

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

**Ecologia reprodutiva de espécies simpátricas de *Qualea* (Vochisiaceae) no Cerrado**

Larissa Alves de Lima

Larissa Alves de Lima

## **Ecologia reprodutiva de espécies simpátricas de *Qualea* (Vochisiaceae) no Cerrado**

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  
Profa. Dra. Helena Maura Torezan Silingardi

Coorientador  
Dr. Eduardo Calixto Soares

Uberlândia – Minas Gerais

Fevereiro, 2020

Ficha Catalográfica Online do Sistema de Bibliotecas da UFU  
com dados informados pelo(a) próprio(a) autor(a).

L732 2020	<p>Lima, Larissa Alves de, 1995- Ecologia reprodutiva de espécies simpátricas de Qualea (Vochisiaceae) no Cerrado [recurso eletrônico] / Larissa Alves de Lima. - 2020.</p> <p>Orientadora: Helena Maura Torezan Silingardi. Coorientador: Eduardo Calixto Soares. Dissertação (Mestrado) - Universidade Federal de Uberlândia, Pós-graduação em Ecologia e Conservação de Recursos Naturais. Modo de acesso: Internet. Disponível em: <a href="http://doi.org/10.14393/ufu.di.2020.82">http://doi.org/10.14393/ufu.di.2020.82</a> Inclui bibliografia.</p> <p>1. Ecologia. I. Silingardi, Helena Maura Torezan, 1968-, (Orient.). II. Soares, Eduardo Calixto, 1991-, (Coorient.). III. Universidade Federal de Uberlândia. Pós-graduação em Ecologia e Conservação de Recursos Naturais. IV. Título.</p>
--------------	--

CDU: 574

Larissa Alves de Lima

**Ecologia reprodutiva de espécies simpátricas de *Qualea* (Vochisiaceae) no Cerrado**

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

Aprovada em 20 de fevereiro de 2020

Prof. Dr. Rodrigo Augusto Santinelo Pereira  
Universidade de São Paulo  
Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto

Profa. Dra. Diana Sampaio  
Universidade Federal de Uberlândia

Profa. Dra. Helena Maura Torezan-Silingardi  
Universidade Federal de Uberlândia  
(Orientadora)

Uberlândia – Minas Gerais  
Fevereiro, 2020



**UNIVERSIDADE FEDERAL DE UBERLÂNDIA**  
Coordenação do Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Conservação de Recursos Naturais

Av. Pará, 1720, Bloco 2D, Sala 26 - Bairro Umuarama, Uberlândia-MG, CEP 38405-320  
Telefone: (34) 3225-8641 - www.ppgeco.ib.ufu.br - ecologia@umuarama.ufu.br



**ATA DE DEFESA - PÓS-GRADUAÇÃO**

Programa de Pós-Graduação em:	Ecologia e Conservação de Recursos Naturais				
Defesa de:	Dissertação de Mestrado Acadêmico, número 295, PPGEARN				
Data:	vinte de fevereiro de dois mil e vinte	Hora de início:	14:00	Hora de encerramento:	17:15h
Matrícula do Discente:	11812ECR010				
Nome do Discente:	Larissa Alves de Lima				
Título do Trabalho:	Ecologia reprodutiva de espécies simpátricas de <i>Qualea</i> (Vochisiaceae) no Cerrado				
Área de concentração:	Ecologia				
Linha de pesquisa:	Ecologia comportamental e de interações				
Projeto de Pesquisa de vinculação:	Riqueza e distribuição de interações entre plantas, formigas e herbívoros trofobiontes em vegetação de Cerrado				

Reuniu-se no Sala 14A, Bloco 2D, Campus Umuarama, da Universidade Federal de Uberlândia, a Banca Examinadora, designada pelo Colegiado do Programa de Pós-graduação em Ecologia e Conservação de Recursos Naturais, assim composta: Professores Doutores: Diana Salles Sampaio - INBIO/UFU; Rodrigo Augusto Santinelo Pereira - USP; Helena Maura Torezan Silingardi - INBIO/UFU, orientador(a) do(a) candidato(a).

Iniciando os trabalhos o(a) presidente da mesa, Dr(a). Helena Maura Torezan Silingardi, apresentou a Comissão Examinadora e o candidato(a), agradeceu a presença do público, e concedeu ao Discente a palavra para a exposição do seu trabalho. A duração da apresentação do Discente e o tempo de arguição e resposta foram conforme as normas do Programa.

A seguir o senhor(a) presidente concedeu a palavra, pela ordem sucessivamente, aos(às) examinadores(as), que passaram a arguir o(a) candidato(a). Ultimada a arguição, que se desenvolveu dentro dos termos regimentais, a Banca, em sessão secreta, atribuiu o resultado final, considerando o(a) candidato(a):

Aprovado(a).

Esta defesa faz parte dos requisitos necessários à obtenção do título de Mestre.

O competente diploma será expedido após cumprimento dos demais requisitos, conforme as normas do Programa, a legislação pertinente e a regulamentação interna da UFU.

Nada mais havendo a tratar foram encerrados os trabalhos. Foi lavrada a presente ata que após lida e achada conforme foi assinada pela Banca Examinadora.



Documento assinado eletronicamente por **Helena Maura Torezan Silingardi, Professor(a) do Magistério Superior**, em 20/02/2020, às 17:23, conforme horário oficial de Brasília, com fundamento no art. 6º, § 1º, do [Decreto nº 8.539](#),

[de 8 de outubro de 2015](#).



Documento assinado eletronicamente por **Diana Salles Sampaio, Professor(a) do Magistério Superior**, em 20/02/2020, às 17:24, conforme horário oficial de Brasília, com fundamento no art. 6º, § 1º, do [Decreto nº 8.539, de 8 de outubro de 2015](#).



Documento assinado eletronicamente por **Rodrigo Augusto Santinelo Pereira, Usuário Externo**, em 20/02/2020, às 17:25, conforme horário oficial de Brasília, com fundamento no art. 6º, § 1º, do [Decreto nº 8.539, de 8 de outubro de 2015](#).



A autenticidade deste documento pode ser conferida no site h

[tps://www.sei.ufu.br/sei/controlador\\_externo.php?](https://www.sei.ufu.br/sei/controlador_externo.php?acao=documento_conferir&id_orgao_acesso_externo=0)

[acao=documento\\_conferir&id\\_orgao\\_acesso\\_externo=0](https://www.sei.ufu.br/sei/controlador_externo.php?acao=documento_conferir&id_orgao_acesso_externo=0), informando o código verificador **1829870** e o código CRC **3E7284A6**.

## Agradecimento Pessoal

Agradeço à CAPES pelo auxílio financeiro, ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Conservação de Recursos Naturais e a Universidade Federal de Uberlândia por todo conhecimento adquirido e a estrutura que permitiram a realização deste trabalho.

Agradeço aos meus pais, que nunca mediram esforços para que meus sonhos se tornassem realidade, que sempre me apoiaram e que me criaram na base do diálogo, sendo grande amigos e confidentes. Agradeço à minha irmã por todas as palavras de apoio e pela cumplicidade. Agradeço ao meu namorado, Lucas Miguel, por ser meu companheiro de toda hora.

Agradeço à minha orientadora, Helena Maura Torezan Silingardi, e ao meu coorientador, Eduardo Calixto Soares. Obrigada pela dedicação! Obrigada por contribuírem tanto para o meu crescimento profissional, quanto pessoal. O mundo, com certeza, precisa de mais pessoas como vocês!

Agradeço do fundo do meu coração, aos meus dois grandes amigos, Letícia Rodrigues Novaes e Marcos Lima de Oliveira, que foram fundamentais nesses dois últimos anos. Compartilhamos sorrisos, abraços, pizzas, estudos, artigos e incertezas. Não existem palavras capazes de expressar meu carinho por vocês. Colecionamos nesse tempo momentos inesquecíveis, desde fugir da chuva carregando escada a correr atrás de sementes. Tudo será sempre lembrando com muita alegria.

Quero também agradecer à XXI Turma de Mestrado em Ecologia e Conservação de Recursos Naturais da Universidade Federal de Uberlândia por marcarem meu caminho, e enche-lo de luz.

*Dedico este trabalho ao meu avô, Vicente Barbosa de Lima,  
que sempre se alegrava com todas as minhas conquistas.*

## Sumário

<b>Resumo</b> .....	1
<b>1. Introdução</b> .....	3
<b>2. Metodologia</b> .....	7
2.1. Área de Estudo .....	7
2.2. Espécies Estudadas .....	8
2.3. Fenologia Reprodutiva .....	8
2.4. Biologia Floral .....	9
2.5. Fenologia Floral .....	10
2.6. Sistema Reprodutivo .....	10
2.7. Visitantes Florais .....	11
2.8. Análise dos Dados .....	12
<b>3. Resultados</b> .....	13
3.1. Fenologia Reprodutiva .....	13
3.2. Biologia Floral .....	18
3.3. Fenologia Floral .....	21
3.4. Sistema Reprodutivo .....	25
3.5. Visitantes Florais .....	25
<b>4. Discussão</b> .....	34
<b>6. Agradecimentos</b> .....	41
<b>7. Referências</b> .....	43

## Resumo

(Seguindo as normas da revista *Annals of Botany*)

- **Antecedentes e objetivos:** Espécies congêneres apresentam várias características reprodutivas semelhantes e podem competir pelos serviços prestados pelos polinizadores se estiverem presentes em uma mesma área. Essa competição pode influenciar negativamente a taxa de polinização, fecundação e formação de frutos e sementes, prejudicando ambas as espécies. Desta maneira, nós comparamos a ecologia reprodutiva de duas espécies congêneres e simpátricas, *Qualea multiflora* e *Q. parviflora* (Vochysiaceae), investigando se existe competição por polinizadores e quais seriam as possíveis estratégias apresentadas para competir ou escapar dessa disputa.
- **Metodologia:** Em uma área de cerrado sentido restrito em uma reserva ecológica de Uberlândia, Minas Gerais, Brasil, avaliamos (1) a fenologia reprodutiva, através da observação de picos de atividade das fenofases; (2) a biologia floral, quantificando parâmetros ligados às inflorescências (e.g. número de inflorescências por indivíduo, comprimento, número de botões), as estruturas florais (e.g. comprimento da pétala, largura da pétala, comprimento do filete), e dados de pólen e óvulos; (3) a fenologia floral, observando desde a antese floral até a queda das estruturas, determinando a intensidade de odor liberada e o volume e a concentração de açúcar do néctar; (4) o sistema reprodutivo a partir de testes de polinização; e (5) os visitantes florais, os quais foram observados, quantificados e classificados de acordo com sua função na planta.
- **Principais resultados:** Não houve sobreposição das floradas. *Qualea multiflora* produziu menos inflorescências por indivíduo que *Q. parviflora*. Estruturalmente as flores foram semelhantes, mas *Q. multiflora* apresentou flores maiores. As espécies apresentaram antese floral distinta, mas com recursos semelhantes: pólen e néctar. Ambas possuem sistema reprodutivo auto incompatível. São visitadas por comunidades de visitantes distintas, porém compartilham a mesma guilda de polinizadores.
- **Conclusão:** Concluímos que devido às semelhanças florais, *Qualea multiflora* e *Q. parviflora* compartilham a guilda de polinizadores. Porém, a competição pelos serviços de polinização é evitada já que as espécies apresentam floradas sequenciais e não houve sobreposição dos picos máximos de atividade floral.

**Palavras chaves:** Biologia floral, Sistema reprodutivo, Polinizadores, Competição, Pólen, Néctar, Métricas Florais.

## 1. Introdução

As relações entre animais e plantas são fundamentais para a manutenção da biodiversidade interativa que sustenta as cadeias tróficas (Thompson, 1997; Ricklefs, 2003). O conhecimento sobre a evolução das interações vem mostrando o quão diversas elas podem ser (Price, 2002; Mitchell *et al.*, 2009). O resultado das interações depende tanto de fatores bióticos quanto abióticos, os quais variam no tempo e no espaço (Del-Claro e Torezan-Silingardi, 2019). Por exemplo, nas relações planta-polinizador geralmente ambas as espécies são beneficiadas graças à busca por recursos florais, como o pólen e o néctar que servem de alimento para os polinizadores, os quais efetuam o processo de polinização incrementando a reprodução das plantas (Faegri e Pijl, 1979; Agostini *et al.*, 2011; Ollerton, 2017).

As interações interespecíficas na flor muitas vezes são baseadas na morfologia e fenologia das espécies, pois elas determinam o momento de disponibilidade dos recursos, o acesso a ele e até a eficiência de coleta (Sakai *et al.*, 1999). Isso ocorre, pois o comportamento do animal deve ser adequado para a retirada do recurso floral considerando características da flor, como a morfologia e fisiologia. Como exemplos, podemos citar a retirada dos grãos de pólen por vibração em anteras poricidas das espécies de Solanaceae (Dupont e Olesen, 2006) e das anteras protegidas pela gálea de espécies de Scrophulariaceae (Corbet e Huang, 2014). Quando o recurso oferecido é o néctar, é comum haver uma correlação positiva entre o comprimento do tubo floral e da probóscide do agente polinizador, pois deve haver uma adaptação mútua para a coleta eficiente do néctar, geralmente reservado para alguns visitantes apenas (Herrera, 1996). Ao buscar o recurso, alguns dos visitantes tocam as estruturas reprodutivas e fazem a polinização. Por exemplo, muitas espécies da família Bromeliaceae apresentam flores tubulares com profundidade da corola e posicionamento das estruturas reprodutivas correspondentes ao bico dos principais polinizadores, que são em sua maioria beija-flores (Nunes *et al.*, 2018). Mas o néctar também pode ser armazenado em esporas, que é um prolongamento da base da corola, facilmente visto em espécies de Scrophulariaceae (Newman e Thomson, 2005) e Vochysiaceae (Oliveira e Gibbs, 1994).

Porém, as interações entre flores e seus visitantes também podem ser realizadas com espécies de animais pilhadores que recolhem o recurso ilegalmente, sem realizar a polinização (Lopes *et al.*, 2015; Gélvez-Zúñiga *et al.*, 2018). Animais florívoros ou herbívoros florais consomem parte do pistilo, anteras e/ou pétalas (Frame,

2003), levando à queda na atratividade visual e olfativa para os polinizadores e diminuição dos gametas e da viabilidade da flor (Pohl *et al.*, 2006; Cardel e Koptur, 2010; Martins *et al.*, 2019). A diminuição da atratividade floral ao ter suas partes danificadas por herbívoros pode ter como consequência direta a queda na quantidade de polinizadores, e indiretamente causar o decréscimo na produção de frutos e sementes, se comparado ao observado em flores intactas (McCall, 2008). Esses resultados foram observados em um experimento de herbivoria simulada artificialmente, com queda na atratividade, na visitação e na frutificação de espécies de Malpighiaceae no Cerrado (Ferreira e Torezan-Silingardi, 2013). Predadores podem diminuir a presença de polinizadores e causar uma queda na visitação e consequente frutificação (Assunção *et al.*, 2014), com uma relação negativa para a planta. No entanto, predadores podem também diminuir a presença de florívoros, assim existe também uma relação positiva para a planta (Ness *et al.*, 2006). Isso já foi observado com vespas (Torezan-Silingardi, 2011) e formigas (Alves-Silva *et al.*, 2013) que predavam herbívoros florais em espécies de Malpighiaceae no Cerrado. Dessa forma, nem sempre uma relação interespecífica é interessante para a reprodução das espécies associadas, seja ela a planta ou o animal.

Os estudos sobre biologia floral e ecologia da polinização são fundamentais para a escolha de espécies-chave para uso em projetos de restauração ambiental em locais degradados, assim como para escolha de áreas a serem indicadas para a conservação de habitats naturais ainda preservados. Esses estudos são essenciais para a conservação das populações (Goettsch *et al.*, 2015), principalmente quando tratam de espécies endêmicas ou localizadas em áreas ameaçadas ou muito fragmentadas (Mayer *et al.*, 2011), como é o Cerrado.

O Cerrado é a mais diversa das savanas tropicais, porém atualmente se restringe a pequenos remanescentes devido à atividade antrópica (Oliveira-Filho e Ratter, 2002). Sua área original era de mais de 8,2 milhões de km<sup>2</sup>, correspondendo a cerca de 22 % do território brasileiro (Coutinho, 2002). Atualmente estima-se que metade da área original tenha sido desmatada e apenas 2% esteja protegida como áreas de conservação (Klink e Machado, 2005). Ele apresenta duas estações muito distintas, uma quente e úmida (outubro a março) e outra fria e seca (abril a setembro) (Coutinho, 2002). O Cerrado apresenta uma ampla diversidade florística composta principalmente por angiospermas distribuídas em 150 famílias (Souza e Lorenzi, 2008).

