



Universidade Federal de Uberlândia
Instituto de Biologia
Programa de Pós-Graduação em Ecologia e
Conservação de Recursos Naturais



**VARIAÇÕES MORFOLÓGICAS NAS FLORES DE *Byrsonima*
intermedia (MALPIGHIACEAE) E SEU IMPACTO NO VALOR
ADAPTATIVO DA ESPÉCIE: POLINIZAÇÃO E PRODUÇÃO DE
FRUTOS**

ANA CAROLINA MONETTA DE CARVALHO

2015

ANA CAROLINA MONETTA DE CARVALHO

VARIAÇÕES MORFOLÓGICAS NAS FLORES DE *Byrsonima intermedia* (MALPIGHIACEAE) E SEU IMPACTO NO VALOR ADAPTATIVO DA ESPÉCIE: POLINIZAÇÃO E PRODUÇÃO DE FRUTOS

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

Orientadora
Prof. Dr. Helena Maura Torezan Silingardi

**Uberlândia
Fevereiro 2015**

Dados Internacionais de Catalogação na Publicação (CIP)
Sistema de Bibliotecas da UFU, MG, Brasil.

C331v
2015 Carvalho, Ana Carolina Monetta de, 1990-
Variações morfológicas nas flores de *Byrsonima intermedia*
(MALPIGHIACEAE) e seu impacto no valor adaptativo da espécie:
polinização e produção de frutos / Ana Carolina Monetta de Carvalho. -
2015.

40 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. Malpigiáceas - Ecologia - Teses. 3. Cerrados
- Aspectos ambientais - Teses. 4. Simetria - Flores - Teses. I. Silingardi,
Helena Maura Torezan, 1968-. II. Universidade Federal de Uberlândia,
Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Conservação de Recursos
Naturais. III. Título.

CDU: 574

AGRADECIMENTOS

A Deus, por me ensinar que "para tudo há um tempo e para coisa há um momento debaixo dos Céus" (Eclesiastes 3,1).

Aos meus pais, José Aparecido de Carvalho e Elizabete Aparecida Monetta de Carvalho, pelo apoio em todas as minhas decisões e pelo amor que fica maior a cada quilômetro que nos separa.

À professora Helena Maura Torezan Silingardi e ao professor Kleber Del Claro, por me receberem de braços abertos, mesmo sem me conhecer.

Ao Programa de Pós Graduação em Ecologia e Conservação de Recursos Naturais, INBIO e UFU, pela disponibilização de recursos que fizeram possível a realização desse trabalho.

À Coordenação Geral de Ensino Superior (CAPES) pelo apoio financeiro ao longo de todo período do curso.

Aos membros da banca, professora Cecília Lomônaco de Paula e professor Regildo Márcio Gonçalves da Silva, por aceitarem o convite e, desde já, por todas as considerações que acrescentarão muito a este trabalho.

Ao amigo Gudryan Jackson Barônio, por toda a sinceridade, todo incentivo nas minhas tentativas de todas as técnicas de arte possíveis e pela ajuda nas estatísticas e em toda a construção desse trabalho.

A Estêvão Alves da Silva, por compartilhar seu conhecimento sobre simetria e estatística e pelas inúmeras sugestões.

À teacher Olivia Lima, pelas correções e sugestões no Abstract.

Aos colegas do LECI e LAMOVI, pela companhia nas horas de campo, laboratório e discussões.

A toda a turma 2013 desse programa, em especial Marcela Saldanha Pires e Helen Carla Belan, "estrangeiras" como eu, e que se tornaram amigas melhores do que eu jamais poderia pedir.

A todos os meus "filhos" do GOU e família MUR Uberlândia, amigos que permanecem desde o primeiro email, primeira reunião, primeira música, primeira coordenação.

Ao meu namorado Carlos, por estar ao meu lado ao longo de todo esse processo e por me mostrar que um filósofo também pode fazer coletas de campo.

A todos os que, direta ou indiretamente, contribuíram para meu crescimento profissional ao longo desses dois anos de curso.

ÍNDICE

Índice geral

Resumo	05
Abstract	06
Introdução	07
Material e Métodos	13
Área de estudo.....	13
Sistema de estudo.....	14
Coleta de dados.....	17
I. Análise da morfologia floral e quantificação de recursos.....	17
II. Manipulação da simetria floral e influência sobre a frutificação.....	19
III. Análises estatísticas.....	20
Resultados.....	21
I. Simetria floral e quantificação de recursos.....	21
II. Simetria floral e frutificação.....	21
Discussão.....	23
I. Simetria floral e quantificação de recursos.....	24
II. Simetria floral e frutificação.....	26
Conclusões.....	29
Referências Bibliográficas.....	30

Índice de figuras

Figura 1 - Visão aérea da área de estudo.....	14
Figura 2 - <i>Byrsonima intermedia</i>	16
Figura 3 - Representação da flor de <i>Byrsonima intermedia</i>	18
Figura 4 - Correlação entre índice de simetria por flor e recursos ofertados.....	21
Figura 5 - Proporção de frutos formados em flores manipuladas e não manipuladas	22

RESUMO

MONETTA-CARVALHO, AC.2015. Variações morfológicas nas flores de *Byrsonima intermedia* (Malpighiaceae) e seu impacto no valor adaptativo da espécie: polinização e produção de frutos. Dissertação de Mestrado em Ecologia e Conservação dos Recursos Naturais. Universidade Federal de Uberlândia, Minas Gerais.

Em plantas dependentes da polinização biótica, traços florais podem incluir pistas táteis, olfativas e visuais e fatores como cor, formato, odor ou combinações dessas pistas podem ser utilizados para identificar as flores como fonte de recompensas. Um dos componentes que atraem os polinizadores é a simetria, utilizada para discriminação entre flores com diferentes quantidades de recursos e pode ser alterada pela atividade de herbívoros florais, capazes de interferir na quantidade de visitas do polinizador ou alterar a eficiência da polinização. As espécies de Malpighiaceae são conhecidas por ofertar pólen e óleo aos seus visitantes, além de ser uma família importante no Cerrado, um dos ecossistemas que mais sofre degradação no mundo. Diante disso, os objetivos desse estudo foram: a) observar a relação entre simetria floral natural e recursos ofertados aos polinizadores e se b) há discriminação pelos polinizadores entre flores simétricas e flores experimentalmente assimétricas, ou seja, artificialmente danificadas simulando herbivoria e seus efeitos sobre a polinização e consequente produção de frutos. A coleta de dados foi realizada em uma área de cerrado do Clube de Caça e Pesca Itororó de Uberlândia, de setembro de 2013 a julho de 2014. A taxa de simetria floral natural e os recursos florais foram observados nas flores de 24 indivíduos de *Byrsonima intermedia* (murici-pequeno), das quais 3 inflorescências foram ensacadas na pré-antese e três flores de cada inflorescência tiveram suas medidas tomadas. A partir do eixo longitudinal central da pétala estandarte foram medidas as larguras dos lados direito e esquerdo. Foram medidos os comprimentos das duas pétalas imediatamente ao lado da pétala estandarte (pétalas proximais) pelos seus eixos longitudinais centrais. Foram medidas, ainda, as distâncias do ápice da pétala estandarte até o ápice das duas pétalas mais distantes, ou pétalas distais. Cada flor medida foi também utilizada para a quantificação do volume de óleo de seus elaióforos com tubo capilar e quantificação dos grãos de pólen, retirados e corados com Carmin Acético. Nas mesmas plantas, foram escolhidas quatro flores que tiveram 10% das áreas das pétalas estandarte, proximais ou distais retiradas e quatro controles, que não receberam manipulação. Essas flores foram acompanhadas até a frutificação. Não foram encontradas diferenças significativas entre a quantidade de óleo ofertada aos polinizadores e a simetria floral ($r = -0.1407$, $df = 22$, $p = 0.5118$), bem como para quantidade de pólen ($r = -0.0079$, $df = 22$, $p = 0.9707$), o que indica que, para esse sistema de estudo, a simetria não pode ser utilizada como parâmetro dos recursos disponíveis. Foi encontrada diferença significativa na proporção de frutos formados entre o grupo controle e o grupo tratamento ($X^2 = 91,147$, $gl = 3$, $p < 0,01$), mas não entre os tratamentos ($X^2 = 2,026$, $gl = 2$, $p = 0,363$), o que sugere que as manipulações realizadas nas pétalas influenciaram a visita e consequente polinização, mas o local onde essa manipulação foi realizada não é tão importante.

Palavras chave: simetria floral, recursos florais, florivoria, Malpighiaceae

ABSTRACT

MONETTA-CARVALHO, AC. 2015. Morphological variations in flowers of *Byrsonima intermedia* (Malpighiaceae) and its impact on the adaptive value of the species: pollination and fruit set. Master thesis in Ecology and Conservation of Natural Resources. Federal University of Uberlândia, Minas Gerais state, Brazil.

For plants which rely on biological pollination, floral traits related to pollination can include tactile, olfactory and visual cues and color, shape and odor or combinations of these cues can be used to identify flowers as source of rewards. One of the components that attract pollinators is symmetry, used to discriminate flowers with different levels of rewards. Symmetry can be altered by the activity of floral herbivores, capable of interfering on pollinator visitation rate or alter pollination efficacy. Malpighiaceae species are known to offer pollen and oil to their floral visitors and compose an important family on Brazilian savannah (Cerrado), one of the most degraded ecosystems in the world. The aim of this study was to: a) observe the relation between natural floral symmetry and floral rewards and b) assess pollinator discrimination of experimentally asymmetrical flowers, simulating floral herbivory, and its effects over pollination and fruit set. Data collection was performed in a Cerrado area inside Clube Caca e Pesca Itororo de Uberlândia, from September 2013 to July 2014. Natural floral symmetry and floral rewards were observed in flowers of 24 bushes of *Byrsonima intermedia* (Malpighiaceae), in which 3 inflorescences were bagged in pre-anthesis phase and three flowers from each inflorescence had their measures taken. The width of right and left sides of the standard petal was measured as well as the length of proximal petals from the central longitudinal axis. The distance of the apex of standard petal to the distal petals was also measured. Each measured flower was then used to the quantification of elaiophores oil volume with a capillary tube and pollen grain quantification, dyed with Acetic Carmin. On the same plants, we chose four plants that had 10% of petal area removed, on standard, proximal or distal petal and four control plants, which were not manipulated. These flowers were followed to fructification and the seeds were placed in gerbox boxes over germination paper. There were no statistical differences between oil quantity and floral symmetry ($r = -0.1407$, $df = 22$, $p = 0.5118$) as well as pollen quantity ($r = -0.0079$, $df = 22$, $p = 0.9707$), which indicates that, for this particular plant, symmetry is not a reliable sign of floral rewards. There was statistical differences in the proportion of fruits formed from control and treatment groups ($X^2 = 91,147$, $gl = 3$, $p < 0,01$), but not among treatments ($X^2 = 2,026$, $gl = 2$, $p = 0,363$), what suggests that petal manipulation have an effect on pollinator visitation, but the point of manipulation is not that significant.

