



UNIVERSIDADE ESTADUAL PAULISTA
"JÚLIO DE MESQUITA FILHO"
INSTITUTO DE BIOCÊNCIAS – RIO CLARO



PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM CIÊNCIAS BIOLÓGICAS
(BIOLOGIA VEGETAL)

ECOLOGIA DA POLINIZAÇÃO DE *Eschweilera nana* Miers., UMA
LECYTHIDACEAE DO CERRADO

CAROLINA DE MORAES POTASCHEFF

Dissertação apresentada ao Instituto de Biociências do Câmpus de Rio Claro, Universidade Estadual Paulista, como parte dos requisitos para obtenção do título de Mestre em Biologia Vegetal.

abril - 2010

CAROLINA DE MORAES POTASCHEFF

Ecologia da polinização de *Eschweilera nana* Miers, uma
Lecythidaceae do Cerrado

Dissertação apresentada ao Instituto de
Biociências do Campus de Rio Claro,
Universidade Estadual Paulista Júlio de
Mesquita Filho, como parte dos requisitos
para obtenção do título de Mestre em
Ciências Biológicas (Biologia Vegetal).

Orientador: Prof. Dr. Julio Antonio Lombardi

Co-orientador: Dr. Scott Alan Mori

Rio Claro

2010

580 Potascheff, Carolina de Moraes
P859e Ecologia da polinização de *Eschweilera nana* Miers., uma
Lecythidaceae do Cerrado / Carolina de Moraes Potascheff. -
Rio Claro : [s.n.], 2010
53 f. : il., figs., gráfs., tabs.

Dissertação (mestrado) - Universidade Estadual Paulista,
Instituto de Biociências de Rio Claro
Orientador: Julio Antonio Lombardi
Co-Orientador: Scott Alan Mori

1. Botânica. 2. Biologia vegetal. 3. Lecythidoideae. 4.
Abelhas grandes. 5. Vespas. 6. *Campsomeris*. 7. Parque
Estadual da Serra Azul. I. Título.

Ficha Catalográfica elaborada pela STATI - Biblioteca da UNESP
Campus de Rio Claro/SP

Dedico esse trabalho ao meu avô Jorge Potascheff (*in memoriam*), quem despertou em mim essa enorme paixão pelas plantas e pelos animais; e ao pesquisador Scott Mori, quem, por muitas décadas da sua vida, se dedicou a estudar essa maravilhosa família Lecythidaceae e quem me ofereceu essa oportunidade incrível de conhecê-la.

Agradecimentos

Não por ser de praxe, mas primeiro agradeço a meus pais, Lúcia e Jorge, por todo o apoio, interesse e confiança que depositaram em mim durante o decorrer do meu mestrado e de todas as outras etapas da minha vida.

Agradeço ao meu orientador Julio Antonio Lombardi, com quem muito aprendi, pelas rigorosas correções e pela convivência, e ao meu co-orientador Scott Alan Mori, por todo o amor à pesquisa, ao ensino e à Ecologia.

Agradeço muito ao Fernando Pedroni e à Maryland Sanchez pela melhor recepção possível em Barra do Garças, por todo o conforto oferecido, pelas discussões produtivas e pelos momentos diários de descontração durante os períodos de campo. Não sei o que seria do meu mestrado sem vocês e sem a pequena Mari!

Agradeço aos meus ajudantes de campo: Cintia (*in memoriam*), Alê e Jorge (especialmente queridos), Haidi, Klebson, Regiane, Suellen, Karina, José Nilton e Mariângela, Ellen, Michele, Maria Luiza, Flávia, Marcelo e Dan pela indispensável e ótima companhia e pela força, muita força!

Agradeço aos professores que bastante me auxiliaram durante esses dois anos: Kayna Agostini, pelo material de campo, pelos livros, pela imensa atenção e ajuda com minhas dúvidas; Maria José de Oliveira Campos, pelos livros, pela gentileza e paciência; Leonor Patrícia Cerdeira Morellato, pelo material de campo; Paulo Cesar Vênere, da UFMT, pelo microscópio e outros materiais emprestados; Claudemir Batalini, da UFMT, pelos capilares emprestados; Isabel Cristina Machado, da UFPE, por ter sido tão atenciosa; Marlies Sazima, da UNICAMP, pelos artigos enviados e pelo amor ao que faz; Marco Antonio de Assis, pelas produtivas e divertidas conversas nos almoços; Reinaldo Monteiro, pelos artigos, livros, conversas e divertidas saídas de campo; Vera Scatena, pelo interesse. À Iara Bressan, técnica do laboratório da UNICAMP, pelas mil tentativas de me ajudar com os benditos tubos polínicos; e à Celinha, por todas as burocracias e

Agradeço ao Fernando Silveira, pela identificação das abelhas; ao Rogério Botion Lopes, pela identificação das vespas; ao Fabiano Fabian Albertoni e Juarez Fuhrmann (ogro!), pela identificação dos besouros.

E agradeço a todos aqueles que de alguma forma contribuíram ao decorrer do meu mestrado. Aos meus amigos e amigas da pós-graduação: Paulinho, Henrique, Léo Biral, Aline Oriani, Vanessa, Gabi Camargo, André Guaraldo, Shirley, Máira e Orlando. E às amigas e amigos de Rio Claro e Piracicaba: meninas da Araribá (Vila, Paixão, Rê, Naty e Anna), que

muito contribuíram com o meu amadurecimento, com o meu trabalho e, principalmente, com a minha diversão; Tabu, tão querido, que em pouco tempo também muito já contribuiu; meninas da Sapucaia (Tortuguinha, Manguinha, Azeitinha e Moarinha), meninos da Madrugas (Zeca, Demorô, Paquito e Tertúlio); Isa, Caputino e Ileyne, futuras grandes ecólogas; Santos, pelo enorme interesse e amizade; Délcio, Fábio; Dudu Nobre, pela música para os ouvidos; Babi, Jabota, Mey, Genema, Lê e todos aqueles outros que demonstraram interesse pelo meu trabalho.

Todas essas pessoas foram muito importantes para a realização desse trabalho! Muito obrigada!



ÀS VEZES EU ACHO QUE O SINAL MAIS
EVIDENTE DE QUE EXISTE VIDA
INTELIGENTE EM ALGUM LUGAR DO
UNIVERSO, É O DE QUE NINGUÉM ATE
AGORA TENTOU ENTRAR EM CONTA-
TO CONOSCO.

(Bill Watterson)

RESUMO

Eschweilera nana é a única Lecythidoideae (Lecythidaceae) com ampla distribuição no Cerrado. A evolução floral dessa subfamília ocorreu principalmente no androceu, provavelmente em resposta aos polinizadores. Foram estudadas a atividade floral e a biologia reprodutiva da espécie e o comportamento dos seus visitantes florais. Não existe relação específica com nenhum táxon polinizador. Seu sistema de polinização envolve uma guilda de polinizadores, formada por abelhas, uma vespa e um besouro, apesar do capuz estaminal restringir o acesso ao néctar.

Palavras-chave: Lecythidoideae. Abelhas grandes. Polinização por vespas. *Campsomeris*. *Cyclocephala*. Parque Estadual da Serra Azul. Néctar.

ABSTRACT

Eschweilera nana is the only wide spread Lecythidoideae (Lecythidaceae) native to the Brazilian Cerrado. Floral evolution of this subfamily has occurred mostly in the androecium, probably in response to selective pressures by pollinators. Floral biology and the reproductive biology of this species and the behavior of the floral visitors were studied. There is no one-to-one relationship. The pollination system of *E. nana* involves a guild of pollinators of mostly bees, one wasp and one beetle, despite the difficulty to access the nectar.

Key words: Lecythidoideae. Large bees. Wasp pollination. *Campsomeris*. *Cyclocephala*. Parque Estadual da Serra Azul. Nectar.

Lista de Figuras

	Página
Figura 1. Cortes longitudinais de androceus com diferentes morfologias de algumas espécies de Lecythidoideae	14
Figura 2. Localização da área de estudo no Parque Estadual da Serra Azul	17
Figura 3. Localização do município Barra do Garças, MT	17
Figuras 4 e 5. Indivíduos de <i>Eschweilera nana</i> no PESA	23
Figura 6. Detalhe do ritidoma suberoso e fissurado de <i>Eschweilera nana</i>	23
Figura 7. Detalhe de uma inflorescência de <i>Eschweilera nana</i>	23
Figura 8. Corte longitudinal de uma flor de <i>Eschweilera nana</i>	24
Figuras 9 e 10. Desenhos das mudanças morfológicas da região apical do ovário	23
Figuras 11-14. Medições da quantidades de néctar de flores de diferentes indivíduos	24-25
Figura 15-18. Medições da concentração do néctar de flores de diferentes indivíduos ...	26-27
Figuras 19-30. Visitantes florais (polinizadores e pilhadores) de <i>Eschweilera nana</i>	34-35
Figuras 31 e 32. Frutos verdes de <i>Eschweilera nana</i> consumidos por psitacídeos	43
Figuras 33 e 34. Posicionamento dos frutos de <i>Eschweilera nana</i>	43
Figura 35. Fruto de <i>Eschweilera nana</i> com sementes presas pelo arilo	43
Figura 36. Semente de <i>Eschweilera nana</i> com arilo sendo levada por formigas	43

Lista de Tabelas

	Página
Tabela 1. Viabilidade dos grãos de pólen de diferentes flores de diferentes indivíduos	26
Tabela 2. Medições de quantidade total e concentração do néctar de diferentes flores de diferentes indivíduos	29
Tabela 3. Resultados dos testes de sistemas reprodutivos em 2008 e em 2009.....	30
Tabela 4. Proporção de frutos formados por flores produzidas por indivíduo	30
Tabela 5. Visitantes florais de <i>Eschweilera nana</i>	31

SUMÁRIO

	Página
1. INTRODUÇÃO	13
2. MATERIAL E MÉTODO	17
2.1 Área de estudo	17
2.2 Morfologia floral	18
2.3 Atividade floral	18
2.3.1 Duração da flor	18
2.3.2 Receptividade estigmática	18
2.3.3 Deiscência das anteras e viabilidade polínica	18
2.3.4 Quantidade e concentração do néctar	19
2.4 Sistema reprodutivo	19
2.5 Visitantes florais	21
3. RESULTADOS	23
3.1 Morfologia floral	23
3.2 Atividade floral	24
3.2.1 Duração da flor	24
3.2.2 Receptividade estigmática	25
3.2.3 Deiscência das anteras e viabilidade polínica	25
3.2.4 Quantidade e concentração do néctar	26
3.3 Sistema reprodutivo	29
3.4 Visitantes florais	30
4. DISCUSSÃO	36
5. CONCLUSÃO	44
6. REFERÊNCIAS	46

1. INTRODUÇÃO

A família Lecythidaceae é dividida em três subfamílias: Planchonioideae, Foetidioideae e Lecythidoideae (PRANCE & MORI, 2004). As flores dos gêneros das duas primeiras subfamílias são actinomorfas e, as de Lecythidoideae, apresentam simetria variada (PRANCE & MORI, 2004).

O androceu das espécies de Lecythidoideae é caracterizado por muitos estames férteis, soldados ou não na base, dispostos ao redor do gineceu, formando um anel estaminal (MORI et al., 1978). Nas espécies dos gêneros com flores zigomorfas, o anel estaminal possui um prolongamento, que forma o capuz estaminal, o qual pode ser levemente zigomorfo, como em espécies do gênero *Cariniana*, ou altamente zigomorfo, formando duas voltas internas, como no gênero *Couratari* (PRANCE & MORI, 2004). Essa estrutura floral, encontrada apenas em flores de espécies de Lecythidoideae (TSOU & MORI, 2007), possui estames ou estaminódios, que podem apresentar anteras férteis, anteras estéreis e/ou podem produzir néctar (PRANCE & MORI, 2004).

O aumento da complexidade do androceu pela evolução do capuz estaminal é a principal tendência evolutiva floral na subfamília Lecythidoideae (TSOU & MORI, 2007). Mori et al. (1978) afirmam que a estrutura do androceu desta subfamília está relacionada com estratégias de polinização. Prance (1976) propõe que a formação do capuz estaminal tenha ocorrido para proteger os estames férteis e para produzir néctar, além de aumentar a eficiência dos polinizadores. Mori & Boeke (1987) também sugerem que as flores zigomorfas seriam mais eficientemente polinizadas que as actinomorfas e que o surgimento do capuz estaminal seria uma adaptação aos polinizadores dessas flores. Mori & Prance (1981) observaram que o capuz estaminal serve de plataforma de pouso para os insetos; força o dorso dos polinizadores contra o anel estaminal e o estigma; fornece recompensas alimentícias para os polinizadores; e, em alguns gêneros, limita o acesso de determinados insetos com tamanho insuficiente para promover a polinização à recompensa oferecida. Com essa ampla variação do androceu dos gêneros de Lecythidoideae (Figura 1), os tipos de polinização são interessantes para a interpretação das tendências evolutivas florais (PRANCE, 1976).

