

Universidade Federal de Uberlândia

Instituto de Biologia

Programa de Pós Graduação em Ecologia e Conservação de Recursos Naturais

**Disponibilidade de recursos florais oferecidos por três
espécies de Malpighiaceae em um cerrado no sudeste
brasileiro: a relação com seus visitantes florais**

Gudryan Jackson Barônio

2013

Gudryan Jackson Barônio

Disponibilidade de recursos florais oferecidos por três espécies de Malpighiaceae em um cerrado no sudeste brasileiro: a relação com seus visitantes florais

Dissertação apresentada junto à Universidade Federal de Uberlândia, como parte das exigências para obtenção do título de Mestre em Ecologia e Conservação de Recursos Naturais.

Orientadora

Prof^a Dr^a Helena Maura Torezan Silingardi

Uberlândia

Fevereiro - 2013

Dados Internacionais de Catalogação na Publicação (CIP)

Sistema de Bibliotecas da UFU, MG, Brasil.

B266d Barônio, Gudryan Jackson, 1988-
2013 Disponibilidade de recursos florais oferecidos por três espécies de
Malpighiaceae em um cerrado no sudeste brasileiro : a
relação com seus visitantes florais / Gudryan Jackson Barônio. 2013.
33 f. : il.

Orientadora: Helena Maura Torezan Silingardi.
Dissertação (mestrado) - Universidade Federal de Uberlândia,
Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Conservação de Recursos
Naturais.

Inclui bibliografia.

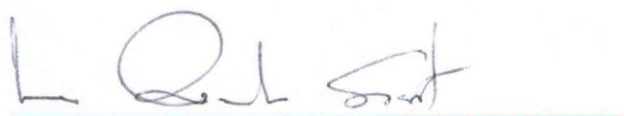
1. Ecologia - Teses. 2. Malpigiácea - Ecologia - Teses. 3.
Abelha - Teses. I. Silingardi, Helena Maura Torezan. II. Universidade
Federal de Uberlândia. Programa de Pós-Graduação em
Ecologia e Conservação de Recursos Naturais. III. Título.

CDU: 574

**Disponibilidade de recursos florais oferecidos por três espécies de Malpighiaceae
em um cerrado no sudeste brasileiro: a relação com seus visitantes florais**

Dissertação apresentada junto à Universidade
Federal de Uberlândia, como parte das
exigências para obtenção do título de Mestre em
Ecologia e Conservação de Recursos Naturais.

APROVADA em 22 de fevereiro de 2013



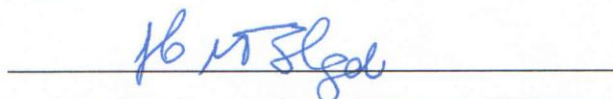
Prof^a Dr^a Maria Rosângela Sigríst – Universidade Federal de Mato Grosso do Sul



Prof^a Dr^a Cecília Lomônaco de Paula – Universidade Federal de Uberlândia



Prof^a Dr^o Kleber Del Claro – Universidade Federal de Uberlândia (Suplente)



Prof^a Dr^a Helena Maura Torezan Silingardi
Universidade Federal de Uberlândia (Orientadora)

Uberlândia

Fevereiro - 2013

“De todos os insectos os Hymenopteros dos quaes as abelhas fazem parte, merecem o maximo interesse por causa da grande actividade e até intelligência que desenvolvem. Com o primeiro raio de sol nós vemos esses bichinhos diligentes pegar no seu serviço, crear as condições mais favoráveis para a sua progeneritura, e sem descanso continuar no seu trabalho até que os crepúsculos impedem para este dia a actividade delles”.

Curt Schrottky – *Ensaio sobre As Abelhas Solitárias*, 1902.

Agradecimentos

- Em primeiro e especial lugar gostaria de agradecer minha Mãe, pois ela sim é uma boa mãe. Sempre me acompanhou de perto, mesmo estando a quilômetros de distância.
- Agradeço a minha jovem flor, Mariana e toda a sua família pelo longo e excelente apoio durante os últimos anos. Isso foi bastante importante.
- Também devo sinceros agradecimentos à Prof^a Maura, minha orientadora que por mais dois anos aguenta minhas amolações, mas desde a primeira conversa me acolheu muito bem.
- Agradeço também ao Prof^o Kleber Del Claro, quem me recepcionou na UFU e tem me dado muito apoio.
- Agradeço, com grande importância, ao Dr. Fernando Silveira (UFMG), ao Msc. José Eustáquio dos Santos Júnior (UFMG), ao Dr. Antônio José Camilo de Aguiar (UNB) à Dra. Solange Cristina Augusto (UFU) e à Msc. Laíce Souza Rabelo (UFU) pela ajuda na identificação dos visitantes florais.
- Reconheço também a participação, relevo a importância e agradeço ao INBIO e ao Programa de Pós Graduação em Ecologia e Conservação de Recursos Naturais, pelas oportunidades de aprendizado, pelo apoio e por tudo que compartilhamos nos últimos dois anos.
- Agradeço também à CAPES, pela concessão da bolsa.

Índice

Resumo	2
Abstract.....	3
Introdução.....	4
Material e métodos	6
Área de estudo -----	6
Espécies vegetais -----	7
Fenologia da floração -----	8
Caracterização quantitativa e qualitativa de óleo e pólen-----	8
Visitantes florais -----	10
Análise estatísticas -----	11
Resultados	12
Floração e oferta de recursos-----	12
Características e estimativas dos recursos florais -----	13
Visitantes florais -----	15
Discussão.....	21
Conclusões.....	27
Referências bibliográficas	28

Resumo

Barônio G.J. 2012. Disponibilidade de recursos florais oferecidos por três espécies de Malpighiaceae em um cerrado no sudeste brasileiro: a relação com seus visitantes florais. 34p.

Diversas famílias botânicas disponibilizam óleo floral, entre elas Malpighiaceae, bastante conhecida por suas variadas interações biológicas que ocorrem principalmente graças às glândulas produtoras de óleo ou elaióforos, localizadas na base das sépalas. Além do óleo floral, o pólen das flores de Malpighiaceae também é um recurso bastante encontrado em ninhos de abelhas de grande porte. Dessa forma, esta família é indispensável para a manutenção e sobrevivência da guilda de abelhas coletoras de óleo floral na região Neotropical. Tendo em vista a importância ecológica das Malpighiaceae dada sua estreita ligação com abelhas coletoras de óleo, e considerando que a capacidade suporte de tais plantas pode fornecer um parâmetro de qualidade de hábitat para essas abelhas, investigamos a importância dos recursos florais dessa família na interação com as abelhas e quais as semelhanças na fauna de abelhas visitantes de cada espécie vegetal. Para este estudo foram escolhidas três espécies de Malpighiaceae abundantes em uma reserva de Cerrado no sudeste brasileiro, *Banisteriopsis campestris*, *B. malifolia* e *Peixotoa tomentosa*. Registramos os visitantes florais e seus comportamentos, quantificamos e qualificamos o volume de óleo floral e quantificamos a massa de pólen disponibilizado pelas flores das três espécies. A disponibilidade dos recursos varia tanto qualitativa como quantitativamente entre as espécies. Registramos 31 espécies de visitantes com comportamentos distintos entre as espécies de Malpighiaceae, demonstrando que a maior efetividade de polinização está condicionada às abelhas de grande porte devido ao seu comportamento apropriado ao transporte polínico. A diferença na composição da fauna de abelhas associadas entre as espécies vegetais indica possível variação sazonal, haja vista que as diferentes floradas tiveram sobreposição parcial. As maiores sobreposições de espécies visitantes ocorreram entre *B. campestris* e *B. malifolia* e entre *B. malifolia* e *P. tomentosa*. A diferença na quantidade e qualidade do óleo floral e quantidade de pólen entre as espécies é proposta como explicação para a diferente atratividade e/ou falta de especificidade de abelhas coletoras de óleo.

Palavras-chave: Abelhas, Centridini, comportamento dos visitantes florais, compostos químicos, disponibilidade de recursos, óleo floral.

Abstract

Barônio G.J. 2012. Floral resource availability of three Malpighiaceae species in a Brazilian savanna: a relation with their floral visitors. 34p.

Eleven botanical families provide floral oil, one of these is Malpighiaceae. This family is well known for its varied biological interactions, many of them are due to the oil-producing glands called elaiophores, located at the base of the sepals. Besides the oil, flowers also offer pollen and both are usually found in nests of large bees. Thus, this family is essential for the maintenance and survival of the guild of floral oil collecting bees in the Neotropical region. Considering the ecological importance of Malpighiaceae, given its close links with oil collecting bees, and considering that the carrying capacity of such plants can provide a measure of habitat quality for these bees, we decided to investigate the importance of floral resources for these interactions and observed the similarities in the bee fauna in each species. For this study we selected three abundant species in a savanna reserve in southeastern Brazil, *Banisteriopsis campestris*, *B. malifolia* and *Peixotoa tomentosa*. Flower visitors and their behavior were recorded and, in addition, the quantification and qualification of floral oil and the quantification of pollen were investigated. The resource availability varies both qualitatively and quantitatively between species. We recorded 31 visitors' species with different behavior among them and also between the Malpighiaceae species, demonstrating that more effective pollination is caused by larger bees as a consequence of proper behavior and visitation time. Differences in the composition of floral visitors between plant species indicate seasonal variation in bee fauna, considering that the flowering of three species had partial overlap. The major species overlaps occur between visitors of *B. campestris* and *B. malifolia* and between *B. malifolia* and *P. tomentosa*. Differences in quantity and quality of floral oil between species are proposed as an explanation for the diverse attractiveness and/or lack of specificity of oil-collecting bees, where there are many bees species collecting the resources.

Key-words: Bees, Centridini, chemical compounds, floral oil, floral visitors behavior, resource availability.

Disponibilidade de recursos florais oferecidos por três espécies de Malpighiaceae em um cerrado no sudeste brasileiro: a relação com seus visitantes florais

Barônio, G. J.^{1, 2}; Haleem, M. A.^{3, 4}; Marsaioli, A. J.⁴; Torezan-Silingardi, H. M.^{2*}

¹ Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Conservação de Recursos Naturais

² Instituto de Biologia, Universidade Federal de Uberlândia, Minas Gerais, Brasil

³ Programa de Pós-Graduação em Química

⁴ Instituto de Química, Universidade Estadual de Campinas, São Paulo, Brasil

* torezan@inbio.ufu.br

Introdução

Os sistemas de atração e recompensas florais das angiospermas são estudados constantemente a fim de entender quais são os recursos e como eles são disponibilizados aos visitantes florais (Simpson e Neff 1981; Williams e Kremen 2007; Jersákova et al. 2012). As principais recompensas florais são pólen e néctar, porém, outros recursos também podem ser obtidos, como óleos, resinas e partes florais (Simpson e Neff 1981). Dos diferentes tipos de recompensas, destaca-se o óleo floral, encontrado em onze famílias de angiospermas que o produzem e disponibilizam aos visitantes florais: Curcubitaceae, Iridaceae, Krameriaceae, Malpighiaceae, Orchidaceae, Myrsinaceae, Calceolariaceae, Plantaginaceae, Solanaceae, Scrophulariaceae e Stilbaceae (Buchmann 1987; Vogel e Coccuci 1995; Alves-dos-Santos et al. 2007; Renner e Schaefer 2010), as quais apresentam síndrome de polinização específica (Vogel 1974, 1988; Fenster et al. 2004) e particularmente bastante conhecida em Malpighiaceae (Vogel 1990). Malpighiaceae apresenta árvores, arbustos, ervas e trepadeiras, predominantemente nas áreas tropicais, com 71 gêneros e cerca de 1250 espécies (Lombello e Forni-Martins 2003), destacando-se na savana brasileira (Cerrado) pela relativa abundância e ampla distribuição (Mamede et al. 2012). No Brasil existem 44 gêneros com aproximadamente 528 espécies distribuídas em diferentes formações vegetais (Mamede et al. 2012), onde são uma importante fonte de óleo e pólen aos visitantes florais (Sazima e Sazima 1989; Sigris e Sazima 2004; Costa et al. 2006).

A família possui uma gama de interações amplamente variada, apresentando diversos aspectos ecológicos interessantes, seja como planta hospedeira em interações com formigas e besouros ou ainda no importante papel na disponibilidade de recursos aos visitantes florais (Cappellari et al. 2011; Rosa e Ramalho 2011; Alves-Silva et al. 2012). Também há variações no tipo de fruto, pólen e número cromossômico de suas espécies (Lombello e Forni-Martins 2002; Souto e Oliveira 2008; Araujo et al. 2010). Apesar disso, as flores de Malpighiaceae apresentam

uma uniformidade estrutural e a grande maioria das espécies possui glândulas de óleo características, os elaióforos, distribuídos aos pares na base das sépalas (Anderson 1979).

As espécies de Malpighiaceae apresentam floração sequencial, já observada em diversas áreas, como na mata semidecídua na região sudeste (Sigrist e Sazima 2004), em área de restinga (Costa et al. 2006) e recentemente no Cerrado (Alves-Silva et al., *no prelo*; Aoki et al., *no prelo*; Torezan-Silingardi e Varanda *no prelo*). A floração sequencial permite que sejam disponibilizados recursos ao longo do ano, que funcionam como importante fator para a manutenção e sobrevivência de larvas das abelhas (Buchmann 1987; Vinson et al. 1997; Alves-dos-Santos et al. 2007), porém, esses recursos podem variar quanto a sua disponibilidade e qualidade (Buchmann 1987).

