



UNIVERSIDADE DE BRASÍLIA
INSTITUTO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS
DEPARTAMENTO DE BIOLOGIA VEGETAL

ECOLOGIA DA POLINIZAÇÃO E DA DISPERSÃO DE Caryocar brasiliense
Camb. (CARYOCARACEAE) NA REGIÃO DO DISTRITO FEDERAL.

ROGÉRIO GRIBEL

Dissertação apresentada ao Departamento de Biologia Vegetal da Universidade de Brasília como requisito parcial à obtenção do Grau de Mestre em Ecologia.

BRASÍLIA
MARÇO - 1986



UNIVERSIDADE DE BRASÍLIA
INSTITUTO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS
DEPARTAMENTO DE BIOLOGIA VEGETAL

ECOLOGIA DA POLINIZAÇÃO E DA DISPERSÃO DE *Caryocar brasiliense*
Camb. (CARYOCARACEAE) NA REGIÃO DO DISTRITO FEDERAL.

ROGÉRIO GRIBEL

Dissertação apresentada ao Departamento de Biologia Vegetal da Universidade de Brasília como requisito parcial à obtenção do Grau de Mestre em Ecologia.

BRASÍLIA
MARÇO - 1986

UNIVERSIDADE DE BRASÍLIA
INSTITUTO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS
DEPARTAMENTO DE BIOLOGIA VEGETAL

Ecologia da polinização e da dispersão de Caryocar brasiliense Camb. (Caryocaraceae) na região do Distrito Federal.

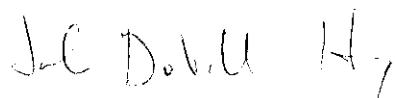
Rogério Gribel

Dissertação apresentada ao Departamento de Biologia Vegetal da Universidade de Brasília, como requisito parcial à obtenção do grau de Mestre em Ecologia.

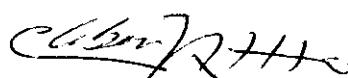
BRASÍLIA
março/1986

Trabalho realizado junto ao Departamento de Biologia Vegetal, do Instituto de Ciências Biológicas da Universidade de Brasília, sob a orientação do Professor John DuVall Hay, com bolsa de estudos concedida pela Coordenadoria de Aperfeiçoamento de Pessoal de Ensino Superior (CAPES).

Aprovado por:



John DuVall Hay, Ph.D.
Presidente da Banca



Cleber José Rodrigues Alho, Ph.D.
Membro da Banca



Dr. Cory Teixeira de Carvalho
Membro da Banca

Aos meus pais e irmãos

e

à Maristerra

AGRADECIMENTOS

Sou agradecido às seguintes instituições e pessoas que, direta ou indiretamente, tornaram possível a elaboração deste trabalho:

- Coordenadoria de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES), pela bolsa de mestrado concedida.
- Fundação Zoobotânica do Distrito Federal, pela oportunidade de trabalhar na Reserva Biológica de Águas Emendadas.
- Fundação Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística, pela oportunidade de trabalhar na Reserva Ecológica do IBGE.
- Fundação Universidade de Brasília, pela oportunidade de trabalhar na Fazenda Água Limpa.
- Dr. John D. Hay, pelo apoio e amizade durante o período de realização deste trabalho, e pela versão do resumo para o inglês.
- Dra. Therezinha I. Paviani, pela amizade, interesse e apoio no estudo da estrutura floral.
- Dr. Ezechias Paulo Heringer, pelo conhecimento e entusiasmo transmitidos durante nossos contatos.
- Dr. Ivan Sazima e Dra. Marlies Sazima, pelas valiosas discussões sobre polinização por morcegos.
- Dr. Valdir A. Taddei, pelo auxílio na identificação dos quirópteros.
- Dr. Adriano Peracchi, pelo auxílio na identificação dos quirópteros.
- Dr. Victor Becker, pela identificação dos lepidópteros.
- Alvaro Negret, amigo ornitólogo, pela orientação na identificação de algumas aves.
- Ana Angélica Barbosa, pela amizade, auxílio no campo e estímulo para iniciar este trabalho.
- Sérgio e Leilinha Moura, pela amizade e pelo material fotográfico.
- Carlos Coimbra Jr, pelo auxílio inicial no trabalho com morcegos.
- Paulo Eugênio A.M. de Oliveira, pelas valiosas discussões.
- Raimundo P. Henriques, pelas discussões e idéias.
- Jaime T. França, pelo auxílio no campo e, especialmente, pela grande amizade.

- Ivan Marinovic e Carlos R. Batista, pelo auxílio nas fotografias de morcegos.
- João B. Gribel e Vera Gribel, pelo auxílio na confecção final do trabalho.
- Adriano e Ribamar, amigos da secretaria do VEG, pela cordialidade e prestatividade.
- Sr. Ironildo e D. Josefina, do Laboratório de Morfologia e Morfogênese Vegetal, pela dedicação nos cortes das flores.
- Áurea, do Laboratório de Ecologia, pelo auxílio na montagem dos insetos.
- Eliane Cury, do Centro de Processamento de Dados-UnB, pelo auxílio com os dados no computador.
- Lina, pelo datilografia da versão final do trabalho.
- Sr. Onofre, Valdivino, Ivan e demais trabalhadores da FAL, pelo gratificante convívio durante um ano.
- Aos companheiros de diretoria da A.P.G.-UnB, especialmente a Sueli, ao Marcos e ao Marciano, pelo esforço e benefícios conquistados em favor dos pós-graduandos.
- Aos colegas do Mestrado em Ecologia, especialmente Luís Gonzaga, Reginaldo, Maurício, Serjão, Aldicir, Rubens, Thais, Serginho, Beth, Daniel e Rosa, pelo esforço na tentativa de democratizar e melhorar a qualidade do curso.
- E, especialmente, à minha companheira, Maristerra, pelo estímulo, dedicação, confiança e afeto que possibilitaram a realização deste trabalho.

ÍNDICE

DEDICATÓRIA	i
AGRADECIMENTOS	ii
ÍNDICE	iv
ÍNDICE DE TABELAS	vii
ÍNDICE DE FIGURAS	viii
RESUMO	xi
SUMMARY	xiii
I. INTRODUÇÃO	01
II. CARACTERIZAÇÃO DA REGIÃO E DAS ÁREAS ESTUDADAS	04
II.1. A Região do Distrito Federal	04
II.1.1. Localização geográfica e demografia ..	04
II.1.2. Geomorfologia, solos e hidrografia ..	04
II.1.3. Vegetação. Definição da terminologia utilizada	05
II.1.4. Vegetação. Caracterização regional ..	06
II.1.5. Clima	07
II.2. Áreas de Estudo	08
II.2.1. Reserva Biológica de Águas Emendadas.	08
II.2.2. Fazenda Água Limpa	14
II.2.3. Reserva Ecológica do IBGE.....	15
III. MATERIAIS E MÉTODOS	17
III.1. Fenologia e produção de inflorescências e flores	17
III.2. Biologia floral	17
III.3. Determinação do sistema reprodutivo	18
III.4. Visitantes das flores. Observação, captura e identificação	19
III.5. Produção de frutos e sementes	21
III.6. Consumidores dos frutos: observação, captura e identificação	22
III.7. Predação das sementes	23
IV. RESULTADOS	24

	Pg.
IV.1. Características da planta	24
IV.2. Fenologia	25
IV.3. Produção de inflorescências e flores	27
IV.4. Biologia floral	30
IV.4.1. Ântese e demais eventos florais	30
IV.4.2. Produção de néctar e liberação de odor ..	33
IV.4.3. Teste de Vogel	35
IV.5. Sistema reprodutivo	35
IV.6. Visitantes das flores	35
IV.6.1. Visitantes noturnos	35
IV.6.1.1 Quirópteros	35
IV.6.1.2 Mariposas	45
IV.6.1.3 Outros visitantes noturnos	47
IV.6.2. Visitantes diurnos	49
IV.6.2.1 Aves	49
IV.6.2.2 Insetos	49
IV.7. Produção de frutos e sementes	49
IV.8. Consumidores dos frutos	51
IV.8.1. Mamíferos	56
IV.8.2. Aves	57
IV.9. Predação de sementes	59
V. DISCUSSÃO	62
V.1. Comportamento fenológico	62
V.2. Floração	63
V.2.1. Estratégia de floração	63
V.2.2. A floração prematura de 1984	67
V.3. Biologia floral	68
V.4. Sistema reprodutivo	76
V.5. Visitantes das flores	78
V.5.1. Visitantes noturnos	78
V.5.1.1 Quirópteros	78
V.5.1.2 Mariposas	83
V.5.2. Visitantes diurnos	84

	vi
	Pg.
V.6. Frutificação	85
V.7. Consumidores dos frutos	88
V.8. Predação de sementes	92
VI. CONCLUSÕES	93
VII. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	95
VIII. APÊNDICE I.....	110

ÍNDICE DE TABELAS

TABELA	Pg.
1 - Dados climáticos para Brasília no ano de 1983 registrados na Estação Agroclimatológica do Departamento Regional de Pesquisas Ecológicas do IBGE	10
2 - Dados climáticos para Brasília no ano de 1984 registrados na Estação Agroclimatológica do Departamento Regional de Pesquisas Ecológicas do IBGE	11
3 - Comportamento fenológico de <u>Caryocar brasiliense</u> na FAL	28
4 - Resultados dos testes de sistema reprodutivo de <u>Caryocar brasiliense</u>	36
5 - Animais capturados em armadilhas tendo frutos de piqui como isca ou observados alimentando-se dos frutos em áreas de cerrado do DF	55
6 - Quadro comparativo das características da "síndrome de quiropterofilia" e das características observadas em <u>Caryocar brasiliense</u>	69

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura	pg.
1 (A) - Diagrama climático de Brasília para o período entre 1961 e 1969	09
(B) - Diagrama climático de Brasília durante o período de estudo	09
2 - Mapa do Distrito Federal indicando as áreas de estudo	12
3 - Corte longitudinal da flor <u>C. brasiliense</u>	26
4 - Corte longitudinal do fruto de <u>C. brasiliense</u>	26
5 (A) - Número de flores e número de inflorescências com flores, por noite, em 2 ha de cerrado (sentido restrito) na FAL, durante a floração de 1984	29
(B) - Percentagem de árvores e inflorescências floridas em 2 ha de cerrado (sentido restrito) na FAL, durante a floração de 1984	29
6 (A) - Histograma indicando o número de inflorescências por indivíduo de <u>C. brasiliense</u> em 2 ha de cerrado (sentido restrito) na FAL, durante a floração de 1984	31
(B) - Contribuição de cada classe de indivíduos de <u>C. brasiliense</u> para produção total de inflorescências em 2 ha de cerrado (sentido restrito) na FAL, floração de 1984	31
7 - Volume de néctar secretado por flor em quatro árvores de <u>C. brasiliense</u>	34
8 - Visita de <u>Glossophaga soricina</u> à flor de <u>C. brasiliense</u>	39
9 - <u>Glossophaga soricina</u> capturado próximo a árvore <u>C. brasiliense</u> , mostrando intensa carga de pólen na cabeça	39
10 - Visitação em "pulsos de atividade" de <u>G. soricina</u> e <u>A. geoffroyi</u> às flores de <u>C. brasiliense</u> ..	40

11	- Visita de <u>Anoura geoffroyi</u> à flor completa mente aberta de <u>C. brasiliense</u>	42
12	- Visita de <u>Anoura geoffroyi</u> à flor de <u>C. brasiliense</u> no início da ântese	42
13	- <u>Phyllostomus discolor</u> capturado próximo a árvore florida de <u>C. brasiliense</u> , mostrando carga de pólen na região ventral	44
14	- Carga de pólen de <u>C. brasiliense</u> na face de <u>Vampyrops lineatus</u>	44
15	- <u>Cocytius antaeus</u> visitando flor de <u>C. brasiliense</u>	46
16	- <u>Agrius cingulatus</u> visitando flor de <u>C. brasiliense</u>	46
17	- <u>Erinnyis ello</u> visitando flor de <u>C. brasiliense</u>	48
18	- <u>Thysania zenobia</u> visitando flor de <u>C. brasiliense</u>	48
19	- Histograma de frequência do número de frutos de <u>C. brasiliense</u> formados por cada inflorescência	50
20	- Histograma da porcentagem de frutos de <u>C. brasiliense</u> com "n" sementes ($n=1, 2, 3$ ou 4) e da porcentagem de sementes produzidas por cada tipo de fruto	52
21 (A)	- Regressão linear entre o número de flores e o número de frutos produzidos por 74 árvores de <u>C. brasiliense</u> na FAL	53
(B)	- Diagrama de dispersão entre o número de flores e a proporção de frutos formados em 74 árvores de <u>C. brasiliense</u> na FAL	53
22	- Número de frutos de <u>C. brasiliense</u> por inflorescência em função do tempo	54
23	- <u>Dasyprocta sp</u> alimentando-se da polpa do putâmen de <u>C. brasiliense</u>	58
24	- <u>Cyanocorax cristatellus</u> alimentando-se da polpa do putâmen de <u>C. brasiliense</u> sobre	

	<u>Vochysia thyrsoides</u> na FAL.....	58
25	- Comparação entre um putâmen maduro de <u>C. brasiliense</u> e quatro putâmens escarificados decorrentes da passagem pelo trato digestivo de <u>Rhea americana</u>	60
26	- Aspecto de frutos de <u>C. brasiliense</u> pre dados por <u>Ara ararauna</u>	60
27	- Períodos de floração de cinco plantas quiróptero-filas na região do Distrito Federal	66

RESUMO

No presente trabalho foram estudados aspectos da ecologia reprodutiva de Caryocar brasiliense Camb. em vegetação de cerrado na região do Distrito Federal, no Brasil Central, entre setembro de 1983 e janeiro de 1985. Ênfase foi dada às interações da planta com a fauna regional nos processos de polinização e dispersão, sendo também abordados aspectos da fenologia, biologia floral, sistema reprodutivo, aborto de frutos e predação de sementes.

Caryocar brasiliense renova a folhagem e floresce no final da estação seca. As flores são tipicamente quiropterófilas, apresentando modelo morfológico do tipo "pincel" de estames. A planta apresenta auto-incompatibilidade incompleta, sendo a proporção de frutos formados por polinização cruzada significativamente maior do que a formada por autopolinização. Não há formação de frutos por apornixia.

Cinco espécies de morcegos visitam as flores de C. brasiliense na região de estudo: Glossophaga soricina, Anoura geoffroyi, Phyllostomus discolor, Vampyrops lineatus e Carollia perspicillata, sendo todas polinizadoras em potencial. Esfingídeos também visitam as flores freqüentemente e, dependendo do comprimento da probóscide, podem efetuar eventualmente a polinização.

Os frutos alcançam a maturidade três a quatro meses após a floração. Em condições naturais somente cerca de 3% dos ovários desenvolvem-se até o estágio de fruto maduro, enquanto que cerca de 1% dos óvulos desenvolve-se até semente.

Os frutos podem conter de 1 a 4 putâmens, que são as unidades de dispersão da espécie. Cada putâmen é coberto por uma polpa oleosa de coloração amarela, com cheiro forte e agradável. A semente é protegida por um endocarpo lenhoso coberto por milhares de pequenos espinhos finos e quebradiços.

A dispersão dos propágulos a longa distância pode ser efetuada pela ema (Rhea americana) por endozocoria. A dispersão a curta distância pode ser efetuada, por sinzoocoria, pela gralha (Cyanocorax cristatellus) e pela cotia (Dasyprocta sp), sendo que esta espécie freqüentemente enterra os putâmens. A arara canindé

(Ara ararauna) consegue romper o endocarpo e predar as sementes. As sementes também são predadas por larvas de lepidópteros do gênero Synanthedon (família Sesiidae).

SUMMARY

This study is on aspects of the reproductive ecology of Caryocar brasiliense Camb in "cerrado" vegetation in the Federal District of central Brazil, between September 1983 and January 1985. Emphasis is given to the interactions between this species and the regional fauna in pollination and dispersal processes. Also aspects of phenology, floral biology reproductive system, fruit abortion and seed predation are included.

Caryocar brasiliense is deciduous with new leaf production occurring at the end of the dry season, in August and September. Flowering also occurs at the same time. The flowers are typically chiropterophilous, having a "brush-type" model of the stamens. This species has incomplete auto-incompatibility but the proportion of fruits formed by cross-pollination is significantly greater than that by self-pollination. No fruits were formed by apomixis.

Five species of bats visit C. brasiliense flowers in this region: Glossophaga soricina, Anoura geoffroyi, Phyllostomus discolor, Vampyrops lineatus and Carollia perspicillata. All are potential pollinators. Sphingid moths also are frequent visitors and are possible pollinators, depending on the lenght of their proboscis.

The fruits reach maturity between 3 and 4 months after flowering. Under natural conditions, only 3% of the ovaries develop to the mature fruit while only 1% of the ovules develop to seeds.

The fruits contain 1 and 4 kernels which are the units of dispersal of this species. Each kernel is covered by a yellow colored oily pulp, which has a strong but pleasant aroma. The seed is protected by a woody endocarp covered with thousands of small and easily breakable spines.

Long-distance dispersal can be effected by the ema (Rhea americana) by endozoochory. Dispersal over short distances can be effected by synzoochory, by a jay (Cyanocorax cristatellus)

or the cotia (Dasyprocta sp.). The cotia frequently buries the seed. The parrot canindé (Ara ararauna) can break the endocarp and act as seed predator. The seeds are also predated by lepidoptera larva of the genus Synanthesdon (family Sesiidae).

I. INTRODUÇÃO

O fluxo gênico entre indivíduos e populações de angiospermas ocorre, basicamente, em função de dois processos distintos: (1) a polinização das flores, que possibilita a movimentação de gametas entre plantas da mesma espécie, e (2) a dispersão de sementes, que possibilita o deslocamento do zigoto até um local apropriado para o estabelecimento de um novo indivíduo. Os vegetais, por serem formas de vida sem locomoção própria, necessitam que agentes externos bióticos ou abióticos atuem como vetores de gametas (contidos nos grãos de pólen) ou de zigotos (contidos nas sementes) para que seus fluxos gênicos possam efetuar-se.

Nas regiões tropicais, as relações ecológicas entre organismos vivos apresentam grande diversidade. As interações entre animais e plantas, nos processos de polinização e dispersão de sementes, oferecem uma grande variedade de situações apropriadas ao desenvolvimento de estudos de ecologia e de evolução.

Apesar da importância de se compreender como as plantas do cerrado interagem com os demais elementos do meio ambiente para sua reprodução, estudos sobre a ecologia de polinização e de dispersão de sementes ainda são raros neste bioma, mesmo para as espécies vegetais mais comuns (no entanto, ver Pereira-Noronha & Gottsberger, 1980; Pereira Noronha *et al.*, 1982; Gottsberger & Silberbauer-Gotttsberger, 1983; Barbosa, 1983). Maior atenção tem sido dada à polêmica sobre a ocorrência de germinação e estabelecimento de plântulas em condições naturais (Ferri, 1963; Labouriau *et al.*, 1963; Labouriau *et al.*, 1964; Rizzini, 1965, 1971; Válio & Moraes, 1966), talvez porque, uma vez aceita a hipótese de que a reprodução assexuada é a única forma de propagação de plantas nessa vegetação, a polinização e a dispersão seriam processos sem significado ecológico e evolutivo. O conjunto dos estudos, no entanto, parece comprovar que, ao menos em cerrados onde a perturbação antrópica não seja muito profunda, a germinação de sementes e o estabelecimento das plântulas ocorrem com freqüência (Labouriau *et al.*, 1963; Labouriau *et al.*, 1964; Válio & Moraes ,

1966; Rizzini, 1979).

A família Caryocaraceae é exclusivamente neotropical , consistindo em 23 espécies e apenas dois gêneros: Caryocar e Anthodiscus (Prance & Freitas da Silva, 1973). O centro de dispersão da família encontra-se na bacia Amazônica, sendo que suas espécies ocorrem desde a Costa Rica até o Estado do Paraná, não ocorrendo, no entanto, a oeste dos Andes (Prance & Freitas da Silva, op. cit.).

As referências de literatura sobre a participação da fauna na reprodução das espécies dessa família são bastante escassas. Baker & Harris (1957) assinalaram a possibilidade de polinização por morcegos no gênero Caryocar. Vogel (1968) registrou a visita de morcegos a flores de C. villosum na Amazônia e considerou que C. brasiliense provavelmente também seria uma espécie quiropterófila. Howell (1977) observou a presença de grãos de pólen de Caryocar (provavelmente C. costaricensis) no corpo do quiróptero Glossophaga soricina na Costa Rica. Willig (1983) encontrou pólen de C. coriaceum no corpo de Phyllostomus discolor na chapada do Araripe, no Ceará. Os frutos de C. brasiliense são citados como utilizados pelo gado para alimentação (Hoehne, 1939; Ferreira , 1973).

Caryocar brasiliense Camb. é uma árvore típica dos cerrados do planalto Central brasileiro, sendo que sua área de ocorrência vai do sul do Pará até o Paraná e Paraguai (Prance & Freitas da Silva, 1973). No Distrito Federal e arredores, bem como em outras áreas do Brasil central, C. brasiliense alcança grandes dimensões, sendo uma das maiores árvores do cerrado dessas regiões, freqüentemente apresentando acentuada tortuosidade nos troncos e ramos. Em algumas áreas mais ao sul de sua distribuição geográfica, no Estado de São Paulo, essa espécie ocorre com o porte reduzido (Barradas, 1972). É uma espécie freqüentemente citada germinando e desenvolvendo-se em condições naturais (Labouriau et al., 1963; Labouriau et al., 1964; Barradas, 1972; Rizzini, 1979) ou em condições controladas (Heringer, 1970) no cerrado.

O nome vulgar de C. brasiliense, "piquizeiro" ou simplesmente "píqui", é palavra de origem indígena que significa casca espinhenta, devido à característica do seu endocarpo (Heringer,

1969). Os frutos são utilizados para alimentação pelas populações humanas do Brasil central, normalmente cozidos com arroz, sendo em pregados também na produção caseira de doces, licores e sabão (Ferreira, 1973, 1980; Rizzini & Mors, 1976). A madeira apresenta alta resistência ao apodrecimento e também é utilizada na produção de carvão (Heringer, 1970; National Academy of Sciences, 1975). Os frutos e as sementes, ricos em óleos, sugerem a possibilidade de aproveitamento econômico dessa espécie (Handro & Barradas, 1971 ; National Academy of Sciences, 1975; Rizzini & Mors, 1976).

O presente trabalho tem como objetivo elucidar aspectos da ecologia reprodutiva de C. brasiliense na região do Distrito Federal, com ênfase especial nas interações ecológicas entre as espécies da fauna local e a planta, e as implicações dessas interações nos processos de polinização das flores e dispersão dos propágulos. Além disso, serão enfocados aspectos da estratégia fenológica, biologia floral, sistema reprodutivo e produção e aborto de frutos e sementes, a fim de obter-se uma abordagem mais ampla possível acerca de como se processa a reprodução por via sexuada de C. brasiliense nos cerrados da região.

II. CARACTERIZAÇÃO DA REGIÃO E DAS ÁREAS ESTUDADAS

II.1. A Região do Distrito Federal

II.1.1. Localização geográfica e demografia

Todas as observações e coletas de dados para este estudo foram realizadas na região geopolítica do Distrito Federal. O Distrito Federal é uma área aproximadamente retangular compreendida entre os paralelos 15°30' e 16°03'S e os meridianos 47°18' e 48°17'W.Gr., totalizando uma superfície de 5.783km² (CODEPLAN, 1983).

Esta região tem sofrido um rápido crescimento populacional, o que tem acarretado nos últimos anos profundas alterações fisiográficas em função da ação antrópica. Em 1957 a região ainda era praticamente desabitada, tendo apenas 12.700 habitantes (2,2 hab./km²), enquanto que em 1960, no período que antecedeu a inauguração de Brasília, a população já alcançava 141.742 habitantes (CODEPLAN, apud IBDF, 1979). Em 1982, segundo CODEPLAN (1983), a população era de 1.327.502 habitantes, dos quais 1.286.924 (96,9% do total) habitavam uma das dez localidades urbanas existentes no Distrito Federal (Plano Piloto, Cruzeiro, Guará, Núcleo Bandeirante, Taguatinga, Ceilândia, Gama, Sobradinho, Planaltina e Brazlândia). A população rural ainda é reduzida, totalizando, no ano do levantamento, 40.578 habitantes (3,1% do total da população), o que caracteriza o Distrito Federal como uma região de alta densidade demográfica (299 hab/km²), mas com a área rural relativamente pouco habitada.

II.1.2. Geomorfologia, solos e hidrografia

A área do Distrito Federal está localizada sobre antigas estruturas de rochas cristalinas intrusivas (granitos e gneissos) e rochas metamorfizadas (gnaisses, xistos e quartzitos) pré-cambrianas e paleozóicas. A pediplanação dessas estruturas, por ci-

clos sucessivos de erosão, resultou em um relevo suave formado por platôs planos ou levemente ondulados. A altitude da região varia entre 900 e 1350 metros, com a maior parte da área estando entre 950 e 1200m.

O dissecamento dessas superfícies se dá por rios e córregos que cortam a região formando vales de largura e profundidade variáveis. A região atua como divisora de águas de três grandes bacias hidrográficas:

- Bacia do Prata: ocupa cerca de 62,5% da área do D.F., e é localmente representada pelas bacias do rio Descoberto e do rio São Bartolomeu, ambos afluentes do rio Paraná.

- Bacia do São Francisco: representada pela bacia do rio Preto, tributário do São Francisco, ocupa 24,2% da área total do Distrito Federal.

- Bacia Amazônica: representada pela bacia do rio Maranhão, afluente do rio Tocantins, esta bacia ocupa 13,3% da área do Distrito Federal.

Os solos predominantes nos interflúvios (solos dos platôs) são latossolos vermelhos - escuro, caracterizados por sua grande profundidade, alta porosidade, acidez elevada, reduzido valor de bases trocáveis e elevado teor de alumínio. Estes solos cobrem a maior parte da área do Distrito Federal e estão quase sempre associados à vegetação de cerrado (Ranzani, 1971).

Solos lateríticos ocorrem nas encostas dos platôs, apresentando perfil pedregoso e pouco desenvolvido e estando normalmente associados na região a formações de campo limpo e campo sujo. No fundo dos vales há formação de solos aluviais e hidromórficos, associados a matas ciliares (que variam florística e estruturalmente conforme o grau de alagamento) e veredas. Solos hidromórficos sazonalmente inundados originam campos úmidos, que bordeiam as matas ciliares e as veredas de buritis.

II.1.3. Vegetação. Definição da terminologia utilizada

O termo "cerrado" é normalmente utilizado no Brasil em

dois sentidos diversos. No sentido amplo ("lato sensu"), o termo expressa um tipo de vegetação regional, comum ao planalto central brasileiro, que pode incluir formações vegetais com diversas fisionomias naturais as quais, em seu conjunto, caracterizam uma província vegetacional e florística (Eiten, 1972). No sentido restrito ("stricto sensu"), o termo cerrado se refere a uma amplitude parcial de formas estruturais de vegetação, onde árvores, arbustos e cobertura de gramíneas compartilham de uma forma determinada a dominância visual da estrutura.

Neste trabalho o termo cerrado será utilizado, por via de regra, em sentido amplo, exceto quando referir-se a formas de vegetação específica, situação na qual acrescentar-se-á a expressão "sentido restrito".

Apesar de apresentar certa uniformidade florística e geográfica, o cerrado apresenta um amplo gradiente de variação fisionômica (Goodland, 1969). Ainda existe, tanto na nomenclatura popular quanto entre ecólogos, botânicos e geógrafos, certa indefinição quanto à terminologia que expressa esta gama de variação estrutural e fisionômica da vegetação do cerrado (Eiten, 1972, 1976, 1977, 1979, 1984; Coutinho, 1978; Goodland & Ferri, 1979). Neste trabalho utilizar-se-ão, quando necessário, os termos cerradão, cerrado, campo cerrado, campo sujo e campo limpo, conforme descritos por Eiten (1972) e Goodland & Ferri (1979), devido à própria familiarização geral destes termos, sem a preocupação com a utilização de terminologia de estilo internacional como apresentada por Eiten (1979).

II.1.4. Vegetação. Caracterização regional

A província biogeográfica do cerrado ocupa cerca de uma quarta parte do território brasileiro, estendendo-se por aproximadamente dois milhões de km², os quais cobrem a maior parte do estado de Goiás, oeste e centro de Mato Grosso, oeste de Minas e ainda parcelas do sul do Maranhão e do Piauí, oeste da Bahia, sudeste, sul e sudoeste de Mato Grosso do Sul (incluindo parcela do Paraguai), parcela de São Paulo e pequeno trecho do norte do Paraná (Eiten,

1972; Cabrera & Willink, 1973).

Considera-se que a região do Distrito Federal localiza-se na área "core" do domínio fitogeográfico do cerrado. Segundo Eiten (1972), o centro geográfico do cerrado está localizado a cerca de 250km a sudoeste de Brasília, próximo a Goiás Velho.

Em sua área de aproximadamente 580.000ha, o Distrito Federal ainda preserva amostras das principais formações vegetais características do planalto central brasileiro. A preservação dessas formações ocorre especialmente nas unidades de conservação existentes, destacando-se o Parque Nacional de Brasília (30.000ha), a Reserva Biológica de Águas Emendadas (9.000ha, aproximadamente) e a área contígua representada pela parcela preservada da Fazenda Água Limpa, pela Reserva Ecológica do IBGE e pelo Jardim Botânico de Brasília (9.000ha, aproximadamente).

Em recente publicação, Eiten (1984) descreve as principais formas de vegetação do Distrito Federal, relacionando-as com a topografia local, condições edáficas e com a ação antrópica.

III.1.5. Clima

Pela classificação climática de Köppen, a região do Distrito Federal enquadra-se no clima tipo Aw (quente, semi-úmido, com seca de inverno) ou Cw (subquente, semi-úmido, com seca de inverno), ocorrendo o primeiro tipo climático nas áreas menos elevadas da região e o segundo em áreas de maior elevação, onde a temperatura média do mês mais frio é inferior a 18°C.

A região é caracterizada pela existência de duas estações bem marcadas do ponto de vista pluviométrico. Na estação chuvosa (outubro a abril) concentra-se cerca de 80% da pluviosidade regional, enquanto que na estação seca (maio a setembro) as chuvas tornam-se escassas devido à presença, neste período, na região do Brasil central, da Massa Tropical Atlântica (CODEPLAN, 1984).

A diferença entre a média de temperatura do mês mais frio para o mais quente normalmente é em torno de 4°C, no entanto a diferença entre as mínimas e máximas absolutas pode atingir gran-

des valores (cerca de 30°C). A amplitude média diária de temperatura é maior na estação seca, quando alcança cerca de 18°C. Na estação seca o número de horas de insolação por mês é superior aos que ocorrem nos meses do período chuvoso, enquanto que a umidade relativa do ar alcança os valores mais baixos, especialmente nos meses de agosto e setembro.

Os diagramas climáticos de Brasília, para o período compreendido entre 1961 e 1969 e para o período de estudo (1983 e 1984), construídos segundo Gaussem (1955) apud Walter (1971), estão representados, respectivamente, nas figuras 1a e 1b. Os dados climáticos de 1983 e 1984, registrados na Estação Agroclimatológica do Departamento Regional de Pesquisas Ecológicas do IBGE, estão, respectivamente, nas tabelas 1 e 2.

II.2. Áreas de Estudo

As observações referentes a este trabalho foram realizadas, principalmente, em duas áreas: Reserva Biológica de Águas Emendadas e Fazenda Água Limpa. Informações complementares sobre produção de frutos e sementes e sobre comportamento de visitantes dos frutos foram coletadas na Reserva Ecológica do IBGE. A localização das áreas de estudo no Distrito Federal está representada na figura 2.

II.2.1. Reserva Biológica de Águas Emendadas (RBAE)

Esta reserva pertence à Fundação Zoobotânica do Distrito Federal e está localizada a cerca de 40km a nordeste de Brasília, próximo à cidade-satélite de Planaltina. A área total preservada é de cerca de 9.000ha, dos quais, até o momento, aproximadamente 5.000ha estão cercados. A área da RBAE é limitada ao sul pela rodovia BR-20, a leste pela rodovia 345 EDF, ao norte pela rodovia 345 EDF e a oeste pela 130 EDF.

