

BIOLOGIA REPRODUTIVA E POLINIZAÇÃO DE ESPÉCIES SIMPÁTRICAS DE *DIPLUSODON* (LYTHRACEAE)

MARILUZA A. GRANJA E BARROS

Herbário, Departamento de Botânica
Universidade de Brasília
Caixa Postal 4631
70919-900. Brasília, DF. Brasil

RESUMEN

La biología reproductiva y la polinización de *Diplusodon crulsianus* Pohl, *D. oblongus* Pohl, *D. ramosissimus* Pohl, *D. rosmarinifolius* St.Hil, y *D. villosus* Pohl, fueron investigadas durante 1985, 1986 y 1991. Estas especies crecen simpatricamente en los "cerrados" del Distrito Federal (Brasil) y florecen sincrónicamente: *D. oblongus* con *D. villosus* y *D. crulsianus* con *D. ramosissimus* y *D. rosmarinifolius*. Diferencias en la morfología foliar, presencia o ausencia de pilosidad en las estructuras vegetativas y florales, y en el número de estambres, determinan la separación de las especies. Las flores de *Diplusodon* son productoras de polen, tienen anthesis diurna, corola de color rosa fuerte, que contrasta con los estambres amarillos y muestran cierto grado de enantiofilia. *Trigona spinipes* L., *Augochloropsis* spp. y *Apis mellifera* L. se determinaron como polinizadores potenciales. Con relación a los sistemas reproductivos, las especies de *Diplusodon* son xenogámicas, ocurriendo autogamia facultativa en *D. crulsianus* y *D. villosus* (16 % y 17 %).

ABSTRACT

The reproductive biology and pollination of *Diplusodon crulsianus* Pohl, *D. oblongus* Pohl, *D. ramosissimus* Pohl, *D. rosmarinifolius* St. Hil, and *D. villosus* Pohl, were investigated during 1985, 1986 and 1991. These species occur sympatrically in "cerrados" (savanna-like vegetation) of the Federal District (Brazil), where they flower synchronously, *D. oblongus* with *D. villosus* (January to April) and *D. crulsianus* with *D. ramosissimus* and *D. rosmarinifolius* (May to August). Differences in leaf morphology, presence or absence of tomentum on the vegetative and floral structures and stamen number, separate the species. *Diplusodon* flowers have diurnal anthesis, flowers are magenta-colored contrasting with the yellow stamens and show some degree of enantiofilia. *Trigona spinipes* L., *Augochloropsis* spp. and *Apis mellifera* L. were considered potential pollinators. *Diplusodon* species are xenogamous with facultative autogamy in *D. crulsianus* and *D. villosus* (16 % and 17 %).

RESUMO

A biologia reproductiva e a polinização de *D. crulsianus* Pohl, *D. oblongus* Pohl, *D. ramosissimus* Pohl, *D. rosmarinifolius* St. Hil e *D. villosus* Pohl, foram investigadas durante 1985, 1986 e 1991. Estas espécies ocorrem simpatricamente em cerrados do Distrito Federal (Brasil) e florescem em sincronia: *D. oblongus*/*D. villosus* (janeiro a abril) e *D. crulsianus*/*D. ramosissimus*/*D. rosmarinifolius* (maio a agosto). Diferenças na morfologia foliar, presença ou ausência de pilosidade nas estruturas vegetativas e florais,

e no número de estames, determinam a separação das espécies. As flores de *Diplusodon* são produtoras de pólen, têm antese diurna, corola róseo-forte contrastando com estames amarelos e apresentam certo grau de enantiofilia. *Trigona spinipes* L., *Augochloropsis* spp. e *Apis mellifera* foram consideradas polinizadores potenciais. Com relação aos sistemas reprodutivos as espécies de *Diplusodon* são xenogâmicas, ocorrendo autogamia facultativa em *D. crulsianus* e *D. villosus* (16 % e 17 %).

INTRODUÇÃO

Diplusodon Pohl é um gênero endêmico do Brasil, com cerca de 57 espécies (Graham et al., 1985; Lourteig, 1989). Ocorre particularmente em cerrados do Centro-Oeste, tendo sido também documentado em campos rupestres (Heringer et al., 1977; Ratter, 1980; Cavalcanti, 1995). As 5 espécies de *Diplusodon* aqui estudadas são freqüentes em cerrado (*sensu lato*), principalmente em campo cerrado e campo sujo (gradientes de cerrado) do Distrito Federal. Este é um estudo pioneiro sobre a biologia floral, polinização, simpatria e índice de enantiofilia em espécies do gênero *Diplusodon*, embora Oliveira (1991) tenha estudado o ciclo reprodutivo de *D. orbicularis* Koehne.