Em *Stigmaphyllon paralias* A. Juss., por exemplo, não há variação na quantidade de óleo por flor, mas sim uma variação na quantidade de glândulas por flor e na produção de óleo por glândulas entre plantas com flores de 8 ou 10 glândulas (Carvalho et al. 2005). Mesmo que a quantidade do óleo produzido por flor não tenha variado de acordo com a morfologia floral em diferentes indivíduos da população estudada, diferentes ofertas de recurso entre as espécies podem influenciar na visitação às flores. Essa diferença na disponibilidade de recursos poderá resultar em mudanças no sucesso reprodutivo de cada espécie vegetal, em especial nas com grande dependência do polinizador (Sazima e Sazima 1989; Vogel 1990; Teixeira e Machado 2000).

A família Malpighiaceae é indispensável para a manutenção e sobrevivência da guilda de abelhas coletoras de óleo floral na região neotropical (Simberloff 1998), representada por membros das tribos Centridini, Tapinotaspidini, Tetrapedini e Meliponini (Anderson 1979). Espécies que auxiliam a manter ou sustentar a estrutura e a complexidade da comunidade ou ecossistema são ditas espécies-chave (Mills et al. 1993) e algumas delas pertencem às Malpighiaceae. Como exemplo, na Costa Rica, *Byrsonima crassifolia* (L.) Kunth foi considerada espécie-chave, pois o atraso e/ou redução na sua floração promoveu declínio de abelhas dos gêneros *Centris* e *Epicharis* (Frankie et al. 1989; Frankie et al. 2005).

Embora o óleo floral seja o recurso que caracteriza a família Malpighiaceae (Vogel 1974, 1990), a coleta de pólen também é constante nas flores (Dórea et al. 2000; Rabelo et al. 2012). Estes dois recursos são de grande importância para a guilda de abelhas visitantes, uma vez que a mistura de ambos forma a massa utilizada para preencher células de cria e alimentar as larvas de muitas abelhas (Vogel 1974; Simpson e Neff 1981; Vinson et al. 1997) devido ao alto valor energético do óleo, em média duas vezes mais que dos açúcares presentes no néctar, e valor proteico do pólen (Buchmann 1987; Vogel 1989). A caracterização qualitativa e quantitativa dos óleos florais utilizados pelas abelhas coletoras de óleo é uma importante ferramenta para o entendimento do papel do óleo floral sobre a história natural das abelhas da tribo Centridini (Alves-dos-Santos et al. 2007).

Tendo em vista a importância ecológica da família Malpighiaceae dada sua estreita ligação com abelhas coletoras de óleo (Vogel 1974, 1989, 1990; Alves-dos-Santos et al. 2007) e considerando que a capacidade suporte de tais plantas pode fornecer um parâmetro de qualidade de habitat para essas abelhas (Ramalho e Silva 2002; Rosa e Ramalho 2011), elencamos as seguintes questões específicas:

(I) Qual é a disponibilidade quantitativa e qualitativa de recursos florais ofertados por três espécies de Malpighiaceae ao longo do ano?

(II) Há diferença na fauna de visitantes entre as espécies de Malpighiaceae? Há sobreposição e exclusividade de espécies visitantes?

(III) As características comportamentais das visitas às flores diferem entre as espécies de Malpighiaceae?

Assim, investigamos a importância dos recursos florais das Malpighiaceae na interação com as abelhas e quais as semelhanças na fauna de abelhas visitantes de cada espécie vegetal.

Material e métodos

Área de estudo

A coleta de dados foi realizada de janeiro de 2011 a maio de 2012 na Reserva Ecológica do Clube de Caça e Pesca Itororó de Uberlândia (RECCPIU), localizada a 18° 59' S e 48° 18' O, com altitude média de 860 m e área total de aproximadamente 640 ha, ao sul do centro urbano do município de Uberlândia, Minas Gerais, Brasil. A vegetação da reserva pertence ao Bioma Cerrado e é composta por várias fitofisionomias de cerrado, como vereda, campo limpo, campo sujo, campo cerrado, cerrado sentido restrito e cerradão (Réu e Del-Claro 2005). O clima, segundo a classificação de (Köppen 1948) é tipo Aw/As caracterizado por duas estações bem definidas, inverno seco (maio a setembro) e verão chuvoso (outubro a abril). A pluviosidade média mensal varia entre 0 e 360 mm, e a temperatura média mensal entre 18 e 25,5 °C (Fig. 1) (dados obtidos no Laboratório de Climatologia e Recursos Hídricos, da Universidade Federal de Uberlândia). As espécies de Malpighiaceae ocorrem em toda a área da reserva, porém são mais abundantes na área de cerrado sentido restrito, que compõe a maior parte da reserva (Alves-Silva et al. 2012).

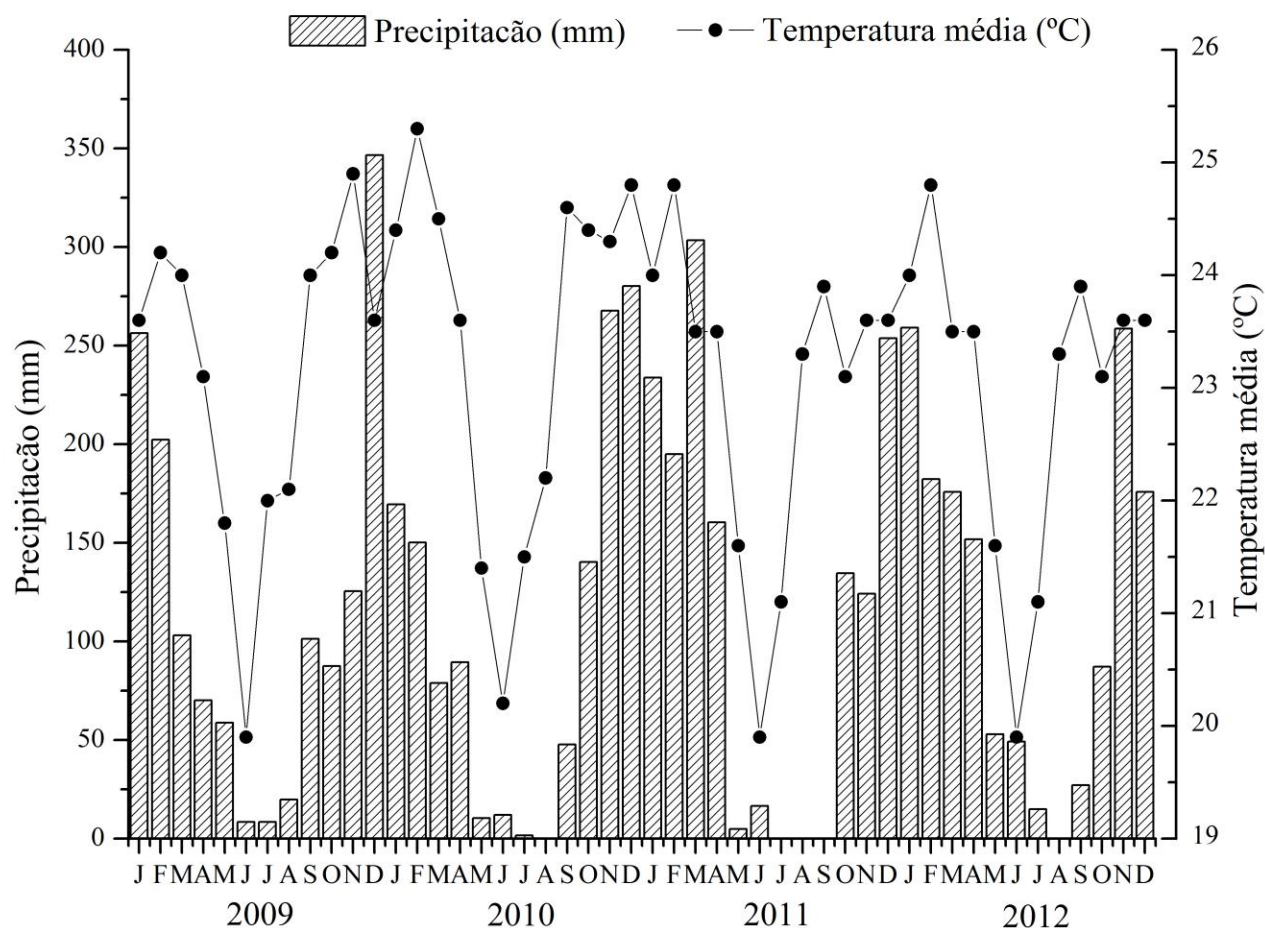


Figura 1. Climograma exibindo precipitação média mensal e temperatura média mensal em Uberlândia, MG. Note a existência de duas estações bem definidas: seca (maio a setembro) e chuvosa (outubro a abril).

Espécies vegetais

Foram utilizadas três espécies arbustivas: *Banisteriopsis campestris* (A. Juss.) Little, que apresenta flores de cor rosa com diâmetro entre 1,5 e 2 cm, e *B. malifolia* (Nees & Mart.) B. Gates, com flores variando de uma cor rosa intenso a rosa claro com flores um pouco maiores que *B. campestris*, com cerca de 2,5 cm de diâmetro, ambas com distribuição abrangendo grande parte do território brasileiro. A terceira espécie é *Peixotoa tomentosa* A. Juss., que atualmente é considerada endêmica do estado de Minas Gerais (Mamede et al. 2012), possui flores grandes, com até 3cm de diâmetro, e cor amarela intensa. As espécies foram escolhidas por apresentarem porte arbustivo e maior tamanho floral se comparadas com outras espécies da família presentes na área, além disso, são abundantes no local de estudo (Alves-Silva 2011).

Fenologia da floração

Para o estudo da fenologia reprodutiva foram observados mensalmente os eventos de abertura das flores (floração). A intensidade de cada evento fenológico foi estimada visualmente para 30 indivíduos de cada espécie em quatro níveis: 0- evento ausente, 1- evento com baixa intensidade (presente de 1 a 25% nos ramos), 2- evento com intensidade média (26 a 75%), 3- evento com alta intensidade (76 a 100%) (Torezan-Silingardi 2007 adaptado de Fournier 1974; Ribeiro e Castro 1986). Os dados fenológicos também permitem inferir sobre a proporção de indivíduos que florescem a cada ano na população.

Caracterização quantitativa e qualitativa de óleo e pólen

Em cada espécie, foram utilizados somente botões florais em pré-antese e previamente ensacados com tecido tipo Voal (Buchmann 1987; Sazima e Sazima 1989) para quantificarmos o número de elaióforos por flor nas populações ($n=200$, distribuídas igualmente em 20 arbustos), a massa de pólen disponível por flor ($n=15$, uma flor por arbusto) e o volume de óleo por flor ($n=45$, distribuídas igualmente em 15 arbustos), estas duas últimas apenas em flores com oito elaióforos. Quantificamos as inflorescências por planta em 10 indivíduos por espécie e os botões florais de uma inflorescência de tamanho médio de cada indivíduo ($n=10$ inflorescências, sendo uma em cada indivíduo). Estas quantificações foram realizadas em plantas que não participavam da amostragem fenológica de modo a não interferir na observação da fenologia.

O volume de óleo por flor foi quantificado através do volume cilíndrico ocupado pelo óleo floral em microcapilares com capacidade de $1\mu\text{L}$ ($\varnothing \sim 0,14\text{mm}$). Para estimar o volume médio por elaióforo (r) dividimos o valor obtido na flor por oito, correspondente ao número de elaióforos. O óleo foi coletado pela fricção superficial do tubo capilar sobre a cutícula dos elaióforos (Fig. 2) (Buchmann 1987), de forma a simular o comportamento das abelhas. Para quantificação da massa de pólen de todas as anteras de cada flor foi usada balança de precisão ($\pm 0,0001\text{ g}$), onde todo o pólen retirado das anteras foi pesado e posteriormente foi calculada a média de acordo com o número de anteras. Decidiu-se quantificar a massa de pólen disponibilizada por flor já que seu volume ou quantidade em grãos de pólen é uma medida particularmente relacionada com cada espécie de abelha que coleta esse recurso, uma vez que há compressão do recurso pelas abelhas durante a coleta (Silveira 1991; Müller et al. 2006). Para estimar a densidade das três espécies foram marcadas aleatoriamente 100 parcelas de 100 m^2 ($10 \times 10\text{m}$) ao longo da estrada que atravessa a reserva e foram quantificados todos os arbustos de *B. campestris*, *B. malifolia* e *P. tomentosa* presentes dentro dessas parcelas.

