

## Danos por herbivoria na angiosperma *Polygala spectabilis* e nas pteridófitas *Anemia phyllitidis* e *Asplenium serratum* na Reserva Biológica Duas Bocas, Cariacica, Espírito Santo

Herbivory damage in the angiosperm *Polygala spectabilis*, and in the pteridophytes *Anemia phyllitidis* and *Asplenium serratum* in the biological Reserve of Duas Bocas, Cariacica, Espírito Santo

Celina A Santos<sup>1</sup>, Adriana C Virgens<sup>1</sup> e Ary G Silva<sup>1,2</sup>

<sup>1</sup> Programa de Mestrado em Ecologia de Ecossistemas. Centro Universitário Vila Velha - UVV. Rua Comissário José Dantas de Melo, 21, Boa Vista, Vila Velha, Espírito Santo, Brasil. CEP 29101-770; <sup>2</sup> Professor Titular IV, bolsista de Produtividade em Pesquisa FUNADESP. [arygomes@uvv.br](mailto:arygomes@uvv.br)

**Resumo** Em pteridófitas, não tem sido evidenciada uma tendência de preservação da superfície de esporófilos, quando comparados aos trofófilos, de maneira similar ao que tem sido demonstrado nos tecidos florais, no que diz respeito à evolução do processo de polinização. As famílias Anemiaceae e Aspleniaceae representam modelos interessantes à verificação de hipóteses desta natureza, pois em Anemiaceae os esporângios se desenvolvem em esporangióforos sem envolver a superfície foliolar, enquanto em Aspleniaceae os esporângios se desenvolvem na face adaxial das lâminas foliares. Este trabalho pretende comparar os danos produzidos por herbivoria em tecidos vegetais envolvidos com a reprodução, tendo como modelos as pétalas das flores e folhas de *Polygala spectabilis* DC, com os das folhas de *Asplenium serratum* L. e *Anemia phyllitidis* (L.) SW, em ambientes microsimpátricos na Reserva Biológica de Duas Bocas - REBIO Duas Bocas. Em cada um dos oito indivíduo de cada espécie três folhas foram coletadas que foram fotografadas e as imagens analisadas no programa ImageTool para determinação da área comprometida com danos por herbivoria. Os resultados obtidos foram avaliados pelos testes de Kruskal-Wallis e a Correlação de Spearman. Testes de mediana foram realizados a posteriori, utilizando o programa Systat 9.0. A área preservada e a área total são praticamente lineares e estão correlacionadas de forma positiva ( $p=0,949$ ). A área consumida pela herbivoria foi independente do tamanho foliar ( $p<0,05$ ). Não houve diferenças significativas nem em áreas foliares totais de *A. serratum* e *A. phyllitidis* e nem entre flores de *P. spectabilis*, que não há diferenças proporcionais ( $p>0,05$ ) entre as áreas oferecidas de recursos. Flores de *P. spectabilis* apresentaram menor área de herbivoria quando comparadas às folhas estéreis de *A. phyllitidis* e às folhas férteis de *A. serratum* ( $p<0,05$ ).

**Abstract** In ferns, it has not been demonstrated any tendency to preserve the sporophyll surface, when compared to trophophylls, similarly to what has been evidenced in floral tissue, concerning the trends of evolution in pollination. The ferns families Anemiaceae and Aspleniaceae represent interesting models to test hypotheses in this fields, since as in Anemiaceae the sporangia develop in sporangiophores that are out of the leaflets surface, while in the Aspleniaceae sporangia develop on the adaxial surface of leaves. This paper aims to compare the damage caused by herbivory in plant tissues involved in reproduction, with models like the petals of flowers and leaves of *Polygala spectabilis* DC, with the leaves of *Asplenium serratum* L., and *Anemia phyllitidis* (L.) SW, occurring in microsympatric environments at the Biological Reserve Duas Bocas - REBIO Duas Bocas. In each of the eight individuals of each species, three leaves were collected and afterwards they were photographed and the images analyzed to determine the area damaged by herbivores using the software ImageTool. The results were evaluated by Kruskal-Wallis test and the Spearman's correlation, and Median tests that were performed using the program Systat 9.0. The preserved area and the total area is almost linear and are correlated positively ( $p=0.949$ ). The area consumed by herbivores was independent of leaf size ( $p<0.05$ ). There were no significant differences in total leaf area between *A. serratum* and *A. phyllitidis* or between flowers of *P. spectabilis*, there is no proportional differences ( $p>0.05$ ) between the areas of resources offered. The flowers of *P. spectabilis* showed lower herbivory area when compared to sterile leaves of *A. phyllitidis* and fertile leaves of *A. serratum* ( $p<0.05$ ).