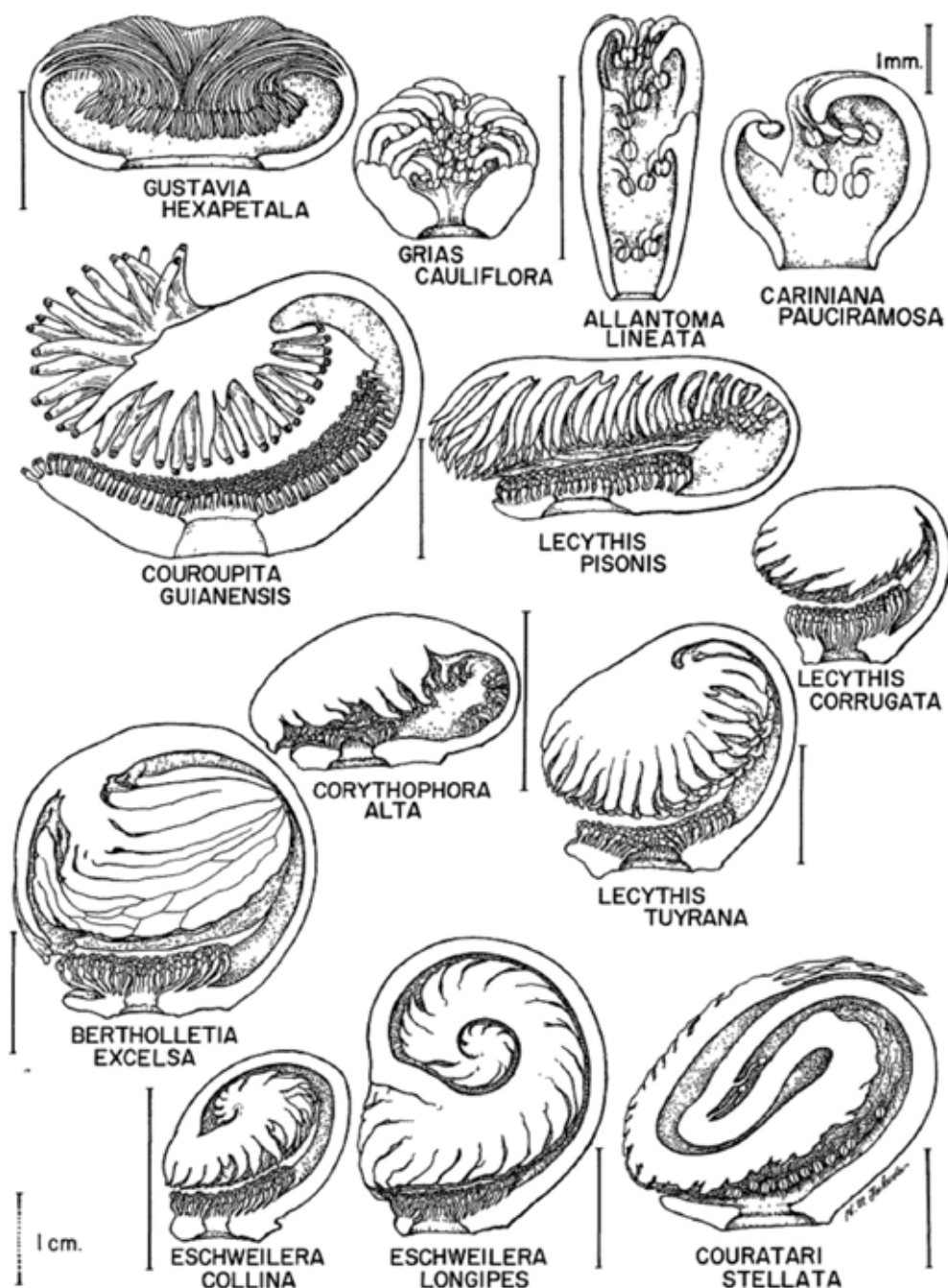


Figura 1. Cortes longitudinais de androceus com diferentes morfologias de algumas espécies de Lecythidoideae (MORI et al., 1978).

Trabalhos com espécies de Lecythidoideae com flores actinomorfas só foram feitos com algumas do gênero *Gustavia*, cujas flores apresentam anteras poricidas. Em todos, abelhas foram os únicos polinizadores observados (MORI & BOEKE, 1987; MORI & KALLUNKI, 1976; PRANCE, 1976), já que são os únicos insetos capazes de promover uma

vibração com o corpo para liberar os grãos de pólen pelos poros das anteras, apesar de não serem os únicos polinizadores de flores com anteras poricidas (BUCHMANN, 1983). Mori et al. (1978) afirmam que a estratégia de polinização das espécies do gênero *Gustavia* é menos especializada, pois não existe nenhuma estrutura que impeça o acesso à recompensa oferecida, que são os grãos de pólen, dos insetos que não possuem tamanho adequado para promover a polinização. Knudsen & Mori (1996) e Prance & Mori (2004) sugerem que espécies dos gêneros *Grias* e *Allantoma*, também com flores actinomorfas, sejam polinizadas por besouros, devido à composição química do aroma floral emitido por elas e a algumas observações de campo.

Em espécies com flores zigomorfas, os graus de abertura e de complexidade do capuz estaminal estão relacionados com o tamanho dos animais que serão capazes de entrar na flor e alcançar a(s) recompensa(s) oferecida(s), que podem ser néctar e/ou grãos de pólen estéreis (MORI & BOEKE, 1987), selecionando morfologicamente os polinizadores (KNUDSEN & MORI, 1996). A grande maioria destas espécies são polinizadas por abelhas (AGUIAR & GANGLIANONE, 2008; GAMBOA-GAITÁN, 1997; JACKSON & SALAS, 1965; MAUÉS, 2002; MORI & BOEKE, 1987; MORI et al., 1978; MORI et al., 1980; NELSON et al., 1985; ORMOND et al., 1981; PRANCE, 1976; PRANCE et al., 1983; YARSICK et al., 1986). No entanto, três espécies de *Lecythis* são polinizadas por morcegos (MORI et al., 1978; TSOU & MORI, 2007); *Couroupita subsessilis* é polinizada também por vespas (PRANCE, 1976) e, nesse mesmo trabalho, o autor observou besouros da espécie *Cyclocephala verticalis* em flores de *Holopixidium* (= *Lecythis*) e de *Eschweilera*, sugerindo que esse animal também possa ser um polinizador de espécies com flores zigomorfas. Mori et al. (1978) observaram um marsupial se alimentando de néctar das flores de *Lecythis poiteau*, cujas flores se abrem à noite, sugerindo que este possa ser um possível polinizador eventual.

A distribuição das espécies da subfamília Lecythidoideae é restrita à região tropical das Américas (MORI & PRANCE, 1990). No Brasil, distribui-se pela Mata Atlântica, Cerrado e Amazônia, mas com um número muito maior de gêneros e de espécies nesse último bioma (MORI, 2001; MORI & PRANCE, 1990). No Cerrado, são poucas as espécies de Lecythidoideae encontradas, sendo *Eschweilera nana* a única com ampla distribuição geográfica (MORI, 1988; MORI & PRANCE, 1990), encontrada nos estados Bahia, Ceará, Goiás, Mato Grosso, Mato Grosso do Sul, Pará, Piauí, Tocantins (SILVA JÚNIOR, 2005), Rondônia e Pernambuco (MORI & PRANCE 1990).

Os agentes polinizadores do Cerrado são bastante diversos, como abelhas coletoras de resina (CARMO & FRANCESCHINELLI, 2002), de óleo (BARROS, 1992; OLIVEIRA et

al., 2007), de pólen (CARVALHO & OLIVEIRA, 2003; MONTORO & SANTOS, 2007; OLIVEIRA & SAZIMA, 1990), de néctar (BARROS, 2001; OLIVEIRA & SIGRIST, 2008; OLIVEIRA et al., 1992; SARAIVA et al., 1988); vespas (BARROS, 1998), borboletas (NORONHA & GOTTSBERGER, 1980), mariposas (OLIVEIRA et al., 2004), morcegos (SAZIMA & SAZIMA, 1975; GRIBEL & HAY, 1993), aves (BARBOSA, 1999; BITTENCOURT JÚNIOR & SEMIR, 2004) e marsupiais (GRIBEL, 1988). No entanto, o principal grupo polinizador são as abelhas, das mais diversas espécies (BARBOSA, 1997; BORGES, 2000; MARTINS & BATALHA, 2006; OLIVEIRA & GIBBS, 2000; SILBERBAUER-GOTTSBERGER & GOTTSBERGER, 1988).

A grande maioria das relações planta-polinizador do Cerrado envolve guildas de polinizadores, as quais são definidas pelo tamanho corporal dos animais e pelos recursos alimentares por eles utilizados (OLIVEIRA & GIBBS, 2002). Poucas são as relações específicas encontradas nesse bioma (OLIVEIRA & GIBBS, 2002), mesmo daquelas espécies que apresentam o recurso oferecido em estruturas derivadas, como em esporas (OLIVEIRA, 1996; OLIVEIRA & GIBBS, 1994) ou na base de tubos da corola (AMORIM & OLIVEIRA, 2006). De acordo com Waser et al. (1996), as plantas tendem a se especializar em relação aos polinizadores mais abundantes e/ou mais eficientes.

Esse estudo pretende verificar quais são os possíveis polinizadores de *Eschweilera nana*, observando se existe alguma relação específica entre a espécie vegetal e algum táxon polinizador do Cerrado, além de estudar aspectos da sua biologia reprodutiva.

2. MATERIAL E MÉTODO

2.1. Área de estudo

O estudo foi realizado em uma área de cerrado *sensu stricto* (Figura 2), localizada no Parque Estadual da Serra Azul (PESA) (15°51' S e 52°16' W), município de Barra do Garças, estado de Mato Grosso, região do Vale do Rio Araguaia (Figura 3). O PESA possui uma área de 11.002 hectares, altitude média de 562 m e representa uma importante Unidade de Conservação na região leste do estado do Mato Grosso, incluindo, em sua área, diversas fitofisnomias do Cerrado brasileiro (FEMA, 2000).

De acordo com a classificação de Köppen, o clima dominante da área é do tipo A, tropical chuvoso, subtipo Aw, com inverno seco e verão úmido. A temperatura média é de 22°C e a precipitação média anual é em torno de 1.200 e 1.600 mm, sendo que as maiores precipitações são registradas no período de outubro a abril (FEMA, 2000).



Figura 2 (abaixo). Localização da área de estudo (em destaque) no Parque Estadual da Serra Azul. Figura 3 (ao lado). Localização do município Barra do Garças, MT.



2.2. Morfologia floral

A descrição das estruturas florais foi realizada a partir de dez flores fixadas em FAA50 de dez indivíduos distintos. Informações adicionais, como número de inflorescências por indivíduo e número de flores abertas por dia por inflorescência, foram obtidas em campo.

A coleta de voucher botânico foi efetuada na área de estudo e o espécime encontra-se incorporado no Herbário Rioclarense, da Universidade Estadual Paulista, Rio Claro (HRCB 51454, C.M.Potascheff 001).

2.3. Atividade floral

2.3.1. Duração da flor

Todo o processo de antese, desde a separação das pétalas até a senescência das flores, foi acompanhado visualmente para verificar o tempo de duração das flores. Para isso, dez botões de cinco indivíduos diferentes foram marcados com linhas coloridas.

2.3.2. Receptividade estigmática

Foram utilizados dois métodos para verificar o período de receptividade do estigma: o método de reação com peróxido de hidrogênio, na qual a formação de bolhas indica receptividade (DAFNI et al., 2005); e observações de possíveis alterações morfológicas na região estigmática, as quais podem também indicar receptividade, como presença de exsudatos estigmáticos ou mudança de coloração (DAFNI, 1992). Os dois métodos foram aplicados em intervalos de 60 ou 90 minutos, em cinco indivíduos distintos, totalizando doze medições por indivíduo, sendo que um deles foi utilizado duas vezes. As possíveis modificações morfológicas também foram verificadas ao longo das observações de campo.

2.3.3. Deiscência das anteras e viabilidade polínica

A deiscência das anteras foi observada em flores previamente marcadas, de dez indivíduos diferentes, e ao longo das observações em campo.

