

Eduardo A Obermuller¹, Gleidmar B Nascimento¹, Henrique Z Gava¹, Luci F Ribeiro² & Ary G Silva³

O contraste entre síndromes de polinização e sistemas efetivos de polinização e suas perspectivas para ecossistemas associados à Mata Atlântica.⁴

The contrast between pollination syndromes and effective pollination systems and its perspectives to the Atlantic Forest associated ecosystems

Resumo Algumas flores apresentam características morfológicas que podem restringir a diversidade de seus visitantes, o que levou ao estabelecimento das síndromes de polinização baseadas nos atributos florais, onde as flores seriam supostamente adaptadas a tipos específicos de polinizadores. Entretanto, a idéia de síndrome tem sido questionada por pesquisadores com base em evidências de uma ampla generalização dos sistemas de polinização, pois espécies vegetais com flores morfológicamente complexas são visitadas por um amplo espectro de visitantes. Questões importantes podem intervir no processo de polinização e afetar, conseqüentemente, os serviços de polinização num determinado ecossistema e algumas delas serão discutidas, como a estruturação das assembléias de polinizadores, a análise comparada das síndromes e dos sistemas de polinização e os recursos florais nelas envolvidos.

Palavras-chave síndromes de polinização, atributos florais, recursos florais, visitantes florais.

Abstract Some flowers have morphologic attributes that trend to restrict their visitors, what brings to the establishment of the pollination syndromes based on the floral characteristics where the flowers should be supposedly adapted to specific types of pollinators. However, the idea of the pollination syndromes has been questioned for researchers based on evidence of a high generalization of the pollination systems, because some plants with morphologically complex flowers are visited by a wide spectrum of visitors. There are important questions that

may affect the pollination process, and consequently, the pollination services in a certain ecosystem, and some of them will be discussed, such as the structure of pollinators assemblage, the comparative analysis of pollination syndromes and pollination systems, as well as the floral resources involved.

Keywords pollination syndromes, floral attributes, floral resources, floral visitors.

Introdução

A Floresta Atlântica é muito rica em diversidade biológica e, apesar de estar ameaçada, e é considerada um dos cinco mais importantes *hotspots* mundiais de biodiversidade. No Sudeste brasileiro sua fragmentação já atinge estágio muito avançado e a preservação de suas áreas florestais remanescentes é um dos maiores problemas de conservação do país (Fundação SOS Mata Atlântica, 2002; Rambaldi & Oliveira, 2003; Tabarelli *et al.*, 2005). Esse processo de fragmentação vem sendo crítico, e muito do que ainda não se conhece pode ser perdido, sem que chegue a ser identificado (Mittermier *et al.*, 1992).

Nas comunidades florísticas, diversas são as interações conhecidas de plantas e animais pois estas fornecem recurso e/ou condições favoráveis para diversas espécies animais (Benzing, 2000). Dentre essas interações são comuns estudos que exploram a relação entre flores e seus visitantes, bem como sobre a utilização dos recursos por animais que não polinizam, mas afetam a interação planta-polinizador e o sucesso reprodutivo dos indivíduos (Mestre *et al.*, 2001).

É importante dimensionar o grau de dependência nas relações planta-polinizador e entender a importância dos recursos florais para a manutenção da fauna associada. Ligações assim tão estreitas produzem a informação necessária para expor as necessidades que populações animais e vegetais apresentam em seu processo de diversificação (Mittermier *et al.*, 1992; Endress, 1994).

1 Escola Superior São Francisco de Assis - ESFA. Rua Bernardino Monteiro, 700. Bairro Dois Pinheiros, Santa Teresa, ES. CEP 20650-000.