**Keywords:** herbivory, ferns, Atlantic forest, Atlantic Forest. Brazil.

**Palavras-chaves:** herbivoria, samambaias, Mata Atlântica, Brasil.

## Introdução

Analisando comparativamente a herbivoria e a polinização em relação à essência da motivação do consumidor, a busca de algum tipo de recurso se apresenta como um ponto comum entre elas, sendo que Pellmyr e Thien (1986) sugeriram que fragrâncias florais teriam evoluído a partir de inibidores de herbivoria presentes no eixo vegetativo da planta. De fato, tecidos florais, por exemplo, podem ser consumidos pelas larvas de insetos galhadores cujos adultos polinizam a flor, como em *Ficus*, Moraceae (Barth 1985), e em *Siparuna*, Monimiaceae (Feil 1992).

Porém, apesar de serem similares em sua essência como interações tróficas, a polinização e a herbivoria diferem entre si pelas consequências ecológicas que produzem. Enquanto a herbivoria se caracteriza pelo antagonismo entre as partes, a polinização é principalmente mutualista (Weis e Campbell, 1992). Em sistemas de polinização com características da síndrome de cantarofilia, entre os coleópteros polinizadores, por exemplo, há desde os que se alimentam de partes florais, até os que usam pólen e néctar (Irvine e Armstrong, 1990). Mesmo entre os vertebrados têm sido relatados danos a verticilos florais ou seu consumo, isoladamente ou associado à ingestão de pólen, em sistemas de polinização envolvendo morcegos (Dobat 1985, Findley 1993).

Contudo, em sido apontada uma tendência de diminuição do comprometimento de tecidos florais no processo de polinização que acarretassem danos aos verticilos, à medida em que ocorre uma diversificação de recursos, sejam eles nutricionais ou não. Entre os diferentes recursos, há os de natureza alimentar, como pólen, néctar e óleos fixos (Gottsberger, 1977; Gottsberger e Amaral, 1984; Prance, 1985; Simpson e Neff, 1983). Além de recursos alimentares, há os que não apresentam relação direta com a sustentação nutricional dos polinizadores, como é o caso da oferta de substâncias como óleos voláteis, resinas, gomas e mucilagens, ceras, ou até locais para acasalamento ou dormitório, que podem ser explorados por grupos de consumidores (Irvine e Armstrong 1990, Prance 1985, Simpson e Neff 1983, Roubik 1989).

Mesmo em se tratando de recursos primariamente nutricionais como o pólen, cujo consumo representa, em última análise, uma espoliação de material genético, também tem sido apontada uma tendência à diminuição da quantidade do pólen acessível ao visitante. Principalmente em flores que apresentam o pólen como único recurso para o visitante, pressões seletivas têm delineado tendências à retirada do androceu do foco de atuação do visitante, associada a uma deposição de pólen no corpo do visitante em locais fora do alcance do aparelho bucal, restringindo assim a utilização do pólen para consumo próprio (Westerkamp 1996).

Entre as plantas cuja reprodução não envolve flores, nos grupos que são hoje incluídos sob a denominação de pteridófitas, as samambaias são entendidas como plantas que apresentam megáfilos e que se reproduzem por esporos que se desenvolvem nas folhas dos esporófitos. Estes megáfilos podem se diferenciar em trofófilos, folhas estéreis cuja principal função é a atividade fotossintética, e em esporófilos, folhas

férteis que produzem os esporos (Rothwell e Stockey 2008).

Porém, apesar de existirem apenas dois únicos estudos que abordam o tema, as evidências até agora encontradas indicam que não há uma tendência de preservação da superfície de esporófilos, quando comparados aos trofófilos (Raupp e Denno 1983, Mehltreter e Bartolomé 2003), de maneira similar ao que ocorre com a utilização de recursos florais no processo de polinização. Neste sentido, as famílias Anemiaceae e Aspleniaceae representam modelos interessantes à verificação de hipóteses desta natureza, pois em Anemiaceae os esporângios se desenvolvem em esporangióforos sem envolver a superfície foliolar, enquanto em Aspleniaceae os esporângios se desenvolvem na face adaxial das lâminas foliares (Smith *et al.* 2008).