Fator de grande importância ecológica desta reserva é a ausência de registro de fogo extensivo na área pelo menos nos últimos 15 anos. A formação vegetal mais ampla é o cerrado (senti-

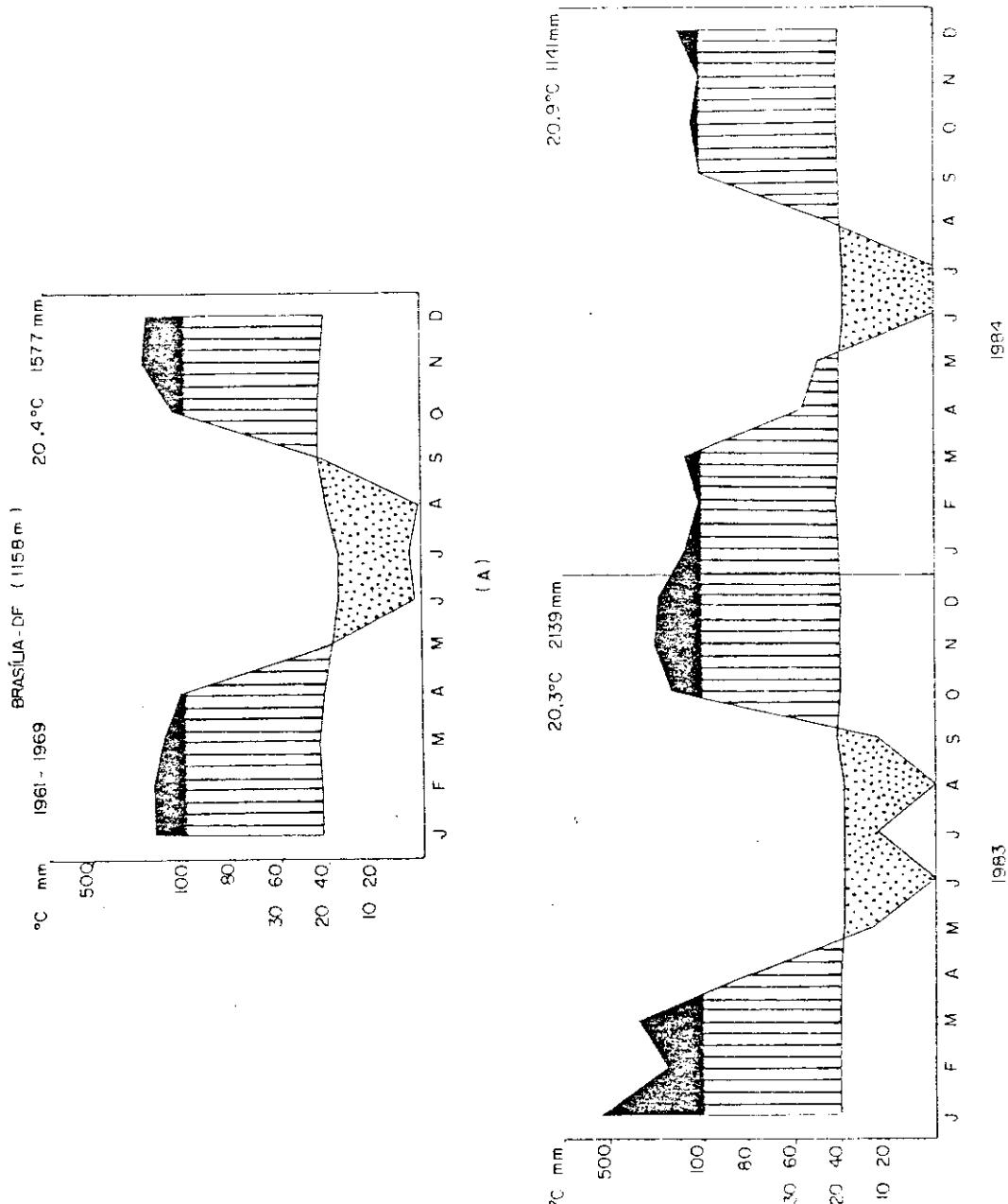


Figura 1 (A) - Diagrama climático de Brasília para o período entre 1961 e 1969, segundo dados da Estação Meteorológica de Brasília.

(B) - Diagrama climático de Brasília, durante o período de estudo, segundo dados da Estação Agroclimatológica do Departamento Regional de Pesquisas Ecológicas do IBGE.

Tabela 1 - Dados climáticos para Brasília no ano de 1983 registrados na Estação Agro-climatológica do Departamento Regional de Pesquisas Ecológicas do IBGE

MÊSES	Pressão atmosférica (mb)	TEMPERATURA DO AR (°C)						PRECIPITAÇÃO			Emissividade total (mm)	Inversão térmica diária			
		Máxim. da mínim.	Média das máximas	Máxima absoluta	Mínima absoluta	Máxi- ma comum	Máxi- ma data	Altura relativa (%)	Altura total (mm)	Altura (mm)					
Janeiro.....	886,7	25,0	17,7	29,0	10/01	16,3	14/01	20,5	87	9	526,6	82,8	10,0	70,2	76,30
Fevereiro....	886,2	25,8	17,9	29,2	25/02	16,2	18/02	20,4	85	7	249,2	111,8	10,02	86,4	137,30
Marco.....	886,6	25,6	17,7	29,2	16/03	14,9	26/03	20,7	84	8	376,8	49,6	22,03	76,6	120,20
Abri.....	885,9	26,5	16,9	28,0	20/04	14,0	29/04	20,9	78	6	79,0	36,0	07,04	107,9	190,50
Maio.....	887,4	26,1	15,2	28,4	30/05	13,2	16/05	19,9	74	5	26,6	14,6	25,05	133,8	237,10
Junho.....	889,1	26,0	14,0	28,4	06/06	11,4	13/06	19,7	70	4	0,0	--	--	155,0	270,30
Julho.....	888,7	26,1	13,3	29,0	11/07	10,2	18/07	19,2	59	3	25,6	23,0	20,07	197,9	265,10
Agosto.....	890,2	27,5	13,0	30,4	31/08	8,8	03/08	19,6	52	1	0,0	--	--	266,4	307,50
Sentembro.....	887,3	29,1	16,9	31,3	17/09	14,0	01/09	22,1	60	3	25,4	11,6	13,09	204,2	205,20
Outubro.....	887,1	26,6	16,9	29,6	07/10	14,2	27/10	20,8	76	8	229,8	78,0	24,10	147,4	142,30
Novembro.....	886,5	25,8	17,3	29,0	18/11	14,2	05/11	20,4	86	8	304,4	52,6	01/11	94,1	100,35
Dezembro.....	888,5	25,3	17,2	28,1	23/12	16,2	26/12	20,4	81	9	285,5	65,8	30,12	85,8	95,05
ANO.....	887,5	26,2	16,1	29,1	--	13,6	--	20,3	74	6	2.138,9	52,3	--	1.625,7	2.149,20

Tabela 2 - Dados climáticos para Brasília no ano de 1984 registrados na Estação Agroclimatológica do Departamento Regional de Pesquisas Ecológicas do IBGE

MÊSES	TEMPERATURA DO AR (°C)						PRECIPITAÇÃO						Emissões total (mm)	Inundado int. (horas)			
	Pressão atmosférica (mb)		Média mínima		Máxima Absoluta		Mínima Absoluta		Média comparativa		Umidade relativa (%)		Nublu- sidade (0-10)		Máxima em 24 horas		
	Média máxima	d.s.	Média mínima	d.s.	Graus	Dia	Graus	Dia	comparativa	idade	(%)	Altura (m)	Altura (m)	Dia	(m)		
Janeiro.....	886,8	27,3	16,9	30,0	15,16,17	15,0	18,01	21,3	71	17,4,5	39,1	109,01	133,9	211,10			
Fevereiro.....	882,1	27,9	17,1	30,2	18,02	15,8	13,21	22,2	71	107,4	27,0	12,02	154,8	245,10			
Março.....	884,7	27,3	17,6	30,2	18,03	15,8	18,03	21,5	73	169,2	29,0	11,03	135,8	172,20			
Abril.....	886,2	26,4	16,7	29,0	24,04	15,0	17,04	21,0	76	57,0	22,4	25,04	31,7	207,00			
Maio.....	887,7	27,3	15,6	28,8	30,05	13,0	26,05	21,1	67	50,0	42,3	01,05	172,9	274,00			
Junho.....	889,2	25,8	13,2	27,2	8,9,06	11,0	26,96	19,6	63	0,0	0,0	0,0	219,9	284,50			
Julho.....	889,7	25,2	12,9	22,0	14,07	11,2	03,07	19,1	63	0,0	0,0	0,0	194,1	251,20			
Agosto.....	888,9	26,2	14,6	31,6	16,08	9,3	27,08	20,0	65	45,0	30,8	28,08	96,6	212,30			
Setembro.....	886,4	26,2	15,3	30,8	15,09	12,6	10,09	20,9	68	103,8	28,0	28,0	187,1	204,40			
Outubro.....	889,3	27,0	16,8	31,3	10,10	15,0	10,10	21,8	71	138,6	55,5	24,10	191,0	196,55			
Novembro.....	889,4	27,3	16,9	30,8	29,11	12,4	03,11	21,7	72	104,6	26,0	14,11	191,3	205,40			
Dezembro.....	889,9	26,6	17,4	29,8	18,12	16,0	20-23/12	21,3	83	191,2	35,6	25,0	116,0	142,20			
ANO.....	887,6	26,7	15,9	29,7	-	13,5	-	20,9	70	1.141,3	55,6	-	2.025,112,607,53				

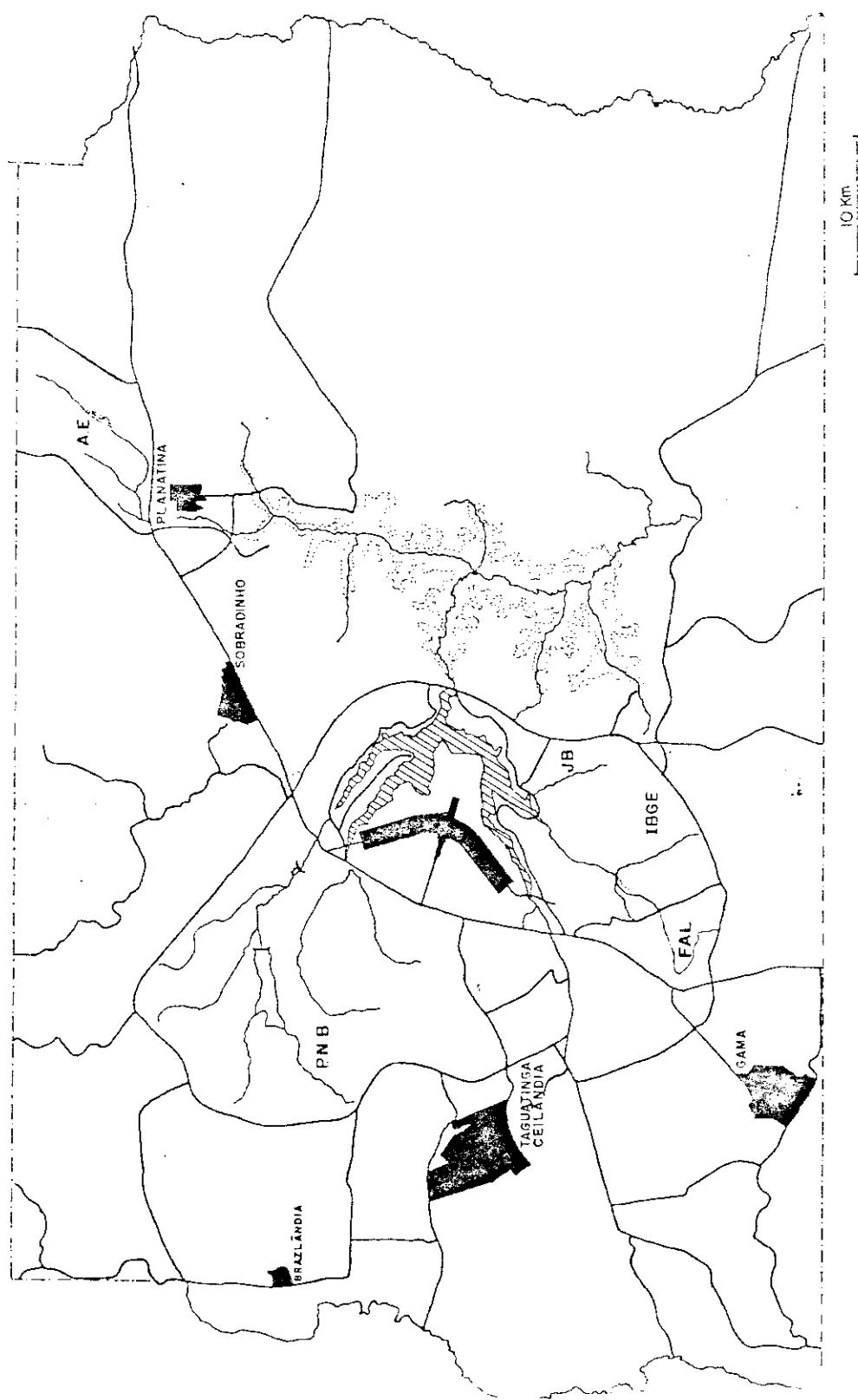


Figura 2 - Mapa do Distrito Federal indicando as áreas de estudo. Fazenda Água Limpa (FAL), Reserva Ecológica do IBGE (IBGE) e Reserva Biológica de Águas Imendadas (AE).

do restrito) que apresenta árvores com copa muito desenvolvida, especialmente Pterodon pubescens, Caryocar brasiliense, Qualea grandiflora e Q. parviflora. O único levantamento florístico realizado na área foi o de Ferreira (1976). Destacam-se, no cerrado (sentido restrito), as seguintes espécies arbóreas: Qualea parviflora, Qualea grandiflora, Qualea multiflora, Caryocar brasiliense, Pterodon pubescens, Hymenaea stigonocarpa, Erioteca pubescens, Sclerolobium paniculatum var. subvelutinum, Annona crassiflora, Dimorphandra mollis, Kielmeyera coriacea, Vochysia rufa, Roupala montana, Stryphnodendron adstringens, Dalbergia violacea, Byrsonima coccobifolia, B. verbascifolia, Eugenia desenterica, Pisonia noxia, Eremauthus glomerulatus, Piptocarpa rotundifolia, Pouteria ramiflora e Styrax ferrugineus, entre outras. No extrato arbustivo destacam-se: Ouratea hexasperma, Erythroxylum suberosum, Roupala montana, Palicourea rígida, Miconia sp., Vellozia flavicans e Syagrus sp. Há na RBAE uma mancha de cerradão onde as espécies arbóreas mais conspícuas são: Emmotum nitens, Maprounea guianensis, Copaifera langsdorffii, Bowdichia virgilioides, Sclerolobium paniculatum e Ocotea sp.

Outro aspecto de interesse na RBAE é a existência de uma extensa vereda de buritis (Mauritia vinifera), com cerca de 3km de extensão, que abriga uma densa população desta palmeira.

Matas ciliares dominadas por Xylopia emarginata ocorrem nos trechos dos vales onde os solos mantêm-se permanentemente alagados. Nos vales mais profundos, em forma de "V", formam-se nas encostas matas ciliares de composição florística bastante variada.

Além dessas formações naturais, existe na área um pomar de cerca de 1,5ha, composto por mangueiras (Mangifera indica), goiabeiras (Psidium guajava), amoreiras (Morus nigra) e bananeiras (Musa sp.). Este local é muito visitado pela fauna silvestre no período de frutificação de suas árvores.

Ainda é possível constatar nesta reserva, através de observação visual direta, de informações de guardas florestais e análise de pegadas e fezes, algumas espécies de mamíferos raras ou mesmo ameaçadas de extinção (Coimbra-Filho, 1972) que podem servir como indicadores do estágio atual de preservação da área,

tais como a suçuarana (*Felis concolor*), lobo-guará (*Chrysocyon brachyurus*), cachorro-do-mato (*Cerdocyon thous*), māo-pelada (*Procyon cancrivorus*), raposa (*Dusicyon gymnocercus*), quati (*Nasua nasua*), anta (*Tapirus terrestris*), veados (gênero *Mazama*), catitú (*Pecari sp.*), paca (*Cuniculus paca*), cotia (*Dasyprocta sp.*), tatú (gêneros *Dasyurus* e *Euphractus*), tamanduá-bandeira (*Myrmechophaga tridactyla*), tamanduá-mirim (*Tamandua tetradactyla*), macaco-prego (*Cebus apella*), saguí (*Callithrix sp.*) e gambá (*Didelphis albiventris*) entre outros.

A avifauna local é representada pelas espécies típicas da região dos cerrados (Sick, 1965), destacando-se a ocorrência de grupos de arara canindé (*Ara ararauna*) comumente observados nos buritizais, mas também observados no cerrado (sentido restrito).

II.2.2. Fazenda Água Limpa (FAL)

Esta fazenda pertence à Fundação Universidade de Brasília, estando localizada a cerca de 18km ao sul do centro de Brasília, próxima ao núcleo rural de Vargem Bonita. Limita-se a leste com a Reserva Ecológica do IBGE e ao sul com a rodovia BR 251. A distância que separa a FAL da RBAE é de cerca de 55km.

Dos 4.100 hectares da FAL, cerca de 800 a 1000ha foram transformados por atividade agrícola, pecuária ou silvicultural, destacando-se os pomares de cítricos e outros frutíferos, plantios de café, arroz, soja, milho, mamona, algodão e hortaliças, pastagens para bovinos e eqüinos e plantações de *Eucalyptus sp.* e *Pinus sp.* As áreas restantes são cobertas por cerrado (sentido restrito), campo sujo, campo limpo e matas-galerias ao longo dos córregos Capetinga e da Onça. Também ocorre uma mancha de cerradão.

Certamente o fogo, por ser um elemento freqüente na área, é um fator ecológico de importância na estrutura da vegetação e da fauna do local. Em junho de 1984 o fogo atingiu uma área de aproximadamente 1000ha de cerrados e campos da Fazenda.

Alguns estudos florísticos e fitossociológicos têm sido

realizados na área da FAL. Ratter (1980) classificou e mapeou as diversas formações vegetais que ocorrem na Fazenda e realizou levantamentos florísticos em cada formação. Alho (1982) apresentou dados sobre a fitossociologia do cerrado, do cerradão e das matas galerias da área. Barbosa (1983) calculou o índice de importância para espécies arbóreas e arbustivas de uma área de cerrado na Fazenda. Moura (1983) realizou levantamento fitossociológico e estudou associações entre espécies em 1,5ha de cerrado (sentido restrito) da FAL.

As espécies do extrato arbóreo com maior valor de importância, encontradas por Moura (1983), são, pela ordem, Caryocar brasiliense, Qualea parviflora, Sclerolobium paniculatum var. subvelutinum, Sinphoneugenea densiflora, Vochysia elliptica, Didymopanax macrocarpum, Ouratea hexasperma, Qualea grandiflora, Dalbergia violacea, Qualea multiflora, Vochysia thyrsoidea e Pouteria ramiflora.

A fauna da FAL está bastante empobrecida quando comparada à da RBAE, especialmente no que se refere à presença de mamíferos de médio e grande porte. Dentre os fatores que se pode presumir para justificar este fato, citam-se a proximidade do perímetro urbano de Brasília, o grande número de estradas internas, que facilitam a movimentação humana e de veículos, a freqüência de fogo na vegetação, a ineficiente fiscalização sobre a caça e coleta de animais e fatores históricos ligados à ocupação da área.

Entre os mamíferos de maior porte, ainda observados na área, podem ser citados o cachorro-do-mato (Cerdocyon thous), lobo guará (Cryscyon brachyurus), detectado através das fezes características), veados (gêneros Mazama e Ozotocerus), sagui (Callithrix sp.), tamanduá-mirim (Tamandua tetradactyla), gambá (Didelphis albiventris) e alguns tatus.

II.2.3. Reserva Ecológica do IBGE (RECOR)

Esta reserva possui 1.260ha e está localizada entre a FAL e o Jardim Botânico de Brasília. A vegetação predominante é de cerrado (sentido restrito) e campos limpo e sujo, bem como uma

mancha de cerradão e matas ciliares. Provavelmente, devido à maior eficiência na fiscalização e controle do fogo, observa-se uma maior diversidade e abundância de mamíferos nesta reserva em relação à FAL. A vegetação é fisionômica e floristicamente semelhante à da FAL.

III. MATERIAIS E MÉTODOS

III.1. Fenologia e Produção de Inflorescências e Flores

O levantamento fenológico de Caryocar brasiliense foi realizado na FAL no período entre junho de 1983 e maio de 1985. Foi utilizado um total de 96 árvores e as observações foram feitas semanalmente, preferencialmente nos meados de cada mês. Registrhou-se, para cada árvore, a presença ou ausência de nove eventos fenológicos: (1) queda de folhas, (2) emissão de brotos, (3) folhas em desenvolvimento, (4) folhas maduras, (5) emissão de inflorescências, (6) inflorescências em desenvolvimento, (7) flores abertas, (8) frutos em desenvolvimento e (9) queda dos frutos.

Durante o período compreendido entre 21 de agosto e 10 de outubro de 1984 acompanhou-se semanalmente a floração em 85 indivíduos localizados em uma área de 2ha de cerrado (sentido restrito), registrando-se o número total de flores abertas por indivíduo e o número de flores abertas por inflorescência. Para cada um destes indivíduos registrou-se o número total de inflorescências e o número total de flores produzidas. Em plantas com mais de 40 inflorescências, fez-se a contagem do número de flores em pelo menos 50% das inflorescências e estimou-se o número total de flores produzidas.

III.2. Biologia Floral

Durante os períodos de floração observaram-se os horários em que ocorriam os seguintes eventos florais: início da antese, liberação de odor, produção de néctar, exteriorização das anteras, liberação do pólen, exteriorização e receptividade do estigma e abscisão da corola. Como a maior parte destes eventos florais ocorre no período noturno, utilizaram-se durante esta parte do trabalho lanternas elétricas. Para a observação da superfície estigmática e das anteras utilizou-se lupa de relojoeiro.

O volume de néctar secretado foi medido em quatro árvores

res, acompanhando-se a produção horária de néctar em cinco flores de cada árvore. Em cada uma destas árvores também foram isoladas cinco flores utilizando-se sacos de papel-manteiga, durante o período de produção de néctar, para medir-se o volume total secretado sem depleção horária. O volume de néctar nas flores foi medido através de micropipetas de 100 μ l. A concentração de açúcares no néctar foi medida, com refratômetro manual, em 42 flores pertencentes a 12 indivíduos escolhidos aleatoriamente na FAL.

Também, para medir-se o volume total de néctar produzido isolaram-se com sacos de papel 34 flores pertencentes a nove indivíduos escolhidos aleatoriamente na FAL. A medida do volume de néctar acumulado nas flores foi realizada na manhã posterior ao isolamento das flores, entre 0600 e 0700 horas.

Para se detectar as regiões florais responsáveis pela liberação do odor, realizou-se o teste de Vogel (Vogel, 1962 *apud* Prance & Arias, 1975).

III.3. Determinação do Sistema Reprodutivo

O sistema reprodutivo da espécie foi estudado através de experimentos controlados de polinização manual. Os testes de polinização foram efetuados através de cinco tratamentos, aplicados em oito indivíduos.

- 1 - Teste de Apomixia - os botões foram emasculados no estágio de pré-ântese e ensacados, sem qualquer manipulação posterior.
- 2 - Teste de Autogamia - os botões foram emasculados e ensacados no estágio de pré-ântese, deixando-se, porém, cerca de dez a quinze estames intactos. Durante o período de receptividade do estigma, desensacava-se a flor e efetuava-se a transferência do pólen, oriundo dos estames que restaram, para o estigma.
- 3 - Teste de Geitonogamia - os botões foram emasculados e ensacados no estágio de pré-ântese. Durante o período de receptividade do estigma, desensacava-se a flor e efetuava-se a polinização com pólen oriundo

de outra flor do mesmo indivíduo.

- 4 - Teste de Xenogamia - os botões foram emasculados e ensacados no estágio de pré-ântese. Durante o período de receptividade do estigma, desensacava-se a flor e efetuava-se a polinização com pólen oriundo de uma flor pertencente a outro indivíduo.
- 5 - Controle - etiquetaram-se flores abertas nas mesmas árvores e no mesmo período em que se efetuaram os testes de polinização, a fim de se acompanhar à taxa natural de formação de frutos nestes indivíduos.

A emasculação foi realizada com o auxílio de uma pequena tesoura, e a transferência do pólen para a superfície estigmática efetuou-se através de uma espátula. A deposição do pólen no estigma era confirmada pela observação da superfície deste com o auxílio de uma lupa de relojoeiro. Pelo fato das flores serem funcionais apenas no período noturno, efetuaram-se as polinizações sempre com auxílio de lanternas elétricas.

Para o ensacamento das flores utilizaram-se sacos de papel-manteiga contendo algumas microperfurações feitas com agulha. Os sacos de papel eram retirados no dia posterior normalmente após a abcisão da corola.

O horário de receptividade do estigma foi determinado visualmente para cada árvore através de observação direta dos eventos florais noturnos. Considerou-se como horário receptivo aquele em que os estiletes estavam completamente distendidos e a superfície estigmática umedecida.

Efetuou-se a emasculação no teste de autogamia com o objetivo de padronizar as manipulações feitas em botões nos diferentes tratamentos.

III.4. Visitantes das flores. Observação, captura e identificação

As observações dos visitantes das flores foram realizadas, durante o período diurno, geralmente nas primeiras horas da manhã e ao crepúsculo, e no período noturno, preferencialmente, du-

rante todas as horas até o amanhecer.

As observações noturnas do comportamento dos visitantes foram feitas preferencialmente sob o luar, utilizando-se lanternas elétricas eventualmente cobertas com papel celofane vermelho.

Durante as observações das visitas dos morcegos às flores foram registrados o número e o horário de visitas, o comportamento dos animais ao se aproximarem das flores, durante e após as visitas, e o número de indivíduos no grupo. Ainda durante as observações, os morcegos visitantes foram subdivididos em três categorias de tamanho: pequenos, médios e grandes.

Para fins de identificação foram capturados e sacrificados alguns indivíduos das espécies noturnas visitantes e também foram fotografados indivíduos durante as visitas às flores.

A captura dos visitantes noturnos foi feita por intermédio de redes de espera ("mist-nets") de 36mm de malha, com 12m de comprimento por 2,6m de altura, colocadas abaixo da copa ou defronte a árvores de C. brasiliense floridas. Os morcegos e mariposas esfingídeas capturados por este método eram analisados quanto à presença e distribuição de pólen no corpo. Lâminas das cargas de pólen contidas nos pelos foram montadas com utilização de Depex, meio "Gurr" (BDM Chemicals Ltda, England) ou em glicerol com fucsina ácida. Sempre que possível, coletaram-se amostras de fezes dos quirópteros capturados. Algumas mariposas esfingídeas foram também capturadas, quando visitando flores, através do disparo de "flash" eletrônico próximo a estas. O clarão provoca a queda do animal ao solo, quando é possível capturá-lo. Outros insetos (diurnos e noturnos) visitantes das flores foram capturados com redes entomológicas e frascos de coleta.

A identificação dos morcegos coletados foi feita através de chaves e guias para quirópteros neotropicais (Vieira, 1942; Vizotto & Taddei, 1973; Greenhall et al., 1984), e por análise de fotografias. A confirmação das identificações dos espécimes foi feita por consulta ao Dr. Valdir A. Taddei e ao Dr. Adriano A. Peracchi. Os espécimes coletados serão depositados na coleção de quirópteros do Departamento de Zoologia da UNESP, Campus de S.J. do Rio Preto (DZSJRP).

A identificação das mariposas esfingídeas coletadas foi feita através de consulta ao Dr. Victor Becker e por análise de fotografias. Durante a montagem dos espécimes coletados, mediu-se a probóscide de cada indivíduo.

Pássaros que visitavam as flores em busca de néctar, foram observados diretamente à vista desarmada ou com o auxílio de binóculo 7x35. As identificações procederam-se através de comparação das descrições feitas em campo com descrições, fotografias ou pranchas fornecidas em guias de identificação de aves (Meyer de Schauensee & Phelps, 1978; Frisch, 1981; Dunning, 1982) e também através de comparação das descrições de campo com peles de espécimes de pássaros do Distrito Federal, depositadas no Departamento Regional de Pesquisas Ecológicas da Reserva Ecológica do IBGE.

III.5. Produção de frutos e sementes

Foi registrado o número de frutos formados por inflorescência em 427 inflorescências pertencentes a 11 indivíduos - na RECOR-e em 213 inflorescências pertencentes a 14 indivíduos na FAL. Para cada área, testou-se a hipótese (H_0) de que todos os frutos formam-se nas inflorescências com igual probabilidade ($p = \text{nº frutos na população/nº flores na população}$), ou seja, que a ocorrência de um fruto em uma dada inflorescência não deve influenciar a probabilidade de ocorrência de outro(s) fruto(s) na mesma inflorescência. Com este intuito realizou-se um teste de aderência comparando-se os valores observados do número de frutos por inflorescência e os valores esperados para uma distribuição binomial cuja probabilidade de "sucesso" do evento (formação de fruto) seja igual a "p" e o número de "tentativas" seja $n = 14$ (nº médio de flores por inflorescência).

O número de sementes por frutos foi verificado em todos os frutos formados em um total de 59 indivíduos, na FAL durante o período de frutificação de novembro/84 a janeiro/85.

Verificou-se, através da análise de regressão, como o número de frutos em 74 árvores da FAL variou em função do número de flores por elas produzidas. A análise de regressão foi também

utilizada para se verificar a influência do número de flores por árvore na proporção de frutos formados (nº de frutos/nº de flores). Aplicou-se a transformação arcoseno (Sokal & Rohlf, 1980) para se normalizar a variável proporção de frutos formados.

A taxa de aborto natural de frutos foi acompanhada em 178 inflorescências pertencentes a 10 indivíduos da FAL. As inflorescências foram etiquetadas e registrou-se, em seis ocasiões, o número de frutos que persistiam em cada uma. A investigação foi realizada desde o estágio de frutos iniciais até o de frutos maduros. Considerou-se como fruto inicial o ovário preso ao receptáculo a pós a abcissão da corola. Considerou-se como fruto maduro o fruto que apresentava seu aspecto visual e tamanho similares aos frutos utilizados para a alimentação humana e pela fauna.

III.6. Consumidores dos frutos: observação, captura e identificação

Observações e capturas de animais que procuram frutos de Caryocar brasiliense para alimentação foram feitas em janeiro e fevereiro de 1984 e entre dezembro de 1984 e fevereiro de 1985, na FAL, RBAE e RECOR. Nesta última área apenas observou-se o comportamento alimentar dos animais nos frutos, não se efetuando qualquer esforço de captura.

As observações diretas no campo foram feitas a olho nu ou com o auxílio de binóculos 7x35. Para observações noturnas utilizaram-se lanternas elétricas cobertas com filtros de papel celofane vermelho. Para a atração dos animais aglomerou-se grande número de frutos ($10 > n > 20$) maduros abaixo de piquizeiros frutificados. Frutos e putâmens utilizados e descartados pelos animais foram analisados para se identificar os padrões de mordedura de cada espécie.

A captura dos animais foi feita por intermédio de três tipos diferentes de armadilhas: "Sherman trap" (dimensões de 230x85x75mm), armadilhas tipo "Young" modificadas segundo Mello (1977) (dimensões 280x160x130mm) e armadilhas "Tomahawk" (490x170x160mm). As armadilhas foram colocadas abaixo ou sobre árvores de Caryocar

brasiliense de preferência frutificadas. As iscas utilizadas foram os próprios frutos maduros do piqui, colocados nas armadilhas aproximadamente às 18 horas. As armadilhas eram supervisionadas entre 7 e 8 horas da manhã do dia seguinte em que foram colocadas as iscas.

Na FAL efetuou-se um esforço de captura de 180 armadilhas "Sherman"/noite, 520 armadilhas "young"/noite e 410 armadilhas "Tomahawk"/noite. Na RBAE utilizou-se um total de 105 armadilhas "Tomahawk"/noite.

Mamíferos capturados no campo eram medidos, pesados, descritos e eventualmente fotografados para posterior identificação através de comparação com exemplares taxidermizados, depositados no Laboratório de Zoologia e Ecologia Animal da Universidade de Brasília. Nenhum animal foi sacrificado.

Para detectar-se a ocorrência de dispersão por morcegos (quiropteroocoria), observou-se à noite, junto a árvores com frutos maduros, a eventual visita de morcegos. Nas extremidades dos ramos foram presas ratoeiras tendo como iscas putâmens de piqui maduros, em um esforço de captura de 96 ratoeiras/noite.

Três emas (Rhea americana) que vivem em condições de semi-cativeiro na RBAE, em uma área de cerca de 10ha, foram utilizadas para observação do comportamento de alimentação em frutos do piqui.

III.7. Predação das sementes

Larvas e pupas de insetos que predam as sementes de C. brasiliense foram retiradas e colocadas em placa de petri com papel de filtro para observação do desenvolvimento até o estágio adulto.

Verificou-se a predação por larvas de insetos em 96 sementes pertencentes a 82 frutos maduros colhidos aleatoriamente em janeiro de 1985 na FAL.