A viabilidade dos grãos de pólen foi testada através de coloração do citoplasma com o corante carmim acético (RADFORD et al., 1974). Para aplicação do teste, treze flores de cinco indivíduos distintos, ensacadas ainda em botão para evitar visitas de insetos com grãos de pólen de outras flores, foram coletadas logo após a deiscência das anteras.

2.3.4. Quantidade e concentração do néctar

Para a determinação da quantidade e da concentração do néctar, de oito a nove botões florais foram ensacados com sacos de tecido voal de três indivíduos distintos, sendo que um deles foi utilizado duas vezes. A partir do horário de abertura da flor (início da separação das pétalas), em intervalos entre 75 e 360 minutos, dependendo da disponibilidade de botões que abriam no dia, durante todo o período diurno de antese, o volume de néctar e sua concentração foram medidos com microseringa Hamilton e refratômetro de bolso (0-32%, Atago®), respectivamente (DAFNI, 1992). Para a retirada de todo o néctar, foi necessário abrir todo o capuz estaminal para alcançar todas as gotas de néctar, as quais ficam disponíveis entre os estaminódios. Portanto, em cada amostragem, as medições foram feitas em flores diferentes.

Também foi medido o volume total de néctar produzido por uma flor e sua concentração durante seu período médio de duração. Para isso, nove botões florais foram ensacados de cinco indivíduos diferentes e, no final do processo de antese, recolhidos para efetuar essas medições.

2.4. Sistema reprodutivo

O sistema reprodutivo de *Eschweilera nana* foi testado através de testes de polinização cruzada (entre flores do mesmo indivíduo – geitonogamia – e entre flores de indivíduos diferentes – xenogamia), autopolinização espontânea e manual e apomixia (RADFORD et al., 1974). Cada teste foi efetuado em, no mínimo, 35 flores de, no mínimo, três indivíduos diferentes. Foram utilizados tecido voal e fitas coloridas para isolar e marcar as flores, garantindo que nenhum visitante entre nas mesmas.

1- Teste de xenogamia: botões foram ensacados e emasculados antes da deiscência das anteras. A emasculação é necessária para garantir que não ocorra autopolinização. Durante o período de receptividade do estigma, grãos de pólen de flores de outros indivíduos foram transferidos para o estigma das flores emasculadas com o auxílio de um estilete e, novamente, elas foram ensacadas. As flores doadoras de grãos de pólen foram ensacadas ainda em botão para evitar que animais com grãos de pólen de outros indivíduos visitassem as mesmas (n=25 em cinco indivíduos em 2008; n=50 em cinco indivíduos em 2009);

2- Teste de geitonogamia: botões foram ensacados e emasculados antes da deiscência das anteras. Durante o período de receptividade do estigma, grãos de pólen de outras flores do mesmo indivíduo foram transferidos para o estigma das flores emasculadas com o auxílio de um estilete e, novamente, elas foram ensacadas. As flores que serviram de fonte de grãos de pólen foram ensacadas ainda em botão para evitar que animais com grãos de pólen de outros indivíduos visitassem as mesmas (n=25 em três indivíduos em 2008; n=50 em cinco indivíduos em 2009);

3- Teste de autopolinização espontânea: botões foram ensacados com as partes reprodutivas intactas para observar se ocorre autopolinização espontânea (n=25 em três indivíduos em 2008; n=35 em cinco indivíduos em 2009);

4- Teste de autopolinização manual: botões foram ensacados e, após a deiscência das anteras, durante o período de receptividade do estigma, grãos de pólen dessas flores foram transferidos, com o auxílio de um estilete, para o estigma da mesma flor (n=25 em três indivíduos em 2008; n=41 em seis indivíduos em 2009);

5- Teste de apomixia: botões foram ensacados, emasculados antes da deiscência das anteras e, novamente, ensacados (n=25 em cinco indivíduos em 2008; n=40 em nove indivíduos em 2009).

Flores foram utilizadas como controle, para estimar a formação de frutos em condições naturais. Como algumas flores são comumente consumidas por *Trigona branneri* (observação pessoal), foram marcadas flores pilhadas (n=100 em três indivíduos 2008; n=100 em três indivíduos em 2009) e não pilhadas para controle (n=50 em oito indivíduos em 2008; n=50 em onze indivíduos em 2009).

Além disso, será ainda acompanhado o crescimento dos tubos polínicos em flores polinizadas manualmente (autopolinização, xenogamia e geitonogamia) depois de 15, 30 e 45 horas da polinização (n=5 flores para cada tratamento, em cada horário, de dois indivíduos, no máximo). Os tubos polínicos serão examinados com auxílio de microscópio de fluorescência (MARTIN, 1959).

Foi estimada a produção de frutos em relação ao número de flores produzidas por indivíduo. Para isso, foram contados o número de inflorescências por indivíduos, o número

médio de flores por inflorescência e o número de frutos produzidos em seis indivíduos diferentes (n=6).

2.5. Visitantes florais

As observações dos visitantes florais foram feitas em dezesseis indivíduos de *Eschweilera nana* escolhidos aleatoriamente na área de estudo, em dois períodos de floração, entre os dias 17 de março e 9 de abril de 2008, 26 de março e 06 de abril de 2009 e 5 de maio e 17 de maio de 2009. Foram feitas 200 horas de observações focais diurnas, principalmente entre 6:00 e 18:00, e 27 horas de observações noturnas, entre 18:00 e 6:00, já que a flor permanece aberta durante a noite.

Foram observados indivíduos com poucas e com muitas flores abertas; próximos e distantes entre si; com e sem flores sendo predadas por *Trigona branneri*; próximos à estrada de asfalto que corta o Parque Estadual da Serra Azul e localizados entre 20 e 70 metros de distância dessa estrada, no interior da área de estudo. Observações adicionais foram feitas durante a montagem dos testes de sistemas reprodutivos, a observação da receptividade do estigma e a coleta de néctar.

Foi verificado o comportamento de cada um dos visitantes, a capacidade de contatar as partes reprodutivas, qual o recurso floral utilizado, o horário da visita, a frequência de visitas, o número de flores visitadas por indivíduo de *E. nana*, o movimento dos animais entre flores de indivíduos diferentes e, quando possível, o acúmulo de grãos de pólen no animal. Os insetos visitantes foram coletados com auxílio de um puçá e fixados com acetato de etila para posterior identificação.

Os insetos coletados foram depositados na Coleção Entomológica das Coleções Taxonômicas do Instituto de Ciências Biológicas da UFMG.

Foram considerados visitantes florais os insetos que pousavam na flor em busca de algum recurso, sendo separados em polinizador, pilhador e predador (ENDRESS, 1994). Os polinizadores são aqueles insetos que visitam as flores durante o período de receptividade do estigma e de disponibilidade dos grãos de pólen e que possuem tamanho grande o suficiente para levantar o capuz estaminal e alcançar o néctar, ao mesmo tempo em que encostam o seu dorso no anel estaminal e no estigma, promovendo a polinização. Os polinizadores foram separados em frequentes e eventuais, de acordo com o número de vezes em que foram observados em visitas às flores. Os frequentes são aqueles que foram observados mais de dez vezes e, os eventuais, que foram observados até cinco vezes. Os pilhadores são aqueles que

utilizam o néctar sem encostar nas partes reprodutivas e, portanto, que não promovem a polinização. E predador é aquele inseto que se alimenta de outras partes da flor, e não do néctar.

3. RESULTADOS

3.1. Morfologia floral

Os indivíduos de *Eschweilera nana* são árvores ou arbustos, com altura entre 1,30 e 13 metros (Figuras 4 e 5). Seus troncos são tortuosos e apresentam ritidoma suberoso e fissurado (Figura 6).

As inflorescências são do tipo racemo (Figura 7), raramente panículas, e possuem, em média, 21 flores (desvio padrão $\pm 1,22$) por inflorescência, apresentando, no máximo, duas flores abertas a cada dois dias.



Figuras 4 e 5. Indivíduos de *Eschweilera nana* no PESA, com alturas de 2,5 m e 5 m, respectivamente; 6. Detalhe do ritidoma suberoso e fissurado de *Eschweilera nana*; 7. Detalhe de uma inflorescência (racemo).

Cada flor apresenta seis sépalas, seis pétalas, um ovário ínfero com estigma sésil e dois lóculos plurióvulados com placentação basal. São, em média, 533 estames (desvio padrão ± 100) com anteras rimosas, dispostos ao redor do gineceu, formando um anel estaminal, o qual possui um prolongamento, que forma o capuz estaminal com apenas uma volta interna. A

estrutura que liga o capuz estaminal ao anel estaminal chama-se lígula e, nela, são encontradas algumas anteras vestigiais, mais próximas ao anel estaminal. O néctar é acumulado, principalmente, nessa volta interna do capuz estaminal, espalhando-se entre os estaminódios.

Na figura abaixo (Figura 8), encontra-se um corte longitudinal de uma flor de *Eschweilera nana*, mostrando as estruturas citadas acima.



Figura 8. Corte longitudinal de uma flor de *Eschweilera nana* (1- pétala; 2- sépala; 3- gineceu; 4- anel estaminal; 5- lígula; 6- capuz estaminal; 7- local de maior acúmulo de néctar).

3.2. Atividade floral

3.2.1. Duração da flor

A separação das pétalas inicia-se entre 8:00 e 9:00, em alta sincronia entre as flores de um mesmo indivíduo e entre , e, às 12:00, as flores estão completamente abertas. A duração

da antese é, em média, de 37 horas (desvio padrão $\pm 6h30min$). Mas foram observadas flores que duraram apenas 22 horas e até 46 horas.

3.2.2. Receptividade estigmática

Foram observadas mudanças morfológicas, caracterizadas pela presença de gotículas e de pontos pretos na região apical do ovário (Figuras 9 e 10), principalmente a partir das 9:00 do primeiro dia de antese. Foram observadas gotículas e pontos pretos já às 7:00, ainda em botão. A presença de gotículas e de pontos pretos foi observada até às 18:00 do segundo dia de antese. Não foi verificada a composição química das gotículas, mas sugere-se que a sua presença esteja relacionada com o período de receptividade do estigma, apesar de não serem encontradas exatamente na região estigmática. Ao longo do primeiro dia de duração da antese, principalmente, o número de pontos aumentou consideravelmente.

A verificação da receptividade do estigma pelo método do peróxido de oxigênio não indicou período delimitado de receptividade, pois a formação de bolhas foi observada em todos os horários testados, em intensidades, velocidades e locais diferentes. Quanto maior o número de manchas pretas presentes na região do ovário, mais intensa e mais rápida foi a formação das bolhas.



Figuras 9 e 10. Desenhos da região apical do ovário com as mudanças morfológicas observadas (gotículas e pontos pretos, respectivamente).

3.2.3. Deiscência das anteras e viabilidade polínica

A deiscência das anteras ocorreu, normalmente, a partir das 8:00, durante a abertura da flor.

A viabilidade média dos grãos de pólen foi de 97,92% (desvio padrão $\pm 1,55$) (Tabela 1).

Tabela 1. Viabilidade dos grãos de pólen de diferentes flores de diferentes indivíduos.

Indivíduo	Corados (c)	Não-corados (nc)	Proporção (c/nc)
52 – flor 1	593	11	98,18%
52 – flor 2	791	22	97,29%
3 – flor 1	653	7	98,94%
3 – flor 2	630	6	99,06%
3 – flor 3	503	11	97,86%
10 – flor 1	677	7	98,98%
10 – flor 2	838	12	98,59%
10 – flor 3	589	7	98,82%
34 – flor 1	749	6	99,20%
34 – flor 2	237	16	93,67%
34 – flor 3	567	6	98,95%
36 – flor 1	919	33	96,53%
36 – flor 2	1006	32	96,92%
MÉDIA	-	-	97,92% ($\pm 1,55$)

3.2.4. Quantidade e concentração do néctar

Os gráficos de quantidade do néctar (Figuras 11 - 14) e de sua concentração (Figuras 15 - 18), durante os períodos diurnos de duração da flor, encontram-se abaixo. Observa-se que tanto a quantidade quanto a concentração aumentaram no início do primeiro dia de duração da flor.

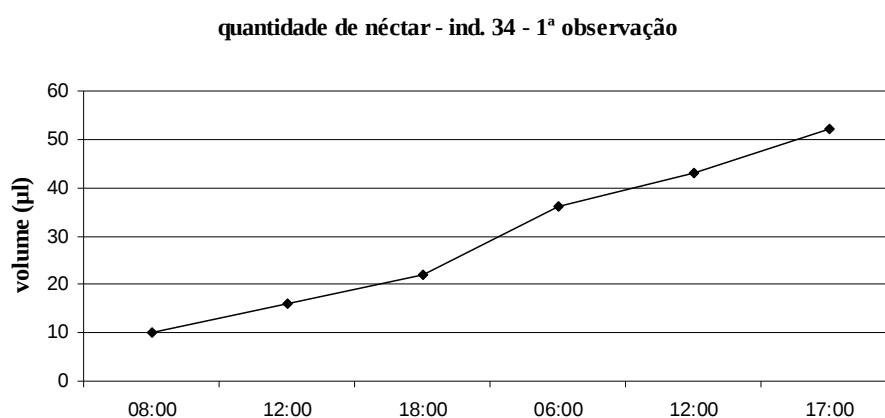


Figura 11. Medições da quantidade de néctar do indivíduo 34 (1ª observação).

