

ECOLOGIA DA POLINIZAÇÃO E TROCA DE POLINIZADORES
DE *CARYOCAR BRASILIENSE* SUBSP. *INTERMEDIUM*
(CARYOCARACEAE),
EM ÁREA MERIDIONAL DO CERRADO

ALAN BRONZERI DIAS

Dissertação apresentada ao Instituto de Biociências, Campus de Botucatu, UNESP, para obtenção do título de Mestre no Programa de Pós-Graduação em Ciências Biológicas (Botânica). Área de concentração: Morfologia e Diversidade Vegetal.

ECOLOGIA DA POLINIZAÇÃO E TROCA DE POLINIZADORES
DE *CARYOCAR BRASILIENSE* SUBSP. *INTERMEDIUM*
(CARYOCARACEAE),
EM ÁREA MERIDIONAL DO CERRADO

ALAN BRONZERI DIAS

PROFº DRº FELIPE WANDERLEY DE AMORIM

ORIENTADOR

Dissertação apresentada ao Instituto de Biociências, Campus de Botucatu, UNESP, para obtenção do título de Mestre no Programa de Pós-Graduação em Ciências Biológicas (Botânica). Área de concentração: Morfologia e Diversidade Vegetal.

FICHA CATALOGRÁFICA ELABORADA PELA SEÇÃO TÉC. AQUIS. TRATAMENTO DA INFORM.
DIVISÃO TÉCNICA DE BIBLIOTECA E DOCUMENTAÇÃO - CÂMPUS DE BOTUCATU - UNESP
BIBLIOTECÁRIA RESPONSÁVEL: ROSEMEIRE APARECIDA VICENTE-CRB 8/5651

Dias, Alan Bronzeri.

Ecologia da polinização e troca de polinizadores em
Caryocar brasiliense subsp. intermedium (Caryocaraceae) em
área meridional do Cerrado / Alan Bronzeri Dias. -
Botucatu, 2017

Dissertação (mestrado) - Universidade Estadual Paulista
"Júlio de Mesquita Filho", Instituto de Biociências de
Botucatu

Orientador: Felipe Wanderley de Amorim
Capes: 20300000

1. Pequi. 2. Flores - Morfologia. 3. Efetividade.
4. Morfometria. 5. Polinização. 6. Ecótipo.

Palavras-chave: Efetividade; Morfometria; Pequi;
Polinização mista; Troca de polinizador.

Dedicatória

Dedico este trabalho a minha Família que me deu alicerce para nunca me abalar e desmoronar com tantas quedas. Que me possibilitou um porto seguro para nunca me perder ou afogar nas decepções. Também me proporcionou asas para poder alcançar tantos voos, tão altos como esse.

Quero em especial deixar meus sinceros agradecimentos a Thalita minha querida amada Nê, que tantas vezes acreditou e me sustentou, quando eu próprio já tinha perdido toda força, confiança e esperança.

E claro a Jesus pela divina graça da vida e a todos meus benfeitores espirituais que tanto inundam e cercam meu redor com influências positivas.

Obrigado do fundo do meu coração!

Agradecimentos

Agradeço:

À Coordenação de Aperfeiçoamento Pessoal de Nível Superior (CAPES) pela bolsa de estudos concedida durante os primeiros meses de pós-graduação.

Ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq) pela bolsa de estudos concedida durante maior parte da pós-graduação.

Ao prof. Dr. Felipe W. Amorim pela identificação do esfingídeo e da saúva, bem como a orientação que contou com muitos ensinamentos, incentivos, conversas e discussões científicas.

Ao pessoal do laboratório que contribuiu de alguma maneira própria e especial para realização desse trabalho. Em especial aos amigos e companheiros de profissão que me ajudaram diretamente de inúmeras maneiras, seja em projetos de disciplinas ou na coleta dos dados da pesquisa. Obrigado João "Prosinha" Vitor Alcantara pelas conversas de interior e papo reto sobre à vida e as belezas do mundão de Deus, pruu... Obrigado Amanda "Pafrente" Eburneo pela paciência e disposição em planilhar, mensurar e ir ao campo na caça dos pequis e obrigado Eduardo "Xuxa" Del Farra, pela convivência, ajuda e camaradagem nos dias de estrada regado a discografia dos Raimundos, long live, shames e refluxos, tudo em Cerrado *strictu sensu* de MG e GO. Nunca esquecerei desses dias que me motivaram e marcaram de maneira única a história de minha vida.

Ao professor Dr. Vinícius Lourenço Garcia Brito, por toda hospitalidade típica de um capricorniano mineiro, que me recebeu de maneira alegre em sua casa quantas vezes foram precisas, junto da Desirée Meireles e a trupa de amigos ferais. Divertidas e brilhantes foram as conversas de campo que borbulhavam a cada caminhada no Caça & Pesca.

Ao Professor Dr. Wilson Uieda que ajudou na identificação da espécie do morcego. A Professora Dra. Isabel Alves dos Santos que ajudou na identificação das abelhas solitárias e Dra. Angélica Lino Rodrigues pela ajuda na coleta dos dados climáticos da estação climatológica.

A todos docentes e servidores do Departamento de Botânica do IBB - UNESP que contribuíram com excelentes ensinamentos práticos e teóricos acerca da futura profissão, seja dentro de uma sala de aula ou no meio de uma mata. E também aos colegas discentes do departamento que compartilham da mesma jornada angustiante e empolgante que caracteriza a vida de pós-graduando.

Agradeço a Alexandra Elbakyan, uma ativista pela livre divulgação de conhecimentos científicos a toda sociedade, onde inclusos estão os pesquisadores que precisam desse comburente para realização de seu labor. O compartilhamento de informações ante enclausurados por detrás dos muros acadêmicos e burocracias econômicas é a chave para gerar conhecimento em um voo à luz da evolução humana da sociedade.

Muito obrigado aos meus amigos Hannah Doerrier pela pronta colaboração quando precisei e de toda sua alegria contagiante em conhecer solo brasileiro. E ao meu amigo-irmão Guilherme Moraes Balbim por todo apoio e incentivo psicológico nas horas de tormentas.

A toda minha família que nunca desistiu de me apoiar. Exemplos de vida que sempre acompanham desde meu despertar. Queridos Avós, Sil, Pé e Juan. Saudade de tantas risadas e das confraternizações, brindando pelo simples ato de reunir eternos amigos...

Em último e inversamente proporcional a importância, reforço o agradecimento a todo suporte inabalável de minha querida amada Thalita “Melão” Almeida Tavares. Grande parte dessa pós-graduação devo a você e sua insistência no meu futuro. Que sempre me faz tão bem e enfrenta muitos problemas que não lhe cabem, apenas para tentar me auxiliar. Tudo isso no decorrer de tantos anos de intensa convivência e compartilhamento, que nos perduraram sete anos em um quarto do ciclo de saturno.

"Que nada nos limite,
que nada nos defina,
que nada nos sujeite.
Que a liberdade seja nossa própria substância,
já que viver é ser livre. (...)"

Simone de Beauvoir

(1908 - 1986)

SUMÁRIO

RESUMO	vi
ABSTRACT	vii
INTRODUÇÃO	8
MATERIAL E MÉTODOS	12
Áreas de estudo e caracterização da espécie	12
Caracterização morfológica.....	17
Visitantes Florais e Frequência de Polinizadores	17
Efetividade de polinizadores diurnos versus noturnos.....	18
Sistema Reprodutivo	19
Dados climáticos e fenologia.....	20
RESULTADOS	20
Caracterização morfológica.....	20
Visitantes Florais e Frequência dos Polinizadores	23
Efetividade dos visitantes florais noturnos versus diurnos.....	24
Sistema Reprodutivo	26
Dados Climáticos e Fenologia.....	27
DISCUSSÃO	31
Caracterização Morfológica e Troca do Sistema de Polinização.....	31
Dados Climáticos e Fenologia.....	37
CONCLUSÃO	37
REFERÊNCIAS.....	39

DIAS, A. B. ECOLOGIA DA POLINIZAÇÃO E TROCA DE POLINIZADORES DE *CARYOCAR BRASILIENSE* SUBSP. *INTERMEDIUM* (CARYOCARACEAE), EM ÁREA MERIDIONAL DO CERRADO. 2017. Dissertação. 47 p. – INSTITUTO DE BIOCÊNCIAS, UNESP - UNIVERSIDADE ESTADUAL PAULISTA, BOTUCATU.

RESUMO - *Caryocar brasiliense* (pequi) é uma árvore com flor de morfologia do tipo pincel que possibilita o livre acesso aos recursos florais, mas a polinização é realizada apenas por morcegos. Na distribuição meridional do Cerrado no estado de São Paulo, ocorre o *Caryocar brasiliense* subsp. *intermedium* (pequi-anão), cujo porte tanto vegetativo quanto das estruturas reprodutivas é menor que àqueles observados em *C. brasiliense* subsp. *brasiliense* na região central do Cerrado. Em tal contexto, foi testada a hipótese que a redução da morfologia floral em *C. brasiliense* subsp. *intermedium* possibilita a troca dos polinizadores noturnos para diurnos. Para isso, foi testada a efetividades dos grupos funcionais de polinizadores em relação ao período de visitação, por meio de experimentos de exclusão seletiva de polinizadores. Além disso, para melhor descrever o sistema reprodutivo da subespécie, foram feitos experimentos de polinização controlada e foi avaliada a biologia floral, ecologia da polinização e fenologia. Os polinizadores efetivos de *C. brasiliense* foram abelhas grandes, beija-flores, morcegos e um marsupial. Em *C. brasiliense* subsp. *intermedium* ocorreu maior efetividade dos visitantes diurnos, sendo quatro vezes mais frequentes e contribuíram com quatro vezes mais formação de frutos maduros que os visitantes noturnos. O pequi-anão tem antese noturna, mas com longevidade floral predominantemente diurna, cujas flores se abrem por volta de meia noite e sua senescência ocorre por volta das 18:00h. A subespécie é autocompatível e apresenta moderada limitação polínica. Esse estudo sugere que a formação do *C. brasiliense* subsp. *intermedium* com morfologia floral reduzida pode ter selecionado os grupos funcionais de polinizadores diurnos, o que possibilitou a mudança de um sistema de polinização especializado para um sistema de polinização mais generalista.

Palavras-chave: efetividade, morfometria, pequi, polinização mista, troca de polinizador.

DIAS, A. B. **POLLINATION ECOLOGY AND POLLINATOR SHIFT OF THE *CARYOCAR BRASILIENSE* SUBSP. *INTERMEDIUM* (CARYOCARACEAE), IN SOUTHERN AREA OF THE CERRADO.** 2017. Dissertação. 47p. – INSTITUTO DE BIOCÊNCIAS, UNESP - UNIVERSIDADE ESTADUAL PAULISTA, BOTUCATU.

ABSTRACT- *Caryocar brasiliense* (pequi) is a tree with brush-like flowers which allow free access to the floral resources, however, the pollination is only made by bats. At the Cerrado meridional distribution, in the state of São Paulo, exists the ecotype *Caryocar brasiliense* subspecies *intermedium* (dwarf pequi), whose vegetative and reproductive structures are smaller than those observed in *C. brasiliense* at the Cerrado central distribution area. In this context, the hypothesis that the reduction of floral morphology in *C. brasiliense* subsp. *intermedium* allows a change of nocturnal pollinators to daytime ones was tested.. For this purpose, it was tested the effectiveness of pollinators functional groups in relation to the visitation period, through experiments of selective exclusion of pollinators. Besides, for a better description of the reproductive system of this subspecies, controlled pollination experiments were performed, and the pollination ecology floral biology and phenology were assessed. The effective pollinators of *C. brasiliense* were large-sized bees, hummingbirds, bats, and a marsupial. In *Caryocar brasiliense* subsp. *intermedium* daytime visitors were more effectiveness than nocturnal visitors, with four times greater frequency and mature fruit formation than nocturnal visitors. The dwarf pequi does have nocturnal anthesis, but the floral longevity is predominantly daytime, with flowers that open around midnight and its senescence occurs around 6:00 PM. The subspecies reproductive system is classified as self-compatible, and with moderate pollen limitation. This study suggests that the formation of *Caryocar brasiliense* subsp. *intermedium* with reduced floral morphometrics may have selected the functional groups of daytime pollinators. It made possible a transition from a specialized pollination system to a more generalist pollination system.

Key words: effectiveness, morphometry, pequi, mixed pollination, pollinator shift.

INTRODUÇÃO

A flor está diretamente relacionada com várias funções reprodutivas das plantas que possibilitou vias mais eficazes na reprodução sexuada, sendo o órgão responsável pela síntese e abrigo dos gametófitos (Teixeira *et al.* 2014; Oliveira & Maruyama 2014). O surgimento das flores, e conseqüente interação com os polinizadores são considerados fatores chaves para diversificação e radiação das angiospermas (Stebbins 1970; Crepet 2000; Kay *et al.* 2006). Angiospermas e insetos possuem uma história evolutiva compartilhada que data do período Cretáceo, que possibilitou a co-radiação adaptativa entre as plantas com flores e os insetos antófilos (Lidgard & Crane 1988; Lunau 2004). No período Cenozóico a interação entre plantas e vertebrados possibilitou a utilização de novos nichos para esses animais, o que impulsionou a diversificação de aves e morcegos nectarívoros (Fleming & Muchhala 2008), em especial, nas zonas tropicais (Fischer *et al.* 2014). A especialização desses grupos funcionais tem importantes implicações evolutivas que refletem em características nas plantas, como o tamanho das flores, a química do néctar e a biomecânica da interação. Já nos vertebrados, tais características incluem baixa massa corpórea, capacidade de adejar e aparato bucal especializado na coleta de néctar (Muchhala 2003; Fleming & Muchhala 2008).

A íntima relação mutualística entre flores e polinizadores ocorre atualmente em 94% das angiospermas que dependem de animais para sua reprodução (Ollerton *et al.* 2011). Isso possibilitou a evolução de inúmeros sistemas reprodutivos e diferentes mecanismos de polinização (Faegri & Pijl 1979; Waser *et al.* 1996; Fenster *et al.* 2004; Wilson *et al.* 2004; Harder & Barret 2006; Ollerton *et al.* 2007). Tais mecanismos muitas vezes envolvem ajustes precisos entre as flores e seus polinizadores (Muchhala 2006b; Delprete 2009), mas também podem envolver interações mais generalistas (Waser *et al.*, 1996; Ollerton *et al.*, 2009)

Uma morfologia floral que possibilite melhor ajuste entre a flor e o corpo do polinizador pode gerar maior sucesso reprodutivo (Stebbins 1970; Kay *et al.* 2006). Logo, as características florais tendem a ser moldadas por aqueles polinizadores mais efetivos (Stebbins 1970). Dessa forma, com base nos atributos florais, Faegri & van der Pijl (1979) propuseram as síndromes de polinização, que são caracterizadas como um conjunto de atributos florais com adaptações convergentes que têm poder preditivo acerca dos principais polinizadores. O conceito se baseia em características morfológicas, sensoriais e fisiológicas que estimulam visitaçao e utilização do recurso floral por determinado grupo funcional de animais que atuam como polinizadores (Faegri & Pijl 1979; Fenster *et al.* 2004). Entretanto, as características florais não restringem a visita a um determinado grupo animal. Logo, pode ocorrer a sobreposição de atributos florais

que atraem diferentes grupos funcionais de polinizadores (Faegri & Pijl 1979; Ollerton & Watts 2000; Muchhala 2003).

No entanto, a caracterização dos sistemas de polinização fundamentada apenas em caracteres da morfologia floral é questionável (Waser *et al.* 1996), visto que a morfologia floral pode ter baixo poder preditivo (Ollerton *et al.* 2009). Entretanto, outro estudo corrobora o conceito de síndromes e sugere que a morfologia floral realmente pode refletir a adaptação aos polinizadores mais efetivos (Rosas-Guerrero *et al.* 2014). Embora trabalhos evidenciem diferentes conclusões sobre as síndromes de polinização, os resultados não são necessariamente incompatíveis e excludentes, pois empregam diferentes metodologias de estudo (Ollerton *et al.* 2015).

Independentemente da validade da hipótese de síndromes de polinização, é de conhecimento que polinizadores exercem pressões seletivas sobre a morfologia floral (Lunau 2004; Muchhala & Potts 2007; Muchhala *et al.* 2010; Benítez *et al.* 2014). A seleção natural mediada por polinizadores ocorre quando os polinizadores visitam preferencialmente determinados indivíduos dentro a população, ou quando determinados fenótipos florais possibilitam melhor ajuste morfológico ao polinizador mais efetivo (Gómez & Zamora 2006). Apesar dos polinizadores poderem utilizar preferencialmente determinados fenótipos florais (*e.g.* período de antese, sinal cognitivo, tipo do recurso, etc) e dessa forma promoverem seleção fenotípica, as plantas podem desenvolver mecanismos reprodutivos bastante complexos, que possibilitam a otimização do êxito reprodutivo via discriminação do polinizador mais efetivo (veja Betts *et al.* 2015).