IV. RESULTADOS

IV.1. Características da planta

Caryocar brasiliense é uma árvore comum nos cerrados do Distrito Federal. As folhas são compostas trifolioladas e de folha oposta. O piquizeiro normalmente floresce na região do Brasil central entre julho e outubro, especialmente nos meses de agosto e setembro. As inflorescências são rácemos terminais que produzem de uma a trinta flores. As flores são relativamente grandes, de coloração predominantemente creme. Cada flor produz entre 350 e 500 estames filamentosos de comprimento variado, tendo a maior parte deles de 50 a 60mm. As anteras são pequenas, versáteis e de decisão longitudinal. Há presença de glândulas na superfície dos filetes próxima ao conectivo. Internamente ao conjunto de estames encontram-se pequenos estaminódios, cujas bases expandidas formam um anel em torno do ovário. Os estaminódios apresentam glândulas similares às encontradas nos estames. Estames petaloides ocorrem eventualmente em algumas flores. O ovário é súpero, normalmente tetracarpelar e tetralocular, com um óvulo por lóculo e de placentação axial. Eventualmente três, cinco ou seis carpelos formam o ovário e o número de lóculos e de estiletes varia de acordo com o número de carpelos. Os estiletes, normalmente em número de quatro, são filamentosos e flexíveis. As superfícies estigmáticas, na flor completamente aberta, podem localizar-se no mesmo nível das anteras ou alguns milímetros acima ou abaixo desta superfície. Cada superfície estigmática é minúscula ($0,017\text{mm}^2$ aproximadamente), não apresentando papilas ou expansões. A corola dialipétala é formada normalmente por cinco, às vezes seis ou mais, pétalas carnosas. A coloração das pétalas é creme, sendo que as pétalas que envolvem o botão apresentam uma faixa vermelha-escura na superfície externa. O diâmetro da corola na flor completamente aberta, medido entre os lóbulos das pétalas, é de 50-75mm. O cálice, persistente até a maturação dos frutos, é formado por cinco pequenas sépalas esverdeadas. A fotografia do corte longitudinal da flor está na figura 3.

Os frutos de C. brasiliense são drupas contendo de um a

quatro putâmens (caroços) ovóides, que são as unidades de dispersão da espécie, pois ao amadurecer os frutos exteriorizam os putâmens na própria árvore ou quando caem no chão. Cada putâmen é revestido externamente por uma polpa oleosa de coloração amarela e cheiro agradável, utilizada para alimentação humana e pela fauna. Logo abaixo desta fina camada comestível (mesocarpo interno) encontra-se uma camada de espinhos finos e quebradiços fixados ao endocarpo lenhoso. Esta estrutura protege a amêndoia oleosa, onde encontra-se o embrião da semente. O peso dos frutos varia de indivíduo para indivíduo e em função do número de putâmens que possui. Normalmente o peso dos frutos varia entre 30 e 300 gramas ($n = 70$ frutos). Cada putâmen pesa $14,2 \pm 4,8$ gramas ($n=90$ putâmens de oito diferentes árvores da FAL), sendo, portanto, o peso dos putâmens bem menos variado do que o dos frutos. Um putâmen de peso médio mede cerca de 38x25x25mm. O peso de cada amêndoia é de $1,2 \pm 0,4$ gramas ($n = 45$ amêndoas pertencentes a oito árvores da FAL). A fotografia do corte longitudinal de um fruto com um putâmen está na figura 4. A morfologia do fruto e da semente de C. brasiliense foi detalhadamente estudada por Barradas (1973).

IV.2. Fenologia

A maior parte dos eventos fenológicos de C. brasiliense ocorre durante a estação seca, enquanto que na estação chuvosa as atividades morfogênicas aparentemente cessam, exceto o desenvolvimento e a maturação dos frutos, conforme apresentado na Tabela 3.

A queda das folhas ocorre geralmente a partir do início da estação seca e intensifica-se por um curto período, normalmente no mês de junho ou julho. Nesta fase, as árvores apresentam-se com poucas folhas ou completamente caducas. Simultaneamente ou logo após a intensificação da queda de folhas ocorre uma vigorosa emissão de brotos e de botões. Normalmente cada ramo produz dois ou três pares de folhas e em seguida é emitida a inflorescência terminal. As folhas continuam seu desenvolvimento até o início da estação chuvosa. Cerca de um mês ou um mês e meio após a emissão das inflorescências abrem-se as flores. O piquizeiro, portanto, floresce normalmente na fase final da estação seca, podendo,

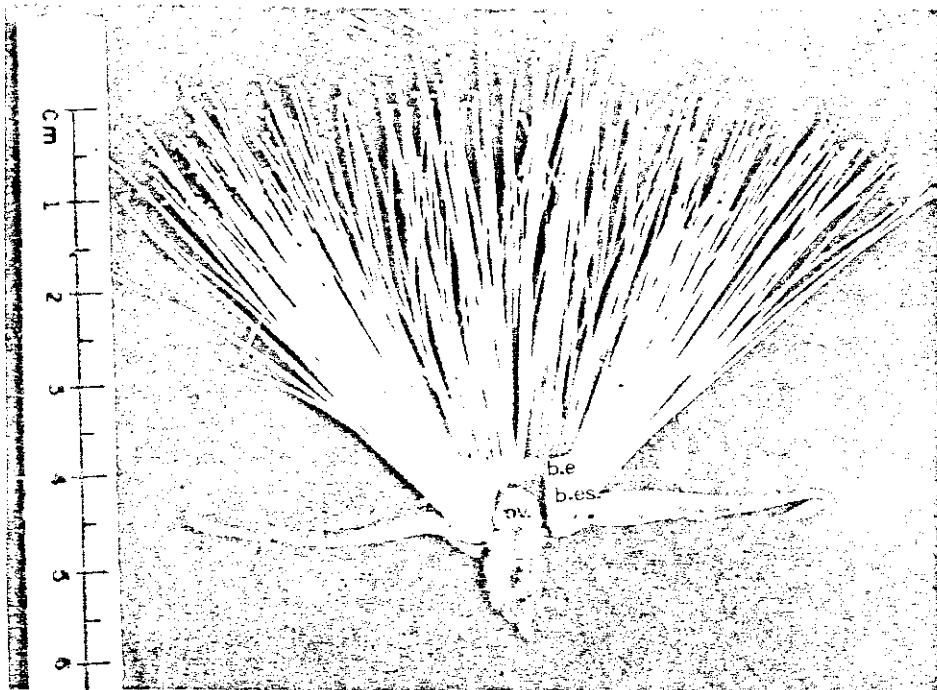


Figura 3 - Corte longitudinal da flor de C. brasiliense. As setas (→) assinalam as quatro superfícies estigmáticas. b.e. = base dos estaminódios; b.es.=base dos estames; ov.=ovário.

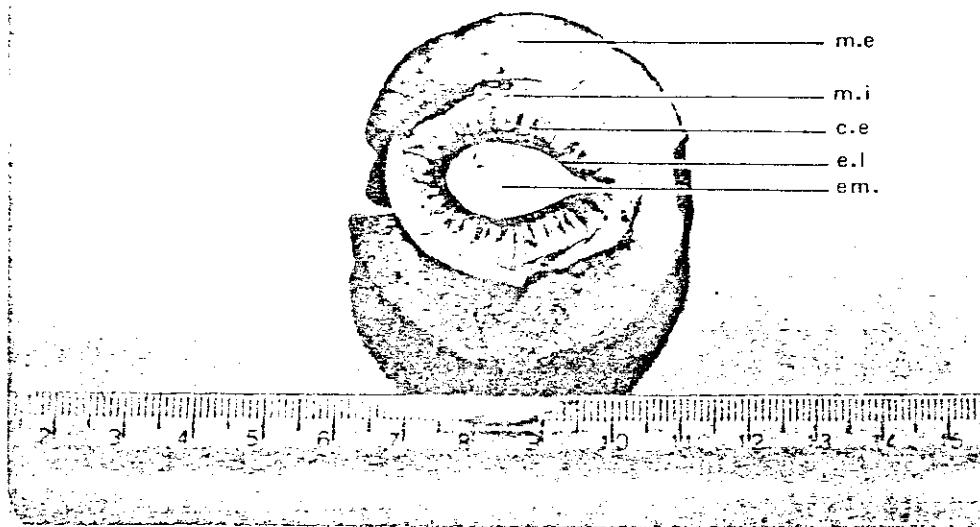


Figura 4 - Corte longitudinal do fruto de C. brasiliense, com um putâmen. (m.e =mesocarpo externo; m.i.=mesocarpo interno; c.e. =camada de espinhos; e.l.=endocarpo leñoso; em.=embrião).

eventualmente, o período de floração estender-se até o início das chuvas. Os frutos levam, desde a abertura das flores, cerca de três a quatro meses para alcançar a maturação. A queda dos frutos, consequentemente, ocorre nos meados da estação chuvosa, especialmente nos meses de dezembro e janeiro.

Cerca de 30% das árvores de C. brasiliense na FAL tiveram suas fenofases antecipadas no ano de 1984. Esses indivíduos, ainda na estação chuvosa, apresentaram queda de folhas e lançamento de brotos e botões, que acarretaram a floração prematura registrada entre março e maio de 1984. Essa alteração na fenofase da espécie foi também observada, no mesmo período, nos municípios de Formosa (GO), Cristalina (GO), Paracatu (MG) e Três Marias (MG) - (observação pessoal). As árvores que floresceram nesse período voltaram a produzir flores no período normal (agosto a outubro), ocasionando a situação observada no mês de agosto de 1984 na região do Distrito Federal, onde registrou-se a ocorrência de frutos maduros (oriundos da floração prematura) e flores abertas, presentes algumas vezes simultaneamente em uma só árvore.

Em janeiro e fevereiro de 1985 também observou-se, no Distrito Federal, a foliação em ramos de indivíduos isolados, sendo que alguns deles floriram durante março e abril.

As curvas de floração de 85 indivíduos localizados em 2ha de cerrado (sentido restrito) na FAL, durante o período de floração normal da planta em 1984, estão representadas na figura 5a e figura 5b. A floração nesse período foi quantificada de quatro formas: (1) número de flores abertas por noite para as 85 árvores, (2) número de inflorescências com flores, (3) % dos indivíduos com flores abertas e (4) % de inflorescências com flores abertas.

IV.3. Produção de Inflorescências e Flores

Os mesmos 85 indivíduos foram subdivididos em catego-

TABELA 3 - Comportamento fenológico de *Caryocar brasiliense* na FAI.

EVENTO FENOLÓGICO	1983						1984						1985											
	J	J	A	S	O	N	D	J	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D	J	F			
-Queda de folhas	+++	++	+					+	+	++	+++	+++	+++	+++	+++	+++	+	+						
-Início de brotos	++++	+++	+					+	++	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+		
-Desenv. foliar	++++	++++	++++					+	++	++	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	
-Fim desenv. foliar	+	+++	++++	++							+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	
-Emissão inflorescências	+++	++	+					++	+	+							+	+++	+++	+++	+++	+++	+++	+
-Desenv. inflorescências	+++	++	+					++	++	+							+	+++	+++	+++	+++	+++	+++	
-Abertura de flores	++	+++	++	+							+	++	+	+	+	+	+	+	+++	+++	+++	+++	+++	
-Desenv. de frutos	++	++	++	++	++	+						+	+	+	+	+	+	+	+++	+++	+++	+++	+++	
-Frutos maduros																								

ESTAÇÃO SECA	ESTAÇÃO CHUVOSA						ESTAÇÃO CHUVOSA						ESTAÇÃO CHUVOSA						ESTAÇÃO SECA								
	ESTAÇÃO SECA						ESTAÇÃO CHUVOSA						ESTAÇÃO CHUVOSA						ESTAÇÃO SECA								
+	- Evento fenológico apresentado por 20% ou menos dos indivíduos observados.						+	- Evento fenológico apresentado por 21-40% dos indivíduos observados.						+	- Evento fenológico apresentado por 41-60% dos indivíduos observados.						+	- Evento fenológico apresentado por 61-80% dos indivíduos observados.					
++	+ Evento fenológico apresentado por 21-40% dos indivíduos observados.						++	+ Evento fenológico apresentado por 41-60% dos indivíduos observados.						++	+ Evento fenológico apresentado por 61-80% dos indivíduos observados.						++	+ Evento fenológico apresentado por 81-100% dos indivíduos observados.					
+++	++ Evento fenológico apresentado por 41-60% dos indivíduos observados.						+++	++ Evento fenológico apresentado por 61-80% dos indivíduos observados.						+++	++ Evento fenológico apresentado por 81-100% dos indivíduos observados.						+++	++ Evento fenológico apresentado por 81-100% dos indivíduos observados.					
++++	+++ Evento fenológico apresentado por 61-80% dos indivíduos observados.						++++	+++ Evento fenológico apresentado por 61-80% dos indivíduos observados.						++++	+++ Evento fenológico apresentado por 81-100% dos indivíduos observados.						++++	+++ Evento fenológico apresentado por 81-100% dos indivíduos observados.					

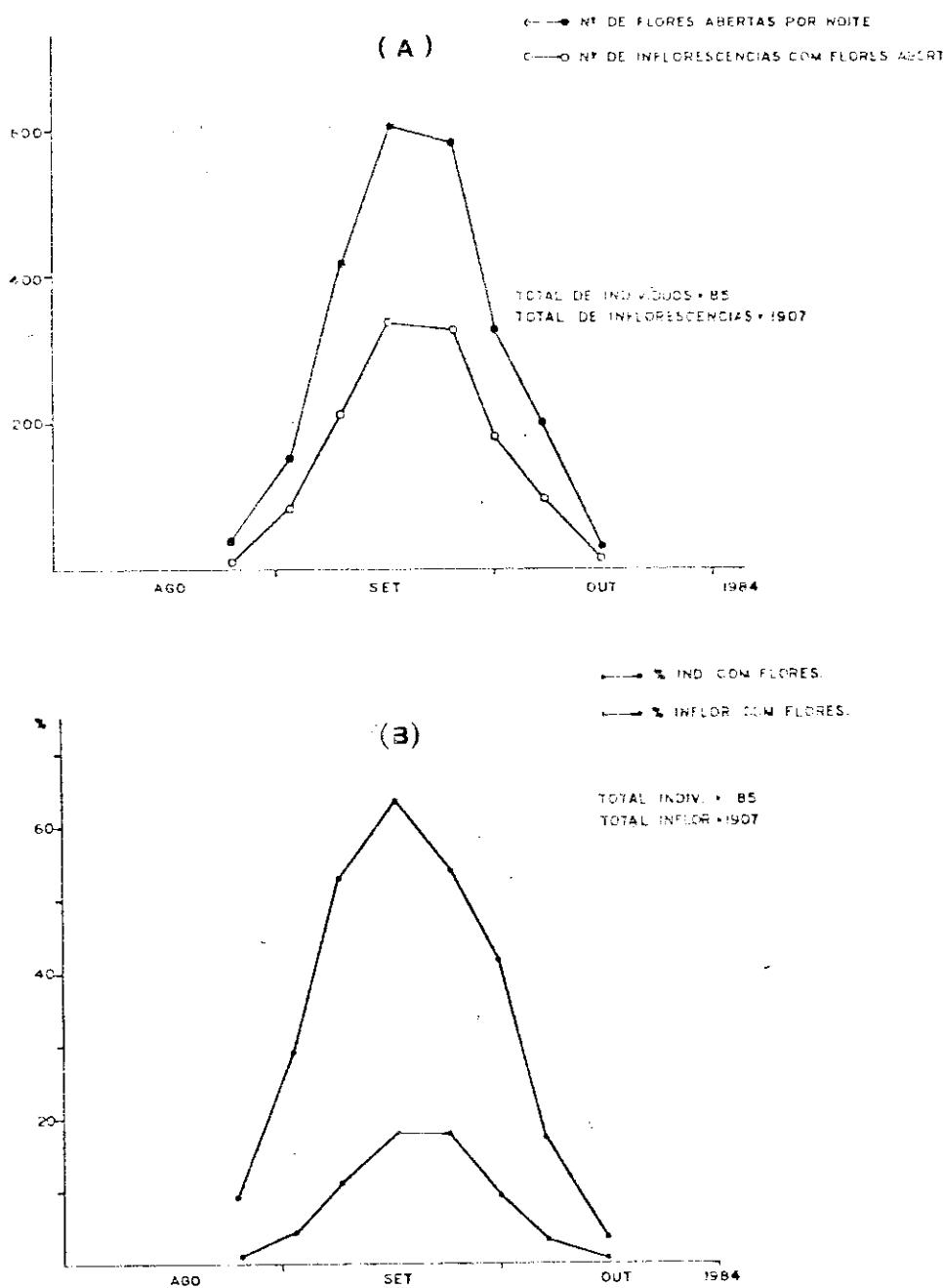


Figura 5 (A) - Número de flores e número de inflorescências com flores, por noite, em 2ha de cerrado (sentido restrito) na FAL, durante a floração de 1984.

(B) - Percentagem de árvores e inflorescências floridas em 2ha de cerrado (sentido restrito) na FAL, durante a floração de 1984.

rias de acordo com o número de inflorescências apresentado por cada um. As figuras 6a e 6b representam, respectivamente, o número de indivíduos por categoria e a contribuição de cada categoria de árvores para a produção total de inflorescências. A população estudada apresenta cerca de 93% dos indivíduos com menos de 60 inflorescências (fig. 6a) e são os indivíduos pouco e medianamente floridos que mais contribuem para a floração total na área (fig. 6b).

O número total de flores formadas por inflorescência varia entre 1 e 30 e obedece aproximadamente a uma distribuição normal, com média de 14 flores por inflorescências e desvio padrão de 6 flores.

O número de flores abertas por indivíduo por noite é variável em C. brasiliense, sendo função do número de inflorescências produzido pelo indivíduo e da fase da floração em que se encontra. É comum indivíduos de grande porte e muito floridos abrirem 300 ou mais flores em uma noite durante o pico da floração. A maior parte dos indivíduos floridos na FAL, no entanto, apresentou menos de vinte flores abertas por noite durante o período central de produção de flores.

IV.4. Biologia Floral

IV.4.1. Ântese e demais eventos florais

As flores de C. brasiliense são tipicamente de ântese noturna. O início da ântese normalmente ocorre entre 1830 e 1930 horas, tendo sido observadas, no entanto, árvores em que o processo se iniciava mais prematuramente (a partir das 1700 horas) ou mais tarde (a partir das 2200 horas). O processo de ântese é relativamente sincronizado entre flores de uma mesma árvore. O horário de início da ântese parece ser uma característica intrínseca de cada indivíduo, pois árvores com ântese anterior ou posterior ao horário médio de ocorrência do evento mantêm este comportamento durante todo o período de floração.

Houve uma tendência geral do horário de ântese tornar-se mais tardio quando havia uma seqüência de dias nublados consecutivos.

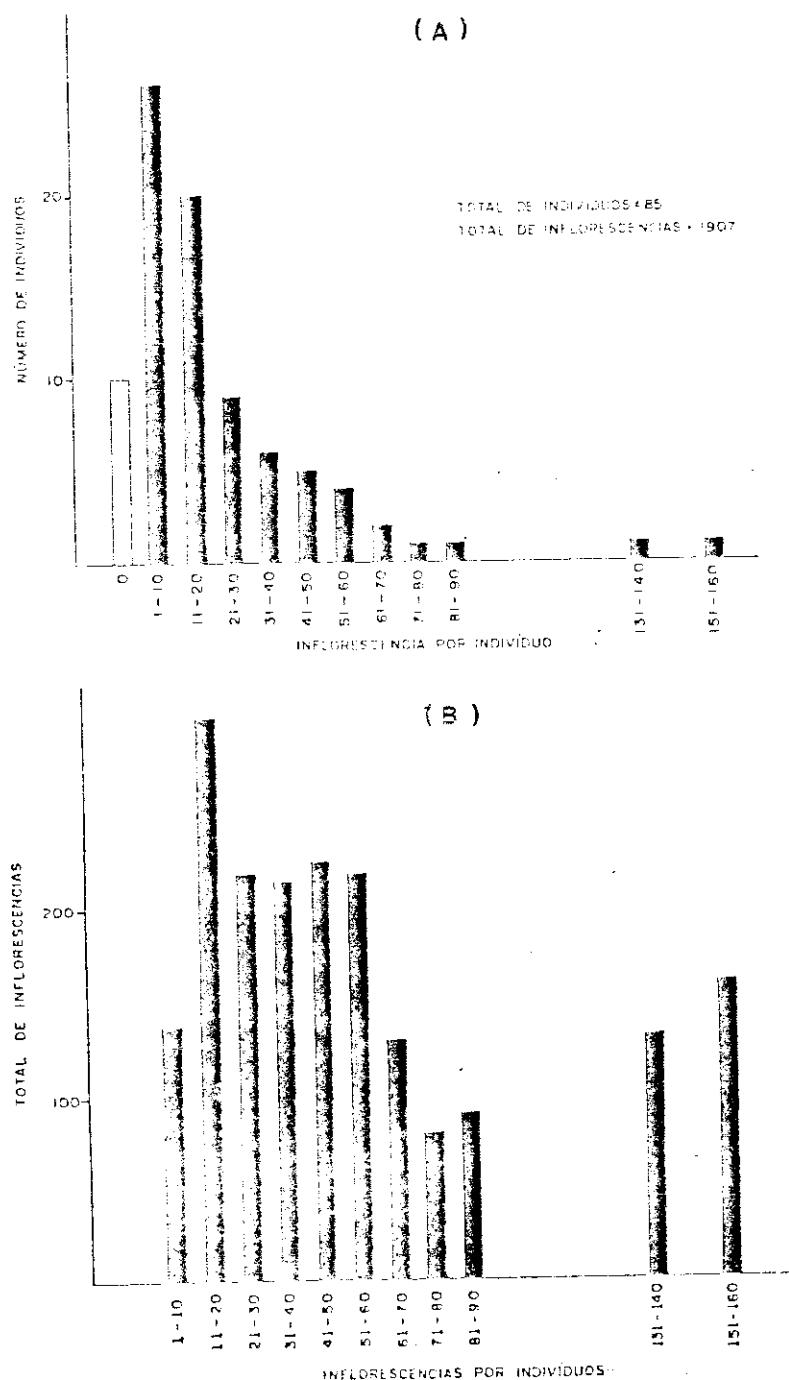


Figura 6 (A) - Histograma indicando o número de inflorescências por indivíduo de *C. brasiliense* em 2ha de cerrado (sentido restrito) na FAL, durante a floração de 1984.

(B) - Contribuição de cada classe de indivíduos de *C. brasiliense* para produção total de inflorescências em 2ha de cerrado (sentido restrito) na FAL, floração de 1984.

A sequência cronológica dos eventos florais, observada para flores pertencentes a um indivíduo cujo horário de Antese inicia-se às 1900h, é a seguinte:

- 1900h - As pétalas começam a se abrir, iniciando a separação de suas partes marginais que estão superpostas. O botão dá a impressão de "inchado".
- 1930h - Alguns botões começam a exteriorizar as anteras entre as pétalas no topo do botão. Neste estágio as anteras ainda não liberam o pólen de forma pulverulenta e são agregações de grãos de pólen. Trata-se de flor tipicamente protandra.
- 2000h - A maior parte dos botões já exteriorizou as anteras entre as pétalas. Os filetes continuam o movimento de "desespiralização". Há liberação de cheiro enjoativo.
- 2030h - Quase todas as anteras já estão fora do botão, bem como a parte superior dos filetes. Inicia-se a liberação de pólen pulverulento pelas anteras. A maioria dos estames já está em posição ereta. Intensa produção de néctar que deposita-se na inserção do ovário com a base dos estaminódios. Os estiletes começam a se "desenrolar", estando ainda os estigmas abaixo do nível das anteras. Os botões continuam liberando forte cheiro enjoativo.
- 2100h - Todos os estames estão livres e eretos, sendo que as centenas de anteras liberam pólen pulverulento. Os estiletes se retificam aproximando os estigmas do nível das anteras. Continua a produção de néctar e a exalação de odor.
- 2130h - Os estiletes se encontram distendidos e a superfície estigmática umedecida (existe grande variação quanto ao horário deste estágio). Continua a liberação de pólen e de odor. A produção de néctar permanece com taxa constante.
- 2200h - Flor completamente aberta. A liberação de pólen continua. O cheiro da flor ainda é intenso e a produção de néctar constante.

- 0400 - 0600h - Dia posterior. É pequena a quantidade de pólen nas anteras. O cheiro da flor é pouco intenso e a produção de néctar decresce ou cessa.
- 1400 - 1800h - Dia posterior. A corola, juntamente com os estames, destaca-se do receptáculo, caindo na maioria das vezes, mas eventualmente ficando presa ao ovário.

IV.4.2. Produção de néctar e liberação de odor

O néctar secretado pelas flores de C. brasiliense acumula-se na depressão existente entre a parede do ovário e o anel formado pela base dos estaminódios. Quando o volume acumulado é grande, o néctar escoa para o exterior da câmara formada pela base dos estaminódios, depositando-se nas pétalas. Em flores muito inclinadas o néctar que escoa para as pétalas pode cair ao solo.

A produção de néctar inicia-se juntamente com a ântese, de forma que quando as pétalas se separam já existe néctar acumulado ao redor do ovário. A figura 7 representa, para quatro indivíduos, dois na FAL e dois na RBAE, a média do volume cumulativo de néctar produzido por cinco flores. O néctar é secretado por todo o período noturno até ao amanhecer. Observa-se grande variação na taxa de produção de néctar nos quatro indivíduos estudados. Há, no entanto, maior homogeneidade na taxa de produção entre flores de um mesmo indivíduo. A taxa de produção horária variou entre 24,2 $\mu\text{l}/\text{h}$ e 197,4 $\mu\text{l}/\text{h}$ nas flores monitoradas nos quatro indivíduos, e o volume total secretado variou entre 193 μl e 2764 μl , com média de 943 $^{+}822\mu\text{l}$.

O volume de néctar acumulado, ao final da noite, em flores nas quais não houve depleção horária, foi similar ao volume total produzido nas flores em que se efetivou a depleção.

Em 34 flores isoladas na FAL a produção de néctar variou entre 167 μl e 1560 μl , sendo a produção média de 642 $^{+}506\mu\text{l}$. Esse valor do volume médio produzido por flor provavelmente representa uma sub-estimativa, pois em diversas flores o néctar escorreria para fora da corola.

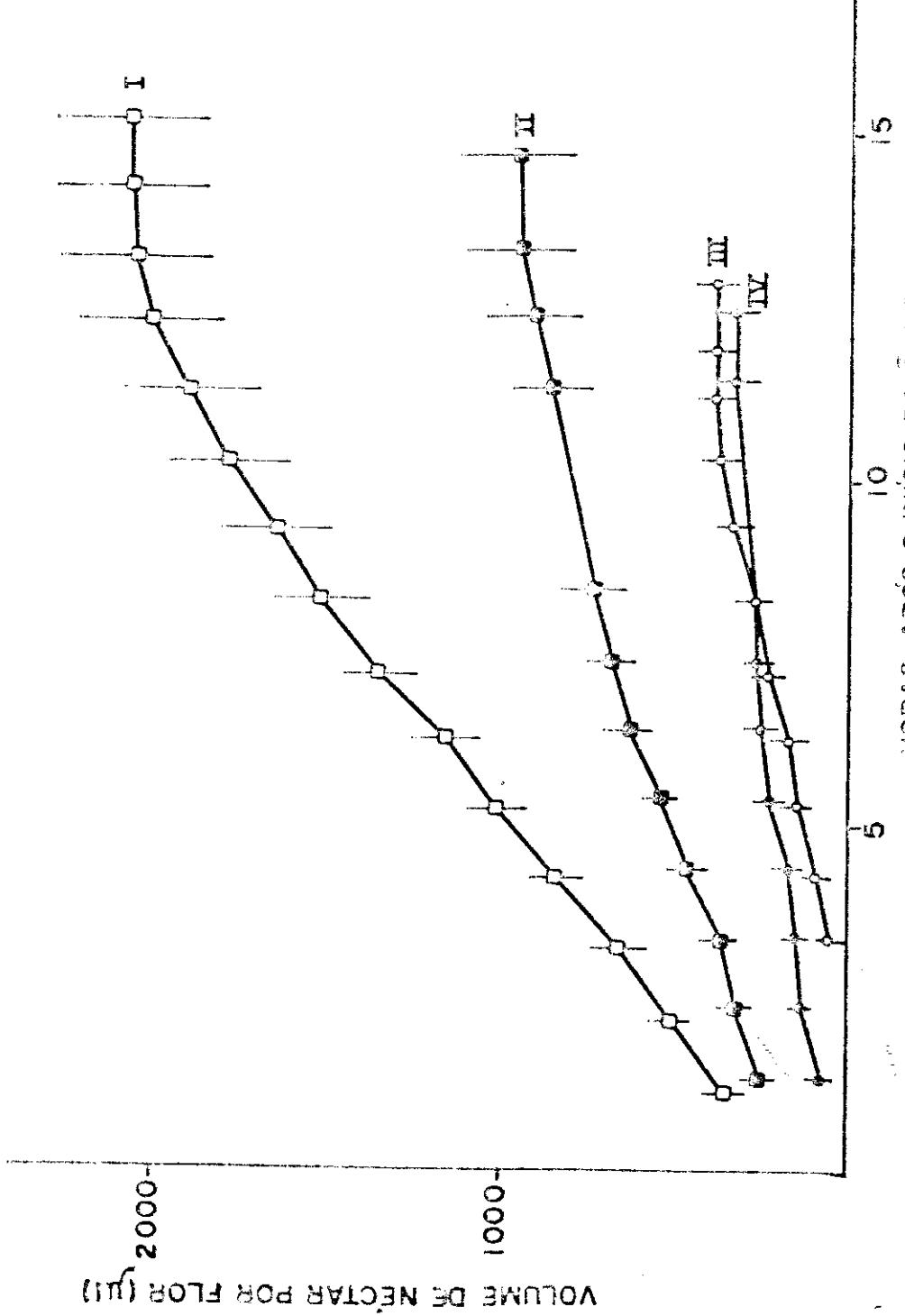


Figura 7 - Volume de néctar secretado por flor em quatro árvores de *C. brasiliensis*. Cada ponto representa a média do volume secretado por cinco flores para cada árvore. A Linha vertical representa um erro padrão. Os indivíduos I e II encontravam-se na inflorescência e os indivíduos III e IV na FAL.

A concentração de açúcares no néctar variou entre 9,1% e 18,2% de sólidos dissolvidos, com média de $13,4 \pm 1,6\%$ ($n=42$). Não se observou variação na concentração de açúcares entre o início e o final do período de produção de néctar.

IV.4.3. Teste de Vogel

As partes florais mais coradas pela aplicação do método de vermelho neutro (Vogel, 1962 apud Prance & Arias, 1975) foram as pétalas, a base dos estaminódios e a superfície estigmática. Das cinco pétalas que normalmente compõem a flor, as duas de inserção mais interna tiveram suas superfícies completamente coradas. As três pétalas de inserção mais externa coraram-se somente nas bordas, exatamente nas áreas que se mantêm sobrepostas antes do início da ântese. O corante fixou-se fortemente na base expandida dos estaminódios, enquanto que as demais partes dos estaminódios e dos estames, inclusive as glândulas dos filetes, não se apresentaram coradas. As superfícies estigmáticas também coraram-se intensamente, ficando, no entanto, pouco conspícuas devido às suas áreas diminutas. As sépalas, o ovário e os estiletes não se coraram.

IV.5. Sistema Reprodutivo

Os resultados dos testes de polinização realizados em oito indivíduos estão apresentados na tabela 4. A proporção de frutos formados nos testes de xenogamia é significativamente maior do que a proporção formada nos testes de autogamia e geitonogamia ($\chi^2 = 16,96$, lg.l, $p < 0.005$). Os resultados indicam também a ausência de frutos formados por apomixia. *C. brasiliense*, portanto, é uma planta predominantemente xenogâmica, apresentando, no entanto, pequeno grau de autoccompatibilidade.

IV.6. Visitantes das Flores

IV.6.1. Visitantes Noturnos

IV.6.1.1 Quirópteros

Trinta e um morcegos foram capturados em redes coloca-das de frente ou abaixo a árvores de *C. brasiliense* floridas. Foram

TABELA 4 - Resultados dos testes de sistema reprodutivo de *Caryocar brasiliense*

(Os números representam: N° de flores tratadas/Nº de frutos formados)

Tratamento	Indivíduo						TOTAL	%
	I	II	III	IV	V	VI		
Teste de apomixia	-	10/0	10/0	10/0	10/0	12/0	10/0	12/0
Teste de autogamia	30/1	10/0	10/1	10/0	10/0	12/1	10/1	104/5
Teste de geitonogamia	-	10/0	10/0	10/1	10/0	-	-	40/1
Teste de xenogamia	17/4	10/1	9/0	10/1	10/2	12/3	10/2	12/3
Controle	30/9	10/0	30/0	30/3	30/0	40/2	41/1	40/2
							250/17	6.8

reputados, da família Phyllostomidae: Glossophaga soricina (n = 10), Phyllostomus discolor (n = 9), Vampyrops lineatus (n = 3), Carollia perspicillata (n = 3), Sturnira lilium (n = 1), Artibeus lituratus (n = 1) e Anoura geoffroyi (n = 1); e da família Molossidae: Molossops planirostris (n = 2) e M. temminckii (n = 1). Destes, nove G. soricina, dez P. discolor, dois V. lineatus, dois C. perspicillata e um A. geoffroyi apresentaram alguma carga de pólen de C. brasiliense. As fotografias tiradas dos morcegos nas flores permitiram a confirmação das visitas de G. soricina, A. geoffroyi, P. discolor e V. lineatus. Em treze fotografias identificou-se G. soricina como morcego visitante das flores, em cinco como sendo A. geoffroyi, em cinco P. discolor e em uma V. lineatus.