MATERIAL E MÉTODOS

O estudo foi desenvolvido na Fazenda Experimental da Universidade de Brasília - FAL/UnB (15°55'S, 47°55'W) durante os anos de 1985/1986, e dados complementares foram obtidos em 1991. As áreas de estudo foram selecionadas de acordo com a freqüência das espécies de *Diplusodon*. Foram monitorados 31 indivíduos de *D. crulsianus*, 78 de *D. oblongus*, 29 de *D. ramosissimus*; 39 de *D. rosmarinifolius* e 67 de *D. villosus*. Os representantes das espécies arbustivas (*D. oblongus*, *D. ramosissimus* e *D. rosmarinifolius*) ocorrem, em geral, formando agrupamentos, que variam de poucos a dezenas de metros e são provavelmente originados de um único xilopódio. Nas espécies subarbustivas (*D. crulsianus* e *D. villosus*) os indivíduos ocorrem isolados. *D. oblongus* é a espécie mais frequente, sendo encontrada até no cerradão da FAL. *D. ramosissimus* é a menos frequente, tendo sido observadas somente duas populações, ambas em campo cerrado. As outras espécies ocorrem principalmente em campo cerrado e campo sujo. Foram registrados dados referentes às características morfológicas, vegetativas e florais. Foi acompanhada a fenologia de floração e frutificação dos indivíduos de cada população, assim como, foram contados os botões florais, flores e frutos. Para a investigação dos sistemas reprodutivos, foram realizados 5 testes de polinização artificial (auto-polinização espontânea, auto-polinização induzida, apomixia, polinização interespecífica e polinização cruzada) sendo comparados com a polinização natural (controle). Os botões florais foram ensacados e as flores a serem tratadas foram emasculadas (retirada das anteras) durante a pré-antese para os testes de apomixia, de polinização cruzada e de polinização interespecífica. Foram usadas linhas coloridas para a identificação dos testes realizados. Após cada tratamento, as flores foram reensacadas. Para os testes de polinização interespecífica de espécies que florescem assincrônicamente, foi usado pólen estocado em tubo de plástico hermeticamente fechado, contendo no interior uma camada de cloreto de cálcio, uma camada de algodão, o pólen, e mantido em geladeira. Para o estudo do

desenvolvimento dos tubos polínicos, pistilos pós-polinizados foram coletados (24h, 48h, 72h após os tratamentos) e conservados em FAA, para posterior observação ao microscópio de fluorescência, tendo sido empregada a técnica de Martin (1959). A atividade dos vetores de polinização foi monitorada pela observação visual direta no campo. Quando possível, o vôo das abelhas foi acompanhado para a investigação de uma possível discriminação entre as espécies de *Diplusodon*. Os insetos capturados foram eterezados e mantidos a seco, sendo identificados pelo Dr. Anthony Raw, da Universidade de Brasília.

RESULTADOS

De acordo com a comparação da morfologia vegetativa e floral das espécies de *Diplusodon*, foram constatadas semelhanças entre os arbustos (*D. oblongus*, *D. ramosissimus* e *D. rosmarinifolius*) e entre os subarbustos (*D. crulsianus* e *D. villosus*). O número de estames (23 em *D. crulsianus*, 17 em *D. villosus*, 16 em *D. ramosissimus*, 15 em *D. rosmarinifolius* e 12 em *D. oblongus*) foi considerado a melhor característica para a diferenciação das espécies. Outra característica relevante encontrada foi a pilosidade que reveste os ramos caulinares e o ovário de *D. crulsianus* e *D. villosus*.

Morfologia floral

As flores de *Diplusodon* apresentam-se em panículas, têm antese diurna, são produtoras de pólen, têm corola róseo-forte contrastando com estames amarelos (em pincel) e permanecem receptivas por um dia. Apresentam um certo grau de enantiostilia, que é constatado durante o desabrochar da flor, sendo o estigma o primeiro verticilo reprodutivo que emerge quando as sépalas começam a desabrochar, tornando-se arqueado (para a direita ou esquerda), de acordo com a inserção da flor na inflorescência (Fig. 1).

Floração

De acordo com a figura 2, constata-se dois períodos de floração sincrônica, um de *D. oblongus* e *D. villosus* durante a estação chuvosa (janeiro a abril) e outro de *D. crulsianus* e *D. ramosissimus* e *D. rosmarinifolius* durante a estação seca (maio a agosto). Todas as espécies floresceram por cerca de três meses, exceto *D. oblongus* em 1991, que floresceu durante 4 meses.

