

Ary G Silva¹

Relações entre plantas e polinizadores - uma abordagem para o cerrado em comparação com outras formações vegetais

Plant-pollinator relationships – an approach to cerrado in comparison to other vegetation types

Resumo Em sua definição mais ampla, o cerrado ocupa cerca de um quinto do território do Brasil, com uma área central e projeções periféricas que fazem com que ele estabeleça limites com outras formações vegetais, como a floresta amazônica, a caatinga e a floresta atlântica. Considerando a importância deste bioma, este trabalho pretendeu realizar uma prospecção sobre serviços de polinização no cerrado, objetivando compará-los com os de outras formações vegetais vizinhas. As fontes bibliográficas selecionadas atendem aos dois elementos básicos envolvidos nesse tipo de interação: os recursos florais efetivamente disponíveis para os consumidores, usando elementos florísticos como indicativos, e os possíveis consumidores presentes no cerrado. A flora do cerrado apresenta uma característica marcadamente melitófila, mesmo considerando escassez de informação para o estrato herbáceo. Para tratar os dados sobre os diversos tipos de recursos florais na dinâmica da comunidade, torna-se necessária uma avaliação ampla o bastante para considerar o dinamismo fenológico das espécies, tanto vegetais como animais, principalmente pelo fato desse dinamismo pressionar para o ajustamento dos ciclos de vida dos organismos envolvidos nessa interação.

Palavras-chave recursos florais, interações animal-plantas, caatinga, floresta atlântica, floresta amazônica.

Abstract On its widest acceptance, cerrado fills near one fifth of Brazilian total territory with a core area, and peripheral projections with boundaries with some other vegetation types, such as the Amazonian Forest, the caatinga and the Atlantic Forest. Considering the importance of this biome, this paper intended to prospect on pollination services from cerrado, aiming to compare them with those ones from its vegetation neighborhood. The literature selected attempted to the basic elements of this kind of interaction: the floral resources that are effectively

available for consumers, based on floristic indicatives, and the diversity of consumers that occur in cerrado. The flora of cerrado has a strong mellitophilic characteristic, even considering the lack of information about the herbaceous vegetation component. The analysis of the available data on the different types of floral resources on community dynamics, demands an evaluation wide enough to consider the phenological dynamics of both animal and plant, mainly by the fact that this dynamism may force the adjustment of the life cycle of the organisms involved in this kind of interaction.

Key-words floral resources; animal-plant interactions, caatinga, atlantic forest, Amazonian forest.

Introdução

As interações mutualísticas entre plantas e animais que têm a flor como sítio ecológico, não diferem, essencialmente, do processo antagonista de herbivoria. Em ambos os casos, os animais envolvidos são consumidores em busca de algum tipo de recurso (Weis & Campbell, 1992) que pode ser bastante diversificado em sua natureza.

Em meio à gama de recursos exploráveis numa flor, tecidos florais ou de inflorescências podem ser utilizados para alimentação de larvas de insetos cujos adultos polinizam a flor que usam para realizar a oviposição, como em uma espécie de *Siparuna* (Monimiaceae) na qual a flor é galhada pelo díptero que a poliniza (Feil, 1992).

No gênero *Ficus* (Moraceae), este tipo de relação chega a uma especialização bem mais refinada. As diversas espécies exercem forte pressão morfométrica sobre as vespas que as polinizam, levando a uma relação de especificidade restrita no processo de polinização. A seleção do polinizador específico envolve desde limitação de tamanho da vespa que atravessa o ostíolo de entrada do sicônio, até a relação de comprimento entre seu aparelho ovipositor e do estilete das flores femininas. Disto dependerá o desenvolvimento

¹Escola Superior São Francisco de Assis (ESFA), Rua Bernardino Monteiro 700, Santa Teresa, ES, 29650-000. E-mail: arygomes@esfa.edu.br

como galígenas ou reprodutivas, caso seu estilete seja curto ou longo, respectivamente, determinando a possibilidade de postura de ovos no interior do óvulo da flor (Barth, 1985).

O comprometimento de tecidos florais, acarretando danos aos verticilos, tende a ser diminuído, à medida em que ocorre uma diversificação de recursos, sejam eles nutricionais ou não. Entre coleópteros polinizadores, por exemplo, há desde os que se alimentam de partes florais, até os que usam pólen e néctar (Irvine & Armstrong, 1990). Além de recursos alimentares, a oferta de substâncias como óleos voláteis, resinas, ou até mesmo locais para acasalamento ou dormitório, podem ser explorados por grupos de consumidores (Gottsberger, 1977; Gottsberger & Amaral, 1984; Prance, 1985; Simpson & Neff, 1983). Entre os consumidores, por sua vez, há os que usam exclusivamente de recursos calóricos para a própria alimentação. Outros utilizam esses recursos não só para sua própria nutrição, mas também para a alimentação de sua prole. Em ambos os grupos, o grau de espacialização pode variar bastante, havendo desde os que têm seus ciclos biológicos estritamente dependentes de pólen ou néctar para atender suas necessidades hidro-eletrolíticas, de carbono e de nitrogênio, bem como aqueles que precisam, obrigatoriamente, complementar sua dieta com outros recursos nitrogenados (Simpson & Neff, 1983; Dobat, 1985; Sick, 1988; Findley, 1993).

Trazendo esse elenco de interações para o contexto dos serviços de polinização em uma comunidade, para as espécies vegetais, fica delineada uma série de possibilidades para o fluxo gênico, decorrente da polinização. Sendo assim, a garantia de incremento do fluxo gênico é dependente da capacidade dessas espécies vegetais levarem os exploradores de seus recursos a ter sua demanda satisfeita o suficiente para que se mantenham forrageando na comunidade (Waddington, 1983).

Esta prospecção sobre serviços de polinização no cerrado, objetivando compará-los com os de outras formações vegetais, pretende levantar fontes bibliográficas que atendam, fundamentalmente, aos dois elementos básicos envolvidos nesse tipo de interação: os recursos efetivamente disponíveis para os consumidores, usando elementos florísticos como indicativos e os possíveis consumidores presentes no cerrado.

O cerrado como formação vegetal

Em sua definição mais ampla, o cerrado ocupa uma área aproximada de 2 milhões de km². Ocupa cerca de um quinto do território do Brasil, com uma área central – *core* – que abrange todo o estado de Goiás e boa parte de

Tocantins, oeste da Bahia e Minas Gerais e leste e sudeste de Mato Grosso. Há também projeções periféricas para o sul dos Estados Rondônia e Maranhão, sudoeste de Mato Grosso do sul e do sudeste de São Paulo (Gibbs *et al.*, 1983).

O cerrado *sensu lato* apresenta grande variação de estrutura e composição florística, produto da interação entre solo, clima e topografia. Os tipos fisionômicos englobados pela amplitude dessa definição produzem um gradiente de densidade e altura, variando desde matas mais ou menos fechadas, até campos abertos (Oliveira-Filho *et al.*, 1989).

Apesar de contínuo, esse gradiente tem sido usualmente classificado em 4 tipos estruturais (Coutinho, 1978; Eiten, 1972; Goodland, 1971):

- cerrado, uma mata densa, com dossel mais ou menos fechado;
- cerrado, *sensu stricto*, formação arbustivo-arbórea, de troncos retorcidos;
- campo cerrado, formação arbustiva mais aberta, com árvores esparsas e
- campo cujo, formação com estrato herbáceo graminóide com arbustos retorcidos.