Assim, este trabalho pretende comparar os danos produzidos por herbivoria em tecidos vegetais envolvidos com a reprodução, tendo como modelos as pétalas das flores e folhas de *Polygala spectabilis* DC, com os das folhas de *Asplenium serratum* L. e *Anemia phyllitidis* (L.) SW, em ambientes microsimpátricos na Reserva Biológica de Duas Bocas - REBIO Duas Bocas.

---

## Métodos

### A área de estudo

A Reserva Biológica de Duas Bocas (Figura 1) inicialmente foi criada como Reserva Florestal de Duas Bocas, através da Lei nº 2.095 de 12 de janeiro de 1965 e teve redefinida a sua categoria de manejo para Reserva Biológica em 02 de janeiro de 1991 através da Lei nº 4.503. É considerada a melhor Unidade de Conservação Estadual e está situada no município de Cariacica, entre as coordenadas de 20°14'04" e 20°18'30" S e 40°28'01" e 40°32'07" W, distante 27 km da capital do estado, possui em seus 2.910 ha uma fauna abundante e Mata Atlântica de Encosta ou, como também é conhecida, a Floresta Ombrófila Densa Submontana (SEAMA/PLANAVE 2006).

### A amostragem das plantas

Para todas as espécies foram amostrados oito indivíduos. Em *A. phyllitidis* e *P. spectabilis* foram coletadas três folhas de cada indivíduo, tomando como base as folhas inseridas no terceiro nó a partir do ápice dos ramos. Os indivíduos jovens de *A. serratum* foram retirados por completo de fragmento rochoso, denominado matacão.

No laboratório da REBIO, as folhas foram colocadas na bancada, sob uma trena. Os exemplares foram fotografados isoladamente, exceto flores de *P. spectabilis*, que foram fotografadas em inflorescências com cerca de oito flores. Todas as fotos foram feitas com escala e, após serem identificadas, foram direcionadas para avaliação morfométrica, através da análise das imagens fotografadas, feita com o programa ImageTool, após a calibração com a escala métrica em centímetros.

A partir da análise das imagens, foram determinadas a área total e a área consumida em cm<sup>2</sup>, tanto para as folhas jovens



**Figura 1** Espécies utilizadas como modelo para estudo de herbivoria em tecidos vegetativos e reprodutivos, amostradas na Reserva Biológica Duas Bocas, Cariacica, ES. a: *Polygala spectabilis* DC; b: *Asplenium serratum* L.; (c) *Anemia phyllitidis* (L.) SW

quanto para as adultas, processadas no programa ImageTool.

Foram medidas a área foliar total e a área foliar consumida. Com isso também foi calculada a porcentagem de herbivoria (% da área foliar consumida), estimada através da seguinte fórmula: % de Herbivoria = Área Consumida/Área Total X 100.

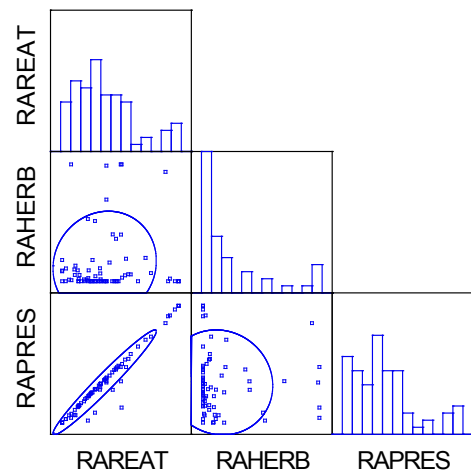
#### Análise estatística

Primeiramente, a normalidade dos dados foi verificada pelo teste de  $K^2$  e não se apresentou como normalmente distribuídos, eles foram normalizados pela transformação logarítmica e em seguida foi aplicado o teste t de Student, a fim de verificar se haviam diferenças significativas entre os dados dos diferentes tipos de folhas glabras e pilosas (Zar 2008).