Biologia reprodutiva

De acordo com os dados obtidos, a floração em dois períodos, foi considerada a primeira barreira de intercruzamento para as 5 espécies de *Diplusodon*. A interpretação dos resultados indica: a) que todas as espécies são capazes de autopolinização e os processos de autogamia se apresentam em baixa taxa de proporção (entre 5 % e 17 %); b) que a autopolinização espontânea se apresenta naturalmente em todas as espécies (3 a 12 %) estando bem correlacionada com a autogamia; c) que a polinização natural é

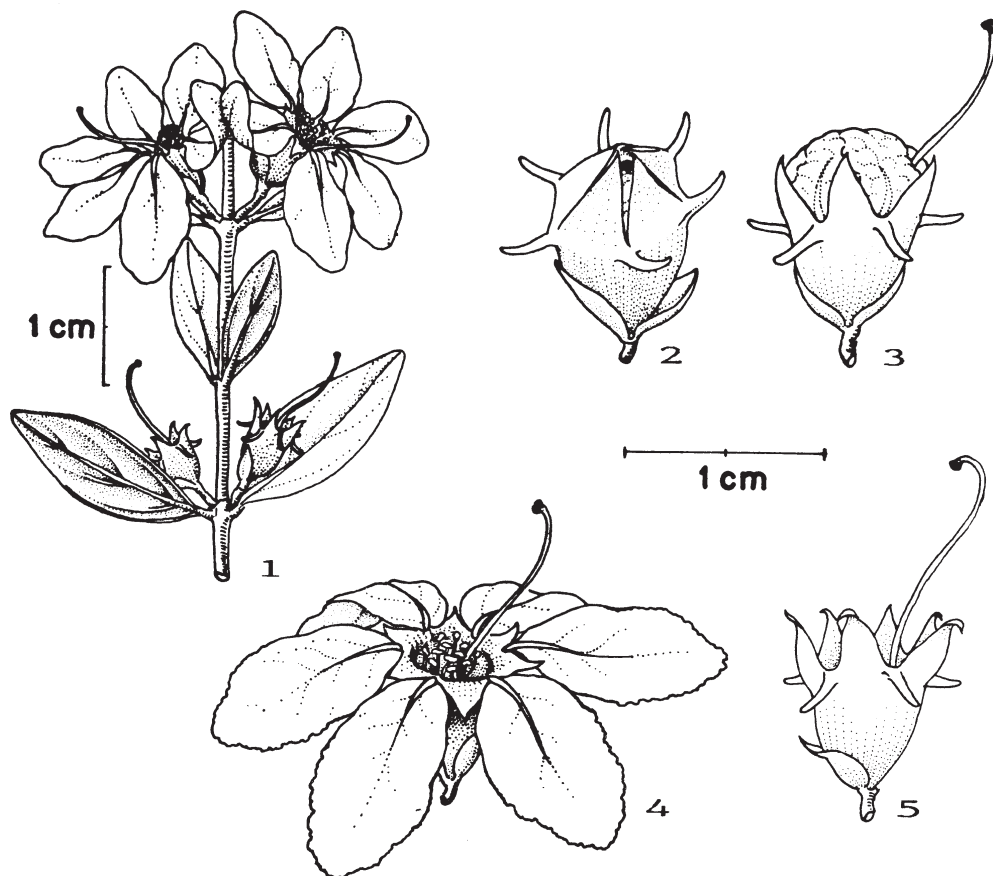


Fig. 1. *Diplusodon oblongus* Pohl. 1. ramo florido destacando-se a enantiostilia. 2. botão em pré-antese. Notar o estigma surgindo. 3. início da antese. Notar estilo arqueado. 4. flor com estigma receptivo. 5. estilo arqueado em flor velha.

sempre muito alta (de 44 a 71 %), sendo maior na polinização cruzada artificial (66 a 90 %); d) que dos cruzamentos interespecíficos só foram produzidos híbridos em espécies sincrônicas (cerca de 2 %); e) que não ocorre apomixia. Os experimentos de polinização (Tabela 1 e Tabela 2), mostraram que as flores de *Diplusodon* são xenogâmicas, apresentando alta taxa de frutos resultantes de polinização cruzada (de 66 % em *D. villosus* e 90 % em *D. ramosissimus*). As espécies subarborescentes *D. crulsianus* e *D. villosus*

