Mexico. **Journal of Tropical Ecology** 20: 189-200.
- REITZ, R. 1983. Bromeliáceas e a malária–bromélia endêmica. **Flora Ilustrada Catarinense**.
- SALZMAN, A.G. 1985. Habitat selection in a clonal plant. **Science** 228: 603-604.
- SAMPAIO, M.C.; ARAÚJO, T.F.; SCARANO, F.R.; STUEFER, J.F. 2004. Directional growth of a clonal bromeliad species in response to spatial habitat heterogeneity. **Evolutionary Ecology** 18: 429-442.
- SAMPAIO, M.C.; PICÓ, F.X.; SCARANO, F.R. 2005. Ramet demography of a nurse bromeliad in Brazilian restingas. **American Journal of Botany** 92:674-681.
- STEEL, R.G.D.; TORRIE, J.H. 1980. **Principles and procedures of statistics: a biometrical approach**. McGraw-Hill Book Company, New York.
- SUGUIO, K. 2003. **Geología sedimentar**. Ed. Edgard Blücher, São Paulo.
- SUMMERFIELD, M. A. 1991. **Global geomorphology**. Pearson Education Limited, Singapore.
- TICKTIN, T.; JOHNS, T.; CHAPOL XOCA, V. 2003. Patterns of growth in *Aechmea magdalenae* (Bromeliaceae) and its potential as a forest crop and conservation strategy. **Agriculture, ecosystems and environment** 94: 123-139.
- VILLEGAS, A.C. 2001. Spatial and temporal variability in clonal reproduction of *Aechmea magdalenae*, a tropical understory herb. **Biotropica** 33: 48-59.
- WALDEMAR, C.C.; IRGANG, B.E. 2003. A ocorrência do mutualismo facultativo entre *Dyckia maritima* Baker (Bromeliaceae) e o cupim *Cortaritermes silvestrii* (Holmgren), Nasutitermitinae, em afloramentos rochosos no Parque Estadual de Itapuã, Viamão, RS. **Acta Botânica Brasílica** 17: 37-48.
- WINKLER, M.; HÜLBER, K.; HIETZ, P. 2005. Effect of canopy position on germination and seedling survival of epiphytic bromeliads in a Mexican Humid Montane Forest. **Annals of Botany** 95: 1039-1047.

ZALUAR, H.L.T.; SCARANO, F.R. 2000. Facilitação em restingas de moitas: um século de buscas por espécies focais. 3-23. In F.A., ESTEVES; L.D., LACERDA (eds.). **Ecologia de restingas e lagoas costeiras**. NUPEM-UFRJ, Rio de Janeiro.

ZOTZ, G.; LAUBE, S.; SCHMIDT, G. 2005. Long-term population dynamics of the epiphytic bromeliad, *Werauhia sanguinolenta*. **Ecography** 28: 806-814.

Capítulo 4

Biologia reprodutiva da reófito *Dyckia brevifolia* Baker (Bromeliaceae) no Rio Itajaí-Açu, Santa Catarina



Foto: Juliana Marcia Rogalski

Introdução

A família Bromeliaceae Juss. é composta por 2.885 espécies e 56 gêneros (Luther, 2000). Estima-se que aproximadamente 40% das espécies conhecidas e 73% dos gêneros possam ser encontrados no Brasil (Leme e Marigo, 1993).

Bromeliaceae é uma das poucas famílias em que a polinização por vertebrados predomina sobre a entomofilia (Sazima *et al.*, 2000), sendo a ornitofilia encontrada na maioria das espécies (Sazima *et al.*, 1995, 1996; Kessler e Krömer, 2000; Sazima *et al.*, 2000; Siqueira-Filho e Machado, 2001; Nara e Webber, 2002; Canela e Sazima, 2003; Kaehler *et al.*, 2005; Siqueira-Filho e Machado 2006, Vosgueritchiam e Buzato, 2006). A melitofilia (Siqueira Filho, 1998; Wendt *et al.*, 2001, 2002; Araújo *et al.*, 2004) e a quiropterofilia (Sazima *et al.*, 1989; Sazima *et al.*, 1995) também ocorrem. Além disso, algumas espécies visitadas por beija-flores também apresentam visitação de insetos e/ou morcegos (Kessler e Krömer, 2000; Varassin, 2002; Canela e Sazima, 2005).

Com relação ao sistema reprodutivo, na família Bromeliaceae a maioria das espécies é autocompatível (McWilliams, 1974; Martinelli, 1994; Siqueira-Filho e Machado, 2001; Wendt *et al.* 2001, 2002; Paggi *et al.*, 2007) e algumas espécies são auto-incompatíveis (Nara e Webber, 2002; Canela e Sazima, 2003; Vosgueritchiam e Buzato, 2006) ou são parcialmente auto-incompatíveis (Canela e Sazima, 2005).

A subfamília Pitcarnioideae possui 16 gêneros (Forzza, 2001) e 678 espécies (Smith e Downs, 1974). Apesar da grande diversidade de atributos florais e de sistemas de polinização (Benzing, 2000), existem poucos estudos (Vogel, 1969; Varadarajan e Brown, 1988; Sazima *et al.*, 1989; Bernardello *et al.*, 1991; Stiles e Freeman, 1993; Wendt *et al.*, 2001, 2002; Forzza *et al.* 2003; Ramalho *et al.*, 2004; Vosgueritchian e Buzato, 2006) nesta subfamília.

O gênero *Dyckia* pertence à subfamília Pitcarnioideae, é restrito ao sudeste da América do Sul e compreende cerca de 120 espécies (Luther e Sieff, 1996). Neste gênero, a estrutura reprodutiva e a pigmentação floral sugerem dependência quase completa de insetos (Benzing, 1980; Varadarajan e Brown, 1988). Porém, os poucos estudos existentes neste gênero indicam espécies de beija-flor como principais polinizadores (Bernardello *et al.*, 1991; Vosgueritchian e Buzato, 2006).

A réofita *Dyckia brevifolia* Baker ocorre nas margens e ilhas rochosas do Rio Itajaí-Açu, formando populações disjuntas num percurso que se estende de Lontras a Blumenau, SC (Capítulo 3). No Brasil, não existem informações sobre a biologia reprodutiva de espécies que

ocorrem neste ambiente. Assim sendo, este trabalho teve como objetivos principais estudar o sistema reprodutivo e a disponibilidade de recursos florais, bem como, registrar os visitantes florais de *Dyckia brevifolia*.

Material e métodos

O presente estudo foi conduzido, nos meses de novembro de 2005 a janeiro de 2006, e de outubro de 2006 a fevereiro de 2007, em duas populações naturais (22J 0651906, 7002176; 22J 0658960, 7001402) de *Dyckia brevifolia*, na localidade de Subida, Apiúna, Santa Catarina.

Fenologia e características florais

O padrão fenológico da espécie em nível de indivíduo e em nível populacional foi determinado conforme as classificações de Gentry (1974) e Newstrom e Frankie (1994), respectivamente.

Em 30 flores, sendo 10 em cada posição (ápice, meio e base) da inflorescência, com auxílio de um paquímetro, foram feitas as seguintes medições: tamanho da flor, comprimento do tubo funcional da corola, diâmetro da abertura do tubo da corola, lobo da corola, comprimento do estame (filete + antera) e do gineceu (desde a inserção do ovário até o ápice do estigma). Para análise destes dados, foram utilizadas estatísticas descritivas (média e desvio padrão).

Em 30 inflorescências ao longo da área de estudo foi realizada contagem do número de flores e posteriormente do número de frutos formados por inflorescência. Em 10 destas foram escolhidos, ao acaso, três frutos do ápice, do meio e da base de cada inflorescência. Nestes frutos foi realizada contagem do número de sementes por loco/fruto e do número total de sementes por fruto. Para análise destes dados, foram utilizadas estatísticas descritivas (média e desvio padrão). Para verificar possíveis diferenças no número médio de sementes por loco e por fruto, em cada posição da inflorescência, foram aplicados à análise de variância e o teste Student-Newman-Keuls (SNK) de separação de médias, com $\alpha = 0,05$.

O horário de antese e a duração floral foram observados a partir de 30 botões florais marcados, em pré-antese. A seqüência de abertura das flores na inflorescência e o número de flores abertas/inflorescência/dia foram registrados a partir de 50 inflorescências, distribuídas ao longo da área de estudo.

A receptividade estigmática foi testada utilizando o método de atividade da catalase, com peróxido de hidrogênio (10V) (Zeisler 1938).

Para avaliar o efeito da remoção do néctar foram marcadas 30 flores (10 indivíduos), sendo realizadas medições (nove, 12, 15 e 18 horas) no primeiro e segundo dia de antese. Também foram marcadas 30 flores como controle, onde a remoção do néctar foi feita somente no final da antese. Em todos os casos foram utilizados microcapilares (5 µl) e a transformação do volume de néctar de centímetros para microlitros foi feita através de regra de três simples. A concentração de açúcar total no néctar foi avaliada com a utilização de um refratômetro portátil, com escalas de zero a 50 graus BRIX. Para análise dos dados do volume e concentração do néctar foram utilizadas estatísticas descritivas (média, desvio padrão e intervalo de confiança).

Para a quantificação dos grãos de pólen foram analisadas cinco flores de plantas distintas. Foram retiradas aleatoriamente quatro anteras por flor e armazenadas individualmente em tubos de eppendorf de 1ml. Estas foram maceradas e diluídas em 500µl de ácido láctico, concentração de 85%. Posteriormente, foi retirada uma amostra de 1,5µl de cada flor amostrada, totalizando quatro repetições por flor. Cada amostra foi colocada em uma lâmina e os grãos de pólen foram contados sob microscópio óptico (100X). A quantidade de grãos de pólen de cada antera foi estimada conforme Petri (1976), e o número de grãos de pólen por flor foi estimado através da multiplicação do número médio de grãos de pólen por antera pelo número de anteras por flor.

O número de óvulos foi determinado a partir de cinco flores. Os carpelos foram cortados longitudinalmente e analisados em estereomicroscópio (16X), sendo contados o número de óvulos por loco e por flor. Foram calculados a média e o desvio padrão para o número de óvulos por loco e por flor. A razão pólen/óvulo (P/O) foi calculada de acordo com Cruden (1977).

Sistema reprodutivo

Para caracterizar o sistema reprodutivo foram realizados, em 2005 e 2006, cinco tratamentos: agamospermia, autopolinização espontânea e manual, polinização cruzada (xenogamia) e polinização livre (controle). Em cada uma das 50 plantas foram marcadas cinco flores, sendo utilizada uma para cada tratamento.

Em todos os tratamentos, exceto polinização livre, as flores foram ensacadas em pré-antese. Para o tratamento agamospermia as flores foram emasculadas. Para o tratamento autopolinização espontânea as flores não foram manipuladas e para autopolinização manual o

pólen da própria flor foi depositado sobre seu estigma. Para polinização cruzada as flores foram emasculadas e foi depositado o pólen proveniente de flores de outro grupo de plantas. A avaliação do sucesso reprodutivo foi feita 30 dias após realização dos experimentos, sendo registrado o número de frutos formados (*fruit set*). Para verificar se o número de frutos formados diferiu do controle foi elaborada uma tabela de contingência e aplicado o teste Qui-quadrado (χ^2 ; $p < 0,05$) (Steel e Torrie, 1980).

Em 10 dos frutos formados em cada tratamento, citado anteriormente, foi efetuada contagem do número de sementes. Os testes de germinação de sementes oriundas dos tratamentos de polinização foram conduzidos em germinador, com temperatura (25°C) e fotoperíodo (14 horas de luz) controlados, no Laboratório de Sementes Florestais (LASEF/UFSC). O delineamento experimental utilizado foi o de blocos inteiramente casualizados com quatro repetições, com 100 sementes cada. Sementes com emissão de radícula foram consideradas germinadas. Para verificar possíveis diferenças no número médio de sementes e no número médio de sementes germinadas em cada tratamento foram aplicados à análise de variância e o teste SNK de separação de médias, com $\alpha = 0,05$.

Visitantes florais

Os visitantes florais foram observados diretamente ou com auxílio de binóculo no período das seis às 20 horas, totalizando 60 horas de observação. Durante as sessões de visitas, foram registrados: período, recurso coletado e comportamento dos visitantes florais. Os beija-flores foram identificados através de fotografias e os insetos foram coletados e depositados no Laboratório de Entomologia Agrícola/CCA/UFSC.

Resultados

Fenologia e características florais

Em 2005 o período de floração iniciou no mês de novembro estendendo-se até o final de janeiro de 2006, com pico de floração em dezembro. Em 2006 iniciou em outubro estendendo-se até janeiro, com pico de floração em novembro. Assim, *D. brevifolia* se enquadra no padrão de floração anual (Newstrom e Frankie, 1994). Em uma mesma inflorescência ocorreu a sobreposição das feno-fases (botões, flores abertas, frutos).

Na Tabela 1 são apresentadas medidas de tamanho (média e desvio padrão) da flor e dos verticilos florais de *D. brevifolia*. As flores são pediceladas e apresentam formato tubular, medindo, em média, 14,9 mm ($s \pm 0,7$) de comprimento. Cada flor é constituída por um

perianto, formado por três sépalas amarelas com ápice esverdeado e por três pétalas amarelas, estas imbricadas formando um tubo funcional, o qual mede 7,9 mm ($s \pm 0,7$) de comprimento; seis estames, sendo os filetes conatos na base formando um tubo filментар; e um gineceu trilocular, com estigma trifido conduplicado espiral (Figura 1). O diâmetro médio de abertura das flores foi de 5,6 mm ($s \pm 0,5$). Foi constatada a presença de um nectário extranupcial em cada sépala de *D. brevifolia*, o qual apresentava secreção em forma de gotícula, porém, não foram registrados visitantes nestes nectários.

Tabela 1. Tamanho médio e desvio padrão (mm) da flor e dos verticilos florais ($n = 30$) de *Dyckia brevifolia* Baker. Rio Itajaí-Açu, SC.

Verticilo floral	Média (mm)	Desvio padrão (mm)
Flor	14,9	0,7
Lobos da corola	6,8	0,6
Tubo	7,9	0,7
Diâmetro de abertura	5,6	0,5
Gineceu	8,4	0,5
Estame	12,4	0,7
Sépalas	8,9	0,5
Bráctea floral	9,8	0,6

As sementes de *D. brevifolia* são aladas (Figura 1) e mediram cerca de 3 mm de comprimento. Após a deiscência dos frutos a maioria das sementes permanecia próxima à planta-mãe, sendo posteriormente carregada, pela chuva, para o rio.

As rosetas emitiram lateralmente uma inflorescência racemosa, raramente duas. A inflorescência apresentou comprimento médio de 92 cm ($s \pm 16,6$), sendo que as flores estão dispostas em sua porção final 58 cm ($s \pm 0,8$) ($n = 30$) e que o restante do comprimento corresponde ao escapo floral. Cada inflorescência apresentou, em média, 60,4 flores ($s \pm 14,5$), variando de 28 a 92, e o número de frutos produzidos variou de 28 a 83, com média de 58,3 ($s \pm 13,3$). A relação fruto/flor, nestas inflorescências, foi de 0,97 ($n=30$). O número médio de sementes por fruto foi de 129,6 ($s \pm 24,3$) e o número médio de sementes por loco/fruto foi de 43,2 ($s \pm 8,1$). Portanto, cada inflorescência produziu, em média, 7.555,7 sementes.

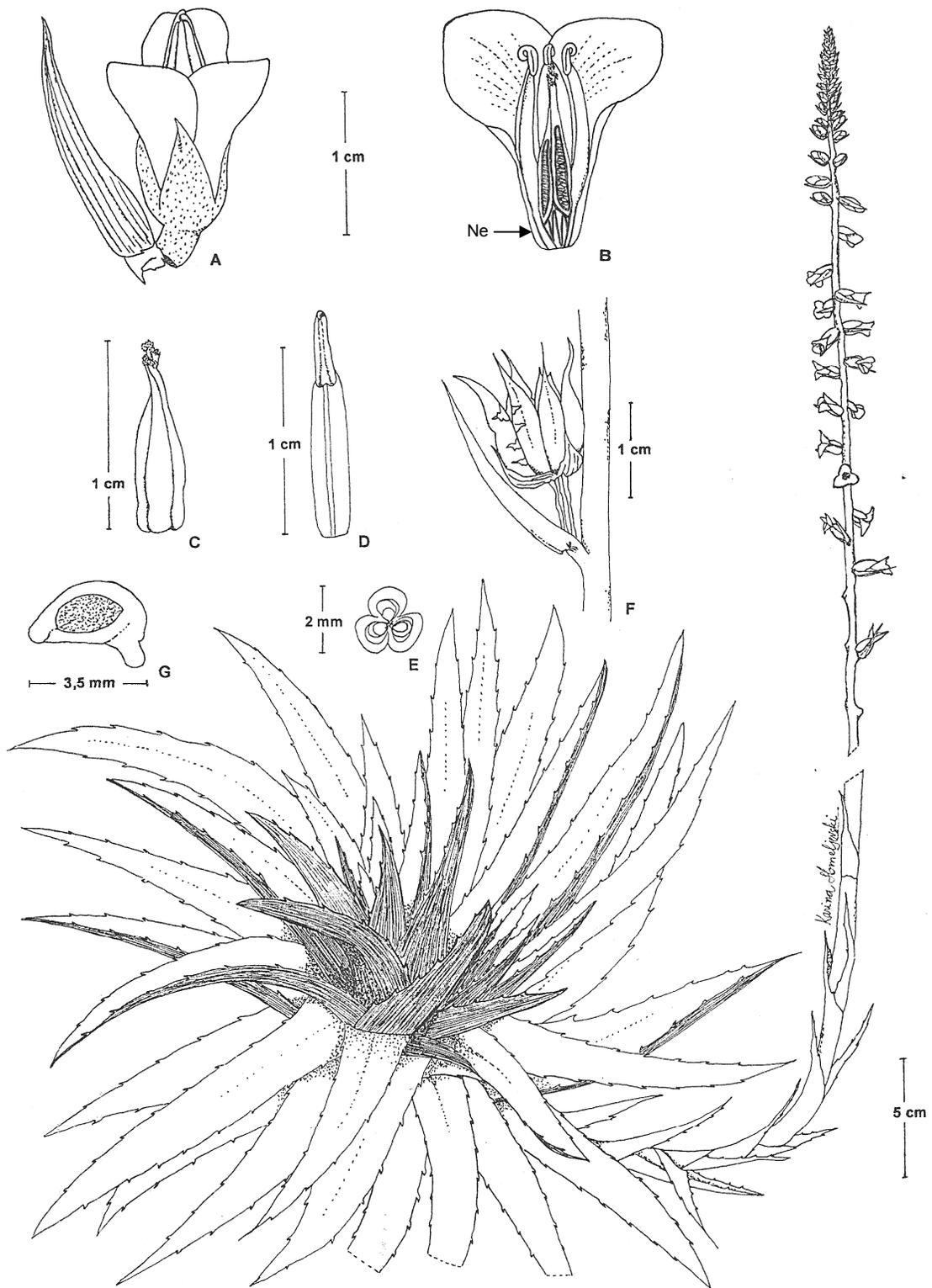


Figura 1. *Dyckia brevifolia*. A. Flor; B. Corte longitudinal, indicando nectário extranucial (Ne); C. Estigma; D. Estame; E. Ovário; F. Fruto aberto; G. Semente. Estampa K.V. Hmeljevski.

O número médio de sementes por fruto e o número médio de sementes por loco/fruto foram menores nos frutos do ápice e não diferiram entre frutos do meio e da base da inflorescência (Tabela 2).

Tabela 2. Número médio de sementes por fruto e por loco em frutos do ápice, meio e base das inflorescências de *Dyckia brevifolia* Baker. Rio Itajaí-Açu, SC.

Posição	Sementes/fruto (n=50)		Sementes/loco/fruto (n=50)	
	Média	Desvio Padrão	Média	Desvio Padrão
Ápice	101,7a*	12,1	33,9a	4,6
Meio	140,9b	12,61	47,0b	4,7
Base	146,3b	10,0	48,8b	4,1
Média	129,6	24,3	43,2	8,1

*médias seguidas da mesma letra não diferem entre si pelo teste SNK ($\alpha=0,05$), comparação na coluna.

As flores de *D. brevifolia* apresentaram abertura ao longo do dia, desde o início da manhã até o crepúsculo, e duração de cerca de um dia e meio (n = 30 inflorescências). A abertura das flores ocorreu no sentido da base para o ápice da inflorescência e o número de flores abertas/dia por inflorescência variou de três a nove, com média de 6,8 ($s \pm 1,2$; n = 50). Cada inflorescência apresentou duração de aproximadamente 15 dias. Assim, a estratégia de floração, em nível de indivíduo, é do tipo “steady state” (Gentry 1974).