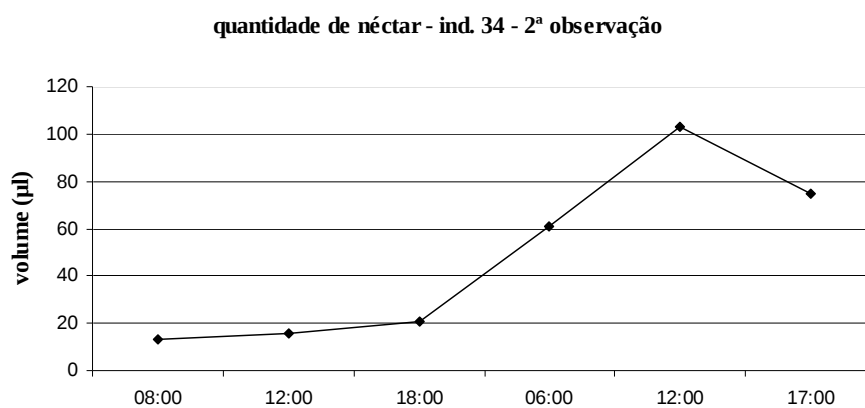


Figura 12. Medições da quantidade de néctar do indivíduo 34 (2ª observação).

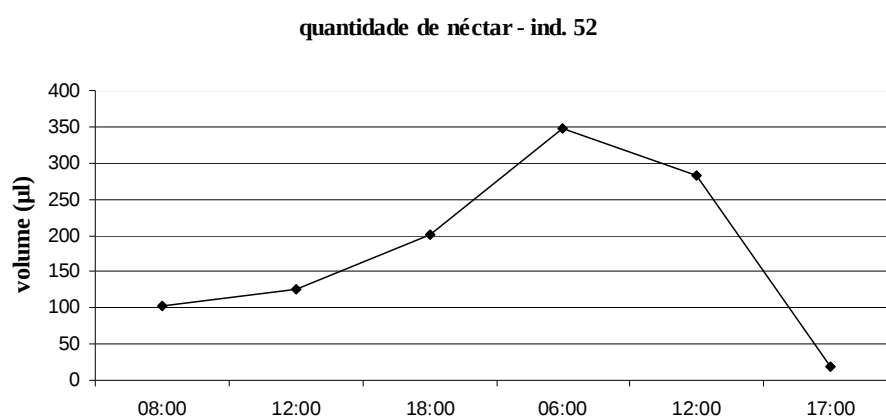


Figura 13. Medições da quantidade de néctar do indivíduo 52.

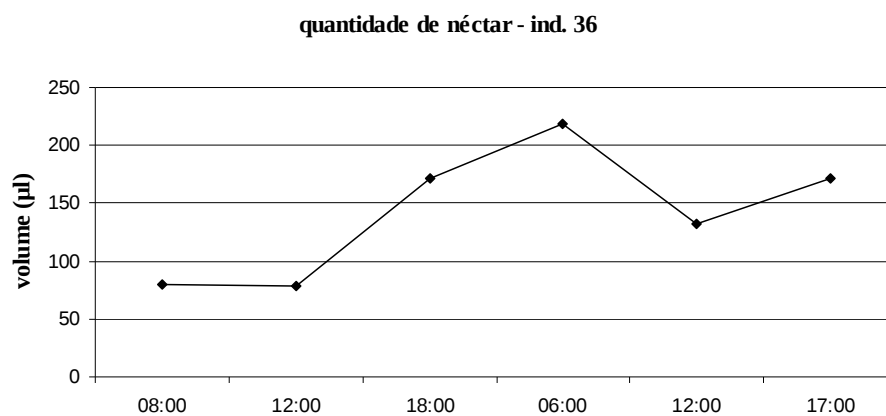


Figura 14. Medições da quantidade de néctar do indivíduo 36.

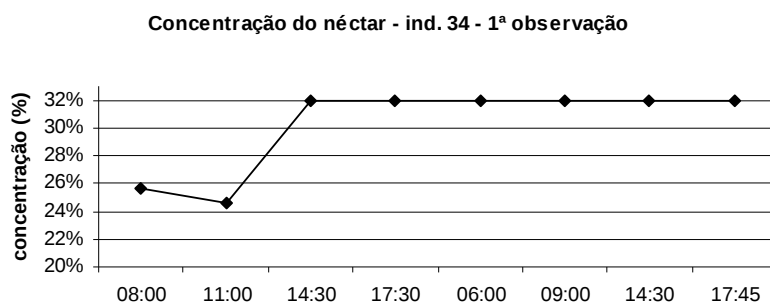


Figura 15. Medições da concentração do néctar do indivíduo 34 (1ª observação).

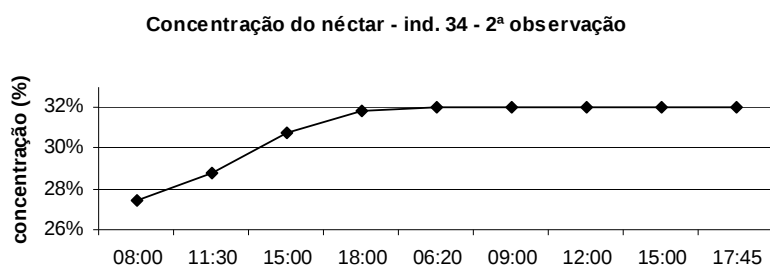


Figura 16. Medições da concentração do néctar do indivíduo 34 (2ª observação).

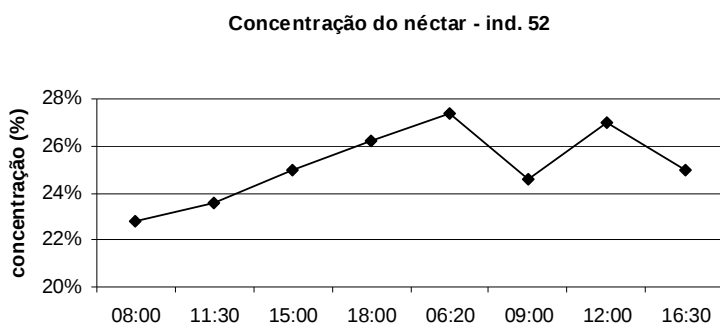


Figura 17. Medições da concentração do néctar do indivíduo 52.

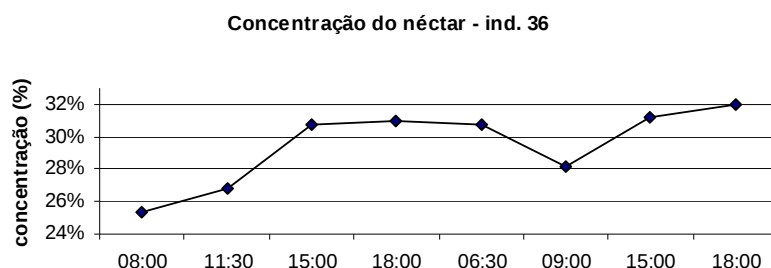


Figura 18. Medições da concentração do néctar do indivíduo 36.

A quantidade média de néctar produzida durante o período médio de antese (37 horas) é de 196,55µl (desvio padrão $\pm 102,41$) e a concentração média é de 30,7% (mínima – 27,4%; máxima – mais de 32%) (Tabela 2).

Tabela 2. Medições da quantidade total (µl) e da concentração (%) do néctar de diferentes flores de diferentes indivíduos.

Indivíduo	Total de néctar (µl)	Concentração (%)
3 – flor 1	388	28,8%
3 – flor 2	229	28%
3 – flor 3	301	27,4%
4	170	32%
7	124	+ 32%
36	172	+ 32%
53 – flor 1	209	+ 32%
53 – flor 2	38	32%
53 – flor 3	138	32%
MÉDIA	196,55 ($\pm 102,41$)	30,7%

3.3. Sistema reprodutivo

O sistema reprodutivo foi verificado nos dois anos de trabalho, mas, no primeiro ano, 2008, não foi observada a formação de nenhum fruto, nem mesmo a partir de flores deixadas expostas para controle (Tabela 3). Observou-se, ainda, que os frutos eram formados a partir das últimas flores que abriam nas inflorescências e as flores utilizadas para se montar os tratamentos não foram as terminais. Por isso, no segundo ano, 2009, os tratamentos foram montados nas últimas flores das inflorescências e os resultados encontram-se na Tabela 3.

A produção total de frutos e sua proporção em relação à quantidade total de flores produzidas por indivíduo foi muito baixa e os resultados encontram-se na Tabela 4.

Tabela 3. Resultados dos testes do sistema reprodutivo em 2008 e 2009.

Tratamento	% de frutos formados (frutos formados / n flores) em 2008	% de frutos formados (frutos formados/n flores) em 2009
Xenogamia	0 (0/25)	0,02% (1/50)
Geitonogamia	0 (0/25)	0 (0/50)
Autopolinização espontânea	0 (0/25)	0 (0/35)
Autopolinização manual	0 (0/25)	0 (0/41)
Apomixia	0 (0/25)	0 (0/40)
Controle (sem ataque de <i>Trigona branneri</i>)	0 (0/100)	0,01% (1/100)
Controle (com ataque de <i>Trigona branneri</i>)	0 (0/50)	0 (0/50)

Tabela 4. Proporção de frutos formados por flores produzidas por indivíduo.

Indivíduo	nº infloresc./ indivíduo	nº flores/ infloresc.	nº flores/ indivíduo	nº frutos formados	Produção de frutos
1	42	21	882	0	0
3	76	23	1748	14	0,008%
6	45	23	1035	0	0
7	90	21	1890	1	0,0005%
26	27	20	540	1	0,002%
29	33	21	693	3	0,004%

3.4. Visitantes florais

Os visitantes florais observados e coletados estão listados na Tabela 5.

Tabela 5. Visitantes florais de *Eschweilera nana*. (* pilhador; ** polinizador eventual; *** polinizador frequente; ˘ predador floral)

ORDEM	FAMÍLIA	ESPÉCIE
Coleoptera	Nitidulidae	<i>Colopterus</i> sp
	Scarabaeidae	<i>Cyclocephala bicolor</i> Castelnau, 1840** sp 1
Hymenoptera	Apidae	<i>Apis mellifera</i> Linnaeus, 1758 *
		<i>Bombus (Fervidobombus) atratus</i> Franklin, 1913 **
		<i>Centris (Melacentris) collaris</i> Lepeletier, 1841 ***
		<i>Centris (Ptilotopus) denudans</i> Lepeletier, 1841 **
		<i>Centris (Melacentris) dorsata</i> Friese, 1900 ***
		<i>Centris (Trachina) longimana</i> Fabricius, 1804 **
		<i>Centris (Ptilotopus) scopipes</i> Friese, 1899 ***
		<i>Epicharis (Epicharana) flava</i> (Friese, 1900) ***
		<i>Eufriesea auriceps</i> (Friese, 1899) ***
		<i>Eulaema (Apeulaema) cingulata</i> (Fabricius, 1804) ***
		<i>Eulaema (Apeulaema) nigrita</i> Lepeletier, 1841 ***
		<i>Tetragona clavipes</i> (Fabricius, 1804) *
		<i>Trigona branneri</i> Cockerell, 1912 *
		<i>Xylocopa (Neoxylocopa) frontalis</i> (Oliveir, 1789) ***
	Formicidae	sp 1 *
	Scoliidae	<i>Campsomeris</i> sp **
	Vespidae	<i>Agelaia pallipes</i> (Olivier, 1792) *
		<i>Apoica flavissima</i> van der Vecht, 1972 *
Lepidoptera		sp 1 *
		sp 2 *
		sp 1 (mariposa) *
		sp 2 (mariposa) *
		sp 3 (mariposa) *
		sp 4 (mariposa) *
Orthoptera		sp 5 (mariposa) *
		sp 1 (gafanhoto) ˘
		sp 2 (esperança) *

As abelhas polinizadoras observadas foram: *Bombus atratus*, *Centris collaris*, *C. denudans*, *C. dorsata*, *C. longimana*, *C. scopipes* (Figura 19), *Epicharis flava* (Figura 20), *Eufriesea auriceps*, *Eulaema cingulata* (Figura 21), *E. nigrita* e *Xylocopa frontalis* (Figura 22). Foi observado que o dorso dos insetos ficava coberto de grãos de pólen após as visitas florais. *Centris denudans* e *C. longimana* foram observadas apenas quatro e duas vezes, respectivamente, e, por isso, foram consideradas polinizadores eventuais. As mais frequentes foram *Centris scopipes*, *Epicharis flava*, *Eufriesea auriceps*, *Eulaema cingulata*, *E. nigrita* e *Xylocopa frontalis*. No fim do período de floração de 2009, foram observadas apenas as

espécies *Bombus atratus*, *Centris collaris*, *C. scopipes*, *Eufriesea auriceps* e *Xylocopa frontalis*. A cada visita, as abelhas polinizadoras entravam em mais de duas flores por indivíduo. Foram observadas tanto abelhas fêmeas quanto machos coletando néctar das flores.