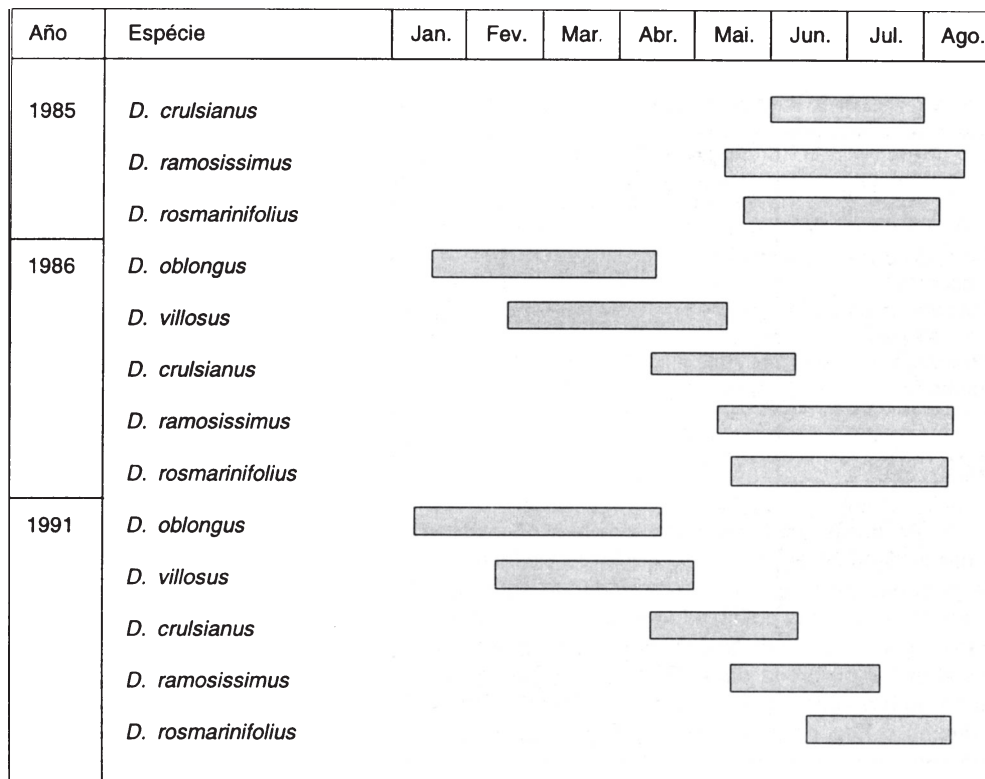


Fig. 2. Comparação do período de floração das espécies de *Diplusodon*.

demonstraram certo grau de autocompatibilidade com frutos (16 % e 17 %) resultantes de autopolinização. Os frutos maturados de polinização interespecífica resultaram de espécies com floração sincrônica (3 % em *D. villosus* x *D. oblongus* e 2 % em *D. oblongus* x *D. villosus*, 2 % em *D. villosus* x *D. crulsianus*). Com relação aos cruzamentos interespecíficos (pólen armazenado) em espécies de floração assincrônica, é impossível separar o efeito causado pela armazenagem da real incompatibilidade interespecífica que deve existir. Observações de pistilos pós-polinizados ao microscópio de fluorescência revelaram tubos polínicos resultantes de autopolinização em *D. oblongus* e *D. ramosissimus* (24h e 48h), na base do estilete e no ovário; e em *D. villosus* (24h), foram observados tubos polínicos penetrando na micrópila. Os tubos polínicos resultantes de cruzamentos interespecíficos entre *D. rosmarinifolius* x *D. villosus* e *D. oblongus* x *D. villosus* (48h e 72h) foram raramente encontrados no ovário e tinham aparência de malformação. Os tubos polínicos resultantes de auto-polinização espontânea (24h e 72h) foram comumente detectados nos ovário das espécies subarbustivas e raramente nas arbustivas, porém

nenhum foi observado alcançando a micrópila. Estudos detalhados serão necessários para o entendimento deste tipo de auto-incompatibilidade de ação tardia.

Tabela 1. Resultado dos testes dos sistemas reprodutivos de *Diplusodon* (n=número de flores, f=frutos).

Testes	<i>D. crulsianus</i>	<i>D. oblongus</i>	<i>D. ramosissimus</i>	<i>D. rosmarinifolius</i>	<i>D. villosus</i>
	% (n/f)	% (n/f)	% (n/f)	% (n/f)	% (n/f)
Auto polinização induzida	16 (83/13)	5 (230/11)	6 (93/6)	8 (95/18)	17 (142/24)
Auto polinização espontânea	12 (64/8)	6 (180/11)	3(100/3)	8 (100/8)	12 (65/8)
Polinização natural	44 (150/64)	71 (150/107)	53 (141/75)	45 (132/60)	45 (73/33)
Aproximia	-(40/-)	-(62/-)	-(75/-)	-(41/-)	-(46/-)