O estigma encontra-se receptivo durante toda antese floral. Na fase de botão as anteras encontram-se levemente acima do estigma. Juntamente com a antese floral ocorre a deiscência das anteras, em sentido longitudinal e voltada ao estigma. Com a deiscência as anteras curvam-se no sentido externo da flor, o que as deixa na mesma altura do estigma. O pólen permaneceu disponível somente no primeiro dia de antese floral, devido à coleta dos visitantes florais. O número médio de grãos de pólen por flor foi de 424.200 e o número médio de óvulos por flor foi de 150,4 ($s \pm 9,2$). A razão pólen/óvulo foi de 2.820,5:1.

O néctar é produzido num nectário septal, fica acumulado na base da corola e pode ser acessado através de passagens entre os filamentos dos estames. No primeiro dia de antese floral há um aumento no volume de néctar, ocorrendo diminuição ao entardecer. No início do segundo dia há um grande acúmulo de néctar (9 horas), após ocorre uma diminuição no volume à medida que a flor vai envelhecendo e às 18 horas do segundo dia as flores não produziram mais néctar (Figura 2), sendo que muitas já tinham senescido. O volume de néctar produzido não diferiu entre flores de primeiro e segundo dia, ocorrendo um maior acúmulo às 9 horas do segundo dia (Figura 3).

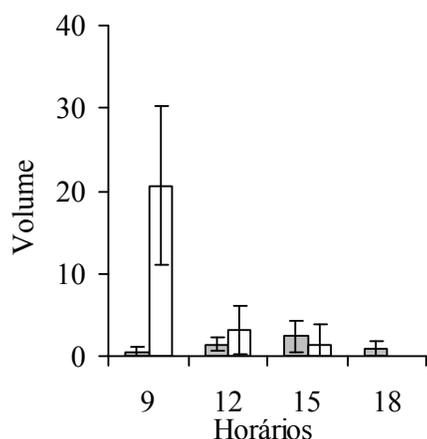


Figura 2. Volume de néctar (μl) produzido em diferentes horários durante a antese floral de *Dyckia brevifolia* Baker ($n=30$). Valores médios \pm intervalo de confiança; ■ 1º dia, □ 2º dia.

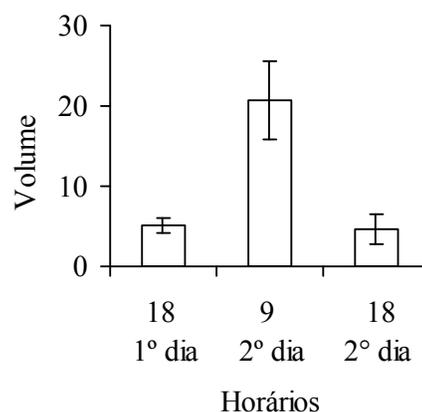


Figura 3. Volume de néctar (μl) produzido em diferentes horários durante a antese floral de *Dyckia brevifolia* Baker ($n=30$). Valores médios \pm intervalo de confiança. 18 horas 1º dia = somatório do néctar produzido as 9, 12, 15, e 18 h; 9 horas 2º dia = volume de néctar acumulado entre as 18 h do 1º dia e as 9 h do 2º dia; 18 horas 2º dia = somatório do volume de néctar das 12, 15 e 18 h do 2º dia.

A concentração do néctar foi maior no primeiro dia de antese, exceto no horário das nove horas em que não diferiu (Figura 4). No primeiro dia de antese a concentração do néctar variou de 21,8 (IC = \pm 6,4) (9 horas) a 35,5 (IC = \pm 6,6) (18 horas) e no segundo dia variou de 19,4 (IC = \pm 3,0) (9 horas) a 22,1 (IC = \pm 8,2) (15 horas) (Figura 4).

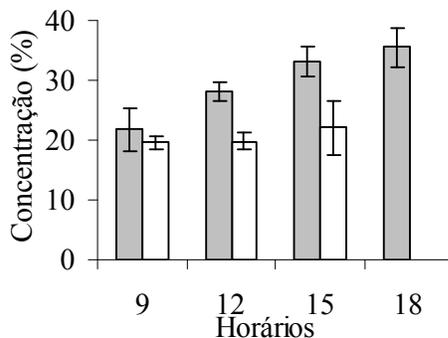


Figura 4. Concentração do néctar (%) em diferentes horários da antese floral de *Dyckia brevifolia* Baker ($n=30$). Valores médios \pm intervalo de confiança; ■ 1º dia, □ 2º dia.

Em *D. brevifolia* a produção de néctar é maior com a constante remoção de néctar, porém a concentração é maior sem a remoção (controle) (Tabela 3).

Tabela 3. Volume (μl) e concentração (%) do néctar em bromélias do gênero *Dyckia*. Valores indicam média \pm um intervalo de confiança.

Espécie	Volume acumulado médio		Concentração média (%)		Fonte
	com remoção*	controle	com remoção	controle	
<i>Dyckia brevifolia</i>	30,5 \pm 5,3 (n = 30)	14,2 \pm 3,3 (n = 30)	25,7 \pm 2,4 (n = 30)	39,9 \pm 3,8 (n = 30)	Presente estudo
<i>Dyckia floribunda</i>	5,28 (n = 25)	6,3 (n = 13)	25,13 (n = 25)	33,9 (n = 13)	
<i>Dyckia ragonesei</i>	74,01 (n = 28)	43,2 (n = 15)	27,23 (n = 28)	45,2 (n = 15)	Galetto e Bernardello (1992) Galetto e Bernardello (1992)

* somatório do volume de néctar produzido durante a antese.

Sistema reprodutivo

Com relação ao sistema reprodutivo os resultados indicaram que *D. brevifolia* é autocompatível e que a agamospermia pode ocorrer. A porcentagem de formação de fruto por tratamento (n = 50) variou de 71 (agamospermia) a 98% (polinização livre) (Tabela 4). Nos dois anos de avaliação, o tratamento agamospermia apresentou menor formação de frutos que a polinização livre (controle) ($\chi^2 = 14,58$ em 2005 e $\chi^2 = 13,25$ em 2006; $p < 0,05$) e os demais tratamentos não diferiram do controle (Tabela 4).

O número médio de sementes por fruto e a porcentagem média de sementes germinadas foram menores no tratamento agamospermia e não diferiram entre os demais tratamentos (Tabela 4). Além disso, em média, 20% dos frutos agamospérmicos desenvolveram apenas um ou dois carpelos.

Tabela 4. Porcentagem (%) de frutos formados, número médio de sementes por fruto e porcentagem (%) de sementes por tratamento de polinização de *Dyckia brevifolia* Baker em dois anos de estudo (2005 e 2006). Rio Itajaí-Açu, SC.

Tratamentos	% de frutos formados/tratamento (n = 50/tratamento)		N° de sementes/fruto (n = 10/tratamento)		% média de sementes germinadas/tratamento (4x100/tratamento)	
	2005	2006	2005	2006	2005	2006
	Agamospermia	70*	72	89,5 a**	80,3 a	79,8 a
Autopolinização espontânea	96	92	113,4 b	112,6 b	94,3 b	93,6 b
Autopolinização manual	90	92	133,6 b	135,5 b	90,8 b	93,1b
Polinização cruzada	96	92	131,3 b	133,4 b	93,3 b	92,8 b
Polinização livre	98	98	130,4 b	137,6 b	96,5 b	95,2 b

* χ^2 significativos ($p < 0,05$); **médias seguidas da mesma letra não diferem entre si pelo teste SNK ($\alpha = 0,05$), comparação na coluna.

Visitantes florais

Na Tabela 5 são apresentados os visitantes florais de *D. brevifolia*, o(s) recurso(s) coletado(s), o número e o(s) horário(s) de visitas de cada visitante floral e na Figura 5 são mostrados alguns visitantes.

Tabela 5. Número e horário de visitas, recurso floral coletado por visitante floral da reófito *Dyckia brevifolia* Baker (Bromeliaceae). Rio Itajaí-Açu, SC.

Ordem	Família	Espécie	Recurso coletado	Nº de visitas (%)	Horários de visitas
Coleoptera	Chrysomelidae	<i>Diabrotica speciosa</i> Germar (Diabroticinae)	pólen	*	8-18
		Não identificada	néctar	8 (2,2)	9-15
Hymenoptera	Apidae	<i>Apis mellifera</i> Lepeletier (Apinae)	néctar e pólen	*	7-19
		<i>Bombus (Fervidobombus) atratus</i> Franklin (Bombinae)	néctar e pólen	10 (2,8)	9-15
		<i>Bombus (Fervidobombus) morio</i> Swederus (Bombinae)	néctar e pólen	4 (1,1)	9-11
		<i>Trigona spinipes</i> Fabricius (Trigoninae)	néctar e pólen	*	7-19
		<i>Centris</i> sp. (Centridini)	pólen	10 (2,8)	9-17
Anthophoridae	<i>Xylocopa</i> (<i>Neoxylocopa</i>) <i>brasilianorum</i> (Xylocopinae)	<i>brasilianorum</i> Linnaeus	néctar e pólen	18 (5,0)	10-16
Lepidoptera	Halictidae	<i>Augochloropsis</i> sp. (Halictinae)	pólen	3 (0,8)	15-16
		<i>Dialictus</i> sp. (Halictinae)	pólen	6 (1,7)	13-15
		Espécie não identificada	néctar	1 (0,3)	13-14
		<i>Urbanus</i> sp. 1 (Pyrginae)	néctar	30 (8,3)	8-15
		<i>Urbanus</i> sp. 2 (Pyrginae)	néctar	6 (1,7)	9-11
Trochiliformes	Trochilidae	Espécie não identificada	néctar	18 (5,0)	9-17
		<i>Riodina lycisca</i> Hewitson (Riodininae)	néctar	6 (1,7)	13-17
		<i>Parides</i> sp. (Papilioninae)	néctar	2 (0,6)	9-10
Passeriformes	Emberizidae	<i>Amazilia versicolor</i> Vieillot (Trochilinae)	néctar	236 (65,4)	6-19
		<i>Phaethornis eurynome</i> Lesson (Phaethornithinae)	néctar	1 (0,3)	6-7
		<i>Coereba flaveola</i> Linnaeus (Coerebinae)	néctar	2 (0,6)	6-7

* presentes durante todos os horários de visitas.

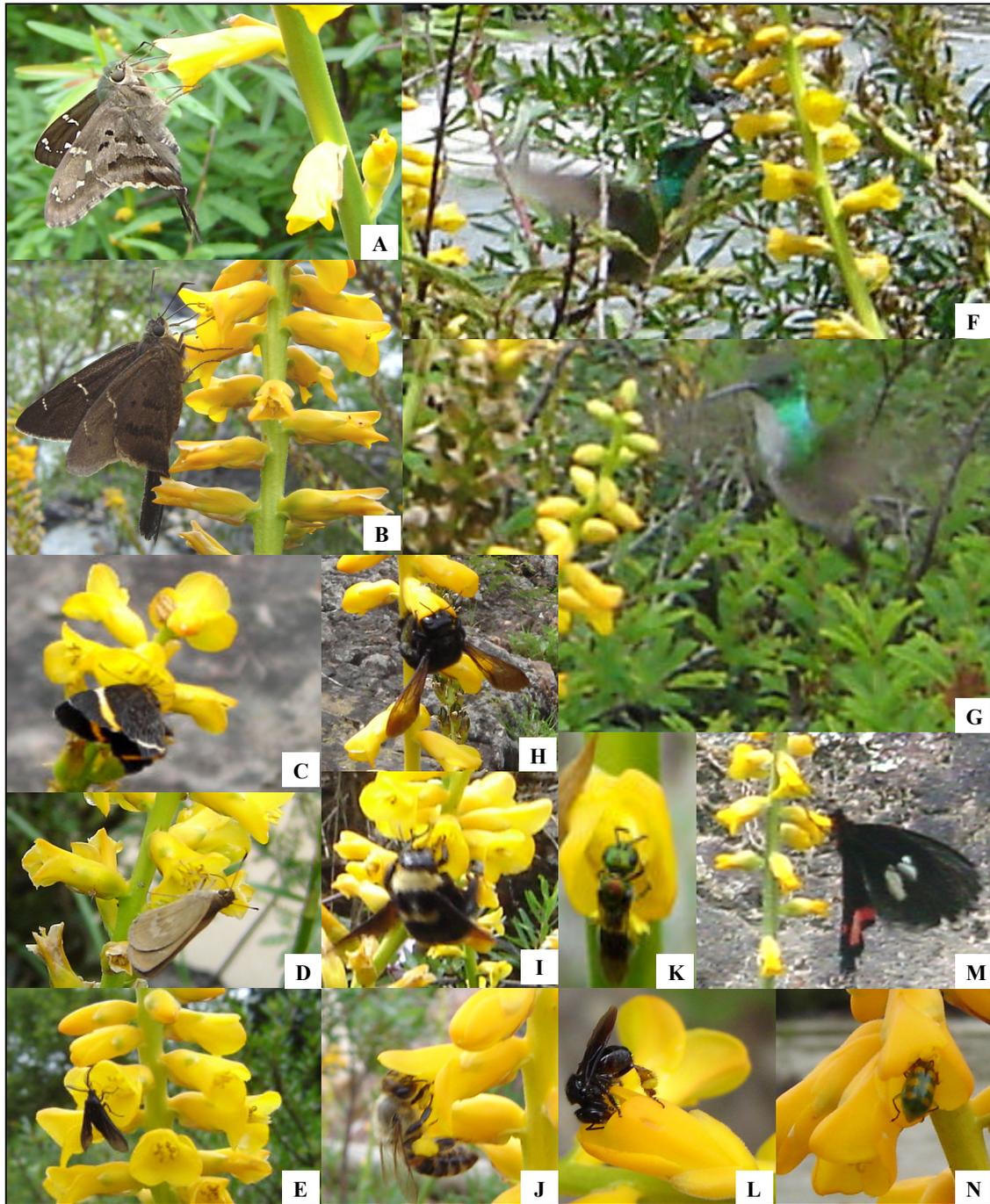


Figura 5. Visitantes florais de *Dyckia brevifolia* Baker (Bromeliaceae). Rio Itajaí-Açu, SC. A. *Urbanus* sp.1 B. *Urbanus* sp.2; C. *Riodina lycisca*; D. Hesperidae sp.; E. Arctiidae sp.; F e G. *Amazilia versicolor*; H. *Xylocopa brasilianorum*; I. *Bombus atratus*; J. *Apis mellifera*; K. *Augochloropsis* sp.; L. *Trigona spinipes*; M. *Parides* sp.; N. *Diabrotica speciosa*.

As espécies de borboletas (Hesperiidae) possivelmente são visitantes oportunistas, pois apresentam probóscide longa em relação ao tubo floral, não contactando o estigma. As demais espécies de borboletas apresentaram visitas esporádicas, em um único dia. *Coereba flaveola* e *Phaethornis eurynome* também foram considerados visitantes esporádicos e oportunistas. O coleóptero *Diabrotica speciosa* consumia principalmente a corola de *D. brevifolia* e, por vezes, pólen, porém não foi observado contactando o estigma.

A abelha *Trigona spinipes* foi o visitante mais freqüente e abundante de *Dyckia brevifolia*, podendo ser encontrada em praticamente todas as inflorescências. A espécie permanecia um longo tempo na mesma flor ou inflorescência, raramente se movimentando entre as plantas. Na maior parte do tempo coletava pólen e não tocava o estigma e, por vezes, cortava algumas anteras, mas quando coletava néctar depositava pólen na cabeça e tocava o estigma efetuando a polinização. *T. spinipes* apresentou comportamento agressivo afastando outras espécies de abelhas (*Bombus*, spp. e *Xylocopa brasiliatorum*), assim como espécies de borboleta, durante as visitas ou mesmo durante o vôo.

A abelha *Apis mellifera* também foi um visitante muito freqüente e abundante. A espécie visitava flores da mesma inflorescência e do mesmo grupo de plantas e também apresentou comportamento agressivo em relação às outras espécies de abelhas.

As abelhas *Xylocopa brasiliatorum*, *Bombus atratus* e *B. morio* apesar de apresentarem comportamento adequado à polinização, apresentaram baixa freqüência de visitação. Estas abelhas introduziam a cabeça e o primeiro par de pernas na corola para coletar néctar e pólen. *Centris* sp., *Augochloropsis* sp., e *Dialictus* sp. foram observadas coletando pólen, porém sem contactar o estigma.

Amazilia versicolor apresentou o maior número de visitas (cerca 65%), com intervalos entre 10-30 minutos, bem como, um padrão de visitas do tipo “trap-line”. A espécie realizou visitas legítimas, depositando pólen no bico, onde visitava mais de uma flor em cada inflorescência e mais de uma inflorescência em cada grupo de plantas, porém, em cada visita, visitava praticamente todas as inflorescências da área.

Também foi observado que após as visitas *A. versicolor*, *Bombus*, spp. e *X. brasiliatorum* visitavam outras populações da espécie, próximas as áreas de estudo.

Discussão

O padrão de floração anual (Newstrom *et al.*, 1994) em nível populacional, assim como a estratégia de florescimento individual, caracterizada pelo padrão “steady state”

(Gentry, 1974) apresentados por *D. brevifolia* são comuns em espécies ornitófilas de Bromeliaceae (Araújo *et al.*, 1994; Sazima *et al.*, 1996; Martinelli, 1997; Siqueira-Filho e Machado, 2001; Canela e Sazima, 2003). Porém, *D. tuberosa*, polinizada por beija-flores, apresentou padrão de floração subanual (Vosgueritchian e Buzato, 2006). O padrão “steady state” também foi observado em *Canistrum aurantiacum* E. Morren (Siqueira Filho e Machado, 2001) e em *Aechmea lindenii* (E. Morren) Baker, esta somente em ambiente florestal (Lenzi *et al.*, 2006).

O padrão de abertura das flores no sentido da base para o ápice da inflorescência também ocorre nas reófitas *D. distachya* Hassler e *D. ibiramensis* Reitz (obs. pes.) e em *D. tuberosa* (Vosgueritchian e Buzato, 2006). No entanto, em *D. encholorioides* (Gaudich.) Mez a abertura inicia no meio da inflorescência, ocorrendo de forma centrífuga (Reitz, 1983).

A razão pólen/óvulo (Cruden, 1977), enquadra *D. brevifolia* como xenogâmica facultativa, o que corrobora os resultados encontrados para o sistema reprodutivo da espécie. A espécie *D. distachya* apresentou uma razão bastante similar (2.945:1), sendo também enquadrada nesta categoria (K.V. Hmeljevski e L.H.G. Bento, dados não publicados).

A espécie *D. brevifolia* é autocompatível, o que corrobora os resultados encontrados para espécies com distribuição restrita (Karron, 1987; Hamrick e Godt, 1989; Hamrick *et al.*, 1991; Cole, 2003). Por outro lado, *D. ferox* e *D. tuberosa* são auto-incompatíveis (Bianchi *et al.*, 2000; Vosgueritchian e Buzato, 2006). Contudo, segundo Benzing (1980), a autocompatibilidade e a auto-incompatibilidade coexistem num mesmo gênero. Na subfamília Pitcarnioideae, as espécies *Pitcairnia flammea*, *P. corcovadensis* e *P. albiflos* são autocompatíveis (Wendt *et al.*, 2002).

Os resultados (*fruit set*, número de sementes/fruto, germinação de sementes) indicaram que, além de autocompatível, *D. brevifolia* pode apresentar agamospermia. Na subfamília Pitcarnioideae a agamospermia pode ocorrer em *Pitcairnia corcovadensis* (32%) e *P. flammea* (10,5%), mas não ocorre em *P. albiflos* (Wendt *et al.*, 2002).

As flores de *D. brevifolia* apresentaram antese ao longo do dia e duração de um dia e meio. A mesma duração foi registrada para *D. floribunda*, enquanto *D. ragonesei* apresentou duração de três dias, ambas apresentando antese desde o início da manhã até o crepúsculo (Galletto e Bernardello, 1992). Já as flores de *D. tuberosa* apresentaram duração de um dia e a antese ocorreu no início da manhã (Vosgueritchian e Buzato, 2006).

As flores apresentaram cerca de 15 mm de comprimento e formato tubular, o que sugere a visitação de beija-flores. Porém, o diâmetro de abertura das flores foi, em média, de $5,6 \pm 0,5$ mm, o que permite o acesso, além de beija-flores, de outros visitantes, como insetos

(Faegri e van der Pijl, 1980). A coloração amarela sugere atração para abelhas (Faegri e van der Pijl, 1971). Portanto, a espécie poderia atrair beija-flores e insetos, o que foi evidenciado. Como a espécie ocorre sobre rochas expostas, onde a temperatura é elevada, possivelmente o tubo filamentar, formado pelos filetes conatos, ajuda a evitar a evaporação do néctar. Filetes conatos são típicos do gênero *Dyckia* e possivelmente ajudam a diminuir a evaporação do néctar, visto que o gênero ocorre em ambientes xéricos (Benzing 2000).