O conjunto de informações de campo, referente a dezesseis noites de observação, sobre as visitas de morcegos às flores de C. brasiliense, está resumido no apêndice I.

Glossophaga soricina foi a espécie de quiróptero mais freqüentemente observada visitando flores de Caryocar brasiliense em todas as áreas estudadas. Trata-se de um pequeno morcego da sub-família Glossophaginae, com $10,71 \pm 1,8\text{g}$ (n = 9) de peso e antebraço de $34,5 \pm 0,9\text{mm}$ (n = 9). A pelagem é castanha-escura, o focinho medianamente comprido e a língua é longa e afilada. Foi observada uma tendência de forrageamento em grupo para esta espécie, formando-se "pulsos de atividades" especialmente em árvores muito floridas (> 80 flores). Não foram estimados grupos com mais de oito indivíduos. Em áreas com árvores pouco ou medianamente floridas (10 a 60 flores), observou-se a tendência de forrageamento solitário ou em pequenos grupos (2 a 4 indivíduos por grupo). Durante a maioria das observações, o comportamento mais freqüente de visitas de Glossophaga soricina às flores de C. brasiliense consistiu em voar adequadamente em frente à flor e, em seguida, introduzir rapidamente toda a cabeça no interior da mesma (figura 8). Toda a seqüência de visita durava menos que 0,5 segundo. Durante a visita, o animal toca com a face nas anteras e principalmente nos estigmas que estão ao redor do eixo longitudinal da flor. Num outra forma de visita observada, menos freqüentemente, Glossophaga soricina pousa na inflorescência, segura-se com os pés e com a unha do polegar nas pétalas, introduzindo, em seguida, a cabeça no fundo da corola. Neste tipo de visitação, o animal se uti-

liza de maior tempo do que nas visitas de sonojo. Logo após o crepúsculo, observaram-se visitas "exploratórias" ou de "reconhecimento" que consistiam em vôos desses quirópteros até alguns centímetros das flores, que neste período iniciavam o processo de antese, sem no entanto tocá-las. Interações agressivas entre indivíduos de G. soricina foram observadas quando estes forrageavam em grupo. O comportamento agressivo caracterizava-se por "perseguição" de um indivíduo por outro, sempre acompanhado por curtas vocalizações.

Em 13/10/84, na RBAE, foram observados, fotografados e capturados indivíduos de G. soricina e A. geoffroyi que forrageavam aparentemente em conjunto em uma árvore isolada de C. brasiliense. O padrão de visitação em pulsos de atividade, observado para esta noite, está representado na figura 10. Observou-se G. soricina forrageando simultaneamente com P. discolor e V. lineatus em árvores muito floridas, sendo no entanto os grupos de forrageamento de G. soricina independentes dos grupos das outras espécies.

Dos dez indivíduos de G. soricina capturados próximo a árvores floridas, oito apresentavam carga de pólen pura (somente pólen de C. brasiliense) e dois, capturados em 20/04/84 e 27/4/84 na FAL, apresentavam carga de pólen mista (C. brasiliense e Lafoensia pacari). O pólen concentra-se principalmente na face do animal (figura 9), ocorrendo também no peito, barriga, superfície ventral das asas e do uropatágio. A análise das fezes de sete indivíduos revelou em todas elas a presença de grãos de pólen de C. brasiliense, pedaços de insetos e escamas de lepidópteros. Os grãos de pólen observados nas fezes, não apresentaram qualquer indício de terem germinado durante a passagem pelo tubo digestivo.

Anoura geoffroyi é outro quiróptero da sub-família Glosophaginae. Foi observado e fotografado visitando flores de C. brasiliense na RBAE. É um animal ligeiramente maior que G. soricina, com um peso de 14-16g e antebraço medindo de 40 a 46mm de comprimento. A membrana interfemoral é bastante estreita e o focinho mais longo que o de G. soricina. A. geoffroyi foi registrado visitando árvores medianamente floridas, forrageando solitariamente ou formando pequenos grupos com G. soricina (figura 10). Anoura

liza de maior tempo do que nas visitas de adejo. Logo após o crepúsculo, observaram-se visitas "exploratórias" ou de "reconhecimento" que consistiam em vôos desses quirópteros até alguns centímetros das flores, que neste período iniciavam o processo de ântese, sem no entanto tocá-las. Interações agressivas entre indivíduos de G. soricina foram observadas quando estes forrageavam em grupo. O comportamento agressivo caracterizava-se por "perseguição" de um indivíduo por outro, sempre acompanhado por curtas vocalizações.

Em 13/10/84, na RBAE, foram observados, fotografados e capturados indivíduos de G. soricina e A. geoffroyi que forrageavam aparentemente em conjunto em uma árvore isolada de C. brasiliense. O padrão de visitação em pulsos de atividade, observado para esta noite, está representado na figura 10. Observou-se G. soricina forrageando simultaneamente com P. discolor e V. liberatus em árvores muito floridas, sendo no entanto os grupos de forrageamento de G. soricina independentes dos grupos das outras espécies.

Dos dez indivíduos de G. soricina capturados próximo a árvores floridas, oito apresentavam carga de pólen pura (somente pólen de C. brasiliense) e dois, capturados em 20/04/84 e 27/4/84 na FAL, apresentavam carga de pólen mista (C. brasiliense e Isofonsia pacari). O pólen concentra-se principalmente na face do animal (figura 9), ocorrendo também no peito, barriga, superfície ventral das asas e do uropatágio. A análise das fezes de sete indivíduos revelou em todas elas a presença de grãos de pólen de C. brasiliense, pedaços de insetos e escamas de lepidópteros. Os grãos de pólen observados nas fezes, não apresentaram qualquer indício de terem germinado durante a passagem pelo tubo digestivo.

Anoura geoffroyi é outro quiróptero da sub-família Glossochirinae. Foi observado e fotografado visitando flores de C. brasiliense na RBAE. É um animal ligeiramente maior que G. soricina, com um peso de 14-16g e antebraço medindo de 40 a 46mm de comprimento. A membrana interfemural é bastante estreita e o focinho mais longo que o de G. soricina. A. geoffroyi foi registrado visitando árvores medianamente floridas, forrageando solitariamente ou formando pequenos grupos com G. soricina (figura 10). Anoura



Figura 8 - Visita de Glossophaga soricina à flor de C. brasiliense.

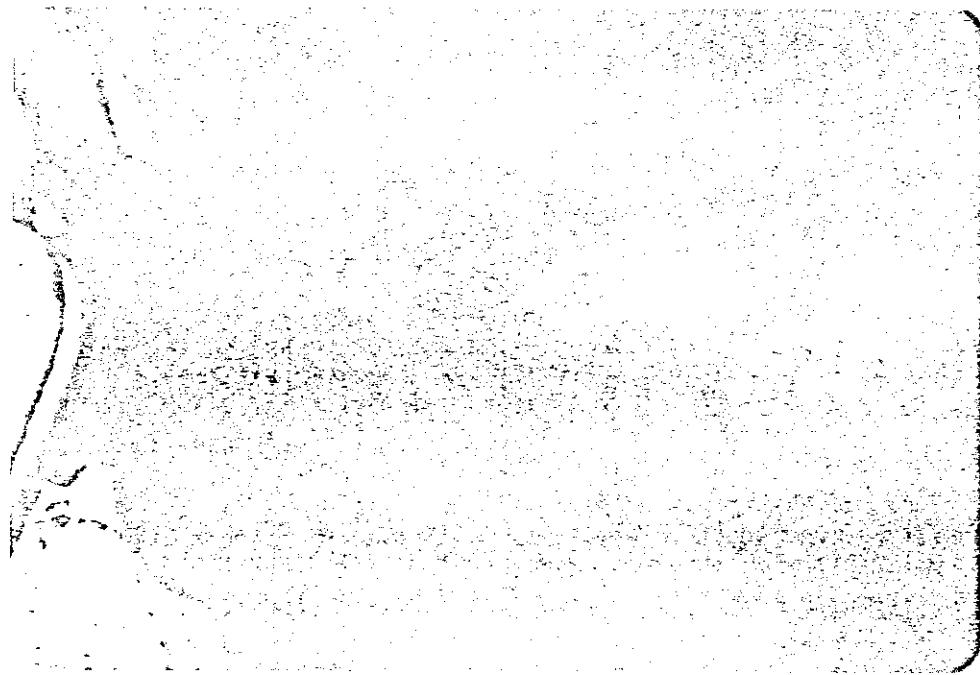


Figura 9 - Glossophaga soricina, capturado próximo à árvore de C. brasiliense, mostrando intensa carga de pólen na cabeça.

A. geoffrovi foi observado executando vôos similares ao voo pendente de um pêndulo entre dois grupos de inflorescências, localizados aproximadamente na mesma altura na árvore. Nesta forma de forrageamento o animal visitava com vôo adequado uma das flores de um dos grupos de inflorescência. Após isso, seu corpo ficava solto descrevendo um movimento em forma de arco, até uma flor do outro grupo de inflorescência, retornando em seguida da mesma forma até o primeiro grupo de inflorescências. Este movimento pendular continha-se até que a maior parte das flores tivessem sido visitadas, ocorrendo também flores visitadas três ou mais vezes durante um círculo de atividade. Só foi observado, para esta espécie, visitas de vôo adequado (figura 11), com duração breve, não sendo registradas visitas com pouso. A. geoffrovi apresenta comportamento de vôos exploratórios logo após o crepúsculo, sendo também uma das espécies observadas visitando flores na fase inicial da ântose, quando os estiletes ainda não estavam distendidos (figura 12).

Phyllostomus discolor é um morcego da subfamília Phyllostominae, com dimensões maiores do que as duas espécies de Glossophaginae anteriormente citadas como visitantes das flores de C. brasiliense. O peso médio dos indivíduos capturados é de $36,9 \pm 3,0$ g ($n = 9$) e o antebraço mede $61,0 \pm 2,5$ mm ($n = 9$), sendo a maior espécie de morcego registrada visitando flores de C. brasiliense. A coloração varia entre amarelado e cinza na região ventral, sendo o dorso castanho-escuro. Foi registrado visitando flores de C. brasiliense unicamente em quatro noites, em março e abril de 1984, na RBAE, durante a floração prematura do piquizeiro. Esta espécie de quiróptero sempre foi observada forrageando em grupos, estimados entre 8 e 30 indivíduos. Somente foi observado forrageando em árvores muito floridas (> 80 flores). Em três ocasiões, todas nas primeiras horas da noite, observou-se que indivíduos de tamanho menor, de dimensões e comportamento similares aos de Yumboops lineatus, forrageavam conjuntamente com P. discolor. Durante o forrageamento, os indivíduos do grupo voavam em círculos ao redor da copa das árvores floridas, interrompendo suas trajetórias quando efetuavam as visitas às flores. Em suas visitas, este quiróptero pousa na inflorescência, agarrando-se com os pés no pedicelo das flores, introduzindo, logo após, a cabeça dentro da corola. As asas, durante a visitação, ficam imóveis e normalmente vol-

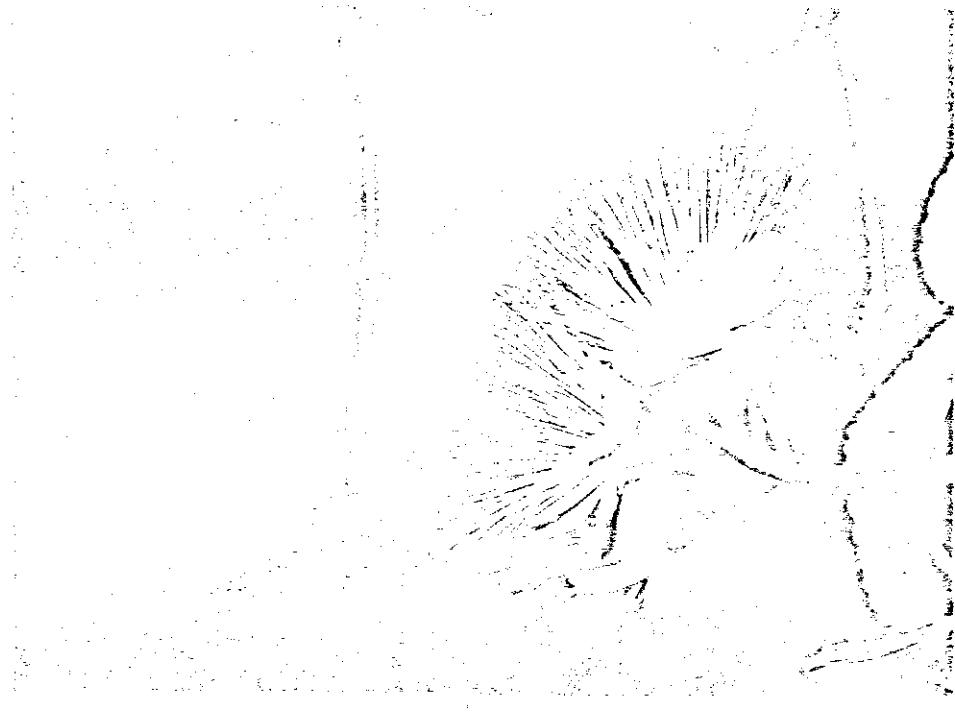


Figura 11 - Visita de Anoura geoffroyi à flor completamente aberta de C. brasiliense.



Figura 12 - Visita de Anoura geoffroyi à flor de C. brasiliense no início da antese.

tadas para trás. Enquanto o animal permanece pousado (cerca de 1 a 2 segundos), a inflorescência desloca-se para baixo devido ao peso do morcego.

Os nove indivíduos de P. discolor capturados, cinco fêmeas e quatro machos, apresentavam intensa carga de pólen em todo o corpo, inclusive na superfície interna das asas e uropatágio (figura 13). Amostras do pólen presente no pelo, levadas ao microscópio, revelaram que todos os grãos eram de C. brasiliense. Na análise das fezes de quatro indivíduos observou-se a presença de Miquilino (provavelmente nectar), copiosa quantidade de grãos de pólen de C. brasiliense e, em duas amostras, pequenos fragmentos de insetos. Os grãos de pólen nas fezes não apresentam indícios de terem germinado durante a passagem pelo tubo digestivo do animal. Não foram encontrados vestígios de anteras ou outras partes florais nas fezes.

Vampyrops lineatus é um morcego frugívoro de rôdio porte da subfamília Sternodermatinae, comumente encontrado no Distrito Federal. Este animal apresenta coloração geral cinza, com quatro faixas brancas faciais e uma listra branca longitudinal no dorso. O peso dos animais capturados na região é de $23,9 \pm 3,3g$ ($n = 8$) e o comprimento do antebraço de $44,8 \pm 1,5mm$. Foi observado visitando flores de C. brasiliense nas duas florações que ocorreram durante 1984, tanto na FAL quanto na PRAE. V. lineatus forrageia solitariamente ou em pequenos grupos (2 a 5 indivíduos), sendo os maiores grupos observados durante o pico das florações. Não foi registrado visitando árvores pouco floridas. Durante as visitas às flores pousa na inflorescência, segurando-se com os pés nos pedicelos ou nas pétalas, e introduz a cabeça na corola em busca de néctar, sendo suas asas colocadas para trás enquanto pousado. As visitas são breves (cerca de um segundo), e normalmente a inflorescência não se movimenta muito devido ao efeito do peso do animal. As redes "mist-nets" colocadas sob árvores floridas de C. brasiliense capturaram somente três indivíduos, ocorrendo em dois deles intensa carga de pólen em todo o corpo, principalmente na cauda (figura 14), na região ventral e na superfície interna das asas e uropatágio. As amostras retiradas do pólen preso aos pelos indicaram serem todos os grãos oriundos de flores de C. brasiliense.



Figura 13 - *Phyllostomus discolor* capturado próximo à árvore florida de *C. brasiliense*, mostrando a carga de pólen na região ventral.



Figura 14 - Carga de pólen de *C. brasiliense* na face de *Vampyrops lineatus*.

Carollia perspicillata é um animal frugívoro de médio porte. A coloração geral da pelagem é cinza-olho-escuro e indivíduos capturados na região apresentaram peso de $18,3 \pm 1,7\text{g}$ ($n = 16$) e comprimento do antebraço de $41,2 \pm 1,1\text{mm}$ ($n = 20$). Esta espécie não foi observada nem fotografada visitando flores de *C. brasiliense* durante o estudo. No entanto, dois indivíduos, capturados em 19/04/84 na RBAE e em 06/10/84 na FFL, apresentavam polpa de fruta de pântano de *C. brasiliense* depositada na cabeça, principalmente no focinho e nas orelhas.

IV.6.1.2. Mariposas

Algumas espécies de mariposas esfingídeas e noctuídeas foram registradas visitando as flores de *C. brasiliense* na região de estudo. Os esfingídeos capturados junto às árvores de *C. brasiliense* durante os períodos de floração foram *Coccytius antaeus* (Drury) ($n = 6$), *Agrius cingulatus* (F.) ($n = 4$), *Pseudosphinx tetrio* (L.) ($n = 6$), *Euporpha anclemola* (Comb) ($n = 1$) e *Erinnyis ello* (L.) ($n = 1$). Os noctuídeos, de maior porte, capturados foram *Thysania zenobia* (Cramer) ($n = 2$), *Ascalapha odorata* (J.) ($n = 2$) e *Cyclopis caecutiens* Hübner ($n = 1$).

Coccytius antaeus é um esfingídeo de grande porte (envergadura 165mm, comprimento do corpo 66mm, $n = 3$ indivíduos) e probóscide longa (110mm, $n = 2$). Este esfingídeo voa adequadamente de frente às flores, introduzindo a probóscide no fundo da corola em busca de néctar. Devido ao comprimento da probóscide, mantém-se distanciado cerca de 4 a 6cm das anteras e dos estígnas durante as visitas (figura 15). O tempo de duração das visitas observadas variou entre um e dez segundos aproximadamente. Este animal procurou anfite fêmea durante toda a noite, pois foi fotografado cinco vezes em atividade de pouco antes do amanhecer, após às 0300 horas.

Agrius cingulatus possui porte menor que *C. antaeus*, sendo a envergadura e comprimento do corpo, -média de dois indivíduos - de 97 e 47mm, respectivamente. A probóscide é relativamente longa (90mm, $n = 2$), o que faz com que durante suas visitas em voo adequadamente toque os estígnas e as anteras (figura 16). Suas visitas às flores são similares às observadas para *C. antaeus*, sendo a



Figura 15 - Cocytius antegus visitando flor de C. brasiliense.

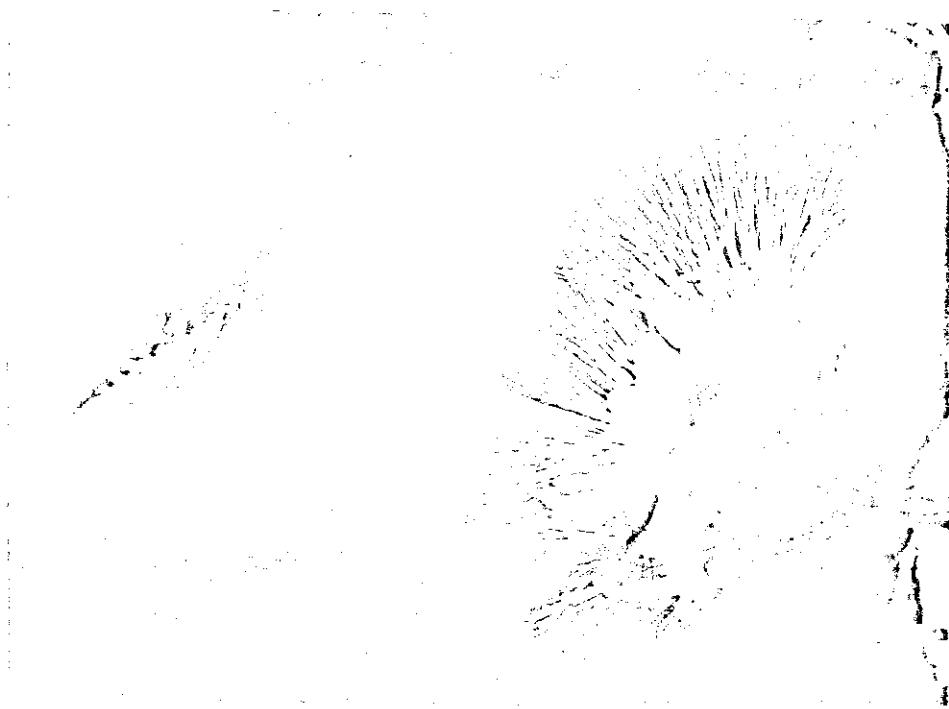


Figura 16 - Agrilus cingulatus visitando flor de C. brasiliense.

velocidade de vooamento de aves voas aparentemente maior do que a desta espécie, conforme indica a análise das fotografias. *A. cingulatus* forrageia também durante dia e noite, tendo sido fotografado em seis oportunidades visitando as flores após às 22:00 horas.

Brinnyis ello (L.) é um esfíngideo de 35mm de envergadura e 35mm de comprimento de corpo (medidas do fêmea). As fêmeas aparentam 30. O comprimento da probóscide é de 35mm, sendo cerca de quatro vezes maior do que a das espécies descritas anteriormente. Esta espécie permanece na flor durante as visitas (figura 17), apoiando-se com o corpo nos estiletes e nos estames ou nas pétalas, evitando assim tocando nas anteras e nos estigmas.

Quintasphinx taurio e *Phlogophora meticulata* não visitaram as flores de esfíngideos capturados próximo às flores de *C. brasiliensis* floridas, porém não se obtiveram informações sobre o possível comportamento alimnetar destas criptoceras nas flores.

As mariposas noctuínidas de maior porte observadas visitando as flores de *C. brasiliensis* foram *Thysania pandora* e *Cechenena elongata*, que apresentam o voo corporalento com colheita das flores, utilizando-se das pétalas como plataforma lateral de pouso e introduzindo a probóscide entre a base dos estames para alcançar o néctar (figura 18). Os dois indivíduos de *T. pandora* capturados tinham probóscides de 21 e 22mm. Não se observou o comportamento de *Ascalapha odorata* nas flores. Pequenas noctuínidas foram sempre observadas visitando as flores, caminhando pelas pétalas e estames para alcançar o néctar. Em suas visitas às flores grandes e fragrantes, essas pequenas noctuínidas dificilmente tocavam as anteras ou os estigmas.

IV.6.1.3 Outros visitantes noturnos

Vespas do gênero *Apoica* foram observadas forrageando solitariamente em flores de *C. brasiliensis* durante a noite. Essas vespas pousam nas pétalas e caminham até a região central da flor em busca do nectar, não tocando nos estigmas e/ou nas anteras. Fêmeas de gênero *Cryptogaster* foram encontradas, com freqüência, no fundo da corola sugando néctar.

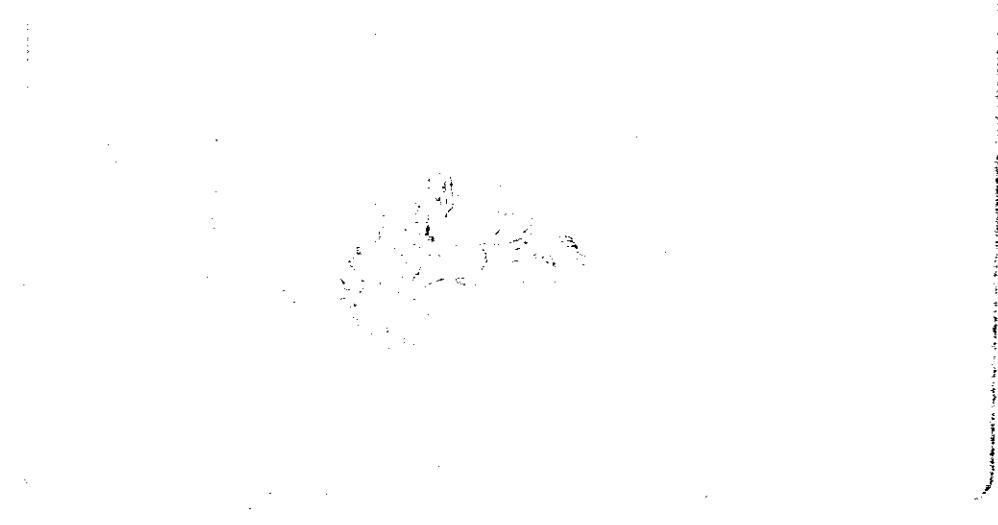


Figura 17 - Eriynyis ello visitando flor de C. brasiliense.

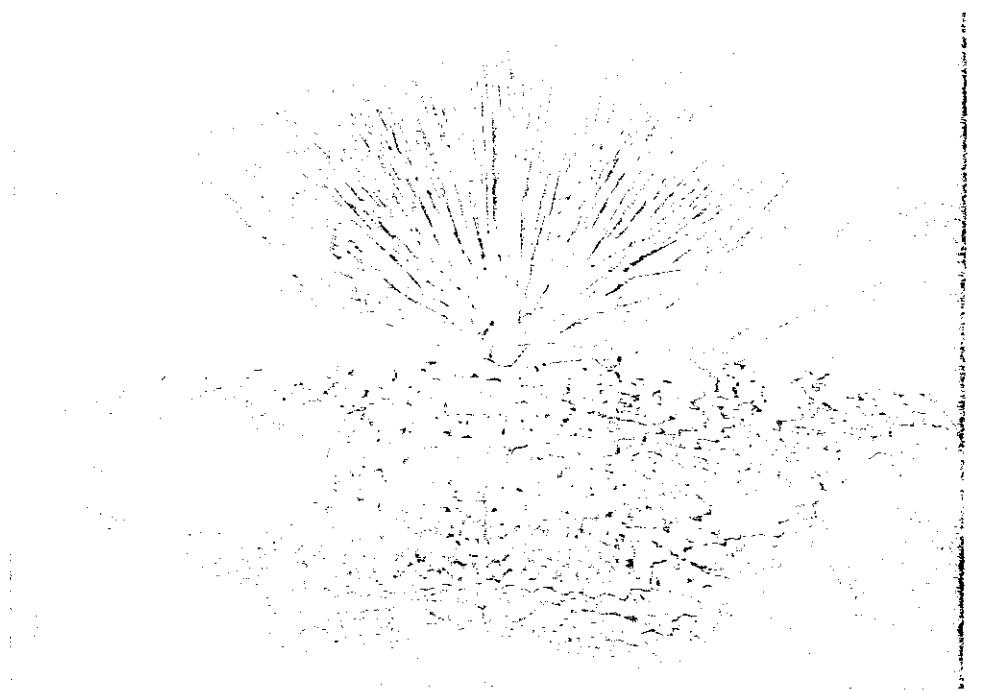


Figura 18 - Thysania Zenobia visitando flor de C. brasiliense.

IV.6.2. Visitantes das flores

IV.6.2.1. Insetos

Vários insetos das flores de Meija-flores são observados visitando os flores de *C. brasiliense*: *Catolaccus galbanalis*, que visita a flor e *Epicharis galbanalis*. São visitas curtas na busca de néctar. No entanto, é visível um uso intenso quando o inseto sente o cheiro das polínias brancas da flor, quando entra o inseto que se dirige ao centro da flor, e no longínquo, quando a flor cheira a polínias brancas. As polínias brancas já se intensificam. As borboletas visitam a flor em busca às flores e imediatamente o bico entre a base das flores para alcançar o néctar, depositando ao redor do ovário.

Vários passeriformes foram observados, sempre no horário da manhã, pendurados em inflorescências de *C. brasiliense* e bebendo o néctar das flores. As espécies visitadas foram observadas na RICR apresentando este comportamento: *Alauda* sp., *Elenia* sp., *Motacilla bonariensis*, *Coracina lineata*, *Trochilis cyanoptera*, *T. pallidus*, *Fuscina viridis*, *Pterodroma cayana*, *Phaethornis* sp., *Paroaria*, *Virginius rufus*, *Sialia sialis* e *S. s. sialis*, *Myiochila cyanotis*, *S. nigricollis* e *S. pyrrhocera*.

IV.6.2.2. Insetos

Abelhas dos gêneros *Xylocopa*, *Epicharis*, *Centris*, *Bombus*, *Trigona* e *Apis* e vespas do gênero *Polybia* visitam as flores de *C. brasiliense* nas primeiras horas da manhã em busca do néctar e/ou pólen residual.

IV.7. Produção de Frutos e Sementes

Os histogramas do número de frutos formados por inflorescência na RICR e na PAL estão representados na figura 19 a e b, respectivamente. O teste de aderência aplicado às duas amostras indica que a frequência de fruto de frutos que se formaram por inflorescência é compatível com as frequências esperadas de uma distribuição binomial ($\chi^2 = 11,26$, 5g.l., $p > 0,025$ para a RICR e $\chi^2 = 3,38$, 2g.l., $p > 0,20$ para a PAL). A hipótese nula foi rejeitada para a RICR quando se utilizou um nível de significância de 5%. Entretanto, no entanto, que o valor da χ^2 obtido não foi muito

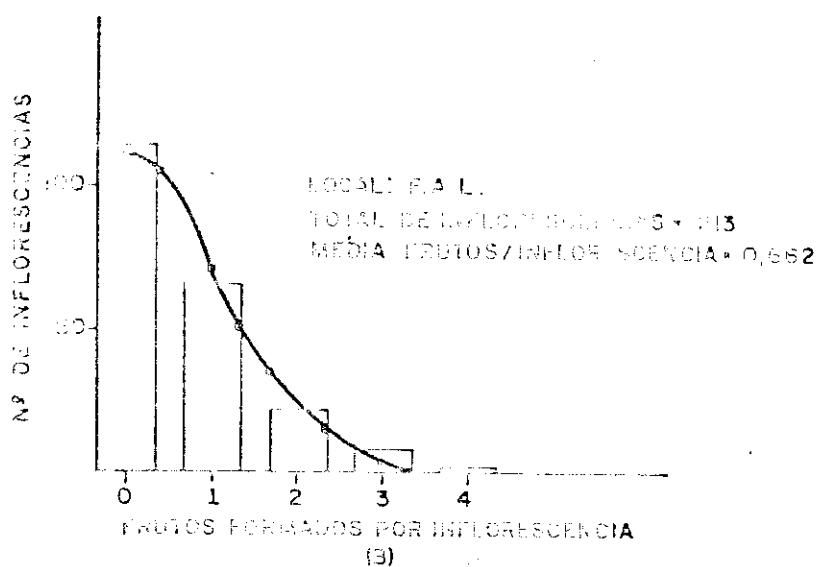
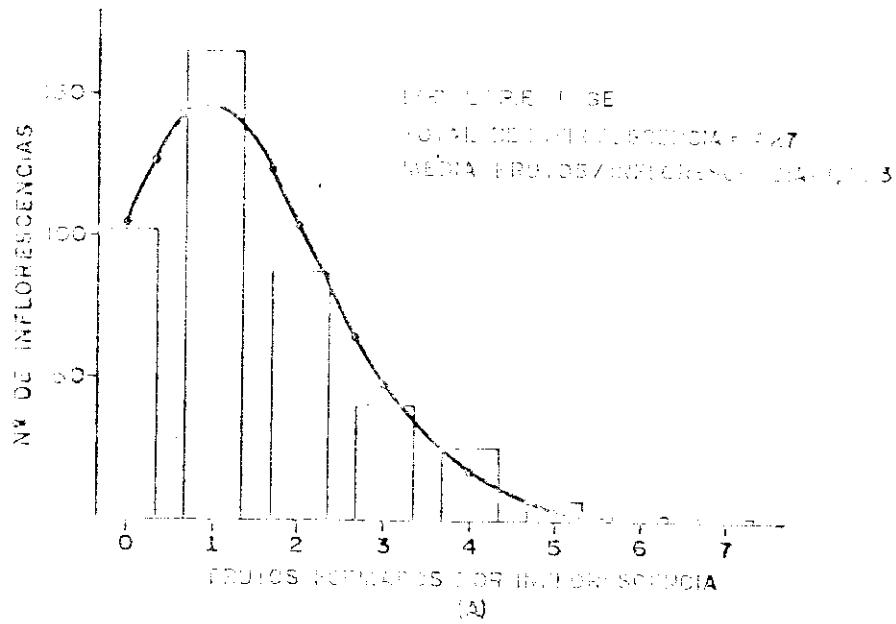


Figura 19 - Histograma de freqüência do número de frutos de *C. brasiliensis* formados por cada inflorescência. A curva representa a distribuição esperada caso o nº de frutos por inflorescência obedecesse a uma distribuição binomial. (A) Para árvores da RECOR; (B) Para árvores da HAL.

próximo do tabelado a este nível de significância ($\chi^2_{0,05} = 11,1$). Aceita-se, portanto, para as duas áreas, que o número de frutos por inflorescência constitui uma variável aleatória independente.

Nos frutos de C. brasiliense desenvolvem-se de uma a quatro sementes, sendo os frutos com uma semente os mais abundantes e os de quatro sementes os mais raros, conforme representado na figura 20. Os frutos com uma semente são responsáveis pela maior parte das sementes produzidas na área de estudo.