Cada foto foi inserida no Programa ImageTool que, dentre as funções, calcula áreas foliares. De posse dos valores foi procedido, no programa Systat 9.0, o teste de normalidade para áreas foliares totais e consumidas. Diante da não normalidade dos dados procedeu-se aos testes de Kruskal-Wallis e à Correlação de Spearman. Por meio do método “rank” cuja função é colocar dois parâmetros em uma mesma escala constatou-se proporcionalmente a área de herbivoria entre flores e folhas. Testes de mediana foram realizados a posteriori. Três exemplares completos de cada espécie foram herbORIZADOS. As exsicatas foram depositadas no Herbário do Centro Universitário Vila Velha.

## Resultados e discussão

Os indivíduos de *P. spectabilis*, *A. phyllitidis* e *A. serratum* (Figura 1) ocorrem em áreas de sub-bosque da floresta, em área situada entre 200 e 500m a partir da sede administrativa da REBIO. Pela Correlação de Spearman (Figura 2), a área preservada e a área total são praticamente lineares e estão correlacionadas de forma positiva ( $p=0,949$ ). No entanto, área de herbivoria é independente do tamanho foliar ( $p=0,186$ ;  $p<0,05$ ). O teste não paramétrico Kruskal-Wallis mostrou, tanto em áreas foliares totais de *A. serratum* e *A. phyllitidis* quanto em flores de *P. spectabilis*,



**Figura 2** Correlação de Spearman: área total (RAREAT), área preservada (RAPRES), área de herbivoria (RAHERB).

que não há diferenças proporcionais ( $p=0,479$ ;  $p>0,05$ ) entre as áreas oferecidas de recursos.

Flores de *P. spectabilis* apresentaram menor área de herbivoria quando comparadas às folhas estéreis de *A. phyllitidis* e às folhas férteis de *A. serratum*. Para tal característica, houve diferença significativa ( $p=0,026$ ;  $p<0,05$ ) entre o elemento falseador e as duas espécies de pteridófitas. Pelo teste a posteriori das medianas (Tabela 1) confirmou-se a diferença significativa

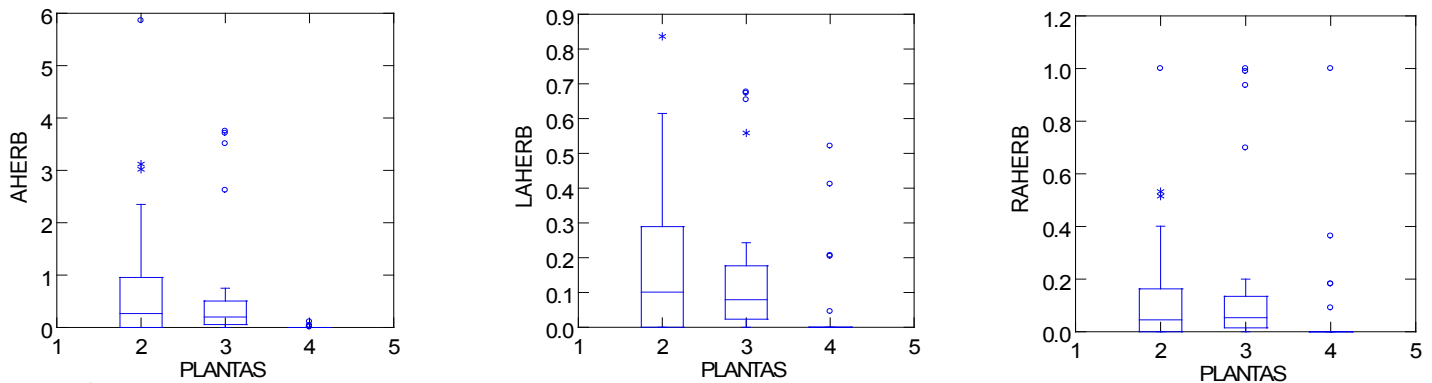
**Tabela 1** Diferenças das medianas quanto à área de herbivoria. Comparação entre *Anemia phyllitidis* (2), *Asplenium serratum* (3) e o elemento falseador, flor de *Polygala spectabilis* (4).

2		
0.620704	3	
2.503508	3.124212	4

**Tabela 2** Níveis de significância (p) das diferenças de mediana. Comparação entre *Anemia phyllitidis* (2), *Asplenium serratum* (3) e o elemento falseador, flor de *Polygala spectabilis* (4).