A secreção de néctar foi contínua desde o início até o final da antese (Figura 2), o mesmo foi observado em seis espécies argentinas de Pitcarnioideae, das quais duas pertencem ao gênero *Dyckia* (Galletto e Bernardello, 1992). A concentração média de néctar encontrada foi similar a *D. floribunda* Griseb., *D. ragonesei* Castellanos (Galletto e Bernardello, 1992) e *D. tuberosa* (Vosgueritchian e Buzato, 2006), assim como em outras espécies de Bromeliaceae polinizadas por beija-flores (Araújo *et al.*, 1994; Martinelli, 1994). Concentrações similares foram encontradas em espécies polinizadas por beija-flores (Baker, 1975; Pyke e Waser, 1981; Buzato, 1995).

A remoção de néctar (Tabela 3) parece estimular sua produção, pois flores sem remoção (controle) produziram menos néctar, portanto, o consumo de néctar pelos visitantes pode ser um estímulo a produção do mesmo. O volume médio de néctar secretado está mais associado a espécies polinizadas por beija-flores, pois bromélias polinizadas por abelhas secretam pouco néctar (Siqueira-Filho 1998; Almeida *et al.* 2004; Siqueira-Filho e Machado 2006). No controle a concentração de açúcar foi maior do que nas flores com remoção, o que pode estar associado à evaporação, devido às altas temperaturas ambientais (rocha exposta).

A presença de nectários extranupciais foi constatada nas sépalas de *D. brevifolia*, porém não foram registrados visitantes. Em outras espécies deste gênero há registro de nectários extranupciais e de interação formiga-planta (Forzza, 1997; Vesprini *et al.* 2003; Vosgueritchian e Buzato, 2006). Conforme Benzing (2000), a presença de nectários extranupciais serve como atrativo aos herbívoros e pilhadores de néctar.

As diferenças, encontradas neste estudo, entre o número de sementes nas posições (ápice, meio e base) da inflorescência poderiam estar relacionadas a um número diferencial de óvulos, pois Vosgueritchian e Buzato (2006) registraram em *D. tuberosa* um maior número de óvulos nas flores basais do que nas flores apicais. Apesar das sementes de *D. brevifolia* serem aladas, o que sugere dispersão pelo vento (anemocoria), após deiscência dos frutos, as sementes caíam e permaneciam próximas a planta-mãe. Em dias de chuva, muitos freqüentes no período de reprodução da espécie, as sementes eram carreadas para o rio. Portanto, sugere-

se que a hidrocoria seja a principal forma de dispersão de sementes. Caso a anemocoria ocorra deve se restringir ao local em que foi produzida ou áreas próximas.

A espécie *D. brevifolia* se caracterizou por apresentar visitação tanto de beija-flores como insetos, principalmente abelhas e borboletas (Tabela 6). O mesmo foi evidenciado em outras espécies deste gênero (Bernardello *et al.*, 1991), bem como em *Hohenbergia ridleyi* (Baker) Mez (Siqueira-Filho, 1998). Na Estação Biológica de Santa Lúcia, Santa Teresa, ES, 17% das espécies de bromélias apresentaram polinização por beija-flores, abelhas e borboletas (Varassin, 2002). De acordo com Feinsinger (1976), a manutenção da diversidade em ambientes tropicais pode ocorrer por diversificação de nicho, envolvendo, por exemplo, a partilha de recurso alimentar.

A maioria das rosetas da espécie está disposta em grupos, os quais devem ser constituídos principalmente por *ramets*, devido à propagação clonal (Capítulo 3). Portanto, como a espécie é autocompatível, além da autopolinização, a geitonogamia poderia ocorrer através de cruzamentos entre flores do mesmo *ramet* e entre flores de diferentes *ramets* do mesmo *genet*.

As borboletas (Hesperiidae) foram consideradas pilhadoras de néctar, pois apresentam probóscide comprida em relação ao tubo floral de *D. brevifolia* e não tocam seu estigma. Os Hesperidae também não foram considerados polinizadores de *Hohenbergia ridleyi*, por possuírem probóscide muito comprida em relação ao tubo floral (Siqueira Filho, 1998). Em *Canistrum auratiacum* os lepdópteros foram considerados ineficientes pela baixa frequência, comportamento e morfologia do corpo (Siqueira Filho e Machado, 2001). Duas espécies do gênero *Heliconius* foram consideradas polinizadoras potenciais de *Aechmea lindenii* (E. Morren) Baker (Lenzi *et al.*, 2006).

A abelha *T. spinipes* permanecia um longo tempo na mesma flor ou inflorescência de *D. brevifolia*. O mesmo foi evidenciado em espécies de *Pitcairnia* (Wendt *et al.*, 2001, 2002) e em *Bromelia antiacantha* (Canela e Sazima, 2005). Em *D. brevifolia*, *T. spinipes* somente tocava o estigma quando coletava néctar, nestas ocasiões, devido ao comportamento da espécie descrito anteriormente, a espécie promoveria a autopolinização ou a geitonogamia. *T. spinipes* apresentou comportamento antagonístico em relação às abelhas (*Xylocopa brasiliatorum* e *Bombus* spp.) e às borboletas. Em *Bromelia antiacantha* o comportamento agressivo de *T. spinipes* também afetou o padrão de visitas de *B. morio* e dos beija-flores (Canela e Sazima, 2005).

O coleóptero *D. speciosa*, as borboletas (Hesperiidae) e a abelha *T. spinipes* (quando coleta pólen) apesar de não contactarem o estigma poderiam ocasionar a polinização acidental

de *D. brevifolia*, visto que a espécie apresenta grande quantidade de pólen e a abertura das anteras é voltada para o estigma.

Apis mellifera promoveria principalmente a autopolinização e a geitonogamia, pois forrageou várias flores da mesma inflorescência ou inflorescências do mesmo grupo de plantas. As abelhas *A. mellifera* e *T. spinipes* reduzem os recursos florais de *D. brevifolia*, devido ao grande número e frequência de indivíduos coletando pólen. *A. mellifera* também pilhou pólen em *D. floribunda* (Bernardello *et al.*, 1991), o qual seria utilizado por abelhas nativas (Benzing, 2000). Conforme Canela e Sazima (2005), *T. spinipes* pode reduzir os recursos florais e o efeito sobre a produção de frutos de *Bromelia antiacantha* pode ser negativo, devido à perda de pólen.

A frequência (10-30 minutos) e o padrão de visitas do beija-flor *A. versicolor* indicaram esta espécie como principal polinizador de *D. brevifolia*. *A. versicolor* comumente visitava mais de uma flor em cada inflorescência e mais de uma inflorescência em cada grupo de plantas, o que promoveria a autofecundação e/ou a geitonogamia. Porém, visitava inflorescências de praticamente todos os grupos presentes na área, o que promoveria a xenogamia. A frequência de visitas registrada para esta espécie foi bem superior à encontrada em outras espécies de bromélias (Sluys e Stotz, 1995; Snow e Snow, 1986). *A. versicolor*, espécie típica de áreas abertas, também foi considerado o principal visitante de *Tillandsia stricta* e *T. geminiflora*, em capoeiras e áreas de mata secundária (Kaehler *et al.*, 2005). As abelhas *X. brasilianorum* e *Bombus* spp. podem ser consideradas polinizadores secundários de *D. brevifolia*. Portanto, a espécie é polinizada tanto por beija-flor como por abelhas.

As abelhas *X. brasilianorum* e *Bombus* spp., assim como *A. versicolor*, também visitavam populações próximas à área de estudo, indicando que pode ocorrer fluxo gênico via pólen entre populações.

O alto sucesso reprodutivo apresentado pela espécie (97% de formação de frutos e 96% de sementes viáveis) possivelmente decorre de sua autocompatibilidade, o que possibilita a ocorrência da autogamia, da geitonogamia e/ou da xenogamia. A autocompatibilidade apresentada por *D. brevifolia* e o comportamento dos visitantes florais indicaram que autopolinização e a geitonogamia têm maior probabilidade de ocorrência, ambas as formas tendem a diminuir a diversidade presente ao longo das gerações (endogamia). Por outro lado, existe a possibilidade de ocorrência da xenogamia, a qual pode gerar diversidade.

A reófito *D. brevifolia* também apresenta apomixia (agamospermia e propagação clonal). A apomixia apesar de não gerar diversidade pode ser importante para manter os níveis

de diversidade já existentes, principalmente devido à autocompatibilidade da espécie (endogamia). Entretanto, apesar do alto percentual de formação de frutos e sementes viáveis através da agamospermia, o número, a diversidade e o comportamento dos visitantes florais indicaram que a polinização e a fecundação ocorrem na espécie. Além disso, as progênies, avaliadas através de marcadores alozímicos, apresentaram segregação, indicando que são provenientes de fecundação (Capítulo 5). Portanto, a agamospermia possivelmente seria um mecanismo alternativo, caso a polinização não ocorra.

A apomixia pode ajudar a minimizar os efeitos da endogamia (sistema reprodutivo) e da deriva genética (populações disjuntas) ao longo das gerações. Além disso, a apomixia, devido ao efeito fundador, pode ser de extrema importância na colonização e no estabelecimento de novas populações (acelerando o crescimento da colônia e aumentando as chances de manutenção dos *genets*), diminuindo assim os efeitos da deriva.

Os representantes da família Bromeliaceae são conhecidos pela ocupação de ambientes com fatores limitantes (luz, água, nutriente), assim sendo, nestes ambientes, a ocorrência da reprodução sexuada em conjunto com a propagação vegetativa pode ser considerada uma condição vantajosa. No caso de *D. brevifolia* apresentar diferentes estratégias reprodutivas pode ser imprescindível para sua manutenção, visto que a espécie ocorre em condições extremamente adversas.

Agradecimentos

Agradeço ao Dr. Afonso Inácio Orth (UFSC) pela identificação das espécies de abelha, ao Dr. André Victor Lucci Freitas (UNICAMP) pela identificação das espécies de borboleta e ao doutorando Vitor Queiroz (USP) pela identificação das espécies de beija-flor.

Referências Bibliográficas

ALMEIDA, E. M.; STORNI, A.; RITTER, P. D.; ALVES, M. A. S. 2004. Floral visitors of *Tillandsia stricta* Sol. (Bromeliaceae) at Restinga of Jurubatiba, Macaé, Rio de Janeiro, Brazil. **Vidalia** 2: 30-35.

ARAÚJO, A.C.; FISCHER, E. A.; SAZIMA, M. 1994. Floração seqüencial e polinização de três espécies de *Vriesea* (Bromeliaceae) na região da Juréia, sudeste do Brasil. **Revista Brasileira de Botânica** 17: 113-118.

ARAÚJO, A.C.; FISCHER, E. A.; SAZIMA, M. 2004. As bromélias na região do Rio Verde. In: MARQUES, O.A.V.; DUEBA, W. (eds.). **Estação da Juréia-Itatins. Ambiente físico, flora e fauna**. Holos, São Paulo, 162-171.

- BAKER, H.G. 1975. Sugar concentrations in nectars from hummingbird flowers. **Biotropica** 7: 37-41.
- BENZING, D. H. 1980. **The biology of the bromeliads**. Mad. River Press, California.
- BENZING, D.H. 2000. Bromeliaceae: **Profile of an adaptive radiation**. Cambridge University Press, Cambridge.
- BERNARDELLO, G.; GALETTO, L.; JULIANI, H.R. 1991. Nectar and nectary structure in some Argentinean Bromeliaceae. **Annals of Botany** 67: 401-411.
- BIANCHI, M.B.; GIBBS, P.E.; PRADO, D.E.; VESPRINI, J.L. 2000. Studies on the breeding systems of understory species of a Chaco woodland in NE Argentina. **Flora** 195: 339-348.
- BUZATO, S. 1995. **Estudo comparativo de flores polinizadas por beija-flores em três comunidades da Mata Atlântida no Sudeste do Brasil**. Tese de Doutorado, Unicamp, Campinas.
- CANELA, M.B.F.; SAZIMA, M. 2003. *Aechmea pectinata*: a hummingbird-dependent bromeliad with inconspicuous flowers from the rainforest in South-eastern Brazil. **Annals of Botany** 92: 731-737.
- CANELA, M.B.F.; SAZIMA, M. 2005. The pollinization of *Bromelia antiacantha* (Bromeliaceae) in the southeastern Brazil: ornithophilous versus melittophilous features. **Plant Biology** 1-6.
- COLE, C. T. 2003. Genetic variation in rare and common plants. **Annual Reviews Ecology, Evolution and Systematics** 34: 213-237.
- CRUDEN, R. W. 1977. Pollen-ovule ratios: a conservative indicator of breeding systems in flowering plants. **Evolution** 31: 32-46.
- FAEGRI, K.; VAN DER PIJL, L. 1971. **The principles of pollination ecology**. Pergamon Press, New York.
- FAEGRI, K. VAN DER PIJL, L. 1980. **The principles of pollination ecology**. Pergamon Press, New York.
- FEINSINGER, P. 1976. Organization of a tropical guild of nectarivorous birds. **Ecological Monographs** 46: 257-291.
- FORZZA, R.C. 1997. **Pitcairnioideae (Bromeliaceae) na Serra do Cipó, Minas Gerais, Brasil**. Dissertação de mestrado, USP, São Paulo.
- FORZZA, R.C. 2001. **Filogenia da tribo Puyeeae Wittm. e revisão taxonômica do gênero *Encholirium* Mart. ex Schult. & Schult. F. (Pitcairnioideae-Bromeliaceae)**. Tese de doutorado, USP, São Paulo.

- FORZZA, R.C.; CHRISTIANINI, A.V.; WANDERLEY, M.G.L; BUZATO, S. 2003. *Encholirium* (Pitcarnioideae-Bromeliaceae): conhecimento atual e sugestões para conservação. **Vidalia** 1: 7-20.
- GALETTO, L; BERNARDELLO, L. 1992. Nectar secretion pattern and removal effects in six argentinean Pitcarnioideae (Bromeliaceae). **Botanica Acta** 105: 292–299.
- GENTRY, A.H. 1974. Flowering phenology and diversity in tropical Bignoniaceae. **Biotropica** 6: 64-68.
- HAMRICK, J.L.; GODT, M.J.W. 1989. Allozyme diversity in plant species. In: BROWN, A.D.H.; CLEG, M.T.; KAHLER, A.L.; WEIR, B.S. (eds.) **Plant population genetics, breeding and genetic resources**. Sinauer, Sunderland – Massachusetts, 43-63.
- HAMRICK, J.L.; GODT, M.J.W.; MURAWSKI, D.A.; LOVELESS, M.D. 1991. Correlations between species traits and allozyme diversity: implications for conservation biology. In: FALK, D.A.S.; HOLSINGER, K.E. (eds.) **Genetics and conservation of rare plants**. Oxford University Press, Oxford, 75-86.
- KAEHLER, M.; VARISSIN, G.; GOLDENBERG, R. 2005. Polinização em uma comunidade de bromélias em floresta atlântica alto-montana no estado do Paraná, Brasil. **Revista Brasileira de Botânica** 28: 219-228.
- KARRON, J.D. 1987. A comparison of levels of genetic polymorphism and self-compatibility in geographically restricted and widespread plant congeners. **Evolutionary Ecology** 1:47-58.
- KESSLER, M.; KRÖMER, T. 2000. Patterns and ecological correlates of pollination modes among bromeliad communities of Andean forests in Bolivia. **Plant Biology** 2: 659-669.
- LEME, E. M. C.; MARIGO, L. C. 1993. **Bromélias na natureza**. Marigo Comunicação Visual, Rio de Janeiro.
- LENZI, M; MATOS, J. Z.; ORTH, A. I. 2006. Variação morfológica e reprodutiva de *Aechmea lindenii* (E. Morren) Baker var. *lindenii* (Bromeliaceae). **Acta Botanica Brasilica** 20: 487-500.
- LUTHER, H.E. 2000. **An alphabetical list of Bromeliad binomials**. http://www.selby.org/research/bic/Binom_2000_Alpha.pdf (Acessado em 6 de janeiro de 2003).
- LUTHER, H.E.; SIEFF, E. 1996. **An alphabetical list of bromeliad binomials**. The Bromeliad Society, Oregon.
- MARTINELLI, G. 1994. **Reproductive biology of Bromeliaceae in the Atlantic rainforest of Southeastern Brazil**. PhD thesis. School of Biological and Medical Sciences, University of St. Andrews, Scotland.
- MARTINELLI, G. 1997. Biologia reprodutiva de Bromeliaceae na Reserva Ecológica de Macaé de Cima. In: LIMA, H.C; GUEDES-BRUNI, R.R. (eds). **Serra de Macaé de Cima:**

Diversidade Florística e Conservação em Mata Atlântica. IP/JBRJ, Rio de Janeiro, 213–250.

MCWILLIAMS, E.L. 1974. Evolucionary ecology. In: SMITH, L.B.; DOWNS, R.J. Bromeliaceae (Pitcarnioideae). **Flora Neotropica** Monograph. Hafner Press, New York, 14: 40-45.

NARA, A.K.; WEBBER, A.C. 2002. Biologia floral e polinização de *Aechmea beeriana* (Bromeliaceae) em vegetação de baixio na amazônia central. **Acta Amazonica** 32: 571-578.

NEWSTROM, L.E.; FRANKIE, G.W.; BAKER, H.G. 1994. A new classification for plant phenology based on flowering patterns in lowland tropical rain forest trees at La Selva, Costa Rica. **Biotropica** 26: 141-159.

PAGGI, G.M.; PALMA-SILVA, C.; SILVEIRA, L.C.T.; KALTCHUK-SANTOS, E.; BODANESE-ZANETTINI, M.H.; BERED, F. 2007. Fertility of *Vriesea gigantea* Gaud. (Bromeliaceae) in southern Brazil. **American Journal of Botany** 94: 683–689.

PETRI, J.L.; PAQUAL, M.; PELLEGRIN, M.1976. Estudo da quantidade de pólen em diversos cultivares de macieira (*Malus* sp.). **Anais do III Congresso Brasileiro de Fruticultura** 2: 467-471.

PYKE, G. H.; WASER, N. M. 1981. The production of dilute nectars by hummingbird and honeyeater flowers. **Biotropica** 13: 260-270.

RAMALHO, M., BATISTA, M.A. & SILVA, M. 2004. *Xylocopa* (*Monoxylocopa*) *abbreviata* Hurd & Moure (Hymenoptera: Apidae) e *Encholirium spectabile* (Bromeliaceae): uma associação estreita no semi-árido do Brasil tropical. **Neotropical Entomology** 33: 417-425.

REITZ, R. 1983. Bromeliáceas e a malária-bromélia endêmica. **Flora Ilustrada Catarinense** Fascículo bromélias. 1-808.

SAZIMA, I.; VOGEL, S.; SAZIMA, M. 1989. Bat pollination of *Encholirium glaziovii*, a terrestrial bromeliad. **Plants Systematics and Evolution** 168: 167-179.

SAZIMA, I.; BUZATO, S.; SAZIMA, M. 1995. The saw-billed hermit *Ramphodon nalyvius* and its flowers in southeastern Brazil. **Journal fur Ornithologic** 136: 195-206.

SAZIMA, M.; BUZATO, S.; SAZIMA, I. 1995. Bat pollination of *Vriesea* in Southeastern Brazil. **Bromelia** 2: 29-37.

SAZIMA, I.; BUZATO, S.; SAZIMA, M. 1996. An assemblage of hummingbird-pollined flowers in a montane forest in southeastern Brazil. **Botanica Acta** 109: 149-160.

SAZIMA, M.; BUZATO, S.; SAZIMA, I. 2000. Polinização por beija-flores em *Nidularium* e gêneros relacionados. 189-196. In: LEME, E.M.C. *Nidularium – Bromélias da Mata Atlântica*. Sextante Artes. Rio de Janeiro.