Esses 4 tipos estruturais, localizados em substratos de maior drenagem, podem estar permeados por regiões de solos mais encharcados, onde se localizam as veredas, ou ainda, por vales onde se alojam as matas de galeria (Oliveira-Filho *et al.*, 1989). Na região em que o cerrado ocorre, o clima é tropical, com temperaturas médias anuais entre 20 e 26° C, com uma precipitação pluviométrica anual de 750 a 2.000 mm, apresentando uma estação seca e outra chuvosa bem demarcadas (Eiten, 1972).

Uma análise inicialmente exploratória de recursos florais numa formação como essa precisa apoiar-se, primeiro, na avaliação qualitativa de sua composição florística e, segundo, nas relações quantitativas entre os indivíduos, as quais levem, a estimar quantidades dos recursos disponíveis após o início das respectivas floradas.

Após a seqüência de simpósios sobre cerrado, uma expectativa entre 700 e 800 espécies foi estabelecida para a sua flora arbustivo-arbórea (Heringer *et al.* 1977; Ratter, 1986; Ratter & Dargie, 1992). A essas poderiam ser adicionadas outras 331 espécies entre herbáceo-arbustivas, gramíneas, palmeiras, parasitas e orquídeas (Heringer *et al.*, 1977), sem ainda levar em consideração as matas de galeria. Ratter (1986) chega a estimar, para o estrato herbáceo, um número de espécies duas a três vezes maior que a do arbustivo-arbóreo.

Desde então, pouco ou nenhum avanço foi feito em relação à composição florística do estrato herbáceo, onde se concentram, possivelmente, alguns recursos florais

explorados por consumidores mais especialistas. Os dados florísticos continuam ainda disponíveis apenas para o estrato arbustivo-arbóreo, do qual serão utilizados os referenciais de comparação com outras formações vegetais, igualmente descritas pela composição florística de seus elementos arbustivo-arbóreo.

Castro (1994) ao listar as espécies de mata de galeria junto com as arbustivo-arbóreas de cerrado, chega a estabelecer uma expectativa mínima de 1.050 espécies. À medida em que cresce a expectativa de diversidade de espécies para a flora do cerrado, fica de fato patente a impossibilidade de qualquer estrutura espacial ou de abundância comportar toda essa diversidade (Ratter & Dargie, 1992).

Isso se expressa tanto para os dados levantados por Castro (1987, 1994), para a escala territorial do cerrado, como para escalas menores (Ratter, et al., 1988). Além disto, ainda há gradientes de variação em composição que se encontram descritos para o cerrado, já em área mínima de 1 há (Gibbs et al., 1989). Por tudo isso, fica constatado que o cerrado é uma formação anisotrópica em qualquer nível de sua constituição, devendo ser tratado com as particularizações exigidas em cada posição geográfica.

Diante dessa diversificação florística, qualquer projeção quantitativa que venha a ser feita para essa comunidade vai estar sujeita às respectivas flutuações qualitativas da flora, determinando então a disponibilidade de recursos florais.

Recursos florais do cerrado, pólen, néctar e óleos

A partir da lista de 1.050 espécies lenhosas do cerrado e matas de galeria associadas, levantada por Castro (1994), quando se analisa ao nível hierárquico de gênero, as afinidades taxonômicas permitem estabelecer uma expectativa probabilística sobre a natureza dos recursos disponíveis, bom como tipos de restrições morfológicas que estariam limitando o acesso a elas (Barroso et al., 1978, Barroso et al., 1984, Barroso et al., 1986; Cronquist, 1981; Knuth, 1895-1905; Buchmann, 1983, Buchmann, 1987).

Nesse exercício, quando se atribui apenas o pólen como recurso, não foi considerada a possibilidade de haver nectários ou elaióforos não estruturados, secretando ao nível estigmático, e que eventualmente possam ser utilizados por moscas, coleópteros ou outros pequenos insetos.

Mantendo em princípio, este ponto de vista exploratório, entre as 1.050 espécies que constam do

referido levantamento, 226 (21,5%) possuem flores não muito maiores que 5mm de tamanho, o que tende a restringir a exploração de seus recursos a pequenos insetos, se algum tipo de animal carrear o pólen. Dentre essas espécies de flores muito pequenas, 33 (3,1%) possuem apenas o pólen como recurso e, entre elas, poderiam estar a maioria das espécies polinizadas pelo vento. O néctar está presente, além do pólen, em 193 espécies (18,4%), para as quais moscas, abelhas tanto de língua curta como longa, ou mesmo borboletas, podem ser incluídas entre consumidores.

Esta classe de tamanho inclui, por outro lado, as espécies de *Ficus* (Moraceae) cujas relações de polinização com vespas são bastante especializadas. Além deste caso, ainda há as espécies de Clusiaceae, Flacourtiaceae, Menispermaceae e Myrsinaceae que são capazes de, no mínimo, interagir com animais olfativamente orientados, uma vez que eliminam odor. Assim, a probabilidade de anemofilia ficaria reduzida, substancialmente para 13 espécies (1,2%) da flora lenhosa do cerrado.

As demais 824 espécies (78,5%) possuem flores com tamanho superior a 10mm e podem ser utilizadas por uma diversidade de visitantes, desde que atendidas as restrições morfológicas à exploração de cada recurso. Entre elas, 25 espécies (24,3%), a exceção de uma espécie de *Clethra* (Clethraceae), todas têm flores patentes e só possuem pólen como recurso, sendo que em 100 espécies (9,5%) as anteras são poricidas ou, no caso de *Ternstroemia* (Theaceae), funcionam como tal (Bittrich et al., 1983).

Essa restrição morfológica representa um fato importante, uma vez que demanda um comportamento especializado, mais comumente ligado a abelhas visitantes, e que pode variar desde a ordenha das teças da antera, utilizando-se de mandíbulas ou deslizamento de pernas, até a produção de determinadas frequências vibratórias, pela contração muito rápida e contínua dos músculos de vôo (Buchmann, 1983). Apesar de isso ser uma especialização dos visitantes, a capacidade de vibrar em bastante difundida entre Anthophoridae e Apidae, cujas espécies podem, inclusive, utilizar este método de coleta de pólen, facultativa ou obrigatoriamente, para coleta em flores de anteras rimosas (Buchmann, 1985).

As demais 569 espécies (54,2%) possuem óleos fixos ou néctar como recurso, além do pólen. Entre essas, 107 (10,1%) possuem corola patente e 129 (12,3%) são cupuliformes pelo fato do cálice ou do hipano produzirem algum tipo de tubo mais alargado. Há outras 96 espécies (9,1%) que tem a corola formando um tubo largo e nas demais 284 (27,0%), a corola forma um tubo estreito. Há outras restrições, tanto morfológicas como funcionais, que precisam ser levantadas. Com os dados disponíveis,

contudo, podem ser destacados dois grupos com características mais peculiares.