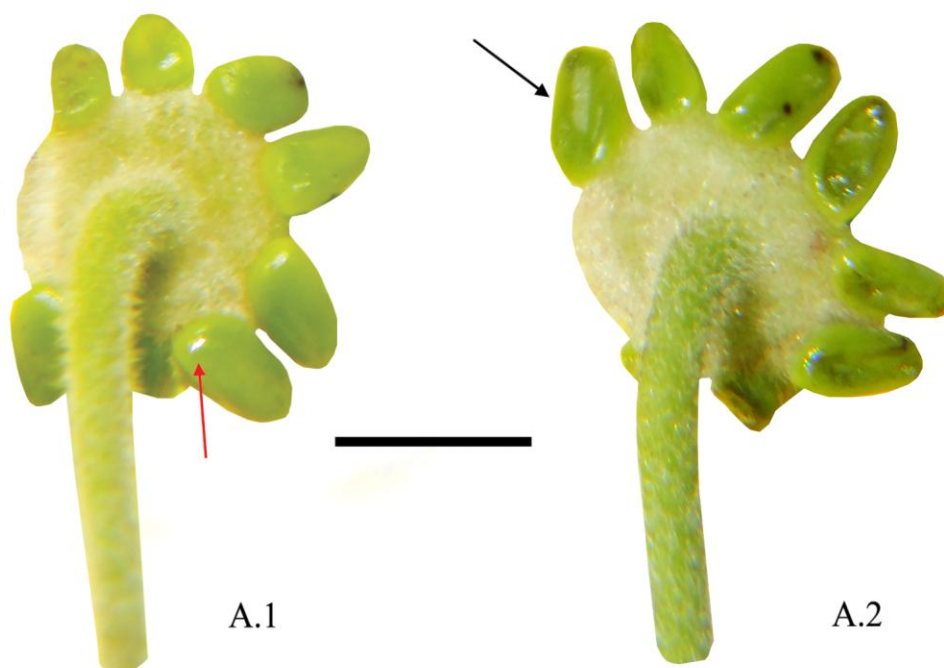


Figura 2. Aspecto físico dos elaióforos de *P. tomentosa* (A) durante a pré (1) e pós (2) coleta do óleo por fricção do tubo microcapilar. Nota-se que a presença do óleo mantém a cutícula dos elaióforos intumescida, lisa e brilhante (seta vermelha) e que há uma rápida alteração da superfície cuticular logo após a coleta do óleo (seta preta). A barra preta corresponde a 5 mm.

A quantidade estimada dos recursos florais disponibilizados em um hectare durante a florada de cada espécie (R_{ha}), assim como em um dia de florada em média, foi calculada pela fórmula:

$$R_{ha} = N_{\%indF} * D_m * N_{inf} * N_B * R_f$$

Onde:

$N_{\%indF}$ é a proporção de indivíduos da população que floresceram,

D_m é a densidade média de indivíduos por hectare,

N_{inf} é o nº médio de inflorescência por indivíduo,

N_B é o nº médio de botões florais por inflorescência,

R_f é o recurso médio por flor, ou seja volume de óleo ou massa de pólen.

O valor R_f para o recurso óleo ($\mu\text{L} \cdot \text{ha}^{-1}$) foi calculado através da fórmula $N_e * r$, sendo N_e a média ponderada do números de elaióforos por flor, onde foram utilizadas as proporções das classes de elaióforos totais por flor, e r o volume médio de óleo por elaióforo em cada espécie. O valor R_f para o recurso pólen ($\text{mg} \cdot \text{ha}^{-1}$) foi a média do recurso estimado por flor, uma vez que o número de estames é constante para as espécies observadas.

Para caracterizar qualitativamente o óleo disponibilizado, foram isolados 200 elaióforos de flores ensacadas em pré-antese, de cada espécie e o óleo floral foi extraído por imersão dos

elaióforos em acetato de etila (4 mL) por cinco minutos. Em seguida, foi feita análise por cromatografia em camada delgada para investigar a presença de ácidos carboxílicos (Reis et al. 2007; Cappellari et al. 2011). As amostras foram filtradas e o solvente foi evaporado sob fluxo de nitrogênio resultando no óleo floral bruto. A esta alíquota foram adicionados 2 mL de éter etílico e cinco gotas de diazometano (reagente para metilar ácidos). Essa solução recebeu acetato de etila a fim de obter uma concentração de 2mg de óleo floral bruto por mililitro de solução. Foi retirado 2 µL dessa solução e injetado no aparelho de análise de cromatografia gasosa acoplado ao espectrômetro de massas (CG-EM) Agilent 5973/6890, equipado com uma coluna DB-5 (30m x 0,25mm x 0,25 µm). O gradiente de temperatura da coluna foi de 150 – 300°C a 4°C.min⁻¹. As análises foram realizadas com temperatura do injetor em 200 °C. As amostras foram preparadas em acetato de etila (1 mg.mL⁻¹) e injetadas (1 µL) no cromatógrafo, com divisão de fluxo (modo *Split* 10:1). O gás Hélio foi utilizado com o fase móvel, com fluxo de 1 mL.min⁻¹ (Reis et al. 2007; Cappellari et al. 2011) A identificação dos compostos foi feita com base nos resultados obtidos por Haleem et al. (*no prelo*).

Visitantes florais

Os visitantes florais foram observados sempre a partir da segunda semana de floração, durante períodos de 25 minutos consecutivos, com intervalos de cinco minutos, entre as 07:00h e as 17:00h horas. Em cada período de observação um novo arbusto foi investigado até a soma de 30 horas de observação por espécie, totalizando 60 plantas de cada espécie. Durante cada período de observação foram anotados: (1) a duração da visita total na planta, (2) a duração da visita na primeira flor, (3) o número de flores visitadas e (4) os recursos coletados ativa e passivamente na primeira flor visitada.

As visitas foram caracterizadas em três classes de coleta de recurso: (P) pólen somente, (O) óleo somente ou (OP) óleo e pólen concomitantemente. O visitante foi considerado polinizador quando apresentou comportamento e morfologia adequados para tocar anteras e estigmas durante a visita, pois assim haveria uma grande possibilidade dele receber pólen no corpo e depois depositar os grãos na superfície do estigma. Os animais que obtiveram recurso sem realizar polinização foram considerados apenas pilhadores (Vásquez e Simberloff 2002). O índice de efetividade dos visitantes florais foi considerado como a proporção de visitas nas quais o visitante tocou ambas as estruturas reprodutivas da flor, ou seja, anteras e estigmas (Vásquez e Simberloff 2002). Para cada espécie vegetal foi calculado o índice de constância de seus visitantes florais, dado por: $C = p / N$, onde p: é o número de visitas com uma determinada espécie de visitante, e N: é o número total de visitas observadas (Dajoz 1983).

As coletas dos visitantes foram justificadas pela licença 27207-3 para atividades com finalidade científica do Sistema de Autorização e Informação em Biodiversidade (SISBIO -

<http://www.icmbio.gov.br/sisbio>). Os visitantes coletados foram identificados com base na coleção entomológica e nos respectivos especialistas do Laboratório de Ecologia e Comportamento de Abelhas (LECA-UFU) e do Laboratório de Sistemática de Abelhas (LSA-UFMG). Os espécimes foram depositados nas coleções entomológicas do LAS-UFMG e do laboratório de ecologia comportamental e interações (LECI-UFU).

Análise estatísticas

A sazonalidade dos dados fenológicos foi testada com o teste de Rayleigh, no qual um valor de p menor que 0.05 indica que os dados não tem distribuição uniforme, apresentando determinada sazonalidade de acordo com o valor r (concentração em torno da média). Para testar se houve diferença estatística significativa entre as proporções de flores com quantidades variadas de elaióforos entre as espécies vegetais foi usado o teste qui-quadrado. As diferenças no número de inflorescências por indivíduo, número de botões por inflorescências, volume de óleo, massa de pólen, entre as três espécies foram testadas com análise de variância de um fator (espécie), seguida de comparações múltiplas através de teste Tukey. As diferenças no tempo de visita à flor e à planta e número de flores visitadas por planta entre as três espécies e os principais grupos de visitantes (Augochlorini foi excluída desta análise devido à baixa abundância) foram testadas com análise de variância não paramétrica (Kruskal-Wallis), seguidas de comparações múltiplas através de teste de Dunn. Apenas para verificar diferenças na densidade de indivíduos utilizamos uma análise de variância em blocos (blocos, $p=0,189$). Devido à não homogeneidade de variâncias entre os grupos (espécies) as variáveis densidade de indivíduos por planta e número de botões por inflorescência foram transformadas em $\log_{10}+1$ e raiz quadrada, respectivamente (Underwood 1997). Todos os valores médios apresentados adiante no texto são seguidos de média \pm erro padrão.

Após uma uniformização dos dados, as dissimilaridades entre as três espécies foram calculadas quantitativamente através do índice de Bray-Curtis e representadas em duas dimensões através de uma ordenação NMDS (*Non-Metric Multidimensional Scaling*) através do pacote *Vegan* do software R.. As diferenças, tanto qualitativas como quantitativas, na composição de espécies de visitantes florais entre as três espécies de Malpighiaceae foram testadas por análise de variância baseada em permutações ($n=9999$) de matrizes de distância (PERMANOVA) (Anderson 2001). As comparações múltiplas foram realizadas através do mesmo procedimento estatístico, porém com correções de Bonferroni (Zar 2010).

Resultados

Floração e oferta de recursos

As três espécies apresentaram floradas sazonais, sequenciais e com sobreposição parcial, com valores de concentração altos ($r > 0,5$) e significativos ($p < 0.001$). *B. campestris* teve 51,61% dos indivíduos florescendo em quatro meses, de dezembro a março, com pico da floração em janeiro quando 35,48% dos indivíduos apresentaram flores, até o mínimo de 3,22% em março. *B. malifolia* teve 58,1% dos indivíduos florescendo ao longo de quatro meses, de março a junho, variando a proporção de indivíduos em floração de 6,45 a 32,25%, no entanto somente nos três últimos meses foi observado mais de 15% dos indivíduos com flores, com pico em maio. *P. tomentosa* teve apenas 18,91% dos indivíduos florindo ao longo de cinco meses, de abril a agosto, apresentando mais arbustos floridos em junho (pico, 16%) e julho e menores em abril e agosto (Fig. 3).

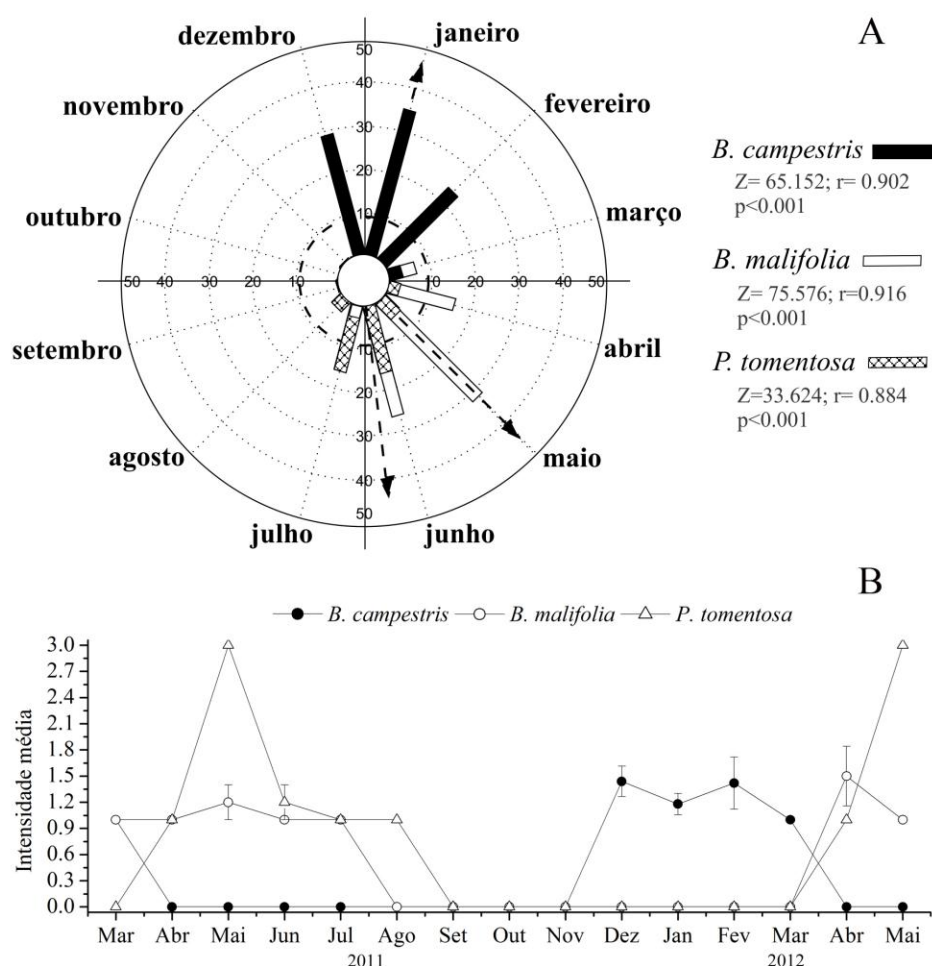


Figura 3. Floração ao longo do tempo. (A) Proporção de indivíduos com flores ao longo dos eventos de floradas e (B) variação da intensidade de floração média da população em *Banisteriopsis malifolia*, *B. campestris* e *Peixotoa tomentosa* em uma área de cerrado sentido restrito no sudeste brasileiro.

Características e estimativas dos recursos florais

O volume médio de óleo e a massa de pólen disponibilizados em cada flor diferiu entre as espécies, assim como a densidade dos arbustos, a quantidade de inflorescências por planta e de botões florais por inflorescência (Tab. 1). A espécie com maior disponibilidade de pólen por flor foi *B. malifolia*, que também apresentou a maior disponibilidade total de recursos aos visitantes florais, pois produziu e disponibilizou em média 85,73 mL de óleo e 318,81 gramas de pólen em cada hectare de cerrado sentido restrito. *Banisteriopsis campestris* e *P. tomentosa* tiveram menores quantidades, com 12,7% (10,92 mL.ha⁻¹) e 0,7 % (0,63 mL.ha⁻¹) de óleo e 9,6 % (30,57 g.ha⁻¹) e 0,33 % (1,06 g.ha⁻¹) de pólen, dos recursos disponibilizados por *B. malifolia*, respectivamente.

