

UNIVERSIDADE DE SÃO PAULO  
FFCLRP – DEPARTAMENTO DE BIOLOGIA  
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ENTOMOLOGIA



A influência dos herbívoros florais, dos polinizadores e das características fenológicas sobre a frutificação de espécies da família Malpighiaceae em um cerrado de Minas Gerais.

HELENA MAURA TOREZAN SILINGARDI

Tese apresentada à Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto da USP, como parte das exigências para a obtenção do título de Doutor em Ciências, Área: Entomologia.

RIBEIRÃO PRETO -SP

2007



UNIVERSIDADE DE SÃO PAULO  
FFCLRP – DEPARTAMENTO DE BIOLOGIA  
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ENTOMOLOGIA



A influência dos herbívoros florais, dos polinizadores e das características fenológicas sobre a frutificação de espécies da família Malpighiaceae em um cerrado de Minas Gerais.

HELENA MAURA TOREZAN SILINGARDI

Orientadora: Profa. Dra. Elenice Mouro Varanda

Tese apresentada à Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto da USP, como parte das exigências para a obtenção do título de Doutor em Ciências, Área: Entomologia.

RIBEIRÃO PRETO -SP

2007

## FICHA CATALOGRÁFICA

Torezan-Silingardi, Helena Maura

A influência dos herbívoros florais, dos polinizadores e das características fenológicas sobre a frutificação de espécies da família Malpighiaceae em um cerrado de Minas Gerais.

Nº pg.: 182 il: 30cm

Tese de Doutorado, apresentada à Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto da Universidade de São Paulo. Área de Concentração:

Entomologia.

Orientador: Varanda, Elenice Mouro

1. Relação inseto-planta 2. Malpighiaceae 3. Florivoria 4. Herbivoria  
5. Polinização 6. Cerrado

## Dedicatória

Esse estudo é dedicado a todos aqueles que insistem na busca por um ideal, persistentemente, teimosamente, apesar da incerteza do sucesso.

# Agradecimentos

O primeiro agradecimento tem de ser feito a minha família, que arcou com meus estudos e me incentivou sempre, com palavras de encorajamento e muitas ações. D. Helena, minha mãe, a primeira bióloga da minha vida, que me mostrou a importância do estudo, como primeira porta a ser aberta para a independência. Seu Edye, meu pai, cuidando com minha mãe do orçamento para pagar a graduação na PUCC. Meu marido Kleber, paciente perante minhas horas de campo, de computador e de mau humor. E finalmente, devo agradecer o apoio, o incentivo e o amor de Vergílio, Augusto e Túlio, meus meninos tão queridos. O apoio tão grande que sempre recebi desses quatro homens da minha vida, diariamente, foi fundamental para o bom andamento dessa tese.

Agradeço muito a dedicação e a competência profissional de amigos queridos que fizeram a diferença em um momento crítico, Dr. Renato Atique Hughes Cláudio, Maria Aparecida, Thais Luis e toda a equipe. A atenção especial dessas pessoas foi fundamental na minha recuperação e retomada das atividades normais.

Agradeço a minha orientadora, professora Elenice, que me deu a chance de prestar o doutorado na USP, relisando um sonho que eu cultivava a algum tempo. Sua confiança e apoio foram muito importantes na evolução desse estudo.

Agradeço às professoras Laudenir Prioli pelo meu primeiro estagio na universidade, e a Dra. Shirlei Maria Recco Pimentel que me orientou durante a iniciação científica. Agradeço ao professor Paulo Eugênio Oliveira por destravar a minha escrita e me mostrar como trabalhar com pesquisa durante o mestrado.

A identificação dos insetos só foi possível graças à intensa e fundamental colaboração dos professores listados abaixo, aos quais agradeço muito:

Doutoranda Ana Maria Coelho Carvalho e Dra. Solange Augusto (Universidade Federal de Uberlândia) pela identificação das abelhas.

Dr. Kleber Del-Claro (Universidade Federal de Uberlândia) pela identificação das formigas e pelo auxílio na identificação de algumas moscas e muitos lepidópteros.

Dr Carlos Campaner (Museu de Zoologia, USP) pela identificação dos besouros.

Dr. Marcelo Duarte (Museu de Zoologia, USP) pela identificação das borboletas

Lycaenidae.

Dra. Dra. Ivone Diniz (Universidade de Brasília) pela identificação de várias borboletas Pyralidae e Gelechiidae.

Dr. Keith S. Brown Jr. e Dr. André Victor Lucci Freitas (Unicamp) pela identificação de vários lepidópteros.

Agradeço aos professores Dr. Camargo (USP), Dr. Glein Monteiro Araújo e Dr. Paulo Eugênio Oliveira (ambos da Universidade Federal de Uberlândia) pelo empréstimo de muitos artigos científicos, teses e livros, que me foram de grande valia. Agradeço ao doutorando Ábner Elpino-Santos pelos artigos sobre as vespas e a Mestre Laiena Dib pelos artigos e dicas sobre os macacos.

Agradeço ao Dr. Rodrigo Santinelo Pereira (USP), à doutoranda Graziella Diogenes Vieira Marques (FFCLRP, USP) e ao Dr. Kleber Del-Claro pelas contribuições valiosas na estatística.

Agradeço a atenção que recebi dos vários professores que lecionaram as disciplinas Claudio Froelich, Miriam Marques, Pitágoras, Marcia Bitondi.

Aos amigos de Ribeirão Preto, com quem compartilhei muitas conversas e horas de estudo Yumi, Ricardo, Vanessa, Alexandre, Nicole Donadio, Mônica, Fabiana, Fernando e Flávio.

Agradeço a amizade, a hospedagem, as dicas e toda a atenção que recebi de Yumi Oki desde o primeiro dia de USP, foi como uma irmã mais experiente me mostrando o caminho.

Agradeço a amizade e confiança que recebi de várias amigas que me deram pousada, amizade e muitos conselhos: Gesline, Luciana, Rebeca e Juliana.

Agradeço a competência bem humorada e a paciência quase infinita da nossa querida secretária Renata Andrade, que me acompanhou desde o início do curso.

Agradeço a hospitalidade, a atenção e os cuidados constantes das responsáveis pela Casa de Hóspedes da USPRP: Ana Lúcia Apolinário, Augusta Vieira, Cleusa, Lúcia de Lourdes Tavares, Maria Célia Masqueto e Sirlene Marciano Ingisa.

Pelo auxílio nas longas coletas de campo e no trabalho no laboratório, agradeço a Fernanda Martins.

Finalmente, agradeço muito a amigos queridos que me fizeram companhia durante as coletas de campo e horas de laboratório, me auxiliando com atos e palavras, Jonas Bik, Wilton Pereira, Graziella Diógenes Vieira Marques, Estevão, Vânia Vieira e Salvani .

# Índice

Resumo.....	1
Abstract .....	2
Sobre a tese .....	3
Revisão da bibliografia	
1. O bioma Cerrado .....	4
2. As interações multitróficas e a reprodução vegetal .....	7
3. A polinização .....	10
4. A herbivoria .....	12
5. A frutificação .....	14
6. A família Malpighiaceae .....	15
Justificativa e objetivos gerais .....	17
Capítulo I	
A fenologia de seis espécies de Malpighiaceae em um cerrado de Uberlândia, Minas Gerais	
1. Introdução .....	19
2. Material e métodos .....	20
3. Resultados .....	24
4. Discussão e conclusões .....	32
Capítulo II	
Abelhas polinizadoras de espécies de Malpighiaceae em uma área de cerrado de Uberlândia, Minas Gerais	
1. Introdução .....	46
2. Material e métodos .....	47
3. Resultados .....	48
4. Discussão e conclusões .....	62

### Capítulo III

A fauna de herbívoros, seus predadores e parasitóides, associados às estruturas reprodutivas de Malpighiaceae em uma área de cerrado de Uberlândia, Minas Gerais

1. Introdução .....	70
2. Material e métodos .....	73
3. Resultados .....	74
4. Discussão e conclusões .....	113

### Capítulo IV

Diversidade e herbivoria relacionadas às estruturas reprodutivas e seu impacto na frutificação natural da família Malpighiaceae em um cerrado de Uberlândia, MG

1. Introdução .....	127
2. Material e métodos .....	128
3. Resultados .....	130
4. Discussão e conclusões .....	140

Discussão geral e conclusões.....144

Referências bibliográficas .....147

.....



## **A influência dos herbívoros florais, dos polinizadores e das características fenológicas sobre a frutificação de espécies da família Malpighiaceae em um cerrado de Minas Gerais.**

Foram estudadas seis espécies de Malpighiaceae comuns no cerrado *stricto sensu* da Reserva Particular de Patrimônio Natural do Clube de Caça e Pesca Itororó de Uberlândia, MG, *Peixotoa tomentosa* A. Juss., *Banisteriopsis malifolia* (Ness & Martius) B. Gates, *Banisteriopsis laevifolia* (A. Juss.) B. Gates, *Banisteriopsis campestris* (A. Juss.) Little, *Byrsonima intermedia* A. Juss. e *Heteropteris pteropetala* A. Juss. (HBK). A coleta de dados se estendeu de agosto de 2004 a outubro de 2006. A fenologia apresentada pelas seis espécies mostrou um padrão de florescimento seqüencial ao longo do ano, com intensa sobreposição apenas nas floradas de *B. campestris* e *H. pteropetala*. O pico de brotação foliar foi coincidente com o início das chuvas fortes em outubro e se estendeu por alguns meses. Os dados obtidos de fenologia foram comparados com os apresentados em vários estudos realizados dentro e fora do bioma cerrado, sempre com espécies congêneras. Os visitantes florais foram classificados como polinizadores, herbívoros endofíticos ou exofíticos, mastigadores ou sugadores, predadores ou parasitóides. Das 328 espécies de visitantes florais encontrados, 69 espécies pertenceram à superfamília Apoidea. As observações das abelhas foram realizadas em cinco espécies e evidenciaram uma riqueza decrescente na seguinte ordem: *B. intermedia*, *B. malifolia*, *H. pteropetala*, *P. tomentosa* e *B. campestris*. Foram encontradas duas famílias de abelhas, sendo Apidae a mais abundante com 86,2% das espécies distribuídas em três subfamílias, Apinae, Xilocopinae e uma indeterminada. A maior riqueza e abundância foram observadas na subfamília Apinae, sendo Centridini e Tapinotaspidini as tribos mais numerosas, com 23 e 18 espécies respectivamente, representando 59,4% das espécies de abelhas. O gênero mais abundante foi *Centris* com 18 espécies. Halictidae foi a família menos abundante, com cinco espécies da subfamília Halictinae coletando exclusivamente pólen, somando 13,8% das espécies de abelhas. Os resultados evidenciaram a importância da associação entre as abelhas coletoras de óleo, principalmente dos taxa Centridini e Tapinotaspidini e as espécies Neotropicais da família Malpighiaceae. As outras 258 espécies de insetos foram distribuídos em 57 famílias de oito ordens, sendo Hymenoptera a mais abundante, com 77 espécies de animais predadores e parasitóides, exceto por *Atta laevigatta*. As outras ordens foram representadas principalmente por herbívoros, citados por ordem decrescente de abundância de espécies: Lepidoptera (61), Coleoptera (58), Hemiptera (52), Diptera (8), Ortoptera, Thysanoptera (2) e Psocoptera (2). A maior diversidade e abundância de espécies de herbívoros foi encontrada nas famílias Pyralidae e Curculionidae. Nossos resultados revelam uma elevada riqueza de espécies pouco abundantes associadas à família Malpighiaceae, exceto para os coleópteros, corroborando os estudos de Price *et al.* (1995), Diniz & Moraes (1997) e Marquis *et al.* (2002). A similaridade calculada pelo índice de Sorensen para os coleópteros, lepidópteros e herbívoros totais nas plantas, mostra maiores valores entre *B. laevifolia* e *B. campestris*, seguidos por *B. laevifolia* e *B. malifolia*. A quantidade de flores necessárias para a produção de sementes foi maior em *B. campestris* e *B. laevifolia* e menor em *B. malifolia* e *B. intermedia*.

**Floral herbivores, pollinators and phenological characters influencing/affecting the fruit-set of Malpighiaceae species from a cerrado area in Uberlândia, in central Brazil.**

Six common species of the Malpighiaceae family were studied on cerrado *stricto sensu*, a savanna-like vegetation, in a protected natural area at Uberlândia city, in central Brazil. The species are *Peixotoa tomentosa* A. Juss., *Banisteriopsis malifolia* (Ness & Martius) B. Gates, *Banisteriopsis laevifolia* (A. Juss.) B. Gates, *Banisteriopsis campestris* (A. Juss.) Little, *Byrsonima intermedia* A. Juss. e *Heteropteris pteropetala* A. Juss. (HBK). The data were collected from august 2004 to october 2006. All the six species had a sequential flowering periods over the year and just two of them (*B. campestris* and *H. pteropetala*) had coincident flowering periods. The new leaves' flush occurred with the heavy rains of october, during some months. The phenological data obtained were compared with others studies from the same genus, inside and outside the cerrado vegetation. The 328 species of floral visitors observed were classified as pollinators, endophytic or exophytic florivores, chewing or sucking, predators or parasitoids. The pollinators belonged to the Apoidea superfamily, with 69 species. Bees were observed in five plant species, presented from the biggest to the smallest richness of bee species: *B. intermedia*, *B. malifolia*, *H. pteropetala*, *P. tomentosa* e *B. campestris*. Two families were observed, Apidae (86,2% of species) with three subfamilies, Apinae, Xilocopinae and one unknown. Apinae had the biggest number of species and individuals. Centridini (23 species) and Tapinotaspidini (18 species) together presented 59,4% from the bee species and were considered the main pollinators of this family. The most abundant genus was *Centris* with 18 species. Halictidae had 13,8% of the bee species, collecting just pollen. The herbivores, predators and parasitoids totalized 258 species from 57 families, distributed in 8 orders, from the most to the less rich in species number: Hymenoptera (77), Lepidoptera (61), Coleoptera (58), Hemiptera (52), Diptera (8), Ortoptera (not computed), Thisanoptera (2) and Psocoptera (2). The biggest richness of species and abundance of individuals were observed on Pyralidae and Curculionidade families. Our results indicate a high richness of species with low abundance of individuals associated to the Malpighiaceae species, similar to the observed by Price *et al.* (1995), Diniz & Moraes (1997) and Marquis *et al.* (2002) on the same Bioma. The Sorensen Similary index calculated to the coleoptera, lepidoptera and to the herbivores, presented the biggest values in *B. laevifolia* and *B. campestris*, followed by *B. laevifolia* and *B. malifolia*. The higgest number of flowers needed to produce one single seed were observed in *B. campestris* and *B. laevifolia*. The lowest ones were registered to *B. malifolia* and *B. intermedia*.

## Sobre a tese

Apresento inicialmente uma revisão bibliográfica abrangendo os temas que serão abordados nos quatro capítulos desta tese.

Cada capítulo será composto por introdução, material e métodos, objetivos, resultados e discussão, para facilitar a posterior passagem para o formato de artigo de revista.

A seguir apresento as conclusões finais, onde procurei fazer um apanhado geral dos assuntos previamente citados.

Por último, apresento uma listagem única do material bibliográfico utilizado, no intuito de não haver repetições desnecessárias das mesmas bibliografias citadas em mais de um capítulo. Optamos por organizadas as referências bibliográficas no formato proposto na Revista .....

# Revisão da literatura

## 1. O bioma Cerrado

O cerrado é uma formação escleromórfica que originalmente ocupou cerca de dois milhões de km<sup>2</sup>, aproximadamente 23% do território nacional (Eiten 1972, Eiten 1990, Oliveira-Filho & Ratter 2002). O seu domínio morfo-climático está situado no Planalto Central Brasileiro, estendendo-se pelos Estados de Goiás, Tocantins, Distrito Federal, parte de Minas Gerais e Bahia, Mato Grosso, Mato Grosso do Sul e parte do Maranhão, Piauí e Rondônia (Durigan 2004). Apresenta clima tropical quente e úmido, com geadas raras ou ausentes, estação chuvosa no verão e invernos secos (até quatro meses sem chuva), a média anual de temperatura está entre 22°C e 23°C e a média anual de pluviosidade fica entre 1.200 a 1.800 mm (Oliveira-Filho & Ratter 2002, Coutinho 2002). O solo é geralmente profundo e poroso, com alta concentração de alumínio e forte acidez (aproximadamente de 4 a 5), geralmente é bem drenado, conseqüentemente apresenta-se lixiviado, com baixa fertilidade e pobre em nutrientes (Motta *et al.* 2002, Coutinho 2002, Durigan 2004). O gradiente crescente das fisionomias do cerrado acompanha um gradiente também crescente na fertilidade do solo (Goodland & Pollard 1972, Oliveira-Filho & Ratter 2002). Seu potencial para a agricultura é alto, bastando apenas preparar a terra com adubação e calagem adequadas (Camargo 2002). As características do solo, a sazonalidade da temperatura e umidade, assim como a ocorrência de queimadas periódicas parecem ser os principais fatores determinantes do bioma Cerrado (Oliveira 1998, Oliveira & Marquis 2002, Zorzetto *et al.* 2003). Sua vegetação é composta por diferentes fisionomias que variam quanto à cobertura herbácea e à proporção de espécies lenhosas dentro de um gradiente de menor para a maior biomassa: o campo limpo e o campo sujo, campo cerrado, cerrado *stricto sensu* e cerradão, respectivamente, que juntas se apresentam como um mosaico ecológico (Coutinho 1978, Oliveira-Filho & Ratter 2002). Há ainda as formações florestais que acompanham os rios: são as matas, veredas, matas de galeria e matas ciliares (Ribeiro *et al.* 1983, Rizzini 1963a, 1963b). Há também uma classificação raramente usada, porém mais detalhada, expressando com maior exatidão características como o tipo de vegetação,

a fertilidade e profundidade do solo e o grau de perturbação na área, abrangendo os mais diversos tipos de vegetação e fisionomias observados no cerrado (Eiten, 1979). Com uma análise detalhada de 92 estudos com métodos de amostragem variados, Castro *et al.* (1999) estimaram que o cerrado apresentaria ao redor de 1000 espécies arbóreas e arbustivas, de 370 gêneros de 90 famílias. Como as fisionomias abertas (campo limpo, campo sujo, campo cerrado, cerrado *stricto sensu*) são predominantes no cerrado *amplo sensu* é possível que a maior riqueza florística seja composta por espécies não lenhosas herbáceas e subarbustivas (Castro *et al.* 1999), no entanto, até agora existem poucos levantamentos florísticos que abordam esse grupo (Mantovani & Martins 1993). Em uma área de cerrado de São Paulo foram encontradas 403 espécies de angiospermas não lenhosas, com proporção de 1:2 a 1:3 entre plantas arbóreas-arbustivas e herbáceas-subarbustivas (Mantovani & Martins 1993). Somando-se os valores estimados para angiospermas lenhosas com os valores estimados para as angiospermas não lenhosas, supõe-se que o número de espécies de angiospermas no cerrado fique entre 3000 a 7000 (Castro *et al.* 1999). Mais detalhes sobre as características da vegetação do Cerrado podem ser encontrados em Warming (1908), Goodland (1971, 1979), Goodland & Pollard (1973), Ratter *et al.* (1997), Sano & Almeida (1998), Oliveira & Marquis (2002) e Raw *et al.* (2006).

A região tropical abriga a maior biodiversidade do planeta, a qual infelizmente vem sendo cada vez mais ameaçada pela ação antrópica graças à falta de planejamento e às políticas ambientais inapropriadas (Ehrlich 1997). A riqueza de biodiversidade contrasta com a falta de conhecimento sobre suas espécies e seus papéis ecológicos (Almeida *et al.* 1998, Mendonça *et al.* 1998, Coutinho 2002, Paleari 2004). Mesmo com a possibilidade de uso para fins alimentícios (Durigan 2004), pela indústria farmacêutica (Diaz 2005) e de cosméticos (Ereno 2005), os recursos da flora e também da fauna tropical vem sofrendo com a extração indiscriminada e a falta de planejamento de longo prazo (Fioravanti 2004). A expansão das cidades, assim como das fronteiras agropecuárias e a implementação de rodovias, estão entre as principais causas da fragmentação de ambientes naturais e em especial do cerrado (Dias 1990, Ratter *et al.* 1997, Marini-Filho & Parentoni-Martins 2000, Klink & Moreira 2002). Nos últimos anos o cerrado foi considerado como “uma área de sacrifício” a ser utilizada em prol do desenvolvimento econômico, poupando parcial e temporalmente a floresta amazônica (Scariot & Sevilha 2003). Como resultado dessa ocupação humana, temos a formação de áreas fragmentadas, muitas delas encontradas apenas em terrenos elevados ou acidentados, onde seria impossível implementar pastos ou plantações. As áreas fragmentadas apresentam alterações nas interações de polinização e dispersão de diásporos (Feinsinger 1987, Bawa 1990, Aizen & Feinsinger 1994, Ghazoul *et al.* 1998, Cunningham 2000, Cascante *et al.* 2002, Aizen 2006). Além disso a fragmentação pode também prejudicar a reprodução de espécies animais (Lobato 2004), ocasionando o aumento da endogamia com conseqüente queda na variação gênica, possibilitando a fixação de alelos deletérios nas

populações (Charlesworth & Charlesworth 1987, Ellstrand & Elam 1993, Young *et al.* 1996, Nason *et al.* 1997). A presença de vetores de pólen e de sementes eficazes a longas distâncias, como por exemplo aves e mamíferos, pode amenizar os efeitos negativos da fragmentação e da endogamia (Young *et al.* 1996).

Atualmente o bioma cerrado é o que mais sofre com a expansão da pecuária e da agricultura no Brasil (Dias 1990, Ratter *et al.* 1997, Camargo 2002, Klink & Moreira 2002, Durigan 2004). Estudos recentes mostram que apenas 20% de sua área original permanece intocada, aproximadamente 1.800.000 km<sup>2</sup>, sendo que o restante já está completamente convertido para outro uso ou sofre algum tipo de alteração antrópica (WWF Brasil 2000, Camargo 2002, Durigan 2004). Árvores isoladas em locais onde a vegetação original foi retirada ou muito alterada, podem ter o desenvolvimento dos frutos limitado pelos recursos do solo até mais do que pelo número de flores produzidas (Lloyd 1980, Stephenson 1981 e 1992, Lee 1988). Além disso, ainda há uma visão distorcida que divulga o cerrado como uma área sem importância biológica (Bizerril 2003).

As estimativas quanto ao tamanho da flora do cerrado variam muito, de 3.000 espécies (Coutinho 2002) a 10 mil espécies de plantas vasculares, das quais 44% seriam endêmicas (Dias 1992). Nossa capacidade de preservar estas espécies dependerá em grande parte da adoção de políticas públicas que minimizem a conversão do cerrado em outros usos e, além disto, será necessário manejar os fragmentos remanescentes de forma a aumentar o seu valor de conservação. Isto porque grande parte do que hoje resta do cerrado, especialmente nas regiões sul, sudeste e centro-oeste, existe na forma de fragmentos, a maioria deles com tamanho inferior a 100 ha (WWF Brasil 2000, veja mais referências em Oliveira e Marquis 2002).

No caso de áreas fragmentadas, as perturbações causadas por eventos naturais como geadas, fogo, secas prolongadas ou chuvas excessivas, ou pelas interações com a fauna local, podem alterar as condições ambientais que determinarão um desenvolvimento diferenciado das espécies, quando comparado com o que ocorre em outras áreas próximas e preservadas (Coutinho 1976 *apud* Coutinho *et al.* 1982, Araújo *et al.* 1997). A influência antrópica deve ser cuidadosamente considerada, pois pode afetar o entorno com atividade agropecuária, muitas vezes com uso de adubação química ou orgânica, uso de herbicidas e inseticidas, ou pela presença de granjas, rodovias e habitações. O interior do fragmento pode sofrer influência antrópica pelo tipo de ocupação anterior da área, ou pelo tipo de manutenção realizada, como a abertura de trilhas, visitação constante e a preparação de aceiros contra queimadas. O conjunto desses eventos moldará o histórico de cada fragmento (Marini-Filho & Parentoni-Martins 2000). Outro aspecto a ser considerado é a presença de corredores ecológicos unindo fragmentos próximos, o que auxilia o fluxo de animais e o transporte de pólen entre diferentes áreas, facilitando a reprodução cruzada da fauna e da flora. A fragmentação de ambientes pode levar a mudanças nas taxas de polinização, frutificação e herbivoria observadas em populações próximas da mesma espécie (Aizen &

Feinsinger 1994, Ghazoul *et al.* 1998, Cunningham 2000, Fuchs *et al.* 2003).

No Brasil, os biomas compostos pela vegetação de cerrado e pela vegetação da floresta Atlântica fazem parte do grupo de 25 'hot spots', os biomas mais ricos em biodiversidade e mais ameaçados do planeta (Myers *et al.* 2000), o que torna as pesquisas realizadas nesses ecossistemas muito importantes. Os estudos que fornecerem embasamento teórico para a identificação e proteção de áreas ricas em biodiversidade, assim como para a recuperação de áreas alteradas, são necessários para que minimizemos a perda de espécies (Myers *et al.* 2000, Morelato & Haddad 2000, Ereno 2004, Drummond & Martins 2004, Durigan 2004).

## **2. As interações multitróficas e a reprodução vegetal**

As populações animais e vegetais apresentam uma vasta gama de variações entre seus indivíduos as quais não se devem apenas às diferenças quanto à fase de desenvolvimento individual, sexo, pool gênico ou ao acaso, mas também, às condições bióticas e abióticas locais (Ricklefs 1996). Essas condições locais promovem a seleção e a fixação dos fenótipos mais adaptados ao ambiente nas populações ali presentes (Stebbins 1970). Durante o processo de crescimento e reprodução as espécies interagem de muitas formas com o meio, porém, como os vegetais compõem o primeiro nível trófico (produtores), são diretamente afetados pelas características edáficas e climáticas locais, muito mais intensamente que os animais (Ricklefs 1996). Durante o desenvolvimento, o vegetal necessita de recursos abióticos como os nutrientes do solo, a água e a luz, para obter os compostos utilizados no crescimento, defesa do organismo e reprodução. Os fatores bióticos, como polinizadores, herbívoros, dispersores de sementes, bactérias fixadoras de nitrogênio nas raízes, entre outros, também desempenham um papel importante na vida do vegetal e juntos compõem as interações multitróficas (Del-Claro 2004).

O estudo das interações multitróficas desempenha um papel fundamental na compreensão dos processos ecológicos que envolvem as espécies. Seus resultados indicam variações sazonais possivelmente capazes de afetar a abundância e a diversidade das espécies em um determinado ambiente natural (Boucher 1985, Oliveira & Del-Claro 2003, Del Claro 2004, Moog *et al.* 2005, Thompson 2005). Além disso, refletem eventos climáticos cíclicos, tais como as oscilações de temperatura e pluviosidade anuais (Morelato *et al.* 1989, Morelato *et al.* 2000). Também indicam variações regionais que distinguem ambientes próximos como, por exemplo, os fragmentos de um mesmo ecossistema regional que podem ser afetados distintamente ao longo do tempo (Markis & Braker 1994). Tais fatores influenciam as espécies de maneira particular ou ainda com intensidade variada ao longo do tempo e do espaço. Um exemplo de interação tritrófica onde a planta é prejudicada foi observado por Heiling *et al.* (2003), com aranhas brancas *Thomisus spectabilis* que

aguardam a chegada de abelhas sem ferrão, suas presas, em flores brancas de *Chrysanthemum frutescens*. As flores com aranhas são mais visitadas que as sem aranhas. A explicação encontrada pelos autores mostra que o contraste de cores do espectro ultravioleta do corpo da aranha sobre a flor produz pistas visuais atrativas para as abelhas, evidenciando que a estratégia usada pelo predador foi de produzir uma sinalização conspícua, semelhante a dos guias de néctar.

Os fatores abióticos como a disponibilidade de água e o tipo de solo são fundamentais nos processos ecológicos, pois interferem no crescimento, na sobrevivência e no sucesso reprodutivo das populações vegetais (Stephenson 1992, Sollins *et al.* 1994). Os eventos biológicos repetitivos, como a entrada na estação reprodutiva ou a brotação foliar, obedecem a ciclos temporais influenciados por fatores bióticos e abióticos estudados pela fenologia (Morellato *et al.* 1989). A água é dependente da pluviosidade, da distância do lençol freático e da evaporação, sua retenção é determinada pelo tipo de solo e por outros fatores abióticos como a temperatura e os ventos. Os fatores abióticos atuam diretamente sobre as espécies, permitindo ou bloqueando, acelerando ou retardando ou até mesmo modelando seu desenvolvimento. Denslow *et al.* (1987) observou em três espécies do gênero *Piper* e três do gênero *Miconia*, num experimento com manipulação de solo, que o aumento do nível de nutrientes disponíveis levou a um aumento na produção de compostos fenólicos em cinco das seis espécies que estudou. Gershenson (1984) notou que parte da variação intra-específica no dano foliar está associada à presença de compostos químicos secundários, diretamente dependentes dos nutrientes presentes no solo. Todos esses fatores abióticos interferem na reprodução das plantas, que envolve direta e indiretamente muitos aspectos relacionados à sua ecologia e aos fatores bióticos, como o estado nutricional dos indivíduos (Stephenson 1992), a presença de polinizadores (Crepet 1983, Dufaÿ & Anstett 2003, Wyatt 1983) de dispersores de sementes, de herbívoros (Del-Claro *et al.* 1997, Canela & Sazima 2003), de mutualistas condicionais (Del Claro 2004) e de patógenos, além do tamanho e variabilidade genética da população (Handel 1983, Bronstein 1994).

Nas interações com mutualistas condicionais destacam-se as interações planta-formigas, que podem estar associadas a outras espécies animais em dois, três ou mais níveis tróficos, as plantas podem oferecer local para nidificação (domátias, ramos ociosos ou mortos) ou alimento (nectários extraflorais, corpúsculos nutritivos ou exudações) (Janzen 1966, Júlia & Del-Claro 2003). A importância das espécies de formigas para as plantas pode ser observada em três tipos de situações. Primeira: muitos herbívoros são expulsos ou mesmo caçados pelas formigas nos ramos e flores, evitando assim a perda de área fotossintetizante e área reprodutiva do vegetal, em plantas possuidoras ou não de nectários extraflorais (Bentley 1977, Oliveira *et al.* 2002) Nectários extraflorais (NEFs) são aqueles não envolvidos diretamente com a polinização (Fiala & Maschwitz, 1991) e é considerado o mais comum alimento vegetal aproveitado pelas formigas (Carrol & Janzen



1973). Segunda: além de caçar suas presas sobre as plantas, as formigas podem também utilizar os NEFs, oferecidos por várias famílias vegetais. A presença de NEFs já foi descrita em mais de 93 famílias de angiospermas (Elias 1983, Koptur 1992, Koptur *et al.* 1998) e para pelo menos 2.200 espécies de plantas (Keeler 1989). Terceira: as formigas podem utilizar outra fonte alimentar muito interessante, as exudações oferecidas pelos homópteros adultos e imaturos, em plantas com ou sem NEFs. Esses insetos são protegidos ativamente por diversas espécies de formigas, as quais constantemente os tocam com suas antenas, antes e depois de coletar as gotas exudadas por eles. Nessas interações tritróficas ocorre a associação entre uma planta com NEFS, um hemíptero (Membracidae) e formigas, onde a presença de uma determinada espécie interfere no relacionamento das outras duas (Del-Claro & Oliveira 1999, 2000).

As interações tritróficas podem incluir plantas, polinizadores e seus respectivos predadores (Dukas & Morse 2003, Canela & Sazima 2003, Del-Claro 2004, Romero & Vasconcelos-Neto 2004, Moog *et al.* 2005), ou plantas, herbívoros e seus predadores (Del-Claro *et al.* 1996, Del-Claro 1998). Há ainda relações envolvendo quatro níveis tróficos, onde observamos a planta, seu herbívoro, o parasita do herbívoro e o predador do herbívoro.

Adaptações florais morfológicas e fisiológicas foram selecionadas ao longo da evolução de modo a atrair diferentes animais capazes de transportar o pólen (Barbosa 1997, Buchmann 1987, Faegri & Pijl 1980, Feinsinger 1983, Gottsberger 1977, Oliveira 1998, Waser 1983). Tais adaptações facilitam a localização da planta e o acesso ao recurso floral, bem como o transporte do pólen, aumentando assim a eficiência da polinização e otimizando a reprodução (Stebbins 1970). O incremento no fluxo gênico causado pela reprodução cruzada é vantajoso para a manutenção das espécies frente às mudanças do meio (Fenster *et al.* 2004). A atração floral se dá pela oferta de um recurso que é interessante para o animal visitante, como por exemplo: pólen, néctar, óleos, perfumes, resinas e tecido floral ou pelo engodo, a oferta de um falso recurso que atrai o polinizador 'por engano' (Simpson & Neff 1981, Baker 1983, Vogel 1983). Uma grande parte da biomassa floral é reservada para estruturas de atração, como as pétalas e o néctar (Cruden & Lyon 1975, Lovett Doust & Cavers 1982, Pleasants & Chaplin 1983, Stanton & Preston 1988a). Características, como o odor, facilitam a localização da planta (Dobson 1987, Williams 1983) enquanto que a estrutura da inflorescência influencia a estratégia de forrageamento do visitante (Schemske 1980, Wyatt 1982).

O pólen requer um alto custo de produção e contém de 5 a 40 % de proteínas (Grogan & Hunt 1979), além de vitaminas e sais minerais. A ingestão de pólen, denominada 'polinivoria' por Quesada *et al.* (2003), pode ter surgido quando os animais que visitavam as flores ingeriam acidentalmente os grãos de pólen presos ao corpo, como sugerido por Nowak (1994) para polinivoria ativa em morcegos. Outros animais que se alimentam de pólen na flor são as moscas

sirfídeas, os besouros e os micropterígio, porém a maior quantidade de pólen utilizado para alimentação é levada para as larvas por abelhas fêmeas ou operárias (Eickwort & Ginsberg 1980).

O néctar é um recurso com produção menos dispendiosa para a planta, composto basicamente por carboidratos (glucose, frutose e sacarose), mas também apresenta lipídeos, glicídios, aminoácidos, alcalóides, fenóis e íons minerais (Simpson & Neff 1981, Kearns & Inouye 1993). As espécies que apresentam néctar floral possuem guias de néctar que indicam a sua localização (Jones & Buchmann 1974). O néctar floral é um dos principais produtos oferecidos aos agentes polinizadores e existe uma correlação entre sua demanda e o comportamento do polinizador, a composição, a concentração e a produção ao longo do tempo de duração da flor (Faegri & van der Pijl 1980). O néctar extrafloral pode ser observado em regiões geralmente intumescidas no caule ou nas folhas (Koptur 1992), mediando as interações entre diversos insetos e as plantas (Bentley 1977, Koptur 1992), interações essas não relacionadas à polinização.

Outros recursos florais também podem ser oferecidos, como óleos, partes florais (Steiner & Whitehead 1991a) e resinas, todos eles utilizados na construção dos ninhos (Armbruster & Webster 1979, Armbruster 1984, Armbruster & Mziray 1987, Steiner & Whitehead 1991b). O óleo ainda pode servir como um alimento altamente energético para as larvas e possivelmente os adultos (Buchmann 1987). São conhecidas aproximadamente 2.402 espécies em 79 gêneros de dez famílias de angiospermas com flores que produzem lipídeos: Curcubitaceae, Iridaceae, Krameriaceae, Malpighiaceae, Orchidaceae, Primulaceae, Scrophulariaceae, Solanaceae, Gesneriaceae e Melastomataceae, (Buchmann 1987). Vogel & Cocucci (1995) consideram que as oito primeiras famílias citadas acima fornecem o óleo como recompensa às abelhas polinizadoras. Indivíduos da família Apidae, Centridini, coletam óleos de glândulas florais e o misturam com o pólen para alimentação das larvas (Michener 1974, Eickwort & Ginsberg 1980). Esses recursos tão variados servem de atrativo para potenciais polinizadores que apresentaram adaptações morfológicas e comportamentais específicas para sua coleta.

### **3. A polinização**

São considerados polinizadores os visitantes florais que fazem o transporte dos grãos de pólen até a superfície estigmática de uma flor da mesma espécie. Esse transporte pode ocorrer entre flores do mesmo indivíduo promovendo a autopolinização, ou entre flores de indivíduos diferentes promovendo a polinização cruzada, mais vantajosa e preferencial para a manutenção dos genótipos heterozigotos na população (Mayr 1977, Proctor *et al.* 1996, Niklas 1997, Primack & Rodrigues 2001). A coleta ativa do pólen pelas abelhas, também denominada coleta primária (Westerkamp 1987), ocorre com a retirada intencional do pólen das estruturas que os guardam,

geralmente as anteras, e sua rápida acomodação em partes do corpo das abelhas adaptadas para esse transporte (como a curbícula). A polinização ocorre como um produto secundário da coleta do recurso floral (pólen, néctar, óleos, perfumes ou tecidos da flor), que é ativamente procurado pelos visitantes (Vitali & Machado 1994). Casos de polinização intencional são muito raros, sendo conhecidos apenas alguns poucos exemplos restritos aos gêneros *Ficus* e *Yucca* (Crepet & Friis 1989, Gulan & Cranston 1994, Thompson 1994).

As interações planta-animal envolvidas na polinização são dependentes da biologia das espécies envolvidas, como horário de abertura da flor e sua duração, tipo de recurso disponibilizado para o polinizador, morfologia da flor e do visitante, hábito e estratégia do animal durante a visita, época e duração de florescimento, além da proximidade da área de vida do polinizador (Faegri & Van der Pijl 1980, Proctor *et al.* 1996). As informações sobre a biologia reprodutiva vegetal, especificamente a polinização, nos auxiliam a compreender as interações que ocorrem entre populações animais e vegetais, assim como seu processo evolutivo e adaptativo (Barbosa 1997, Bawa *et al.* 1989, Faegri & Van der Pijl 1980, Feinsinger 1983). Quando esses estudos envolvem espécies simpátricas que possuem os mesmos polinizadores, eles podem nos fornecer informações sobre a filogenia e o desenvolvimento das características florais nos grupos estudados (Stiles 1985, Armbruster 1987, Saraiva *et al.* 1988, Barros 1989, Oliveira *et al.* 1992), assim como indicar possíveis relações coevolutivas (Thompson 1994).

A polinização por abelhas é predominante no cerrado *lato sensu* onde são responsáveis pela transferência de pólen de 65 a 75% das plantas (Apoidea, série Apiformes) (Silbebauer-Gotsberger & Gotsberger 1988), assim como nas florestas Neotropicais de maneira geral (Oliveira & Gibbs 2000). No cerrado a maior parte das interações de polinização envolve guildas de plantas, onde uma espécie tem suas flores morfológica e funcionalmente capazes de oferecer recursos para uma variedade de visitantes e polinizadores, conseqüentemente, as interações muito específicas são poucas vezes observadas (Oliveira & Gibbs 2000). Oliveira & Gibbs (2002) apresentam uma revisão da literatura sobre a polinização no cerrado. As espécies que produzem flores pequenas, não especializadas morfológica e fisiologicamente a um tipo específico de visitante floral, são comumente polinizadas por uma guilda formada por himenópteros (principalmente abelhas) e dípteros (Oliveira & Gibbs 2000). As adaptações morfológicas e fisiológicas das plantas e seus polinizadores influenciam as complexas interações comportamentais como as observadas por Saraiva *et al.* (1998) em *Styrax camporium* e *S. ferrugineus*, por Oliveira & Sazima (1990) em *Kielmeyera speciosa* e *K. coriacea*, por Torezan-Silingardi & Del-Claro (1998) em *Campomanesia pubescens*, por Oliveira & Gibbs (1994) em *Vockysia pumila*, *V. tucanorum*, *V. piamidalis*, *V. elliptica*, *V. rufa* e *V. thyrsoides*, e por Gaglianone (2000) em 17 espécies de Malpighiaceae. Estes estudos identificaram as abelhas solitárias ou parassociais como os principais agentes polinizadores, exceto para *Styrax camporium* e *S. ferrugineus* (Saraiva *et al.* 1998).

No cerrado brasileiro podemos observar uma preferência de determinadas famílias de abelhas por algumas famílias vegetais, por exemplo, as Anthophoridae são mais freqüentes em flores de Malpighiaceae, Asteraceae e Lamiaceae, respectivamente, do que em plantas de outras famílias. As Apidae preferem as Malpighiaceae e Asteraceae, as Halictidae visitam mais as flores de Asteraceae e Malpighiaceae, as Megachilidae são mais observadas em flores de Asteraceae e Leguminosae (Pinheiro-Machado *et al.* 2006).

Nas malpighiáceas o pólen é coletado pelas abelhas para a alimentação do adulto e da prole, enquanto que o óleo é utilizado, além da alimentação, na construção e manutenção do ninho (Vogel 1974 e 1990, Vinson *et al.* 1997). Uma parte do óleo será incorporada na parede das células do ninho, servindo como um impermeabilizante, com capacidade fungicida e bactericida, além de repelir possíveis predadores, outra parte será incorporada às provisões, aumentando seu valor nutricional e evitando a absorção de água que comprometeria a qualidade do alimento (Simpson & Neff 1981). A polinização ocorre de forma acidental durante a coleta dos recursos florais, realizada tanto por abelhas grandes que buscam principalmente o óleo, quanto por abelhas pequenas, coletoras principalmente de pólen (Rego & Albuquerque 1989, Sazima & Sazima 1989, Pedro 1994, Gaglianone 2000).

As famílias mais visitadas pelas abelhas no bioma Cerrado são: Asteraceae, Leguminosae, Malpighiaceae, Labiatae, Rubiaceae, Vockysiaceae, Sapindaceae, Styracaceae, Solanaceae, Bignoniaceae, Melastomataceae, entre outras (Campos 1989, Carvalho 1990, Mateus 1998). Mesmo com esses estudos, ainda há um grande déficit no conhecimento sobre as relações entre as espécies vegetais do Cerrado e seus himenópteros polinizadores, em especial as abelhas.

#### **4. A herbivoria**

Embora os polinizadores tenham um papel definitivo na reprodução das plantas, outros fatores têm influência na grande diversidade de espécies vegetais característica das comunidades tropicais, incluindo o Cerrado. Padrões espaciais de mortalidade de sementes e de plantas jovens resultantes da ação de herbívoros, assim como a qualidade do solo e as variações físicas e bióticas locais influenciam intensamente na diversidade encontrada (Marquis & Braker 1994, Thompson 2005). A sobrevivência e a fecundidade das plantas são influenciadas de diversos modos por herbívoros, desde o nível do indivíduo até o da comunidade (Karban & Myers 1989, Vesprini *et al.* 2003), afetando a abundância e a diversidade vegetal em um determinado local (Strong *et al.* 1984).

Herbívoros podem consumir praticamente todos os tipos de tecidos vegetais (Crawley 1983) e o impacto no valor adaptativo da planta irá depender do tipo de tecido que está sendo

consumido (Marquis 1992). A ação de herbívoros é considerada uma força seletiva importante sobre os mecanismos de defesa nas plantas (Croteau *et al.* 2000). Conseqüentemente, diferentes estratégias foram selecionadas nos vegetais para combater o impacto da herbivoria, as quais podem ser divididas em defesas químicas, como a presença de látex, alcalóides, glicosídeos, taninos ou outras substâncias que conferem toxicidade ou impalatabilidade às plantas (Croteau *et al.* 2000), e defesas físicas como tricomas, espinhos e outras modificações morfológicas (Crawley 1983, Begon *et al.* 1986, Karban & Myers 1989, Gullan & Cranston 1994, Marquis & Braker 1994, Agrawal & Rutter 1998). Podemos também encontrar defesas fenológicas ou desenvolvimentais, como por exemplo o crescimento vegetativo ou florescimento em épocas desfavoráveis aos principais herbívoros (Marquis & Braker 1994, Fuente & Marquis 1999, Del-Claro & Santos 2000). Há ainda defesas obtidas a partir da associação com outras espécies, como as formigas que visitam nectários extraflorais (NEFS) e predam muitos dos herbívoros mastigadores presentes na planta (Del-Claro *et al.* 1996, Del-Claro 2004, Vesprini *et al.* 2003). A hipótese de Bolser & Hay (1996) sugere que a maior diversidade e atividade dos herbívoros nos trópicos pode ter agido como uma força seletiva que promoveu uma grande eficiência nos mecanismos de defesa encontrados nas plantas dessas áreas, maior que as observadas em plantas temperadas. No Cerrado, por exemplo, as plantas apresentam defesas como troncos e galhos com casca dura e espessa, folhagem coriácea pouco palatável, muitas vezes com compostos repelentes, silicosos ou com taninos (Camargo 2002).

A herbivoria é uma condição intrínseca aos ambientes naturais e pode ser considerada como um importante fator ecológico com conseqüências graves para as espécies envolvidas (Futuyma 1983). O efeito direto da herbivoria foliar (folivoria) é a diminuição da área total fotossintetizante, causando assim prejuízo para o desenvolvimento do vegetal, pois os fotossintetatos estarão presentes em menor quantidade, muitas vezes insuficiente para a diferenciação, crescimento e maturação das estruturas da planta (Futuyma 1983). Efeitos indiretos da herbivoria foliar como o atraso no período de floração (Marquis 1988, Meyer & Root 1993, Frazee & Marquis 1994, Juenger & Bergelson 1997), redução no número de flores (Karban & Strauss 1993, Quesada *et al.* 1995, Juenger & Bergelson 1997, Lehtilä & Strauss 1997), diminuição no tamanho floral (Michaud 1991, Frazee & Marquis 1994, Strauss *et al.* 1996, Strauss 1997, Lehtilä & Strauss 1997) e queda na quantidade ou na qualidade do recurso oferecido às espécies polinizadoras (Quesada *et al.* 1995, Mutikainen & Delph 1996, Strauss *et al.* 1996) também podem ser observados e causam graves conseqüências para a polinização.

Quando a parte danificada compreende estruturas diretamente ligadas a reprodução teremos a herbivoria floral ou florivoria. Nesse caso o comprometimento da reprodução é muito maior e afeta diretamente a aptidão da planta, já que alterações morfológicas causadas por danos nas pétalas, sépalas, pistilo, anteras ou na inflorescência como um todo, podem afetar direta e negativamente a polinização e conseqüentemente a produção de sementes por fruto (Bell 1985,

Monteiro 1990(91), Karban & Strauss 1993, Cunningham 1995, Johnson *et al.* 1995, Lohman *et al.* 1996, Fischer *et al.* 1997, Mothershead & Marquis 2000, Canela & Sazima 2003, Riba-Hernandez & Stoner 2005).

## 5. A frutificação

Além dos fatores abióticos, a frutificação também pode ser afetada pela interação da variação gênica da população com as outras espécies da comunidade. Assim, por exemplo, o tamanho da corola é determinado pela associação dos genes, dos nutrientes e dos fotossintetatos presentes no momento do desenvolvimento do botão floral. Os estudos de Galen (1989) com *Polemonium viscosum* apresentaram uma relação positiva significativa entre a produção de sementes por flor e as medidas de diâmetro e profundidade da corola. Dirzo & Harper (1982a e 1982b) observaram uma variação genética em *Trifolium repens* que conferiu grande vantagem adaptativa para sua população. Quatro espécies de caracóis e lesmas, herbívoros de *T. repens* se alimentavam diferentemente daquelas plantas devido à polimorfia presente na população, sendo que os indivíduos cianogénéticos eram evitados, enquanto que os acianogénéticos sofriam intensa herbivoria. Os experimentos mostraram que as plantas acianogénéticas apresentavam um crescimento mais lento e tinham taxas de sobrevivência e conseqüentemente de reprodução menores que as cianogénéticas.

A frutificação poderá ser afetada diretamente quando a herbivoria ocorre nos tecidos da flor, pois a atração visual fica prejudicada (Monteiro 1990, Johnson *et al.* 1995, Fischer *et al.* 1997, Canela & Sazima 2003). Vários estudos mostraram que grande parte da biomassa floral é alocada para estruturas de atração para os polinizadores, como as pétalas e o néctar (Cruden & Lyon 1975, Lovett Doust & Cavers 1982, Pleasants & Chaplin 1983, Stanton & Preston 1988a). Quando a herbivoria ocorre em áreas produtoras de recurso como perfume, néctar, óleos e resinas, ou até mesmo as anteras ou o estigma sofrem danos, a qualidade da polinização biótica tende a cair, prejudicando assim a produção de frutos e sementes (Johnson *et al.* 1995, Fischer *et al.* 1997, Canela & Sazima 2003).