O gráfico relacionando o número de flores com o número de frutos formados em 74 árvores na FAL está representado na figura 21a. A equação de regressão obtida indica que a produção média de frutos por flor foi de 3%, variando este valor, nas árvores da população estudada, entre 0 e 12%. Não se encontrou correlação significativa entre o número de flores e a proporção de frutos (nº de frutos/nº de flores) formados por árvore ($r = 0,091$), conforme indica o gráfico da figura 21b.

Nas inflorescências selecionadas para se medir a taxa natural de aborto de frutos, cerca de 96% dos ovários não se desenvolveram até o estágio de frutos maduros, sendo abortados pouco tempo após a abcisão da corola ou quando ainda em desenvolvimento (figura 22). Os frutos que permanecem na planta após 70 dias de abertura das flores normalmente completam seu amadurecimento, exceto em casos em que hajam traumatismos causados por agentes bióticos ou abióticos.

IV.8. Consumidores dos Frutos

As espécies de mamíferos e aves observadas alimentando-se dos frutos de piqui no campo, cu que foram capturadas em armadilhas tendo o fruto como isca, estão relacionadas na tabela 5. O "status" de cada espécie animal, do ponto de vista da planta, foi atribuído de acordo com suas interações com os frutos e as sementes, baseando-se nas observações do comportamento alimentar. Considerou-se como "predador do fruto" o animal que danifica frutos ainda verdes eliminando a possibilidade destes chegarem até a maturação. Como "predador de sementes" considerou-se a espécie que danifica a semente eliminando a possibilidade destas germinarem. "Co-

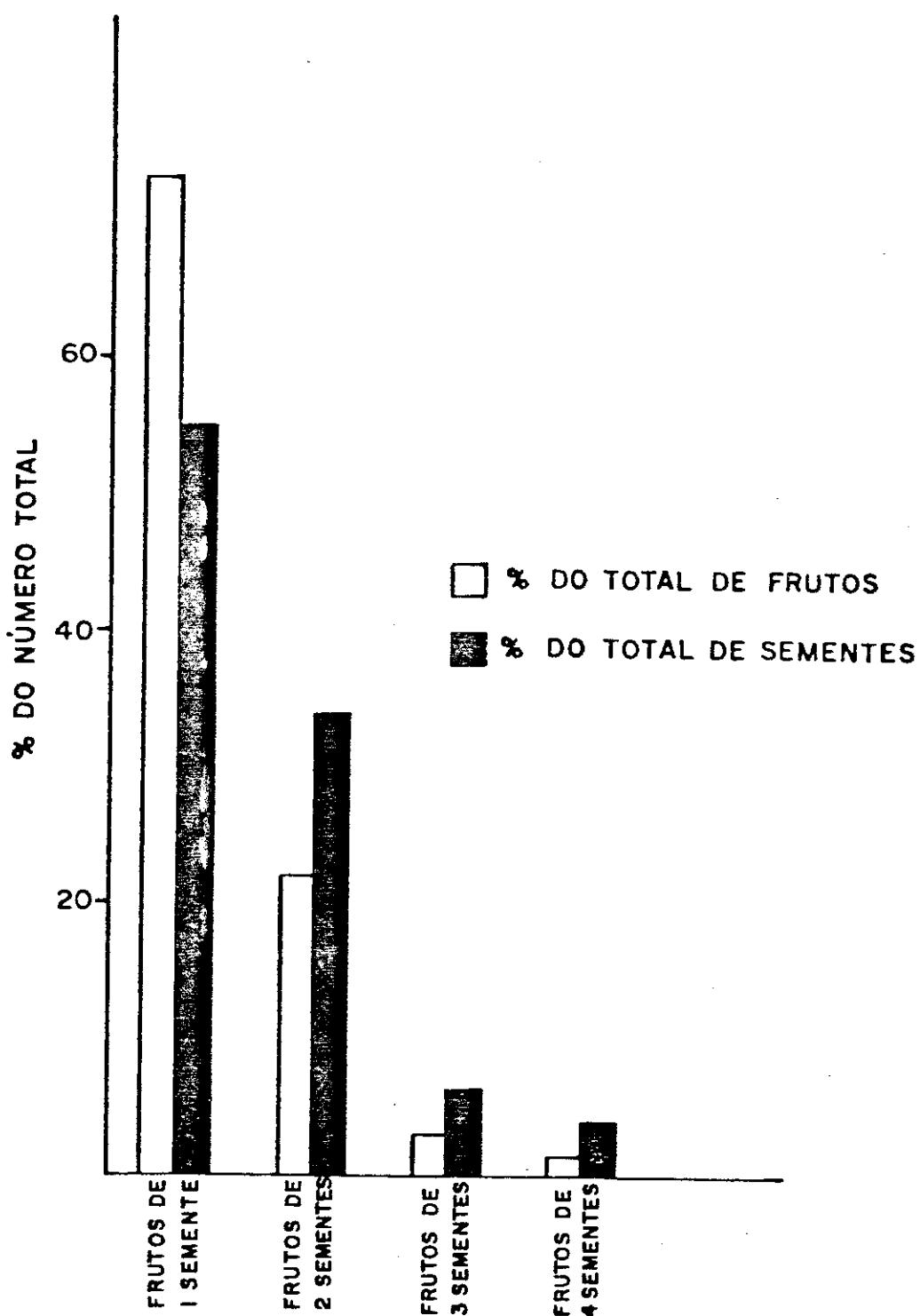


Figura 20 - Histograma da porcentagem de frutos de *C. brasiliense* com "n" sementes ($n = 1, 2, 3$ ou 4) e da porcentagem de sementes produzidas por cada tipo de fruto.

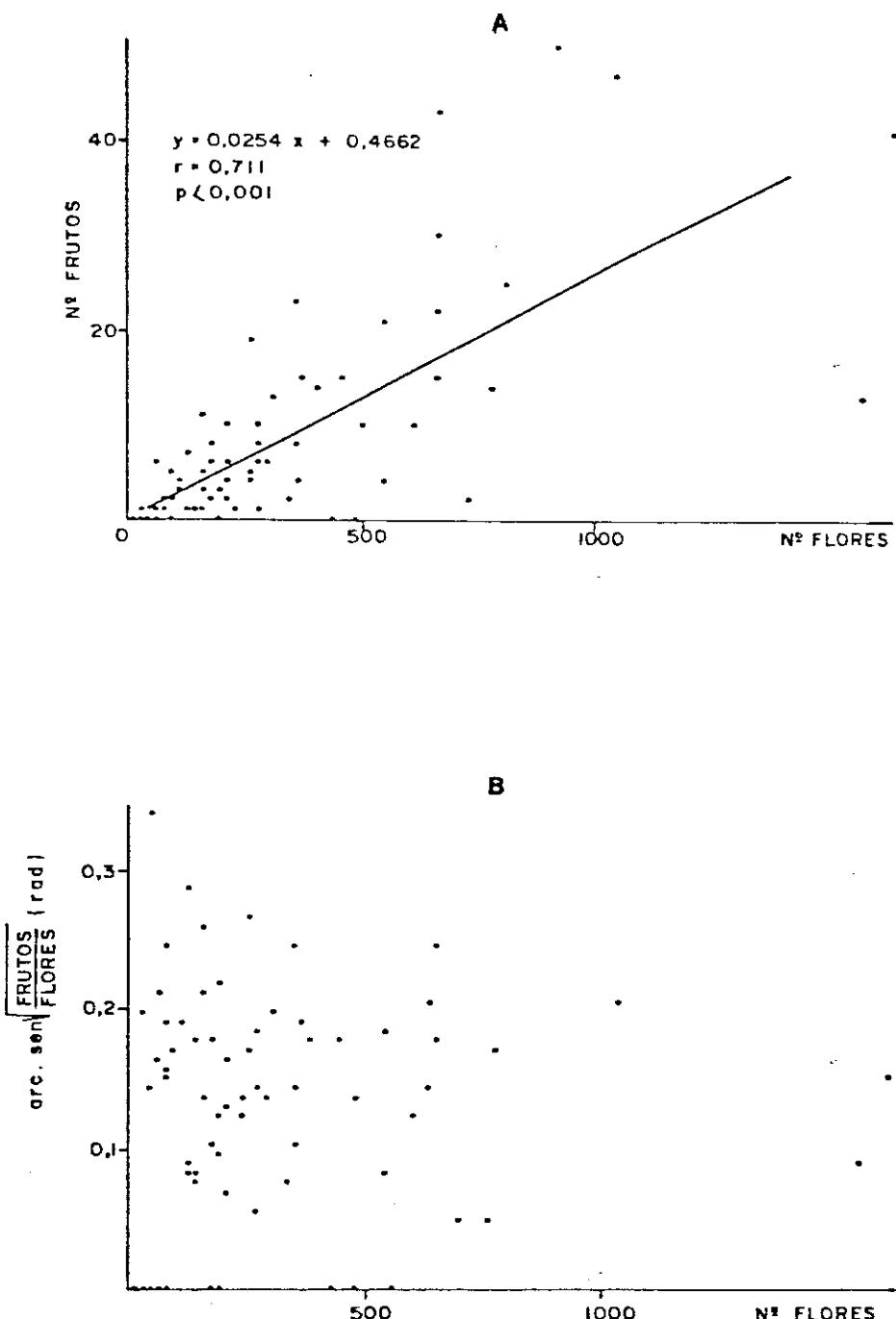


Figura 21 (A) - Regressão linear entre o número de flores e o número de frutos produzidos por 74 árvores de C. brasiliense na FAL.

(B) - Diagrama de dispersão entre o número de flores e a proporção de frutos formados em 74 árvores de C. brasiliense na FAL.

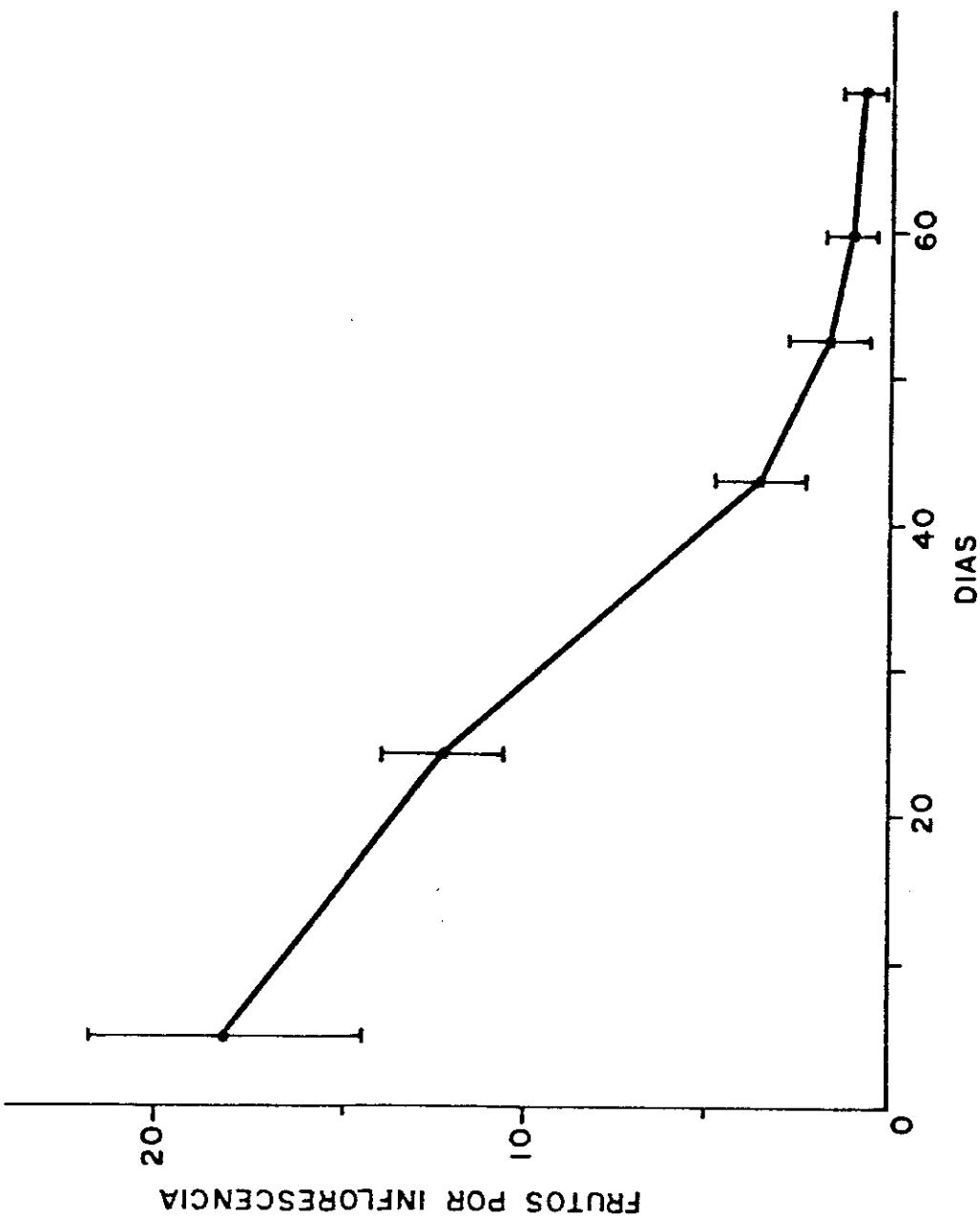


Figura 22 - Número de frutos de *C. brasiliense* por inflorescência em função do tempo. Cada ponto representa a média para dez árvores, do número médio de frutos por inflorescência por árvore. Cada linha vertical representa um desvio padrão. Número de inflorescências monitoradas = 178.

TABELA 5 - Animais capturados em armadilhas tendo frutos de piqui como isca ou observados alimentando-se dos frutos em áreas de cerrado do Distrito Federal

Espécies	Ordem	Peso aproximado do adulto	Capturas por armadilha "Shermann" "Young" "Tomahawk"	Total de Capturas	Habaria de Atividade	Predador do Fruto	Predador de Semente	Conensal	Dispersor Sincocoria	Dispersor Endozoo	Ria
Mamíferos:											
<i>Didelphis albiventris</i>	Marsupialia	1500g	-	2	8	10	N		x		
<i>Zygodontomys lasiurus</i>	Rodentia	35g	10	4	-	14	N		x		
<i>Calomys callosus</i>	Rodentia	15g	3	-	-	3	N		x		
<i>Oryzomys subflavus</i>	Rodentia	90g	1	1	3	5	N		x		
<i>Dasyprocta</i> sp.	Rodentia	4000g	-	-	5	5	D	x (?)	x	x (?)	x
<i>Nasua nasua</i>	Carnívora	30000g	-	-	1	1	D				
Aves:											
<i>Rhea americana</i>	Rheiforme	-	-	-	-	-	D		x		
<i>Ara ararauna</i>	Psittaciforme	1600g	-	-	-	-	D	x	x		
<i>Amazona aestiva</i>	Psittaciforme	600g	-	-	-	-	D	x	x		
<i>Querocorax cristatellus</i>	Passeriforme	230g	-	1	3	4	D		x		
<i>Neothraupis fasciata</i>	Passeriforme	25g	-	3	-	3	D	x	x		
<i>Elaenia</i> sp.	Passeriforme	18g	-	1	-	1	D	x	x		

N = atividade noturna

D = atividade diurna

"mensais" foram considerados os animais que se alimentaram da polpa do putâmen sem danificar as sementes e que normalmente não as transportam. "Dispersores por Sinzoocoria" são os animais que transportam ativamente as sementes, sem ingeri-las, para fora da área da copa da árvore-mãe. "Dispersores por endozooocoria" são os animais que ingerem as sementes e normalmente as evacuam, intactas, distante do local de onde se alimentaram.

O comportamento alimentar observado para cada espécie de mamíferos e de aves nos frutos é descrito nos itens a seguir:

IV.8.1. Mamíferos

O gambá, Didelphis albiventris, foi o único marsupial capturado em armadilhas e observado alimentando-se dos frutos do piqui. Manipula o putâmen com as patas dianteiras enquanto come a polpa, evitando, assim, a camada de espinhos do endocarpo. Nas ocasiões em que esta espécie foi observada no campo alimentando-se dos frutos (duas noites) os indivíduos forrageavam solitariamente e não deslocavam o putâmen para fora da área projetada pela copa da árvore-mãe.

Oryzomys subflavus não foi observado diretamente no campo utilizando-se dos frutos. Os animais capturados e mantidos em cativeiro se alimentam normalmente da polpa, paralisando sua atividade alimentar quando alcançam a camada de espinhos.

A cotia (Dasyprocta sp.) tem capacidade de manipular o putâmen com as patas dianteiras o que aumenta sua eficiência na exploração da polpa (figura 23). Após roer toda a polpa, a cotia normalmente transporta o putâmen até uma distância que varia entre 8 e 40 metros, abre um pequeno buraco no solo e o enterra, cobrindo novamente o buraco com terra e folhas (total de 15 observações). As observações foram feitas apenas na RBAE. Não foi avaliada a capacidade da cotia para reencontrar os putâmens enterrados.

O comportamento alimentar do quati (Nasua nasua) assemelha-se ao observado em D. albiventris. O animal apóia o putâmen no solo, segurando-o com as patas dianteiras, enquanto tenta roer a polpa. Apresenta, no entanto, baixa eficiência na exploração da

parte comestível do putâmen. Esta espécie foi observada somente durante o dia, forrageando em grupo na área da RBAE. Durante o período em que se alimentam de piqui, permanecem abaixo das árvores sem praticamente deslocarem os frutos. Foram observados somente na RBAE.

Zygodontomys lasiurus (= Bolomys lasiurus) e Calomys calosus não foram observados diretamente no campo, tendo sido capturados indivíduos em armadilhas com iscas de piqui. Entretanto, pode-se considerar que suas pequenas dimensões não permitem que exerçam influência na dispersão dos putâmens.

Nenhum quiróptero foi capturado nas ratoeiras presas nas copas das árvores contendo putâmens como isca. Durante os períodos de observação não se registraram visitas de quirópteros aos frutos de C. brasiliense.

IV.8.2. Aves

A observação do comportamento alimentar de três emas (Rhea americana) da RBAE revelou que estes animais sempre se alimentam dos putâmens de piqui quando encontram frutos no solo. Frutos maduros, caídos ou colocados no chão abaixo de árvores de C. brasiliense eram, quando descobertos pelas emas, abertos por meio de fortes bicadas e os putâmens engolidos. Estes, normalmente, após 15 a 25 horas, eram eliminados nas fezes completamente escarrificados (figura 25). A polpa do putâmen é completamente digerida, enquanto que os espinhos e parte do endocarpo lenhoso são mecanicamente retirados durante a passagem pelo trato digestivo do animal, ficando, no entanto, o tegumento da semente intacto.

As observações de campo indicaram que a gralha-de-tope-te (Cyanocorax cristatellus) normalmente pega com o bico putâmens que estejam no chão, voando, logo após, até uma árvore próxima, de 10 a 25 metros de distância (total de 12 observações). Segurando o putâmen com um dos pés e usando um galho como suporte de apoio, a gralha disfere fortes bicadas tangentes à superfície do putâmen, retirando, a cada bicada, parte da polpa oleosa, sem no entanto alcançar a camada de espinhos ou partir o endocarpo lenhoso (figura 24). O fato desta espécie ter sido capturada quatro vezes em armadilhas



Figura 23 - Dasyprocta sp. alimentando-se da polpa do putâmen de C. brasiliense na RBAE. Os frutos foram aglomerados no solo para atrair o animal.



Figura 24 - Cyanocorax cristatellus alimentando-se da polpa do putâmen de C. brasiliense sobre Vochysia thyrsoidea na FAL.

colocadas no solo indica também que é comum a descida desta ave ao chão em busca de putâmens caídos. Este comportamento alimentar da gralha foi observado nas três áreas de estudo.

A arara canindé (*Ara ararauna*) foi observada forrageando em grupos de três a cinco indivíduos em piquizeiros muito frutificados na RBAE em janeiro de 1985. O comportamento alimentar consiste em partir com o bico o endocarpo lenhoso, alimentando-se do embrião. As marcas deixadas nos frutos pelas araras apresentam padrões bem característicos (figura 26). Não se registraram indícios de que as araras possam efetuar transporte dos frutos ou dos putâmens.

Ao contrário da arara, os papagaios (*Amazona aestiva*) não partem o endocarpo lenhoso durante a alimentação. Alimentam-se unicamente da camada oleosa que reveste o putâmen, a qual atingem retirando o mesocarpo externo com o bico. Nesta atividade devoram vários frutos, inclusive frutos verdes, deixando marcas características na superfície destes.

As demais aves capturadas nas armadilhas (*N. fasciata* e *Elaenia sp.*) não têm importância para a reprodução de *C. brasiliense*, basicamente devido aos seus pesos e dimensões muito pequenos em relação aos putâmens.

IV.9. Predação de Sementes

Larvas de lepidópteros do gênero *Synanthesdon* (família Sesiidae) desenvolvem-se dentro dos putâmens de *C. brasiliense*, alimentando-se das reservas nutritivas do embrião. Quando os frutos se aproximam da maturação, ainda presos às árvores, é comum observar-se na epiderme orifícios em forma de pequenas erupções deixados pela saída do lepidóptero. A saída das larvas do putâmen ocorre através de um orifício feito no hilo. As sementes predadas se apresentam ocas quando da maturação dos frutos. Alguns frutos maduros caídos ao chão ainda apresentam larvas de *Synanthesdon* dentro dos putâmens.

Em 96 putâmens abertos na FAL, em janeiro de 1985, treze se apresentavam predados por larvas de *Synanthesdon*.

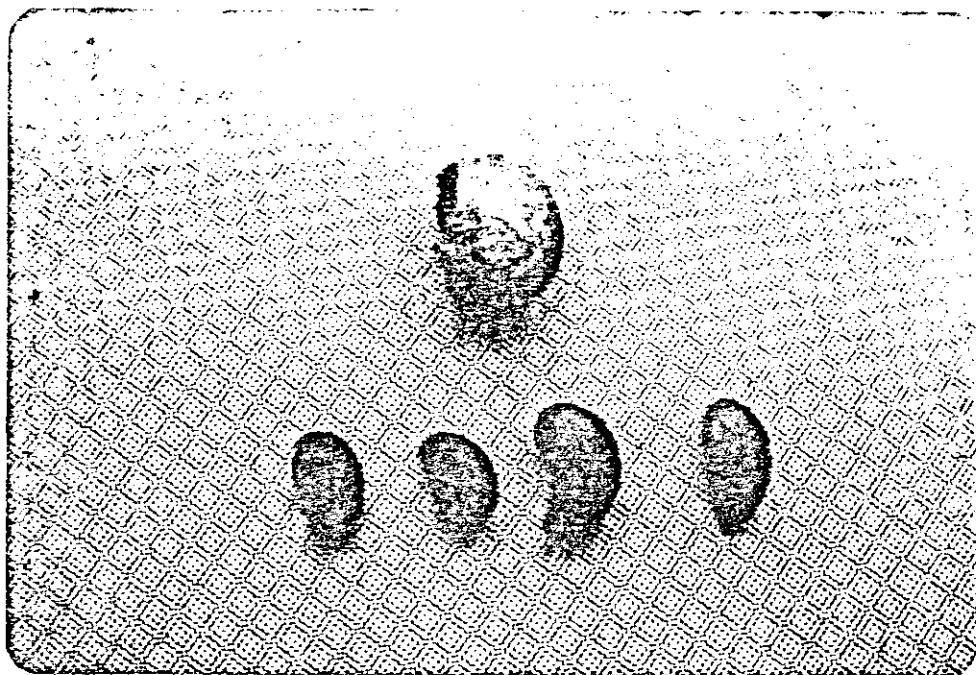


Figura 25 - Comparação entre um putâmen maduro de *C. brasiliense* e quatro putâmens escharificados decorrentes da passagem pelo trato digestivo de *Rhea americana*.

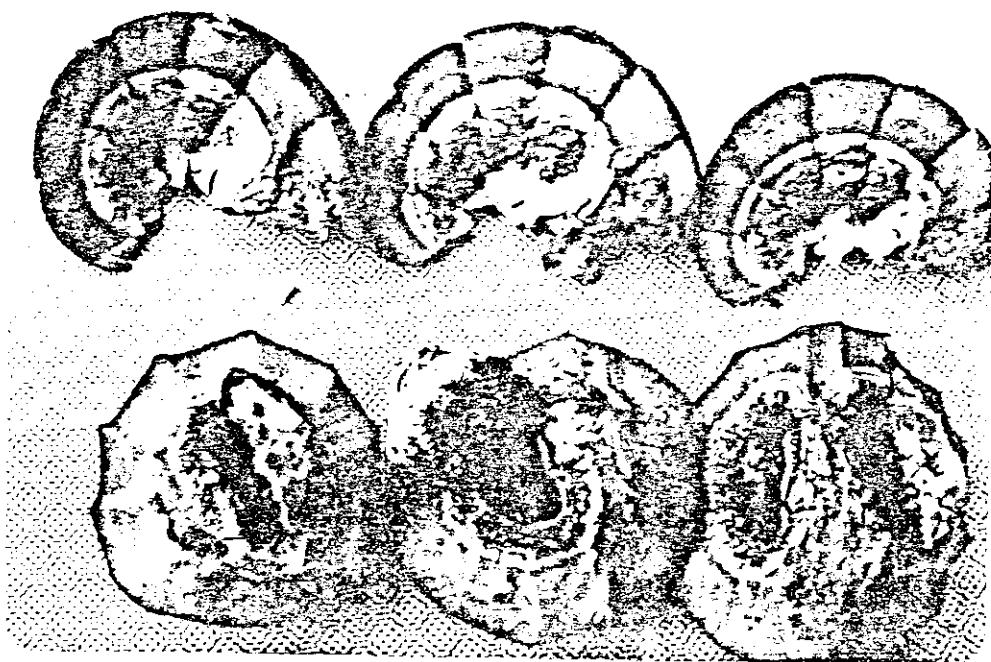


Figura 26 - Aspecto de frutos de *C. brasiliense* predados por *Ara ararauna*. Notar o endocarpo lenhoso partido.

Duas larvas que, em placa de petri, alcançaram o estágio adulto, foram depositadas na coleção de lepidópteros do Dr. Victor Becker com o nº 48.856.

V. DISCUSSÃO

V.1. Comportamento Fenológico

O pioneiro e clássico trabalho de Warming (1892) em Lagoa Santa (MG) continua sendo a mais sistemática e detalhada descrição do comportamento fenológico de uma comunidade de plantas do cerrado em função da sazonalidade. Warming registra que em C. brasiliense a foliação ocorre antes da chegada das primeiras chuvas, que a floração é de primavera (agosto a outubro), que os frutos necessitam de três a quatro meses para completar seu desenvolvimento e que a maturação ocorre em janeiro e fevereiro. Para Warming, C. brasiliense pode ser uma planta de dupla foliação, uma vez que em alguns indivíduos ocorre uma segunda foliação em janeiro, além da primeira que ocorre normalmente em agosto e setembro. As observações fenológicas de C. brasiliense feitas no Distrito Federal durante o presente estudo coincidem com as de Warming para Lagoa Santa. A foliação de janeiro por ele registrada é similar à observada no Distrito Federal e municípios próximos em Goiás e Minas Gerais, no verão de 1983/84, que resultou na floração prematura observada em março e abril de 1984.

Os eventos fenológicos de C. brasiliense, exceto o desenvolvimento e a maturação dos frutos, ocorrem normalmente durante a estação seca. Este padrão fenológico é, de modo geral, comum a várias outras espécies arbóreas na vegetação de cerrado que antes da chegada das primeiras chuvas já iniciaram a renovação de suas folhagens (Warming, 1892). Nos llanos venezuelanos, Monasterio & Sarmiento (1976) enquadram todas as espécies arbóreas como tendo este padrão geral em sua fenologia. A progressiva queda de folhas e a consequente diminuição da área foliar durante a seca, segundo Monasterio & Sarmiento (op. cit.), favoreceria um melhor balanceamento hídrico neste período em que a taxa fotossintética é diminuída pela dificuldade de se obter água. O investimento energético no crescimento de gemas e renovação das folhas antes do início da estação chuvosa pode representar uma vantagem adaptativa para ambientes em que haja certa previsibilidade para a época de início das chuvas. Dessa forma, o sistema de assimilação funcionará durante todo o período chuvoso, quando a disponibilidade de água não representa um fator limitante da taxa fotossintética.

ca ou das funções metabólicas. Esta estratégia só é possível às espécies com sistema radicular profundo que, mesmo ao final do período seco, têm acesso a camadas do solo em que exista alguma disponibilidade de água.

O padrão fenológico de árvores de savana proposto por Monasterio & Sarmiento (op. cit.) parte da premissa de que existem restrições hídricas de importância durante a estação seca, o que acarreta a diminuição da área foliar a fim de se equilibrar o balanço hídrico na planta. Caso se aceite a hipótese de que não ocorram déficits hídricos relevantes para árvores do cerrado durante o período seco, conforme proposto por Ferri & Coutinho (1958) e Ferri (1980), o comportamento fenológico de C. brasiliense, bem como de diversas outras árvores do cerrado, não poderá ser interpretado da forma supracitada. A fenologia de floração e de frutificação será mais detalhadamente abordada nas seções V.2 e V.6, respectivamente.

V.2. Floração

V.2.1 Estratégia de floração

Dois aspectos de importância na estratégia de floração são o período de tempo em que há flores disponíveis e a quantidade de flores oferecidas por indivíduo por unidade de tempo. Estes fatores condicionam a forma de forrageamento dos visitantes, uma vez que o movimento entre flores e entre plantas é uma função do balanço entre a demanda energética do visitante com a recompensa energética obtida nas flores (Heinrich, 1975). O padrão de floração observado em C. brasiliense localiza-se em um ponto intermediário do espectro fenológico cujos extremos são a floração explosiva ("big-bang") e o estado de equilíbrio ("steady state"). Este tipo de estratégia de floração, especificamente denominado "cornucópia" por Gentry (1974), caracteriza-se pela produção de grande número de flores durante várias semanas, o que atrai uma variedade de visitantes, tanto polinizadores potenciais como ladrões de néctar ou de pólen. O período de floração de C. brasiliense se estende por cerca de dois meses, enquanto que o tempo de floração indivi-

dual, para árvores medianamente floridas, varia entre duas e cinco semanas. Este período poderia permitir que visitantes de flores em linhas de captura ("trap-line", Janzen, 1971a) incluissem estas árvores em suas rotas diárias, uma vez que a constância na disponibilidade do recurso alimentar é um aspecto importante nessa estratégia de forrageamento (Fleming, 1982).

O número de flores produzidas por indivíduo por noite é extremamente variável, tornando-se difícil correlacionar este fator com alguma forma de forrageamento teoricamente esperado. Na população da FAL, onde a maior contribuição para a floração total foi dada por indivíduos com menos de 60 inflorescências, observaram-se somente quirópteros forrageando solitariamente ou em pequenos grupos (dois a quatro indivíduos), enquanto que na RBAE foram observados grandes grupos forrageando em árvores muito floridas.

Em ambientes sazonais, os frutos dispersos por vertebrados tendem a ser produzidos durante o período chuvoso (Howe & Smallwood, 1982). O final da estação seca, período de floração de C. brasiliense na região, caracteriza-se como um período de es cassez de frutos zoocárpicos no cerrado (observação pessoal para o Distrito Federal, Gottsberger & Silberbauer-Gottsberger, 1983, para cerrados de Botucatu-SP). A oferta de néctar durante este período possibilita uma maior utilização de morcegos frugívoros oportunistas como recurso polinizador (o caso de V. lineatus e C. perspicillata no presente estudo), uma vez que o recurso fruto é raro no período. Heithaus et al. (1975) ressaltaram que a maior parte das plantas quiropterófilas, em mata decidua na Costa Rica, floresce na estação seca, enquanto que frutos dispersos por morcegos são principalmente oferecidos no período chuvoso. A mesma tendência foi observada por Bonaccorso (1979) para Barro Colorado, no Panamá.

A competição interespecífica por polinizadores é considerada como um fator que determina as diferenças no período de floração de plantas simpátricas que se utilizem dos mesmos agentes de polinização (Heithaus, 1974; Stiles, 1977, 1978). No entanto, Poole & Rathcke (1979) sugerem que as diferenças nos picos de floração e as sobreposições observadas por Stiles (1977) podem

ser justificadas pelo acaso, não havendo indícios de que a competição por polinizadores tenha influência nos períodos de floração observados. Outros autores também consideram que a competição pelo recurso polinizador não exerce papel preponderante sobre o período de floração em plantas simpátricas (ver revisão sobre o assunto em Waser, 1983). Para plantas quiropterófilas, poucas informações existem sobre o papel da competição interespecífica por morcegos como força reguladora do período de floração. As plantas visitadas por morcegos, registradas por Heithaus et. al. (1975) na Costa Rica, sobrepõem seus períodos de floração especialmente na estação seca, enquanto que as espécies de quirópteros visitantes possuem alta proporção de carga de pólen mista neste período. No entanto, observaram Heithaus et. al. (op. cit.) que a sobreposição existente entre períodos de floração de plantas quiropterófilas na estação seca é significativamente menor do que a observada entre plantas dispersas por morcegos durante o período chuvoso, o que é interpretado como uma maior tendência à participação temporal do recurso morcego quando utilizado como agente polinizador. Howell (1977) trabalhando também na Costa Rica observou que plantas quiropterófilas que florescem na estação seca partilham os polinizadores depositando e recebendo pólen em diferentes partes do corpo ou oferecendo recursos alimentares (pólen e néctar) em diferentes períodos da noite.