As espécies da família Vochysiaceae estão entre as mais abundantes em estudos florísticos de diversas áreas de Cerrado (Warming e Ferri, 1973; Ratter *et al.*, 2003; Mendonça *et al.*, 2008) inclusive no estado de Minas Gerais (Siqueira *et al.*, 2006; Neri *et al.*, 2007). Essa família está incluída na ordem Myrtales (APG III, 2009) e tem aproximadamente 240 espécies (Shimizu e Yamamoto, 2012b), predominantemente tropicais (Negrelle *et al.*, 2007). No Brasil a família é representada por seis gêneros e 163 espécies (Flora do Brasil, 2019) com hábito variando de subarbustivo a arbóreo (Kawasaki, 2006). Em áreas de Cerrado, a família se destaca por apresentar espécies tipicamente acumuladoras de alumínio, com vantagens competitivas em solos ácidos (Haridasan, 2000) e é economicamente reconhecida pelo uso da madeira (Souza e Lorenzi, 2008). A tribo Vochysiaceae tem cinco gêneros, todos nos neotrópicos. Entre eles, *Qualea* Aublet é o segundo maior gênero da família e da tribo, compreendendo aproximadamente 50 espécies distribuídas pela América Central e do Sul (Marcano-Berti, 2005). No Brasil o gênero é representado por 37 espécies (Flora do Brasil, 2019) popularmente conhecidas por pau-terra (Souza e Lorenzi, 2008), bastante utilizadas na medicina popular (Gaspi *et al.*, 2006; Hiruma-Lima *et al.*, 2006).

Devido à alta representatividade e abundância de espécies de Vochysiaceae, várias delas geralmente são encontradas na mesma área de cerrado (espécies simpátricas), o que pode ou não ser um fator positivo. Espécies congêneres podem apresentar características reprodutivas semelhantes e, portanto, competir pelos serviços prestados pelos polinizadores. A competição pode levar a um baixo número de visitas e/ou a um baixo depósito de grãos de pólen no estigma da mesma espécie, diminuindo a taxa de fecundação (Torezan-Silingardi e Del-Claro, 1998). Desta maneira, é importante entendermos como espécies congêneres, simpátricas e abundantes no cerrado se adaptam ao ambiente em que estão para superar as pressões externas, como por exemplo a competição pelos serviços dos polinizadores.

Desta maneira este trabalho objetivou comparar a ecologia reprodutiva de duas espécies simpátricas de *Qualea*, investigando (1) a fenologia reprodutiva, (2) a biologia floral, (3) a fenologia floral, (4) o sistema reprodutivo, e (5) os visitantes florais (Tabela 1).

Tabela 1. Hipóteses testadas e abordagens utilizadas para comparar as diferenças e similaridades entre duas espécies simpátricas de *Qualea*.

Objetivos Específicos	Hipóteses	Abordagem	Recursos textuais
Fenologia reprodutiva	H1. Não há sobreposição das floradas entre as espécies	Investigar a data de início e fim das floradas e comparar os picos de atividade	Fig. 2, Tabela 2
	H2. Os eventos fenológicos são altamente sincronizados entre os indivíduos da mesma espécie	Avaliar a presença e intensidade dos eventos fenológicos	Fig. 3
Biologia floral	H3. As inflorescências possuem características distintas entre as espécies	Quantificar as inflorescências, o comprimento, os botões florais e as folhas/inflorescência	Fig. 4
	H4. O tamanho das estruturas florais é distinto entre as espécies	Medir as partes florais	Tabela 3
	H5. A quantidade e a viabilidade dos grãos de pólen e a quantidade de óvulos por flor são distintos entre as espécies	Analisar a quantidade e viabilidade polínica, a quantidade de óvulos e a razão pólen/óvulo	Fig. 5
Fenologia floral	H6. As espécies apresentam fenologia floral semelhante	Observar as alterações físicas das flores ao longo do tempo	Fig. 6, Fig. 7
	H7. As espécies apresentam néctar ao longo de todo o dia, com volumes similares entre os horários analisados	Quantificar os volumes do néctar ao longo do dia	Fig. 8A
	H8. A concentração de açúcares no néctar é maior de manhã	Quantificar as concentrações de açúcares ao longo do dia	Fig. 8B
Sistema reprodutivo	H9. O sistema reprodutivo das espécies é semelhante	Realizar diferentes testes de polinização	Tabela 4
Visitantes florais	H10. A diversidade de visitantes florais e suas funções ecológicas são distintas entre as espécies	Investigar a riqueza, abundância e função ecológica dos visitantes florais	Fig. 9, Tabela 5, Fig. 10A, Fig. 11
	H11. A guilda de polinizadores é semelhante	Observar o comportamento dos visitantes florais	Fig. 10B

## 2. Metodologia

### 2.1. Área de Estudo

Realizamos o trabalho de campo no período de agosto/2018 a dezembro/2019 em uma área de cerrado *sensu stricto* ( $18^{\circ}58'59''$  S;  $48^{\circ}17'53''$  O) (Fig. 1). A área tem vegetação composta por arbustos e árvores e está inserida na Reserva Particular do Patrimônio Natural do Clube de Caça e Pesca Itororó de Uberlândia, estado de Minas Gerais, Brasil. A vegetação da reserva ainda inclui campo limpo, campo sujo, cerradão, veredas e pequenas manchas de floresta mesofítica (Appolinario e Schiavini, 2018). O clima da região é classificado como Aw, de acordo com o sistema Köppen-Geiger, que consiste em duas estações bem definidas: quente e úmida de outubro a março, e fria e seca de abril a setembro, com temperatura média anual de  $22^{\circ}\text{C}$  e precipitação anual de 1500mm (Rosa e Assunção, 1991).

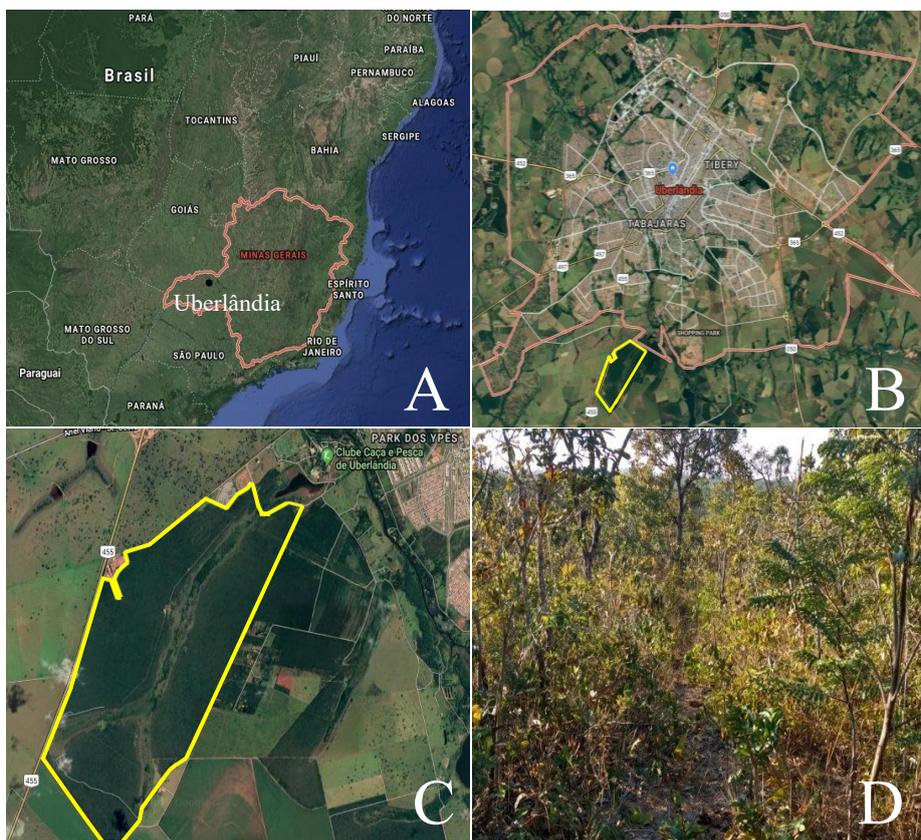


Fig. 1. Área de estudo. Estado de Minas Gerais, Brasil, delimitado pela linha vermelha e município de Uberlândia marcado com ponto preto (A). Área urbana de Uberlândia delimitada pela linha vermelha e área da reserva do Clube de Caça e Pesca Itororó de Uberlândia delimitado em amarelo (B). Área da reserva delimitada pela linha amarela e áreas do entorno (C); Vegetação de cerrado *sensu stricto* da reserva do Clube de Caça e Pesca de Itororó de Uberlândia (D).

## 2.2. Espécies Estudadas

*Qualea multiflora* Mart. e *Q. parviflora* Mart. (Vochysiaceae) são espécies nativas do Brasil, amplamente distribuídas na Amazônia, Caatinga, Mata Atlântica e Cerrado (Flora do Brasil, 2019). Possuem hábito arbustivo-arbóreo, galhos retorcidos e estão entre as espécies mais comuns do Cerrado (Ratter *et al.*, 2003), já recomendadas para a recuperação de áreas degradadas (Bendito *et al.*, 2018). As árvores de *Q. multiflora* apresentam caule com fissuras horizontais e aspecto liso. Os indivíduos de *Q. parviflora* possuem caule com fissuras bem marcadas verticalmente (Shimizu e Yamamoto, 2012a). As inflorescências são tipo tirso terminal, com flores reduzidas de apenas uma pétala, uma antera e um pistilo (Barbosa, 1983; Gonçalves *et al.*, 2013). Os frutos secos são cápsulas com três lóculos (Barroso *et al.*, 2004). Os indivíduos coespecíficos utilizados no estudo distavam pelo menos cinco metros entre si. As árvores de *Q. multiflora* apresentavam 2 a 4m de altura, enquanto *Q. parviflora* possuíam de 2,5 a 9m de altura.

## 2.3. Fenologia Reprodutiva

Observamos mensalmente a fenologia reprodutiva a partir de 20 indivíduos por espécie, entre agosto/2018 a julho/2019. Acompanhamos os eventos fenológicos (fenofases): botões forais, flores, frutos jovens e maduros. Consideramos frutos jovens aqueles em formação e de coloração verde; já os frutos maduros eram determinados a partir da mudança na cor e a deiscência capsular. Atribuímos notas para cada evento fenológico por indivíduo, sendo 0: evento inexistente, 1: discreto (1–25%), 2: frequente (26–75%) e 3: evento intenso (76–100%) (adaptação de Fournier, 1974; Ribeiro e Castro, 1986). Calculamos o índice de atividade utilizando presença e ausência das fenofases (Bencke e Morellato, 2002). Utilizamos estatística circular para avaliar a presença de sazonalidade das fenofases nas duas espécies. Os meses foram convertidos em ângulos (um mês = 30°) e utilizamos a frequência de indivíduos que apresentavam cada fenofase para estimar: o vetor médio ( $\mu$ ), o mês de intensidade média, o comprimento médio do vetor ( $r$ ), a mediana, o desvio padrão circular; o teste de Rayleigh ( $Z$ ) e teste de Rayleigh ( $p$ ) para uniformidade dos dados (Morellato *et al.*, 2010). Antes das análises, verificamos a normalidade dos dados circulares a partir do teste de ajuste de qualidade de Watson. As diferenças sazonais entre as espécies foram analisadas a partir do teste de Watson-Williams. A sincronia fenológica foi analisada segundo Bencke e Morellato (2002).

## 2.4. Biologia Floral

Quantificamos o número total de inflorescências a partir de 10 indivíduos por espécie. Destas foram selecionadas três inflorescências por indivíduo, sem flores abertas, as quais mensuramos o tamanho da inflorescência e quantificamos o número total de botões florais e folhas. Para estimar o número médio de flores abertas por dia, as inflorescências foram acompanhadas diariamente a partir da antese da primeira flor, até o fim da florada. Para analisar se houve diferença na quantidade de inflorescências por planta, número de folhas por inflorescência e número de botões florais por inflorescência entre as espécies, foi conduzido modelo linear generalizado misto (GLMM) com distribuição de Poisson. Para avaliação do comprimento das inflorescências entre as espécies foi realizado um modelo linear misto (LMM) com distribuição Gaussiana. Após ajuste dos modelos, foi realizado teste de qui-quadrado de Wald. As inflorescências aninhadas dentro dos indivíduos (1|indivíduo/inflorescência) foram ajustadas como variável aleatória para controlar dependência espacial entre as amostras.

Analizamos o tamanho das estruturas florais (comprimento e largura da pétala, da antera, do esporão e do ovário, e o comprimento do filete e do estilete) em 20 flores previamente ensacadas e recém-abertas, sem qualquer anomalia, selecionadas individualmente em 20 indivíduos por espécie. Coletamos as flores após a antese floral e armazenamos em tubos falcon individualmente, colocados em caixas de isopor com gelo para não afetar o tamanho das estruturas. No Laboratório de Morfologia, Microscopia e Imagem da Universidade Federal de Uberlândia - UFU, mensuramos as estruturas florais com o auxílio de paquímetro digital e estereomicroscópio. Para verificar se as estruturas florais diferiam entre as espécies, conduzimos um GLM com distribuição gaussiana para cada estrutura seguido pelo cálculo da razão de verossimilhança do teste (“Likelihood-Ratio test”). Para melhor ajuste do modelo a largura da pétala e o comprimento da antera foram transformados em  $\sqrt{x+1}$ , e o comprimento do filete em  $\log(x+1)$ . Anomalias morfológicas foram observadas em campo.

Realizamos a quantificação e a análise de viabilidade polínica a partir de 10 flores por espécie, sendo uma flor por indivíduo. Consideramos apenas flores normais e previamente ensacadas. Coletamos as flores às 7:00 h e as transportamos para o Laboratório de Morfologia, Microscopia e Imagem da UFU como anteriormente. Coramos os grãos de pólen com carmin acético e analisamos em microscópio (Kearns e

Inouye, 1993). Estimamos a viabilidade polínica pela razão do número de grãos de pólen viáveis e número total de grãos encontrados na antera. Como complemento, contamos o número de óvulos a partir das mesmas 10 flores, uma por indivíduo, estabelecemos a média por espécie e calculamos a razão pólen/óvulo a partir da metodologia proposta por Cruden (1977). Para comparar o número de grãos de pólen entre as espécies, ajustamos um GLMM com distribuição de Poisson para o número total de pólen, e um GLMM com distribuição beta para a viabilidade polínica seguido do teste de qui-quadrado de Wald, ambas as análises consideravam o indivíduo como fator aleatório. Em ambos os modelos, nós ajustamos a espécie como variável preditora, enquanto que a quantidade de pólen total e taxa de pólen viável foram ajustados como variável resposta.

## 2.5. Fenologia Floral

Acompanhamos a fenologia floral em 10 indivíduos por espécie. Ensacamos vinte botões florais em pré-antese por espécie, dois botões por planta, estando ambos na mesma inflorescência e caracterizamos a fenologia floral até a queda de todas as estruturas. Determinamos a receptividade do estigma pelo teste de peróxido de hidrogênio 3% segundo Kearns e Inouye (1993) em outras 30 flores, sendo três flores por planta e na mesma inflorescência. Estimamos a deiscência da antera e a liberação dos grãos de pólen a partir de teste de toque, encostando a antera em uma superfície levemente rugosa e de cor preta. Conferimos a presença e intensidade do odor desde o momento da antese até a queda da flor, a cada 30 minutos. Para cada observação do perfume floral atribuímos uma nota por flor, sendo 0: odor inexistente, 1: leve, 2: moderado e 3: forte. Estimamos a quantidade de néctar e sua proporção de açúcares após o corte da base do esporão de novas 21 flores recém-abertas por espécie. Analisamos três flores a cada duas horas, entre 06:00 e 18:00 h, sendo uma flor por indivíduo. Coletamos o néctar com o auxílio de capilares de 1 $\mu$ L, e utilizamos refratômetro manual (modelo Eclipse) para analisar a proporção de açúcares (% Brix).

## 2.6. Sistema Reprodutivo

Para investigar o sistema reprodutivo das espécies, utilizamos outros 20 indivíduos por espécie. Marcamos 36 botões florais por indivíduo, os quais foram subdivididos igualmente entre seis tratamentos: agamospermia (AG), autopolinização

espontânea (APE), autopolinização manual (APM), polinização cruzada manual (PC), polinização natural (PN) e polinização natural ensacada (PNE), totalizando 120 botões por tratamento por espécie. Individualizamos os botões com linha de algodão e ensacamos previamente os tratamentos AG, APE, APM e PC. Isolamos as flores após a polinização para os tratamentos AG, APE, APM, PC e PNE, para se evitar possíveis danos posteriores devido à ação de visitantes. Na AG, emasculamos os botões em fase de pré-antese com retirada parcial da sépala e da pétala. Na APE a polinização ocorreu sem interferência de nenhum vetor polínico; diferentemente da APM, na qual transferimos o grão de pólen manualmente da antera para o estigma da mesma flor a partir do toque entre a antera deiscente e o estigma. Realizamos a PC manualmente entre flores de indivíduos que possuíam uma distância mínima de 20 m entre si. No tratamento de PN, deixamos as flores livres para visitação até a contabilização dos frutos; ao contrário da PNE, que foram ensacadas após o primeiro dia de visitação. Realizamos o ensaio com sacos de poliéster tipo voal, que permitem a entrada de luz e a troca de gases, e protegem as flores do contato com outros organismos e também da chegada de pólen. Acompanhamos os tratamentos semanalmente para a verificação da frutificação ou do aborto da flor. Calculamos o Índice de Eficiência Reprodutiva a partir da razão entre a quantidade de frutos formados pela polinização natural e a polinização manual cruzada (Ruiz e Arroyo, 1978).