Keywords: floral symmetry, floral rewards, florivory, Malpighiaceae.

INTRODUÇÃO

A polinização é o processo no qual o pólen produzido nas anteras é transferido para o estigma de uma flor da mesma espécie (WILCOCK e NEILAND, 2002) e pode acontecer entre flores de um mesmo indivíduo, denominada autopolinização, ou entre flores de indivíduos diferentes, chamada polinização cruzada (TOREZAN-SILINGARDI, 2012). A polinização cruzada oferece mais vantagens quando comparada à autopolinização, pois possibilita maior diversidade genética e, conseqüentemente, maior potencial de adaptação da semente produzida às condições ambientais distintas (SOLBRIG, 1976). Para que esse tipo de polinização aconteça, é necessário o envolvimento de vetores externos, bióticos ou abióticos (URRU et al., 2011; TOREZAN-SILINGARDI, 2012), sendo que a polinização biótica diminui o desperdício de pólen e permite o estabelecimento das plantas em ambientes mais diversos, como florestas tropicais (MIDGLEY e BOND, 1991).

As plantas tiveram suas partes florais modificadas ao longo do tempo evolutivo (teoria da coevolução planta/polinizador), atraindo e ajustando-se ao polinizador (STEBBINS, 1970), de modo que a eficiência da polinização biótica foi aumentada. Portanto, os traços florais estão relacionados à polinização e aos processos de fertilização, ou seja, podem ser ajustados pela seleção para assegurar a transferência de pólen, afetar a eficiência com a qual o pólen é removido das anteras e depositado no estigma, interferir no crescimento subsequente do tubo polínico no interior do pistilo e, até mesmo, afetar a fertilização do óvulo (GALEN e STANTON, 1989; FERNÁNDEZ et al. 2009).

A eficácia da polinização pode ser avaliada a partir da eficiência da transferência de pólen, ou seja, a habilidade de polinizadores removerem e transportarem o pólen para

os estigmas e da frequência de visitação, a qual é a razão entre a abundância de polinizadores e o número de flores visitadas em um dado intervalo de tempo (SILVEIRA et al., 2012). Nesse contexto, a eficiência de um determinado polinizador está relacionada à sua combinação anatômica, temporal e comportamental com a flor o que, por sua vez, afeta a quantidade de pólen depositado e removido a cada visita (JOHNSON et al., 2009). As plantas que dependem de polinizadores desenvolvem características que levam à polinização, por exemplo, maximizando a atração de visitas e oferecendo recompensas ao polinizador, visto que o sucesso da transferência do pólen depende, entre outros fatores, da quantidade e duração das visitas (JONES e REITHEL, 2001, ALMEIRA-SOARES et al., 2010).

A probabilidade de visita de um polinizador é elevada por traços florais que funcionam como sinalizadores. Esses sinais podem incluir pistas táteis, olfativas e visuais, como tamanho, forma e coloração da flor ou inflorescência (KEVAN e LANE, 1985; POVEDA et al., 2005, TOREZAN-SILINGARDI, 2012). A cor e a forma podem auxiliar o reconhecimento e a discriminação das flores pelos polinizadores através do contraste com o ambiente que circunda a planta. Os contornos externos e internos permitem que o polinizador pouse na posição apropriada para obter rapidamente o recurso, o que pode facilitar a polinização (DAFNI e KEVAN, 1996). No entanto, nem todos os atributos contribuem de forma igual para a atração. Fishman e Hadani (2013) afirmam que uma planta pode se tornar menos atrativa ao sofrer pequenas mudanças no formato e coloração, pois poderá ser percebida de forma diferente pelo polinizador. Tanto cor, formato, odor ou combinações dessas pistas podem ser utilizados para identificar as flores como fonte de recompensas (GOULSON, 1999). Essas recompensas florais podem incluir néctar (WATT et al., 1974; LIMA et al., 2014; SOMME et al., 2014), pólen (STEPHEN et al., 1969; SOMME et al., 2014),

óleos (BUCHMANN, 1987; VOGEL, 1990; SAZAN et al., 2014) e resinas (ARMBRUSTER, 1987; GUSTAFSSON e BITTRICH, 2002), que são recursos importantes para sobrevivência dos visitantes florais.

Os recursos e as características florais atrativas foram selecionados durante a evolução das angiospermas, levando a uma maior adequação da flor aos visitantes florais (URRU et al., 2011). Estima-se que essas associações planta-polinizador representam o resultado de aproximadamente 100 milhões de anos de evolução (GOULSON, 1999). Desse modo, os sinais florais são fundamentais para a evolução (SILVA e LUTZ, 2004), que deve respeitar a organização básica corporal do animal polinizador. Portanto, considera-se a organização dorsiventral das flores especializadas como consequência da organização dorsiventral dos animais relevantes como polinizadores, especialmente as abelhas (WESTERKAMP e CLAßEN-BOCKHOFF, 2007). Desse modo, os polinizadores podem selecionar os diversos formatos florais, caracterizando as síndromes de polinização (FENSTER et al., 2004).

Um dos componentes dos traços florais que atraem os polinizadores é a simetria, que é o padrão repetido das unidades estruturais (sépalas, pétalas, estames e carpelos) em relação ao eixo principal da flor (NEAL et al., 1998). Nas flores, os dois principais tipos de simetria encontrados são a actinomorfa, presente em flores onde os órgãos do mesmo verticilo são idênticos e regularmente dispostos no receptáculo permitindo múltiplos planos de simetria; e a zigomorfa, com verticilos em um só plano de simetria, onde o lado direito é a imagem espelhada do lado esquerdo (KALIZS et al., 2006; JABBOUR et al., 2008; GRAHAM et al., 2010). A simetria floral pode influenciar a preferência e a percepção das flores, de modo que diferentes polinizadores podem optar por diferentes padrões de simetria. Abelhas, por exemplo, têm preferência inata por

flores bilaterais, enquanto besouros, vespas e borboletas parecem preferir flores radiais (KALISZ et al., 2006).

Nas angiospermas, a transição da simetria floral radial para bilateral foi uma inovação-chave associada com a disseminação das plantas com flores pelo ambiente terrestre (CUBAS, 2004; KAY et al., 2006), pois criou uma especificidade de polinização, promovendo um encaixe entre a morfologia da flor e do polinizador, que resultou na maior eficiência do transporte de pólen (WOLFE e KRSTOLIC, 1999; BECKER et al., 2011). Essa ideia tem como base o fato de algumas das maiores famílias de angiospermas, como Fabaceae e Orchidaceae serem predominantemente zigomórficas (CUBAS, 2004). A simetria floral bilateral restringe a direção de aproximação do polinizador a um só plano, obrigando que este se aproxime da flor em uma orientação particular, ao contrário da simetria radial, que permite que os polinizadores alcancem a flor por mais de uma direção (KALISZ et al., 2006). As flores zigomórficas geralmente apresentam modificações para facilitar o acesso do polinizador em uma direção específica: as pétalas ventrais podem ser transformadas em plataformas de pouso, os estames podem ser reduzidos em certas posições para facilitar o acesso do polinizador aos recursos, além de estames e carpelos poderem estar posicionados para maximizar o contato com o corpo do polinizador (KAY et al., 2006).

Para os insetos, a percepção de simetria pode ser utilizada para discriminação entre flores com maior ou menor quantidade de recursos (GOULSON et al., 1999). Alguns polinizadores mostram preferências inatas por flores simétricas, sugerindo que os padrões de simetria são considerados como pistas para o reconhecimento da qualidade da planta (RODRÍGUEZ et al., 2004). Neal e colaboradores (1998) chegam a considerar que, se a simetria estiver relacionada à quantidade de recursos, uma preferência inata aos padrões simétricos levará os polinizadores a ter maior visitação nas

flores mais simétricas. Dos diversos grupos taxonômicos de polinizadores, destacam-se vários estudos sobre a percepção da simetria floral por abelhas e sua relação com a coleta de recursos como pólen e néctar (MØLLER e ERIKSSON, 1994; MØLLER e ERIKSSON, 1995; WEST e LAVERTY, 1998; MØLLER, 2000; RODRÍGUEZ et al., 2004; WIGNALL et al., 2006), mas ainda não foram relacionadas a simetria floral e a quantidade de óleo oferecidas aos polinizadores.

A presença de herbívoros florais pode ser um fator que influencie a seleção da flor pelos polinizadores, visto que sua atividade pode causar mudanças na morfologia floral, alterando o tamanho da corola (CONNER e RUSH, 1996), a quantidade de recursos disponíveis (MUTIKAINEN e DELPH, 1996) e a simetria da flor (MCCALL, 2008), entre outros. A alteração nesses traços florais pode afetar as interações com os polinizadores pela modificação da quantidade de visitas (FERREIRA e TOREZAN-SILINGARDI, 2013; SÖBER et al., 2010) ou por alterações na eficiência da polinização (MOTHERSHEAD e MARQUIS, 2000), pela diminuição do encaixe morfológico entre a planta e o polinizador.

As espécies da família Malpighiaceae oferecem óleo e pólen como recurso floral (COSTA et al., 2006) e sua associação com polinizadores data desde o período Eoceno (TAYLOR e CREPET, 1987). A família é considerada monofilética baseada em estudos morfológicos e moleculares (SOUTO e OLIVEIRA, 2013) e é composta por árvores, arbustos e lianas, encontrados em florestas tropicais, subtropicais e savanas (DAVIS e ANDERSON, 2010), porém são mais comumente encontradas em ambientes relativamente abertos, como savanas esparsas (incluindo áreas de cerrado) e pastagens (ANDERSON, 1979). Possui aproximadamente 77 gêneros e 1300 espécies, sendo 85% destas neotropicais (DAVIS e ANDERSON, 2010). No Brasil há 32 gêneros com cerca

de 300 espécies (COSTA et al., 2006), sendo 16 gêneros e 126 espécies encontradas em áreas de Cerrado (MENDONÇA et al., 1998).