A existência de especialização floral limita a polinização a um único grupo funcional de polinizador, porém, não implica que haja especialização restrita a pares específicos de interagentes (Muchhala 2006; Rech & Brito 2012). Atributos florais bastante especializados como em flores esfingófilas e quiropterófilas, possibilitam um ajuste preciso com a morfologia dos polinizadores e restringe a polinização a um único grupo funcional. Tal restrição morfológica impossibilita que outros grupos funcionais de visitantes atuem como polinizadores, e desse modo exerçam pressões seletivas sobre a morfologia. Dessa forma, análises filogenéticas têm demonstrado que esses grupos de plantas constituem “becos sem saída evolutivos”, visto que raramente dão origem a grupos menos especializados (Whittall & Hodges 2007; Tripp & Manos 2008). Entretanto, a especialização dos sistemas de polinização não é via de regra um “fim” evolutivo (veja Brito *et al.*, 2016), uma vez que a estratégia reprodutiva na maioria das espécies de angiospermas é do tipo generalista (Waser *et al.* 1996; Ollerton *et al.* 2007; Fenster *et al.* 2004). Nesse caso, diferentes grupos funcionais atuam como polinizadores

efetivos, que apesar de diferirem entre si na efetividade, atuam como agentes complementares cujo papel como polinizador pode variar tanto no tempo quanto no espaço (Ollerton *et al.* 2007).

As flores em forma de pincel oferecem livre acesso aos recursos florais, devido à morfologia com características como: corola aberta, pétalas pequenas ou reduzidas, polistêmone e estruturas reprodutivas externadas maiores que as pétalas. Nessas flores podem ocorrer a visita de vários grupos funcionais que desempenham diferentes papéis ecológicos, dependentes do tamanho dos caracteres florais, bem como do tamanho e comportamento do visitante (Sazima & Sazima 1988, Gribel & Hay 1993, Moré *et al.* 2006, Muchhala & Potts 2007, Rocca & Sazima 2010; Amorim *et al.* 2013, Cruz-neto *et al.* 2015). A flor do pequi, *Caryocar brasiliense*, possui morfologia em forma de pincel que aliada à copiosa produção de néctar (Gribel & Hay 1993; Bobrowiec & Oliveira 2012) estimula a maior frequência de visitantes florais (Mitchell & Waser 1992; Galetto & Bernardello 2004). Muitas flores do tipo pincel com antese noturna são classificadas como quiropterófilas (Gribel & Hay 1993; Martins & Gribel 2007; Cruz-Neto *et al.* 2015). O *C. brasiliense* apesar de ser uma espécie considerada tipicamente quiropterófila (Prance & Silva 1973) também recebe visitas de outros grupos funcionais, tais como aves, mariposas e abelhas, que podem atuar como polinizadores secundários (Gribel & Hay 1993; Melo *et al.* 2001). Tais polinizadores também são responsáveis por ganho no *fitness* e podem gerar pressões nos fenótipos florais (Aigner 2004).

A quiropterofilia é considerada como um “*dead-end*” evolutivo, o que significa que raramente possa ser substituída por outro sistema de polinização (Tripp & Manos 2008; Muchhala & Thomson 2010). Já a rota inversa de transição entre melitofilia/ornitofilia para a quiropterofilia é um evento evolutivo mais comum (Tripp & Manos 2008; Muchhala & Thomson 2010), devido muitas plantas polinizadas por morcegos possuírem provável ancestral polinizado por abelhas e beija-flores (Buzato *et al.* 1994, Rosas-Guerrero *et al.*, 2014).

A maioria dos sistemas de polinização envolve mais de um grupo funcional de polinizador, como ocorre com flores que permanecem abertas e funcionais durante noite e dia, e assim fornecem recursos para uma ampla diversidade de visitantes, como morcegos, aves (Sazima *et al.* 1994, Buzato *et al.* 1994, Sahley 1996, Muchhala 2003, *et al.* 2009, Darrault & Schlindwein 2005; Fleming & Muchhala 2008, Amorim *et al.* 2013, Queiroz *et al.* 2016) e mariposas (Wolff *et al.* 2003). Normalmente os grupos funcionais variam em sua efetividade como polinizadores, e dessa forma, portanto, tais plantas podem ser consideradas como generalistas funcionais e ecológicas (*sensu* Ollerton *et al.* 2007). Esse sistema de polinização misto é amplamente distribuído em diferentes famílias botânicas e para quantificar a contribuição relativa de cada grupo funcional devem ser realizados experimentos de exclusão

de polinizadores diurnos e noturnos, com análise do sucesso reprodutivo relativo a cada período (Fleming *et al.* 1996; Sahley 1996; Groman & Pellmyr 1999; Maruyama *et al.* 2010; Amorim *et al.* 2013; Queiroz *et al.* 2016).

Outros fatores ecológicos que interferem nas relações com os polinizadores dependem da composição de espécies vegetais, da comunidade dos polinizadores, qualidade do habitat (Biesmeijer *et al.* 2006), bem como, da influência antrópica. O Cerrado (savana neotropical) foi intensamente fragmentado nas últimas décadas (Klink & Machado 2005) e a perda de habitat foi tão intensa e acelerada nesse bioma, que o elevou ao status dos *hotspots* de biodiversidade prioritários para conservação em todo o planeta (Myers *et al.* 2000).

Atualmente a intensificação do uso do solo decorrentes das atividades antropogênicas, principalmente oriundas da agricultura e pecuária (Foley *et al.* 2005) tem ocasionado uma crescente diminuição de habitats naturais, que é sabidamente a principal causa do declínio da diversidade biológica (Primack, 2006) e da defaunação, características comuns do Antropoceno (Dirzo *et al.* 2014). Esses processos resultam na degradação dos ecossistemas e isolamento das áreas naturais, o que torna a paisagem menos transponível aos fluxos biológicos locais (Steffan-Dewenter *et al.* 1999, *et al.* 2008). Nesse sentido, a perda e degradação de áreas naturais são consideradas como as principais causas do declínio da diversidade de polinizadores no mundo, pois a redução na oferta de recursos florais e de áreas para nidificação, tem causado o declínio na abundância e diversidade de polinizadores nativos, com a consequente erosão no serviço ecossistêmico da polinização (Kremen *et al.* 2002; Ollerton *et al.* 2014).

O bioma Cerrado é a savana com maior diversidade global e ocupa 204,7 milhões de hectares na porção central do Brasil. O Cerrado encontra-se distribuído em um amplo gradiente latitudinal que cobre desde litoral do Maranhão até o Paraná. Porém, apenas 5,2% da área do Cerrado está protegida integralmente em unidades de conservação (Jepson 2005). Atualmente restam apenas 123,7 milhões ha de cobertura vegetal natural do Cerrado, e as áreas naturais mais extensas e preservadas são encontradas na porção norte e central do Brasil (Sano *et al.* 2007), ao passo que na porção meridional do Cerrado, no estado de São Paulo, ocorre o maior efeito antrópico decorrente da alteração do uso de solo (Kronka *et al.* 2005).

Caryocar brasiliense Cambess. é uma espécie endêmica do Cerrado com ampla distribuição geográfica (Ratter *et al.* 1996) e de reconhecido valor socioeconômico (Araújo *et al.* 1995; Caldeira-Júnior *et al.* 2007), sendo uma das espécies mais comumente encontradas nesse bioma devido sua alta abundância ou densidade (Hay *et al.* 2000; Miranda *et al.* 2006; Ratter *et al.* 2003). Na porção meridional do Cerrado, na cidade de Botucatu (SP), ocorre uma subespécie, *Caryocar brasiliense* subsp. *intermedium* (Wittm.) Prance & Freitas, cujas plantas

possuem porte reduzido tanto nas estruturas vegetativas, quanto reprodutivas. Tais diferenças fenotípicas entre as populações de *C. brasiliense*, que ocasionaram redução no porte vegetativo e reprodutivo, podem refletir em diferenças nas interações com a fauna dos visitantes florais e polinizadores, alterando o desempenho dos diferentes grupos funcionais de polinizadores.

Nesse sentido, o presente estudo tem como objetivo testar a hipótese de que as diferenças nas dimensões dos caracteres florais da população de *Caryocar brasiliense* subsp. *intermedium* levaram a troca de polinizadores, ou seja, uma transição de quiropterofilia para sistema de polinização menos especializado. Para isso, se analisou a morfologia dos caracteres reprodutivos e vegetativos de *C. brasiliense* em diferentes populações no Brasil. Também foram realizados experimentos de exclusão de visitantes diurnos e noturnos para analisar a contribuição relativa de ambos os grupos funcionais para o sucesso reprodutivo da espécie. Adicionalmente, também se caracterizou o sistema reprodutivo, bem como a fenologia de *C. brasiliense* subsp. *intermedium* no município de Botucatu, São Paulo.

MATERIAL E MÉTODOS

Áreas de estudo e caracterização da espécie

O estudo foi realizado entre outubro de 2015 e dezembro de 2016 no município de Botucatu - SP (22°57'16" S, 48°26'8" W), localizado entre 630-920m de altitude em relação ao nível do mar (a.n.m.) em uma área de Cuesta na bacia sedimentar do Paraná (Simões & Simões 2004), região das Cuestas Basálticas na transição da Depressão Periférica para o Planalto Ocidental Paulista (Spirandelli-Cruz 2004). A área corresponde à porção meridional de distribuição do Cerrado, cujo clima é temperado quente úmido, do tipo Cfa segundo a classificação de Köppen (1948), caracterizado por um inverno frio e seco, e verão quente e úmido. A temperatura média anual é de 20,3 °C, e a precipitação média anual de 1.428,4 mm, sendo que mesmo nos meses mais secos a precipitação nunca é inferior a 36 mm/mês, e a deficiência hídrica ocorre apenas nos meses de abril, julho e agosto (Cunha & Martins 2009). A região corresponde a uma área de ecótono entre Cerrado e Mata Atlântica, e corresponde a uma das poucas áreas de cerrado nas quais geadas são eventos frequentes. Nessa área no topo da Cuesta de Botucatu, ocorre apenas a subespécie *Caryocar brasiliense* subsp. *intermedium*.

Nós estudamos três populações localizadas em pequenos fragmentos de Cerrado em fase de regeneração, localizados na região periurbana e rural da cidade de Botucatu, com dimensões de 1,75 ha, 4,96 ha e 12,3 ha, e separados uns dos outros por pelo menos 2,2 Km de distância (Fig.1). Nessas áreas o solo é do tipo latossolo Vermelho-Amarelo (conforme o sistema brasileiro de classificação de solos; Embrapa 1999). As três áreas sofrem pressão antrópica,

pois são circundadas por monocultura de cana-de-açúcar, rodovias, estradas e áreas habitacionais populares, onde o fogo e depósito de lixo ou entulho é bastante frequente.

Adicionalmente, também foram realizados estudos complementares em duas áreas do Cerrado localizadas no Brasil central, onde ocorre o *Caryocar brasiliense* subsp *brasiliense*. A primeira está localizada no Clube Caça e Pesca Itororó de Uberlândia (CCPIU; 18°60'S - 48°18'W), município de Uberlândia – MG (Fig. 1). O CCPIU possui uma área total de aproximadamente 400 ha, cuja vegetação predominante é o cerrado *sensu stricto*, e está situado a uma altitude de cerca de 800 m a.n.m. A segunda área está situada no Parque Estadual Serra de Caldas Novas (PESCAN; 17°46'S – 48°41'W), localizado no município de Caldas Novas - GO (Fig. 1). O PESCAN é constituído por um mosaico de vegetação que compreende vários tipos fitofisionômicos do Cerrado, e compreende uma área total de 12.500 ha, situada em um platô com elevação entre 800 e 1040 m a.n.m. O clima em ambas as áreas é do tipo Aw, segundo a classificação de Köppen (1948), caracterizado por duas estações sazonais bem definidas, uma com inverno frio e seco, entre os meses de abril a setembro, e outra com verão quente e úmido, entre os meses de outubro e março (Oliveira-Filho & Ratter 2002).

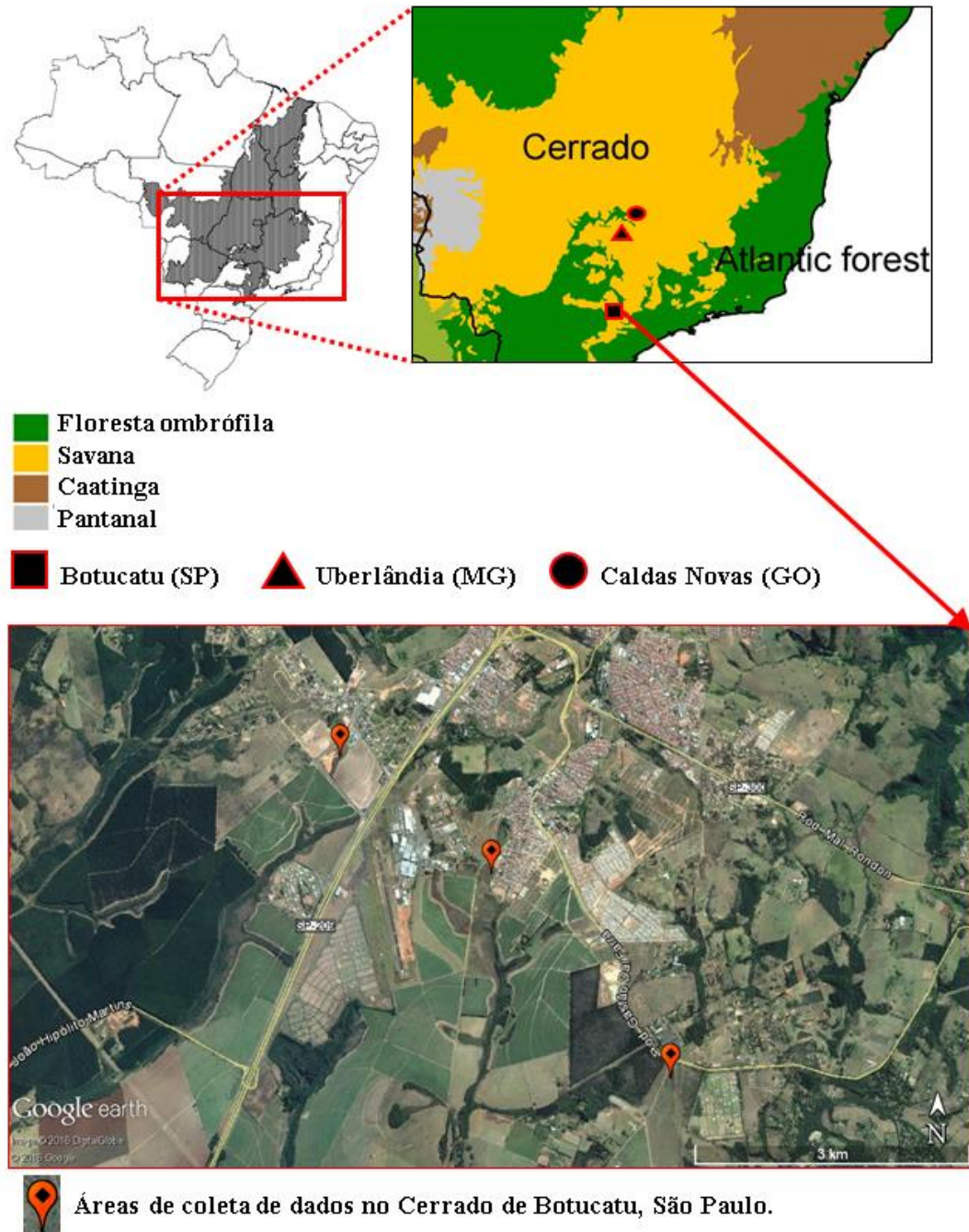


Figura 1 Distribuição do Cerrado no Brasil, com destaque na localização das áreas de estudo (adaptado de Sano *et al.* 2007; Simon *et al.* 2009).

A família Caryocaraceae é exclusivamente neotropical e possui a bacia Amazônica como seu centro de dispersão (Prance & Silva 1973), onde a maioria das espécies são encontradas (Vitta 2005). A família possui apenas 25 espécies distribuídas em dois gêneros: *Anthodiscus* e *Caryocar*, que possuem respectivamente nove e 16 espécies (Vitta 2005). *Caryocar brasiliense* é uma espécie comum e típica do Cerrado, onde é amplamente distribuída. A espécie é uma árvore heliófita, semidecídua e alcança entre 6m e 10m de altura (Lorenzi 1992). Ela é descrita como uma espécie tipicamente quiropterófila (Prance & Silva 1973;

Gottsberger & Silberbauer-Gottsberger 1983), cuja polinização é realizada principalmente por cinco espécies de morcegos nectarívoros e frugívoros (Gribel & Hay 1993). As sementes da espécie são dispersadas por mamíferos e aves (Gottsberger & Silberbauer-Gottsberger 1983; Gribel & Hay 1993). Porém, é possível que seus frutos sejam primariamente adaptados à dispersão por espécies da megafauna extinta no Quaternário (cerca de 10.000 anos atrás), os quais poderiam deslocar as sementes por grandes distâncias (Collevatii *et al.* 2003). O fruto do *C. brasiliense* é carnosos e contém de um a cinco diásporos (putâmens). Cada um constitui a unidade de dispersão da espécie, que é composto por um mericarpo com mesocarpo carnosos, que engloba o endocarpo lenhoso exteriormente muricado e a semente. A palavra pequi provém de duas palavras indígenas *py* e *qui* que significam pele com espinho, em alusão aos frutos que possuem milhares de minúsculos espinhos que dificultam seu consumo (Gribel & Hay 1993). Ainda assim, a espécie é reconhecida pelo seu alto valor econômico para habitantes de vários estados no Brasil, que exploram a coleta de seus frutos e da madeira (Gribel & Hay 1993; Lorenzi 1992; Vitta 2005; Santos *et al.* 2005).