Além de C. brasiliense, outras árvores e arbustos comuns na vegetação de cerrado (sentido restrito) na área do Distrito Federal apresentam adaptações para polinização por morcegos (Gribel et. al., 1985). Os períodos de floração observados em 1984 e 1985, para cinco espécies de plantas quiropterófilas da região, estão representados na figura 27. Apesar da ocorrência de alguma sobreposição do período normal de floração de C. brasiliense em 1984 com Pseudobombax longiflorum, Lafoensia pacari e Bauhinia rufa, observa-se que, durante o período central de floração em 1984 e durante toda a floração de 1985, C. brasiliense era a única planta quiropterófila florida nos cerrados da região. A competição por polinizadores, portanto, parece não ocorrer com freqüência durante a maior parte do período de floração do piquizeiro. A captura de dois indivíduos de G. soricina com carga mista de pólen de C. bra-

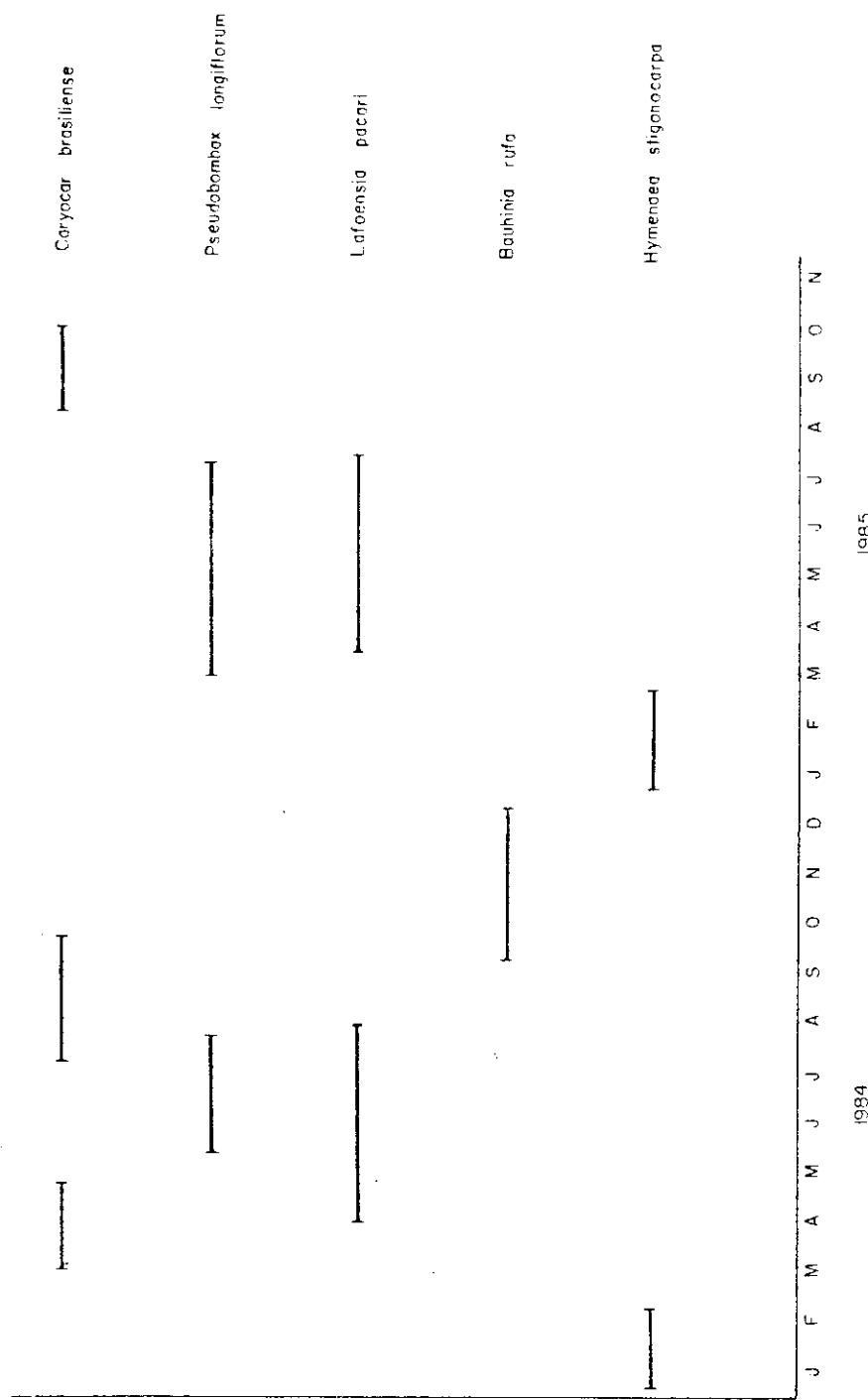


Figura 27 - Períodos de floração de cinco espécies de plantas quirópterofilas na região do Distrito Federal.

siliense e L. pacari durante a floração prematura de 1984 é justificada pela sobreposição existente na floração destas duas espécies no período. No entanto, informações mais detalhadas sobre as visitas de morcegos às flores na região, bem como sobre a composição e localização da carga de pólen no corpo dos animais são necessárias para se compreender a importância da competição por polinizadores no padrão de floração observado nas espécies quiroptérfilas de cerrado no Distrito Federal.

V.2.2. A floração prematura de 1984

Não existem informações seguras sobre quais estímulos ambientais possam justificar respostas fenológicas em plantas sob condições naturais, especialmente no cerrado. Assim, torna-se difícil conjecturar sobre qual fator climático ocorrido na estação chuvosa de 1983/84 possa ter sido responsável pela floração prematura de 1984 que, por sua intensidade, foi um fenômeno regional atípico (Dr. E.P. Heringer, comunicação pessoal). Esta dificuldade de se compreender as respostas fenológicas de plantas em condições naturais deve-se, entre outras causas, ao fato dos fatores climáticos nunca variarem isoladamente.

Observando-se o diagrama climático para o período de estudo verifica-se, aparentemente, uma variação normal da pluviosidade e da temperatura durante a estação chuvosa de 1983/84. Definindo-se, para a região, dia seco como aquele em que ocorre menos que 5mm de chuva (Wolf, 1977), houve 96 dias secos no período compreendido entre novembro/83 e março/84 (63,6% dos dias do período), não havendo diferença significativa ($\chi^2 = 0,073$, lg.l., $p > 0,7$) em relação à média de dias secos ocorridos nestes meses nos últimos 42 anos (62,5% dos dias, segundo Wolf, 1977). O maior veranico do período foi de treze dias (entre 10/01/84 e 21/01/84), sendo que a possibilidade de ocorrência de veranicos desta extensão ou mais longos em um ano é relativamente alta (57,2%), segundo Wolf (1977). Ou seja, do ponto de vista do número de dias sem chuvas e da duração do maior veranico, a estação chuvosa de 1983/84 foi normal.

Os resumos climáticos para a região indicam que o número de horas de insolação registrado para o período em discussão foi de: nov/83 = 100,35; dez/83 = 95,05; jan/84 = 211,10; fev/84 = 245,10 e março/84 = 172,20. Observa-se que a insolação em ja-

neiro e, especialmente, em fevereiro, foi mais alta do que a média regional para estes meses (janeiro = 168,4 e fevereiro = 133,5 horas, segundo Universidade Federal do Paraná, 1972). O número de horas de insolação ocorrido em jan/84 e fev/84 são similares aos que ocorrem durante os meses da estação seca que antecedem o período de floração normal de C. brasiliense (maio = 235,7, junho = 218,5 e julho = 264,3, Universidade Federal do Paraná, 1972). Apesar do empirismo da análise, os dados dão indícios de que certo percentual de indivíduos de C. brasiliense altera suas fenofases normais, produzindo flores e frutos prematuramente, quando expostos a períodos de radiação direta maiores do que os típicos (ou aos fatores ambientais que variam juntamente com o aumento do período de insolação) na estação chuvosa. Tratando-se de planta cujos frutos são utilizados para alimentação humana e com potencial econômico como produtora de óleo (National Academy of Sciences, 1975), a existência de indivíduos, nas populações naturais, com capacidade de frutificarem duas vezes ao ano representa uma possibilidade promissora em futuros trabalhos de domestificação da espécie e melhoramento genético.

V.3 Biologia Floral

Pelo conjunto de caracteres florais que apresenta, C. brasiliense enquadra-se, quanto à polinização, na síndrome de quiropterofilia (conforme indica a tabela 6).

A polinização por morcegos é um fenômeno exclusivamente observado nas regiões tropicais e, provavelmente, é a forma de polinização de origem mais recente na história evolutiva das angiospermas (Baker, 1973; Heithaus, 1982). As plantas que se utilizam de morcegos como agentes de polinização apresentam um conjunto de atributos relativamente bem definidos, conhecidos como síndrome de quiropterofilia (van der Pijl, 1961; Baker, 1961; Faegri & van der Pijl, 1979).

As características da síndrome de quiropterofilia estão estreitamente relacionadas com aspectos do comportamento, fisiologia e morfologia dos morcegos. Plantas quiropterófilas são geralmente árvores ou arbustos, podendo ocorrer também epífitas (Voss

TABELA 6 - Quadro comparativo das características da síndrome de quiropterofilia e das características observadas em Caryocar brasiliense

Síndrome de Quiropterofilia (*)	<u>Caryocar brasiliense</u>
1. Arvores, arbustos, trepadeiras ou epífitas,	1. Porte arbóreo
nunca ervas	
2. Flores com posição destacada em relação à folhagem: inflorescências terminais, caulinifloria, flagelífloria	2. Inflorescências terminais localizadas acima da folhagem
3. Antese noturna ou crepuscular	3. Antese noturna
4. Flores frequentemente funcionais apenas uma noite	4. Flores funcionais por uma noite
5. Flores com cores pálidas, geralmente flores brancas ou esverdeadas	5. Flores branco-creme
6. Forte odor durante a noite, cheiro de material fermentado	6. Forte odor à noite. Odor ligeiramente enjoativo
7. Produção de abundante quantidade de néctar	7. Volume de néctar por flor variando entre 2000-2.800 μl (média de 943 μl aproximadamente)
8. Abundante quantidade de pólen produzido por grandes ou muitas anteras.	8. Grande quantidade de pólen produzido em 350-500 anteras/flor.

(*) Modificado de Faegri & van der Pijl (1979).

et al., 1980) e trepadeiras (Baker, 1970; Sazima & Sazima, 1978), mas nunca ocorrendo ervas. As flores sempre se apresentam em posição destacada em relação à folhagem, normalmente em inflorescências terminais acima da superfície da copa, dispostas nos caules e ramos principais (caulifloria) ou penduradas em pedúnculos (fla-feliflaria). A ântese é noturna ou crepuscular, no que se assemelha à síndrome de esfingotilia (Vogel, 1958; Faegri e van der Pijl, 1979). As flores polinizadas por morcegos normalmente apresentam coloração pálida, geralmente esbranquiçadas ou esverdeadas, sendo esta característica relacionada com a possível visão acromática dos quirópteros. O cheiro exalado normalmente é forte, freqüentemente enjoativo ou desagradável, o que parece ter importância para localização da planta a grandes distâncias. A produção de néctar é intensa para satisfazer a demanda energética dos quirópteros durante a atividade de vôo. O pólen também é abundante, produzido por muitas ou por grandes anteras, característica necessária para depositar quantidade de pólen suficiente na superfície relativamente grande do corpo do polinizador (van der Pijl, 1961; Faegri e van der Pijl, 1979).

Dentre os dois padrões morfológicos gerais reconhecidos para plantas quiropterófilas (Baker, 1961; Baker, 1973), as flores de C. brasiliense enquadram-se no tipo "escova" ou "pincel". Estas flores quiropterófilas caracterizam-se pelo grande número de estames que possuem, dispostos de tal forma que se assemelham a um "pincel" ou "bola-de-estames". Uma variação neste tipo ocorre quando grande número de pequenas flores se agrupam em inflorescências e os estames das diversas flores formam o "pincel", ou seja, a unidade de visitação é, ao invés da flor individual, a própria inflorescência. O exemplo clássico deste caso ocorre em Parkia (Baker & Harris, 1957; Hopkins, 1984). O segundo padrão morfológico reconhecido para plantas quiropterófilas, comum em Bignoniaceas, é o tipo "campanulado", que ocorre em flores cujas corolas gamopétalas produzem uma forma geral da flor semelhante a uma campânula de sino. Estes dois padrões morfológicos, no entanto, não devem ser rigidamente considerados, pois além de ocorrerem formas intermediárias como em Lafoensia (Vogel, 1969; Sazima & Sazima, 1975), existem também flores quiropterófilas cujas morfologias não se enquadram perfeitamente em qualquer dos dois padrões estabelecidos, como é o caso de algumas espécies de Bauhinia (Heithaus

et al., 1974; Ramirez et al., 1984).

A corola aberta em forma de "prato", como ocorre em C. brasiliense, permite o livre acesso ao néctar de diversos visitantes, muitos dos quais sem importância na polinização. A visita de morcegos frugívoros sem língua especializada e com focinho curto e largo é facilitada quando o néctar é depositado em câmaras amplas (Sazima & Sazima, 1975). Corolas abertas e câmaras nectaríferas largas podem representar uma vantagem adaptativa para plantas quiropterófilas que floresçam em períodos de escassez de frutos, pela possibilidade de utilização de morcegos frugívoros não especializados como vetores de pólen.

O livre acesso ao néctar de C. brasiliense atrai vários esfingídeos, alguns dos quais possuem também alguma importância na polinização. As visitas de esfingídeos em flores quiropterófilas são freqüentemente registradas (Harris & Baker, 1958; Baker, 1961; Baker, 1970; Lack, 1978; Sazima & Sazima, 1978; Voss et al., 1980), enquanto que o inverso não é verdadeiro para plantas tipicamente esfingófilas. A forma tubulosa das flores esfingófilas permite que probóscides de esfingídeos penetrem e alcancem o néctar, não ocorrendo situação semelhante em relação às línguas dos morcegos (Silva, 1983), mesmo considerando as línguas especializadas dos glossofagíneos.

A coloração geral branca-creme da flor de C. brasiliense é dada principalmente pelos estames e pela parte interna das pétalas. Morcegos filostomídeos possuem olhos bem desenvolvidos e, provavelmente, visão acromática, servindo a coloração pálida das flores para orientação a curta distância (Faegri & van der Pijl, 1979; Humphrey & Bonaccorso, 1979). No entanto, tanto esfingídeos quanto quirópteros são registrados visitando flores de coloração diferentes das de suas síndromes (Baker, 1961; Lemke, 1984, 1985).

Os estames soldam-se na região basal formando um anel ao redor do ovário. O néctar, durante o período inicial de secreção, acumula-se no "recipiente" formado pela base soldada dos estames e estaminódios, ficando o ovário no interior desta câmara nectarífera. As centenas de filetes filamentosos posicionam as anteras a cerca de 40 a 50mm da região de acúmulo de néctar. O com-

primento total do crânio dos morcegos visitantes é menor do que esta distância (G. soricina 20mm, A. geoffroyi 25mm, P. discolor 29mm, C. perspicillata 22mm e V. lineatus 24mm, aproximadamente, segundo Willig, 1983), o que os obriga a introduzir toda a cabeça no feixe de estames para alcançar o néctar. Mesmo considerando-se o comprimento da língua dos glossofagíneos (para G. soricina $19,2 \pm 0,7$ mm, n = 6), torna-se ainda necessária a introdução da maior parte da cabeça no feixe de filetes e estiletes. Para morcegos com vôo adejado isso representa que a cabeça será a região predominante de deposição de pólen, enquanto que para morcegos que pou sam nas inflorescências o pólen acumula-se na cabeça, ventre e parte interna das asas. O uso de partes restritas do corpo dos polinizadores para deposição do pólen representa uma vantagem para plantas que se utilizam de animais de grande superfície externa, pois evita-se o desperdício de se efetuar a deposição em partes do corpo que não toquem nos estigmas durante a visita (Heithaus et al., 1974; Sazima & Sazima, 1978; Sazima et al., 1982; Heithaus, 1982).

Os estiletes filamentosos e flexíveis posicionam os estigmas ao redor do eixo longitudinal da flor, aproximadamente no mesmo nível das anteras. Devido a esta localização, os estigmas provavelmente tocam na face dos quirópteros durante as visitas, especialmente no focinho, na região próxima aos olhos e nas orelhas. A análise das fotografias feitas durante este estudo também indica que o depósito de pólen na superfície estigmática é feita, durante as visitas, especialmente através da cabeça dos quirópteros.

A ausência de hercogamia favorece a autopolinização em função da própria proximidade física dos elementos masculinos e femininos das flores (Faegri & van der Pijl, 1979). A pequena separação espacial entre anteras e estigmas nas flores de C. brasiliense caracteriza uma situação de hercogamia reduzida. A probabilidade de ocorrência de autopolinização, no entanto, é pequena devido à minúscula área receptora do estigma (cerca de $0,017\text{mm}^2$ por estigma), o que diminui as chances de que uma antera toque no estigma ou de que haja deposição de pólen através do movimento aleatório de

grãos no ar, provocado por ação dos ventos ou dos visitantes.

O processo de redução da área estigmática, no entanto, tem um limite, pois é necessário que esta seja ampla o bastante para acomodar um número suficiente de grãos de pólen que garantam a fertilização dos óvulos existentes (Cruden & Miller-Ward, 1981). Os diâmetros polar e equatorial dos grãos de pólen de C. brasiliense variam entre 50-87 μ e 40-79 μ , respectivamente, segundo Salgado-Labouriau (1973), ou entre 61,4-86,7 μ e 56,75,4 μ , respectivamente, segundo Barth (1966). Dessa forma, cada superfície estigmática pode receber, no máximo, entre 4 a 10 grãos de pólen. Nas flores de C. brasiliense, para cada óvulo existe uma superfície estigmática. Segundo Cruden (1977), são suficientes de dois a sete grãos de pólen por óvulo em um estigma para maximizar a produção de sementes, o que indica que a área receptora do estigma em C. brasiliense, apesar de muito reduzida, ainda é suficiente para comportar o número de grãos de pólen necessário para a fecundação dos óvulos.

O teste de Vogel indica que as pétalas de inserção mais interna são responsáveis pela maior superfície de liberação de odor. Essa adaptação faz com que o odor seja liberado logo após o início da separação das pétalas, fase em que os quirópteros executam os "vôos de reconhecimento". As demais partes florais coradas no teste provavelmente não estão envolvidas diretamente com a emissão de odor e sim com outras atividades secretoras, uma vez que o teste de Vogel cora as regiões das flores com citoplasma ativo. A base dos estaminódios é considerada por Prance & Freitas da Silva (1973) como a região responsável pela produção de néctar no gênero Caryocar, enquanto que os estigmas apresentam secreções que lhes umedecessem a superfície durante o período de receptividade.

Flores quiropterófilas possuem geralmente odor enjoativo ou desagradável ao olfato humano, semelhante a material orgânico em fermentação (van der Pijl, 1961; Faegri e van der Pijl, 1979). No entanto, odores diversos têm sido freqüentemente descritos para plantas quiropterófilas neotropicais (Baker, 1973, Sazima & Sazima, 1978, 1980; Voss et al., 1980). Em alguns casos, o odor

das plantas quiropterófilas assemelha-se ao cheiro dos próprios morcegos, o que, além do efeito atrativo, pode exercer alguma ação social nos grupos de forrageamento (Faegri & van der Pijl, 1979). O odor das flores de C. brasiliense assemelha-se, ligeiramente, ao cheiro de algumas espécies de morcegos capturados na região, especialmente de Sturnira lilium (observação pessoal), embora este quiróptero não tenha sido registrado visitando flores de piquizeiro na área de estudo.

Nas flores de C. brasiliense o néctar é produzido durante toda a noite, encerrando-se a produção durante ou pouco após o amanhecer. As quatro árvores estudadas apresentaram grandes diferenças individuais no volume médio de néctar produzido por flor enquanto que a variação no volume produzido por flores de uma mesma árvore foi menor. Observa-se que em todos os indivíduos a produção mantém-se a uma taxa constante até 9 a 12 horas depois do início da ântese. Após este período a produção diminui sensivelmente ou cessa. O volume total produzido por flor é relativamente maior do que o produzido por outras plantas quiropterófilas (Lack, 1978; Voss et al., 1980; Sazima et al., 1982; Ramirez et al., 1984; Lemke, 1985) e menor do que em outras (Heithaus et al., 1974; Faegri e van der Pijl, 1979).

O néctar de flores polinizadas por beija-flores, borboletas e morcegos normalmente apresenta baixa concentração de açúcares (Heinrich, 1975). A concentração de açúcares encontrada em flores de C. brasiliense é inferior à apresentada por Baker (1978) como média de cinco plantas quiropterófilas (13,4% vs. 17%, respectivamente). A oferta de néctar em soluções diluídas representa que há um limite máximo no total de energia que pode ser obtida por unidade de tempo pelos forrageadores (Heinrich & Raven, 1972; Heinrich, 1975). A manutenção de uma produção contínua de néctar pouco concentrado favorece a movimentação entre flores e entre plantas, uma vez que o volume acumulado em uma flor entre uma visita e outra provavelmente é insuficiente para satisfazer a demanda energética dos visitantes durante este período.

Como mostra a seqüência de eventos florais, as flores de C. brasiliense exteriorizam as anteras e liberam pólen antes de que os estigmas estejam expostos e receptivos, apre-

sentando, portanto, protandria. A liberação do pólen pulverulento continua após o início da fase receptiva do estigma, caracterizando uma situação de dicogomia parcial (Faegri & van der Pijl, 1979). Dessa forma, as flores são funcionalmente masculinas durante um período que varia entre 1 a 3 horas após o início da ântese, tornando-se funcionalmente hermafroditas após esta fase. Nas primeiras horas da noite, portanto, os visitantes atuam somente como receptores de pólen das plantas que visitam. Após o início da fase "hermafrodita", a carga de pólen dos animais possui grãos das diversas árvores visitadas, favorecendo a polinização cruzada.

A dicogamia é compreendida como um mecanismo que previne a autofertilização (Darwin, 1876, *apud* Wyatt, 1983; Faegri & van der Pijl, 1979) ou como um mecanismo apresentado por plantas auto-incompatíveis para se evitar a cobertura do estigma com o próprio pólen (Bawa & Opler, 1975; Wyatt, 1983). De acordo com a segunda hipótese, é esperado que a dicogamia se manifeste mais freqüentemente em plantas auto-incompatíveis com superfície estigmática pequena (Wyatt, 1983), conforme é observado em C. brasiliense. Para Faegri & van der Pijl (1979), a ocorrência de dicogamia em plantas auto-incompatíveis pode ser compreendida porque "a auto-incompatibilidade não é invariavelmente absoluta" (auto-incompatibilidade incompleta, conforme ocorre em C. brasiliense) ou porque os mecanismos externos que previnem a autopolinização originaram-se antes da auto-incompatibilidade, permanecendo a dicogamia em plantas auto-incompatíveis como uma "relicquia filogenética".

Devido à grande superfície externa do corpo dos morcegos quando comparada a de outros polinizadores, a relação "área estigmática/área de deposição de pólen no polinizador" (Cruden & Miller-Ward, 1981) é normalmente muito baixa em plantas quiropterófilas. Heithaus *et al.* (1974) sugerem que plantas quiropterófilas apresentam três diferentes estratégias morfológicas como adaptações ao uso de morcegos como polinizadores: (1) aumento da taxa para P/O, ($nº$ de grãos de pólen na flor/ $nº$ de óvulos na flor, Cruden, 1977) através do incremento na produção de pólen, como em flores em "bola-de-estames", ou pela evolução da andromonoicia. (2) deposição do pólen em áreas restritas do corpo do polinizador e (3) aumento da superfície estigmática.

A terceira hipótese não ocorre em C. brasiliense, pois a superfície estigmática, como já foi discutida, é extremamente reduzida. A superfície ventral de um glossofagíneo de tamanho médio é de 14.400mm² (Findley et al., 1972), acarretando que, para C. brasiliense, a relação "superfície estigmática/superfície de deposição do polinizador" é aproximadamente 1:210.000. Este valor é extremamente baixo quando comparado com plantas polinizadas por abelhas (Cruden & Miller-Ward, 1981) ou mesmo com Bauhinia pauletia que é uma planta quiropterófila (Heithaus et al., 1974).

As duas primeiras adaptações propostas por Heithaus et al., (1974) ocorrem, em certo grau, nas flores de C. brasiliense: (1) o tipo morfológico de "pincel" está normalmente relacionado a uma abundante produção de pólen. Apesar de não ter sido estimada neste estudo, a relação P/O provavelmente é muito alta em C. brasiliense, devido às centenas de anteras e ao pequeno número de óvulos por flor; (2) o depósito do pólen especialmente na cabeça dos morcegos que visitam as flores em voo adejado representa uma diminuição efetiva da superfície de acúmulo de pólen no corpo do animal. O mesmo, no entanto, não ocorre para morcegos que pousam nas inflorescências e espalham o pólen por toda a região ventral.

V.4. Sistema Reprodutivo

A autocompatibilidade e a auto-incompatibilidade são os dois pontos extremos de um espectro de variação no sistema reprodutivo das angiospermas (Bawa, 1974), e a maioria das espécies enquadra-se em uma posição intermediária. Os testes de polinização realizados em C. brasiliense indicam que a polinização cruzada forma significativamente mais frutos que a autopolinização. No entanto, utilizando-se os critérios definidos por Bawa op. cit., observa-se que a relação existente entre a produção de frutos por auto polinização e por polinização cruzada é suficientemente alta para considerar-se a planta autocompatível.

A autogamia é favorecida quando existem pressões seletivas para (1) manter ou aumentar a produção de sementes quando onde a polinização cruzada não se realize; (2) manter um genótipo bem sucedido em situação de ausência de competição, e (3) colonizar ra-

pidamente novos ambientes (Baker, 1974; Willson, 1983). Por outro lado, a xenogamia é vantajosa, segundo Willson op. cit., por (1) produzir uma prole heterótica e (2) evitar a depressão genética provocada pela auto-reprodução ("inbreeding depression"). De um modo geral, as espécies autogâmicas ou apomíticas ocorrem nos primeiros estágios da sucessão vegetal (Baker, 1974; Pianka, 1978), enquanto que espécies xenogâmicas nos estágios sucessionais mais tardios ou nas formações clímax (Bawa, 1974; Bawa & Opler, 1975, Bawa et al., 1985). No que se refere às espécies de cerrado, esta relação não é tão simples, uma vez que as perturbações provocadas pelo fogo como elemento natural neste bioma mantêm a vegetação em permanente estágio de disclimax (Rizzini, 1979). Em trabalho realizado em vegetação de cerrado (sentido restrito) no Distrito Federal, Barbosa (1983) observou que três espécies arbóreas do gênero Qualea eram alogâmicas e predominantemente auto-incompatíveis. De modo geral, no entanto, as informações sobre o sistema reprodutivo de plantas do cerrado são muito limitadas.

A autocompatibilidade de C. brasiliense já havia sido sugerida por Barradas (1972) que observou que mesmo flores isoladas com sacos plásticos produziam frutos. A proporção de frutos formados em flores isoladas encontrada por Barradas op. cit. é muito superior à observada no presente estudo. O fato daquele trabalho ter sido realizado em áreas marginais da distribuição geográfica da espécie indica a possibilidade de existência de um maior grau de autocompatibilidade naquelas populações, conforme formulado pela "Lei de Baker" (Baker, 1955, 1967). Em algumas áreas marginais de cerrado no Estado de São Paulo, como em Pirassununga e Itirapina, C. brasiliense sempre ocorre com porte muito reduzido, dificilmente ultrapassando 1,5m de altura (Barradas op. cit.; R.G. observação pessoal). Portanto, um dos principais atributos da síndrome de quiropterofilia, -- o porte arbóreo ou arbustivo -- não mais se observa nestas populações, o que fornece indícios de uma menor participação de morcegos na polinização da espécie nestas áreas. A floração de C. brasiliense nessas regiões ocorre durante o período chuvoso (Barradas op. cit., R.G. observação pessoal), fato incomum em plantas quiropterófilas tipo "pinche" (Baker et al., 1971). Durante as noites chuvosas os filetes molhados ficam presos uns aos outros e a liberação de pólen pulve-

rulento é prejudicada (observação pessoal), o que também pode restringir a importância da polinização quiropterófila nas populações marginais supracitadas.

Na região do Distrito Federal, o porte arbóreo de C. brasiliense e a auto-incompatibilidade relativamente alta provavelmente favorecem o predomínio da polinização quiropterófila. Estudos mais detalhados, no entanto, são necessários para melhor se quantificar e compreender a importância relativa da polinização promovida por morcegos na produção final de frutos e no aumento da variabilidade genética da progênie.

V.5. Visitantes das Flores

V.5.1. Visitantes Noturnos

V.5.1.1. Quirópteros

Cerca de 500 espécies de plantas, pertencentes a 96 gêneros e 27 famílias no Novo Mundo, possuem adaptações para polinização por morcegos (Vogel, 1969). Geralmente, nessas famílias, a polinização por morcegos é apenas uma entre as diversas formas de polinização existentes, indicando que as características quiropterófilas provavelmente originaram-se e evoluíram independentemente em cada uma delas (Heithaus, 1982). Apesar do reduzido registro fóssil disponível, acredita-se que a polinização por morcegos originou-se, ao menos em alguns grupos de plantas, a partir de antepassados pré-adaptados à polinização por mamíferos arborícolas não voadores (Sussman & Raven, 1978).

Aproximadamente 29% das 850 espécies conhecidas de morcegos utilizam-se de recursos vegetais (frutos, folhas, néctar e pólen) para alimentação (Fleming, 1982). Estas espécies pertencem, no Novo Mundo, à família Phyllostomidae (subordem Microchiroptera) e, no Velho Mundo, à família Pteropodidae (sub-ordem Megachiroptera). Entre os filostomídeos, as espécies pertencentes às sub-famílias Glossophaginae e Phyllonycterinae apresentam uma série de especializações morfológicas e fisiológicas para utilização de néctar e pólen como recurso alimentar (Howell, 1974a, 1974b; Howell

& Hodgkin, 1976; Griffiths, 1978). Enquanto os membros da primeira subfamília ocorrem em toda região Neotropical, os da segunda restringem-se à região das Antilhas (Taddei, 1983).

Glossophaga soricina é o quiróptero mais freqüentemente citado como visitante de flores na região Neotropical (Butanda-Cerven et al., 1978). É um animal de hábito onívoro, alimentando-se de néctar, pólen, frutos e insetos (Carvalho, 1961; Arata et al., 1967; Ayala & D'Alessandro, 1973; Howell & Burch, 1974; Heithaus et al., 1975; Fleming et al., 1977; Gardner, 1977). Visita flores de uma grande variedade de plantas, inclusive plantas sem características quiropterófilas (Alvarez & Gonzalez-Quintero, 1970; Lemke, 1984, 1985). Possui sistema de ecolocação muito sensível e grande habilidade de vôo (Howell, 1974b). Seus pelos, bem como nos demais glossofagíneos, possuem microprojeções proeminentes que aumentam a aderência do pólen (Howell & Hodgkin, 1976). A língua afilada e com papilas na extremidade distal é uma estrutura anatomicamente adaptada para sugar néctar (Howell & Hodgkin, op. cit., Griffiths, 1978).

Na região de Brasília foi registrado em matas ciliares, cerrado (sentido restrito), pomares e em área urbana (Gribel & Lemes, 1985). Os dois tipos de visitação às flores (adejo e pouso), observados em G. soricina no presente estudo, estão de acordo, de modo geral, com outras descrições do comportamento de visita feitas para este quiróptero (Carvalho, 1960; Heithaus et al., 1974; Sazima & Sazima, 1978, 1980; Sazima et al., 1982; Lemke, 1984, 1985).

A existência de algumas árvores muito floridas distribuídas por uma determinada área representa, para os morcegos, a oferta de abundante quantidade de néctar concentrada em alguns pontos. Nessas circunstâncias é que G. soricina foi observado, no presente estudo, forrageando em pequenos e médios grupos (2 a 8 indivíduos), formando "pulsos de atividade" onde os animais chegam e abandonavam as árvores floridas em conjunto. Para G. soricina este fato encontra registro na literatura somente no trabalho de Carvalho (1960), que observou "muitos indivíduos" forrageando em Alexa grandiflora e "uns 30 morcegos" forrageando em Crataeva benthami. Os demais estudos sugerem ser G. soricina um forrageador

solitário em "linhas de captura" (Heithaus et al., 1974; Sazima & Sazima, 1978, 1980; Sazima et al., 1982) ou que combina a tática de "linhas-de-captura" com a de defesa territorial em locais com recursos concentrados (Lemke, 1984, 1985). Nesses estudos, no entanto, a oferta total de néctar por planta por noite eram marcante - mente inferiores aos produzidos por uma árvore de C. brasiliense muito florida, com 150-200 flores abertas por noite, por exemplo.