Byrsonima Rich. é o maior gênero da família Malpighiaceae, com 160 espécies de lianas, árvores, arbusto e subarbustos, sendo que grande quantidade está presente nas regiões de savana (MENDES et al., 2011; BARBOSA et al., 2014). No Brasil, são cerca de 70 espécies (MENDES et al., 2011), popularmente conhecidas como murici (JOLY, 2002). O gênero é um importante constituinte da flora do Cerrado, com 52 espécies descritas (VILLAS-BOAS et al., 2013). São plantas de rápido crescimento, flores vistosas e frutos carnosos, importantes na dieta de pássaros frugívoros (MENDES et al., 2011) e de grande utilização na medicina popular (BEJAR et al. 1995; SANNOMIYA et al., 2007; LIMA et al., 2008; GUILHOM-SIMPLICIO e PEREIRA, 2011). Estudos demonstram que extratos das folhas apresentam potencial antioxidante (ROLIM et al. 2013), antiulcerogênico (SANNOMIYA et al., 2005) e antidiarreico (LIMA et al., 2008)

A polinização do gênero ocorre através de abelhas Apidae coletoras de óleo, como as pertencentes às tribos Centridini e Tapinostapidini (VILLAS-BOAS et al., 2013), que coletam o pólen por vibração (VOGEL, 1990; SIGRIST e SAZIMA, 2004; TOREZAN-SILINGARDI, 2007). Portanto, pode-se dizer que a morfologia floral sofre influência por pressão seletiva desses polinizadores (VILLAS-BOAS et al., 2013).

Tendo em vista que no Cerrado encontra-se uma grande assembleia de interações planta-animais, fundamentais para a estruturação do funcionamento do ecossistema como um todo (ALVES-SILVA et al., 2012) e que, nesse ambiente, as interações ecológicas ainda são pouco estudadas, especialmente as que ocorrem entre flores e seus visitantes (DEL CLARO e TOREZAN-SILINGARDI, 2009; FERREIRA e TOREZAN-SILINGARDI, 2013) e considerando a carência de estudos envolvendo a simetria floral e sua relação com os polinizadores no Brasil, decidimos utilizar, como

modelo, uma espécie de Malpighiaceae com flores zigomorfas, abundante no Cerrado. Este estudo teve como objetivo investigar a hipótese de que flores com maior variação na simetria devem apresentar menor quantidade de recursos, como pólen e óleo e, portanto, devem ser menos atrativas para polinizadores, formando menos frutos. Para tanto, foram abordadas como questões principais:

I. Há relação entre simetria floral natural e recursos ofertados aos polinizadores?

II. Há discriminação pelos polinizadores entre flores simétricas e flores experimentalmente assimétricas, ou seja, artificialmente danificadas para simular herbivoria, com efeitos sobre a polinização e consequente produção de frutos?

MATERIAL E MÉTODOS

Área de estudo

O estudo foi realizado na reserva ecológica de Cerrado do Clube Caça e Pesca Itororó de Uberlândia (CCPIU) (18°56' 21.04" S, 48°16' 14.33 " O), Minas Gerais, Brasil, com área de 640 hectares (Figura 1). O clima da região é caracterizado por duas estações bem definidas: estação seca, de maio a setembro, e chuvosa, de outubro a abril (REÚ e DEL CLARO, 2005). A área de Cerrado existente no local possui 127 ha e apresenta um gradiente entre as fitofisionomias de campo limpo, campo sujo e cerrado sentido restrito, atravessada por uma vereda (APPOLINARIO e SCHIAVINI, 2002).



Figura 1 - Visão aérea da área de estudo, a Reserva Ecológica do Clube Caça e Pesca Itororó de Uberlândia, Minas Gerais, Brasil.

Sistema de estudo

Byrsonima intermedia A. Juss. é um arbusto com cerca de 1,40 metros de altura, com flores zigomórficas, hermafroditas, pentâmeras, diurnas e sem odor perceptível (OLIVEIRA et al., 2007) (Figura 2). As pétalas estão dispostas da seguinte forma: a pétala estandarte ocupa a posição mais alta, com formato ligeiramente diferenciado e base espessada, enquanto as quatro demais são iguais em formato, duas delas dispostas em posição lateral e duas em posição inferior em relação ao eixo floral (VILAS-BOAS et al., 2013) (Figura 2, letras E e F). A morfologia floral é semelhante às Malpighiaceae em geral: cinco sépalas com elaióforos, cinco pétalas, dez estames e três carpelos (OLIVEIRA et al., 2007). A presença dos elaiofóros faz com que as flores sejam classificadas como flores de óleo, porém devem ser também consideradas flores de

pólen, visto que a maioria das abelhas coleta pólen (VILLAS-BOAS et al., 2013). A antese ocorre no início da manhã, por volta das 6h30 e pode continuar até aproximadamente às 10h30 (TOREZAN-SILINGARDI, 2007). Quando as pétalas se abrem, os estigmas estão túrgidos e as anteras deiscentes. A partir do segundo dia, começa a ocorrer a senescência da flor, a pétala estandarte muda de coloração amarela para alaranjada, a cobertura da antera passa de amarelo para marrom e os estigmas se afastam (OLIVEIRA et al., 2007).

As inflorescências podem ser herbivoradas por lepidópteros, especialmente das famílias Pyralidae e Lycanidae, ou por larvas e adultos de coleópteros, em especial as famílias Curculionidae e Chrysomelidae (TOREZAN-SILINGARDI, 2007).

Os frutos de *B. intermedia* são drupas adocicadas e suculentas, com pericarpo verde no estágio imaturo e amarelo no estágio maduro, produzidas abundantemente durante o período chuvoso (TOREZAN-SILINGARDI, 2007; VILLAS-BOAS et al., 2013) (Figura 2, letra H). São superficialmente carnosos e possuem um pirênio (caroço) lenhoso, constituído pelo endocarpo e as sementes (SOUTO e OLIVEIRA, 2005; CARVALHO e NASCIMENTO, 2008). O número de sementes encontradas pode variar de zero a três (SOUTO e OLIVEIRA, 2005), das quais somente uma é viável (CAVALCANTE, 1976). A dispersão é realizada por animais, principalmente aves, e os arbustos têm grande potencial para recuperação de áreas degradadas, por seu rápido crescimento (SOUTO e OLIVEIRA, 2005).

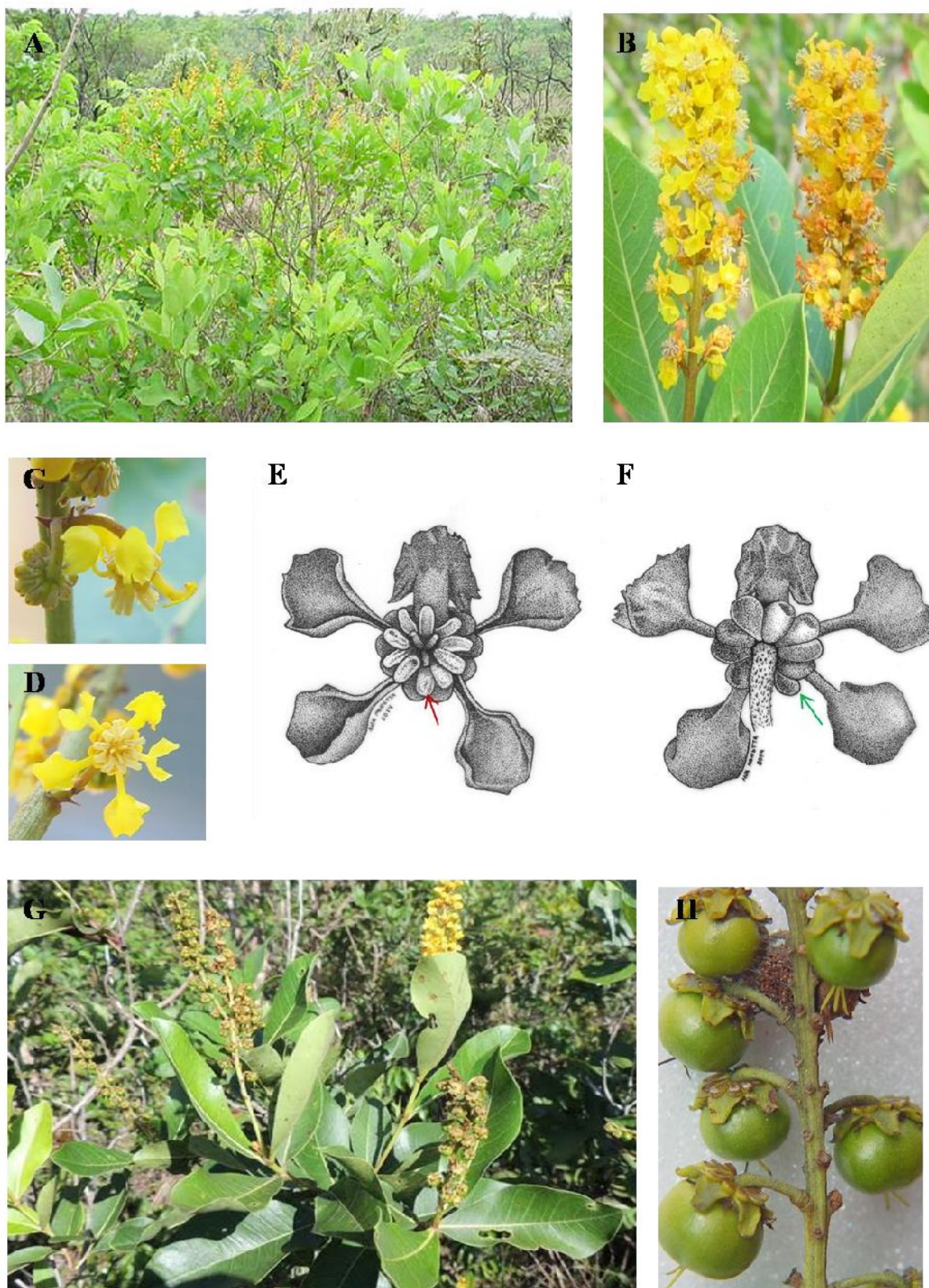


Figura 2 – *Byrsonima intermedia*. A- Visão geral da planta no período de floração; B- Inflorescências, C- Visão lateral da flor, D- Visão frontal da flor, E-Visão frontal da flor, destaque para as anteras com pólen, F- Visão dorsal da flor, destaque para os elaióforos, G- Visão geral da planta no período de frutificação, H- Infrutescência . Fotos: A a D e H: Helena Maura Torezan Silingardi; G: Marcela Saldanha Pires. Ilustrações: Ana Carolina Monetta de Carvalho