A abelha *Eufriesea auriceps* foi a espécie de abelha polinizadora de menor porte observada e apresentou dificuldade em levantar o capuz estaminal. Além de coletar néctar, essa abelha também coletava grãos de pólen roçando várias vezes seu dorso no anel estaminal, chegando a vibrar algumas vezes dentro da flor. Depois disso, ela se pendurava pelas mandíbulas no capuz estaminal e, com as pernas, empurrava os grãos de pólen aderidos ao seu dorso para suas escopas.

As visitas das abelhas polinizadoras iniciava às 6:00 e atingiam máxima frequência entre 9:00 e 13:00. Algumas delas visitavam também botões florais iniciando a abertura, já que eles já apresentam néctar. As abelhas separavam as pétalas com as pernas, levantavam o capuz estaminal, entravam na flor para sugar o néctar e permaneciam até 6 minutos. Mesmo em dias chuvosos foram observadas algumas visitas de abelhas. Durante observações focais em indivíduos próximos, observou-se a movimentação desses insetos entre os indivíduos.

As abelhas *Trigona branneri* foram observadas em maior número em indivíduos na beira da estrada que corta o PESA e permaneciam das 6:00 às 18:00 nas flores. Elas se alimentavam do capuz estaminal (Figura 25), principalmente na região onde o néctar fica acumulado em maior quantidade, dos estames e das pétalas, e foram consideradas pilhadoras, já que não entravam em contato com o anel estaminal ou com o estigma. Essas abelhas apresentaram comportamento territorialista e agrediam e expulsavam as abelhas maiores que se aproximavam das flores das quais estavam se alimentando. As flores que eram danificadas e abandonadas pelas *T. branneri* foram menos visitadas pelos polinizadores.

As abelhas *Apis mellifera* e *Tetragona clavipes*, também consideradas pilhadoras, foram observadas poucas vezes e apenas coletavam grãos de pólen de alguns estames que eventualmente não estavam embaixo do capuz estaminal. Ambas não possuem tamanho adequado para levantar o capuz estaminal e promover a polinização.

A vespa *Campsomeris* sp (Figura 23) foi considerada um polinizador eventual, pois foi observada poucas vezes, em apenas quatro dias de observação e em apenas dois indivíduos de *Eschweilera nana*. Essa espécie apresentou o mesmo comportamento das abelhas polinizadoras de levantar o capuz estaminal, entrar na flor encostando o dorso nas partes reprodutivas e coletar o néctar. Em uma das observações, a vespa visitou mais de vinte flores de um mesmo indivíduo e seu dorso ficou completamente coberto de grãos de pólen. Os dois indivíduos nos quais ela foi observada se localizam no interior da área estudada, a 70 metros

da estrada que corta o PESA, e não estavam próximos a nenhum outro. Então, não foi observado movimento da vespa entre indivíduos diferentes.

As outras espécies de vespas, *Agelaia pallipes* (Figura 26) e duas não identificadas, foram observadas apenas se alimentando do capuz estaminal, sem contatar as partes reprodutivas, sendo consideradas, portanto, pilhadoras.

O besouro *Cyclocephala bicolor* (Figura 24) também foi considerado um polinizador eventual, apesar de não apresentar o mesmo comportamento das abelhas e da vespa polinizadora. Nas duas ocasiões em que ele foi observado, estava dentro da flor, alimentando-se dos estaminódios do capuz estaminal, com o dorso em contato com o anel estaminal e no estigma. No entanto, não foi observado movimento desse inseto entre flores.

Os outros dois besouros observados, um Scarabaeidae e o *Colopterus* sp, ambos de tamanho pequeno, estavam na parte interna da lígula, aparentemente apenas utilizando a flor como abrigo, sem contato com o anel estaminal ou com o estigma. Também não foi observado movimento nenhum desses insetos entre flores.

O gafanhoto foi observado alimentando-se de pétalas e foi considerado um predador floral; e, a esperança (Figura 27), alimentando-se do capuz estaminal. Nenhum deles entrou em contato com as partes reprodutivas.

Durante a noite, não foi observado nenhum polinizador. Foram observadas apenas a vespa *Apoica flavissima*, formigas não identificadas (Figura 28) e uma esperança também não identificada, que apenas se alimentavam do capuz estaminal, sem encostar nas partes reprodutivas; e mariposas não identificadas (Figuras 29 e 30), que aproveitavam os buracos feitos pelas abelhas *Trigona branneri* para coletar o néctar. Todos esses insetos foram considerados pilhadores.



Figura 19. *Centris scopipes*; 20. *Epicharis flava*; 21. *Eulaema cingulata*; 22. *Xylocopa frontalis*; 23. *Campsomeris* sp; 24. *Cyclocephala bicolor*.



Figura 25. *Trigona branerii*; 26. *Agelaia pallipes*; 27. esperança não identificada; 28. formigas não identificadas; 29 e 30. mariposas não identificadas.

4. DISCUSSÃO

Eschweilera é o gênero da subfamília Lecythidoideae que apresenta maior número de espécies (MORI & PRANCE, 1990), mas não é um grupo monofilético (MORI et al., 2007). *Eschweilera nana* está filogeneticamente localizada em um clado que provavelmente será reconhecido como um gênero distinto de *Eschweilera* (S. A. Mori, com. pess.), talvez como *Lecythis*, já que seu capuz estaminal apresenta uma única volta interna (MORI & PRANCE, 1990; MORI et al., 2007) e seu arilo é basal, e não lateral como nas outras espécies do gênero (MORI & PRANCE, 1990). No entanto, *E. nana* apresenta ovário bilocular, o que é uma característica do gênero (MORI & PRANCE, 1990).

Eschweilera nana floresce abundantemente entre os meses de janeiro e agosto na área de estudo (PIRANI et al., 2009) e suas flores produzem grande quantidade de néctar, garantindo, dessa forma, visitas constantes dos seus polinizadores. Não só abelhas grandes são os polinizadores de flores das espécies com capuz estaminal mais desenvolvido, como afirma Prance (1976). Neste trabalho, a vespa *Campsomeris* sp foi observada alimentando-se de néctar, com o mesmo comportamento das abelhas polinizadoras, porém, em baixo número de visitas. *Campsomeris trifasciata* foi observada, por Jackson & Salas (1965), alimentando-se de néctar e polinizando flores de *Lecythis elliptica* (= *L. minor*), espécie que também apresenta flores com capuz estaminal desenvolvido. Vespas de outros gêneros também foram observadas como polinizadoras da espécie *Couroupita subsessilis*, a qual apresenta um capuz estaminal com uma abertura em “V”, que permite a entrada fácil de insetos pequenos que contatam as partes reprodutivas (PRANCE, 1976).

Para espécies do Cerrado, Saraiva et al. (1988) afirmam que vespas não são consideradas importantes polinizadores, por serem poucas as referências a elas na literatura. No entanto, neste mesmo trabalho, foi encontrado que, além de abelhas, vespas também polinizam duas espécies de *Styrax*, mas com baixo número de visitas. Algumas vespas, inclusive *Campsomeris* sp, foram observadas por Barros (1992) coletando grãos de pólen em três espécies de *Byrsonima*, todas sendo capazes de promover a polinização. Barros (1998) observou que vespas são os polinizadores principais de três espécies de *Erythroxylum* (Erythroxylaceae), tanto pela sua frequência quanto pelo seu comportamento nas flores. A vespa *Campsomeris* sp foi um visitante frequente de uma dessas três espécies, mas, por motivo não esclarecido, não foi considerada um polinizador. Barbosa (1997) encontrou que duas espécies de *Zornia* (Fabaceae) são polinizadas exclusivamente por vespas e várias

espécies das famílias Asteraceae, Burseraceae, Celastraceae, Erythroxylaceae, Euphorbiaceae, Lamiaceae, Oxalidaceae, Rubiaceae, Verbenaceae e Vitaceae são polinizadas, não exclusivamente, por vespas.

O comportamento dos insetos polinizadores de *Eschweilera nana* é o mesmo observado em outras espécies de Lecythidoideae que apresentam capuz estaminal desenvolvido e que produzem néctar (AGUIAR & GANGLIANONE, 2008; GAMBOA-GAITÁN, 1997; JACKSON & SALAS, 1965; MAUÉS, 2002; MORI & BOEKE, 1987; MORI & ORCHARD, 1979; MORI et al., 1978; NELSON et al., 1985; PRANCE, 1976; PRANCE et al., 1983). Mori et al. (1978) afirmam que, quanto maior a complexidade do capuz estaminal, menor é o número de espécies de animais que conseguem levantá-lo e, conseqüentemente, promover a polinização. No entanto, foi encontrado um alto número de espécies de polinizadores de *E. nana*, as quais formam uma guilda de insetos que apresentam tamanho corporal e comportamento adequados para levantar o capuz estaminal e que se alimentam do néctar. Um alto número de espécies de polinizadores também foi encontrado no trabalho de Aguiar & Ganglianone (2008), os quais observaram treze espécies de abelhas polinizadoras de *Lecythis lurida* em uma área da Mata Atlântica. Neste mesmo trabalho, abelhas dos gêneros *Xylocopa* e *Epicharis* apresentaram o mesmo comportamento de abrir os botões florais para coletar néctar.

Os gêneros das abelhas observados como polinizadores de *Eschweilera nana* foram também observados como polinizadores de outras espécies de Lecythidoideae (AGUIAR & GANGLIANONE, 2008; GAMBOA-GAITÁN, 1997; JACKSON & SALAS, 1965; MAUÉS, 2002; MORI & BOEKE, 1987; MORI & ORCHARD, 1979; MORI et al., 1978; NELSON et al., 1985; ORMOND et al., 1981; PRANCE, 1976; PRANCE et al., 1983; YARSICK et al., 1986).

O grupo mais conspícuo e diverso de polinizadores do Cerrado são abelhas grandes, como *Centris* e *Xylocopa*, e um grande número de espécies de plantas são polinizadas por essas abelhas nesse bioma (OLIVEIRA & GIBBS, 2002). No presente trabalho, foram observadas cinco espécies do gênero *Centris* como polinizadoras. Abelhas dos gêneros das espécies polinizadoras de *Eschweilera nana* também foram observadas como polinizadoras de outras espécies do Cerrado, que apresentam diferentes morfologias florais e que oferecem também outros recursos, como espécies de *Byrsonima* (BARROS, 1992), *Cochlospermum regium* (NORONHA & GOTTSBERGER, 1980), *Styrax camporum* e *S. ferrugineus* (SARAIVA et al., 1988), *Vellozia epidendroides* e *V. leptopetala* (JACOBI & del SARTO, 2007), *Tabebuia aurea* (= *Handroanthus aureus*) e *T. ochracea* (= *H. ochraceus*) (BARROS,

2001), espécies de *Vochysia* (OLIVEIRA & GIBBS, 1994), *Salvertia convallariodora* (OLIVEIRA, 1996), *Rourea induta* (LENZA et al., 2008), *Tibouchina papyrus* (MONTORO & SANTOS, 2007), *Kielmeyera coriacea* e *K. speciosa* (OLIVEIRA & SAZIMA, 1990), *Senna sylvestris* (CARVALHO & OLIVEIRA, 2003), *Clusia arrudae* (CARMO & FRANCESCHINELLI, 2002), *Jacaranda oxyphylla* (GUIMARÃES et al., 2008), *Amaioua guianensis* (AMORIM & OLIVEIRA, 2006) e espécies de *Diplusodon* (BARROS, 1996). Os recursos oferecidos pelas flores são diversos e variam ao longo do tempo e do espaço, portanto, é interessante, do ponto de vista do animal, que ele seja generalista em termos de preferências alimentares (WASER et al., 1996).