Polinização

As flores de *Diplusodon* atraíram 16 espécies de abelhas (Tabela 3), não tendo ocorrido sazonalidade na frequência de visitação durante os períodos de estudo. Abelhas de pequeno porte (10mm) como *Trigona spinipes*, *Augochloropsis* spp., e *Apis mellifera* foram consideradas polinizadores efetivas devido à eficiência de polinização e à constância diária de visitação em grupos a uma só planta. As visitas destas 3 espécies de abelhas iniciaram-se por volta das 6:30 h, intensificaram-se de 10:00 h às 12:00 h, decrescendo às 14:00 h e voltando a aumentar das 15:00 h às 16:30 h, quando começaram novamente a diminuir. *Trigona* visitou as flores de *Diplusodon*, breve e intensamente (1-2 segundos), enquanto *Augochloropsis* e *Apis* as visitaram mais demoradamente (2-5 segundos). Com exceção de *Trigona spinipes* e *Apis mellifera* (que é introduzida), as outras abelhas retiram pólen por vibração das anteras. Da investigação do comportamento de *Trigona*, *Augochloropsis* e *Apis* durante o vôo, não foi constatada discriminação entre as espécies de *Diplusodon* e sim maior visitação às flores de *D. oblongus*. As abelhas menores (5 mm), como *Trigonisca*, *Lasioglossum* e *Pseudoaugochloropsis* foram consideradas pilhadoras de pólen, por não terem sido observadas contactando o estigma.

Tabela 2. Resultado dos cruzamentos inter-específicos em *Diplusodon* (n=número de flores, f=frutos maturados).

Testes	<i>D. crulsianus</i>	<i>D. oblongus</i>	<i>D. ramosissimus</i>	<i>D. rosmarinifolius</i>	<i>D. villosus</i>
	% (n/f)	% (n/f)	% (n/f)	% (n/f)	% (n/f)
<i>D. crulsianus</i>	76 (87/66)	- (50/ -)	- (50/ -)	- (52/ -)	- (59/ -)
<i>D. oblongus</i>	- (60/ -)	82 (200/64)	- (67/ -)	- (48/ -)	2 (51/1)
<i>D. ramosissimus</i>	- (93/ -)	- (85/ -)	90 (69/62)	- (69/ -)	- (43/ -)
<i>D. rosmarinifolius</i>	- (77/ -)	- (81/ -)	- (40/ -)	85 (55/47)	- (42/ -)
<i>D. villosus</i>	2 (52/1)	3 (69/2)	- (52/ -)	- (35/ -)	66 (65/43)

Tabela 3. Visitantes das flores de *Diplusodon* durante 1985/1986 (a = abundante, f = frequente, o = ocasional).

Visitantes	Período chuvoso		Período seco		
	<i>D. obl.</i>	<i>D. vil.</i>	<i>D. crul.</i>	<i>D. ramos.</i>	<i>D. rosm.</i>
ANTHOPHORIDAE					
<i>Exomalopsis</i> sp.	o	-	-	-	o
<i>Paratetrapedia (Xanthopodia)</i> <i>xanthopoda</i> (Moore)	f	f	o	f	o
<i>Tetrapedia rugulosa</i> Friese	f	f	o	f	f
<i>Xylocopa (Neoxylocopa) hirsutissima</i> Maidl.	o	o	-	o	-
APIDAE					
<i>Apis mellifera</i> L.	a	f	f	a	a
<i>Bombus morio</i> (Swederus)	o	-	-	-	-
<i>Paratrigona lineata</i> (Lepeletier)	f	o	-	o	f
<i>Plebeia droryana</i> (Friese)	o	o	o	-	-
<i>Tetragona clavipes</i> F.	f	f	o	o	o
<i>Trigona spinipes</i> L.	a	f	f	f	a
<i>Trigonisca</i> sp.	a	f	f	f	f
HALICTIDAE					
<i>Augochloropsis aphrodite</i> (Schrottky)	f	a	f	o	f
<i>A. cupreola</i> (Cockerell)	f	f	f	o	o
<i>Lasioglossium</i> sp.	f	f	a	f	f
<i>Pseudoaugochloropsis graminea</i> F.	f	f	o	o	f
<i>Thectochlora alaris</i> (Vachal)	f	o	o	o	o

DISCUSSÃO

As estratégias florais de *Diplusodon* permitem a classificação das flores no tipo *Papaver* (Vogel, 1978), que corresponde a flores produtoras de pólen. Considerando o arqueamento e posicionamento lateral dos estilos, discute-se pela primeira vez dentro da família Lythraceae sinais de enantioestilia, fenômeno anteriormente evidenciado em *Solanum* (Buchmann, 1983; Buchmann et al., 1977), *Melastoma*, *Tibouchina* (Dulberger, 1979), *Cyanella* (Dulberger e Ornduff, 1980), *Cassia* (Dulberger, 1981) e em *Qualea* spp. (Barbosa, 1983). Dulberger (1979) associa enantioestilia a flores produtoras de pólen, anteras poricidas, pólen retirado por vibração das anteras "buzz pollination" e estigma diminuto. Com exceção das anteras (que têm deiscência longitudinal), as flores de *Diplusodon* se enquadram nestas categorias. A função da enantioestilia nas flores de *Diplusodon* é associada à proteção dos estiletos contra o quebraamento, pois este é deslocado quando da retirada do pólen, e como uma estratégia floral para minimizar a contaminação com o pólen da mesma flor apesar de não impedir a geitonogamia. Dulberger e Ornduff (1980) e Dulberger (1981) apontaram enantioestilia como um fator de promoção da polinização cruzada em *Cyanella*, *Cassia auriculata* e *C. didymobotria*, cujas flores

apresentam simetria floral dimórfica. Aparentemente, este fenômeno pode ser sugerido para *Diplusodon*, que desabrocha simultaneamente duas flores (uma com o estilo voltado para a esquerda e outra com estilo voltado para a direita) na mesma inflorescência, simulando uma certa dimorfia floral.