Coleta de dados

I. Análise da morfologia floral e quantificação de recursos

Para avaliar a relação entre os recursos florais e a morfologia floral natural, definida como o índice de simetria, foram utilizados 24 indivíduos de *B. intermedia*, separados entre si por cerca de 20 metros. Em cada planta, três inflorescências foram ensacadas na pré-antese e, em cada inflorescência, três flores tiveram suas medidas tomadas com paquímetro digital (Lee Tools©), em nove flores por planta, totalizando 216 flores. A Figura 3 mostra como as medidas foram tomadas. A partir do eixo longitudinal da pétala estandarte foram medidas as larguras dos lados direito (D) e esquerdo (E). Foram medidos os comprimentos das duas pétalas imediatamente ao lado da pétala estandarte (pétalas proximais) pelos seus eixos longitudinais (F e G). Foram medidas as distâncias do ápice da pétala estandarte até o ápice das duas pétalas mais distantes, ou pétalas distais (A e B). Foi considerada simetria máxima quando a flor apresentou os valores $D=E$, $F=G$ e $A=B$.

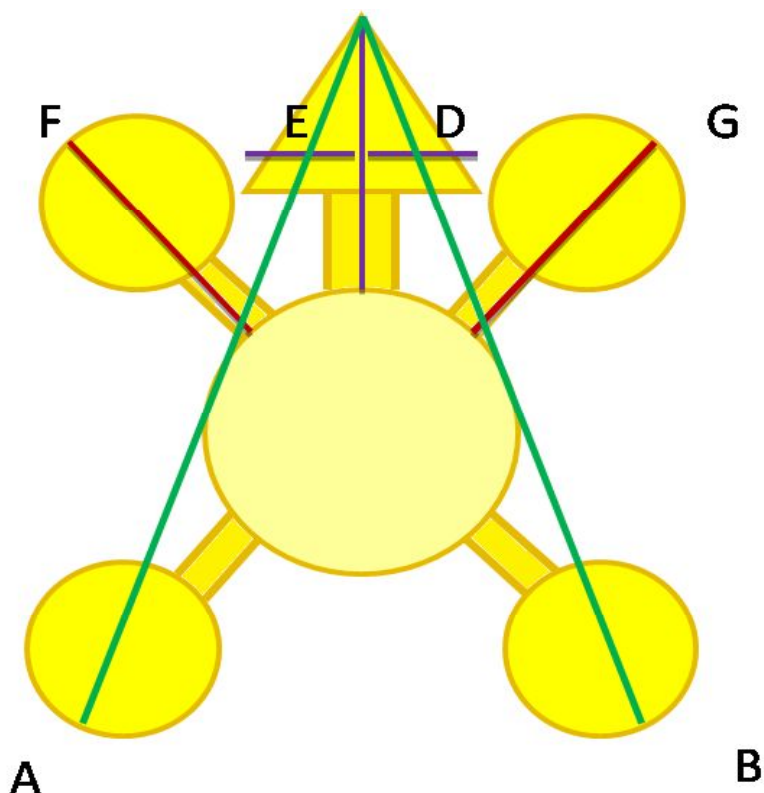


Figura 3 - Representação da flor de *B. intermedia*, evidenciando a posição de cada medida observada. Os quatro círculos amarelos representam as pétalas proximais e distais, enquanto o triângulo representa a pétala estandarte.

Para verificar se há relação entre a simetria floral natural e a produção de recursos florais, foi realizada a quantificação do óleo e do pólen. As flores foram acondicionadas individualmente em potes plásticos com algodão umedecido, transportadas para o laboratório e seus recursos foram quantificados no mesmo dia da coleta. Cada flor medida foi usada para quantificar o volume de óleo presente nos elaióforos com tubo capilar de 0,05mL. Para a quantificação polínica e teste de viabilidade, cada flor teve os grãos de pólen de apenas uma antera, escolhida ao acaso, colocados sobre uma lâmina e corados com Carmin Acético. A contagem foi realizada utilizando contador manual em microscópio óptico Olympus CX40.

II. Manipulação da simetria floral e influência sobre a frutificação

Para avaliar se a simetria floral pode influir sobre a frutificação dessa espécie de Malpighiaceae, foi feito um experimento de manipulação com 24 plantas. Em duas inflorescências pré-ensacadas em cada planta, foram escolhidas quatro flores no início da manhã e sorteadas duas como tratamento e duas como controle, totalizando 192 flores, que foram acompanhadas até a frutificação. As flores do grupo tratamento tiveram cerca de 10% da área de uma pétala retirada com tesoura, sendo (1) a pétala estandarte, (2) uma pétala proximal e (3) uma pétala distal, cortadas aleatoriamente, com cerca de 32 flores de cada tipo. No grupo controle, as flores permaneceram intactas. Cada grupo foi identificado com linha de cor branca ou azul, que não interferiram com a ação dos polinizadores. As sementes foram retiradas dos frutos maduros e colocadas para germinar, para mensuração do comprimento do caule e do número de folhas.

Os frutos tiveram a polpa retirada por meio de atrito com peneira de metal sob água corrente (MURAKAMI et al., 2011), foram lavados em solução de NaOH para descontaminação por 5 minutos e depois deixados em fluxo contínuo de água por 10 minutos (NOGUEIRA et al., 2004). Em seguida, as sementes foram colocadas para secar sobre papel de filtro.

Um lote de frutos teve o pericarpo removido e as sementes foram armazenadas em caixas gerbox sobre papel de germinação úmido. As formas de quebra de dormência testadas em projetos pilotos foram: I. escarificação com lixa e quebra do envoltório externo com uma morsa; II. congelamento a 0° Celsius por sete dias, III. fervura por 10 minutos e III. imersão em ácido sulfúrico PA (98%) por 15 minutos, conforme descrito por Alberto e colaboradores (2011). O método escolhido foi a imersão em ácido

sulfúrico, coincidindo com a que apresentou melhores resultados em Alberto e colaboradores (2011), exceto o tratamento com ácido giberélico. As sementes foram armazenadas em laboratório e borrifadas com solução antifúngica Miconazol a cada dois dias.

III. Análises estatísticas

Para que fosse possível criar um só valor de simetria para cada flor, foi calculada a diferença entre os valores obtidos a partir das medidas das pétalas (DE, FG e AB). Os valores das diferenças, em módulo, foram somados e divididos pelo número de flores por indivíduo (n=9), da seguinte forma:

$$A_i = \frac{\sum(|A - B| + |D - E| + |F - G|)}{N_i}$$

criando-se o índice A_i , que mede os níveis de simetria encontrados em cada planta.

Para testar se havia relação entre a simetria floral mensurada e a quantidade de recursos ofertados aos polinizadores, foram realizadas correlações separadamente para o pólen e o óleo coletados, utilizando o índice A_i para cada um dos recursos coletados. Para observar as diferenças na formação de frutos a partir da manipulação experimental das pétalas, os grupos foram comparados através do teste de Qui-quadrado, repetido novamente com a exclusão do grupo controle, para verificar se existiam diferenças na formação de frutos considerando o local da manipulação (pétalas estandarte, proximal ou distal) As análises foram realizadas utilizando o programa estatístico Systat 10.2®.

RESULTADOS

I. Simetria floral e quantificação de recursos

Não foram encontradas diferenças significativas entre a quantidade de óleo ofertada aos polinizadores e a simetria floral ($r = -0.1407$, $df = 22$, $p = 0.5118$) (Figura 4A). Do mesmo modo, para a quantidade de pólen, não foram encontradas diferenças significativas entre a quantidade desse recurso e a simetria floral ($r = -0.0079$, $df = 22$, $p = 0.9707$) (Figura 4B).