A taxa de frutificação pode ser afetada também pela densidade das espécies nos diversos tipos de vegetação (mata e campo aberto, por exemplo), já que indivíduos densamente localizados receberão mais polinizadores e conseqüentemente terão mais sementes formadas por polinização cruzada, aumentando assim a qualidade da prole (Murawski & Hamrick 1992a e 1992b, Gribel *et al.* 1999, Fuchs *et al.* 2003). Vários estudos mostram uma correlação positiva entre a frutificação e a conservação e o tamanho do fragmento (Aizen & Feinsinger 1994a, Ghazoul *et al.* 1998, Cunningham 2000b, Fuchs *et al.* 2003). Por exemplo, a frutificação de *Pachira quinata*

(Bombacaceae) foi observada por Fuchs e colaboradores (2003) em dois tipos de ambientes: reservas de floresta tropical seca com no mínimo 20 indivíduos reprodutivos por hectare de vegetação bem conservada, e áreas de pasto ou de cultivo agrícola onde os indivíduos estavam isolados por pelo menos 500 metros de outros da mesma espécie. As árvores isoladas produziram uma quantidade significativamente maior de flores, possivelmente por não haver competição por espaço para o desenvolvimento dos ramos laterais onde as flores são produzidas. No entanto a taxa de frutificação foi significativamente maior em árvores da reserva, o que pode ser explicado pelo fato dessa espécie frutificar predominantemente por polinização cruzada, a qual ocorre com maior frequência em áreas contínuas de vegetação conservada nas quais os polinizadores são mais abundantes. Os autores notaram que, em média, as flores dos indivíduos isolados foram fecundadas por pólen de um único doador, porém as de indivíduos próximos receberam pólen de dois ou três doadores diferentes.

## 6. A família Malpighiaceae

A família Malpighiaceae pertence à ordem Rutales, com 66 gêneros e aproximadamente 1200 espécies no mundo (Anderson 1990). O registro fóssil mostra que suas espécies já eram encontradas no Novo Mundo desde o Eoceno (Taylor & Crepet 1987), atualmente essa família é a mais importante produtora de óleos florais na região neotropical (Gottsberger 1989). Há ao redor de 800 espécies pan-tropicais, ocorrendo no Brasil 32 gêneros, com mais de 330 espécies segundo Joly (1998). A estimativa de Giulietti *et al.* (2005) calcula ao redor de 458 espécies de Malpighiaceae no território brasileiro. Suas plantas são perenes e de porte variado (arbóreo, arbustivo, herbáceo, ou lianas) (Anderson 1990), com folhas inteiras de disposição alterna e com inflorescências paniculadas terminais ou que surgem nas axilas superiores. As flores vistosas são completas e de simetria zigomorfa (bilateral), com ovário súpero tricarpelar e trilocular, geralmente com apenas um óvulo por lóculo. Possuem 10 estames, mas várias espécies apresentam alguns deles modificados em estaminódios. A corola é vistosa, com cinco pétalas longipedunculadas e geralmente fimbriadas, variando suas cores do amarelo ao rosado. O cálice apresenta cinco sépalas, geralmente cada uma delas apresenta dois elaióforos (glândulas de óleo) na base externa. A morfologia floral das Malpighiaceae é considerada muito constante (Anderson 1979). O fruto pode ser baciforme como no gênero *Byrsonima*, ou esquizocárpico com as sâmaras sendo dispersas separadamente como nos gêneros *Peixotoa*, *Banisteriopsis* e *Heteropteris* (Joly 1998). Entre os gêneros mais comuns no cerrado temos *Byrsonima*, *Banisteriopsis*, *Peixotoa* e *Heteropteris* (Almeida *et. al* 1998), os quais apresentam óleos e pólen como recursos a seus polinizadores. É uma das famílias muito bem distribuídas no território brasileiro, com lianas e arbustos nas dunas de areia da Bahia (Costa *et al.*

2006), com 24 espécies predominantemente de lianas na Reserva Ducke, AM (Hopkins 2005), com 15 espécies no Cerrado Pé-de-gigante em Santa Rita do Passa Quatro, SP (Batalha & Mantovani 2005), é a terceira família com maior número de espécies nos campos de murundu do triângulo mineiro (Resende *et al.* 2004) e a quarta família em número de espécies no cerrado de Água Boa, MT (Felfili *et al.* 2002).

Algumas espécies comuns são utilizadas por comunidades humanas locais e apresentam interesse econômico, por exemplo, *Byrsonima verbascifolia*, o murici de flor amarela, facilmente encontrada na região central do Brasil. Essa planta é utilizada na indústria de curtume pela alta concentração de taninos presente na casca (Silva-Filho 1992), na tinturaria fornecendo corante usado no tingimento de algodão (Silva-Filho 1992), na culinária para aromatizar cachaça e doces (Almeida *et al.* 1998), na medicina popular como diurética, emética e febrífuga, além de combater tosse e bronquite (Almeida *et al.* 1998), na construção civil e marcenaria (Almeida *et al.* 1998) e, ainda, como forrageira para o gado (Pereira 1993). Outra espécie de grande interesse é *Banisteriopsis caapi*, por suas propriedades alucinógenas. Os ramos dessa liana são utilizados como ingrediente principal de uma bebida utilizada em rituais desde a era pré-Colombiana, atualmente chamada bebida do Santo Daime. Após a fervura são liberados ingredientes psicoativos, os alcalóides tipo  $\beta$ -carbonílicos como harminas, harmalinas e seus derivados, que atuam no sistema nervoso central. Compostos de nor-triterpenos fortemente oxigenados já foram descritos para a família (Kaplan *et al.* 1994). A utilização de diversas espécies de Malpighiaceae pela indústria farmacêutica e por órgãos de saúde pública vem crescendo, como, por exemplo, o extrato de folhas de *Byrsonima intermedia* que apresenta importante atividade contra *Biomphalaria glabrata* (Alves *et al.* 2000). O chá da raiz do cipó-prata, *Banisteriopsis argyrophylla*, é utilizado na medicina popular contra inflamações e problemas hepáticos (Hirschmann & Arias 1990). Com o crescente número de estudos, cada vez mais oportunidades de uso econômico são evidenciadas para as Malpighiaceae.

A família Malpighiaceae possui várias espécies associadas a animais, essas associações são de dois, três ou mesmo quatro níveis tróficos. Vários estudos já foram realizados enfocando suas espécies quanto à biologia (Vogel 1974, Vogel 1990, Anderson 1979 e 1983, Davis *et al.* 2001, Sigrist 2001, Vinson *et al.* 1997), polinização (Barros 1992, Silva *et al.* 1996, Gaglianone 2000, 2001 e 2003, Pedro & Camargo 1991, Pedro 1994, Rego & Albuquerque 1989, Vogel 1974), fenologia (Barros 1992, Batalha & Mantovani 2000), compostos químicos (Vinson *et al.* 1997, David *et al.* 2003), capacidade de participar na regeneração de áreas degradadas (Saporetti *et al.* 2003), entre outros aspectos (Almeida *et al.* 1998, Alves *et al.* 2000, Pereira 1993, Silva-Filho 1992, Siqueira *et al.* 2003, Marinoni *et al.* 2003), no entanto, pouco se sabe sobre seus herbívoros florais. Várias espécies de Malpighiaceae apresentam flores com danos por herbivoria, no entanto, os poucos estudos já realizados deram ênfase aos animais envolvidos e não ao efeito sobre a reprodução da planta (Monteiro 1990, Réu & Del-Claro 2005).



## Justificativa e objetivos gerais

A partir dos temas apresentados na revisão da literatura, ficam evidenciados vários pontos específicos que suportam e ressaltam a relevância do estudo desenvolvido. Devido à importância do Bioma Cerrado como um 'hot-spot', fica evidente a importância do desenvolvimento de estudos entomológicos, zoológicos, botânicos e ecológicos que possibilitem uma melhor compreensão desse ecossistema. Assim sendo, o estudo das interações envolvendo as diferentes espécies que compõem as comunidades do Cerrado se faz necessário, pois a conservação da "biodiversidade das interações" (Thompson 1997) deve ser considerada como uma parte integral das estratégias para a manutenção da viabilidade das comunidades a serem preservadas.

Além disso, a biodiversidade deve ser vista e avaliada incluindo a riqueza observada nas interações entre animais e plantas, englobando o papel ecológico das espécies, os tipos de interação e seus resultados, a estrutura trófica da teia, a pressão de seleção, a heterogeneidade do habitat e as variações geográficas, segundo Peter W. Price (2002). A família Malpighiaceae se apresenta como um ótimo modelo para esse tipo de estudo, pois já foi objeto de investigações no cerrado, onde apresentam alta riqueza e abundância de espécies.

Devemos considerar também que embora a grande diversidade de espécies vegetais características das comunidades tropicais seja atribuída a padrões espaciais de mortalidade de sementes e plantas jovens devido à herbivoria (Marquis & Braker 1994, Thompson 2005), pouco se sabe sobre os herbívoros das estruturas reprodutivas nos trópicos, em especial no cerrado.

Pelo que foi apresentado acima, o presente estudo tem como objetivo contribuir para o conhecimento das espécies e suas relações a partir das seguintes questões:

- A fenologia de espécies simpátricas de Malpighiaceae no cerrado influenciam a diversidade das interações com os polinizadores e herbívoros?
- Quem são esses polinizadores e herbívoros associados às Malpighiaceae no cerrado?
- Essas espécies oferecem os mesmos recursos para polinizadores e herbívoros?

- Os polinizadores exploram sequencialmente espécies simpátricas de Malpighiaceae no cerrado?
- Há espécies de herbívoros que atuam condicionalmente dependendo dos diferentes tipos de defesa biótica apresentados pela plantas?
- Há relação entre a taxa de frutificação e a ação dos herbívoros florais?
- Quando essa relação existe, ela é variável entre as espécies simpátricas da mesma família?

Para responder a essas questões a tese foi dividida em quatro capítulos. O primeiro trata da fenologia das plantas escolhidas, o segundo aborda os recursos florais e os polinizadores, o terceiro apresenta os herbívoros florais e sua distribuição nas plantas, e o último capítulo enfoca a diversidade da entomofauna associada às estruturas reprodutivas. Em uma parte final apresentarei as principais conclusões, obtidas pela análise conjunta dos quatro capítulos.

A relevância de estudos como esse se dá pelo incremento do conhecimento sobre as interações entre as espécies, além de servir como indicadores de áreas ricas em biodiversidade, interessantes para projetos de conservação, e sugerir propostas para novos projetos relacionados.

# Capítulo I

## A fenologia de seis espécies de Malpighiaceae em um cerrado de Uberlândia, Minas Gerais

### 1. Introdução

A família Malpighiaceae é abundante em espécies herbáceas, arbustivas, arbóreas e em lianas, com aproximadamente 1200 espécies pertencentes a 66 gêneros (Anderson 1990), no ambiente de cerrado é a segunda em diversidade (Heringer *et al.* 1977). No município de Uberlândia, MG, é a terceira maior em número de espécies lenhosas de diâmetro do caule  $\geq 10$  cm, a 1,3 m do solo em áreas de cerrado residual (Araújo *et al.* 1997), e é a terceira maior em número de espécies lenhosas de diâmetro do caule  $\geq 5$  cm ao nível do solo, em campo de murundu (Resende *et al.* 2004). Ainda apresentou a segunda maior diversidade de espécies de lianas na floresta estacional semidecídua da Estação Ecológica do Noroeste Paulista (Rezende & Ranga 2005). Na Reserva Particular do Patrimônio Natural (RPPN) do Clube de Caça e Pesca Itororó de Uberlândia, a família Malpighiaceae foi a 18ª no índice de valor de importância calculado apenas com indivíduos de diâmetro do caule  $\geq 10$  cm ao nível solo (Appolinário & Schiavini 2002). Na reserva de Galheiros, região do Triângulo Mineiro (Perdizes, MG), a família Malpighiaceae é a segunda mais numerosa, e é a quarta no índice de valor de importância (IVI) das plantas com diâmetro do caule  $\geq 10$  cm a 30 cm do solo (Cardoso *et al.* 2002).

O termo fenologia tem origem na palavra grega 'phaino', que significa mostrar, exibir (Rathcke & Lacey 1985). A fenologia estuda os eventos biológicos repetitivos e os relaciona com as variações bióticas e abióticas do ambiente (Davis 1945, Morellato *et al.* 1990), podendo mostrar padrões de sazonalidade característicos em um dado ambiente para um determinado grupo de

espécies presentes. Estudos comparando a fenologia de distintas espécies vegetais de uma mesma família, de modo simultâneo, relacionando aspectos do ambiente físico e da ação dos polinizadores, embora possam ser de enorme importância para a ecologia de interações e preservação das comunidades naturais, são ainda incomuns na América tropical e em especial no cerrado (Barros 1992, Batalha & Mantovani 2000, Munhoz & Felfili 2005).

Os estudos que tratam da fenologia da família Malpighiaceae dentro do bioma cerrado ainda são poucos e foram focados principalmente em espécies de grande porte (Barros 1992, Batalha & Mantovani 2000, Munhoz & Felfili 2005, Barbosa *et al.* 2005a, Barbosa *et al.* 2005b, Locatelli & Machado 2004, Costa *et al.* 2006). Batalha & Mantovani (2005) encontraram a proporção entre espécies herbáceas-subarborescentes e arbustivo-arborescentes de aproximadamente 2:1 no Cerrado-pé-de-gigante, SP, onde a vegetação dominante pertence ao cerrado *sensu stricto*. Essa proporção indica a importância de se realizar estudos com as espécies de menor porte, geralmente negligenciadas nos estudos de fenologia. Estudos enfocando a fenologia das espécies de menor porte da família Malpighiaceae ainda são escassos (Mantovani & Martins 1988, Batalha *et al.* 1997, Batalha & Mantovani 2000, Munhoz & Felfili 2005) e muito precisa ser feito para eliminarmos essa lacuna do nosso conhecimento.

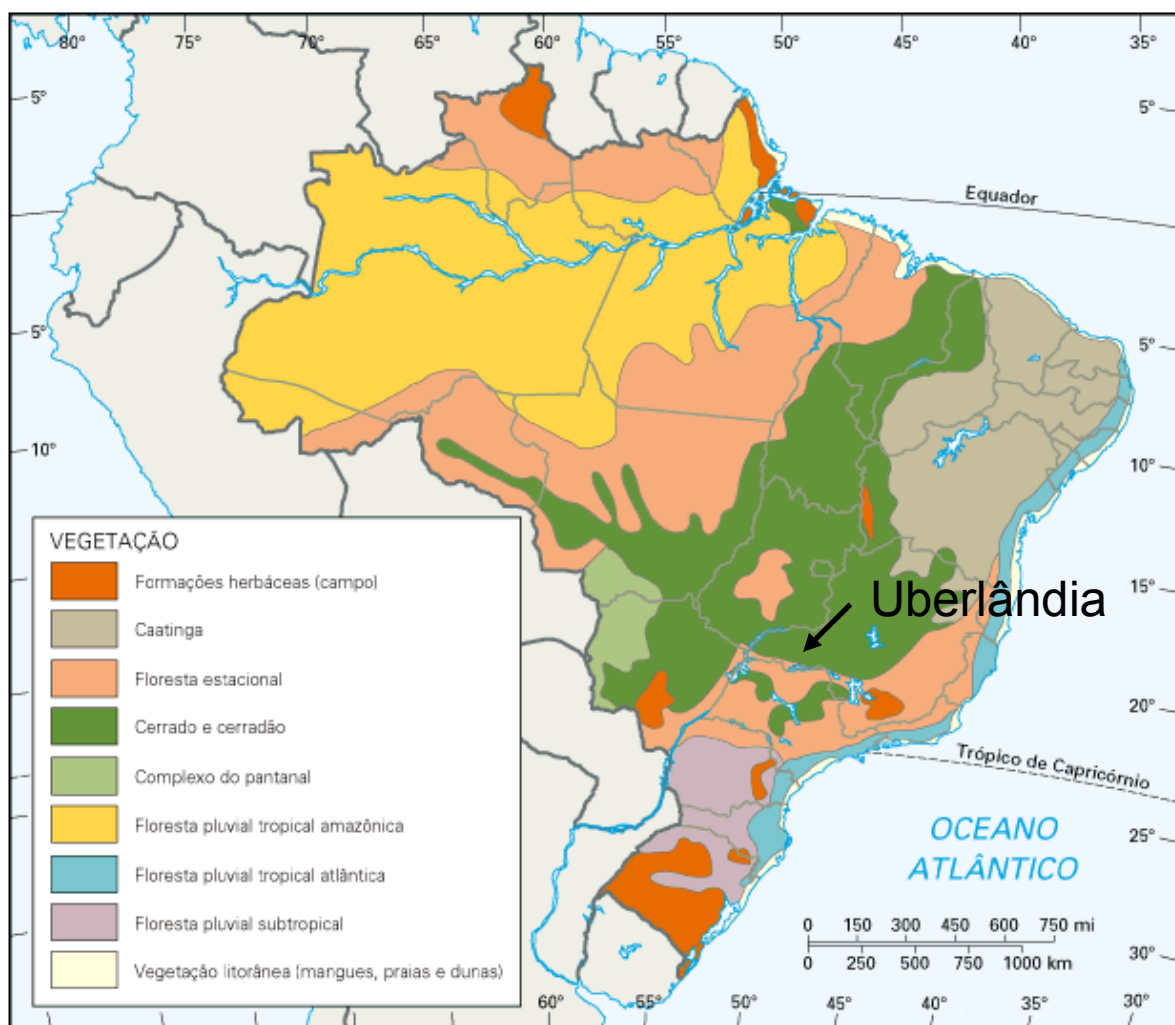
O objetivo desse estudo foi caracterizar a fenologia de seis espécies de pequeno e médio porte da família Malpighiaceae em uma área de cerrado de Uberlândia, MG, contribuindo para uma melhor compreensão do desenvolvimento vegetativo e reprodutivo da família, fornecendo assim os subsídios necessários para vários estudos, entre os quais, a investigação dos animais associados a essas plantas durante as distintas fases do seu desenvolvimento.

## **2. Material e métodos**

### **A área de estudo**

O estudo de campo foi realizado em um cerrado do município de Uberlândia, MG, na região do Triângulo Mineiro (Figura 1). Nessa região a sazonalidade é acentuada (Goodland 1979, Rosa *et al.* 1991), com uma estação seca bem definida de maio a setembro e outra chuvosa de outubro a abril, temperatura média anual é de 22°C e total pluviométrico de 1500 mm por ano (Rosa *et al.* 1991). O solo é classificado como Latossolo Vermelho-Escuro, variando de moderado a fortemente ácido (Embrapa 1982). A área de estudo localiza-se dentro da Reserva Particular do Patrimônio Natural (RPPN), criada pela portaria 084/92 do IBAMA em 7 de agosto de 1992, pertencente ao Clube de Caça e Pesca Ipororó de Uberlândia (CCPIU). Está localizada a 18° 59' S e 48° 18' W, com altitude de 863m e área total de 640ha, ao sul do centro urbano (Figura 2). A área apresenta fisionomias características do bioma Cerrado, como campo sujo, cerrado *stricto*

*sensu*, veredas e pequenas manchas de mata mesófila (*sensu* Ribeiro *et al.* 1983) e de cerrado. Sua área foi utilizada como pasto natural para criação de gado até 1980, segundo informações obtidas da Diretoria do CCPIU e confirmadas com fotos aéreas. A partir dessa data o cerrado tem se recuperado rapidamente, não sendo possível hoje distingui-lo de áreas intocadas (Appolinário & Schiavini 2002). Pelo seu bom estado de recuperação e preservação, além do fácil acesso, essa RPPN tem sido constantemente utilizada para estudos biológicos por diversos pesquisadores da Universidade Federal de Uberlândia (Cabral 1995, Appolinário & Schiavini 2002, Arruda 2004, Coleta 2004, Korndörfer 2006), da Universidade de São Paulo (Réu & Del-Claro 2005) e da Universidade Federal de Juiz de Fora (Campos 1989, Byk 2006).



**Figura 1** – Localização da cidade de Uberlândia, Minas Gerais, Brasil.



**Figura 2-** Vista aérea obtida pelo satélite Google Earth do Clube de Caça e Pesca Itororó de Uberlândia, ao sul do centro urbano da cidade de Uberlândia, Minas Gerais. A linha tracejada indica a Reserva Particular do Patrimônio Natural (RPPN do CCPIU).

As espécies escolhidas para o estudo crescem no cerrado *stricto sensu* do CCPIU, considerado cerrado típico por Ribeiro *et al.* (1983) e Oliveira-Filho & Ratter (2002), com vegetação arbórea apresentando cobertura de 21% a 50% e altura média de 3 a 5 m, em solo predominantemente distrófico e ácido, profundo e bem drenado (Schiavini & Araújo 1989).

### **As espécies vegetais**

Os estudos fenológicos enfocaram seis espécies lenhosas muito comuns no cerrado de Minas Gerais: *Peixotoa tomentosa* A. Juss., *Banisteriopsis malifolia* (Ness & Martius) B. Gates, *Banisteriopsis laevifolia* (A. Juss.) B. Gates, *Banisteriopsis campestris* (A. Juss.) Little, *Byrsonima intermedia* A. Juss. e *Heteropteris pteropetala* A. Juss. (HBK). *B. campestris* apresenta porte sub-arbustivo, com altura entre 0,80 e 1,3m, as outras cinco espécies têm porte arbustivo variando de 1,5 a 3m. A espécie *B. malifolia* apresentou três tipos ou variedades de arbustos: de flores rosa intenso, de flores rosa claro e de flores brancas. Por essa característica única entre as plantas escolhidas para esse estudo, optou-se por coletar e analisar os dados separadamente para cada variedade floral, além de totalizar esses dados para a espécie. Excicatas foram preparadas e

depositadas no Herbarium Uberlanadensis, Universidade Federal de Uberlândia. As excicatas dessas espécies podem ser encontradas e visualizadas no site [www.herbario.ib.ufu.br](http://www.herbario.ib.ufu.br).

### **Coleta e análise dos dados**

Os dados de temperatura e umidade foram obtidos na Estação Climatológica do Instituto de Geografia da Universidade Federal de Uberlândia.

Para a análise dos eventos fenológicos foram acompanhados mensalmente (Tabela 1) dez indivíduos adultos (reprodutivamente maduros) de porte similar para cada espécie e variedade floral, totalizando 80 arbustos escolhidos ao acaso, sempre entre os dias 8 e 12 de cada mês, em 2005 e 2006 (Morellato *et al.* 2000 e Galetti *et al.* 2006), ao longo de uma trilha pré-existente (d'Eça-Neves & Morellato 2004). Foram observadas as seguintes fases fenológicas: produção de botões florais, abertura de flores, desenvolvimento de frutos, brotação foliar, presença de folhas maduras e caducifolia. Cada indivíduo recebeu uma nota para cada fenofase, variando de 0 a 3 dependendo da sua intensidade, sendo zero: ausente, 1: presente com magnitude entre 1 e 25%, 2: presente com magnitude entre 26 e 75%, e 3: presente com magnitude entre 76 e 100% (adaptado de Ribeiro & Castro 1986 e Fournier 1974). A partir desses dados foi calculada a média para cada espécie ou variedade floral. Tal sistema de notas é considerado um método de avaliação direta e semi-quantitativa por d'Eça-Neves & Morellato (2004) e já foi utilizado por Torezan-Silingardi & Oliveira (2004). Para a construção da planilha da espécie *B. malifolia* utilizamos a seguinte fórmula desenvolvida para esse caso específico:

$$BmT = [(BmR \times 10) + (BmC \times 10) + (BmB \times 1)] \div 21$$

Sendo,

BmT - nota de fenologia correspondente à média dos indivíduos da espécie *B. malifolia* na área,

BmR - nota de fenologia correspondente à média de dez indivíduos produtores de flores rosa intenso,

BmC - nota de fenologia correspondente à média de dez indivíduos produtores de flores rosa claro,

BmB - nota de fenologia correspondente à média de dez indivíduos produtores de flores brancas,

Fatores de multiplicação 10 e 1 – proporção estimada entre cada variedade floral,

Fator de divisão 21 – soma dos três fatores de multiplicação para obtenção da média aritmética simples.

**Tabela 1** – Data inicial e final das observações fenológicas das espécies de Malpighiaceae estudadas no cerrado do CCPIU, Uberlândia, MG.

Espécies	Observações fenológicas		
	Primeira	Última	Total (meses)
<i>Peixotoa tomentosa</i>	1 / 2005	9 / 2006	21
<i>Banisteriopsis malifolia</i> R	4 / 2005	9 / 2006	18
<i>Banisteriopsis malifolia</i> C	4 / 2005	9 / 2006	18
<i>Banisteriopsis malifolia</i> B	4 / 2005	9 / 2006	18
<i>Banisteriopsis laevifolia</i>	4 / 2005	9 / 2006	18
<i>Banisteriopsis campestris</i>	2 / 2005	9 / 2006	20
<i>Byrsonima intermedia</i>	2 / 2005	9 / 2006	20
<i>Heteropteris pteropetala</i>	2 / 2005	9 / 2006	20

### 3. Resultados

A variação média de temperatura observada no período de coleta dos dados fenológicos foi de 7°C em 2005, com a temperatura mínima de 19°C em junho e a máxima de 26°C em outubro (Figura 3). A variação observada de janeiro a setembro de 2006 foi de 5°C, com mínima de 20°C nos meses de maio, junho e julho, e máxima de 25°C em janeiro. A temperatura média anual em 2005 foi de 22,9°C e no período observado de 2006 foi de 22,4°C. Observamos três períodos chuvosos concentrados, com seu início coincidindo com o aumento da temperatura. O primeiro de janeiro a março de 2005, com precipitação máxima no período de 434,2 mm em janeiro, seguidos por um período de poucas chuvas de abril a outubro. De novembro de 2005 a abril de 2006 ocorreu o segundo período chuvoso, entre maio e agosto de 2006 a precipitação foi baixa novamente. O terceiro e último período chuvoso teve início em setembro de 2006. Os meses de julho em 2005 e 2006 não tiveram dias de chuva e em maio e junho de 2006 a precipitação foi próxima de zero. O total pluviométrico obtido no ano de 2005 foi de 1474,3 mm e de janeiro a setembro de 2006 foi de 772,5 mm.

As características vegetativas utilizadas para distinguir cada espécie no campo estão na tabela 2.



**Figura 3** – Acima - variação da temperatura (linha tracejada) e umidade relativa (linha contínua) de janeiro de 2005 a setembro de 2006 na cidade de Uberlândia, MG. Abaixo - floração sequencial das espécies de Malpighiaceae no cerrado do Clube de Caça e Pesca Itororó de Uberlândia no mesmo período, o eixo y representa a intensidade, sendo 1 = 25% e 2 = 75%.

**Tabela 2** - Caracteres vegetativos das espécies de Malpighiaceae da RPPN do Clube de Caça e Pesca Itororó de Uberlândia, MG.

<b>Espécie</b>	<b>Hábito</b>	<b>Porte</b>	<b>Altura (m)</b>	<b>NEF</b>	<b>Folha</b>	<b>Posição dos tricomas foliares</b>	<b>Nervação foliar</b>	<b>Ramificações</b>	<b>Altura das ramificações</b>
<i>Peixotoa tomentosa</i>	lenhoso	arbustivo					marcante	poucas	baixa
<i>Banisteriopsis malifolia</i>	lenhoso	arbustivo					marcante	muitas	de média a alta
<i>Banisteriopsis laevifolia</i>	lenhoso	arbustivo					discreta	muitas	de média a alta
<i>Banisteriopsis campestris</i>	lenhoso	subarbustivo					em relevo	algumas	de baixa a alta
<i>Byrsonima intermedia</i>	lenhoso	arbustivo					discreta	muitas	baixa
<i>Heteropteris pteropetala</i>	lenhoso	arbustivo					marcante	algumas	de média a alta

Segundo a classificação de Gentry (1974), originalmente desenvolvida para espécies da família Bignoniaceae, *B. malifolia*, *B. campestris*, *B. laevifolia*, *B. intermedia* e *H. pteropetala* apresentaram o padrão de floração tipo “cornucópia”, muito comum nas espécies vegetais, especialmente em climas temperados, com um grande número de flores produzidas ao longo de várias semanas consecutivas, atraindo polinizadores constantes como as abelhas, que poderão utilizar seus recursos por todo o período de oferta. *P. tomentosa* apresentou padrão de floração tipo “multiple bang”, característico de espécies com flores conspícuas de ambientes tropicais, com pequenos períodos de flores abertas, consecutivamente, ao longo de um intervalo de tempo maior, favorecendo os polinizadores oportunistas e proporcionando uma maior taxa de polinização cruzada.

A floração, segundo a classificação de Newstrom *et al.* (1994), foi anual e regular para *B. malifolia* de flores rosa intenso e rosa claro, *B. laevifolia*, *B. intermedia* e *H. pteropetala*, com dias seguidos de muitas flores abertas por várias semanas na população e alta sincronia entre seus indivíduos. *B. malifolia* de flores brancas teve um pequeno período de floração anual, regular e com alta sincronia entre seus indivíduos, porém, com menor quantidade de flores abertas por dia, em dias consecutivos. *B. campestris* teve floração anual e regular, com sincronização mediana entre os arbustos e quantidade intermediária de flores abertas por dia, em dias não consecutivos. A espécie *P. tomentosa* apresentou floração anual e irregular, seus arbustos apresentaram sincronia mediana, com poucas flores abertas em dias não consecutivos na população, por um longo período do ano. O padrão de floração foi sequencial, exceto para *H. pteropetala* e *B. campestris* que tiveram sobreposição intensa. Com o início das chuvas temos o desenvolvimento dos botões e o florescimento massivo de *B. campestris* seguido por *H. pteropetala*, restritos à época de maior umidade (Figura 4). A terceira a desenvolver os botões ainda dentro do período de chuvas fortes foi *B. malifolia* de flores rosa claro, seguida pela variedade de flores rosa intenso e, por último, pela de flores brancas, todas elas abrindo suas flores quando as chuvas diminuíram (Figura 5). A quantidade de flores observadas para cada variedade de *B. malifolia* foi semelhante nos arbustos de flor cor rosa intenso e rosa claro, ambos com uma quantidade muito superior à encontrada nos arbustos de flor branca. A quantidade de frutos foi semelhante nas três variedades de *B. malifolia*. *P. tomentosa* inicia a produção de botões no final das chuvas indo até o final da época seca, a maioria de seus arbustos abre suas flores durante os dias secos do meio do ano, mas alguns poucos indivíduos o fazem mesmo nas chuvas. Os botões de *B. laevifolia* começam a se desenvolver com o final das chuvas, as flores se abrem aproximadamente na metade da época seca e permanecem no campo somente até a chegada do próximo período úmido. *B. intermedia* produz os botões durante todo o período chuvoso, desde seu início, depois de aproximadamente um mês surgem rapidamente muitas

flores, abundantes até o meio desse período e diminuindo em quantidade até o início da seca, quando não são mais encontradas no campo. Apenas *P. tomentosa* e *B. laevifolia* tiveram seu pico de floração amostrado por dois anos. Podemos notar que nessas espécies, assim como em *H. pteropetala*, a floração foi maior no ano de 2005 do que no ano seguinte. Apenas *B. campestris* e *H. pteropetala* não tiveram um período de quiescência dos botões florais, que nas outras espécies variou de um (*P. tomentosa*, *B. malifolia*, *B. intermedia*) a dois meses (*B. laevifolia*).

Todas as seis espécies tiveram um longo período de frutificação, com a maior quantidade de frutos encontrada logo após a florada. A dispersão das sâmaras de *P. tomentosa*, *B. malifolia*, e *H. pteropetala* ocorreu principalmente no período seco. A maioria das sâmaras de *B. laevifolia* é levada pelo vento durante a seca, mas sua dispersão termina durante as chuvas, ao contrário de *B. campestris* que inicia a dispersão no período úmido e termina na seca. A frutificação de *B. intermedia* é intensa na época das chuvas. Os frutos de *B. campestris*, *B. intermedia* e *H. pteropetala* podem ser encontrados durante quase todo o ano, até mesmo em arbustos já iniciando a produção de botões da estação reprodutiva seguinte.

A brotação foliar de *B. malifolia*, *B. laevifolia*, *B. campestris* e *H. pteropetala* apresentou um ciclo anual e regular, a partir do início das chuvas em agosto (*B. laevifolia* e *B. campestris*), setembro (*B. malifolia*) e outubro (*H. pteropetala*), indo até próximo de abril. *B. intermedia* teve um ciclo anual e regular de brotação iniciado no mês sem chuvas ou logo com as primeiras chuvas do meio do ano, com intensa diminuição na produção de folhas jovens em novembro. A brotação foliar de *P. tomentosa* apresentou um ciclo anual e irregular, sempre durante a época das chuvas. Todas as espécies tiveram pouca ou nenhuma produção de folhas novas durante os meses sem chuvas. A presença de folhas maduras foi constatada ao longo de todo o tempo, exceto para alguns indivíduos de *B. malifolia*, *B. campestris* e *H. pteropetala*. A menor quantidade de folhagem madura foi observada sempre ao redor do período de setembro a novembro, parecendo ser um padrão para a família.

A caducifolia ocorreu continuamente ao longo de todo o período de observação nos arbustos de *B. malifolia* de flores rosa intenso e *B. laevifolia*, porém com intensidade variando de próximo de zero no período das chuvas, a pouco mais de 25% no pico de intensidade na época seca. Todas as outras espécies e variedades florais tiveram queda foliar anual com pico de intensidade na seca, variando apenas sua intensidade. *P. tomentosa* e *B. campestris* tiveram valores máximos de caducifolia ligeiramente acima dos 25%, *B. malifolia* de flores rosa claro, *B. intermedia* e *H. pteropetala* apresentaram pico ao redor de 50% e *B. malifolia* de flores brancas apresentou queda foliar com intensidade máxima próxima de 75%.

**Figura 4** – Fenologia de *Peixotoa tomentosa*, *Banisteriopsis malifolia*, *Banisteriopsis laevifolia*, *Banisteriopsis campestris*, *Byrsonima intermedia* e *Heteropteris pteropetala*, na RPPN do Clube de Caça e Pesca Itororó de Uberlândia. Legenda das cores: fenologia reprodutiva (à esquerda) - botões em vermelho, flores em azul, frutos em preto; fenologia vegetativa (à direita) - brotação foliar em verde claro, folhas maduras em verde escuro, caducifolia em preto.



**Figura 5** – Fenologia observada nos arbustos de *Banisteriopsis malifolia*. No alto temos o padrão geral para a espécie e abaixo o padrão exclusivo de cada morfo. Legenda das cores: fenologia reprodutiva (à esquerda) - botões em vermelho, flores em azul, frutos em preto; fenologia vegetativa (à direita) - brotação foliar em verde claro, folhas maduras em verde escuro e caducifolia em preto.

Todas as seis espécies tiveram um longo período de frutificação, com a maior quantidade de frutos encontrada logo após a florada. A dispersão das sâmaras de *P. tomentosa*, *B. malifolia*, e *H. pteropetala* ocorreu principalmente no período seco. A maior quantidade de sâmaras de *B. laevifolia* é levada pelo vento durante a seca, mas sua dispersão termina durante as chuvas, ao contrário de *B. campestris* que inicia a dispersão no período úmido e termina na seca. A frutificação de *B. intermedia* é intensa na época das chuvas. Os frutos de *B. campestris*, *B. intermedia* e *H. pteropetala* podem ser encontrados durante quase todo o ano, até mesmo em arbustos já iniciando a produção de botões da estação reprodutiva seguinte.

A brotação foliar de *B. malifolia*, *B. laevifolia*, *B. campestris* e *H. pteropetala* apresentou um ciclo anual e regular, a partir do início das chuvas em agosto (*B. laevifolia* e *B. campestris*), setembro (*B. malifolia*) e outubro (*H. pteropetala*), indo até próximo de abril. *B. intermedia* teve um ciclo anual e regular de brotação iniciado no mês sem chuvas ou logo com as primeiras chuvas do meio do ano, com intensa diminuição na produção de folhas jovens em novembro. A brotação foliar de *P. tomentosa* apresentou um ciclo anual e irregular, sempre durante a época das chuvas. Todas as espécies tiveram pouca ou nenhuma produção de folhas novas durante os meses sem chuvas. A presença de folhas maduras foi constatada ao longo de todo o tempo, exceto para alguns indivíduos de *B. malifolia*, *B. campestris* e *H. pteropetala*. A menor quantidade de folhagem madura foi observada sempre ao redor do período de setembro a novembro, parecendo ser um padrão para a família.

A caducifolia ocorreu continuamente ao longo de todo o período de observação nos arbustos de *B. malifolia* de flores rosa intenso e *B. laevifolia*, porém com intensidade variando de próximo de zero no período das chuvas, a pouco mais de 25% no pico de intensidade na época seca. Todas as outras espécies e variedades florais tiveram queda foliar anual com pico de intensidade na seca, variando apenas sua intensidade. *P. tomentosa* e *B. campestris* tiveram valores máximos de caducifolia ligeiramente acima dos 25%, *B. malifolia* de flores rosa claro, *B. intermedia* e *H. pteropetala* apresentaram pico ao redor de 50% e *B. malifolia* de flores brancas apresentou queda foliar com intensidade máxima próxima de 75%.

#### **4. Discussão e conclusões**

A dinâmica observada nas variações de temperatura e pluviosidade foram características da região de cerrado, com clima do tipo Aw megatérmico segundo a classificação de Köppen e sazonalidade acentuada (Goodland 1979, Rosa *et al.* 1991), apresentando uma estação seca bem definida de maio a setembro e outra chuvosa de outubro a abril. Os dados obtidos de temperatura e pluviosidade corroboram Rosa *et al.* (1991) que apresenta para a



mesma região uma temperatura média anual de 22° C e total pluviométrico de 1500 mm por ano.

A revisão de Samach & Coupland (2000) evidencia que as mudanças sazonais na temperatura e no comprimento do dia podem promover ou bloquear a produção de metabólitos a partir de alguns genes, cuja ação está diretamente ligada ao controle da floração. Por exemplo, a exposição a baixas temperaturas causa a expressão simultânea do conjunto gênico *FRIGIDA (FRI)* e *FLOWERING LOCUS C (FLC)*, antecipando a floração em *Arabidopsis thaliana* (Burn *et al.* 1993 e Clarke & Dean 1994 *apud* Samach & Coupland 2000). A análise de alguns genes em particular mostrou a importância conjunta do relógio circadiano na regulação das respostas do organismo a variações no comprimento do dia. A chegada das chuvas, com oscilação típica de temperatura associada, são fatores conhecidos pela capacidade de desencadear a floração nas plantas (Frankie *et al.* 1974, Opler *et al.* 1976, Torezan-Silingardi & Oliveira 2004). As espécies observadas da família Malpighiaceae nesse estudo apresentaram florescimento com diferentes intervalos de tempo entre o início das chuvas e a produção de botões em cinco delas, sendo *B. laevifolia* a única a iniciar a produção de botões e de flores ainda no período seco.

Observamos um padrão de floração sequencial nessas espécies, com sobreposição intensa apenas em duas delas, *B. campestris* e *H. pteropetala* (Figura 3). O florescimento em seqüência pode ser iniciado pelas mudanças no regime de chuvas (Alvim 1960 *apud* Gentry 1974), mudanças de temperatura ou de comprimento do dia, todas elas relacionadas às estações do ano (Evans 1971 *apud* Gentry 1974, Rathcke & Lacey 1985). O padrão de floração seqüencial fornece recursos florais ao longo de grandes períodos do ano, gerando as condições necessárias para manter os polinizadores na área (Newstrom & Frankie 1994) com conseqüente incremento das taxas de polinização e queda na transferência interespecífica de pólen. Da mesma maneira os florívoros, ou herbívoros florais, são beneficiados com um suprimento alimentar ininterrupto. Gentry (1974) sugeriu que a floração sequencial pode ser o resultado da pressão seletiva exercida pela competição por polinizadores em espécies simpátricas da mesma família. A floração sequencial de espécies da mesma família em uma mesma comunidade, otimiza o aproveitamento dos serviços de polinização oferecidos pela guilda de visitantes florais, fato já observado em diversas famílias, como Malpighiaceae (Barros 1992, Gaglianone 2000, Sigrist & Sazima 2004, Costa *et al.* 2006), Bromeliaceae (Siqueira-Filho & Machado 2004), Bignoniaceae (Gentry 1974), Myrtaceae (Arantes & Monteiro 2002, Torezan-Silingardi & Oliveira 2004) e Vochysiaceae (Oliveira 1991). A tabela 3 apresenta a floração sequencial de espécies de Malpighiaceae observada nesse estudo no cerrado, juntamente com dados fenológicos adaptados de Barros (1992) para espécies de *Byrsonima* na Fazenda Experimental da Universidade de Brasília (DF), de Gaglianone (2000) para espécies de cerrado da Estação Ecológica de Jataí (SP) e de Costa *et al.* (2006) para espécies de dunas no litoral da Bahia.

**Tabela 3** - Floração seqüencial de espécies da família Malpighiaceae, adaptado de diversos autores: presente estudo (cerrado da RPPN do Clube de Caça e Pesca Itororó de Uberlândia, MG), Costa *et al.* 2006 (dunas litorâneas, BA), Barros 1992 (cerrado da Fazenda Experimental da Universidade de Brasília, DF) e Gaglianone 2000 (cerrado da Estação Ecológica de Jataí, SP).

Sugerimos que a variação na época da floração observada entre as espécies pode ser uma forma de escape de espécies mais vulneráveis num ambiente com grande quantidade de herbívoros florais, na tentativa de ajustar a fenologia das plantas mais atacadas, de forma que o pico de produção de flores ocorra fora de sincronia com a época de maior quantidade de herbívoros. No presente estudo os herbívoros foram representados geralmente por fêmeas de lepidópteros e coleópteros a procura de um sítio de oviposição (veja capítulo 3). Nossa sugestão é corroborada pelo estudo de Schemske (1984), ele demonstrou que a herbivoria observada a partir do meio do verão em populações do gênero *Impatiens* representa uma força de seleção capaz de antecipar o florescimento para o início do verão.

As espécies que apresentaram sobreposição intensa de floração, *H. pteropetala* e *B. campestris*, possuem padrão de floração diverso. A primeira com quantidade variando de média a alta de flores abertas por indivíduo, em arbustos sincronizados e em dias seguidos, a segunda com quantidade baixa a intermediária de flores abertas por dia em cada indivíduo, em dias não consecutivos e com sincronização mediana entre os indivíduos. Além da diferença de altura dos arbustos, seus tipos florais são distintos quanto ao diâmetro, tamanho, posicionamento e formato das pétalas. Estas diferenças permitem que sejam distinguidas pelas abelhas polinizadoras, mas não impedem a troca de grãos de pólen entre ambas.

A floração seqüencial observada para as espécies no cerrado da RPPN do CCPIU, a começar pelo início das chuvas, teve a seguinte ordenação: 1ª - *B. laevifolia*, 2ª - *B. intermedia*, 3ª - *B. campestris*, 4ª - *H. pteropetala*, 5ª - *B. malifolia* e 6ª - *P. tomentosa*. *B. laevifolia* foi a única a iniciar a abertura das flores juntamente com o início da precipitação, porém sua florada foi breve e terminou antes das chuvas mais intensas. O início da estação reprodutiva de *B. intermedia* ocorre após as primeiras chuvas da primavera, evidenciando a importância do início do período úmido e das mudanças de temperatura associadas, como um gatilho que desencadeia a produção de botões e seu desenvolvimento. Quando as chuvas se intensificaram, começou a florada de *B. campestris*, seguida de perto por *H. pteropetala*. A próxima a entrar no período reprodutivo foi *B. malifolia*, com uma seqüência temporal intra-específica, começando pelos arbustos de flores de coloração rosa intenso, seguidos pelos de flores rosa claro, ainda durante a fase de maior pluviosidade. Os botões dos arbustos de flores brancas surgiram quando as chuvas se tornaram mais fracas. *P. tomentosa* entrou na fase reprodutiva após a diminuição das chuvas, e atinge o pico de flores abertas simultaneamente à ausência de precipitação.

A maior intensidade na floração de *P. tomentosa*, *B. laevifolia* e *H. pteropetala* em 2005 do que no ano seguinte, pode ser relacionada com a capacidade de muitas espécies de cerrado de desenvolver os meristemas reprodutivos e vegetativos rapidamente após o fogo (Goodland & Pollard 1973, Coutinho 1976 *apud* Coutinho *et al.* 1982, Silva *et al.* 1996, Vieira *et al.*

1996, Appolinário & Schiavini 2002), evento que ocorreu na reserva durante a época seca anterior, em setembro e outubro de 2004.

Dos vários estudos sobre a fenologia de espécies de Malpighiaceae, aqueles que tratam dos gêneros observados na RPPN do CCPIU são destacados na tabela 4 e serão discutidos a seguir.

*B. malifolia* e *B. intermedia* apresentaram períodos de floração semelhantes entre as reservas de Luis Antônio (SP) (Gaglianone 2000) e a RPPN do CCPIU (MG), sugerindo um conservadorismo na época da florada para as duas espécies, ao menos em áreas relativamente próximas de cerrado.

*Byrsonima coccolobifolia* e *B. crassifolia* tiveram seus eventos fenológicos observados em área de savana aberta em Roraima (Barbosa *et al.* 2005a e 2005b, respectivamente), onde o regime de chuvas intensas ocorre de abril a setembro, coincidindo com a época seca e o início das chuvas em Minas Gerais. Quando comparamos os resultados obtidos em Uberlândia para *B. intermedia* com os de Roraima para *B. coccolobifolia* e *B. crassifolia*, temos uma distribuição das curvas de fenofase muito semelhantes quanto à ordem de ocorrência, porém com períodos mais curtos e sempre concentrados na época seca de RR. Barbosa e colaboradores (2005a, 2005b) notaram uma associação negativa entre a época de ocorrência das fenofases e das chuvas, estatisticamente significativa ( $p < 0,01$ ) para a produção de botões de *B. coccolobifolia* e para todas as fenofases reprodutivas de *B. crassifolia*. Barbosa *et al.* (2005a) sugerem que a distribuição agrupada das fenofases em *B. coccolobifolia* indica uma estratégia de fuga contra a ação de herbívoros, que seriam mais abundantes durante a época das chuvas. Em Uberlândia, a quantidade de herbívoros atacando *B. intermedia* foi pequena ao longo de toda a florada, concentrada na época de maior precipitação, sugerindo que na população observada no presente estudo a hipótese de Barbosa *et al.* (2005a) não deve ser válida.

O período de floração de *Byrsonima sericea* observado por Teixeira & Machado (2000) na mata atlântica de Pernambuco ocorreu na mesma época do ano que o observado para *B. intermedia* nesse estudo, porém teve duração menor.

**Tabela 4** – Relação dos estudos fenológicos realizados com espécies dos gêneros *Banisteriopsis*, *Byrsonima*, *Heteropteris* e *Peixotoa* (Mapighiaceae). N- número de indivíduos amostrados, TAM- temperatura anual média, PAM- precipitação anual média, ALT- altitude.