2 Instituto de Ciências Ambientais e Desenvolvimento Sustentável – ICADS. Campus Prof. Edgard Santos, Universidade Federal da Bahia – UFBA. R. Prof. José Seabra. S/N – Centro, Barreiras, Bahia. CEP. 47.805-100. luz.ribeiro@ufba.br

3 Centro Universitário Vila Velha - UVV. Rua Comissário José Dantas de Melos, 21, Boa Vista, Vila Velha, ES. CEP 29101-770. arygomes@uvv.br

As conseqüências destas interações são marcantes para biologia reprodutiva de plantas e animais envolvidos, seja pela diversificação do fluxo polínico para as plantas, ou pela pressão que a disponibilidade de recursos florais exerce sobre o ajustamento dos ciclos reprodutivos dos animais que exploram essas flores (Abrahamson, 1989; Hunter et al., 1992; Barthlott et al., 1993), afetando o sucesso das espécies.

A morfologia floral e a oferta de recursos delimitam as síndromes de polinização, baseadas na cor e forma das flores, presença de recompensas e odores, e sistemas sexuais, pois pode restringir ou orientar a acessibilidade do visitante aos recursos florais (Sakai et al., 1998). Visitantes específicos são observados em determinadas flores supostamente adaptadas a tipos específicos de polinizadores (Faegri & Pijl, 1979), o que vem sendo questionado há alguns anos, com base em evidências de uma ampla generalização dos sistemas de polinização (e.g., McDade, 1992; Waser et al., 1996; Herrera, 1996; Ollerton, 1996), onde espécies vegetais com flores morfologicamente complexas e com características favoráveis à polinização por um grupo específico apresentam um amplo espectro de visitantes. Estas idéias de ajustes morfológicos recíprocos entre flores e polinizadores proliferaram como hipóteses a serem testadas.

É importante dimensionar o grau de dependência nas relações planta-polinizador e entender a importância dos recursos florais para a manutenção da fauna associada. Ligações assim tão estreitas produzem a informação necessária para expor as necessidades que populações animais e vegetais apresentam em seu processo de diversificação (Mittermier et al., 1992; Endress, 1994).

Estrutura de assembléias de polinizadores

A assembléia de polinizadores pode ser definida por um grupo de polinizadores de espécies diferentes que utilizam o mesmo recurso floral de maneiras distintas, estes polinizadores podem ser classificados como exclusivos, quando é o único a executar a polinização de uma determinada espécie vegetal; como principais, quando um grupo animal poliniza uma determinada espécie com mais eficácia que outros grupos também envolvidos na polinização; e como adicionais, quando o polinizador eventualmente poliniza determinada espécie. A participação de um grupo animal na polinização como exclusivo, principal ou adicional depende das condições morfológicas, fenológicas e ambientais existentes (Silberbauer-Gottsberger & Gottsberger, 1988).

Esses sistemas de polinização envolvem desde insetos pouco especialistas até animais estritamente dependentes

das flores para sua sobrevivência, como abelhas e mesmo vertebrados, como aves e morcegos. Tecidos florais, por exemplo, podem ser consumidos pelas larvas de insetos galhadores cujos adultos polinizam a flor, como em *Ficus* (Barth, 1985) ou em *Siparuna* (Feil, 1992).

Grande variedade de pequenos insetos generalistas é responsável pela polinização, principalmente pequenas abelhas sociais generalistas e moscas (Bawa, 1980; Givnish, 1982). Também há outras abelhas que se especializaram na utilização de um dado recurso, como as que são especialistas na coleta de lipídios florais utilizando estruturas coletoras em forma de pente presentes nas pernas dianteiras e medianas (Neff & Simpsom, 1981; Roubik, 1989). Esses grupos de insetos são sensíveis a pequenas variações individuais na disponibilidade de recursos florais (Beach, 1981).

A polinização por moscas tem sido considerada irregular e incerta, pois esses insetos não alimentam sua prole com recursos florais, utilizando outras fontes alimentares, e porque as plantas visitadas por moscas são geralmente visitadas também por uma grande variedade de outros insetos (Proctor et al., 1996). No entanto, os dípteros podem ser importantes polinizadores, pois geralmente estão presentes ao longo de todo o ano, ao contrário de outros vetores, que podem apresentar períodos mais restritos de atividade (Faegri & Van der Pijl, 1979) e estes sistemas de polinização pouco especializados parecem ser mais comuns do que previamente se pensava (Bawa 1990) e a polinização por moscas tem sido freqüentemente observada em espécies importantes de florestas tropicais (Taroda & Gibbs, 1982; Pombal & Morellato, 1995).