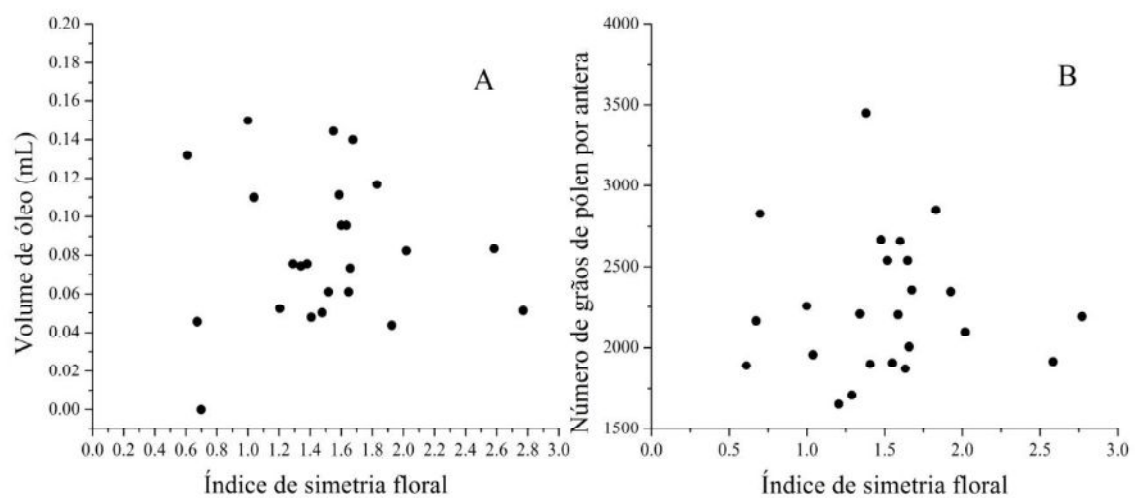
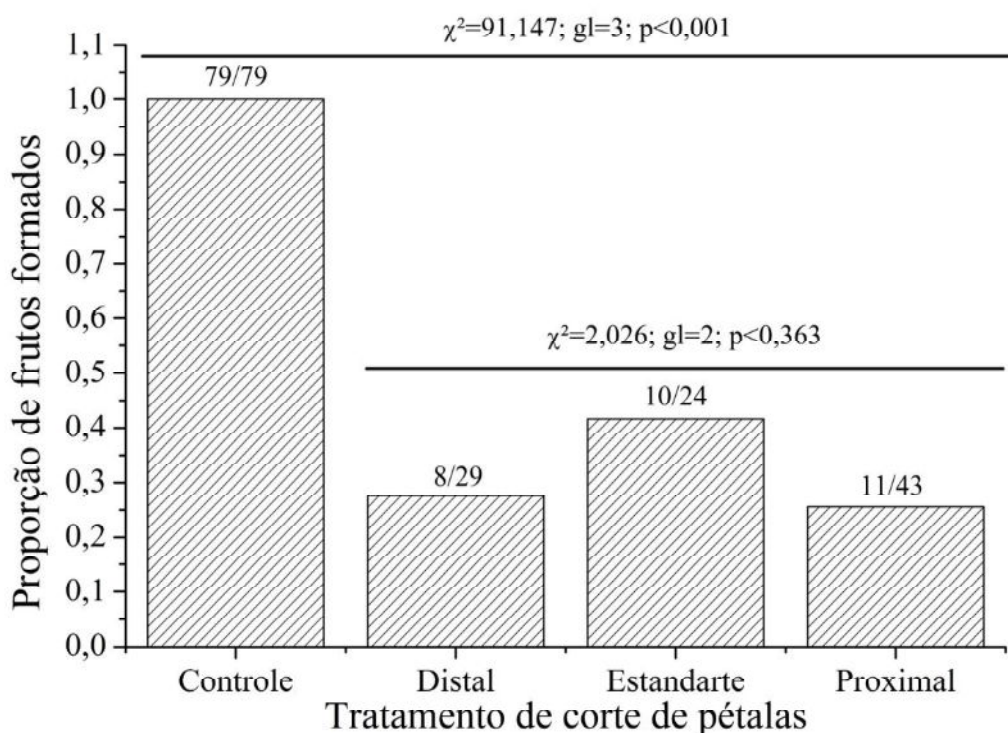


Figura 4 - Correlação entre (A) o índice de simetria por flor e o volume de óleo e (B) a quantidade de pólen disponibilizada em uma antera por cada indivíduo de *B.intermedia* a seus polinizadores.

II. Simetria floral e frutificação

Verificou-se que há diferença significativa ($\chi^2=91,147$, $gl=3$, $p<0,01$) quando comparadas a formação de frutos a partir de flores com pétalas manipuladas, nos três tratamentos realizados (corte da pétala estandarte, proximal ou distal), e não manipuladas (controle), que mantiveram suas características morfológicas naturais durante todo o estudo (Figura 5). O teste de χ^2 com exclusão do controle demonstrou que não há diferença significativa ($\chi^2=2,026$, $gl=2$, $p=0,363$) entre os tratamentos, ou seja, que as manipulações realizadas nas pétalas influenciaram na visitação e consequente polinização, mas a local onde essa manipulação foi realizada não é tão importante. Os resultados mostraram que a proporção de frutos formados a partir das flores controle (sem danos) foi maior, o que sugere que a perda da simetria, decorrente de alterações como a herbivoria floral, interfere na visitação dos polinizadores.



*As frações acima das barras representam o número de frutos formados (numerador) pelo número total de flores manipuladas em cada tratamento (denominador).

Figura 5 - Comparação da proporção de frutos formados a partir de flores manipuladas, com corte nas pétalas estandarte, proximal ou distal e não manipuladas.

Apesar da aplicação das diversas metodologias para a quebra de dormência, as sementes de *B. intermedia* não germinaram, tanto as do grupo controle (sem manipulação) quanto às do tratamento (10% das pétalas retiradas). Das 110 sementes coletadas (29 sementes do tratamento e 81 sementes do controle), somente uma germinou, pertencente ao grupo tratado.

DISCUSSÃO

Embora variações nas características florais, como na morfologia, aqui representada pela simetria, possam resultar em impactos significativos sobre a produção de recursos florais e a visitação (CONNER e RUSH, 1996; MUTIKAINEN e DELPH, 1996; MCCALL, 2008), no presente estudo a quantidade de pólen e óleo presentes nas flores não foi dependente da simetria da flor. Nesse caso, portanto, a simetria floral não pode ser considerada um bom parâmetro para indicar aos polinizadores a quantidade de recursos produzidos na flor (ver item I - Simetria floral e quantificação de recursos). No entanto, a presença de um fator externo como herbivoria floral ou manipulação experimental que altere os padrões naturais de simetria da flor, influenciou a visitação dos polinizadores e, conseqüentemente, o sucesso reprodutivo da planta (ver item II - Simetria floral e frutificação). Assim, foi demonstrado que os polinizadores são capazes de identificar variações na morfologia floral, influenciando na sua escolha entre as flores em função dessas modificações anatômicas, conforme observado por Mothershead e Marquis (2000).

I. Simetria floral e quantificação de recursos

A morfologia floral (forma, tamanho, simetria e cor) é considerada como fortemente correlacionada aos recursos ofertados (pólen e néctar) (BOSCH et al., 1997) e a evolução desses traços pode ser direcionada pelos polinizadores (BARBER e GORDEN, 2014), capazes de relacionar características da flor com a quantidade ou quantidade de recurso (THOMSON, 1988; GUMBERT, 2000). As pistas florais podem ser uma ferramenta útil, diminuindo os custos da busca por recursos em uma comunidade rica em espécies de plantas (HEGLAND e TOTLAND, 2005). Cresswell e Roberston (1994) afirmam que as diferenças nas quantidades de recursos detectadas pelas abelhas são utilizadas para ajuste do tempo gasto na visita de cada flor. Nesse contexto, flores simétricas são mais rapidamente visitadas quando comparadas a flores assimétricas (MØLLER, 2000).

Os resultados desse estudo mostram que não houve relação entre a simetria floral e a quantidade de recursos florais (pólen e óleo) ofertados aos polinizadores no sistema observado (Figura 4). Esses resultados contrariam o observado por Frey e Bukoski (2014), que observaram que a simetria floral de *Geranium robertianum* (Geraniaceae) estava correlacionada com o número de grãos de pólen produzidos e com a área da flor, de modo que plantas que possuíam flores assimétricas também produziam flores menores e com menor quantidade de grãos de pólen.

Não foram encontrados trabalhos que relacionavam traços florais e quantidade de óleo. Outros caracteres da morfologia floral foram relacionados aos recursos

ofertados como o número de grãos de pólen, correlacionado ao tamanho da corola em *Raphanus sativus* (Brassicaceae) (STANTON e PRESTON, 1988) e a quantidade de néctar floral foi relacionada com tamanho da flor e da inflorescência (HARDER e CRUZAN, 1990) e ao tamanho e diâmetro da corola (DUFFIELD et al., 1993).

Desse modo, outros aspectos da morfologia floral podem estar envolvidos na seleção de uma flor pelo polinizador, de modo que a simetria pode não ser a principal pista utilizada pelos polinizadores, como já sugerido por Frey e Bukoski (2014). O tamanho da flor parece ser o fator de seleção em várias espécies (STANTON e PRESTON, 1988; SHYKOFF e BUCHELI, 1995; MARTIN, 2004), bem como a forma e disposição das pétalas (SUTHERLAND e VICKERY, 1993; GÓMEZ et al., 2008). Os recursos florais também podem ser relacionados com a cor. Os polinizadores das flores do gênero *Ipomopsis* associam cor com quantidade de recurso, demonstrando preferência por flores de cor vermelha, que disponibilizam néctar em maior quantidade (MELÉNDEZ-ACKERMAN et al., 1997). As pistas para os polinizadores podem ser dadas, ainda, através da ação conjunta dos caracteres como, por exemplo, tamanho e simetria (FREY e BUKOSKI, 2014).

Outro aspecto relevante é o ângulo formado entre as pétalas, importante para possibilitar o encaixe da abelha na flor. Frey e Bukoski (2014) sugerem que os insetos evitariam flores com ângulos desiguais com maior frequência que flores com pétalas desiguais. Desse modo, a seleção poderia ser realizada a partir dos ângulos em que as pétalas se dispõem, não somente pelas diferenças entre as pétalas, como analisado no presente trabalho.

Por fim, em *B.intermedia*, a simetria floral pode não ser tão importante, pois suas flores são apresentadas em grande quantidade, em inflorescências numerosas e próximas. Por se tratar de uma inflorescência, variações de simetria em flores

individuais podem ser atenuadas no momento da visitação visto que, em um primeiro momento, a abelha é atraída pelo conjunto das flores. Kevan e colaboradores (1996) afirmam que a forma só passa a importar a pequenas distâncias, devido à baixa acuidade visual dos insetos, que é aproximadamente 100 vezes menor que a capacidade de visão humana. No entanto, a alteração experimental da simetria floral através do corte das pétalas teve influência sobre a formação de frutos (Figura 5), conforme discutido abaixo.

II. Simetria floral e frutificação

Oliveira e colaboradores (2007) descreveram que *B. intermedia* é uma planta autocompatível e, portanto, produz frutos se polinizada manualmente. No entanto, para essa espécie, não existe autopolinização espontânea, fato que pode estar relacionado a mecanismos morfológicos que impedem a autofecundação. Desse modo, em condições naturais, a ocorrência de frutos é decorrente do sucesso da polinização (NEILAND e WILCOCK, 1998).

Møller e Eriksson (1995) afirmam que a assimetria floral pode resultar numa menor quantidade de pólen depositada ou na produção de pólen de menor qualidade que, ao alcançar o estigma, resulte em um crescimento deficiente do tubo polínico. A assimetria decorrente da ação de herbívoros florais pode, ainda, alterar as pistas de orientação dos polinizadores (SALOMÃO et al., 2006). Como a produção de frutos é considerada uma medida eficaz de sucesso reprodutivo (NEILAND e WILCOCK, 1998), o número de frutos formados a partir de flores que tiveram a simetria modificada pode indicar a importância desse padrão morfológico na escolha da flor no momento da polinização e suas consequências na reprodução das plantas.