<b>Espécie</b>	<b>Floração</b>	<b>Brotação foliar</b>	<b>Localidade</b>	<b>Período úmido</b>	<b>Fisionomia vegetal</b>	<b>TAM</b>	<b>PAM</b>	<b>ALT</b>	<b>Autor</b>
<i>Banisteriopsis adenopoda</i>									
<i>Banisteriopsis anisandra</i>									
<i>Banisteriopsis argyrophylla</i>									
<i>Banisteriopsis campestris</i>									
<i>Banisteriopsis campestris</i>									
<i>Banisteriopsis laevifolia</i>									
<i>Banisteriopsis laevifolia</i>									
<i>Banisteriopsis lutea</i>									
<i>Banisteriopsis malifolia</i> (variedade rosa intenso)	fev-jun	out-mar	RPPN do CCPIU, Uberlândia, MG	set-abr	cerrado ss	22,9 °C	1474 mm	863 m	esse estudo
<i>Banisteriopsis malifolia</i> (variedade rosa claro)	fev-jun	out-mar	RPPN do CCPIU, Uberlândia, MG	set-abr	cerrado ss	22,9 °C	1474 mm	863 m	esse estudo
<i>Banisteriopsis malifolia</i> (variedade branca)	fev-jun	out-mar	RPPN do CCPIU, Uberlândia, MG	set-abr	cerrado ss	22,9 °C	1474 mm	863 m	esse estudo
<i>Banisteriopsis malifolia</i>	mar-mai	-	Estação Ecológica de Jataí, Luis Antonio, SP	out-abr	mata	-	-	-	Gaglianone 2000

<i>Banisteriopsis muricata</i>	mar-mai	-	Estação Ecológica de Jataí, Luis Antonio, SP	out-abr	mata	-	-	-	Gaglianone 2000
<i>Banisteriopsis pubipetala</i>									
<i>Banisteriopsis stellaris</i>									
<i>Byrsonima coccolobifolia</i>									
<i>Byrsonima intermedia</i>									
<i>Byrsonima intermedia</i>									
<i>Byrsonima intermedia</i>	set-abr	-	Estação Ecológica de Jataí, Luis Antonio, SP	out-abr	mata	-	-	-	Gaglianone 2000
<i>Byrsonima coccolobifolia</i> Kunth	jan-fev	dez-jan	Duas áreas em Boa Vista, Roraima Faz.	abr-set	savana aberta	-	1523 mm	-	Barbosa <i>et al.</i> 2005 a
<i>Byrsonima coccolobifolia</i>	set-dez	-	Experimental, UNB, DF	-	cerrado ss	-	-	-	Barros 1992
<i>Byrsonima coccolobifolia</i>									Gaglianone 2000
<i>Byrsonima crassa</i> Niedenzu									Barros 1992
<i>Byrsonima crassifolia</i> (L.) H. B. K.									Barbosa <i>et al.</i> 2005 b
<i>Byrsonima crispa</i> A. Juss.									Locatelli & Machado 2004
<i>Byrsonima gardnerana</i> A. Juss.									Costa <i>et al.</i> 2006
<i>Byrsonima gardnerana</i> A. Juss.	ago, out-fev	-	Res. Nat. Serra das Almas, Crateús, CE	dez-jun	carrasco	-	1044 mm	250 a 700 m	Vasconcelos 2006

<b><i>Byrsonima guilleminiana</i> A. Juss.</b>	mai-dez	-	Faz. Experimental, UNB, DF	-	campo sujo	-	-	-	Barros 1992
<b><i>Byrsonima laxiflora</i> Griseb</b>	nov-jan	-	Faz. Experimental, UNB, DF	-	mata	-	-	-	Barros 1992
<b><i>Byrsonima microphylla</i> A. Juss.</b>	jan-jun, ago-dez	-	APA Lagoas e Dunas do Abaeté, Salvador, BA	abr-out	dunas	25,3 °C	2100 mm	-	Costa <i>et al.</i> 2006
<b><i>Byrsonima rigida</i> A. Juss.</b>	dez, out-nov	dez-jan, set-fev	Faz. Água Limpa, DF	set-abr	campo sujo	28,5 °C	1500 mm	1050 m	Munhoz & Felfili 2005
<b><i>Byrsonima sericea</i> DC.</b>	out-jan	-	Reserva Ecológica Dois Irmãos	-	mata atlântica	-	-	30 a 80 m	Teixeira & Machado 2000
<b><i>Byrsonima sericea</i> DC.</b>	dez-abr	ano todo	PEJVS, Caruaru, Pernambuco	mai-set	brejo de altitude	24 °C	650-950 mm	950 m	Locatelli & Machado 2004
<b><i>Byrsonima sericea</i> DC.</b>	jan, mar-abr, jun-jul, out-dez	-	APA Lagoas e Dunas do Abaeté, Salvador, BA	abr-out	dunas	25,3 °C	2100 mm	-	Costa <i>et al.</i> 2006
<b><i>Byrsonima subterranea</i> Brade &amp; Markgraf</b>	set-dez	-	Faz. Experimental, UNB, DF	-	cerrado ss	-	-	-	Barros 1992
<b><i>Byrsonima umbellata</i> Mart. ex Adr. Juss.</b>									
<b><i>Byrsonima verbascifolia</i> Rich. ex Juss.</b>									
<b><i>Heteropteris alternifolia</i> W. R. Anderson</b>									
<b><i>Heteropteris pteropetala</i></b>									
<b><i>Heteropteris sp</i></b>									
<b><i>Heteropteris byrsonimifolia</i></b>	jun-set	-	Estação Ecológica de Jataí, Luis Antonio, SP	out-abr	mata	-	-	-	Gaglianone 2000

<b><i>Peixotoa goyana</i></b> C. E. Anderson	1050 m	Munhoz & Felfili 2005
<b><i>Peixotoa tomentosa</i></b>	749 m	Batalha & Mantovani 2000
<b><i>Peixotoa tomentosa</i></b>	863 m	esse estudo
<b><i>Peixotoa reticulata</i></b>	-	Gaglianone 2000

---



A fenologia de *B. crispa* e *B. sericea* foi observada em uma comunidade de brejo de altitude em Pernambuco (Locatelli & Machado 2004), caracterizado por um período seco de outubro a fevereiro e um período úmido de maio a setembro, ambos separados por uma faixa de transição das características observadas. As duas espécies apresentaram flores de dezembro a abril, assim como 75% das 58 espécies do estudo, florescendo na época seca com condições mais favoráveis ao vôo dos polinizadores. A frutificação de ambas durou de fevereiro a maio, disponibilizando as sementes no ambiente num momento propício para o desenvolvimento das plântulas, com chuvas fracas. Os meses de ocorrência das fenofases coincidem com o observado na RPPN do CCPIU para *B. intermedia*, porém no Triângulo Mineiro essa é a época das chuvas. A polinização e a dispersão de sementes de *B. intermedia* em Minas Gerais depende das visitas dos polinizadores e dispersores, realizadas intensamente nas horas do dia em que a precipitação não ocorre (observação pessoal).

A fenologia da floração de *Byrsonima gardnerana* foi observada na Reserva Natural Serra das Almas (CE) em vegetação de carrasco, caracterizada como uma savana estépica arborizada por Veloso *et al.* (1991 *apud* Vasconcelos 2006). As observações duraram 12 meses e mostraram menos de 50% da população reproduzindo no período, dos 99 indivíduos na área, apenas um floresceu em agosto, nos meses de outubro a fevereiro esse número cresceu para respectivamente, 1, 2, 21, 19, e 1 (Vasconcelos 2006). A diferença observada entre as floradas de *B. intermedia* na RPPN do CCPIU (oito meses com muitos indivíduos em flor) e de *B. gardnerana* no Ceará pode ser causada por serem espécies distintas do mesmo gênero, por diferenças de solo e clima, e até mesmo pela idade de colonização das áreas por essas espécies.

O contraste entre a fenologia de floração das três espécies de *Byrsonima* das dunas no litoral da Bahia (Costa *et al.* 2006), no período seco, e de *B. intermedia* de Minas Gerais, no início do período úmido, pode ser explicado por características ambientais sazonais na temperatura e umidade, diferenças de solo, de altitude e de latitude, características intrínsecas do genoma de cada espécie e diferenças de relações com outras espécies simpátricas.

Munhoz & Felfili (2005) observaram a fenologia do componente herbáceo e subarbustivo do cerrado de Brasília, apresentando dados sobre *Byrsonima rigida* e *Peixotoa goyana*. Podemos sugerir a existência de um padrão para os gêneros *Byrsonima* e *Peixotoa* em ambientes semelhantes, porém, com possibilidades distintas entre os cerrados de Uberlândia e de Brasília, já que a produção e manutenção das estruturas observadas sempre teve duração maior no Triângulo Mineiro. O fator clima pode ser a resposta: a duração da estação seca e a temperatura média anual foram maiores em Uberlândia, assim como a altitude.

Na reserva de cerrado Pé-de-gigante, município de Santa Rita do Passa Quatro, SP, Batalha & Mantovani (2000) observaram a floração e a frutificação de várias espécies, entre elas *P. tomentosa*, *B. laevifolia*, *B. campestris* e *B. intermedia*. Esses autores consideraram *B.*

*campestris*, *B. laevifolia* e *P. tomentosa* como de porte herbáceo e *B. intermedia* como uma espécie lenhosa. Comparando os dados obtidos por Batalha & Mantovani (2000) com os desse estudo, temos que *P. tomentosa* e *B. intermedia* tiveram períodos de floração e frutificação mais longos em Uberlândia, porém na mesma época do ano; *B. laevifolia* teve floração durante o período quente e úmido em SP e na seca com temperaturas mais amenas em MG, sua frutificação foi em época semelhante, porém mais duradoura em Uberlândia; e finalmente *B. campestris* teve o período de florescimento um pouco antecipado e a frutificação em período semelhante porém maior em Minas. As espécies tiveram desenvolvimento fenológico similar, exceto pela época totalmente oposta no florescimento de *B. laevifolia*.

As semelhanças e diferenças na fenologia das espécies em locais diferentes refletem o resultado das pressões ambientais sobre a capacidade genética de cada indivíduo dentro da espécie (Niklas 1997, Thompson 2005). Os fatores climáticos (abióticos) característicos da RPPN do CCPIU e do Pé-de-gigante, como a altitude, a temperatura média anual, a precipitação média anual, a quantidade de meses com pluviosidade abaixo de 50 mm (7 meses em 2005 e 4 meses em 2006 em MG, 3 meses em SP), o tipo de clima (Aw megatérmico para MG, Cwag para SP, segundo a classificação de Köppen) e o tipo de solo (latossolo vermelho escuro, álico ou distrófico em MG, latossolo vermelho-amarelo em SP), influem no desenvolvimento das espécies, moldando o fenótipo dos indivíduos. Além disso há os fatores bióticos que devem ser considerados, como a interação entre as espécies na RPPN do CCPIU onde há uma forte pressão dos herbívoros florais, especialmente sobre *B. laevifolia*, exercendo uma força significativa sobre o momento de floração dessa espécie (veja no capítulo 3). As variações intrínsecas das espécies também devem ser levadas em conta, como o porte apresentado em cada fisionomia.

Batalha & Mantovani (2000) observaram a floração e a frutificação na tentativa de associar a fenologia ao hábito da planta, classificando *P. tomentosa*, *B. laevifolia* e *B. campestris* como herbáceas, e *B. intermedia* como lenhosa. Esses autores notaram uma prevalência de espécies anemocóricas no componente herbáceo frutificando de junho a outubro, no componente arbóreo a maioria das espécies zoocóricas frutificou de outubro a fevereiro. A época e o tipo de dispersão dos propágulos foi coincidente com o ocorrido no cerrado da RPPN do CCPIU, apesar das diferenças no porte observado nas plantas do CCPIU. O comportamento reprodutivo de *P. tomentosa* e *B. intermedia* foram muito semelhantes nas áreas de cerrado observadas neste estudo e no de Batalha & Mantovani (2000), porém, *B. campestris* teve o padrão reprodutivo antecipado em Uberlândia, enquanto que *B. laevifolia* apresentou padrões temporais opostos nas duas áreas. Cabe ressaltar que Batalha & Mantovani (2005) reclassificaram as espécies por eles já estudadas no cerrado Pé-de-gigante e definiram a forma de vida de várias delas como lianas (*P. tomentosa*, *B. laevifolia* e *B. campestris*) ou fanerófitas (*B. intermedia*).

O período de frutificação ao longo da época seca proporcionou maiores chances de

dispersão para os diásporos anemocóricos, que necessitam de baixas taxas de umidade e podem se favorecer com o vento abundante característico do período para seu transporte, fato observado em vários ambientes (Mantovani & Martins 1988, Morellato *et al.* 1989, Oliveira 1991, Oliveira & Moreira 1992, Batalha *et al.* 1997, Locatelli & Machado 2004, Batalha & Martins 2004, Batalha & Mantovani 2000 e 2005). A única espécie a fugir desse padrão no presente estudo foi *B. laevifolia*, sujeita a uma grande pressão de herbívoros florais (capítulo 3). O período de caducifolia de *P. tomentosa*, *B. malifolia*, *B. laevifolia* e *H. pteropetala* na RPPN do CCPIU antecedeu ou coincidiu com a maturação das sâmaras, facilitando a dispersão anemocórica e corroborando as observações de Mantovani & Martins (1988) no Parque Nacional das Emas (GO).

O período chuvoso facilita o desenvolvimento e a manutenção de frutos carnosos, como as drupas do gênero *Byrsonima*, mantendo-os atraentes para os animais dispersores por mais tempo (Oliveira 1991, Oliveira & Moreira 1992, Batalha & Mantovani 2000, Torezan-Silingardi & Oliveira 2004, Batalha & Martins 2004). A época da floração e da frutificação em florestas tropicais úmidas são fortemente influenciadas pela disponibilidade de polinizadores e dispersores (Primack 1985).

Os resultados da fenologia vegetativa foram muito similares entre as espécies, sugerindo a presença de um padrão de desenvolvimento vegetativo seguido pelas espécies observadas dessa família na RPPN do CCPIU. Borchert (1999) indica a sazonalidade entre a época chuvosa e uma longa época seca como sendo o fator climático determinante da fenologia vegetativa, fato que pudemos observar em cinco das seis espécies estudadas, que iniciam a produção de folhas novas com as primeiras chuvas e praticamente interrompem sua produção durante a seca. Apenas *B. intermedia* inicia o desenvolvimento foliar ainda durante a seca, atinge o pico durante as chuvas fracas e cessa a produção de folhas novas com a chegada das chuvas fortes. A diminuição na produção de folhas jovens de *P. tomentosa*, *B. malifolia*, *B. campestris* e *B. intermedia* coincide com a maturação dos frutos, sugerindo uma realocação de recursos como energia e reservas nutricionais desviadas do desenvolvimento vegetativo para o reprodutivo. A caducifolia ocorreu principalmente no período seco, característica comum em ambientes com sazonalidade bem definida (Locatelli & Machado 2004, Barbosa *et al.* 2005a e 2005b, Munhoz & Felfili 2005).

Os compostos nitrogenados têm grande importância para as plantas, sua falta causa danos ao desenvolvimento e manutenção de seus tecidos. O nitrogênio mineral é obtido pelas raízes, assimilado como nitrogênio orgânico e transportado pelo xilema na forma de aminoácidos. As flores, folhas jovens, caules e raízes em expansão, assim como todas as regiões em rápido crescimento e desenvolvimento, apresentam altos teores de nitrogênio (Taylor 1967). Em plantas decíduas de áreas temperadas, o nitrogênio é retirado das folhas e levado para as raízes antes da abscisão, um padrão semelhante a esse é observado nas plantas perenes. Após uma polinização

inadequada, uma polinização adequada porém sem fertilização, ou ainda a morte do embrião, o nitrogênio presente na flor também será transportado de volta para as raízes (Taylor 1967). A disponibilização desse recurso pode ser de grande valia se ocorrer na época anterior à produção de folhas ou de botões florais, como o observado para todas as espécies do presente estudo e em várias espécies no trabalho de Vasconcelos (2006). A caducifolia observada na RPPN do CCPIU ocorreu com maior intensidade antes da brotação foliar para as seis espécies de Malpighiaceae, coincidindo com a frutificação de quatro delas, *P. tomentosa*, *B. malifolia*, *B. laevifolia* e *H. pteropetala*.

Wright & Meagher (2003) simularam herbivoria em flores polinizadas de uma espécie da família Caryophyllaceae, os experimentos resultaram em um período extra de floração, diferentemente do observado em plantas da mesma espécie e local, com flores não danificadas para o mesmo período de tempo. Essa alteração na fenologia foi consistente com uma adaptativa realocação de recursos, que deixaram de ser usados no desenvolvimento de frutos jovens e foram disponibilizados para a formação de uma carga extra de botões, aumentando as chances de frutificação posterior. Experimentos como esse mostram a plasticidade fenotípica das plantas sendo moldada pelas interações com os fatores bióticos do meio.

Segundo van Schaik *et al.* (1993), as conclusões quanto à fenologia geralmente ocorrem após muitas comparações, ou após um longo período de “coincidências” e “repetições” entre as observações fenológicas e o(s) suposto(s) fator(es) causador(es) da seleção. A época de florescimento parece ser um caráter fenotipicamente plástico (Rathcke & Lacey 1985). A plasticidade fenotípica é caracterizada pela capacidade de indivíduos com genótipos próximos ou aparentados sobreviverem e se reproduzirem em condições ambientais diversas, conferindo um grande benefício para a espécie (Schlichting 1986, Niklas 1997). Como uma adaptação da espécie, a plasticidade fenotípica também está sujeita a pressão de seleção exercida pelos fatores ambientais bióticos e abióticos (van Schaik *et al.* 1993, Ellison & Gotelli 2002). A habilidade de um genótipo de produzir diferentes fenótipos adequadamente funcionais, em resposta a condições ambientais variadas, confere um benefício evolutivo de longo prazo para a espécie (Thompson 2005).

As pequenas ou grandes variações observadas no hábito ou na época, duração e intensidade de cada fenofase das espécies estudadas na RPPN do CCPIU, quando comparadas com as mesmas espécies ou com espécies congêneras de outras localidades, podem indicar um gradiente de situações ambientais diversas, dentro das quais a plasticidade fenotípica dessas espécies consegue mantê-las, permitindo seu desenvolvimento e reprodução.

As informações fenológicas são um instrumento importante na compreensão da interação entre as famílias vegetais e as guildas de animais que utilizam os mesmos recursos oferecidos pelas plantas, podendo aumentar nosso conhecimento e entendimento sobre as

relações entre as espécies produtoras e seus consumidores primários, sejam eles polinizadores ou herbívoros. Estudos como o aqui apresentado podem fornecer dados relevantes para o embasamento de uma melhor compreensão das características fenológicas das espécies de uma mesma família, assim como da comunidade à qual elas pertencem, além de possibilitar comparações com outros ambientes dentro e fora do bioma cerrado.

## Capítulo II

# Abelhas polinizadoras de espécies de Malpighiaceae em uma área de cerrado de Uberlândia, Minas Gerais.

### 1 – Introdução

A família Malpighiaceae é abundante em espécies herbáceas, arbustivas, arbóreas e em lianas, com aproximadamente 1200 espécies pertencentes a 66 gêneros no mundo (Anderson 1990). Há ao redor de 458 espécies no território brasileiro (Giulietti *et al.* 2005), sendo a segunda família em número de espécies no cerrado (Heringer *et al.* 1977). Suas características principais são as flores pentâmeras hermafroditas, de simetria bilateral, com pétalas longipedunculadas e elaióforos na face externa das sépalas, o ovário é súpero, tricarpelar e trilocular e as flores são reunidas em inflorescências paniculadas (Anderson 1979, Barroso *et al.* 1984). Suas flores apresentam óleo, além do pólen, como um recurso oferecido e ativamente coletado pelos polinizadores, principalmente as abelhas fêmeas da tribo Centridini (Vogel 1974, Vogel 1988, Vogel & Machado 1991, Gaglianone 2003). Vários autores enfocaram em seus estudos a ecologia da polinização das flores oleíferas, especialmente da família Malpighiaceae, como Vogel (1974 e 1990), Barros (1992), Pedro (1994) e Sigrist & Sazima (2004), entre outros.

O óleo floral é um alimento altamente energético para as larvas (Michener 1974, Eickwort & Ginsberg 1980, Buchmann 1987, Vogel 1989) e possivelmente para as abelhas adultas (Buchmann 1987). A análise do alimento depositado nas células de cria do gênero *Centris* mostrou a importância do óleo até mesmo como substituto do néctar (Vinson *et al.* 1997). Espécies de *Centris* utilizam uma mistura de óleo floral e areia para a construção das células, a

superfície interna é lisa e recoberta com uma fina camada de óleo, a parede de fechamento do ninho recebe externamente uma cobertura de óleo e endurece após alguns dias, dificultando muito a entrada de inimigos naturais (Gazola & Garófalo 2003, Aguiar & Garófalo 2004). São conhecidas aproximadamente 2.402 espécies em 79 gêneros de dez famílias de angiospermas, cujas flores produzem lipídeos: Curcubitaceae, Iridaceae, Krameriaceae, Malpighiaceae, Orchidaceae, Primulaceae, Scrophulariaceae, Solanaceae, Gesneriaceae e Melastomataceae (Buchmann 1987). Dessas famílias, apenas Gesneriaceae e Melastomataceae não fornecem o óleo como recompensa às abelhas polinizadoras (Vogel & Cocucci 1995).

As interações entre animais e plantas são mediadas por diversos fatores bióticos e abióticos característicos de cada comunidade e o estudo desses processos, associados à fenologia das espécies, é fundamental para compreendermos os processos coevolutivos entre as plantas e seus polinizadores (Raven *et al.* 1978, Pellmyr & Thompson 1996, Thompson 2005). A fenologia estuda os eventos biológicos repetitivos e os relaciona com as variações ambientais bióticas e abióticas (Davis 1945, Morellato *et al.* 1990), podendo evidenciar padrões de sazonalidade característicos para as espécies, tanto animais quanto vegetais, de um ambiente. Embora comuns no cerrado, as relações entre as plantas e seus polinizadores têm sido pouco estudadas quanto aos impactos das variações sazonais e da fenologia das espécies sobre as interações ecológicas (eg. Marquis & Oliveira 2002). Assim sendo, o presente estudo foi realizado com o objetivo de contribuir para a redução dessa lacuna em nosso conhecimento e também para incrementar nossa compreensão sobre os insetos polinizadores da família Malpighiaceae.

## **2. Material e métodos**

### **A área de estudo**

O estudo de campo foi realizado em vegetação de cerrado do município de Uberlândia, Minas Gerais, na região do Triângulo Mineiro. A área de estudo localiza-se dentro da Reserva Particular do Patrimônio Natural (RPPN), pertencente ao Clube de Caça e Pesca Itororó de Uberlândia (CCPIU). Para mais detalhes sobre a área veja capítulo I.

### **As espécies vegetais**

Observamos cinco espécies comuns no cerrado *stricto sensu* da RPPN do CCPIU, *Peixotoa tomentosa*, *Banisteriopsis malifolia*, *Banisteriopsis campestris*, *Byrsonima intermedia* e *Heteropteris pteropetala*. Para mais detalhes sobre as espécies veja capítulo I.

### **Os polinizadores**

Os visitantes florais foram observados de agosto de 2004 a outubro de 2006 no período da manhã e da tarde, de maneira livre e direta, *ad libitum sense* (Altmann 1974, Martin & Bateson 1994, Del-Claro 2004b) em plantas com muitas flores recém-abertas. As observações florais foram feitas a partir do início do processo de antese floral até o murchamento ou a queda das pétalas, de dois a três dias por semana durante o período de floração de cada espécie. A observação dos visitantes florais teve por objetivo constatar quais atuavam como polinizadores. Foram considerados polinizadores eventuais aqueles com baixa densidade local ou com comportamento de visitação pouco eficaz ao transporte do pólen até o estigma, que, conseqüentemente, estariam aptos a promover apenas uma pequena taxa de polinização. Foram considerados polinizadores efetivos aqueles mais freqüentes e com comportamento de visitação eficiente para realizar a polinização durante as visitas. Foram considerados apenas como visitantes florais as espécies que coletaram o recurso oferecido sem contactar as anteras ou a superfície estigmática. Os polinizadores eventuais e efetivos foram identificados pelo seu comportamento durante a coleta do recurso, pelo horário e pela freqüência de visitação, na tentativa de averiguar a importância de cada espécie para a reprodução da planta (e.g. Torezan-Silingardi & Del-Claro 1998). Espécimes-testemunho foram coletados em plantas não experimentais, montados, identificados e depositados na coleção entomológica do Museu de Biodiversidade do Cerrado (UFU).

## **3. Resultados**

### **Caracterização das espécies vegetais**

As características reprodutivas observadas em flores recém-abertas são descritas na tabela 1.



**Tabela 1** - Caracteres reprodutivos das espécies de Malpighiaceae observados logo após a antese, da RPPN do Clube de Caça e Pesca Itororó de Uberlândia.

<b>Espécie</b>	<b>Diâmetro floral (mm)</b>	<b>Cor da corola</b>	<b>Margem da pétala</b>	<b>Nº elaióforos</b>	<b>Nº estames / estaminódios, apresentação</b>	<b>Altura dos estigmas em relação às anteras, apresentação</b>	<b>Deiscência e posição das anteras</b>	<b>Posição da inflorescência</b>	<b>Díasporo</b>
<i>Peixotoa tomentosa</i>									sâmara
<i>Banisteriopsis malifolia</i>									sâmara
<i>Banisteriopsis campestris</i>									sâmara
<i>Byrsonima intermedia</i>									drupa com pirênio único
<i>Heteropteris pteropetala</i>									sâmara

A morfologia floral de todas as espécies é característica da família. A figura 1 apresenta as flores de todas as seis espécies utilizadas nos vários capítulos dessa tese. As flores não apresentam odor perceptível por humanos. Foram observadas algumas alterações morfológicas nas flores já no segundo dia, como as pétalas de *P. tomentosa* que escurecem, curvam suas bordas para dentro e se elevam diminuindo o ângulo de abertura, mantendo-se assim até o terceiro dia, quando as pétalas começam a cair. A cor das pétalas e do anel de anteras de *B. malifolia* perde a intensidade. As pétalas e o anel de anteras de *B. campestris* também mudam de coloração, empalidecendo, e o ângulo de abertura da corola aumenta até o máximo. Em *B. intermedia* a pétala estandarte se torna alaranjada, o diâmetro do anel de anteras aumenta, a cobertura externa da antera inicialmente amarela muda para marrom, a camada branca de grãos de pólen é retirada do interior das tecas que mudam sua coloração para amarelo claro e os três estigmas se afastam. As pétalas de *H. pteropetala* empalidecem e dobram-se para trás formando um ângulo aberto maior que 180°.

Em dias frios a antese das flores ocorreu de uma a duas horas mais tarde que em dias quentes, fato observado em todas as espécies desse estudo. A maioria dos botões passa pelo processo de antese no início da manhã, entre 6:30h e 7:00h. No entanto, uma pequena quantidade deles continua a abrir ao longo da manhã, até aproximadamente 10:30h, fato já registrado para *B. intermedia* por Gaglianone (2000).

### **Os polinizadores**

Diferentes ordens de insetos foram encontradas nas flores, como coleópteros, ortópteros, hemípteros, dípteros, lepidópteros, tisanópteros e himenópteros (veja capítulo III), no entanto, apenas as abelhas se mostraram capazes de efetuar a polinização de forma eficaz.

A espécie de planta com maior diversidade de abelhas visitantes (Figura 2) foi *B. intermedia* (41 espécies), seguida por *B. malifolia* (26 espécies), *H. pteropetala* (13 espécies), *P. tomentosa* (8 espécies) e *B. campestris* (2 espécies).

Foi observado um total de 69 espécies de abelhas nas flores das cinco espécies de Malpighiaceae estudadas (Tabela 2).

**Figura 1** – Flores das espécies de Malpighiaceae estudadas na RPPN do Clube de Caça e Pesca Itororó de Uberlândia. A - *Peixotoa tomentosa*, B - *Banisteriopsis malifolia* (variedade rosa intenso), C - *Banisteriopsis laevifolia*, D - *Banisteriopsis campestris*, E - *Byrsonima intermedia*, F - *Heteropteris pteropetala*. As barras correspondem a 1 cm (Fotos de H. M. Torezan-Silingardi).

**ura 2** – Número de espécies de abelhas coletadas em flores de Malpigiaceae na RPPN do Clube de Caça e Pesca Itororó de Uberlândia.

**Tabela 2** – Espécies de Apoidea observadas visitando flores de Malpighiaceae na RPPN do Clube de Caça e Pesca Itororó de Uberlândia.

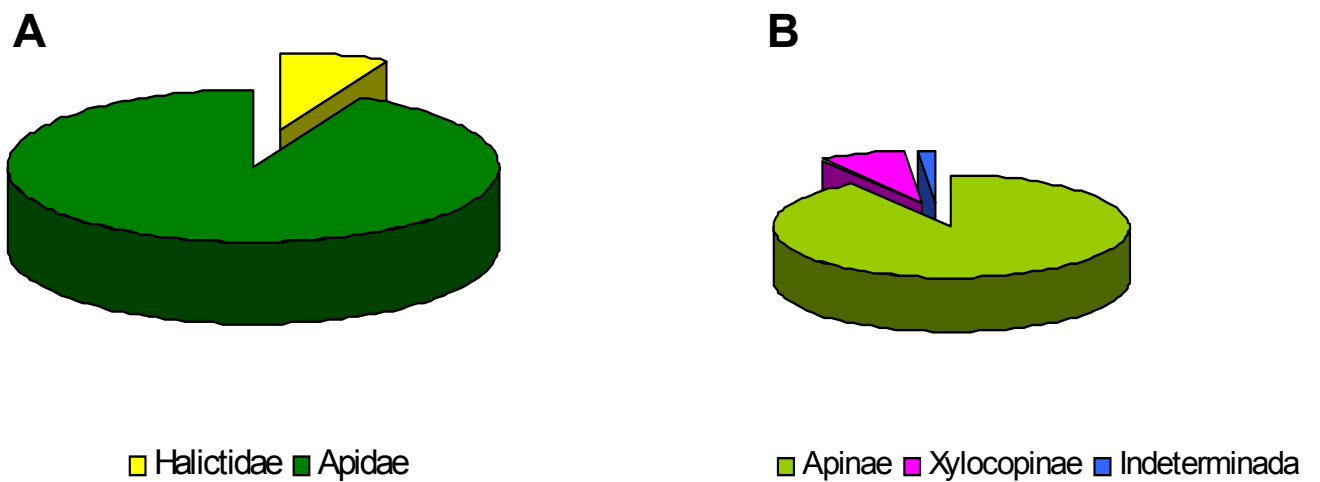
Nomenclatura segundo Michener (2000). Recurso floral coletado segundo Buchmann (1987) e Teixeira & Machado (2000): P- pólem, O- óleo.

Família	Subfamília	Recurso	Tribo	Espécie	<i>P. tomentosa</i>	<i>B. malifolia</i>	<i>B. campestris</i>	<i>B. intermedia</i>	<i>H. pteropetala</i>
Apidae					X	X	X	X	X
Apidae						X			
Apidae					X				
Apidae									X
Apidae								X	
Apidae								X	
Apidae								X	
Apidae								X	
Apidae								X	
Apidae								X	
Apidae								X	
Apidae								X	
Apidae								X	
Apidae						X		X	
Apidae						X			
Apidae									X
Apidae								X	
Apidae						X			
Apidae						X			



Apidae			X		X	X	
Apidae	X		X				
Apidae			X				
Apidae			X				
Apidae						X	
Apidae			X				
Apidae					X		
Apidae			X				
Apidae						X	
Apidae					X		
Apidae	X						
Apidae			X				
Apidae	X						
Apidae						X	
Halictidae						X	
Halictidae						X	
Halictidae						X	
Halictidae					X		
Halictidae						X	
<b>Total de espécies de abelhas: 69</b>		<b>Por planta:</b>	<b>8</b>	<b>26</b>	<b>2</b>	<b>41</b>	<b>13</b>

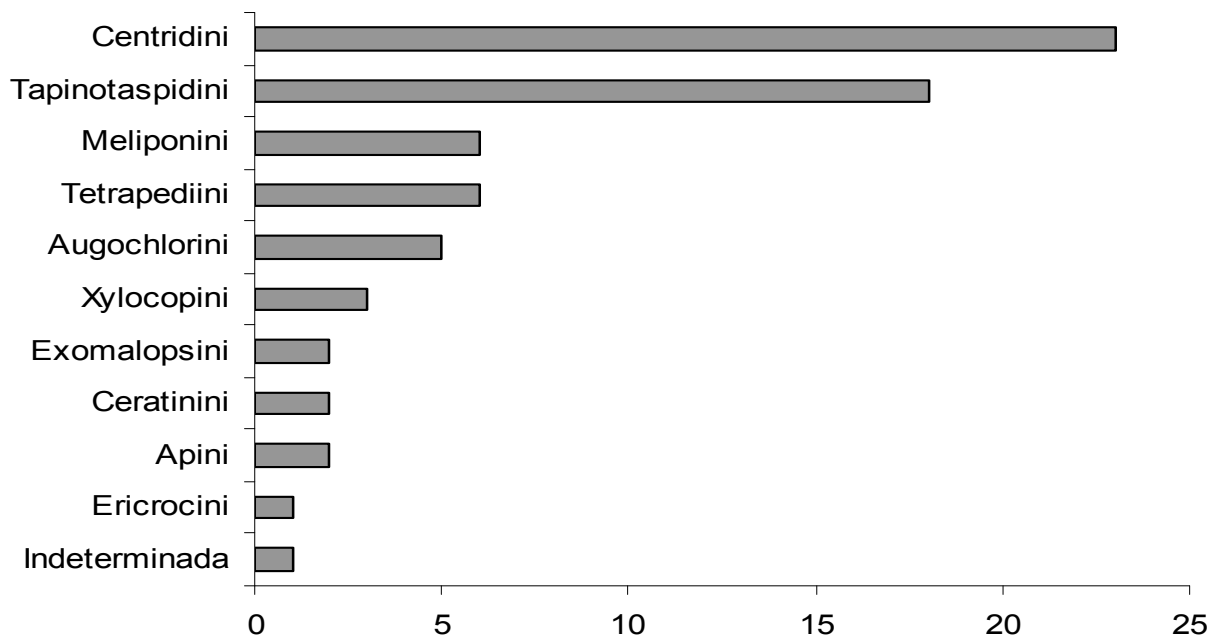
Foram coletadas 116 abelhas nas flores das espécies observadas. As abelhas pertencem a duas famílias (sensu Michener 2000), a mais numerosa foi Apidae (104 indivíduos) com três subfamílias: Apinae (54 espécies), Xylocopinae (5 espécies) e uma indeterminada (1 espécie), a segunda família foi Halictidae (16 indivíduos) com 5 espécies da subfamília Halictinae (Figura 3).



**Figura 3** - Proporção das abelhas visitando flores de cinco espécies de Malpighiaceae na RPPN do Clube de Caça e Pesca Itororó de Uberlândia. A - famílias observadas, B - subfamílias de Apidae.



As tribos mais numerosas foram Centridini e Tapinotaspidini, com 23 e 18 espécies respectivamente, representando 59,4% das espécies de abelhas. Tetrapedini e Meliponini aparecem a seguir, ambas com seis espécies e Augochlorini com cinco espécies. Xylocopini, Ceratinini, Apini, Exomalopsini e Ericrocini foram as tribos menos numerosas, com respectivamente 3, 2, 2, 2 e 1 espécies (Figura 4). A tribo Centridini apresentou dois gêneros: *Centris* e *Epicharis*. Entre as 18 espécies do gênero *Centris*, dez foram exclusivas do período chuvoso, três espécies foram exclusivas do período seco e apenas uma espécie foi observada em ambos. O gênero *Epicharis* apresentou ao todo cinco espécies, apenas uma espécie foi exclusiva do período seco, as outras quatro espécies estiveram presentes nas flores tanto no período úmido quanto no seco.



**Figura 4** – Número de espécies de abelhas por tribo visitando flores de cinco espécies de Malpighiaceae na RPPN do Clube de Caça e Pesca Itororó de Uberlândia.

As abelhas obtêm três tipos de recursos florais das espécies de Malpighiaceae estudadas: óleo, pólen e partes florais. As principais coletoras de óleo são as abelhas de médio e grande porte (eg. *Centris* e *Epicharis*), que também coletam pólen. As abelhas de pequeno porte são coletoras principalmente de pólen (eg. *Paratetrapedia*), mas também buscam o óleo. As abelhas de grande e médio porte que coletam óleos nas flores de *P. tomentosa*, *B. malifolia*, *B.*

*campestris*, *B. intermedia* (Figura 5A, 5B) e *H. pteropetala* (Figura 5C), pousam sobre as estruturas reprodutivas, prendendo-se à unha da quinta pétala com a mandíbula, inserem o primeiro e o segundo par de pernas entre as pétalas e raspam ativamente as glândulas de óleo presentes nas sépalas. Para mais detalhes veja Vogel (1974). Durante esse processo, o torax e o abdome do visitante entram em contato com as anteras, que liberam seus grãos de pólen devido aos movimentos de coleta. As abelhas do gênero *Paratetrapedia*, com porte variando de pequeno a médio, visitam flores de *P. tomentosa*, *B. malifolia*, *B. campestris*, *B. intermedia* e *H. pteropetala*, geralmente a procura de pólen, no entanto, algumas observações mostraram que o óleo também é um recurso floral coletado.

Durante a coleta do óleo os indivíduos de *Paratetrapedia* pousam sobre a corola ou sobre as estruturas reprodutivas e posicionam o terceiro par de pernas, ou o abdome e o terceiro par de pernas, parcialmente sobre o anel de anteras. As pernas anteriores, ou as anteriores e medianas, raspam ativamente os elaióforos (Figura 5D). Os grãos de pólen aderidos na região ventral do inseto podem ser transportados até a superfície estigmática da próxima flor visitada e dessa forma a abelha realiza a polinização acidentalmente. O óleo é coletado tanto em flores abertas, após o processo de antese, quanto em botões florais ainda fechados, porém já bem desenvolvidos e com os elaióforos completamente formados e funcionais, apresentando sua superfície lisa e brilhante devido à presença do óleo. O transporte do óleo é feito após seu acondicionamento na escopa do terceiro par de pernas. *Xilocopa* (*Neoxylocopa*) *hirsutissima* foi coletada raspando elaióforo em botão floral grande, mas ainda fechado, de *B. malifolia* de flores rosadas. Abelhas de pequeno e médio porte do gênero *Paratetrapedia* raspam elaióforos até mesmo de flores velhas (no segundo dia após a antese) de *B. malifolia*, variação rosa claro, mesmo após a queda das pétalas, das anteras e da destruição parcial do gineceu (obs. pessoal). Abelhas *Paratetrapedia* sp visitam botões ainda fechados de *B. malifolia* para raspar os elaióforos. Indivíduos do mesmo gênero também são vistos em flores recém abertas, porém danificadas de *B. campestris*, com as anteras ausentes e apenas o pistilo preservado, coletando o óleo por raspagem.

O pólen é utilizado para para a alimentação dos adultos e das larvas. Geralmente a coleta do pólen foi realizada diretamente nas anteras, por vibração ou por raspagem, poucas vezes a coleta foi realizada na corola (obs. pessoal). As abelhas do gênero *Epicharis* coletam o pólen de *B. intermedia* por vibração. Na coleta por vibração, restrita a indivíduos de grande e médio porte, as anteras são posicionadas contra o ventre da abelha, que fixa o primeiro e segundo par de pernas no anel formado pelas sépalas ou nos filetes, vibrando os músculos torácicos de vôo, que causa a liberação dos grãos de pólen (Vogel 1974). A abelha raspa seu tórax com o primeiro par de pernas, reunindo os grãos com o segundo par e transferindo-os para o terceiro par de pernas onde essa carga de pólen é prensada na corbícula ou na escopa. A

coleta por raspagem é feita diretamente nas anteras com o primeiro e segundo pares de pernas auxiliados pela mandíbula. O segundo par armazena os grãos na corbícula ou na escopa das pernas posteriores. Esse comportamento foi comum para a coleta de grãos de pólen médios ou grandes e pouco pulverulentos, que não se desprendiam facilmente das anteras com a vibração.

Abelhas do gênero *Paratetrapedia* foram observadas coletando pólen de *B. malifolia*. Elas se prendem com a mandíbula no centro da coroa de anteras, perto dos três estigmas, e raspam as aberturas longitudinais das anteras, voltadas para cima ou para os estigmas centrais, com o 1º par de pernas, passam o pólen coletado para o 2º par que o prensa na corbícula do último par de pernas. O 3º par de pernas fica sempre no ar, servindo para armazenar e transportar, mas sem dar apoio para a sustentação do corpo da abelha na flor. As pequenas *Tetragonisca angustula* foram observadas nas flores de *B. intermedia* em busca apenas de pólen, em visitas a partir das 7:40h, quando a temperatura começava a se elevar (Figura 5E).

A carga coletada pode ser composta por um único recurso ou ser uma carga mista de óleo e pólen. Por várias vezes pudemos observar que a corbícula das *Paratetrapedia* já continha pólen e óleo prensados juntos. Durante a coleta do pólen ocorre a fixação de muitos grãos na pelagem ou em outras partes do exoesqueleto, que podem ser levados até uma outra flor da mesma espécie durante a procura de mais alimento, promovendo a polinização acidental. Em algumas poucas observações as abelhas do gênero *Paratetrapedia* recortaram partes das pétalas, dos filetes e das anteras de *P. tomentosa*, esse tipo de coleta ocorreu com baixa frequência. Houve uma única observação de *Paratetrapedia* sp lambendo néctar dos nectários extraflorais (NEF) no limbo foliar de *P. tomentosa*, caminhando sobre a flor e os botões sem coletar nada e voltando para o NEF (Figura 5F). Esse indivíduo possivelmente era um macho, pois a corbícula era pouco desenvolvida e não apresentava nem pólen nem óleo.

**Figura 5** – Abelhas em flores de Malpighiaceae na RPPN do Clube de Caça e Pesca Itororó de Uberlândia. A - *Centris* sp coletando óleo em *Byrsonima intermedia*, B - *Centris bicolor* em inflorescência de *B. intermedia*, C - *Epicharis flava* em flor de *Heteropteris pteropetala*, D - *Paratetrapedia* sp coletando óleo em flor de *H. pteropetala*, E - *Tetragoista agustula* coletando pólen em flor de *B. intermedia*, F - *Paratetrapedia* sp após coletar néctar em nectários extraflorais (setas) das folhas de proteção das inflorescências de *Peixotoa tomentosa* com botões ainda fechados. Fotos de H. M. Torezan-Silingardi (A, E, F), de V. Apolinário (B) e de K. Del-Claro (C, D).



A coleta dos grãos de pólen na corola, chamada catação por Eickwort & Ginsberg (1980) e Rêgo & Albuquerque (1989), é realizada por abelhas de pequeno porte como *Tetragonisca* e *Paratrigona*, que visitam as flores após as abelhas maiores, e catam os grãos por elas espalhados durante a coleta por vibração (*buzz collecting*) ou por raspagem (Figura 6).



**Figura 6** – Note os grãos de pólen caídos na pétala (seta) após a visita de uma abelha de grande porte a flor de *Banisteriopsis malifolia* da variedade rosa claro (Foto de H. M. Torezan-Silingardi).

#### 4. Discussão e conclusões

No cerrado, a polinização por besouros e por tisanópteros é conhecida em várias espécies, muitas da família Annonaceae (Gottsberger 1994). Apesar da presença constante de duas espécies de tisanópteros nas flores observadas, *Heterotrips peixotoa* e *Franckliniella* sp, e da sua mobilidade entre as flores de uma mesma inflorescência e de inflorescências próximas, a polinização eventual por esses insetos parece muito improvável devido ao seu tamanho e comportamento. *H. peixotoa* tem hábito fitófago, causando dano às estruturas reprodutivas das flores de *P. tomentosa* com comprometimento da frutificação (Del-Claro *et al.* 1997), possivelmente o mesmo tipo de dano ocorre nas outras espécies vegetais observadas. O mesmo pode ser dito quanto aos coleópteros das famílias Curculionidae e Nitidulidae, principais responsáveis pela polinização das palmeiras *Butia leiospatha* e *Syagrus loefgrenii* no cerrado (Silberbauer-Gottsberger & Gottsberger 1988). Foram encontradas várias espécies de

curculionídeos, sendo que as mais numerosas eram compostas por indivíduos muito pequenos presentes em todas as malpighiáceas observadas. Apenas uma única espécie de nitidulídeo pouco numerosa ocorreu em arbustos de *B. malifolia*. Dado ao seu pequeno tamanho, baixa frequência e comportamento fitófago, esses insetos foram considerados como visitantes florais não polinizadores. A superfície estigmática das malpighiáceas é recoberta por uma fina membrana ou cutícula impermeável (comunicação pessoal de M. C. B. Pinheiro *apud* Sigríst & Sazima 2004) que deve ser rompida para que os grãos de pólen possam se fixar e absorver a umidade presente na secreção estigmática, processo fundamental antes da formação do tubo polínico (Heslop-Harrison & Heslop-Harrison 1985). Apenas os insetos de maior porte têm a força necessária para promover a ruptura mecânica dessa membrana (Sigríst & Sazima 2004), como as abelhas Centridini e Tapinotaspidini observadas no presente estudo, que coletam o óleo presente nos elaióforos (Buchmann 1987, Vogel 1990, Pedro 1994) ou o pólen por raspagem ou por vibração das anteras.

Flores cleistógamas, aquelas que apresentam autopolonização espontânea dentro de cálice e corola que não se abrem, foram encontradas em quatro gêneros da família Malpighiaceae: *Aspicarpa*, *Camarea*, *Janusia* e *Gaudichaudia* (Vogel 1974, Ritzerow 1908 *apud* Mamede 1993), com autofertilização críptica descrita apenas para *Gaudichaudia* (Anderson 1980). Apomixia foi citada para *Janusia guaranitina* (St. Hil.) Adr. Juss. por Lorenzo (1981 *apud* Mamede 1993), *Thryallis glauca* Kuntz (Singh, 1959) e *Peixotoa reticulata* Adr. Juss. por Anderson (1982 *apud* Mamede 1993). Os outros gêneros apresentam flores casmógamas. Os testes de polinização realizados com o gênero *Banisteriopsis* por Sigríst & Sazima (2004) mostram que apenas *B. pubipetala* apresenta frutificação por agamospermia (42,5%), que *B. adenopoda* produz pequena quantidade de frutos com autopolinização espontânea (2,5%), mas que *B. lutea* e *B. muricata*, apesar de serem espécies autocompatíveis (5,5 e 1,7%, respectivamente) são dependentes dos vetores de pólen para frutificar. Os testes de polinização realizados com *Byrsonima sericea* por Teixeira & Machado (2000) indicam que a espécie é xenógama obrigatória, necessitando dos polinizadores para a frutificação. Os testes de polinização realizados com o gênero *Byrsonima* por Costa *et al.* (2006) mostram ausência de agamospermia e de autopolinização espontânea em *B. gardnerana*, *B. microphylla* e *B. sericea*, sendo as duas últimas autocompatíveis (20 e 4,7%, respectivamente) porém com maior frutificação por polinização cruzada (56,3 e 25,6%, respectivamente). Os testes de polinização realizados com o gênero *Byrsonima* por Barros (1992) mostram que *B. coccolobifolia*, *B. crassa*, *B. guillemiana*, *B. laxiflora*, *B. subterranea*, *B. umbellata*, e *B. verbascifolia* são espécies autocompatíveis, que frutificam por autopolinização espontânea (de 5,2 a 15%), porém a quantidade de frutos formados aumenta com os tratamentos de autopolinização manual (de 7,2 a 16,6%) e polinização cruzada (de 29,1 a 53,5%). Os estudos aqui citados evidenciam a importância das abelhas para a

frutificação das Malpighiaceae e corroboram os resultados do presente estudo que apontam as abelhas Centridini e Tapinotaspidini como os principais polinizadores das malpighiáceas do cerrado.

As alterações observadas na posição, no formato e na coloração das pétalas e anteras das flores de malpighiáceas após o primeiro dia, somadas à permanência de todas essas estruturas na flor por mais um ou dois dias, pode servir como uma sinalização visual à longa distância para o polinizador encontrar o arbusto, já que não há perfume perceptível nas malpighiáceas estudadas na RPPN do CCPIU. Essa sinalização visual já foi notada para *Byrsonima crassifolia* por Weiss (1995). Com a aproximação, o polinizador notaria a diferença de coloração identificando quais flores teriam o recurso. Esse processo diminuiria o gasto energético do inseto (Weiss 1995) e reduziria as chances de dano para as flores já polinizadas (Costa *et al.* 2006). É possível que a mudança na coloração da flor tenha evoluído como uma resposta à seleção pelos polinizadores e reflita uma convergência funcional nas angiospermas (Weiss 1995), além de redirecionar as reservas e a energia da planta para o desenvolvimento de outras flores ou para as sementes em formação (Silva *et al.* 1996).

Os padrões de visitação de cada animal e as variações florais interagem para determinar a contribuição relativa de cada polinizador (Pellmyr & Thompson 1996). As abelhas coletoras de óleo são consideradas os polinizadores principais, ou primários, da maioria das espécies da família Malpighiaceae (Vogel 1974, Anderson 1979). No entanto, a coleta polínica também desempenha um importante papel como polinização secundária nas malpighiáceas e, em alguns casos, os coletores de pólen se tornaram os polinizadores principais de várias espécies neotropicais sem elaióforos (Anderson 1990). Anderson *et al.* (1979) ressaltam que as coletoras de óleo e de pólen são taxonomicamente próximas. As relações evolutivas com um grupo específico de polinizadores representam uma forte fonte de seleção mantendo o conservadorismo das características florais observadas nas malpighiáceas neotropicais (Anderson *et al.* 1979, Vogel 1990).

Sugerimos que a presença de elaióforos funcionais nos botões pré-antese das malpighiaceas pode atuar como um atrativo que aumenta as chances de visitação das flores logo após a antese, pois as abelhas retornam nos mesmos arbustos dias seguidos a procura dos recursos florais. A coleta do óleo em botões ainda fechados já foi observada em outras espécies de Malpighiaceae por Vogel (1974), Vinson *et al.* (1997), Teixeira & Machado (2000) e Costa *et al.* (2006).

Os resultados mostraram que durante a coleta do óleo em flores abertas, muitos grãos de pólen podem aderir na pelagem da região ventral ou em outras partes do exoesqueleto, os quais podem ser levados até outras flores da mesma espécie durante a procura por mais óleo, promovendo assim a polinização acidental. Grãos de pólen também ficam presos nos pêlos das



abelhas durante a coleta polínica, no entanto, apenas os grãos que escaparem da raspagem dos pêlos estarão disponíveis para a polinização.