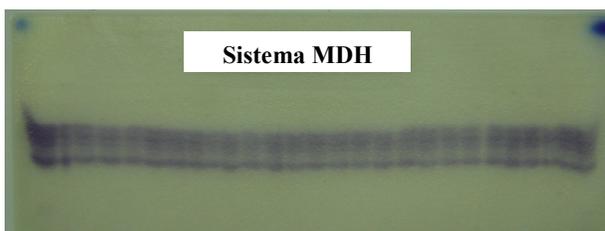
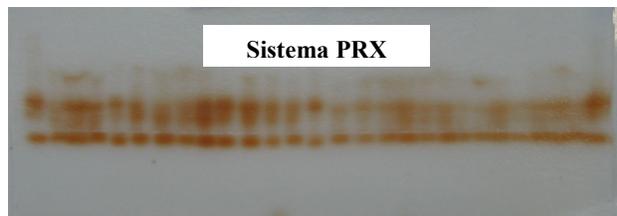
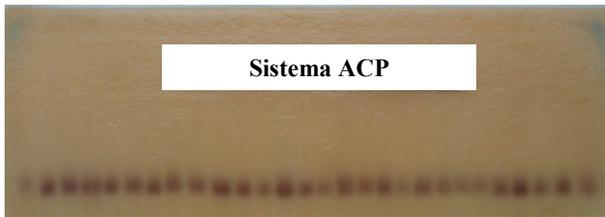
- SIQUEIRA FILHO, J.A. 1998. Biologia floral of *Hohenbergia ridleyi* (Baker) Mez. **Bromélia** 5: 3-13.
- SIQUEIRA FILHO, J.A.; MACHADO, I.C.S. 2001. Biologia reprodutiva de *Canistrum aurantiacum* E. Morren (Bromeliaceae) em remanescente da Floresta Atlântica, Nordeste do Brasil. **Acta Botanica Brasilica** 15: 427-444.
- SIQUEIRA-FILHO, J. A.; MACHADO, I. C. S. 2006. Floração e polinização das bromélias da Mata Atlântica nordestina. In: SIQUEIRA-FILHO, J. A.; LEME, E. M. C. **Fragmentos de Mata Atlântica do Nordeste; biodiversidade, conservação e suas bromélias**. Andrea Jakobsson Estúdio. Rio de Janeiro, 159-189.
- SLUYS, M.V.; STOTZ, D.F. 1995. Patterns of hummingbird to *Vriesea neoglutinosa* in Espirito Santo, southeastern Brazil. **Bromelia** 2: 27-35.
- SMITH, L.B.; DOWNS, R.J. 1974. Bromeliaceae (Pitcairnioideae). **Flora Neotropica Monograph** 14: 1-662.
- SNOW, D.W.; SNOW, B. 1986. Feeding ecology of hummingbirds in the Serra do Mar, southeastern Brazil. **El Hornero** 12: 286-296.
- STEEL, R.G.D., TORRIE, J.H. 1980. **Principles and procedures of statistics: a biometrical approach**. McGraw-Hill Book Company, New York.
- STILES, F.G.; FREEMAN, C.E. 1993. Patterns in floral nectar characteristics of some bird-visited plant species from Costa Rica. **Biotropica** 25: 191-205.
- VARADARAJAN, G.S.; BROWN, G.K. 1988. Morphological variation of some features of subfamily Pitcairnioideae (Bromeliaceae) and their significance in pollination biology. **Botanical Gazette** 149: 82-91.
- VARASSIN, I.G. 2002. **Estrutura espacial e temporal de uma comunidade de Bromeliaceae e seus polinizadores em floresta Atlântica no sudeste do Brasil**. Tese de doutoramento, Unicamp, São Paulo.
- VESPRINI, J.L.; GALETTO, L.; BERNARDELLO, G. 2003b. The beneficial effect of ants on the reproductive success of *Dyckia floribunda* (Bromeliaceae), an extrafloral nectary plant. **Canadian Journal of Botany** 81:24-27.
- VOGEL, S. 1969. Chiropterophile in der neotropischen Flora. Neue Mitteil. III. **Flora** 158: 289-323.
- VOSGUERITCHIAN, S.B.; BUZATO, S. 2006. Reprodução sexuada de *Dyckia tuberosa* (Vell.) Beer (Bromeliaceae, Pitcairnioideae) e interação planta-animal. **Revista Brasileira de Botânica** 29: 433-442.
- WENDT T., CANELA M. B. F., FARIA A. P. G., RIOS R. I. 2001. Reproductive biology and natural hybridization between two endemic species of *Pitcairnia* (Bromeliaceae). **American Journal of Botany** 88:1760–1767.

WENDT, T.; CANELA, M.B.F.; KLEIN, D.E.; RIOS, R.I. 2002. Selfing facilitates reproductive isolation among three sympatric species of *Pitcairnia* (Bromeliaceae). **Plant Systematics and Evolution** 232:201-212.

ZEISLER, M. 1938. Über die Abgrenzung der eigentlichen Naberfläche mit Hilfe von Reaktionen. Beihefte zum Botanischen Zentralblatt 58:308-318.

Capítulo 5

Diversidade genética e taxa de cruzamento da reófito endêmica *Dyckia brevifolia* Baker, Rio Itajaí-Açu, SC



Introdução

Espécies endêmicas, muitas vezes, contêm menor diversidade genética que espécies amplamente distribuídas (Karron, 1987; Hamrick e Godt, 1989; Gitzendanner e Soltis, 2000; Cole, 2003) e, em muitos casos, têm maiores níveis de autopolinização e endogamia (Karron, 1987). Esta menor diversidade é esperada em função do efeito fundador, da deriva genética e/ou da endogamia em pequenas populações (Hamrick *et al.*, 1991). Além disso, muitas espécies endêmicas são adaptadas a um determinado tipo de condição ambiental, o que pode limitar sua diversidade genética (Baskaulf *et al.*, 1994).

Por outro lado, em alguns gêneros tanto espécies endêmicas como espécies com distribuição ampla apresentam níveis similares de diversidade genética (Young e Brown, 1996). Conforme Gitzendanner e Soltis (2000), cerca de um quarto das espécies endêmicas mantém maiores níveis de diversidade genética que suas congêneres com distribuição ampla. Segundo Ellstrand e Elan (1993), espécies endêmicas com grandes populações deveriam exibir altos níveis de diversidade genética.

A distribuição da diversidade genética em espécies com distribuição restrita pode ocorrer de diferentes formas, sendo muitos os fatores que podem influenciar sua estrutura genética. Entre os mais importantes estão: o sistema reprodutivo, os mecanismos de dispersão de sementes e pólen, bem como a seleção natural em nível de micro-habitat (Hamrick e Loveless, 1986).

A reófito *Dyckia brevifolia* Baker (Bromeliaceae) ocorre nas margens e ilhas rochosas do Rio Itajaí-Açu, num percurso que corresponde a cerca de 80 km, desde Lontras até Blumenau, Santa Catarina, porém suas populações são disjuntas (Capítulo 3). Nos locais em que ocorre, sua densidade média é de 3,5 rosetas por m² e a maioria das rosetas (97,6%) está disposta em grupos (Capítulo 3). É policárpica (o mesmo *ramet* pode florescer várias vezes) e apresenta propagação clonal.

Em espécies com alta especificidade ambiental e populações disjuntas, como *D. brevifolia*, o efeito fundador e a deriva, além dos fatores já mencionados, poderiam determinar sua estrutura genética. A propagação vegetativa também tem efeito sobre a composição e a estrutura das populações (Murawski e Hamrick, 1990).

Considerando que *D. brevifolia* apresenta distribuição restrita e populações disjuntas, bem como propagação clonal, o presente estudo visou estudar a diversidade genética e sua

distribuição dentro e entre populações ao longo do Rio Itajaí-Açu, assim como caracterizar as taxas de cruzamento da espécie.

Material e métodos

Caracterização genética e taxa de cruzamento

Para caracterização da diversidade genética indivíduos reprodutivos de *D. brevifolia* foram amostrados em oito populações (Ressacada, Subida/Apiúna I, Subida/Ibirama I, Subida/Apiúna III, Morro Santa Cruz, Ascurra, Encano e Salto Weissbach I), ao longo da distribuição da espécie no Rio Itajaí-Açu. Em cada população foram amostrados 50 indivíduos reprodutivos, exceto em Encano (26) e Ressacada (35), totalizando 631 indivíduos.

Para caracterização da taxa de cruzamento foram amostradas progênies de 45 matrizes (25 indivíduos por matriz), sendo 15 para a População Salto Weissbach I e 10 para cada uma das demais populações (Ressacada, Subida/Apiúna I e Encano).

A caracterização genética foi realizada através de marcadores alozímicos, conforme metodologia descrita em Kephart (1990) e Alfenas *et al.* (1991). A migração das enzimas ocorreu em gel de amido de milho (Penetrose 30), na concentração de 13%. Para a extração foi utilizado cerca de 2g de tecido do ápice foliar sem hidrênquima, 15mg de polivinilpiridona e 400µl de solução de extração Número 1, conforme Alfenas *et al.* (1991).

Para os indivíduos reprodutivos foram utilizados 10 sistemas enzimáticos, com boa resolução e passíveis de avaliação: Diaforase (EC 1.8.1.4; loco *DIA-1*) Enzima Málica (EC 1.1.1.40; loco *ME-1*), Esterase Fluorescente (EC 3.1.1.1; locos *EST-1* e *EST-2*), Fosfoglucomutase (EC 5.4.2.2; loco *PGM-1*), Fosfogluco Isomerase (EC 5.3.1.9; loco *PGI-1*), Fosfatase Ácida (EC 3.1.3.2; loco *ACP-1*), Glutamato Oxaloacetato Transaminase (EC 2.6.1.1; loco *GOT-1*), Malato Desidrogenase (EC 1.1.1.37; locos *MDH-1* e *MDH-2*), Peroxidase (EC 1.11.1.7; locos *PO-1* e *PO-2*) e Superóxido Dismutase (EC 1.15.1.1; loco *SOD-1*). Para as progênies foram utilizados sete locos, dentre os revelados para os sistemas supracitados (*ACP-1*, *EST-2*, *DIA-1*, *ME-1*, *MDH-2*, *PO-1* e *PO-2*).

O tampão gel/eletrodo Histidina foi utilizado para os sistemas: Enzima Málica, Fosfatase Ácida, Fosfoglucomutase, Malato Desidrogenase e Diaforase. O tampão gel/eletrodo Tris-Citrato foi utilizado nos sistemas: Esterase Fluorescente, Fosfogluco Isomerase, Glutamato Oxaloacetato Transaminase, Peroxidase e Superóxido Dismutase. As receitas dos tampões eletrodo/gel seguiram os procedimentos descritos em Cheliack e Pittel (1984) e Alfenas *et al.* (1991).

Análise dos dados

A partir da interpretação dos zimogramas foram definidos os genótipos de cada indivíduo. Após, foram calculadas as frequências alélicas e as estimativas do número médio de alelos por loco (A), da porcentagem de locos polimórficos (P), das heterozigosidades médias observada (\hat{H}_o) e esperada (\hat{H}_e), para os indivíduos reprodutivos e para as progênies de cada população, empregando-se o Programa BIOSYS-2 (Swofford e Selander, 1997). A heterozigosidade média esperada foi calculada a partir da estimativa não-viesada de Nei (1978). O tamanho efetivo populacional (N_e) dos indivíduos reprodutivos foi estimado conforme Vencovsky (1997).

Os índices de fixação (\hat{F}) foram estimados como desvios da heterozigosidade esperada, através de $\hat{F} = (H_e - H_o / H_e)$ (Wright, 1951). A significância dos valores de \hat{F} e a aderência dos dados ao equilíbrio de Hardy-Weinberg foram testadas através do teste Qui-quadrado (χ^2), conforme Li e Horvitz (1953). Para verificar se o valor médio dos locos é significativo foi empregado o somatório dos χ^2 dos locos e o somatório dos graus de liberdade dos locos (Workman e Niswander, 1970).

A diversidade clonal de cada população foi estimada através da relação G/N , onde G é o número de genótipos multilocos distintos na população e N é o número de indivíduos amostrados (Ellstrand e Roose, 1987). A diversidade genotípica (D_G) foi calculada como uma modificação do índice de Simpson para populações finitas (Pielou, 1969), conforme Murawski e Hamrick (1990).

Para estimar as taxas de cruzamento foi empregado o Programa MLTR (Multilocos) (Ritland, 1996), o qual considera os modelos de cruzamento misto (Ritland e Jain, 1981) e de cruzamentos correlacionados (Ritland, 1989). Para cada população foram estimadas: a taxa de cruzamento multilocos (\hat{t}_m), baseada no método da máxima verossimilhança (Newton-Raphson); a taxa uniloco (\hat{t}_s); a taxa de cruzamento entre aparentados ($\hat{t}_m - \hat{t}_s$); as frequências alélicas dos óvulos e do pólen (o e p); a correlação de autofecundação (\hat{r}_s); e a correlação de paternidade (\hat{r}_p). O desvio padrão médio para estas estimativas foi obtido através de 1.000 *bootstraps*, onde indivíduos dentro das famílias foram considerados como unidade amostral. A taxa de autofecundação foi obtida conforme Ritland (1990). Segundo este autor, diferenças positivas na equação $(1 - \hat{t}_m)$ permitem obter a taxa de autofecundação.

Para avaliar a homogeneidade das frequências alélicas do pólen e do óvulo foi utilizada a estimativa \hat{F}_{ST} de Wright (1965). A significância de \hat{F}_{ST} foi testada através do teste χ^2 (Workman e Niswander, 1970).

O coeficiente de parentesco (r_{xy}) entre plantas dentro das progênies foi estimado conforme derivação de Ritland (1989), através da equação $\hat{r}_{xy} = 0,25(1 + \hat{F}_p)[4\hat{s} + (\hat{t}^2 + \hat{r}_s \cdot \hat{s} \cdot \hat{t})(1 + \hat{r}_p)]$, onde \hat{F}_p é o coeficiente de endogamia na geração parental, \hat{s} é a estimativa da taxa de autofecundação ($1 - \hat{t}_m$), \hat{t} é a taxa de cruzamento, \hat{r}_s é a correlação de autofecundação e \hat{r}_p é a correlação de paternidade. A partir do coeficiente de parentesco foi estimado o coeficiente de coancestria ($\hat{\theta}_{xy}$) entre plantas dentro de progênies, através da equação $\hat{\theta}_{xy} = \hat{r}_{xy} / 2$. O tamanho efetivo (N_e) de variância das progênies foi estimado através da equação $\hat{N}_e = 0,5 / \hat{\theta}_{xy}$, conforme Cockerham (1969).

As estimativas F (\hat{F}_{IS} , \hat{F}_{ST} e \hat{F}_{IT}) de Wright (1951) foram calculadas empregando-se o Programa BIOSYS-2 (Swofford e Selander, 1997). A significância dos coeficientes \hat{F}_{IS} , \hat{F}_{ST} e \hat{F}_{IT} foi testada conforme Li e Horvitz (1953).

As distâncias genéticas (\hat{F}_{ST}) e o fluxo gênico (Nm) para cada par de populações foram estimados segundo Wright (1951), através do programa GDA (Lewis e Zaykin, 2001). A partir destas distâncias genéticas foi elaborado um dendograma, baseado no método UPGMA. Também foi estimada a correlação entre as distâncias geográfica e genética, entre os pares de populações.

Resultados

Os 10 sistemas enzimáticos utilizados revelaram 13 locos passíveis de avaliação. Destes, oito locos foram polimórficos (*ACP-1*, *DIA-1*, *EST-1*, *EST-2*, *MDH-2*, *ME-1*, *PO-1*, *PO-2*), sendo que o número máximo de alelos por loco foi quatro (Tabela 1).

Cinco alelos foram exclusivos: o alelo 1 nos locos *MDH-2*, *ME-1* (Salto Waissbach I) e *PO-2* (Subida/Apiúna I), o alelo 2 no loco *EST-1* (Ascurra) e o alelo 4 no loco *ACP-1* (Salto Waissbach I) (Tabela 1). Nas populações avaliadas, diferenças nas frequências alélicas foram constadas principalmente nos locos *ACP-1* e *EST-2* (Tabela 1).

Tabela 1. Frequências alélicas em oito populações da reófito *Dyckia brevifolia* (Backer (Bromeliaceae), Rio Itajaí-Açu, SC. 1. Ressacada; 2. Subida/Apiúna I; 3. Subida/Ibirama I; 4. Subida/Apiúna III; 5. Morro Santa Cruz; 6. Ascurra; 7. Encano; 8. Salto Waissbach I.

Locos	Alelos	Populações							
		1	2	3	4	5	6	7	8
<i>ACP-1</i>	1		0,040		0,010		0,010	0,077	0,080
	2	1,000	0,810	1,000	0,980	1,000	0,250	0,827	0,130
	3		0,150		0,010		0,740	0,096	0,750
	4								0,040
<i>DIA-1</i>	1		0,070		0,344		0,020		0,440
	2	1,000	0,930	1,000	0,656	1,000	0,980	1,000	0,560
<i>EST-1</i>	1	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000	0,990	1,000	1,000
	2						0,010		
<i>EST-2</i>	1				0,010			0,100	
	2	0,029	0,660	0,080	0,530	0,520	0,550	0,440	0,020
	3	0,971	0,340	0,920		0,030	0,400	0,420	0,650
	4				0,460	0,450	0,050	0,040	0,330
<i>GOT-1</i>	1	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000
<i>ME-1</i>	1								0,030
	2	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000	0,970
<i>MDH-1</i>	1	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000
<i>MDH-2</i>	1								0,030
	2	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000	0,970
<i>PGI-1</i>	1	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000
<i>PGM-1</i>	1	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000
<i>PO-1</i>	1	0,957	0,990	0,940	1,000	0,960	0,990	0,654	0,940
	2	0,043	0,010	0,040		0,020	0,010	0,346	0,060
	3			0,020		0,020			
<i>PO-2</i>	1								0,020
	2	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000	0,980
<i>SOD-1</i>	1	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000

O número médio de alelos por loco foi de 1,4 e a porcentagem de locos polimórficos variou de 15,4% (Ressacada, Subida Apiúna I e Morro Santa Cruz) a 46,2% (Salto Waissbach I), com média de 27,0% (Tabela 2). A heterozigosidade esperada variou de 0,011 (Ressacada) a 0,123 (Salto Waissbach I), com média de 0,067 (Tabela 2). As populações a jusante no Rio Itajaí-Açu apresentaram os maiores índices de diversidade (Figura 1).

A proporção G/N variou de 0,10 (Subida/Apiúna I) a 0,46 (Encano e Salto Waissbach I), apresentando média de 0,22. A diversidade genotípica (D_G) variou de 0,217 (Ressacada) a 0,947 (Encano), com média de 0,612.

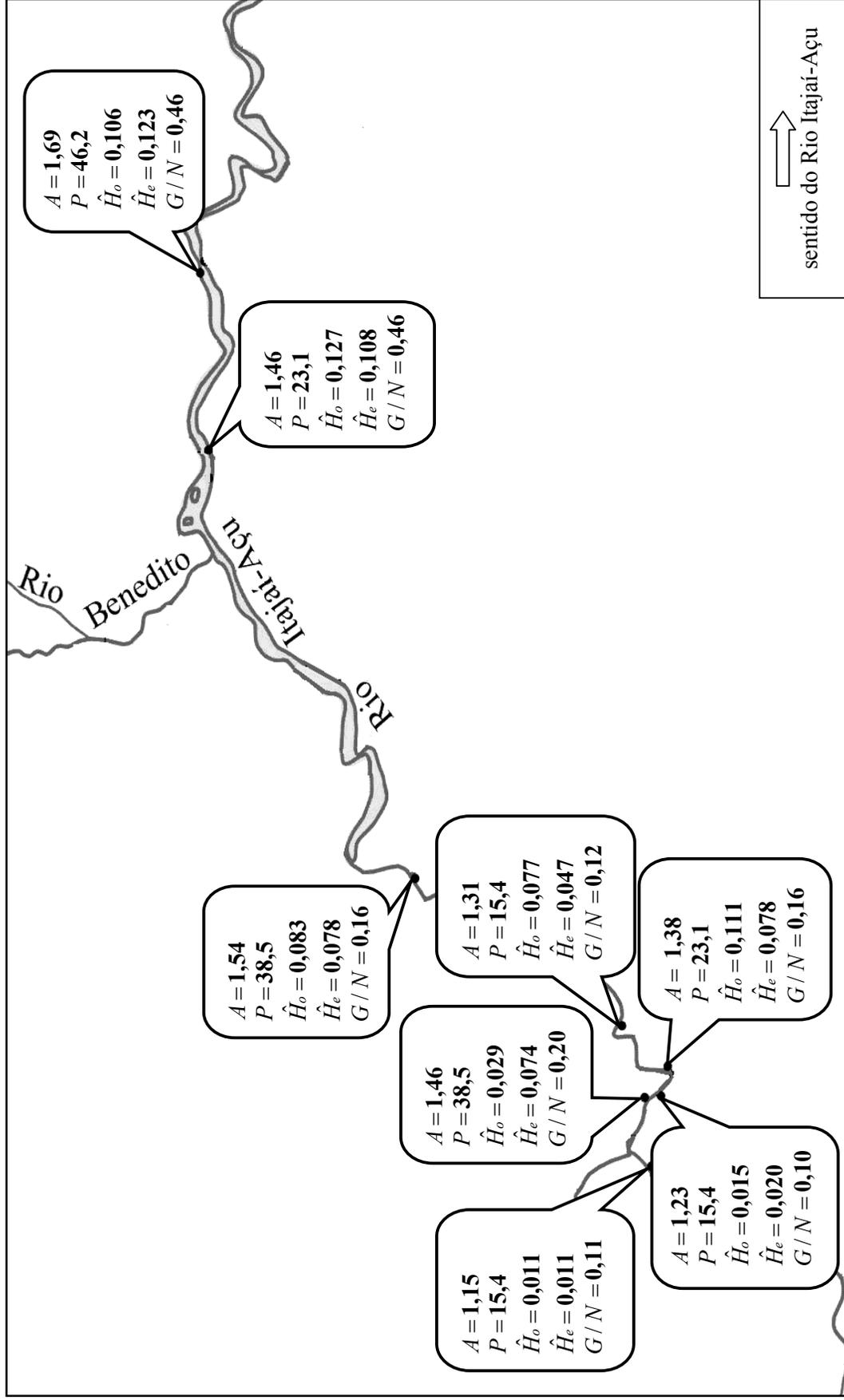


Figura 1. Localização e diversidade genética das populações de *Dyckia brevifolia* Baker (Bromeliaceae) ao longo do Rio Itajai-Açu, SC.