Outro grupo de polinizadores importantes são os beija-flores que são atraídos pelas características florais de algumas angiospermas como cores vivas, principalmente vermelhas, abundância de néctar, ausência de odor, corolas tubulosas e nectário distante do estigma e das anteras (Faegri & Pijl, 1979; Endress, 1994). Desse modo, certas flores estão especializadas em menor ou maior grau para a polinização por estas aves, assim como espécies diferentes de beija-flores também estão adaptadas a determinados tipos de flores (Snow & Snow, 1980).

Síndromes de Polinização

Algumas flores apresentam características que tornam os recursos acessíveis apenas aos visitantes efetivos (Fabaceae, Malpighiaceae, Bignoniaceae, Orchidaceae, etc.). A esse diferencial da atratividade tem sido dada uma maior importância, interpretando por que visitantes específicos são observados em determinadas flores, o que levou ao

estabelecimento das síndromes de polinização, baseadas na cor e forma das flores, presença de recompensas e odores, e sistemas sexuais, supostamente adaptadas a tipos específicos de polinizadores (Faegri & Pijl, 1979). A tradicional visão em estudos de polinização baseados no conceito de síndrome (Faegri & Pijl, 1979), sustenta que sistemas de polinização tendem à especialização.

As várias síndromes de polinização *sensu* Faegri & Pijl (1976) são encontradas em todas as florestas tropicais, onde relativamente poucas espécies são anemófilas (Bawa 1990). Segundo Bullock (1994), em muitas espécies de plantas pode ocorrer um sistema de polinização misto - ambofilia - incluindo correntes de vento e insetos como vetores obrigatórios de pólen. Apenas a análise da morfologia floral, muitas vezes, não é indicativa da ocorrência de ambofilia, que para o autor estaria subestimada, assim como a anemofilia. Segundo Bawa (1990), a maior diversidade de sistemas de polinização é encontrada no sub-bosque, possivelmente devido ao grande número de espécies de plantas nesse estrato. Nas florestas tropicais também ocorrem todas as síndromes de dispersão *sensu* Pijl (1982), sendo a mais freqüente a zoocoria, seguida da anemocoria e da autocoria (Howe & Smallwood, 1982).

Existe uma distribuição espacial não aleatória das síndromes de polinização, podendo ocorrer tanto a estratificação vertical como a diferenciação da borda em relação ao interior das matas (Roth, 1987; Smith, 1973).

O conceito de síndromes, conforme Faegri & Pijl (1976), Dafni (1982) e Pijl (1982) é especialmente interessante quando aplicado às comunidades, e constitui uma importante ferramenta para uma abordagem nesse tipo de estudo, como utilizado nos trabalhos de Spina *et al.* (2001) Além disso, esses estudos fornecem informações sobre a forma das flores, permitindo assim caracterizar mecanismos de polinização e adequação do visitante à flor (Sazima & Sazima, 1990; Buzato *et al.*, 1994).

Entretanto, a idéia de síndromes tem sido questionada há alguns anos, com base em evidências de uma ampla generalização dos sistemas de polinização. Segundo (Roubik, 1989; Endress, 1994) nos ambientes tropicais, espécies vegetais com flores morfologicamente complexas e com características favoráveis à polinização por um grupo específico são visitadas por um amplo espectro de visitantes, com apenas algumas espécies atuando como polinizadores eficientes, enquanto os demais não têm função na polinização, evidenciando uma ampla generalização dos sistemas de polinização.

Em muitos casos, apenas a morfologia floral não é suficiente para determinar os polinizadores de uma dada espécie vegetal (Regal, 1982), pois diferenças nas dimensões do corpo e comportamento de visita são fatores determinantes

para a eficiência das diferentes espécies de polinizadores (Faegri & Van der Pijl, 1979; Neff & Simpson, 1993; Endress, 1994).