Tabela 1. Características relacionadas à quantificação de recursos florais de *Banisteriopsis campestris*, *B. malifolia* e *Peixotoa tomentosa* no cerrado sentido restrito da RECCPIU, em Uberlândia, MG, Brasil. Os valores representam: N- número de amostras, média \pm erro padrão e os respectivos valores estatísticos (*F*, *df* e *p*).

	N	<i>B. campestris</i>	<i>B. malifolia</i>	<i>P. tomentosa</i>	<i>F</i>	<i>df</i>	<i>P</i>
Volume de óleo (µl/flor)	45	0,479 \pm 0,034 ^a	0,565 \pm 0,024 ^a	0,964 \pm 0,053 ^b	44,224	2, 132	<0,001
Massa de pólen (mg/flor)	15	1,34 \pm 0,107 ^a	2,1 \pm 0,143 ^b	1,63 \pm 0,152 ^a	7,886	2, 42	0,001
Densidade (ind/100m ²)	100	1,29 \pm 0,2 ^b	4,02 \pm 0,42 ^a	1,27 \pm 0,21 ^a	37,94	2, 297	<0,001
Inflorescências por planta	20	4,7 \pm 0,48 ^a	6,0 \pm 0,6 ^b	2,58 \pm 0,44 ^a	5,321	2, 57	0,008
Botões por inflorescências	20	72,9 \pm 7,15 ^a	108,4 \pm 10,02 ^a	9,5 \pm 2,77 ^b	114,279	2, 57	<0,001

As quantidades de elaióforos nas populações diferiram para *P. tomentosa* ($\chi^2= 188.0$; gl=3; $p<0,001$) e *B. malifolia* ($\chi^2= 545.02$; gl=5; $p<0,001$). Em *B. campestris* não houve variação, foram encontradas apenas flores com oito glândulas. Em *B. malifolia* e *P. tomentosa* as flores com oito glândulas foram as mais abundantes, com 75% e 66% respectivamente. *B. malifolia* também apresentou flores com 5 (4%), 6 (3%), 7 (8,5%), 9 (4,5%) e 10 (5%) glândulas de óleo, e a espécie teve em média 7,88 elaióforos por flor. *P. tomentosa* apresentou flores com 5, 6 e 7 glândulas com proporções de 3%, 14% e 17%, respectivamente na população, e a espécie teve em média 7,56 elaióforos por flor.

A partir da observação dos cromatogramas (Fig. 4) é possível inferir que há variação na composição dos óleos florais entre as três espécies analisadas, principalmente em relação aos gêneros. O gênero *Banisteriopsis* caracterizou-se por predominância de ácidos graxos com substituintes acetoxi nas posições 3 e 9, enquanto que em *P. tomentosa* observamos a presença predominante de diacil-gliceróis com o ácido graxo na posição 2 e o grupo acetil na posição 1 (Tab. 2) (Reis et al. 2003; Dumri et al. 2008). Entre o perfil cromatográfico do óleo floral metilado de *B. campestris* e *B. malifolia* (Fig. 4), três compostos se repetiram, com tempos de retenção: 38,1 (74,4 %), 35,1 (6,6 %) e 41,6 (10,8 %) minutos (Tab. 2). Em *B. campestris* são somados outros quatro compostos, majoritariamente o mesmo composto encontrado em *B. malifolia* (pico 1, R_t = 38,1). *P. tomentosa* apresentou em seu óleo floral sete compostos principais, sendo que apenas o composto 7 é também encontrado em *B. campestris*. Este composto apresenta abundância relativa de aproximadamente 70 % em *P. tomentosa* e em baixa abundância (< 20 %) em *B. campestris* (Fig. 4).

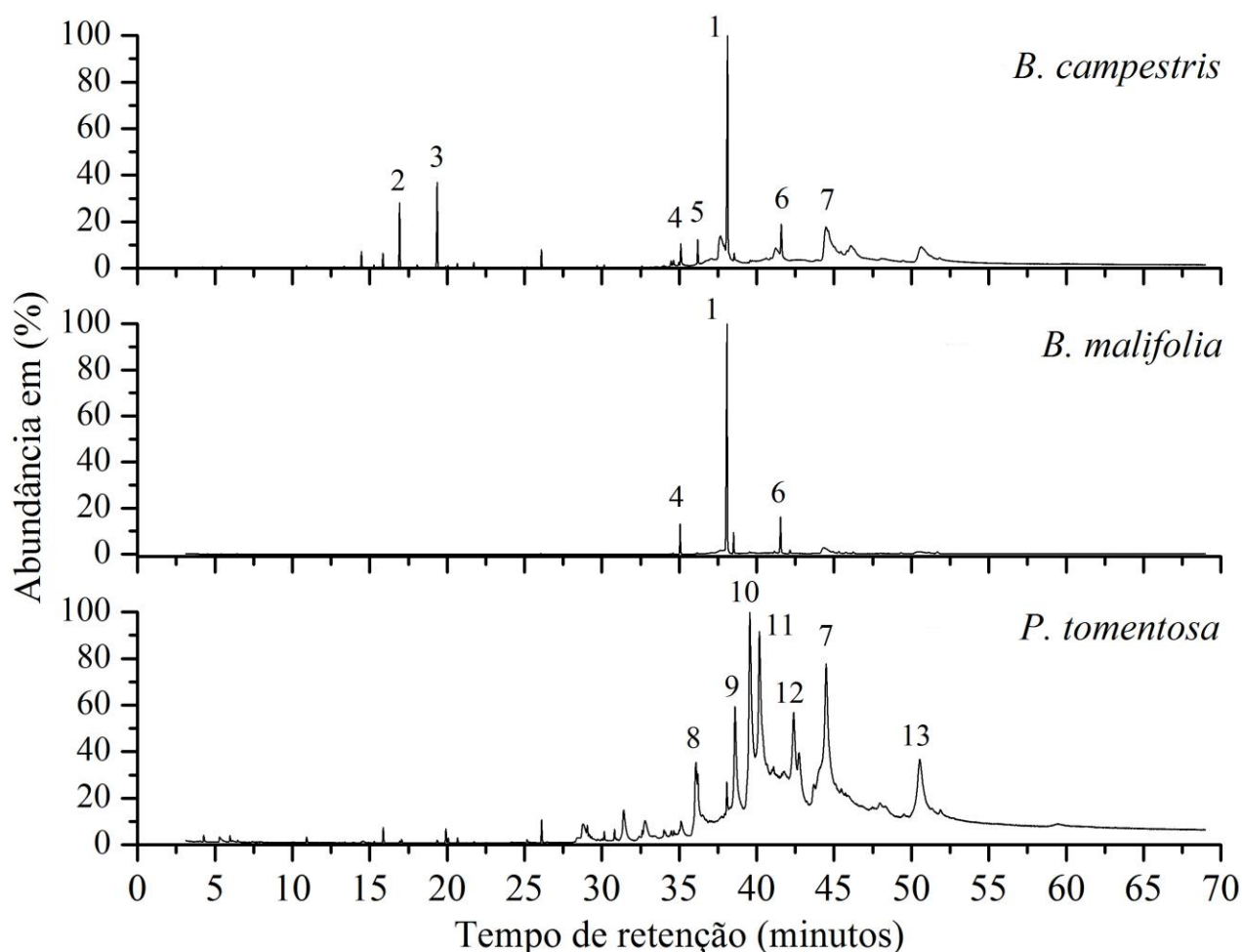


Figura 4. Cromatogramas de íons dos extratos brutos dos óleos florais das espécies *Banisteriopsis campestris*, *B. malifolia* e *Peixotoa tomentosa*. Os picos numerados são apresentados na tabela 2.

Tabela 2. Principais compostos detectados por CG-EM em *Banisteriopsis campestris*, *B. malifolia*, e *Peixotoa tomentosa* e seus respectivos tempos de retenção e abundâncias relativas.

Tempo de retenção (min)	Código do composto	Abundância (% de 2 µL)		
		<i>Banisteriopsis campestris</i>	<i>Banisteriopsis malifolia</i>	<i>Peixotoa tomentosa</i>
38.1	1	63.2	74.4	-
16.9	2	8.9	-	-
19.3	3	13.2	-	-
35.1	4	3.2	6.6	-
36.2	5	3.4	-	-
41.6	6	2.2	10.8	-
44.5	7	1.1	-	29.4
36.1	8	-	-	0.5
38.6	9	-	-	9.8
39.5	10	-	-	22.5
40.1	11	-	-	22.5
42.4	12	-	-	5.9
50.5	13	-	-	9.3

Visitantes florais

Foram registradas 31 espécies de insetos distribuídos em 15 gêneros pertencentes às famílias Apidae e Syrphidae (Tab. 3). Enquanto 14 espécies foram consideradas somente polinizadoras (Tab. 3), outras 17 atuaram apenas pilhando os recursos disponíveis sendo: seis pilhadoras de pólen, oito pilhadoras de óleo e outras duas espécies que exibiram ambos os comportamentos. Apenas duas espécies, *Paratrigona lineata* e *Trigona spinipes*, foram encontradas nas três espécies de Malpighiaceae. As duas espécies mais abundantes foram *Tetrapedia curvitaris* Friese, 1899 e *Trigona spinipes* Fabricius, 1793, representando 17.5% e 10.3% dos indivíduos coletados nas três espécies vegetais, respectivamente.

Banisteriopsis campestris apresentou o maior número de espécies visitantes florais, seguida por *B. malifolia* e *P. tomentosa*. Em *B. campestris* as visitas de *T. curvitaris* e *T. spinipes* exibiram comportamentos distintos das visitas dessas mesmas abelhas em *B. malifolia* e *P. tomentosa*. Embora não constantemente (Tab. 3), tanto *T. curvitaris* como *T. spinipes* coletaram pólen ativamente de *B. campestris* por aproximadamente dois minutos, nos quais as abelhas pousavam sobre a flor, apoiavam-se sobre os estames ou pétalas com as pernas traseiras e medianas e tocavam os estames e estigmas com as pernas dianteiras.

Tabela 3. Índice de constância dos visitantes florais em *Banisteriopsis campestris* (Bc), *B. malifolia* (Bm) e *Peixotoa tomentosa* (Pt) no cerrado sentido restrito na RECCPIU em Uberlândia, MG, Brasil. (P)- coletora de pólen, (O)- coletora de óleo e (OP)- coletora de óleo e pólen. Na classe de coleta de recurso: *- indicam comportamento pilhador, **- indicam comportamento pilhador e polinizador e ausência de legenda indica somente comportamento polinizador.

Visitantes floral	Tribo	Código	Classe de coleta			Índice de constância (%)			Índice de efetividade		
			<i>Bc</i>	<i>Bm</i>	<i>Pt</i>	<i>Bc</i>	<i>Bm</i>	<i>Pt</i>	<i>Bc</i>	<i>Bm</i>	<i>Pt</i>
APIDAE											
<i>Centris collaris</i>	Centridini	21	-	O/P	O/P	-	17.7	11.1	-	1	1
<i>Centris dentata</i>	Centridini	26	-	O/P	-	-	5.88	-	-	1	-
<i>Centris dorsata</i>	Centridini	24	-	O/P	O/P	-	11.8	11.1	-	1	1
<i>Centris fuscata</i>	Centridini	20	-	O/P	O/P	-	17.7	11.1	-	1	1
<i>Centris machadoi</i>	Centridini	31	-	-	O/P	-	-	11.1	-	-	1
<i>Centris scopipes</i>	Centridini	22	-	O/P	O/P	-	11.8	11.1	-	1	1
<i>Centris sponsa</i>	Centridini	25	-	-	O/P	-	-	5.88	-	-	1
<i>Centris varia</i>	Centridini	23	-	O/P	-	-	5.88	-	-	1	-
<i>Epicharis analis</i>	Centridini	13	O/P	-	-	12.5	-	-	1	-	-
<i>Epicharis bicolor</i>	Centridini	12	O/P	-	-	8.33	-	-	1	-	-
<i>Epicharis flava</i>	Centridini	11	O/P	O/P	-	16.7	11.8	-	1	1	-
<i>Epicharis iheringi</i>	Centridini	14	O/P	-	-	4.17	-	-	1	-	-
<i>Paratrigona lineata</i>	Meliponini	16	P*	P*	P*	12.5	5.88	11.1	0	0	0
<i>Trigona spinipes</i>	Meliponini	2	O*, O/P*, P**	O/P*	O*	20.8	5.88	22.2	0.43	0	0
<i>Trigonisca</i> sp.	Meliponini	15	P*	-	-	4.17	-	-	0	-	-
<i>Monoeca</i> sp.	Tapinotaspidini	17	P	P	-	4.17	5.88	-	1	1	-
<i>Lophopedia pygmaea</i>	Tapinotaspidini	27	-	O/P	-	-	5.88	-	-	1	-
<i>Monoeca</i> aff <i>brasiliensis</i>	Tapinotaspidini	4	O*	O/P	-	8.33	5.88	-	0	1	-
<i>Paratetrapedia</i> sp.1	Tapinotaspidini	6	O*	-	-	4.17	-	-	0	-	-
<i>Paratetrapedia</i> sp.2	Tapinotaspidini	7	O*	-	-	4.17	-	-	0	-	-

