

RESSALVA

Atendendo solicitação do(a) autor(a), o texto completo deste trabalho será disponibilizado somente a partir de 24/02/2019.

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 consequente 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 visitação 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.

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 escarificação 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.

HELVERSEN, 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.; COCUCCHI, 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.; MARTÉN-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.; COCUCCHI, 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.