Em determinadas condições a formação de grupos de forrageamento é individualmente vantajosa, pois aumenta a eficiência de procura e exploração dos recursos (Schoener, 1971). A eficiência individual de forrageamento poderá ser maximizada pela formação de grupos quando a oferta de recursos for grande, concentrada em pontos distantes uns dos outros e de duração efêmera (Fleming, 1982). Howell (1979) observou que a polinização de Agave palmeri é feita por grupos de no mínimo 25 indivíduos de Leptonycteris sanborni, sendo que esta planta possui distribuição fortemente agrupada e floresce sincronicamente em áreas áridas do Arizona.

De forma similar, a formação de grupos de morcegos poderia, em determinadas circunstâncias, aumentar a eficiência de localização e exploração de recursos em árvores muito floridas de C. brasiliense. Do ponto de vista da planta, quando muito florida, a visitação em grupos é vantajosa porque (1) cada membro do grupo visitaria apenas uma parcela das flores disponíveis, diminuindo a possibilidade de ocorrência de geitonogamia; (2) a partilha dos recursos oferecidos por uma árvore forçaria os membros do grupo a se deslocarem para outras árvores em busca de néctar, o que favoreceria a movimentação de pólen entre plantas e, consequentemente, a ocorrência de polinização cruzada.

As interações agressivas observadas (que indicam a ocorrência de comportamento territorial), o forrageamento solitário em "linhas-de-captura" e o forrageamento em grupo refletem não só a grande variedade de situações que podem ser geradas por uma planta de estratégia de floração entre "estado de equilíbrio" e "explosiva", bem como a grande versatilidade e adaptabilidade de G. soricina para responder a diferentes pressões ambientais.

Anoura geoffroyi é também um glossofagíneo de hábitos

onívoros (Gardner, 1977). Alvarez & Gonzales-Quintero (1970) consideram esta espécie predominantemente insetívora, apesar de encontrarem pólen de várias plantas no estômago de cerca de 50% dos 69 indivíduos capturados no México. A visita a flores de Bauhinia rufa foi registrada por Sazima (1976), que também observou a presença de insetos de várias ordens no conteúdo estomacal. Howell (1974b) assinalou que o sistema de ecolocação desta espécie é bastante eficiente para detectar obstáculos. A única descrição do comportamento de visita às flores foi feita por Sazima & Sazima (1975) estudando a polinização de Lafoensia pacari, registrando-se também nesse trabalho a visita de A. geoffroyi a flores de Pseudobombax sp. O "movimento pendular" descrito para este quiróptero no atual estudo assemelha-se às observações de Sazima & Sazima op. cit. de que "a trajetória adotada pelo animal durante sua retirada da flor seguia um traçado em arco e geralmente na direção de onde viera".

Phyllostomus discolor, depois de G. soricina, é o morcego mais freqüentemente citado na literatura como visitante de flores (Butanda-Cervera et al., 1978). Normalmente forrageia em grupos nas árvores floridas (Carvalho, 1960; Heithaus et al., 1974 ; Sazima & Sazima, 1977), podendo também ocorrer forrageamento solitário (Sazima & Sazima, 1977). Heithaus et al. (1975) enfatizam o potencial polinizador de P. discolor como vetor de pólen a longas distâncias.

Phyllostomus discolor é considerado um morcego onívoro (Gardner, 1977), porém algumas dúvidas persistem sobre suas preferências alimentares. Fleming et al (1972) sugerem a predominância do regime insetívoro, enquanto Heithaus et al. (1975) observam ser este quiróptero primariamente nectarívoro/polinívoro. Reis & Guillaumet (1983) observam um predomínio no consumo de insetos mas registram também a utilização de frutos. Howell & Burch (1974) citam como itens alimentares desta espécie néctar, pólen, frutos e insetos.

As observações feitas neste estudo sobre o comportamento de visita de P. discolor nas flores estão em concordância com os demais registros feitos na literatura (Carvalho, 1960; Vogel, 1968; Heithaus et al., 1974; Sazima & Sazima, 1977; Ramirez et

al., 1984). No entanto, não foi observado alimentando-se de partes florais, conforme citado por Carvalho (1961), além de não terem sido encontrados vestígios de elementos florais nas fezes. O fato de P. discolor ter sido observado visitando flores na região somente no período de março e abril de 1984 pode ser mais um indício da possibilidade desta espécie efetivar migrações locais (Dr. Valdir A. Taddei, comunicação pessoal).

Vampyrops lineatus é comumente encontrado em ambientes de vegetação secundária, pomares e áreas urbanas na região do Distrito Federal (Gribel & Lemes, 1985). São ainda muito escassos os dados sobre os hábitos alimentares desta espécie. Como a maioria dos Stenodermatinae, deve possuir regime predominantemente frugívoro, utilizando-se eventualmente de insetos (Gardner, 1977). No Distrito Federal foi observado e capturado enquanto alimentava-se em pequenos grupos em infrutescências de Cecropia sp. (observação pessoal). Foi também observado e capturado na área urbana de Brasília, conjuntamente com Artibeus lituratus, durante visitas às flores de Ochroma sp. (observação pessoal), que é uma árvore introduzida na região. V. lineatus foi observado visitando flores de Lafoensia pacari (Sazima & Sazima, 1975) e Musa acuminata (Sazima, 1976) na serra do Cipó, Minas Gerais. De modo geral, as descrições do comportamento de visitação feitas nesses dois trabalhos concordam com o observado no atual estudo, exceto no que se refere à postura das asas durante as visitas.

Carollia perspicillata é um morcego predominantemente frugívoro, mas que também se utiliza de néctar e insetos na alimentação (Gardner, 1977). Esta é uma das espécies de quirópteros cuja estratégia de forrageamento tem sido mais intensivamente estudada (Fleming et al., 1977; Heithaus & Fleming, 1978, Fleming, 1982). Apresenta certa especialização na exploração de frutos de Piper (Fleming, 1981; Marinho-Filho, 1985), o que parece ter grande importância para a dispersão de sementes deste gênero. Heithaus et al. (1975) observaram que, na Costa Rica, C. perspicillata apresenta uma maior tendência a explorar nectar na estação seca e frutos na estação chuvosa. Sazima (1976) e Sazima & Sazima (1978) registraram o comportamento de visita desta espécie em flores de Musa acuminata e Passiflora mucronata. Na região do Distrito Fede-

ral, esta espécie ocorre freqüentemente nas matas ciliares, sendo sua captura em área de vegetação de cerrado (sentido restrito) bastante rara (Gribel & Lemes, 1985). Aparentemente suas visitas às flores de C. brasiliense na região são pouco freqüentes, o que certamente deve diminuir sua importância na polinização da espécie em estudo.

O curto tempo de permanência nas flores durante as visitas, sejam de pouso ou de adejo, é uma característica de morcegos neotropicais (Baker, 1973). Enquanto que, no Velho Mundo, os Mega chiroptera sempre pousam nas inflorescências (Harris & Baker, 1958; Start, 1972; Ayensu, 1974; Lock & Marshall, 1976; Start & Marshall, 1976; Lack, 1978; Kress, 1985), a visita em adejo é unicamente registrada no Novo Mundo. Para C. brasiliense a visita em adejo parece ser mais eficiente do que a de pouso, o que aumenta a importância de quirópteros como G. soricina e A. geoffroyi na polinização.

O fato de grãos de pólen coletados nas fezes de G. soricina e P. discolor não apresentarem qualquer indício de terem germinado durante a passagem pelo tubo digestivo indica ser improvável a digestão de pólen por esses animais, ao contrário do que ocorre em quirópteros especializados em regime nectarívoro/polinívoro, como Leptonycteris sanborni (Howell, 1974a).

V.5.1.2. Mariposas

O significado adaptativo dos caracteres florais nem sempre pode ser diretamente atribuídos ao principal polinizador da espécie e sim às pressões seletivas exercidas por todos os visitantes das flores (Wyatt, 1983). As síndromes de polinização, dessa forma, não devem ser aceitas de forma inflexível, sendo sempre necessárias observações minuciosas para se determinar se os visitantes polinizam ou não as flores.

Baker (1961) chamou a atenção para a existência de sistemas "combinados" de polinização, onde uma só planta pode apresentar adaptações que possibilitem a polinização efetuar-se através de grupos distintos de animais. Como exemplo clássico desta possibilidade é citado o caso da árvore Kigelia africana, visitada e provavelmente polinizada por quirópteros e esfingídeos (Harris & Ba-

ker, 1958). McGregor et al. (1962) também citam a polinização de Carnegiea gigantea por morcegos, aves e abelhas.

A corola aberta das flores de C. brasiliense permite o acesso de muitas mariposas ao néctar. A relação existente entre o comprimento da probóscide e a distância entre anteras e estigmas até a câmara nectarífera condiciona o comportamento de visita. Esfingídeos de probóscide longa, como Cocytius antaeus e Agrius cingulatus, voam adejadamente enquanto sugam o néctar, permanecendo distantes dos elementos sexuais da flor e, dessa forma, não participando da polinização. São, portanto, do ponto de vista da planta, considerados como "ladrões de néctar".

Por outro lado, esfingídeos com comprimento da probóscide igual ou ligeiramente inferior àquela distância, como Erinnyis ello, necessitam, para alcançar o néctar, pousar nos elementos sexuais ou mesmo penetrar no feixe de estames. Esta espécie, portanto, bem como outras com comprimento de probóscide similar são potencialmente importantes como polinizadores de C. brasiliense.

As noctuídeas de maior porte observadas visitando as flores de C. brasiliense também possuem probóscide curta, mas alcançam o néctar pousando na parte lateral da flor, apoiadas nas pétalas. Dessa forma, atuam como "ladrões de nectar" das flores.

V.5.2. Visitantes Diurnos

A possibilidade de ocorrência de polinização diurna em plantas com atributos quiropterófilos foi estudada por Alcorn et al. (1961) e por McGregor et al. (1962) em Carnegiea gigantea, concluindo-se que além de morcegos, pássaros e abelhas também efetuavam a polinização.

Em C. brasiliense é improvável que a polinização possa ocorrer durante o período diurno porque (1) nas primeiras horas da manhã é pequena a quantidade de pólen que permanece nas anteras, especialmente se ocorreram ventos na noite anterior; (2) apesar de não ter sido testado neste trabalho o período de receptividade do estigma, a observação visual indica que sua superfície não mais está umedecida ao amanhecer; (3) os visitantes mais regulares

res no período diurno (beija-flores, abelhas e vespas) não tocam na superfície estigmática enquanto coletam néctar ou pólen.

Os diversos passeriformes que visitam as flores ao amanhecer tocam com a cabeça nos estigmas e nas anteras, o que eventualmente poderá ocasionar a polinização caso o estigma ainda mantenha-se receptivo. As visitas destes animais, no entanto, são pouco freqüentes e ocorrem durante um curto espaço de tempo logo ao amanhecer. Normalmente permanecem pousados muito tempo em uma só inflorescência, movimentando-se muito pouco entre flores e entre árvores, o que também diminui o eventual potencial polinizador desta classe de visitantes.

V.6 Frutificação

Em comunidades vegetais tropicais sujeitas à sazonalidade, observa-se a existência de padrões gerais de frutificação, onde a produção de frutos anemocóricos ocorre especialmente no período seco e a de frutos zoocóricos predominantemente no período de maior pluviosidade (Smythe, 1970; Frankie *et al.*, 1974; Charles-Dominique *et al.*, 1981; Gottsberger & Silberbauer-Gotttsberger, 1983; Wikander, 1984). Os frutos de *C. brasiliense* são tipicamente zoocóricos e a maturação, na região de estudo, ocorre nos meados do período chuvoso, enquadrando-se, portanto, no padrão geral de frutificação acima descrito para ambientes sazonais. Uma possível vantagem seletiva para plantas que produzem frutos zoocóricos na estação chuvosa é que o desenvolvimento e a maturação de frutos em períodos que não existam limitações hídricas severas representa, provavelmente, um menor custo energético por fruto produzido, quando comparado com frutos de estação seca. Também durante a estação chuvosa, a atividade animal é mais intensa no cerrado (Gotttsberger & Silberbauer-Gotttsberger, 1983) o que pode favorecer o processo de dispersão dos diásporos amadurecidos nesse período.

Segundo McKey (1975) dois padrões gerais de frutificação podem ser encontrados em plantas zoocóricas: (1) Plantas que el-

boram frutos pouco nutritivos, contendo predominantemente água e carboidratos, mas que produzem abundante quantidade de frutos por unidade de tempo. Este tipo de oferta de recurso alimentar atrai grande variedade de animais oportunistas que atuam como dispersores de baixa qualidade. Normalmente são plantas "r-estrategistas". (2) Plantas que elaboram frutos nutritivos, normalmente ricos em proteínas ou óleos, oferecendo pequeno número de frutos maduros por unidade de tempo. Utilizam-se de animais especialistas que atuam como dispersores de alta qualidade. Geralmente são plantas "k-estrategistas". O modelo indica que, por se utilizarem de dispersores em comum, as plantas do primeiro grupo tenderiam a deslocar temporalmente seus períodos de frutificação, de modo a minimizarem as sobreposições, e, dessa forma, partilharem o recurso dispersor. As plantas pertencentes ao segundo grupo podem sobrepor seus períodos de frutificação pois exploram dispersores especializados, o que permite que apresentem períodos de frutificação mais longos. Modelos similares de estratégia de frutificação são também apresentados por Smythe (1970) e Howe & Estabrook (1977). A oferta de pequeno número de frutos muito nutritivos por unidade de tempo, durante um período relativamente longo, indica que a estratégia de frutificação de C. brasiliense se enquadra no segundo modelo apresentado por McKey (1975).

A taxa de aborto de frutos e sementes em condições naturais é extremamente variada, sendo comum em diversas espécies apenas uma fração das flores com órgãos funcionalmente femininos produzirem frutos maduros (Lloyd, 1980; Stephenson, 1981). Na população de C. brasiliense estudada na FAL somente 3% das flores produziram frutos. A taxa de produção individual também é muito variada (0-12%), fato este similar no apresentado por Stephenson (op. cit.) para diversas espécies. A abcisão dos frutos imaturos ocorre mais intensamente na fase inicial do desenvolvimento, de forma que perto de 100% dos abortos ocorrem nos 70 dias iniciais após abertura das flores. Stephenson (op. cit.) registra que a maioria das espécies apresenta crescimento do fruto em curva sigmoidal e que a abcisão concentra-se, normalmente, antes do início da fase de crescimento exponencial.

A produção de frutos pode ser limitada por vários fatores, incluindo-se predação de frutos e sementes, clima, disponibilidade de recurso, carência de polinizadores e aptidão genética do zigoto (Janzen, 1971b, 1977; Stephenson, 1981, Wyatt, 1982; Cole & Firmage, 1984). Segundo Bawa & Webb (1984), três hipóteses, não exclusivas, têm sido mais freqüentemente levantadas para se compreender as causas da mortalidade entre o estágio de ovário até fruto maduro, ou entre óvulo até semente: (1) limitação na polinização, (2) limitação nos recursos disponíveis, e (3) seleção sexual. É improvável que a primeira hipótese justifique a limitação na produção de frutos em C. brasiliense, uma vez que cerca de 82% das flores em que se efetuou a polinização cruzada artificial não produziram frutos. O aborto de 96 a 97% dos frutos em condições naturais provavelmente reflete um ajustamento do investimento material em função dos recursos disponíveis para a elaboração de frutos (Rathcke, 1983) e/ou um processo de "escolha" ("female choice", Janzen, 1975; Stephenson & Bertin, 1983) entre os zigotos geneticamente distintos formados após a fecundação dos óvulos. Os dados coletados nessa parte do trabalho, no entanto, não foram direcionados para a compreensão dos aspectos causais do processo de aborto, tornando precipitada qualquer conclusão neste particular.

Conforme demonstra o ajuste feito a uma distribuição binomial, a formação de qualquer fruto em uma dada inflorescência é independente da existência ou não de outro(s) fruto(s) na mesma inflorescência. A abcisão, portanto, ocorre aleatoriamente entre os frutos imaturos, não importando quantos estejam se desenvolvendo em uma dada inflorescência. Isso indica que o processo de aborto não incide preferencialmente sobre inflorescências que apresentam grande número de frutos em desenvolvimento, ou seja, o processo de aborto não deve ser compreendido como um regulador do número de frutos que possam maturar por inflorescência.

Como citado anteriormente, somente cerca de 3% dos ovários das flores de C. brasiliense na FAL desenvolveram-se até o estágio de fruto maduro. Como cada flor possui geralmente quatro óvulos e sendo o número médio de sementes por fruto igual a 1,35, conclui-se que apenas cerca de 1% dos óvulos produzidos na popula-

ção estudada desenvolveu-se até o estágio de semente madura. As mesmas hipóteses citadas por Bawa & Webb (1984) podem ser aplicadas para compreensão do processo de aborto de sementes.

V.7. Consumidores dos Frutos

Diversas espécies de plantas apresentam propágulos com adaptações para serem dispersos por vertebrados (Ridley, 1930; van der Pijl, 1982). Frutos dispersos por vertebrados são estruturas geralmente originadas a partir do desenvolvimento do ovário, contendo sementes e certa quantidade de material nutritivo (Herrera, 1982a, 1982b). Os animais dispersores utilizam-se do material nutritivo e transportam ativamente as sementes, ingerindo-as ou não, podendo depositá-las em um local propício à germinação e estabelecimento.

A dispersão de grãos de pólen e de sementes por animais são dois processos fundamentalmente distintos (Wheelwright & Orians, 1982). O local e o período de uma deposição bem sucedida de pólen podem ser precisamente definidos (deposição na superfície estigmática de uma flor da mesma espécie, durante o período de receptividade). A caracterização no espaço e no tempo de um sítio apropriado (atual ou incipiente) de deposição de sementes é muito menos distingível. Dessa forma as plantas exercem muito menos controle sobre a qualidade da dispersão de sementes do que de pólen, acarretando uma menor especificidade nas interações animais — plantas no processo de dispersão do que no de polinização (Wheelwright & Orians, 1982; Janzen, 1983).

Devido à imprevisibilidade do local favorável à deposição de sementes, a produção de frutos consumidos por vários organismos pode representar uma vantagem adaptativa para plantas, uma vez que seus propágulos poderão ser dispersos em uma maior variedade de habitats do que aquelas que possuam um único agente dispersor (Howe & Primack, 1975). Como os ciclos de vida de árvores ou arbustos perenes são normalmente muito mais longos do que os dos animais frugívoros, cada geração da planta poderá ter seus frutos consumidos por 20-100 gerações dos dispersores (Herrera, 1985).

Isso tornaria uma associação mutualística de alta especificidade muito instável para a planta, pois o processo de dispersão estaria sujeito a variações na densidade populacional (inclusive à extinção) e na distribuição geográfica do dispersor (Bonaccorso et al., 1980; Wheelwright & Orians, 1982; Janzen, 1983; Herrera, 1985). A maior parte das plantas zoocóricas são dispersas por uma grande diversidade de vertebrados, muitas vezes pertencentes a taxa filogeneticamente distantes (Bonaccorso et al., 1980; Fleming et al., 1985; Gautier-Hion et al., 1985). Exemplo de alta especificidade, como o apresentado por Temple (1977), deve ocorrer somente em circunstâncias especiais.

Devido às características do fruto, C. brasiliense é uma árvore que se enquadra no modelo de "alto investimento" sugerido por McKey (1975), no qual está implícito certa especialização do agente dispersor. As observações de campo, no entanto, indicam que os frutos podem ser visitados e consumidos por uma variedade de aves e mamíferos, embora apenas algumas espécies efetivamente atuem como agentes dispersores. A ocorrência de dispersão de propágulos oleosos simultaneamente por aves e mamíferos é citada por van der Pijl (1982).

Para assegurar o transporte das sementes intactas, as plantas apresentam um conjunto de adaptações para atração dos dispersores potenciais e para proteção das sementes contra a predação (Bonaccorso et al., 1980; Janzen, 1980). A atração visual e olfativa nos frutos de C. brasiliense dá-se através da exteriorização da polpa nutritiva de coloração amarela e odor agradável, quando os frutos estão completamente maduros. As características de defesa contra a predação estão morfológicamente expressas no endocarpo lenhoso rígido coberto por espinhos, que protegem as sementes.

Por sua alta capacidade de deslocamento e pelo longo espaço de tempo que as sementes permanecem em seu trato digestivo, a ema (Rhea americana) é, entre todos os animais registrados alimentando-se dos frutos de piqui, o que apresenta maior potencial dispersor. Esta ave é tipicamente onívora, alimentando-se de grande variedade de frutos, insetos, vermes e pequenos vertebrados (Gottberger & Silberbauer-Gottberger, 1983; Sick, 1985). Foi

a única espécie animal registrada neste estudo com capacidade de dispersão das sementes de C. brasiliense por endozoocoria. Não foi avaliado, no presente estudo, o efeito da escarificação do putâmen, decorrente da passagem pelo tubo digestivo da ema, na germinação das sementes. É possível, no entanto, que a destruição parcial ou completa do endocarpo acelere o processo. Além de putâmens de piqui, as fezes das emas observadas também continham sementes aparentemente intactas de Butia sp. e Syagrus sp., o que indica que esta ave pode dispersar sementes de outras espécies vegetais nativas, desde que estas possuam estruturas protetoras suficientemente fortes para resistir à passagem pelo tubo digestivo.

O comportamento alimentar da gralha-de-topete (Cyanocorax cristatellus) nos frutos de piqui indica que esta ave pode participar na disseminação dos putâmens à média distância. O comportamento de enterrar sementes registrado para alguns corvídeos (Sick, 1985), especialmente para Cyanocorax caeruleus com sementes de Araucaria angustifolia, não foi observado no presente estudo, porém tal possibilidade não deve ser descartada a priori, devido às dificuldades decorrentes da observação do comportamento de C. cristatellus em condições naturais. Como a gralha-de-topete, ainda hoje, é um animal comum na área do Distrito Federal, provavelmente a dispersão de C. brasiliense na região continue ocorrendo em função da participação desta ave.

A arara canindé (Ara ararauna) pode ser considerada tipicamente um predador de sementes de C. brasiliense, pois consegue partir com o bico o endocarpo lenhoso e alimentar-se da amêndoia. Sick (1985) também registrou que A. ararauna alimenta-se dos frutos de piqui, sem citar entretanto a quebra do endocarpo e predação das sementes por esta ave. O outro psitacídeo registrado alimentando-se dos frutos, Amazona aestiva, também pode ser considerado prejudicial à reprodução da planta na região, pois ao abrir indiscriminadamente frutos verdes e/ou maduros, em busca da polpa oleosa, derruba muitos frutos ainda em desenvolvimento.

O comportamento freqüentemente observado em cotias (Dasyprocta spp) de transportar e enterrar sementes intactas provavelmente contribui para a dispersão de algumas plantas neotropicais

(Smythe, 1970, 1978; Baker, 1973; Bonaccorso *et al.*, 1980). Apesar de não existirem trabalhos que demonstrem a capacidade da cotia para reencontrar o material por ela enterrado, é provável que certa proporção das sementes seja "esquecida", o que favoreceria a germinação. Em C. brasiliense é interessante assinalar que a cotia não foi observada roendo o endocarpo de putâmens maduros para alcançar o embrião, ao contrário, sempre paralisada a atividade alimentar na polpa, ao alcançar a camada de espinhos. No entanto, é possível que a decomposição da camada de espinhos e do endocarpo lenhoso após algum tempo abaixo do solo, talvez permita que a cotia, ao desenterrar o putâmen, possa romper o endocarpo e alcançar as reservas nutritivas do embrião. Dasyprocta sp., portanto, tem capacidade para dispersar por sinzooocoria os putâmens de C. brasiliense, bem como possivelmente atuar como predador de sementes.

Oryzomys subflavus, quando adulto, pode alcançar cerca de 100g de peso, o que permitiria a este roedor deslocar o putâmen até um local de abrigo para alimentação. Observações mais acuradas deste roedor em condições naturais são necessárias para determinar-se seu potencial como dispersor de C. brasiliense. Oryzomys subflavus da mesma forma que Dasyprocta sp. paralisa a atividade alimentar nos putâmens de C. brasiliense quando alcança os espinhos, o que indica que esta camada pode funcionar como uma defesa morfológica contra a predação por roedores.

As demais aves (N. fasciata, Elaenia sp.) e mamíferos (D. albiventris, Z. lasiurus, C. calosus e N. nasua) registrados no presente trabalho como consumidores dos frutos de C. brasiliense não influenciam na dispersão desta árvore na região do Distrito Federal.

Gottsberger & Silberbauer - Gottsberger (1983), baseados unicamente nos caracteres do fruto, consideraram C. brasiliense uma planta tipicamente dispersa por morcegos. Não foram registradas visitas de morcegos aos frutos de C. brasiliense durante o presente estudo. No entanto, as observações neste sentido foram limitadas, bem como o esforço de captura de morcegos em ratoeiras.

Janzen & Martin (1982) observaram a existência de diversas árvores na América Central cujos frutos refletem adaptações que possibilitariam a dispersão por grandes mamíferos pleistocênicos, atualmente extintos. Diversas características de C. brasiliense enquadram-se nesta "síndrome", tais como: (1) frutos grandes contendo polpa rica em óleos e com cheiro agradável, (2) sementes grandes protegidas por um endocarpo extremamente duro, (3) propágulos, quando amadurecidos, oferecidos no solo e (4) frutos frequentemente consumidos por grande mamíferos introduzidos, como o gado (Hoehne, 1939; R.G. - observação pessoal). Aceitando-se as idéias de Janzen & Martin (op. cit.), torna-se também possível que mamíferos de grande porte que ocorriam na região do Brasil central durante o Pleistoceno (Lund, 1950; Couto, 1979) possam ter participado, da mesma forma que a ema no período recente, na dispersão por endozoocoria das sementes de C. brasiliense.

Por outro lado, mamíferos atuais de grande porte como a anta (Tapirus terrestris), que possui alto potencial como dispersor (Janzen, 1982), provavelmente também podem participar do processo de dispersão de C. brasiliense, apesar de não se terem obtido informações sobre esta possibilidade no presente estudo. O conteúdo gastrointestinal de um indivíduo de T. terrestris, bem como as fezes deste animal na região do rio Trombetas (PA) revelaram a presença de várias sementes, algumas das quais com dimensões similares aos putâmens de piqui (observação pessoal).

V.8. Predação de Sementes

A predação de sementes por insetos ocorre, na maioria das vezes, em frutos que ainda não completaram sua maturação (Janzen, 1976). A predação de sementes de C. brasiliense por Synanthesdon sp. é, caracteristicamente, um sistema de predação pré-dispersão (Janzen, 1971b, 1976). Não foi o intuito deste trabalho estudar aspectos funcionais da interação predador-hospedeiro, apesar destes serem fundamentais para se compreender a ecologia reprodutiva de C. brasiliense como um todo. Caso se pretenda explorar economicamente as sementes de C. brasiliense por sua riqueza em óleos (Handro & Barradas, 1971; National Academy of Sciences, 1975); a predação por Synanthesdon sp. deverá ser estudada mais profundamente.

VI CONCLUSÕES

- 1 - O comportamento fenológico de C. brasiliense na área do Distrito Federal é caracterizado pela ocorrência de todos os eventos fenológicos (exceto os referentes à frutificação) durante o período seco. A renovação do sistema de assimilação foliar antes do início das chuvas é interpretada como uma adaptação fenológica para o ambiente fortemente sazonal e de alta previsibilidade climática do cerrado do Brasil Central.
- 2 - Os testes de polinização indicam ser C. brasiliense uma planta auto-compatível, produzindo, porém, significativamente maior quantidade de frutos quando há polinização cruzada.
- 3 - O conjunto de caracteres florais de C. brasiliense refletem claras adaptações para o uso de morcegos como agentes de polinização, sendo a planta, portanto, enquadrada na síndrome de quiropterofilia.
- 4 - Em torno do recurso néctar oferecido pela planta formam-se guildas de morcegos generalistas. As cinco espécies de quirópteros registradas neste estudo visitando as flores (G. soricina, A. geoffroyi, P. discolor, V. lineatus e C. perspicillata) são polinizadores potenciais de C. brasiliense na região de estudo.
- 5 - As espécies de Glossophaginae provavelmente efetuam a polinização com maior eficiência do que as demais. Glossophaga soricina, por ser um quiróptero sempre presente visitando as flores, é o animal de maior importância no processo de polinização de C. brasiliense na região.
- 6 - Mariposas esfingídeas com probóscide de tamanho similar a distância que separa o local de acúmulo de néctar das anteras e estigmas podem eventualmente efetuar a polinização. Esfingídeos de probóscides longas e noctuídeos atuam somente como ladrões de néctar.
- 7 - O processo de aborto de frutos em condições naturais faz com que somente cerca de 3% dos ovários produzidos desenvolvam-se até o estágio de fruto maduro e que somente cerca de 1% dos óvulos produzidos desenvolvam-se até o estágio de semente.

- 8 - Apesar de tipicamente zoocóricos, os frutos de C. brasiliense não são facilmente enquadrados em qualquer determinada síndrome de dispersão. As características mais notáveis de atração e proteção dos propágulos são, respectivamente, a polpa oleosa de cheiro agradável e coloração amarelo vivo, e o endo carpo lenhoso coberto por uma camada de espinhos finos e quebradiços.
- 9 - Entre os consumidores dos frutos, a ema (Rhea americana) é a espécie que apresenta maior potencial como agente dispersor, sendo também o único animal observado com capacidade de dispersar os diásporos por endozooocoria. A gralha (Cyanocorax cristatellus) e a cotia (Dasyprocta sp) podem atuar como dispersoras de sementes, a pequenas distâncias, por sinzooocoria.
- 10- A predação de sementes por vertebrados ocorre através da arara canindé (Ara ararauna) que parte o endocarpo lenhoso com o bico.
- 11- A predação de sementes por insetos ocorre através da larva de lepidóptero do gênero Synanthedon, caracterizando um sistema de predação pré-dispersão.

VII. REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ALCORN, S.M., McGREGOR, S.E. & OLIN, G., 1961, Pollination of saguaro cactus by doves, nectar-feeding bats, and honeybees. Science, 133: 1594 - 1595
- ALHO, C.J.R., 1982, Quantitative components of the cerrado landscape habitats in Brazil. Trop. Ecol., 23(1): 125-133.
- ALVAREZ, T. & GONZALEZ-QUINTERO, L., 1970, Analisis polinico del contenido gastrico de murcielagos Glossophaginae de Mexico. An. Esc. Nac. Cienc. Biol., Mexico, 18: 1 - 77.
- ARATA, A.A., VAUGHN, J.B. & THOMAS, M.E., 1967, Food habits of certain Colombian bats. J. Mammal., 48: 653 - 655.
- AYALA, S.C. & D'ALESSANDRO, A., 1973, Insect feeding behavior of some Colombian fruit-eating bats. J. Mammal., 54: 266 - 267.
- AYENSU, E.S., 1974, Plant and bat interactions in West Africa. Ann. Mo. Bot. Gard., 61: 702 - 727.
- BAKER, H.G., 1955, Self-compatibility and establishment after "long-distance" dispersal. Evolution, 9: 347-348.
- BAKER, H.G., 1961, The adaptation of flowering to nocturnal and crepuscular pollinators. Quart. Rev. Biol., 36: 64 - 73.
- BAKER, H.G., 1967, Support for Baker's law - as a rule. Evolution, 9: 853 - 856.
- BAKER, H.G., 1970, Two cases of bat pollination in Central America. Rev. Biol. Trop., 17(2): 187 - 197.
- BAKER, H.G., 1973, Evolutionary relationships between flowering plants and animals in American and African tropical forests. pp. 145 - 159, In Tropical forest ecosystems in Africa and South America; A comparative review. (Meggers, B.J., Ayensu, E.S. & Duckworth, W.D. eds), Smithsonian Institution Press, Washington.
- BAKER, H.G., 1974, The evolution of weeds. Ann. Rev. Ecol. Syst., 5: 1 - 24.

BAKER, H.G., 1978, Chemical aspects of the pollination biology of woody plants in the tropics. pp. 57 - 82, In Tropical trees as living systems (Tomlinson, P.B. & Zimmerman, M.H., eds), Univ. Press, New York.

BAKER, H.G. & HARRIS, B.J., 1957, The pollination of Parkia by bats and its attendant evolutionary problems. Evolution, 11 : 449 - 460.

BAKER, H.G., CRUDEN, R.W. & BAKER, I., 1971, Minor parasitism in pollination biology and its community function: The case of Ceiba acuminata. BioScience, 21(22): 1127 - 1129.

BARBOSA, A.A.A., 1983, Aspectos da ecologia reprodutiva de três espécies de Qualea (Vochysiaceae) num cerrado de Brasília-DF . 92 pp., Dissertação de Mestrado, Departamento de Biologia Vegetal, Universidade de Brasília.