Para verificar diferenças na frutificação entre cada tratamento, as espécies e a interação entre esses dois fatores (tratamentos\*espécies), conduzimos um GLMM com distribuição binominal negativa para controlar super dispersão dos dados. Testes de reprodução que não geraram frutos foram excluídos da análise, e foi considerado o somatório de frutos por tratamento por planta como variável resposta. Os indivíduos foram utilizados como fator aleatório (bloco) e o tratamento como fator fixo.

## 2.7. Visitantes Florais

Determinamos os visitantes florais utilizando 15 indivíduos por espécie, com pelo menos 10 flores recém-abertas na parte inferior da copa. Observamos os visitantes em dias ensolarados, com baixa intensidade de vento, de 05:00 a 19:00 h, com períodos de observações de 45 minutos a cada hora, totalizando um esforço amostral de 40 h por espécie, sendo 30 h no período da manhã e 10 h no período da tarde. Para avaliar a frequência dos visitantes, consideramos as flores de um mesmo indivíduo como

amostras dependentes. Identificamos os vertebrados por observações diretas e fotos; já para os artrópodes, nós coletamos pelo menos um indivíduo que foi identificado e armazenado no Laboratório de Ecologia Comportamental e de Interações da UFU.

Classificamos os visitantes florais de acordo com o comportamento e a frequência de visitas. Consideramos polinizadores efetivos aqueles que tocaram ambas as estruturas reprodutivas com alta frequência, considerando vários horários do dia e ao longo da florada. Os polinizadores ocasionais foram aqueles que visitaram as flores em uma frequência menor e/ou tocaram as partes reprodutivas da flor eventualmente, assim promoveram baixas taxas de polinização. Consideramos pilhadores aqueles que coletaram recursos florais, seja pólen ou néctar, porém não promovem a polinização. Herbívoros florais exofíticos foram aqueles que causaram danos aos botões florais e flores por se alimentar de pétalas e sépalas ou das estruturas reprodutivas. Predadores foram aqueles que se alimentaram de insetos presentes nas flores. E por fim, visitante não interagente foi o organismo que teve contato apenas com a pétala e as sépalas, sem coletar recursos florais ou causar danos e não apresentarem comportamento agressivo. Para comparar a diversidade de visitantes florais entre as duas espécies de plantas, realizamos duas análises: uma considerando todos os visitantes florais; e outra considerando apenas os polinizadores. Realizamos essas comparações através de um NMDS (Escalonamento multidimensional não-métrico) seguido do teste de ANOSIM (Análise de similaridade) com 999 permutações e distância Euclidiana para ambas as análises.

Como complementação, analisamos a presença de herbívoros endofíticos em botões e dentro do ovário de flores abertas. Para isso, 100 botões e 100 flores de cada espécie, coletados igualmente em 20 indivíduos foram cortados e observados com auxílio de estereomicroscópio no Laboratório de Ecologia Comportamental e de Interações. Para comparar as taxas de parasitismo conduzimos um GLMM com distribuição beta seguido por teste de qui-quadrado de Wald. Ajustamos a taxa de parasitismo em função da espécie. Os botões aninhados dentro dos indivíduos (1|indivíduo/botões) foram ajustadas como variável aleatória para controlar dependência espacial entre as amostras.

## 2.8. Análise dos Dados

Conduzimos as análises estatísticas utilizando o software RStudio 3.6.1 (R-Core-Team, 2018) com 95% de confiança. Em todas as análises verificamos a normalidade dos dados e a homogeneidade de variância dos resíduos. Fizemos as análises circulares a partir do pacote “circular” (Agostinelli e Lund, 2017). Com o pacote “lme4” (Bates *et al.*, 2015), realizamos: Modelo Misto Linear (LMM), Modelo Generalizado Linear (GLM) e Modelo Misto Generalizado Linear (GLMM). Modelos com distribuição de erro beta foram feitos com o pacote “glmmTMB” (Brooks *et al.*, 2017). Para verificar a significância dos modelos utilizamos a função Anova do pacote “car” (Fox e Weisberg, 2018). Por fim utilizamos o pacote “vegan” (Oksanen *et al.*, 2019) para realizar o NMDS e a ANOSIM.

### 3. Resultados

#### 3.1. Fenologia Reprodutiva

*Qualea multiflora* apresentou os primeiros botões florais em outubro/2018. O pico de atividade de botões florais foi em novembro, juntamente com o de flores (Tabela 2). A população floresceu de novembro/2018 a janeiro/2019, com cerca de 80 dias (Fig. 2A). A população analisada apresentou padrão de floração do tipo anual. O desenvolvimento dos frutos foi lento, com presença máxima de frutos jovens em abril/2019. A maturação dos frutos da florada de 2018 foi posterior às nossas análises, mas a maturação dos frutos da florada anterior (2017) ocorreu com atividade máxima em agosto/2018. A população de *Q. multiflora* é altamente sincrônica, visto que 75% dos indivíduos analisados apresentavam simultaneamente botões florais no pico de atividade máxima, e 80% apresentavam flores, frutos jovens e maduros em seus respectivos picos.

*Qualea parviflora* teve o pico de atividade de botões em outubro/2018 (Tabela 2), no mesmo mês em que eles surgiram (Fig. 2B). As flores surgiram de outubro a novembro em 2018, com cerca de 40 dias, e com pico em outubro. A população analisada apresentou padrão de floração do tipo anual. Os frutos se formam devagar, com presença máxima de frutos jovens em março e de frutos maduros em junho/2019. Os indivíduos da população de *Q. parviflora* foram altamente sincrônicos, pois 100% dos indivíduos analisados apresentaram botões florais no pico de atividade máxima, 75% possuíam flores, 90% tinham frutos jovens e 65% tinham frutos maduros em seus respectivos picos (Fig. 3).

Considerando as duas espécies nas floradas de 2018, houve semelhança nos períodos de produção das estruturas reprodutivas (Fig. 2, Tabela 2). No entanto, os picos máximos de produção de botões (Watson two-test  $U^2=0,682$ ;  $p<0,001$ ), flores (Watson two-test  $U^2=0,621$ ;  $p<0,001$ ) e frutos maduros (Watson two-test  $U^2=0,194$ ;  $p<0,05$ ) ocorreram sempre antes em *Q. parviflora* do que em *Q. multiflora*; porém os picos de frutos jovens se assemelharam (Watson two-test  $U^2=0,131$ ;  $p>0,1$ ).

Tabela 2. Valores da estatística circular considerando a fenologia reprodutiva de *Qualea multiflora* e *Q. parviflora* de agosto/2018 a julho/2019.

	Vetor médio ( $\mu$ )	Mês	Comprimento médio do vetor (r)	Mediana	Desvio padrão circular	Teste de Rayleing (Z)	Teste de Rayleing (p)	Watson-two test U <sup>2</sup> (p)
<b>Botões florais</b>								
<i>Q. multiflora</i>	309,280	Novembro	0,94	299,981	20,293	0,929	<0,001	0,682
<i>Q. parviflora</i>	274,856	Outubro	0,98	269,942	11,178	0,981	<0,001	(<0,001)
<b>Flores</b>								
<i>Q. multiflora</i>	328,741	Novembro	0,92	329,985		0,919	<0,001	0,621
<i>Q. parviflora</i>	287,140	Outubro	0,97	299,981	23,389	0,966	<0,001	(<0,001)
<b>Frutos jovens</b>								
<i>Q. multiflora</i>	120,039	Abril	0,28	120,039	91,032	0,283	<0,001	0,131
<i>Q. parviflora</i>	84,382	Março	0,41	90,058	31,473	0,411	<0,001	(>0,1)
<b>Frutos maduros</b>								
<i>Q. multiflora</i>	220,701	Agosto	0,29	209,924	89,427	0,297	<0,001	0,194
<i>Q. parviflora</i>	167,331	Junho	0,45	180,115	40,452	0,446	<0,001	(<0,05)

A) *Qualea multiflora*

B) *Qualea parviflora*

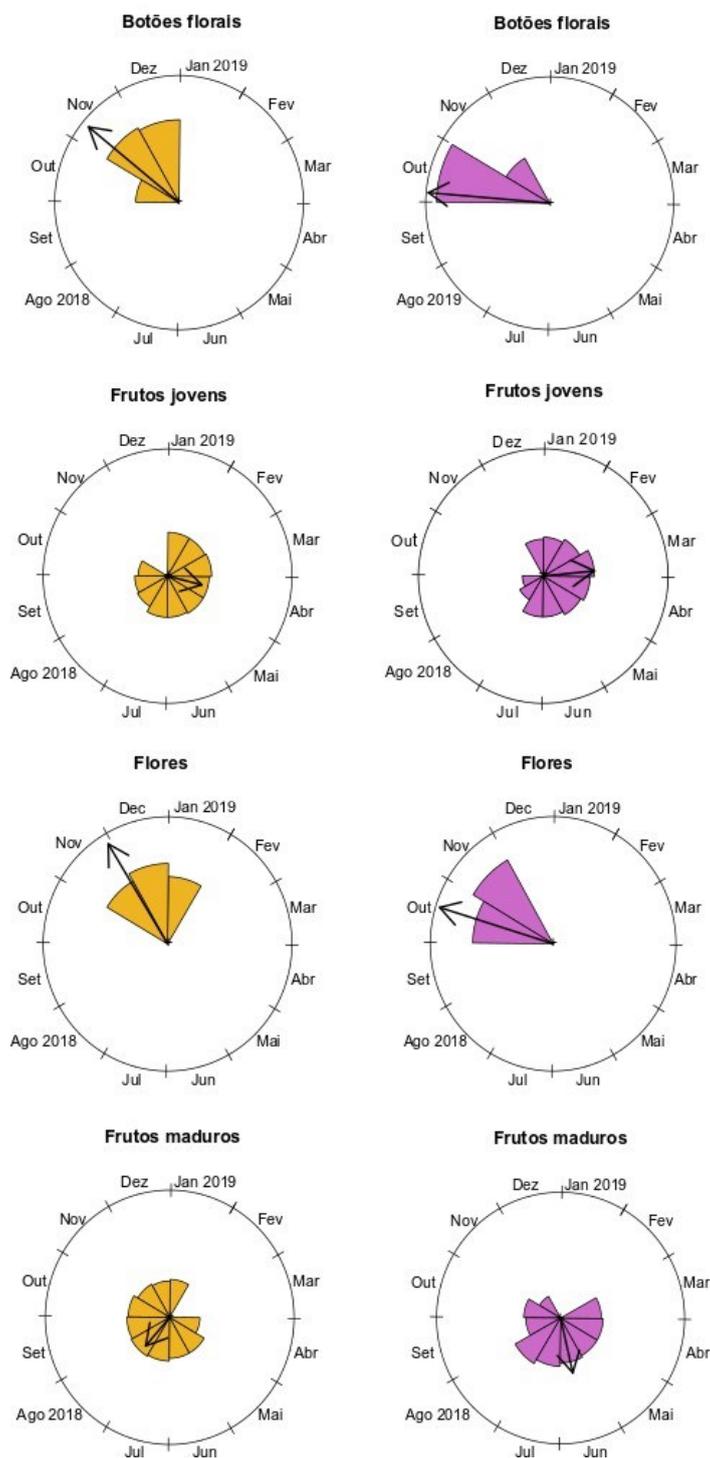


Fig. 2. Histograma representando a fenologia reprodutiva de *Qualea multiflora* (A) e *Q. parviflora* (B) entre agosto/2018 e julho/2019.

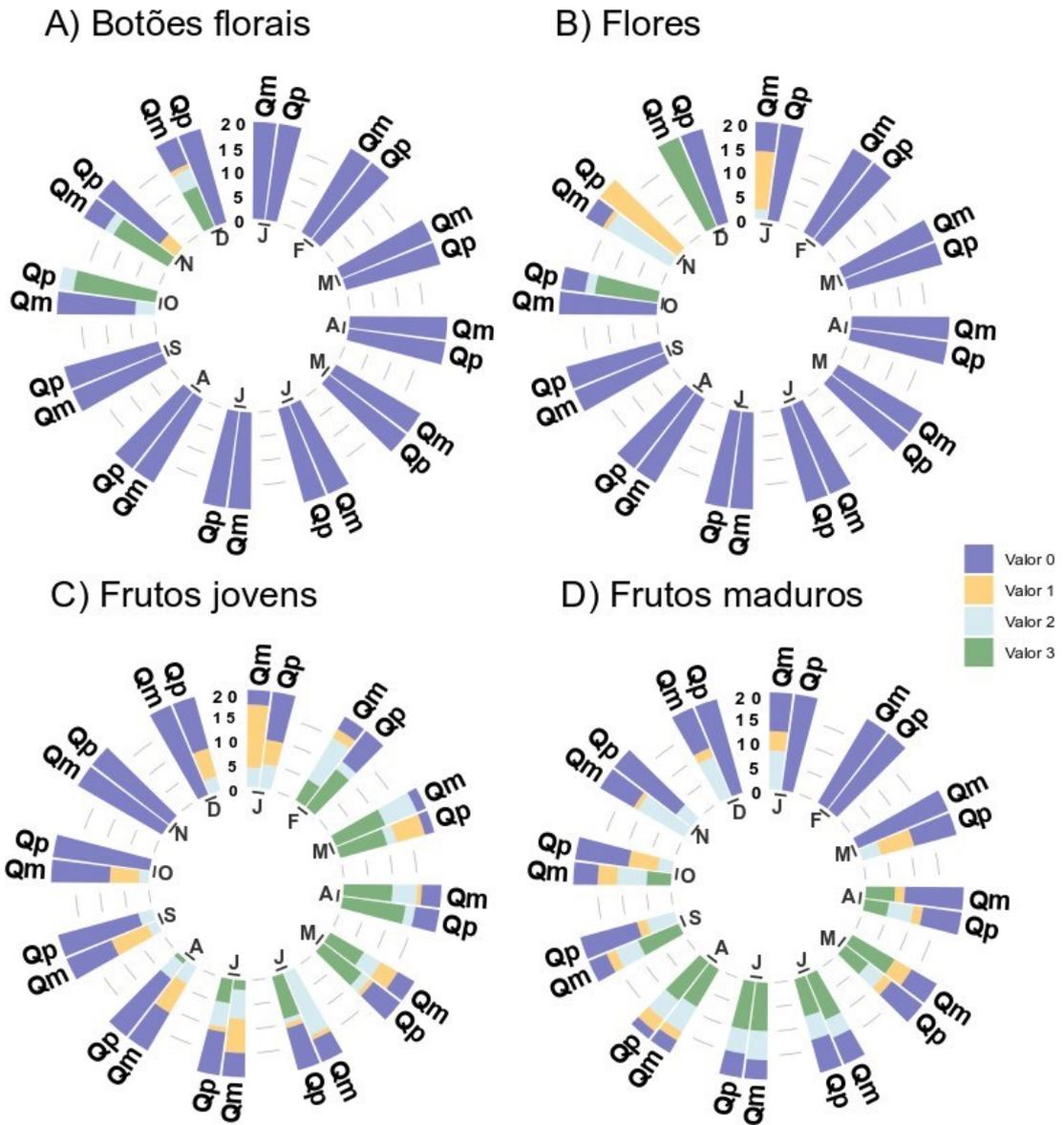


Fig. 3. Número de plantas com específicos valores de intensidade de botões florais (A), flores (B), frutos jovens (C) e frutos maduros (D) ao longo do tempo para *Qualea multiflora* (Qm) e *Q. parviflora* (Qp) de agosto/2018 a julho/2019.

### 3.2. Biologia Floral

*Qualea multiflora* apresentou menor quantidade de inflorescências por indivíduos que *Q. parviflora* (Tabela 3, Fig. 4A), porém elas foram maiores (Tabela 3, Fig. 4B), com número similar de botões florais (Tabela 3, Fig. 4C) e com mais folhas junto às inflorescências (Tabela 3, Fig. 4D). Todos os traços florais analisados apresentaram diferença significativa entre as espécies de plantas, com *Q. multiflora* tendo maiores valores para todas as estruturas, exceto a largura do ovário (Tabela 3). *Qualea multiflora* possui significativamente mais grãos de pólen por antera (Tabela 3, Fig. 5A), porém a viabilidade polínica se assemelha à de *Q. parviflora* (Tabela 3, Fig. 5B). Os ovários são trilobular com número total de óvulos similares entre as espécies (Tabela 3, Fig. 5C), assim como a razão pólen/óvulo (Tabela 3, Fig. 5D).

