

UNIVERSIDADE FEDERAL DE SÃO CARLOS
Centro de Ciências Biológicas e da Saúde
Programa de Pós Graduação em Ecologia e Recursos Naturais

**Partilha de polinizadores por espécies quiropterófilas em um
fragmento de Cerrado, São Paulo**

Reinaldo Chaves Teixeira

Orientadora: Profa. Dra. Dalva Maria da Silva Matos

Co-orientador: Dr. Marco Aurelio Ribeiro Mello

São Carlos

2010

UNIVERSIDADE FEDERAL DE SÃO CARLOS
Centro de Ciências Biológicas e da Saúde
Programa de Pós Graduação em Ecologia e Recursos Naturais

**Partilha de polinizadores por espécies quiropterófilas em um
fragmento de Cerrado, São Paulo**

Reinaldo Chaves Teixeira

*Tese apresentada como requisito
para a obtenção do título de Doutor
pelo Programa de Pós Graduação
em Ecologia e Recursos Naturais da
Universidade Federal de São Carlos*

São Carlos

2010

**Ficha catalográfica elaborada pelo DePT da
Biblioteca Comunitária da UFSCar**

T266pp

Teixeira, Reinaldo Chaves.

Partilha de polinizadores por espécies quiropterófilas em fragmento de Cerrado, São Paulo / Reinaldo Chaves Teixeira. -- São Carlos : UFSCar, 2011.
116 f.

Tese (Doutorado) -- Universidade Federal de São Carlos, 2010.

1. Adaptação reprodutiva. 2. Partilha de polinizadores. 3. Quiropterofilia. 4. Morcego. 5. Cerrado. I. Título.

CDD: 574.56 (20^a)

Reinaldo Chaves Teixeira

**PARTILHA DE POLINIZADORES POR ESPÉCIES QUIROPTERÓFILAS EM UM
FRAGMENTO DE CERRADO, SÃO PAULO.**

Tese apresentada à Universidade Federal de São Carlos, como parte dos
requisitos para obtenção do título de Doutor em Ciências.

Aprovada em 29 de junho de 2010

BANCA EXAMINADORA

Presidente



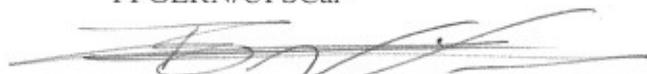
Profa. Dra. Dalva Maria da Silva Matos
(Orientadora)

1º Examinador



Profa. Dra. Maria Elina Bichuette
PPGERN/UFSCar

2º Examinador



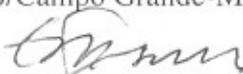
Prof. Dr. Rodolfo Antônio de Figueiredo
PPGADR/UFSCar

3º Examinador



Prof. Dr. Erich Arnold Fischer
UFMS/Campo Grande-MS

4º Examinador



Profa. Dra. Elza Maria Guimarães Santos
UNESP/BOUVCATU-SP

“A beleza ainda me emociona muito.
Não só a beleza física, mas também a beleza natural.
Hoje com quase oitenta e cinco anos eu tenho uma visão da natureza muito
mais rica do que eu tinha quando era jovem.
Hoje, a natureza é para mim um repertório surpreendente de coisas
magníficas, coisas belas.
Ao contemplar o vôo surpreendente de um passaro,
ou uma rolinha que pousa na minha janela,
eu fico estático vendo a maravilha que é aquele bichinho que voou para
cima de mim a procura de comida ou de não sei o que.
A interrelação dos seres vivos e a integração dos seres vivos no meio
natural para mim é uma coisa que eu considero sublime.”

Carlos Drummond de Andrade
CPDOC JB

“Avance, mas nunca deixe de olhar para trás.”

Ditado popular de Madagascar

*Dedico a tese àqueles que nunca duvidaram
de mim e me apoiaram até debaixo d'água,
mesmo quando eu já não acreditava mais.
Aos meus companheiros Fabiano e Edvart.*

AGRADECIMENTOS

Agradeço aos membros da pré-banca julgadora Erich A. Fischer, Rodolfo A. de Figueiredo, Maria Elina Bichuette, Elza M. Guimarães Santos, Maria Rosângela Sigrist e Alessandra dos Santos Penha pelas valiosas críticas detalhadas e por me proporcionarem uma das cinco horas mais prazerosas dos quatro anos do doutorado, graças as importantes discussões a respeito da tese.

À Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) pela concessão da bolsa de doutorado.

Ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Recursos Naturais da Universidade Federal de São Carlos (UFSCar) pelo apoio logístico e à Universidade Federal de São Carlos (UFSCar) pela permissão concedida para que fosse possível a execução do trabalhos em sua Reserva Particular do Patrimônio Natural (RPPN) e pelos cuidados oferecidos por seus agentes patrimoniais.

À mãe do céu pela proteção e iluminação durante todo o curso e desenvolvimento do projeto desenvolvido numa área onde as ameaças de perigos constantes devido à presença humana e de animais peçonhentos tornaram o trabalho de coleta de dados cheios de descargas de adrenalina.