A similaridade floral, a sincronia de floração e a simpatria nas espécies de *Diplusodon* favorecem o fluxo indiscriminado de polinizadores devido à manutenção da fonte alimentar, como sugerido por Barros (1989), para espécies de *Tabebuia*, *Erythroxylum* e *Kielmeyera*. A estrutura floral de *Diplusodon* com estames em pincel, certamente permite a *Augochloropsis* e outras abelhas nativas a possibilidade da retirada do pólen por vibração das anteras. Até o presente, este tipo de comportamento de abelhas tem sido frequentemente citado para as flores com anteras poricidas (Laroca, 1970; Bowers, 1975; Dulberger, 1979, 1981; Camargo et al., 1984; Frankie et al., 1990). Em espécies do cerrado "buzz pollination" foi evidenciada também em flores com estames em pincel e anteras rimosas como em *Kielmeyera coriacea*, *K. speciosa* (Barros, 1989; Oliveira e Sazima, 1990), *K. abdita*, *K. variabilis* (Barros, 1989), e em 4 espécies de Myrtaceae (Proença, 1992). Bittrich et al. (1993), também constataram este fenômeno em flores de *Ternstroemia laevigata* e *T. dentata* (Theaceae), cujos estames são numerosos e em forma de pincel.

A floração de *Diplusodon* em dois períodos (seco e chuvoso) sugere uma partilha temporal do recurso polinizador, como observado em *Kielmeyera* (Barros, 1989; Oliveira e Sazima, 1990), *Byrsonima* (Barros, 1992) e em 2 espécies de Bombacaceae (Fischer et al., 1992). O padrão de florescimento das espécies arbustivas (*D. oblongus*, *D. ramosissimus* e *D. rosmarinifolius*) pode ser associado ao "cornucopian type" e das subarbustivas (*D. crulsianus* e *D. villosus*) ao "steady state pattern" sugeridos por Gentry (1974) para Bignoniáceas tropicais. No primeiro caso, desabrocham muitas flores por vez e no segundo, poucas; em ambos padrões, durante várias semanas. Quanto à convergência de floração de *D. oblongus*/*D. villosus* e *D. crulsianus*/*D. ramosissimus*/*D. rosmarinifolius*, sugere-se algum tipo de mutualismo floral, resultando em um incremento de recompensas, como meio de promover a polinização cruzada. Embora tal convergência possa implicar na possibilidade de polinização interespecífica, este parece ser um padrão observado em outros casos de relação planta/polinizador (Schemske, 1981; Feinsinger, 1983). Sincronia de floração foi investigada também em espécies de *Heliconia* (Stiles, 1975), *Costus* (Schemske, 1981), *Dalechampia* (Armbruster e Herzig, 1984) *Byrsonima* (Barros, 1992), e em estudos sobre comunidades vegetais (Wheelwright, 1985; Murray et al., 1987) que demonstraram maior convergência de floração que o esperado, e que as curvas de florescimento das diferentes espécies se apresentavam mais fortemente agregadas que distribuídas dentre as espécies congenéricas.

O sucesso reprodutivo da polinização artificial cruzada em *Diplusodon*, quando comparada à polinização natural (controle), é entendido como consequência de polinização inadequada com pólen autógamo/geitonógamo depositado por agentes naturais. Paralelamente, em vários táxons de cerrado: *Qualea* (Barbosa, 1983), *Caryocar* (Gribel, 1986), *Acrocomia* (Scariot, 1987), *Styrax* (Saraiva et al., 1988), *Tabebuia*, *Kielmeyera* e *Erythroxylum* (Barros, 1989), *Jacaranda* (Vieira et al., 1992) *Aspidosperma*, *Vellozia*, *Eriotheca* (Oliveira, 1991), *Campomanesia*, *Eugenia*, *Myrcia* (Proença, 1991), também foi documentada maior produção de frutos de polinização cruzada, que de controle. A autocompatibilidade parcial das espécies subarbustivas *D. crulsianus* e *D. villosus* sugere

estratégias evolutivas para minimizar a competição por polinizadores entre co-ocorrentes intragenéricos arbustivos. Isto também foi evidenciado em *Erythroxylum campestre*, que é simpátrica com *E. tortuosum* e *E. suberosum*, ambas arbóreo-arbustivas (Barros, 1989). Autocompatibilidade tem sido referenciada em espécies herbáceas, arbustivas e trepadeiras como *Ipomoea hederifolia* e *I. quamoclit* (Machado e Sazima, 1987), *Angelonia pubescens* (Vogel e Machado, 1991), *Campomanesia pubescens* (Proença, 1991), *Pyrostegia venusta* (Gobatto-Rodrigues e Stort, 1992), que sofrem flutuações anuais nas populações, devido à sazonalidade ambiental.