<i>Tropidopedia carinata</i>	Tapinotaspidini	9	O*	-	-	4.17	-	-	0	-	-
<i>Tropidopedia flavolineata</i>	Tapinotaspidini	3	O*	-	O*	12.5	-	22.2	0	-	0
<i>Tropidopedia microcarinata</i>	Tapinotaspidini	10	O*	-	-	4.17	-	-	0	-	-
<i>Tropidopedia punctifrons</i>	Tapinotaspidini	30	-	-	O*	-	-	11.1	-	-	0
<i>Tetrapedia curvitaris</i>	Tetrapedini	1	O*, O/P	O/P*	-	50	5.88	-	0.13	0	
<i>Tetrapedia diversipes</i>	Tetrapedini	5	O*	-	-	4.17	-	-	0	-	-
<i>Tetrapedia sp.</i>	Tetrapedini	8	O*	-	-	4.17	-	-	0	-	-
HALICTIDAE											
<i>Dialictus sp.</i>	Augochlorini	18	P*	-	-	4.17	-	-	0	-	-
SIRPHIDAE											
<i>Argentinomyia sp.</i>	Bacchini	29	-	P*	-	-	5.88	-	-	0	-
<i>Xanthandrus sp.</i>	Bacchini	19	P*	-	-	4.17	-	-	0	-	-
<i>Pseudodoros sp.</i>	Syrphini	28	-	P*	-	-	5.88	-	-	0	-

A maior riqueza de visitantes florais foi registrada em *B. campestris* onde foram observadas 19 espécies. Em *B. malifolia* e *P. tomentosa* foram registradas 15 e 10 espécies, respectivamente. A composição de visitantes florais (Fig. 6) diferiu entre as espécies de Malpighiaceae tanto quantitativamente (PERMANOVA: $F=2,056$; $p=0,0005$, Índice de Bray-Curtis) como qualitativamente (PERMANOVA: $F=2,164$; $p=0,0009$, Índice de Jaccard). As comparações múltiplas indicaram diferenças não significativas na composição de espécies de visitantes somente entre *P. tomentosa* e *B. malifolia* (Tab. 5).

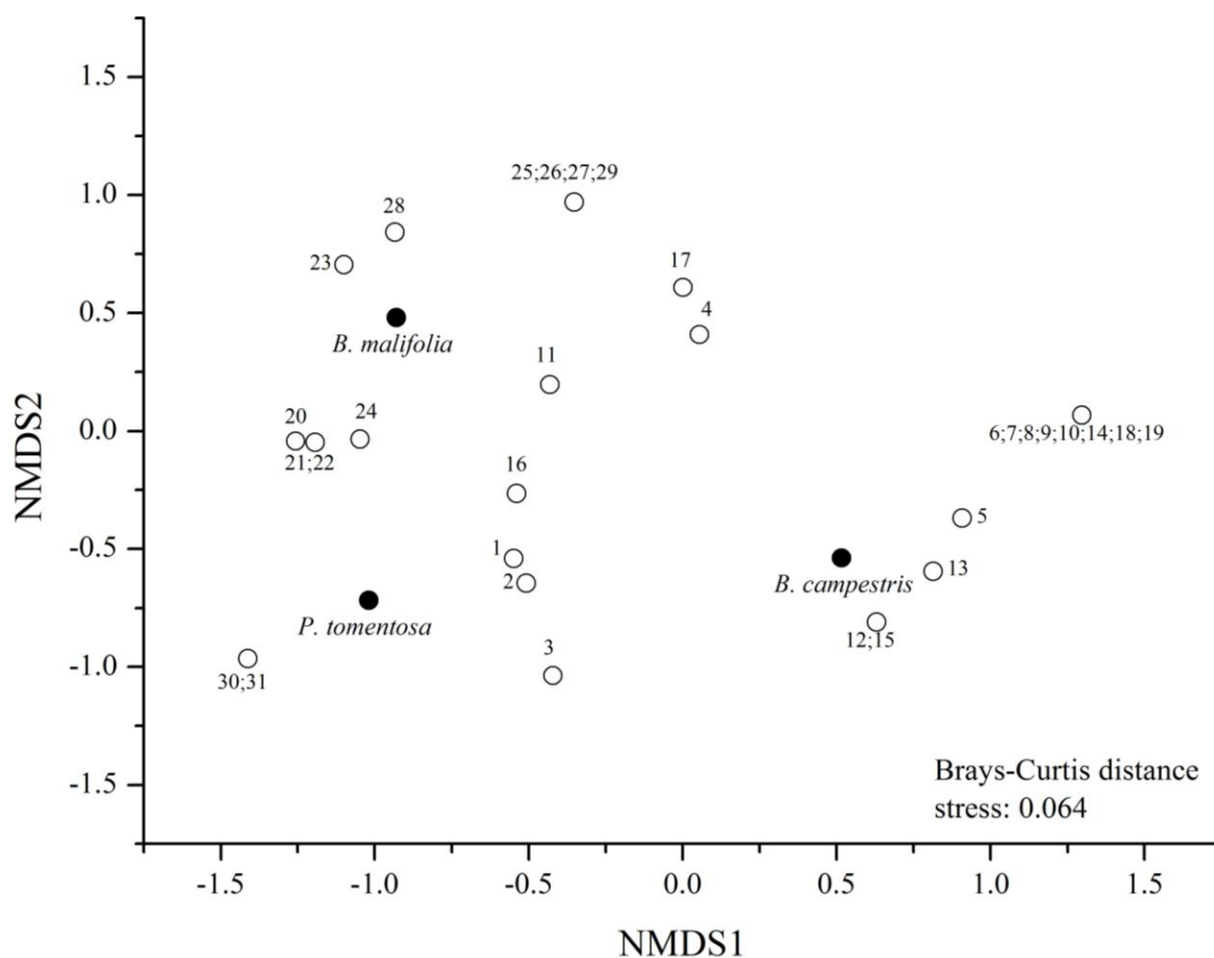


Figura 6. Escalonamento multidimensional não métrico das espécies de Malpighiaceae visitadas (pontos pretos) de acordo com as espécies de visitantes florais (pontos brancos). As espécies estão numeradas de acordo com a tabela 3. Note que alguns pontos representam mais de uma espécie, pois estas tinham abundâncias e riquezas iguais ou muito próximas umas das outras.

Dentre as quatro espécies de abelhas comuns apenas a *B. campestris* e *B. malifolia*, três (*Epicharis flava*, *Monoeca* aff *brasiliensis* e *Tetrapedia curvitaris*) apresentaram comportamento capaz de levar à polinização em coletas de óleo e pólen, e uma (*Monoeca* sp.) apresentou comportamento compatível com polinização em coletas polínicas (Tab. 3). A maioria das espécies visitantes, em especial as exclusivas, de *B. campestris* foi considerada pilhadora de óleo: *Monoeca*

aff *brasiliensis*, *Paratetrapedia* sp. 1, *Paratetrapedia* sp. 2, *Tetrapedia* sp., *T. curvitaris*, *T. diversipes*, *Tropidopedia carinata*, *T. nigrocarinata*, *T. flavolineata*) ou de pólen: *Dialictus* sp., *Trigonisca* sp. e *Xanthandrus* sp.. Em *B. malifolia* apenas as abelhas *P. lineata*, *T. spinipes* e os sirfídeos *Argentinomyia* sp., e *Pseudodoros* sp. se alimentaram de pólen (como já observado por Gilbert 1981 e Arruda 1997) sem sequer tocar outras estruturas reprodutivas, atuando como pilhadores. Em *P. tomentosa* as espécies pilhadoras foram *P. lineata*, pilhando pólen, *T. spinipes*, que pilhou os tanto óleo como pólen, além de *T. flavolineata*, e *T. punctifrons*, que são abelhas de pequeno porte (~ 1cm), pilhadoras de óleo, estas duas últimas se fixaram às sépalas das flores com a mandíbula e coletaram o óleo com as pernas dianteiras (Tab. 3).

As maiores sobreposições de espécies visitantes ocorreram entre *B. campestris* e *B. malifolia* que compartilharam *Epicharis flava*, *Monoeca* sp., *Monoeca* aff *brasiliensis* e *Tetrapedia curvitaris* e entre *B. malifolia* e *P. tomentosa* que compartilharam *Centris collaris*, *C. dorsata*, *C. fuscata*, *C. scopipes*, além de *P. lineata* e *T. spinipes* que são visitantes das três espécies, como dito anteriormente. Dentre os visitantes exclusivos de *B. campestris*, os representantes de Centridini *Epicharis analis*, *E. bicolor*, *E. iheringi* tiveram alta eficiência de polinização em suas visitas (Tab. 4). Também com exclusividade, a mesma eficiência foi observada em *B. malifolia* para *Centris dentata*, *C. sponsa*, *C. varia* e *Lophopodia pygmaea*, e em *P. tomentosa* para *Centris machadoi* (Tab. 4).

Tabela 4. Resultados de análise de variância baseada em permutações (PERMANOVA) com dissimilaridades quantitativas entre os visitantes florais, calculada através do índice de Bray-Curtis, das três espécies de Malpighiaceae estudadas na reserva de cerrado sentido restrito. As dissimilaridades de Bray-Curtis e os valores da estatística F são apresentados abaixo e acima da diagonal principal, respectivamente. Entre parênteses são apresentados os valores de *p* das comparações múltiplas já com correção de Bonferroni. Asteriscos representam diferenças significativas.

<i>Quantitativo - Índice de Bray Curtis</i>			
	<i>B. campestris</i>	<i>B. malifolia</i>	<i>P. tomentosa</i>
<i>B. campestris</i>		3.057 (0.0027)	2.319 (0.03)
<i>B. malifolia</i>	0.812*		0.7297 (0.99)
<i>P. tomentosa</i>	0.824*	0.659	
<i>Qualitativo - Índice de Jaccard</i>			
	<i>B. campestris</i>	<i>B. malifolia</i>	<i>P. tomentosa</i>
<i>B. campestris</i>		2.89 (0.0024)	2.168 (0.0339)
<i>B. malifolia</i>	0.793*		0.7383 (0.99)
<i>P. tomentosa</i>	0.84*	0.632	

O tempo de duração de visitas entre as espécies diferiu para as flores ($K=15,72$; $p=0,0004$), e não diferiu para os arbustos ($K=5,31$; $p=0,07$). As flores de *B. campestris* ($13,89 \pm 3$ segundos/flor) receberam visitas mais longas que as flores de *P. tomentosa* ($6,63 \pm 1,88$ segundos/flor) e *B. malifolia* ($3,44 \pm 1,1$ segundos/flor). O número de flores visitadas em cada arbusto também diferiu entre as três espécies ($K=44,48$; $p<0,0001$), *B. malifolia* teve um número de flores visitadas por arbusto ($3,21 \pm 0,4$) superior ao de *P. tomentosa* ($1,45 \pm 0,28$) e *B. campestris* ($1,22 \pm 0,07$).

Houve diferença na duração das visitas às flores ($K=12,7$; $p<0,0001$) e aos arbustos ($K=42,82$; $p<0,0001$) entre os grupos mais abundantes de abelhas visitantes (tribos: Centridini, Tapinotaspidini, Meliponini, Tetrapediini). A tribo Centridini exibiu visitas mais rápidas nas flores ($1,67 \pm 0,1$ segundos/flor) que as tribos Tapinotaspidini ($9,2 \pm 1,4$ segundos/flor), Meliponini ($24,37 \pm 5,4$ segundos/flor) e Tetrapediini ($12,7 \pm 2,4$ segundos/flor). A mesma situação foi observada com as visitas de Centridini nos arbustos ($5,7 \pm 0,8$ segundos/arbusto), significativamente mais rápidas que todas as outras abelhas frequentes, como Tapinotaspidini ($13,93 \pm 1,89$ segundos/arbusto), Meliponini ($41,9 \pm 8,43$ segundos/arbusto) e Tetrapediini ($28,7 \pm 5,08$ segundos/arbusto). Entre as tribos houve diferença no número de flores visitadas somente entre Centridini ($2,41 \pm 0,3$ flores visitadas/arbusto) e Meliponini ($1,42 \pm 0,16$ flores visitadas/arbusto), as demais tribos não diferiram significativamente (Tapinotaspidini: $1,71 \pm 0,51$ flores visitadas/arbusto e Tetrapediini: $1,45 \pm 0,8$ flores visitadas/arbusto).

As tribos Tetrapediini, Meliponini e Tapinotaspidini, em geral abelhas de pequeno porte, apresentaram comportamentos similares de coleta de recurso, geralmente aproximando-se da flor por baixo das sépalas, em alguns casos pousando diretamente sobre as glândulas de óleo, diferentemente das Centridini, que em geral abraçam a flor frontalmente para a coleta de recursos (Vogel 1974; Cappellari et al. 2011). Para coleta de óleo, abelhas de pequeno porte fixaram-se à flor em posição invertida (Sazima e Sazima 1989; Cappellari et al. 2012), prenderam-se à base do cálice floral com a mandíbula e coletaram o óleo floral de todos os elaióforos, com um comportamento circundante à base da flor (Fig. 7).