A inflorescência do *Caryocar brasiliense* (Fig. 2A; 2B) é um racemo terminal que se posiciona acima da copa expondo flores grandes com morfologia do tipo pincel e coloração creme. A flor é actinomorfa, hermafrodita, polistêmone (350-500 estames) e produz grande quantidade de néctar e pólen. Como uma espécie tipicamente quiropterófila, a flor libera um odor característico de enxofre e a antese é noturna, com a senescência ocorrendo entre 19 e 23 horas após a abertura da flor. Os botões florais possuem nectários extranupciais presentes no cálice, que permanecem ativos após a abertura da flor e são comumente visitados por formigas (Fig. 2 C, D), que lhe conferem proteção aos tecidos florais (Oliveira 1997; mas veja também Nogueira *et al.* 2012).

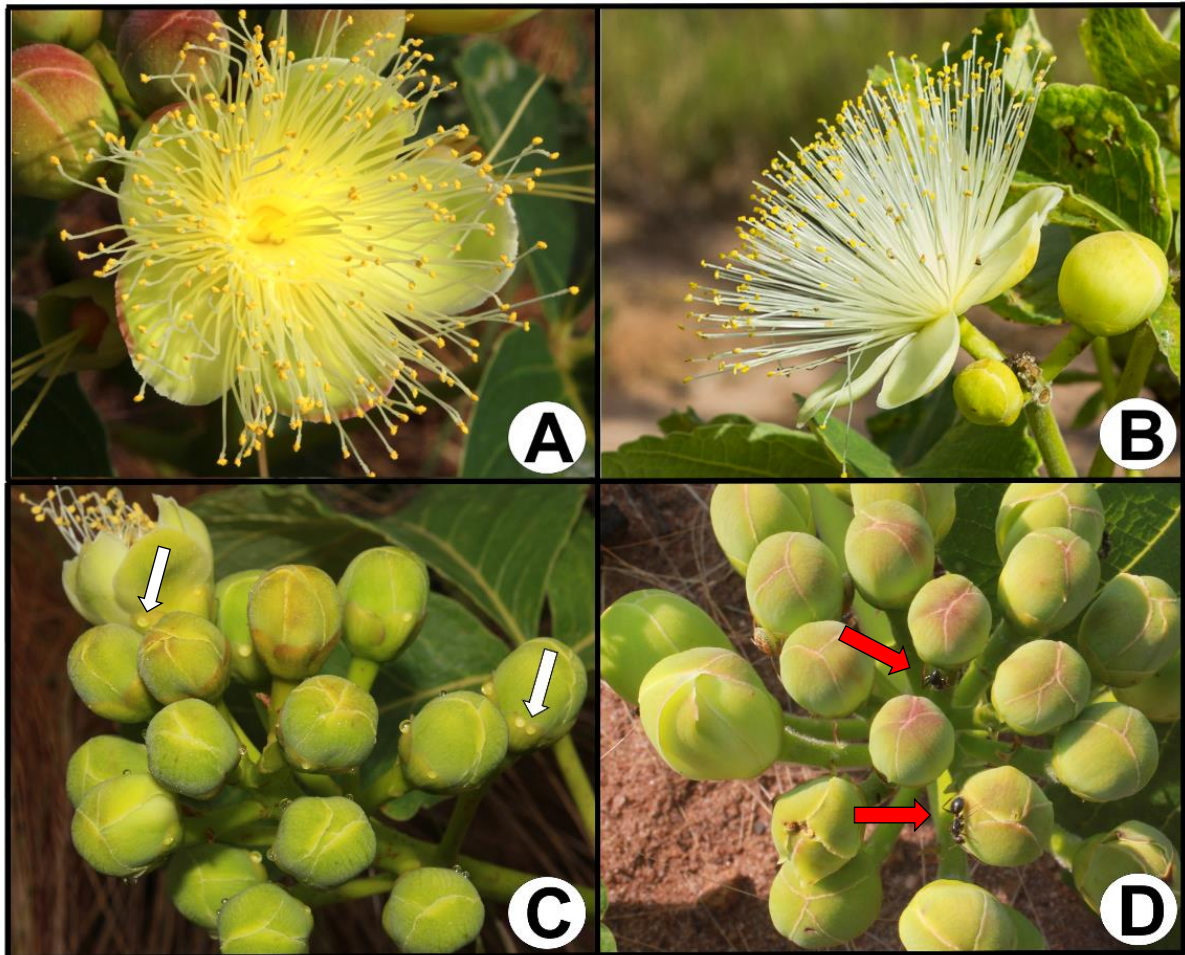


Figura 2 Características das flores de *Caryocar brasiliense* no Cerrado de Botucatu – SP. **A.** Flor recém aberta ilustrando o livre acesso aos recursos e a grande quantidade de néctar (na base da flor) e de pólen nas anteras **B.** Visão lateral da flor. **C.** Néctar acumulado, proveniente dos nectários extranupciais presentes nas sépalas (setas brancas). **D.** Visita de formigas do gênero *Camponotus* aos nectários extraflorais (setas vermelhas).

Caryocar brasiliense apresenta populações com distribuição disjunta, que são resultantes de múltiplas linhagens maternas (Collevatti *et al.* 2003). Porém, fatores abióticos climáticos também podem exercer pressões seletivas e atuarem como filtro nas características fenotípicas nas populações (Etterson *et al.* 2016). Essa diferenciação genética pode agregar diferenças fenotípicas florais às populações que podem se refletir em diferentes grupos funcionais de polinizadores.

No estado de São Paulo ocorrem duas subespécies de *Caryocar brasiliense*: *C. brasiliense* subsp. *brasiliense* (pequi), com porte arbóreo de altura entre 6-10 m (Fig. 3A), e o *C. brasiliense* subsp. *intermedium* (pequi-anão), com porte subarbustivo a arbustivo, com altura máxima de cerca de 1,9 m (Fig. 3B) e tronco normalmente subterrâneo ou prostrado no solo, cuja distribuição está localizada nas áreas periféricas no limite da cobertura do Cerrado, nas regiões meridionais do sudoeste e adjacentes a Bolívia e ao Paraguai (Prance & Silva 1973).

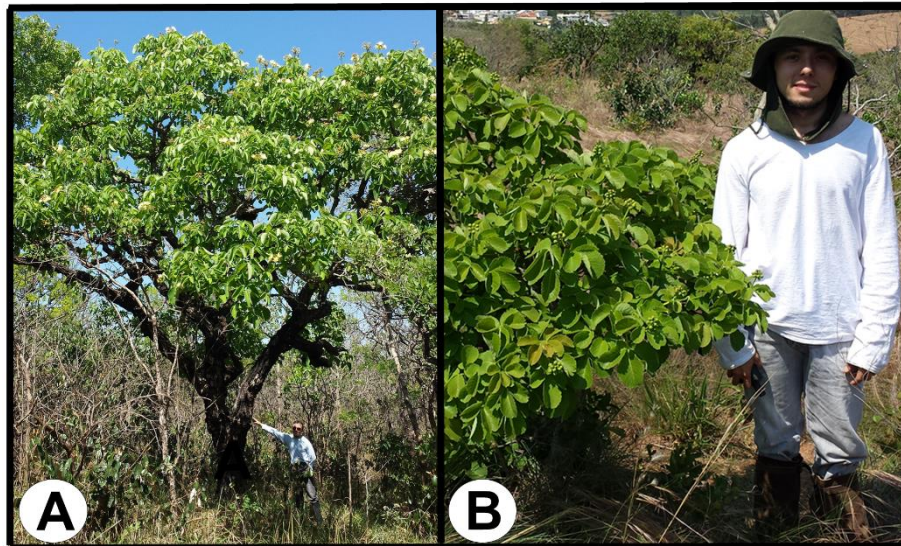


Figura 3 Diferença no porte vegetativo de *Caryocar brasiliense*. **A.** Porte arbóreo em *Caryocar brasiliense* subsp. *intermedium*, no Cerrado central em Uberlândia (MG). **B.** Porte arbustivo ou subarbustivo em *Caryocar brasiliense* subsp. *intermedium*, no Cerrado meridional em Botucatu (SP).

Caracterização morfológica

Para caracterizar o porte do *C. brasiliense* subsp. *intermedium* em Botucatu, foram utilizados 285 indivíduos adultos floridos distribuídos nas três áreas estudadas. A altura foi aferida com uso de trena (± 1 cm de erro). Também foram realizadas análises da morfologia floral de plantas nessas mesmas populações, bem como nas populações do CCPIU e PESCAN. Em cada população, as morfometrias foram realizadas com uso de parquímetro digital ($\pm 0,1$ mm de erro) em cinco flores por planta. Para caracterizar tamanho operacional das flores em cada população, se aferiu: i) altura dos estames; ii) altura dos pistilos; iii) cálculo da hercogamia de cada população amostrada (diferença da altura dos pistilos pela altura das anteras); iv) área petalar, que foi aferida através das medidas de comprimento e largura da pétala considerando a pétala como uma elipsoide. Logo a área petalar = $\pi * [(comprimento / 2) * (largura / 2)]$. Para essas análises foram utilizadas 185 flores de 82 indivíduos da população de Botucatu, 62 flores de 25 indivíduos do CCPIU, e 43 flores de 19 indivíduos do PESCAN. Então se comparou as diferenças na morfologia floral entre as áreas utilizando análise de variância de um fator (*one-way ANOVA*) ou Kruskal-Wallis *post-hoc* Dunn test, $P < 0,05$.

Visitantes Florais e Frequência de Polinizadores

Para classificação e caracterização dos visitantes florais foi utilizada a classificação por grupos funcionais, visto que essa classificação pode ser considerada mais informativa que

outras unidades taxonômicas de menor hierarquia (Fenster *et al.* 2004; Ollerton *et al.* 2007). Foram utilizadas câmeras filmadoras para registrar os visitantes diurnos e noturnos. Em seguida se calculou a taxa de visitação utilizando a quantidade de visitas dividida pela unidade de tempo, que nesse estudo foi definido como o tempo de filmagem multiplicado pelo número de flores observadas em cada filmagem (hora x flor; *sensu* Muchhala 2009). Dessa forma, pode-se compensar a menor quantidade de flores passíveis de serem observadas em filmagens noturnas com infravermelho (máximo seis flores), quando comparado com as filmagens diurnas (máximo 40 flores). Em Botucatu, as observações focais totalizam um período de 27 horas, que estão divididas em 15 horas diurnas (280,1 horas-flor) e de 12 horas noturnas (48,83 horas-flor), realizadas entre setembro 2015 e janeiro 2016. Outras 16 horas de observação foram conduzidas em Uberlândia, estão divididas em quatro horas diurnas (17,63 horas-flor) e 12 horas noturnas (20,66 horas-flor), realizadas em outubro de 2016.

Os visitantes florais foram agrupados em duas categorias taxonômicas e funcionais de polinizadores, *i.e.* visitantes noturnos (morcegos, marsupial) *versus* diurnos (beija-flores e abelhas de grande porte). As visitas foram consideradas como legítimas quando ocorria contato das estruturas reprodutivas com o corpo do polinizador, e ilegítima quando não havia contato do polinizador com anteras e estigmas. Apenas as visitas legítimas foram contabilizadas nas análises da taxa de visitação, visto que visitas ilegítimas apenas representam furto de néctar, o que por sua vez não contribuía com o sucesso reprodutivo da planta (Roubik 1982; mas veja Morris 1999; Irwin *et al.* 2010).

Efetividade de polinizadores diurnos *versus* noturnos

Para caracterizar qual grupo funcional mais contribuía com frutificação do *C. brasiliense* na região de Botucatu, assim como em uma das áreas da região central de distribuição (CCPIU), se realizou um experimento de exclusão de visitantes diurnos e noturnos (Fleming *et al.* 1996; Sahley 1996; Groman & Pellmyr 1999; Maruyama *et al.* 2010; Amorim *et al.* 2013; Queiroz *et al.* 2016). Em Botucatu (SP) foram utilizados 40 indivíduos no mês de novembro de 2015 e 36 indivíduos em novembro de 2016, nos quais um total de 85 flores foram expostas aos visitantes diurnos, e 52 flores aos visitantes noturnos. Já no CCPIU (MG) foram utilizados 26 indivíduos no mês de outubro 2016, nos quais 45 flores foram expostas aos visitantes diurnos e 42 aos noturnos. Para excluir os visitantes noturnos, foram isoladas flores em pré-antese com saco de organza de náilon ao final da tarde (por volta de 16:30h - 18:00h), quais foram desensacadas ao amanhecer (entre 4:30h - 6:00h). Ao passo que para excluir os agentes diurnos, as flores que permaneceram expostas aos agentes noturnos foram isoladas

antes do amanhecer do dia seguinte (por volta de 04:30h - 06:00h). Para verificar diferenças na taxa de frutificação foi empregado um teste de teste Qui-quadrado (χ^2).

Finalmente para determinar a efetividade de polinizadores diurnos e noturnos, foi considerada tanto a frequência de visitas legítimas, quanto à eficácia (número de frutos formados) de cada grupo. Os valores de performance dos polinizadores foram classificados conforme Freitas (2013), e foram calculadas com base na taxa de formação de frutos maduros dos tratamentos de exclusão dos polinizadores. Foi considerada eficácia, *i.e.*, a contribuição de cada grupo funcional (visitantes diurnos *vs.* noturnos), e a efetividade, que foi calculada em função de dois componentes eficácia do polinizador e intensidade de visitação.

Sistema Reprodutivo

Para análise do sistema reprodutivo de *C. brasiliense* subsp. *intermedium* foram realizados experimentos de polinização controlada. Para isso foi realizado os seguintes tratamentos em 124 indivíduos entre novembro de 2015 e janeiro de 2016, e 103 indivíduos entre outubro a dezembro de 2016: i) agamospermia: emasculação do botão em pré-antese (N=144); ii) autopolinização autônoma: flores não manipuladas foram mantidas ensacadas, isoladas da ação dos polinizadores (N=332); iii) autopolinização manual: flores polinizadas manualmente com carga de pólen proveniente da mesma flor (N=185); iv) polinização cruzada manual: flores polinizadas manualmente com carga de pólen provenientes de indivíduos de outras áreas (N=195) e v) condições naturais de polinização (controle): flores naturalmente expostas a ação dos visitantes florais (N=410). Para a execução dos tratamentos, os botões florais foram previamente selecionados e isolados com sacos de organza de náilon, e após o tratamento as flores foram reensacadas até a queda do conjunto corola e androceu. A taxa de frutificação foi então quantificada entre 45 a 60 dias após o tratamento, considerando frutos maduros.

Então foi utilizado dois métodos para testar e avaliar o sistema reprodutivo: i) se havia diferença no percentual de frutos formados através de polinização cruzada manual e autopolinização manual, verificada através de teste Qui-quadrado (χ^2); ii) cálculo do índice de autoincompatibilidade - ISI (Zapata & Arroyo 1978), que foi determinado pela razão entre a taxa de frutificação nas autopolinizações manuais, pela taxa de frutificação nas polinizações cruzadas manuais. Foi adotado 0,25 como limite superior para caracterizar a espécie como autoincompatível (conforme Oliveira & Gibbs 2000); iii) índice de autogamia (ISA) determinado pela razão fruto/flor via autopolinização espontânea divididos pela razão fruto/flor via polinização cruzada manual. Foram adotados valores $> 0,2$ como indicativos de autocompatibilidade (conforme Zapata & Arroyo 1978).

Adicionalmente, também foi calculada a eficácia reprodutiva (RE) utilizando o percentual de frutificações via polinização natural dividido pela porcentagem de frutificações formadas por xenogamia. Também foi calculada a limitação polínica (LP), avaliada por dois métodos: i) diferença significativa na porcentagem de frutificação entre polinização cruzada manual e condições naturais, verificada através de teste Qui-quadrado (χ^2). A presença de LP foi caso a frutificação após polinização cruzada manual for significativamente maior que em condições naturais; ii) índice de Limitação Polínica [ILP = $1 - (F_c / F_{pc})$], onde F_c é a porcentagem de frutificação em condições naturais e F_{pc} é a porcentagem de frutificação da polinização cruzada manual (Larson & Barret 2000). Valores de ILP > 0,2 indicam ausência de limitação polínica ao passo que ILP > 0,8 é considerada LP extrema (*sensu* Freitas *et al.* 2010).