As abelhas de maior tamanho (e.g. Centridini e Xilocopini) foram as primeiras a visitar as flores, quando a umidade ainda era elevada e as temperaturas eram mais baixas. As abelhas de menor porte (e.g. Meliponini) sempre foram as últimas a aparecer, mostrando uma preferência pelas temperaturas mais altas e umidade reduzida. Essas observações são corroboradas por Faria-Mucci *et al.* (2003) para as abelhas de campos rupestres em Minas Gerais. É possível que a intensidade luminosa variando ao longo do dia também influencie o horário de visitação dos diferentes grupos de abelhas (Faria-Mucci *et al.* 2003). Vogel (1974) citou a importância do gênero *Xilocopa* na polinização das espécies de Malpighiaceae neotropicais. Observamos três espécies de *Xilocopa* polinizando *P. tomentosa* e *B. malifolia* durante a coleta de óleo e pólen na reserva de cerrado de Uberlândia.

A maioria das espécies constatadas ou suspeitas de coletar óleos florais por Machado (2002) pertence a quatro tribos da família Apidae: Centridini, Tapinotaspidini, Tetrapedini e Ctenoplectrini (nomenclatura seguindo Michener 2000), sendo esta última encontrada apenas na África e Ásia (Vogel 1981, 1990). As características florais evidenciadas em materiais fossilizados da espécie *Eoglandulosa warmanensis*, sugerem que as relações entre as Malpighiaceae e as abelhas Centridini, Tapinotaspidini e Tetrapedini datam do médio Eoceno (Taylor & Crepet 1987). As tribos Centridini, Tapinotaspidini e Tetrapedini são importantes coletoras de óleo na região neotropical (Ramalho & Silva 2002) e suas espécies apresentam estruturas especializadas para a coleta desse recurso, localizadas nos basitarsos das pernas anteriores e médias (Vogel 1974, Neff & Simpson 1981).

No presente estudo as tribos Centridini, Tapinotaspidini e Tetrapedini apresentaram o maior número de espécies visitantes das flores das malpighiáceas, com 68,1% do total de espécies da família Apidae, as outras seis tribos juntas foram responsáveis por 31,9%. As seis espécies da tribo Meliponini coletaram apenas o pólen por raspagem em flores de *P. tomentosa*, *B. malifolia* e *B. intermedia*, durante esse processo as superfícies estigmáticas foram tocadas indicando a capacidade de polinação dessas espécies. As espécies da tribo Centridini são consideradas polinizadores chaves em florestas neotropicais pois pertencem a diversas guildas de polinização, interagindo com várias espécies vegetais (Schlindwein 2000). Células de cria de *Centris flavifrons* do cerrado de Mato Grosso apresentaram 23 espécies polínicas, com seis delas pertencentes à família Malpighiaceae, sendo que em uma das células 45% do pólen pertencia a *Byrsonima crassifolia* (Rego *et al.* 2006), evidenciando a importância dessa fonte polínica.

No cerrado de Corumbataí, SP, Andena *et al.* (2005) obtiveram resultados semelhantes ao do presente estudo para as abelhas visitantes de oito espécies de Malpighiaceae, sendo as principais tribos Centridini (12 espécies), Tapinotaspidini (seis espécies),

Augochlorini (cinco espécies), Meliponini (quatro espécies) e Tetrapediini (três espécies), entre outras observadas em menor número. Flores de acerola e de nanche (Malpighiaceae) são visitadas e secundariamente polinizadas por abelhas da tribo Meliponini (Heard 1999). No cerrado da fazenda Santa Carlota, Cajuru, SP, Pedro (1994) encontrou abelhas Centridini (19 espécies), Tapinotaspidini (23 espécies) e Tetrapedini (seis espécies) visitando flores de 15 espécies de malpighiáceas. Na mata da Reserva Ecológica de Dois Irmãos (PE), Teixeira & Machado (2000) observaram que 85,7% dos visitantes florais e 94,7% das espécies de polinizadores pertenciam à tribo Centridini, sendo 11 espécies de *Centris* e sete espécies de *Epicharis*. As relações específicas entre várias taxa de abelhas Centridini e as malpighiáceas já foram demonstradas por Gottsberger (1986).

A importância da relação entre a tribo Centridini e suas fontes de óleo da família Malpighiaceae é evidenciada pelo maior número de espécies dessas abelhas associadas às plantas na RPPN do CCPIU, corroborando os dados de Ramalho & Silva (2002) em áreas de restinga (BA) e de Costa *et al.* (2006) em dunas litorâneas (BA), onde os Centridini também foram os mais numerosos. Segundo Vogel (1990), as relações entre a tribo Centridini e as espécies de Malpighiaceae foram intensificadas a partir da separação dos continentes e decisivas para a maior diversificação dessa família nas Américas (945 espécies) do que no Velho Mundo (África, Ásia e Oceania, 124 espécies). Buchmann (1987) cita que a tribo Centridini contém o maior grupo de espécies coletoras de óleo, principalmente nos gêneros *Centris*, *Epicharis* e *Ptilotopus*. Ramalho & Silva (2002) afirmam que a tribo Centridini forma o grupo mais diversificado de coletoras de óleo das Américas. A base dessas relações é o óleo produzido nas glândulas presentes na superfície abaxial das sépalas, os elaióforos, estruturas homólogas aos nectários extraflorais (Vogel 1974). A similaridade entre os órgãos de coleta dos gêneros *Centris* e *Epicharis* (Vogel 1974) leva a um comportamento de coleta de óleo e de pólen muito semelhantes (Teixeira & Machado 2000). As abelhas do gênero *Centris* coletam três recursos florais, óleo, pólen e néctar, de muitas famílias diferentes (Aguiar 2003). Em quatro espécies desse gênero, os adultos preparam as células de cria das larvas com pólen e óleos florais coletados de *Byrsonima crassifolia*, sem incluir néctar nessa mistura, ressaltando o valor nutricional do óleo (Vinson *et al.* 1997). Aguiar *et al.* (2003) cita nove espécies de malpighiáceas visitadas por 15 espécies do gênero *Centris* a procura de óleos florais na caatinga do nordeste brasileiro. As abelhas do gênero *Epicharis* possuem estruturas especiais no primeiro e segundo pares de pernas utilizadas para a coleta de óleo exclusivamente em malpighiáceas (Machado 2002). Na restinga a família Malpighiaceae apresenta uma baixa riqueza de espécies, porém com grande quantidade de indivíduos, nas áreas de cerrado há uma grande riqueza de espécies de Malpighiaceae, cada qual com numerosos indivíduos, em ambos os ambientes a tribo Centridini se destaca (Ramalho & Silva 2002).

A atração dos polinizadores é favorecida pela sincronia na floração (Auspurger 1981,

Torezan-Silingardi & Oliveira 2004) ou pela alta densidade local das plantas associada à sincronia da florada (Koptur *et al.* 1988). A época das chuvas em Uberlândia é marcada pela florada de três das seis espécies estudadas: *B. campestris*, *B. intermedia* e *H. pteropetala* (para detalhes veja capítulo I). Mesmo com a simpatria das Malpighiaceae e das Centridini, é necessário que a fenologia das abelhas e da floração mostre um padrão de distribuição semelhante ao longo do ano (Gottsberger 1986, Gaglianone 2003). Isso já foi observado para várias espécies do gênero *Epicharis* e de malpighiáceas no cerrado da Estação Ecológica de Jataí, Luís Antônio, SP (Gaglianone 2000). Gottsberger (1986) cita que no cerrado, apesar das espécies de Malpighiaceae florescerem ao longo do ano, há uma maior concentração durante a época das chuvas, coincidindo com o período de maior atividade da tribo Centridini. A riqueza da tribo Centridini é positivamente relacionada à riqueza da flora oleífera, à abundância da flora oleífera independentemente da sua riqueza e à proporção entre flora oleífera em relação à flora melitófito (Ramalho & Silva 2002).

A atividade das abelhas do gênero *Centris* esteve associada ao período úmido no presente estudo, com 77,8% das espécies coletadas exclusivamente durante as chuvas (nas floradas de *B. campestris*, *B. intermedia* e *H. pteropetala*). A mesma associação positiva entre as espécies de *Centris* e as chuvas foi observada durante um estudo de 15 meses na caatinga (Aguiar 2003). No entanto, a autora ressaltou a necessidade de informações sobre a época de maior disponibilidade de recursos florais naquele ambiente para embasar o conhecimento sobre a sazonalidade dessas abelhas. A sobreposição da fenologia dos visitantes florais e das suas fontes de recurso mais procuradas garante os recursos alimentares necessários para as abelhas e a polinização para as plantas (Sigrist & Sazima 2004). Sugerimos que a grande quantidade de flores em indivíduos próximos e sincronizados de *B. intermedia* e *H. pteropetala* fornecendo recursos espacial e temporalmente concentrados, pode ser o fator determinante na época de maior observação das espécies do gênero *Centris*.

A coleta de pólen sempre foi observada em flores pósantese nesse estudo, diferentemente do registrado para *Byrsonima sericea* em mata atlântica (PE), onde uma espécie do gênero *Paratetrapedia* força a abertura das pétalas dos botões florais ainda durante a fase de préantese para coletar o pólen por raspagem (Teixeira & Machado 2000).

Vogel (1974) observou abelhas dos gêneros *Centris* e *Epicharis* coletando pólen por vibração em flores de *Byrsonima* sp. A coleta polínica por vibração ou *buzz* citada para anteras poricidas por Buchmann (1983, 1985), é observada em outros tipos de anteras, sempre com grãos de pólen pequenos, secos e pulverulentos, como nas anteras com fendas longitudinais de *B. intermedia* no presente estudo, em outras espécies do gênero *Byrsonima* (Pedro 1994, Gaglianone 2000) e também na família Myrtaceae (Proença 1992, Torezan-Silingardi & Del-Claro 1998).

A maior quantidade de polinizadores observados em *B. intermedia* se deve principalmente à sua morfologia floral, com grandes anteras que produzem muitos grãos de pólen secos e pequenos coletados por vibração, fato já observado por Gaglianone (2000). Essa coleta é mais rápida e eficiente que a realizada por raspagem das anteras com grãos maiores e úmidos como nas espécies dos gêneros *Peixotoa*, *Banisteriopsis* e *Heteropteris*, corroborando Gaglianone (2000). O pequeno diâmetro polínico de *B. intermedia* (133µm) é comparado com o grande diâmetro de *B. laevifolia* (504µm) no estudo de Pedro (1994). Nos campos de altitude de Ouro Preto (MG), *Byrsonima coccolobifolia* recebeu a maior diversidade e a segunda maior abundância de abelhas visitantes entre as 48 espécies de plantas observadas por Araújo *et al.* (2006). Nos campos de altitude de Ouro Branco (MG), *Byrsonima* sp e *Peixotoa tomentosa* receberam 13 e 16 espécies de abelhas, respectivamente, enquanto três outras espécies (*Banisteria campestris*, *Mascagnia* sp e *Heteropteris* sp) não foram visitadas (Araújo *et al.* 2006). *B. intermedia* também foi a planta mais visitada dentre 12 espécies de Malpighiaceae na Estação Ecológica de Jataí, sendo a única que recebeu todas as 11 espécies de *Epicharis* em busca de pólen e óleo (Gaglianone 2000). Na Fazenda Santa Carlota (SP) *B. intermedia* recebeu a maior quantidade e diversidade de espécies de abelhas, entre as 15 espécies de Malpighiaceae observadas por Pedro (1994). De 119 espécies pertencentes a 38 famílias de plantas observadas na reserva de cerrado de Corumbataí (SP), com oito espécies de Malpighiaceae, *B. intermedia* foi a espécie mais visitada, recebendo 25 espécies de Apidae (Andena *et al.* 2005). Rêgo & Albuquerque (1989) também observaram uma grande quantidade e diversidade de visitantes para *Byrsonima crassifolia*.

O baixo número de espécies de polinizadores observado para *B. campestris* na RPPN do CCPIU (duas espécies) foi coincidente com o observado na Estação Ecológica do Panga, Uberlândia, MG (uma espécie) por Carvalho & Bego (1997). Resultados semelhantes foram obtidos na Estação Ecológica de Jataí, SP (nenhuma espécie) por Gaglianone (2003) e na Fazenda Santa Carlota, SP (quatro espécies) por Pedro (1994). Sugerimos que esses resultados podem ser a consequência de diversos fatores como o pequeno porte da espécie, sua baixa densidade nas áreas, a ausência de odor perceptível e a pequena quantidade de flores abertas por dia em cada indivíduo, com sincronização intermediária entre os arbustos durante a florada (veja capítulo I).

As diferenças observadas na quantidade e na diversidade de abelhas nas flores de cada espécie no cerrado do CCPIU refletem o conjunto de características distintas quanto à atração de polinizadores, como a duração e intensidade da florada, a sincronização intraespecífica na abertura dos botões e a quantidade de flores disponíveis por dia em cada indivíduo, corroborando Pedro (1994). Sugerimos que até mesmo características como o diâmetro floral, as características do pólen como tamanho e pulverulência, o tipo de odor, a distância entre

os indivíduos da mesma espécie no campo, a presença de outras espécies floridas simultaneamente e a vegetação circundante possam influenciar a polinização das espécies de Malpighiaceae no cerrado.

Estudos como este apresentam dados que podem contribuir para uma melhor compreensão das relações de polinização dentro do bioma cerrado, em especial das abelhas associadas às flores das malpighiáceas. As informações aqui relatadas poderão servir para futuras comparações entre áreas, dentro e fora desse bioma, evidenciando o estado de conservação ou perturbação das diferentes localidades, assim como a presença ou ausência das espécies dependendo das interações com os fatores bióticos e abióticos característicos de cada local.

## Capítulo III

A fauna de herbívoros, seus predadores e parasitóides, associados às estruturas reprodutivas de Malpighiaceae em uma área de cerrado de Uberlândia, Minas Gerais.

### 1. Introdução

Estima-se que já estejam cientificamente catalogadas ao redor de 248.000 espécies de plantas, com 88,7% delas (cerca de 220.000 espécies) pertencentes às Angiospermas, e aproximadamente 1.032.000 espécies de animais, sendo 72,7% de insetos (751.000 espécies) (Wilson 1992). Provavelmente os primeiros ancestrais das Angiospermas surgiram entre o final do período Triássico e o início do Cretáceo e a partir daí sua diversificação levou à dominância e abundância atuais graças às “inovações-chave” que as diferenciaram das outras plantas, como a dupla fertilização, a competição dos tubos polínicos e a presença de um sistema vascular mais eficiente (Wing & Boucher 1998). Além dessas inovações, existem as interações ecológicas com polinizadores, dispersores e herbívoros, sendo que a polinização e a herbivoria são intensamente afetadas pela grande complexidade desenvolvida pelos compostos secundários vegetais (Niklas 1997, Wing & Boucher 1998).

Os insetos surgiram a cerca de 300 milhões de anos e nesse intervalo se tornaram o grupo dominante de animais na terra (Borror & DeLong 1988). Sua alta diversidade é uma consequência de diversos fatores, tais como o pequeno tamanho e ciclo de vida curto, utilização de nicho alimentar distinto para imagos e adultos, adultos alados favorecendo a dispersão,

sistemas neuro-motor e sensorial sofisticados e finalmente, as interações com as plantas e outros organismos (Zölfer 1982, Gullan & Cranston 1994). Das suas 26 ordens, cinco delas são intensamente relacionadas às estruturas reprodutivas das Angiospermas, agrupando 84,5% do total de espécies, os Coleópteros (276.700 espécies), Lepidópteros (112.000), Hymenópteros (103.000), Dípteros (85.000) e Thysanópteros (3.170). Duas ordens são parcialmente relacionadas à essas estruturas com 11,3% das espécies, os Ortópteros (22.500) e Hemípteros (incluindo os Homópteros, totalizando 55.000 espécies). As outras 18 ordens, juntas, correspondem a 4,2% das espécies. Esses valores chamam a atenção para a importância das Angiospermas para os insetos, com especial referência às flores. Evidências indicam que as ordens mais antigas de insetos apresentam maior número de interações com as famílias de plantas superiores também mais antigas (Bernays 1992). Thompson (1999) considera que os processos de interação entre as espécies são a base fundamental da organização da diversidade da vida no planeta. A herbivoria das partes florais foi a pedra fundamental das relações entre polinizadores e Angiospermas, iniciada a partir do surgimento das primeiras plantas com estruturas reprodutivas semelhantes às flores das magnólias e anonas atuais (Crepet & Friis 1989) e evidências fósseis indicam que a ingestão de esporos e pólen por artrópodes terrestres já era comum na era Paleozóica (Labandeira 1998). Este autor detalhou em seu artigo as primeiras associações entre artrópodes e plantas vasculares.

As comunidades são formadas por espécies ligadas através do oferecimento e da utilização de diferentes recursos (Polis & Winemiller 1996). Os sistemas tróficos com três níveis ou mais, incluindo plantas, seus herbívoros e os respectivos predadores, apresentam uma cascata trófica com efeitos positivos topo-base a partir dos predadores sobre a biomassa, a riqueza e a composição das espécies produtoras (Hairston *et al.* 1960, Zölfer 1982, Polis *et al.* 2000, Schmitz *et al.* 2004). A ação dos predadores sobre a diversidade, abundância e a distribuição espacial das assembléias de herbívoros, pode alterar os padrões e os níveis de herbivoria em uma comunidade vegetal (Hedges & Lawton 1984, Schmitz & Suttle 2001, Vesprini *et al.* 2003, Romero & Vasconcelos-Neto 2004). A herbivoria é considerada como uma força seletiva presente em maior quantidade de interações nos ambientes tropicais que nos temperados (Janzen 1970) e vários estudos corroboram essa hipótese (Cunningham 1995, Canela & Sazima 2003, Romero & Vasconcelos-Neto 2004, Riba-Hernandez & Stoner 2005, Flinte *et al.* 2006, Paulino-Neto & Teixeira 2006), evidenciando a importância dos estudos desenvolvidos nessa área.

Estudos das interações das espécies podem evidenciar efeitos prejudiciais que diminuem a frutificação, como a presença de insetos introduzidos que afastam os polinizadores nativos (Torezan-Silingardi & Del-Claro 1998), a predação de polinizadores na flor (Heiling *et al.* 2003), ou a herbivoria das estruturas florais (Cunningham 1995, Torezan-Silingardi & Oliveira 2004). A herbivoria floral ou florivoria é realizada pelos mais diversos táxons animais, como por

mariposas em Caryophyllaceae na Europa (Brantjes 1976), por besouros, micro-lepidópteros e vespas em Compositae do Canadá (Zwölfer 1979), por gamos em Apiaceae na América do Norte (Lowenberg 1994), por caranguejos em Bromeliaceae na mata atlântica (Canela & Sazima 2003), por macacos em Clusiaceae na floresta tropical úmida (Riba-Hernandez & Stoner 2005), por besouros em Annonaceae no pantanal (Paulino-Neto & Teixeira 2006), por dípteros, coleópteros e lepidópteros em Malpighiaceae no Rio de Janeiro (Flinte *et al.* 2006). As relações de florivoria são exemplos de associação entre espécies onde apenas o animal é beneficiado em detrimento da espécie vegetal. O impacto das relações entre herbívoros florais, seus parasitóides e predadores, sobre a evolução e a ecologia das plantas ainda é muito pouco compreendido, portanto o estudo desse tipo de interação, principalmente em ambientes tropicais ameaçados pela rápida degradação, se faz necessário.

A ação dos herbívoros predadores de botões pode causar diversas conseqüências, como a rápida diminuição na quantidade de flores por planta (Karban & Strauss 1993) e no tamanho da flor (Frazee & Marquis 1994). Dessa forma a atratividade visual e olfativa necessária para a atração de polinizadores será reduzida (Krupnick & Weis 1999, Krupnick *et al.* 1999), podendo levar ao atraso na época de floração (Marquis 1988). Assim, a capacidade reprodutiva feminina e masculina da planta será negativamente afetada (Strauss 1997), com conseqüências indiretas sobre a diminuição no fluxo de pólen e queda na frutificação (Mothershead & Marquis 2000). A herbivoria de botões e flores também pode levar a um aumento no número de flores produzidas ao longo do período reprodutivo, como uma compensação pela não utilização de recursos na abertura de flores e desenvolvimento dos frutos durante o início da florada (Lowenberg 1994, Pilson & Decker 2002). As conseqüências da ação dos herbívoros nas flores logo após a polinização incluem a queda do número de sementes por fruto e a diminuição da viabilidade das sementes (Andersen 1988), possivelmente devido a realocação de recursos pela planta.

Com a intenção de contribuir para o conhecimento da teia trófica associada às plantas de cerrado, escolhemos espécies abundantes da família Malpighiaceae para responder às seguintes questões:

1. Quais são os principais herbívoros das estruturas reprodutivas (botões, flores e frutos)?
2. Espécies diferentes dentro de uma família vegetal apresentam os mesmos florívoros?
3. Quais os níveis de dano causados às estruturas observadas?



## 2. Material e Métodos

### As espécies vegetais e a área de estudo

Os estudos sobre a herbivoria floral foram realizados no cerrado *stricto sensu* da RPPN do Clube de Caça e Pesca Itororó de Uberlândia, Minas Gerais. Utilizamos espécies abundantes na área: *Peixotoa tomentosa* A. Juss., *Banisteriopsis malifolia* (Ness & Martius) B. Gates, *Banisteriopsis laevifolia* (A. Juss.) B. Gates, *Banisteriopsis campestris* (A. Juss.) Little, *Byrsonima intermedia* A. Juss. e *Heteropteris pteropetala* A. Juss. (HBK), todas da família Malpighiaceae. Veja capítulo I para a descrição detalhada das espécies e da área de estudo.

Sempre que possível, foram coletadas informações sobre os insetos associados a cada espécie. A espécie *B. malifolia* apresentou uma graduação na cor da flor no momento da antese entre os muitos arbustos presentes na reserva. Desde plantas com flores cor de rosa intenso até arbustos de flores brancas. Levando em conta essa característica única entre as malpighiáceas escolhidas para o estudo, sempre que possível, os dados de cada morfotipo (flores rosa intenso, flores rosa claro e flores brancas) foram coletados separadamente.

### Os herbívoros das estruturas reprodutivas, seus predadores e parasitóides

Os herbívoros florais podem danificar as estruturas reprodutivas em qualquer fase do seu desenvolvimento. Quando nos referimos a estruturas reprodutivas estamos falando de três fases distintas do desenvolvimento da flor, a fase pré-antese (botão), a fase pós-antese (flor) e a fase pós-fertilização (fruto jovem). Entenda-se como botão a estrutura com as sépalas totalmente aderidas à corola e as pétalas ainda fechadas, isolando o pistilo e as anteras em desenvolvimento do ambiente externo, ainda sem a capacidade de doar pólen e com a superfície estigmática não receptiva. Como flor entenda-se a estrutura após a antese, com a corola já distendida e o pistilo e as anteras expostos, etapa em que ocorre a liberação dos grãos de pólen e a superfície estigmática é receptiva. Quanto a fruto jovem, fazemos referência às estruturas que se desenvolvem após a queda das pétalas, anteras e filetes da flor, quando já é visível o início do intumescimento do ovário (em todos os gêneros observados) e o surgimento da ala da sâmara (apenas nos gêneros *Peixotoa*, *Banisteriopsis* e *Heteropteris*).

Os herbívoros florais, seus predadores e parasitóides foram observados de maneira livre e direta nas inflorescências e nos ramos próximos (*ad libitum* sense, Altmann 1974, Martin & Bateson 1994, Del-Claro 2004b). O tipo de dano causado e as características dos herbívoros, registrados durante as observações de campo e confirmados em laboratório, foram usados para classificá-los como mastigador, galhador ou sugador, endofíticos ou exofíticos. Os exemplares imaturos foram ensacados no campo em plantas não experimentais ou levados ao laboratório

para continuar seu desenvolvimento até a fase adulta. Os insetos adultos foram mortos pelo frio ou pelo calor, montados e posteriormente identificados por especialistas.

Os danos causados por insetos endofíticos foram constatados através da observação de 50 botões, 50 flores e 50 frutos jovens de cada espécie e variedade floral, coletados ao longo da reserva e abertos em laboratório, com auxílio de um estereomicroscópio.

### **3. Resultados**

#### **A fauna associada às estruturas reprodutivas**

A fauna associada aos botões, flores e frutos jovens (Tabela 1) foi dependente da fase de desenvolvimento dos animais e das estruturas reprodutivas, com semelhança variável entre as espécies de Malpighiaceae observadas.

**Tabela 1** – Animais observados com algum tipo de interação com as estruturas reprodutivas de *Peixotoa tomentosa*, *Banisteriopsis malifolia*, *Banisteriopsis laevifolia*, *Banisteriopsis campestris*, *Byrsonima intermedia* e *Heteropteris pteropetala* na RPPN do Clube de Caça e Pesca Itororó de Uberlândia.

Animal		Botão	Flor	Fruto			
				Sâmara		Drupa	
				Jovem	Madura	Jovem	Madura
							X
							X
							X
							X
<b>Ortópteros</b>	adulto	X	X	X		X	
	imago	X	X	X		X	
<b>Psocópteros</b>	adulto	X	X	X		X	
	adulto	X	X				
<b>Ácaros</b>		X	X	X	X	X	X
Psitacídeos				X	X		

Foram encontrados 328 espécies, distribuídas em 59 famílias, de visitantes florais nas Malpighiaceae estudadas, dentre os quais 69 espécies eram pertencentes a superfamília Apoidea. As outras 259 espécies de insetos apresentaram hábito herbívoro, predador ou parasitóide. Estes foram distribuídos em 57 famílias de oito ordens, sendo Hymenoptera a mais abundante, com 76 espécies de animais predadores e parasitóides (exceto por *Atta laevigatta* ou formiga-cortadeira), distribuídos em 12 famílias (Tabelas 2, 3 e 4). As outras ordens foram representadas principalmente por herbívoros, citados por ordem decrescente de abundância: Lepidoptera (61 espécies em oito famílias, tabela 7), Coleoptera (58 espécies em 12 famílias, algumas larvas são predadoras, tabela 9), Hemiptera (13 espécies de três famílias apresentaram hábito predador, e

39 espécies em 14 famílias são fitófagas, tabela 5). Diptera (oito espécies em cinco famílias), Orthoptera (com várias espécies), Thysanoptera (duas espécies de duas famílias) e Psocoptera (uma família com duas espécies).

A maior diversidade de espécies foi encontrada nas famílias Pyralidae (33 espécies) e Curculionidae (27 espécies) e a maior abundância de herbívoros foi encontrada na família Curculionidae, seguida por Pyralidae, ambas com a maioria das espécies composta por indivíduos com comprimento inferior a 5mm.

Muitas larvas de insetos endofíticos, como lepidópteros, coleópteros e himenópteros, foram observadas se desenvolvendo no interior dos botões florais, geralmente com o comprometimento de todo o androceu e gineceu. Uma pequena quantidade de frutos também foi danificada por insetos endofíticos. A presença de galhas foi constatada apenas em inflorescências de *B. intermedia*, com um desenvolvimento anômalo ao longo do eixo floral. A observação dos cortes realizados nesse tecido de *B. intermedia* nunca revelou a presença de ovos ou de insetos imaturos que poderiam ser considerados os causadores das lesões, sugerindo que elas teriam sido originadas por agente microbiano.

Os herbívoros externos, ou insetos exofíticos, causaram danos nas anteras, filetes, estigmas, estiletos, ovário e pétalas de flores e botões. Os sugadores foram representados pelos hemípteros e afídeos que se alimentaram nos caules, folhas, pecíolos, botões florais e frutos de todas as espécies observadas. Os mastigadores são representados por larvas de dípteros e de lepidópteros, adultos de himenópteros e larvas e adultos de coleópteros, ortópteros, tisanópteros e hemípteros.

Os frutos serviram de alimento para besouros (larvas e adultos), hemípteros (ninfas e adultos), lepidópteros (lagartas, principalmente da família Lycaenidae) e ortópteros. Os frutos tipo sâmara foram mais predados no início do seu desenvolvimento e as drupas foram mais danificadas no final da maturação. No caso das drupas de *B. intermedia* atacadas por insetos adultos, apenas a porção carnosa foi ingerida e o embrião permaneceu íntegro, porém quando o dano foi causado por vertebrados ou por insetos imaturos em desenvolvimento dentro do fruto jovem, o embrião foi totalmente destruído. Pequenos papagaios ou maritacas (Psitacídeos) foram observados coletando sâmaras jovens nos ramos de *B. malifolia* apenas no período da tarde. As sâmaras foram arrancadas dos ramos com o bico e então a maritaca voava para um poleiro mais resistente em uma árvore próxima. Apenas a região macia que contém o embrião e o tecido de reserva era ingerida, a ala fibrosa foi sempre desprezada e jogada para o chão.

### Ordem Hymenoptera

Abelhas do gênero *Paratetrapedia* foram os únicos representantes da superfamília Apoidea observados recortando partes das pétalas, dos filetes e das anteras de flores de *P. tomentosa*, esse tipo de dano ocorreu com baixa frequência e apenas nessa espécie de planta no CCPIU.

Foram observados dez gêneros de vespas de médio e grande porte, com 15 espécies pertencentes a três famílias, Vespidae, Sphecidae e Pompilidae (Tabela 2).

**Tabela 2** – Vespas de médio e grande porte observadas após o pouso em ramos floridos de Malpighiáceas na RPPN do Clube de Caça e Pesca Itororó de Uberlândia.

Família	Subfamília	Espécie	<i>P. tomentosa</i>	<i>B. malifolia</i>	<i>B. laevifolia</i>	<i>B. campestris</i>	<i>B. intermedia</i>	<i>H. pteropetala</i>
Vespidae	Polistinae	<i>Polistes (Aphanilopterus) simillimus</i> Zikán, 1951		X			X	X
Vespidae	Polistinae	<i>Polistes (Aphanilopterus) ferreri</i> de Saussure, 1853					X	
Vespidae	Polistinae	<i>Polistes</i> sp		X				
Vespidae	Polistinae							
Vespidae	Polistinae							
Vespidae	Polistinae						X	
Vespidae	Polistinae						X	
Vespidae	Polistinae							
Vespidae	Polistinae	<i>Parachartergus pseudapicalis</i> Willink, 1959					X	
Vespidae	Polistinae	<i>Agelaia pallipes</i> (Olivier, 1791)		X			X	
Vespidae			X					
Sphecidae				X				
Sphecidae				X				
Sphecidae	indeterminada	sp		X				
Pompilidae	Pepsinae	<i>Entypus</i> sp	X					
3 famílias	6 subfamílias	15 espécies	5	8	0	0	6	1

A família Vespidae teve o maior número de espécies e de indivíduos, com duas subfamílias: a mais numerosa foi Polistinae com dez espécies coletadas, a segunda foi Eumeninae com apenas uma espécie. Sphecidae apresentou três espécies e Pompilidae teve apenas uma. As vespas de médio e grande porte foram observadas fazendo vôos curtos e circulares antes de pousar e caminhar sobre as malpighiáceas, executando esporadicamente movimentos de abrir e fechar de asas.

As vespas visitaram botões e flores, assim como nectários extraflorais (NEFS) presentes no limbo foliar ou na folha de proteção dos botões de *P. tomentosa* (Figura 1A). Várias vespas caminhavam repetidas vezes sobre os botões e se demoravam apenas nos NEFS, onde coletavam o nectar com a mandíbula, as vezes causando marcas na superfície do nectário. Outras, como *Brachygastra* sp e *Polibia sericea*, ficavam mais tempo nos botões e flores. A vespa de médio porte *Brachygastra lecheguana* (Latreille, 1824) pousava próximo aos botões de *B. malifolia* e caminhava sobre vários deles tocando-os com suas antenas antes de parar e perfurar a base de um deles com a mandíbula (Figura 1B). O túnel produzido através das sépalas e pétalas chegava até o interior da câmara floral de onde, na maioria das vezes, era retirada uma larva de curculionídeo. Muitas vezes os elaióforos não eram danificados durante a perfuração do botão (Figura 1C). A larva era levada para um ninho próximo feito no solo arenoso, ou servia de alimento para a vespa coletora que a devorava no local. Observamos que a presença de diversas espécies de formigas na planta, como *Pachycondyla villosa* (Fabricius), *Pseudomyrmex gracilis* (Fabricius), *Pseudomyrmex* aff. *pallidus* (F. Smith), *Ectatomma tuberculatum* (Oliver) e *Camponotus* sp, não evitava as visitas de *B. lecheguana*, que levantava vôo apenas com a aproximação de *P. villosa* e *E. tuberculatum*, retornando ao mesmo ponto assim que tais formigas se afastavam.

Observamos a presença de 35 espécies de pequenas vespas ou micro-himenópteros parasitóides de herbívoros florais nos arbustos das Malpighiaceae, pertencentes a sete famílias: Pteromalidae (12 espécies), Chalcididae (nove espécies), Icneumonidae (seis espécies), Torymidae (duas espécies), Braconidae (duas espécies), Eulophidae (uma espécie) e Mymaridae (uma espécie) (Tabela 3).

**Tabela 3** - Micro-himenópteros parasitóides de herbívoros florais observados em seis espécies de Malpighiáceas, na RPPM do Clube de Caça e Pesca Itororó de Uberlândia.

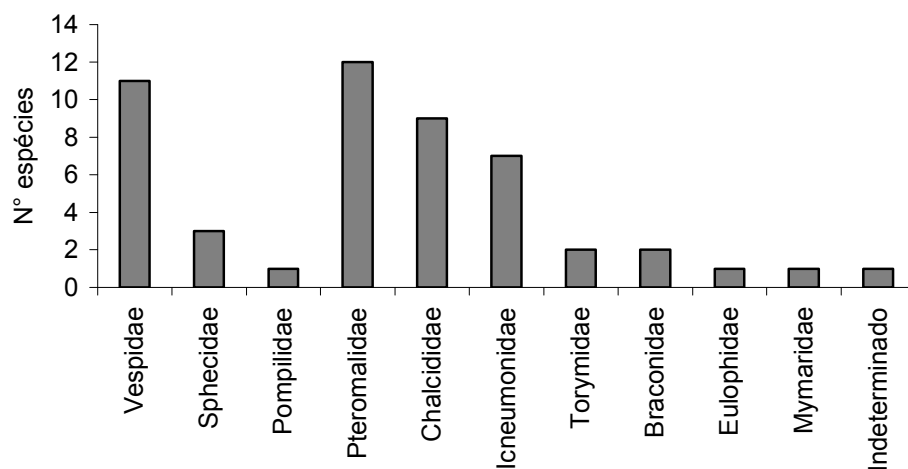
Família	Espécie	<i>P. tomentosa</i>	<i>B. malifolia R</i>	<i>B. malifolia C</i>	<i>B. malifolia B</i>	<i>B. laevifolia</i>	<i>B. campestris</i>	<i>B. intermedia</i>	<i>H. pteropetala</i>
Pteromalidae	sp1		X					X	
Pteromalidae	sp2			X					
Chalcididae	sp9				X				
Ichneumonidae	Ophioninae sp1		X						
Ichneumonidae	Ophioninae sp2				X				
Ichneumonidae	sp3			X					
Ichneumonidae	sp4				X				
Ichneumonidae	sp5		X	X					
Ichneumonidae	sp6					X			
Ichneumonidae	sp7	X							
Torymidae	sp1	X							
Torymidae	sp2	X	X	X		X	X		X
Braconidae	Microgasterinae sp1								X
Braconidae	sp2			X					
Eulophidae	sp	X	X	X	X	X			
Mymaridae	sp				X				
Indeterminado	sp			X					
7 famílias	35 espécies	9	12	13	7	8	1	5	2

As quatro espécies mais comuns pertenceram às famílias Eulophidae, Torymidae (sp2) (Figura 1D) e Pteromalidae (sp3 e sp4). Os microhimenópteros faziam vôos circulares antes de pousar na inflorescência, sempre distante das formigas. Observamos várias vezes o comportamento de fuga do micro-himenóptero Eulophidae quando a formiga *Pseudomyrmex gracilis* se aproximava. Essa pequena vespa foi observada inserindo seu ovipositor entre os elaióforos de duas sépalas de *B. malifolia*, alcançando dessa forma o local onde uma larva de curcúleo poderia estar se desenvolvendo (fato comum dentro das flores). A maioria dos microhimenópteros eclodiu de pupas de coleópteros Curculionidae ou pupas de lepidópteros cujas larvas se alimentavam sobre ou dentro da flor (Icneumonidae, Eulophidae). Alguns, no entanto, se desenvolveram em outros hospedeiros menos utilizados, como pupas de dípteros (Chalcididae, Icneumonidae), pupas de besouro Clhamisinae (Chalcididae), pupa indeterminada cuja larva danificou o interior de drupa de *B. intermedia* (Pteromalidae). As espécies das famílias Chalcididae, Icneumonidae, Torymidae, Eulophidae, Braconidae e Mymaridae apresentaram apenas um indivíduo eclodindo por hospedeiro, contrastando com as espécies de Pteromalidae que produzem ao redor de 50 indivíduos por pupa de hospedeiro parasitado. Os microhimenópteros da família Pteromalidae foram comuns em pupas de lagartas de lepidópteros, entre elas de Licenídeos, que se alimentavam de flores de *P. tomentosa* e *B. malifolia*.

A figura 2 apresenta as famílias de vespas observadas e a figura 3 dá o número de espécies de vespa encontrados em cada espécie vegetal.

**Figura 1** – Vespas em inflorescências de Malpighiaceae na RPPN do clube de Caça e Pesca Itororó de Uberlândia. A - *Polybia* sp visitando nectário extrafloral de *Peixotoa tomentosa* na base da folha de proteção dos botões florais, B - *Brachygastra lecheguana* predando larva de besouro curculionídeo retirado de botão floral de *Banisteriopsis malifolia*, C – tipo de dano mais comum em botões atacados por larva de curculionídeo e *B. lecheguana*, D - micro-himenóptero Torymidae sp2 sobre botão floral de *B. campestris* na RPPN do Clube de Caça e Pesca Itororó de Uberlândia. (Fotos de H. M. Torezan-Silingardi).





**Figura 2** – Abundância das espécies de vespas de grande, médio e pequeno porte, distribuídas por famílias, observadas nas flores e botões de seis espécies de Malpighiaceae na RPPN do Clube de Caça e Pesca Itororó de Uberlândia.

**Figura 3** – Distribuição de vespas de grande, médio e pequeno porte nas flores e botões de seis espécies de Malpighiaceae na RPPN do Clube de Caça e Pesca Itororó de Uberlândia.

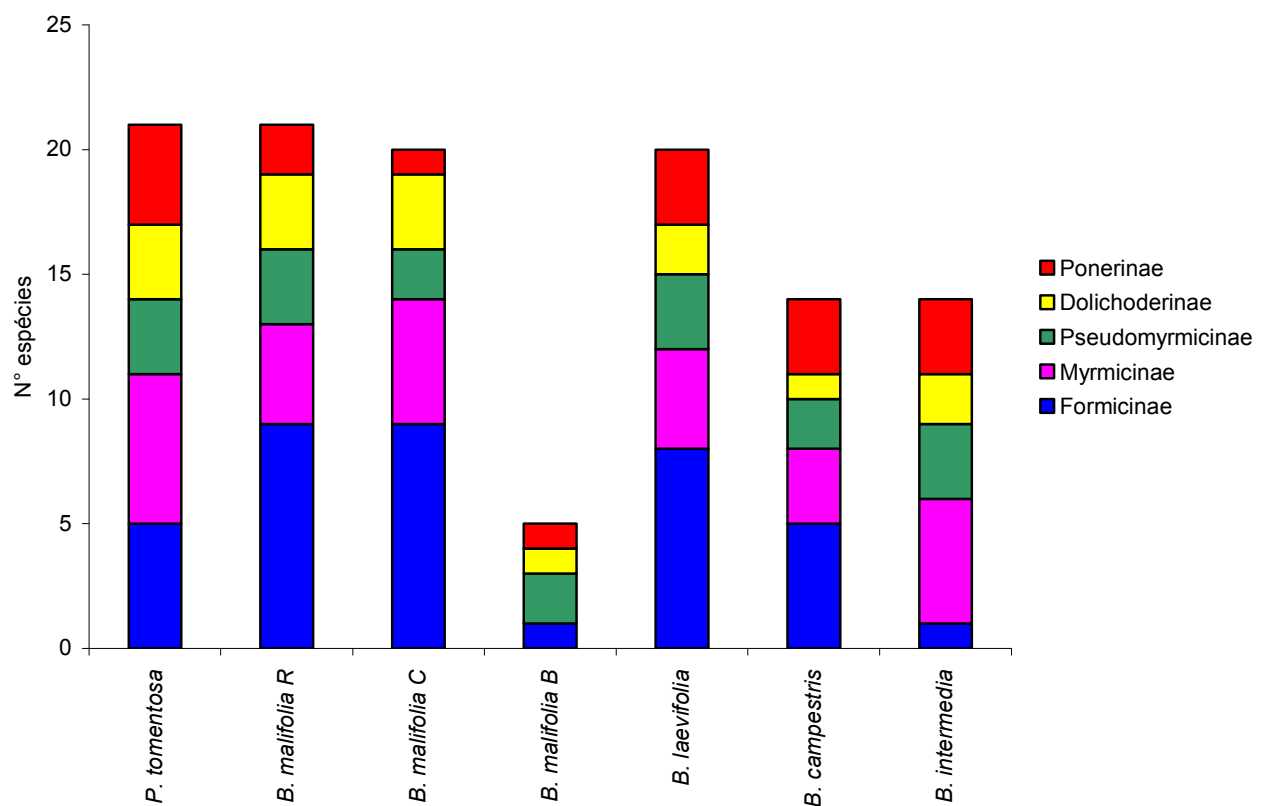
As formigas encontradas sobre as inflorescências somam 21 espécies pertencentes a cinco sub-famílias: Formicinae, Myrmicinae, Pseudomyrmicinae, Dolichoderinae e Ponerinae, com respectivamente 8, 5, 3, 3 e 2 espécies cada (Tabela 4). Na família Formicidae a maior riqueza de espécies foi encontrada no gênero *Camponotus*, com seis espécies (Figura 4).

**Tabela 4** - Formigas diurnas observadas em inflorescências de Malpighiaceae na RPPN do Clube de Caça e Pesca Itororó de Uberlândia.

Subfamília	Espécie	<i>P. tomentosa</i>	<i>B. malifolia</i> R	<i>B. malifolia</i> C	<i>B. malifolia</i> B	<i>B. laevifolia</i>	<i>B. campestris</i>	<i>B. intermedia</i>
Formicinae	<i>Camponotus crassus</i> Mayr	X	X	X	X	X	X	X



*malifolia* foram cinco: *Cephatotes pusillus* Klug (Myrmicinae), *Pseudomyrmex* aff. *termitarius* F. Smith (Pseudomyrmicinae), *Ectatomma quadridens* Fabricius (Ponerinae), *Pseudomyrmex* aff. *pallidus* F. Smith e *Pachycondyla villosa* (Fabricius) (Tabela 4). Os arbustos com maior número de espécies de formigas visitando suas inflorescências foram *P. tomentosa* e *B. malifolia* de flores rosa intenso, ambos com 19 espécies, seguidas por *B. malifolia* de flores rosa claro e *B. laevifolia*, com 18 espécies cada. *B. campestris* e *B. intermedia* tiveram 14 espécies e *B. malifolia* de flores brancas apresentou apenas cinco espécies de formigas em suas inflorescências (Figura 5).



**Figura 5** – Quantidade de espécies por família de formigas nas Malpighiaceae da RPPN do Clube de Caça e Pesca Itororó de Uberlândia.

Além da presença de presas em potencial, muitas espécies de formigas são atraídas pelos nectários extraflorais (NEFS) da base de folhas jovens, elas raspam sua superfície várias vezes com a mandíbula, até obter uma gotícula de composto açucarado (Figura 6A-C). Em vários momentos pudemos observar os benefícios da relação planta-formiga para a frutificação da

planta, por afugentar ou remover o herbívoro floral. Por exemplo, *Pachycondyla villosa* defende os botões florais de *B. malifoliada* da aproximação do lápis e da câmera fotográfica da pesquisadora, parando de caminhar e abrindo a mandíbula em posição de ataque (Figura 6D). Lagartas de lepidópteros saltaram das inflorescências de *P. tomentosa* e *B. malifolia* com a aproximação de *Cephatotes pusillus*, uma das formigas mais lentas observadas (Figura 6E). Lagartas de Lycaenidae, em ramo florido de *B. malifolia* de flores rosa claro, saltaram para o chão imediatamente com a aproximação de *E. tuberculatum*, num comportamento claro de fuga de um predador. Algumas lagartas mais lentas foram observadas sendo predadas por formigas do gênero *Ectatomma* (*E. tuberculatum* e *E. quadridens*) nas inflorescências de *P. tomentosa* e *B. malifolia*.

Alguns arbustos de *B. laevifolia* perderam todas suas folhas, botões e flores, que foram cortados e levados para ninhos próximos de *Atta laevigata* (Figura 6F), um desses arbustos apresentava homópteros membracídeos e formigas *Pseudomyrmex* aff. *pallidus*, *Dolichoderus* sp1 e *Brachymyrmex* sp nas inflorescências, que saíram rapidamente da planta devido à atividade das saúvas.

Em outro exemplo, formigas *Camponotus crassus* e curcúleos herbívoros de botões florais e hemípteros foram observados em vários arbustos floridos de *B. malifolia* (as duas variações de flores rosa) e de *B. intermedia* (Figura 6G) sem interações agonísticas entre eles. *C. crassus* também foi observada em *P. tomentosa* com moscas visitando os NEFS das folhas jovens. Quando uma formiga *C. crassus* se aproximava do NEF a mosca se afastava, mas ela não se retirava. Quando a formiga se afastava a mosca caminhava de volta para o NEF e apesar da proximidade entre elas, a formiga não atacava a mosca. A formiga *C. crassus* foi observadas em plantas com larvas de besouros Coccinelidae, andando próximo e sobre a larva sem que se notasse nenhuma alteração no comportamento de ambas. *C. crassus* foi observada juntamente com *Pseudomyrmex gracilis* e *Cephalotes puzillus* em arbustos floridos de *B. malifolia* com flores rosa (as duas variedades de coloração), também sem interações agressivas. A formiga *C. crassus* pula do ramo de *B. laevifolia* com a aproximação de *Ectatomma quadridens*. *C. crassus* também salta do ramo de *B. laevifolia* (Figura 6H) com a aproximação de *Pachycondyla villosa* que cuidava de oviposição e ninfas de hemípteros membracídeos.

Observamos interação agonística entre duas vespas de grande porte e *Ectatomma tuberculatum* em *B. malifolia*. A formiga mordeu uma das pernas do terceiro par de um dos marimbondos que sobrevoava as inflorescências, ele permaneceu voando apesar da ação da formiga, por fim a perna se despreendeu da mandíbula da formiga e a vespa vôou para longe. *E. tuberculatum* permaneceu andando sobre as flores por vários minutos após a saída das vespas. Em outro arbusto de *B. malifolia* (com flores rosa intenso) *E. tuberculatum* capturou com a mandíbula e ferrou a cabeça de uma pequena formiga *Dolichoderus* sp1, que ficou

instantaneamente agitada e logo paralisada, a seguir *E. tuberculatum* desceu pelos ramos da planta carregando na mandíbula a *Dolichoderus* sp1 imobilizada.

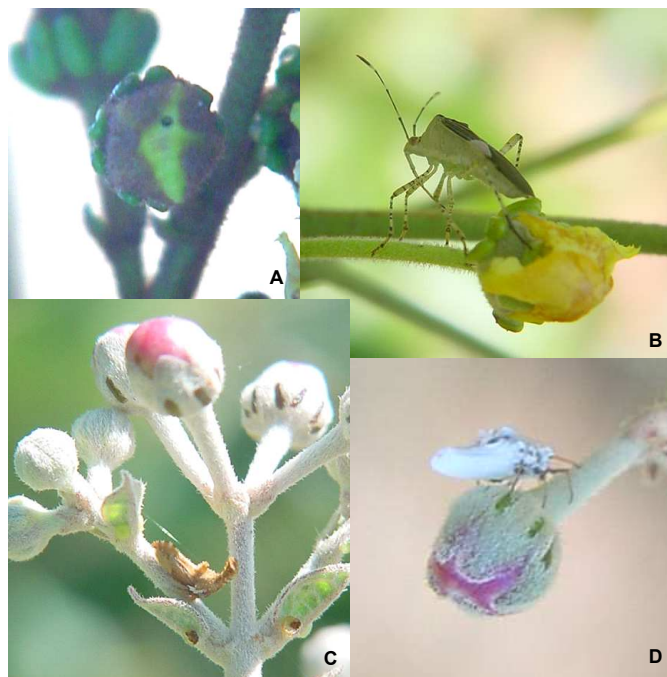
**Figura 6** – Formigas em Malpighiaceae na RPPN do Clube de Caça e Pesca Itororó de Uberlândia. A - *Crematogaster* sp em nectário extrafloral de *P. tomentosa*, B - *Ectatomma tuberculatum* em nectário extrafloral próximos a inflorescências de *P. tomentosa*, C - *Cephalotes puzillus* em nectário extrafloral próximos a inflorescências de *P. tomentosa*, D - *Pachycondyla villosa* em inflorescências de *B. malifolia* variedade rosa claro, note um botão perfurado em segundo plano, E - *Cephalotes pusillus* em flor de *B. laevifolia*, F - *Atta laevigata* carregando botão floral de *B. laevifolia* para a entrada do ninho, G - *Camponotus crassus*, homóptero e curcúleo em inflorescência de *B. intermedia*, H - *Camponotus crassus* em flores de *B. laevifolia* (Fotos de H. M. Torezan-Silingardi).