O primeiro deles, compreende 53 espécies (5,0%) de flores que tem óleos fixos como recursos, entre as quais 4 espécies (0,4%) têm anteras poricidas. Para este grupo, as abelhas visitantes apresentam especializações, tanto morfológicas como comportamentais, apropriadas à coleta do óleo que, por sua vez, é componente essencial ao desenvolvimento das respectivas. Tais abelhas são capazes tanto de produzir vibração, como de “ordenhar” anteras poricidas, tornando-as capazes de acessar o pólen nestes casos (Vogel, 1974; Buchmann, 1983).

Um outro caso particular consiste das 5 espécies (0,5%) com flores tubulosas que apresentam anteras poricidas. Essas espécies se particularizam pelo das anteras não serem disponíveis ao contato direto com os visitantes. Sem os dados experimentais de sua polinização, não se pode precisar os limites que elas possam estabelecer à coleta de pólen.

Duas alternativas são, entretanto, possíveis. Como se tratam de flores urceoladas, a própria corola pode funcionar como um sistema receptor de vibração, conforme observado por Bittrich et al. (1993) para duas espécies de *Ternstroemia* (Theaceae), caracterizando um processo de transferência de função (cf. Córner, 1958). Uma outra, é a liberação de pólen em nuvem pela compressão das anteras, conforme observado por Buzato (1990) em flores de *Mendoncia* (Acanthaceae) e por Sazima et al. (1993) para *Cyphomandra* (Solanaceae).

Uma categoria morfológica dentro das flores de corola patente engloba 129 espécies (12,3%) cujo cálice ou o hipanto são capazes de produzir um tubo bem largo, em forma de taça ou copo, onde pode haver acúmulo de néctar, como em Bombacaceae. Embora outras estruturas possam assumir essa função tubular, foi preferível enfatizar esta categoria, inclusa entre as corolas patentes, pelo fato dela englobar as espécies quiropterófilas já estudadas para o cerrado.

Outra restrição morfológica importante ao acesso aos recursos florais em flores tubulosas, consiste na presença de “guias de língua”, orifícios bem estreitos que podem ser atravessados apenas pela língua ou por probóscide de insetos. Precisar sua ocorrência entre espécies levantadas, entretanto, demandaria uma análise bem mais apurada de material botânico.

Há outros recursos como as gomas, resinas e óleos voláteis que, por sua vez, podem ter relações ecológicas bastante estreitas com a história natural dos animais que os utilizam. Óleos voláteis, por exemplo, são intimamente associados a machos de abelhas da tribo Euglossini (Williams & Whitten, 1983), nos processos de marcação terri-

torial e acasalamento. Resinas são coletadas por Euglossini e Meliponinae para a construção de ninhos (Armbruster, 1984). Entre as espécies lenhosas do cerrado, sem uma busca de campo, não foi possível associar tais produtos às flores disponíveis, baseando-se apenas na prospecção em literatura. Roubik (1989) relata, entretanto, que tais produtos podem ser facilmente coletados de partes vegetais de plantas, sendo que várias espécies de Euglossini podem ainda coletar resinas e voláteis de troncos de árvores caídas, Isto amplia mais a gama de recursos disponíveis, capazes de manter os consumidores na área de cerrado.

Não se pode deixar de ponderar o peso que o estrato herbáceo possa desempenhar nessa oferta, bem como as epífitas presentes nas matas de galeria. Em ambos os casos, o conhecimento disponível dessa flora é bastante insipiente e, ainda que não o fosse, seriam limitados na comparação do cerrado com outros ecossistemas, com os quais estão igualmente descritos em relação aos componentes lenhosos arbustivo-arbóreos.

Para inserir, portanto, os dados sobre os diversos tipos de recursos na dinâmica da comunidade, torna-se necessária uma avaliação ampla o bastante para considerar o dinamismo fenológico das espécies, tanto vegetais como animais. Principalmente, pelo fato desse dinamismo pressionar para o ajustamento de vida dos organismos envolvidos nessa interação.

Polinizadores potenciais para o cerrado

A seqüência de simpósios sobre cerrado não provocou um número de iniciativas de levantamento de sua fauna na mesma proporção de abrangência dos trabalhos florísticos. Se as lacunas sobre os dados botânicos são grandes, entre animais elas são maiores ainda, principalmente para lepidópteros e esfingídeos, espécies importantes para explorar flores com corola tubular ou calcarada em tubo muito fino e longo.

Num dos primeiros tratamentos de cunho zoogeográfico, Sick (1965) apontou a dificuldade de estabelecer o conceito de uma fauna endêmica típica de cerrado, uma vez que era grande o número de espécies de ampla distribuição geográfica, com ciclos de vida associados, principalmente, aos ecossistemas periféricos ao cerrado. Nesse trabalho, o referido autor trata da avifauna, apontando entre eles, os indicativos de endemismos para o cerrado. No que diz respeito a visitantes florais, incluem três espécies de beija-flores (trochilidae): *Augastes scutatus*, *A. lumachellus* e *Heliactin bilophun*.

Tratando-se, entretanto, da flora arbustivo-arbórea do cerrado, entomófila em não menos que 70% de suas espécies, os estudos de polinização, ao nível comunitário, devem se ressentir da escassez de dados e, às vezes, lacunas de levantamento de alguns grupos de entomofauna.

Dípteros, por exemplo, quando relacionados à polinização, são citados ao nível de família. Tais referências indicam espécies de Syrphidae, Muscidae e Tabanidae. Coleópteros que visitam flores, a não ser as espécies que polinizam *Annona* (Annonaceae) quando são citados, também é comum a indicação ao nível de família ou subfamília (Silberbauer-Gottsberger & Gottsberger, 1988; Gottsberger, 1989; Oliveira, 1991).

Para vespas de cerrado, Raw (1992) elaborou uma lista de espécies coloniais que nidificam nas áreas de transição entre cerrado e a mata, agrupando as espécies quanto aos locais de caça, não tendo se proposto a registrar a utilização de cursos florais.

Considerando, então, a ocorrência de aves, desde Sick (1965) não foram publicados novos levantamentos e, os possíveis visitantes florais, ainda só podem ser indicados pela inferência de observação pessoais de ornitólogos e/ou coletas em áreas adjacentes (Sick, 1988; Grantsau, 1989).

No cerrado, duas famílias de aves, Trochilidae e Coerebidae, podem ter espécies que incluem o néctar em sua dieta como um recurso de expressiva importância. Em ambos os casos, há uma complementação alimentar com ingestão de insetos e, para Coerebidae, são incluídos ainda frutos e sementes. Em ambas as famílias, as espécies que podem ser observadas no cerrado são dependentes de formações florestais para se estabelecerem e nidificarem, chegando ao cerrado em decorrência de vôos de forrageamento (Sick, 1988; Grantsau, 1989).

Coerebidae tem espécies nectarívoras representantes dos gêneros *Coereba*, *Conirostrum*, *Cyanerpes* e *Dacnis* (Sick, 1988). Trochilidae está representada por espécies mais generalistas dos gêneros *Anthracothorax*, *Amazilia*, *Aphantochroa*, *Calliphlox*, *Campylopterus*, *Chysolampis*, *Colibri*, *Eupetomena*, *Heliactin*, *Hylocharis*, *Lophornis*, *Phaetornis*, *Polytmus* e *Thalurania* (Grantsau, 1989).