Os valores de endogamia (\hat{F}) variaram de -0,638 (Morro Santa Cruz) a 0,610 (Subida/Ibirama I), com média de -0,038 (Tabela 2). O tamanho efetivo populacional estimado (\hat{N}_e), considerando uma amostra de 50 indivíduos, variou de 31,1 (Subida/Ibirama I) a 50 indivíduos, com média de 45,6 indivíduos e a representatividade genética (\hat{N}_e/N) variou de 0,63 a 1,00, com média de 0,91 (Tabela 2).

Para as progênies, os seis locos empregados revelaram sete locos polimórficos, apresentando em média: 1,7 alelos por loco; 50% de polimorfismo; 0,139 de heterozigosidade esperada; e 0,035 de heterozigosidade observada (Tabela 3). Considerando os mesmos locos avaliados para as progênies, os indivíduos reprodutivos apresentaram diversidade média similar ($A = 1,9$; $P = 58,3\%$; $\hat{H}_e = 0,145$), exceto para heterozigosidade observada ($\hat{H}_o = 0,128$) (Tabela 3). Porém, considerando cada população os índices de \hat{H}_e foram maiores nas progênies, exceto na população Encano. Os níveis de \hat{F} foram bem superiores para as progênies nas quatro populações (Tabela 3).

Tabela 3. Número médio de alelos por loco (A), porcentagem de locos polimórficos (P), heterozigosidade observada (\hat{H}_o) e esperada (\hat{H}_e) e índice de fixação (\hat{F}) nas progênies (P) e reprodutivos (R), utilizando sete locos polimórficos comuns, em quatro populações de *Dyckia brevifolia* Baker, Rio Itajaí-Açu, SC.

Populações	A		P		\hat{H}_o		\hat{H}_e		\hat{F}	
	P	R	P	R	P	R	P	R	P	R
Ressacada	1,43	1,33	28,6	33,3	0,008	0,024	0,101	0,023	0,921*	-0,024
Subida/Apiúna I	1,71	1,83	57,1	66,7	0,026	0,053	0,129	0,139	0,798*	0,620*
Encano	1,71	2,00	42,9	50,0	0,049	0,275	0,108	0,233	0,546*	-0,184
Salto Waissbach I	2,00	2,33	71,4	83,3	0,056	0,163	0,217	0,184	0,742*	0,112
Média	1,71	1,87	50,0	58,3	0,035	0,129	0,139	0,145	0,752**	0,113

*diferiram significativamente de zero, teste χ^2 $p < 0,05$ conforme Li e Horvitz (1953), **diferiu significativamente de zero, teste χ^2 $p < 0,05$ conforme Workman e Niswander (1970).

Tabela 2. Diversidade genética de *Dyckia brevifolia* Baker, Rio Itajaí-Açu. Tamanho amostral (n), número de alelos por loco (A), porcentagem de locos polimórficos (P), heterozigosidades observada (\hat{H}_o) e esperada (\hat{H}_e); índice de fixação (\hat{F}); tamanho efetivo populacional (\hat{N}_e); relação G/N (G = genótipos multilocos; N = tamanho amostral), Diversidade genotípica (D_G). 1. Ressacada; 2. Subida/Apiúna I; 3. Subida/Ibirama I; 4. Subida/Apiúna III; 5. Morro Santa Cruz; 6. Ascurra; 7. Encano; 8. Salto Weissbach I.

Populações*	Nº total de rosetas	Nº de rosetas reprodutivas	n	A (s)	P	\hat{H}_o (s)	\hat{H}_e^{**} (s)	\hat{F}	\hat{N}_e^{****} (N_e/N)	Nº de genótipos multilocos	G/N	D_G
1	606	109	35	1,15 (0,10)	15,4	0,011 (0,008)	0,011 (0,007)	0,000	50 (1,00)	4	0,11	0,217
2	7.185	1.000	50	1,23 (0,17)	15,4	0,015 (0,011)	0,020 (0,014)	0,250	40 (0,80)	5	0,10	0,415
3	4.860	973	50	1,46 (0,18)	38,5	0,029 (0,016)	0,074 (0,041)	0,610***	31,1 (0,63)	10	0,20	0,777
4	5.773	311	50	1,38 (0,21)	23,1	0,111 (0,077)	0,078 (0,050)	-0,423	50 (1,00)	8	0,16	0,678
5	4.702	831	50	1,31 (0,21)	15,4	0,077 (0,071)	0,047 (0,041)	-0,638***	50 (1,00)	6	0,12	0,388
6	664	65	50	1,54 (0,22)	38,5	0,083 (0,069)	0,078 (0,049)	-0,064	50 (1,00)	8	0,16	0,620
7	508	102	26	1,46 (0,27)	23,1	0,127 (0,081)	0,108 (0,060)	-0,176	50 (1,00)	12	0,46	0,860
8	2.893	291	50	1,69 (0,26)	46,2	0,106 (0,050)	0,123 (0,055)	0,139	43,9 (0,88)	23	0,46	0,947
Média	3.398,9	460,3	45,1	1,40 (0,17)	27,0 (12,3)	0,070 (0,046)	0,067 (0,039)	-0,038***	45,6 (0,91)	9,5	0,22	0,612
Total	27.191	3.682	361	-	-	-	-	-	-	56	0,16	0,898

*populações dispostas conforme o fluxo do Rio Itajaí-Açu; **estimativa não-viesada de Nei (1978); ***diferiram significativamente de zero, conforme Li e Horvitz (1953); ****diferiu significativamente de zero, conforme Workman e Niswander (1970); ***** \hat{N}_e calculado considerando tamanho amostral de 50 indivíduos.

De modo geral, as frequências alélicas apresentadas pelas progênies foram similares às frequências dos indivíduos reprodutivos (Tabela 4). Os alelos 1 e 3 do loco *ACP-1* ocorreram somente na progênie da população Ressacada e alguns alelos ocorreram somente nos indivíduos reprodutivos (Tabela 4).

Tabela 4. Frequências alélicas em sete locos polimórficos comuns nas progênies (P) e nos indivíduos reprodutivos (R) de quatro populações de *Dyckia brevifolia* Baker, Rio Itajaí-Açu, SC.

Locos	Alelos	Ressacada		Subida/ Apiúna I		Encano		Salto Waissbach I	
		P	R	P	R	P	R	P	R
<i>ACP-1</i>	1	0,016		0,008	0,040	0,006	0,077	0,005	0,080
	2	0,884	1,000	0,688	0,810	0,878	0,827	0,209	0,130
	3	0,100		0,304	0,150	0,116	0,096	0,687	0,750
	4							0,099	0,040
<i>DIA-1</i>	1			0,004	0,007			0,901	0,440
	2	1,000	1,000	0,996	0,930	1,000	1,000	0,099	0,560
<i>EST-2</i>	1					0,067	0,100		0,020
	2	0,464	0,029	0,762	0,660	0,780	0,440	0,512	0,650
	3	0,536	0,971	0,238	0,340	0,153	0,420	0,488	0,330
	4						0,040		0,030
<i>MDH-2</i>	1							0,195	0,030
	2	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000	0,805	0,970
<i>ME-1</i>	1							0,027	0,030
	2	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000	0,973	0,970
<i>PO-1</i>	1	1,000	0,957	1,000	0,990	0,902	0,654	1,000	0,940
	2		0,043		0,010	0,098	0,346		0,060
<i>PO-2</i>	1							0,050	0,020
	2	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000	0,950	0,980

Taxas de cruzamento

Nas progênies o número de locos polimórficos entre as populações variou de três (Ressacada) a sete (Salto Waissbach I) (Tabela 4).

As estimativas da taxa uniloco variaram de 0,038 (Ressacada) a 0,073 (Salto Waissbach I) e diferiram de zero em todas as populações (Tabela 5), com média de 0,057. As estimativas da taxa de cruzamento multilocos (\hat{t}_m) foram significativamente diferentes de zero em todas as populações e variaram de 0,057 (Ressacada) a 0,113 (Salto Waissbach I) (Tabela 5), com média de 0,082. A diferença $\hat{t}_m - \hat{t}_s$, a qual permite obter a taxa de cruzamento entre aparentados (endogamia biparental), foi significativamente diferente de zero em todas as populações e variou de 0,019 (Subida/Apiúna I) a 0,040 (Salto Waissbach I) (Tabela 5), com média de 0,025.

As correlações de autofecundação diferiram significativamente de zero em todas as populações e variaram de 0,077 (Encano) a 0,295 (Salto Waissbach I), com média de 0,173, e as correlações de paternidade não diferiram da unidade em nenhuma população (Tabela 5).

Em todas as populações, as progênes são constituídas predominantemente por indivíduos provindos de autofecundação (\hat{s}) e, como as correlações de paternidade não diferiram da unidade, os indivíduos provindos de cruzamento também podem ser considerados irmãos completos.

Nas populações estudadas o coeficiente de coancestria ($\hat{\theta}_{xy}$), que não considera cruzamentos entre aparentados, variou de 0,513 até 0,782, com média de 0,632 e o tamanho efetivo (\hat{N}_e) médio foi de 0,812, variando entre 0,640 e 0,975 (Tabela 5).

Tabela 5. Estimativas da endogamia nas plantas maternas (\hat{F}), da taxa de autofecundação (\hat{s}), das taxas de cruzamento multilocos (\hat{t}_m) e uniloco (\hat{t}_s), da endogamia biparental ($\hat{t}_m - \hat{t}_s$) e correlações de autofecundação (\hat{r}_s) e de paternidade (\hat{r}_p), em quatro populações da reófito *Dyckia brevifolia* Baker (Bromeliaceae). Rio Itajaí-Açu, SC.

Estimativas	Ressacada	Subida/Apiúna I	Encano	Salto Waissbach I
\hat{F}	0,417* (0,280) IC = ± 0,035	0,660* (0,188) IC = ± 0,082	0,120* (0,342) IC = ± 0,015	0,236* (0,131) IC = ± 0,024
\hat{s}	0,943	0,935	0,908	0,887
\hat{t}_m	0,057* (0,057) IC = ± 0,007	0,065* (0,079) IC = ± 0,010	0,092* (0,172) IC = ± 0,021	0,113* (0,083) IC = ± 0,008
\hat{t}_s	0,038* (0,051) IC = ± 0,006	0,044* (0,074) IC = ± 0,009	0,072* (0,186) IC = ± 0,023	0,073* (0,080) IC = ± 0,008
($\hat{t}_m - \hat{t}_s$)	0,019* (0,012) IC = ± 0,001	0,021* (0,013) IC = ± 0,002	0,020* (0,053) IC = ± 0,007	0,040* (0,019) IC = ± 0,002
\hat{r}_s	0,167* (0,283) IC = ± 0,035	0,153* (0,294) IC = ± 0,036	0,077* (0,367) IC = ± 0,045	0,295* (0,208) IC = ± 0,021
\hat{r}_p	0,990 (0,541) IC = ± 0,067	0,990 (0,512) IC = ± 0,063	0,990 (0,505) IC = ± 0,063	0,990 (0,229) IC = ± 0,023
$\hat{\theta}_{xy}$	0,672	0,782	0,513	0,561
\hat{N}_e	0,744	0,640	0,975	0,891

() desvio padrão; *significativos ao intervalo de confiança (IC) de 0,95.

Em todas as populações, as frequências pólen e óvulo foram heterogêneas, diferindo significativamente entre si em todos os locos avaliados (Tabela 6).

Tabela 6. Frequências alélicas do pólen e do óvulo e estimativas de divergência genética (\hat{F}_{ST})* entre a frequência pólen e óvulo em quatro populações de *Dyckia brevifolia* Baker, Rio Itajaí-Açu, SC.

Locos	Alelos	Ressacada n = 250		Subida/Apiúna I n = 250		Encano n = 250		Salto Waissbach I n = 375	
		Pólen	Óvulo	Pólen	Óvulo	Pólen	Óvulo	Pólen	Óvulo
<i>ACP-1</i>	1	0,524 (0,247)	0,048 (0,002)	0,233 (0,200)	0,048 (0,001)	0,130 (0,102)	0,048 (0,007)	0,092 (0,078)	0,032 (0,001)
	2	0,410 (0,240)	0,857 (0,075)	0,708 (0,251)	0,619 (0,138)	0,640 (0,190)	0,810 (0,087)	0,163 (0,096)	0,226 (0,083)
	3	0,066 (0,116)	0,095 (0,074)	0,058 (0,109)	0,333 (0,138)	0,230 (0,153)	0,143 (0,086)	0,721 (0,128)	0,613 (0,093)
	4							0,023 (0,027)	0,129 (0,053)
	\hat{F}_{ST}	0,395**		0,292**		0,368**		0,260**	
	χ^2	395,0 (GL = 2)		292,0 (GL = 2)		368,0 (GL = 2)		585,0 (GL = 3)	
<i>DIA-1</i>	1			0,122 (0,193)	0,048 (0,009)			0,547 (0,219)	0,833 (0,059)
	2			0,878 (0,193)	0,952 (0,009)			0,453 (0,219)	0,167 (0,059)
	\hat{F}_{ST}			0,694**				0,226**	
	χ^2			347,0 (GL = 1)				169,5 (GL = 1)	
<i>EST-2</i>	1					0,150 (0,109)	0,050 (0,032)	0,023 (0,035)	0,032 (0,001)
	2	0,914 (0,169)	0,350 (0,097)	0,869 (0,200)	0,700 (0,126)	0,423 (0,236)	0,800 (0,068)	0,375 (0,243)	0,516 (0,112)
	3	0,086 (0,169)	0,650 (0,097)	0,131 (0,200)	0,300 (0,126)	0,427 (0,225)	0,150 (0,066)	0,602 (0,249)	0,452 (0,112)
	\hat{F}_{ST}	0,388**		0,352**		0,287**		0,231**	
	χ^2	194,0 (GL = 1)		176,0 (GL = 1)		287,0 (GL = 3)		346,5 (GL = 3)	
<i>ME-1</i>	1					0,042 (0,083)	0,048 (0,002)	0,112 (0,111)	0,200 (0,090)
	2					0,958 (0,083)	0,952 (0,000)	0,888 (0,111)	0,800 (0,090)
	\hat{F}_{ST}					0,828**		0,481**	
	χ^2					207,0 (GL = 1)		360,8 (GL = 1)	
<i>MDH-2</i>	1							0,024 (0,054)	0,133 (0,054)
	2							0,976 (0,054)	0,867 (0,054)
	\hat{F}_{ST}							0,723**	
	χ^2							542,5 (GL = 1)	
<i>PO-1</i>	1					0,844 (0,244)	0,800 (0,089)	0,977 (0,051)	0,968 (0,001)
	2					0,156 (0,244)	0,200 (0,089)	0,023 (0,051)	0,032 (0,001)
	\hat{F}_{ST}					0,417**		0,893**	
	χ^2					208,5 (GL = 1)		669,7 (GL = 1)	

<i>PO-2</i>	1	0,023	0,032
		(0,051)	(0,001)
	2	0,977	0,968
		(0,051)	(0,001)
	\hat{F}_{ST}	0,893**	
	χ^2	669,7 (GL = 1)	

* \hat{F}_{ST} calculado conforme Wright (1965); **significativos pelo teste χ^2 (Workman e Niswander, 1970), $p < 0,01$; GL = graus de liberdade.

Estrutura genética

As estimativas obtidas para as estatísticas F de Wright indicaram um considerável grau de endogamia (Tabela 7). O valor de \hat{F}_{IS} foi negativo, porém não diferiu de zero, indicando ausência de endogamia dentro das populações. Os valores de \hat{F}_{IT} (0,354) e de \hat{F}_{ST} (0,376) foram significativamente diferentes de zero, indicando que a endogamia é devida à estruturação das populações (Tabela 7), o que também é evidenciado através do baixo fluxo gênico aparente entre as populações (Tabela 8).

Os valores estimados para o fluxo gênico histórico variaram entre de 0,16 (Ressacada e Morro Santa Cruz) e 2,11 (Subida/Apiúna I e Encano), e foram predominantemente menores que 1,0. As populações Ressacada e Subida/Ibirama I apresentaram alto fluxo, pois não divergiram entre si (Tabela 8).

Tabela 7. Estatísticas F de Wright em oito populações da reófito *Dyckia brevifolia* Baker (Bromeliaceae). Rio Itajaí-Açu, SC.

Locos	\hat{F}_{IS}	\hat{F}_{ST}	\hat{F}_{IT}
ACP-1	0,4234	0,5493	0,7401
DIA	0,1601	0,2765	0,3923
ESF1	-0,0101	0,0086	-0,0014
ESF2	-0,3218	0,3482	0,1385
MDH2	1,0000	0,0173	1,0000
ME	0,6564	0,0260	0,6653
PO1	-0,1613	0,1409	0,0024
PO2	1,0000	0,0173	1,0000
Média	-0,0345	0,3757*	0,3541*
χ^2	0,080	50,493	16,863

Tabela 8. Estimativas de divergência genética (\hat{F}_{ST}) e fluxo gênico histórico (Nm) entre os pares de populações da reófito *Dyckia brevifolia* Baker (Bromeliaceae). Rio Itajaí-Açu, SC.

Populações	\hat{F}_{ST}	Nm
Ressacada e Subida/Apiúna I	0,401	0,37
Ressacada e Subida/Ibirama I	0,000	*
Ressacada e Subida/Apiúna III	0,560	0,20
Ressacada e Morro Santa Cruz	0,612	0,16
Ressacada e Ascurra	0,565	0,19
Ressacada e Encano	0,342	0,48
Ressacada e Salto Waissbach I	0,487	0,26
Subida/Apiúna I e Subida/Ibirama I	0,370	0,43
Subida/Apiúna I e Subida/Apiúna III	0,210	0,94
Subida/Apiúna I e Morro Santa Cruz	0,191	1,06
Subida/Apiúna I e Ascurra	0,250	0,75
Subida/Apiúna I e Encano	0,106	2,11
Subida/Apiúna I e Salto Waissbach I	0,396	0,38
Subida/Ibirama I e Subida/Apiúna III	0,543	0,21
Subida/Ibirama I e Morro Santa Cruz	0,576	0,18
Subida/Ibirama I e Ascurra	0,555	0,20
Subida/Ibirama I e Encano	0,315	0,54
Subida/Ibirama I e Salto Waissbach I	0,502	0,25
Subida/Apiúna III e Morro Santa Cruz	0,127	1,72
Subida/Apiúna III e Ascurra	0,442	0,32
Subida/Apiúna III e Encano	0,275	0,66
Subida/Apiúna III e Salto Waissbach I	0,432	0,33
Morro Santa Cruz e Ascurra	0,464	0,29
Morro Santa Cruz e Encano	0,245	0,77
Morro Santa Cruz e Salto Waissbach I	0,515	0,24
Ascurra e Encano	0,298	0,59
Ascurra e Salto Waissbach I	0,229	0,84
Encano e Salto Waissbach I	0,363	0,44

*as populações apresentam fluxo gênico elevado, visto que não diferem entre si.

O dendograma formado a partir da distância genética (\hat{F}_{ST}) entre pares de populações mostra a formação de três grupos: o primeiro formado por Ressacada e Subida/Ibirama I; o segundo formado por Subida/Apiúna I e III, Morro Santa Cruz e Encano; e o terceiro formado por Ascurra e Salto Waissbach I (Figura 2). Os pares de populações indicaram uma correlação positiva, mas não significativa ($r = 0,029$; $p < 0,05$) entre as distâncias geográfica e genética (Figura 3).

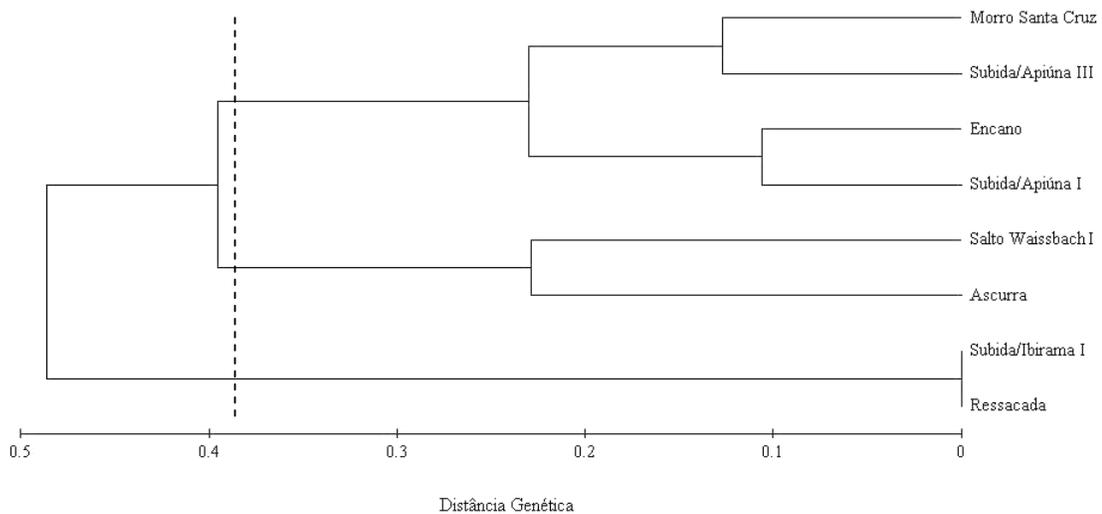


Figura 2. Dendrograma das distâncias genéticas (\hat{F}_{ST} de Wright, 1951) entre os pares de populações de *Dyckia brevifolia* Baker, utilizando o método UPGMA. Rio Itajaí-Açu, SC.