Dados climáticos e fenologia

Os dados climáticos diários foram obtidos da estação meteorológica CR800 Std.07 (Campbell Scientific) localizada no campus de Rubião Junior da Unesp, Botucatu - SP (22°53'12"S – 48°29'52"W; 885 m de altitude). A estação está localizada a uma distância entre 4,5 km e 9,7 km das populações estudadas. Além dos dados climáticos durante o período de estudo, também foi utilizado a média histórica no período entre 1971 e 2006, obtidos de Cunha & Martins (2009).

Para os estudos fenológicos das populações de *C. brasiliense* subsp. *intermedium*, foram marcados 190 indivíduos que foram acompanhados mensalmente nas três áreas de estudo em Botucatu entre os meses de janeiro a dezembro de 2016. O estudo fenológico se baseou no método semiquantitativo de Fournier (1974) para descrever seis eventos fenológicos: i) brotação foliar, ii) caducifólia, iii) produção de botões florais, iv) produção de flores, v) produção de frutos (frutos iniciados) e vi) maturação dos frutos. Para isso foi atribuída notas que designavam um percentual intervalar relativo à intensidade de cada evento fenológico individualmente. As notas variaram de 0 a 4, sendo que 0 indicava ausência da fenofase, e 1, 2, 3, 4 a presença nos respectivos intervalos: 1%-25%, 26-50%, 51%-75%, 76%-100%. Para análise da intensidade de cada evento fenológico observado foi realizada a somatória das notas atribuídas aos indivíduos, que então foi dividida pelo valor máximo, *i.e.*, 760 que corresponde à nota 4 multiplicada pelos 190 indivíduos analisados.

RESULTADOS

Caracterização morfológica

Nas populações de Botucatu *Caryocar brasiliense* subsp. *intermedium* é subarbusto ou arbusto, muitas vezes composto por moitas formadas pelo conjunto de hastes caulinares, com

altura média de $69,5 \pm 25,3$ cm, com indivíduos de dimensões mínimas de 25 cm e máxima de 186 cm (amplitude total de 161cm).

O número de pistilos em cada flor variou de três a seis, e as flores com quatro pistilos foram as mais comuns em todas as populações observadas, apresentando uma frequência de 77,6% em Botucatu - SP, 77,42% em Uberlândia - MG (CCPIU) e 76,74% em Caldas Novas - GO (PESCAN). A altura dos estames foi de $34,84 \pm 5,50$ mm em Botucatu, $44,28 \pm 6,09$ mm em Uberlândia e $51,97 \pm 5,11$ mm em Caldas Novas (Tabela 1), diferindo entre si nas três populações ($F= 85,3818$; $P=<0,0001$; Fig. 4).

A altura dos estigmas foi de $36,37 \pm 6,89$ mm em Botucatu, $46,14 \pm 7,51$ mm em Uberlândia e $52,82 \pm 6,29$ mm em Caldas Novas (Tabela 1). As alturas dos estigmas também diferiram significativamente entre as populações ($F= 52,741$; $P= <0,0001$; Fig. 4).

A hercogamia, por sua vez, não diferiu entre as populações ($F=0,156$; $P=0,85$, Tabela 1). A área da pétala teve as seguintes dimensões em cada população: $267,02 \pm 54,18$ mm² em Botucatu, $444,23 \pm 110,63$ mm² em Uberlândia e $564,61 \pm 121,05$ mm² em Caldas Novas (Tabela 1). Apenas a população de Botucatu diferiu das demais ($H = 78,464$; $P = <0,05$; Fig.4).

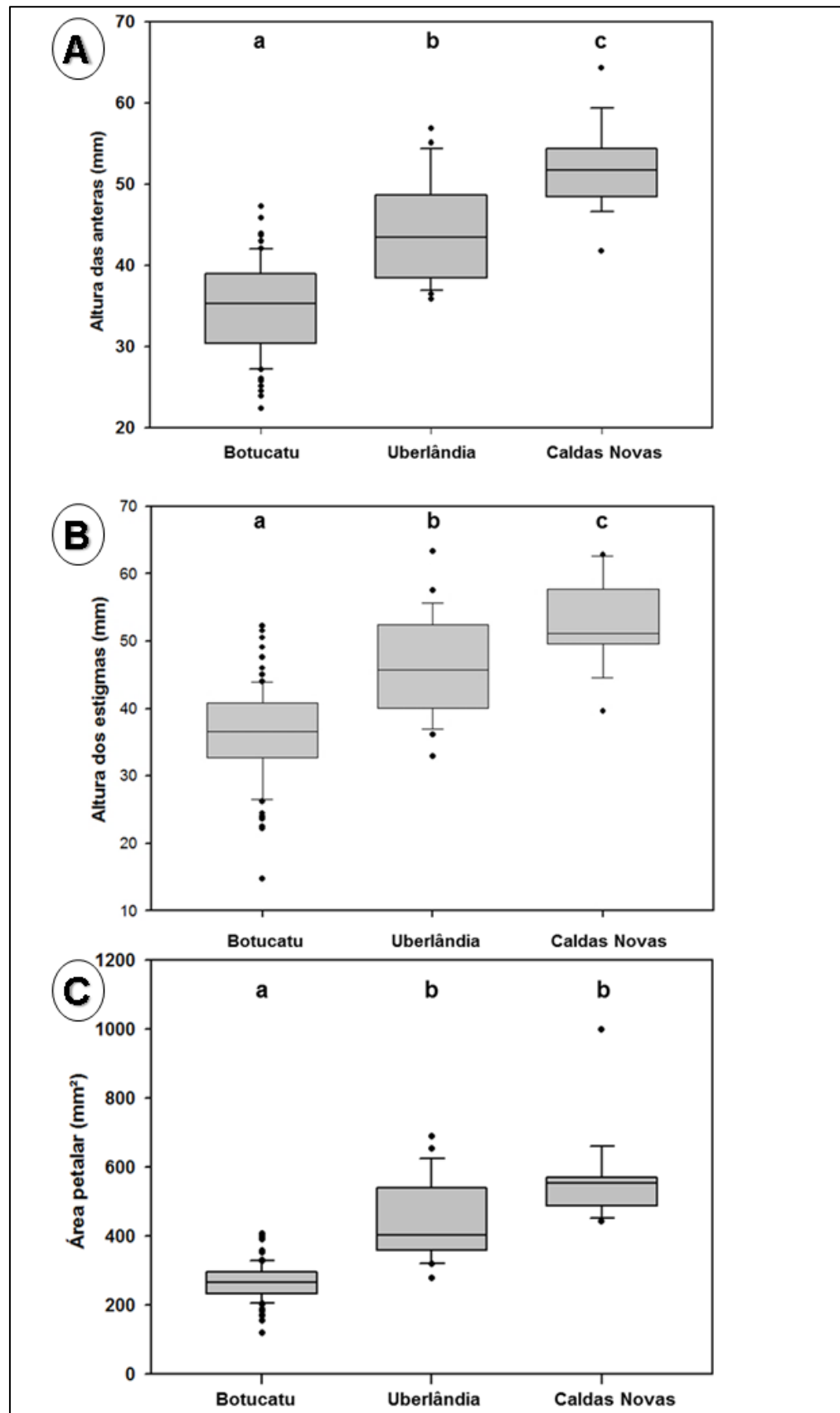


Figura 4 Morfologia dos verticilos florais *Caryocar brasiliense* nas três populações de Cerrado estudado: Botucatu (SP); Uberlândia (MG) e Caldas Novas (GO). Letras indicam diferenças estatísticas entre as populações de Cerrado e boxplot mostra mediana. **A.** Altura das anteras (one-way ANOVA). **B.** Altura dos estigmas (one-way ANOVA). **C.** Área petalar (teste Kruskal-Wallis e *post-hoc* Dunn test, $P < 0,05$).

Tabela 1 Características morfológicas das flores de *Caryocar brasiliense* em três áreas de Cerrado: Botucatu - SP, Uberlândia – MG e Caldas Novas - GO.

Morfometria floral de <i>Caryocar brasiliense</i>			
Caracteres florais	Botucatu	Uberlândia	Caldas Novas
Altura antera (mm)	34,84 (\pm 5,50) a	44,28 (\pm 6,09) b	51,97 (\pm 5,11) c
Altura estigma (mm)	36,37 (\pm 6,89) a	46,14 (\pm 7,51) b	52,82 (\pm 6,29) c
Hercogamia (mm)	1,98 (\pm 7,41)	1,86 (\pm 6,08)	0,85 (\pm 5,89)
Área petalar (mm²)	267,02 (\pm 54,18) a	444,23 (\pm 110,63) b	564,61 (\pm 121,05) b

Medidas dos verticilos florais (média \pm desvio padrão). Diferentes letras após os valores indicam diferença estatística entre as populações do Cerrado por ANOVA (altura antera e altura estigma) e por teste Kruskal-Wallis e *post-hoc* Dunn test, $P < 0,05$ (área petalar).

Visitantes Florais e Frequência dos Polinizadores

Os principais visitantes diurnos nas populações de Botucatu foram abelhas de grande porte *Xylocopa* sp. (mamangavas-de-toco), abelhas-sem-ferrão (Meliponini), abelhas-médias (morfotipo I), uma espécie de Lepidóptera, formigas (gênero *Camponotus*) e três espécies de beija-flores (Trochilidae): besourinho-de-bico-vermelho (*Chlorostilbon lucidus* Shaw, 1812; bico com 18 mm), tesourão (*Eupetomena macroura*, Gmelin, 1788; bico com 19 mm) e beija-flor-de-orelha-violeta (*Colibri serrirostris*, Vieillot, 1816; bico com 22 mm). Já os visitantes noturnos mais comuns foram morcegos nectarívoros (*Glossophaga soricina*), mariposas Noctuidae e uma única visita de Sphingidae (*Agrius cigulata*, Fabricius, 1775, probóscide 10 cm). Os principais polinizadores, entretanto, foram as abelhas de grande porte (Figs. 5A-E), beija-flores (Fig. 5F-G) e o morcego *G. soricina*. Os demais visitantes foram ladrões de néctar e pólen, como é o caso das formigas do gênero *Camponotus* (Fig. 6A) e mariposas noturnas, que visitam as flores e coletam néctar, sem danificar estruturas florais e sem contatar anteras e estigmas. Ao passo que *Trigona spinipes* (Fig. 6B) foram as únicas abelhas-sem-ferrão (Meliponini) observadas e comumente danificavam as flores, cortando os filetes na base. Na população de Uberlândia os visitantes diurnos foram somente abelhas de grande porte (*Xylocopa* sp.) e abelhas-sem-ferrão (*Trigona* sp.), enquanto os visitantes noturnos foram o morcego nectarívoro (*G. soricina*) e uma espécie de marsupial, *Gracilinanus* sp. (cuica; Fig. 7) além de vespas (Vespidae), pequenas mariposas e formigas. O único polinizador diurno registrado foi *Xylocopa* sp., e ambos os mamíferos noturnos atuaram como polinizadores. Todos os demais visitantes foram considerados como ladrões ou pilhadores de recursos.

No geral após a abertura das flores os morcegos foram os primeiros visitantes, cuja atividade perdurou até por volta das 04:00 h. A atividade do marsupial observado em umas das populações ocorreu por volta das 02:30 h. Ainda no início do crepúsculo, abelhas de médio

porte (morfotipo não identificado) foram os primeiros visitantes florais seguido por beija-flores e abelhas de grande porte, que continuaram a atividade de forrageamento até a senescência das flores.

Nas populações de Botucatu, visitantes diurnos (abelhas de grande porte e beija-flores) foram quatro vezes mais frequentes que os noturnos (morcegos), e apresentaram uma taxa de visitação de 1,83 visitas/hora-flor e 0,47 visita/hora-flor, respectivamente (Tabela 2). Na população do CCPIU em Uberlândia-MG, apesar de poucas visitas observadas, os visitantes noturnos (morcegos e marsupial) foram os mais frequentes e apresentaram uma taxa de visitação de 0,39 visita/hora-flor, ao passo que abelhas apresentaram uma taxa de visitação de 0,11 visita/hora-flor (Tabela 2).

Tabela 2 Visitantes florais diurnos e noturnos em *Caryocar brasiliense* no Cerrado de Botucatu (SP) e Uberlândia (MG). Dados sobre total de horas observadas, de visitas legítimas e consequente taxa de visitação.

Visitantes florais de <i>Caryocar brasiliense</i>							
Localidade	Período	<i>n</i> (fl x h)	Total	Beija-flor	Abelha grande	Morcego	Marsupial
Botucatu (SP)	Diurno	280,1	512 (1,83)	169 (0,6)	336 (1,2)	0	0
	Noturno	48,83	23 (0,47)	0	0	23 (0,47)	0
Uberlândia (MG)	Diurno	17,63	2 (0,11)	0	2 (0,11)	0	0
	Noturno	20,66	8 (0,39)	0	0	2 (0,1)	6 (0,29)

n: flores * horas.

Efetividade dos visitantes florais noturnos versus diurnos

Na população de Botucatu os visitantes diurnos contribuíram quatro vezes mais com a formação de frutos (25,63%), do que os noturnos (6,16% ; $\chi^2 = 11,925$; $P = 0,006$). Já na região central do Cerrado no CCPIU, os visitantes noturnos obtiveram maior efetividade e contribuíram cerca de três vezes mais com a formação de frutos (20%) do que os diurnos (7,14%; $\chi^2 = 6,094$; $P = 0,0136$; Tabela 3).

Tabela 3 Sucesso reprodutivo feminino com base na taxa de formação de frutos maduros em função dos polinizadores noturnos e diurnos em duas áreas de Cerrado: em Botucatu, São Paulo e Uberlândia, Minas Gerais.

Grupo funcional de polinizadores	Frutificação % (frutos / flores)	
	Botucatu	Uberlândia
Polinizadores noturnos	6,16 (9/146)	20 (9/45)
Polinizadores diurnos	25,63 (41/160)	7,14 (3/42)

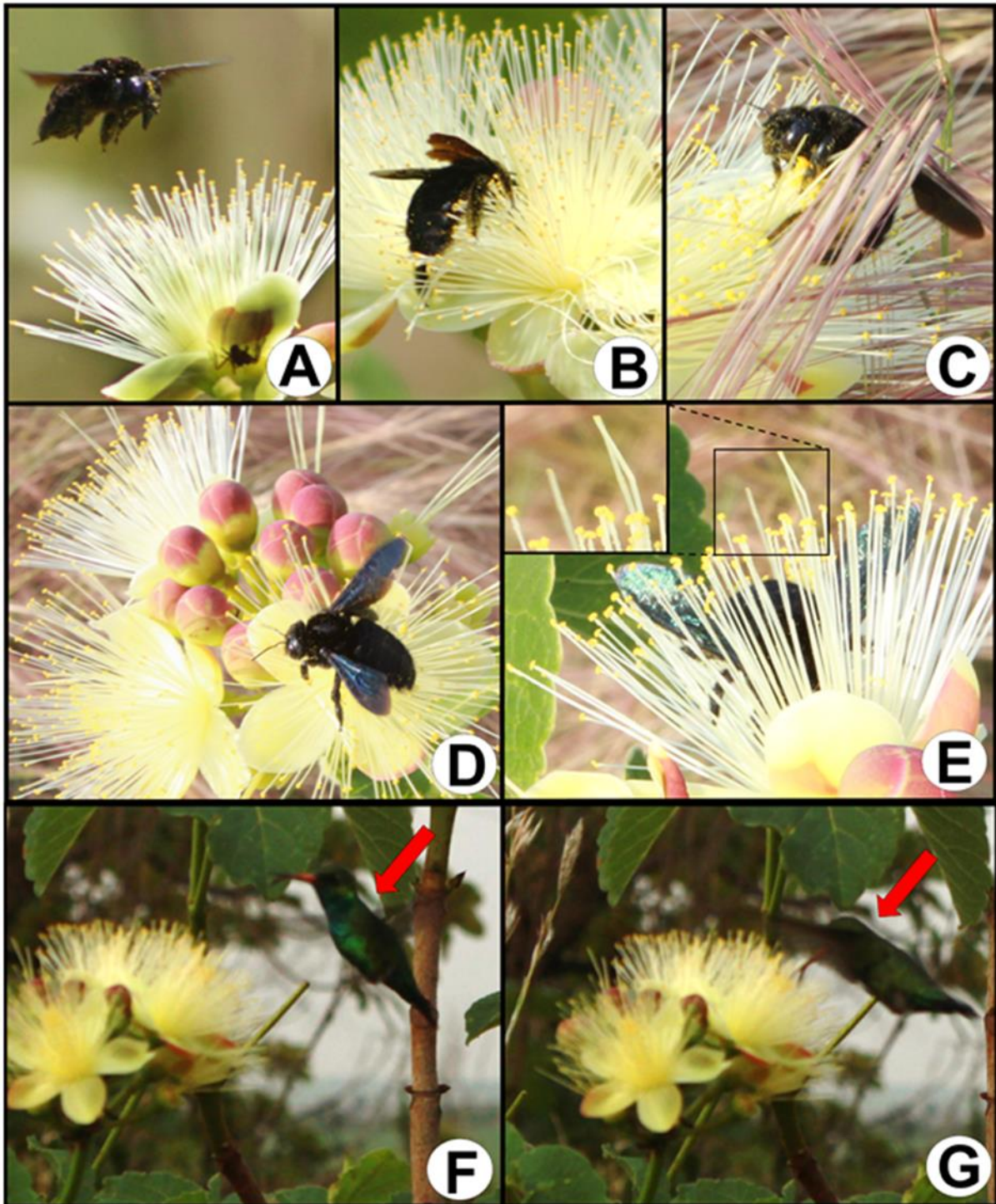


Figura 5 Polinizadores diurnos em *Caryocar brasiliense* subsp. *intermedium* em Cerrado de Botucatu, São Paulo, Brasil. **A.-E.** Comportamento forrageador de uma abelha grande *Xylocopa* sp. (mamangava-de-toco); Visitas florais marcadas pela coleta exclusiva de néctar com efetivo contato das estruturas reprodutivas (anteras e estigmas) que recobrem corpo do polinizador (cabeça e abdômen) com pólen provindo de outros indivíduos da mesma população de pequi. **E.** Note a hercogamia floral e estigmas com pólen aderido (em destaque). **F.-G.** Beija-flor besourinho-de-bico-vermelho, *Chlorostilbon lucidus*, com visita legítima em voo pairado enquanto coleta néctar (setas vermelhas)



Figura 6 Visitantes florais diurnos em visitas ilegítimas com pilhagem de néctar no *Caryocar brasiliense* subsp *intermedium* no Cerrado de Botucatu, São Paulo, Brasil. **A.** Formiga, *Camponotus* sp.; **B.** Abelha-sem-ferrão, *Trigona spinipes*.