McCall (2008) estudou a alteração na simetria em *Nemophila menziesii* (Hydrophyllaceae), partindo da hipótese que a perda da simetria floral causada por herbívoros florais causaria uma diminuição na aptidão reprodutiva da planta e verificou que os polinizadores visitam aproximadamente o dobro da proporção de flores não-danificadas em comparação com flores danificadas, natural ou artificialmente. A probabilidade de que a planta danificada produza fruto também foi menor (cerca de 30%) quando comparada à da planta não danificada (cerca de 60%). Do mesmo modo, Mothershead e Marquis (2000) observaram que a probabilidade de produção de frutos era menor em flores danificadas por herbívoros florais, que tinham o diâmetro da corola reduzido. Assim como em Ferreira e Torezan-Silingardi (2013), a influência da alteração nas pétalas sob a visita dos polinizadores foi observada pela a proporção de frutos produzidos que, como apresentado, foi menor em flores alteradas artificialmente quando comparada aos frutos de flores pertencentes ao grupo controle (Figura 5).

Ao contrário do encontrado neste estudo, a alteração experimental da simetria floral realizada por Frey e colaboradores (2005) não exerceu influência sobre a visita dos polinizadores e consequente produção de sementes em *Impatiens pallida* (Balsaminaceae), em nenhum dos tratamentos (remoção de 30% de ambos os lados ou 60% e 100% em um dos lados da flor). Do mesmo modo, Weeks e Frey (2007) concluíram que os insetos polinizadores de *Hesperis matronalis* (Brassicaceae) não se orientam pela simetria floral, pois a frequência de visita foi aleatória, não havendo diferença entre os modelos florais com simetria alterada ou não. Também não foram encontradas diferenças na produção de frutos para flores com 50% e 100% de uma pétala removida quando comparadas às flores controle nos dois anos de estudo.

Estudos sugerem que a presença de uma pressão externa como, por exemplo, a herbivoria, altera a interação planta-polinizador. Gómez (2003) afirma que a presença

de ungulados florívoros pode cancelar o impacto seletivo que o polinizador poderia exercer sobre a flor de *Erysimum mediohispanicum* (Brassicaceae), por se alimentarem das flores maiores, selecionadas pelos polinizadores em plantas sem a presença de herbívoros. Desse modo, um fator externo que cause a alteração da simetria floral em *B.intermedia* pode fazer com que essas flores alteradas sejam menos visitadas, apesar de, nessa espécie, a simetria não ter relação com os recursos ofertados (Figura 4).

Finalmente, uma outra explicação para a menor frutificação para flores experimentalmente alteradas, é que os cortes nas pétalas, similares a danos florais por herbivoria, podem ter causado mudanças na flor que vão além da alteração da simetria floral. Danos ou estresses nas pétalas podem causar variações na cor ou odor (STRAUSS et al., 1996; ZANGERL e BEREMBAUM, 2009) e ser a causa da menor visitação (KESSLER e HALITSCHKE, 2009) e, conseqüentemente, menor produção de frutos.

Apesar do emprego de diferentes técnicas para quebra de dormência, apenas uma única semente de *B. intermedia* germinou. No entanto, as dificuldades na germinação do gênero são conhecidas. Vasconcelos-Filho (2008) aponta como razão da baixa germinação a presença de uma barreira mecânica criada pelo endocarpo esclerificado que envolve o embrião e oferece resistência ao seu crescimento (CARVALHO e NASCIMENTO, 2008). Além disso, parte das sementes também pode apresentar dormência fisiológica, capaz de ser quebrada pela adição de ácido giberélico (CARVALHO e NASCIMENTO, 2013).

Embora o método para a superação de dormência utilizando-se ácido sulfúrico seja eficaz para sementes do Cerrado (MARTINS e NAKAGAWA, 2008; SAMPAIO et al., 2011), inclusive para uma espécie do mesmo gênero (ALBERTO et al., 2011), essa forma de escarificação pode trazer resultados prejudiciais para a germinação, pois o

ácido pode causar danos ao embrião, diminuindo sua viabilidade (NASCIMENTO et al., 2011). Do mesmo modo, apesar de permitir a embebição imediata do embrião, fragmentar o pirênio e retirar parte da camada lenhosa do endocarpo, como aqui testado, pode danificar o embrião no processo de extração, especialmente na área da radícula, localizada na extremidade apical do pirênio (CARVALHO e NASCIMENTO, 2008; VASCONCELOS-FILHO, 2008). Isso pode explicar parcialmente nossos resultados.

Sugerimos que outros estudos sejam desenvolvidos relacionando a morfologia floral aos recursos oferecidos para os polinizadores, pois poderão auxiliar nossa compreensão sobre os fatores que influem na polinização e frutificação.

CONCLUSÕES

Este trabalho mostrou que, embora seja considerada um dos fatores de atração dos polinizadores, a simetria floral não está relacionada à quantidade de pólen e óleo produzidos em *B. intermedia*. Assim, a simetria floral não pode ser considerada um bom indicativo da quantidade de recursos ofertada pela flor aos polinizadores. Desse modo, as pistas sobre a quantidade e qualidade de recursos podem estar em outros caracteres florais, como o tamanho, a coloração, ou ainda na combinação de dois ou mais caracteres.

No entanto, apesar de não haver relação entre a simetria floral e os recursos ofertados, a alteração experimental pela retirada de 10% da área de uma pétala teve consequências diretas sobre a formação dos frutos. Esse fato sugere que os polinizadores preferem as flores de pétalas intactas, visitando-as com maior frequência do que as flores danificadas.

Estudos como esse, que considerem os caracteres morfológicos florais e os recursos oferecidos aos polinizadores de outras espécies e famílias vegetais, podem nos ajudar a compreender melhor a relação entre simetria floral, recursos e atração de polinizadores.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

ALBERTO, P.S.; SILVA, F.G.; CABRAL, J.S.R.; SALES, J.F.; PEREIRA, F.D. (2011). Methods to overcome of the dormancy in murici (*Byrsonima verbascifolia* Rich) seeds. *Semina: Ciências Agrárias*, 32(3):1015-1020.

ALMEIDA-SOARES, S; POLATTO, L.P.; DUTRA, J.C.S.; TOREZAN-SILINGARDI H.M. (2010). Pollination of *Adenocalymma bracteatum* (Bignoniaceae): floral biology and visitors. *Neotropical Entomology*, 39(6): 941-948.

ALVES-SILVA E.; BARÔNIO, G.J.; TOREZAN-SILINGARDI, H.M.; 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. *Entomological Science*, 16(2):162-169.

ANDERSON, W.R. (1979). Floral conservatism in Neotropical Malpighiaceae. *Biotropica*, 11(3): 219-223.

APPOLINARIO,V.; SCHIAVINI, I. (2002). Levantamento fitossociológicos de espécies arbóreas do Cerrado (*strictu sensu*) em Uberlândia - Minas Gerais. *Boletim do Herbário Ezechias Paulo Heringer*, 10:57-75.

ARMBRUSTER, W.S. (1987). The role of resin in Angiosperm pollination: ecological and chemical consideration. *American Journal of Botany*, 71(8): 1149-1160.

BARBER, N.; GORDEN, N.L.S. (2014). How do belowground organisms influence plant-pollinator interactions? *Journal of Plant Ecology*, In press.

BARBOSA, C.Z.R.; MENDONÇA, M.S.; RODRIGUEZ, R.S. (2014). Seedling morphology of three sympatric savanna species of *Byrsonima*: first evidence of

cryptogeaal germination in Malpighiaceae and overlooks seedling types in eudicots. *Flora*, 209: 401-407.

BECKER, A.; ALIX, K.; DAMERVAL, C. (2011). The evolution of flower development: current understanding and future challenges. *Annals of Botany*, 107: 1427-1431.

BEJAR, E.; AMARQUAYE, A.; CHE, C.; MALONE, M.H.; FONG, H.H.S. (2005). Constituents of *Byrsonima crassifolia* and their spasmogenic activity. *International Journal of Pharmacognosy* 33(1): 25-32.

BOSCH, J.; RETANA, J.; CERDÁ, X. (1997). Flowering phenology, floral traits and pollination composition in a herbaceous Mediterranean plant community. *Oecologia*, 109: 583-591.

BUCHMANN, S.L. (1987). The ecology of oil flowers and their bees. *Annual Reviews of Ecology and Systematics*, 18:343-369.

CARVALHO, J.E.U.; NASCIMENTO, W.M.O. (2008). Caracterização dos pirênios e métodos para acelerar a germinação de sementes do muruci do clone-açu. *Revista Brasileira de Fruticultura*, 30(3): 775-781.

CARVALHO, J.E.U.; NASCIMENTO, W.M.O. (2013). Caracterização biométrica e respostas fisiológicas de diásporos de muricizeiro a tratamentos da superação de dormência. *Revista Brasileira de Fruticultura*, 35(3):704-712.

CAVALCANTE, P. *Frutas comestíveis da Amazônia*. 2ª edição. Belém: Publicações Avulsas do Museu Goeldi, 33, 79p., 1976.

CONNER, J.K.; RUSH, S. (1996). Effects of flower size and number on pollinator visitation to wild radish, *Raphanus raphanistrum*. *Oecologia*, 105:509-516.

COSTA, C.B.N.; COSTA, J.A.S.; RAMALHO, M. (2006). Biologia reprodutiva de espécies simpátricas de Malpighiaceae em duas costeiras da Bahia, Brasil. *Revista Brasileira de Botânica*, 29(1): 103-114.

CRESWELL, J.E.; ROBERTSON, A.W. (1994). Discrimination by pollen-collecting bumblebees among differentially rewarding flowers of an alpine wildflower *Campanula rotundifolia* (Campanulaceae). *Oikos*, 69:304-308.

CUBAS, P. (2004). Floral zygomorphy: the recurring evolution of a successful trait. *BioEssays*, 26: 1175-1184.

DAFNI, A.; KEVAN, P.G. (1996). Floral symmetry and nectar guides: ontogenetic constraints from floral development, colour pattern rules and functional significance. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 120(4): 371-377.

DAVIS, C.C.; ANDERSON, W.R. (2010). A complete generic phylogeny of Malpighiaceae inferred from nucleotide sequence data and morphology. *American Journal of Botany*, 97(12): 2031-2048.