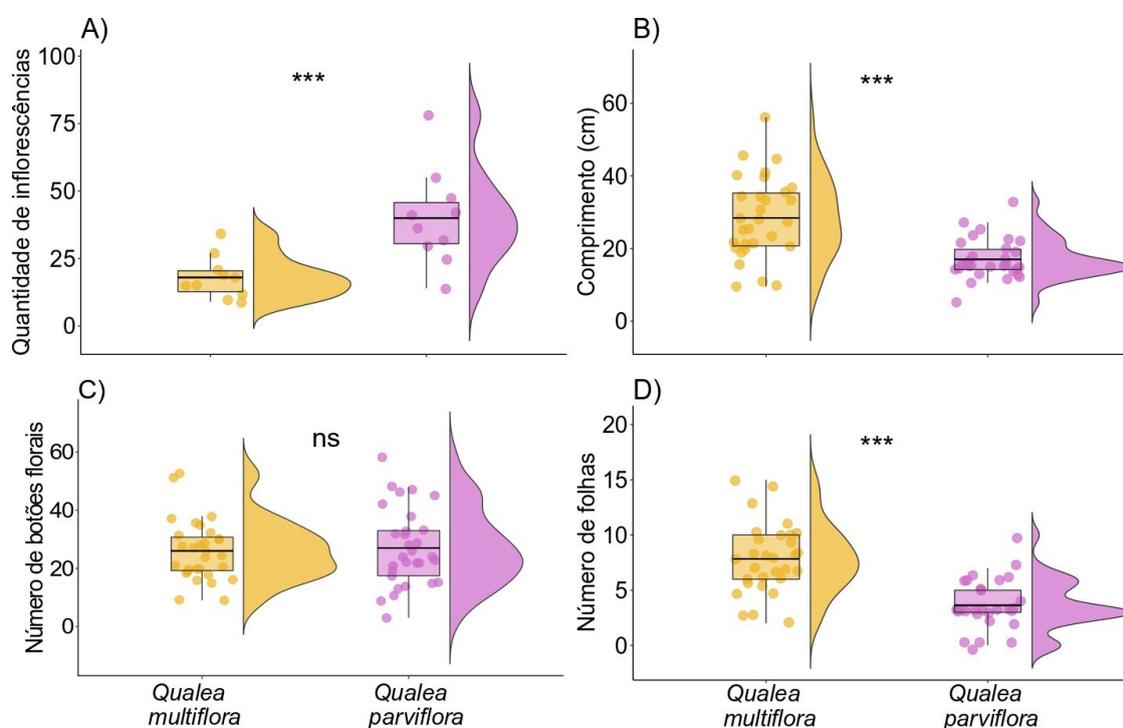


Fig. 4. Número de inflorescências (A), comprimento das inflorescências (B), número de botões florais por inflorescência (C) e número de folhas por inflorescência (D) em *Qualea multiflora* e *Q. parviflora*. \*\*\* GLMM:  $p < 0,001$ . ns – GLMM:  $p > 0,05$ . As figuras mostram os dados brutos, o boxplot delimitado pela média dos dados, e o gráfico de estimativa de densidade de Kernel.

Tabela 3. Resultados da comparação da biologia floral de *Qualea parviflora* e *Q. multiflora* durante florada de 2018. DP – desvio padrão.

	<i>Qualea multiflora</i> (Média±DP)	<i>Qualea parviflora</i> (Média±DP)	$\chi^2$	P
<b>Inflorescência</b>				
Quantidade por indivíduo	18±7,79	40±17,65	85574,59	<0,001
Comprimento	28,45±11,25	17,03±5,52	28,45	<0,001
Nº de botões	26,04±10,43	27,04±13,24	0,56	0,451
Nº de folhas	7,84±3,07	3,64±2,27	43,96	<0,001
<b>Traços florais</b>				
Comprimento da pétala	26,85±3,69	12,76±2,01	224,74	< 0,001
Largura da pétala	31,77±3,74	16,83±2,87	189,95	< 0,001
Comprimento do filete	13,83±1,86	6,41±0,75	273,60	< 0,001
Comprimento do estilete	11,70±1,87	4,46±0,34	521,96	< 0,001
Comprimento da antera	3,46±0,64	1,84±0,17	133,29	< 0,001
Largura da antera	1,82±0,36	1,15±0,15	58	< 0,001
Comprimento do esporão	8,05±0,91	7,07±0,66	5,28	0,021
Largura do esporão	3,38±0,55	1,32±0,42	175,26	< 0,001
Comprimento do ovário	4,20±0,55	1,82±0,24	311,81	< 0,001
Largura do ovário	2,73±0,36	2,72±0,24	0,01	0,918
<b>Pólen e óvulo</b>				
Total de pólen	9958,4±344,81	9498,8±49,43	121,54	<0,001
Viabilidade polínica	9091,99±762,24	8552,2±58,83	0,49	0,49
Total de óvulos	12±2,91	13,7±0,39	1,13	0,288
Razão pólen/óvulo	880,42±228,63	756,76±26,26	1,27	0,261

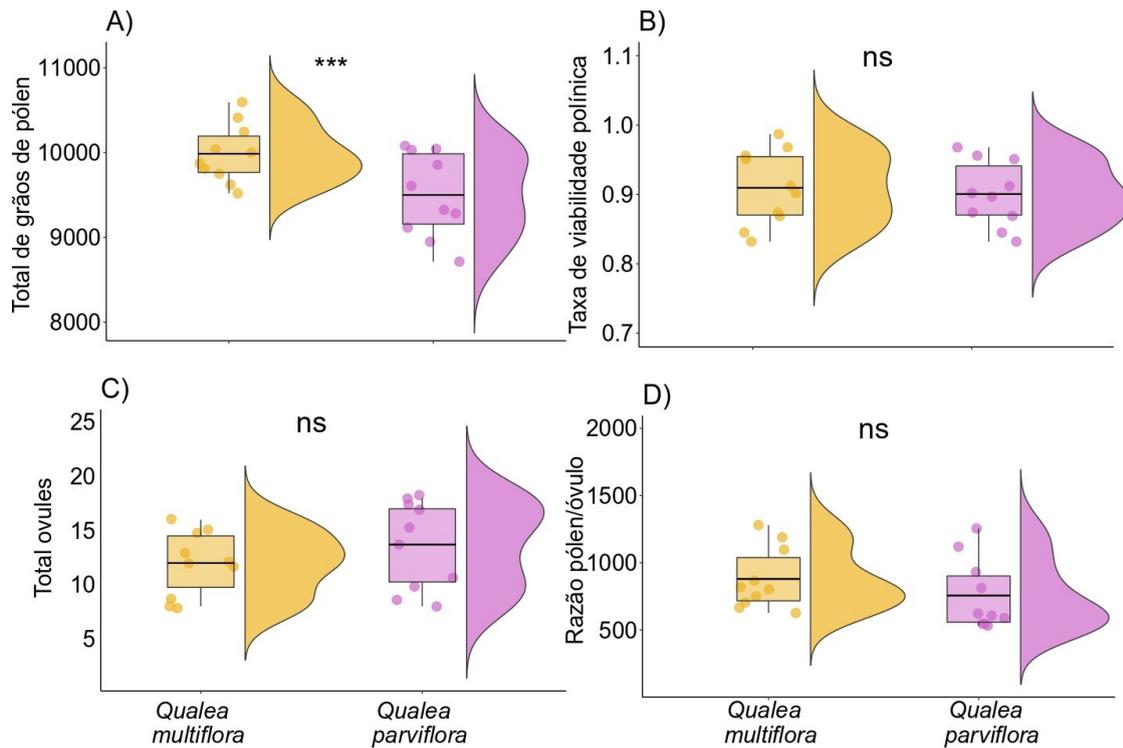


Fig. 5. Quantidade de grãos de pólen e de óvulos em *Qualea multiflora*. e *Q. parviflora*. Total de grãos de pólen na antera (A), viabilidade dos grãos de pólen (B), total de óvulos (C) e razão pólen/óvulo (D). \*\*\* GLMM:  $p < 0,001$ ; \* GLMM:  $p < 0,01$ . As figuras mostram os dados brutos, o boxplot delimitado pela média dos dados, e o gráfico de estimativa de densidade de Kernel.

### 3.3. Fenologia Floral

Os botões florais de *Q. multiflora* (Fig. 6A), se abriram no período noturno, com o início da antese por volta de 02:30 h. O processo de antese durou cerca de 3 h (Fig. 6B). As flores de *Q. multiflora* são formadas por uma única pétala branca com uma listra central amarela acompanhada por várias manchas rosas, pequenas e irregulares. A deiscência da antera foi iniciada aproximadamente às 05:00 h com o filete reto e pouco depois o estigma se tornou receptível. No final do primeiro dia a pétala se tornou amarela e as manchas escureceram (Fig. 6C), o filete e o estilete perderam os tons homogêneos esverdeados. A superfície estigmática ficou mais escurecida e não receptiva. A antera começou a escurecer, porém ainda liberava pequena quantidade de pólen, escurecendo por total e caindo no final do segundo dia ou início do terceiro, juntamente com a pétala já retorcida e amarronzada (Fig. 6D), permanecendo apenas o pistilo (Fig. 6E). O odor foi intenso e adocicado e começou a ser liberado às 05:00 h (Fig. 7A). Próximo das 08:00 h o odor atingiu seu ponto máximo e permaneceu constante até às 12:00 h. Das 12:00 às 19:00 h o odor se tornou mais suave. A intensidade do odor diminuiu lentamente até as 02:00 h, e permaneceu constante até o entardecer do segundo dia, quando deixou de ser perceptível. As flores de *Q. multiflora* apresentaram néctar ao longo do dia, onde o volume médio foi de 0,776  $\mu\text{L}$  (Fig. 8A) variando de 0,1 a 0,95  $\mu\text{L}$ . A concentração de açúcares variou de 28 a 56%, com média de 45%, e decaiu com o decorrer do dia (Fig. 8B). Foram observadas várias flores com pétala de expansão incompleta, que permanecia envolvendo as estruturas reprodutivas e impossibilitava a chegada de polinizadores (Fig. 6F).

As flores de *Q. parviflora* iniciaram sua abertura (Fig. 6G) às 05:45 h, e o desenrolar da pétala durou cerca de 2 h. A única pétala roxa apresentava uma listra central branca e a antese era completa às 07:40 h (Fig. 6H). A deiscência da antera se iniciou pouco antes das 08:00 h com a liberação de massas de pólen, e o estigma se tornou receptível às 08:10 h. Aproximadamente às 09:00 h as margens da abertura da antera se retorciam, expondo completamente os grãos de pólen. As flores duraram apenas um dia. No final do primeiro dia, a pétala se retorceu e escureceu (Fig. 6I), a antera apresentou alguns pontos pretos até ficar totalmente escurecida (Fig. 6J), e posteriormente ambas as estruturas caíram, permanecendo apenas o pistilo com coloração amarronzada e a superfície estigmática escurecida (Fig. 6K). Logo após a abertura floral o odor leve e adocicado era perceptível e continuou assim até a inviabilidade das estruturas reprodutivas entre 17:30 e 18:00 h, apresentando dois picos

de intensidade: um nas primeiras horas da manhã (07:00 – 8:00 h) e o segundo no início da tarde (12:00 – 13:00 h) (Fig. 7B). O volume do néctar das flores de *Q. parviflora* variou de 0,12 a 1  $\mu\text{L}$ , com valor médio de 0,501 $\mu\text{L}$  (Fig. 8A); já a concentração de açúcares variou entre 15 e 55%, com valor médio de 32% (Fig. 8B). Foi observada uma antese floral anômala, na qual a pétala começou a se desenrolar às 10:00 h. Após 30 minutos a flor estava aberta, porém com as margens enroladas, o pistilo não foi formado e a antera amarela tinha marcas pretas evidenciando danos devido à herbivoria. Foi observada apenas uma flor de *Q. parviflora* com duas pétalas idênticas e bem formadas (Fig. 6L).

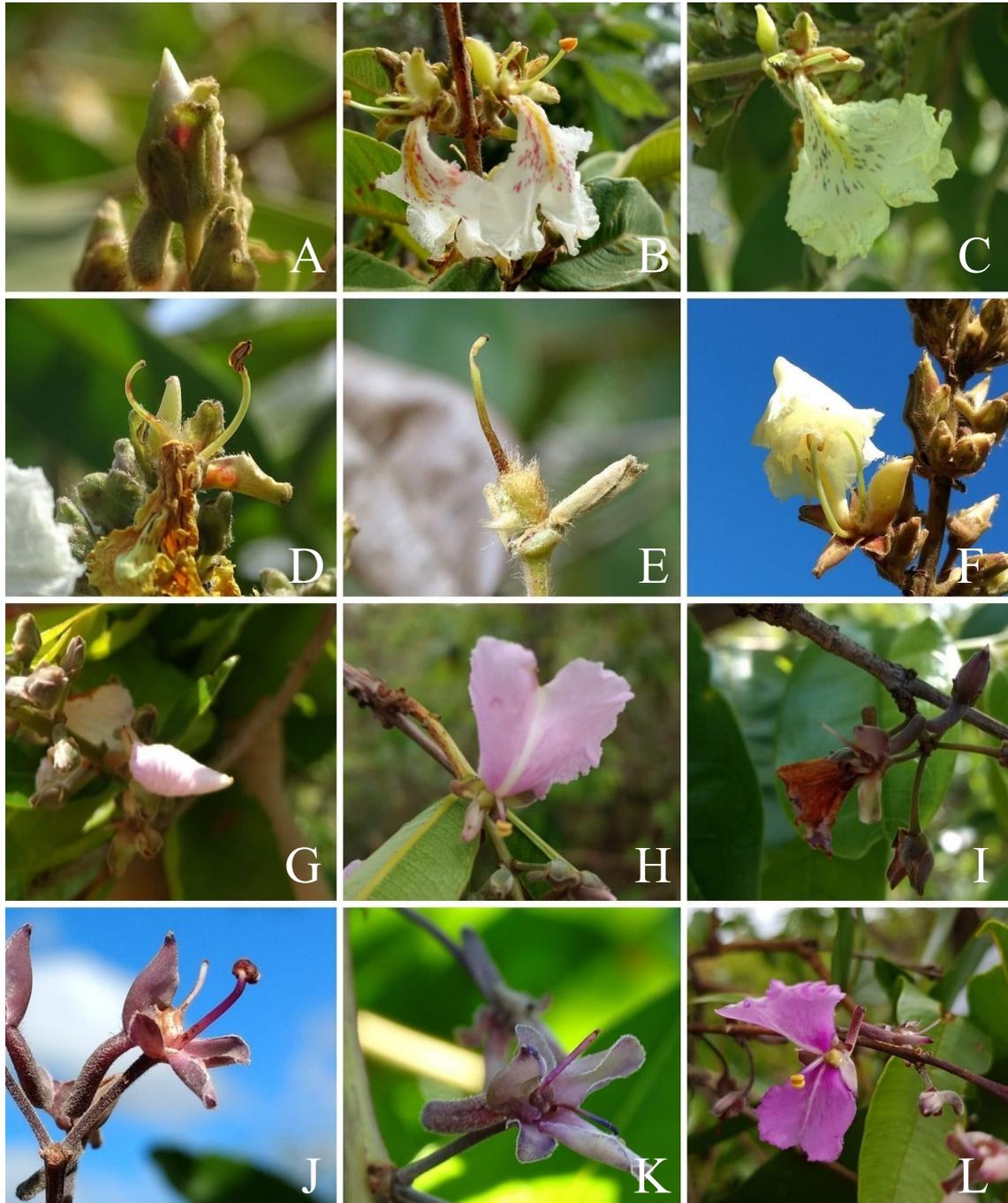


Fig. 6. Botões e flores de *Qualea multiflora* (A-F) e *Q. parviflora* (G-L). Botão em pré-antese (A), flores de primeiro dia (B), flor de segundo dia (C), flor com pétala retorcida amarronzada (D), permanecendo do pistilo, após queda da pétala e do estame (E), flor com abertura incompleta (F), botão em pré-antese avançada (G), flor aberta (H), pétala retorcida e escurecida (I), escurecimento total da antera (J), pistilo com coloração amarronzada e superfície estigmática escurecida (K), flor com anomalia morfológica com duas pétalas idênticas (L).

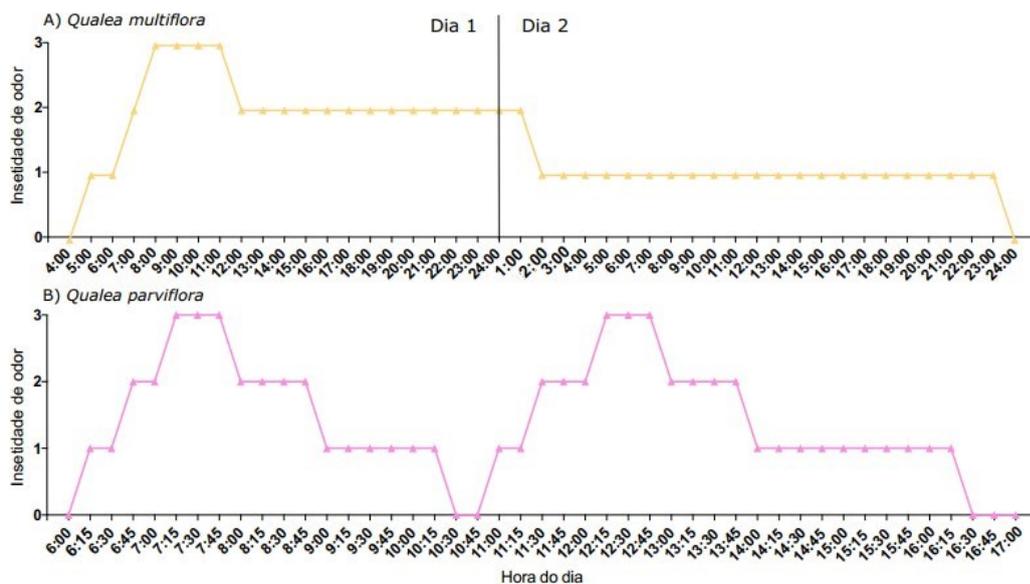


Fig. 7. Presença e intensidade do odor das flores. *Qualea multiflora* (A), e *Q. parviflora* (B).