Figura 7 Marsupial *Gracilinanus* sp. em visitas legítimas com coleta de néctar no *Caryocar brasiliense* subsp *brasiliense* no Cerrado de Uberlândia, Minas Gerais, Brasil. **A-B.** Aproximação da flor em antese. **C.** Coleta de recurso floral (néctar).

Sistema Reprodutivo

Caryocar brasiliense subsp. *intermedium* frutifica com o próprio pólen, uma vez que as autopolinizações manuais resultaram em 9,19% de frutos formados, porém as polinizações cruzadas resultaram uma taxa de frutificação três vezes maior alcançando 27,75% de frutos formados, diferindo significativamente das autopolinizações ($\chi^2 = 9,325$; $P = 0,0023$). A menor taxa de frutificação ocorreu nas autopolinizações espontâneas com apenas 2,41%, e a formação de frutos sob condições naturais foi de 13,17%, valor significativamente menor do que as polinizações cruzadas ($\chi^2 = 4,38$; $P = 0,036$), o que pode indicar uma possível limitação polínica

(Tabela 4). Também não houve a formação de frutos por agamospermia. O índice de autoincompatibilidade (ISI) observado foi de 0,33, de autogamia (ISA) 0,09 e de autopolinização espontânea (IAS) 0,26. Já a eficácia reprodutiva (RE) foi de 0,47 e a limitação polínica (LP) foi de 0,52 (Tabela 5).

Tabela 4 Taxa de frutificação após tratamentos de polinização em *Caryocar brasiliense* subsp. *intermedium* na área de cerrado em Botucatu, São Paulo, Brasil.

Tratamentos de polinização	% (Frutos/flores)
Emasculação	0 (0/144)
Autopolinização autônoma	2,41 (8/332)
Autopolinização manual	9,19 (17/185)
Polinização cruzada manual	27,75 (53/191)
Condições naturais	13,17 (54/410)

Tabela 5 Índices e atributos referentes ao sistema reprodutivo de *Caryocar brasiliense* subsp. *intermedium* no Cerrado de Botucatu, São Paulo, Brasil. ISI = Índice de autoincompatibilidade; ISA = Índice de autogamia; IAS = Índice de autopolinização espontânea (automática); ILP = Índice de limitação polínica e RE = Eficácia reprodutiva.

Índices e valores do sistema reprodutivo	
ISI	0,33
ISA	0,09
IAS	0,26
RE	0,47
ILP	0,52

Dados Climáticos e Fenologia

A mudança da fase vegetativa para a fase reprodutiva se iniciou com a formação dos botões florais nas inflorescências no período de seca entre junho e agosto, e o pico de atividade ocorreu no mês de setembro. Nos meses seguintes, com início das chuvas, ocorreu a diminuição dos botões florais até cessar atividade no mês de janeiro. O período de floração começou em agosto e permaneceu constante até dezembro, com pico de atividade em outubro coincidindo com início da estação chuvosa. Houve dois picos de floração, sendo o segundo e menos intenso já no final da estação chuvosa que possivelmente foi decorrente dos eventos de fogo (Fig. 8B).

O desenvolvimento dos frutos iniciou-se em setembro e seguiu intensificando até atingir o pico no mês de outubro. Nos meses seguintes houve uma redução da intensidade da produção de frutos, até cessar a atividade em fevereiro. O desenvolvimento inicial dos frutos coincide com a redução na formação de botões florais. A maturação dos frutos ocorreu durante o período mais quente e úmido, quando houve o maior volume acumulado de chuva entre os meses de dezembro e fevereiro. O pico de amadurecimento dos frutos, entretanto, ocorreu no mês de

janeiro, e a maturação completa dos frutos e dispersão das sementes se deu cerca de três a quatro meses após a antese floral (Fig. 8B).

Em relação a fase vegetativa, a caducifolia ocorreu principalmente nos meses mais secos do ano, entre março e julho, com o pico da atividade no mês de junho. Em julho de 2016 ocorreu um evento de geada que provocou a necrose e queda de muitas folhas, e a completa caducifolia em 67% de todas as plantas amostradas, enquanto as demais possuíam apenas poucas folhas. A ação de herbívoros, principalmente das formigas cortadeiras, *Atta cf. laevigata*, larvas de Lepidóptera e grande abundância de galhas foliares, também ocasionaram perda das folhas ao longo de todo o período observado, com exceção do mês de janeiro, quando a caducifolia foi praticamente nula (Fig. 8C).

O início da produção de novos brotos foliares ocorreu no mês de fevereiro e atividade se intensificou até abril. Contudo, nos meses seguintes, maio e junho, época de baixas temperaturas médias em 2016 (entre 15,5 °C - 18,5 °C) ocorreu a diminuição da brotação de folhas novas que voltaram a se intensificar em julho devido ao alto volume de chuva, normalmente incomum para o mês. A brotação foliar alcançou seu pico de atividade no mês de agosto e com posterior redução contínua dessa fenofase até janeiro, mês que marca a menor atividade (Fig. 8C).

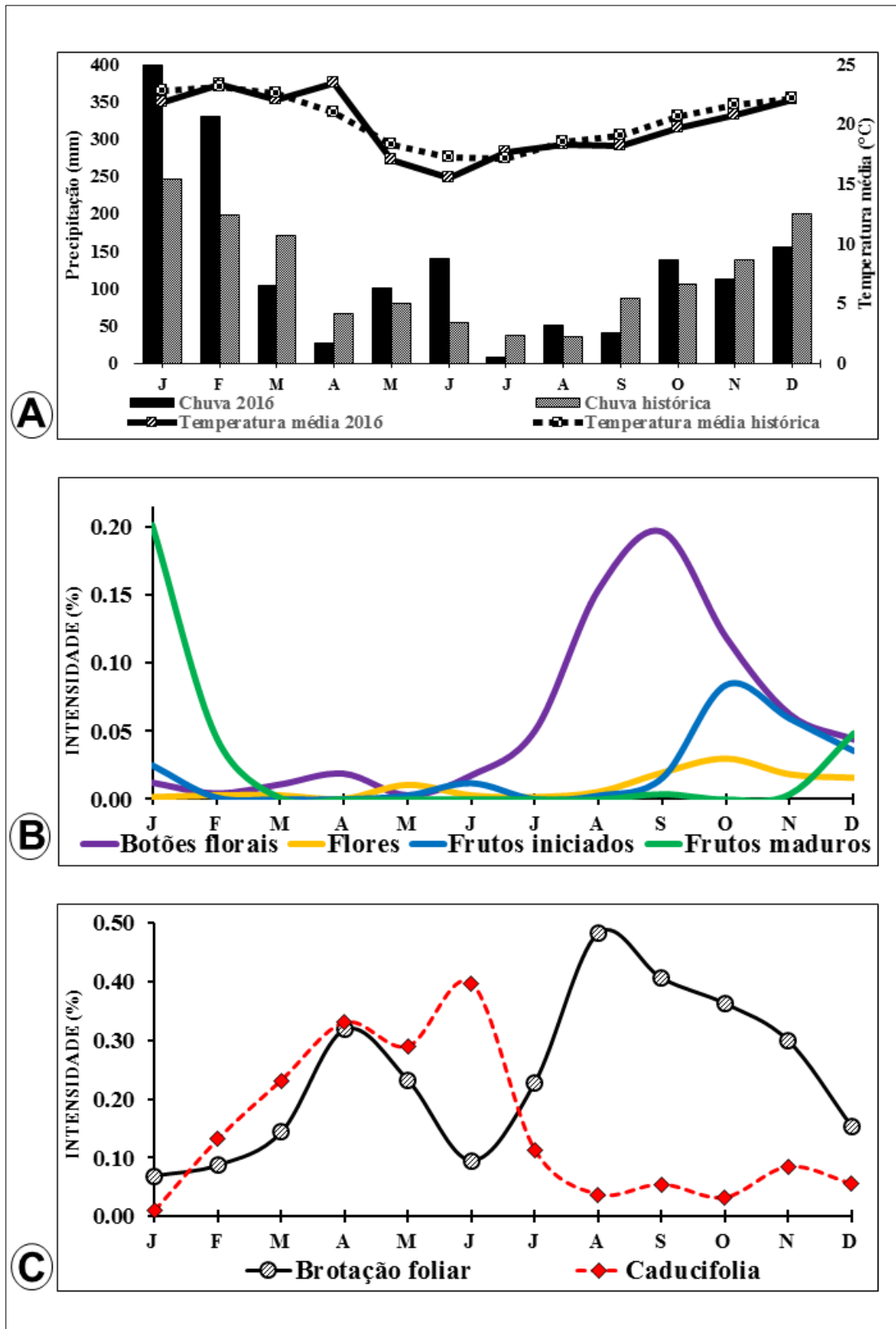


Figura 8 Climatograma de Botucatu, SP e fenologia de *Caryocar brasiliense* subsp. *intermedium* em Botucatu (SP). Os meses estão representados pela letra inicial. **A.** Dados climáticos do ano de 2016 e da média histórica referente ao período de 1971 - 2006 (Cunha & Martins 2009). Colunas indicam o total acumulado de precipitação em mm, enquanto que as linhas indicam a temperatura média mensal. Os valores históricos são a coluna pontilhada e a

reta tracejada, ao passo que valores climáticos de 2016 estão representados pelas colunas e linha preenchidas. **B.** Fenofases reprodutivas dos 190 indivíduos de *Caryocar brasiliense* subsp. *intermedium* na região de Botucatu, SP Brasil. Registradas mensalmente no período de janeiro de 2016 a dezembro de 2016. **C.** Fenofases vegetativas (brotação foliar e caducifolia) dos indivíduos de *Caryocar brasiliense* subsp. *intermedium* registradas mensalmente no período de janeiro de 2016 a dezembro de 2016, na região de Botucatu, SP.

Durante o período de estudos ocorreram três eventos de fogo antrópico, nos meses de março, abril e junho, em duas áreas estudadas, que atingiram respectivamente: 10, 48 e 5 indivíduos (Fig. 9 A). Os ciclos fenológicos dos indivíduos queimados foram alterados, e no mês seguinte após evento de queimada, *C. brasiliense* subsp. *intermedium* foi uma das primeiras espécies a produzir novos brotos (Fig. 9 B, C) foliares e inflorescências. Comportamento similar ocorreu após o evento de geada em julho do mesmo ano.

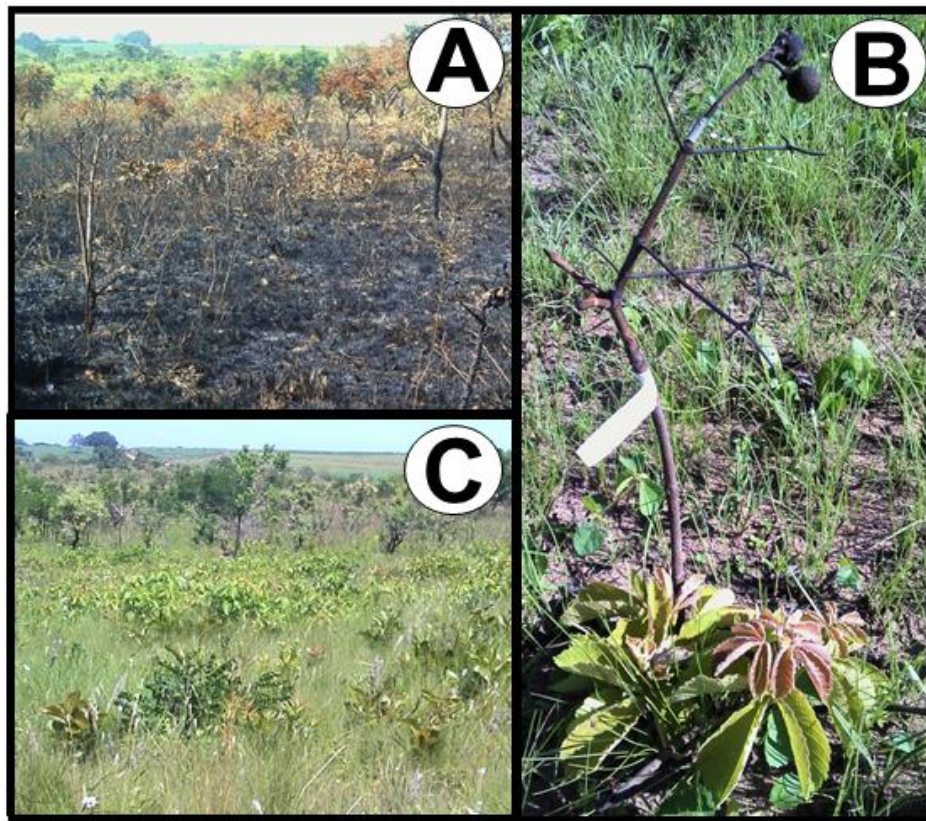


Figura 9 Evento de fogo antrópico no Cerrado de Botucatu (SP) e atividade fenológica dos indivíduos de *Caryocar brasiliense* subsp. *intermedium* afetados. **A.** Cerrado após evento de fogo antrópico. **B.** Indivíduo de *Caryocar brasiliense* subsp. *intermedium* com alto índice de rebrotamento foliar conseguinte ao evento de fogo, note os frutos queimados ainda presos na planta. **C.** Capacidade regenerativa e resiliência do Cerrado após evento de fogo.

DISCUSSÃO

Caracterização Morfológica e Troca do Sistema de Polinização

Os resultados sugerem uma evidente troca de polinizadores entre as populações de *Caryocar brasiliense* em sua região central de distribuição, onde a espécie é polinizada principalmente por morcegos, e a região meridional, onde a subespécie é polinizada por abelhas e beija-flores. A redução do tamanho da flor e mudança no horário de antese na subespécie meridional de *Caryocar brasiliense* subsp. *intermedium* deve estar diretamente relacionada à troca de polinizadores (Schlumpberger *et al.* 2009), visto que flores menores possibilitam o contato efetivo de anteras e estigmas pelos visitantes florais diurnos, que por sua vez são mais abundantes e mais frequentes. Ao possibilitar que uma maior diversidade de visitantes florais contate as anteras e estigmas, gera-se um mecanismo que otimiza o serviço da polinização (Sazima *et al.* 1994; Chacoff *et al.* 2008). Agentes de polinização complementares possibilitam maior disponibilidade de visitantes florais, garantindo a polinização mesmo quando existem flutuações na comunidade de polinizadores (Fleming *et al.* 1996; Sahley 1996; Maruyama *et al.* 2010; Amorim *et al.* 2013; Queiroz *et al.* 2016). Assim a subespécie meridional de *C. brasiliense* subsp. *intermedium* tem maior vantagem adaptativa por adquirir maior resiliência ambiental e conseqüentemente, maiores são as chances de sobreviverem em áreas altamente degradadas e fragmentadas, como no estudo do caso, e dessa forma estão menos propensos às flutuações da comunidade dos polinizadores, visto que populações de abelhas e beija-flores tendem a sofrer menores variações ao longo do tempo que a fauna de morcegos (Fleming *et al.* 1996; Amorim *et al.* 2013).