Os grupos de visitantes florais que dispõe de pelo menos um levantamento em área de cerrado ou próxima a ele, associados a dados ecológicos e comportamentais, englobam abelhas e morcegos. Serão esses dois grupos, portanto, usados como indicadores para uma primeira análise do cerrado em comparação com outras formações vegetais.

As abelhas

Em meio às espécies lenhosas do cerrado um mínimo de 34% das espécies, incluindo as flores de óleos fixos, as de pólen com ou sem anteras poricidas e as de néctar, devem ser melitófilas. Em 20,3% das espécies com flores muito pequenas, estão as probabilidades de polinização por pequenos insetos. Excluindo-se 1,2% de espécies virtualmente anemófilas, os demais 44,4%, onde estão as flores cupuliformes e de tubo estreito são disputados entre abelhas, borboletas, esfingídeos e morcegos.

Como as abelhas podem se estender tanto para as flores pequenas como para as cupuliformes e tubulosas, elas podem ultrapassar os 50% de casos de polinização, imprimindo uma característica predominantemente melitófila ao cerrado, num processo em que o pólen deve ser ativamente coletado apenas nas flores que só têm o pólen como recurso.

Para um grupo tão importante de visitantes florais, Camargo & Mazucato (1986) levantaram 212 espécies de abelhas em Ribeirão Preto. Os próprios autores ressaltavam que a área levantada apresentava drásticas perturbações antrópicas, incluindo plantio de cana e produção de açúcar. Além disso, é único levantamento disponível para um ponto, ainda que periférico próximo ao cerrado.

Entre as famílias de abelha de Ribeirão Preto, 34,4% incluem as de língua curta (*sensu* Michener, 1979), distribuídas entre Colletidae (3,3%), Oxaeidae (0,5%), Andrenidae (3,7%) e Halictidae (26,9%). Os outros 65,6% englobam as espécies com língua longa (*sensu* Michener, 1979), distribuídos entre as famílias Megachilidae (26,9%), Anthophoridae (36,8) e Apidae (1,8%).

Em Colletidae, todas as espécies são solitárias. As do gênero *Hylaeus* (Hylaeinae) nidificam em troncos ocos. Os gêneros *Tetraglossula*, *Colletes* e *Eulonchopria* nidificam no solo, assim como o fazem todas as espécies de Oxaeidae e Andrenidae, também solitárias (Duffield et al. 1984).

Todos os gêneros de Halictidae encontrados incluem-se na subfamília Halictinae, um grupo em que um comportamento social primitivo evoluiu em diversos pontos entre suas espécies, produzindo todo um gradiente de sociabilidade entre elas. Podem nidificar em troncos ou no solo (Duffield et al. 1984).

As espécies de Megachilidae são solitárias que se utilizam de folhas e fragmentos vegetais ou resinas para construir seus alvéolos de oviposição, podendo nidificar em troncos ou ramos, cavidades já construídas, ou fazer alvéolos misturando terra com saliva ou resina.

Anthophoridae é um grupo bastante diverso que inclui

a maioria das abelhas de grande porte, havendo espécies solitárias e para-sociais. Suas espécies podem nidificar no solo ou em troncos de madeira e, de uma maneira geral, as fêmeas, quando coletam pólen ativamente, o fazem por vibração, independentemente do tipo de antera.

A família Apidae está representada pelas subfamílias Bombinae e Meliponinae. As espécies de Bombinae estão distribuídas entre os gêneros de abelhas que podem ser solitárias ou comunais, da tribo Euglossini, havendo também as eussociais da tribo Bombini, representada pelo gênero *Bombus* que pode ser acrescido ao levantamento de Camargo & Mazucato (1986), por já ter sido citado entre visitantes florais do cerrado (Silbebauer-Gottsberger, 1988). Os representantes de Meliponinae são todos eussociais e independentes do solo quanto ao substrato de nidificação (Duffield et al., 1984; Roubik, 1989).

O grau de sociabilidade, bem como a forma e substrato de nidificação das espécies levantadas, produzem conseqüências importantes para sua fenologia, o que determina, por sua vez, o dimensionamento da abundância de indivíduos em suas respectivas populações.

Em termos de abundância, as populações de espécies eussociais de Apidae (Bombini e Meliponinae), bem como de espécies semi-sociais de Anthophoridae (Xylocopinae), tendem a oferecer um número praticamente constante de indivíduos, ao longo do ano. A existência de diapausa reprodutiva em adultos de Xylocopinae pode levar a ocorrer de uma a quatro gerações, num ciclo anual. Espécies para-sociais comunais, como as de Euglossini (Apidae: Bombinae), bem como as solitárias e, principalmente as que nidificam no solo, estão sujeitas a flutuações sazonais na população, onde o tempo de desenvolvimento larvar, ou a existência de algum processo de quiescência ou diapausa, em alguma etapa do ciclo de vida o inseto, vão determinar sua densidade no ambiente (Roubik, 1989).

Megachile rotundata, por exemplo, aclimatada na França, sofre hibernação pelo tempo em que seus casulos (pupa) estiverem expostos a temperaturas entre 5 a 10° C. Incubados assim por seis meses, quando expostas a temperaturas de 29° C, em vinte dias completaram o ciclo e, à temperatura ambiente, nos seis outros meses produziu duas gerações (Tasei, 1984).

A temperatura não parece ser o único fator capaz de provocar dormência numa dada fase do desenvolvimento dessas abelhas que nidificam no solo. Nos alvéolos, onde os mecanismos de regulação de gases que ainda não são bem claros há, com certeza, necessidade de manter uma umidade relativa em 100% para o perfeito desenvolvimento larvar.

Para *Centris* e *Epicharis* que nidificam em áreas

periodicamente alagáveis, há necessidade, inclusive, de construir alvéolos de forma que possa ser evitada a inundação. Para esses gêneros, bem como outros da subfamília Anthophorinae, e eclosão de adultos tende a acontecer no final da estação chuvosa, permanecendo ativos ao longo da estação seca. Há relatos, entretanto, de raças geográficas em espécies desse grupo, ocorrentes em regiões tropicais que se mantêm ativas em flores, ao longo de todo o ano (Roubik, 1989).

Se for considerada esta sazonalidade de abundância para as abelhas que nidificam no solo, a fenologia nas espécies tropicais que eclodem principalmente na estação seca reflete uma tendência exatamente oposta as nidificantes de solo em áreas xéricas das regiões temperadas (Linsley, 1958; Roubik, 1989).

Há poucos esforços no sentido de elucidar a influência que fatores físicos como temperatura, radiação, umidade ou fotoperíodo, ou ainda determinar o grau de participação de uma combinação de eventos meteorológicos, na quebra de diapausa ou na emergência de adultos, em abelhas tropicais.

Partindo da premissa de que os alvéolos das abelhas que nidificam no solo, partilham do mesmo substrato que o sistema radicular das plantas das quais se utilizam, Roubik (1989) considera a possibilidade de modificações no solo, promotoras ou conseqüentes à indução da floração, podem promover também, a empupação ou a eclosão de adultos. Fundamenta esta idéia no fato de, apesar da eclosão de dar em épocas opostas, consideradas as regiões temperadas e tropicais, em ambas há a sincronia da saída de adultos com os picos de floração.