O comportamento territorialista apresentado pelas abelhas do gênero *Trigona* neste estudo também foi observado em alguns trabalhos com outras espécies vegetais do Cerrado (BARBOSA, 1999; BARROS, 1992, 2001) e em um com Lecythidaceae (MAUÉS, 2002). Embora espécies desse gênero possam ser polinizadoras de algumas espécies de Lecythidoideae com capuz menos desenvolvido ou com flores actinomorfas, como *Couroupita guianensis* e espécies do gênero *Gustavia* (MORI & BOEKE, 1987; MORI et al., 1978; YARSICK et al., 1986), e de espécies do Cerrado, como espécies do gênero *Byrsonima*, do gênero *Diplusodon*, *Eremanthus* sp, *Butia* spp, *Davilla elliptica*, *Hortia brasiliiana* e *Copaifera langsdorffii* (BARROS, 1992, 1996; BARBOSA, 1997; BARBOSA, 1999; FREITAS & OLIVEIRA, 2002), normalmente essas abelhas apresentam comportamento pilhador, chegando a danificar peças florais (BARBOSA, 1997; BARROS, 2001; CARVALHO & OLIVEIRA, 2003; GAMBOA-GAITÁN, 1997; GUIMARÃES et al., 2008; MAUÉS, 2002; MONTORO & SANTOS, 2007; MORI & BOEKE, 1987; JACOBI & del SARTO, 2007; OLIVEIRA & GIBBS, 2000; OLIVEIRA & SAZIMA, 1990; OLIVEIRA et al. 1992). No entanto, em algumas espécies de plantas, esse comportamento pilhador das *Trigona* spp pode ter um efeito positivo na polinização cruzada e na consequente formação de frutos, já que os polinizadores precisam visitar várias flores para obter suficiente néctar (BARROS, 2001). Além disso, em flores de *Eschweilera nana*, os polinizadores são expulsos das flores que estão sendo predadas por elas, e acabam visitando outras flores. O fato de não terem sido formados frutos a partir de flores atacadas pelas *Trigona branneri* deixadas para controle não indica que estas interferem na polinização de *Eschweilera nana*, já que a produção natural de frutos é muito baixa.

Não foi observado nenhum polinizador noturno, apesar das flores permanecerem abertas durante esse período. Assim como observado e sugerido por Oliveira & Sazima (1990) em estudo com espécies do gênero *Kielmeyera*, as flores de *Eschweilera nana* que

permanecem abertas por mais tempo aumentam as chances de serem polinizadas, pois passam por dois períodos de alta visitação dos polinizadores, aumentando, dessa forma, a probabilidade de uma polinização cruzada, já que o néctar e os grãos de pólen ainda se encontram disponíveis e o estigma aparentemente continua receptivo no segundo dia de antese. Além disso, quanto maior o número de flores abertas por indivíduo, maior é a atração dos polinizadores (RICHARDS, 1997).

As espécies de Lecythidoideae que são polinizadas por morcegos apresentam capuz estaminal aberto e o néctar é encontrado em fácil acesso (MORI et al., 1978; TSOU & MORI, 2007) e espécies do Cerrado que são polinizadas por esses animais apresentam morfologia floral simples e o néctar também é facilmente acessível (GIBBS et al., 1999; GRIBEL & HAY, 1993; SAZIMA & SAZIMA, 1975; SAZIMA et al., 1982). A morfologia floral de *Eschweilera nana* não condiz com a síndrome da quiropterofilia (FAEGRI & van der PIJL, 1979). Além disso, não foram observadas marcas de unhas dos morcegos em flores caídas, como Mori et al. (1978) e Raju et al. (2004) observaram em flores das espécies *Lecythis poiteaui* e *Careya arborea*, respectivamente.

Foram observadas algumas mariposas durante a noite sugando néctar por buracos no capuz estaminal feitos pelas *Trigona branneri*, sem contatar as partes reprodutivas. Em nenhum trabalho de polinização de Lecythidoideae foram observadas mariposas como polinizadores. A morfologia floral de *Eschweilera nana* também não condiz com a síndrome da falenofilia (FAEGRI & van der PIJL, 1979). As espécies do Cerrado que são polinizadas por esses insetos apresentam ou morfologia floral simples, como em forma de pincel (GRIBEL & HAY, 1993), ou néctar localizado em esporas (OLIVEIRA, 1996; OLIVEIRA & GIBBS, 1994) ou na base de tubos da corola (AMORIM & OLIVEIRA, 2006; OLIVEIRA et al., 2004).

Outros polinizadores noturnos poderiam ser marsupiais, como observado por Gribel (1988) em flores de *Pseudobombax grandiflorum* e por Mori et al. (1978) em flores de *Lecythis poiteaui*, as quais apresentam capuz estaminal aberto, são noturnas e são polinizadas principalmente por morcegos. No entanto, não foi observado nenhum marsupial em indivíduos de *Eschweilera nana*. Uma abelha noturna, *Megalopta genalis*, foi observada como polinizadora de *Gustavia augusta* por Mori & Boeke (1987). Na literatura levantada em áreas de Cerrado, não foi encontrada nenhuma espécie de abelha com hábito noturno.

Como as observações noturnas não foram feitas no período de pico de floração, dados podem ter sido perdidos, já que o maior número de espécies polinizadoras foi observado no pico de floração. Mais horas de observações seriam necessárias para uma melhor conclusão

sobre eventuais polinizadores noturnos. Além disso, como o único indivíduo que foi observado por duas noites completas se localiza bem próximo à estrada de asfalto, o posicionamento do mesmo pode ter influenciado na visitação de eventuais polinizadores. A vespa *Campsomeris* sp, por exemplo, só foi observada em indivíduos no interior da área estudada, distantes dessa estrada.

Em relação ao sistema reprodutivo de *Eschweilera nana*, os resultados sugerem que a espécie é exclusivamente xenógama, pois só foram formados frutos a partir de polinização cruzada entre flores de indivíduos diferentes. No entanto, como o período exato de receptividade estigmática não foi definido, as polinizações manuais podem ter sido feitas fora deste período. Além disso, a produção natural de frutos é baixa e os frutos podem não ter sido formados por essa característica. Outro fato que dificultou a interpretação dos resultados é que os frutos verdes de *E. nana* são consumidos por psitacídeos (Figuras 31 e 32) e alguns dos que foram formados dos testes montados podem ter sido consumidos. Lepsh-Cunha & Mori (1999) e Peres (1991) também observaram psitacídeos predando frutos de *Couratari multiflora* e *Cariniana micrantha*, respectivamente. O acompanhamento dos tubos polínicos traria respostas mais confiáveis para uma discussão sobre os sistemas reprodutivos de *E. nana*, mas esse método ainda não foi aplicado.

Fenster & Martén-Rodríguez (2007) afirmam que mesmo as plantas que apresentam sistema de polinização especializado, com flores com características derivadas, podem apresentar autopolinização espontânea, garantindo, dessa forma, uma segurança reprodutiva.

Poucos são os trabalhos de biologia reprodutiva com espécies do gênero *Eschweilera*. Gamboa-Gaitán (1997) não observou a formação de frutos em nenhum dos testes de sistemas reprodutivos montados em *E. bogotensis*, apenas a partir de flores deixadas como controle. Gusson et al. (2006) concluíram que *E. ovata* é autocompatível.

São muitas as evidências de que espécies de Lecythidoideae sejam xenógamas, mas são poucos os trabalhos que testaram todos os sistemas reprodutivos e que acompanharam o crescimento dos tubos polínicos, obtendo resultados mais precisos. Os resultados encontrados por Jackson & Salas (1965) indicam que *Lecythis elliptica* (= *L. minor*) é xenógama e autoincompatível. Prance (1976) não observou a formação de frutos em inflorescências ensacadas de *Couroupita subsessilis*, nem em um indivíduo isolado de *Couroupita guianensis*, sugerindo que essas espécies também sejam xenógamas, apesar de não ter trabalhado detalhadamente com os sistemas reprodutivos. Ormond et al. (1981), através de acompanhamento do crescimento de tubos polínicos e de polinizações manuais, comprovaram que, além de xenógama, *Couroupita guianensis* é autocompatível. *Gustavia superba* é

autoincompatível e necessita, portanto, da polinização cruzada para a formação de frutos (MORI & KALLUNKI, 1976). Mori et al. (1980) e Maués (2002) encontraram uma alta razão de grãos de pólen por óvulos de *Lecythis pisonis* e de *Bertholletia excelsa*, respectivamente, o que é uma evidência de que essas espécies sejam xenógamas e autoincompatíveis, segundo Cruden (1977). A formação de frutos apomíticos não foi testada em nenhum dos trabalhos com sistemas reprodutivos de Lecythidoideae.

A baixa proporção de frutos produzidos em relação ao número de flores sob condições naturais também foi observada nas espécies *Lecythis pisonis* (MORI et al., 1980), *Couroupita guianensis* (ORMOND et al., 1981), *Bertholletia excelsa* (NELSON et al., 1985), *Eschweilera bogotensis* (GAMBOA-GAITÁN, 1997), *Lecythis lurida* (AGUIAR & GANGLIANONE, 2008). A baixa produção de frutos observada nesses trabalhos é atribuída à baixa população dos polinizadores na área de estudo (MORI et al., 1980); à incapacidade dos indivíduos de sustentarem muitos frutos (ORMOND et al., 1981); à quantidade limitada de recurso energético disponível para a formação de frutos e sementes (GAMBOA-GAITÁN, 1997); à uma provável deficiência de nutrientes do solo (NELSON et al., 1985), e à intensa herbivoria das flores por coleópteros (AGUIAR & GAGLIANONE, 2008).

Em trabalhos com plantas do Cerrado, Oliveira & Gibbs (2000) e Oliveira & Gibbs (2002) encontraram que a grande maioria das espécies estudadas são obrigatoriamente xenógamas e alguns estudos encontraram espécies autocompatíveis (BARROS, 1998; BARBOSA, 1999; GRIBEL & HAY, 1993; OLIVEIRA & SAZIMA, 1990; OLIVEIRA et al., 2007; SAZIMA et al., 1982; SARAIVA et al., 1996). Algumas espécies do Cerrado apresentam formação de frutos apomíticos, como *Eriotheca pubescens* (OLIVEIRA et al., 1992) e algumas espécies de Melastomataceae (GOLDENBERG & SHEPHERD, 1998; SARAIVA et al., 1996).

A baixa produção de frutos em relação ao número de flores produzidas também foi observada em espécies do Cerrado, como em *Eriotheca pubescens* (OLIVEIRA et al. 1992), em duas do gênero *Styrax* (SARAIVA et al., 1988), e em duas de *Tabebuia* (BARROS, 2001). Nestes dois últimos trabalhos, os autores relacionam o baixo número de frutos que se desenvolvem até a maturidade com quantidade limitada de recurso materno disponível para a formação dos mesmos. Barros (2001) ainda sugere que a alta produção de flores aumenta a qualidade de seus descendentes, já que os indivíduos das espécies estudadas abortam frutos com sementes de baixa qualidade. Já Oliveira et al. (1992) atribuem a baixa frutificação de *Eriotheca pubescens* à predação dos frutos verdes por abelhas *Trigona spinipes*.

Em relação ao comportamento dos animais, todos os polinizadores, ao entrarem na flor, podem transferir grãos de pólen para o próprio estigma, promovendo a autopolinização, principalmente a abelha *Eufriesia auriceps*, a qual entra e sai várias vezes da flor para coletar grãos de pólen com o dorso, e o besouro *Cyclocephala bicolor*, o qual alimenta-se do capuz estaminal pela sua parte interna, com o dorso encostado no anel estaminal e no estigma. Besouros desse gênero já foram observados em flores de *Eschweilera* sp por Prance (1976), que sugeriu que esse inseto possa ser um polinizador. No entanto, aparentemente, *Eschweilera nana* não é autocompatível e, portanto, não forma frutos a partir de autopolinização.

Como os polinizadores visitam várias flores por indivíduo, a geitonogamia é favorecida. Porém, não foram formados frutos nos testes deste sistema reprodutivo. Barros (1996) interpreta o sucesso reprodutivo da polinização artificial cruzada em espécies do gênero *Diplusodon*, quando comparada à polinização natural (controle), como consequência de deposição de grãos de pólen autógamo ou geitonógamo por agentes naturais e o mesmo pode acontecer em *Eschweilera nana*. No entanto, foi observada a movimentação das abelhas polinizadoras entre indivíduos de *E. nana*, favorecendo a xenogamia e os resultados dos testes de sistemas reprodutivos sugerem que a planta é xenógama.