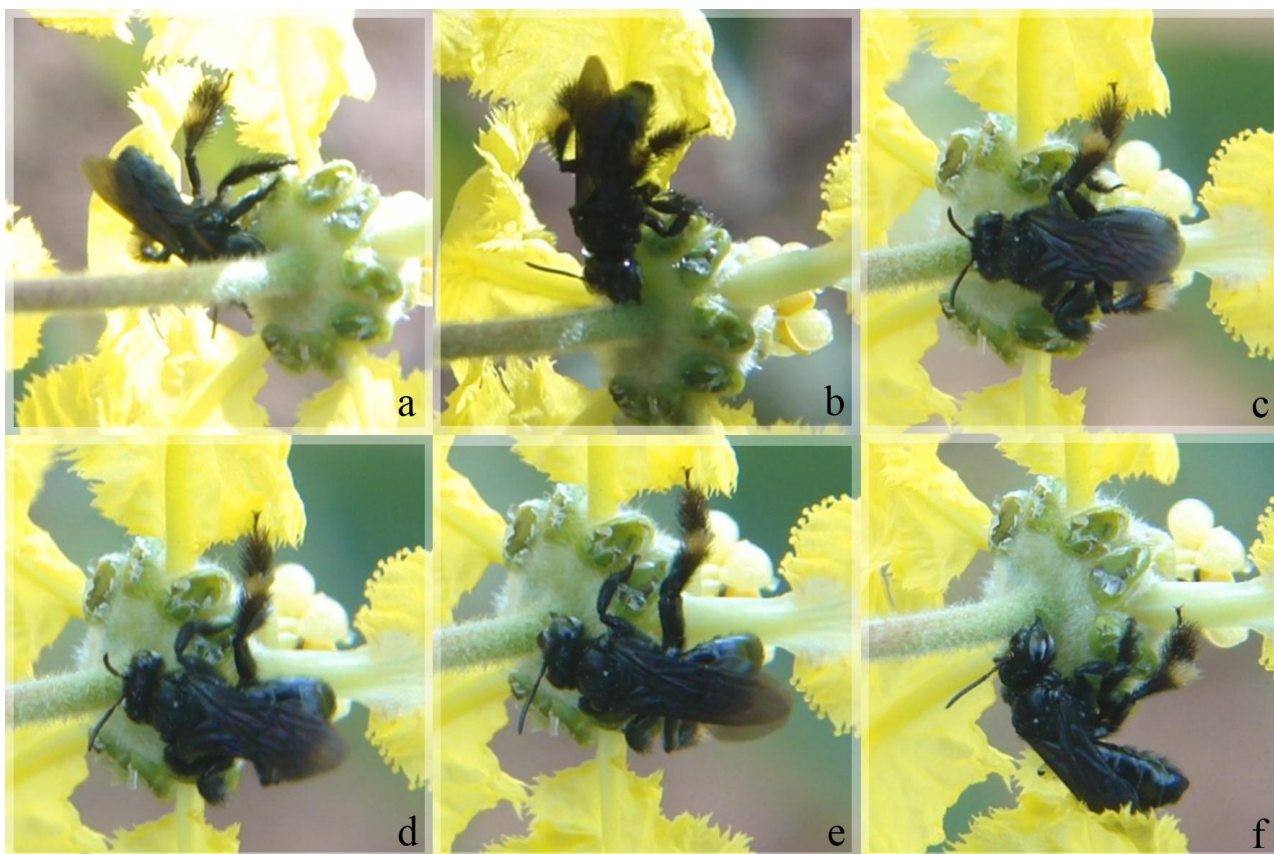


Figura 7. Comportamento de coleta de óleo floral registrado em *Tetrapedia curvitaris*. A abelha fixou-se ao pecíolo de *P. tomentosa* com a mandíbula e girou em movimento circular em torno da flor (a até f) coletando o óleo das glândulas (b,d, e) com o primeiro par de pernas, o deposita no segundo par que o transfere para a escopa (f). Note que os elaióforos da flor visitada por *T. curvitaris* possuem indícios de coletas anteriores de óleo floral, como cutícula rompida, menor volume e necrose em alguns pontos onde houve raspagem, características adquiridas após a visita de abelhas de grande porte (e.g Centridini).

Discussão

As três espécies tiveram floração com duração intermediária segundo Newstrom et al. (1994), disponibilizando recursos aos visitantes florais durante grande parte do ano, de dezembro a agosto, mantendo uma sequência de floração iniciada em dezembro com *B. campestris*, seguindo com *B. malifolia* a partir de março e com *P. tomentosa* a partir de abril. Esse padrão de floração sequencial já foi observado anteriormente em Malpighiaceae, onde são disponibilizados continuamente recursos que funcionam como importante fator para a manutenção e sobrevivência de visitantes florais, especificamente da guilda de abelhas coletoras de óleo, sejam elas polinizadoras ou pilhadoras (Barros 1992; Sigrist e Sazima 2004; Costa et al. 2006; Torezan-Silingardi 2007).

Em alguns períodos, entre os picos das floradas de diferentes espécies, há uma redução na proporção de indivíduos floridos (Barros 1992; Costa et al. 2006). No mês de março, *B. campestris* e

B. malifolia exibiram flores concomitantemente, porém em baixa proporção devido ao decréscimo relacionado ao final da floração de *B. campestris* e ao início da floração de *B. malifolia*, quando um número reduzido de indivíduos teve menor quantidade de flores. Apesar de nem todos os indivíduos florescerem, as florações das três espécies foram longas, de aproximadamente 120 dias para *B. campestris* e *B. malifolia* e 150 dias para *P. tomentosa*, e sequenciais com presença de flores com intensidades de floração relativamente medianas. A oferta contínua de flores com o mesmo tipo de recurso funciona como importante fator para a manutenção e sobrevivência de populações de abelhas coletoras de óleo, cujos imaturos dependem fundamentalmente de pólen e óleo para completar seu ciclo de vida (Buchmann 1987). Deve-se também considerar que nem todas as espécies possuem a mesma eficiência de coleta de recursos e podem necessitar de um período maior de coleta nas flores (Neff e Simpson 1981; Coccuci et al. 2000; Cappellari et al. 2011; Cappellari et al. 2012).

Apesar de *P. tomentosa* disponibilizar a maior quantidade média de óleo por flor, aproximadamente o dobro do volume disponibilizado pelas outras duas espécies, a espécie teve a menor participação na disponibilidade total desse recurso devido à baixa densidade da espécie na área e à baixa abundância de flores, característico do gênero *Peixotoa* (Anderson 1979; Anderson 1982). As principais características (densidade de arbustos, quantidade de inflorescências por arbustos e de flores por inflorescência) de *P. tomentosa* são proporcionalmente inversas às de *B. campestris* e *B. malifolia*. As diferenças constatadas na densidade de indivíduos, no número de inflorescências por arbusto e número de botões por inflorescências (Tab. 1), além da variação no número de elaióforos entre as espécies, influenciam diretamente a quantidade de recursos disponibilizados aos visitantes florais (Buchmann 1987; Polis e Winemiller 1996; Ramalho e Silva 2002).

Em um estudo na Caatinga com *Byrsonima sericea* (Rosa e Ramalho 2011), uma espécie de porte arbóreo dominante e amplamente distribuída em áreas de restinga no nordeste brasileiro, demonstrou-se que a disponibilidade de óleo floral variou de 1,52 a 9,38 litros por hectare entre diferentes áreas. Essas quantidades são extremamente superiores aos valores aqui estimados, e provavelmente são explicados por *B. sericea* possuir uma quantidade de flores bastante superior, em média $218,7 \pm 40$ flores por inflorescência e $41,5 \pm 6$ inflorescências por indivíduo (Ramalho e Silva 2002; Rosa e Ramalho 2011). Em *Janusia gracilis*, uma Malpighiaceae encontrada no deserto do Arizona, a produção de óleo por flor é de $0,1 \mu\text{L}/\text{flor}$ (Buchmann 1987), um valor baixo até mesmo em relação ao disponibilizado por *B. campestris* ($0,479 \pm 0,034 \mu\text{L}/\text{flor}$), a espécie que menos produziu óleo por flor neste estudo. Apesar do baixo volume por flor, *J. gracilis* tem uma disponibilidade total por hectare de 110mL, esse valor reforça a importância das várias

características de cada espécie na quantidade total, e não apenas da quantidade de recursos por flor disponível aos visitantes (Buchmann 1987; Ramalho e Silva 2002).

As duas espécies do gênero *Banisteriopsis* tiveram elevada densidade de arbustos, de inflorescências e de flores por inflorescência, e apesar de possuírem menores quantidades de óleo por flor, disponibilizam o óleo em quantidades superiores às de *P. tomentosa* ao longo de sua florada. Apesar das variações na proporção de flores com diferentes quantidades de elaióforos serem significativas, o número médio de elaióforos é de aproximadamente oito glândulas por flor em *B. malifolia* e *P. tomentosa*. A perda dos elaióforos da pétala oposta à estandarte é resultado de uma pressão seletiva exercida principalmente pelo comportamento das abelhas coletoras de óleo que não alcançam esse par de glândulas (Anderson 1979; Vogel 1990), embora essa variação na quantidade de glândulas não altere obrigatoriamente a quantidade de óleo disponibilizado pelas flores (Carvalho et al. 2005). Embora essa pressão seletiva tenha tendência a excluir somente os elaióforos que não são alcançados pelos polinizadores, encontramos flores com cinco a sete elaióforos em *P. tomentosa* que podem ser resultado de má formação dos botões florais devido a patógenos ou a endogamia (Obs. pessoal).

Além da abundância dos óleos florais nos dois gêneros estudados serem distintas, verificaram-se diferenças na composição química desse recurso entre as três espécies. Há uma segregação dos gêneros de acordo com a composição do óleo, onde *P. tomentosa* possui majoritariamente acilgliceróis, e as duas espécies de *Banisteriopsis* têm maior abundância de ácidos graxos dissubstituídos. As composições de *B. campestris* e *B. malifolia* são condizentes com as composições de outros gêneros de Malpighiaceae, como *Byrsonima crassifolia*, que apresenta como compostos principais ácidos graxos com cadeias de 14 a 24 carbonos (Rastrelli et al. 1997; Vinson et al. 1997), além de *Malpighia coccigera*, *Byrsonima intermedia* e *Pterandra pyroidea* também com presença dominante de ácidos graxos (Seipold et al. 2004; Cappellari et al. 2011; Reis et al. 2007). Porém *P. tomentosa* foge a esse padrão e ainda não se sabe qual a variação da composição do óleo das diferentes espécies do gênero *Peixotoa*.

A diferença na quantidade e qualidade do óleo floral entre espécies é proposta como explicação para a diferente atratividade e/ou falta de especificidade de abelhas coletoras de óleo, onde há visitação de múltiplas espécies para a aquisição do recurso (Vogel 1988; Sigrist e Sazima 2004; Cappellari et al. 2011). Porém, não se sabe ao certo quais são as necessidades de cada espécie de abelha quanto ao tipo de óleo floral (Vinson et al. 1997) e se isso interfere na taxa de visitação entre as espécies (Cappellari et al. 2011). O óleo coletado pode garantir adesão de pólen na superfície ventral do tórax destas abelhas, que transportariam maior quantidade de grãos de pólen para o ninho (Rêgo e Albuquerque 1989; Sazima e Sazima 1989; Sigrist e Sazima 2004), ou então na construção de ninhos (Simpson e Neff 1981; Buchmann 1987). Sugere-se também que o óleo

coletado por Meliponini seria utilizado na construção das entradas do ninho como efeito repelente sobre as formigas (Buchmann 1987).

Os estudos sobre a coleta e quantificação de óleo floral utilizam diferentes métodos já que ainda não há um protocolo padronizado, o que limita as possibilidades de comparação entre os estudos. Por exemplo, as quantificações relacionadas ao gênero *Byrsonima*, como *B. crassifolia* e *B. sericea*, apresentam quantidades de óleo por flor, também superiores às flores das três espécies aqui estudadas (Vinson et al. 1997; Ramalho e Silva 2002). Cada flor de *B. crassifolia* e *B. sericea* produz em média $1,94 \pm 0,48 \mu\text{L}$ e $1,66 \mu\text{L}$ (desvio padrão não apresentado) de óleo floral respectivamente (Vinson et al. 1997; Ramalho e Silva 2002). Esses valores são quase duas vezes maiores que o encontrado para *P. tomentosa* e quase quatro vezes maior que o valor das espécies de *Banisteriopsis* aqui apresentados. Particularmente, a quantificação de óleo através de raspagem com microcapilar é um modo de coleta semelhante à coleta realizada pelas abelhas, pois mesmo que seja quantificada uma pequena proporção de recursos que não sejam óleo floral (Vinson et al. 1997), o método simula o comportamento de raspagem realizado pelas abelhas nas glândulas, coletando a quantidade e qualidade de recursos similares aos coletados pelas abelhas. Já foi observado que durante a dissolução do óleo de *B. crassifolia* pode haver uma pequena quantidade de resíduo insolúvel misturado juntamente com o óleo (Vinson et al. 1997). Esse resíduo provavelmente é um composto da parede cuticular superficial da glândula, raspada no momento da coleta para quantificação (Buchmann 1987; Vinson et al. 1997; Seipold et al. 2004) e que embora não seja considerado de interesse direto das abelhas coletoras de óleo, também é transportado e destinado à mesma função dos recursos efetivamente procurados e coletados (Simpson e Neff 1981; Buchmann 1987; Alves-dos-Santos et al. 2007).