Os morcegos

Estão disponíveis dados relativos a dois levantamentos de espécies de quirópteros, com coletas feitas na área de cerrado. Um deles, apresentado por Willig (1985), e um outro, apresentado por Medellín & Redford (1992). Em nenhuma deles, entretanto, foi objetivo dos autores relacionar as espécies levantadas a casos de polinização.

Willig (1985) fornece informações importantes sobre episódios reprodutivos em espécies coletadas em áreas de caatinga e de cerrado próximas uma da outra. Medellín & Redford (1992) fornecem, além da lista de espécies, dados sobre dieta dos animais bem como sobre seu papel ecológico, de uma maneira mais geral. Como são poucos os estudos de caso de quiropterofilia realizados no cerrado, os indicativos de espécies de morcegos que possam estar

envolvidas foram obtidos a partir dos dados de uma revisão sobre o assunto realizada por Dobat (1985).

Além dessa revisão, foram consideradas as informações de Medellín & Redford (1992), obtidas pela comprovação, no mínimo, da presença de pólen no corpo dos morcegos capturados. As espécies citadas como polívoras e nectarívoras são *Anoura caudifer*, *Anoura geoffroyi*, *Glossophaga soricina*, *Lanchohylla dekeyseri*, *Phyllostomus discolor* e *Phyllostomus hastatus*.

Dessas cinco espécies, as do gênero *Anoura* são algumas vezes tratadas como frugívoras que se utilizam de néctar, segundo Sazina (1976), que também faz referências a *Carolina perspicillata* e *Vampyrops lineatus* entre as frugívoras que podem se alimentar de néctar. O referido autor ressalva ainda, a possibilidade de *Chiroderma doriae* e *Chiroderma vilossum*, ambas as espécies frugívoras também citadas como tal para o cerrado por Medellín & Redford (1992), poderem incluir o néctar em sua dieta, uma característica que pode ser comum a muitos, se não à maioria da subfamília Stenodermatinae.

Findley (1993) refere-se às espécies de *Phyllostomus* que bebem néctar como onívoras e Dobat (1985) reitera o hábito frugívoro em *Anoura*, outro nectarívoro. Ao mesmo tempo, inclui *Artibeus lituratus*, *Carollia perspicillata* e *Stunira lilium*, espécies tratadas por Medellín & Redford (1992) apenas como frugívoros, entre aquelas que utilizam o néctar para se alimentar.

Ao estudar o padrão de forrageamento e a partilha de recursos de sete espécies de morcegos de uma floresta tropical sazonal, Heithaus et al. (1975) verificaram que a preferência daquelas espécies por frutos alternava em correlação positiva com a disponibilidade de flores, sendo essa preferência deslocada para flores na estação seca e para frutos na estação chuvosa.

Da análise do conteúdo gástrico e da ocorrência de pólen na pele dos morcegos, os referidos autores demonstraram que *P. discolor* foi o único que não apresentou sementes em seu conteúdo gástrico, tendo sido curiosamente, encontrado nele, mais resíduos de pólen do que em *G. soricina*, reforçando a idéia de que *P. discolor* é nectarívoro. Para as demais espécies, das quais a que apresentou mais características de frugívora foi *C. perspicillata*, todas elas, a saber, as que são comuns com o cerrado, *A. lituratus*, *C. perspicillata*, *G. soricina* e *S. lilium* podem alternar sua preferência entre flores e frutos, em função da sazonalidade da oferta.

Fleming (1992) reitera o tratamento de *Phyllostomus* como nectarívoro. Estudando as adaptações florais à polinização por morcegos glossofagíneos, Helversen (1993) separa, entretanto, as espécies centro e sul-americanas que visitam flores, pertencentes à família

Phyllostomidae, em frugívoros primários, para Stenodermatinae e Carolinae, nectarívoros primários, para Glossophaginae e grandes morcegos onívoros, para Phyllostominae. O referido autor cita para o gênero *Phyllostomus*, observações pessoais em que *P. hastatus* foi visto caçando glossofagíneos menores enquanto realizava sua busca por flores.

Estudos sobre variações sazonais das estruturas de abundâncias de qualquer grupo animal no cerrado, ainda correspondem a um campo bastante aberto a investigações. Nem mesmo os dois grupos de visitantes florais, tomados aqui como indicativos, foram tratados além de levantamentos taxonômicos ou ciclos reprodutivos e informações interessantes podem surgir em consequência da produção desses dados.

Correlações fenológicas de plantas e animais

Os aspectos ecológicos aqui abordados para os grupos visitantes florais, utilizando como indicadores para o cerrado, são de âmbito bastante geral e servem apenas a considerações exploratórias. Certamente há particularidades cujas respectivas importâncias precisam ser também avaliadas, principalmente para melhorar a compreensão das pressões que atuam sobre o ajustamento dos ciclos biológicos.

A superfamília Apoidea, por exemplo, que engloba todas as espécies de abelhas que, de uma maneira geral, são dependentes de pólen como suprimento de nitrogênio para desenvolvimento das larvas. A partir daí já se separam duas grandes guildas de abelhas, machos e fêmeas, com objetos de exploração bem diferenciados. A coleta de pólen é feita apenas pelas fêmeas de abelhas solitárias e parasociais, ou pelas operárias de espécies eussociais. Néctar e óleo fixos são os suprimentos calóricos das larvas daquelas espécies, sendo também recursos coletados por fêmeas. A manutenção calórica de adultos é feita à base do néctar ou diretamente, como nas abelhas solitárias e para-sociais, ou depois de algum processamento, como nas eussociais (Roubik, 1989).

Machos de Euglossini coletam óleos voláteis de flores que são utilizados, pelo menos no processo de acasalamento ou marcação territorial. Além dos recursos nutricionais, a coleta de resinas, gomas e ceras, atribuídas a fêmea e operárias é importante pelo fato desses materiais serem empregados na construção de ninhos, colônias e alvéolos (Roubik, 1989, Williams & Whitten, 1983).

Considerando as ligações mais ou menos estreitas dessas espécies com um determinado tipo de recurso, essa

primeira compartimentalização de exploração, associada a aspectos fenológicos das abelhas envolvidas e capazes de influenciar o tamanho de suas respectivas populações, vão interagir expressivamente com os diversos padrões de floração.

Heithaus (1979 a,b), estudando uma mata seca semidescídua, assinalou efeitos sazonais sobre a abundância de Megachilidae, as quais preponderam em atividade, na estação seca, enquanto para Halictidae, ativas tanto na estação seca como na úmida, esse efeito sazonal não foi perceptível. As poucas Adrenidae e Colletidae, encontradas naquela mata seca, foram mais abundantes na estação úmida.

Embora dados ecológicos sobre as espécies de Apoidea em áreas de cerrado ainda não estejam disponíveis, considerando, apenas a β -diversidade do grupo, levantada por Camargo & Mazucato (1986), é possível esperar um padrão sazonal quanto à abundância, como assinalado por Heithaus (1979 a,b).