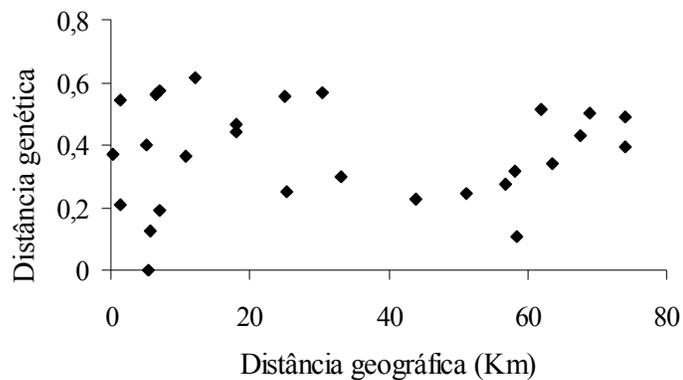


Figura 3. Relação entre a distância genética e a distância geográfica dos pares de população de *Dyckia brevifolia* Baker. Rio Itajaí-Açu, SC.

Discussão

De modo geral, a reófito *D. brevifolia* apresentou menor diversidade genética que outras bromeliáceas. As bromélias *Tillandsia ionantha* ($P = 16,7\%$; $\hat{H}_e = 0,070$); e *Tillandsia recurvata* ($P = 3,8\%$; $\hat{H}_e = 0,007$) (Soltis *et al.*, 1987) apresentaram igual ou menor diversidade. Por outro lado, as bromélias *Aechmea magdalenae* ($P = 33,3\%$; $\hat{H}_e = 0,084$; Murawski e Hamrick, 1990), *Aechmea tuitensis* ($P = 77,8\%$; $\hat{H}_e = 0,120$; Izquierdo e Pinero, 2000), *Pitcairnia geyskessi* ($P = 63,3\%$; $\hat{H}_e = 0,183$; Sarthou *et al.*, 2001), *Vriesea friburgensis* ($P = 70\%$; $\hat{H}_e = 0,226$; Alves *et al.*, 2004) e *Tillandsia achyrostachys* ($P = 59,4\%$; $\hat{H}_e = 0,211$; González-Astorga, 2004) apresentaram maior diversidade.

A diversidade encontrada também foi menor que a diversidade média encontrada para as monocotiledôneas ($\hat{H}_e = 0,144$) e as herbáceas perenes de vida longa ($\hat{H}_e = 0,084$) (Hamrick e Godt, 1989).

A bromélia *Aechmea magdalenae* apresentou, em média, 17 genótipos multilocos por população (Murawski e Hamrick, 1990) e *Pitcairnia geyskesii* apresentou, em média, 44 genótipos multilocos, totalizando 125 genótipos multilocos (Sarhou *et al.*, 2001). A bromélia *Aechmea magdalenae* apresentou diversidade genotípica média de 0,855 (Murawski e Hamrick, 1990). Portanto, *D. brevifolia* também apresentou menor número de genótipos multilocos (médio e total) e menor diversidade genotípica que outras bromeliáceas. Por outro lado, o valor médio da relação G/N encontrado para a espécie (0,22) foi intermediário aos valores médios (0,17 e 0,27) encontrados para espécies clonais por Ellstrand e Roose (1987) e Widen *et al.* (1994), respectivamente.

A menor diversidade apresentada pela espécie pode ser em parte decorrente de seu sistema reprodutivo. Os resultados obtidos, através da taxa de cruzamento, mostraram que, em média, 91,8% dos indivíduos são gerados por autofecundação, o que indica que a espécie apresenta sistema de cruzamento misto e é predominantemente autógama. Estes resultados podem explicar o alto coeficiente de coancestria ($\hat{\theta}_{xy} = 0,632$) encontrado, o qual é bem superior aquele esperado em progênies de meio-irmãos. Apenas 8,2% (\hat{t}_m) dos indivíduos foram gerados por cruzamentos, destes 2,5% ($\hat{t}_m - \hat{t}_s$) ocorreram entre indivíduos aparentados (endogamia biparental). A correlação de paternidade indica que a progênie derivou de cruzamentos correlacionados, gerando irmãos completos. Conforme Kageyama *et al.* (2003), valores elevados para a correlação de paternidade são comuns em espécies com distribuição espacial agregada.

A reófito *Dyckia ibiramensis* Reitz é endêmica do Rio Hercílio e apresenta uma extensão de ocorrência de cerca de 1 km (Rogalski *et al.*, dados não publicados). A espécie também apresentou sistema de cruzamento misto, com taxa de cruzamento multilocos (\hat{t}_m) variando entre 0,563 e 0,893 (Hmeljevski, em preparação). Possivelmente tais diferenças se devem ao sistema reprodutivo apresentado pelas espécies, visto que *D. brevifolia* apresentou autocompatibilidade e *D. ibiramensis* apresentou incompatibilidade parcial.

Em todas as populações a correlação de autofecundação foi baixa, mas significativa, indicando uma fraca tendência de uma planta materna deixar mais descendentes por autofecundação ou por cruzamento que outra.

As frequências alélicas do pólen e do óvulo foram heterogêneas em todos os locos avaliados. Possivelmente, em *D. brevifolia* estes desvios decorrem de cruzamentos não aleatórios, causados pela autofecundação e pelo cruzamento entre aparentados. Mas, estas diferenças também poderiam ser atribuídas às diferenças nas funções masculina e feminina das plantas, à imigração de pólen de fora das populações amostradas, à seleção entre o período de polinização e de análise genética, e a amostragem não representativa de plantas maternas (Ritland e Jain, 1981). Outra causa poderia ser a variação espacial e temporal entre indivíduos na fenologia de florescimento e fecundidade (Mitton, 1992).

A reófito *D. brevifolia* é autocompatível (Capítulo 4) e a maioria das rosetas da espécie está disposta em grupos, os quais possivelmente são constituídos principalmente por *ramets*, devido à propagação clonal (Capítulo 3). Durante as visitas dos polinizadores à espécie, os mesmos visitavam mais de uma flor em cada inflorescência (mesmo *ramet*) e várias inflorescências em cada grupo de plantas (possivelmente vários *ramets* de um mesmo *genet*), o que promoveria autopolinização e/ou geitonogamia, mas também visitavam flores de vários grupos de plantas o que promoveria a alogamia (Capítulo 4). Portanto, os resultados obtidos com a taxa de cruzamento são compatíveis com a distribuição espacial dos indivíduos e com o sistema reprodutivo da espécie, assim como com o comportamento dos visitantes florais. Por outro lado, foi amostrada somente uma roseta reprodutiva de cada grupo de plantas. É possível, visto que os indivíduos da espécie germinam agrupados em locais favoráveis (Capítulo 3), que cada grupo seja composto por mais de um *genet* e assim por diferentes genótipos multilocos. A bromélia saxícola *Pitcairnia geyskesii* apresentou constituição multigenotípica dentro dos grupos (Sarhou *et al.*, 2001). Cavallari *et al.* (2006), usando marcadores RAPD, encontraram altos níveis de diversidade genética em espécies do gênero *Encholirium*, estando a maior parte desta diversidade distribuída dentro dos grupos das populações estudadas (*E. biflorum* 83,94%, *E. pedicellatum* 91,56%, *E. subsecundum* 84,38%). Neste sentido, estudos avaliando a diversidade genética dentro dos grupos de *D. brevifolia* ajudariam a compreender melhor a distribuição da diversidade genética intrapopulacional, bem como, o tipo de polinização promovida pelos polinizadores.

Além da reprodução sexuada, a qual pode gerar diversidade genética, *D. brevifolia* também apresenta propagação clonal, a qual parece ser fundamental para a manutenção dos níveis de diversidade genética, pois pode diminuir as perdas de diversidade, devido à endogamia (sistema reprodutivo) e à deriva genética. Conforme Richards (1997), apesar da reprodução assexuada não gerar variabilidade genética, ela tende a manter os níveis de variabilidade já presentes.

Como a espécie é predominantemente autógama, seria esperado que as populações apresentassem alta endogamia intrapopulacional. Porém, o valor de \hat{F}_{IS} encontrado sugere ausência de endogamia nas populações e algumas populações apresentaram valores de \hat{F} negativos e significativamente diferentes de zero, indicando excesso de heterozigotos. O aumento observado na frequência de heterozigotos nos indivíduos reprodutivos em relação à progênie pode ser ocasionado por aumento da sobrevivência de indivíduos heterozigotos (Eguiarte *et al.*, 1992; Tonsor *et al.*, 1993; Hossaert-McKey *et al.*, 1996; Reis *et al.*, 1996; Conte *et al.*, 2003). A depressão endogâmica tem sido considerada a principal causa do baixo valor adaptativo de indivíduos homozigotos, podendo ocorrer tanto por dominância como por sobredominância (Bush e Smouse, 1992; David, 1998; Lee *et al.*, 2000). Assim, o aumento na frequência de heterozigotos poderia resultar da seleção contra homozigotos. Entretanto, a seleção a favor de heterozigotos ou contra homozigotos constitui uma das possibilidades para explicar o aumento de heterozigotos entre os indivíduos reprodutivos. Outra causa poderia ser os desequilíbrios de ligação, ocasionados por sobredominância entre os marcadores (Pamilo e Pálsson, 1998; Pogson e Fevolden, 1998).

Os resultados obtidos através do estudo da estrutura demográfica de *D. brevifolia* sugerem a ocorrência de “gargalos” associados à germinação e ao recrutamento de indivíduos provenientes de sementes, principalmente devido à seletividade ambiental e a presença de manchas (disjunções rochosas) com condições favoráveis neste ambiente (Capítulo 3). Desta forma, nas fases iniciais de desenvolvimento destes indivíduos, devido a maior vulnerabilidade e as condições ambientais adversas (escassez de nutrientes, seca, cheia e correnteza), aqueles que apresentassem maior crescimento teriam maior probabilidade de recrutamento, o que poderia favorecer os heterozigotos (maior *fitness*).

O \hat{F}_{ST} médio encontrado sugere heterogeneidade entre populações, o que corrobora o baixo fluxo gênico entre populações. Conforme Wright (1951), valores de Nm maiores que 1, os quais não ocorreram entre a maioria das populações, tendem a manter a homogeneidade das populações, contrapondo os efeitos da deriva. As bromélias *Aechmea magdalenae* ($G_{ST} = 0,356$; Murawski e Hamrick, 1990) e *Pitcairnia geyskessi* ($\hat{F}_{ST} = 0,322$; Sarthou *et al.*, 2001) apresentaram níveis similares de variação entre populações.

A reófito *Raulinoa echinata* (Rutaceae), endêmica do Rio Itajaí-Açu, também possui distribuição disjunta, porém apresentou maior diversidade ($\hat{H}_e = 0,120$), baixa divergência entre as populações ($\hat{F}_{ST} = 0,031$) e alto fluxo gênico ($\hat{N}m = 7,25$), contudo, os níveis de endogamia dentro das populações foram similares ($\hat{F}_{IS} = -0,074$) (Reis *et al.*, 2003).

De modo geral, a reófito *D. brevifolia* apresentou menor diversidade que outras bromeliáceas e a média encontrada para outras monocotiledôneas e herbáceas perenes de vida longa. A menor diversidade encontrada pode ser atribuída a vários fatores, incluindo o sistema reprodutivo (predomínio da autogamia) e os “gargalos”, associados à chegada e ao estabelecimento de colonizadores e a fundação de novas populações (especialmente devido à alta especificidade ambiental, Capítulo 3), bem como a endogamia e a deriva. Conforme Clegg e Brown (1983), o declínio na variação, devido ao efeito fundador, deve ser atribuído à amostra (ausência de alelos raros entre o grupo fundador) e aos “gargalos” após a colonização (quando a heterozigosidade pode ser perdida). Além da ausência de alelos raros, a frequência dos alelos também pode ser distinta da população ancestral.

Se o número de fundadores é limitado, a deriva genética atua após a colonização ou ocorrem sobrevivência e multiplicação diferencial de genótipos (reprodução clonal), as populações devem se constituir de poucos genótipos, o que resultaria em menor diversidade genética dentro das populações e em divergência entre populações. Esta divergência poderia ser diminuída através do fluxo gênico entre populações, o que aumentaria a diversidade genotípica e genética nas populações. Porém, as populações de *D. brevifolia* são disjuntas e mantêm baixo fluxo gênico, permanecendo assim as divergências genéticas entre elas ($\hat{F}_{ST} = 0,37$).

A relação entre as distâncias geográfica e genética não foi constatada, assim como os grupos formados a partir da distância genética apresentaram pouca relação com a distância geográfica das populações. As duas análises reforçam a idéia que o efeito fundador tem importante papel na constituição das populações.

No Rio Itajaí-Açu, as populações de *D. brevifolia* que ocorrem à jusante (Ascurra, Encano e Salto Weissbach I) apresentaram maiores índices de diversidade, o que provavelmente ocorre em função da maior probabilidade da chegada de diásporos (hidrocoria) ou eventualmente de propágulos das populações a montante (fluxo unidirecional), o que acumularia diversidade, diminuiria o efeito fundador e os efeitos da deriva, resultando em maior diversidade.

A distribuição restrita da espécie, aliada a ocupação de micro-habitat específico, indica que a espécie é muito vulnerável. Desta forma, a manutenção de todas as suas populações é de extrema importância para a conservação da mesma, pois grande parte de sua diversidade está distribuída entre as populações, além do que a espécie apresenta alelos raros (baixa frequência) e exclusivos. A manutenção das populações possibilita o fluxo gênico, reduzindo os riscos de erosão genética, pois o rio funciona como um corredor.

Referências Bibliográficas

ALFENAS, A.C.; PETERS, I.; BRUNE, W.; PASSADOR, G.C. 1991. **Eletroforese de proteínas e isoenzimas de fungos e essências florestais**. UFV, Viçosa.

ALVES, G.M.; FILHO, A.R.; PUCHALSKI, A.; REIS, M.S.; NODARI, R.O.; GUERRA, M.P. 2004. Allozymic markers and genetic characterization of a natural population of *Vriesea friburgensis* var. *paludosa*, a bromeliad from the Atlantic Forest. **Plant Genetic Resources** 2: 23-28.

BASKAUF, C.J.; MCCAULEY, D.E.; EICKMEIER, W.G. 1994. Genetic analysis of a rare and a widespread species of *Echinacea* (Asteraceae). **Evolution** 48: 180-188.

BUSH, R.M.; SMOUSE, P.E. 1992. Evidence for the adaptative significance of allozymes in forest trees. **New Forests** 6: 179-196.

CAVALLARI, M.M.; FORZZA, R.C.; YEASEY, E.A.; ZUCCHI, M.I.; OLIVEIRA, G.C.X. 2006. Genetic variation in three endangered species of *Encholirium* (Bromeliaceae) from Cadeia do Espinhaço, Brazil, detected using RAPD markers. **Biodiversity and Conservation** 15: 4357-4373.

CLEGG, M.T.; BROWN, A.D.H. 1983. The funding of plant population. In: SCHONEWALD-COX, CHAMBERS, S.M; MACBRYDE, B.; THOMAS, L. (eds.). **Genetics and Conservation**, Benjamin-Cummings, Menlo Park, California, 216-228.

CHELIAK, W.M.; PITTEL, J.A. 1984. **Techniques for starch gel electrophoresis of enzymes from forest tree species**. Ottawa: Pataya National Forestry Institute. Canadian Forestry Service Information Report.

COCKERHAM, C.C. 1969. Variance of gene frequencies. **Evolution** 23: 72-84.

COLE, C. T. 2003. Genetic variation in rare and common plants. **Annual Reviews Ecology, Evolution and Systematics** 34: 213-237.

CONTE, R.; NODARI, R.O.; VENCOVSKY, R. REIS, M.S. 2003. Genetic diversity and recruitment of the tropical palm, *Euterpe edulis* Mart., in a natural population from the Brazilian Atlantic Forest. **Heredity** 91: 401-406.

DAVID, P. 1998. Heterozygosity–fitness correlations: new perspectives on old problems. **Heredity** 80: 531-537.

EGUIARTE, L.E.; PEREZ-NASSER, N.; PIÑERO, D. 1992. Genetic structure, outcrossing rate and heterosis in *Astrocarium mexicanum* (tropical palm): implications for evolution and conservation. **Heredity** 69: 217-228.

ELLSTRAND, N.; ELAM, D.R. 1993. Population genetic consequences of small population size: implications for plant conservation. **Annual Review of Ecology and Systematics** 24: 217-242.

- ELLSTRAND, N.C.; ROOSE, M.L. 1987. Patterns of genotypic diversity in clonal plant species. **American Journal of Botany** 74: 123-131.
- GITZENDANNER, M.A.; SOLTIS, P.S. 2000. Patterns of genetic variation in rare and widespread plant congeners. **American Journal of Botany** 87: 783-792.
- GONZÁLEZ-ASTORGA, J.; CRUZ-ANGÓN, A.; FLORES-PALACIOS, A.; VOVIDES, A. 2004. Diversity and genetic structure of the mexican endemic epiphyte *Tillandsia achyrostachys* E. Morr. ex Backer var. *achyrostachys* (Bromeliaceae). **Annals of Botany** 94: 545-551.
- HAMRICK, J.L.; LOVELESS, M.D. 1986. The influence of seed dispersal mechanisms on the genetic structure of plant population. In: ESTRADA, A.; FLEMING, T.H. (eds.) **Frugivores and seed dispersal**. Athens, Greece, Junk Publishers, 211–213.
- HAMRICK, J.L.; GODT, M.J.W. 1989. Allozyme diversity in plant species. In: Brown, A.H.D.; CLEGG, M.T.; KAHLER, A.L.; WEIR, B.S. (eds.) **Plant population genetics, breeding, and genetic resources**. Sinauer Sunderland, Massachusetts, 43-63.
- HAMRICK, J.L.; GODT, M.J.W.; MURAWSKI, D.A.; LOVELESS, M.D. 1991. Correlations between species traits and allozyme diversity: implications for conservation biology. In: FALK, D.A.; HOLSINGER, K.E. (eds.) **Genetics and conservations of rare plants**. Oxford Univ. Press, New York, 75-86.
- HMELJVESKI, K.V. **Caracterização reprodutiva de *Dyckia ibiramensis* Reitz, uma bromélia endêmica do Alto Vale do Itajaí, SC**. Dissertação de mestrado, UFSC, (em preparação).
- HOSSAERT-MCKEY, M.M.; VALERO, M.; MAGDA, D.; JARRY, M.; CUGUEN, J.; VERNET, P. 1996. The evolving genetic history of a population of *Lathyrus sylvestris*: evidence from temporal and spatial genetic structure. **Evolution** 50: 1808–1812.
- IZQUIERDO, L.Y.; PINERO, D. 2000. High genetic diversity in the only known population of *Aechmea tuitensis* (Bromeliaceae). **Australian Journal of Botany** 48: 645-650.
- KAGEYAMA, P. Y.; SEBBENN, A. M.; RIBAS, L. A.; GANDARA, F. B.; CASTELLEN, M.; PERECIM, M. B.; VENCOVSKY, R. 2003. Diversidade genética em espécies arbóreas tropicais de diferentes estágios sucessionais por marcadores genéticos. **Scientia forestales** 64: 93-107.
- KARRON, J.D. 1987. A comparison of levels of genetic polymorphism and self-compatibility in geographically restricted and widespread plant congeners. **Evolutionary Ecology** 1:47-58.
- KEPHART, S.R. 1990. Starch gel electrophoresis of plant isozymes: a comparative analyses of techniques. **American Journal of Botany** 77: 693–712.
- LEE, S.L.; WICKNESWARI, R.; MAHANI, M.C.; ZAKRI, A.H. 2000. Genetic diversity of a tropical tree species, *Shorea leprosula* Miq. (Dipterocarpaceae), in Malaysia: implications for conservation of genetic resources and tree improvement. **Biotropica** 32: 213–224.