*Ectatomma tuberculatum* foi observada em flor rosa de *B. malifolia* durante o início da antese, tocando seguidas vezes o elaióforo com sua mandíbula, e sem apresentar interações agonísticas com uma larva de lepidóptero, de primeiro ínstar, que se deslocava do pecíolo até o interior da corola (Figura 7).

**Figura 7** - *Ectatomma tuberculatum* em flor de *Banisteriopsis malifolia* durante a antese. Note a mandíbula da formiga tocando o elaióforo (C) e a larva de lepidóptero (seta) indo do pecíolo para o interior da corola (Fotos de H. M. Torezan-Silingardi).

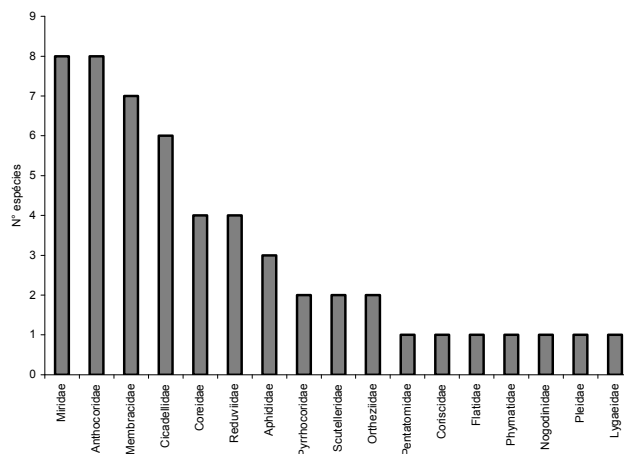
### Ordem Hemiptera

A ordem Hemiptera é representada por pequenos insetos muito comuns na área de estudo, seu aparelho bucal sugador é capaz de causar dano em botões florais (Figura 8A), pecíolos, frutos e ramos, como as espécies das famílias Pentatomidae (Figura 8B), Miridae, Membracidae (Figura 8C), Cicadellidae, Coreidae, Aphididae, Pyrrhocoridae, Scutelleridae, Ortheziidae (Figura 8D), Coriscidae, Flatidae, Nogodinidae, Pleidae e Lygaeidae. Há também espécies predadoras, com rostro curto e reforçado e pernas raptorais, das famílias Anthocoridae, Reduviidae e Phymatidae. As espécies de Anthocoridae e Reduviidae predam pequenos insetos e ovos encontrados nas plantas. As da família Phymatidae caçam suas presas nas flores, como abelhas, vespas e moscas. As duas espécies da família Ortheziidae apresentam uma cobertura cerosa de proteção sobre o corpo, que cobre também o conjunto de ovos carregados pela fêmea. A maior diversidade de espécies foi encontrada nas famílias Miridae e Anthocoridae (ambas com oito espécies), seguidas por Membracidae (sete espécies) e Cicadellidae (seis espécies) (Figura 9).



**Figura 8** – Hemípteros em espécies de Malpighiaceae na RPPN do Clube de Caça e Pesca Itororó de Uberlândia. A - perfuração causada por inseto na corola de botão floral de *Banisteriopsis laevifolia*, B - Pentatomíde perfurando pecíolo de *Peixotoa tomentosa*, C - Membracíde em inflorescência de *Banisteriopsis campestris*, D - Orthesíde em botão de *Banisteriopsis campestris* (Fotos de H. M. Torezan-Silingardi).





**Figura 9** - Número de espécies de cada família de Hemíptero observadas nas inflorescências de seis espécies de Malpighiaceae na RPPN do Clube de Caça e Pesca Itororó de Uberlândia.

A família Membracidae foi a mais abundante em número de indivíduos, amplamente distribuída em todas as espécies observadas ao longo do ano, seguida por Orthesiidae, Aphididae, Cicadellidae, Miridae e Anthocoridae (Figura 10). Os arbustos de *B. malifolia* (variedade de flores brancas), *H. pteropetala* e *B. campestris*, apresentaram os menores números de espécies (dois, três e quatro espécies, respectivamente) e de indivíduos (Figura 10).

A presença de cada espécie de hemíptero nas plantas pode ser vista na tabela 5.

**Figura 10** - Distribuição das espécies por família de hemípteros nas espécies de Malpighiaceae observadas na RPPN do Clube de Caça e Pesca Itororó de Uberlândia.

**Tabela 5** - Hemípteros em ramos reprodutivos das espécies de Malpighiaceae na RPPN do Clube de Caça e Pesca Itororó de Uberlândia. X-flor, C- pecíolo da flor, F- fruto.

Família	Espécie	<i>P. tomentosa</i>	<i>B. malifolia</i> R	<i>B. malifolia</i> C	<i>B. malifolia</i> B	<i>B. laevifolia</i>	<i>B. campestris</i>	<i>B. intermedia</i>	<i>H. pteropeta</i>
Miridae	sp1	X							
Miridae	sp2	X							
Miridae	sp3					X			
Miridae	sp4			X					
Miridae	sp5		X						
Miridae	sp6			X					
Cicadellidae	sp4	C		F		X,C			
Cicadellidae	sp5							C	
Cicadellidae	sp6		X	X		X			

Coreidae	sp1								C
Coreidae	sp2							F	
Coreidae	sp3				F				
Coreidae	sp4	C					C	X	
Reduviidae	sp1	X							
Reduviidae	sp2		X	X					
Reduviidae	sp3			X					
Reduviidae	sp4	X,F							
Aphididae	sp1	X	X	X					
Aphididae	sp2		X						
Aphididae ( <i>Aphis</i> )	sp3		X	X					

Lygaeidae ( <i>Geocoris</i> )	sp1	X							
17 famílias	53	13	20	20	6	13	5	12	3

As associações de formigas e hemípteros em espécies de Malpighiaceae (Figura 11) apresentaram interações envolvendo hemípteros adultos isolados, adultos com oviposições, adultos com ninfas, ninfas isoladas e até mesmo ninfas durante a muda. A maioria dos hemípteros fitófagos apresentou preferência por regiões próximas de meristemas vegetativos e reprodutivos para sua alimentação. Muitas espécies de hemípteros apresentam cuidado parental, onde a fêmea adulta fica próxima da prole, protegendo-a contra possíveis predadores (figura 11F).

**Figura 11** – Associação de formigas e hemípteros em espécies de Malpighiaceae observadas na RPPN do Clube de Caça e Pesca Itororó de Uberlândia: A - *Camponotus crassus* cuidando de ninfa durante a muda, B - *Ectatoma tuberculatum* sobre grupo de Aphididade em *B. campestris*, C - *E. quadridens* cuidando de ninfa de Membracídeo em inflorescências jovens de *B. laevifolia*, D - *E. tuberculatum* cuidando de membracídeos sp 1 em inflorescências jovens de *B. laevifolia*. E - *C. crassus* atendendo Orthesiidae em *B. campestris* próximo a mereistema reprodutivo em desenvolvimento, F - formiga *C. crassus* cuidando de membracídeo sp 1 adulto com oviposição próximo a botões florais de *P. tomentosa* (Fotos de H. M. Torezan-Silingardi).

É comum encontrarmos oviposições, ninfas e adultos na mesma planta, todos sendo atendidos por formigas que os defendem ativamente contra a aproximação de outros animais (Tabela 6). Até mesmo uma vespa foi observada atendendo vários indivíduos de Membracidae sp 4 em inflorescência de *B. intermedia* (Figura 12).

**Tabela 6** - Himenópteros associados a hemípteros em arbustos floridos de espécies de Malpighiaceae na RPPN do Clube de Caça e Pesca Itororó de Uberlândia. Tipo de Hemíptero: Membracidae M1- sp 1, M2- sp2, M3- sp 3, M4- sp 4; Aphididae- A; Ortheziidae O1- sp 1 e O2- sp 2.

Espécies	<i>Peixotoa tomentosa</i>	<i>Banisteriopsis malifolia</i> R	<i>Banisteriopsis malifolia</i> C	<i>Banisteriopsis malifolia</i> B	<i>Banisteriopsis laevifolia</i>	<i>Banisteriopsis campestris</i>	<i>Byrsonima intermedia</i>
<i>Pachycondyla villosa</i>					M1		M1, M3
<i>Ectatomma tuberculatum</i>	O2	M1	M1, A		M1	M1	M1
<i>Camponotus atriceps</i>						O1	
Formigas							
Vespa							
15 espécies	Nº de associações: 3	13	5	0	11	6	9



**Figura 12** – Grupo de membracídeos sp4 (setas) atendidos por vespa *Polistes (Aplanilopterus) ferreri* na raque de inflorescência de *B. intermedia* na RPPN do Clube de Caça e Pesca Itororó de Uberlândia (Foto de H. M. Torezan-Silingardi).

### **Ordem Diptera**

Poucas moscas adultas foram observadas nas flores a procura de pólen, ou nos nectários extraflorais de folhas em crescimento, sempre com uma frequência baixa e após as 8:30h. As moscas pertenciam às famílias Tephritidae, Syrphidae, Dolichopodidae, Stratiomyidae e Tachinidae, sendo que apenas a primeira teve quatro espécies observadas. As demais famílias foram representadas por uma única espécie. Botões e flores de *B. malifolia* (as três variedades) e *H. pteropetala* apresentaram herbivoria causada por larvas de dípteros de uma espécie da família Tephritidae, danificando as pétalas, o gineceu e o androceu (figura 13). Os danos em *B. malifolia* foram pouco comuns em 2005 e não ocorreram em 2006. Em *H. pteropetala* os danos foram mais frequentes nos dois anos. Essas larvas não foram observadas em flores de *P. tomentosa*, *B. laevifolia*, *B. campestris* e *B. intermedia*.

**Figura 13** – Dípteros em espécies de Malpighiaceae na RPPN do Clube de Caça e Pesca Itororó de Uberlândia. A - larva da família Tephritidae (seta) se alimentando de pétalas em botão floral de *Heteropteris pteropetala*, B - adulto indeterminado se alimentando em nectário extrafloral de *Banisteriopsis campestris* durante a florada (Fotos de H. M. Torezan-Silingardi).

### **Ordem Lepidoptera**

Observamos herbivoria por Lepidópteros de oito famílias (Tabela 7), sendo Pyralidae a mais numerosa, seguida por Lycaenidae (Figura 14).

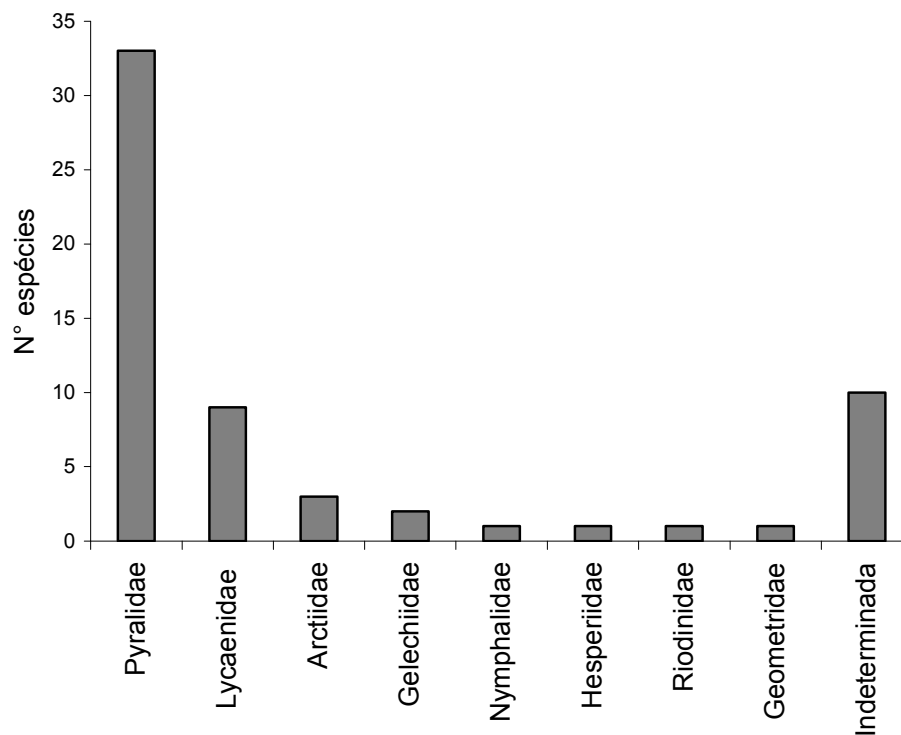
As plantas foram atacadas diferentemente pelas espécies de herbívoros, por ordem crescente: *H. pteropetala* (uma), *B. laevifolia* (duas), *B. campestris* (três), *B. intermedia* (três), *P. tomentosa* (seis) e *B. malifolia* (oito) (Figura 15).

**Tabela 7** – Lepidópteros herbívoros de espécies de Malpigiaceae na RPPN do Clube de Caça e Pesca Itororó de Uberlândia. X: dano na flor, XI:dano interno no botão fechado, S: dano externo na sâmara, SI: dano interno na sâmara.

Família	Espécie	<i>P. tomentosa</i>	<i>B. malifolia</i> R	<i>B. malifolia</i> C	<i>B. malifolia</i> B	<i>B. laevifolia</i>	<i>B. campestris</i>	<i>B. intermedia</i>	<i>H. pteropetala</i>
Pyralidae	sp 1	X				X			
Pyralidae	sp 2	X				X			
Pyralidae	sp 3	X	X	X		X		X	
Pyralidae	sp 4			X		X			
Pyralidae	sp 5					X			
Pyralidae	sp 6	X	X	X		X			
Pyralidae	sp 7			X	X				
Pyralidae	sp 8	X,XI	X	X					S
Pyralidae	sp 9		X	X					
Pyralidae	sp 10	X	X	X				X	
Pyralidae	sp 11	X			X	X			
Pyralidae	sp 12			X					
Pyralidae	sp 13		X	X			SI		SI
Pyralidae	sp 14			X					SI
Pyralidae (Epipaschiinae)	sp 15, <i>Phidotricha erigena</i> Ragonot, 1888	X	X	X	X				
Pyralidae	sp 16			X		X			
Pyralidae	sp 17	X	X	X					SI
Pyralidae	sp 18			X					
Pyralidae	sp 19							X	
Pyralidae	sp 20					X			
Pyralidae	sp 21		X						
Pyralidae	sp 22							X	
Pyralidae	sp 23		X	X	X	X			
Pyralidae	sp 24	X	X	X					
Pyralidae	sp 25		X	X					
Pyralidae (Epipaschiinae)	sp 26, <i>Pococera</i> sp			X					
Pyralidae (Crambinae)	sp 27		X	X	X				X
Pyralidae (Crambinae)	sp 28	X	X	X					
Pyralidae (Crambinae)	sp 29	X	X	X					



Pyrilidae (Crambinae)	sp 30	X	X	X	X				
Pyrilidae (Crambinae)	sp 31		✓	✓	✓				
Pyrilidae (Crambinae)	sp 32			X					X
Pyrilidae (Crambinae)	sp 33	X		X					
Lycaenidae	<i>Parrhasius polybetes</i> (Stoll, 1781)	X	X	X			X		
Lycaenidae	<i>Calycopis calor</i> (H. H. Druce 1907)	X	X						
Lycaenidae	<i>Tmolus venustus</i> (H. H. Druce 1907)	X		X		X	X		
Lycaenidae	<i>Allosmaitia strophius</i> (Godart, [1824])	X	X	X		X			
Lycaenidae	<i>Rekoa marius</i> (Lucas, 1857)		X	X		X			
Lycaenidae	sp 1	X	X	X		X	X	X	
Lycaenidae	sp 2					X			
Lycaenidae	sp 3					X			
Lycaenidae	sp 4					X			
Arctiidae	sp 1	X	X		X				
Arctiidae	sp 2	X							
Arctiidae	sp 3	X	X						
Nymphalidae	sp		X						
Gelechiidae	<i>Compsolechia</i> sp	X							
Gelechiidae	sp	X							
Hesperiidae	sp		X						
Riodinidae	<i>Synargis calyce</i> (C.Felder & R.Felder, 1862)			X					
Geometridae	sp	X	X						
Indeterminada	sp 10								X
Indeterminada	sp 8	X							
Indeterminada	sp 1			X					
Indeterminada	sp 2								X
Indeterminada	sp 3		X						
Indeterminada	sp 4				X				
Indeterminada	sp 9			X					
Indeterminada	sp 5		X	X					
Indeterminada	sp 6		X	X					
Indeterminada	sp 7							SI	
Total	61	26	30	35	9	18	4	7	6



**Figura 14** – Número de espécies de lepidópteros de cada família observada causando danos por herbivoria nas Malpighiaceae da RPPN do Clube de Caça e Pesca Itororó de Uberlândia.

**Figura 15** - Distribuição das espécies de lepidópteros por família em cada espécie de Malpigiaceae observada na RPPN do Clube de Caça e Pesca Itororó de Uberlândia.

As lagartas se alimentavam de partes da flor, danificando as pétalas, o pistilo e os estames de botões ainda fechados (figura 16A), de flores abertas de primeiro (figura 16B), de segundo e até terceiro dia (figura 16C), dentro de frutos jovens (figura 16D) ou mesmo de inflorescências em desenvolvimento (figura 16E). No entanto, os maiores danos sempre foram encontrados nas flores recém abertas (tabela 8). Várias lagartas das mariposas Piralidae se desenvolveram destruindo as estruturas internas de botões e impedindo a antese floral. Observamos vários indivíduos da subfamília Crambinae (Piralidae) escondidos sob um 'manto' de botões caídos, geralmente localizado sobre folhas totalmente desenvolvidas, logo abaixo de inflorescências com várias flores sadias. As lagartas utilizaram teias de seda para prender os botões florais abortados e secos, unindo-os para formar um tipo de abrigo (figura 16F). A família Arctiidae não foi abundante, mas suas lagartas eram facilmente visualizadas devido ao maior tamanho e à presença de pêlos urticantes (figura 16G).

As espécies de microlepidópteros da família Gelechiidae observadas danificando as flores, foram abundantes nas plantas. Lagartas da família Lycaenidae se alimentaram geralmente sobre a flor aberta, no entanto vários indivíduos se desenvolveram dentro dos botões perfurando as pétalas ainda muito jovens e danificando intensamente o gineceu e o androceu. As oviposições ocorreram diretamente sobre os botões, ou muito próximo a eles, favorecendo a chegada das jovens lagartas ao alimento (figura 7 e 16H). As lagartas da família Geometridae destruíam toda a estrutura floral, a começar pelas pétalas (figura 16I). Inflorescências muito jovens (figura 16J) até quase totalmente desenvolvidas serviram de alimento para as lagartas. *B. intermedia* apresentou pouquíssimo dano por lagartas de lepidóptero (figura 16K).

Pudemos observar dois exemplos de comportamento de fuga clássico, uma lagarta de Licenídeo (listrada nas cores verde, rosa e branco, como a da figura 16 C) em sâmaras jovens de *B. malifolia* (variedade rosa claro), saltar e cair no chão após a aproximação da formiga *Ectatomma tuberculatum*. O mesmo foi observado com outra lagarta de lepidóptero com a aproximação de *Cephalotes pusillus* em ramo floral de *P. tomentosa*. As formigas *Camponotus crassus* passam por cima ou pelo lado de lagartas de licenídeos e de outras famílias de lepidópteros sem haver reação aparente, nem da lagarta, nem da formiga, em ramos floridos de *B. malifolia* e de *B. laevifolia*. As formigas *C. crassus* foram observadas tocando com as antenas lagartas de Lycaenidae, em arbustos de *B. malifolia* (variedade rosa claro), a lagarta permanecia com movimentos reduzidos, parecendo não se incomodar com a formiga.

**Figura 16** – Lepidópteros em espécies de Malpighiaceae na RPPN do Clube de Caça e Pesca Itororó de Uberlândia. A - lagarta de lepidóptero danificando internamente botão floral de *Peixotoa tomentosa*, B - lagarta de Lycaenidae em flor recém aberta de *P. tomentosa*, C - lagarta de Lycaenidae em flor de terceiro dia de *P. tomentosa*, D - pupa de lepidóptero retirada de sâmara de *B. campestris*, E - lagarta indeterminada perfurando inflorescência jovem de *P. tomentosa*, F - mariposa Pyralidae recém eclodida em ramo florido de *Banisteriopsis malifolia*, note o casulo vazio em segundo plano, G - lagarta Arctiidae próximo a inflorescência de *P. tomentosa*, H - Lagarta de primeiro instar em botão de *P. tomentosa*, I - lagarta de Geometridae em *B. malifolia*, J - lagarta em inflorescência de *Banisteriopsis laevifolia*, K – lagarta de Lycaenidae em inflorescência de *Byrsonima intermedia* (Fotos de A a J de H. M. Torezan-Silingardi, foto K de J. Byk).



## Ordem Coleoptera

Observamos uma grande variedade de espécies de besouros dentro de botões fechados e sobre flores abertas das Malpighiáceas estudadas, cuja atividade principal é sempre a mesma, herbivoria de partes florais. Algumas das espécies mais comuns de Coleópteros encontradas pertencem à subordem Polyphaga, superfamília Curculionoidea, família Curculionidae, subfamília Anthonominae.

As larvas de coleópteros observadas no interior de botões ainda fechados de *P. tomentosa*, *B. malifolia*, *B. campestris*, *B. laevifolia*, *B. intermedia* e *H. pteropetala*, se alimentaram das estruturas reprodutivas femininas e masculinas e de parte das pétalas. Apenas o receptáculo foi pouco danificado (Tabela 8).

**Tabela 8** - Estruturas reprodutivas das espécies estudadas de malpighiáceas que apresentaram dano por ação de inseto endofítico, na RPPM do Clube de Caça e Pesca Itororó de Uberlândia. O agente causador foi geralmente um coleóptero, ou raramente um lepidóptero. Os números representam porcentagem. N = 50.

Espécies	<i>Peixotoa tomentosa</i>	<i>Banisteriopsis malifolia</i> R	<i>Banisteriopsis malifolia</i> C	<i>Banisteriopsis malifolia</i> B	<i>Banisteriopsis laevifolia</i>	<i>Banisteriopsis campestris</i>	<i>Byrsonima intermedia</i>
Botão floral	5	20	9	9	18	26	12
Flor	0	2	1	0	0	0	2
Fruto jovem	9	2	2	3	0	7	30

Os coleópteros endofíticos, que danificam as estruturas reprodutivas desenvolvendo-se no seu interior, são indivíduos da família Curculionidae (espécies *Anthonomus sulcatus*, *Anthonomus rhinozotis*, *Anthonomus* sp1, *Anthonomus* sp3, *Anthonomus* sp5, *Anthonomus* sp8 e *Atractomerus* sp) (figura 17A), Anobiidae (*Lasioderma serricorne*) e Apionidae (*Apion* sp). As fêmeas constroem uma cavidade com o aparelho bucal, ovipõem no seu interior e esgarçam o tecido vegetal próximo do orifício de modo a fechar a abertura. Os indivíduos passam a fase de ovo, larva e pupa dentro das pétalas parcialmente danificadas. Após a eclosão, o adulto pode utilizar a passagem construída pela fêmea, bastando alargá-la mais com seu aparelho bucal, e assim perfurar a corola. Frequentemente seus indivíduos são encontrados sobre várias espécies de Malpighiaceae que florescem seqüencialmente. No interior dos botões florais de *B. malifolia*, foram encontradas larvas dos curcúleos *Anthonomus rhinozotis*, *Anthonomus* sp3 e *Anthonomus*

*sulcatus*. A eclosão e saída dos botões foi simultânea para *A. rhinototis* e *A. sp3*, sempre anterior a saída de *A. sulcatus*. Independente da espécie de coleóptero que danificou o interior do botão, a capacidade reprodutiva masculina e feminina foi completamente aniquilada (figura 17B e 17C). As larvas de Tenebrionidae causaram destruição do interior do fruto em desenvolvimento, contribuindo para a diminuição do número de sementes formadas em *B. intermedia* (fig. 17D, E, F). No entanto, o dano causado para a espécie vegetal não foi intenso graças à baixa abundância desse herbívoro.

**Figura 17** – Coleópteros causadores de dano no interior de estruturas reprodutivas de espécies de Malpighiaceae na RPPN do Clube de Caça e Pesca Itororó de Uberlândia. A - principais insetos endofíticos de *Banisteriopsis malifolia*, por ordem da esquerda para a direita, *Anthonomus sulcatus*, *A. rhinototis* e *Anthonomus sp3* (Curculionidae), B - larvas de curcúleos na cavidade formada durante a alimentação dentro de botões de *B. malifolia*, C - larva de coleóptero danificando o interior de botão de *Byrsonima intermedia*, D - fruto de *B. intermedia* mostrando o orifício de saída da larva, E - fruto aberto mostrando o canal de saída do adulto e restos fecais larvais na cavidade interna, F - larva de *Lystronychus sp* (Tenebrionidae), causadora de dano no interior do fruto (Fotos de H. M. Torezan-Silingardi).



Larvas de coleópteros se alimentaram de pétalas, pistilos e estames em flores, botões e frutos jovens de *P. tomentosa*, *B. malifolia*, *B. laevifolia*, *B. campestris*, *B. intermedia* e *H. pteropetala* (Figura 18). As larvas foram observadas com baixa riqueza e os adultos com alta riqueza de espécies (Tabela 9),

**Figura 18** – Sâmaras de *Heteropteris pteropetala*. A – sâmaras jovens com dano na região do embrião, B e C – larvas causadoras de dano no interior de frutos jovens, as setas indicam o orifício de saída e a larva (Fotos de H. M. Torezan-Silingardi).

A maior riqueza de espécies de coleópteros foi encontrada na família Curculionidae, com 27 espécies. A seguir temos Chrysomelidae (14 espécies), Tenebrionidae (cinco), Coccinellidae (três) e Scarabaeidae (duas) (Figura 19). As outras famílias são representadas por apenas uma espécie.

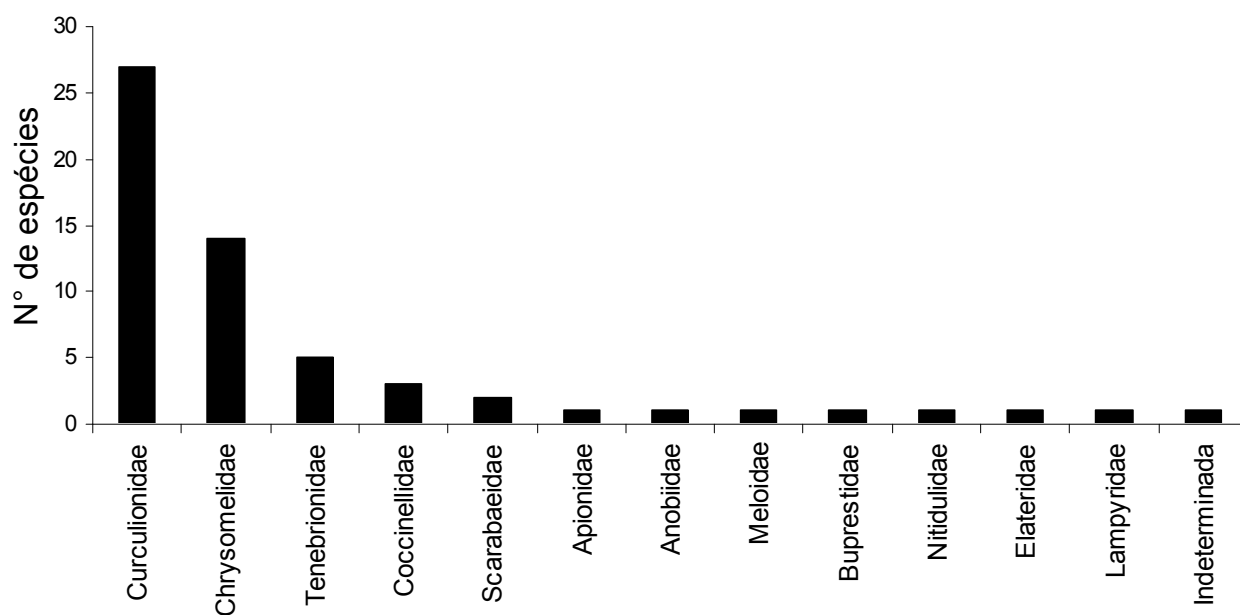
A diversidade de espécies de coleópteros herbívoros nas Malpighiaceae foi maior em *B. malifolia*, seguida por *P. tomentosa* (Figura 20).

**Tabela 9** - Presença de coleópteros causando dano por herbivoria em botões e flores (X) ou frutos (R) de Malpighiaceae na RPPN do Clube de Caça e Pesca Itororó de Uberlândia.

Família	Espécie	<i>P. tomentosa</i>	<i>B. malifolia R</i>	<i>B. malifolia M</i>	<i>B. malifolia B</i>	<i>B. laevifolia</i>	<i>B. campestris</i>	<i>B. intermedia</i>	<i>H. pteropetala</i>
Curculionidae	<i>Teratopactus nodicollis</i> (Boh.)	X							
Curculionidae	<i>Eurhinus viridis</i>	X	X						
Curculionidae	<i>Diorymerus dimidiatus</i> Boh., 1836						X		
Curculionidae	<i>Heilipodus naevulus</i> (Manh., 1836)					R			
Curculionidae	<i>Anthonomus sulcatus</i> Kirsch.			X		X	X		
Curculionidae	<i>Anthonomus rhinozotis</i> Clark, 1988	X	X	X	X		X		X
Curculionidae	<i>Anthonomus diamantinensis</i> Clark						X		
Curculionidae	<i>Atractomerus</i> sp					X			
Curculionidae	Baridinae sp1		X						
Curculionidae	Baridinae sp2		X	X					X

Curculionidae	Baridinae sp3	X							
Chrysomelidae	<i>Euryscopa proxima</i> Lac., 1848								X
Chrysomelidae	<i>Diabrotica speciosa</i> (Germar, 1824)								R
Chrysomelidae	<i>Diabrotica melanocephala</i> (Fabr.)	X							
Chrysomelidae	<i>Diabrotica atromaculata</i> Baly, 1889		X			X			
Chrysomelidae	<i>Diabrotica</i> sp1		X						
Chrysomelidae	<i>Chlamisus</i> sp1	X				X	X		X
Chrysomelidae	<i>Chlamisus</i> sp2			X		X	X	X	
Chrysomelidae	<i>Brachypnoca</i> sp1	X							
Chrysomelidae	<i>Brachypnoca</i> sp2	X	X	X					
Chrysomelidae	<i>Strabala</i> sp						X	X	
Chrysomelidae	Cryptocephalus sp	X							
Chrysomelidae	<i>Amblycerus</i> sp (Bruchinae)	X							
Chrysomelidae	<i>Lamprosoma</i> sp					X			
Chrysomelidae	Chrysomelidae sp								X
Tenebrionidae	<i>Hemasodes batesi</i> Wat.	X							

Indeterminada	sp	X	X						
12 famílias	<b>58 espécies</b>	22	18	14	3	15	11	9	6



**Figura 19** – Número de espécies por família de coleópteros associados a espécies de Malpighiaceae na RPPN do Clube de Caça e Pesca Itororó de Uberlândia.

A maioria das espécies de Curculionidae tem menos de 5 mm de comprimento e tanto as larvas quanto os adultos danificam as flores. Além da herbivoria por mastigação realizada por larvas e adultos de coleópteros, as plantas também servem de local de encontro do parceiro sexual (Figura 21A), cópula e oviposição em botões florais, com clara preferência por botões intactos. As larvas do gênero *Chlamisus* (Figura 21B) causam herbivoria nas estruturas reprodutivas, nas pétalas e nos elaióforos de botões e flores abertas, assim como no caule, onde ficam firmemente aderidas, deixando uma marca característica de tecido danificado, geralmente circular, quando são retiradas. Besouros *Chlamisus* sp adultos também foram encontrados nas flores (Figura 21C). Apenas nas inflorescências de *B. laevifolia* ocorreu uma dobra característica no pecíolo em botões com larvas endofíticas de coleópteros do gênero *Anthonomus* desenvolveram (Figura 21D). Após a fase de pupa o adulto eclodia dentro da câmara formada no interior do botão (Figura 21E). Larvas de várias espécies de Coccinellidae ficavam camufladas por uma cobertura composta de pequenos pedaços de restos vegetais (Figura 21F), a maioria dessas espécies apresentava tanto larvas quanto adultos predadores, alimentando-se especialmente de afídeos. Besouros adultos são encontrados se alimentando sobre as estruturas de flores e botões (Figura 21G, H e I), muitas vezes obtendo inclusive proteção contra seus predadores na câmara

formada entre as sépalas e o ovário (Figura 21J).

**Figura 20** – Diversidade de espécies de coleópteros observados em estruturas reprodutivas de seis espécies de Malpighiaceae na RPPN do Clube de Caça e Pesca Itororó de Uberlândia, Minas Gerais.

**Figura 21-** Coleópteros associados a espécies de Malpighiaceae na RPPN do Clube de Caça e Pesca Itororó de Uberlândia. A - casal de *Strabala* sp (Chrysomelidae) em flores de *Byrsonima intermédia*, B - larva de *Chlamisus* sp (Chrysomelidae) dentro do habitáculo em *Banisteriopsis laevifolia*, C - adulto de *Chlamisus* sp, D - botão floral com pecíolo dobrado característico de infestação por larva de *Anthonomus* sp em *Banisteriopsis laevifolia*, E - pupa e adulto recém eclodido de *Anthonomus* sp (Curculionidae) de botão de *B. laevifolia*, F - larva de Coccinelidae em *B. laevifolia*, G - *Anthonomus* sp (Curculionidae) em flor e H - botão de *B. malifolia*, I - *Diorymerini* sp1 e orifício recém preparado em botão de *B. laevifolia*, J - *Diorymerini* sp2 (Curculionidae) no espaço entre o ovário e as sépalas de *B. malifolia* (Fotos de H. M. Torezan-Silingardi).

### Ordem Thysanoptera

Os insetos pertencentes à ordem Thysanoptera, os trips, são muito comuns nas flores. Duas espécies estiveram presentes em todas as espécies estudadas *Heterotrips peixotoa* (família Heterothripidae) e *Franckliniella* sp (família Thripidae), ambas com hábito alimentar sugador. Seu tamanho diminuto permitiu que adultos e imaturos ficassem protegidos entre as estruturas reprodutivas (estames e pistilos) enquanto se alimentavam desses tecidos (Figura 22A). *H. peixotoa* foi a espécie mais abundante. Os indivíduos de *Franckliniella* sp foram capazes de causar o aborto de inflorescências interias quando em grande número (Figura 22B), mas na maioria das observações havia apenas um ou dois de seus indivíduos por flor (Figura 22C).

**Figura 22** – Tisanópteros nas flores de Malpighiaceae da RPPN do CCPIU. A - adultos de *Heterotrips* aff *peixotoa* em flor de *Byrsonima intermedia* (comprimento do adulto: 1,4mm), B - ninfas de *Franckliniella* sp em pecíolos de inflorescências de *Peixotoa tomentosa* (comprimento da ninfa: 2,1mm), C - ninfas de *Franckliniella* sp em flor de *Banisteriopsis laevifolia* observados em estereomicroscópio (Fotos A e B de H. M. Torezan-Silingardi, foto C de E. Tizo-Pedroso).

### Ordem Orthoptera

Indivíduos de várias espécies de gafanhotos, esperanças, grilos e bichos-pau foram observados nas flores, principalmente na fase de ninfa e poucas vezes como adultos. Eles se alimentavam inicialmente de pólen e de pétalas, a seguir o restante das estruturas reprodutivas era vorazmente destruído, mesmo flores de segundo dia que ainda apresentavam pólen eram procuradas (Figura 23). Esses insetos mastigadores foram freqüentes em *P. tomentosa*, *B. malifolia*, *B. laevifolia* e *B. campestris*. As flores de *B. intermedia* e *H. pteropetala* sofreram menos danos por insetos dessa ordem. Não foi constatado nenhum dano causado por baratas, apesar de estarem presentes nos arbustos floridos, com freqüência ligeiramente menor que os outros ortópteros já citados, geralmente atraídas pelos sacos brancos de organza que isolavam os botões. A menor freqüência de ortópteros observados nos ramos floridos foi de louva-a-deus, esses insetos predadores caçavam suas presas na folhagem e nas flores das espécies estudadas.

**Figura 23** – Ninfas de gafanhoto se alimentando nas estruturas reprodutivas de Malpighiaceae na RPPN do Clube de Caça e Pesca Itororó de Uberlândia. A – em flor recém aberta de *Banisteriopsis malifolia*, B - em flor de segundo dia de *B. campestris* (Fotos de H. M. Torezan-Silingardi).

### **Ordem Psocoptera**

A ordem Psocoptera foi representada por apenas duas espécies não identificadas, de famílias distintas. Seus indivíduos foram coletos exclusivamente em flores brancas de *B. malifolia*, em 2005. Esses pequenos insetos alados apresentaram hábito mastigador, podendo ingerir pólen e danificar as peças florais.

## **4. Discussão e conclusões**

A importância das interações entre os artrópodes, especialmente os insetos, nas teias tróficas é evidenciada pela estimativa de Wilson (1992) sobre uma rápida e drástica mudança na qualidade da vida humana e dos outros vertebrados, gerando inclusive extinções em série, caso os insetos e outros artrópodes terrestres desaparecessem.

A ocorrência simultânea dos animais herbívoros e das espécies cujas estruturas são utilizadas como alimento sugere um ajuste na distribuição, na fenologia e mesmo na biologia desses animais para obter um melhor aproveitamento das respectivas fontes alimentares, como observado nesse e em outros estudos (Zölfer 1979, English-Loeb & Karban 1992, Del-Claro *et al.* 1997, Mothershead & Marquis 2000, Marquis 2005). Os insetos fitófagos têm sua distribuição geográfica restrita à área de ocorrência de sua fonte de alimento (Clark & Martins 1987) e mostram uma hierarquia na preferência pelas diferentes espécies vegetais onde depositarão seus ovos, utilizando além dos sinais visuais, uma combinação de sinais químicos de atração e de evitação para determinar o sítio de oviposição (Thompson & Pellmyr 1991).

A hipótese mais aceita sobre a evolução do comportamento de oviposição é baseada na idéia de que as fêmeas escolhem as plantas que maximizarão o desenvolvimento e a sobrevivência de suas larvas, muitas vezes discriminando entre espécies, genótipos de uma espécie, microhabitats, porte, condições fisiológicas e até mesmo entre diferentes partes da planta (Thompson & Pellmyr 1991). Portanto, quanto maior for a relação de especificidade planta-hospedeiro, maior será a sobreposição das áreas de ocorrência das espécies envolvidas. Contrariamente, quanto mais generalista for a dieta do animal, maior será sua independência de uma ou outra espécie vegetal, permitindo que sua área de ocorrência seja mais ampla que a



observada para as plantas. A alimentação flexível confere uma vantagem adaptativa à espécie, pois facilita o acesso à alimentos diferentemente disponibilizados. Por exemplo, lagartas da mariposa *Pococera* sp (Pyralidae Epipaschiinae) foram observadas apenas em flores brancas de *B. malifolia* no cerrado de Uberlândia nesse estudo, porém no cerrado de Brasília a mesma espécie se alimenta de folhas de *B. intermedia* (H. C. Moraes, comunicação pessoal). Em uma área de cerrado em São Paulo lagartas de uma espécie do gênero *Pococera* danificam folhas de *Byrsonima coccolobifolia* e *Byrsonima verbascifolia* (Oki 2005).

Os herbívoros florais observados na RPPN do CCPIU apresentaram características generalistas, aproveitando material vegetal de diversas famílias, as vezes filogeneticamente distantes, como os coleópteros curculionídeos (*Anthonomus* e *Apion*) em Leguminosa (Jordão & Diniz 2001), Gutiferae (Martins 1980, Clark & Martins 1987) e Malpighiaceae (presente estudo). Outra família de coleópteros também observada no presente estudo, Nitidulidae, foi responsável por danos em flores de *Amphilophium vauthieri* (Bignoniaceae), em uma floresta semidecídua de Campinas (SP), prejudicando a frutificação dessas lianas (Amaral 1992). É possível que a guilda de insetos herbívoros da RPPN do CCPIU, assim como de polinizadores, tenha se alterado antes e depois dos incêndios de 2004, já que as áreas atingidas pelo fogo tendem a apresentar uma diminuição nos sítios de nidificação de insetos que utilizam ramos ou troncos de vegetação viva, camadas mais rasas do solo ou mesmo troncos caídos para abrigar os indivíduos jovens (Camilo & Garófalo 1982). No entanto não há pesquisas anteriores com as quais se possa comparar os resultados do presente trabalho.

As interações com os herbívoros são desvantajosas para a planta por diminuírem seu potencial de crescimento e de manutenção no ambiente. Assim, herbívoros como as formigas saúvas foram capazes de causar grandes danos a *Banisteriopsis laevifolia* por destruir arbustos inteiros no CCPIU, no entanto, a baixa ocorrência minimizou os danos causados. Os insetos mastigadores diminuem a capacidade fotossintetizante da planta e os sugadores causam a diminuição da quantidade de seiva nos vasos condutores, os danos causados nos tecidos facilitam a entrada de patógenos, além de reduzir a quantidade e qualidade dos recursos a serem utilizados para o desenvolvimento e a viabilidade das sementes (Janzen 1971). Os efeitos negativos indiretos causados pelos predadores de sementes podem se estender para além da estrutura danificada, prejudicando até mesmo a chegada de recursos às sementes próximas (Ellison & Thompson 1987).

As abelhas *Paratetrapedia* foram responsáveis pela eliminação da capacidade reprodutiva masculina de várias flores de *P. tomentosa* na RPPN do CCPIU. Apesar dos pistilos não terem sido intensamente danificado por essas abelhas, sua atratividade foi muito comprometida e as chances de frutificação foram sensivelmente diminuídas. É possível que esse tipo de dano tenha ocorrido com outras espécies, até outras famílias, na mesma reserva, porém

não foram notados por nós. O impacto da florivoria realizada por abelhas não apresentou um impacto considerável às Malpighiaceae por estar restrita a apenas uma espécie de planta, uma de abelha e ocorrer em baixa intensidade. Danos causados por herbivoria floral de abelhas *Trigona spinipes* já foram relatados para botões de *Eriotheca pubescens* e *E. gracilipes* (Bombacaceae) (Oliveira 1991). Essas abelhas perfuravam a corola no dia anterior à antese floral, destruindo parcialmente os estames e inutilizando-os para a coleta do pólen, porém, em alguns casos o pistilo foi preservado e a flor manteve a função feminina, chegando a produzir sementes.

A oviposição dentro dos botões e o desenvolvimento dos primeiros estágios larvais não impediu que os botões das Malpighiaceae do CCPIU continuassem seu desenvolvimento, fato também observado em outras espécies de cerrado, como *Ouratea hexasperma* (Ochnaceae) por Baker-Méio (2001) e várias espécies de *Kielmeyera* (Guttiferae) por Martins (1980).

Os tecidos jovens e em rápida expansão, como os botões florais, flores e frutos jovens aqui observados, recebem um fluxo de metabólitos e água maior que os tecidos maduros (Varanda *et al.* 2005), conferindo uma baixa resistência estrutural a danos físicos em meio a altas taxas de nutrientes, o que os torna especialmente atraentes para insetos fitófagos. Isso se deve ao fato dos insetos otimizarem o metabolismo do nitrogênio em altos teores de água, ao redor de 90%. Baixos teores de água (70% ou menos) juntamente com a presença de compostos secundários de defesa podem prejudicar intensamente a herbivoria (Panda & Khush 1995).

O desenvolvimento larval dentro de estruturas vegetais beneficia o animal com uma série de vantagens, como um suprimento alimentar constante, proteção contra a dessecação pelo sol e pelo vento e abrigo contra predadores e parasitos (Clark & Martins 1987). A herbivoria no interior de estruturas reprodutivas por coleópteros e lepidópteros foi variável nas Malpighiaceae estudadas, possivelmente influenciada por diversas características como a fenologia da planta e do animal, a fase de desenvolvimento da estrutura atacada, o número de gerações do inseto ao longo do ano, a atuação dos predadores e parasitos, a presença de defesas químicas ou físicas e a capacidade do animal em superar essas defesas.

As fêmeas dos insetos endofíticos das malpighiaceae do CCPIU, depositaram seus ovos no interior de botões, flores e frutos. Assim, após a eclosão as larvas tiveram livre acesso a um alimento exclusivo, sem competidores, e ainda ficaram isoladas de seus predadores naturais e dos efeitos deletérios do clima, como o excesso de umidade (chuvas contínuas) ou a falta dela (pelo excesso de sol ou de vento). Os herbívoros endofíticos de botões florais, flores e frutos passaram a fase larval no interior de estruturas que recebiam uma grande quantidade de metabólitos fotossintetizados destinados à reprodução vegetal. No caso de herbívoros endofíticos que se desenvolveram no pistilo sem danificar o androceu, os estames (filetes e anteras) se desenvolveram satisfatoriamente, chegando a formar e liberar os grãos de pólen. Dessa maneira

a função feminina da flor (formação de sementes) foi prejudicada, enquanto que a função masculina permaneceu preservada.

Predadores e parasitóides que caçaram nas flores e ramos, como aranhas, louva-a-deus, vespas, hemípteros e formigas, auxiliaram na defesa do vegetal pela eliminação de muitos herbívoros, numa relação de benefício mútuo para as espécies, fato já constatado para predadores por Schmitz & Sokol-Hessner (2002), Oliveira *et al.* (2002) e Hambäck *et al.* (2004). A atuação dos predadores e dos microhimenópteros parasitóides beneficiaram as plantas por diminuir o potencial de crescimento das populações de herbívoros.

No entanto, a relação entre plantas e predadores pode se tornar prejudicial para o vegetal quando os predadores diminuem a visitaç o dos polinizadores. Por v rias vezes abelhas foram observadas se dirigindo  s flores, claramente evitando a aproxima o de infloresc ncias com formigas. Formigas como *Ectatomma tuberculatum* foram capazes at  mesmo de capturar uma vespa em pleno v o perto de flores de *B. malifolia* no presente estudo. A competi o pelo mesmo tipo de presas nas plantas favorece as intera oes agon sticas entre predadores, como a aqui relatada.

As vespas utilizam recursos florais de v rias fam lias, como o n ctar e o  leo, podendo eventualmente atuar como um polinizador, como os indiv duos da subfam lia Nissoninae, presentes na RPPN do CCPIU. As vespas *Polistes* sp e *Polybia* sp foram observadas em arbustos de *Erythroxylum suberosum* (Erythroxylaceae), visitando flores brancas que ofereciam n ctar como recurso floral (Oliveira 1991). No entanto, a maior parte da sua dieta   composta por presas. As vespas da subfam lia Eumeninae encontradas sobre flores de *P. tomentosa*, s o conhecidas por utilizar larvas de besouros crisomel deos como alimento nas c lulas de seus ninhos. Os pompil deos foram comuns em flores, na folhagem e no ch o e ca am preferencialmente aranhas e outros artr podos como alimento. As vespas da fam lia Sphecidae foram muito comuns sobre as flores, suas esp cies s o ca adoras de abelhas e moscas adultas, al m de hom pteros, ort pteros e lepid pteros, tanto adultos quanto imaturos.

As esp cies de vespas com algum grau de socialidade tendem a ser mais numerosas que as de vida solit ria (Carpenter 1993, Carpenter e Marques 2001), o que explica o n mero de indiv duos coletados da subfam lia Polistinae ser maior que da subfam lia Eumeninae e das fam lias Sphecidae e Pompilidae somados. As vespas sociais encontradas nas flores tamb m foram observadas em outros substratos na mesma  rea (Elpino-Campos *et al.* 2007). Do total de indiv duos observados nos arbustos floridos do presente estudo, 46,67% pertenciam a esp cies de *Polybia* e *Polistes*. Esse valor   semelhante aos 51,7% encontrado por Elpino-Campos *et al.* (2007) para os mesmos g neros. As vespas *Parachartergus pseudapicalis*, observada nas flores de *B. intermedia*, e *Polybia (Trichothorax) sericea*, observada nas flores de *P. tomentosa* e *B. malifolia*, s o esp cies sociais comuns na  rea e j  haviam sido observadas na  rea durante

todas as estações do ano no período compreendido entre outubro de 2003 a setembro de 2004 por Elpino-Campos *et al.* (2007).