A família Anthophoridae, por exemplo, concentra o maior número de espécies, as quais estão sujeitas a marcantes flutuações sazonais na estrutura de abundância de suas populações, marcadamente para as espécies que nidificam no solo. Dentre elas espécies de *Centris* e *Epicharis* podem alterar picos de abundância, deslocados para a estação seca, ou até o início da chuvosa em florestas tropicais sazonais. Há relatos, entretanto, de casos de raças geográficas de ambos os gêneros, ligados à florestas tropicais sem sazonalidade muito definida, em que houve flutuações sazonais de abundância. Isto indica que fatores ambientais que são capazes de interferir nos ciclos de vida desses insetos, embora os mecanismos pelos quais isto ocorra, ainda não estejam bem esclarecidos (Roubik, 1989).

Para o cerrado, a sazonalidade em Anthophoridae torna-se importante, pois, além dessa família conter a maior diversidade de espécies, os gêneros *Centris*, *Epicharis* e *Monoeca* (Centridini), *Paratetrapedia* (Exomolopsini) e *Tetrapedia* (Tetrapedini) são estritamente dependentes de óleos fixos, coletado em flores, para desenvolvimento larvar. Floristicamente, as espécies de Malphgiaceae e de *Mouriri* (Melastomataceae), com “flores de óleo”, são estritamente dependentes dessas abelhas e exercem pressão mútua quanto à emergência de adultos e fenofases de floração (Camargo & Mazucato, 1984; Buchmann, 1987; Vogel, 1988).

Se forem tratadas como uma guilda de abelhas coletoras de óleos fixos (Roubik, 1992) as espécies levantadas por Camargo & Mazucato (1986) e por Oliveira (1991) no cerrado, não formam um perfil muito diferente do encontrado por Frankie et al. (1983) em mata seca da Costa Rica, ou por Sigrist & Sazima (2004) para uma floresta semidecídua em Campinas, SP, ou por Vogel &

Machado (1991) e por Machado & Lopes (2004), para a caatinga que, assim como o cerrado, apresenta bem demarcadas as estações secas e chuvosas, diferindo do cerrado pela imprevisibilidade do período de chuvas (Willig, 1989).

Além da sazonalidade, a longevidade dos indivíduos e sua atividade em flores é uma outra influência importante. Se por um lado, as populações das espécies de abelhas eussociais, como a Meliponinae (Apidae), ou semi-sociais, como a Xylocopinae (Anthophoridae) sofrem pouca ou nenhuma variação sazonal de abundância, em Euglossini (Apidae:Bombinae) as fêmeas podem ser comunais, enquanto os machos são solitários e estão sujeitos a picos de densidade diferenciados. Podem-se chegar ao extremo de em *Eufriesea* um indivíduo ter sido encontrado ativo em flores por apenas 1 a 2 meses, apresentado, nesses casos em única geração (Roubik, 1989). Em outras espécies da mesma tribo, entretanto pode chegar a existir três gerações durante o ano (Garófalo, 1985).

Um outro aspecto relevante, diz respeito às características de vôo de forrageamento, território e fidelidade ao explorar um recurso. Frankie et al. (1983), estudado uma mata seca na Costa Rica, constataram que muitas das espécies de *Centris* mantinham-se rígidas em suas tendências de forragear ao nível das copas do dossel, em espécies arbóreas de floração maciça e concentrada na estação da seca. As espécies de *Xylocopa* e Euglossini também preferiam o dossel, mas faziam vôos oportunistas no sub-bosque, quando aí havia abundância de recurso.

Roubik (1992) inclui entre as Apidae eussociais, uma guilda de espécies especialistas em explorar recursos de alta densidade na comunidade, utilizando o recrutamento para forragear, principalmente, em inflorescências densas. São espécies generalistas, em relação às fontes de recursos que forrageiam em territórios mais limitados, e quando as flores apresentam uma estrutura de abundância mais ou menos constantes ao longo do ano. Por isto, devem precisar que floradas que ocorram ao longo de todo o ano (Roubik, 1989).

É curiosa a presença de *Centris*, um gênero de uma família de *trapliners* (Roubik, 1992), associado a floradas maciças (Frankie et al., 1983). Trabalhando com *Bonnetia stricta* (Theaceae), uma espécie de florada maciça da vegetação de restinga, Silva (1987) constatou que esta espécie também era polinizada por abelhas grandes, vibradoras e por *trapliners* dos gêneros *Xylocopa* e *Centris*, assinalando que havia um aproveitamento de, no máximo 34% das flores para desenvolvimento de frutos.

Pode ser que o comportamento de vôo em que se visita um número reduzido de flores de espécies que permanecem floridas por muitos dias, característico dos *trapliners* (Janzen, 1971) seja inerente ao visitante. Desta maneira, ele pode ser estendido a outras estratégias de

floração (Gentry, 1974), da mesma forma que abelhas que aprenderam a vibrar anteras poricidas utilizam a vibração para obter pólen em flores de anteras rimosas (Buchmann, 1985).

O que parece favorecer efetivamente a ação dos *trapliners* é a previsibilidade do recurso, mais do que a densidade da oferta (Roubik, 1989), uma vez que, em seu vôo, ocorre primeiro uma demarcação de trilha. Como não há regularidade e nem obrigatoriedade de visitar toda a florada, as polinizações são dependentes da probabilidade das flores serem incluídas num dado turno de visita. Isto é compatível com as taxas de 34% de frutificação natural em *B. stricta* (Silva, 1987), um processo tido como comum para espécies com elevada produção de flores (Handel, 1983) em que o total de flores produzidas não é, necessariamente, polinizado.

Outros fatores podem ainda co-orientar as visitas das abelhas *trapliners*. Entre elas estão grupos como Euglossini e Centridini, para os quais já há dados químicos disponíveis, em que ficou constatada uma forte semelhança entre os próprios voláteis e as fragrâncias das flores que visitam, podendo até, como em Euglossini, utilizar essas fragrâncias como recurso. Considerando que entre as Apoideae, as espécies menos sensíveis a odores percebem concentrações de voláteis pelo menos 100 vezes menores que o olfato humano, é bem provável que um estímulo primário em abelhas solitárias e para-sociais, que não desenvolvem algum tipo de sinalização como as eussociais, encontrem as flores pela localização de odores similares aos seu próprios. Neste caso, no nível comunitário, padrões similares de odores podem levar à sobreposição ou à segregação do espectro de visitantes em espécies simpátricas (Cane, 1983; Willian & Witthen, 1983; Duffield et al., 1984; Robik, 1989; Dusenbery, 1992; Hefetz, 1993).

Além da flutuação da abundância das populações de visitantes florais assinalada aqui para as abelhas, decorrentes de componentes fenológicos desses animais, o perfil sazonal de utilização de recursos entre essas diversas espécies de morcegos, observado em floresta tropical sazonal por Heithaus et al. (1975), é um indicativo de que as teias que incluem néctar e frutos como recursos, se tocam em mais de um ponto quando vertebrados são envolvidos no processo de polinização.

Fleming (1992) chega a apontar o ajustamento de dietas em morcegos, como uma pressão capaz de formar certo padrão correlato a uma ou outra fenofase, a ser evidenciado em formações vegetais cuja sazonalidade seja expressiva. Schaik et al. (1993), em revisão sobre as conseqüências da fenologia em florestas tropicais, e seu papel adaptativo sobre consumidores primários, apontam a existência de sazonalidade nos períodos reprodutivos,

como uma das adaptações à escassez de recursos alimentares.