DEL CLARO, K.; TOREZAN-SILINGARDI, H.M. (2009). Insect-plant interactions: new pathways to a better comprehension of ecological communities in Neotropical Savannas. *Neotropical Entomology*, 38(2): 159-164.

DUFFIELD, G.E.; GIBSON, R.C., GILHOOLY, P.M., HESSE, A.J., INKLEY, C.R., GILBERT, F.S.; BARNARD, C.J. (1993). Choice of flowers by foraging honey bees (*Apis mellifera*): possible morphological cues. *Ecological Entomology*, 18(3):191-197.

FENSTER, C.B.; ARMBRUSTER, W.S.; WILSON, P.; DUDASHI, M.R.; THOMSON, J.D. (2004). Pollination syndromes and floral specialization. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics*, 35: 375-403.

FERNÁNDEZ, V.A., GALETTO, L.; ASTEGIANO, J. (2009). Influence of flower functionality and pollination system on the pollen size-pistil length relationship. *Organisms Diversity and Evolution*, 9(2): 75-82.

FERREIRA, C.A.; TOREZAN-SILINGARDI, H.M. (2013). Implications of floral herbivory on Malpighiaceae plant fitness: visual aspects of the flower affects the attractiveness to pollinators. *Sociobiology*, 60(3):323-328.

FISHMAN, M.A.; HADANI, L. (2013). Pollination mating rendezvous and the evolution of floral advertisement. *Journal of Theoretical Biology*, 316: 99-116.

FREY, F.M., DAVIS, R.; DELPH, L.F. (2005). Manipulation of flower symmetry does not affect seed production in *Impatiens pallida*. *International Journal of Plant Sciences*, 166(4):659-662.

FREY, F.M.; BUKOSKI, M. (2014). Floral symmetry is associated with flower size and pollen production but not insect visitation rates in *Geranium robertianum* (Geraniaceae). *Plant Species Biology*, 29(3): 272-280.

GALEN, C.; STANTON, M.L. (1989). Bumble bee pollination and floral morphology: factors influencing pollen dispersal in the alpine sky pilot, *Polemonium viscosum* (Polemoniaceae). *American Journal of Botany*, 76(3): 419-426.

GÓMEZ, J.M. (2003). Herbivory reduces the strength of pollinator-mediated selection in the Mediterranean herb *Erysimum mediohispanicum*: consequences for plant specialization. *The American Naturalist*, 162(2): 242-256.

GÓMEZ, J.M.; BOSCH, J.; PERFECTTI, F.; FERNÁNDEZ, J.D.; ABDELAZIZ, M.; CAMACHO, J.P.M. (2008). Spatial variation in selection on corolla shape in a generalist plant is promoted by the preference patterns of its local pollinators. *Proceedings of the Royal Society*, 275(1648): 2241-2249.

GOULSON, D. (1999). Foraging strategies of insects for gathering nectar and pollen, and implications for plant ecology and evolution. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 2(2): 185-209.

GRAHAM, J.H., RAZ, S., HEL-OR, H.; NEVO, E. (2010). Fluctuating asymmetry: methods, theory and application. *Symmetry*, 2:466-540.

GUILHOM-SIMPLICIO, F.; PEREIRA, M.M. (2011). Aspectos químicos e farmacológicos de *Byrsonima*. *Química Nova*, 34(6): 1032-1041.

GUMBERT, A. (2000). Color choices by bumble bees (*Bombus terrestris*): innate preferences and generalization after learning. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 48:36-43.

GUSTAFSSON, M.H.G.; BITTRICH, V. (2002). Evolution of morphological diversity and resin secretion in flowers of *Clusia* (Clusiaceae): insights from ITS sequence variation. *Nordic Journal of Botany*, 22(2): 183-203.

HARDER, L.D.; CRUZAN, M.B. (1990). An evaluation of the physiological and evolutionary influences of inflorescence size and flower depth on nectar production. *British Ecological Society*, 4(4):559-572.

HEGLAND, S.J.; TOTLAND, Ø. (2005). Relationship between species' floral traits and pollinator visitation in a temperate grassland. *Oecologia*, 145(4): 586-594.

JABBOUR, F.; DAMERVAL, C.; NADOT, S. (2008). Evolutionary trends in the flower of Asteridae: is polyandry an alternative to zygomorphy? *Annals of Botany*, 102(2): 153-165.

JOHNSON, F.; HARRIS, L.F.; PROCHE, S. (2009). Pollination and breeding systems of selected wildflowers in a southern African grassland community. *South African Journal of Botany*, 75(4): 630-645.

JOLY, A.B. *Botânica: introdução à taxonomia vegetal*. São Paulo: Nacional, 777p. 2002.

JONES, K.N.; REITHEL, J.S. (2001). Pollinator-mediated selection on a flower color polymorphism in experimental population in *Antirrhinum* (Scrophulariaceae). *American Journal of Botany*, 88(3):447-454.

KALISZ, S.; REE, R.H.; SARGENT, R.D. (2006). Linking floral symmetry genes to breeding system evolution. *Trends in Plant Science*, 11(12): 568-573.

KAY, K.M.; VOELCKEL, C.; YANG, J.Y.; HUFFORD, K.M.; KASKA, D.D.; HODGES, S.A. (2006). Floral characters and species diversification. In: HARDER, L.; BARRETT, S. (Eds.) *Ecology and Evolution of Flowers*. Oxford, Oxford University Press, 17: 311-325.

KESSLER, A.; HALITSCHKE, R. (2009). Testing the potential for conflicting selection on floral chemical traits by pollinators and herbivores: predictions and case study. *Functional Ecology*, 23(5): 901-912.

KEVAN, P.G.; LANE, M.A. (1985). Flower petal microtexture is a tactile cue for bees. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 82(14): 4750-4752.

KEVAN, P.; GIURFA, M.; CHITTKA, L. (1996). Why are there so many flowers and so few white flowers? *Trends in Plant Science*, 1(8): 280-284.

LIMA, C.J.; OLIVEIRA, F.L.; MARACAJÁ, P.B.; SILVA, R.A.; SOUSA, R.M.; SOUSA, J.S.; PEREIRA, D.S. (2014). Influência da concentração e o volume de néctar em flores de *Luffa cylindrica*(L.) M. Roem no comportamento de forrageio de *Apis mellifera*. *Agropecuária Científica no Semiárido*, 10(1):39-50.

LIMA, Z.P.; SANTOS, R.C.; TORRES, T.U.; SANNOMYIA, M.; RODRIGUES, C.M.; SANTOS, L.C.; PELLIZZON, C.H.; ROCHA, L.R.M.; VILEGAS, W.; BRITO, A.R.M.S.; CARDOSO, C.R.P.; VARANDA, E.A.; MORAES, H.P.; BAUAB, T.M.; CARLI, C.; CARLOS, I.C.; HIRUMA-LIMA, C.A. (2008). *Byrsonima fagifolia*: An integrative study to validate the gastroprotective, healing, antidiarrheal, antimicrobial and mutagenic action. *Journal of Ethnopharmacology* 120(2): 149-160.

MARTIN, N.H. (2004). Flower size preferences of the honeybee (*Apis mellifera*) foraging on *Mimulus guttatus* (Scrophulariaceae). *Evolutionary Ecology Research*, 6:777-782.

MARTINS, C.C.; NAKAGAWA, J. (2008). Germinação de sementes de *Stryphnodendrum adstringens* (Mart.) Coville de diferentes origens submetidas a tratamentos para superação de dormência. *Revista Árvore*, 32(6):1059-1067.

MCCALL, A.C. (2008). Florivory affects pollinator visitation and female fitness in *Nemophila menziesii*. *Oecologia*, 155(4): 729-737.

MELÉNDEZ-ACKERMAN, E.; CAMPBELL, D.R.; WASER, N.M. (1997). Hummingbird behavior and mechanisms of selection on flower color in *Ipomopsis*. *Ecology*, 78(8): 2532-2541.

MENDES, F.N.; RÊGO, M.M.C.; ALBUQUERQUE, P.M.C. (2011). Fenologia e biologia reprodutiva de duas espécies de *Byrsonima* Rich. (Malpighiaceae) em área do cerrado do nordeste do Brasil. *Biota Neotropica*, 11(4): 102-116.

MENDONÇA, R.C., FELFILI, J.M.; WALTER, B.M.T.; SILVA-JÚNIOR, M.C.; REZENDE, A.V.; FILGUEIRAS, T.; NOGUEIRA, P.E.. Flora vascular do Cerrado. In: SANO, S.M.; ALMEIDA, S.P. (Eds.) *Cerrado: ambiente e flora*. EMBRAPA-CPAC, Planaltina, 289-556, 1998.

MIDGLEY, J.J.; BOND, W.J. (1991). How important is biotic pollination and dispersal to the success of the angiosperms? *Philosophical Transactions of the Royal Society*, 333(1267): 209-213.

MØLLER, A.P.; ERIKSSON, M. (1994). Patterns of fluctuating asymmetry in flowers: implications for sexual selection in plants. *Journal of Evolutionary Biology*, 7(1): 97-113.

MØLLER, A.P.; ERIKSSON, M. (1995). Pollinator preference for symmetrical flowers and sexual selection in plants. *Oikos*, 73(1): 15-22.

MØLLER, A.P. (2000). Developmental stability and pollination. *Oecologia*, 123(2): 149-157.

MOTHERSHEAD, K.; MARQUIS, R.J. (2000). Fitness impacts of herbivory through indirect effects on plant-pollinator interactions on *Oenothera macrocarpa*. *Ecology*, 81(1):30-40.

MURAKAMI, D.M.; BIZÃO, N.; VIEIRA, R.D. (2011). Quebra de dormência de semente de murici. *Revista Brasileira de Fruticultura*, 33(4):1257-1265.

MUTIKAINEN, P.; DELPH, L.F. (1996). Effects of herbivory on male reproductive success in plants. *Oikos*, 75:353-358.

NASCIMENTO, I.L.; LEAL, C.C.P.; NOGUEIRA, N.W.; MEDEIROS, A.K.P.; CÂMARA, F.M.M. (2011). Uso de metodologias variadas na quebra de dormência tegumentar de sementes de murici. *Revista Verde de Agrotecnologia de Desenvolvimento Sustentável*, 6(3):223-230.