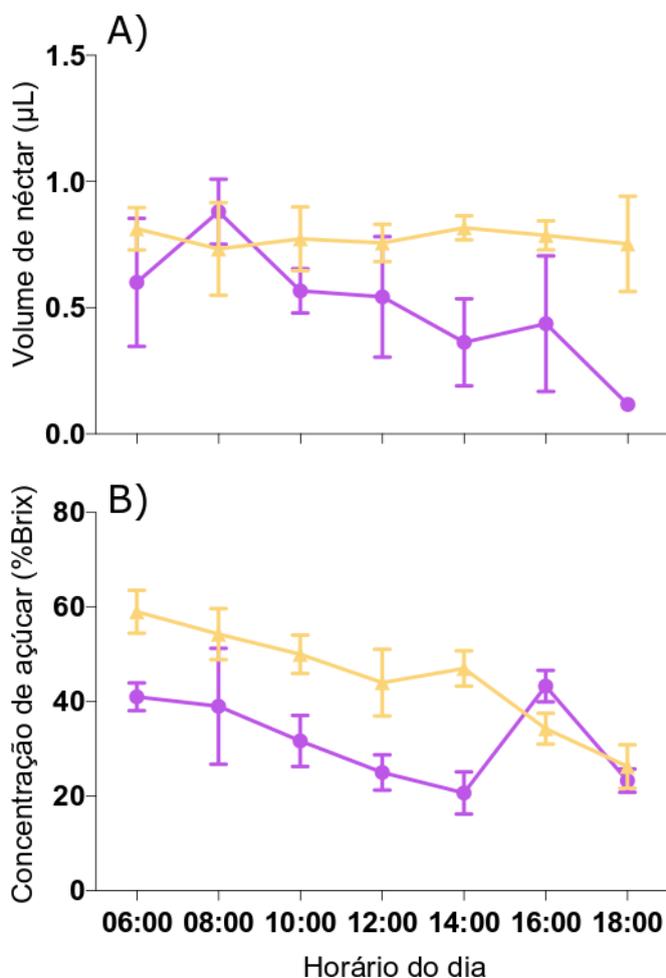


Fig. 8. Volume do néctar ( $\mu\text{L}$ ) (A) e concentração de açúcares (%Brix) (B) ao longo do dia, de 06:00 às 18:00h, em *Qualea multiflora* (amarelo) e *Q. parviflora* (roxo).

### 3.4. Sistema Reprodutivo

*Qualea multiflora* e *Q. parviflora* apresentaram sistema reprodutivo auto-incompatível e não agamospérmico, visto que os tratamentos de APE, APM e AG não geraram frutos (Tabela 4). O resultado do Índice de Eficiência Reprodutiva foi de 1,2 para *Q. multiflora* e de 5,0 para *Q. parviflora*.

Tabela 4. Resultados dos tratamentos de polinização em *Qualea parviflora* e *Q. multiflora*

Espécie	Tratamento	Nº de flores	Nº de frutos	Frutificação (%)
<i>Qualea multiflora</i>	Agamospermia (AG)	120	0	0
	Autopolinização Espontânea (APE)	120	0	0
	Autopolinização Manual (APM)	120	0	0
	Polinização Cruzada Manual (PC)	120	18	15
	Polinização Natural (PN)	120	15	12,5
	Polinização Natural Ensacada (PNE)	120	17	14,17
<i>Qualea parviflora</i>	Agamospermia (AG)	120	0	0
	Autopolinização Espontânea (APE)	120	0	0
	Autopolinização Manual (APM)	120	0	0
	Polinização Cruzada Manual (PC)	120	10	8,34
	Polinização Natural (PN)	120	5	4,17
	Polinização Natural Ensacada (PNE)	120	4	3,34

A taxa de frutificação de *Q. multiflora* foi significativamente maior que a de *Q. parviflora* ( $\chi^2=11,284$ ;  $df=1$ ;  $p<0,001$ ). Entretanto, não houve diferença na frutificação considerando a interação entre espécie e tratamento ( $\chi^2=2,293$ ;  $df=2$ ;  $p=0,318$ ), bem como para o fator tratamento analisado isoladamente ( $\chi^2=1,905$ ;  $df=1$ ;  $p=0,386$ ). Apesar de não apresentar diferenças significativas entre os tratamentos, PC apresentou maior taxa de frutificação em ambas as espécies (*Q. multiflora*=15% e *Q. parviflora*=8,34%).

### 3.5. Visitantes Florais

As flores de *Q. multiflora* foram visitadas 368 vezes, por 43 espécies animais, distribuídos entre vertebrados (beija-flores) e invertebrados (aranhas e insetos), enquadradas em nove ordens: Apodiformes, Araneae, Blattodea, Coleoptera, Diptera, Hemiptera, Hymenoptera, Lepidoptera e Orthoptera (Fig. 9, Tabela 4). Já as flores de *Q. parviflora* foram visitadas 421 vezes, por 46 espécies, englobando vertebrados (beija-flores) e invertebrados (somente insetos), pertencentes a seis ordens: Apodiformes,

Coleoptera, Hemiptera, Hymenoptera, Diptera e Lepidoptera (Fig. 9; Tabela 5). As comunidades de visitantes florais de *Q. multiflora* e *Q. parviflora* são distintas estatisticamente (ANOSIM=0,105;  $p < 0,05$ ; stress=0.267; Fig. 10A), compartilhando apenas 14 espécies. A ordem mais frequente, para ambas as espécies é Hymenoptera, representando 58,70% das visitas em *Q. multiflora* e 75,06% em *Q. parviflora*. Os visitantes de *Q. multiflora* começaram a chegar com o clarear do dia, pouco antes das 05:00 h, e as visitas foram distribuídas de forma homogênea durante todo o dia. Em *Q. multiflora* encontramos animais residentes, como as aranhas, que teciam suas teias por entre as inflorescências. Em *Q. parviflora* as visitas se iniciaram com a abertura das flores aproximadamente às 05:15 h e apresentaram dois picos de atividade, das 06:00 às 09:30 h e das 12:00 às 14:00 h, coincidindo com os picos de liberação do odor. Em ambas as espécies, o encerramento da atividade dos insetos foi próximo às 16:00 h, e os beija-flores continuaram até o pôr-do-sol, perto de 18:30 h.

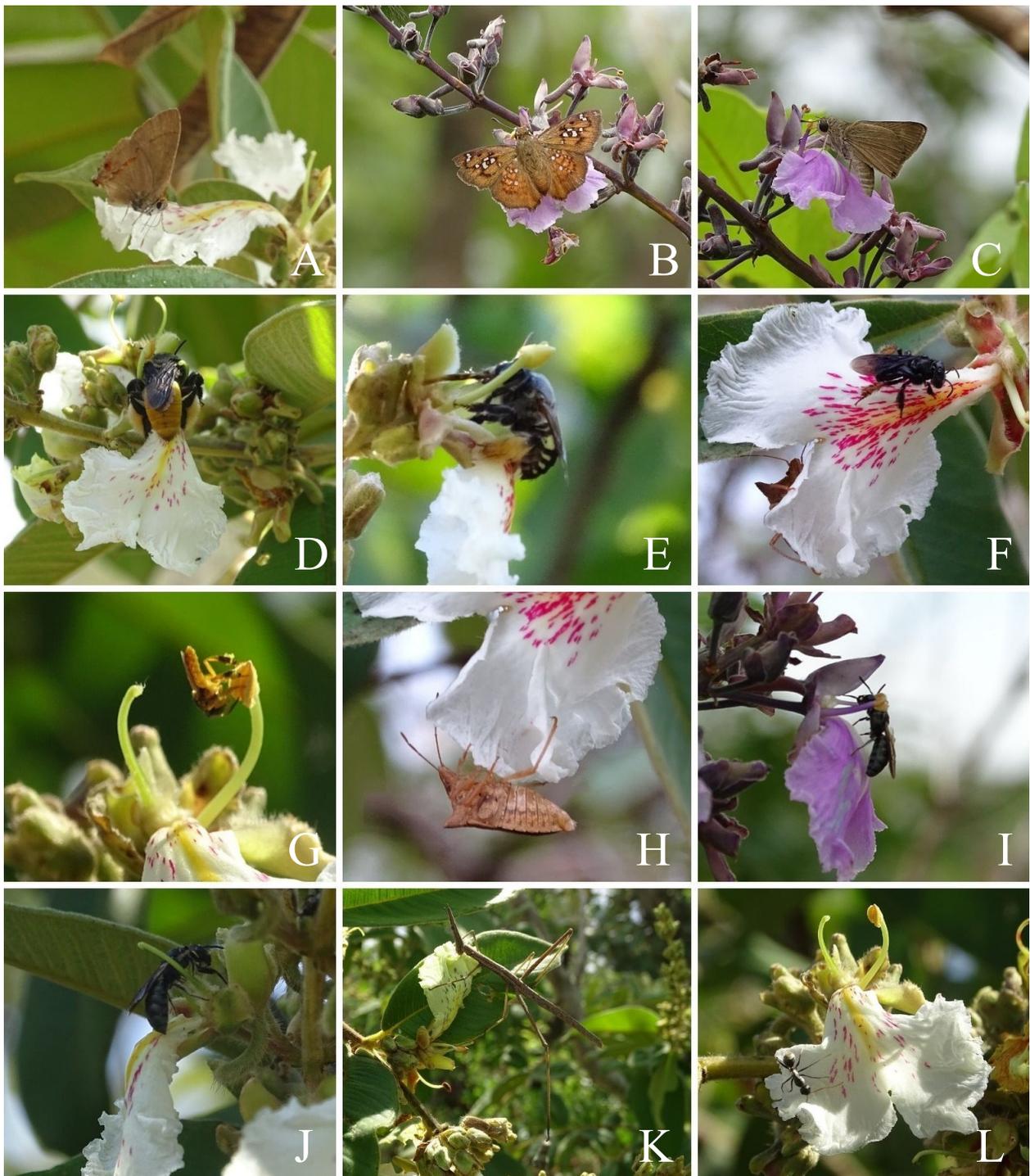


Fig. 9. Exemplos de visitantes florais de *Qualea multiflora* e *Q. parviflora*. *Badecla badaca* em *Q. multiflora* (A), *Udranomia spitzzi* (B) e *Pelopidas* sp. em *Q. parviflora* (C), *Epicharis bicolor* (D), *Epicharis (Epicharitides) cockerelli* (E), *Paratrigona lineata* na fase adaxial da pétala e Pentatomidae sp. na fase abaxial (F), Syrphinae coletando pólen (G), Pentatomidae sp. na pétala (H), *Ceratina* sp. coletando néctar em *Q. parviflora* (I) e em *Q. multiflora* (J), *Cephalocoema* sp predando flores de *Q. multiflora* (K), *Camponotus blandus* (L).

Tabela 5. Frequência absoluta (FA) e relativa (FR) dos visitantes florais de *Q. multiflora* e *Qualea parviflora* (Vochisaceae) e o tipo de interação na flor (INT). PE – Polinizador Efetivo, PO – Polinizador Ocasional, PP – Pilhador de Pólen, PN – Pilhador de Néctar, HF – Herbívoro Floral Exofíticos, PR – Predador, ON – Onívoro, V – Visitante não interagente.

Visitante floral	<i>Q. multiflora</i>			<i>Q. parviflora</i>		
	FA	FR	INT	FA	FR	INT
<b>Blattodea</b>						
Blatodea sp	1	0,272	ON	0	0,000	-
<b>Coleoptera</b>						
Cetoniinae sp	5	1,359	HF	1	0,238	-
<i>Chauliognathus fallax</i> (Germar, 1824)	1	0,272	HF	0	0,000	-
<i>Chryptocephalus</i> sp	0	0,000	-	1	0,238	HF
Entiminae sp	0	0,000	-	1	0,238	HF
Galerucinae sp	0	0,000	-	1	0,238	HF
<i>Lissomus</i> sp	0	0,000	-	1	0,238	HF
<i>Macrodactylus pumilio</i> (Burm., 1855)	29	7,880	HF	0	0,000	-
<i>Naupactus</i> sp	1	0,272	HF	0	0,000	-
<i>Pantomorus cervinus</i> (Boheman, 1840)	0	0,000	-	1	0,238	HF
<b>Diptera</b>						
<i>Sarcophaga</i> sp	2	0,543	V	2	0,475	V
Sarcophagidae sp	2	0,543	V	0	0,000	-
Syrphinae sp1	0	0,000	-	1	0,238	PP
Syrphinae sp2	6	1,630	PP	0	0,000	-
<b>Hymenoptera</b>						
<b>Abelhas</b>						

<i>Apis mellifera</i> Linnaeus, 1758	0	0,000	-	15	3,563	PO
<i>Augochlora (Oxystoglossella)</i> sp	1	0,272	PP	0	0,000	-
<i>Bombus (Fervidobombus) morio</i> (Swederus, 1787)	12	3,261	PE	29	6,888	PE
<i>Centris (Centris)</i> sp	0	0,000	-	3	0,713	PP, PN
<i>Centris (Centris) aenea</i> Lepeletier, 1841	9	2,446	PO	13	3,088	PE
<i>Centris (Centris) flavifrons</i> (Fabricius, 1775)	0	0,000	-	6	1,425	PP, PN
<i>Centris mocsari</i> Friese, 1899	0	0,000	-	4	0,950	PO
<i>Centris (Trachina)</i> sp	0	0,000	-	2	0,475	PP
<i>Ceratalictus</i> sp	0	0,000	-	1	0,238	PP
<i>Ceratina</i> sp	13	3,533	PP, PN	11	2,613	PP, PN
<i>Dialictus</i> sp	3	0,815	PP	1	0,238	PP
<i>Euglossa</i> sp1	1	0,272	PP	0	0,000	-
<i>Euglossa</i> sp2	0	0,000	-	4	0,950	PP
<i>Epicharis bicolor</i> Smith, 1854	25	6,793	PE	13	3,088	PE
<i>Epicharis (Epicharoides) cf. picta</i> (Smith, 1874)	0	0,000	-	11	2,613	PP, PN
<i>Epicharis (Epicharana) flava</i> Friese, 1900	0	0,000	-	9	2,138	PO
<i>Epicharis (Epicharitides) cockerelli</i> Friese, 1900	12	3,261	PO	15	3,563	PO
<i>Epicharis (Triepicharis) analis</i> Lepeletier, 1841	7	1,902	PE	16	3,800	PE
<i>Epicharis (Hoplepicharis) affinis</i> Smith, 1874	0	0,000	-	5	1,188	PP, PN
<i>Eufriesea auriceps</i> (Friese, 1899)	1	0,272	PO	0	0,000	-
<i>Exomalopsis fulvofasciata</i> Smith, 1879	1	0,272	PO	4	0,950	PO
<i>Mesonychium asteria</i> (Smith, 1854)	2	0,543	-	2	0,475	PN
<i>Paratrigona lineata</i> (Lepeletier, 1836)	30	8,152	PO	15	3,563	PO
<i>Trigona spinipes</i> (Fabricius, 1793)	0	0,000	-	18	4,276	PP, PN
<i>Xylocopa (Neoxylocopa) frontalis</i> (Olivier, 1789)	21	5,707	PE	45	10,689	PE

<i>Xylocopa (Neoxylocopa) suspecta</i> Moure & Camargo, 1988	45	12,228	PE	51	12,114	PE
<b>Vespas</b>						
<i>Brachygastra</i> sp	0	0,000	-	12	2,850	PO
<i>Campsomeris ephippium</i> (Say, 1837)	0	0,000	-	5	1,188	PO
<i>Polistes simillimus</i> Zikán, 1951	8	2,174	PO	0	0,000	-
<i>Polybia occidentalis</i> (Olivier, 1791)	1	0,272	PR	0	0,000	-
Pompilidae sp	1	0,272	PR	0	0,000	-
<i>Synoeca</i> sp	1	0,272	PR	0	0,000	-
<i>Zethus cylindricus</i> (Fox, 1899)	1	0,272	PR	0	0,000	-
<i>Zethus</i> sp	0	0,000	-	2	0,475	PR
<b>Formigas</b>						
<i>Atta laevigata</i> (Smith, 1858)	1	0,272	ON	0	0,000	-
<i>Azteca</i> sp	1	0,272	ON	0	0,000	-
<i>Camponotus blandus</i> (Smith, 1858)	10	2,717	ON	1	0,238	ON
<i>Camponotus senex</i> (Smith, 1858)	5	1,359	ON	2	0,475	ON
<i>Camponotus</i> sp	1	0,272	ON	0	0,000	-
<i>Ectatomma tuberculatum</i> (Olivier, 1792)	3	0,815	ON	0	0,000	-
<i>Nesomyrmex</i> sp	0	0,000	-	1	0,238	ON
<b>Hemiptera</b>						
Cydnidae sp	4	1,087	PR	0	0,000	-
Nabidae sp	0	0,000	-	1	0,238	PN
Pentatomidae sp	8	2,174	PN	0	0,000	-
Thyreocoridae sp	0	0,000	-	2	0,475	PR
<b>Lepidoptera</b>						
<i>Aetilha</i> sp	1	0,272	PN	5	1,188	-