2		
1.000000	3	
0.036891	0.005348	4





**Figura 3** Área de herbivoria (AHERB), logaritmo (LAHERB) e “rank” (RAHERB) referente à *Anemia phyllitidis* (2) e *Asplenium serratum* (3). Para a mesma característica, o elemento falseador, flores de *Polygala spectabilis* (4).

entre as áreas de consumo (Tabela 2), ambas apresentadas graficamente (Figura 3).

Silva e Lutz (2004) ponderam que através do processo de interação dos organismos e seu ambiente, a flor pode ser localizada por seus visitantes e também pode ser associada a algum tipo de recurso explorável, muitas vezes identificado como atrativo. Quando a herbivoria e a polinização são analisadas em relação à essência da motivação do consumidor, a busca de algum tipo de recurso se apresenta como um ponto comum entre elas. Rodrigues *et al.* (2008), baseado em metodologia semelhante à utilizada em nosso trabalho, observaram baixa intensidade de herbivoria em botões florais de outra espécie de angiosperma, *Passiflora quadrilandulosa*, atribuindo isto à presença de formigas que excluem outros herbívoros, independente do quão exposto estiver o botão floral. Resultado similar foi encontrado por Oliveira (1997). Em estudo sobre o impacto da herbivoria foliar nas características florais da espécie *Ludwigia* (Onagraceae), Kersch *et al.* (2003) avaliaram 15 plantas sendo dois de seus ramos selecionados por similaridade de tamanho: controle (sem herbivoria) e experimental (com herbivoria). Dentre os resultados obtidos destacam-se: características florais variaram significativamente entre plantas e o efeito da herbivoria foliar sobre tais características não é geral para todas as angiospermas.

Estudos sobre herbivoria em pteridófitas levaram Hendrix (1980) a propor uma hipótese de que sua ocorrência nas samambaias seria 25 vezes menor que nas angiospermas. Porém, Mehltreter (2010) assevera que, embora as evidências realmente apontem para uma menor ocorrência de herbivoria em pteridófitas, quando comparadas às angiospermas, a proporção tão elevada proposta por Hendrix (1980) seria consequência de poucos estudos sobre o tema, sendo que os que já foram realizados apresentam-se tendenciosos tanto do ponto de vista sistemático como do ponto de vista geográfico, ou até mesmo como um artefato de subamostragem. Na verdade, a ocorrência de herbivoria entre as samambaias seria apenas de três a sete vezes menor que a das plantas com flores (Mehltreter 2010). Em comparação com orquídeas e bromélias de uma floresta tropical Montana do México, as samambaias simpátricas a elas apresentaram maiores valores de dano foliar médio. Enquanto menos de 32% dos indivíduos de orquídeas e 15% das bromélias apresentaram pelo menos alguns traços de herbivoria, 60-95% dos indivíduos de samambaias foram afetados pela herbivoria (Winkler *et al.* 2005).

Em relação à ocorrência de danos foliares por herbivoria, samambaias terrestres e epífitas apresentam uma proporção que varia entre 5-15%, tendo ocorrido raros relatos em que esta proporção pode chegar a um máximo de até 36% (Balick *et al.* 1978, Hendrix e Marquis 1983, Mehltreter e Bartolomé 2003, Mehltreter *et al.* 2006). Estes valores são semelhantes aos relatados para angiospermas das florestas tropicais (Lowman 1984 e 1985, Coley e Aide 1991, Williams-Linera e Baltazar 2001). Entre as samambaias, não têm sido encontradas diferenças no consumo de folhas férteis e estéreis, enquanto as folhas jovens têm apresentado consideravelmente menos danos do que as folhas mais velhas. Estes achados sugerem que os herbívoros podem se alimentar de folhas em qualquer fase de desenvolvimento, sendo que os níveis de danos aumentam com a idade foliar (Raupp e Denno 1983, Mehltreter e Bartolomé 2003). Por conseguinte, deve-se esperar que o dano foliar médio aumente com o aumento da expectativa de vida das folhas das espécies (Mehltreter *et al.* 2006).