NEAL, P.; DAFNI, A.; GIURFA, M. (1998). Floral symmetry and its role on plant-pollinator systems: terminology, distribution and hypotheses. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics*, 29: 345-373.

NEILAND, M.R.M.; WILCOCK, C.C. (1998). Fruit set, nectar reward and rarity in the Orchidaceae. *American Journal of Botany*, 85(12):1657-1671.

NOGUEIRA, R.C.; PAIVA, R.; CASTRO, A.H.; VIERIA, C.V.; ABBADE, L.C.; ALVARENGA, A.A. (2004). Germinação *in vitro* de murici-pequeno (*Byrsonima intermedia* A. Juss). *Ciência e Agrotecnologia*, 28(5):1053-1056.

OLIVEIRA, M.I.B.; POLIDO, C.A.; COSTA, L.C.; FAVA, W.S. (2007). Sistema reprodutivo e polinização de *Byrsonima intermedia* A. Juss. (Malpighiaceae) em Mato Grosso do Sul, Brasil. *Revista Brasileira de Biociências*, 5(1): 756-758.

OLIVEIRA, P.S.; MARQUIS, R.J. (Eds). *The Cerrados of Brazil: ecology and natural history of a neotropical savanna*. New York, Columbia University Press, 2002.

POVEDA, K., STEFFAN-DEWENTER, I.; SCHEU, S.; TSCHARNTKE, T. (2005). Floral trait expression and plant fitness in response to below- and aboveground plant-

animal interactions. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 7(2): 77-83.

REÚ, W.F.; DEL CLARO, K. (2005). Natural history and Biology of *Chlamisus minax* Lacordaire (Chrysomelidae: Chlamisinae). *Neotropical Entomology*, 34(3): 357-362.

RODRÍGUEZ, I.; GUMBERT, A.; IBARRA, N.H.; KUNZE, J.; GIURFA, M. (2004). Symmetry is in the eye of the "beeholder": innate preference for bilateral symmetry in flower naïve bumblebees. *Naturwissenschaften*, 91(8): 374-377.

ROLIM, T.L.; WANDERLEY, F.T.S.; CUNHA, E.V.L. (2013). Constituintes químicos e atividade antioxidante de *Byrsonima gardneriana* (Malpighiaceae). *Química Nova*, 36(4): 524-527.

SALOMÃO, A.T.; MARTINS, L.F.; RIBEIRO, R.S.; ROMERO, G.Q. (2006). Effects of patch size and floral herbivory on seed set in *Trichogoniopsis adenantha* (Asteraceae) in Southeastern Brazil. *Biotropica*, 38(2):272-275.

SAMPAIO, L.S.V; PEIXOTO, C.P.; PEIXOTO, M.F.S.P; COSTA, J.A.; GARRIDO, M.S.; MENDES, L.M. (2011). Ácido sulfúrico na superação de dormência de sementes de sucupira-preta (*Bowdichia virgilioides* H.B.K. - Fabaceae). *Revista Brasileira de Sementes*, 23(1):184-190.

SANNOMYIA, M.; FONSECA, V.B.; SILVA, M.A.; ROCHA, L.R.M.; SANTOS, L.C.; HIRUMA-LIMA, C.A.; BRITO, A.R.M.S.; VILEGAS, W. (2005). Flavonoids and antiulcerogenic activity from *Byrsonima crassa* leaves extracts. *Journal of Ethnopharmacology* 97(1): 1-6.

SANNOMYIA, M.; CARDOSO, C.R.P.; FIGUEIREDO, M.E.; RODRIGUES, C.M.; SANTOS, L.C.; SANTOS, F.V.; SERPELONI, J.M.; CÓLUS, I.M.S.; VILEGAS, W.; VARANDA, E.A. (2007). Mutagenic evaluation and chemical investigation of *Byrsonima intermedia* A.Juss leaf extracts. *Journal of Ethnopharmacology* 112(2): 319-326.

SAZAN, M.S.; BEZERRA, A.D.M; FREITAS, B.M. (2014). Oil collecting bees and *Byrsonima cydoniifolia* A. Juss. (Malpighiaceae) interactions: the prevalence of long-distance cross pollination driving reproductive success. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, 84(1):347-357.

SHYKOFF, J.A.; BUCHELI, E. (1995). Pollinator visitation patterns, floral rewards and the probability of transmission of *Microbotryum violaceum*, a venereal disease of plants. *Journal of Ecology*, 83(2):189-198.

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(1):33-41.

SILVA, A.G.; LUTZ, L.V. (2004). Sinalização ou atração floral? Uma abordagem química para a polinização. *Natureza Online*, 2(1):10-14.

SILVEIRA, M.V.; ABOT, A.R.; NASCIMENTO, J.N.; RODRIGUES, E.T.; RODRIGUES, S.R.; PUKER, A. (2012). Is manual pollination of yellow passion fruit completely dispensable? *Scientia Horticulturae*, 146: 99-103.

SÖBER, V.; MOORA, M.; TEDER, T. (2010). Florivores decrease pollinator visitation in a self-incompatible plant. *Basic and Applied Ecology*, 11(8): 669-675.

SOLBRIG, O.T. (1976). On the relative advantages of cross and self-pollination. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 63(2): 262-276

SOMME, L., VANDERPLANCK, M.; MICHEZ, D., LOMBAERDE, I.; MOERMAN, R.; WATHELET, B.; WATTIEZ, R.; LOGNAY, G.; JACQUEMART, A. (2014). Pollen and nectar quality drive the major and minor floral choices of bumble bees. *Apidologie*, 46(1): 92-106.

SOUTO, L.S.; OLIVEIRA, D.M.T. (2005). Morfoanatomia e ontogênese do fruto e semente de *Byrsonima intermedia* A. Juss. (Malpighiaceae). *Revista Brasileira de Botânica* 28(4): 697-712.

SOUTO, L.S.; OLIVEIRA, D.M.T. (2013). Evaluation of the floral vasculature of the *Janusia*, *Mascagnia* and *Tetrapteryx* species as a tool to explain the decrease of floral organs in Malpighiaceae. *Flora*, 208(5): 351-359.

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(4):528-539.

STEBBINS, G.L. (1970). Adaptive radiation of reproductive characteristics in angiosperms, I: pollination mechanisms. *Annual Reviews of Ecology and Sistematics*, 1:307-326.

STEPHEN, W.P.; BOHART, G.E.; TORCHIO, P.F. The biology and external morphology of bees with a synopsis of the genera of Northwestern America. Oregon State University Press, Corvallis, Oregon, 1969.

STRAUSS, S.Y.; CONNER, J.K.; RUSH, S.L. (1996). Foliar herbivory affects floral characters and plant attractiveness to pollinators: implications for male and female plant fitness. *The American Naturalist*, 147:1098-1107.

SUTHERLAND, S.D.; VICKERY JR, R.K. (1993). On the relative importance of floral color, shape and nectar rewards in attracting pollinators to *Mimulus*. *Great Basin Naturalist*, 53(2):107-117.

TAYLOR, D.W.; CREPET, W.L. (1987). Fossil floral evidence of Malpighiaceae and an early plant-pollinator relationship. *American Journal of Botany*, 74(2):274-286.

THOMSON, J.D. (1988). Effects of variation in inflorescence size and floral rewards on the visitation rates of traplining pollinator of *Aralia hispida*. *Evolutionary Ecology*, 2:65-76.

TOREZAN-SILINGARDI, H.M. *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*. Tese (Doutorado em Entomologia). Universidade de São Paulo. Ribeirão Preto, 182 p. 2007.

TOREZAN-SILINGARDI, H.M. *Flores e animais, uma introdução à história natural da polinização*. In DEL CLARO, K.; TOREZAN-SILINGARDI, H.M. (Org.) *Ecologia das Interações Plantas-Animais: Uma Abordagem Ecológico-Evolutiva*. Rio de Janeiro: Technical Books. 333p. 2012.

URRU, I.; STENSMYR, M.C.; HANSSON, B.S. (2011). Pollination by brood-site deception. *Phytochemistry*, 72: 1655-1666.

VASCONCELOS-FILHO, S.C. *Caracterização anatômica e histoquímica de folhas, calogênese e fitoquímica de calos de murici [Byrsonima verbascifolia (L.)Rich. ex Juss]*. Dissertação (Mestrado em Botânica). Universidade Federal de Viçosa, Viçosa 70p, 2008.

VILAS BOAS, J.C.; FAVA, W.S.; LAROCA, S.; SIGRIST, M.R. (2013). Two sympatric *Byrsonima* species (Malpighiaceae) differ in phenological and reproductive patterns. *Flora*, 208(5): 360-369.

VOGEL, S. (1990). History of the Malpighiaceae in the light of pollination ecology. *Memoirs of the New York Botanical Gardens*, 55:130-142.

WATT, W.B.; HOCH, P.C.; MILLS, S.G. (1974). Nectar resource use by *Colias* butterflies: chemical and visual aspects. *Oecologia*, 14(4): 353-374.

WEEKS, E.L.; FREY, F.M. (2007). Seed production and insect visitation rates in *Hesperis matronalis* are not affected by floral symmetry. *International Journal of Plant Sciences*, 168(5):611-617.

WEST, E.L.; LAVERTY, T.M. (1998). Effect of floral symmetry on flower choice and foraging behavior of bumblebees. *Canadian Journal of Zoology*, 76(4):730-739.

WESTERKAMP, C.; CLAßEN-BOCKHOFF, R. (2007). Bilabiate flowers: The ultimate response to bees? *Annals of Botany*, 100(2): 361-374.

WIGNALL, A.E.; HEILING, A.W.; CHENG, K.; HERBENSTEIN, M.E. (2006). Flower symmetry preferences in honeybees and their crab spider predators. *Ethology*, 112(5): 510-518.

WILCOCK, C.; NEILAND, R. (2002). Pollination failure in plants: why it happens and when it matters. *Trends in Plant Science*, 7(6): 270-277

WOLFE, L.M.; KRSTOLIC, J.L. (1999). Floral symmetry and its influence on variance in flower size. *American Society of Naturalists*, 154(4): 484-488.

ZANGERL, A.R.; BERENBAUM, M.R. (2009). Effects of florivory on floral volatile emissions and pollination success in the wild parsnip. *Arthropod-Plant Interactions*, 3(3):181-191.