<i>Anteos</i> sp	0	0,000	-	1	0,238	PN
<i>Badecla badaca</i> (Hewitson, 1868)	5	1,359	PN	0	0,000	-
<i>Pelopidas</i> sp	0	0,000	-	2	0,475	PN
<i>Udranomia spitzi</i> (Hayward, 1942)	0	0,000	-	4	0,950	PN
<i>Urbanus</i> sp	0	0,000	-	1	0,238	PN
Hesperiidae sp	0	0,000	-	4	0,950	PN
<b>Orthoptera</b>						
<i>Cephalocoema</i> sp	1	0,272	HF	0	0,000	-
<i>Hyperbaenus</i> sp	1	0,272	ON	0	0,000	-
<b>Araneae</b>						
Oxiopidae sp	1	0,272	PR	0	0,000	-
Salticidae sp1	1	0,272	PR	0	0,000	-
Salticidae sp2	1	0,272	PR	0	0,000	-
Thomisidae sp	1	0,272	PR	0	0,000	-
<b>Apodiforme</b>						
<i>Amazilia fimbriata</i> (Gmelin, 1788)	32	8,696	PO	21	4,988	PO
<i>Calliphlox amethystina</i> (Boddaert, 1783)	1	0,272	PN	0	0,000	-
<i>Colibri serrirostris</i> (Vieillot, 1816)	1	0,272	PN	0	0,000	-
<i>Eupetomena macroura</i> (Gmelin, 1788)	0	0,000	-	1	0,238	PN
<i>Heliomaster squamosus</i> (Temminck, 1823)	47	12,772	PO	54	12,827	PO
<b>Total</b>	<b>368</b>	<b>100</b>		<b>421</b>	<b>100</b>	

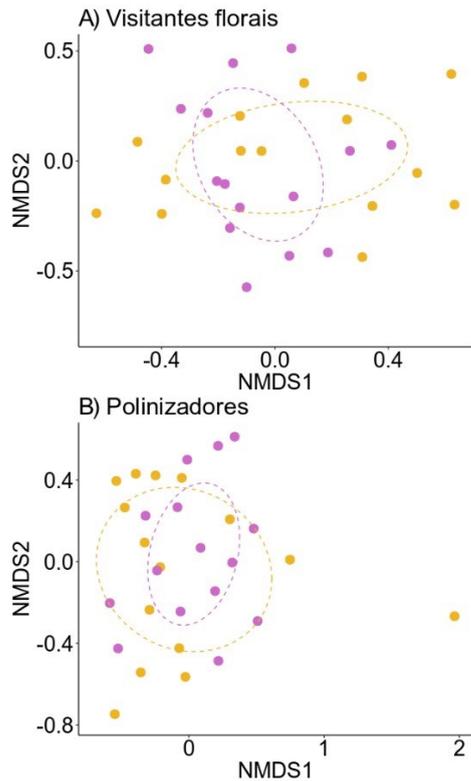


Fig. 10. NMDS da diversidade de visitantes florais (ANOSIM=0,105;  $p < 0,05$ ; stress=0,267) (A) e dos polinizadores (ANOSIM=0,010;  $p = 0,526$ ; stress=0,197) (B) de *Qualea multiflora* (amarelo) e *Q. parviflora* (roxo).

A polinização das duas espécies foi realizada por abelhas, vespas e beija-flores. Dezoito espécies foram consideradas polinizadoras, sendo 11 espécies comuns entre *Q. multiflora* e *Q. parviflora*, duas exclusivas de *Q. multiflora* e cinco de *Q. parviflora*. Não houve distinção estatística entre as guildas de polinizadores (ANOSIM=0,010;  $p = 0,526$ ; stress=0,197; Fig. 10B). Os cinco polinizadores efetivos que se destacaram em ambas as espécies foram: *Bombus (Fervidobombus) morio*, *Epicharis bicolor* (Fig. 9D), *E. (Triepicharis) analis*, *Xylocopa (Neoxylocopa) frontalis* e *X. (Neoxylocopa) suspecta*. Ocasionalmente as flores ainda foram polinizadas por *Amazilia fimbriata*, *Epicharis (Epicharitides) cockerelli* (Fig. 9E), *Exomalopsis fulvofasciata*, *Heliomaster squamosus* e *Paratrigona lineata* (Fig. 9F).

O pólen foi pilhado por cinco espécies nas flores de *Q. multiflora* e por 11 espécies nas flores de *Q. parviflora*. Entre os pilhadores encontrou-se abelhas de pequeno porte e moscas (Fig. 9G). Já o néctar foi pilhado por abelhas, percevejos (Fig. 9H), borboletas e beija-flores, sendo seis espécies em *Q. multiflora* e 14 espécies em *Q.*

*parviflora*. Os pilhadores utilizaram tanto a abertura natural do esporão como também perfuraram sua base para a retirada do néctar. Seis espécies de abelhas foram vistas pilhando ambos os recursos, pólen e néctar, cinco espécies exclusivas de *Q. parviflora* e *Ceratina* sp em ambas as espécies (Fig. 9I, 9J).

As flores de *Q. multiflora* foram intensamente danificadas devido à alta frequência de herbívoros florais exofíticos (10,06%). O besouro *Macroductylus pumilio* foi encontrado em grupos de dois a cinco indivíduos por flor, especialmente no final da florada. Também foi observado a presença do Orthoptera *Cephalocoema* sp (Fig. 9K) que permaneceu cerca de 30 minutos na planta, danificando as pétalas de 8 flores, além de se alimentar de folhas e botões florais. No entanto, *Q. parviflora* apresentou baixa frequência de herbívoros florais, com menos de 1,2 %.

A frequência relativa de predadores foi maior em *Q. multiflora* (3,26%) que em *Q. parviflora* (1,43%). Blattodea, formigas (Fig. 9L) e o Orthoptera *Hyperbaenus* sp foram classificados como onívoros, por se alimentar tanto de recursos florais, como por predação visitantes. Moscas da família Sarcophagidae foram observadas repousando sobre as pétalas de ambas as espécies, e por não coletar recursos, não danificar as pétalas e não apresentar comportamento agressivo foram classificadas como visitantes não interagentes.

As taxas de herbivoria interna em botões florais foram similares entre as espécies ( $\chi^2=2,197$ ;  $df=1$ ;  $p=0,138$ ). Em *Q. multiflora* foram observados três morfotipos de herbívoros endofíticos: larvas brancas, larvas laranja e ninfas não identificadas (Fig. 11). As larvas foram encontradas em grupos de duas a oito por botão, sendo que 10% dos botões florais apresentavam apenas larvas laranja, 6% apenas larvas brancas, e em 3% ambas as larvas foram encontradas. As ninfas foram encontradas em 2% dos botões, apenas uma por botão e sem a presença de larvas. Em *Q. parviflora*, houve apenas a presença de larvas laranja em 8% dos botões, uma por botão. Não encontramos herbívoros internos no ovário.



Fig. 11. Herbívoros endofíticos nos botões. Larvas brancas dentro de um botão floral de *Qualea multiflora* (A). Nínta (B), larva branca e larva laranja (C), e larva laranja encontradas em ambas as espécies de plantas.

#### 4. Discussão

Esse estudo mostrou que embora congêneres e simpátricas, *Q. multiflora* e *Q. parviflora* apresentam diferentes aspectos relacionados à ecologia reprodutiva, os quais permitem que ambas vivam no mesmo habitat sem competir pelos serviços dos polinizadores. As espécies apresentam: (i) diferentes picos de atividade para a maioria das fenofases, (ii) diferentes características relacionadas às estruturas florais (e.g. tamanho das inflorescências, número de grãos de pólen), (iii) diferentes fenologias florais (e.g. horário de antese, pico de odores, longevidade), (iv) diferentes taxas reprodutivas apesar de compartilhar a mesma guilda de polinizadores, e (v) diferentes comunidades de visitantes.

### *Fenologia reprodutiva*

Não houve sobreposição dos picos das floradas entre *Q. multiflora* e *Q. parviflora*, uma vez que a primeira apresentou pico em novembro, enquanto que a segunda apresentou pico em outubro, corroborando nossa primeira hipótese. Ambas as espécies apresentaram padrão do tipo anual (Newstrom *et al.*, 1994). Observamos os primeiros botões de *Q. multiflora* em outubro, com pico em novembro e término da florada em dezembro; enquanto que o aparecimento dos botões florais de *Q. parviflora* ocorreram em outubro, juntamente com o pico de atividade, e término da florada em novembro. Muitas espécies do Cerrado geralmente florescem na estação chuvosa, logo após a brotação e amadurecimento das folhas (Batalha e Mantovani, 2000; de Azevedo *et al.*, 2014; Lacerda *et al.*, 2018). Portanto já era esperado que ambas apresentassem botões e flores nessa época. Além disso, estudos feitos com essas espécies em outras localidades, mostraram picos de floração similares ao nosso, ou levemente mais adiantados ou atrasados, entretanto sempre na estação chuvosa (ver Silvério e Lenza, 2010; Shimizu e Yamamoto, 2012a; Ferreira *et al.*, 2017; Silva *et al.*, 2019).

Apesar de apresentarem picos de floração na estação chuvosa, nós observamos que não existe sobreposição desses picos, mostrando uma floração sequencial entre as espécies. Esse comportamento pode ser uma estratégia das plantas para diminuir a competição entre elas pelos serviços dos polinizadores, aumentando assim as probabilidades de polinização e posterior fecundação (Vilela *et al.*, 2014). Por exemplo, Vilela *et al.* (2014) mostraram que quatro espécies de Malpighiaceae florescem sequencialmente no Cerrado, o que pode gerar condições necessárias para manter e compartilhar os visitantes florais, mas sem competir pelos seus serviços.

Nós vimos os frutos jovens de *Q. multiflora* aparecendo em janeiro com pico em abril, durando dez meses, já para *Q. parviflora* observamos a presença de frutos jovens entre dezembro e setembro, com pico em março e ambas as espécies não apresentam frutos durante a florada. Os picos de atividade de frutos jovens se dão em meses distintos, e por estarem presentes por longo período do ano, há a sobreposição de picos. Nossos dados são parcialmente semelhantes ao descrito por Ferreira *et al.* (2017) e Silva *et al.* (2019). A maturação dos frutos se dá na estação seca, com pico em agosto para *Q. multiflora* e em junho para *Q. parviflora*. A maturação dos frutos se dá na estação seca, com pico em agosto para *Q. multiflora* e em junho para *Q. parviflora*. A presença de frutos maduros na estação seca é observada também em outras espécies anemocóricas

(Azevedo *et al.*, 2014; Seale e Nakayama, 2019; Novaes *et al.*, no prelo). Esse padrão pode ser explicado pelo fato de na estação seca ocorrer ventos mais intensos que pode aumentar a probabilidade de ocorrência da dispersão a longas distâncias e consequentemente incrementar o sucesso reprodutivo das plantas (Soons e Bullock, 2008; Maurer *et al.*, 2013). Dessa forma, os padrões fenológicos podem ser afetados por variáveis climáticas, como o vento, no caso dos frutos maduros no momento da dispersão (Heydel *et al.*, 2015). Além disso, os padrões fenológicos podem ser influenciados por traços genéticos e fisiológicos das populações, assim como por fatores ecológicos, como competição, predação e polinização (Alencar, 1994). As variações temporais podem ser explicadas pelas mudanças nos parâmetros climáticos, como alterações nos períodos pluviométricos e aumento da temperatura (Vilela *et al.*, 2017). Nossa segunda hipótese foi corroborada visto que ambas as populações acompanhadas por nós, apresentaram alto sincronismo, concordando com Silva *et al.* (2019) para *Q. multiflora* e com Ferreira *et al.* (2017) para *Q. parviflora*.

### *Biologia floral*

Nós observamos que a maioria das características relacionadas à biologia floral apresentou diferença entre as espécies, corroborando parcialmente nossa terceira, quarta e quinta hipóteses. De modo geral, *Q. multiflora* apresentou valores maiores para os fatores analisados, especialmente para os traços florais. O tamanho das inflorescências e o número de botões foram semelhantes ao encontrado por outros estudos com as mesmas espécies estudadas ou com outras espécies congêneres (Negrelle, 2011; Gonçalves *et al.*, 2013), mas valores diferentes dos reportados pelo nosso estudo também foram encontrados (Gonçalves *et al.*, 2017). Por exemplo, Oliveira (1996) mostrou que *Salvertia convallariodora* (Vochysiaceae) pode apresentar até 150 botões por inflorescência, enquanto que nós reportamos uma média de 60 botões para ambas as espécies. É possível que a diferença na quantidade de botões se deva ao fato de se tratar de gêneros diferentes da mesma família. Também notamos que *Q. multiflora* apresenta maior quantidade de folhas por inflorescência que *Q. parviflora*, fornecendo uma fonte muito próxima de produtos fotossintetizados (Taiz e Zeiger, 2004), o que pode favorecer a formação das flores que são maiores e produzem mais recursos florais.

Metricamente, nós vimos que *Q. multiflora* apresenta estruturas florais maiores que *Q. parviflora*, exceto pela largura do ovário, como mostrado por outros estudos

(Barbosa, 1983; Gonçalves *et al.*, 2013, 2017). As flores maiores de *Q. multiflora* necessitam de maior espaço para a abertura floral, o que pode justificar o maior comprimento das inflorescências que apresentam quantidade similar de botões florais em relação a *Q. parviflora*. Por outro lado, nós encontramos diferenças na quantidade de grãos de pólen entre as espécies, porém não observamos diferenças na viabilidade polínica e na quantidade de óvulos. A maior quantidade de grãos de pólen encontrado em *Q. multiflora* pode estar ligada ao maior tamanho das partes reprodutivas dessa espécie. Em um estudo feito por Moraes (2018), foi mostrado um maior número de grãos de pólen por antera em *Q. parviflora* e valores de até 100% de viabilidade polínica, apresentando maior viabilidade que nossas flores. No caso do ovário trilocular com vários óvulos por lóculo, isto está de acordo com o encontrado para outras espécies de *Qualea* (Kawasaki, 2007), assim como para o gênero *Callisthene* (Vochysiaceae), o que representa um caráter importante dentro da família.

#### *Fenologia floral*

As espécies apresentaram antese floral distinta refutando nossa sexta hipótese. *Qualea multiflora* iniciou o processo de antese floral duas horas antes que *Q. parviflora*. Barbosa (1983) observou para ambas as espécies em uma reserva de Cerrado localizada a cerca de 400 km da nossa área de estudo, que às 04:00 h as flores estavam finalizando a antese, o que vimos para *Q. multiflora*, mas não para *Q. parviflora*. Fatores abióticos, como a temperatura, podem influenciar as respostas plásticas das espécies vegetais, afetando diretamente a antese floral (Loka e Oosterhuis, 2016), o mesmo ocorre com a umidade. Apesar das flores de *Q. multiflora* apresentarem no segundo dia a pétala distendida, a presença de odor e de grãos de pólen viáveis na antera, nós as consideramos flores de um dia devido à ausência de receptividade estigmática nesse período. A presença do pólen em uma antera de segundo dia com abertura longitudinal total desde o início do primeiro dia, indica apenas uma coleta parcial ou queda devido à gravidade dos grãos no dia da antese. Esse padrão de viabilidade floral (flor de um dia) de *Q. multiflora* e *Q. parviflora* se assemelha ao de outras espécies da família Vochysiaceae. Por exemplo, Rodríguez e Satoja (2008) mostraram que *Qualea schomburgkiana*, *Ruizterania esmeraldae*, *R. retusa*, *R. rígida*, *Vochysia ferruginea*, *V. obscura*, *V. tetraphylla* e *V. venezuelana* possuem flores de um dia.

Ambas as espécies apresentaram néctar nas flores durante todos os horários avaliados ao longo do primeiro dia com valores de volume se sobrepondo, corroborando nossa sétima hipótese. Em relação às concentrações de açúcar encontramos maiores valores durante a manhã para *Q. multiflora*, enquanto que para *Q. parviflora* os maiores valores foram encontrados à tarde, corroborando parcialmente nossa oitava hipótese. O néctar é produzido e armazenado em esporas, sendo uma característica comum da família Vochysiaceae (Kawasaki, 2007). O volume de néctar que encontramos nas flores de *Q. multiflora* foi extremamente menor aos encontrados por Barbosa (1983) no Cerrado brasiliense e por Moraes (2018) em Goiás, visto que ambas autoras encontraram valores maiores que 20µL. Para *Q. parviflora*, Barbosa (1983) encontrou valores superiores aos nossos, com média (DP) de 12,5±2,54 µL, no entanto Moraes (2018) encontrou valores semelhantes aos nossos, com variação entre 0,19 e 1,56 µL. As concentrações de açúcares no néctar observadas no nosso estudo foram equivalentes ao encontrado por Moraes (2018) para *Q. multiflora*, mas diferentes para *Q. parviflora*, com valores maiores. Porém, as concentrações de açúcares obtidas no néctar de *Q. parviflora* no nosso estudo se assemelham ao encontrado por Santos (1997) em uma área de Cerrado próximo, a 30km do local do nosso estudo.