A fauna de microhimenópteros associados às espécies de Malpighiaceae da RPPN do CCPIU mostrou 5,71% de espécies pertencentes à família Braconidae. Na Estação Ecológica de Jataí (Luiz Antônio, SP) a subfamília Microgasterinae (Braconidae) representou 13,2 % das espécies de microhimenópteros (Penteado-Dias 2000). Seus indivíduos são considerados o mais importante grupo de parasitóides de lepidópteros do mundo, com várias espécies de interesse econômico sendo utilizadas no controle biológico de pragas.

A larva de *Phelypera pachirae* (Curculionidae, Coleoptera) se alimenta sobre folhas de mungubeira (*Pachira aquarica*, Bombacaceae), sua baixa taxa de predação pode ser uma consequência da capa de excrementos que prende sobre seu corpo. No entanto, a pupa não apresenta tal proteção, o curcúleo passa a fase de pupa dentro de um casulo tecido pelo aparelho bucal da larva. Muitos casulos ficam agrupados, presos no pecíolo de folhas já danificadas e apenas 10% deles originam curcúleos adultos, devido ao intenso ataque de uma espécie não identificada de himenóptero parasitóide (Bondar 1948 *apud* Lima 1956). Observações como essa ressaltam a importância dos parasitóides na manutenção de baixas densidades de herbívoros.

No entanto, predadores nem sempre são danosos para as outras espécies animais presentes nas plantas. Por exemplo, as formigas podem oferecer uma proteção valiosa para várias espécies de hemípteros, como os membracídeos, afídeos e orteziídeos observados no presente estudo. Pudemos observar na RPPN do CCPIU a presença de formigas associadas até durante a muda, em agrupamentos de ninfas sem cuidado parental. Nesse momento, quando os hemípteros imaturos perderam o exoesqueleto e ficaram extremamente vulneráveis aos ataques de predadores e parasitóides, as formigas representaram uma proteção biótica fundamental em um ambiente rico em predadores e parasitóides, como foi demonstrado ser o cerrado.

Porém, nem sempre a presença de formigas foi benéfica para a planta. Um exemplo é a relação observada entre *B. laevifolia* e a formiga saúva no presente estudo. Entre todas as seis espécies vegetais estudadas, apenas *B. laevifolia* sofreu herbivoria floral e foliar por *Atta laevigata*, resultando numa frutificação igual a zero em vários arbustos. No entanto, a herbivoria por formigas cortadeiras já foi observada para *P. tomentosa* na RPPN do CCPIU alguns anos antes (Del-Claro 1998), e para *B. intermedia* na Reserva de Cerrado da Universidade Federal de São Carlos, SP (Velazco 1997). A distância do ninho pode ter sido o fator determinante na utilização das plantas nos três estudos. Investigações sobre a possibilidade de que outras espécies do estudo apresentem ou não as características favoráveis ao desenvolvimento adequado do fungo no saúveiro, poderão ser de grande valia para determinarmos se as espécies da família Malpighiaceae são ou não prejudicadas pela proximidade de colônias de formigas cortadeiras.

A falta de interações agonísticas entre *Camponotus crassus* e herbívoros (como os curcúleos nas inflorescências) e competidores (como *Pseudomyrmex gracilis*, *Crematogaster puzillus* e as moscas nos NEFS), além de sua fuga de *Ectatomma quadridens* e *Pachycondyla villosa*, observadas no CCPIU, levanta algumas questões. Por exemplo, haveria uma partilha de recurso entre *C. crassus* e o besouro, entre *C. crassus* e a mosca, e entre *C. crassus* e *P. gracilis* e *C. puzillus*? Essas espécies seriam semelhantes quanto a substâncias volatilizadas, produzindo um mimetismo ou camuflagem química? É possível que *C. crassus* não tenha condições morfológicas ou fisiológicas necessárias para a agressividade? A sua desvantagem em tamanho quando comparada com *E. quadridens* e *P. villosa* não lhe permite reagir? *C. crassus* teria o mesmo tipo de reação com as espécies citadas se a planta-substrato pertencesse a outra família? Questões como essas sugerem a necessidade de mais estudos com *C. crassus*.

O grande número de espécies de formigas observado nas flores de *P. tomentosa*, *B. malifolia* de flores rosa (intenso e claro) e *B. laevifolia* se deve à presença de nectários extraflorais ativos nas folhas de proteção das inflorescências da primeira espécie, e na folhagem de todas elas, além da grande quantidade de presas em potencial atraídas pelas flores produzidas diariamente. Diferentemente, *B. intermedia* não possui nectários extraflorais, no entanto, apresenta muitos homópteros associados às formigas, beneficiando suas numerosas flores com a redução no número de herbívoros. Finalmente, *B. malifolia* de flores brancas pode ter o menor número de espécies de formigas, apesar de possuir NEFs e apresentar presas em potencial, devido a seus indivíduos estarem muito agrupados e totalizarem cerca de 25 plantas reprodutivamente maduras, possivelmente mais distantes dos ninhos das formigas.

O dano foliar causado por insetos mastigadores pode aumentar a concentração de diversos açúcares presentes no néctar extrafloral e incentivar uma maior visitação por formigas, que predarão os herbívoros ali presentes (Ness 2003). A presença de predadores como as formigas pode incrementar fortemente o sucesso reprodutivo vegetal, representado pela porcentagem de frutos formados. Por exemplo, em um experimento de exclusão de formigas, Vesprini *et al.* (2003) evitaram que cinco espécies de formigas (de três subfamílias: Formicinae, Myrmicinae e Pseudomyrmicinae) muito comuns nos nectários extraflorais das tépalas de *Dyckia floribunda* (Bromeliaceae), tivessem acesso àquelas plantas. Houve um grande aumento na herbivoria no interior de botões (larvas de Curculionidae) e sementes (larvas de Noctuidae), devido ao livre acesso das fêmeas às plantas. Danos em órgãos reprodutivos após a exclusão de formigas também foram observados por Oliveira (1997) em *Caryocar brasiliense* (Caryocaraceae). Experimentos de exclusão de formigas em Malpighiaceae podem ser muito interessantes, especialmente se enfocarem espécies com e sem nectários extraflorais, já que poderiam estimar até mesmo a proteção oferecida por predadores alados, como vespas e hemípteros.

Tanto os herbívoros mastigadores quanto os sugadores estiveram presentes nas

espécies estudadas na RPPN do CCPIU. Eles se alimentaram de tecido foliar e floral, conseqüentemente diminuindo a capacidade fotossintetizante e reprodutiva da planta. Os herbívoros mais importantes relacionados às estruturas reprodutivas foram os coleópteros, lepidópteros e hemípteros.

Os dípteros na fase larval possuem adaptações no aparelho bucal que favorecem a utilização de tecido macio, em decomposição ou vivo, como o tecido floral das espécies do presente estudo. A florivoria causada por larvas de dípteros Tephritidae em *B. malifolia* foi muito baixa e, no entanto, houve danos constantes em *H. pteropetala*. Larvas de Tephritidae também foram responsáveis por danos severos aos capítulos de *Erigeron glaucus* (Compositae) (English-Loeb & Karban 1992). Larvas de dípteros Cecydomyidae foram observadas danificando botões de *Lundia obliqua* (Bignoniaceae) por Amaral (1992). Os dípteros adultos do CCPIU faziam raras visitas às flores das Malpighiaceae para se alimentar de pólen e apenas nos horários mais quentes do dia, quando as abelhas já tinham retirado a maior parte dos grãos, o que os torna pouco aptos a promover ou a perturbar a polinização.

Na RPPN do CCPIU encontramos uma grande riqueza de espécies de lepidópteros, porém com baixa abundância por espécie, corroborando outros estudos em áreas de cerrado, como os de Price *et al.* (1995), Diniz & Moraes (1997), Andrade *et al.* (1999) e Marquis *et al.* (2002). Das 61 espécies de lepidópteros observadas danificando botões, flores e frutos nas Malpighiaceae na RPPN do CCPIU, 33 pertencem à família Pyralidae, com lagartas observadas nas seis espécies vegetais. Lagartas da mesma espécie de *Pococera* sp (Pyralidade Epipaschiinae) causaram danos em flores de *B. malifolia* na reserva do CCPIU e na folhagem de *B. intermedia* no Distrito Federal (H. C. Moraes, comunicação pessoal), assim como indivíduos do mesmo gênero danificaram folhas de *Byrsonima coccolobifolia* e *Byrsonima verbascifolia* em um cerrado de São Paulo (Oki 2005). As lagartas de *Tmolus venustus* (Lycaenidae) se alimentaram de flores de quatro espécies de Malpighiaceae na RPPN do CCPIU, enquanto que lagartas de *Tmolus bragada* causam danos foliares em *Byrsonima crassa* no Cerrado-Pé-de-Gigante (Oki 2005). Encontramos formas imaturas de Pyralidae, Lycaenidae, Riodinidae, Geometridae, Hesperidae, Gelechiidae e Arctiidae danificando flores de Malpighiaceae em Uberlândia, MG (presente estudo). Indivíduos das mesmas famílias foram observados danificando folhas de espécies de Malpighiaceae em Corumbataí e Santa Rita do Passa Quatro, SP (Oki 2000 e 2005). Lagartas das famílias Gelechiidae e Hesperidae foram responsáveis pela herbivoria floral de *P. tomentosa* e *B. malifolia* no CCPIU e pela herbivoria foliar em três espécies de *Byrsonima* em áreas de cerrado de Brasília (Diniz *et al.* 2000). Dados de alimentação como esse caracterizam a hipótese de Diniz & Moraes (1997) sobre a oligofagia de insetos ser facilmente encontrada no ambiente de cerrado.

O número de espécies de lepidópteros danificando botões e flores das Malpighiaceae de Uberlândia possivelmente é maior do que o aqui apresentado já que muitas lagartas e pupas não puderam ser identificadas devido à eclosão de parasitóides. A dificuldade de identificação das espécies durante a fase de lagarta pode ser explicada pela plasticidade fenotípica das espécies influenciada pelos metabólitos da planta hospedeira, fato já registrado para Geometridae (Bocaz *et al.* 2003) e para Lycaenidae (Monteiro 1990).

Lagartas de lepidópteros descritas por danificarem partes florais foram encontradas em várias famílias, como duas espécies de Arctiidae em *Stryphnodendron adstringens* (MG), uma espécie de Hesperidae em *Pterodon reticulata* (MG) e quatro espécies de Lycaenidae em *Stryphnodendron adstringens* e *Plathymenia reticulata* (MG) (Gottsberger & Silberbauer-Gottsberger 2006).

A presença de lagartas Piralidae (Crambinae) e de fezes depositadas próximo do abrigo construído com botões e teia próximo das inflorescências de *B. malifolia* na RPPN do CCPIU, sugere o aproveitamento de material vegetal disponível para a construção de uma proteção perto da fonte de alimento vivo utilizada. Muitas espécies da subfamília Crambinae são brocas de caules e raízes, principalmente de gramíneas, onde constroem estruturas com teias de seda (Borrer & Delong 1988), as quais são aptas a abrigar a lagarta e a diminuir as pistas visuais utilizadas pelos predadores, similarmente ao observado no presente estudo com as lagartas da mesma subfamília.

Algumas flores de *P. tomentosa* foram observadas na RPPN do CCPIU com 3 pétalas apenas, com o androceu, o estilete e o estigma perfeitos, mas com o ovário muito danificado, possivelmente pela ação de um coleóptero, ortóptero ou uma lagarta de lepidóptero, interrompidos durante sua alimentação por um predador. Esse tipo de herbivoria impediu a produção de sementes naquela flor, mas permitiu a liberação do pólen, apesar da capacidade de atração da corola estar prejudicada. A atração dos polinizadores a distância ficou seriamente comprometida já que muitas vezes não havia flores próximas ou outras flores nos arbustos de *P. tomentosa*, para fazer essa sinalização, além de não haver odor perceptível ao menos para humanos. No caso citado a capacidade reprodutiva feminina foi perdida, mas a masculina permaneceu viável, porém com o comprometimento parcial da capacidade de atração de polinizadores.

Os coleópteros podem se alimentar dos tecidos florais tanto na fase imatura quanto adulta, sempre por mastigação. Lima (1956) cita para o território brasileiro, uma lista de 124 espécies de coleópteros que danificam as flores durante sua alimentação, distribuídos em três famílias, Curculionidae (107), Scarabaeidae (16) e Nitidulidae (uma).

A família Curculionidae apresentou a maior riqueza e diversidade da ordem Coleoptera, com 27 espécies distribuídas em todas as espécies vegetais observadas no CCPIU, com 46,5% de todas as espécies de coleópteros. O gênero mais comum foi *Anthonomus*, com 13

espécies de herbívoros. A presença de larvas de curculionídeos dentro de estruturas vegetais, muitas vezes em flores, ressalta a alta dependência da família em relação às plantas hospedeiras durante a fase larval e determina a distribuição geográfica desses insetos (G. Bondar 1948 *apud* Lima 1956). Lima (1956) caracterizou 107 espécies de Curculionidae como florívoras, algumas congêneras às observadas no CCPIU, como *Anthonomus pomorum*, *A. grandis*, *A. pitangae*, *A. gibbipennis*, *A. campinas*.

A subfamília Anthonominae foi a mais numerosa encontrada na RPPN do CCPIU, coincidentemente, como muitas de suas espécies são pragas de plantas cultivadas, a maior importância econômica dos Curculionidae é observada na subfamília Anthonominae. Várias subfamílias como Barinae (tribo Diorymerini) e Pyropinae foram relatadas por Lima (1956) como encontradas preferencialmente em espécies de Malpighiaceae, no entanto as subfamílias Anthonominae e Apioninae não foram citadas como utilizadoras de flores dessa família. Os coleópteros da subfamília Anthonominae (Curculionidae) são conhecidos por se alimentarem em botões florais de várias famílias vegetais (Clark & Martins 1987, Borror & DeLong 1988, Marinoni *et al.* 2003). Entre as treze espécies do gênero *Anthonomus* (Anthonominae) observadas nas flores das Malpighiaceae na RPPN do CCPIU, três foram causadoras de dano no interior de botões de *P. tomentosa*, *B. malifolia*, *B. laevifolia*, *B. campestris* e *H. pteropetala*. Apenas *B. intermedia* não apresentou interações com esse gênero. Larvas de *Anthonomus biplagiatus* e de *Arcivena kielmeyerae* (Cecidomyiidae) foram observadas dentro de botões florais de 11 espécies de *Kielmeyera* (Guttiferae) em vegetação de cerrado, floresta de galeria e campo de altitude do estado de São Paulo, Minas Gerais, Mato Grosso e Goiás (Martins 1980, Clark & Martins 1987). Larvas de curcúleos do gênero *Anthonomus* danificaram botões florais de *Banisteriopsis campestris* e *Peixotoa goiana* e larvas do gênero *Apion* danificaram botões de *Mimosa nuda* (Leguminosae) no cerrado de Brasília, DF (Jordão & Diniz 2001).

Pilson & Decker (2002) observaram a florivoria de *Helianthus annuus* (Asteraceae) por três espécies de besouros curculionídeos, além de três espécies de mariposas (Noctuidae, Cochilidae e Gelechiidae) e duas espécies de moscas (Cecydomyiidae e Tephrididae). O principal herbívoro floral foi o curculionídeo *Haplorhynchites aeneus* Boheman, a fêmea ovíparas entre as flores do capítulo e faz várias perfurações no pedúnculo dessa inflorescência, causando sua queda ao solo. Após a eclosão as larvas se alimentam das flores em decomposição (Hamilton 1973 *apud* Pilson & Decker 2002).

*Anthonomus biplagiatus* e *Anthonomus* sp (Curculionidae) foram os visitantes mais abundantes de flores do gênero *Kielmeyera* (Gottsberger 1997). Suas larvas crescem dentro do ovário e os adultos se alimentam de pólen de várias espécies, corroborando o observado no CCPIU (Martins 1980). Os predadores de sementes observados em quatro espécies de Myrtaceae foram coleópteros Curculionidae e Anobiidae, vespas Chalcidoidea e mariposas



Cosmopterigidae (Andersen & New 1987), coincidentes com os coleópteros e vespas responsáveis por grande parte do dano observado nas flores e botões no presente estudo.

Larvas de coleópteros também foram encontradas danificando internamente frutos e sementes de nove espécies arbóreas nativas em São Paulo, sendo as famílias Curculionidae e Bruchidae as mais freqüentes, contribuindo juntas com 66,7% das espécies, as famílias menos freqüentes foram Anobiidae, Anthribidae e Scolytidae (Zidko 2002). Larvas de curculionídeos (*Prodinus heteropterus*) já foram observadas se desenvolvendo dentro de sâmaras de *Heteropterus aenea*, inviabilizando a semente (Lima 1956). O túnel aberto pelas fêmeas de curcúleos para a oviposição forma uma passagem que pode ser utilizada pelo adulto, facilitando sua saída para o exterior (Lima 1956).

Observamos 14 espécies da família Chrysomelidae distribuídas em todas as espécies de Malpighiaceae estudadas na RPPN do CCPIU. As larvas da família roem caules, os adultos atacam folhas e ambos podem se alimentar de flores (observação pessoal). Em algumas espécies as larvas são predadoras. As larvas e adultos de duas espécies do gênero *Chlamisus* foram responsáveis pela herbivoria de flores e folhas nas seis espécies observadas. A carapaça de proteção da larva de *Chlamisus* é construída a partir de restos de material vegetal e tricomas foliares aderidos na forma de um cone curvo (observação pessoal, Réu & Del-Claro 2005). Lima (1956) descreve danos de larvas de *Chlamisus* sp em *Byrsonima sericea* e a utilização de restos dessa planta para o preparo da carapaça, cita também diversas outras espécies da família que se alimentam de várias malpighiáceas, porém, principalmente da folhagem. De 26 espécies de *Chlamisus*, 15 foram encontradas se alimentando de espécies de Malpighiaceae segundo Bokermann (1963 *apud* Diniz *et al.* 2000). Duas espécies desse gênero são causadoras de dano foliar em três espécies de *Byrsonima* em áreas de cerrado de Brasília (Diniz *et al.* 2000) e os mesmos autores também citam esse tipo de ocorrência em Goiás e São Paulo.

Observamos duas espécies da família Apionidae na RPPN do CCPIU, sendo que *Apion* sp foi encontrada se desenvolvendo no interior de botões florais. Após a queda do botão ao chão, estes apresentam um movimento semelhante a um “salto”, devido ao movimento larval. W. Zikàn (*apud* Lima 1956) cita que as larvas de *Apion zikani* e *Apion xanthorhynchum* também danificam o interior de flores e são capazes de produzir o movimento semelhante a um salto.

A única espécie da família Meloidae (*Tetraonyx* sp) foi observada apenas em *B. malifolia*. São conhecidos alguns exemplos de canibalismo e de parasitismo de ninhos de abelhas *Xilocopa* por larvas de meloídeos. No entanto, seus adultos são fitófagos causando sérios problemas à folhagem, principalmente em espécies das famílias Solanaceae e Chenopodiaceae (Lima 1956, Aguiar & Gaglianone 2003).

Encontramos indivíduos de *Mystrops* sp (Nitidulidae) em *B. malifolia* no CCPIU. A família apresenta espécies com diversos hábitos alimentares, incluindo frutos, sementes e pólem.

Algumas larvas e adultos são predadores. Larvas de *Mystrops palmarum* são responsáveis por danos no interior de flores masculinas de *Cocos coronata* destruindo completamente as anteras e os adultos se alimentam de pólen em várias espécies vegetais (Lima 1956). O desenvolvimento larval de *Meligethes rufimanus* (Nitidulidae) no interior de botões florais de *Isomeris arborea* (Capparaceae) danificam intensamente as anteras e em menor escala o ovário, muitas vezes inviabilizando totalmente a capacidade reprodutiva masculina e também feminina da flor (Kupinick *et al.* 1999).

Encontramos três espécies da família Coccinellidae restritas a *P. tomentosa* e *B. malifolia*. A maioria das espécies da família é predadora de afídeos, pulgões e cochonilhas, utilizadas no controle de pragas em vários países. Porém, algumas preferem se alimentar de tecidos vegetais, inclusive o pólen. Larvas de coccinelídeos podem ser parasitadas por microhimenópteros Chalcidoidea (Lima 1956).

Observamos uma espécie do gênero *Mystrops* (Nitidulidae) se alimentando de flores de *B. malifolia*. A espécie *Mystrops palmarum* é conhecida por se alimentar em flores de *Cocos* sp (Lima 1956).

As duas espécies de Scarabaeidae observadas danificando flores visitaram somente *B. intermedia* e pertencem a gêneros já conhecidos pelo hábito florívoro. Lima (1956) relata danos em flores causados por 16 espécies de escarabeídeos, sendo *Pelidnota pallidipennis* em rosas e *Symmela mutabilis* responsável por danos florais em culturas de chá.

Encontramos três espécies de besouros Baridinae (Curculionidae) danificando flores de *P. tomentosa* e *B. malifolia* na RPPN do CCPIU.

Muitas espécies de besouros de várias famílias utilizam diferentemente as partes da flor na sua alimentação, como o pólen, as anteras, os filetes, as pétalas e partes do gineceu. No entanto, quando o dano não elimina a capacidade reprodutiva da flor esses insetos podem ser considerados polinizadores. São polinizadores principais de muitas espécies com flores que apresentam características da síndrome de polinização por Cantarofilia (sensu Faegri & van der Pijl 1980), como a família Annonaceae (Paulino Neto & Oliveira 2006), e podem ser polinizadores secundários de várias outras famílias com flores sem as características típicas da síndrome (Gottsberger & Silberbauer-Gottsberger 2006). Gottsberger & Silberbauer-Gottsberger (2006) citam que no cerrado, várias espécies de besouros são polinizadores secundários de plantas das famílias Fabaceae, Mimosaceae, Connaraceae, Asteraceae e Dilleniaceae (gênero *Diabrotica*, Chrysomelidae), Lauraceae (*Olla oculata*, Coccinellidae) e Connaraceae e Mimosaceae (*Pelidnota sumptuosa*, Scarabaeidae). Os coleópteros também foram considerados responsáveis por parte da polinização de *Acosmium subelegans* e *A. dasycarpum*, mesmo utilizando parte das flores na sua alimentação (Gobatto-Rodrigues *et al.* 1995 e 1996).

É possível que o comportamento de alimentação, busca de parceiro sexual e de sítio de oviposição dos coleópteros, observado nas flores da família Malpighiaceae no CCPIU, permita a ocorrência eventual de polinização por esses insetos.

Os arbustos de *Davilla elliptica* (Dilleniaceae) oferecem um exemplo interessante de interação multiespecífica (Gottsberger & Silberbauer-Gottsberger 2006). Suas flores são polinizadas por abelhas e são visitadas por besouros *Diabrotica* sp (Chrysomelidae) durante a manhã em busca de alimento e parceiro sexual, danificando muitos estames e pétalas. Devido ao pequeno tamanho das flores e ao comportamento dos besouros, estes podem ser considerados polinizadores secundários ou ocasionais de *D. elliptica* (Gottsberger & Silberbauer-Gottsberger 2006).

O tamanho diminuto dos insetos da ordem Thysanoptera permite que adultos e imaturos fiquem protegidos entre as estruturas reprodutivas e as pétalas durante sua alimentação, podendo ser capturados apenas por espécies de formigas muito pequenas como as de espécies de menor porte dos gêneros *Crematogaster*, *Brachymyrmex*, *Camponotus* (também observado por Del-Claro *et al.* 1997), e *Cephalotes*.

Os insetos da ordem Orthoptera foram considerados herbívoros raros nas flores de *B. intermedia*. A frequência de visitação nas outras espécies foi ligeiramente maior. Apesar da coloração negra conspícua da espécie mais comum de louva-a-deus presente nos arbustos, consideramos sua capacidade de afugentar potenciais polinizadores e herbívoros praticamente desprezível, devido a sua baixa frequência e ao tamanho reduzido dos indivíduos observados (1,8cm).

Os danos causados pelos insetos da ordem Psocoptera nas estruturas florais foram restritos a poucas plantas e de apenas uma espécie, conseqüentemente os insetos dessa ordem foram considerados florívoros de pequeno impacto, quase desprezível, nas Malpighiaceae da RPPN do CCPIU.

Lima (1956) cita sobre os curculionídeos uma frase que pode ser aplicada a todas as espécies de herbívoros: “É de presumir que as espécies mais agressivas desapareceram junto com as plantas, eliminadas no decorrer dos milênios.” A mesma idéia é válida para predadores, parasitos, parasitóides e patógenos, pois a espécie que for agressiva a ponto de eliminar sua fonte alimentar se condenará a extinção. Conseqüentemente, fica evidenciado a existência de um ajuste dinâmico moldando constantemente nas interações entre as espécies, permitindo ou não sua existência em uma dada comunidade (Thompson 1996).

A influência da vegetação ao redor do local de observação deve ser considerada em estudos de interação de espécies (Marquis *et al.* 2002) pois ela pode apresentar fontes de alimento e abrigo para muitas espécies de herbívoros, predadores (Camargo & Becker 1999) e parasitóides que interagem com as espécies foco.

As menores taxas de herbivoria observada nos botões de *B. intermedia* são uma consequência de vários fatores, entre eles a presença de defesas químicas que podem ser direcionadas às flores, como o tanino. O tanino é um composto considerado eficiente contra insetos herbívoros generalistas e *B. intermedia* é considerada uma espécie rica nesse tipo de substância (Velazco 1997), com teores ao redor de 20% nas folhas jovens e maduras (Varanda *et al.* 2005). De oito espécies de Malpighiaceae comuns no cerrado da Gleba Pé-de-Gigante (Santa Rita do Passa Quatro, SP), *B. intermedia* apresentou o maior valor de teor de tanino durante a estação seca, em folhas novas (14,5%) e maduras (22,8%), assim como durante a estação chuvosa em folhas novas (25,2%) (Oki 2005). As folhas maduras de *B. intermedia* durante o período chuvoso tiveram o terceiro maior valor de taninos (15,3%), em porcentagem de peso seco (Oki 2005). Defesas bióticas obtidas a partir de associações com diversas espécies de formigas e hemípteros também podem auxiliar a planta na proteção contra a herbivoria (Del-Claro & Oliveira 2000, Oliveira & Freitas 2004, Del-Claro 2004, Réu 2005, Fernandez *et al.* 2005).

Os insetos herbívoros enfrentam dois grandes problemas nutricionais, o baixo nível de nutrientes e proteínas, juntamente com a grande variação nos níveis de nutrientes nitrogenados. Esses problemas foram solucionados com o aumento na quantidade ingerida de alimentos pobres em nutrientes e com mecanismos de feedback que indicam se uma fonte alimentar deve ser mantida ou não (Bernays 1992). Uma das formas de defesa ecológica e evolutivamente mais estável observada nas plantas é a perda de nutrientes essenciais devido à ação de proteínas de defesa induzidas pela herbivoria (Felton 2005).

A grande importância dos insetos como predadores de sementes é evidente nas comunidades vegetais, agindo intensamente como uma força seletiva sobre as características de frutos e sementes (Andersen 1988).

A herbivoria causada por maritacas nas sâmaras frutos jovens ocorreu no pico da frutificação de *B. malifolia*, durante a seca, quando a disponibilidade de frutos carnosos foi menor. Pela grande quantidade de arbustos encontrados na reserva podemos supor que o impacto dessas aves sobre as plantas é pequeno, porém não é desprezível. É possível que as sâmaras de todas as espécies de Malpighiaceae sejam consumidas pelas diversas espécies de Psitacídeos presentes na reserva.

Na RPPN do CCPIU há cinco grupos de micos-estrela, *Callithrix penicillata jordani* (Thomas, 1904) (Callitrichidae), totalizando aproximadamente 35 indivíduos (Andrade-Vilela & Del-Claro em preparação). Há indícios de que eles possam pertencer ao grupo de herbívoros mastigadores de flores e botões das malpighiáceas estudadas, pois o gênero *Callithrix* já foi citado como herbívoro floral (Faria 1985, Stevenson & Rylands 1988, Ferrari & Ferrari 1989). Esses pequenos primatas são ariscos, geralmente se deslocando pelos ramos das árvores e evitando o chão. O comportamento típico da família, associado com a coloração castanho-acinzentada da

espécie *Callithrix penicillata jordani*, os torna crípticos no ambiente de cerrado dificultando sua observação e a confirmação visual dos detalhes do seu hábito alimentar.

Os registros fósseis que indicam a ingestão de pólen (polinivoria) e esporos datam do período Devoniano, era Paleozoica, a mais de 400 milhões de anos atrás (Labandeira 2002). A florivoria, considerada como a ingestão de partes florais além do pólen, provavelmente foi iniciada antes dessa data. As evidências da coleta e ingestão de óleos e resinas vegetais datam do período Cretáceo, no final da era Mesozóica, a cerca de 100 milhões de anos atrás (Labandeira 2002). As primeiras evidências fósseis da presença das Malpighiaceae datam do período Maastrichtiano (Muller 1981 *apud* Wing & Boucher 1998) e várias delas sugerem que as relações com as abelhas especializadas em coleta de óleo já ocorriam desde o médio Eoceno, a cerca de 500 mil anos atrás, muito posteriores às primeiras interações de herbivoria (Zölfer 1982, Taylor & Crepet 1987). As associações tróficas envolvendo as Malpighiaceae e as diversas espécies aqui citadas, foram baseadas nas relações de alimentação, tanto herbívora quanto carnívora, ao longo de um extenso tempo evolutivo. Esse grande intervalo de tempo coevolutivo, somado às múltiplas possibilidades favorecidas pelo ambiente tropical, propiciou as condições necessárias à formação da vasta gama de associações entre as espécies observadas nesta reserva mineira de cerrado.

O número de espécies comprovadamente associadas às malpighiaceas estudadas, somando-se herbívoros, predadores e parasitóides, foi muito superior aos valores já relatados para outras espécies vegetais e superou as expectativas iniciais. A utilização de diferentes nichos tróficos num mesmo ambiente e por diferentes estágios de maturação dos indivíduos de uma espécie, além das vastas possibilidades ecológicas a serem aproveitadas, possibilitaram a coexistência e a manutenção das associações de espécies encontradas.

## Capítulo IV

# Diversidade e herbivoria relacionadas às estruturas reprodutivas e seu impacto na frutificação natural da família Malpighiaceae em um cerrado de Uberlândia, MG

### 1. Introdução

Estudos que enfocam a diversidade de espécies e sua manutenção, o funcionamento dos ecossistemas e a preservação da variedade genética das populações, são de fundamental importância para os programas de conservação atuais (Thompson 1996 e 1997, Oliveira & Del-Claro 2005, Freitas *et al.* 2006). Os estudos de biodiversidade avaliam a riqueza das interações planta-animal além das relações tróficas (Price 2002) e abrangem vários aspectos da história de vida, da biologia e do comportamento das espécies associadas (Oliveira & Del-Claro 2005). As estimativas locais de biodiversidade devem considerar com especial atenção os invertebrados, devido a sua intensa contribuição para os processos essenciais dos ecossistemas e sua superioridade numérica quando comparados a outros táxons (New 1993, Fisher 1996, Cranston & Trueman 1997). Conseqüentemente, as associações entre as plantas, seus herbívoros e predadores, assim como entre as plantas e seus polinizadores, se apresentam como excelentes modelos de estudo para fundamentar nossa compreensão sobre as interações observadas na diversidade de espécies, chamada por Thompson (1997) “biodiversidade interativa”.

Estudos sobre a diversidade de polinizadores (Anderson 1979, Barros 1992, Pedro 1994, Ramalho & Silva 2002a e 2002b, Andena *et al.* 2005, Gaglianone 2005, Araújo *et al.* 2006,

Costa *et al.* 2006) ou de herbívoros (Lowenberg 1994, Diniz & Moraes 1997, Andrade *et al.* 1999, Diniz *et al.* 1999, Diniz *et al.* 2001, Riba-Hernández & Stoner 2005, Flinte *et al.* 2006) evidenciam a importância das relações entre os diversos táxons animais e vegetais e refletem a presença de adaptações desenvolvidas ao longo do tempo que possibilitam essas interações (Vogel 1974, Zölfer 1982, Taylor & Crepet 1987, Vogel 1990, Bernays 1992, Sigrist & Sazima 2004). As primeiras evidências fósseis da presença das Malpighiaceae datam do período Maastrichtiano (Muller 1981 *apud* Wing & Boucher 1998) e várias delas sugerem que as relações com as abelhas especializadas na coleta do óleo já ocorriam desde o médio Eoceno, muito posteriores às primeiras interações de herbivoria (Zölfer 1982, Taylor & Crepet 1987). Apesar da simultaneidade das interações entre plantas-polinizadores e plantas-herbívoros, os estudos dessas relações permaneceram isolados até bem pouco tempo, com poucos exemplos de estudos enfocando ambas as atividades (Johnson *et al.* 1995, Armbruster 1997, Brody 1997, Strauss 1997, Adler *et al.* 2001). Não encontramos na literatura investigações que abordam simultaneamente a diversidade de polinizadores, herbívoros, seus predadores e parasitóides em várias espécies de uma mesma família.

O papel das espécies da família Malpighiaceae vem sendo ressaltado em diversos ambientes, como a floresta amazônica (Hopkins 2005), o cerrado (Felfili *et al.* 2002, Resende *et al.* 2004, Batalha & Mantovani 2005, Oki 2005), as dunas (Costa *et al.* 2006) e restingas litorâneas (Flinte *et al.* 2006) e. Pela importância do cerrado como um dos biomas mais ameaçados do mundo (Myers 2000, Mittermeier *et al.* 2002), é inegável a importância dos estudos realizados nesse ambiente, especialmente quando tratam de um táxon tão relevante como as Malpighiaceae. Esta família é amplamente diversificada e distribuída nesse ecossistema, onde foram utilizadas para caracterizar a diversidade das espécies de insetos associados às estruturas reprodutivas, na tentativa de identificar o impacto da florivoria sobre o valor adaptativo das espécies, aqui estimado como uma medida de frutificação.

## **2. Material e Métodos**

### **As espécies vegetais e a área de estudo**

Os estudos sobre a diversidade de espécies de herbívoros, predadores e parasitos, associadas às estruturas reprodutivas da família Malpighiaceae foram realizados no cerrado *stricto sensu* da RPPN do Clube de Caça e Pesca Ipororó de Uberlândia, Minas Gerais. Foram escolhidas espécies facilmente encontradas, como *Peixotoa tomentosa* A. Juss., *Banisteriopsis malifolia* (Ness & Martius) B. Gates, *Banisteriopsis laevifolia* (A. Juss.) B. Gates e *Byrsonima intermedia* A. Juss. Para a observação de polinizadores utilizamos *Peixotoa tomentosa*,

*Banisteriopsis malifolia*, *Banisteriopsis campestris* (A. Juss.) Little, *Byrsonima intermedia* e *Heteropteris pteropetala* A. Juss. (HBK). No capítulo I é apresentada a descrição detalhada das espécies, da área de estudo e da fenologia, no capítulo II apresentamos os polinizadores e no capítulo III os herbívoros, predadores e parasitóides.

### **A diversidade de espécies associadas às estruturas reprodutivas**

Os polinizadores, herbívoros florais, seus predadores e parasitóides foram observados de maneira livre e direta nas inflorescências e nos ramos próximos (*ad libitum* sense, Altmann 1974, Martin & Bateson 1994, Del-Claro 2004b). As características das interações e o tipo de dano causado pelas diferentes espécies identificadas são apresentados nos capítulos II e III.

A intensidade dos diferentes tipos de dano causados pelos fitófagos nos botões foi estimada a partir da classificação e da contagem no campo de botões e flores, em 15 (quinze) indivíduos por espécie, durante o pico da floração. *B. malifolia* teve 15 indivíduos de cada variedade floral observados, totalizando 45 indivíduos. Os botões de *B. malifolia* e *B. laevifolia* foram observados em dez ramos com inflorescências de médio porte, por indivíduo. Os botões de *B. intermedia* foram observados em duas inflorescências de médio porte, por indivíduo. *P. tomentosa* teve todos os botões e flores analisados por possuir de um a três ramos, apenas. Os botões danificados foram categorizados como “perfurados”, “secos”, ou “com outro tipo de dano”. Foram considerados “botões perfurados” aqueles danificados por hemípteros (sugadores exofíticos) ou por coleópteros (mastigadores endofíticos) ou por lepidópteros (mastigadores endofíticos). Os “botões com outro tipo de dano” foram aqueles que apresentaram herbivoria por inseto mastigador exofítico, como larvas de lepidópteros, larvas e adultos de coleópteros, ninfas e adultos de ortópteros. Consideramos como “herbivoria total” a soma de botões perfurados e botões com outro tipo de dano. Os “botões secos” foram considerados como uma consequência de dano causado por herbivoria no pecíolo ou pelo número excedente de botões produzidos pelas plantas. Consideramos como “botões inviáveis” a soma de botões perfurados, botões com outro tipo de dano e botões secos. Os resultados foram comparados através da Anova de Kruskal-Wallis para evidenciar diferenças no grupo e com o uso do teste U de Mann-Whitney para reconhecer as diferenças internas nas médias analisadas.

### **A frutificação**

A taxa de frutificação natural foi obtida com o acompanhamento de botões florais naturalmente polinizados e previamente marcados em vários indivíduos por espécie, assim como o número de frutos e de sementes perfeitas formadas (e.g. Faegri & Pijl 1980, Dafni 1981, Torezan-Silingardi & Del-Claro 1998, Torezan-Silingardi & Oliveira 2004). Para obter-se a taxa de frutificação natural das espécies estudadas, marcou-se as flores que seriam polinizadas



naturalmente na RPPN do CCPIU com linha colorida e etiqueta numerada. Posteriormente os frutos foram contados nesses ramos, assim como as sementes dos frutos tipo sâmara. Para estimarmos o número de sementes formadas nos frutos tipo drupa de *B. intermedia*, contou-se o número de sementes de 105 frutos coletados em vários arbustos. As drupas foram abertas no laboratório e observadas com auxílio de um estereomicroscópio. O número médio de sementes por fruto foi multiplicado pelo número de frutos formados para obter-se uma estimativa da quantidade de sementes. Todos os arbustos de *B. malifolia* de flores brancas encontravam-se agrupados em uma mancha na área central da reserva, os arbustos de *B. intermedia* utilizados para a contagem de frutos encontravam-se agrupados em uma mancha próxima da entrada. Todas as outras espécies tiveram sua frutificação natural observada em arbustos espalhados ao longo da reserva. Utilizamos Anova de Kurskall-Wallis para determinar a significância dos valores encontrados.

### **A similaridade**

A similaridade das espécies associadas de cada ordem de insetos com cada espécie de Malpighiaceae foi calculada segundo o Índice de Similaridade de Sorensen (Sorensen 1972), seguindo a fórmula abaixo:

$$\text{Índice de Similaridade (IS)} = 2a / (b+c)$$

Onde:

a = número de espécies de cada ordem comuns à duas espécies de Malpighiaceae,

b, c = número total de espécies de insetos nas duas espécies de Malpighiaceae comparadas.

Os valores variam de 0 a 1, sendo máximo quando todas as espécies são comuns às duas áreas e mínimo quando não há espécies comuns.

## **3. Resultados**

### **A diversidade de espécies animais associadas às estruturas reprodutivas das Malpighiáceas**

O número de espécies associadas às estruturas reprodutivas de Malpighiaceae na RPPN do CCPIU totalizou 328 espécies de insetos, abrangendo polinizadores, herbívoros, predadores e parasitóides. Esses animais estavam distribuídos em oito ordens, citadas da maior para a menor riqueza de espécies: Hymenoptera (145 espécies), Lepidoptera (61 espécies), Coleoptera (58 espécies), Hemiptera (52 espécies), Diptera (oito espécies), Ortóptera (várias

espécies), Thysanoptera (duas espécies) e Psocoptera (duas espécies). Estas ordens se apresentaram diferentemente distribuídas nas espécies vegetais (Figura 1).

**Figura 1** – Número de espécies distribuídas nas ordens de insetos associados às estruturas reprodutivas de seis espécies de Malpigiaceae na RPPN do Clube de Caça e Pesca Itororó de Uberlândia.

### A frutificação natural

A frutificação natural das espécies de Malpighiaceae (Tabela 1) e das diferentes variedades dentro da espécie *B. malifolia* (Tabela 2), assim como a contagem de sementes nos frutos de *B. intermedia* (Tabela 3) são descritas a seguir.

Tabela 1 – Frutificação natural e quantidade de flores necessárias para a formação uma única semente \* por cada espécie de Malpighiaceae na RPPN do Clube de Caça e Pesca Itororó de Uberlândia.

---

---

---

---

Tabela 2 – Frutificação natural e quantidade de flores necessárias para a formação uma única semente \* por cada variedade floral da espécie *Banisteriopsis malifolia* na RPPN do Clube de Caça e Pesca Itororó de Uberlândia.

Espécie	Plantas	Flores	Frutos	Frutificação	Sementes	Quantidade de flores *
	N	N	N	%	N	N
<i>B. malifolia</i> R						
<i>B. malifolia</i> C						
<i>B. malifolia</i> B						

Tabela 3 – Contagem de sementes de *B. intermedia* na RPPN do Clube de Caça e Pesca Itororó de Uberlândia.

Sementes perfeitas	Frutos sem dano		Frutos com dano	
	N	%	N	%

---

---

## A herbivoria floral X a frutificação

O tempo de permanência dos botões inviáveis na planta foi dependente do tipo de dano causado pelo inseto, o que determinou a quantidade observada desses botões no campo. Os botões secos foram aqueles que perduraram na planta por mais tempo, os botões perfurados demoraram a sofrer abscisão e os botões com outro tipo de dano (geralmente danos mais extensos) caíram rapidamente.

Os resultados da análise do total de botões herbivorados nas distintas espécies de Malpighiaceae revelaram que *B. laevifolia* foi significativamente mais danificada que as outras espécies ( $\chi^2 = 21,022$ ; gl = 3;  $p < 0,0001$ ; Anova de Kruskal-Wallis; Figura 2A). Com relação aos botões perfurados, a herbivoria foi significativamente maior em *B. laevifolia* ( $\chi^2 = 15,3333$ ; gl = 3;  $p < 0,0016$ ; Figura 2C). Quando consideramos todos os botões inviáveis, *B. laevifolia* permaneceu como a espécie mais prejudicada, e *B. intermedia* apresentou o menor nível de botões inviáveis, significativamente menor que as outras três espécies ( $\chi^2 = 20,1333$ ; gl = 3;  $p < 0,0002$ ; Anova de Kruskal-Wallis; Figura 2B). O resultado observado é, possivelmente, uma consequência do grande número de botões secos contabilizados nas outras espécies. Isso é confirmado pelo sucesso significativamente maior de *B. intermedia* na manutenção de botões íntegros, preservados para a reprodução, quando comparada às outras espécies ( $\chi^2 = 20,1333$ ; gl = 3;  $p < 0,0002$ ; Anova de Kruskal-Wallis; Figura 2D).

Figura 2 - Herbivoria média e erro padrão em *P. tomentosa*, *B. laevifolia*, *B. intermedia* e *B. malifolia*. A - total de botões herbivorados (perfurados + outro dano) por botões produzidos, B - total de botões inviáveis (perfurados + outro dano + secos) por botões produzidos, C - total de botões perfurados por botões produzidos, D – total de botões preservados para a polinização por botões produzidos. Letras distintas sobre as barras indicam diferença estatística significativa entre as espécies, letras iguais indicam ausência de discrepância estatística (Teste U de Mann-Whitney).

A espécie *B. malifolia* apresentou-se como um caso único nesse estudo pela presença de variação na cor da flor entre os arbustos. Os arbustos de *B. malifolia* apresentaram taxas de dano nos botões variáveis entre cada variedade floral. Quanto aos botões herbivorados (somatório de botões perfurados e com outro dano) ( $\chi^2 = 21,6996$ ; gl = 2;  $p < 0,001$ ; Anova de Kruskal-Wallis; figura 3 A) e aos botões perfurados ( $\chi^2 = 19,2094$ ; gl = 2;  $p < 0,001$ ; Anova de Kruskal-Wallis; figura 3 B), temos que as diferenças encontradas entre a variedade rosa claro e a variedade branca não são significativamente diferentes, mas a variedade rosa intenso é significativamente diferente das outras duas, com maior quantidade de dano. Quanto aos botões inviáveis totais, houve diferença estatística significativa apenas entre as variedades rosa intenso e branca ( $\chi^2 = 17,4308$ ; gl = 2;  $p < 0,001$ ; Anova de Kruskal-Wallis; figura 3 C). A variedade rosa claro não difere das outras duas. Como consequência, a variedade rosa intenso apresentou o menor número de botões preservados para a polinização e frutificação entre os três tipos florais, mas com valores significativamente diferentes apenas da variedade branca ( $\chi^2 = 20,6826$ ; gl = 2;  $p < 0,001$ ; Anova de Kruskal-Wallis; figura 3 D). A variedade rosa claro não diferiu estatisticamente das outras duas quanto aos botões preservados.

Figura 3 - Herbivoria média e erro padrão das três variedades florais de *B. malifolia*. A - total de botões herbivorados (perfurados + outro dano) por botões produzidos, B - total de botões perfurados por botões produzidos, C - total de botões inviáveis (perfurados + outro dano + secos) por botões produzidos, D – total de botões preservados para a polinização por botões produzidos. Letras distintas sobre as barras indicam diferença estatística significativa entre as espécies, letras iguais indicam ausência de discrepância estatística (Teste U de Mann-Whitney).



A frutificação de *B. intermedia* foi significativamente maior se comparada com *P. tomentosa*, *B. laevifolia*, e *B. malifolia* ( $\chi^2 = 10,2211$ ; gl = 3;  $p < 0,05$ ; Anova de Kruskal-Wallis; Figura 4A). Quando comparamos os três morfotipos florais de *B. malifolia*, observa-se que *B. malifolia* da variedade de flores brancas apresentou frutificação significativamente maior que a encontrada na variedade de flores rosa intenso. No entanto, a variedade de flores rosa claro de *B. malifolia* não diferiu estatisticamente das outras duas ( $\chi^2 = 9,1417$ ; gl = 2;  $p < 0,05$ ; Anova de Kruskal-Wallis; figura 4B).

Figura 4 – Frutificação e erro padrão de: A - *P. tomentosa*, *B. laevifolia*, *B. intermedia* e *B. malifolia*; B - *B. malifolia* variedade de flores rosa intenso, *B. malifolia* variedade de flores rosa claro e *B. malifolia* variedade de flores brancas. Letras distintas sobre as barras indicam diferença estatística significativa entre as espécies, letras iguais indicam ausência de discrepância estatística (Teste U de Mann-Whitney).

O resultado do cálculo do índice de similaridade de Sorensen é apresentado abaixo (Tabela 4) para os grupos principais de insetos associados às Malpigiaceae, comparando-os nas diferentes espécies de plantas.

#### **Coleópteros**

Planta	P. tomentosa	B. malifolia	B. laevifolia	B. campestris	H. pteropetala	B. intermedia
P. tomentosa						
B. malifolia						
B. laevifolia						
B. campestris						
H. pteropetala						
B. intermedia					0%	

#### **Lepidópteros**

Planta	P. tomentosa	B. malifolia	B. laevifolia	B. campestris	H. pteropetala	B. intermedia
P. tomentosa						
B. malifolia						
B. laevifolia						
B. campestris						
H. pteropetala						
B. intermedia						

#### **Herbívoros**

Planta	P. tomentosa	B. malifolia	B. laevifolia	B. campestris	H. pteropetala	B. intermedia
P. tomentosa						
B. malifolia						
B. laevifolia						
B. campestris						
H. pteropetala						
B. intermedia						

#### **Abelhas**

Planta	P. tomentosa	B. malifolia	B. campestris	H. pteropetala	B. intermedia
P. tomentosa					

### **4. Discussão e conclusões**

A entomofauna associada às Malpighiaceae no cerrado indica ser essa família vegetal, possivelmente, um táxon chave para estudos ecológicos de interações tróficas adequados a estudos da 'biodiversidade interativa' nos trópicos (e.g. Thompson 2005).

Na presente investigação da entomofauna e seus impactos no valor adaptativo das Malpighiaceae no cerrado, foram observadas 97 espécies de animais associados às estruturas reprodutivas de *B. intermedia* na RPPN do CCPIU. A quantidade de espécies foi variável em cada ordem de insetos, dentre himenópteros (66), hemípteros (12), coleópteros (9), lepidópteros (7), tisanópteros (2) e ortópteros (não quantificados). Entre eles, identificamos 31 espécies de herbívoros florais, dentre himenópteros (1), hemípteros (12), coleópteros (9), lepidópteros (7) e tisanópteros (2). No cerrado da reserva Pé-de-Gigante em Santa Rita do Passa Quatro, SP, a diversidade de espécies de herbívoros foliares associados a *B. intermedia* apresentou 43 espécies divididas em 17 morfoespécies de lepidópteros, 11 de coleópteros, seis de himenópteros, cinco de hemípteros, três de ortópteros e uma de tisanópteros (Oki 2000). A diferença numérica de espécies associadas observada pode ser causada principalmente pelas características das estruturas investigadas (estruturas reprodutivas no CCPIU e folhas no Pé-de-Gigante), além de singularidades das áreas. A RPPN do CCPIU está localizada na área core ou nuclear do bioma Cerrado, com 640ha de área preservada e propriedades particulares com muita vegetação nativa ao redor. A reserva Pé-de-gigante está localizada em área marginal do cerrado, com forte influência da mata atlântica, com 900 ha de áreas preservada e plantações ao redor.