Tratando especificamente de morcegos, Willig (1985) encontrou padrões reprodutivos com tendência a acompanhar os períodos de frutificação, muito semelhantes entre a caatinga e cerrado. Esses ecossistemas diferem, fundamentalmente, quanto ao caráter imprevisível ou previsível, respectivamente, do volume de precipitações.

Tais padrões reprodutivos foram muito mais correlatos à abundância de recursos, do que com a precipitação pluviométrica. Este autor admite, entretanto, uma influência indireta da pluviosidade sobre os episódios reprodutivos, uma vez que ela também atua sobre os períodos de floração, frutificação e emergência de insetos adultos, recursos que são utilizados pelas espécies de morcegos levantadas por ele.

Willig (1985) indica também que a capacidade de *G. soricina* explorar pólen e néctar, além de frutos, como um agente responsável pela expansão dos períodos de acasalamento pelos meses de estação seca, na qual as restrições de frutos limitariam também a reprodução de espécies estenofágicas.

Essas correlações entre ciclos de vida dos visitantes florais apontam para um ajustamento fenológico bastante dinâmico. Por parte da flora, a teia de recursos florais deve-se estender-se também à fenofase de crescimentos vegetativo, uma vez que ela pode ser crucial para a disponibilidade de visitante, como borboletas e mariposas que utilizam folhas em plantas hospedeiras para oviposição e alimentação larvar (Frankie, 1980).

Para os consumidores, além dos aspectos reprodutivos, particularidades etológicas devem justapor-se às fenológicas, produzindo tendências igualmente particulares, durante o ajustamento. Esses processos interativos serão tão melhor compreendidos quanto maior for o detalhamento biológico de seu estudo, considerando os componentes fenológicos, etológicos e ecológicos, em seu senso mais amplo.

Referências

- Armbruster WS (1984) The role of resin in angiosperm pollination; ecological and chemical considerations. **American Journal of Botany** 71:1149-1160.
- Barroso GM, Peixoto AL, Costa CG, Ichaso CLF & Guimarães EF (1978) **Sistemática das angiospermas do Brasil**. São Paulo: LTC:EDUSP, v 1.
- Barroso GM, Peixoto AL, Costa CG, Ichaso CLF, Guimarães EF & Lima HC (1984) **Sistemática das angiospermas do Brasil**. Viçosa: UFV-Imprensa Universitária, v 2.

- Barroso, G. M Peixoto AL, Costa CG, Ichaso CLF, Guimarães EF & Lima HC (1986) **Sistemática das angiospermas do Brasil**. Viçosa: UFV-Imprensa Universitária, v 3.
- Barth FG (1985) **Insects and flowers: the biology of a partnership**. New Jersey: Princeton University Press.
- Bittrich V, Amaral MCE & Melo GAR (1993) Pollination biology of *Ternstroemia levigata* and *T. dentata* (Theaceae). **Plant Systematics and Evolution** 185: 99-122.
- Buchmann SL (1983) Buzz pollination in angiosperms. In: Jones CE & Litle JR (ed). **Handbook of experimental pollination biology**. New York: Van Nostrand Reinhold, pp 73-113.
- Buchmann SL (1985) Bees use vibration to aid pollen collection from non-poricidal flowers. **Journal of the Kansas Entomological Society** 8: 517-525.
- Buchmann SL (1987) The ecology of oil flowers and their bees. **Annual Review of Ecology and Systematics** 18: 342-370.
- Buzato S (1990) **Ecologia da polinização de duas espécies simpátricas de *Mendoncia* (Acanthaceae) na região de Campinas, SP**. Campinas: Unicamp. Dissertação de Mestrado.
- Camargo JMF & Mazucato M (1986). Inventário da apifauna e flora apícola de Ribeirão Preto, São Paulo, Brasil. **Dusenya** 14: 55-87.
- Cane JH (1983) Preliminary chemosystematics of the Andrenidae and exocrine lipid evolution of the short-tongued bees (Hymenoptera:Apoidea) **Systematic Zoology** 32: 417- 430.
- Castro AAJF (1987) **Florística e fitossociologia de um cerrado marginal brasileiro, Parque Estadual de Vaçununga, Santa Rita da Passa Quatro-SP**. Campinas, Unicamp. Dissertação de Mestrado.
- Castro AAJF (1994). **Comparação florístico-geográfica (Brasil) e fitossociológica (Piauí-São Paulo) de amostras de cerrado**. Tese de Doutorado. Campinas: Universidade Estadual de Campinas.
- Corner EJJ (1958) Transference of function. **Botanical Journal of the Linnean Society** 56: 33-40.
- Coutinho LM (1978) O conceito de cerrado. **Revista Brasileira de Botânica** 1: 17-23.
- Cronquist A (1981) **An integrated system of classification of flowering plants**. New York: Columbia University Press.
- Dobat K (1985) **Blüten und Fledermäusen; Bestäubung durch Fledermäuse und Flughunde [Chiropterophilie]**. Frankfurt: Verlag Waldemar Kramer.
- Dusenbery DB (1992) **Sensory ecology**; how organisms acquire and respond to information. New York: W. H. Freeman.
- Eiten G (1972) The cerrado vegetation of Brazil. **The Botanical Review** 38: 201-341.
- Feil JP (1992) Reproductive ecology of dioecious *Siparuna* (Monimiaceae) in Ecuador; a cane of gall midge polination. **Botanical Journal of the Linnean Society** 110: 171 – 203.
- Findley JS (1993) **Bats**; a community perspective. Cambridge, Cambridge University Press.
- Frankie GW (1980) Tropical forest phenology and pollination plant coevolution. In Gilbert LE & Raven PH (ed). **Coevolution of animal and plants**. 2 ed. Austin: University of Texas Press, pp 192-209.
- Garófalo CA (1985) Social structures of *Euglossa cordata* nests (Hymenoptera: Apidae: Euglossini). **Entomologia Generalis** 11: 77-83.
- Gentry AH (1974) Flowering phenology and diversity in tropical Bignoniaceae. **Biotropica** 6: 64-68.
- Gibbs PE, Leitão-Filho HF & Shepherd GJ (1983) Floristic composition and community structure in an area of cerrado in S E Brazil. **Flora** 173: 433-449.
- Goodland R (1971) A Physiognomic analysis of the “cerrado” vegetation of central Brazil. **Journal of Ecology** 59: 411-419.
- Gottsberger G (1977) Some aspects of beetle pollination in the evolution of flowering plants. In: Kubtzki K (ed.) Flowering plants; evolution and classifications of higher categories. **Plant Systematics and Evolution** 1: 211-226.
- Gottsberger G (1984) Pollination strategies in Brazilian *Philodendron* species. **Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft** 97: 391- 410.
- Grantsau R (1989) **Os beija-flores do Brasil**. 2 ed. Rio de Janeiro: Expressão e Cultura.
- Handel SN (1983) Pollination ecology, plant population structure and gene flow. In: Real L (ed) **Pollination biology**. London: Academic Press pp 163-211.
- Hefetz A (1993) Hymenopteran exocrine secretions as a tool for chemosystematics analysis possibilities and constraints. **Biochemical Systematics and Ecology** 21: 163-169.
- Heithaus ER (1977a) Community structure of neotropics flower visiting bees and wasps: diversity and phenology. **Ecology** 60: 190-202.
- Heithaus ER (1977b). Flower-feeding specialization in wild bees and wasp communities in seasonal neotropical habits. **Oecologia** 42: 179-194.
- Heithaus ER, Fleming TH & Opler PA (1975) Foraging patterns and resource utilization in seven species of bees in a seasonal tropical forest. **Ecology** 56: 841 – 854.
- Helvesen O (1993) Adaptations of flowers to the pollination of glossophagine bees. In: Barthlott W, Naumann CM, Schmidt-Loske K & Schuchmann KL (ed) **Animal-plant interactions in tropical environments**. Bonn: Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander König, pp 41-59
- Heringer EP, Barroso GM, Rizzo JA & Rizzini CT (1977) A Flora do cerrado. In: Ferri MG (ed) **IV Simpósio sobre Cerrado**. Belo Horizonte, São Paulo: Itatiaia, EDUSP pp 211-232.
- Irvine AK & Armstrong JE (1990) Beetle pollination in tropical forest of Australia. In: Bawa KS & HADLEY M (ed) **Reproductive ecology of tropical forest plants**. Carnforth: Parthenon Press pp 135-149.
- Janzen DH (1971) Euglossine bees as long-distance pollinators of tropical plants. **Science** 171: 202 – 205.
- Knuth P (1898-1905) **Handbuch der Blütenbiologie**. Leipzig: W. Engelman Verlag. 3 band.
- Linsley EG (1958). The ecology of solitary bees. **Hilgardia** 27: 543-599.
- Machado IC & Lopes AVF (2004) Floral traits and pollination systems in the caatinga, a Brazilian tropical dry forest. **Annals of Botany** 94:365-376.