#### *Sistema reprodutivo*

Observamos que *Q. multiflora* e *Q. parviflora* apresentam sistema reprodutivo semelhante e auto incompatível, corroborando nossa nona hipótese. Nossos dados concordam com Barbosa (1983) e Moraes (2018). Encontramos taxas de frutificação maiores para *Q. multiflora* que para *Q. parviflora*. Ambas as espécies possuem baixas taxas de frutificação, com a polinização manual cruzada sendo o tratamento que gerou maior quantidade de frutos, com 15% de frutificação para *Q. multiflora* e 8,34% de *Q. parviflora*. Em relação à eficácia reprodutiva encontramos valores maiores que o observado por Barbosa (1983). O sistema reprodutivo auto incompatível também está presente em *Q. cordata* (Fischer e Gordo, 1993) e *Q. grandiflora* (Barbosa, 1983). Segundo Oliveira (1998), as espécies do gênero *Qualea* apresentam autoincompatibilidade tardia, uma característica amplamente distribuída dentro da família (Oliveira, 1998; Oliveira e Gibbs, 2000; Custódio *et al.*, 2014). O sistema auto incompatível é reportado em aproximadamente metade das espécies de angiospermas, considerando mais de 100 famílias (Igic *et al.*, 2008). Este sistema torna as espécies

dependentes de vetores de polinização, seja bióticos, como é o caso das espécies estudadas, ou abióticos, como o vento (Culley *et al.*, 2002), e proporciona maior variabilidade genética se comparado com sistemas auto compatíveis.

#### *Visitantes florais*

Observamos que as flores de *Q. multiflora* e *Q. parviflora* foram fonte de recursos para uma ampla variedade de visitantes, possuindo comunidades distintas, corroborando nossa décima hipótese. Esta distinção dos visitantes florais pode ser explicada pela separação temporal das floradas, já que *Q. multiflora* floresce após o fim da florada de *Q. parviflora*, sem sobreposição. Uma vez que a análise de visitantes florais considera todos os seres que estiveram presentes nas flores de ambas as espécies, a probabilidade de a comunidade ser semelhante é baixa. Além disso, a comunidade de visitantes florais também pode variar ao longo do tempo, explicando os resultados encontrados.

A guilda de polinizadores é compartilhada entre as espécies, corroborando nossa décima primeira hipótese. A polinização efetiva foi realizada por abelhas de médio e grande porte, assim como o descrito por Faegri e Pijl (1979) e observado por Barbosa (1983) e Morais (2018). Como ambas as espécies ofereceram os mesmos recursos florais, mesmo tipo de disponibilização e, portanto, com forma de coleta similar, encontramos a mesma guilda de polinizadores. Outros estudos concordaram com nossos resultados. Abelhas também foram as principais polinizadoras de outras espécies da família como: *Q. cordata* (Fischer e Gordo, 1993), *Q. jundiahy* (Yamamoto *et al.*, 2007), *Q. schomburgkiana* (Rodríguez e Satoja, 2008), *Vochysia lucida* (Gimenes, 2007) e *V. tucanorum* (Yamamoto *et al.*, 2007). Observamos que as flores de *Q. multiflora* e *Q. parviflora* foram ocasionalmente polinizadas por abelhas de pequeno porte, vespas e beija-flores, demonstrando interações generalistas, o que é uma tendência no Cerrado brasileiro (Oliveira e Gibbs, 2002). As flores aqui estudadas apresentaram uma espora relativamente curta para guardar o néctar. Os beija-flores visitaram as flores em busca do néctar, mas o recurso também foi coletado por abelhas, percevejos e borboletas. O néctar armazenado em esporas pode ser coletado total ou parcialmente por diversos animais, mesmo com aparelho bucal ou probóscide menor que a espora, como é o caso de algumas espécies de abelhas, percevejos e borboletas (Vlašánková *et al.*, 2017).

Nós observamos uma menor frequência de polinizadores nas flores de *Q. multiflora*, o que pode ser explicado pela menor atratividade das plantas, por conter menos inflorescências por indivíduo que *Q. parviflora*. Além disso, a estrutura da paisagem pode afetar a locomoção e visualização das plantas pelos visitantes florais (Cranmer *et al.*, 2012), e portanto, plantas mais altas, como os indivíduos de *Q. parviflora*, podem ser melhor vistas pelos polinizadores já que evitam o aglomerado de arvoretas e arbustos. Ademais, outras espécies envolvidas no sistema de polinização, podem afetar a interação indiretamente, por exemplo através do consumo de recursos. Pilhadores, além de afetar diretamente os polinizadores pelo seu comportamento comumente agressivos, interferem indiretamente por explorar o pólen e o néctar, diminuindo a recompensa disponível na flor. Esta competição pelo mesmo recurso, e a competição de interferência (que ocorre quando há o contato de diferentes espécies animais na mesma flor) (Begon *et al.*, 2009), entre polinizadores e pilhadores foi observado em *Campomanesia pubescens* (Myrtaceae) (Torezan-Silingardi e Del-Claro, 1998). Naquele estudo a presença dos pilhadores inibia a visitação dos polinizadores e afetou negativamente a polinização e frutificação. Uma alta frequência de formigas nas plantas, como observado para *Q. multiflora*, pode causar diminuição no número de polinizadores, assim como observado em *Heteropterys pteropetala* (Malpighiaceae) (Assunção *et al.*, 2014). A presença de aranhas também pode reduzir o número de polinizadores, além de envolver inflorescências com suas teias, evitando a abertura dos botões. O afastamento de polinizadores pela presença de aranhas foi reportado em *Chrysanthemum frutescens* (Asteraceae) (Cheng *et al.*, 2006) e em *Rubus rosaefolius* (Rosaceae) (Gonçalves-Souza *et al.*, 2008). Porém a menor frequência dos polinizadores não afetou a produção de frutos de *Q. multiflora*, na medida em que não houve diferença na produção de frutos entre os tratamentos PCM e PN. As consequências da presença de formigas e aranhas em *Q. multiflora* foi relatado por Nahas *et al.* (2012), demonstrando que não há efeitos negativos sobre a produção de frutos. Como efeito positivo aqueles autores relataram a queda na presença de herbívoros, sendo então uma interação positiva para a planta.

## 5. Conclusão

*Qualea multiflora* e *Q. parviflora* são espécies que florescem na estação chuvosa e apresentam frutos maduros na estação seca. O pico das floradas não se sobrepõem,

visto que as espécies apresentam florada sequencial. A separação temporal das floradas favorece a produção de frutos de ambas as espécies, visto que são espécies auto incompatíveis e compartilham a mesma guilda de polinizadores, assim elas escapam da competição. Os polinizadores em comum podem ser justificados pela florada sequencial, dentro da mesma estação, e pela estrutura morfológica similar das flores, as quais fornecem os mesmos recursos aos visitantes, com a mesma forma de coleta. O serviço de polinização biótica é essencial para a frutificação de *Q. multiflora* e *Q. parviflora* pois as espécies são auto-incompatíveis. Dessa forma fica evidente a necessidade de polinizadores, especialmente abelhas, nas áreas de ocorrência ou implantação de mudas dessas plantas. Pela grande variedade de animais visitantes das suas flores, *Q. multiflora* e *Q. parviflora* podem ser consideradas espécies importantes para projetos de restauração florestal no Cerrado, já que podem sustentar uma grande variedade de espécies animais. Sugerimos que estudos futuros foquem na investigação das características ambientais favoráveis e da fauna de animais relacionados às suas sementes após a dispersão no ambiente, suas mudas, raízes e folhas.

## **6. Agradecimentos**

O presente trabalho foi realizado com apoio da Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior – Brasil (CAPES) – Código de Financiamento 001. Agradecemos à Universidade Federal de Uberlândia, pela estrutura e equipamentos utilizados, em destaque ao Laboratório de Morfologia, Microscopia e Imagem - LAMОВI e ao Laboratório de Ecologia Comportamental e de Interações – LEЦИ. Ao Clube de Caça e Pesca Itororó de Uberlândia, por permitir a utilização de sua reserva. Ao Dr. Glein Monteiro Araújo pelo auxílio na confirmação das espécies vegetais. Agradecemos ao Marcos Lima de Oliveira, à Leticia Rodrigues Novaes, à Sara Elisa Oliveira de Lima e à Leticia Alves de Lima pelo auxílio no trabalho de campo. Agradecemos à Profa. Dra. Solange Cristina Augusto, ao Laboratório de Ecologia e Comportamento de Abelhas – LECA, ao Prof. Dr. Eduardo Andrade Botelho de Almeida, à Profa. Dra. Vanessa Stefani Sul Moreira, ao Prof. Dr. Kleber Del Claro, ao Prof. Dr. Marcelo Ribeiro Pereira, ao Prof. Dr. Fabio Prezoto, ao MSc. Bruno de Sousa, ao MSc. Renan Fernandes Moura, ao MSc. Yuri Campanholo Grandinete, ao MSc. Rogério Botion Lopes, ao MSc. Fernando Geronimo Ancco Valdivia, à Thaynah Rosa Faria, ao Guilherme Magalhães Viana e à Dantara Gomes pelo auxílio na identificação dos visitantes florais.



## 7. Referências

- Agostinelli C, Lund U. 2017. *R package “circular”: Circular Statistics (version 0.4-93)*.
- Agostini K, Sazima M, Galetto L. 2011. Nectar production dynamics and sugar composition in two *Mucuna* species (Leguminosae, Faboideae) with different specialized pollinators. *Naturwissenschaften* 98: 933–942. <https://doi.org/10.1007/s00114-011-0844-6>.
- Alencar JC. 1994. Fenologia de cinco espécies arbóreas tropicais de sapotaceae correliconada a variáveis climáticas na Reserva Ducke, Manaus, AM. *Acta Amazônica* 25: 161–182. <https://doi.org/10.1590/1809-43921994243182>.
- Alves-Silva E, Barônio GJ, Torezan-Silingardi HM, Del-Claro K. 2013. Foraging behavior of *B rachygastra lecheguana* (H ymenoptera: V espidae) on *B anisteriopsis malifolia* (M alpighiaceae): Extrafloral nectar consumption and herbivore predation in a tending ant system. *Entomological Science* 16: 162–169. <https://doi.org/10.1111/ens.12004>
- Appolinario V, Schiavini I. 2018. Levantamento fitossociológico de espécies arbóreas de cerrado (stricto sensu) em Uberlândia-Minas Gerais. *Boletim do Herbário Ezechias Paulo Heringer* 10.
- Assunção MA, Torezan-Silingardi HM, Del-Claro K. 2014. Do ant visitors to extrafloral nectaries of plants repel pollinators and cause an indirect cost of mutualism? *Flora: Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants* 209: 244–249. <https://doi.org/10.1016/j.flora.2014.03.003>
- Azevedo IFP, Nunes YRF, Ávila MA, Silva DL, Fernandes GW, Veloso RB. 2014. Phenology of riparian tree species in a transitional region in southeastern Brazil. *Revista Brasileira de Botânica* 37: 47–59.
- Barbosa AAA. 1983. Aspectos da ecologia reprodutiva de tres especies de *Qualea* (Vochysiaceae) num cerrado de Brasília-DF, Universidade de Brasília, Brasil.
- Barroso GM, Morim MP, Peixoto AL, Ichaso CLF, Barroso D. 2004. *Frutos e sementes: morfologia aplicada à sistemática de dicotiledôneas*. Viçosa: UFV.
- Batalha MA, Mantovani W. 2000. Reproductive phenological patterns of cerrado plant species at the Pé-de-Gigante Reserve (Santa Rita do Passa Quatro, SP, Brazil): a comparison between the herbaceous and woody floras. *Revista Brasileira de Biologia* 60: 129–145. <https://doi.org/10.1590/S0034-71082000000100016>
- Bates D, Mächler M, Bolker B, Walker S. 2015. Fitting linear mixed-effects models using lme4. *Journal of Statistical Software*.
- Begon M, Townsend CR, Harper JL. 2009. *Ecologia: de indivíduos a ecossistemas*. Artmed Editora.
- Bencke CSC, Morellato LPC. 2002. Comparação de dois métodos de avaliação da fenologia de plantas, sua interpretação e representação. 4: 269–275. <https://doi.org/10.1590/S0100-84042002000300003>.
- Bendito BPC, Souza PA, Ferreira RQS, Cândido JB, Souza PB. 2018. Espécies do cerrado com potencial para recuperação de áreas degradadas, Gurupi (TO). *Revista Agrogeoambiental* 10: 99–110. <http://dx.doi.org/10.18406/2316-1817v10n220181117>
- Brooks ME, Kristensen K, van Benthem KJ, et al. 2017. glmmTMB balances speed and flexibility among packages for zero-inflated generalized linear mixed modeling. *The R journal* 9: 378–400.
- Cardel YJ, Koptur S. 2010. Effects of florivory on the pollination of flowers: An experimental field study with a perennial plant. *International Journal of Plant Sciences*

171: 283–292.

Cheng K, Heiling AM, Herberstein ME. 2006. Picking the right spot: crab spiders position themselves on flowers to maximize prey attraction. *Behaviour* 143: 957–968. <http://dx.doi.org/10.1163/156853906778623662>

Corbet SA, Huang SQ. 2014. Buzz pollination in eight bumblebee-pollinated Pedicularis species: Does it involve vibration-induced triboelectric charging of pollen grains? *Annals of Botany* 114: 1665–1674. <http://dx.doi.org/10.1093/aob/mcu195>

Coutinho LM. 2002. O bioma do cerrado. In: Klein AL, ed. *Eugen Warming e o cerrado brasileiro*. São Paulo: Editora UNESP, 77–92.

Cranmer L, McCollin D, Ollerton J. 2012. Landscape structure influences pollinator movements and directly affects plant reproductive success. *Oikos* 121: 562–568. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2011.19704.x>

Cruden RW. 1977. Pollen-ovule ratios: a conservative indicator of breeding systems in flowering plants. *Evolution* 31: 32–46.

Culley TM, Weller SG, Sakai AK. 2002. The evolution of wind pollination in angiosperms. *Trends in Ecology & Evolution* 17: 361–369. [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(02\)02540-5](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(02)02540-5)

Custódio LN, Carmo-Oliveira R, Mendes-Rodrigues C, Oliveira PE. 2014. Pre-dispersal seed predation and abortion in species of Callisthene and Qualea (Vochysiaceae) in a Neotropical savanna. *Acta Botanica Brasilica* 28: 309–320. <https://doi.org/10.1590/0102-33062014abb3064>

Del-Claro K, Torezan-Silingardi HM. 2019. The study of biotic interactions in the Brazilian cerrado as a path to the conservation of biodiversity. *Anais da Academia Brasileira de Ciências* 91: 1–6. <https://doi.org/10.1590/0001-3765201920180768>

Dupont YL, Olesen JM. 2006. Andromonoecy and buzz pollination in Solanum species (Solanaceae) endemic to the Canary Islands. *Anales del Jardín Botánico de Madrid* 63: 63–66. <https://doi.org/10.3989/ajbm.2006.v63.i1.35>

Faegri K, Van Der Pijl L. 1979. *Principles of pollination ecology*. Elsevier.

Ferreira KR, Fina BG, Rêgo NH, Rui RF, Kusano DM. 2017. Fenologia De Qualea Parviflora Mart. (Vochysiaceae) Em Um Remanescente De Cerrado Sensu Stricto. *Journal of Neotropical Agriculture* 4: 15–22.

Ferreira CA, Torezan-Silingardi HM. 2013. Implications of the floral herbivory on malpighiaceae plant fitness: Visual aspect of the flower affects the attractiveness to pollinators. *Sociobiology* 60: 323–328. <https://doi.org/10.13102/sociobiology.v60i3.323-328>

Fischer EA, Gordo M. 1993. Qualea cordata, pollination by the territorial bee Centris tarsata in the "Campos Rupestres". *Ciência e Cultura* 45: 144–147.

Fournier LA. 1974. Un método cuantitativo para la medición de características fenológicas en árboles. *Turrialbra (IICA)* 24: 422–423.

Fox J, Weisberg S. 2018. *An R companion to applied regression*. California: Sage Publications.