O posicionamento dos frutos no ápice da inflorescência (Figuras 33 e 34), formados a partir das últimas flores que se abrem, sugere facilitação para a dispersão das sementes por morcegos, já que o arilo de *Eschweilera nana* é carnoso e semelhante ao de *Lecythis pisonis*, cuja dispersão é feita por morcegos, os quais se alimentam do arilo carnoso e descartam as sementes (GREENHALL, 1965). Quando os frutos estão maduros, tanto de *E. nana* quanto de *L. pisonis*, o opérculo cai e as sementes ficam expostas, presas no fruto pelo arilo (Figura 35). Nenhum trabalho de dispersão foi feito especificamente com *E. nana*. Dalponte & Lima (1999) sugerem que os dispersores desta espécie sejam roedores, já que suas sementes são secas e relativamente duras, e/ou formigas. Em uma área, que não a de estudo, foi observada uma semente de *E. nana* com arilo sendo levada até o formigueiro por um grupo de formigas pequenas (não identificadas) (Figura 36), sugerindo que estas possam contribuir com a dispersão da espécie. Gamboa-Gaitán (1997) sugere que os dispersores de *E. bogotensis* sejam roedores.



Figuras 31 e 32. Frutos e sementes consumidos por psitacídeos; 33 e 34. Frutos no ápice da haste da inflorescência; 35. Sementes presas ao fruto pelo arilo; 36. Semente com arilo sendo levada por formigas.

5. CONCLUSÃO

Eschweilera nana floresce abundantemente entre os meses de janeiro e agosto na área de estudo e suas flores produzem grande quantidade de néctar, garantindo, dessa forma, visitas constantes dos seus polinizadores.

Assim como outras espécies de Lecythidoideae e como a maioria das plantas do Cerrado, o sistema de polinização de *Eschweilera nana* envolve uma guilda de insetos, que apresentam tamanho suficiente para erguer o capuz estaminal e promover a polinização, e não existe uma relação específica com um táxon polinizador. Os polinizadores observados foram as abelhas *Bombus atratus*, *Centris collaris*, *C. denudans*, *C. dorsata*, *C. longimana*, *C. scopipes*, *Epicharis flava*, *Eufriesea auriceps*, *Eulaema cingulata*, *E. nigrita*, *Xylocopa frontalis*, a vespa *Campsomeris* sp e o besouro *Cyclocephala bicolor*. Todos os gêneros desses insetos já tinham sido observados como polinizadores de espécies de Lecythidaceae com capuz estaminal desenvolvido como o de *E. nana* e de outras espécies vegetais do Cerrado.

A eficiência das abelhas e da vespa *Campsomeris* sp como polinizadoras é maior que a do besouro *Cyclocephala bicolor*, pois o comportamento daquelas é levantar o capuz estaminal, entrar na flor e coletar o néctar, enquanto encostam o dorso no anel estaminal e no estigma, promovendo eficientemente a polinização. Já o do besouro é se alimentar por um longo tempo dos estaminódios do capuz estaminal dentro da flor, com o dorso encostado no anel estaminal e no estigma, sem movimento entre diferentes flores.

Muitos insetos, principalmente as abelhas *Trigona branneri*, foram observados com comportamento pilhador, alimentando-se do néctar através de buracos feitos no exterior do capuz estaminal, sem entrar em contato com as partes reprodutivas. Tal comportamento pode ter um efeito positivo na polinização cruzada e na consequente formação de frutos, já que os polinizadores precisam visitar várias flores para obter suficiente néctar e também por serem expulsos das flores que estão sendo predadas por essas abelhas, sendo forçados a visitarem outras flores.

Foram encontradas dificuldades para determinar o(s) principal(is) sistema(s) reprodutivo(s) de *Eschweilera nana*, já que o número de frutos formados foi baixo: apenas um do teste de xenogamia e um das flores deixadas expostas para controle. Um número bem maior de testes montados; um estudo a longo prazo, com repetições em alguns anos e comparações da fenologia com fatores ambientais, e o acompanhamento do crescimento dos tubos polínicos provavelmente possibilitariam resultados mais concretos e conclusões sobre o assunto.

As flores de *Eschweilera nana* duram, em média, 35 horas, sendo dois períodos diurnos e um noturno. Durante o dia, são inúmeras as visitas dos polinizadores, principalmente entre 9:00 e 13:00. Não foram observados polinizadores à noite, apenas pilhadores de néctar. Ficando abertas por dois períodos diurnos, as flores aproveitam dois períodos de alta visitaç o dos polinizadores, aumentando as chances de poliniza o cruzada (xenogamia).

O capuz estaminal de *Eschweilera nana*, assim como o de outras esp cies de Lecythidoideae com flores zigomorfas, evidencia uma adapta o   morfologia dos polinizadores, j  que as plantas tendem a se especializar em rela o aos polinizadores mais abundantes e/ou mais eficientes. Apesar de haver uma mudan a no espectro de esp cies de polinizadores ao longo do per odo de flora o de *E. nana*, todos eles apresentam morfologia, comportamento e prefer ncia alimentar semelhantes, desempenhando um mesmo servi o de poliniza o.

6. REFERÊNCIAS

AGUIAR, W. M.; GANGLIANONE, M. C., Comportamento de abelhas visitantes florais de *Lecythis lurida* no norte do estado do Rio de Janeiro, **Revista Brasileira de Entomologia**, Curitiba, v. 52, n. 2, p. 277-282, jun. 2008;

AMORIM, F. W.; OLIVEIRA, P. E., Estrutura sexual e ecologia reprodutiva de *Amaioua guianensis* Aubl. (Rubiaceae), uma espécie dióica de formações florestais de Cerrado, **Revista Brasileira de Botânica**, São Paulo, v. 29, n. 3, p. 353-362, jul.-set. 2006;

BARBOSA, A. A. **Biologia reprodutiva de uma comunidade de campo sujo, Uberlândia/MG**, 1997. 200f. Tese (Doutorado em Ecologia) - Instituto de Biologia, Universidade Estadual de Campinas, Campinas, 1997;

BARBOSA, A. A., *Hortia brasiliana* Vand. (Rutaceae): polinização por aves Passeriformes no Cerrado do sudeste brasileiro, **Revista Brasileira de Botânica**, São Paulo, v. 22, n. 1, p. 99-105, abr. 1999;

BARROS, M. A. G., Fenologia da floração, estratégias reprodutivas e polinização de espécies simpátricas do gênero *Byrsonima* Rich (Malpighiaceae), **Revista Brasileira de Biologia**, São Carlos, v. 52, n. 2, p. 343-353, 1992;

BARROS, M. A. G., Biologia reprodutiva e polinização de espécies simpátricas de *Diplusodon* (Lythraceae), **Acta Botânica Mexicana**, Pátzcuaro, v. 37, p. 11-21, 1996;

BARROS, M. A. G., Sistemas reprodutivos e polinização em espécies simpátricas de *Erythroxylum* P. Br. (Erythroxylaceae) do Brasil, **Revista Brasileira de Botânica**, São Paulo, v. 21, n. 2, p. 159-166, ago. 1998;

BARROS, M. A. G., Pollination ecology of *Tabebuia aurea* (Manso) Benth. & Hook. and *T. ochracea* (Cham.) Standl. (Bignoniaceae) in Central Brazil Cerrado vegetation, **Revista Brasileira de Botânica**, São Paulo, v. 24, n. 3, p. 255-261, set. 2001;

BITTENCOURT JÚNIOR, N. S.; SEMIR, J., Pollination biology and breeding system of *Zeyheria montana* (Bignoniaceae), **Plant Systematics and Evolution**, Heidelberg, v. 247, p. 241-254, 2004;

BORGES, H. B. N. **Biologia reprodutiva e conservação do estrato lenhoso numa comunidade do Cerrado**. 2000. 158f. Tese (Doutorado em Biologia Vegetal) - Instituto de Biologia, Universidade Estadual de Campinas, Campinas, 2000;

BUCHMANN, S. L. Buzz pollination in Angiosperms. In: JONES, C. E. & LITTLE, R. J. (Eds.) **Handbook of experimental pollination biology**, Nova York: Van Nostrand Reinhold Publishing, 1983, Cap. 4, p. 73-113;

CARMO, R. M.; FRANCESCHINELLI, E. V., Polinização e biologia floral de *Clusia arrudae* Planchon & Triana (Clusiaceae) na Serra da Calçada, município de Brumadinho, MG, **Revista Brasileira de Botânica**, São Paulo, v. 25, n. 3, p. 351-360, set. 2002;

CARVALHO, D. A.; OLIVEIRA, P. E., Biologia reprodutiva e polinização de *Senna sylvestris* (Vell.) H.S. Irwin & Barneby (Leguminosae, Caesalpinioideae), **Revista Brasileira de Botânica**, São Paulo, v. 26, n. 3, p. 319-328, jul.-set. 2003;

CRUDEN, R. W., Pollen-ovule ratios: a conservative indicator of breeding systems in flowering plants, **Evolution**, Berkeley, v. 31, n. 1, p. 32-46, mar. 1977;

DAFNI, A., **Pollination Ecology - a Practical Approach**, Oxford: University Press, 1992;

DAFNI, A.; PACINI, E.; NEPI, M. Pollen and stigma biology. In: DAFNI, A.; KEVAN, P. G. & HUSBAND, B. C. (Eds.) **Practical pollination biology**, Cambridge: Enviroquest, Ltd., 2005, Cap. 3, p. 83-146;

DALPONTE, J. C.; LIMA, E. S., Disponibilidade de frutos e a dieta de *Lycalopex vetulus* (Carnivora - Canidae) em um Cerrado de Mato Grosso, Brasil, **Revista Brasileira de Botânica**, São Paulo, v. 22, n. 2 (suplemento), p. 325-332, out. 1999;

ENDRESS, P. K., **Diversity and evolutionary biology of tropical flowers**, Cambridge, Cambridge University Press, 1994;

FAEGRI, K.; PIJL, L. van der, **The principles of pollination ecology**, New York: Pergamon Press, 1979;

FEMA, Fundação Estadual do Meio Ambiente – MT, **Diagnóstico Ambiental do Parque Estadual da Serra Azul, Barra do Garças, MT**, Barra do Garças, SEMA, 2000;

FENSTER, C. B.; MARTÉN-RODRÍGUEZ, S., Reproductive assurance and the evolution of pollination specialization, **International Journal of Plant Sciences**, Chicago, v. 168, n. 2, p. 215-228, 2007;

FREITAS, C. V.; OLIVEIRA, P. E., Biologia reprodutiva de *Copaifera langsdorffii* Desf. (Leguminosae, Caesalpinioideae), **Revista Brasileira de Botânica**, São Paulo, v. 25, n. 3, p. 311-321, set. 2002;

GAMBOA-GAITÁN, M. A., Biologia reproductiva de *Eschweilera bogotensis* (Lecythidaceae), en la Cordillera Occidental de Colombia, **Caldasia**, Bogotá, v. 19, n. 3, p. 479-485, 1997;

GIBBS, P. E.; OLIVEIRA, P. E.; BIANCHI, M. B., Postzygotic control of selfing in *Hymenaea stigonocarpa* (Leguminosae-Caesalpinioideae), a bat-pollinated tree of the brazilian Cerrados, **International Journal of Plant Sciences**, Chicago, v. 160, n. 1, p.72-78, jan. 1999;

GOLBENBERG, R.; SHEPHERD, G. J., Studies on the reproductive biology of Melastomataceae in "cerrado" vegetation, **Plant Systematic and Evolution**, Heidelberg, v. 211, p. 13-29, 1998;

GRENHALL, A. M., Sapucaia nut dispersal by greater spear-nosed bats in Trinidad, **Caribbean Journal of Science**, Mayagüez, v. 5, n. 3-4, p. 167-171, set.-dez. 1965;

GRIBEL, R., Visits of *Caluromys lanatus* (Didelphidae) to flowers of *Pseudobombax tomentosum* (Bombacaceae): a probable case of pollination by marsupials in Central Brazil, **Biotropica**, Malden, v. 20, n. 4, p. 344-347, 1988;

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

GUIMARÃES, E.; STASI, L. C.; MAIMONI-RODELLA, R. C. S., Pollination Biology of *Jacaranda oxyphylla* with an Emphasis on Staminode Function, **Annals of Botany**, Chicago, v. 102, p. 699-711, 2008;

GUSSON, E.; SEBBENN, A. M.; KAGEYAMA, P. Y., Sistema de reprodução em populações de *Eschweilera ovata* (Cambess.) Miers, **Árvore**, Viçosa, MG, v. 30, n. 4, p. 491-502, 2006;

JACOBI, C. M.; del SARTO, M. C. L., Pollination of two species of *Vellozia* (Velloziaceae) from high-altitude quartzitic grasslands, Brazil, **Acta Botanica Brasilica**, São Paulo, v. 21, n. 2, p. 325-333, 2007;