A diferença na composição de espécies visitantes de cada planta é refletida no tempo de visitação das flor. O tempo médio de visita às flores de *B. campestris* ($13,89 \pm 3$ segundos/flor) é majoritariamente determinado por visitantes exclusivos, de menor porte, como Tetrapediini, Meliponini e Tapinotaspidini, que devido a diferentes níveis de eficiência na coleta de recursos (Neff e Simpson 1981; Buchmann 1985; Coccuci et al. 2000) demoram mais para obter os recursos procurados, enquanto isso, o tempo de visita de *B. malifolia* ($3,44 \pm 1,1$ segundos/flor) e *P. tomentosa* ($6,63 \pm 1,88$ segundos/flor) é menor devido à visitação predominante de abelhas de grande porte e com alta eficiência de coleta (Tab. 3).

Com essas diferenças entre a fauna de visitantes de *B. campestris*, *B. malifolia* e *P. tomentosa* (Tab. 3, Fig. 6) é possível inferir que há certa variação sazonal na fauna de abelhas visitantes, haja vista que as floradas das três espécies têm sobreposição parcial dos eventos de floração (Fig. 3), e que há espécies que visitam exclusivamente uma das três espécies estudadas (vide resultados). As maiores riquezas e abundâncias de visitantes foram encontradas em *B. campestris* e *B. malifolia*,

que floresceram durante os períodos de maior precipitação e temperatura média na área de cerrado, quando há um maior número de espécies florescendo (Batalha et al. 1997; Tannus et al. 2006; Silvério e Lenza 2010).

P. tomentosa apresentou a menor riqueza e abundância de espécies visitantes, porém sua floração de abril a agosto forneceu recursos para espécies visitantes justamente durante o período de menor precipitação e temperatura médias, época do ano em que pode existir menor quantidade de recursos disponíveis às abelhas (Costa et al. 2006; Bezerra et al. 2009; Mendes et al. 2011). Isto revela a importância das flores dessa espécie, pois possuem uma quantidade maior de recursos por flor, uma vantagem para os visitantes que não demandam de tanta energia e podem obter a mesma quantidade de recurso visitando um número menor de flores (Buchmann 1987; Sazima e Sazima 1989), além de favorecerem a atração e manutenção de prováveis polinizadores de outras espécies (Mendes et al. 2011), inclusive da guilda de polinizadores das Malpighiaceae.

Abelhas de menor porte geralmente aparecem como pilhadores de Malpighiaceae (Sigrist e Sazima 2004; Costa et al. 2006; Bezerra et al. 2009; Mendes et al. 2011). Embora sejam visitantes frequentes em alguns casos, como em *B. campestris*, exibem comportamentos não condizentes com a polinização uma vez que não há contato com ambas as partes reprodutivas e, portanto, não há a possibilidade de transferência de pólen. *Paratrigona lineata* exibiu apenas comportamento pilhador de pólen em todas as três espécies, coletando somente em inflorescências cuja maior proporção era de flores com mais de um dia, ou seja, flores que provavelmente já teriam sido visitadas e polinizadas por outras abelhas de maior porte (Anderson 1979) e que apresentavam apenas pólen residual. Esse tipo de comportamento pilhador é um modo de aproveitar os recursos que ainda restam na flor, provavelmente sem remover grãos de pólen já depositados no estigma (McDade e Kinsman 1980). O pólen coletado por *P. lineata* provavelmente é derivado de diferenças na eficiência de coleta de outros visitantes (Neff e Simpson 1981; Coccuci et al. 2000; Alves-dos-Santos et al. 2007), uma vez que determinadas espécies de Centridini, com corpo mais delgado possuem menor área corpórea para a deposição do recurso, embora tenham a mesma capacidade de vibrar e envolver todas as anteras durante a visita (Rêgo e Albuquerque 1989; Bezerra et al. 2009).

Contrariamente, embora *T. curvitaris* e *T. spinipes* tenham uma baixa constância, é possível que exista certo grau de efetividade do comportamento de visita dessas duas espécies em realizar polinização, reforçando a ideia (Vogel 1988, 1990; Mendes et al. 2011) de que mesmo com a especialização da tribo Centridini na polinização de Malpighiaceae, algumas abelhas de menor porte podem ser consideradas polinizadoras eventuais de flores com tamanho reduzido dessa família. No caso de *T. spinipes*, que além de comportamento pilhador de óleo e pilhador de pólen, apresentou também um comportamento condizente com a polinização apenas no caso da superfície

do estigma já estar rompida após a visita anterior de abelhas de maior porte (e.g. Centridini), e ainda haver espaço livre para a deposição de mais grãos de pólen, o que seria pouco provável.

Como as abelhas Tetrapediini, Meliponini e Tapinotaspidini apresentam maior tempo de visitação nas flores e menor quantidade de flores visitadas por intervalo de tempo, seu comportamento de visitação para coleta de recurso e para polinização é considerado menos eficiente que o das abelhas Centridini (Neff e Simpson 1981; Buchmann 1985; Coccuci et al. 2000; Cappellari et al. 2012). A abundância desses visitantes de pequeno porte é maior em alguns casos (Costa et al. 2006; Bezerra et al. 2009), porém eles se comportam de forma a exibir uma baixa eficiência na polinização (Tab. 3). Por exemplo, dos 22 indivíduos de *T. curvitaris* e *T. spinipes* observados coletando recursos em *B. campestris*, apenas dois tiveram um comportamento adequado à polinização, enquanto os outros pilhavam recursos (e.g. Fig. 7), reforçando a ideia de que eles são apenas polinizadores raros ou eventuais de flores de Malpighiaceae (Vogel 1990; Sigrist e Sazima 2004).

De fato, Centridini é um grupo altamente especializado na coleta de recursos de Malpighiaceae, seja pólen, que devido à qualidade pulverulenta é coletado através de vibração (Vogel 1974; Buchmann 1985; Mendes et al. 2011), ou óleo que é o principal recurso coletado por essas abelhas através de suas adaptações morfológicas nas pernas (Vogel 1974, 1990; Sazima e Sazima 1989; Alves-dos-Santos et al. 2007). A especialização de Centridini na coleta de óleo é devido ao conjunto de pelos especiais localizados geralmente no basitarso das pernas anteriores e medianas (Neff e Simpson 1981; Michener 2007). As abelhas Centridini aqui observadas visitaram uma quantidade maior de flores por planta com maior rapidez por flor. Esse comportamento tem grande capacidade de favorecer a polinização cruzada devido à alta mobilidade das abelhas entre diferentes arbustos, associada à alta eficiência (Tab. 3) na coleta de recurso, no caso pólen, por essas abelhas (Neff e Simpson 1981; Sazima e Sazima 1989; Vogel 1990; Bezerra et al. 2009). A eficiência na polinização é condicionada, em maior proporção, às abelhas de grande porte como Centridini, que devido ao tamanho corporal conseguem romper a camada cuticular dos estigmas provocando a umidificação dessa superfície, favorecendo a fixação do pólen que estava aderido aos pelos da porção ventral de seu corpo (Vogel 1974; Sigrist e Sazima 2004; Alves-dos-Santos et al. 2007). As abelhas de pequeno porte conseguem coletar em no máximo dois elaióforos por vez (Fig. 7), enquanto Centridini pode coletar óleo floral de até quatro pares de glândulas ao mesmo tempo devido às adaptações morfológicas que possui e ao tamanho dos membros (Neff e Simpson 1981; Cappellari et al. 2012).

Neste estudo, embora as espécies exibam certas diferenças quantitativas e qualitativas entre os recursos florais disponibilizados, observamos que eles são distribuídos sequencialmente durante longas floradas, permitindo que abelhas com distintas habilidades na coleta de óleo e pólen sejam

beneficiadas e não somente as tribos especializadas na coleta desses recursos florais. Do mesmo modo como o conservadorismo floral neste grupo de plantas (Anderson 1979), a quantidade e qualidade dos recursos disponibilizados pelas flores podem favorecer a manutenção das estreitas interações ecológicas entre Malpighiaceae, que fornece abundantes recursos florais ao longo do ano, e as abelhas (Vogel 1974, 1990; Sigrist e Sazima 2004; Alves-dos-Santos et al. 2007), em especial as Centridini, cujas características as tornam altamente eficientes para realizar a polinização cruzada. Assim a composição de visitantes florais que coletam os recursos entre as espécies de plantas são influenciadas por diversos fatores, como a sazonalidade, a quantidade, qualidade e tipo de composição dos recursos disponibilizados nas flores (Cappellari et al. 2011), e às diferenças comportamentais de cada espécie animal, que lhes impõem diferentes eficiências, tanto na coleta desses recursos como na polinização das flores.

Conclusões

Embora a floração das três espécies seja sequencial e sazonal com pequena sobreposição, a disponibilidade de recursos é variável e serve como um importante fator para a manutenção e sobrevivência de visitantes florais, tanto polinizadores quanto pilhadores. A variabilidade na disponibilidade dos recursos é decorrente da variação na densidade de arbustos, no número de flores por arbusto e na quantidade de recursos por flor.

A quantidade de recursos disponibilizados na reserva por *B. malifolia* foi bastante superior às outras duas espécies, devido a sua maior capacidade na produção de flores por arbusto e maior densidade na área. Porém, tratando-se de óleo presente em uma flor, *P. tomentosa* dispõe de aproximadamente o dobro do volume disponível nas espécies estudadas do gênero *Banisteriopsis*. A diferença na quantidade e qualidade do óleo floral entre espécies é proposta como uma das causas para a diferente atratividade e/ou falta de especificidade das espécies de abelhas coletoras de óleo. Estudos que revelem quais são as necessidades de cada espécie de abelha quanto ao tipo de óleo floral poderão auxiliar a compreensão das preferências de cada espécie, já que as análises químicas evidenciaram diferenças marcantes na composição dos óleos florais entre os gêneros de Malpighiaceae.

Registramos 31 espécies de visitantes florais, distribuídos em 14 gêneros e três famílias, sendo 28 espécies de abelhas e apenas três espécies de moscas. Constatamos que as espécies que apresentaram comportamentos condizentes com a polinização foram as abelhas de maior porte. Porém, abelhas de pequeno porte eventualmente apresentaram características comportamentais que poderiam levar ao sucesso reprodutivo da flor visitada. As moscas foram consideradas apenas pilhadoras de pólen.

Foram registrados comportamentos distintos em abelhas da mesma espécie, por exemplo, apesar de *T. curvitaris* e *T. spinipes* coletarem pólen pilhando-o, elas também fazem isto tocando todas as estruturas reprodutivas em *B. campestris* por aproximadamente dois minutos, um comportamento que pode resultar em polinização, no caso de ainda haver espaço disponível para a fixação de pólen na superfície estigmática já rompida após a visita anterior de abelhas de grande porte.

Apesar de *P. tomentosa* exibir menor riqueza e abundância de visitantes, sua floração de abril a agosto forneceu recursos importantes para visitantes durante um período longo, de menor precipitação, menor temperatura média e com menor quantidade de recursos disponíveis às abelhas. A diferença na composição de visitantes entre as espécies foi refletida nas características das visitas florais, ou seja, os diferentes grupos majoritários que visitaram as diferentes espécies vegetais apresentaram diferenças intrínsecas nos comportamentos de visita observados nas flores. Isto é justificado pelas observações em *B. campestris*, que teve suas flores visitadas majoritariamente por espécies de menor porte e com menor eficiência na coleta de recursos, onde as visitas foram mais longas que nas outras duas espécies.

Agradecimentos

Agradecemos à Solange Cristina Augusto (UFU), Laíce de Souza Rabelo (UFU), Antônio José Camilo de Aguiar (UNB), Fernando Silveira (UFMG) e José Eustáquio dos Santos Júnior (UFMG), pela ajuda na identificação dos visitantes florais. À Cecília Lomônaco de Paula e Maria Rosângela Sigrist pelas sugestões ao manuscrito. Agradecemos ao PPGEARN, INBIO e a UFU, pela disponibilização de carros para o trabalho de campo e laboratórios e equipamentos. G. J. Barônio agradece ao CAPES, pelo suporte concedido.

Referências bibliográficas

(de acordo com as regras do periódico *Arthropod Plant Interactions*)

Alves-dos-Santos I, Machado IC, Gaglianone MC (2007) História natural de abelhas coletoras de óleo. Oec Bras 11:554-557.

Alves-Silva E (2011) Post fire resprouting of *Banisteriopsis malifolia* (Malpighiaceae) and the role of extrafloral nectaries on the associated ant fauna in a Brazilian savanna. Sociobiology 58:327-339.

Alves-Silva E, Barônio GJ, Torezan-Silingardi HM, Del-claro K (2012) Foraging behavior of *Brachygastra lecheguana* (Hymenoptera: Vespidae) on *Banisteriopsis malifolia*

(Malpighiaceae): Extrafloral nectar consumption and herbivore predation in a tending ant system. *Entomol Sci*:(*In print*).

Anderson C (1982) A monograph of the genus *Peixotoa* (Malpighiaceae). *Contrib Univ Mich Herb* 15:1-92.

Anderson MJ (2001) A new method for non-parametric multivariate analysis of variance. *Austral Ecol* 26:32-46.