Pesquisas futuras sobre as interações planta-animal entre as pteridófitas demandarão mais estudos de campo e investigação multidisciplinar colaborativa, de modo a produzir visões bem mais atualizadas, diversificadas e abrangentes dessas interações em uma escala global e comparativa, além de estudos em diferentes níveis taxonômicos para compreender a origem das interações. Os resultados obtidos em estudos nas últimas três décadas já indicaram que as samambaias merecem mais atenção dos biólogos de campo, como já demonstraram algumas interações inusitadas e novas com organismos coexistentes. Os trabalhos de investigação nesta área incluem, além de um horizonte promissor de investigações bioquímicas e descobertas taxonômicas, a descoberta de novos aspectos ecológicos não só das interações animal-plantas sediadas na herbivoria, mas também outros tipos de interações, como por exemplo, os consumidores de esporos, de tal maneira que se possa elucidar as bases evolutivas dessas interações (Mehltreter 2010).

## Agradecimentos

Esta pesquisa foi realizada durante a disciplina Metodologia de Campo em Ecologia do Programa de Pós-Graduação em Ecologia de

Ecosistemas do Centro Universitário Vila Velha (UVV) e os autores gostariam de agradecer: ao Instituto Estadual do Meio Ambiente e dos Recursos Hídricos do Espírito Santo - IEMA-ES, pela autorização para realização da pesquisa; à Gestão da REBIO de Duas Bocas pela viabilização da infra-estrutura necessária ao trabalho; à FUNADESP pela Bolsa de Produtividade em Pesquisa de Ary G Silva.