A análise dos resultados de frutificação das espécies mostrou os maiores valores para *B. intermedia* (30,98%) e para *B. malifolia* (18,21%). A seguir temos *H. pteropetala* (12,34%), *P. tomentosa* (12,03%) com valores muito próximos. Os menores números foram obtidos por *B. laevifolia* (4,43%) e *B. campestris* (1,60%). Essa mesma ordenação das espécies é seguida quando observamos a quantidade de espécies de polinizadores associados à cinco espécies de Malpighiaceae. Dessa forma fica evidenciada uma relação positiva entre a riqueza de espécies polinizadoras e a quantidade de frutos formados (Faegri, K. & Van der Pijl, L. 1980).

A análise da produção de sementes das espécies mostrou uma situação na qual, para a obtenção de uma única semente, foram necessárias 38,30 flores de *B. campestris*, 11,28 flores de *B. laevifolia*, 5,13 flores de *H. pteropetala*, 4,03 flores de *P. tomentosa*, 1,91 flores de *B. malifolia* e 1,25 flores de *B. intermedia*. Quando comparamos os dados obtidos com a frutificação e a produção de sementes pelas seis espécies de Malpighiaceae, temos que eles são complementares, indicando que as espécies vegetais com melhores serviços de polinização conseguem um maior número de frutos, assim como de sementes (Faegri, K. & Van der Pijl, L. 1980).

A análise dos resultados de frutificação das variedades de *Banisteriopsis malifolia* mostrou uma frutificação maior nos arbustos de flores rosa claro (31,52%), seguida pelos arbustos

de flores rosa intenso (14, 63%) e os menores valores nos arbustos de flores brancas (9,65%). Essa mesma ordenação é seguida quando observamos a quantidade de flores necessária a formação de uma única semente. Como a observação de polinizadores foi realizada apenas nos arbustos de flores rosa, não podemos comparar a visitação das abelhas entre as diferentes variedades florais. Nesse caso, no entanto, podemos verificar a associação positiva entre a frutificação e a presença de lagartas de lepidópteros nas variedades dessa espécie, apresentados no capítulo III. A maior riqueza de espécies de coleópteros nas inflorescências da variedade rosa intenso, quando comparada com a rosa claro (capítulo III), pode explicar a maior frutificação observada nos arbustos desta última, assim como as diferenças significativas nas quantidades de botões perfurados e herbivorados entre elas.

Os 105 frutos de *B. intermedia* abertos para a contagem de sementes mostraram que o dano por herbivoria causado por larvas endofíticas de coleópteros foi baixo, com apenas um fruto (0,95%) atacado e todas as sementes destruídas. Outros 16 frutos em desenvolvimento foram danificados por insetos sugadores exofíticos, que inseriram o aparelho bucal em 1 ou 2 lóculos do ovário perturbando o seu desenvolvimento. No entanto, os lóculos sem herbivoria continuaram a se desenvolver e produziram sementes perfeitas (Tabela 3). Os 88 frutos restantes continham de 1 a 4 sementes perfeitas, totalizando 83,81 % dos frutos observados. Sem a presença de herbívoros, a associação de *B. intermedia* e seus polinizadores na área de estudo originariam frutos com 2,76 sementes íntegras, em média. Quando se leva em conta os benefícios dos polinizadores e os efeitos prejudiciais dos herbívoros, o número total de sementes por fruto caiu para 2,58, em média. Essa alteração nos valores da frutificação de *B. intermedia* mostra que a ação dos polinizadores se mostrou eficaz, sendo pouco afetada pela presença de espécies fitófagas na área.

Todas as espécies de formigas e vespas, assim como algumas espécies de hemípteros e algumas espécies de coleópteros (fase larval), formaram o grupo de predadores associados às plantas. Porém, além de possíveis presas, muitas espécies de formigas e até uma de vespa buscam o exudato, ou *honeydew*, fornecido pelos hemípteros (Way 1963, Malicky 1970, Del-Claro 1995) presentes nas plantas observadas (capítulo III). Os nectários extraflorais também servem como uma fonte de alimento muito procurada pelas formigas (Bentley 1977, Koptur 1922, Oliveira 1997) e são encontrados nas folhas dos gêneros *Peixotoa*, *Banisteriopsis* e *Heteropteris* (veja capítulo I), influenciando a taxa de visitação desses insetos (capítulo III).

A perda de botões ao longo do tempo pode ocorrer devido a vários fatores além da herbivoria, como a polinização inadequada (Torezan-Silingardi & Del-Claro 1998), a falta de recursos nutricionais na planta (Schemske & Horvitz 1988), ventos e chuvas fortes, o acaso, ou ainda pela excessiva produção dessas estruturas como uma garantia da permanência de uma quantidade suficientemente grande para a frutificação adequada, após a atividade dos herbívoros

(Strauss 1996, 1997). A ação de predadores como formigas, vespas, hemípteros e larvas de coleópteros, tem como consequência a diminuição na possibilidade de exclusão competitiva entre as espécies de herbívoros, mantendo uma alta riqueza de espécies, porém com baixa abundância por espécie, como já caracterizado no cerrado por *Price et al.* (1995). A presença de nectários extraflorais pode ser associada a uma menor riqueza de herbívoros (Del-Claro *et al.* 1996) e a uma maior proteção contra a herbivoria (Costa *et al.* 1992, Ferreira 1994, Del-Claro *et al.* 1996, Oliveira 1997) por atrair e manter seus predadores (formigas e vespas). No entanto, mesmo as espécies vegetais que não possuem NEFs podem manter esses himenópteros nas plantas se espécies de hemípteros produtores de exudato estiverem presentes (Oliveira & Freitas 2004, Oliveira & Del-Claro 2004, Fernandes *et al.* 2005).

A frutificação observada na RPPN do CCPIU apresentou valores dependentes da capacidade reprodutiva da planta, influenciada positivamente pelos polinizadores e negativamente pelos herbívoros. Andersen (1988) comparou do desenvolvimento de frutos e sementes a partir de flores ensacadas e não ensacadas logo após a polinização. Seus resultados indicaram que os danos causado pelos herbívoros nos frutos jovens foram responsáveis pela intensa queda nas taxas de frutificação de diversas espécies de Myrtaceae.

O índice de similaridade de Sorensen apresentou resultados semelhantes para as associações entre os coleópteros, os lepidópteros e os herbívoros. A maior similaridade foi encontrada entre *B. laevifolia* e *B. campestris*. Em segundo lugar *B. laevifolia* e *B. malifolia*. Em terceiro lugar *P. tomentosa* e *B. malifolia*. Em quarto lugar para os coleópteros e para os herbívoros há *B. malifolia* e *B. campestris*. Em quarto lugar para os lepidópteros houve um empate entre *B. malifolia* e *B. campestris* e entre *P. tomentosa* e *B. campestris*. A similaridade encontrada entre *B. intermedia* e *P. tomentosa*, entre *B. intermedia* e *H. pteropetala* e, entre *H. pteropetala* e *B. malifolia* quanto aos coleópteros e lepidópteros foi igual a zero e, quanto aos herbívoros totais foi próxima de zero. As outras associações entre as espécies tiveram valores intermediários. Diferenças e similaridades na fauna associada, especialmente de herbívoros, pode estar relacionada principalmente a aspectos da morfologia e da qualidade nutricional das partes do vegetal (Gullan & Cranston 1994).

Para as abelhas, o maior valor de similaridade foi encontrado entre *B. intermedia* e *B. malifolia*. Em segundo lugar, *B. intermedia* e *H. pteropetala*. Em terceiro há *H. pteropetala* e *B. malifolia* e, em quarto lugar, *B. malifolia* e *P. tomentosa*. Os menores valores de similaridade quanto às espécies de abelhas foram encontrados em *H. pteropetala* e *P. tomentosa* e entre *H. pteropetala* e *B. campestris*. As outras espécies de Malpighiaceae apresentaram valores medianos de similaridade quanto às abelhas. Essas diferenças e similaridades podem estar associadas à quantidade e à qualidade do recurso oferecido, a presença de adaptações morfológicas no polinizador e na planta que facilitem a coleta do recurso e, a capacidade de

atração do polinizadores pela planta (Faegri, K. & Van der Pijl, L. 1980).

Quanto à fauna total, a maior similaridade foi obtida entre *B. malifolia* e *B. intermedia*, seguida por *B. campestris* e *B. laevifolia*. Em terceiro lugar há *B. laevifolia* e *B. malifolia* e, em quarto lugar temos *B. malifolia* e *B. campestris*. As menores similaridades foram obtidas entre *H. pteropetala* e *B. laevifolia*, *H. pteropetala* e *B. campestris*, *B. intermedia* e *P. tomentosa* e, *P. tomentosa* e *H. pteropetala*. As outras relações de similaridade entre a fauna total e as espécies de Malpighiaceae estudadas apresentaram valores intermediários.

O presente estudo é um dos primeiros a investigar de forma intensa e em vários aspectos (fenologia, herbivoria, polinização e frutificação) a fauna associada às estruturas reprodutivas de um mesmo grupo de plantas no cerrado. Espera-se, com os resultados apresentados, estimular investigações ecológicas mais profundas sobre os impactos dessas associações para a ecologia de interações do grupo como um todo, pois, os dados de história natural, como um pano-de-fundo para os estudos dessa natureza, agora já são conhecidos.

## Discussão geral e conclusões

Os estudos que relatam a diversidade de espécies e sua manutenção, o funcionamento dos ecossistemas e a preservação da variedade genética das populações, têm presença obrigatória nos programas de conservação atuais (Thompson 1996 e 1997, Oliveira & Del-Claro 2005, Freitas *et al.* 2006). Os estudos de biodiversidade avaliam a riqueza das interações planta-animal além das relações tróficas (Price 2002) e abrangem vários aspectos da história de vida, da biologia e do comportamento das espécies associadas (Oliveira & Del-Claro 2005). Estimativas locais de biodiversidade devem considerar com muita atenção os invertebrados, pois eles são numericamente superiores aos outros táxons e contribuem intensivamente para os processos essenciais dos ecossistemas (New 1993, Fisher 1996, Cranston & Trueman 1997). Conseqüentemente, as associações planta-herbívoros-predadores e planta-polinizadores se apresentam como excelentes modelos de estudo para incrementar nossa compreensão sobre as interações observadas na diversidade de espécies, chamada “biodiversidade interativa” por Thompson (1997).

Dados como os aqui apresentados (capítulo I) e discutidos indicam a importância de eventos como a floração seqüencial fornecendo recursos ao longo de quase todo o ano para uma guilda de polinizadores e herbívoros florais, auxiliando a manutenção dessas espécies na área. Conseqüentemente, áreas próximas em processo de recuperação poderão ser beneficiadas pela recolonização por espécies nativas. Além de melhorar a partilha dos serviços de polinização oferecidos pelas abelhas, a floração seqüencial pode também ser uma forma de escape de espécies mais vulneráveis num ambiente com grande quantidade de herbívoros florais, na tentativa de ajustar a fenologia da espécie danificada de forma que o pico de produção de flores ocorra fora de sincronia com a época de maior quantidade de herbívoros, geralmente fêmeas de lepidópteros ou coleópteros, a procura de um sítio de oviposição (Mantovani & Martins 1988) (capítulo III).

As mudanças induzidas pela herbivoria na época de florescimento pode afetar a susceptibilidade da espécie a outros herbívoros (Pilson 2000). A riqueza de espécies de polinizadores, herbívoros, predadores e parasitóides, foram semelhantes às observadas em

outras áreas, sugerindo que a RPPN do Clube de Caça e Pesca Itororó de Uberlândia é uma área em bom estado de conservação e com excelentes possibilidades para o estudo da biologia e das interações entre as espécies.

A ação dos herbívoros ao danificar as flores (capítulo IV) causou várias conseqüências nas Malpighiaceae, como a queda na quantidade de recurso floral disponível por flor e por indivíduo, a diminuição na capacidade de atração de polinizadores (capítulo II), a perda da função feminina e/ou masculina da flor, o aborto floral e até mesmo a perda de botões perfeitos porém próximo aos botões intensamente atacados. Resultados semelhantes foram observados em muitas famílias, como Caryophyllaceae (Brantjes 1976), Guttiferae (Martins 1980), Arecaceae (Cunningham 1995), Cucurbitaceae (Quesada et al. 1995), Capparaceae (Krupnick et al. 1999, Krupnick & Weis 1999), Ochnaceae (Baker-Méio 2001), Bromeliaceae (Canela & Sazima 2003), Clusiaceae (Riba-Hernandez & Stoner 2005), Annonaceae (Paulino-Neto & Teixeira 2006), Asteraceae (Salomão 2006).

Os nectários extraflorais presentes em *P. tomentosa*, *B. malifolia*, *B. laevifolia*, *B. campestris* e *H. pteropetala* atuam como um fator de atração para os principais predadores, formigas e vespas, mantendo-os nas plantas (capítulo III). A falta de nectários extraflorais em *B. intermedia* pode ser compensada pela presença de diversas espécies de hemípteros, os quais foram abundantes em todas as espécies vegetais aqui estudadas.

O florescimento com sincronia mediana, como observado para *P. tomentosa* e *B. campestris* (capítulo I), promove o aumento da polinização cruzada ao oferecer apenas uma pequena quantidade de recursos florais por planta em cada dia, levando os polinizadores a procurar por outros arbustos em flor (Stephenson 1982). Os testes de polinização realizados por Sigrist & Sazima (2004) com o gênero *Banisteriopsis* mostram que apenas *B. pubipetala* apresentou frutificação por agamospermia (42,5%), com valor maior que o encontrado por polinização natural (18%), indicando que a presença dos visitantes florais pode, além de polinizar, danificar as estruturas da flor (capítulo II).

Apesar das evidentes dificuldades impostas pela chuva aos insetos herbívoros e polinizadores (Marquis & Braker 1994), observou-se a floração de três espécies (*B. campestris*, *B. intermedia* e *H. pteropetala*) simultaneamente com as chuvas intensas, duas (*B. malifolia* e *B. laevifolia*) florescendo no período de transição e apenas uma florescendo na seca (*P. tomentosa*) (capítulo I). Aparentemente os intervalos diários entre os eventos de chuva são suficientes para a intensa polinização observada em *B. intermedia* no cerrado de Uberlândia (presente estudo), assim como na reserva de Luis Antônio (SP) (Gaglianone 2000). Da mesma forma que as plantas, os animais que apresentaram características morfológicas ou comportamentais adequadas para explorar eficazmente os recursos oferecidos pelas plantas (como peças florais, pólen, néctar, óleos e substâncias perfumadas), ou por outros animais (exudatos ou presas) foram



gradativamente selecionados (capítulo II). As pressões seletivas ao longo do tempo proporcionaram a coevolução das espécies, assim as características mais importantes para a utilização do recurso foram se fixando nas populações animais (Vogel 1974, Thompson 1994, Crepet & Friis 1987, Gullan & Cranston 1994) (capítulo II).

Estudos como o aqui realizado evidenciam a importância das pesquisas desenvolvidas no ambiente de cerrado, pois são básicos para uma melhor compreensão do funcionamento das interações e da conservação da biodiversidade (e. g. Price 2002). Cabe lembrar que esse ecossistema tão rico em espécies, o cerrado, vem apresentando uma rápida perda de área devido principalmente às ações antrópicas relacionadas às atividades agropecuárias, sendo hoje considerado um ecossistema ameaçado de extinção (Klink & Moreira 2002).

## Referências Bibliográficas

- ADLER, L.S. KARBAN, R. & STRAUSS, S.Y. 2001. Direct and indirect effects of alkaloids on plant fitness via herbivory and pollination. *Ecology* 82:2032-2044.
- AGRAWAL, A.A. & RUTTER, M.T. 1998. Dynamic defense in ant-plants: the role of induced responses. *Oikos* 83:227-236.
- AGUIAR, A.J.C. & MARTINS, C.F. 2003. The bee diversity of the Tabuleiro vegetation in the Guaribas Biological Reserve (Mamanguape, Paraíba, Brazil). *In* Apoidea Neotropica: Homenagem aos 90 anos de Jesus Santiago Moure (G.A.R. Melo & I. Alves dos Santos). Editora Unesc, Crisciuma.
- AGUIAR, C.M.L. & GAGLIANONE, M.C. 2003. Nesting biology of *Centris (Centris) aenea* Lepeletier (Hymenoptera, Apidae, Centridini). *Revista Brasileira de Zoologia* 20:601-606.
- AGUIAR, C.M.L. & GARÓFALO, C.A. 2004. Nesting biology of *Centris (Hemisiella) tarsata* Smith (Hymenoptera, Apidae, Centridini). *Revista Brasileira de Zoologia* 21:477-486.
- AGUIAR, C.M.L. 2003. Flower visit of *Centris* bees (Hymenoptera: Apidae) in an area of Caatinga (Bahia, Brazil). *Studies on Neotropical Fauna and Environment* 38:41-45.
- AGUIAR, C.M.L., ZANELLA, F.C.V., MARTINS, C.F. & GARÓFALO, C.A. 2003. Plantas visitadas por *Centris* spp. (Hymenoptera: Apidae) na Caatinga para obtenção de recursos florais. *Neotropical Entomology* 32:247-259.
- AIZEN, M.A. & FEINSINGER, P. 1994a. Forest fragmentation, pollination, and plant reproduction in a Chaco dry forest, Argentina. *Ecology* 75:330-351.
- AIZEN, M.A. & FEINSINGER, P. 1994b. Habitat fragmentation, native insect pollinators, and feral honey bees in Argentine "chaco serrano". *Ecological Applications* 4:378-392.
- AIZEN, M.A. 2006. Habitat fragmentation, pollinator decline and plant pollination. *In* Pollinating Bees, the Conservation Link Between Agriculture and Nature (P.G. Kevan & V.L. Imperatriz-Fonseca, eds). MMA, Brasília.
- ALLEN, S.E., GRIMSHAW, H.M., PARKINSON, J.A. & QUARMBY, C. 1972. Chemical analysis of ecological materials. Blackwell Scientific Publications, Oxford.

- ALMEIDA, S.P., PROENÇA, C.E.B., SANO, S.M. & RIBEIRO, J.F. 1998. Cerrado: espécies vegetais úteis. EMBRAPA-CPAC, Planaltina.
- ALVES, T.M.A., SILVA, A.F., BRANDÃO, M., GRANDI, T.S.M., SMÂNIA, E.F.A., SMÂNI, A. Jr & ZANI, C.L. 2000. Biological screening of Brazilian medical plants. *Memórias do Instituto Oswaldo Cruz* 95:367-373.
- ALVIM, P. 1960. Moisture stress as a requirement for flowering of coffee. *Science* 132:354.
- AMARAL, M.E.C. 1992. Ecologia floral de dez espécies da tribo Bignoniaceae (Bignoniaceae), em uma floresta semicidua no município de Campinas. Tese de doutorado, Universidade Estadual de Campinas, Campinas.
- ANDEL, S.N. 1983. Pollination ecology, plant population structure, and gene flow. *In* *Pollination Biology* (L. Real, ed.). Academic Press, New York, p.163-212.
- ANDENA, S.R., MECCHI, M.R. & BEGO, L.R. 2005. A comunidade de abelhas (Hymenoptera, Apoidea) de uma área de cerrado (Corumbataí, SP) e suas visitas às flores. *Revista Brasileira de Zoociências* 7:55-91.
- ANDERSEN, A.N. & NEW, T.R. 1987. Insect inhabitants of fruits of *Eucalyptus*, *Leptospermum* and *Casuarina* in Southeastern Australia. *Australian Journal of Zoology* 35:327-336.
- ANDERSEN, A.N. 1988. Insect predators may cause far greater losses than they appear to. *Oikos* 52:337-340.
- ANDERSON, W.R. 1979. Floral conservatism in neotropical Malpighiaceae. *Biotropica* 11:219-223.
- ANDERSON, W.R. 1980. Cryptic self-fertilization in the Malpighiaceae. *Science* 207:892-893.
- ANDERSON, W.R. 1983. *Lophanthera*, a genus of Malpighiaceae new to Central America. *Brittonia* 35:37-41.
- ANDERSON, W.R. 1990. The origin of the Malpighiaceae - the evidence from morphology. *Memoirs of the New York Botanical Garden* 64:210-224.
- ANDRADE, I., MORAIS, H.C., DINIZ, I.R. & VAN DEN BERG, C. 1999. Richness and abundance of caterpillars on *Byrsonima* (Malpighiaceae) species in an area of cerrado vegetation in Central Brazil. *Revista de Biologia Tropical* 47:691-695.
- APPOLINÁRIO, V. & SCHIAVINI, I. 2002. Levantamento fitossociológico de espécies arbóreas de cerrado (*stricto sensu*) em Uberlândia - Minas Gerais (Caça e Pesca). *Boletim do Herbário Ezechias Paulo Heringer* 10:57-75.
- ARAÚJO, G.M., NUNES, J.J., ROSA, A.G. & RESENDE, E.J. 1997. Estrutura comunitária de vinte áreas de cerrados residuais no município de Uberlândia, MG. *Daphne* 7:7-14.
- ARAÚJO, V.A., ANTONINI, Y. & ARAÚJO, A.P.A. 2006. Diversity of bees and their floral resources at altitudinal areas in the Southern Espinhaço Range, Minas Gerais, Brazil. *Neotropical Entomology* 35:30-40.

- ARMBRUSTER, W. S. 1997. Exaptations link evolution of plant-herbivore and plant-pollination interactions: a phylogenetic inquiry. *Ecology* 78:1661-1672.
- ARMBRUSTER, W.S. & MZIRAY, W.R. 1987. Pollination and herbivore ecology of an African *Dalechampia* (Euphorbiaceae): comparisons with New World species. *Biotropica* 19:64-73.
- ARMBRUSTER, W.S. & WEBSTER, G.L. 1979. Pollination of two species of *Dalechampia* (Euphorbiaceae) in Mexico by euglossine bees. *Biotropica* 11:278-283.
- ARMBRUSTER, W.S. 1984. The role of resin in angiosperm pollination: ecological and chemical considerations. *American Journal of Botany* 71:1149-1160.
- ARRUDA, R.S. 2004. Especificidade de hospedeiros por *Struthanthus* aff. *Polyanthus* (Loranthaceae) em uma área de cerrado, Uberlândia, Minas Gerais. Dissertação de mestrado, Universidade Federal de Uberlândia, Uberlândia.
- ASIKAINEN, E. & MUTIKAINEN, P. 2005. Preferences of pollinators and herbivores in gynodioecious *Geranium sylvaticum*. *Annals of Botany* 95:879-886.
- AURICCHIO, P. 1995. Primatas do Brasil. Terra Brasilis, São Paulo.
- AUSPURGER, C.K. 1981. Reproductive synchrony of a tropical shrub (*Hybanthus prunifolius*): influence on pollinator attraction and movement. *Ecology* 62:774-788.
- BAKER, H.G. 1983. An outline of the history of Anthecology, or pollination biology. *In* *Pollination Biology* (L. Real, ed.). Academic Press, New York, p.7-28.
- BAKER-MÉIO, B. 2001. Impacto de insetos predadores de flores e frutos sobre a reprodução de *Ouratea hexasperma* (Ochnaceae). Dissertação de mestrado, Universidade de Brasília, Brasília.
- BARBOSA, A.A.A. 1997. Biologia reprodutiva de uma comunidade de Campo Sujo, Uberlândia, MG. Tese de doutorado, Universidade Estadual de Campinas, Campinas.
- BARBOSA, R.I., MOURÃO, M. JR., CASADIO, G.M.L. & SILVA, S.J.R. 2005a. Fenologia do mirixi [*Birsonima crassifolia* (L.) H. B. K. (Malpighiaceae)] em áreas de savana aberta do estado de Roraima. Embrapa, Boa Vista. (Comunicado Técnico, 13).
- BARBOSA, R.I., MOURÃO, M. JR., CASADIO, G.M.L. & SILVA, S.J.R. 2005b. Fenologia do mirixi [*Birsonima crassifolia* (L.) H. B. K. (Malpighiaceae)] em áreas de savana aberta do estado de Roraima. Embrapa, Boa Vista. (Comunicado Técnico, 14).
- BAROSELA, J.R. 1998. Herbivoria foliar em *Xylopia aromática* (Lam.) Mart. De três fisionomias de cerrado e sua relação com o teor de taninos, valor nutritivo e entomofauna associada. Dissertação de mestrado, Universidade Federal de São Carlos, São Carlos.
- BARROS, M.A.G. 1989. Studies on the pollination biology and breeding systems of some genera with sympatric species in the Brazilian cerrados. Physical Doctor Thesis, University of St. Andrews, Saint Andrews.
- BARROS, M.A.G. 1992. Fenologia da floração, estratégias reprodutivas e polinização de espécies

- simpátricas do gênero *Byrsonima* Rich (Malpighiaceae) Revista Brasileira de Biologia 57:343-353.
- BARROSO, G.M., PEIXOTO, A.L., COSTA, C.G., ICHASO, C.L.F., GUIMARÃES, E.F. & LIMA, H.C. 1984. Sistemática de Angiospermas do Brasil. UFV Editora, Viçosa.
- BATALHA, M.A. & MANTOVANI, W. 2000. Reproductive phenological patterns of cerrado plant species at Pé-de-Gigante reserve (Santa Rita do Passa Quatro, SP, Brazil): a comparison between the herbaceous and woody floras. Revista Brasileira de Biologia 60:129-145.
- BATALHA, M.A. & MARTINS, F.R. 2004. reproductive phenology of the cerrado plant community in Emas National Park (central Brazil). Australian Journal of Botany 52:149-161.
- BATALHA, M.A., ARAGAKI, S. & MANTOVANI, W. 1997. Florística do cerrado em Emas (Pirassununga, SP.). Acta Botanica Brasilica 16:49-64.
- BATALHA, M.A. & MANTOVANI, W. 2000. Reproductive phenological patterns of cerrado plant species at the Pé-de-Gigante Reserve (Santa Rita do Passa Quatro, SP, Brasil). Revista Brasileira de Biologia 60:129-145.
- BAWA, K.S. 1990. Plant-pollinator interactions in tropical rain forests. Annual Review of Ecology Systematics 21:399-422.
- BAWA, K.S., ASHTON, P.S., PRIMACK, R.B., TERBORGH, J., MOHD NOR, S., NG, F.S.P. & HADLEY, M. 1989. Reproductive ecology of tropical forest plants. Research insights and management implications [Special Issue]. Biology International 21:1-56.
- BEGON, M., HARPER, J.L. & TOWSEND, C.R. 1986. Ecology. Individuals, populations and communities. Blackwell Science, London.
- BELL, G. 1985. On the function of flowers. Proceedings of the Royal Society of London B 224:223-265.
- BENCKE, C.S.C. & MORELLATO, L.P. 2002. Comparação de dois métodos de avaliação da fenologia de plantas, sua interpretação e representação. Revista Brasileira de Botânica 25:269-275.
- BENTLEY B.L. 1977. Extrafloral nectaries and protection by pugnacious bodyguards. Annual Review of Ecology and Systematics 8:407-427.
- BERNAYS, E.A. Interaction of insects and plants. Science Progress Oxford 76:247-271.
- BIZERRIL, M.X.A. 2003. O cerrado nos livros didáticos de geografia e ciências. Ciência Hoje 32:56-60.
- BOCAZ, P., PARRA, L.E. & VICTORIANO, P.F. 2003. Larval morphological variation and its relation to host plants in *Syncirsodes primate* (Lepidoptera: Geometridae). Gayana 67:39-44.
- BORROR, J.D. & DELONG, D.M. 1988. Introdução ao estudo dos insetos. Edgard Blücher, São Paulo.

- BOUCHER, D.H. 1985. The biology of mutualism: ecology and evolution. Oxford University Press, New York.
- BRODY, A. K. 1997. Effects of pollinators, herbivores, and seed predators on flowering phenology. *Ecology* 78:1624-1631.
- BRONSTEIN, J.L. 1994. Conditional outcomes in mutualistic interactions. *Trends in Ecology & Evolution* 9:214-217.
- BUCHMANN, S.L. 1987. The ecology of oil flowers and their bees. *Annual Review of Ecology and Systematics* 18:343-369.
- BURSLEM, D., PINARD M. & HARTLEY, S. 2005. Biotic interactions in the tropics: their role in the maintenance of species diversity. Cambridge University Press, Cambridge.
- BYK, J. 2006. Interações entre formigas e *Ouratea spectabilis* (Ochnaceae) na vegetação de cerrado: variação sazonal e efeito do fogo. Dissertação de mestrado, Universidade Federal de Juiz de Fora, Juiz de Fora.
- CABRAL, V.A.R. 1995. Levantamento fitossociológico das espécies arbóreas de cerrado (sentido restrito) do Clube Caça e Pesca Itororó de Uberlândia - MG. Monografia, UFV, Uberlândia.
- CAMARGO, A.P. 2002. Potencial agrícola do cerrado. In Eugen Warming e o Cerrado Brasileiro: um Século Depois (A.L. Klein, org.). Editora UNESP, São Paulo, p.121-130.
- CAMILO, E. & GARÓFALO, C.A. 1982. On the bionomics of *Xylocopa frontalis* (Oliver) and *Xylocopa grisescens* (Lepelletier) in Southern Brazil. I- Nest construction and biological cycle. *Revista Brasileira de Biologia* 42:571-582.
- CAMPOS, M.J.O. 1989. Estudo das interações entre a comunidade de Apoidea, na procura de recursos alimentares e a vegetação de cerrado na Reserva Ecológica de Corumbataí, SP. Tese de Doutorado, Universidade Federal de São Carlos, São Carlos.
- CANELA, M.B.F. & SAZIMA, M. 2003. Florivory by the crab *Armases angustipes* (Grapsidae) influences hummingbird visits to *Aechmea pectinata* (Bromeliaceae). *Biotropica* 35:289-294.
- CARDOSO, E., MORENO, M.I.C. & GUIMARÃES, A.J.M. 2002. Estudo fitossociológico em área de cerrado *sensu stricto* na estação de pesquisa e desenvolvimento ambiental Galheiro, Perdizes, MG. *Caminhos de Geografia* 3:30-43.
- CARVALHO, A.M.C. & BEGO, L.R. 1996. Studies on Apoidea fauna of cerrado vegetation at the Panga Ecological Reserve, Uberlândia, MG, Brasil. *Revista Brasileira de Entomologia* 40:147-156.
- CASCANTE, A., QUESADA, M., LOBO, J.A. & FUCHS, E.J. 2002. Effects of dry tropical forest fragmentation on the reproductive success and genetic structure of the tree *Samanea saman*. *Conservation Biology* 16:137-147.

- CASTRO, A.A.F.J., MARTINS, F.R., TAMASHIRO, J.Y. & SHEPHERD, G.J. 1999. How rich is the flora of Brazilian cerrados? *Annals of the Missouri Botanical Garden* 86:192-224.
- CHARLESWORTH, D. & CHARLESWORTH, B. 1987. Inbreeding depression and its evolutionary consequences. *Annual Review of Ecology and Systematics* 18:237-268.
- CLARK, W.E. & MARTINS, R.P. 1987. *Anthonomus biplagiatus* Redtenbacher (Coleoptera: Curculionidae), a Brazilian weevil associated with *Kielmeyera* (Guttiferae). *The Coleopterists Bulletin* 41:157-164.
- COIMBRA-FILHO, A.F. 1990. Sistemática, distribuição geográfica e situação atual dos símios brasileiros (Platirrhini-Primates). *Revista Brasileira de Biologia* 50:1063-1079.
- COIMBRA-FILHO, A.F. 1992. Apontamentos sobre *Callithrix aurita* (E.Geofroy, 1812) um sagüi pouco conhecido (Callitrichidae, Primates). *In A Primatologia no Brasil* (M.T. Mello). Sociedade Brasileira de Primatologia, Belo Horizonte, p.145-158.
- COLETA, G.D. 2004. A influência da arquitetura de *Caryocar brasiliense* (Caryocaraceae) sobre a ocorrência de aranhas no cerrado. Dissertação de Mestrado, Universidade Federal de Uberlândia, Uberlândia.
- COSTA LIMA, A. 1955. Insetos do Brasil. Coleópteros. Escola Nacional de Agronomia, Rio de Janeiro.
- COSTA, A.A. 2002. Qualidade nutricional e teor d taninos na determinação da escolha de folhas de *Xylopia aromática* (Lam.) Mart. (Annonaceae) por lagartas de *Stenoma scitiorella* Walker (Lepidoptera:Elachistidae). Dissertação de mestrado, Universidade de São Paulo, Ribeirão Preto.
- COSTA, C.B.N., COSTA, J.A.S. & RAMAHO, M. 2006. Biologia reprodutiva de espécies simpátricas de Malpighiaceae em dunas costeiras da bahia, Brasil. *Revista Brasileira de Botânica* 29:103-114.
- COSTA, F.M.C.B., OLIVEIRA-FILHO, A.T. & OLIVEIRA, P.S. 1992. The role of extrafloral nectaries in *Qualea grandiflora* (Vochysiaceae) in limiting herbivory: an experiment of ant protection in cerrado vegetation. *Ecological Entomology* 17:362-365.
- COUTINHO L.M. 2002. O bioma do cerrado. *In Eugen Warming e o Cerrado Brasileiro: um Século Depois* (A.L. Klein, org.). Editora UNESP, São Paulo. p.77-91.
- COUTINHO, L.M. 1976. Contribuição ao conhecimento do papel ecológico das queimadas na floração de espécies do cerrado. Tese de livre-docência, Universidade de São Paulo, São Paulo.
- COUTINHO, L.M. 1978. O conceito de cerrado. *Revista Brasileira de Botânica* 1:17-32.
- COUTINHO, L.M. 1982. Aspectos ecológicos do fogo no cerrado. IV- A época da queimada e a produtividade primária líquida epigéia do estrato herbáceo subarbustivo. *Revista Brasileira de Botânica* 5:37-41.

- CRAWLEY, M.J. 1983. *Herbivory: the Dynamics of Animal-Plant Interactions*. Blackwell Science, Oxford.
- CREPET, W.L. & FRIIS, E.M. 1989. The evolutionary of insect pollination in angiosperms. *In* *The Origins of Angiosperms and their Biological Consequences* (W.L. Crepet, E.M. Friis & W.G. Chaloner). Cambridge University Press, Cambridge.
- CREPET, W.L. 1983. The role of insect pollination in the evolution of the angiosperms. *In* *Pollination Biology* (L. Real, ed.). Academic Press, New York, p.31-50.
- CROTEAU, R., KUTCHAN, T.M. & LEWIS, N.G. 2000. Natural products (Secondary Metabolites). *In* *Biochemistry & Molecular Biology of Plants* (B. Buchanan, W. Gruissem & R. Jones, eds.). American Society of Plant Physiologists, Rockville, p.1250-1318.
- CRUDEN, R.W. & LYON, D.L. 1975. Patterns of biomass allocation to male and female functions in plants with different mating systems. *Oecologia* 66:299-306.
- CUNNINGHAM, S.A. 1995. Ecological constraints on fruit initiation by *Calyptrogyne ghiesbreghtiana* (Arecaceae): floral herbivory, pollen availability, and visitation by pollinating bats. *American Journal of Botany* 82:1527-1536.
- CUNNINGHAM, S.A. 2000a. Depressed pollination in habitat fragments causes low fruit set. *Proceedings of the Royal Society of London B* 267:1149-1152.
- CUNNINGHAM, S.A. 2000b. Effects of habitat fragmentation on the reproductive ecology of four plant species in Mallee woodland. *Conservation Biology* 14:758-768.
- D'EÇA-NEVES, F.F. & D'MORELLATO, L.P.C. 2004. Métodos de amostragem e avaliação utilizados em estudos fenológicos de florestas tropicais. *Acta Botânica Brasileira* 18:99-108.
- DAFNI, A. 1981. *Pollination ecology. A practical approach*. Oxford University Press. New York.
- DARWIN, C. 1859. *On the origin of species by means of natural selection*. John Murray, London.
- DAVID, J.M., SANTOS, F.A., GUEDES, M.L.S. & DAVID, J.P. 2003. Flavonóide e triterpenos de *Stigmaphyllon paralias*. *Química Nova* 26:484-487.
- DAVIS, C.C., ANDERSON, W.R. & DONOGHUE, M.J. 2001. Phylogeny of Malpighiaceae: evidence from chloroplast *ndhF* and *trnI-F* nucleotide sequences. *American Journal of Botany* 88:1830-1846.
- DAVIS, D.E. 1945. The annual cycle of plants, mosquitoes, birds and mammals in two Brazilian forests. *Ecological Monographs* 15:245-295.
- DEL-CLARO, K. & OLIVEIRA, P.S. 1996. Honeydew flicking by treehoppers provides cues to potential tending ants. *Animal Behavior* 51:1071-1075.
- DEL-CLARO, K. & OLIVEIRA, P.S. 1999. Ant-homoptera interactions in neotropical savanna: the honeydew-producing treehopper *Guayaquila xiphias* (Membracidae) and its associated ant fauna on *Didimopanax vinosum* (Araliaceae). *Biotropica* 31:135-144.



- DEL-CLARO, K. & SANTOS, J.C. 2000. A função dos nectários extraflorais em plantas do cerrado. *In* Tópicos Atuais em Botânica (T.B. Cavalcanti, B.M.T. Walter, orgs.). Embrapa Recursos Genéticos e Biotecnologia/Sociedade Brasileira de Botânica, Brasília. p.84-89.
- DEL-CLARO, K. 1998. A importância do comportamento de formigas em interações: Formigas e trips em *Peixotoa tomentosa* (Malpighiaceae), no cerrado. *Revista de Etologia* 1:3-10.
- DEL-CLARO, K. 2004a. Multitrophic relationships, conditional mutualisms, and the study of interaction biodiversity in tropical savannas. *Neotropical Entomology* 33:665-672.
- DEL-CLARO, K. 2004b. Comportamento animal, uma introdução à ecologia comportamental. Livraria Conceito, Jundiaí.
- DEL-CLARO, K., BERTO, V. & RÉU, W. 1996. Herbivore deterrence by visiting ants increases fruit-set in an extrafloral nectary plant *Qualea multiflora* (Vochysiaceae) in cerrado vegetation. *Journal of Tropical Ecology* 12:887-892.
- DEL-CLARO, K., MARULLO, R. & MOUND, L.A. 1997. A new species of *Heterotripes* (Thysanoptera) from Brazilian cerrados and its interaction with ants. *Journal of Natural History* 31:1307-1312.
- DENSLOW, J.S., VITOUSEK, P.M. & SCHULTZ, J. 1987. Bioassays of nutrient limitation in a tropical rain forest soil. *Oecologia* 74:370-376.
- DIAS, B.F.S. 1990. A conservação da natureza no cerrado brasileiro. *In* Novaes-Pinto, M. (ed.). Cerrado: Caracterização, Ocupação e Perspectivas. Editora UNB, Brasília.
- DIAS, B.F.S. 1992. Cerrado: uma caracterização. *In* Alternativas de Desenvolvimento dos Cerrados: Manejo e Conservação dos Recursos Naturais Renováveis (B.F.S. Dias, ed.). FUNATURA/IBAMA, Brasília. p.15-26.
- DIAZ, R. 2005. Proteção na flora brasileira. *Ciência Hoje* 36:56-57.
- DINIZ, I.R., MORAIS, H.C. 1997. Lepidopteran caterpillar fauna of cerrado host plants. *Biodiversity and Conservation* 6:817-836.
- DINIZ, I.R., MORAIS, H.C. & CAMARGO, A.J.A. 2001. Host plants of lepidopteran caterpillars in the cerrado of the Distrito Federal, Brazil. *Revista Brasileira de Entomologia* 45:107-122.
- DINIZ, I.R., MORAIS, H.C. & HAY, J.D. 2000. Natural history of herbivores feeding on *Byrsonima* species. *Brazilian Journal of Ecology* 1-2:49-54.
- DIRZO, R. & HARPER, J.L. 1982a. Experimental studies on slug-plant interactions. III- Differences on acceptability of individual plants of *Trifolium repens* to slugs and snails. *Journal of Ecology* 70:101-117.
- DIRZO, R. & HARPER, J.L. 1982b. Experimental studies on slug-plant interactions. IV- The performance of cyanogenetic and acyanogenetic morphs of *Trifolium repens* in the field. *Journal of Ecology* 70:119-138.

- DOBSON, H.E.M. 1987. Role of flower and pollen aromas in host-plant recognition by solitary bees. *Oecologia* 72:618-623.
- DRUMMONT, G.M. & MARTINS, C.S. 2004. Atlas para a conservação da biodiversidade do estado de Minas Gerais.
- DUFAÏ, M. & ANSTETT, M.C. 2003. Conflicts between plants and pollinators that reproduce within inflorescences: evolutionary variations on a theme. *Oikos* 100:3-14.
- DUKAS, R. & MORSE, D.H. 2003. Crab spiders affect flower visitation by bees. *Oikos* 101:157-163.
- DURIGAN, G. 2004. O cerrado como formação vegetal e bases para sua sustentabilidade. *In* Flora e Fauna, um Dossiê Ambiental (W. Uieda & L.M. Paleari, org.). Editora UNESP, Botucatu. p. 173-178.
- EHRlich, P.R. 1997. A perda da diversidade. *In* Biodiversidade (E.O. Wilson & F.M. Peter, eds.). Nova Fronteira, Rio de Janeiro.
- EICKWORT, G.C. & GINSBERG, H.S. 1980. Foraging and mating behavior in Apoidea. *Annual Review of Entomology* 25:421-446.
- EITEN, G. 1972. Cerrado vegetation of Brazil. *Botanical Review* 38:201-341.
- EITEN, G. 1979. Formas fisionômicas do cerrado. *Revista Brasileira de Botânica* 2:139-148.
- EITEN, G. 1990. Vegetação do cerrado. *In* Cerrado: Caracterização, Ocupação e Perspectivas (M.N. Pinto, ed.). OrgUnB/SEMATEC, Brasília.
- ELLISON, A.M. & GOTELLI, N.J. 2002. Nitrogen availability alters the expression of carnivory in the northern pitcher plant, *Sarracenia purpurea*. *Proceedings of the National Academy of Sciences of USA* 99:4409-4412.
- ELLISON, R.L. & THOMPSON, J.N. 1987. Variation in seed and seedling size: the effects of seed herbivores on *Lomatium grayi* (Umbelliferae). *Oikos* 49:269-280.
- ELLSTRAND, N.C. & ELAM, D.R. 1993. Population genetic consequences of small population size: implications for plant conservation. *Annual Review of Ecology and Systematics* 24:217-242.
- ELPINO-CAMPOS, A., DEL-CLARO, K. & PREZOTO, F. (*In press*). Diversity of social wasps (Hymenoptera, Vespidae) in Cerrado fragments of Uberlândia, Minas Gerais state, Brazil. *Neotropical Entomology*,.
- EMPRESA BRASILEIRA DE PESQUISA AGROPECUÁRIA (EMBRAPA). 1982. Levantamento do reconhecimento de média intensidade dos solos e avaliações da aptidão agrícola das terras do Triângulo Mineiro. SNLCS, Rio de Janeiro. (Boletim de Pesquisa, 1).
- ENGLISH-LOEB, G.M. & KARBAN, R. 1992. Consequences of variation in flowering phenology for seed head herbivory and reproductive success in *Erigeron glaucus* (Compositae). *Oecologia* 89:588-595.

- ERENO, D. 2004. Natureza preciosa. Especialistas conseguem exploração econômica da Mata Atlântica sem dano ambiental. *Pesquisa Fapesp* 102:66-71.
- ERENO, D. 2005. Folhas de árvore da Amazônia garantem a continuidade da produção do perfume Chanel. *Pesquisa Fapesp* 111:64-67.
- EVANS, L. 1971. Flower induction and the florigen concept. *Annual Review of Plant Physiology*. 22:365-394.
- FAEGRI, K. & VAN DER PIJL, L. 1980. *The principles of pollination ecology*. Pergamon Press, Oxford.
- FARIA-MUCCI, G., MELO, M.A. & CAMPOS, L.A.O. 2003. A fauna de abelhas (Hymenoptera:Apoidea) e plantas utilizadas como fonte de recursos florais em um ecossistema de campos rupestres em Lavras Novas, Minas Gerais, Brasil. *In Apoidea Neotropica: Homenagem aos 90 anos de Jesus Santiago Moure* (G.A.R. Melo & I. Alves-dos-Santos). Editora UNESCO, Criciúma, p. 241-256.
- FEINSINGER, P. 1983. Coevolution and pollination. *In Coevolution* (D.J. Futuyma & M. Slatkin). Sinauer Associates, Sunderland. p.282-310.
- FEINSINGER, P. 1987. Approaches to nectarivore-plant interactions in the New World. *Revista Chilena de Historia Natural* 60:285-319.
- FELFILI, J.M., NOGUEIRA, P.E., SILVA-JÚNIOR, M.C., MARIMON, B.S. & DELITTI, W.B.C. 2002. Composição florística e fitossociológica do cerrado sentido restrito no município de Água Boa – MT. *Acta Botânica Brasilica* 16:103-112.
- FELTON, G.W. 2005. Indigestion is a plant best defense. *Proceedings of the National Academy of Sciences of USA* 102:18771-18772.
- FENSTER, C.B., ARMBRUSTER, W.S., WILSON, P., DUDASH, M.R. & THOMSON, J.D. 2004. Pollination syndromes and floral specialization. *Annual Review of Ecology and Systematics* 35:375-403.
- FERNANDES, G.W., FAGUNDES, M., GRECCOM, K.B., BARBEITOS, M.S. & SANTOS, J.C. 2005. Ants and their effects on an insect herbivore community associated with the inflorescences of *Byrsonima crassifolia* (Linnaeus) H.B.K. (Malpighiaceae). *Revista Brasileira de Entomologia* 49:264-269.
- FERRARI, F.F. & FERRARI, M.A.L. 1989. A re-avaluation of the social organization of the Callitrichidae, with reference to the ecological differences between genera. *Folia Primatologica* 52:132-147.
- FIORAVANTI, C. 2004. Amazônia sem extremismo. *Pesquisa Fapesp* 102:12-17.
- FISCHER, E.A., DUARTE, L.F.L. & ARAUJO, A.C. 1997. Consumption of bromeliad flowers by the crab *Metasesarma rubripes* in a Brazilian coastal forest. *Crustaceana* 70:118-123.
- FLINTE V., ARAUJO C. O., MACEDO M. V. & MONTEIRO R. F. 2006. Insetos fitófagos associados

ao murici da praia, *Byrsonima sericea* (Malpighiaceae), na Restinga de Jurubatiba (RJ).  
Ver. bras. Entomol. 50 (4): 512-523.