Frame D. 2003. Generalist flowers, biodiversity and florivory: Implications for angiosperm origins. *Taxon* 52: 681–685. <https://doi.org/10.2307/3647343>

Gaspi FOG, Foglio MA, Carvalho JE, Moreno RA. 2006. Pharmacological activities investigation of crude extracts and fractions from Qualea grandiflora Mart. *Journal of*

- Ethnopharmacology* 107: 19–24. <https://doi.org/10.1016/j.jep.2006.01.023>
- Gélvez-Zúñiga I, Neves AC, Teixido AL, Fernandes GW. 2018. Reproductive biology and floral visitors of *Collaea cipoensis* (Fabaceae), an endemic shrub of the rupestrian grasslands. *Flora: Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants* 238: 129–137. <https://doi.org/10.1016/j.flora.2017.03.012>
- Gimenes M. 2007. Polinização de *Vochysia lucida* C. Presl (Vochysiaceae) em uma área de restinga na Bahia. *Revista Brasileira de Entomologia* 51: 465–470. <https://doi.org/10.1590/S0085-56262007000400010>
- Goettsch B, Hilton-Taylor C, Cruz-Piñón G, *et al.* 2015. High proportion of cactus species threatened with extinction. *Nature Plants* 1: 1–7.
- Gonçalves-Souza T, Omena PM, Souza JC, Romero GQ. 2008. Trait-mediated effects on flowers: Artificial spiders deceive pollinators and decrease plant fitness. *Ecology* 89: 2407–2413. <https://doi.org/10.1890/07-1881.1>
- Gonçalves DJP, Romero R, Yamamoto K. 2013. Vochysiaceae no Parque Nacional da Serra da Canastra, Minas Gerais, Brasil. *Rodriguésia* 64: 863–875. <https://doi.org/10.1590/S2175-78602013000400014>
- Gonçalves DJP, Shimizu GH, Yamamoto K, Semir J. 2017. Vochysiaceae na região do Planalto de Diamantina, Minas Gerais, Brasil. *Rodriguésia* 68: 159–193. <https://doi.org/10.1590/2175-7860201768124>
- Haridasan M. 2000. Nutrição mineral de plantas nativas do cerrado. *Revista Brasileira de Fisiologia Vegetal* 12: 54–64.
- Herrera CM. 1996. Floral Traits and Plant Adaptation to Insect Pollinators: A Devil's Advocate Approach In: Lloyd DG, Barrett CH, eds. *Floral Biology: studies on floral evolution in animal pollinated plants*. New York: Chapman & Hall, 65–87.
- Heydel F, Cunze S, Bernhardt-Römermann M, Tackenberg O. 2015. Seasonal synchronization of seed release phenology promotes long-distance seed dispersal by wind for tree species with medium wind dispersal potential. *Journal of Vegetation Science* 26: 1090–1101. <https://doi.org/10.1111/jvs.12305>
- Hiruma-Lima CA, Santos LC dos, Kushima H, *et al.* 2006. *Qualea grandiflora*, a Brazilian “Cerrado” medicinal plant presents an important antiulcer activity. *Journal of Ethnopharmacology* 104: 207–214. <https://doi.org/10.1016/j.jep.2005.09.002>
- Igic B, Lande R, Kohn JR. 2008. Loss of self-incompatibility and its evolutionary consequences. *International Journal of Plant Sciences* 169: 93–104. <https://doi.org/10.1086/523362>
- Kawasaki ML. 2006. Vochysiaceae. In: Kubitzki K, ed. *The families and genera of vascular plants*. Berlin: Springer, 480–487.
- Kawasaki ML. 2007. Vochysiaceae In: Kubitzki K., ed. *Flowering plants: Eudicots*. Heidelberg: Springer, 480–487.
- Kearns CA, Inouye DW. 1993. *Techniques for pollination biologists*. University press of Colorado.
- Klink CA, Machado RB. 2005. Conservation of the Brazilian cerrado. *Conservation biology* 19: 707–713. <https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2005.00702.x>
- Lacerda DMA, Rossatto DR, Ribeiro-Novaes EKMD, Almeida EBJ. 2018. Reproductive phenology differs between evergreen and deciduous species in a Northeast Brazilian savanna. *Acta Botanica Brasilica* 32: 367–375. <https://doi.org/10.1590/0102->

- Loka DA, Oosterhuis DM. 2016. Effect of high night temperatures during anthesis on cotton ('*Gossypium hirsutum*'l.) pistil and leaf physiology and biochemistry. *Australian Journal of Crop Science* 10: 741. <https://doi.org/10.21475/ajcs.2016.10.05.p7498>
- Lopes T do N, Verçoza F de C, Missagia CCC. 2015. Fenologia reprodutiva e visitantes florais de *Cordia superba* Cham.(Boraginaceae) na vegetação da restinga de Grumari, Rio de Janeiro. *Revista de Biologia Neotropical/Journal of Neotropical Biology* 12: 39–43. <https://doi.org/10.5216/rbn.v1i1.30357>
- Marcano-Berti L. 2005. Vochysiaceae In: Berry PE, Holst BK, Yatskievych K, eds. *Flora of the Venezuelan Guayana*. Saint Louis: Missouri Botanical Garden Press, 500–524.
- Martins J, Carneiro A, Souza L, Almeida-Cortez J. 2019. How pollinator visits are affected by flower damage and ants presence in *Ipomoea carnea* subs. *fistulosa* (Martius and Choise)(Convolvulaceae)? *Brazilian Journal of Biology*. <https://doi.org/10.1590/1519-6984.189025>
- Maurer KD, Bohrer G, Medvigy D, Wright SJ. 2013. The timing of abscission affects dispersal distance in a wind-dispersed tropical tree. *Functional Ecology* 27: 208–218. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.12028>
- Mayer C, Adler L, Armbruster WS, *et al.* 2011. Pollination ecology in the 21st century: key questions for future research. *Journal of Pollination Ecology* 3: 8–23. <https://dx.doi.org/10.26786/1920-7603%282011%291>
- McCall AC. 2008. Florivory affects pollinator visitation and female fitness in *Nemophila menziesii*. *Oecologia* 155: 729–737. <http://dx.doi.org/10.1007/s00442-007-0934-5>
- Mendonça RC, Felfi li JM, Walter BMT, *et al.* 2008. Flora Vascular do Cerrado In: Sano SM, Almeida SP, eds. *Cerrado: ambiente e flora*. Planaltina: EMBRAPA, 289–556.
- Mitchell RJ, Irwin RE, Flanagan RJ, Karron JD. 2009. Ecology and evolution of plant--pollinator interactions. *Annals of botany* 103: 1355–1363. <http://dx.doi.org/10.1093/aob/mcp122>
- Morais JM. 2019. Evolução e significado funcional da *Enantiostilia* monomórfica em Vochysiaceae, Universidade de Brasília, Brasil.
- Morellato LPC, Alberti LF, Hudson IL. 2010. Applications of circular statistics in plant phenology: a case studies approach In: *Phenological research*. Springer, 339–359.
- Nahas L, Gonzaga MO, Del-Claro K. 2012. Emergent Impacts of Ant and Spider Interactions: Herbivory Reduction in a Tropical Savanna Tree. *Biotropica* 44: 498–505. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7429.2011.00850.x>
- Negrelle RRB. 2011. *Qualea* Aubl. from Paraná State, Brazil. *Acta Scientiarum. Biological Sciences* 33: 347–355. <https://doi.org/10.4025/actascibiolsci.v33i3.3671>
- Negrelle RRB, Morokawa R, Ribas CP. 2007. *Vochysia* Aubl. do Estado do Paraná, Brasil. *Acta Scientiarum. Biological Sciences* 29: 29–38. <https://doi.org/10.4025/actascibiolsci.v29i1.124>
- Neri AV, Meira-Neto JAA, Silva AF, Martins SV, Batista ML. 2007. Análise da estrutura de uma comunidade lenhosa em área de cerrado sensu stricto no município de Senador Modestino Gonçalves, norte de Minas Gerais, Brasil. *Revista Árvore* 31: 123–134. <https://doi.org/10.1590/S0100-67622007000100014>
- Ness JH, Morris WF, Bronstein JL. 2006. Integrating quality and quantity of mutualistic service to contrast ant species protecting *Ferocactus wislizeni*. *Ecology* 87: 912–921. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2006\)87\[912:IQAQOM\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2006)87[912:IQAQOM]2.0.CO;2)

- Newman DA, Thomson JD. 2005. Effects of nectar robbing on nectar dynamics and bumblebee foraging strategies in *Linaria vulgaris* (Scrophulariaceae). *Oikos* 110: 309–320.
- Newstrom LE, Frankie GW, Baker HG, Colwell RK. 1994. Diversity of long-term flowering patterns In: McDade LA, Bawa KS, Hespdenheide HA, Hartshorn GS, eds. *La selva: Ecology and natural history of a neotropical rain forest*. Chicago: University Chicago, 142–160.
- Nunes CEP, Briet J, Galetto L, Sazima M, Amorim FW. 2018. Nectar ecology of the endemic epiphytic hummingbird-pollinated bromeliad *Vriesea altodaserrae*: Secretion dynamics and pollinator visitation pattern. *Acta Botanica Brasilica* 32: 479–486. <https://doi.org/10.1590/0102-33062018abb0241>
- Novaes LR, Soares EC, Oliveira ML *et al.* no prelo. Environmental variables drive phenological events of anemocoric plants and enhance diaspore dispersal potential: a new wind-based approach. *STOTEN*.
- Oksanen J, Blanchet F, Friendly M, *et al.* 2019. vegan: Community Ecology Package (R package Version 2.5-5).
- Oliveira-Filho AT, Ratter J. 2002. Vegetation physiognomies and woody flora of the Cerrado biome. In: Oliveira PS, Marquis RJ, eds. *The Cerrados of Brazil: Ecology and Natural History of a Neotropical Savanna*. New York: Columbia University Press, 91–120.
- Oliveira PE. 1996. Biologia floral de *Salvertia convallariodora* (Vochysiaceae): Uma espécie de cerrado polinizada por mariposas. *Revista Brasilbot* 19: 49–53. <https://doi.org/10.1590/S0100-84041997000200003>
- Oliveira PE. 1998. Reproductive biology, Evolution and taxonomy of Vochysiaceae in central Brazil In: Owens SJ, Rudall PJ, eds. *Reproductive Biology*. Royal Botanic Gardens, 381–393.
- Oliveira P, Gibbs P. 1994. Pollination biology and breeding systems of six Vochysia species (Vochysiaceae) in Central Brazil. *Journal of Tropical Ecology* 10: 509–522.
- Oliveira PE, Gibbs PE. 2000. Reproductive biology of woody plants in a cerrado community of Central Brazil. *Flora* 195: 311–329. [https://doi.org/10.1016/S0367-2530\(17\)30990-8](https://doi.org/10.1016/S0367-2530(17)30990-8)
- Oliveira PE, Gibbs PE. 2002. Pollination and reproductive biology in cerrado plant communities In: Oliveira PE, Marquis RJ, eds. *The Cerrados of Brazil: Ecology and Natural History of a Neotropical Savanna*. New York: Columbia University Press, 329–347.
- Ollerton J. 2017. Pollinator diversity: distribution, ecological function, and conservation. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 48: 353–376. <https://doi.org/10.1146/annurev-ecolsys-110316-022919>
- Pohl N, Carvallo G, Botto-Mahan C, Medel R. 2006. Nonadditive effects of flower damage and hummingbird pollination on the fecundity of *Mimulus luteus*. *Oecologia* 149: 648–655. <https://doi.org/10.1007/s00442-006-0479-z>
- Price PW. 2002. Species interactions and the evolution of biodiversity. *Plant-Animal Interactions: An Evolutionary Approach*. Herrera CM & Pellmyr O.
- R-Core-Team. 2018. R: A language and environment for statistical computing.
- Ratter JA, Bridgewater S, Ribeiro JF. 2003. Analysis of the floristic composition of the Brazilian cerrado vegetation III: comparison of the woody vegetation of 376 areas. *Edinburgh journal of botany* 60: 57–109. <https://doi.org/10.1017/S0960428603000064>

- Ribeiro JF, Castro LHR. 1986. Método quantitativo para avaliar características fenológicas em árvores. *Revista brasileira de Botânica* 9.
- Ricklefs RE. 2003. A economia da natureza. Rio de Janeiro: Guanabara Koogan
- Rodríguez LR, Satoja E. 2008. Fenología, Biología floral y de Polinización de especies de la familia Vochysiaceae en la Guayana Venezolana. 12: 293–366.
- Rosa RLSC, Assunção WL. 1991. Abordagem preliminar das condições climáticas de Uberlândia (MG). *Sociedade & Natureza* 3: 91–108.
- Ruiz TZ, Arroyo MTK. 1978. Plant reproductive ecology of a secondary deciduous tropical forest in Venezuela. *Biotropica*: 221–230.
- Sakai S, Makoto K, Inoue T. 1999. Three Pollination Guilds and Variation in Floral Characteristics of Bornean Gingers ( Zingiberaceae and Costaceae). *American Journal of Botany* 86: 646–658.
- Santos ML. 1997. Biologia floral de duas espécies de Vochysiaceae em um Cerrado sobre afloramento basáltico em Araguari - MG, Universidade de Brasília, Brasil.
- Seale M, Nakayama N. 2019. From passive to informed: mechanical mechanisms of seed dispersal. *New Phytologist*: 0–2. <https://doi.org/10.1111/nph.16110>
- Shimizu G.H., Yamamoto K. 2012. Vochysiaceae In: Jacobi CM, Carmo FF, eds. *Diversidade florística nas Cangas do Quadrilátero Ferrífero*. Belo Horizonte: Código Editora, 209–210.
- Shimizu Gustavo Hiroaki, Yamamoto K. 2012. Flora da Serra do Cipó, Minas Gerais: Vochysiaceae. *Boletim de Botânica* 30: 63–87. <https://doi.org/10.11606/issn.2316-9052.v30i1p57-61>
- Silva PO, Almeida SE da S, Oliveira TCS, Menino GC de O, Alves RDFB. 2019. Fenologia reprodutiva e vegetativa de *Qualea multiflora* Mart. em Cerradão. *Oecologia Australis* 74.
- Silvério DV, Lenza E. 2010. Fenologia de espécies lenhosas em um cerrado típico no parque municipal do bacaba, nova xavantina, mato grosso, brasil. *Biota Neotropica* 10: 205–216. <https://doi.org/10.1590/S1676-06032010000300024>
- Siqueira AS, Araújo GM, Schiavini I. 2006. Caracterização florística da Reserva Particular do Patrimônio Natural (RPPN) Fazenda Carneiro, Lagamar, MG, Brasil. *Biota Neotropica* 6. <https://doi.org/10.1590/S1676-06032006000300010>
- Soons MB, Bullock JM. 2008. Non-Random Seed Abscission, Long-Distance Wind Dispersal and Plant Migration Rates. *British Ecological Society* 98: 581–590. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2008.01370.x>
- Souza VC, Lorenzi H. 2008. *Botânica sistemática: guia ilustrado para identificação das famílias de fanerógamas nativas e exóticas no Brasil, baseado em APG II*. Nova Odessa: Instituto Plantarum.
- Taiz L, Zeiger E. 2004. *Fisiologia Vegetal*. Porto Alegre: Artmed Editora.
- Thompson JN. 1997. Conserving interaction biodiversity. In: Pickett STAS, Ostfeld R, Shachak M, Likens GE, eds. *The Ecological Basis of Conservation: Heterogeneity, Ecosystems, and Biodiversity*. New York: Chapman & Hall, 285–293.
- Torezan-Silingardi HM. 2011. Predatory Behavior of *Pachodynerus brevithomx* (Hymenoptera: Vespidae, Eumeninae) on Endophytic Herbivore Beetles in the Brazilian Tropical Savanna. *Sociobiology* 57: 181–189.
- Torezan-Silingardi HM, Del-Claro K. 1998. Behavior of visitors and reproductive biology

of *Camponesia pubescens* (Myrtaceae) in cerrado vegetation. *Ciência e Cultura Journal of the Brazilian Association for the Advancement of Science* 50: 281–284.

Vilela AA, Del Claro VTS, Torezan-Silingardi HM, Del-Claro K. 2017. Climate changes affecting biotic interactions, phenology, and reproductive success in a savanna community over a 10-year period. *Arthropod-Plant Interactions* 12: 215–227. <https://doi.org/10.1007/s11829-017-9572-y>

Vilela AA, Torezan-Silingardi HM, Del-Claro K. 2014. Conditional outcomes in ant-plant-herbivore interactions influenced by sequential flowering. *Flora: Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants* 209: 359–366. <https://doi.org/10.1016/j.flora.2014.04.004>

Vlašánková A, Padyšáková E, Bartoš M, Mengual X, Janečková P, Janeček Š. 2017. The nectar spur is not only a simple specialization for long-proboscid pollinators. *New Phytologist* 215: 1574–1581. <https://doi.org/10.1111/nph.14677>

Warming E, Ferri MG. 1973. Lagoa Santa e a vegetação de cerrados brasileiros In: *Lagoa Santa e a vegetação de cerrados brasileiros*. Edusp.

Yamamoto LF, Kinoshita LS, Martins FR, others. 2007. Síndromes de polinização e de dispersão em fragmentos da Floresta Estacional Semidecídua Montana, SP, Brasil. *Acta Botanica Brasilica* 21: 553–573. <https://doi.org/10.1590/S0102-33062007000300005>.