- LEWIS, P.O.; ZAYKIN, D. 2001. **Genetic Data Analysis: Computer program for the analysis of allelic data.** Version 1.
- LI, C.C.; HORVITZ, D.G. 1953. Some methods of estimating the inbreeding coefficient. **American Journal of Human Genetics** 5: 107-117.
- MITTON, J.B. 1992. The dynamic mating systems of conifers. In: Population genetics of forest trees. In: ADAMS, W.T. *et al.* (eds.). **International Symposium on population genetics of forest trees.** Dordrecht. Proceeding. Dordrecht: Kluwer Verlag, 197-216.
- MURAWSKI, D.A.; HAMRICK, J.L. 1990. Local genetic e clonal structure in the tropical terrestrial bromeliad, *Aechmea magdalenae*. **American Journal of Botany** 77: 1201-1208.
- NEI, M. 1978. Estimation of average heterozygosity and genetic distance from a small number of individuals. **Genetics** 83: 583-590.
- PAMILO, P.; PÁLSSON, S. 1998. Associative overdominance, heterozygosity and fitness. **Heredity** 81: 381-389.
- POGSON, H.G.; ZOUROS, E. 1994. Allozyme and RFLP heterozygotes as correlates of growth rate in scallop *Placopecten magellanicus*: a test of the associative overdominance hypothesis. **Genetics** 137: 221-231.
- PIELOU, E.C. 1969. **An introduction to mathematical ecology.** Wiley, New York.
- REIS, A.; KAGEYAMA P.; REIS, M.S.; FANTINI, A.C. 1996. Demografia de *Euterpe edulis* Martius (Arecaceae) em uma Floresta Ombrófila Densa Montana, em Blumenau (SC). **Sellowia** 45-48: 13-45.
- REIS, M.S.; MANTOVANI, A., MANTOVANI, M.; SIMINSKI, A.; PUCHALSKI, A.; CAFFER, M.M.; SILVA, J.Z.; BERKENBROCK, I.; ROGALSKI, J.M.; MENDONÇA, E.N. 2003. **Caracterização da diversidade genética em populações naturais de *Raulinoa echinata* Cowan.** Relatório final. UFSC, Florianópolis.
- RICHARDS, A.J. 1997. **Plant breeding systems.** Chapman & Hall, UK.
- RITLAND, K. 1989. Correlated matings in the partial selfer, *Mimulus guttatus*. **Evolution** 43: 848-859.
- RITLAND, K. 1990. A series of FORTRAN computer programs for estimating plant mating systems. **The Journal of Heredity** 81: 235-7.
- RITLAND, K. 1996. **Multilocus Mating System Program (MLTR).** Version 1.1.
- RITLAND, K.; JAIN, S. 1981. A model for estimation of outcrossing rate and gene frequencies using n independent loci. **Heredity** 47: 35-52.
- SARTHOU, C.; SAMADI, S.; BOISSELIER-DUBAYLE, M.C. 2001. Genetic structure of the saxicole *Pitcairnia geyskesii* (Bromeliaceae) on inselbregs in French Guiana. **American Journal of Botany** 88: 861-868.

- SOLTIS, D.E.; GILMARTIN, A.J.; RIESEBERG, L.; GARDNER, S. 1987. Genetic variation in the epiphytes *Tillandsia ionantha* and *T. recurvata* (Bromeliaceae). **American Journal of Botany** 74: 531-537.
- SWOFFORD, D.L.; SELANDER, R.B.A. 1997. **Biosys-2. A computer program for the analysis of allelic variation genetics**. Urbana, IL, University of Illinois.
- TONSOR, S.J.; KALISZ, S.; FISHER, J.; HOLTSFORD, T.P. 1993. A life-history based study on population genetic structure: seed bank to adults in *Plantago lanceolata*. **Evolution** 47: 833-843.
- VENCOVSKY, R. 1987. Tamanho efetivo populacional na coleta e preservação de germoplasma de espécies alógamas. **Série IPEF** 35: 79-84.
- WIDEN, B.; CRONBERG, N.; WIDEN, M. 1994. Genotypic diversity molecular markers and spatial distribution of genets in clonal plants a literature survey. **Folia Geobotanica** 29: 245-263.
- WORKMAN, P. L.; NISWANDER, J. D. 1970. Population studies on southwestern Indian tribes. II. Local genetic differentiation in the Papago. **American Journal of Human Genetics** 22: 24-49.
- WRIGHT, S. 1951. The genetical structure of populations. **Annals Eugenics** 15: 395-420.
- WRIGHT, S. 1965. The interpretation of population structure by F-statistics with special regard to systems of mating. **Evolution** 19: 395-420.
- YOUNG, A.B.; BROWN, A.H.D. 1996. Comparative population genetic structure of the rare woodland shrub *Daviesia suaveolens* and its common congener *D. mimosoides*. **Conservation Biology** 10: 1220-1228.

Capítulo 6

Conservação de reófitas: o caso da bromélia *Dyckia brevifolia* Baker, Rio Itajaí-Açu, SC



Dyckia brevifolia Baker, Salto Weissbach/Rio Itajaí-Açu. Foto: Juliana Marcia Rogalski

Se às vezes digo que as flores sorriem
E se eu disser que os rios cantam,
Não é porque eu julgue que há sorrisos nas flores
E cantos no correr dos rios...
É porque assim faço mais sentir aos homens falsos
A existência verdadeiramente real das flores e dos rios.

Porque escrevo para eles me lerem, sacrifico-me às vezes
À sua estupidez de sentidos...
Não concordo comigo, mas absolvo-me,
Porque só sou essa coisa séria, um intérprete da Natureza,
Porque há homens que não percebem a sua linguagem,
Por ela não ser linguagem nenhuma.

Fernando Pessoa

Conservação *in situ*

Nas últimas décadas, a perda e a fragmentação de habitats têm sido as principais causas da extinção de espécies (Henle *et al.*, 1996). Conforme Siqueira Filho e Tabarelli (2006), a perda de habitats também é a principal ameaça às bromélias da Mata Atlântica, pois muitas espécies são endêmicas de regiões florestais ou restritas a habitats particulares.

Outra consideração importante é que as populações estão sendo perdidas a taxas muito mais elevadas do que as espécies (Hughes *et al.*, 1997). Assim, a conservação e o manejo de habitats são os elementos chave em qualquer programa para minimizar ou reduzir a extinção de espécies (Shaffer, 1987).

É necessário lembrar que os rios interagem através de três dimensões espaciais (Ward e Stanford, 1989): longitudinal (cabeceira-estuário), lateral (rio-ripária) e vertical (rio-fundo de rio). Além disso, que os corredores ripários naturais, como interface entre os sistemas terrestre e aquático, são considerados os habitats biofísicos mais complexos, dinâmicos e diversos, pois englobam um mosaico de gradientes ambientais, de processos ecológicos e de comunidades (Naiman *et al.*, 1993). Conforme estes autores, os corredores ripários são sistemas produtivos por causa dos nutrientes e da proximidade da água, mas estão sujeitos a distúrbios regulares e estocásticos. Nestes habitats o fluxo hidrológico é a principal variável que determina e limita a distribuição das espécies, e que regula a integridade ecológica de rios e córregos (Poff *et al.*, 1997). Conforme Pringle (2001), o termo conectividade hidrológica tem sido utilizado para se referir a transferência, através da água, de matéria, energia ou organismos dentro ou entre elementos do ciclo hidrológico.

Atualmente, muitos recursos hídricos vêm sendo explorados, com grandes intervenções humanas sobre o regime e curso destes corpos hídricos (Rosenberg *et al.*, 2000). A construção de represas para geração de energia e coleta de água para abastecimento urbano e rural, assim como a canalização da água, tem repercutido de forma negativa na qualidade e disponibilidade de água, e na manutenção da vida dos sistemas naturais (Moulton e Souza, 2006). Alteram a conectividade hidrológica, afetando tanto o ambiente aquático como o terrestre, podendo ocasionar efeitos tróficos em cascata e isolamento genético (Pringle, 2001; 2003), pois as represas geralmente atuam como barreiras dificultando o fluxo hidrológico de materiais e organismos, alterando a dinâmica de metapopulações ao longo dos sistemas aquáticos (Henry, 1999).

Conforme Magnusson (2001) o planejamento de conservação com base em bacias hidrográficas deve constar como um dos fundamentos da Biologia da Conservação. Segundo

Saunders *et al.* (2002), a conservação destes habitats deve considerar os processos específicos aos quais são condicionados, bem como há necessidade de criação de áreas de proteção, assim como sugerem a proteção integral da bacia hidrográfica como a melhor estratégia de manejo para conter a degradação resultante do uso inadequado do solo. Porém, nem sempre isso é possível e, portanto, faz-se necessário um planejamento em cada bacia hidrográfica, definindo áreas necessárias e prioritárias à conservação, bem como, visando minimizar os impactos causados. Neste caso, conforme Moulton e Souza (2006), a posição da reserva na bacia deve ser cuidadosamente examinada, pois, segundo os princípios da conectividade hidrológica, diversas formas de perturbação ambiental e seus efeitos podem ser transmitidos rio abaixo ou até mesmo rio acima, através do movimento de materiais e organismos pela água.

Visando a conservação de espécies, o conceito de população mínima viável (Soulé, 1980; Shaffer, 1981; Gilpin e Soulé, 1986) reconhece que há aspectos críticos para a manutenção da população, que a extinção é um fenômeno probabilístico, e que a sobrevivência da população não pode ser avaliada sem considerar sua persistência em algum intervalo de tempo e em algum nível de segurança. Sua definição considera os níveis de diversidade genética necessários para a manutenção da adaptação e da evolução (Soulé, 1980; Frankel e Soulé, 1981). Conforme Shaffer (1987) o conceito tem três objetivos chave para a conservação: o efeito de vários eventos de mudança na persistência das populações; o tempo planejado para a conservação; e o grau de segurança que as populações serão conservadas. Porém, segundo o autor, são muitos os fatores que afetam a dinâmica das populações, e assim, potencialmente a probabilidade de extinção contém certo nível de aleatoriedade. Esta aleatoriedade pode ser classificada, conforme Shaffer (1981), em: aleatoriedade demográfica, aleatoriedade ambiental, catástrofes naturais, e aleatoriedade genética. Soulé (1983) sugeriu a disfunção do comportamento social como uma quinta causa.

No caso de espécies reófitas, em que sua presença está condicionada às corredeiras, é necessário definir quantas e quais populações devem ser mantidas sem potencializar o risco de extinção das espécies e qual o grau de segurança desejado, em longo prazo. Obviamente que quanto menor o número de populações e menor a possibilidade de conexão entre elas maior o risco de extinção, e que, com a perda de habitat, espécies endêmicas apresentam maior risco. A perda de populações reduz a distribuição geográfica das espécies e resulta na perda de diversidade genética e na diminuição do potencial adaptativo às mudanças ambientais (Crandall *et al.*, 2000; Smith *et al.*, 2001), o que influencia sua probabilidade de sobrevivência em longo prazo (Lande e Barrowclough, 1987). Como o rio funciona como um corredor, as represas (dificultando o fluxo hidrológico) e a perda de populações (ocasionando

isolamento por distância) podem diminuir o fluxo gênico entre populações, o que diminuiria o tamanho efetivo das mesmas e aumentaria a probabilidade de extinção. Além disso, a perda de populações contribui para a homogeneização biótica do ambiente.

Um exemplo do descaso com este grupo biológico é o da reófito *Dyckia distackya* Hassler (Bromeliaceae). Apesar de fazer parte da lista de espécies ameaçadas de extinção a espécie teve praticamente todas suas populações extintas em condição *in situ*, devido à construção em série de hidrelétricas ao longo do Rio Uruguai. Atualmente estão sendo feitas tentativas de reintrodução, as quais não estão tendo muito êxito, principalmente pelas dificuldades de encontrar locais favoráveis (correnteza e submersão temporária) ao estabelecimento e desenvolvimento da espécie, bem como de fixar os indivíduos no substrato (rocha) (Ademir Reis, comunicação pessoal).

No Brasil, estudos com reófitas são praticamente inexistentes. Neste sentido, estudos que indiquem a extensão de ocorrência e a área de ocupação das espécies reófitas, e que abordem aspectos de sua auto-ecologia, bem como sua relação com o hábitat são necessários para dar maior embasamento às medidas de conservação necessárias ao grupo.

A reófito *Dyckia brevifolia* Baker

Com relação à reófito *Dyckia brevifolia*, a espécie apresentou uma extensão de ocorrência de cerca de 80 km ao longo do Rio Itajaí-Açu, desde Salto Pilões (Lontras) até Salto Waissbach (Blumenau). Porém, devido à ocorrência da espécie em micro-hábitats com características muito específicas, possivelmente sua área de ocupação não ultrapasse 1,5 ha. Os locais com ocorrência da espécie se caracterizaram por apresentar condições adversas, rochas expostas (ausência de solo e baixa umidade), correnteza (sem depósito de sedimentos). Desta forma, os recursos neste micro-hábitat estão distribuídos de forma discreta, restringindo-se às disjunções rochosas, que retêm matéria orgânica e umidade, bem como facilitam a fixação e desenvolvimento dos indivíduos (Figura 1).

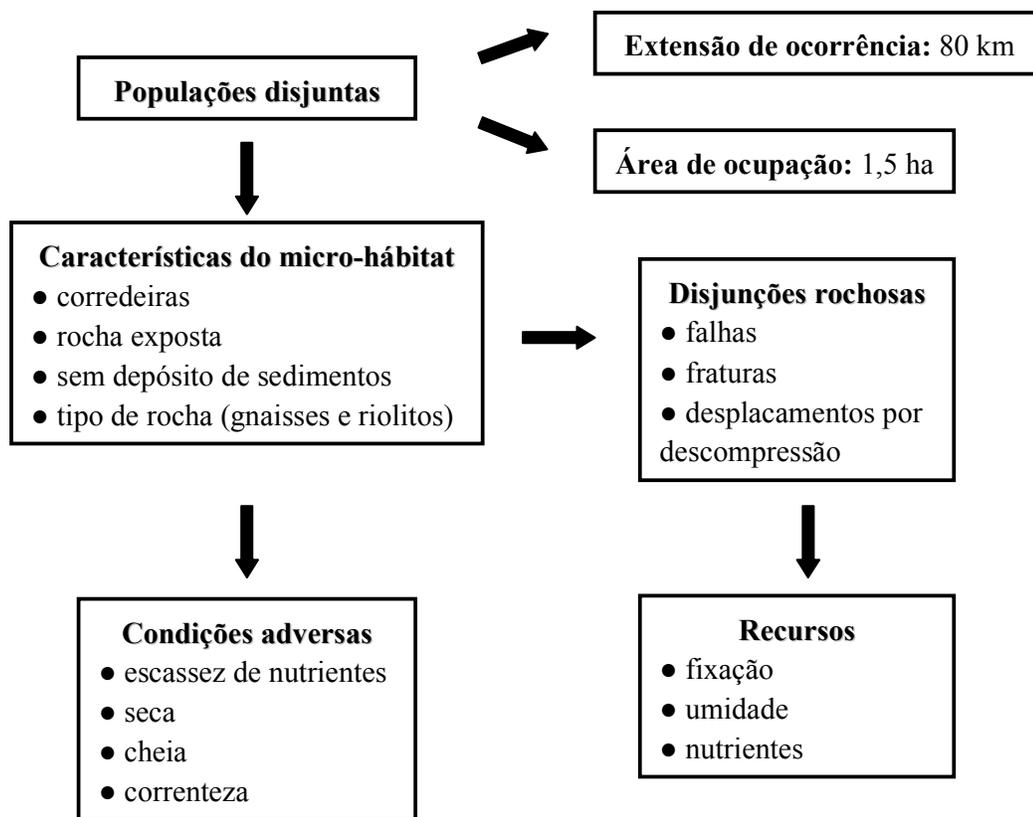


Figura 1. Características do micro-habitat ocupado pela reófito *Dyckia brevifolia* Baker (Bromeliaceae). Rio Itajaí-Açu, Bacia do Itajaí.

Cada população ocupou, em média, uma área de 765,4 m² (s ± 811,6), com densidade média de 3,5 (s ± 1,9) rosetas por m². O número de rosetas por local variou de 204 até 7.185, havendo uma correlação positiva entre a área ocupada pela espécie e o número total de rosetas (r = 0,82; p<0,05). A pequena área de ocupação da espécie e sua alta seletividade a tornam extremamente vulnerável à perda de habitats e às alterações ambientais.

Nos 12 locais avaliados (censo), os quais representam a grande maioria das populações da espécie, foram registradas 30.443 rosetas. Destas, 1.789 (5,9%) eram plântulas, 24.426 (80,2%) eram imaturas e 4.228 (13,9%) eram reprodutivas. A germinação e a sobrevivência de plântulas foram consideradas os principais “gargalos” no ciclo de vida da espécie, bem como a propagação clonal a principal forma de recrutamento. Apenas 2,4% das rosetas ocorreram isoladas e 97,6% agrupadas, em 2.254 grupos.

Com relação ao sistema reprodutivo, os resultados indicaram que *D. brevifolia* é autocompatível e que a agamosperma pode ocorrer (Figura 2). Os principais visitantes florais foram abelhas, beija-flores e borboletas, sendo o beija-flor *Amazilia versicolor* e as abelhas *Xylocopa brasiliatorum* e *Bombus* spp. considerados os principais polinizadores da espécie.

A autocompatibilidade, apresentada pela espécie, aliada ao comportamento dos visitantes florais indicaram que as principais formas promovidas de polinização são a autopolinização e a geitonogamia, sendo que ambas produzem endogamia (Figura 2). Por outro lado, a possibilidade de ocorrência da xenogamia é muito importante, pois pode gerar diversidade genética (Figura 2), a qual tem maior probabilidade de ser mantida através da apomixia.

A propagação clonal também é muito importante para a manutenção da diversidade genética já existente (Figura 2), principalmente devido à autocompatibilidade apresentada pela espécie. Devido à propagação clonal possivelmente os grupos sejam constituídos principalmente por clones (*ramets*), o que diminuiria substancialmente o número *genets* nas populações. Além das plântulas (1.789), as rosetas isoladas (722) e os diferentes grupos (2.254) poderiam ser considerados *genets*, pois não há conexão entre eles.

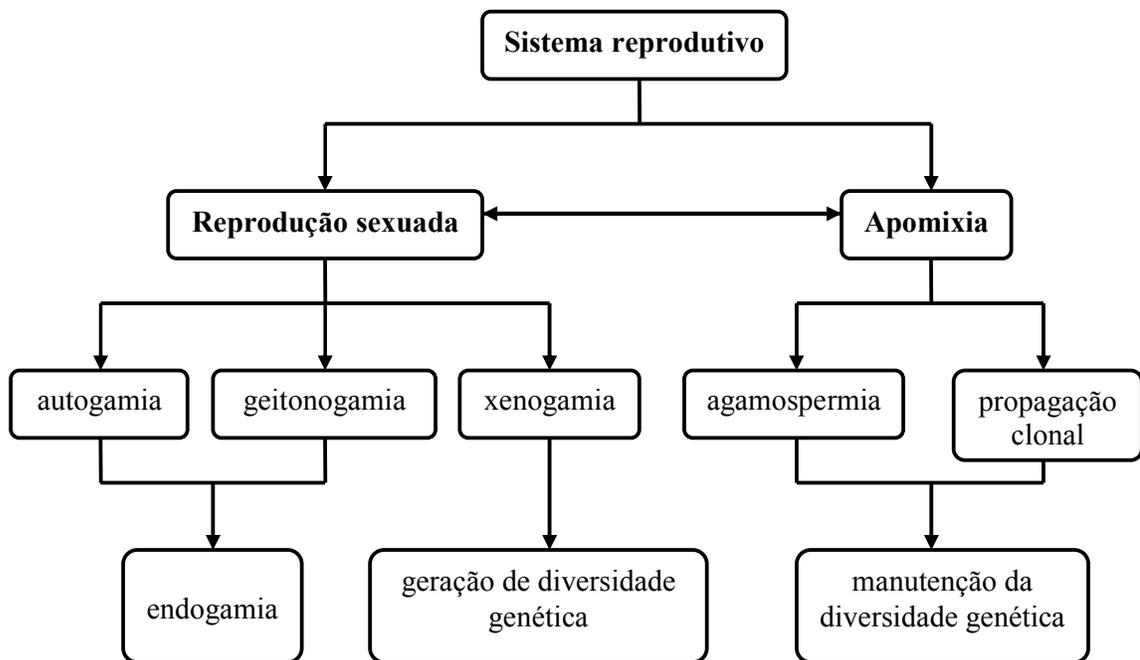


Figura 2. Fluxograma do sistema reprodutivo da reófito *Dyckia brevifolia* Baker (Bromeliaceae).

As taxas de cruzamento indicaram que *D. brevifolia* apresenta sistema de cruzamento misto, sendo predominantemente autógama (Figura 3), o que corrobora os resultados encontrados para o sistema reprodutivo da espécie. Apenas 8,2% dos indivíduos foram gerados por cruzamentos, destes 2,5% ocorreram entre indivíduos aparentados (Figura 3).

Conforme a correlação de paternidade ($\hat{r}_p = 0,99$), todos descendentes derivaram de cruzamentos correlacionados (irmãos completos) (Figura 3).