JACKSON, G. C.; SALAS, J. B., Insects visitors of *Lecythis elliptica* H.B.K., **Journal of Agriculture of University of Puerto Rico**, Mayagüez, v. 49, p. 133-140, 1965;

KNUDSEN, J. T.; MORI, S. A., Floral scents and pollination in Neotropical Lecythidaceae, **Biotropica**, Malden, v. 28, n. 1, p. 42-60, 1996;

LENZA, E.; FERREIRA, J. N.; CONSOLARO, H.; AQUINO, F. G., Biologia reprodutiva de *Rourea induta* Planch. (Connaraceae), uma espécie heterostílica de Cerrado do Brasil Central, **Revista Brasileira de Botânica**, São Paulo, v. 31, n. 3, p. 389-398, jul.-set. 2008;

LEPSH-CUNHA, N.; MORI, S. A., Reproductive phenology and mating potencial in a low density tree population of *Couratari multiflora* (Lecythidaceae) in central Amazonia, **Journal of Tropical Ecology**, Winchelsea, v. 15, p. 97-121, 1999;

MARTIN, F. W., Staining and observing pollen tubes in the style by means of fluorescence, **Stain Technology**, v. 37, n. 3, p. 125-128, 1959;

MARTINS, F. Q.; BATALHA, M. A., Pollination systems and floral traits in Cerrado woody species of the Upper Taquari Region (Central Brazil), **Brazilian Journal of Biology**, São Carlos, v. 66, n. 2A, p. 543-552, 2006;

MAUÉS, M. M. Reproductive phenology and pollination of the Brazil nut tree (*Bertholletia excelsa* Humb. & Bonpl. Lecythidaceae) in Eastern Amazonia. In: KEVAN, P. & FONSECA, V. L. I. (Eds.), **Pollinating Bees – The conservation link between agriculture and nature**, 2002, Brasília: Ministério do Meio Ambiente, p. 245-254;

MONTORO, G. R.; SANTOS, M. L., Fenologia e biologia reprodutiva de *Tibouchina papyrus* (Pohl) Toledo (Melastomataceae) no Parque Estadual da Serra dos Pirineus, Goiás, **Revista de Biologia Neotropical**, Goiânia, v. 4, n. 1, p. 21-29, 2007;

MORI, S. A., Biologia da polinização em Lecythidaceae, **Acta Botanica Brasilica**, São Paulo, v. 1, n. 2 (suplemento), p. 121-124, 1988;

MORI, S. A. A família da castanha-do-Para: símbolo do Rio Negro. In: OLIVEIRA, A. A. & DALY, D. (Eds.). **Florestas do Rio Negro**. São Paulo e New York: Companhia das Letras, Universidade Paulista e The New York Botanical Garden, 2001. Cap. 2, p. 121-140;

MORI, S. A.; BOEKE, J. D. Pollination. In: S. A. Mori et al. (Eds.). **The Lecythidaceae of a Lowland Neotropical Forest: La Fumée Mountain, French Guiana**, Memoirs of the New York Botanical Garden, 1987, v. 44, p. 137-155;

MORI, S. A.; KALLUNKI, J. A., Phenology and floral biology of *Gustavia superba* (Lecythidaceae) in Central Panama, **Biotropica**, Malden, v. 8, n. 3, p. 184-192, 1976;
 MORI, S. A.; ORCHARD, J. E., Fenologia, biologia floral e evidência sobre dimorfismo fisiológico do pólen de *Lecythis pisonis* Cambess. (Lecythidaceae), **Anais da Sociedade de Botânica do Brasil**, Rio de Janeiro, v. 30, p. 109-116, 1979;

MORI, S. A.; PRANCE, G. T., Relações entre a classificação genérica de Lecythidaceae do Novo Mundo e seus polinizadores e dispersadores, **Revista Brasileira de Botânica**, São Paulo, v. 4, p. 31-37, 1981;

MORI, S. A.; PRANCE, G. T. Lecythidaceae – Part II - The Zygomorphic-flowered New World Genera (*Couroupita*, *Corythophora*, *Bertholletia*, *Couratari*, *Eschweilera* & *Lecythis*), **Flora Neotropica**, 1990, Monograph 21(II): 1-378;

MORI, S. A.; PRANCE, G. T.; BOLTEN, A. B., Additional Notes on the Floral Biology of Neotropical Lecythidaceae, **Brittonia**, Nova York, v. 30, n. 2, p. 113-130, 1978;

MORI, S. A.; SILVA, L. A. M.; SANTOS, T. S., Observações sobre a fenologia e biologia floral de *Lecythis pisonis* Cambess. (Lecythidaceae), **Revista Theobroma**, Itabuna, v. 10, n. 3, p. 103-111, 1980;

MORI, S. A.; TSOU, C. H., WU, C. C.; CRONHOLM, B.; ANDERBERG, A. A., Evolution of Lecythidaceae with an emphasis on the circumscription of Neotropical Genera: information from combined ndhF and trnL-F sequence data, **American Journal of Botany**, Saint Louis, v. 94, n. 3, p. 289-301, 2007;

NELSON, B. W.; ABSY, M. L.; BARBOSA, E. M.; PRANCE, G. T., Observations on flowers visitors to *Bertholletia excelsa* H. B. K. and *Couratari tenuicarpa* A.C. SM. (Lecythidaceae), **Acta Amazonica**, Manaus, v. 15, n. 1-2, p. 225-234, 1985;

NORONHA, M. R. P.; GOTTSBERGER, G., A polinização de *Aspilia floribunda* (Asteraceae) e *Cochlospermum regium* (Cochlospermaceae) e a relação das abelhas visitantes com outras plantas do Cerrado de Botucatu, Estado de São Paulo, **Revista Brasileira de Biologia**, São Carlos, v. 3, p. 67-77, 1980;

OLIVEIRA, P. E., Biologia floral de *Salvertia convallariodora* (Vochysiaceae): uma espécie de Cerrado polinizada por mariposas, **Revista Brasileira de Botânica**, São Paulo, v. 19, n. 1, p. 49-53, 1996;

OLIVEIRA, P.; GIBBS, P., Pollination biology and breeding systems of six *Vochysia* species (Vochysiaceae) in Central Brazil, **Journal of Tropical Ecology**, Winchelsea, v. 10, n. 4, p. 509-522, 1994;

OLIVEIRA, P. E.; GIBBS, P. E., Reproductive biology of woody plants in a Cerrado community of Central Brazil, **Flora**, Munique, v. 195, p. 311-329, 2000;

OLIVEIRA, P. E.; GIBBS, P. E. Pollination and reproductive biology in Cerrado plant communities. In: OLIVEIRA, P. E. & MARQUIS, R. J. (Eds.). **The Cerrados of Brazil: Ecology and Natural History of a Neotropical Savanna**. Nova York: Columbia University, 2002. Cap. 17, p. 329-347;

OLIVEIRA, P. E. A. M.; SAZIMA, M., Pollination biology of two species of *Kielmeyera* (Guttiferae) from Brazilian Cerrado vegetation, **Plant Systematics and Evolution**, Heidelberg, v. 172, p. 35-49, 1990;

OLIVEIRA, M. I. B.; SIGRIST, M. R., Fenologia reprodutiva, polinização e reprodução de *Dipteryx alata* Vogel (Leguminosae-Papilionoideae) em Mato Grosso do Sul, Brasil, **Revista Brasileira de Botânica**, São Paulo, v. 31, n. 2, p. 195-207, 2008;

OLIVEIRA, M. I. B.; POLIDO, C. A.; COSTA, L. C.; FAVA, W. S., Sistema reprodutivo e polinização de *Byrsonima intermedia* A. Juss. (Malpighiaceae) em Mato Grosso do Sul, Brasil, **Revista Brasileira de Biociências**, Porto Alegre, v. 5, p. 756-758, 2007;

OLIVEIRA, P. E.; GIBBS, P. E.; BARBOSA, A. A., Moth pollination of woody species in the Cerrados of Central Brazil: a case of so much owed to so few?, **Plant Systematics and Evolution**, Heidelberg, v. 245, p. 41-54, 2004;

OLIVEIRA, P. E.; GIBBS, P. E.; BARBOSA, A. A.; TALAVERA, S., Contrasting breeding systems in two *Eriotheca* (Bombacaceae) species of the Brazilian cerrados, **Plant Systematics and Evolution**, Heidelberg, v. 179, p. 207-219, 1992;

ORMOND, W. T.; PINHEIRO, M. C. B.; CASTELLS, A. R. C., A contribution to the floral biology and reproductive system of *Couroupita guianensis* Aubl. (Lecythidaceae), **Annals of Missouri Botanical Garden**, Saint Louis, v. 68, p. 514-523, 1981;

PERES, C. A., Seed predation of *Cariniana micrantha* (Lecythidaceae) by brown capuchin monkeys in Central Amazonia, **Biotropica**, Malden, v. 23, n. 3, p. 262-270, set. 1991;

PIRANI, F. R.; SANCHEZ, M.; PEDRONI, F., Fenologia de uma comunidade arbórea em cerrado sentido restrito, Barra do Garças, MT, **Acta Botanica Brasilica**, São Paulo, v. 23, n. 9, p. 1096-1109, 2009;

PRANCE, G. T., The pollination and androphore structure of some Amazonian Lecythidaceae, **Biotropica**, Malden, v. 8, n. 4, p. 235-241, 1976;

PRANCE, G. T.; MORI, S. A. Lecythidaceae. In: KUBITZKI, K. (Ed.). **The Families and Genera of Vascular Plants**, 2004. Nova York: Springer-Verlag, p. 221-232;

PRANCE, G. T.; IDROBO, J. M.; CASTANHO, O. V. M., Mecanismos de polinización de *Eschweilera garagarae* Pittier en El Choco, Colombia, **Mutisia (Acta Botanica Colombiana)**, Bogotá, v. 60, p. 1-7, 1983;

RADFORD, A. E.; DICKINSON, W. C.; MASSEY J. R.; BELL, C. R., **Vascular plant systematics**, New York: Harper & Row, 1974;

RAJU, A. J. S; RAO, S. P.; EZRADANAM, V., Pollination by bats and passerine birds in a dry season blooming tree species, *Careya arborea* in the Eastern Ghats, **Current Science**, Bangalore, v. 86, n. 4, p. 509-511, 2004;

RICHARDS, A. J. **Plant Breeding Systems**. Londres: The University Press, Cambridge, 2ª edição, 1997;

SARAIVA, L. C.; CESAR, O.; MONTEIRO, R., Biologia da polinização e sistema de reprodução de *Styrax camporum* Pohl e *S. ferrugineus* Ness ET Mart. (Styracaceae), **Revista Brasileira de Botânica**, São Paulo, v. 11, p. 71-80, 1988;

SARAIVA, L. C.; CESAR, O.; MONTEIRO, R., Breeding systems of shrubs and trees of a Brazilian Savanna, **Arquivos de Biologia e Tecnologia**, Curitiba, v. 39, n. 4, p. 751-763, 1996;

SAZIMA, M.; SAZIMA, I., Quiropterofilia em *Lafoensia pacari* St. Hil. (Lythraceae), na Serra do Cipó, Minas Gerais, **Ciência e Cultura**, Campinas, v. 27, n. 4, p. 405-416, 1975;

SAZIMA, M.; FABIÁN, M. E.; SAZIMA, I., Polinização de *Luehea speciosa* (Tiliaceae) por *Glossophaga soricina* (Chiroptera, Phyllostomidae), **Revista Brasileira de Biologia**, São Carlos, v. 42, n. 3, p. 505-513, 1982;

SILBERBAUER-GOTTSBERGER, I.; GOTTSBERGER, G., A polinização das plantas do Cerrado, **Revista Brasileira de Biologia**, São Carlos, v. 48, n. 4, p. 651-663, 1988;

SILVA JÚNIOR, M. C., **100 Árvores do Cerrado: Guia de Campo**, Brasília, 2005;
TSOU, C. H.; MORI, S. A., Floral organogenesis and floral evolution of the Lecythidoideae (Lecythidaceae), **American Journal of Botany**, Saint Louis, v. 94, n. 5, p. 716-736, 2007;
WASER, N. M.; CHITTKA, L.; PRICE, M. V.; WILLIAMS, N. M.; OLLERTON, J., Generalization in pollination systems, and why it matters, **Ecology**, Durham, v. 77, n. 4, p. 1043-1060, 1996;

YARSICK, S.; ENRECH, N. X.; RAMIREZ, N.; AGOSTINI, G., Notes on the Floral Biology of *Couroupita guianensis* Aubl. (Lecythidaceae), **Annals of the Missouri Botanical Garden**, Saint Louis, v. 73, n. 1, p. 99-101, 1986.