Sistemas de polinização

Estudos relacionados aos sistemas de polinização levam em conta características vegetais que interferem no sucesso reprodutivo das espécies vegetais, e esses estudos têm uma importância fundamental para o entendimento de vários processos biológicos, principalmente daqueles relacionado às interações planta-animal (Ramirez & Brito, 1987).

A dioicia em espécies vegetais é caracterizada por populações nas quais os indivíduos produzem exclusivamente flores estaminadas ou pistiladas. Este sistema sexual é apresentado por aproximadamente 6% das angiospermas (Renner & Ricklefs, 1995). Em populações de plantas dióicas, algumas diferenças Intra-sexuais em estratégias reprodutivas, como período de floração e freqüência relativa de indivíduos reprodutivos na população, ou razão sexual, são interpretadas como consequência da seleção sexual agindo na separação dos sexos (Bawa, 1980).

A maioria das Angiospermas apresenta flores hermafroditas. No entanto, o sistema sexual do tipo dioicia, que se caracteriza pela presença de indivíduos de sexos separados em uma população de uma mesma espécie, tem sido considerado como um mecanismo freqüente em matas tropicais (Ashton, 1969; Bawa & Opler, 1978). A dioicia ocorre amplamente em grupos filogeneticamente distintos (Bawa *et al.*, 1985; Bullock, 1985), principalmente nos trópicos, sendo registrado em cerca de 6% das angiospermas (Renner & Ricklefs, 1995).

Flores de espécies dióicas são geralmente pequenas e pouco especializadas (Bawa, 1980; Ibarra-Manríquez & Oyama, 1992; Oliveira, 1996) possuindo cores claras e inconspícuas (Bawa, 1980; Givnish, 1982; Sakai *et al.*, 1995). Estudos com espécies dióicas em ecossistemas tropicais mostram forte associação entre a dioicia e a polinização por grande variedade de insetos generalistas (Bawa, 1980; Bawa *et al.*, 1985; Oliveira, 1996).

Em plantas hermafroditas, esse tipo de forrageamento promove o fluxo direcional de pólen de indivíduos com mais recursos para aqueles com menos recursos, sendo um dos mecanismos responsáveis pela evolução da dioicia (Beach, 1981). Estes sistemas de polinização pouco especializados parecem ser mais comuns do que previamente se pensava (Bawa, 1990) e a polinização por moscas tem sido freqüentemente observada em espécies importantes de florestas tropicais (Taroda & Gibbs, 1982; Pombal & Morellato, 1995).

Recursos florais e Polinização

A ecologia da polinização é de grande importância para a compreensão da estrutura das comunidades vegetais naturais (Silberbauer-Gottsberger & Gottsberger, 1988; Machado, 1990), fornecendo informações sobre a composição genética de populações vegetais (Proctor *et al.*, 1996) e abordando aspectos da biologia floral, tais como período de antese e disponibilidade de néctar e pólen.

As relações entre as flores e seus polinizadores são freqüentemente interpretadas como resultado de interações onde as estruturas florais estão adaptadas para otimizar o transporte de pólen e mediar a ação dos vetores (Faegri & Van der Pijl, 1979; Proctor *et al.*, 1996). Estas interações estão associadas à grande diversidade de flores tropicais e à biodiversidade tropical como um todo (Bawa, 1990; Endress, 1994).

Essa dinâmica populacional dos visitantes florais relaciona-se diretamente com a quantidade e qualidade dos recursos disponíveis em um dado ecossistema, que dependem da dinâmica temporal da floração, grau de sincronia entre os indivíduos floridos e o número de flores e demais visitantes florais (Willians *et al.*, 1999). Além de fatores climáticos e fisiológicos (Alencar *et al.*, 1979), a floração pode estar relacionada ao comportamento dos polinizadores e ao sistema reprodutivo das plantas (Schemske, 1980).

As relações entre planta-polinizador também são importantes na estruturação das comunidades, podendo influenciar a distribuição espacial das plantas, a riqueza, a abundância de espécies, a estrutura trófica e a fenodinâmica (Bawa *et al.*, 1985; Morellato, 1991), bem como a diversidade genética com a promoção do fluxo de genes (Nason *et al.*, 1997).