## Referências

- Balick MJ, Furth DG, Cooper-Driver G (1978) Biochemical and evolutionary aspects of arthropod predation on ferns. *Oecologia* 35: 55-89.
- Barth FG (1985) **Insects and flowers**; the biology of a partnership. New Jersey: Princeton University Press.
- Bianchini E, Santos FAM (2005) Herbivoria foliar em *Chrysophyllum gonocarpum* (Sapotaceae) no Parque Estadual Mata dos Godoy, Londrina Londrina, Estado do Paraná, Brasil. *Acta Scientiarum*. 3: 285-290
- Coelho VPM, Agra MF, Baracho GS (2008) Flora of Paraíba, Brazil: *Polygala* L. (Polygalaceae). *Revista Acta Botanica Brasilica* 22: 225-239.
- Coley PD, Aide TM (1991) Comparison of herbivory and plant defenses in temperate and tropical broad-leaved forests. In :Price PW, Lewinsohn TM, Fernandes GW Benson WW (ed) **Plant-animal interactions: evolutionary ecology in tropical and temperate regions**. New York: JohnWiley & Sons, pp. 25-49.
- Dobat K (1985) **Blüten und Fledermäusen**; Bestäubung durch Fledermäuse und Flughunde [Chiropterophilie]. Frankfurt: Verlag Waldemar Kramer.
- Feil JP (1992) Reproductive ecology of dioecious *Siparuna* (Monimiaceae) in Ecuador; a case of gall midge pollination *Journal of the Linnean Society of Botany* 110: 171-203.
- Figueiredo JB, Salino A (2005). **Pteridófitas de quatro Reservas Particulares do Patrimônio Natural ao Sul da Região Metropolitana de Belo Horizonte, Minas Gerais, Brasil**. Dissertação de Mestrado. Curso de Pós-Graduação em Biologia Vegetal, Universidade Federal de Minas Gerais (UFMG), Belo Horizonte, MG
- Findley JS (1993) **Bats**; a community perspective. Cambridge: Cambridge University Press.
- Gottsberger G (1977) Some aspects of beetle pollination in the evolution of flowering plants. In: Kubtzki K (ed.) Flowering plants; evolution and classifications of higher categories. **Plant Systematics and Evolution** 1: 211-226.
- Gottsberger G, Amaral A (1984) Pollination strategies in brazilian *Philodendron* species. *Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft* 97: 391- 410.
- Hendrix SD (1980) An evolutionary and ecological perspective of the insect fauna of ferns. *American Naturalist* 115: 171-196.
- Hendrix SD, Marquis RJ (1983) Herbivore damage to three tropical ferns. *Biotropica* 15: 108-111.
- Instituto Estadual do Meio Ambiente (2008) Unidades de Conservação. Reserva Biológica Duas Bocas. [online] <http://www.iema.es.gov.br/>.
- Irvine AK, Armstrong JE (1990) Beetles pollination in tropical forests of Australia. In: Bawa KS, Hadley M (ed) **Reproductive ecology of tropical forest plants**, Carnforth: Parthenon Press, pp 211-232.
- Kersch MF, Leuchtenberger C, Fonseca CR (2003) **Efeito da herbivoria foliar em características florais de *Ludwigia* sp. (Onagraceae)**. In: II Mostra de Iniciação Científica, São Leopoldo.
- Lowman MD (1984). An assessment of techniques for measuring herbivory: is rain forest defoliation more intense than we thought? *Biotropica* 16: 264-268.
- Lowman MD (1985) Insect herbivory in Australian rain forests: is it higher than in the Neotropics? **Proceedings of the Ecological Society of Australia** 14: 109-119.
- Mehlreter K (2010) Interactions of ferns with fungi and animals. In: Mehlreter K, Walker LR, Sharpe JM (ed) **Fern ecology**. New York: Cambridge University Press, pp. 220-254.
- Mehlreter K, Bartolomé J. (2003). Herbivory on three tropical fern species of a Mexican cloud forest. In: Chandra S, Srivastava M (ed). **Pteridology in the new millennium**. Dordrecht: Kluwer Academic Publishers, pp. 375-381.
- Mehlreter K, Hülber K, Hietz P (2006) Herbivory on epiphytic ferns of a Mexican cloud forest. *Fern Gazette* 17: 303-309.
- Pellmyr O, Thien LB (1986) Insect reproduction and floral fragrances: keys to the evolution of the angiosperms? *Taxon* 35: 76-85.
- Prance GT (1985) The pollination of amazonian plants. In: Prance GT & Lovejow TE (ed) **Key environments**; Amazonia. London: Pergamon Press, pp 39-79.
- Oliveira RS (1997) Predação, parasitismo e defesa e flores de *Passiflora coccinea* (Passifloraceae). In: **Ecologia da Floresta Amazonica - Curso de Campo**. Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia, Manaus, AM.
- Raupp MJ, Denno RF (1983) Leaf age as a predictor of herbivore distribution and abundance. In: Denno RF, McClure M S (ed) **Variable plants and herbivores in natural and managed systems**. New York: Academic Press, pp. 91-124.
- Rodrigues LF, Leitão RP, Colpas FT (2008) **Efeito da presença de formigas na herbivoria de *Passiflora quadrilandulosa* (Passifloraceae)**. [online] <http://www.inpa.gov.br/download/efa/livro/2004>
- Rothwell GW, Stockey RA (2008) Phylogeny and evolution of ferns: a paleontological perspective. In: Ranker TA, Haufler CH (ed) **Biology and evolution of Ferns and Lycophytes**. New York: Cambridge University Press, pp. 332-366.
- Roubik DW (1989) **Ecology and natural history of tropical bees**. New York: Cambridge University Press.
- SEAMA/PLANAVE (1996) **Plano de manejo da Reserva Biológica de Duas Bocas, Relatório Final**, Volume 1, Vitória: PLANAVE.
- Silva A G, Lutz IV (2004) Sinalização ou atração floral? Uma abordagem química para a polinização. *Natureza on line*.2: 10-14.
- Simpson BB, Neff JL (1983) Evolution and diversity of floral rewards. In: Jones CE, Little RJ (ed). **Handbook of experimental pollination**. New York: Scientific and Academic Editions, pp142-159.
- Smith AR, Pryer KM, Schuettpelz E, Korall P, Schneider H, Wolf PG (2008) Fern classification. In: anker TA, Haufler CH (ed) **Biology and evolution of Ferns and Lycophytes**. New York: Cambridge University Press, pp. 417-467.
- WeisAE, CampbellDR (1992) Plant genotype: a variable factor in insect-plant interactions. In: Hunter MD, Ohgushi T, Price PW (ed) **Effects of resource distribution on animal-plant interactions** San Diego: Academic Press, pp 75-111.
- Westerkamp C (1996) Pollen in bee-flowers relations: some considerations on mellitophily. *Botanica Acta* 109: 325-332.
- Williams-Linera G, Baltazar A (2001) Herbivory on young and mature leaves of one temperate deciduous and two tropical evergreen trees in the understory and canopy of a Mexican cloud forest. *Selbyana* 22: 213-218.
- Winkler M, Hülber K, Mehlreter K, García-Franco J, Hietz P (2005) Herbivory in epiphytic bromeliads, orchids and ferns in a Mexican montane forest. *Journal of Tropical Ecology* 21: 147-154.