A flor do tipo pincel de *Caryocar brasiliense* subsp. *intermedium* permite livre acesso aos recursos florais pelos visitantes sem impor nenhuma barreira morfológica, e com o aumento da diversidade de polinizadores a subespécie pode ser considerada como generalista funcional e ecológica (*sensu* Ollerton *et al.* 2007). Isso ocorre porque morcegos, abelhas de grande porte e beija-flores atuam como polinizadores efetivos, porém com efetividades distintas. Das cinco espécies de morcegos polinizadores do *C. brasiliense* no Cerrado central (Gribel & Hay 1993), quatro delas também ocorrem na região de Botucatu, sendo que *Glossophaga soricina* é uma das espécies mais comuns da região (Uieda *et al.* 2004) e os morcegos realizaram apenas visitas legítimas, logo possuem maior eficiência no transporte de pólen (Muchhala & Thompson 2010). Porém, devido a baixa frequência de visitaç o e conseqüente efetividade, eles desempenham o papel de agentes complementares ou secund rios na poliniza o de *C. brasiliense* subsp. *intermedium*. Em contrapartida, apesar das abelhas e beija-flores terem sido

os polinizadores com maior efetividade na formação de frutos maduros, eles também realizaram visitas ilegítimas, o que diminui a eficiência da polinização que é compensada pela frequência.

O padrão de forrageio dos visitantes diurnos caracterizado pela alta taxa de visitação, bem como o comportamento de defesa do território por alguns beija-flores que ocorrem ao longo de todo o dia sugerem que as flores permanecem funcionais com produção de néctar ao longo de toda antese floral (noite e dia). Assim, há a necessidade de estudos futuros sobre a dinâmica de produção do néctar durante todo o período da antese floral, bem como a composição química dos açúcares, o que complementaria o estudo feito por Bobrowiec & Oliveira (2012). De acordo com a teoria do forrageamento ótimo de um polinizador territorialista, como comumente ocorre com a maior espécie de beija-flor observada, *Eupetomena macroura*, o animal visa maximizar seu ganho energético com maior coleta de recurso com o mínimo de gasto energético para sua obtenção, seja no deslocamento ou defesa desse território (Pyke 1984, Barônio *et al.* 2016). Assim, essa espécie de beija-flor tende à maior eficiência no forrageio com maior lucro líquido energético, ou seja, o menor gasto energético possível no deslocamento entre flores com a maior quantidade de recurso possível de se obter, visto que a produção do néctar nas flores de *C. brasiliense* não varia com as depleções (Bobrowiec & Oliveira 2012). Essa característica favorece o comportamento territorialista do beija-flor *E. macroura* para deter o máximo de potencial energético do néctar (*standing crop*) daquelas moitas de *C. brasiliense* subsp. *intermedium*, enquanto que as outras espécies de beija-flores atuam como parasitas desse território e possivelmente realizam maior fluxo gênico.

Devido ao copioso volume de néctar produzido pelo pequi (Bobrowiec & Oliveira 2012), que é comum de espécies com síndromes de polinização por vertebrados, que necessitam de grande quantidade energética para o voo pairado (Faegri & Pijl 1979), há a consequente atração de muitos visitantes oportunistas, tais como besouros, formigas, vespas, mariposas, abelhas sem-ferrão e abelhas solitárias (Halictidae). Esses animais, devido ao seu pequeno porte corpóreo, apenas furtam o recurso sem que ocorra contato com as estruturas reprodutivas. Dentre as visitas ilegítimas, insetos eusociais são os mais frequentes em Botucatu, como as abelhas-sem-ferrão *Trigona spinipes* e as formigas *Camponotus* spp. Sua elevada ocorrência pode estar ligada a grande abundância de indivíduos dentro da colônia e ao comportamento de forrageio com alto grau de recrutamento. Por sua vez, mesmo os polinizadores mais efetivos (abelhas de grande porte e beija-flores) também realizaram visitas ilegítimas que totalizaram aproximadamente 15 % do total, nas quais houve apenas o furto de néctar através de visitas próximas as pétalas e entre os filetes, sem o contato do visitante com anteras e estigmas.

Apesar das formigas *Camponotus* spp. também roubarem os recursos florais, elas visitam mais frequentemente os nectários extranupciais e promovem a proteção dos botões florais contra herbívoros e fitófagos (Oliveira 1997). Em relação à pilhagem realizada pelas abelhas-sem-ferrão, *Trigona spinipes*, não há nenhum benefício direto para a planta, mas vale ressaltar que essa espécie é considerada uma abelha nativa de resgate (Jaffé *et al.* 2016), que está presente em áreas degradadas, como é o caso das áreas de estudo em Botucatu. É interessante destacar que *T. spinipes* foi a única espécie de abelha-sem-ferrão observada em Botucatu e a colmeia resistiu ao evento de fogo. Isso denota a alta resiliência dessas abelhas, e incrementa o serviço ecossistêmico de polinização daquela área, pois essas abelhas polinizam outras espécies nativas da comunidade, que por sua vez gera aumento da qualidade ambiental do habitat (Daily 1997).

Há muito se discute sobre o poder preditivo das síndromes de polinização e quais são os principais atributos florais relacionados com as específicas síndromes, bem como sobre caracterização dos atributos florais relacionados com troca entre os sistemas de polinização e a importância dos polinizadores secundários (Faegri & Pijl 1979; Fenster *et al.* 2004; Ollerton *et al.* 2009, *et al.* 2015; Rosas-Guerrero *et al.* 2014). Muitos fatores estão envolvidos na interação de polinização, mas basta a variação de apenas uma característica floral para desencadear a mudança do principal grupo funcional de polinizador (Bradshaw & Schemske 2003; Brito *et al.* 2016).

Em comunidades tropicais, entre 20 e 30% das plantas com flores têm sistemas de polinização ligados a vertebrados voadores, como aves e morcegos (Morellato & Sazima 1992; Buzato *et al.* 2000; Machado & Lopes 2000). Porém em ambientes tropicais com secas sazonais, como o caso do Cerrado, as espécies dependentes de beija-flores para sua reprodução são menos comuns que em outros biomas tropicais (Oliveira & Gibbs 2000; Maruyama *et al.* 2013). Morcegos e beija-flores nectarívoros são os únicos vertebrados capazes de planar no ar durante coleta de recurso floral e, no geral, as flores por eles polinizadas compartilham e sobrepõem algumas características como o elevado despendimento energético, visto que são flores grandes que produzem grande quantidade dos recurso como o néctar e pólen (Cronk & Odeja 2008; Rocca & Sazima 2010).

Sabendo que o *Caryocar brasiliense* é a quinta espécie com maior valor de importância na área de estudo de Caldas Novas - PESCAN (Lima *et al.* 2010), e de grande importância e ampla ocorrência em todo o Cerrado (Ratter *et al.* 2003), aliado à baixa quantidade de flores ornitófilas em época de seca, os beija-flores ficam dependentes de recursos florais de espécies que não são primariamente adaptadas à síndrome da ornitofilia (Maruyama *et al.* 2013). Isso

fica bem explícito quando observado que nas populações de *Caryocar brasiliense* subsp. *intermedium* os beija-flores constituem o segundo grupo com maior taxa de visitação legítima em flores tipicamente quiropterófilas. Logo, apesar de muitos atributos florais descritos para a síndrome quiropterófila estarem bem exemplificados nas flores de *C. brasiliense*, como a liberação de odor sulfúrico (Helversen *et al.* 2000) e flores grandes e de antese noturna com grande produção de néctar e pólen (Faegri & Pijl 1979), no presente estudo as flores permanecem funcionais e ativas tanto no período noturno como também diurno. Isso possibilita a interação com diferentes grupos de visitantes florais, o que torna o sistema de polinização mais generalista (Groman & Pellmyr 1999; Maruyama *et al.* 2010; Amorim *et al.* 2013; Queiroz *et al.* 2016).

As flores menores da população de *C. brasiliense* subsp. *intermedium* permitem que outros visitantes florais de menor porte atuem como agentes eficazes na formação de frutos. Com isso, possibilitou que além dos morcegos, outros grupos funcionais como abelhas de grande porte e beija-flores também atuassem como polinizadores eficazes, devido ao contanto efetivo de anteras e estigmas com o corpo do polinizador.

O sistema reprodutivo de *Caryocar brasiliense* subsp. *intermedium* é classificado como misto, em virtude da maior generalização dos grupos funcionais de visitantes florais que contribuem com o sucesso reprodutivo da planta. Esse fator implica que mesmo sistemas de polinização considerados como especializados, como no caso da quiropterofilia descrita para a família Caryocaraceae (Prance & Silva 1973), bem como para a espécie *C. brasiliense* (Gribel & Hay 1993), podem sofrer transições e não necessariamente devem ser considerados como becos evolutivos sem saída. Outro ponto em destaque é a necessidade de estudos empíricos sobre a biologia da polinização da espécie nas diferentes áreas, e não se embasar apenas nas características morfológicas como proposto por Faegri & Pijl (1980), uma vez que nesse estudo a predição dos polinizadores para *C. brasiliense* foi adequada apenas para a população de Uberlândia e não foi corroborado para população de Botucatu.

Outro fator relacionado à biologia floral que merece ênfase é o horário de início e período de duração da antese (Fleming *et al.* 1996). Nas excursões a campo *ad libitum*, as populações de Botucatu possuem o início da antese mais tardio que as demais populações presentes na região core do Cerrado. Na região meridional as flores são predominantemente diurnas e abrem por volta das 23:00 h, com a senescência ocorrendo no final da tarde por volta das 17:00h. Sendo assim, as flores ficam expostas aos polinizadores por cerca de 18 horas, sendo seis horas noturnas e 12 horas diurnas. Ao passo que as populações da região central do Cerrado, as flores se abrem a partir das 20:00 h e a senescência ocorre no início da tarde por

volta das 14:00 h. Assim ficam expostas aos polinizadores por cerca de 18 horas, com predominância da maior atividade funcional durante o período noturno que compreende as nove primeiras horas desse total. O maior tempo de exposição aos polinizadores diurnos possibilita que as flores sofram menor grau de estresse ambiental e possivelmente ofereçam maior quantidade de recursos aos polinizadores mais efetivos (Cruz-Neto *et al.* 2015), o que potencializa sua eficácia.

As diferenças morfológicas observadas entre as três populações de *C. brasiliense* podem ser oriundas de múltiplos fatores como: a história natural da família Caryocaraceae, que tem como centro de dispersão a Bacia Amazônica e se alastrou pelas Américas (Prance & Silva 1973), sendo que o fóssil mais velho de *Caryocar* é datado de 40 a 55 milhões de anos atrás. Tais processos migratórios de ocupação de novos territórios geraram diferenças genéticas correlacionadas ao isolamento pela distância geográfica (Collevatti *et al.* 2001), dado a vasta amplitude latitudinal de cobertura do Cerrado e a ampla distribuição da espécie. As flutuações do período Quaternário também têm grande influência, pois possibilitaram a dispersão da espécie para o limite meridional do Cerrado, onde estão localizadas suas linhagens mais recentes (Collevatti *et al.* 2003). Um terceiro fator referente à diferenciação fenotípica encontrada na população meridional é em decorrer dos filtros abióticos, que possivelmente exercem pressões seletivas suficientes para alterar a morfologia vegetativa e reprodutiva da planta, o que pode ter contribuído para a formação dessa subespécie (Etterson *et al.* 2016).

As diferenciações morfológicas, ao propiciarem que outros grupos funcionais de visitantes florais também sejam capazes de realizar a polinização, possivelmente geraram uma força seletiva sobre o período de abertura floral, pois indivíduos que permanecem abertos por um maior período diurno, no qual há maior abundância dos polinizadores mais efetivos, possibilitam que essa característica seja mantida via seleção fenotípica mediada pelos polinizadores, em resposta ao maior grau de efetividade desse grupo funcional de visitantes. Fatores ambientais também podem alterar o horário de antese floral (Gribel & Hay 1993), mas estas variações podem estar mais relacionadas com características plásticas e de menor amplitude, que propriamente com caracteres hereditários, como provavelmente ocorre com a subespécie meridional do pequi.

As diferenças morfológicas das flores entre as populações estudadas sugerem que população de PESCAN (GO), que possuem verticilos reprodutivos maiores que as demais, tenha contribuição maior dos morcegos em relação aos agentes diurnos que as outras populações. Flores tão grandes quanto aquelas observadas na população de Goiás, possivelmente causem diferenças comportamentais da fauna de visitantes diurnos, uma vez que

beija-flores e abelhas de grande porte estariam mais propensas a realizar maior quantidade de visitas ilegítimas em detrimento das visitas legítimas.

A redução da flor como o um todo, observada na subespécie meridional do pequi-anão, possibilita um aumento no êxito reprodutivo dessa população sem alteração em sua forma, assim como em outros caracteres, tais como a grande quantidade de pólen, néctar e o odor sulfúrico. A grande produção de néctar ao longo de toda a antese (Bobrowiec & Oliveira 2012) estimula visitação durante a noite e dia e como o padrão de produção não é alterado pela remoção do néctar pelos visitantes, isso pode provocar competição entre os outros visitantes florais que estão explorando o mesmo recurso.

O fato decorrente das polinizações cruzadas gerarem maior frutificação do que as autopolinizações e autopolinizações espontâneas, destaca a fundamental importância dos polinizadores para garantir sucesso reprodutivo e conservação da população. As observações sugerem que a subespécie estudada apresenta moderada eficácia reprodutiva e moderada limitação polínica, possivelmente devido a baixa qualidade ambiental do fragmento.

Aparentemente as formigas cortadeiras, *Atta laevigata*, são os dispersores da subespécie *C. brasiliense* subsp. *intermedium* nas populações em Botucatu (Araújo *et al.* 1995; Vilela *et al.* 2008). Essas formigas escarificam todo o mericarpo (tecido rico em carboidratos) que ainda está unido a planta mãe e acelera o desprendimento do diásporo (Fig. 10A), e continuam o processo de escarificação no mesocarpo carnoso (rico em óleos; Fig. 10B) que contém inibidores da germinação (Dombroski *et al.* 1998; Nasorry 2012). Porém, esses visitantes foram incapazes de deslocar a semente, que permanecem sempre muito próximas à planta mãe, e isso revela que a subespécie é anacrônica de dispersores, o que por sua vez pode restringir o fluxo gênico apenas a um componente, ou seja, transporte de pólen pelos polinizadores (Collevatti *et al.* 2010, *et al.* 2010b).

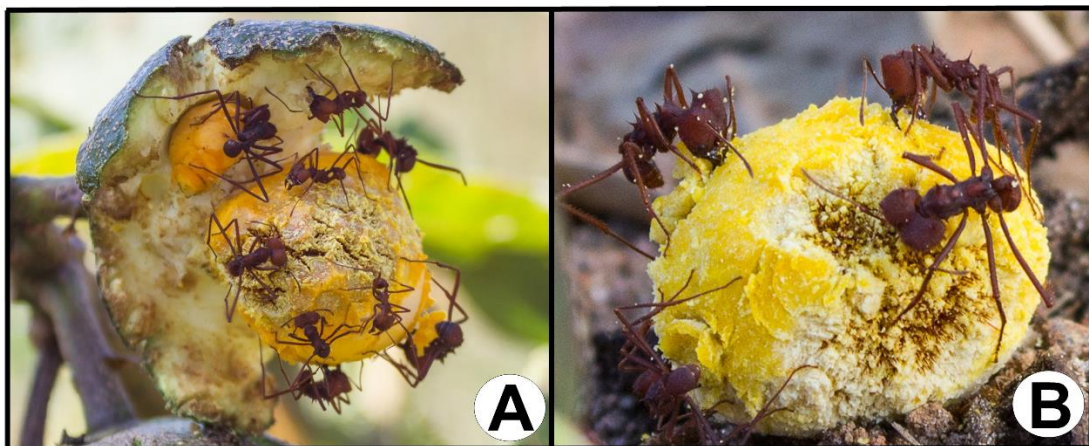


Figura 10 Formigas cortadeiras *Atta cf. laevigata*. Dispersores de *Caryocar brasiliense* subsp. *intermedium* no Cerrado de Botucatu, SP. **A.** Formigas escarificando fruto (mericarpo e

mesocarpo) preso a planta mãe. **B.** Formigas escarificando mesocarpo carnoso do diásporo caído no solo. Fotos: Thalita de Almeida Tavares

Dados Climáticos e Fenologia

Em Botucatu, SP, a florada de *Caryocar brasiliense* subsp. *intermedium* ocorre no fim da estação seca com frutificação na época mais chuvosa do ano, fenômeno fenológico também observado em populações do Cerrado central (Miranda & Oliveira-Filho 1990; Gribel & Hay 1993). Apesar das fenofases reprodutivas ocorrerem no mesmo período sazonal, existem divergências nos meses de ocorrência, em função das condições abióticas e climatológicas locais. Em Botucatu a fase reprodutiva vai de agosto a fevereiro, período cerca de um mês posterior ao observado na região central do Cerrado (entre junho e janeiro).

Um estudo fenológico no sul de Minas diferiu do padrão observado em todas outras populações de *C. brasiliense* porque ambas as fenofases reprodutivas, flores e frutos, ocorrem na estação chuvosa, no período entre outubro a março (Vilela 2008). Já em relação as fases vegetativas não existem diferenciações entre as populações (Miranda & Oliveira-Filho 1990; Gribel & Hay 1993; Vilela 2008) que perdem praticamente todas folhas e parte aérea na época mais fria do ano, em junho e julho e nos meses seguintes ocorre o pico da atividade de brotamento foliar, com posterior redução da intensidade da fenofase, que se mantém ao longo do ano (Miranda & Oliveira-Filho 1990; Gribel & Hay 1993; Vilela 2008).