- FOLK, J.E. & SCHIRMER, W.E. 1963. The porcine pancreatic carboxypeptidase A system – I. Three forms of the active enzyme. *Journal of Biological Chemistry* 238:3884-3894.
- FOLK, J.E., PIEZ, D.A., CARROLL, W.L. & GLADNER, J.A. 1960. Carboxipeptidase B – IV. Purification and characterization of the porcine enzyme. *Journal of Biological Chemistry* 235: 2272-2277.
- FRAZZE, J.E. & MARQUIS, R.J. 1994. Environmental contribution to floral trait variation in *Chamaecrista fasciculata* (Fabaceae: Caesalpinioideae). *American Journal of Botany* 81:206-215.
- FREITAS, A.V.L., FRANCINI, R.B. & BROWN, K.S.Jr. 2006. Insetos como indicadores ambientais. *In Métodos de Estudo em Biologia da Conservação & Manejo da Vida Silvestre* (L. Cullen Jr., C. Valladares-Pádua & R. Rudran, orgs.). (2a ed). Universidade Federal do Paraná Curitiba, p.125-155.
- FUCHS, E.J., LOBO, J.A. & QUESADA, M. 2003. Effects of forest fragmentation and flowering phenology on the reproductive success and mating patterns of the tropical dry forest tree *Pachira quinata*. *Conservation Biology* 17:149-157.
- FUENTE, M.A. & MARQUIS, R.J. 1999. The role of ant-tended extrafloral nectaries in the protection and benefit of a Neotropical rainforest tree. *Oecologia* 118:192-202.
- FUTUYMA, D.J. 1983. Evolutionary interactions among herbivorous insects and plants. *In* D.J. Futuyma & M. Slatkin, eds.). *Coevolution*. Sinauer Associates, Sunderland. p.207-231.
- GAGLIANONE, M. C. 2005. Abelhas coletoras de óleos em flores de Malpighiaceae. *In* (V.R. Pivello & E.M. Varanda, orgs.). *O Cerrado Pé-de-Gigante: Parque Estadual de Vassununga, SP - Ecologia e conservação*. Secretaria do Meio Ambiente do Estado de São Paulo, São Paulo, p.245-254.
- GAGLIANONE, M.C. 2000. Interações de *Epicharis* (Apidae, Centridini) e flores de Malpighiaceae em um ecossistema de cerrado. Apresentado no 4. Encontro sobre Abelhas, Ribeirão Preto, p.246-252.
- GAGLIANONE, M.C. 2001. Bionomia de *Epicharis*, associações com Malpighiaceae e uma análise filogenética e biogeográfica das espécies dos subgêneros *Epicharis* e *Epicharana* (Hymenoptera, Apidae, Centridini). Tese de doutorado, Universidade de São Paulo, Ribeirão Preto.
- GAGLIANONE, M.C. 2003. Abelhas da tribo Centridini na Estação Ecológica de Jataí (Luiz Antônio, SP): composição de espécies e interações com flores de Malpighiaceae. *In*

- Apoidea Neotropica: Homenagem aos 90 anos de Jesus Santiago Moure (G.A.R. Melo & I. Alves-dos-Santos eds.). Editora UNESCO, Criciúma. p 279-284.
- GALEN, C. 1989. Measuring pollinator-mediated selection on morphometric floral traits: bumblebees and the alpine sky pilot, *Polemonium viscosum*. *Evolution* 43:882-890.
- GALETTI, M., PIZO, M.A. & MORELLATO, P.C. 2006. Fenologia, frugivoria e dispersão de sementes, *In* Métodos de estudo em biologia da conservação & manejo da vida silvestre (L. Cullen Jr., C. Valladares-Pádua & R. Rudran, orgs.). (2a ed). Universidade Federal do Paraná, Curitiba, p.395-422.
- GAZOLA, A.L. & GARÓFALO, C.A. 2003. Parasitic behavior of *Leucopsis cayennensis* Westwood (Hymenoptera:Leucopsidae) and rates of parasitism in populations of *Centris (Heterocentris) analis* (Fabricius) (Hymenoptera: Apidae: Centridini). *Journal of the Kansas Entomological Society* 76:131-142.
- GENTRY, A.H. 1974. Flowering phenology and diversity in tropical Bignoniaceae. *Biotropica* 6:64-68.
- GERSHENZON, J. 1984. Changes in the levels of plant secondary metabolites under water and nutrient stress. *In* Phytochemical adaptation to stress (R. Timmerman & C. Steeline, eds.). Plenum Press, New York, p.273-320. (Recent Advances in Phytochemistry, 18)
- GHAZOUL, J., LISTON, K.A. & BOYLE, T.J.B. 1998. Disturbance-induced density-dependent seed set in *Shorea siamensis* (Dipterocarpaceae), a tropical forest tree. *Journal of Ecology* 86:462-473.
- GIULIETTI, A.M., HARLEY, R.M., QUEIROZ, L.P., WANDERLEY, M.G. & VAN DEN BERG, C. 2005. Biodiversidade e conservação das plantas no Brasil. *Megadiversidade* 1:52-61.
- GOODLAND, R. & POLLARD, R. 1973. The Brazilian cerrado vegetation: a fertility gradient. *Ecology* 61:219-224.
- GOODLAND, R. 1971. A physiognomic analysis of the cerrado vegetation of central Brazil. *Journal of Ecology* 59:411-419.
- GOODLAND, R. 1979. Análise ecológica da vegetação de cerrado. *In* Ecologia do Cerrado (R. Goodland & M. G. Ferri, eds.). Ed. Itatiaia/EDUSP, São Paulo, p.61-171.
- GOODLAND, R. & POLLARD, R. 1972. The brazilian cerrado vegetation: a fertility gradient. *Journal of Ecology* 61:219-224.
- GOTTSBERGER, G. & SILBERBAUER-GOTTSBERGER, I. 2006. Life in the Cerrado, a South American tropical seasonal ecosystem. *In* Pollination and Seed Dispersal (G. GOTTSBERGER & I. SILBERBAUER-GOTTSBERGER). Reta Verlag, Ulm.
- GOTTSBERGER, G. 1977. Some aspects of beetle polination in the evolution of flowering plants [Supplement]. *Plant Systematics and Evolution* 1:211-216.
- GOTTSBERGER, G. 1989. 1. Floral ecology. Report on the years 1985 (1984) to 1988. *Progress in*

Botany 50:352-379.

- GRIBEL, R., GIBBS, P.E. & QUEIROZ, A.L. 1999. Flowering phenology and pollination biology of *Ceiba pentandra* (Bombacaceae) in central Amazonia. *Journal of Tropical Ecology* 15:247-263.
- GROGAN, D.E. & HUNT, J.H. 1979. Pollen proteases: their potential role in insect digestion. *Insect Biochemistry* 9:309-313.
- GUIMARÃES, J. A., SOUZA FILHO, M. F., RAGA A. & ZUCCHI R. A. 2004. Levantamento e interações tritróficas de figitídeos (Hymenoptera: Eucoilinae) parasitóides de larvas frugívoras (Díptera) no Brasil. *Arquivos do Instituto Biológico* 71:51-56.
- GULLAN, P.J. & CRANSTON, P.S. 1994. *The Insects. An outline of Entomology*. Chapman & Hall, London.
- HAGERMAN, A.E. & BUTLER, L.G. 1978. Protein precipitation method for the quantitative determination of tannins. *Journal of Agricultural and Food Chemistry* 26:809-812.
- HAMBÄCK, P.A., OKSANEN, L., EKERHOLM, P., LINDGREN, A., OKSANEN, T. & SCHNEIDER, M. 2004. Predators indirectly protect tundra plants by reducing herbivore abundance. *Oikos* 106:85-92.
- HEARD, T.A. 1999. The role of stingless bees in crop pollination. *Annual Review Entomology* 44:183-206.
- HEILING, A.M., HERBERSTEIN, M.E. & CHITTKA, L. 2003. Crab-spiders manipulate flower signals. *Nature* 421:334.
- HERINGER, E.P., BARROSO, G.M., RIZZO, J.A. & RIZZINI, C.T. 1977. A flora do cerrado. *In* IV Simpósio sobre o Cerrado (M. G. Ferri ed.). Editora Universidade de São Paulo, São Paulo, p.211-232.
- HESLOP-HARRISON, J. & HESLOP-HARRISON, Y. 1985. Surfaces and secretions in the pollen-stigma interaction: a brief review. *Journal of Cell Science Supplement* 2:287-300.
- HEYWOOD, V.H. 1993. *Flowering plants of the world*. B.T. Batsford, London.
- HIRSCHMANN, G.S. & ARIAS, A.R. 1990. A survey of medicinal plants of Minas Gerais, Brazil. *Journal of Ethnopharmacology* 29:159-172.
- HOPKINS, M.J.G. 2005. Flora da Reserva Ducke, Amazonas, Brasil. *Rodriguésia* 56:9-25.
- HUMMEL, B.C.W. 1959. A modified spectrophotometric determination of chymotrypsin, trypsin, and thrombin. *Canadian Journal of Biochemistry and Physiology* 37:1393-1399.
- JANZEN, D.H. 1969. Seed predation by animals. *Annual Review of Ecology and Systematics* 2:465-492.
- JOHNSON, S.G., DELPH, L.F. & ELDERKIN, C.L. 1995. The effect of petal-size manipulation on pollen removal, seed-set, and insect-visitor behavior in *Campanula americana*. *Oecologia* 102:174-179.

- JOLY, A.B. 1998. Botânica: introdução à taxonomia vegetal. (12a ed.). Companhia Editora Nacional, São Paulo.
- JORDÃO, F.S. & DINIZ, I.R. 2001. Associação de espécies de curculionídeos (Coleoptera: Curculionoidea) a plantas de um cerrado de Brasília, DF. Apresentado no 5. V Congresso de Ecologia do Brasil, Porto Alegre, RS.
- JUDD, W.S., CAMPBELL, C.S., KEKKOGG, E.A. & STEVENS, P.F. 1999. Plant systematics: a phylogenetic approach. Sinauer Associates, Sunderland.
- KAPLAN, M.A.C., FIGUEIREDO, R. & GOTTLIEB, O.R. 1994. Chemical diversity of plants from Brazilian cerrados. *Anais da Academia Brasileira de Ciências* 66:49-54.
- KARBAN, R. & MYERS, J.H. 1989. Induced plant responses to herbivory. *Annual Review of Ecology and Systematics* 20:331-348.
- KARBAN, R. & STRAUSS, S.Y. 1993. Effects of herbivores on growth and reproduction of their perennial host, *Erigeron glaucus*. *Ecology* 71:39-46.
- KEARNS, C. A. & INOUE, D. W. 1993. Techniques for pollination biologists. University Press of Colorado, Niwot.
- KLINK, C.A. & MOREIRA, A.G. 2002. Past and current human occupation, and land use. 69-88. *In* The Cerrados of Brazil: Ecology and Natural History of a Neotropical Savanna (P.S. Oliveira & R.J. Marquis, eds.). Columbia University Press, New York.
- KOPTUR, S. 1992. Extrafloral nectary mediate interactions between insects and plants. *In* Insect-Plant Interactions (E. Bernays, ed.). CRC Press, Boca Raton.
- KOPTUR, S., HARBER, W.A., FRANKIE, G.W. & BAKER, H.G. 1988. Phenological studies of shrub and treelet species in tropical cloud forests of Costa Rica. *Journal of Tropical Ecology* 4:323-346.
- KORNDÖRFER, A.P. 2006. A importância do silício nas relações entre herbívoros e *Davilla elliptica* (Dilleniaceae) St. Hil no cerrado. Dissertação de mestrado, Universidade Federal de Uberlândia, Uberlândia.
- KRUPNIK, G.A. & WEIS, A.E. 1999. The effect of floral herbivory on male and female reproductive success in *Isomeris arborea*. *Ecology* 80:135-149.
- KRUPNIK, G.A., WEIS, A.E. & CAMPBELL, D.R. 1999. The consequences of floral herbivory for pollinator service to *Isomeris arborea*. *Ecology* 80:125-134.
- LABANDEIRA, C.C. 1998. Early history of arthropod and vascular plant associations. *Annual Review of Earth and Planetary Sciences* 26:329-77.
- LABANDEIRA, C.C. 2002. The history of associations between plants and animals. *In* Plant-animal interactions: an evolutionary approach (C. M. Herrera & O. Pellmyr). Blackwell Science Ltd. p. 26-74.

- LEE, T.D. 1988. Patterns of fruit and seed production. *In* Plant reproductive ecology: patterns and strategies (J. Lovett Doust & L. Lovett Doust, eds.). Oxford University Press, New York. p.179-202.
- LEHLITÄ, K. & STRAUSS, S.Y. 1997. Leaf damage by herbivores affects attractiveness to pollinators in wild radish, *Raphanus raphanistrum*. *Oecologia* 111:396-403.
- LLOYD, D.G. 1980. Sexual strategies in plants. I. An hypothesis of serial adjustment of maternal investment during one reproductive session. *New Phytologist* 86:69-80.
- LOBATO, J. 2004. Ameaça constante. *Ciência Hoje* 35:61.
- LOCATELLI, E.M. & MACHADO, I.C. 2004. Fenologia de espécies arbóreas de uma Mata Serrana (Brejo dos Cavalos) em Pernambuco, Nordeste do Brasil. *In* Brejos de Altitude: História Natural, Ecologia e Conservação (K.C. Porto, J.J. Cabral & M.Tabarelli, orgs.). MMA/PROBIO, Brasília, p.255-276.
- LOHMAN, D.J., ZANGERL, A.R. & BEREMBAUM, M.R. 1996. Impact of floral herbivory by parsnip webworm (Oecophoridae: *Depressaria pastinacella* Duponchel) on pollination and fitness of wild parsnip (Apiaceae: *Pastinaca sativa* L.). *American Midland Naturalist* 136:407-412.
- LOMBELLO, R.A. & FORNI-MARTINS, E.R. 2003. Malpighiaceae: correlations between habit, fruit type and basic chromosome number. *Acta Botânica Brasílica* 17:171-178.
- LOVETT DOUST, J. & CAVERS, P.B. 1982. Biomass allocation in hermaphroditic flowers. *Canadian Journal of Botany* 60:2530-2534.
- LOWENBERG, G.J. 1994. Effects of floral herbivory on maternal reproduction in *Sanicula arctopoides* (Apiaceae). *Ecology* 75:359-369.
- LOWRY, O.H., ROSEBROUGH, N.F., FARR, A.L. & RANDALL, R.J. 1951. Protein measurement with the folin phenol reagent. *Journal of Biological Chemistry* 193:265-275.
- LUCAS, P.W., TURNER, I.M., DOMINY, N.J. & YAMASHITA, N. 2000. Mechanical defense to herbivory. *Annals of Botany* 86:913-920.
- MACHADO, I.C. 2002. Fores de óleo e abelhas coletoras de óleo floral: conceitos, distribuição e revisão. Apresentado no 5. Encontro sobre Abelhas, Ribeirão Preto, p.129-135.
- MALICKY, H. 1970. New aspects of the association between lycaenid larvae (Lycaenidae) and ants (Formicidae: Hymenoptera). *Journal of the Lepidopterists Society* 24:190-202.
- MAMEDE, M.C.H. 1993. Estudo comparativo de flores casmógamas, cleistógamas e de frutos de *Camarea affinis* St. Hill. (Malpighiaceae). *Acta Botânica Brasílica* 7:21-31.
- MANTOVANI, W. & MARTINS, F.R. 1993. Florística do cerrado da reserva ecológica de Mogi Guaçu, SP. *Acta Botânica Brasílica* 7:33-60.
- MANTOVANI, W. & MARTINS, F.R. 1988. Variações fenológicas das espécies do cerrado da Reserva Biológica de Mogi Guaçu, Estado de São Paulo. *Revista Brasílica Botânica* 11:101-112.



- MARINI-FILHO, O.J. & PARENTONI-MARTINS, R. 2000. Teoria de metapopulações. *Novos princípios na biologia da conservação*. *Ciência Hoje* 27:22-29.
- MARINONI, R.C., GANHO, N.G., MONNÉ, M.L. & MERMUDES, J.R.M. 2003. Hábitos alimentares em Coleoptera (Insecta). Holos Editora, Ribeirão Preto.
- MARQUIS, R.J. 1988. Phenological variation in the Neotropical understory shrub *Piper arieianum*: causes and consequences. *Ecology* 69:1552-1565.
- MARQUIS, R.J. 1992. Selective impacts of herbivores. *In Ecology and evolution of plant resistance* (R.S. Fritz & E.L. Simms, eds.). University of Chicago Press, Chicago. p.301-325.
- MARQUIS, R.J. & BRAKER, H.E. 1994. Plant-herbivore interactions: diversity, specificity, and impact. *In La Selva: Ecology and Natural History of a Neotropical Rain Forest* (L.A. McDade, K.S. Bawa, H.A. Hespenheide & G.S. Hartshorn, eds.). Chicago Press, Chicago, p.261-281.
- MARQUIS, R.J., MORAIS, H.C. & DINIZ, I.R. 2002. Interactions among cerrado plants and their herbivores: unique or typical? *In The Cerrados of Brazil: ecology and natural history of a Neotropical savanna* (P.S. Oliveira & R.J. Marquis, orgs.). Columbia University Press, New York. p. 306-328.
- MARQUIS, R.J. 2005. Impacts of herbivores on tropical plant diversity. *In Biotic interactions in the tropics: their role in the maintenance of species diversity* (D. Burslem, M. Pinard & S. Hartley ed.) Cambridge University Press. Cambridge. p328-346.
- MARTIN, P. & BATESON, P.F.R.S. 1994. *Measuring Behaviour, an introductory guide* (2<sup>nd</sup> ed.). Cambridge University Press, Cambridge.
- MAYR, E. 1977. *Populações, espécies e evolução*. Ed. Nacional/Ed. da Universidade de São Paulo, São Paulo.
- MENDONÇA, R.C., FELFILI, J.M., WALTER, B.M.T., SILVA-JÚNIOR, M.C., REZENDE, A.V., FILGUEIRAS, T.S. & NOGUEIRA, P.E. 1998. Flora vascular do cerrado. *In Cerrado: ambiente e flora* (S.M. Sano & S.P. Almeida). Ed. EMBRAPA, Brasília. p.289-556.
- MEYER, G.A. & ROOT, R.B. 1993. Effects of herbivorous insects and soil fertility on reproduction of goldenrod. *Ecology* 74:1117-1128.
- MICHENER, C.D. 1974. *The social behavior of the bees: a comparative study*. Harvard University Press, Cambridge.
- MICHENER, C.D. 2000. *The bees of the world*. The John Hopkins University Press, Baltimore.
- MITTERMEIER, R. A., MYERS, N., GIL, P. R. & MITTERMEIER C. G. 2002. Hotspots: Earth's biologically richest and most endangered terrestrial ecoregions. Cemex Conservation International.
- MONTEIRO, R.F.1990. Cryptic larval polychromatism in *Rekoa marius* Lucas and *R. palegon* Cramer (Lycaenidae: Theclinae). *Journal of Research on the Lepidoptera* 29:77-84.

- MOOG, J., SAW, L.G., HASHIM, R. & MASCHWITZ, U. 2005. The triple alliance: how a plant-ant, living in an ant-plant, acquires the third partner, a scale insect. *Insectes Sociaux* 52:169-176.
- MOONEY, H.A. The Carbon Balance of Plants. *Annual Review of Ecology and Systematics* 3:315-346
- MORELLATO, L.P.C. & HADDAD, C.F.B. 2000. Introduction: the brazilian atlantic forest. *Biotropica* 23:786-792.
- MORELLATO, L.P.C., RODRIGUES, R.R., LEITÃO FIHO, H.F. & JOLY, C.A. 1989. Estudo comparativo da fenologia de espécies arbóreas de floresta de altitude e floresta mesófila semidecídua na Serra do Japi, Jundiá, São Paulo. *Revista Brasileira de Botânica* 12:85-98.
- MORELLATO, L.P.C., TALORA, D.C., TAKAHASI, A., BENCKE, C.C., ROMERA, E.C. & ZIPPARRO, V.B. 2000. Phenology of atlantic rain forest trees: a comparative study. *Biotropica* 32:811-823.
- MORELLATO, L.P.C., RODRIGUES, R.R., LEITÃO-FILHO, H.F. & JOLY, C.A. 1989. Estudo comparativo da fenologia de espécies arbóreas de floresta de altitude e floresta mesófila semidecídua na Serra do Japi, Jundiá, São Paulo. *Revista Brasileira de Botânica* 12:85-98.
- MOTHERSHEAD, K. & MARQUIS, R.B. 2000. Fitness impacts of herbivory through indirect effects on plant-pollinator interactions in *Oenothera macrocarpa*. *Ecology* 81:30-40.
- MOTTA, P.E.F., CURI, N. & FRANSMEIER, D.P. 2002. Relation of soils and geomorphic surfaces in the Brazilian Cerrado. *In The Cerrados of Brazil: Ecology and Natural History of a Neotropical Savanna* (P.S. Oliveira & R.J. Marquis, eds.). Columbia University Press, New York, p.13-32.
- MUNHOZ, C.B.R. & FELFILI, J.M. 2005. Fenologia do extrato herbáceo-subarbusivo de uma comunidade de campo sujo na fazenda Água Limpa no Distrito Federal, Brasil. *Acta Botânica Brasílica* 19:979-988.
- MURAWSKI, D.A. & HAMRICK, J.L. 1992a. The mating system of *Cavanillesia plantanifolia* under extremes of flowering-tree density: a test of predictions. *Biotropica* 24:99-101.
- MURAWSKI, D.A. & HAMRICK, J.L. 1992b. Mating system and phenology of *Ceiba pentandra* (Bombacaceae) in Central Panama. *Journal of Heredity* 83:401-404.
- MUTIKAINEN, P. & DELPH, L.F. 1996. Effects of herbivory on male reproductive success in plants. *Oikos* 75:353-358.
- MYERS, N., MITTERMELER, R.A., MITTERMELER, C.G., FONSECA, G.A.B. & KENT, J. 2000. Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature* 403:853-858.

- NASON, J.D., ALDRICH, P.R. & HAMRICK, J.L. 1997. Dispersal and the dynamics of genetic structure in fragmented tropical tree populations. *In* Tropical forest remnants: ecology, management, and conservation of fragmented communities (W. F. Laurance & R. U. Bierregaard Jr., eds.). University of Chicago Press, Chicago, p.30-320.
- NESS, J.H. 2003. *Catalpa bignonioides* alters extrafloral nectar production after herbivory and attracts ant bodyguards. *Oecologia* 134:210-218.
- NEWSTRON, L. E., FRANKIE, G. W. & BAKER, H. G. 1994. A new classification for plant phenology based on flower patterns in lowland tropical rain forest trees at La Selva, Costa Rica. *Biotropica* 26:141-159.
- NIKLAS, K.J. 1997. The evolutionary biology of Plants. University of Chicago Press, Chicago.
- OKI, Y. 2005. Interações entre larvas de lepidóptera e as espécies de Malpighiaceae em dois fragmentos de cerrado do estado de São Paulo. Tese de doutorado, Universidade de São Paulo, Ribeirão Preto.
- OLIVEIRA, P.E. & GIBBS, P.E. 1994. Pollination biology and breeding systems of six *Vochysia* species (Vochysiaceae) in Central Brazil. *Journal of Tropical Ecology* 10:509-522.
- OLIVEIRA, P.E. & GIBBS, P.E. 2000. Reproductive biology of woody plants in a cerrado community of central Brazil. *Flora* 195:311-329.
- OLIVEIRA, P.E. & SAZIMA, M. 1990. Pollination biology of two species of *Kielmeyera* (Guttifera) from Brazilian cerrado vegetation. *Plant Systematics and Evolution* 172:35-49.
- OLIVEIRA, P.E. 1991. The pollination and reproductive biology of a cerrado woody community in Brazil. Thesis of Doctor, University of St. Andrews, St. Andrews.
- OLIVEIRA, P.E. 1998. Reproductive biology, evolution and taxonomy of Vochysiaceae in Central Brazil. *In* Reproductive Biology (S.J. Owens & P.J. Rudaall, eds.). p.381-393.
- OLIVEIRA, P.E., GIBBS, P.E., BARBOSA, A.A. & TALAVERA, S. 1992. Contrasting breeding systems in two *Eriotheca* (Bombacaceae) species of Brazilian cerrados. *Plant Systematics and Evolution* 179:207-219.
- OLIVEIRA, P.E.A.M. & MOREIRA, A.G. 1992. Anemocoria em espécies de cerrado e mata de galeria de Brasília, DF. *Revista Brasileira de Botânica* 15:163-174.
- OLIVEIRA, P.E.A.M. 1994. Aspectos da reprodução de plantas de cerrado e conservação. *Boletim do Herbário Ezechias Paulo Heringer* 1:34-45.
- OLIVEIRA, P.E.A.M. & GIBBS, P.E. 2002. Pollination and reproductive biology in cerrado plant communities. *In* The Cerrados of Brazil: Ecology and Natural History of a Neotropical Savanna (P.S. Oliveira & R.J Marquis, eds.). Columbia University Press, New York, p. 329-347.
- OLIVEIRA, P.S., FREITAS, A.V.L. & Del-Claro K. 2002. Ant foraging on plant foliage: contrasting effects on the behavioral ecology of insect herbivores. *In* The Cerrados of Brazil: ecology

- and natural history of a Neotropical savanna (P.S. Oliveira & R.J. Marquis, orgs.). Columbia University Press, New York. p. 287-305.
- OLIVEIRA, P.S. & FREITAS, A.V.L. 2004. Ant-plant-herbivore interactions in the neotropical cerrado savanna. *Naturwissenschaften* 91:557-570.
- OLIVEIRA, P.S. & DEL-CLARO, K. 2005. Multitrophic interactions in a neotropical savanna: Ant-hemipteran systems, associated insect herbivores, and a host plant. *In* Biotic Interactions in the Tropics (D.F.R.P. Burslem, M.A. Pinard & S.E. Hartley, eds). Cambridge University Press, Cambridge.
- OLIVEIRA, P.S. & MARQUIS, R. 2002. The cerrados from Brazil: ecology and natural history of a tropical Savanna. Columbia University Press, New York.
- OLIVEIRA, P.S. 1997. The ecological function of extrafloral nectaries: herbivore deterrence by visiting ants and reproductive output in *Caryocar brasiliense* (Caryocaraceae). *Functional Ecology* 11:323-330.
- OLIVEIRA-FILHO, A.T. & RATTER, J.A. 2002. Vegetation physiognomies and woody flora of the cerrado biome. *In* The Cerrados of Brazil: Ecology and Natural History of a Neotropical Savanna (P.S. Oliveira & R.J. Marquis, eds.). Columbia University Press, New York, p.91-120.
- OPLER, P.A., FRANKIE, G.W. & BAKER, H.G. 1976. Rainfall as a factor in the release, timing, and synchronization of anthesis by tropical trees and shrubs. *Journal of Biogeography* 3:231-236.
- OSSIPOV, V., HUKKIOJA, E., OSSIPOVA, S., HNHIMÄKI, S. & PIHLAJA, K. 2001. Phenolic and phenolic-related factors as determinants of suitability of mountain birch leaves to an herbivorous insect. *Biochemical Systematics and Ecology* 29:223-240.
- PALEARI, L.M. 2004. Introdução. *In* Flora e Fauna, um dossiê ambiental (W. Uieda & L.M. Paleari, orgs.). Editora UNESP, Botucatu.
- PANDA, N. & KHUSH, G.S. 1995. Host plant resistance to insects. Cab International, Wallingford.
- PAULINO NETO, H.F. & TEIXEIRA, R.C. 2006. Florivory and sex ratio in *Annona dioica* St. Hil. (Annonaceae) in the Pantanal at Nhecolândia, southwestern Brazil. *Acta Botânica Brasílica* 20:405-409.
- PAULINO-NETO, H.F. & OLIVEIRA, P.E.A.M. 2006. As anonáceas e os besouros. *Ciência Hoje* 38:59-61.
- PEDRO, S.R.M. & CAMARGO, J.M.F. 1991. Interactions on floral resources between the Africanized honey bee *Apis mellifera* L and the native bee community (Hymenoptera: Apoidea) in a natural "cerrado" ecosystem in southeast Brazil. *Apidologie* 22:397-415.
- PEDRO, S.R.M. 1994. Interações entre abelhas e flores em uma área de cerrado no NE do estado de São Paulo: abelhas coletoras de óleo (Hymenoptera: Apoidea: Apidae). Apresentado

- no 1. Encontro sobre Abelhas. Universidade de São Paulo, Ribeirão Preto, p.243-255.
- PELLMYR, O. & THOMPSON, J.N. 1996. Sources of variation in pollinator contribution within a guild: the effects of plant and pollinator factors. *Oecologia* 107:595-604.
- PENTEADO-DIAS, A.M. 2000. A fauna de Braconidae (Hymenoptera) da Estação Ecológica de Jataí (Luiz Antônio, SP, Brasil). *In* Estação Ecológica de Lataí (J.E. Santos & J.S.R. Pires, eds.). Editora Rima p.755-764.
- PEREIRA, B.A.S. 1993. Plantas nativas do cerrado pastadas por bovinos na região geo-econômica do Distrito Federal. Apresentado no 1. Congresso Brasileiro de Pastagens Nativas, Olinda, PE.
- PILSON, D. & DECKER, K.L. 2002. Compensation for herbivory in wild sunflower: response to simulated damage by the head-clipping weevil. *Ecology* 83:3097-3107.
- PILSON, D. 2000. Herbivory and natural selection on flowering phenology in wild sunflower, *Helianthus annuus*. *Oecologia* 122:72-82.
- PINHEIRO-MACHADO, C., ALVES-DOS-SANTOS, I., IMPERATRIZ-FONSECA, V.L., KLEINERT, A.M.P. & SILVEIRA, F.A. 2006. Brazilian bee surveys: state of knowledge, conservation and sustainable use. *In* Pollinating bees, the conservation link between agriculture and nature (P.G. Kevan & V.L. Imperatriz-Fonseca, orgs.). MMA, Brasília, p.125-141.
- PLEASANTS, J.M. & CHAPLIN, S.J. 1983. Nectar production rates of *Asclepias quadrifolia*: causes and consequences of individual variation. *Oecologia* 59:232-238.
- PRICE, P.W., DINIZ, I.R., MORAIS, H.C. & MARQUES, E.S.A. 1995. The abundance of insect herbivore species in the tropics: the local richness of rare species. *Biotropica* 27:468-478.
- PRICE, P.W., BOUTON, C.E., GROSS, P., MCPHERON, B.A., THOMPSON, J.N. & WEIS, A.E. 1980. Interactions among three tropic levels: Influence of plants on interactions between insect herbivores and natural enemies. *Annual Review of Ecology and Systematics* 11:41-65.
- PRIMACK, R.B. & RODRIGUES, E. 2001. *Biologia da Conservação*. Londrina.
- PRIMACK, R.B. 1985. Patterns of flowering phenology in communities, population individuals, and single flowers. *In* Population structure of vegetation (J. White, ed.). Junk, Dordrecht. p.571-593.
- PRIMACK, R.B. 1987. Relationships among flowers, fruits, and seeds. *Annual Review of Ecology and Systematics* 18:409-30.
- PROCTOR, M., YEO, P. & LACK, A. 1996. *The natural history of pollination*. Harper Collins,
- QUESADA, M., BOLLMAN, K. & STEPHENSON, A.G. 1995. Leaf damage decreases pollen production and hinders pollen performance in *Cucurbita texana*. *Ecology* 76:437-443.
- RAMALHO, M. & SILVA, M. 2002a. Flora oleífera e sua guilda de abelhas em uma comunidade de restinga tropical. *Sitientibus Serie Ciências Biológicas* 2:34-43.

- RAMALHO, M. & SILVA, M. 2002b. Relação centridini-flora oleífera: influência sobre a diversidade em uma comunidade tropical. Apresentado no 5. Encontro sobre Abelhas, Ribeirão Preto, p.122-127.
- RATHCKE, B. & LACEY, E.P. 1985. Phenological patterns of terrestrial plants. *Annual Review of Ecology and Systematics* 16:179-214.
- RATTER, J.A., RIBEIRO, J.F. & BRIDGEWATER, S. 1997. The Brazilian cerrado vegetation and threats to its biodiversity. *Annals of Botany* 80:223-230.
- RAW, A., BOAVENTURA, M.C. & FREITAS, G.S. 2006. The diversity of a bee fauna: the species of the cerrados of central Brazil. 321 p. *In* Pollinating Bees, the Conservation link Between Agriculture and Nature (P.G. Kevan & V.L. Imperatriz-Fonseca, orgs.). MMA, Brasília.
- RÊGO, M.M. & ALBUQUERQUE, P.M.C. 1989. Comportamento das abelhas visitantes de Murici, *Byrsonima crassifolia* (L.) Kunth, Malpighiaceae. *Boletim do Museu Paraense Emílio Goeldi, Série Zoológica* 5:179-193.
- REGO, M.M.C., ALBUQUERQUE, P.M.C., RAMOS, M.C. & CARREIRA, L.M. Aspectos da nidificação de *Centris flavifrons* (Friese) (Hymenoptera: Apidae, Centridini), um dos principais polinizadores do Murici (*Byrsonima crassiflora* L. Kunth, Malpighiaceae), no Maranhão. *Neotropical Entomology* 35:579-587.
- RESENDE, I.L.M., ARAÚJO, G.M., OLIVEIRA, A.P.A., OLIVEIRA, A.P. & ÁVILA, R.S., Jr. 2004. A comunidade vegetal e as características abióticas de um campo de murundu em Uberlândia, MG. *Acta Botânica Brasílica* 18:9-17.
- REU, W.F., Jr & DEL-CLARO, K. 2005. Natural history and biology of *Chlamisus minax* Lacordaire (Chrysomelidae: Chlamisinae). *Neotropical Entomology* 34:357-362.
- REZENDE, A.A. & RANGA, N.T. 2005. Lianas da Estação Ecológica do Noroeste Paulista, São José do Rio Preto/Mirassol, SP, Brasil. *Acta Botânica Brasílica* 19:273-279.
- RIBA-HERNANDEZ, P. & STONER, K. E. 2005. Massive destruction of *Symphonia globulifera* (Clusiaceae) flowers by Central America spider monkeys (*Ateles geoffroyi*). *Biotropica* 37:274-278.
- RIBEIRO, J.F. & CASTRO, L.H.R. 1986. Método quantitativo para avaliar características fenológicas de árvores. *Revista Brasileira de Botânica* 9:7-11.
- RIBEIRO, J.F., SANO, S.M., MACEDO, J. & SILVA, J.A. 1983. Os principais tipos fisionômicos da vegetação da região dos cerrados. EMBRAPA/CPAC, Planaltina. (Boletim de Pesquisa 21).
- RICKLEFS, R.E. 1996. A economia da natureza – um livro texto em ecologia básica (3ª ed.). Guanabara Koogan, Rio de Janeiro.
- RITZEROW, H. 1908. Über Baú und Befruchtung kleistogamer Blüten. *Flora Regensburg* 98:163-212.

- RIZZINI, C.T. 1963 b. Nota prévia sobre a divisão fitogeográfica do Brasil. *Revista Brasileira de Geografia* 25:3-64.
- RIZZINI, C.T. 1963a. A flora do cerrado, análise florística das savanas centrais. *In* IV Simpósio sobre o Cerrado (M. G. Ferri ed.). Editora Universidade de São Paulo, São Paulo.
- ROCHA, C.F.D. 2006. *Biologia da Conservação: Essências*. Editora Rima, 588p.
- ROMERO, G.Q. & VASCONCELOS-NETO, J. 2004. Beneficial effects of flower-dwelling predators on their host plant. *Ecology* 85:446-457.
- ROSA, R., LIMA, S.C. & ASSUNÇÃO, W.L. 1991. Abordagem preliminar das condições climáticas de Uberlândia, MG. *Sociedade e Natureza* 3:91-108.
- SALOMÃO, A.T., MARTINS, L.F., RIBEIRO, R.S. & ROMERO, G.K. 2006. Effects of patch size and floral herbivory on seed set in *Trichogoniopsis adenantha* (Asteraceae) in Southeastern Brazil. *Biotropica* 38:272-275.
- SAMACH, A. & COUPLAND, G. 2000. Time measurement and the control of flowering in plants. *BioEssays* 22:38-47.
- SANO, S.M. & ALMEIDA, S.P. 1998. Cerrado: ambiente e flora. CPAC- EMBRAPA, Planaltina.
- SAPORETTI, A.W., Jr., MEIRA, J.A.A.N. & ALMADO, R. 2003. Fitossociologia de sub-bosque em talhão de *Eucalyptus grandis* W. Hill ex Maiden no município de Bom Despacho, MG. *Árvore* 27:905-910.
- SARAIVA, L.C., CESAR, O. & MONTEIRO, R. 1988. Biologia da polinização e sistemas de reprodução de *Styrax camporum* Pohl e *S. ferrugineus* Nees et Mart. (Styrac.). *Revista Brasileira de Botânica* 11:71-80.
- SCARIOT, A. & SEVILHA, A.C. 2003. Desmatamento e fragmentação do cerrado: destruição das florestas estacionais e a conservação da biodiversidade. *In* *Ecossistemas brasileiros: manejo e conservação* (V. Claudino-Sales, org.). Expressão Gráfica e Editora, p.163-170.
- SCHAIK, C.P., TERBORG, J.W. & WRIGHT, S.J. 1993. The phenology of tropical forests: adaptative significance and consequences for primary consumers. *Annual Review of Ecology and Systematics* 24:353-377.
- SCHEMSKE, D.W. & HORVITZ, C.C. 1988. Plant-animal interactions and fruit production in a Neotropical herb: a path analysis. *Ecology* 69:1128-1137.
- SCHEMSKE, D.W. 1980. The evolutionary significance of extrafloral nectar production by *Costus woodsonii* (Zingiberaceae): An experimental analysis of ant protection *Journal of Ecology* 68:959-967.
- SCHEMSKE, D.W. 1984. Population structure and local selection in *Impatiens pallida* (balsaminaceae), a selfing annual. *Evolution* 38:817-32.
- SCHIAVINI, I. & ARAÚJO, G.M. 1989. Considerações sobre a vegetação da Reserva Ecológica do Panga (Uberlândia). *Sociedade e Natureza* 1:61-66.

- SCHLICHTING, C. D. 1986. The evolution of phenotypic plasticity in plants. *Annual Review of Ecology and Systematics* 17:667-93.
- SCHLINDWEIN, C. 2000. A importância de abelhas especializadas na polinização de plantas nativas e conservação do meio ambiente. *Anais do Encontro sobre Abelhas* 4:131-141.
- SCHMITZ, O. J. & SOKOL-HESSNER, L. 2002. Linearity in the aggregate effects of multiple predators in a food web. *Ecology Letters* 5:168-172.
- SCHMITZ, O.J., KRIVAN, V. & OVADIA, O. 2004. Trophic cascades: the primacy of trait-mediated indirect interactions. *Ecology Letters* 7:153-163.
- SIGRIST, M. R. & 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-GOTSBERGER, I. & GOTSBERTGER, G. 1988. A polinização das plantas do cerrado. *Revista Brasileira de Biologia* 48:651-663.
- SILVA, D.M.S., HAY, J.D. & MORAES, H.C. 1996. Sucesso reprodutivo de *Byrsonima crassa* (Malpighiaceae) após uma queimada em um cerrado de Brasília- DF. Apresentado no Simpósio Impacto das Queimadas sobre os Ecossistemas e Mudanças Globais e 3. Congresso de Ecologia do Brasil, Brasília, p.122-127.
- SILVA-FILHO, P.V. 1992. Plantas do cerrado produtoras de matéria tintorial. *Informe Agropecuário* 16:28-32.
- SIMPSON, B.B. & NEFF, J.L. 1981. Floral rewards: alternatives to pollen and nectar. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 68:301-322.
- SIQUEIRA, D.S., PEREIRA, A.S., AQUINO-NETO, F.R., CABRAL, J.A., FERREIRA, C.A.C., SIMONEIT, B.R.T. & ELIAS, V.O. 2003. Determinação de compostos de massa molecular alta em folhas de plantas da Amazônia. *Química Nova* 26:633-640.
- SIQUEIRA, J.A. & MACHADO, I. C. 2004. Síndromes de Polinização de uma comunidade de Bromeliaceae e Biologia Floral de *Vriesea psittacina* (Hooker) Lidley (Bromeliaceae) em Brejo dos Cavalos, Caruaru, Pernambuco. *In Brejos de Altitude: História Natural, Ecologia e Conservação* (K. Porto, J. Cabral & M. Tabarelli, orgs.). Brasília: Ministério do Meio Ambiente/Probio/CNPq, p.277-284.
- SOLLINS, P., SANCHO, F.M., MATA, R.CH. & SANFORD, R.L. Jr. 1994. Soils and soil process research. *In La Selva: ecology and natural history of a neotropical rain forest* (L.A. McDade, K.S. Bawa, H.A. Hespenheide & G.S. Hartshorn, eds.). The University of Chicago Press, Chicago, p.34-53
- SORENSEN, T. 1972. A method of establishing groups of equal amplitude in plant society based on similarity of species content. *In Ecologia* (E.P. Odun, ed.). (3.ed.). Interamericana, México.



- STANTON, M.L. & PRESTON, R.E. 1988. Ecological consequences and phenotypic correlates of petal size variation in wild radish, *Raphanus sativus* (Brassicaceae). *American Journal of Botany* 75:528-539.
- STEBBINS, G.L. 1970. A teoria sintética da evolução e seu desenvolvimento. As fontes da variabilidade. *In* Processos de Evolução Orgânica (G.L. Stebbins). Edusp, São Paulo.
- STEINER, K.E. & WHITEHEAD, V.B. 1991a. Oil flowers and oil bees: further evidence for pollination adaptation. *Evolution* 45:1493-1501.
- STEINER, K.E. & WHITEHEAD, V.B. 1991b. Resin collection and the pollination of *Dalechampia capensis* (Euphorbiaceae) by *Pachyanthidium cordatum* (Hymenoptera: Megachilidae) in South Africa. *Journal of the Entomological Society of South Africa* 54:67-72.
- STEPHENSON, A.G. 1981. Flower and fruit abortion: proximate causes and ultimate functions. *Annual Review of Ecology and Systematics* 12:253-279.
- STEPHENSON, A.G. 1992. The regulation of maternal investment in plants. *In* Environmental physiology and ecology of fruits and seeds (C Marshall, ed.). Cambridge, University Press, p.151-171.
- STEVENSON, M.F. & RYLANDS, A.B. 1988. The marmosets, genus *Callithrix*. *In* Ecology and Behavior of Neotropical Primates (R.A. Mittermeier A.D Rylands, A. Coimbra-Filho & G.A. Fonseca, eds.). Littera Maciel, Contagem.
- STILES, F.G. 1985. Seasonal patterns and coevolution in the hummingbird-flower community of a Costa Rican subtropical forest. *Ornithological Monographs* 36:757-787.
- STRAUSS, S.Y. 1997. Floral characters link herbivores, pollinators, and plant fitness. *Ecology* 78:1640-1645.
- STRAUSS, S.Y., CONNER, J.K. & RUSH, S. 1996. Foliar herbivory affects floral characters and plant attractiveness to pollinators: implications for male and female plant fitness. *American Naturalist* 147:1098-1107.
- STRONG, D.R., Jr., LAWTON, J.H. & SOUTHWOOD, T.R.E. 1984. *Insects on plants: Community patterns and mechanisms*. Harvard University Press, Cambridge.
- TAYLOR, B.K. 1967. Storage and mobilization of nitrogen in fruit trees: a review. *Journal of the Australian Institute of Agricultural Science* 33:23-29.
- TAYLOR, D.W. & CREPET, W.L. 1987. Storage and mobilization of nitrogen in fruit trees *American Journal of Botany* 74:274-286.
- TEIXEIRA, L.A.G. & MACHADO, I.C. 2000. Sistema de polinização e reprodução de *Byrsonima sericea* DC (Malpighiaceae). *Acta Botânica Brasílica* 14:347-357.
- THOMPSON, J.N. & PELLMYR, O. 1991. Evolution of oviposition behavior and host preference in lepidoptera. *Annual Review of Entomology* 36:65-89.

- THOMPSON, J.N. 1988. Coevolution and alternative hypothesis on insect plant interactions. *Ecology* 69:893-895.
- THOMPSON, J.N. 1994. *The coevolutionary process*. The University of Chicago Press, Chicago.
- THOMPSON, J.N. 1996. Evolutionary ecology and the conservation of biodiversity. *Trends in Ecology & Evolution* 11:300-303.
- THOMPSON, J.N. 1999. The evolution of species interactions. *Science* 284: 2116-2118.
- THOMPSON, J.N. 2005. *The Geographic mosaic of coevolution*. The University of Chicago, London.
- TOREZAN-SILINGARDI, H.M. & DEL-CLARO, K. 1998. Behavior of visitors and reproductive biology of *Campomanesia pubescens* (Myrtaceae) in cerrado vegetation. *Ciência e Cultura* 50:281-284.
- TOREZAN-SILINGARDI, H.M. & OLIVEIRA, P.E.A.M. 2004. Phenology and reproductive ecology of *Myrcia rostrata* and *M. tomentosa* (Myrtaceae) in central Brazil. *Phyton* 44:23-43.
- VARANDA, E.M., BAROSELA, J.R., OKI, Y., PAIS, M.P. & CERRI, A. 2005. Defesas vegetais contra insetos folívoros. *In* O Cerrado Pé-de-gigante: Ecologia e Conservação – Parque estadual de Vassununga (V.R. Pivello & E.M. Varanda, orgs.). SMA, São Paulo. p.197-222.
- VASCONCELOS, S.F. 2006 Fenologia e síndromes de dispersão de espécies arbustivas e arbóreas ocorrentes em uma área de carrasco no planalto da Ibiapaba, Ceará. Dissertação de mestrado, Universidade Federal de Pernambuco, Recife.
- VESPRINI, J.L., GALETTO, L. & BERNARDELLO, G. 2003. The beneficial effect of ants on the reproductive success of *Dyckia floribunda* (Bromeliaceae), an extrafloral nectary plant. *Canadian Journal of Botany* 81:24-27.
- VIEIRA, C.C. 1944. Símios do Estado de São Paulo. Papéis Avulsos do Museu de Zoologia 1:1-31.
- VIEIRA, E.M., ANDRADE, I. & PRICE, P.W. 1996. Fire effects on a *Palicourea rigida* (Rubiaceae) gall midge: a test of the plant vigor hypothesis. *Biotropica* 28:210-217.
- VINSON, S.B., WILLIAMS, H.J., FRANKIE, G.W. & SHRUM, G. 1997. Floral lipid chemistry of *Byrsonima crassifolia* (Malpighiaceae) and a use of floral lipids by *Centris* bees (Hymenoptera, Apidae). *Biotropica* 29:76-83.
- VITALI, M.J. & MACHADO, V.L.L. 1994. Visitantes florais de *Murraya exotica* L. (Rutaceae). *Semina* 15:153-169.
- VOGEL, S. 1974. Ölblumen und ölsammelnde Bienen. *Tropische und Subtropische Pflanzenwelt* 7. Wiesbaden: Steiner.
- VOGEL, S. 1983. Ecophysiology of Zoophilic Pollination. *In* *Physiological Plant Ecology III* (O.L. Lange, P.S. Nobel, C.B. Osmond & H. Ziegler, eds.). Springer-Verlag, Berlin, (Encyclopedia of Plant Physiology, New Series, v. 12 C).

- VOGEL, S. 1990. History of the Malpighiaceae in the light of pollination ecology. *Memoirs of the New York Botanical Garden* 55:130-142.
- WARMING, E. 1908. Lagoa Santa. Imprensa Oficial do Estado de Minas Gerais, Belo Horizonte.
- WASER, N.M. 1983. The adaptative nature of floral traits: ideas and evidence. *In* *Pollination Biology* (L. Real, ed.). Academic Press, New York, p.242-286.
- WAY, M.J. 1963. Mutualism between ants and honeydew-producing Homoptera. *Annal Review of Entomology* 8:307-344.
- WEISS, M.R. 1995. Floral color change: a widespread functional convergence. *Americam Journal of Botany* 82:167-185.
- WESTERKAMP, C. 1987. Das Pollensammeln der sozialen Bienen in Bezug auf die Anpassungen der Blüten. Dissertation, Mainz.
- WILLIAMS, N.H. & WHITTEN, W.M. 1983. Orchid floral fragrances and male euglossine bees: Methods and advances in the last sesquidecade. *Biological Bulletin* 164:355-395.
- WING, S.L. & BOUCHER, L.D. 1998. Ecological aspects of the Cretaceous flowering plant radiation. *Annual Review of Earth and Planetary Sciences* 26:379-421.
- WYATT, R. 1983. Pollinator-plant interactions and the evolution of breeding systems. *In* *Pollination Biology* (L. Real, ed.). Academic Press, New York, p.51-96.
- YEOMANS, J.C. & BREMNER, J.M. 1988. A rapid and precise method for routine determination of organic carbon in soil. *Comm. Soil Science and Plant Analysis* 19:1461-1476.
- YOUNG, A., BOYLE, T. & BROWN, T. 1996. The population genetic consequences of habitat fragmentation for plants. *Trends in Ecology & Evolution* 11:413-418.
- ZANELLA, F.C.V. 2003. Abelhas da Estação ecológica de Seridó (Serra Negra do Norte, RN): aportes ao conhecimento da diversidade, abundância e distribuição ,espacial das espécies na caatinga. *In* *Apoidea Neotropica: Homenagem aos 90 anos de Jesus Santiago Moure* (G.A.R. Melo & I. Alves-dos-Santos). Editora UNESC, Criciúma, p. 231-240.
- ZIDKO, A. 2002. Coleópteros (Insecta) associados a estruturas rep´rodutivas de espécies florestais arbóreas nativas do estado de São Paulo. Dissertação de mestrado, Universidade de São Paulo, Piracicaba.
- ZORZETTO, R., FIORAVANTI, C. & FERRONI, M. 2003. A floresta renasce. *Pesquisa Fapesp* 91:48-53.
- ZUANAZZI, J.A.S., TREMEA, V., LIMBERGER, R.P., SOBRAL, M. & HENRIQUES, A.T. 2001. Alkaloids of Erythroxyllum (Erythroxyllaceae) species from southern Brazil. *Biochemical Systematics and Ecology* 29:819-825.

- ZWÖLFER, H. 1982. Patterns and driving forces in the evolution of plant-insect systems. Proceedings of the 5<sup>th</sup> International Symposium of Insect-Plant Relationships, Pudoc, Wageningen, p. 287-296.
- ZWÖLFER, H. 1979. Strategies and counterstrategies in insect populations systems competing for space and food in flower heads and plant galls. Fortschritte der Zoologie 25:331-353.