Anderson WR (1979) Floral conservatism in Neotropical Malpighiaceae. *Biotropica* 11:219-223.

Araujo JS, Azevedo AA, Silva LC, Meira RMSA (2010) Leaf anatomy as an additional taxonomy tool for 16 species of Malpighiaceae found in the Cerrado area (Brazil). *Plant Syst Evol* 286:117-131.

Barros MAG (1992) Fenologia da floração, estratégias reprodutivas e polinização de espécies simpátricas do gênero *Byrsonima* Rich (Malpighiaceae). *Rev Bras Biol* 52:343-353.

Batalha MA, Aragaki S, Mantovani W (1997) Variações fenológicas das espécies do Cerrado em Emas (Pirassununga, SP). *Acta Bot Bras* 11:61-78.

Bezerra ELS, Lopes AV, Machado IC (2009) Biologia reprodutiva de *Byrsonima gardneriana* A. Juss. (Malpighiaceae) e interações com abelhas *Centris* (Centridini) no Nordeste do Brasil. *Rev Bras Bot* 32:95-108.

Buchmann SL (1985) Bees use vibration to aid pollen collection from non-poricidal flowers. *J Kans Entomol Soc* 8:517-525.

Buchmann SL (1987) The ecology of oil flowers and their bees. *Annu Rev Ecol Syst* 18:343-369.

Cappellari SC, Haleem MA, Marsaioli AJ, Tidon R, Simpson BB (2011) *Pterandra pyroidea*: a case of pollination shift in Neotropical Malpighiaceae. *Ann Bot* 107:1323-1334.

Cappellari SC, Melo GAR, Aguiar AJC, Neff JL (2012) Floral oil collection by male *Tetrapedia* bees (Hymenoptera: Apidae: Tetrapediini). *Apidologie* 43:39-50.

Carvalho PD, Borba EL, Lucchese AM (2005) Variação no número de glândulas e produção de óleo em flores de *Stigmaphyllon paralias* A. Juss. (Malpighiaceae). *Acta Botanica Brasilica* 19:209-214.

Coccuci AA, Séric A, Roig-Alsina A (2000) Oil-collecting structures in Tapinotaspidini: their diversity, function and probable origin. *Mitt Münch Entomol Ges* 90:51-74.

Costa CBN, Costa JAS, Ramalho M (2006) Biologia reprodutiva de espécies simpátricas de Malpighiaceae em dunas costeiras da Bahia, Brasil. *Rev Bras Bot* 29:103-114.

Dajoz R (1983) *Ecologia Geral*. Ed. Vozes, Petrópolis.

Dórea MC, Aguiar CML, Figueroa LER, Luciene CLL, Santos FAR (2000) Residual pollen in nests of *Centris analis* (Hymenoptera: Apidae: Centridini) in Caatinga vegetation from Brazil. *Oecologia Australis* 14:232-237.

- Dumri K, Seilpold L, Schmidt J, Gerlach G, Dotterl S, Ellis G, Wessjohann L (2008) Non-volatile floral oils of *Dascia* spp. (Scrophulariaceae). *Phytochemistry (Oxf)* 69:1371-1383.
- Fenster CB, Armbruster WS, Wilson P, Dudash MR, Thomson JD (2004) Pollination syndromes and floral specialization. *Annu Rev Ecol Evol Syst* 35:375-403.
- Fournier LA (1974) Un método cuantitativo para la medición de características fenológicas em árvores. *Turrialba* 24:422-423.
- Frankie GW, Rizzardi M, Vinson SB, Griswold T, Ronchi P (2005) Changing bee composition and frequency on a flowering legume, *Andirainermis* (Wright) Kunth ex DC. During el niño and la niña years (1997-1999) in northwestern Costa Rica. *J Kans Entomol Soc* 78:100-107.
- Frankie GW, Vinson SB, Williams H (1989) Ecological and evolutionary sorting of 12 sympatric species of *Centris* bees in Costa Rican dry forest. In: Bock JH, Linhart JB (eds) *The evolutionary ecology of plants*. Westview Press, Boulder,
- Jersákova J, Jürgens A, Smilauer P, Johnson SD (2012) The evolution of flora mimicry: identifying traits that visually attract pollinators. *Funct Ecol* - In press. Only online.
- Köppen W (1948) *Climatologia: conunestudio de los climas de la Tierra*. Fondo de Cultura Econômica, México.
- Lombello RA, Forni-Martins E (2003) Malpighiaceae: correlations between habit, fruit type and basic chromosome number. *Acta Botanica Brasilica* 17:171-178.
- Lombello RA, Forni-Martins ER (2002) Cytogenetics of twelve species of Malpighiaceae A. Juss. from Southeastern Brazil. *Caryologia* 55:241-250.
- Mamede MCH, Amorim AM, Sebastiani R (2012) Malpighiaceae. <http://floradobrasil.jbrj.gov.br/2012/FB000155> Accessed 03/09/2012.
- Marques-Souza AC, Moura CD, Nelson BW (1996) Pollen collected by *Trigona williana* (Hymenoptera: Apidae) in Central Amazonia. *Rev Biol Trop* 44:567-573.
- McDade L, Kinsman S (1980) The impact of floral parasitism in two neotropical hummingbird pollinated plant species. *Evolution* 34:944-958.
- Mendes FN, Rego MMC (2007) Nidification of *Centris* (Hemisiella) *tarsata* Smith (Hymenoptera, Apidae, Centridini) in trap nests in Northeast Maranhao, Brazil. *Rev Bras Entomol* 51:382-388.
- Mendes FN, Rêgo MMC, Albuquerque PMC (2011) Fenologia e biologia reprodutiva de duas espécies de *Byrsonima* Rich. (Malpighiaceae) em área de Cerrado no Nordeste do Brasil. *Biota Neotropica* 11:103-115.
- Michener CD (2007) *The bees of the world*. John Hopkins University Press, Baltimore.
- Mills LS, Soulé ME, Doak DF (1993) The keystone-species concept in ecology and conservation. *Bioscience* 43:219-224.

- Müller A, Diener S, Schnyder S, Stutz K, Sedivy C, Dorn S (2006) Quantitative pollen requirements of solitary bees: implications for bee conservation and the evolution of bee-flower relationships. *Biol Conserv* 130:604-615.
- Neff JL, Simpson BB (1981) Oil-collecting structures in the Anthophoridae morphology, function and use in systematics. *J Kans Entomol Soc* 54:95-123.
- Newstrom LE, Frankie GW, Baker HG, Colwell RK (1994) Diversity of long-term flowering patterns. *La selva: ecology and natural history of a neotropical rain forest*. Chicago University Press, Chicago.
- Oliveira PS, Marquis RJ (2002) The cerrados of Brazil: Ecology and natural history of a neotropical savanna. Columbia University, New York.
- Polis GA, Winemiller K (1996) Food webs - integration of patterns and dynamics. Chapman and Hall, New York.
- Rabelo LS, Vilhena AMGF, Bastos EMAF, Augusto SC (2012) Larval food sources of *Centris (Heterocentris) analis* (Fabricius, 1804) (Hymenoptera: Apidae), an oil-collecting bee. *J Nat Hist* 46.
- Ramalho M, Silva S (2002) Flora oleífera e sua guilda de abelhas em uma comunidade de restinga tropical. *Sitientibus - Série Ciências Biológicas* 2:34-43.
- Rastrelli L, De Tommasi N, Berger I, Cáceres A, Saravia A, De Simone F (1997) Glycolipids from *Byrsonima crassifolia*. *Phytochemistry* 45:647-650.
- Rêgo MMC, Albuquerque PMC (1989) Comportamento das abelhas visitantes de murici, *Byrsonima crassifolia* (L.) Kunth, Malpighiaceae. *Boletim do Museu Paraense Emílio Goeldi, Zoologia* 5:179-193.
- Rêgo MMC, Albuquerque PMC, Ramos MC, Carreira LM (2006) Aspectos da biologia de nidificação de *Centris flavifrons* (Friese) (Hymenoptera: Apidae, Centridini), um dos principais polinizadores do murici (*Byrsonima crassifolia* L. Kunth, Malpighiaceae), no Maranhão. *Neotrop Entomol* 35:579-587.
- Reis MG, Faria AD, Alves-dos-Santos I, Amaral MCE, Marsaioli AJ (2007) Byrsonic acid - the clue of floral mimicry involving oil-producing flowers and oil-collecting bees. *J Chem Ecol* 33:1421-1429.
- Reis MG, Faria AD, Amaral MCE, Marsaioli AJ (2003) Oncidinol - a novel diacylglycerol from *Ornithophora radicans* Barb. Rodr. (Orchidaceae) oil floral. *Tetrahedron Lett* 44:8519-8523.
- Renner SS, Schaefer H (2010) The evolution and loss of oil-offering flowers: new insights from dated phylogenies for angiosperms and bees. *Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci* 365:423-435.

- Réu WF, Del-Claro K (2005) Natural history and biology of *Chlamisus minax* Lacordaire (Chrysomelidae: Chlamisinae). *Neotrop Entomol* 34:357-362.
- Ribeiro EKMD, Rego MMC, Machado ICS (2008) Pollen loads of pollinator bees of *Byrsonima chrysophylla* Kunth. (Malpighiaceae): fidelity and alternative sources of flower resources. *Acta Botanica Brasilica* 22:165-171.
- Ribeiro JF, Castro LHR (1986) Método quantitativo para avaliar características fenológicas em árvores. *Rev Bras Bot* 9:7-11.
- Rocha-Filho LC, Silva CI, Gaglianone MC, Augusto SC (2008) Nesting behavior and natural enemies of *Epicharis* (*Epicharis*) *bicolor* Smith 1854 (Hymenoptera Apidae). *Trop Zool* 21:227-242.
- Rosa JF, Ramalho M (2011) The spatial dynamics of diversity in Centridini bees: the abundance of oil-producing flowers as a measure of habitat quality. *Apidologie* 42:669-678.
- Sazima M, Sazima I (1989) Oil-gathering bees visit flowers of eglandular morphs of the Oil-producing Malpighiaceae. *Botanica Acta* 102:106-111.
- Seipold L, Gerlach G, Wessjohann L (2004) A new type of floral oil from *Malpighia coccigera* (Malpighiaceae) and chemical considerations on the evolution of oil flowers. *Chemistry & Biodiversity* 1:1519-1528.
- Sigrist MR, Sazima M (2004) Pollination and reproductive biology of twelve species of neotropical malpighiaceae: Stigma morphology and its implications for the breeding system. *Ann Bot* 94:33-41.
- Silveira FA (1991) Influence of pollen grain volume on the estimation of the relative importance of its source to bees. *Apidologie* 22:495-502.
- Silvério DV, Lenza E (2010) Fenologia de espécies lenhosas em um cerrado típico no Parque Municipal do Bacaba, Nova Xavantina, Mato Grosso, Brasil. *Biota Neotropical* 10:205-216.
- Simberloff D (1998) Flagships, umbrellas and keystones: is single-species management passé in the landscape era? *Biol Conserv* 83:247-257.
- Simpson BB, Neff JL (1981) Floral rewards alternatives to pollen and nectar. *Ann Mo Bot Gard* 68:301-322.
- Souto LS, Oliveira DMT (2008) Morfoanatomia e ontogênese das sementes de espécies de *Banisteriopsis* C.B. Robinson e *Diplopterys* A. Juss. (Malpighiaceae). *Acta Botanica Brasilica* 22:733-740.
- Tannus JLS, Assis MA, Morellato LPC (2006) Fenologia reprodutiva em campo sujo e campo úmido numa área de cerrado no sudeste do Brasil, Itirapina - SP. *Biota Neotropical* 6:1-27.
- Teixeira LAG, Machado IC (2000) Sistema de polinização e reprodução de *Byrsonima sericea* DC (Malpighiaceae). *Acta Botanica Brasilica* 14:347-357.

- Torezan-Silingardi HM (2007) 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. Universidade Federal de São Paulo, São Paulo.
- Underwood AJ (1997) Experiments in ecology: their logical design and interpretation using analysis of variance. Cambridge University Press, New York.
- Vásquez DP, Simberloff D (2002) Ecological specialization and susceptibility to disturbance: conjectures and refutations. *The American Naturalist* 159:606-623.
- Vinson SB, Williams HJ, Frankie GW, 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.
- Vogel S (1974) Ölblumen und ölsammelnde Bienen. *Tropische und Subtropische Pflanzenwelt* 7:285-547.
- Vogel S (1988) The oil-bee oil-flower relationships - parallelism and other aspects of their evolution in space and time. *Z Zool Syst Evol* 26:341-362.
- Vogel S (1989) *Fettes Öl als Lockmittel. Erforschung der Ölbietenden Blumen und ihrer Bestäuber*. Akademier Wissenschaften und der Literatur Mainz, Stuttgart, Germany.
- Vogel S (1990) History of the Malpighiaceae in the light of pollination ecology. *Mem N Y Bot Gard* 55:130-142.
- Vogel S, Coccuci A (1995) Pollination of *Basistemon* (Scrophulariaceae) by oil-collecting bees in Argentina. *Flora* 190:353-363.
- Williams NM, Kremen C (2007) Resource distributions among habitats determine solitary bee offspring production in a mosaic landscape. *Ecol Appl* 17:910-921.
- Zar JH (2010) *Biostatistical Analysis*. Pearson Prentice Hall, New Jersey.