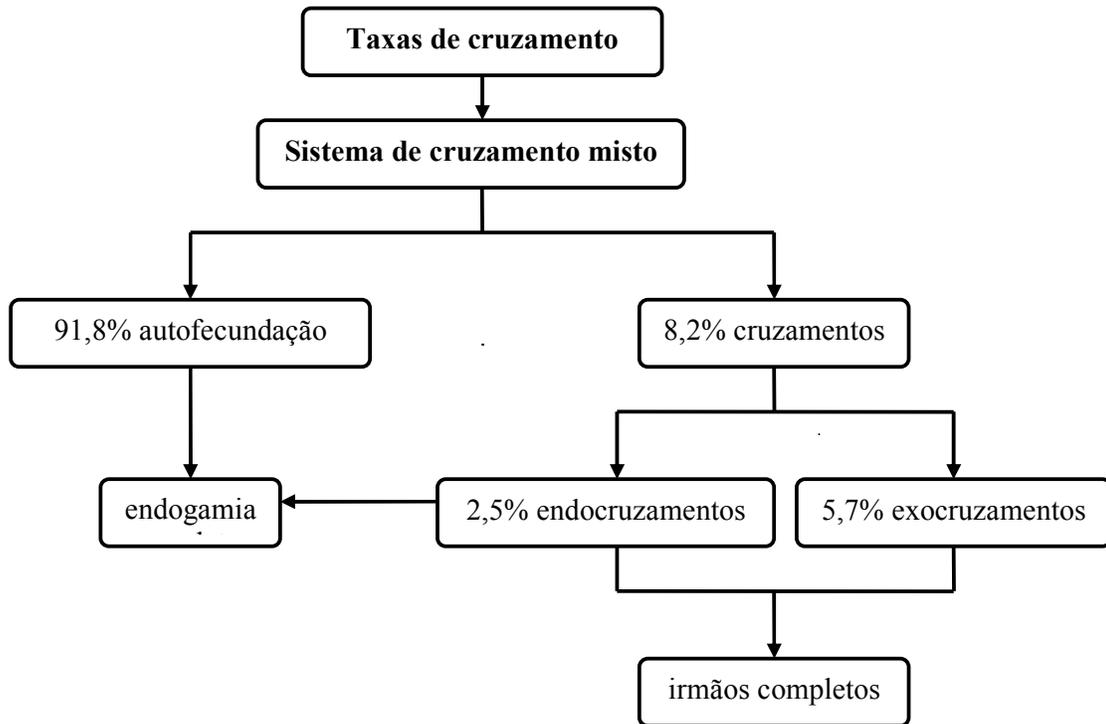


Figura 3. Fluxograma das taxas de cruzamento da reófito *Dyckia brevifolia* Baker (Bromeliaceae).

As sementes de *D. brevifolia* são aladas e podem ter dispersão anemocórica. Porém, visto a proximidade do rio e as chuvas que as carregam nesta direção, a hidrocoria foi considerada a principal forma de dispersão.

Com relação à diversidade genética, o número médio de alelos por loco foi de 1,4 e a porcentagem de locos polimórficos variou de 15,4% a 46,2%, com média de 27,0%. A heterozigosidade esperada variou de 0,011 a 0,123, com média de 0,067. A baixa diversidade encontrada nas populações pode ser atribuída à alta especificidade ambiental apresentada pela espécie, o que faz com que o número de fundadores e de genótipos multilocos seja limitado. Além disso, o predomínio da autogamia e/ou geitonogamia (endogamia) e o baixo fluxo gênico entre populações (divergência genética e deriva) também contribui para a baixa diversidade intrapopulacional (Figura 4). A propagação clonal pode ser importante para a manutenção da diversidade genética das populações, diminuindo os efeitos da endogamia e da deriva (Figura 4).

O fluxo gênico histórico entre as populações foi baixo (Figura 4) (Nm menor que 1 na maioria das populações) e grande parte da diversidade genética de *D. brevifolia* está distribuída entre suas populações ($\hat{F}_{ST}=0,376$). Apesar do fluxo gênico entre populações ser baixo sua manutenção é extremamente importante para diminuir os riscos de erosão genética.

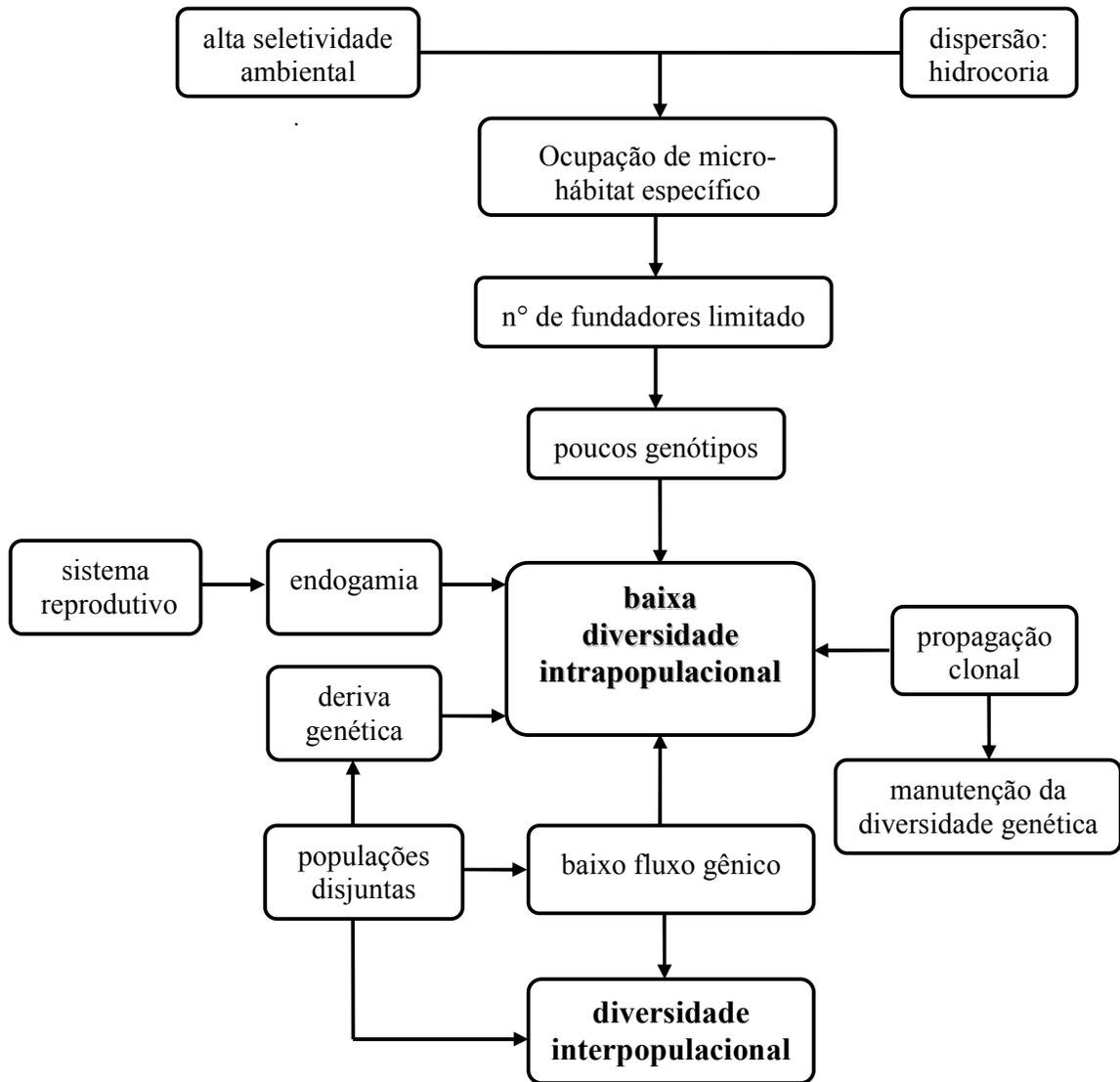


Figura 4. Fluxograma da diversidade genética da réofita *Dyckia brevifolia* Baker (Bromeliaceae).

As populações à jusante no Rio Itajaí-Açu apresentaram os maiores índices de diversidade (Capítulo 5, Figura 1). Como o rio apresenta fluxo unidirecional, as populações que ocorrem à jusante têm maior probabilidade de receber diásporos (hidrocoria) e, eventualmente, propágulos das populações a montante. A maior possibilidade de chegada de

material das populações a montante, além de acumular diversidade, também diminui o efeito fundador e os efeitos da deriva genética.

No ambiente reofítico, *D. brevifolia* desempenha importante papel ecológico. Como os grupos formados são densos eles acumulam grande quantidade de matéria orgânica, o que parece favorecer, neste micro-habitat (rocha exposta), a instalação de espécies arbustivas. A reófita *D. brevifolia* também pode ser considerada importante fonte de recurso alimentar para várias espécies. Muitas espécies, principalmente abelhas, beija-flores e borboletas, utilizaram os recursos florais disponibilizados pela espécie. A espécie *Hydrochaeris hydrochaeris* (capivara) utilizou suas rosetas foliares como fonte de alimento. Desta forma, a conservação de *D. brevifolia* contribui para a manutenção de várias outras espécies.

A espécie apresentou correlação positiva e significativa ($r=0,82$; $p<0,05$) entre o número de rosetas e a área ocupada. Desta forma a redução destes micro-habitats, principalmente devido à implantação de hidrelétricas, implica em redução praticamente proporcional da espécie. Com a instalação da Hidrelétrica Salto Pilão, possivelmente algumas populações (não estudadas) próximas a represa, município de Lontras, serão diretamente afetadas, devido a formação do lago. Além disso, outras populações poderão ser afetadas, devido a canalização de parte da vazão d'água, o que poderá ocasionar mudanças ambientais (por exemplo, alteração da frequência das cheias). Neste sentido, é necessário que estas populações sejam monitoradas pelo grupo empreendedor.

Considerando o exposto anteriormente, no percurso do rio com ocorrência de *D. brevifolia* a implantação de outras hidrelétricas não é recomendada. O comprometimento de outras populações, além daquelas que serão afetadas pela Hidrelétrica Salto Pilão, poderia inviabilizar sua conservação *in situ*. Além disso, deve ser considerado que praticamente na mesma extensão de ocorrência de *D. brevifolia* também ocorre a reófita *Raulinoa echinata* (Rutaceae), a qual é endêmica do Rio Itajaí-Açu (Klein, 1979; Reis *et al.*, 2003). Outra consideração que deve ser feita é a dificuldade de encontrar ambientes similares para reintrodução da espécie, assim como as dificuldades para introduzi-la num ambiente sujeito a distúrbios regulares.

No caso de *D. brevifolia*, além da construção de hidrelétricas, as quais ocasionam perda de habitat, o desmatamento na área ciliar (o qual pode causar erosão e carreamento de sedimentos, nutrientes e poluentes para o corpo hídrico), a poluição do rio por esgoto doméstico e por efluentes industriais, e o uso constante destes locais por pescadores (retirada de indivíduos, fogo), constituem as principais ameaças à espécie.

A União Mundial para a Natureza (IUCN) tem definido critérios para classificar as espécies em categorias de ameaça, as quais são baseadas em termos de declínio populacional e da diminuição de hábitat, no tamanho populacional, na distribuição da espécie e no risco de extinção. Considerando o contexto da espécie *D. brevifolia*, bem como a possibilidade de implantação de outras usinas hidrelétricas recomenda-se que a mesma seja incluída na lista da IUCN e na lista de espécies da flora brasileira ameaçada de extinção (IBAMA), na Categoria Em Perigo. Diante do exposto, a construção de outras hidrelétricas poderá inviabilizar a conservação de *D. brevifolia* em condições *in situ*.

Conservação *ex situ*

A conservação *ex situ* pode ser considerada uma forma complementar de conservação da diversidade (Maxted *et al.*, 1997). Geneticamente, a caracterização do tamanho efetivo populacional tem sido uma abordagem empregada para estimar o número mínimo de indivíduos requerido para a sustentação de uma população, população mínima viável (Vencovski, 1987; Eguiarte *et al.*, 1993; Reis, 1996).

Com a construção da represa da Hidrelétrica Salto Pilões, Lontras, é possível que algumas populações sejam diretamente atingidas (submersas) pela formação do lago, sendo necessário, para as mesmas, a conservação *ex situ*. Para estas recomenda-se que seja considerado um tamanho efetivo populacional equivalente a 500, o qual é indicado para conservação em longo prazo. Para as populações que poderão ser afetadas indiretamente, devido à canalização da água, se recomenda à conservação *ex situ*, como medida complementar. Neste caso, o tamanho efetivo populacional considerado deve ser no mínimo equivalente a 50, pois conforme Franklin (1980), este tamanho é indicado para evitar perdas na variabilidade em curto prazo.

Um tamanho efetivo mínimo deve ser considerado, pois as coleções *ex situ* visando conservação devem conter a maior representatividade genética possível. Além disso, caso haja necessidade de reintrodução da espécie, visto as eminentes ameaças sofridas, uma ampla base genética é necessária para manutenção, considerando adaptação e evolução, da espécie em longo prazo. A formação de populações compostas por poucos indivíduos poderia prejudicar a restauração, devido ao efeito fundador e/ou ao limitado potencial evolutivo decorrente da base genética restrita (Hamrick e Godt, 1996).

Como a espécie apresenta propagação vegetativa, possivelmente cada grupo seja constituído por vários *ramets* (clones). Portanto, visando evitar o resgate de clones a coleta

deve ser feita em diferentes grupos distribuídos ao longo das áreas. Por outro lado, a propagação vegetativa pode favorecer a manutenção do tamanho efetivo nas coleções.

O resgate poderá ser feito através de plantas e/ou sementes. No caso da coleta de sementes, o plantio das sementes de cada matriz deve ser feito separadamente. Em ambos os casos os acessos podem ser mantidos em coleções *in vivo*, em condições que permitam a identificação de cada acesso (planta ou matriz).

O tamanho efetivo para os indivíduos reprodutivos foi estimado conforme Vencovsky (1997). Para o resgate de indivíduos reprodutivos de *D. brevifolia*, considerando um tamanho efetivo igual a 50, é necessário coletar 46 indivíduos e considerando um tamanho equivalente a 500, é necessário coletar 460 indivíduos.

Com relação à coleta de sementes, levando em consideração a população Subida/Apiúna I, que apresentou o maior coeficiente de coancestria ($\hat{\theta}_y = 0,782$), o tamanho efetivo, segundo Cockerham (1969), foi de 0,640 e o número de matrizes, estimado conforme Sebbenn (2002; 2003), necessário para a coleta foi de 79 ($\hat{N}_e = 50$) e 790 ($\hat{N}_e = 500$).

Referências Bibliográficas

COCKERHAM, C.C. 1969. Variance of gene frequencies. **Evolution** 23: 72-84.

CRANDALL, K.A.; BININDA-EMONDS, O.R.P.; MACE, G.M.; WAYNE, R.B. 2000. Considering evolutionary processes in conservation biology. **Trends in Ecology and Evolution** 15: 290-295.

EGUIARTE, L.E.; BÚRQUEZ, A.; RODRIGUES, J.; MARTÍNEZ-RAMOS, M.; SARUKHÁN, J.; PINERO, D. 1993. Direct and indirect estimates of neighborhood and effective population size in a tropical palm, *Astrocaryum mexicanum*. **Evolution** 47: 75-87.

FRANKEL, O.H.; SOULÉ, M.E. 1981. **Conservation and evolution**. Cambridge University Press, Cambridge.

FRANKLIN, I.R. 1980. Evolutionary changes in small populations. In: SOULÉ, M.E.; WILCOX, B.A. (eds.). **Conservation Biology: an evolutionary-ecological perspective**. Sinauer, Sunderland.

GILPIN, M.E.; SOULÉ, M.E. 1986. Minimum viable populations: processes of species extinction. In: SOULÉ, M.E. (ed.). **Conservation Biology: the science of scarcity and diversity**. Sinauer, Sunderland, 19-34.

HAMRICK, J. L. e GODT, M. J. W. 1996. Conservation genetics os endemic plant species. In: AVISE, J. C.; HAMRICK, J. L. (eds.). **Conservation genetics: case histories from nature**. New York: Chapman and Hall, 281-304.

- HENLE, K.; POSCHLOD, P.; MARGULES, C.; SETTELE, J. 1996. Species survival in relation to habitat quality, size and isolation: summary conclusions and future directions. In: SETTELE, J.; MARGULES, C.; POSCHLOD, P. (eds.). **Species survival in fragmented landscapes**. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, 373-381.
- HENRY, R. 1999. **Ecologia de reservatórios: estrutura, função e aspectos sociais**. FUNDIBIO/FAPESP, Botucatu.
- HUGHES, J.B.; DAILY, G.C.; EHRLICH, P.R. 1997. Population diversity: its extent and extinction. **Science** 278: 689-691.
- KLEIN, R.M. 1979. Reófitas no Estado de Santa Catarina, Brasil. **Anais da Sociedade Botânica do Brasil**. SBB, Campo Grande, 159-169.
- LANDE, R.; BARROWCLOUGH, G.F. 1987. Effective population size, genetic variation, and their use in population management. In: SOULÉ, M.E. (ed.). **Viable populations for conservation**. Cambridge University Press, Cambridge, 87-123.
- MAGNUSSON, W.E. 2001. Catchments as basic units of management in conservation biology courses. **Conservation Biology** 15: 1464-1465.
- MAXTED, N.; FORD-LLOYD, B.V.; HAWKES, J.G. 1997. **Plant genetic conservation: the *in situ* approach**. Chapman and Hall.
- MOULTON, T.P.; SOUZA, M.L. 2006. Conservação em Bacias Hidrográficas. In: ROCHA, C.F.D.; BERGALLO, H.G.; SLUYS, M.V.; ALVES, M.A.S. **Biologia da conservação: essências**. RiMa, São Carlos, 157-181.
- NAIMAN, R.J.; DÉCAMP, H.; POLLOCK, M. 1993. The role of riparian corridors in maintaining regional biodiversity. **Ecological Applications** 3: 209-212.
- POFF, N.L.; ALLAN, J.D.; BAIN, M.B.; KARR, K.L.; PRESTEGAARD, K.L.; RICHTER, B.D.; DPARKS, R.E.; STROMBER, J.C. 1997. The natural flow regime: a paradigm for river conservation and restoration. **BioScience** 47: 769-784.
- PRINGLE, C.M. 2001. Hydrologic connectivity and the management of biological reserves: a global perspective. **Ecological Applications** 11: 981-998.
- PRINGLE, C.M. 2003. What is hydrologic connectivity and why is it ecologically important? **Hydrological processes** 17: 2685-2689.
- REIS, M.S. 1996. **Distribuição e dinâmica da variabilidade genética em populações naturais de palmitero (*Euterpe edulis* Martius)**. Tese de doutorado. Esalq-USP, Piracicaba.
- REIS, M.S.; MANTOVANI, A.; MANTOVANI, M.; SIMINSKI, A.; PUCHALSKI, A.; CAFFER, M.M.; SILVA, J.Z.; BERKENBROCK, I.; ROGALSKI, J.M.; MENDONÇA, E.N. 2003. **Caracterização da diversidade genética em populações naturais de *Raulinoa echinata* Cowan**. Relatório final. UFSC, Florianópolis.

- RITLAND, K. 1989. Correlated matings in the partial selfer, *Mimulus guttatus*. **Evolution** 43: 848-859.
- ROSENBERG, D.R.; MCCULLY, P.; PRINGLE, C.M. 2000. Global-scale environmental effects of hydrological alteration: introduction. **BioScience** 50: 746-751.
- SAUNDERS, D.L.; MEEWWIG, J.J.; VINCENT, A.C.J. 2002. Freshwater protected areas: strategies for conservation. **Conservation Biology** 16: 30-41.
- SEBBENN, A.M. 2002. Número de árvores matrizes e conceitos genéticos na coleta de sementes para reflorestamentos com espécies nativas. **Revista do Instituto Florestal** 14: 115-132.
- SEBBENN, A.M. 2003. Tamanho amostral para conservação *ex situ* de espécies arbóreas com sistema misto de reprodução. **Revista do Instituto Florestal** 15: 147-162.
- SMITH, T.B.; KARK, S.; SCHNEIDER, C.J.; WAYNE, R.K.; MORITZ, C. 2001. Biodiversity hotspots and beyond: the need preserving environmental transitions. **Trend in Ecology and Evolution** 16: 431.
- SHAFFER, M.L. 1981. Minimum population sizes for species conservation. **BioScience** 31: 131-134.
- SCHAFFER, M. 1987. Minimum viable populations: coping with uncertainty. In: SOULÉ, M.E. (ed.). **Viable populations for conservation**. Cambridge University Press, Cambridge.
- SIQUEIRA FILHO, J.A.; TABARELLI, M. 2006. Bromeliad species of the Atlantic forest of north-east Brazil: losses of critical populations of endemic species. **Oryx** 40: 218-224.
- SOULÉ, M.E. 1980. Thresholds for survival: maintaining fitness and evolutionary potential. In: SOULÉ, M.E.; WILCOX, B.A. (eds.). **Conservation Biology: an evolutionary-ecological perspective**. Sinauer, Sunderland, 115-159.
- VENCOVSKY, R. 1987. Tamanho efetivo populacional na coleta e preservação de germoplasma de espécies alógamas. **Série IPEF** 35:79-84.
- WARD, J.V.; STANFORD, J.A. 1980. The four-dimensional nature of lotic ecosystems. **Journal of the North American Benthological Society** 8: 2-8.