- Mantovani W & Martins FR (1993). Florística do cerrado na Reserva Biológica de Mogi Guaçu, SP. **Acta Botanica Brasilica** 7: 33-60.
- Medellin RA & Redford KH (1992) The role of mammals in neotropical boundaries. In: Furley PA, Proctor J & Ratter JA **Nature and dynamics of forest-savanna boundaries**, Glasgow: Chapman & Hall, pp 519-548.
- Michener CD (1979). Biogeography of the bees. **Annals of the Missouri Botanical Garden** 66: 277-347.
- Oliveira PE (1991) **The pollination and reproductive biology of a cerrado woody community in Brasil**. St Andrews: University of St Andrews. PhD Thesis.
- Oliveira-Filho AT, Shepherd GJ, Martins FR & Stubbledine WH (1989) Environmental factors affecting physiognomic and floristic variation in an area of cerrado in central Brazil. **Journal Tropical Ecology** 5: 413-431.
- Opler PA (1983) Nectar production in a tropical ecosystem. In: Bentley B & Elias TS (ed) **The biology of nectaries**. New York: Columbia University Press pp 39-79.
- Prance GT (1985) The pollination of Amazonian plants. In: Prance GT & Lovejoy TE (ed) **Key environments; Amazonia**. London: Pergamon Press pp 166-191.
- Ratter JA & Dargie TCD (1992) An analysis of the floristic composition of 26 cerrado areas in Brazil. **Edinburg Journal of Botany** 49: 235-250.
- Ratter JA (1986) A key to the woody genera of dicotyledons of the Brazilian cerrado. **Notes of the Royal Botanical Garden of Edinburg** 44: 45-69.
- Ratter JA, Leitão Filho HF, Argent G, Gibbs PE, Semir J, Shepherd G & Tamashiro J (1988) Floristic composition and community structure of a southern cerrado area in Brazil. **Notes of the Royal Botanical Garden of Edinburg** 45: 137-151.
- Raw A (1992) The forest-savanna boundary and habitat selection by Brazilian social wasps. In: Furley PA, Proctor J & Ratter JA **Nature and dynamics of forest-savanna boundaries**. Glasgow: Chapman & Hall pp 499-511.
- Roubik DW (1989) **Ecology and natural history of tropical bees**. New York: Cambridge University Press.
- Roubik DW (1992) Loose niches in tropical communities; why are there so few bees and so many trees. In: Hunter MD, Ohgushi P & Price PW (ed) **Effects of resource distribution on animal-plant interactions**. San Diego: Academic Press pp 327-354.
- Sazima I (1976) Observations on the feeding habits of phyllostomid bats (*Carollia*, *Anoura* and *Vampyrops*) in Southeastern Brazil. **Journal of Mammalogy** 57: 381-382.
- Sick H (1965) A fauna do cerrado. **Arquivos de Zoologia do Museu da Universidade de São Paulo** 12: 71-93.
- Sick H (1988) **Ornitologia brasileira**. 3 ed. Brasília: Editora UNB. 2 v.
- Sigrist MR & Sazima M (2004) Pollination and reproductive biology of twelve species of neotropical Malpighiaceae: stigma morphology and its implications for the breeding system. **Annals of Botany** 94: 33-41.
- Silberbauer-Gottsberger I & Gottsberger G (1988) A polinização de plantas do cerrado **Revista Brasileira de Biologia** 48: 651-663.
- Silva AG (1987) **A biologia da reprodução de *Bonnetia stricta* (Nees) Nees & Mart. (Theaceae)**; considerações ecológicas e implicações taxonômicas. Rio de Janeiro: UFRJ. Dissertação de Mestrado.
- Simpson BB & Neff JL (1983) Evolution and diversity of floral rewards. In: Jones CE & Little RJ (ed) **Handbook of experimental pollination biology**. New York: Van Nostrand Reinhold pp 142-159.
- Tasei JN (1984) Biologie et écologie des mellifères sauvages. In: Resson P & Louveaux J (ed) **Pollination et produits vegetales**. Paris: INRA pp 577-593.
- Vogel S & Machado IC 1991. Pollination of four sympatric species of *Angelina* (Schrophulariaceae) by oil-collecting bees in N. E. Brazil. **Plant Systematics and Evolution** 178: 153-178.
- Vogel S (1974) Ölblumen und ölsammelnde Bienen. Tropische und Subtropischen Pflanzenwelt. **Abhandlung der Akademie der Wissenschaften und der Literature** 7: 1-267.
- Vogel S (1988) Die Ölblumen Symbiosen – Parallelismus und andere Aspekte ihrer Entwicklung in Raum und Zeit. **Zeitschrift für Zoologie, Systematik und Evolutionsforschung** 26: 341-362.
- Waddington KD (1983) Foraging behavior of pollinators. In: Real L (ed) **Pollination biology**. Orlando: Academic Press pp 213-239.
- Weis AE & Campbell DR (1992) Plant genotype: a variable factor in insect-plant interactions. In: Hunter MD, Ohgushi P & Price PW (ed) **Effects of resource distribution on animal-plant interactions** San:Diego: Academic Press pp 75-110.
- Williams NH & Whitten WM (1983) Orchid floral fragrances and male euglossine bees; methods and advances in the last sesquidecade **Biological Bulletin** 164: 355-395.
- Willig MR (1985) Reproductive patterns of bats from caatinga and cerrado biomes in Northeastern Brazil. **Journal of Mammalogy** 66: 668-681.