LITERATURA CITADA

- Armbruster, W. S. e A. L. Herzig. 1984. Partitioning and sharing of pollinators by four sympatric species of *Dalechampia* (Euphorbiaceae) in Panama. *Ann. Missour. Bot. Gard.* 71: 1-6.
- Barbosa, A. A. 1983. Aspecto da ecologia reprodutiva de *Qualea* (Vochysiaceae) num cerrado de Brasília, DF, Brasil. Dissertação de Mestrado. Universidade de Brasília. Brasília. 91 pp.
- Barros, M. A. G. 1989. Studies on the pollination biology and breeding systems of some genera, with sympatric species in the Brazilian cerrados. Ph. D. Thesis. University of St. Andrews. Scotland. 246 pp.
- Barros, M. A. G. 1992. Fenologia de floração, estratégias reprodutivas e polinização de espécies simpátricas do gênero *Byrsonima* Rich. (Malpighiaceae). *Revista Brasil. Biol.* 52: 343-353.
- Bittrich, V., M. C. E. Amaral e G. A. R. Melo. 1993. Pollination biology of *Ternstroemia laevigata* Wawra and *T. dentata* (Theaceae). *Pl. Syst. Evol.* 185: 1-6.
- Bowers, K. W. A. 1975. The pollination ecology of *Solanum rostratum* (Solanaceae). *Am. J. Bot.* 62: 633-638.
- Buchmann, S. L. 1983. Buzz pollination in Angiosperms. In: Jones, C. E. e J. Little (eds.). *Handbook of experimental pollination biology*. Scientific and Academic Ed. New York. pp. 73-113.
- Buchmann, S. L., C. E. Jones e J. Colin. 1977. Vibratile pollination of *Solanum douglassii* and *S. xanti* (Solanaceae) in Southern California. *Wasmann J. Biol.* 5: 1-25.
- Camargo, J. M. F., G. Gottsberger e I. Silberbauer-Gottsberger. 1984. On the phenology and flower visiting behaviour of *Oxaea flavescens* (Klug) (Oxaeinae, Andreidae, Hymenoptera) in São Paulo, Brazil. *Beitr. Biol. Pflanzen* 59: 159-179.
- Cavalcanti, T. B. 1995. Revisão do gênero *Diplusodon* Pohl. (Lythraceae). Tese de doutorado. Universidade de São Paulo. Universidade de São Paulo. São Paulo. 505 pp.
- Dulberger, R. 1979. The pollination syndrome of some nectariferous flowers visited by vibrating insects. In: *Reproduction in flowering plants*. Abstract International Symposium Christchurch. New Zealand. 75-77 pp.
- Dulberger, R. 1981. The floral biology of *Cassia didymobotrya* and *C. auriculata* (Caesalpinoideae). *Am. J. Bot.* 68: 1350-1360.
- Dulberger, R. e R. Ornduff. 1980. Floral morphology and reproductive biology of *Cyanella* (Tecophilaceae). *New Phytol.* 86: 45-56.
- Feinsinger, P. 1983. Variable nectar secretion in a *Heliconia* species pollinated by mit hummingbirds. *Biotropica*. 15: 48-52.
- Fischer, E. A., F. A. Jimenez e M. Sazima. 1992. Polinização por morcegos em duas espécies de Bombacaceae na Estação Ecológica da Juréia, São Paulo. *Revista Brasil. Bot.* 15: 67-72.
- Frankie, G., S. B. Winson, L. E. Newstrom, J. F. Barthell, W. A. Habber e J. K. Frankie. 1990. Plant phenology, pollination ecology, pollinator behavior and conservation of pollinators in neotropical dry forest. In: Bawa S., K. S. e M. Hadley. (eds.). *Reproductive ecology of tropical forest plants*. Parthenon. Camforth. 37-47 pp.