Em relação aos eventos de fogo no Cerrado, as espécies afetadas geram respostas que influenciam todo ciclo de vida e fenologia (Gottsberger e Silberbauer-Gottsberger 2006), com intensificação do brotamento foliar e produção de inflorescências, o que denota alto grau de resiliência a espécie. Atualmente com a intensificação do uso do solo e perda das áreas naturais, os fragmentos estão mais propensos à pressão antrópica e eventos de queimada por causas não naturais, entretanto, ainda é incipiente o conhecimento relacionado ao efeito do fogo sobre a fenologia, sucessão e estruturação das espécies nas comunidades vegetais savânicas (Tunes *et al.* 2016).

CONCLUSÃO

O estudo sugere que apenas uma pequena mudança na característica morfológica da flor, como a redução do tamanho dos verticilos florais, possibilitou que outros grupos funcionais contribuíssem mais com a frutificação. O estudo dá pleno suporte a existência de duas subespécies de *Caryocar brasiliense* (Prance & Silva 1973) no Cerrado do Brasil, mesmo com a aparente controvérsia em relação à existência da subespécie meridional do pequi, visto que essa não foi reconhecida na última revisão da família Caryocaraceae no estado de São Paulo

(Vitta 2005). A troca do sistema de polinização especializado para um mais generalizado é um evento raro, ou pelo menos pouco evidenciado na literatura (Armbruster 1998; Brito *et al.* 2016). Aspecto como baixa pequena hercogamia floral, autocompatibilidade, e mesmo a ocorrência de autogamia facultativa, também favorecem a transição para um sistema de polinização mais generalizado em *Caryocar brasiliense* subsp. *intermedium*, uma vez que não existem caracteres florais restritivos (Prance & Silva 1973; Gribel & Hay 1993).

A ausência de caracteres florais não restritivos a morcegos possibilitou até que mamíferos não voadores atuasse como polinizadores efetivos em uma das populações estudadas. No CCPIU em Uberlândia (MG) foram observados os primeiros registros de visita legítima de um marsupial (*Gracilinanus* sp.) em flores de *Caryocar brasiliense* subsp. *ibrasiliense*. Apesar das poucas horas amostradas, o marsupial possui alta efetividade e possivelmente se trata de um importante agente polinizador da espécie.

Caryocar brasiliense subsp. *intermedium* apresenta dupla limitação ecológica durante os processos reprodutivos (Jordano 2006), uma decorrente da moderada limitação polínica e eficiência reprodutiva para geração de frutos, e outra limitação é a falta de dispersores das sementes, justamente porque novos indivíduos ficam fadados a se estabelecerem muito próximos à planta mãe (Collevatti *et al.* 2010b). Isso eleva o risco de depressão endogâmica, o que aliado ao histórico de perda de habitat do Cerrado paulista denota que o *Caryocar brasiliense* subsp. *intermedium* pode estar em risco de extinção local caso não sejam tomadas medidas legais de conservação e preservação da espécie, assim como educação ambiental.

REFERÊNCIAS

- AIGNER, P. A. Floral specialization without trade-offs: optimal corolla flare in contrasting pollination environments. **Ecology**, 85:2560–2569. 2004.
- AMORIM, F. W.; GALETTO, L.; SAZIMA, M. Beyond the pollination syndrome: nectar ecology and the role of diurnal and nocturnal pollinators in the reproductive success of *Inga sessilis* (Fabaceae). **Plant Biology**, v. 15, n. 2, p. 317-327. 2013.
- ARAÚJO, L.D.A.; QUIRINO, Z.G.M. e MACHADO, I.C. Fenologia reprodutiva, biologia floral e polinização de *Allamanda blanchetii*, uma Apocynaceae endêmica da Caatinga. **Revista Brasil. Bot.**, v.34, n.2, p.211-222, abr - jun 2011.
- ARMBRUSTER, W.S; BALDWIN, B.G. Switch from specialized to generalized pollination. **Nature**, v. 394, n. 6694, p. 632-632. 1998.
- BARÔNIO, G.J.; MACIEL, A.A.; OLIVEIRA, A.C.; KOBAL, R.O.; MEIRELES, D.A.; BRITO, V.L.; RECH, A.R. Plantas, polinizadores e algumas articulações da biologia da polinização com a teoria ecológica. **Rodriguésia**, 67(2). 2016.
- BENÍTEZ, M.; MIRAMONTES, O.; VALIENTE-BANUET, A. **Frontiers in Ecology, Evolution and Complexity**, open acess. p.266. 2015.
- BETTS, M. G.; HADLEY, A. S.; KRESS, W. J. Pollinator recognition by a keystone tropical plant. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 112, n. 11, p. 3433-3438, 2015.
- BIESMEIJER, J. C.; ROBERTS, S.P.M.; REEMER, M.; OHLEMÜLLER, R.; EDWARDS, M.; PEETERS T.; SCHAFFERS A.P.; POTTS S.G.; KLEUKERS R.; THOMAS, C.D.; SETTELE, J., KUNIN W. E. Parallel declines in pollinators and insect-pollinated plants in Britain and the Netherlands. **Science**, v. 313, n. 5785, p. 351-354. 2006.
- BOBROWIEC, P.E.; OLIVEIRA, P.E. Removal effects on nectar production in bat-pollinated flowers of the Brazilian Cerrado. **Biotropica**, 44, 1–5. 2012.
- BRADSHAW, H.D.; SCHEMSKE, D.W. Allele substitution at a flower colour locus produces a pollinator shift in monkeyflowers. **Nature**, v. 426, n. 6963, p. 176-178. 2003.
- BRITO, V. L.; FENDRICH, T. G.; SMIDT, E. C.; VARASSIN, I. G.; GOLDENBERG, R. Shifts from specialised to generalised pollination systems in Miconieae (Melastomataceae) and their relation with anther morphology and seed number. **Plant Biology**. v.18, 4, p. 585-593. 2016.
- BUZATO S.; SAZIMA M.; SAZIMA I. Pollination of three species of *Abutilon* (Malvaceae) intermediate between bat and hummingbird flower syndromes. **Flora**, 189: 327-334. 1994.
- BUZATO, S.; SAZIMA, M.; SAZIMA, I. Hummingbird-pollinated floras at three Atlantic forest sites. **Biotropica**, v. 32, n. 4b, p. 824-841, 2000.
- CALDEIRA-JÚNIOR, C.F.; ROCHA, S.L.; SANTOS, W.G.; PAULA, T.O.M.; SANTOS, A.M.; ARAÚJO, C.B.; MARTINS, E.R.; LOPES, P.S.N. Ecogeografia e etnobotânica do *Caryocar brasiliensis* no Norte de Minas Gerais. **Revista Brasileira de Biociências**, Porto Alegre, v. 5, p. 477-479, jul. 2007.

- CHACOFF, N. P.; AIZEN, M. A.; ASCHERO, V. Proximity to forest edge does not affect crop production despite pollen limitation. **Proc. R. Soc.** v. 275, p. 907–913. 2008.
- COLLEVATTI R.G.; GRATTAPAGLIA, D.; HAY, J.D. Population genetic structure of the endangered tropical tree species *Caryocar brasiliense*, based on variability at microsatellite loci. **Mol Ecol** 10:349–356. 2001.
- COLLEVATTI, R.G.; ESTOLANO, R.; GARCIA, S.F.; HAY, J.D. Short-distance pollen dispersal and high self-pollination in a bat-pollinated Neotropical tree. **Tree Genetics & Genomes**, 6, 555–564. 2010.
- COLLEVATTI, R.G.; GRATTAPAGLIA, D.; HAY, J.D. Evidences for multiple maternal lineages of *Caryocar brasiliense* populations in the Brazilian Cerrado based on the analysis of chloroplast DNA sequences and microsatellite haplotype variation. **Mol. Ecol.**, 12:105– 115. 2003.
- COLLEVATTI, R.G.; LIMA, J.S.; SOARES T.N.; TELLES; M.P.C. Spatial genetic structure and life history traits in Cerrado tree species: inferences for conservation **Nat. Conserv.**, 8, 54–59. 2010b.
- CREPET, W. L. Progress in understanding angiosperm history, success, and relationships: Darwin's abominably “perplexing phenomenon”. **Proc. Natl Acad. Sci. USA**, 97, 12939–12941. 2000.
- CRONK, Q.; OJEDA, I. Bird-pollinated flowers in an evolutionary and molecular context. **Journal of experimental botany**, v. 59, n. 4, p. 715-727, 2008.
- CRUZ-NETO, O.; MACHADO, I. C.; GALETTO, L.; LOPES, A. V. The influence of nectar production and floral visitors on the female reproductive success of *Inga* (Fabaceae): a field experiment. **Botanical Journal of the Linnean Society**, 177 (2), 230-245. 2015.
- CUNHA, A.R.; MARTINS, D. Classificação Climática para os municípios de Botucatu e São Manuel, SP. **Irriga, Botucatu**, v. 14, n. 1, p. 1-11. 2009.
- DAILY, G. C. 1997. Introduction: What are Ecosystem Services? In: **Nature's Services: Social Dependence on Natural Ecosystems** (ed. DAILY, G. C.). Washington: Island Press, p. 1–10.
- DARRAULT, R.O.; SCHLINDWEIN, C. Limited Fruit Production in *Hancornia speciosa* (Apocynaceae) and Pollination by Nocturnal and Diurnal Insects. **Biotropica**, v. 37, 3, p.381-388. 2005
- DELPRETE, P.G. Taxonomic history, morphology, and reproductive biology of the tribe Posoquerieae (Rubiaceae, Ixoroideae). **Annals of Missouri Botanical Garden**, 96, 79-89. 2009.
- DIRZO, R.; YOUNG, H.S.; GALETTI, M.; CEBALLOS, G.; ISAAC N.J.B.; COLLEN, B. Defaunation in the Anthropocene DIRZO, Rodolfo *et al.* Defaunation in the Anthropocene. **Science**, v. 345, n. 6195, p. 401-406, 2014.
- DOMBROSKI, J.L.D.; PAIVA, R.; CAMARGO, I.P. de. Efeito de escaurificação sobre a germinação de pequi (*Caryocar brasiliense* Camb.). **Revista Brasileira de Fruticultura**, Cruz das Almas, v.20, n.1, p.7-14, abr. 1998.

ETTERSON, J.R.; MAZER, S.J. How climate change affects plants' sex lives. **Science**, 353 (6294): 32-33. 2016. Doi: 10.1126/science.aag1624

FAEGRI, K.; VAN DER PIJL, L. **The principles of pollination ecology**, 3rd ed. Oxford: Pergamon Press, New York. 244 pp. 1979.

FENSTER, C.; DUDASH, M. Pollination 'principles' revisited: specialization, pollination syndromes, and the evolution of flowers. **The Scandinavian Association For Pollination Ecology Honours Knut Faegri**, v. 39. P179 – 200. 2000.

FENSTER, C.B.; ARMBRUSTER, W.S.; WILSON, P.; DUDASH, M.R.; THOMSON, J.D. Pollination syndromes and floral specialization. **Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics**, 35: 375–403. 2004.

FISCHER, E.; ARAUJO, A.C.; GONÇALVES, F. Polinização por vertebrados. In: RECH, A.R.; AGOSTINI, K.; OLIVEIRA, P.E.; MACHADO, I.C. (Org.). **Biologia da polinização**. Rio de Janeiro: Ed. Projeto Cultural, p.71-92. 2014.

FLEMING, T. H.; MUCHHALA, N. Nectar-feeding bird and bat niches in two worlds: pantropical comparisons of vertebrate pollination systems. **Journal of Biogeography**, 35 (5), p. 764-780. 2008.

FLEMING, T.H.; TUTTLE, M.D.; HORNER, M.A. Pollination biology and the relative importance of nocturnal and diurnal pollinators in three species of Sonoran Desert columnar cacti. **The Southwestern Naturalist**, 257-269. 1996.

FOLEY, J. A. FRIES, R.; ASNER, G.P.; BARFORD, C.; BONAN, G.; CARPENTER, S.R. CHAPIN, F.T.; COE, M.T.; DAILY, G.C.; GIBBS, H.K.; HELKOWSKI, J.H.; HOLLOWAY, T.; HOWARD, E.A.; KUCHARIK, C.J.; MONFREDA, C.; PATZ, J.A. PRENTICE, C.; RAMANKUTTY, N.; SNYDER, P.K. Global consequences of land use. **Science**, v. 309, n. 5734, p. 570-574. 2005.

FOURNIER, L.A. Un método cuantitativo para la medición de características fenológicas en árboles. **Turrialba**, 24, 422–423. 1974.

FREITAS, L. Concepts of pollinator performance: is a simple approach necessary to achieve a standardized terminology? **Braz. J. Bot.**, 36: 3–8. 2013.

FREITAS, L.; WOLOWSKI, M.; SIGILIANO, M. I. Ocorrência de Limitação Polínica em Plantas de Mata Atlântica. **Oecologia Australis** 14(1): 251-265. 2010. doi:10.4257/oeco.2010.1401.15.

GALLETTO, L.; BERNARDELLO, G. Floral nectaries, nectar production dynamics and chemical composition in six Ipomoea species (Convolvulaceae) in relation to pollinators. **Annals of Botany**, 94, pp. 269–280. 2004.

GÓMEZ, J.M.; ZAMORA, R. Ecological factors that promote the evolution of generalization in pollination systems. p. 145-165. In: WASER, N.M.; OLLERTON, J. (eds.) **Plant-pollinator interactions: from specialization to generalization**. Chicago, University of Chicago Press. 2006.

GOTTSBERGER G, SILBERBAUER-GOTTSBERGER I. **Life in the Cerrado: a South American Tropical Seasonal Vegetation**, v. 2. Reta Verlag, Ulm. 2006.

GOTTSBERGER, G.; SILBERBAUER-GOTTSBERGER, I. Dispersal and distribution in the cerrado vegetation of Brazil. **Sonderbaende des Naturwissenschaftlichen Vereins in Hamburg**, 7, 315-353. 1983.

GRIBEL, R.; HAY, J.D. Pollination Ecology of *Caryocar brasiliense* (Caryocaraceae) in Central Brazil Cerrado Vegetation. **Journal of Tropical Ecology**, 9 (2), p.199-211. 1993.

GROMAN, J. D.; PELLMYR, O. The Pollination Biology of *Manfreda virginica* (Agavaceae): Relative Contribution of Diurnal and Nocturnal Visitors. **Oikos**, v. 87, n. 2, pp. 373-381. 1999.

HARDER L. D.; BARRETT, S. C. H. eds. **Ecology and evolution of flowers**. Oxford University Press, New York. 2006.

HELVERSESEN, O. ; WINKLER, L.; BESTMANN, H.J. Sulphur-containing "perfumes" attract over-visiting bats. **Comp. Physiol. A.**, v. 186, p. 143-153. 2000.

HAY, J.D.; BIZERRI, M.X.; CALOURO, A.M.; COSTA, E.M.N.; FERREIRA, A.A.; GASTAL, M.L.A.; GOES JÚNIOR, C.D.; MANZAN, D.J.; MARTINS, C.R.; MONTEIRO, J.M.G.; OLIVEIRA, S.A.; RODRIGUES, M.C.M.; SEYFARTH, J.A.S.; WALTER, B.M.T. Comparação do padrão da distribuição espacial em escalas diferentes de espécies ativas do cerrado, em Brasília, DF. **Revista Brasileira de Botânica**, 23, p. 341- 347.2000.

IRWIN, R. E.; BRONSTEIN, J. L.; MANSON, J. S.; RICHARDSON, L. Nectar robbing: ecological and evolutionary perspectives. **Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.** 41, p. 271 – 92. 2010.

JAFFÉ, R.; CASTILLA, A.; POPE, N.; IMPERATRIZ-FONSECA V.L; METZGER, J.P; ARIAS, M.C.; JHA, S. Landscape genetics of a tropical rescue pollinator. **Conserv. Genet.** 17, p. 267–278. 2016.

JEPSON, W. A disappearing biome? Reconsidering land-cover change in the Brazilian savanna. **The Geographical Journal**, v. 171, n. 2, p. 99-111, 2005.

JORDANO, P.; GALETTI, I M.; PIZO, A.; SILVA, W. R. Ligando Frugivoria e Dispersão de sementes à biologia da conservação. P. 41 1-436, In: DUARTE, C.F.; BERGALLO, H. G.; DOS SANTOS, M.A. (eds.). **Biologia da conservação: essências**. Editorial Rima, São Paulo, Brasil. 2006.

KAY, K. M.; VOELCKEL, C.; YANG, J. Y.; HUFFORD, K. M.; KASKA, D. D.; HODGES, S.A. Floral characters and species diversification.. In: HARDER L. D.; BARRETT, S. C. H. eds. **Ecology and evolution of flowers**. Oxford University Press, New York, p. 311–325. 2006.

KLINK, C.A.; MACHADO, R.B. Conservation of the Brazilian Cerrado. **Conservation Biology**, v.19, p. 707-713. 2005.

KÖPPEN, W. Climatologia: con un estudio de los climas de la tierra. **Fondo de Cultura Económica**, México. 1948.