BARRADAS, M.M., 1972, Informações sobre floração, frutificação e dispersão do piqui Caryocar brasiliense Camb. (Caryocaraceae). Ci. Cult., 24(11): 1063 - 1068.

BARRADAS, M.M., 1973, Morfologia do fruto e da semente de Caryocar brasiliense (Piqui), em várias fases de desenvolvimento. Revista de Biologia, 9(1/4): 69 - 84.

BARTH, O.M., 1966, Estudos morfológicos dos polens em Caryocaraceae. Rodríguesia, 25(37): 351 - 428.

BAWA, K.S., 1974, Breeding systems of tree species of a lowland tropical community. Evolution, 28: 85 - 92.

BAWA, K.S. & OPLER, P.A., 1975, Dioecism in tropical forest trees. Evolution, 29: 167 - 179

BAWA, K.S., PERRY, D.R. & BEACH, J.H., 1985, Reproductive biology of tropical lowland rain forest trees. I. Sexual systems and incompatibility. Am. J. Bot., 72(3): 331 - 345.

BAWA, K.S. & WEBB, C.J., 1984, Flower, fruit and seed abortion in tropical forest trees: Implications for the evolution of paternal and maternal reproductive patterns. Am. J. Bot., 71(5): 736 - 751.

BONACCORSO, F.J., 1979, Foraging and reproductive ecology in a Panamanian bat community. Bull. Fla. State Mus. Biol. Sci., 24: 359 - 408.

- BONACCORSO, F.J., GLANZ, W.E & SANDFORD, C.M., 1980, Feeding assemblages of mammals at fruiting Dipteryx panamensis (Papilionaceae) trees in Panama: seed predation, dispersal and parasitism. Rev. Biol. Trop., 28: 61 - 72.
- BUTANDA-CERVERA, A., VÁSQUEZ-YANES, C. & TREJO, L., 1978, La polinización quiropterófila: Una revisión bibliográfica. Biotica, 3(1): 29 - 35.
- CABRERA, A.L. & WILLINK, A., 1973, Biogeografía de América Latina. 120 pp., OEA, Washington.
- CARVALHO, C.T., 1960, Das visitas de morcegos às flores (Mammalia, Chiroptera). An. Acad. Bras. Ci., 32(3/4): 359 - 377.
- CARVALHO, C.T., 1961, Sobre os hábitos alimentares de Phyllostomídeos (Mammalia, Chiroptera). Rev. Biol. Trop., 9(1): 53-60.
- CHARLES-DOMINIQUE, P., ATRAMENTOWICZ, M., CHARLES-DOMINIQUE, M. , GERARD, H., HLADIK, A., HLADIK, C. & PREVOST, M.F., 1981 , Les mammifères frugivores arboricoles nocturnes d'une foret guyanaise: inter-relations plantes-animaux. Rev. Ecol. (Terre et Vie), 35: 341-435.
- CODEPLAN, 1983, Anuário estatístico do Distrito Federal. 494 pp. CODEPLAN, Brasília.
- CODEPLAN, 1984, Atlas do Distrito Federal. v.2. 383 pp. Governo do Distrito Federal, Brasília.
- COIMBRA-FILHO, A.F., 1972, Mamíferos ameaçados de extinção no Brasil. pp 13-98, In Espécies da fauna brasileira ameaçadas de extinção, Academia Brasileira de Ciências, Rio de Janeiro.
- COLE, F.R. & FIRMAGE, D.H., 1984, The floral ecology of Platanthera blephariglottis. Am. J. Bot., 71(5): 700-710.
- COUTINHO, L.M., 1978, O conceito do cerrado. Rev. Brasil. Bot. , 1: 17 - 23.
- COUTO, C.P., 1979, Tratado de paleomastozoologia. 550pp. Academia Brasileira de Ciências, Rio de Janeiro.
- CRUDEN, R.W., 1977, Pollen-ovule ratios: a conservative indicator of breeding systems in flowering plants. Evolution, 31: 32-46.

- CRUDEN, R.W. & MILLER-WARD, S., 1981, Pollen-ovule ratio, pollen size, and the ratio of stigmatic area to the pollen-bearing area of the pollinator. An hypothesis. Evolution, 35:964-975
- DUNNING, J.S., 1982, South American land birds. 364pp, Harrowood Books, Newton Square.
- EITEN, G., 1972, The cerrado vegetation of Brazil. Bot. Rev., 38(2): 201 - 341.
- EITEN, G., 1976, Delimitação do conceito do cerrado. Bol. Geogr. 34(249): 131 - 140.
- EITEN, G., 1977, Delimitação do conceito do cerrado. Arq. Jard. Bot., 21: 125 - 134.
- EITEN, G., 1979, Formas fisionômicas do cerrado. Rev. Brasil. Bot., 2: 139 - 148.
- EITEN, G., 1984, Vegetation of Brasília. Phytocoenologia, 12(2/3): 271 - 292.
- FAEGRI, K & VAN DER PIJL, L., 1979, The principles of pollination ecology. 244 pp., Pergamon Press, New York.
- FERREIRA, M.B., 1973, Frutos comestíveis do Distrito Federal-III-piqui, mangaba, marolo e mamãozinho. Cerrado, volume 20: 22 - 25.
- FERREIRA, M.B., 1976, Reserva Biológica de Águas Emendadas. Dados sobre sua composição florística - I. Cerrado, 8(32): 24-29.
- FERREIRA, M.B., 1980, Frutos comestíveis nativos do cerrado em Minas Gerais. Inf. Agropec., Belo Horizonte, 6(61): 9-18.
- FERRI, M.G., 1963, Histórico dos trabalhos botânicos sobre o cerrado. pp. 15-50, In Simpósio sobre o Cerrado. Ed. USP, São Paulo.
- FERRI, M.G., 1980, Vegetação brasileira. 157pp. Ed. Itatiaia, Belo Horizonte/Ed. USP, São Paulo.
- FERRI, M.G. & COUTINHO, L.M., 1958, Contribuição ao conhecimento da ecologia do cerrado. Estudo comparativo da economia d'água da sua vegetação em Emas (Estado de São Paulo), Campo Grande (Estado de Mato Grosso) e Goiânia (Estado de Goiás). Bol. Fac. Fil. Ci. Letr. USP. 224. Botânica, 15: 103-150.
- FINDLEY, J.S., STUDIER, E.H. & WILSON, D.E., 1972, Morphological properties of bat wings. J. Mammal., 53: 429-444.

- FLEMING, T.H., 1981, Fecundity, fruiting pattern, and seed dispersal in Piper amalago (Piperaceae), a bat-dispersed tropical shrub. Oecologia, 51: 42-46.
- FLEMING, T.H., 1982, Foraging strategies of plant-visiting bats. pp.287-323, In Ecology of bats (Kunz, T.H., ed.). Plenum Press, New York.
- FLEMING, T.H., HEITHAUS, E.R. & SAMYER, W.B., 1977, An experimental analysis of the food location of frugivorous bats. Ecology, 53: 555-569.
- FLEMING, T.H., HOOPER, E.T. & WILSON, D.E., 1972, Three Central American bat communities: Structure, reproductive cycles , and movements patterns. Ecology, 53: 653-670.
- FLEMING, T.H., WILLIAMS, C.F., BONACCORSO, F.J. & HERBST, L.H. , 1985, Phenology, seed dispersal, and colonization in Muntingia calabura, a neotropical pioneer tree. Am. J. Bot., 72(3) : 383-391.
- FRANKIE, G.W., BAKER, H.G. & OPLER, P.A., 1974, Comparative phenological studies of trees in tropical wet and dry forests in the lowlands of Costa Rica. J. Ecol., 62: 881-913.
- FRISCH, J.D., 1981, Aves brasileiras. 353pp., Ed. Dalgas-Ecoltec, São Paulo.
- GARDNER, A.L., 1977, Feeding habits. Pp. 293-350, In Biology of bats of the New World family Phyllostomidae, part II (Baker, R.J., Jones, J.K.Jr. & Carter, D.C., eds.). Spec. Publ. Mus., Texas Tech. Univ., 13: 1-364.
- GAUTIER-HION, A., DUPLANTIER, J.-M., QURIS, R., FEER, F., SOURD, C., DECOUX, J.-P., DUBOST, G., EMMONS, L., ERARD, C. , HECKETSWEILER, P., MOUNGAZI, A., ROUSSILHON, C. & THIOLLAY, J.-M., 1985, Fruit characters as a basis of fruit choice and seed dispersal in a tropical forest vertebrate community . Oecologia, 65: 324-337.
- GENTRY, A.H., 1974, Flowering phenology and diversity in tropical Bignoniaceae. Biotropica, 6: 64-68.
- GOODLAND, R., 1969, An ecological study of the cerrado vegetation of south central Brasil. 224pp. Ph.D. thesis, Bot. Dept. , Mc Gill University, Montreal.

- GOODLAND, R. & FERRI, M.G., 1979, Ecologia do cerrado. 193 pp. , Ed. Itatiaia, Belo Horizonte/Ed. USP, São Paulo.
- GOTTSBERGER, G. & SILBERBAUER-GOTTSBERGER, I., 1983, Dispersal and distribution in the cerrado vegetation of Brazil. Sonderbd. naturwiss. Ver. Hamburg, 7: 315-353.
- GREENHALL, A.M., LORD, R.D. & MASSOIA, E., 1984, Clave para los murcielagos de la Argentina. Centro Panamericano de zoonosis, Publicación Especial. 5 : 1-103.
- GRIBEL, R. & LEMES, M.R., 1985, Preferência de habitat e padrões de atividade em morcegos do Planalto Central. p. 294, In XII Congresso Brasileiro de Zoologia, Campinas, SP, (resumo).
- GRIBEL, R., OLIVEIRA, P.E.A.M. & LEMES, M.R., 1985, Néctar como recurso alimentar para quirópteros no cerrado do Distrito Federal. p.295, In XII Congresso Brasileiro de Zoologia , Campinas, SP, (resumo)
- GRIFFITHS, T.A., 1978, Muscular and vascular adaptations for nectar-feeding in the glossophaginae bats Monophyllus and Glossophaga. J. Mammal., 59 (2): 414-418.
- HANDRO, W. & BARRADAS, M.M., 1971, Sobre os óleos do fruto e da semente do piqui - Caryocar brasiliense Camb. (Caryocaraceae) . pp. 110-113, In III Simpósio sobre o Cerrado. (Coordenador Mário G. Ferri). Ed. USP/Ed. Edgard Blücher, São Paulo.
- HARRIS, B.J. & BAKER, H.G., 1958, Pollination in Kigelia africana Benth. J. West Afr. Sci. Assoc., 4: 25-30.
- HEINRICH, B., 1975, Energetics of pollination. Ann. Rev. Ecol. Syst., 6: 139-170.
- HEINRICH, B. & RAVEN, P.H., 1972, Energetics and pollination ecology. Science, 176: 597-602.
- HEITHAUS, E.R., 1974, The role of plant-pollinator interactions in determining community structure. Ann. Mo. Bot. Gard., 61: 675-691
- HEITHAUS, E.R., 1982, Coevolution between bats and plants. pp. 327-367, In Ecology of bats (Kunz, T.H. ed.). Plenum Press , New York.

- HEITHAUS, E.R., OPLER, P.A. & BAKER, H.G., 1974, Bat activity and pollination of Bauhinia pauletia: Plant-pollinator coevolution. Ecology, 55: 412-419.
- HEITHAUS, E.R., OPLER, P.A. & BAKER, H.G., 1975, Foraging patterns and resource utilization in seven species of bats in a seasonal tropical forest. Ecology, 56: 841-854.
- HEITHAUS, E.R. & FLEMING, T.H., 1978, Foraging movements of a frugivorous bat, Carollia perspicillata (Phyllostomatidae). Ecol. Monogr., 48: 127-143.
- HERINGER, E.P., 1969, Nomes de plantas em acidente geográfico do Estado de Goiás. An. Soc. Bot. Brasil., 20: 325-340.
- HERINGER, E.P., 1970, O Pequizeiro (Caryocar brasiliense, Cambess.) Brasil Florestal, 1: 28-31.
- HERRERA, C.M., 1982a, Seasonal variation in the quality of fruits and diffuse coevolution between plants and avian dispersers. Ecology, 63: 773-785.
- HERRERA, C.M., 1982b, Defense of ripe fruits from pests: its significance in relation to plant-disperser interactions. Am. Nat. 120: 218-241.
- HERRERA, C.M., 1985, Determinants of plant-animal coevolution: the case of mutualistic dispersal of seeds by vertebrates. Oikós, 44: 132-141.
- HOEHNE, F.C., 1939, Plantas e substâncias vegetais tóxicas e medicinais. 355pp. Graphicars, São Paulo.
- HOPKINS, H.C., 1984, Floral biology and pollination ecology of the neotropical species of Parkia. J. Ecol., 72:1-23.
- HOWE, H.F. & PRIMACK, R.B., 1975, Differential seed dispersal by birds of the tree Casearia nitida (Flacourtiaceae). Biotropica, 7: 278-283.
- HOWE, H.F. & ESTABROOK, G.F., 1977, On intraspecific competition for avian dispersers in tropical trees. Am. Nat., 111:817-832.
- HOWE, H.F. & SMALLWOOD, J., 1982, Ecology of seed dispersal. Ann. Rev. Ecol. Syst., 13: 201-228.
- HOWELL, D.J., 1974a, Bats and pollen: Physiological aspects of the syndrome of chiropterophily. Comp. Biochem. Physiol., 48: 263-276.

- HOWELL, D.J., 1974b, Acoustic behavior and feeding in glossophagine bats. J. Mammal., 55: 293-308.
- HOWELL, D.J., 1977, Time sharing and body partitioning in bat-plant pollination systems. Nature, 270: 509-510.
- HOWELL, D.J., 1979, Flock foraging in nectar-feeding bats: advantages to the bats and to the host plants. Am. Nat., 114(1): 23-49.
- HOWELL, D.J. & BURCH, D., 1974, Food habits of some Costa Rican bats. Rev. Biol. Trop., 21: 281-294.
- HOWELL, D.J. & HODGKIN, N., 1976, Feeding adaptations in the hairs and tongues of nectar-feeding bats. J. Morph., 148: 329-336.
- HUMPHREY, S.R. & BONACCORSO, F.J., 1979, Population and community ecology. pp. 409-441, In Biology of bats of the New World family Phyllostomidae, part III (Baker, R.J., Jones, J.K. Jr & Carter, D.C. eds). Spec. Publ. Mus., Texas Tech. Univ., 16: 1 - 441.
- IBDF, 1979, Plano de manejo. Parque Nacional de Brasília. 98 pp. Ed. Independência, Brasília.
- JANZEN, D.H., 1971a, Euglossine bees as long-distance pollinators of tropical plants. Science, 1971: 203-205.
- JANZEN, D.H., 1971b, Seed predation by animals. Ann. Rev. Ecol. Syst., 2: 465-492.
- JANZEN, D.H., 1975, A note on optimal mate selection by plants. Am. Nat., 11: 365-371.
- JANZEN, D.H., 1976, Two patterns of pre-dispersal seed-predation by insects on Central American deciduous forest trees. pp. 179-188, In Tropical trees: Variation, breeding and conservation. (Burley, J. & Styles, B.T. eds.) Academic Press, London.
- JANZEN, D.H., 1980, Ecologia vegetal nos trópicos. 79 pp. Ed. Pedagógica e Universitária/Ed. USP., São Paulo.
- JANZEN, D.H., 1982, Seeds in tapir dung in Santa Rosa National Park, Costa Rica. Brenesia 19/20: 129-135.
- JANZEN, D.H., 1983, Dispersal of seeds by vertebrate guts. pp. 232-262, In Coevolution (Futuyma, D.J. & Slatkin, M. eds.) Sinauer Ass. Inc., Sunderland.

- JANZEN, D.H. & MARTIN, P.S., 1981, Neotropical anachronisms: The fruits the gomphotheres ate. Science, 215: 19-27.
- KRESS, W.J., 1985, Bat pollination of an Old World Heliconia. Biotropica, 17(4): 302-308.
- LABOURIAU, L.G., VÁLIO, I.F.M., SALGADO LABOURIAU, M.L. & HANDRO, W., 1963, Nota sobre a germinação de sementes de plantas de cerrados em condições naturais. Rev. Brasil. Biol., 23(3) : 227-237.
- LABOURIAU, L.G., VÁLIO, I.F.M. & HERINGER, E.P., 1964, Sobre o sistema reprodutivo de plantas dos cerrados - I. An. Acad. Bras. Ci., 36(4): 449-464.
- LACK, A., 1978, The ecology of the flowers of the savanna tree Maranthes polyandra and their visitors, with particular reference to bats. J. Ecol., 66: 287-295.
- LEMKE, T.O., 1984, Foraging ecology of the long-nosed bat , Glossophaga soricina, with respect to resource availability . Ecology, 65(2): 538-548.
- LEMKE, T.O., 1985, Pollen carrying by the nectar-feeding bat Glossophaga soricina in a suburban environment. Biotropica , 17(2): 107-111.
- LLOYD, D.G., 1980, Sexual strategies in plants. I. An hypothesis of serial adjustment of maternal investment during one reproductive session. New Phytol., 86: 69-80.
- LOCK, J.M. & MARSHALL, A.C., 1976, Probable pollination of Parinari polyandra by bats. Nigerian Field, 41: 89-92.
- LUND, P.W., 1950, Memórias sobre a Paleontologia Brasileira . 589 pp., Inst. Nac. do Livro, Rio de Janeiro.
- MARINHO-FILHO, J.S., 1985, Padrões de atividade e utilização de recursos alimentares por seis espécies de morcegos filostomídeos na Serra do Japi, Jundiaí, São Paulo. 78 pp. Dissertação de Mestrado. Deptº de Zoologia, Instituto de Biologia, Universidade Estadual de Campinas.
- Mc GREGOR, S.E., ALCORN, S.M. & OLIN, G., 1962, Pollination and pollinating agents of the saguaro.. Ecology, 43(2): 259-267.

- McKEY, D., 1975, The ecology of coevolved seed dispersal systems. pp. 159-191, In Coevolution of animals and plants (Gilbert , L.E., Raven, P.H. eds). University of Texas Press, Austin.
- MELLO, D.A., 1977, Observações preliminares sobre a ecologia de algumas espécies de roedores do cerrado, Município de Formosa, Goiás, Brasil. Rev. Brasil. Pesq. Med. Biol., 10(1): 39-44.
- MEYER DE SCHAUENSEE, R. & PHELPS, W.H., 1978, A guide to the birds of Venezuela. 424 pp. Princeton University Press, Princeton.
- MONASTERIO, M. & SARMIENTO, G., 1976, Phenological strategies of plant species in the tropical savanna and the semi-deciduous forest of the Venezuelan Llanos. J. Biogeography, 3: 325-356.
- MOURA, L.C., 1983, Associação interespecífica em um estudo fitosociológico de cerrado "sensu strictu" (Brasília-DF). 149 pp. Dissertação de Mestrado. Deptº de Biologia Vegetal, Universidade de Brasília.
- NATIONAL ACADEMY OF SCIENCES, 1975, Underexploited tropical plants with promising economic value. ix + 189pp. National Academy of Sciences, Washington.
- PEREIRA-NORONHA, M.R. & GOTTSBERGER, G., 1980, A polinização de Aspilia floribunda (Asteraceae) e Cochospermum regium (Cochoespermaceae) e a relação das abelhas visitantes com outras plantas do cerrado de Botucatu, Estado de São Paulo. Rev. Brasil. Bot., 3: 67-77.
- PEREIRA-NORONHA, M.R., SILBERBAUER-GOTTSBERGER, I. & GOTTSBERGER, G., 1982, Biologia floral de Stylosanthes (Fabaceae) no cerrado de Botucatu, Estado de São Paulo. Rev. Brasil. Biol., 42(3): 595-605.
- PIANKA, E.R., 1978, Evolutionary ecology. 356 pp. Harper & Row , New York.
- POOLE, R.W. & RATHCKE, B.J., 1979, Regularity, randomness , and aggregation in flowering phenologies. Science, 203: 470-471.
- PRANCE, G.T & ARIAS, J.R., 1975, A study of the floral biology of Victoria amazonica (Poepp.) Sowerby (Nymphaeaceae) . Acta Amazônica, 5(2): 109-139.

- PRANCE, G.T. & FREITAS DA SILVA, M.F., 1973, Caryocaraceae. Flora Neotrópica, 12: 1-75.
- RAMIREZ, N., SOBREVILA, C. ENRECH, N.X. & RUIZ-ZAPATA, T., 1984, Floral biology and breeding system of Bauhinia unguulata L. (Leguminosae), a bat-pollinated tree in Venezuelan "Llanos". Am. J. Bot., 71(2): 273-280.
- RANZANI, G., 1971, Solos do cerrado no Brasil. pp. 26-42, In III Simpósio sobre o Cerrado. (Coordenador Mário G. Ferri) . Ed. USP/Ed. Edgard Blücher, São Paulo.
- RATHCKE, B., 1983, Competition and facilitation among plants for pollination. pp. 305-329, In Pollination biology (Real, L. ed.) Academic Press, London.
- RATTER, J.A., 1980, Notes on the vegetation of Fazenda Água Limpa (Brasília, DF., Brazil). 111 pp., Royal Botanic Garden , Edinburgh.
- REIS, N.R. & GUILLAUMET, J.L., 1983, Les chauves-souris frugivores de la région de Manaus et leur rôle dans la dissémination des espèces végétales. Rev. Ecol. (Terre Vie), 38: 148-169.
- RIDLEY, H.N, 1930, The dispersal of plants throughout the world . 744pp. L. Reeve, Ashford.
- RIZZINI, C.T., 1965, Estudos experimentais sobre o xilopódio e outros órgãos tuberosos de plantas do cerrado. An. Acad. Bras. Ci., 37: 87-113.
- RIZZINI, C.T., 1971, Aspectos ecológicos da regeneração em algumas plantas do cerrado. pp. 61-64, In III Simpósio sobre o Cerrado. Ed. Edgard Blücher/Ed. USP, São Paulo.
- RIZZINI, C.T., 1979, Tratado de fitogeografia do Brasil. v.2. 374 pp. Ed. HUCITEC/Ed. USP, São Paulo.
- RIZZINI, C.T. & MORS, W.B., 1976, Botânica econômica brasileira . 207 pp. Ed. Pedagógica e Universitária/Ed. USP, São Paulo.
- SALGADO-LABOURIAU, M.L., 1973, Contribuição à palinologia dos cerrados. 291 pp., Academia Brasileira de Ciências, Rio de Janeiro.

- SAZIMA, I., 1976, Observations on the feeding habits of Phyllostomatid bats (Carollia, Anoura, and Vampyrops) in southeastern Brazil. J. Mammal., 57(2): 381-382.
- SAZIMA, I. & SAZIMA, M., 1977, Solitary and group foraging : Two flower-visiting patterns of the lesser spear-nosed bat Phyllostomus discolor. Biotropica, 9(3): 213-215.
- SAZIMA, M. & SAZIMA, I., 1975, Quiropterofilia em Lafoensis pacari St. Hill (Lythraceae), na Serra do Cipó, Minas Gerais. Ci. Cult., 27(4): 405-416.
- SAZIMA, M. & SAZIMA, I., 1978, Bat pollination of the passion flower, Passiflora mucronata, in southeastern Brazil. Biotropica, 10(2): 100-109.
- SAZIMA, M & SAZIMA, I., 1980, Bats visits to Marcgravia myriostigma Tr. et Planc. (Marcgraviaceae) in southeastern Brazil. Flora, 169: 84-88.
- SAZIMA, M., FABIÁN, M.E. & SAZIMA, I., 1982, Polinização de Luehea speciosa (Tiliaceae) por Glossophaga soricina (Chiroptera, Phyllostomatidae). Rev. Brasil. Biol., 42(3): 505-513.
- SCHOENER, T.W., 1971, Theory of feeding strategies. Ann. Rev. Ecol. Syst., 2: 369-404.
- SICK, H., 1965, A fauna do cerrado. Arg. Zool. Est. São Paulo, 12: 71-93.
- SICK, H., 1985, Ornitologia brasileira, uma introdução. 2v. 827pp. Ed. Universidade de Brasília, Brasília.
- SILVA, W.R., 1983, Polinização e dispersão de Cereus peruvianus Miller (Cactaceae) na Serra do Japi, Estado de São Paulo . 127pp. Dissertação de Mestrado. Instituto de Biologia, Universidade Estadual de Campinas.
- SMYTHE, N., 1970, Relationships between fruiting seasons and seed dispersal methods in a neotropical forest. Am. Nat., 104:25-35
- SMYTHE, N., 1978, The natural history of the Central American agouti (Dasyprocta punctata). Smithsonian Contributions Zoology, 257: 1-52.
- SOKAL, R.R. & ROHLF, F.J., 1980, Introducción a la bioestadística . 362 pp., Ed. Reverté, Barcelona.

- START, A.N., 1972, Pollination of the baobab (Adansonia digitata L.) by the fruit bat Rousettus aegyptiacus E. Geoffroyi. E. Afr. Wildl. J., 10: 71-72.
- START, A.N. & MARSHALL, A.G., 1976, Nectarivorous bats as pollinators of trees in West Malaysia. pp. 141-150, In Tropical trees : Variation, breeding and conservation. (Burley, J. & Styles, B. eds.) Academic Press, London.
- STEPHENSON, A.G., 1981, Flower and fruit abortion: proximate causes and ultimate functions. Ann. Rev. Ecol. Syst., 12: 253-279.
- STEPHENSON, A.G. & BERTIN, R.I., 1983, Male competition, female choice, and sexual selection in plants. pp. 109-149, In Pollination biology (Real, L. ed.). Academic Press, London.
- STILES, F.G., 1977, Coadapted competitors: the flowering seasons of hummingbird pollinated plants in a tropical forest. Science, 198: 1177-1178.
- STILES, F.G., 1978, Temporal organization of flowering among the hummingbird food plants of a tropical wet forest. Biotropica, 10: 194-210.
- SUSSMAN, R.W. & RAVEN, P.H., 1978, Pollination by lemurs and marsupials: An archaic coevolutionary system. Science, 200: 731-736.
- TADDEI, V.A., 1983, Morcegos. Algumas considerações sistemáticas e biológicas. Bol. Téc. CATI, 172: 1-31.
- TEMPLE, S.A., 1977, Plant-animal mutualism: Coevolution with dodo leads to near extinction of plant. Science, 197: 885-886.
- UNIVERSIDADE FEDERAL DO PARANÁ, 1972, Inventário florestal do Distrito Federal. 198pp. Universidade Federal do Paraná, Curitiba
- VÁLIO, I.F.M. & MORAES, V., 1966, Sobre o sistema reprodutivo de plantas dos cerrados. II. An. Acad. Bras. Ci., 38(Suplemento): 219-224.
- VAN DER PIJL, L., 1961, Ecological aspects of flower evolution II. Zoophilous flower classes. Evolution, 15: 44-59.
- VAN DER PIJL, L., 1982, Principles of dispersal in higher plants. 214pp. Springer-Verlag, New York.

- VIEIRA, C.O.C., 1942, Ensaio monográfico sobre os quirópteros do Brasil. Arq. Zool. Est. São Paulo, 3(8): 219-471.
- VIZOTTO, L.D. & TADDEI, V.A., 1973, Chave para determinação de quirópteros brasileiros. Bol. Ciênc., 1: 1-72.
- VOGEL, St., 1958, Fledermäusblumen in Südamerika. Osterr. bot. Z., 104(4/5): 491-530.
- VOGEL, St., 1968, Chiropterophilie in der neotropischen Flora . Neue Mitteilungen I. Flora, Abt. B, 157: 562-602.
- VOGEL, St., 1969, Chiropterophilie in der neotropischen Flora . Neue Mitteilungen II. Flora, Abt. B, 158: 185-222.
- VOSS, R.M., TURNER, M., INOUYE, R., FISHER, M & CORT, R., 1980 , Floral biology of Markea neurantha Hemsley (Solanaceae), a bat pollinated epiphyte. Am. Midl. Nat., 103: 262-268.
- WALTER, H., 1971, Ecology of tropical and subtropical vegetation . 539pp., Van Nostrand Reinhold, New York.
- WARMING, E., 1892, Lagoa Santa. Mem. Acad. Roy. Sci. Let. Danemark (Copenhague), 6 ser. cl. Sc VI, nº 3: 1-284. Port. trans. 1908, transl. by A. Löfgren, Belo Horizonte; repr. 1973, Ed. USP , São Paulo/Ed. Itatiaia, Belo Horizonte.
- WASER, N.M., 1983, Competition for pollination and floral character differences among sympatric plant species: a review of evidence. pp. 277-293, In Handbook of experimental pollination biology . (Jones, C.E. & Little, R.J., eds.), Van Nostrand Reinhold, New York.
- WHEELWRIGHT, N.T. & ORIANS, G.H., 1982, Seed dispersal by animals : contrasts with pollen dispersal, problems of terminology, and constraints on coevolution. Am. Nat., 119: 402-413.
- WIKANDER, T., 1984, Mecanismos de dispersión de diaspores de una selva decidua en Venezuela. Biotropica, 16(4): 276-283..
- WILLIG, M.R., 1983, Composition, microgeographic variation , and sexual dimorphism in caatingas and cerrado bat communities from northeast Brazil. Bull. Carnegie Mus. Nat. Hist., 23: 1-131.
- WILLSON, M.F., 1983, Plant reproductive ecology. 282pp. John Wiley & Sons, Inc, New York.

WOLF, J.M., 1977, Probabilidades de ocorrência de períodos secos na estação chuvosa para Brasília, DF. Pesq. Agropec. Bras. , 12: 141-150.

WYATT, R., 1982, Inflorescence architecture: How flower number , arrangement, and phenology affect pollination and fruit-set. Am. J. Bot., 69: 585-594.

WYATT, R., 1983, Pollinator-plant interactions and the evolution of breeding systems. pp. 51-95, In Pollination biology (Real, L. ed.) Academic Press, London.

DATA	LOCAL	MORCEGOS OBSERVADOS NAS FLORES CAPITRADOS (Nº DE FOTOGRAFIAS NAS FLORES)	Nº DE FOTOGRAFIAS NAS FLORES	DE CADH ESPECIE NAS FLORES	DE CADH ESPECIE NAS FLORES	INDIVIDOS COM PÓLEN	TAMANHO DO ANIMAL: ESPÉCIE PROVAVEL	MORCEGOS OBSERVADOS NAS FLORES	DATA
28/09/83	FAL	105	40	1 G. sorticina	1 G. sorticina				
30/03/84	RBAE	120	120	1 G. sorticina	1 G. sorticina				
08/04/84	RBAE	120	110	1 G. sorticina	1 G. sorticina				
2/04/84	FAL	120	110	1 G. sorticina	1 G. sorticina				
5/04/84	RBAE	260	220	3 P. discolor	3 P. discolor				
0/04/84	RBAE	220	220	6 P. discolor	6 P. discolor				
0/04/84	FAL	75	75	2 G. sorticina (2 - 4)	2 G. sorticina (2 - 4)	1 V. interstis (1)	1 V. interstis (1)	1 G. sorticina	
0/04/84	FAL	67	67	1 G. sorticina	1 G. sorticina	1 V. interstis (1)	1 V. interstis (1)	1 G. sorticina	
0/04/84	FAL	120	67	1 G. sorticina	1 G. sorticina	1 V. interstis (1)	1 V. interstis (1)	1 G. sorticina	
0/08/84	FAL	34	34	1 G. sorticina	1 G. sorticina				
0/08/84	FAL	25	25	1 G. sorticina	1 G. sorticina				
0/08/84	FAL	44	44	neinhuma visita observada	neinhuma visita observada				
0/08/84	FAL	220	220	1 A. lituratus (0)	1 A. lituratus (0)				
0/09/84	FAL	67	67	1 S. jasione (0)	neinhuma visita observada				
0/09/84	RBAE	120	120	medio : V. interstis (1 - 5)	medio : V. interstis (1 - 5)	1 G. sorticina	1 G. sorticina	1 G. sorticina	
0/09/84	FAL	60	60	2 G. sorticina (2 - 3)	2 G. sorticina (2 - 3)	1 V. interstis (1)	1 V. interstis (1)	1 G. sorticina	
0/10/84	RBAE	74	74	2 G. sorticina (1 - 3)	2 G. sorticina (1 - 3)	1 A. geoffroyi (1)	1 A. geoffroyi (1)	1 G. sorticina	
0/10/84	RBAE	60	60	2 G. sorticina (2 - 3)	2 G. sorticina (2 - 3)	1 C. perspicillata (1)	1 C. perspicillata (1)	1 M. planirostris (0)	
0/10/84	FAL	60	60	1 G. sorticina (1)	1 G. sorticina (1)				
0/10/84	RBAE	60	60	1 G. sorticina (1)	1 G. sorticina (1)				
0/10/84	RBAE	74	74	1 G. sorticina	1 G. sorticina				

EM ARVORES
MORCEGOS OU FOTOGRAFADOS FORRAGENDO
ADOS OU FOTOGRAFADOS FORRAGENDO
TROYCAR brasiliense NAS AREAS DE ESTUDO

ÍNDICE I