- Gentry, A. H. 1974. Coevolutionary patterns in Central American Bignoniaceae. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 61: 728-759.
- Gobatto-Rodrigues, A. A. e M. N. S. Stort. 1992. Biologia floral e reprodução de *Pyrostegia venusta* (Ker-Grawl) Miers. Bignoniaceae. *Revista Brasil. Bot.* 15: 37-41.
- Graham, A., J. Nowicke, J. J. Sdvarla, S. A. Graham, V. Patel e S. Lee. 1985. Palynology and systematics of the Lythraceae. Introduction and genera *Adenaria* through *Ginoria*. *Am. J. Bot.* 72: 1012-1031.
- Gribel, R. 1986. Ecologia da polinização e da dispersão de *Caryocar brasiliense* Camb. (Caryocaraceae) na Região do Distrito Federal. Dissertação de Mestrado. Universidade de Brasília. Brasília. 143 pp.
- Heringer, E. P., G. M. Barroso, J. A. Rizzo e C. T. Rizzini. 1977. A flora do cerrado. In: Ferri, M. G. (ed.) IV Simpósio sobre o cerrado. Editora Universidade de São Paulo. São Paulo. pp. 211-232.
- Laroca, S. 1970. Contribuição para o conhecimento das relações entre as abelhas e flores. Coleta de pólen das anteras tubulares de certas Melastomataceas. *Revista Florestal* 2: 69-74.
- Lourteig, A. 1989. Lythraceae austroamericanas. Addenda et corrigenda II. *Bradea* 5: 205-242.
- Machado, I. C. S. e Sazima, M. 1987. Estudo comparativo em duas espécies invasoras: *Ipomoea hederifolia* e *I. quamoclit* (Convolvulaceae). *Revista Brasil. Biol.* 47: 425-436.
- Martin, F. W. 1959 - Staining and observing pollen tubes in the style by means of fluorescence. *Stain Technol.* 34: 125-128.
- Murray, K. G., P. Feinsinger, W. H. Busby, Y. B. Linhart, J. H. Beach e S. Kinsman. 1987. Evaluation on character displacement among plants in two tropical pollination guilds. *Ecology* 68: 1283-1293.
- Oliveira, P. E. A. 1991. The pollination and reproductive biology of a cerrado woody community in Brazil. Ph. D. Thesis. University of St. Andrews. Scotland. 138 pp.
- Oliveira, P. E. A. e M. Sazima. 1990. Pollination biology of two species of *Kielmeyera* (Guttiferae) from Brazilian cerrado vegetation. *Pl. Syst. Evol.* 172: 35-49.
- Oliveira, R. C. 1991. Ciclo reprodutivo de *Diplusodon orbicularis* Koehne (Lythraceae). Dissertação de Mestrado. Universidade de São Paulo. São Paulo. 118 pp.
- Proença, C. E. B. 1991. The reproductive biology and taxonomy of the Myrtaceae of the Distrito Federal (Brazil). Ph. D. Thesis. University of St. Andrews. Scotland. 278 pp.
- Proença, C. E. B. 1992. Buzz pollination - older and more widespread than we think ? *J. Trop. Ecol.* 8: 115-120.
- Ratter, J. A. 1980. Notes on the vegetation of the Fazenda Água Limpa (Brasília. Distrito Federal. Brazil) including a key to the genera of dicotyledons of cerrado. Royal Botanic Garden. Edinburgh.
- Saraiva, L. C., O. Cesar y R. Monteiro. 1988. Biologia da polinização e sistema de reprodução de *Styrax camporum* Pohl e *S. ferrugineus* Nees et Mart. (Styracaceae). *Revista Brasil. Bot.* 11: 71-80.
- Scariot, A. O. 1987. Biologia reprodutiva de *Acrocomia aculeata* (Jacquin) Loddies ex Martius (Palmae) na região do Distrito Federal. Dissertação de Mestrado. Universidade de Brasília, Brasília. 108 pp.
- Schemske, D. 1981. Floral convergence and pollinator sharing in two bee-pollinated tropical herbs. *Ecology* 62: 946-954.
- Stiles, F. G. 1975. Ecology, flowering phenology and hummingbird pollination of some Costa Rican *Heliconia* species. *Ecology* 56: 285-301.
- Vieira, M., R. M. S. A. Meira, L. P. Queiroz e J. A. A. Meira Neto. 1992. Polinização e reprodução de *Jacaranda caroba* (Vell.) D. C. (Bignoniaceae) em área de cerrado do sudoeste brasileiro. Anais do VIII Congresso da Sociedade Botânica de São Paulo. São Paulo. pp. 13-19.
- Vogel, S. 1978. Evolutionary shifts from reward to deception in pollen flowers. In: Richards, A. (ed.). The pollination of flowers by insects. London. Linn. Soc. Symposium, Series 6. Academic Press. London.

- Vogel, S. e I. C. S. Machado. 1991. Pollination of four sympatric species of *Angelonia* (Scrophulariaceae) by oil-collecting bees of NE Brazil. *Pl. Syst. Evol.* 178: 153-178.
- Wheelwright, N. 1985. Competition for dispersers and the timing for flower and fruiting in a guild of tropical trees. *Oikos* 44: 465-477.