KREMEN, C.; WILLIAMS, N. M.; THORP, R. W. Crop pollination from native bees at risk from agricultural intensification. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 99, n. 26, p. 16812-16816. 2002.

KRONKA, F. J. N.; NALON, M.A.; MATSUKUMA, C.K.; YWANE, M.S.S.; LIMA, L.M.P.R.; GUILLAUMON, J.R.; BARRADAS, A.M.F.; PAVÃO, M.; MANETTI, L.A.;

BORGO, S.C. **Monitoramento da vegetação natural e do reflorestamento no Estado de São Paulo**. Simpósio Brasileiro de Sensoriamento Remoto, v. 12, p. 16-21, 2005.

LARSON, B.M.H.; BARRETT, S.C.H. A comparative analysis of pollen limitation in flowering plants. **Biological journal of the Linnean Society**, v. 69, n. 4, p. 503-520, 2000.

LIDGARD, S.; CRANE, P.R. Quantitative analyses of the early angiosperm radiation. **Nature**, v. 331, p. 344–346. 1988.

LIMA, T. A.; PINTO, J. R. R.; LENZA, E., PINTO, A. S. Florística e estrutura da vegetação arbustivo-arbórea em uma área de cerrado rupestre no parque estadual da Serra de Caldas Novas, Goiás. **Biota Neotrop.** [online], v. 10, n. 2, p. 159-166, 2010. doi: 10.1590/S1676-06032010000200020.

LORENZI, H. **Árvores brasileiras: manual de identificação e cultivo de plantas arbóreas nativas do Brasil**. Harri Lorenzi. Nova Odessa, SP: Editora Plantarum. 351p. 1992.

LUNAU, KLAUS. Adaptive radiation and coevolution — pollination biology case studies. **Organisms, Diversity & Evolution**, v.4, p. 207–224. 2004.

MACHADO, I.C.; LOPES, A.V. *Souroubea guianensis* Aubl.: quest for its legitimate pollinator and the first record of tapetal oil in the Marcgraviaceae. **Annals of Botany**, v. 85, p. 705-711. 2000.

MARTINS, R.L; GRIBEL, R. Polinização de *Caryocar villosum* (Aubl.) Pers.(Caryocaraceae) uma árvore emergente da Amazônia Central. **Revista Brasil. Bot.**, v. 30, n. 1, p. 35-43, 2007.

MARUYAMA P.K., OLIVEIRA G. M., FERREIRA C., DALSGAARD B., & OLIVEIRA P. E. Pollination syndromes ignored: importance of non-ornithophilous flowers to Neotropical savanna hummingbirds. **Naturwissenschaften**, 100 (11), p. 1061-1068. 2013.

MARUYAMA, P.K.; AMORIM, F.W.; OLIVEIRA, P.E. Night and day service: distyly and mixed pollination system in *Faramea cyanea* (Rubiaceae). **Flora**, 205, p. 818–824. 2010.

MELO, C. Diurnal bird visiting of *Caryocar brasiliense* Camb. in central Brazil. **Revista Brasileira de Biologia**, v. 61, n. 2, p. 311-316, 2001.

MIRANDA, I.S.; ALMEIDA, S.S.; DANTAS, P.J. Florística e estrutura de comunidades arbóreas em cerrados de Rondônia, Brasil. **Acta Amazônica**, Manaus, v. 36, n. 4, p. 419-430, 2006.

MIRANDA, J. S.; OLIVEIRA-FILHO, J. L. **Fenologia e produção do piqui (*Caryocar* sp.) em região de ocorrência natural da espécie no estado do Piauí**. Teresina: EMBRAPA-UEPAE: Teresina, 1990. 4 p. (EMBRAPA – UEPAE DE TERESINA. Pesquisa em Andamento, 51).

MITCHELL, R.J.; WASER, N.M. Adaptive significance of ipomopsis aggregata nectar production: pollination success of single flowers. **Ecology**, 73(2) p. 633-638. 1992.

MORÉ, M.; SÉRSIC, A. N.; COCUCCI, A. A. Specialized use of pollen vectors by *Caesalpinia gilliesii*, a legume species with brush-type Flowers. **Biological Journal of the Linnean Society**, 88, p. 579–592. 2006.

- MORELLATO, L. P. C.; SAZIMA, M. **Modos de polinização em uma floresta semi-decídua no Sudeste do Brasil (Reserva de Santa Genebra, Campinas, SP)**. In: Resumos Seminário Mata Santa Genebra – conservação e pesquisa em uma reserva florestal urbana em Campinas. Campinas, Brasil. 13p. 1992.
- MORRIS, W. F. Mutualism denied? nectar-robbing bumble bees do not reduce female or male success of bluebells. **Ecology**, v. 77, n. 5, p. 1451-1462, 1999.
- MUCHALA, N. Nectar bat stows huge tongue in its rib cage. **Nature**, v. 444, december. 2006b.
- MUCHHALA N. Exploring the boundary between pollination syndromes: bats and hummingbirds as pollinators of *Burmeistera cyclostigmata* and *B. tenuiflora* (Campanulaceae). **Oecologia**, 134, p. 373–380. 2003. DOI: 10.1007/s00442-002-1132-0
- MUCHHALA, N. The pollination biology of *Burmeistera* (Campanulaceae): Specialization and syndromes. **Am. J. Bot.**, 93, p.1081–1089. 2006.
- MUCHHALA, N.; BROWN, Z.; ARMBRUSTER, W. S.; POTTS, M. D. Competition drives specialization in pollination systems through costs to male fitness. **The American Naturalist**, 176 (6), p. 732-743. 2010.
- MUCHHALA, N.; CAIZA, A.; VIZUETE, J.C.; THOMSON, J.D. A generalized pollination system in the tropics: bats, birds and *Aphelandra acanthus*. **Annals of Botany**, 103, p. 1481–1487. 2009.
- MUCHHALA, N.; POTTS, M.D. Character displacement among bat-pollinated flowers of the genus *Burmeistera*: analysis of mechanism, process and pattern. **Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences**, v. 274, n. 1626, p. 2731-2737. 2007.
- MUCHHALA, N.; THOMSON, J. D. Fur versus feathers: pollen delivery by bats and hummingbirds and consequences for pollen production. **The American Naturalist**, v. 175, n. 6, p. 717-726, 2010.
- MYERS, N.; MITTERMEIER, R. A.; MITTERMEIER, C. G.; FONSECA, G. A. B.; KENT, J. Biodiversity hotspots for conservation priorities. **Nature**, v. 403, n. 6772, p. 853-858. 2000.
- NASORRY, D.C.; CUNHA, M. F. Quebra da dormência e emergência de plântulas de sementes de pequi - *Caryocar brasiliense*. **Revista Verde** (Mossoró – RN – Brasil) v.7, n.1, p. 11–14. 2012.
- NOGUEIRA, A.; GUIMARÃES, E.; MACHADO, S.R.; LOHMANN, L.G. Do extrafloral nectaries present a defensive role against herbivores in two species of the family Bignoniaceae in a Neotropical savannas?. **Plant Ecology (Dordrecht)**, v. 213, p. 289-301, 2012.
- OLIVEIRA, P.E.; GIBBS, P.E. Reproductive biology of wood plants in a Cerrado community of central Brazil. **Flora**, 195, p. 311–329. 2000.
- OLIVEIRA, P.S. The Ecological Function of Extrafloral Nectaries: Herbivore Deterrence by Visiting Ants and Reproductive Output in *Caryocar brasiliense* (Caryocaraceae). **Functional Ecology**, 11, p. 323-330. 1997.

OLIVEIRA, P.S.; MARUYAMA, P.K. Sistemas reprodutivos. In: RECH, A.R.; AGOSTINI, K.; OLIVEIRA, P.E.; MACHADO, I.C. (Org.). **Biologia da polinização**. Rio de Janeiro: Ed. Projeto Cultural, p.71-92. 2014.

OLIVEIRA-FILHO, A. T.; RATTER, J. A. Vegetation physiognomies and wood flora of the Cerrado biome. In: **The Cerrados of Brazil: Ecology and Natural History of a Neotropical Savanna**. (ed. by OLIVEIRA P. S.; MARQUIS, R. J.), Columbia University Press, New York. p. 351-367. 2002.

OLLERTON, J., RECH, A.R.; WASER, N.M.; PRICE, M.V. Using the literature to test pollination syndromes some methodological cautions. **Journal of Pollination Ecology**, 16 (17). 2015.

OLLERTON, J.; ALARCO, R.; WASER, N.M.; PRICE, M.V.; WATTS, S.; CRANMER, L.; HINGSTON, A; PETER, C. I.; ROTENBERRY, J. A global test of the pollination syndrome hypothesis. **Annals of Botany**, 103: p. 1471–1480. 2009. doi:10.1093/aob/mcp031.

OLLERTON, J.; KILLICK, A.; LAMBORN, E.; WATTS, S, S.; WHISTON, M. Multiple meanings and modes: on the many ways to a generalist flower. **Taxon**, 56, p. 717–728. 2007.

OLLERTON, J.; WATTS, S. Phenotype space and floral typology: towards an objective assessment of pollination syndromes. **Det Norske Videnskaps-Akademi. I. Matematisk-Naturvidenskapelige Klasse, Skrifter**, Ny Serie, v. 39, p. 149-159, 2000.

OLLERTON, J.; WINFREE, R.; TARRANT, S. How many flowering plants are pollinated by animals?. **Oikos**, v. 120, n. 3, p. 321-326. 2011.

PRANCE, G.T.; SILVA, M.F. Caryocaraceae. **Flora neotropica**, p. 1-75. 1973.

PRIMACK, R. B. **Essentials of conservation biology**. 4^aed., Edition Sinauer Associates. 585p. 2006.

PYKE, G.H. Optimal foraging theory: a critical review. **Annual review of ecology and systematics**, v. 15, p. 523-575. 1984.

QUEIROZ, J.A.; QUIRINO, Z. G.M.; LOPES, A. V.; MACHADO, I.C. Vertebrate mixed pollination system in *Encholirium spectabile*: a bromeliad pollinated by bats, opossum and hummingbirds in a tropical dry forest. **Journal of Arid Environments**, 125, p. 21-30. 2016.

RATTER, J. A.; BRIDGEWATER, S.; RIBEIRO, J.F. Analysis of the floristic composition of the Brazilian cerrado vegetation III: comparison of the woody vegetation of 376 areas. **Edinburgh journal of botany**, v. 60, n. 01, p. 57-109, 2003.

RATTER, J.A.;BRIDGEWATER, S.; ATKINSON, R.; RIBEIRO, J.F. Analysis of the floristic composition of the Brazilian cerrado vegetation: II. Comparison of the woody vegetation of 96 areas. **Edinburgh Journal of Botany**, 53, p 153-180. 1996.

RECH, A.R.; BRITO, V.L.G. Mutualismos Extremos De Polinização: História Natural E Tendências Evolutivas. **Oecologia Australis**, 16 (2), p. 297-310, Junho, 2012. <http://dx.doi.org/10.4257/oeco.2012.1602.08>.

ROCCA, M. A.; SAZIMA, M. Beyond hummingbird-flowers: the other side of ornithophily in the Neotropics. **Oecol. Aust.**, 14 (1), p. 67-99. 2010.

ROSAS-GUERRERO, V.; AGUILAR, R.; MARTÍN-RODRÍGUEZ, S.; ASHWORTH, L.; LOPEZARAIZA-MIKEL, M.; BASTIDA, J. M.; QUESADA, M. A quantitative review of pollination syndromes: do floral traits predict effective pollinators?. **Ecology Letters**, 17 (3), 388-400. 2014.

SAHLEY, C. T. Bat and Hummingbird Pollination of an Autotetraploid Columnar Cactus, *Weberbauerocereus weberbaueri* (Cactaceae). **American Journal of Botany**, 83 (10), p. 1329-1336. 1996.

SANO, E.E.; ROSA, R.; BRITO J.L.; FERREIRA, L.G. Mapeamento de Cobertura Vegetal do Bioma Cerrado: Estratégias e Resultados (EMBRAPA Cerrados, Planaltina, Distrito Federal, Brasil). p. 92. 2007.

SANTOS, B.R.; PAIVA, R.; DOMBROSKI, J.L.D.; MARTINOTTO, C.; NOGUEIRA, R.C.; SILVA, A.A.N. **Pequizeiro (Caryocar brasiliense Camb.): Uma espécie promissora do cerrado brasileiro.** UFLA. 2005. Disponível em: http://www.editora.ufla.br/BolTecnico/pdf/bol_64.pdf. Acesso em: 20/12/2016.

SAZIMA, M.; SAZIMA, I.; BUZATO, S. Nectar by day and night: *Siphocampylus sulfureus* (Lobeliaceae) pollinated by hummingbirds and bats. **Plant Systematics and Evolution**, v. 191, n. 3, p. 237-246, 1994.

SAZIMA, M.; SAZIMA, I. *Helicteres ovata* (Sterculiaceae), Pollinated by Bats in Southeastern Brazil. **Botanica Acta**, 101, p. 269-271. 1988

SCHLUMPBERGER, B.O.; COCUCCI, A.; MORÉ, M.; SÉRSIC, A.N.; RAGUSO, R.A. Extreme variation in floral characters and its consequences for pollinator attraction among populations of an Andean cactus. **Annals of Botany**, 103, p. 1489-1500. 2009.

SPIRANDELLI-CRUZ, E.F. Anfíbios anuros de remanescentes de mata atlântica na região de Botucatu. In: **Flora e fauna: um dossiê ambiental.** (W. Uieda & L.M. Paleari, org.). UNESP, São Paulo. p.91-98. 2004.

STEBBINS, G.L. Adaptive radiation of reproductive characteristics in angiosperms, I: pollination mechanisms. **Annual Review of Ecology and Systematics**, 1, 307–326. 1970.

STEFFAN-DEWENTER, I.; TSCHARNTKE, T. Effects of habitat isolation on pollinator communities and seed set. **Oecologia**, 121: 432–440. 1999.

STEFFAN-DEWENTER, I.; WESTPHAL, C. The interplay of pollinator diversity, pollination services and landscape change. **Journal of Applied Ecology**, v. 45, n. 3, p. 737-741. 2008.

UIEDA, W.; CARDOSO, M.; ALVES, G.M. Fauna de morcegos da região de Botucatu. In: UIEDA, W.; PALEAREI, L.M.(org.). **Flora e fauna: um dossiê ambiental.** São Paulo: Editora UNESP. 238p. 2004

TEIXEIRA, S.P.; MARINHO, C.R.; PAULINO, J.V. A Flor: aspectos morfofuncionais e evolutivos. In: RECH, A.R.; AGOSTINI, K.; OLIVEIRA, P.E.; MACHADO, I.C. (Org.). **Biologia da polinização.** Rio de Janeiro: Ed. Projeto Cultural, p.71-92. 2014.

TRIPP E. A.; MANOS, P. S. Is floral specialization an evolutionary dead-end? Pollination system transitions in *Ruellia* (Acanthaceae). **Evolution**, 62(7): p. 1712-1737. 2008.

- TUNES, P. ALVES, V.N.; VALENTIN-SILVA, A.; BATALHA, M. A.; GUIMARÃES, E. Does fire affect the temporal pattern of trophic resource supply to pollinators and seed-dispersing frugivores in a Brazilian savanna community?. **Plant Ecology**, p. 1-13. 2016.
- VILELA, G. F.; CARVALHO, D.; VIEIRA, F.A. Fenologia de Caryocar brasiliense Camb.(Caryocaraceae) no Alto Rio Grande, sul de Minas Gerais. **Cerne, Lavras**, v. 14, n. 4, p. 317-329, out./dez. 2008.
- VITTA, F.A. Caryocaraceae In: WANDERLEY, M. G. L.; SHEPHERD, G. J.; MELHEM, T. S.; MARTINS, S. E.; KIRIZAWA, M.; GIULIETTI, A. M. (eds.) **Flora Fanerogâmica do Estado de São Paulo**. Instituto de Botânica, São Paulo, vol. 4, p. 169-170. 2005.
- WASER, N.M.; CHITTKA, L.; PRICE, M.V.; WILLIAMS, N.M.; OLLERTON, J. Generalization in pollinations systems, and why it matters. **Ecology**, 77, 1043–1060. 1996.
- WHITTALL, J.B.; HODGES, S.A. Pollinator shifts drive increasingly long nectar spurs in columbine flowers. **Nature**, v. 447, n. 7145, p. 706-709, 2007.
- WILSON, P.; CASTELLANOS, M.C.; HOGUE, J. N.; THOMSON, J. D.; ARMBRUSTER, W. S. A multivariate search for pollination syndromes among penstemons. **Oikos**, 104: 345–361, 2004.
- WOLFF, D.; BRAUN, M.; LEIDE, S. Nocturnal versus diurnal pollination success in *Isertia laevis* (Rubiaceae): a sphingophilous plant visited by hummingbirds. **Plant Biology**, 5, 71-78.
- ZAPATA, T.R.; ARROYO, M.T.K. Plant reproductive ecology of a secondary deciduous tropical forest in Venezuela. **Biotropica**, 10 (3) p. 221-230. 1978.