As características florais de algumas angiospermas como cores vivas, principalmente vermelhas, abundância de néctar, ausência de odor, corolas tubulosas e nectário distante do estigma e das anteras (Faegri & Pijl 1979, Endress 1994) estão relacionadas a visitas por beija-flores. Dessa maneira, certas flores estão especializadas em menor ou maior grau para a polinização por estas aves (Snow & Snow 1980).

Segundo Faegri & Pijl (1976), Dafni (1982) e Pijl (1982) todas as espécies de plantas têm características fisiológicas e morfológicas que podem atrair somente alguns grupos de visitantes florais e muitas das características e aspectos funcionais da biologia floral podem delimitar as relações entre planta e polinizador. Além disso, estudos relacionados às síndromes de polinização fornecem informações sobre a forma das flores, permitindo assim caracterizar mecanismos de polinização e adequação do visitante à flor (Sazima & Sazima, 1990; Buzato *et al.*, 1994).

Considerações finais

O conceito de síndromes, conforme Faegri & Pijl (1976), Dafni (1982) e Pijl (1982) é especialmente interessante quando aplicado às comunidades, e constitui uma importante ferramenta para uma abordagem nesse tipo de estudo, pois permite caracterizar mecanismos de polinização e adequação do visitante à flor (Sazima & Sazima, 1990; Buzato *et al.*, 1994).

Dentro do conceito de síndrome de polinização, espera-se que as características florais sejam correlacionadas com a dos polinizadores, de tal maneira que, nas espécies de planta que se especializaram num determinado tipo de polinizador, elas se converteriam num conjunto de características fenotípicas que as adaptam à morfologia, fisiologia sensorial e nutricional, e ao comportamento desse polinizador (Sakai *et al.* 1998).

Entretanto, a idéia de síndromes vem sendo questionada há alguns anos, com base em evidências de uma ampla generalização dos sistemas de polinização. Nos ambientes tropicais, espécies vegetais com flores morfológicamente complexas e com características favoráveis à polinização por um grupo específico apresentam um amplo espectro de visitantes, com apenas algumas espécies atuando como polinizadores eficientes, enquanto os demais não têm função na polinização, evidenciando uma ampla generalização dos sistemas de polinização (Roubik, 1989; Endress, 1994).

Em muitos casos, apenas a morfologia floral não é suficiente para determinar os polinizadores de uma dada espécie vegetal (Regal, 1982), pois diferenças nas dimensões do corpo e comportamento de visita são fatores determinantes para a eficiência das diferentes espécies de polinizadores (Faegri & Van der Pijl, 1979; Neff & Simpson, 1993; Endress, 1994).

Referências

- Abrahamson WG (1989) **Plant-animal interactions**. New York: MacGraw-Hill.
- Alencar JC, Almeida RA & Fernandes NP (1979) Fenologia das espécies florestais em floresta tropical de terra firme na Amazônia Central. **Acta Amazonica** 9: 163–198.
- Armbruster WS (1984) The role of resin in Angiosperm pollination: ecological and chemical considerations. **American Journal of Botany** 71:1149-1160.
- Ashton PS (1969) Speciation among tropical forest trees: some deductions in the light of recent evidence. **Biological Journal of the Linnean Society** 1: 155-196.
- Barth FG (1985) **Insects and flowers; the biology of a partnership**. New Jersey, Princeton University Press.
- Barthlott W, Naumann CM, Schmidt-Loske K & Schumann KL (1993) **Animal-plant interactions in tropical environments**. Bonn: Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig.

- Bawa KS & Opler PA (1978) Why are pistillate in inflorescences of *Simarouba glauca* eaten less than staminate inflorescence? **Evolution** 32: 673-678.
- Bawa KS (1980) Evolution of dioecy in flowering plants. **Annual Review of Ecology and Systematics** 11:15-39.
- Bawa KS (1990) Plant-pollinator interactions in tropical rain forest. **Annual Review of Ecology and Systematics** 21:399-422.
- Bawa KS, Perry DR & Beach JH (1985) Reproductive biology of tropical lowland rain forest trees. I. Sexual systems and incompatibility mechanisms. **American Journal of Botany** 72: 331-345.
- Beach JH (1981) Pollinator foraging and the evolution of dioecy. **The American Naturalist** 118:572-577
- Benzing DH (2000) Bromeliaceae: profile of an adaptative radiation. **Cambridge University Press**, Cambridge.
- Bittrich V & Amaral MCE (1997) Floral biology of some *Clusia* species from Central Amazonia. **Kew Bulletin** 52:617-635.
- Bullock SH (1985) Breeding systems in the flora of a tropical dioecious forest. **Biotropica** 17: 287-301.
- Bullock SH (1994) Wind pollination of Neotropical dioecious trees. **Biotropica** 26: 172-179.
- Buzato S, Franco ALM & Sazima M (1994) Adequação de *Camptosema scarlatinum* e *Collaea speciosa* à polinização por beija-flores. In: **Resumos do XLV Congresso Nacional de Botânica**:64.
- Dafni A (1982) **Pollination ecology: a practical approach**. Oxford: IRL Press.
- Endress PK (1994) **Diversity and evolutionary biology of tropical flowers**. Cambridge: Cambridge University Press.
- Faegri K & Van der Pijl (1976), L. **The principles of pollination ecology**. 2.ed. Oxford: Pergamon Press.
- Feil JP (1992) Reproductive ecology of dioecious Siparuna (Monimiaceae) in Ecuador; a case of gall midge pollination. **Botanical Journal of the Linnean Society** 110: 171-203.
- Givnish T J (1982) Outcrossing versus ecological constraints in the evolution of dioecy. **The American Naturalist** 119: 849-865.
- Herrera CM (1996) Floral traits and plant adaptation to insect pollinators: a devil's advocate approach. In: Lloyd D.G. & Barret S.C.H. (eds.), **Floral biology: studies on floral evolution in animal pollinated plants**. Chapman & Hall, New York, pp. 65-87.
- Howe HF & Smallwood J (1982) Ecology of seed dispersal. **Annual Review of Ecology and Systematics** 13: 201-228.
- Hunter MD, Ohgushi T & Price PW (1992) **Effects of resource distribution on animal-plant interactions**. San Diego: Academic Press.
- Ibarra-Manríquez G & Oyama K (1992) Ecological correlates of reproductive traits of mexican rain forest trees. **American Journal of Botany** 79: 383-394.
- McDade LA (1992) Pollinator relationships, biogeography, and phylogenetics. **BioScience** 42: 21-26.
- Mestre LAM, Aranha JMR & Esper ML (2001) Macroinvertebrate fauna associated to the Bromeliad *Vriesea inflata* of the atlantic forest (Paraná State, Southern Brazil). **Brazilian Archives of Biology and Technology** 44:89-94.
- Mittermeier RA, Werner T, Ayres JM & Fonseca GAB (1992) O país da megadiversidade. **Ciência Hoje**, 14 (81): 20-27.
- Morellato LPC (1991) **Estudo da fenologia de árvores, arbustos e lianas de uma floresta semidecídua no Sudoeste do Brasil**. Tese de Doutorado. Campinas: Universidade Estadual de Campinas
- Nason JD, Aldrich PR & Hamrick JL (1997) Dispersal and the dynamics of genetic structure in fragmented tropical tree populations. In: Laurence W.F. and Bierregard Jr. R.O. (eds), **Tropical forest remnants**. ecology, management, and conservation of fragmented communities. University of Chicago, Chicago.
- Neff JL & Simpson BB (1981) Oil-collecting structures in the Anthophoridae (Hymenoptera): morphology, function, and use in systematics. **Journal of the Kansas Entomological Society** 54:95-123.
- Neff JL & Simpson BB (1993). Bees, pollination systems and plant diversity. In: LASALLE, J. & GAULD, I. D. eds. **Hymenoptera and biodiversity**. Wallingford, C-A-B International. p.143-147.
- Oliveira PE (1996) Dioecy in the cerrado vegetation of central Brazil. **Flora** 191:235-243.
- Ollerton J (1996) Reconciling ecological process with phylogenetic patterns: the apparent paradox of plant-pollinator systems. **Journal of Ecology** 84: 767-769.
- Pijl L van der (1982) **Principles of dispersal in higher plants**. New York, Springer-Verlag.
- Pombal ECP & Morellato PC (1995) Polinização por moscas em *Dendropanax cuneatum* Decne. & Panch. (Araliaceae) em floresta semidecídua no sudeste do Brasil. **Revista Brasileira de Botânica** 18:157-162.
- Proctor M, Yeo P & Lack A (1996) **The natural history of pollination**. London, The Bath Press.
- Rambaldi DM & Oliveira DAS (2003) **Fragmentação de ecossistemas: causas, efeitos sobre a biodiversidade e recomendações de políticas públicas**. Brasília: Ministério do Meio Ambiente.
- Ramirez N & Brito Y (1987) Patrones de floracion Y frutificacion en una comunidad pantanosa tipo mirichal (Calaboso-guarico, Venezuela). **Acta Científica Venezolana** 38:376-381.
- Regal PJ (1982) Pollination by wind and animals: ecology of geographic patterns. **Annual Review of Ecology and Systematics** 13:497-524.
- Renner SS & Ricklefs RE (1995) Dioecy and its correlates in the flowering plants. **American Journal of Botany** 82: 596-606.
- Roth I (1987) **Stratification of a tropical forest as seen in dispersal types**. Dordrecht: Dr W. Junk Publishers.
- Roubick DW (1989) **Ecology and natural history of tropical bees**. Cambridge: Cambridge University Press.
- Sakai AK, Wagner WL, Ferguson DM & Herbst DR (1995) Biogeographical and ecological correlates of dioecy in the Hawaiian flora. **Ecology** 76:2530-2543.
- Sakai Y, Koller A, Rangell LK, Keller GA & Subramani S, (1998) Peroxisome degradation by microautophagy in *Pichia pastoris*: identification of specific steps and morphological intermediates. **Journal of Cell Biology** 141, pp. 625-636.
- Sazima I & Sazima M (1990) Hummingbird pollination in two species of *Vellozia* (Liliiflorae: Velloziaceae) in southeastern Brazil. **Botanica Acta** 103: 83-86.
- Schemske DW (1980) Evolution of floral display in the Orchid *Brassavola nodosa*. **Evolution** 34(3):489-493.

- Silberbauer-Gottsberger I & Gottsberger G (1988) A polinização de plantas do cerrado. **Revista Brasileira de Biologia** 48: 651-663.
- Smith AP (1973) Stratification of temperate and tropical forest. **American Naturalist** 107: 671-683.
- Snow DW & BK Snow (1980) Relationships between hum-mingbirds and flowers in the Andes of Colombia. **Bulletin of the British Museum (NaturalHistory: Zoology)**, London, 38 : 105-139.
- Snow DW & BK Snow (1980) Relationships between hum-mingbirds and flowers in the Andes of Colombia. **Bulletin of the British Museum (NaturalHistory: Zoology)**, London, 38 : 105-139.
- Spina AP, Ferreira WM & Leitão Filho HF (2001) Floração, frutificação e síndromes de dispersão de uma comunidade de floresta de brejo na região de Campinas (SP). **Acta Botanica Brasilica** 15(3): 349-368.
- Taroda N & Gibbs PE (1982) Floral biology and breeding system of *Sterculia chicha* S.Hil. (Sterculiaceae). **New Phytologist** 90:735-743.
- Waser NM, Chittka L, Price MV, Williams NM & Ollerton J (1996) Generalization in pollination systems, and why it matters. **Ecology** 77: 1043-1060.
- Willians RJ, Myers BA, Eamus D & Duff GA (1999) Reproductive phenology of wood species in a North Australian Tropical Savanna. **Biotropica** 31(4):626-636.