À Dalva Maria da Silva Matos por aceitar me orientar no meio do caminho, pelo lado humano e compreensivo, pela paciência homérica e por ter sido uma mãe durante todo o tempo em que estive associado ao seu laboratório.

Ao Marco Aurelio Ribeiro Mello pela co-orientação e por ter me aceito também no meio do caminho. Agradeço por seu lado humano e compreensivo, pela cuidadosa e pacientemente orientação. Tenho muito a agradecer a sua confiança, incentivo, críticas, correções, sugestões, amizade, luta em meu favor e por ter feito a grande diferença na minha formação acadêmica durante esses quatro anos na UFSCar. Sua influência se estendeu desde a minha formação ética como profissional e a pessoal.

Ao Laboratório de RMN do Departamento de Química – UFSCar e Elisângela Fabiana Boffo e Antonio Gilberto Ferreira pelas análises.

À Geciani Miriam Silva e a Ângela Lúcia Bagnatori Sartori do Herbário de Campo Grande, da Universidade Federal de Mato Grosso do Sul (CGMS/UFMS) pela identificação das espécies de *Bauhinia* e à Caroline Leuchtenberger pelos desenhos das flores.

Ao Rodrigo Damiano, Marlies e Ivan Sazima, Paulo Robson de Souza, Carolina Ferreira Santos, Erich Fischer, Marcelo Leite, Marco A. Mello, Peter Gibbs, Gerhard & Ilse Gottsberger pelas fotos e desenhos utilizado no estudo e na apresentação de defesa da tese.

Aos colegas dos Laboratórios de Botânica e Ecologia e Conservação da Universidade Federal de Mato Grosso do Sul pela ajuda, apoio e companheirismo.

Ao Matheus Reis e a Marina Telles pelas informações sobre os beija-flores e ao Manoel Dias pela identificação das mariposas e demais insetos.

Ao Erich Arnold Fischer e Maria Rosângela Sigrist por me iniciarem na jornada junto aos morcegos e polinização.

À Raquel Negrão Baldoni e Lia Sabinson por toda a amizade e por tão carinhosamente sempre me ajudar com os mil favores. Obrigado queridas.

Aos colegas de pesquisa Patrícia Kerches Rogeri, Flávia Maria Darcie Marquitti, Tiago Yamazaki Andrade e Renata Muylaert pela ajuda e companheirismo em campo.

Carolina Ferreira Santos e Nicolay Leme da Cunha por toda a ajuda desde a idealização do projeto, consultorias, orientações, auxílio com as análises e a amizade e parceria.

À Vali e Arnildo Pott, Andrea Cardoso Araújo, Josué Raizer, Christiane Corrêa, Marlies Sazima, Leonardo Galetto, Silvana Buzatto, Hipólito Paulino Ferreira Neto, Maria Inês Salgueiro Lima, Marco Antônio Batalha pelas contribuições ao projeto.

À Isabelle Blengini, Talita Sampaio, Marcelo Leite, Ana Carolina Abrão Neri e demais colegas e associados do Laboratório de Ecologia e Conservação do Departamento de Botânica da UFSCar pelo todo companheirismo e ajuda.

À minha família Márcia Chaves Teixeira, Heitor Chaves Teixeira, Cleide Machado Chaves, Heitor Gomes Chaves, Ana Maria de Aguiar e Aorlei Martins Teixeira pelo carinho, apoio psicológico e financeiro durante o doutorado.

Agradeço especialmente a minha mãe Hédy Chaves Teixeira por todo o amor, apoio compreensão e suporte, não só durante a fase do doutorado, mas também desde que me conheço por gente. Obrigado por acreditar em mim e por ser a grande responsável por quem sou hoje.

Aos amigos Raul Sanchez, Tainá Matos, Diogo Fujiwara (Diesel), Priscila Kobayachi Amorin, Helena Janke, Iderval da Silva Junior Sobrinho, Carlos Minoru e Ana Beatriz Yoshioka, Edilson Spezotto e Luis Ribeiro pela companhia, apoio e amizade.

À Julia Ramos Estevão por estar junto de mim, sempre sendo amiga, companheira de campo e cidade, laboratório, congressos, durante as redações e discussões científicas e até minha psicóloga acessória. Sua amizade é uma das coisas mais valiosas que trago desses quatro anos de doutorado.

A todos os colegas e amigos, porventura não citados, mas que contribuíram para meu crescimento profissional e para que esta tese fosse uma realidade, deixo aqui meus agradecimentos.

Agradeço especialmente aos meus companheiros Fabiano Ramos da Costa e Edvart Antônio Costa por todo o auxílio, cumplicidade, carinho, confiança, paciência durante o desenvolvimento do trabalho e ao longo da minha carreira. Obrigado por estarem ao meu lado.

ÍNDICE GERAL

■ LISTA DE FIGURAS.....	11
■ LISTA DE TABELAS.....	13
■ RESUMO GERAL.....	14
■ GENERAL ABSTRACT.....	15
■ INTRODUÇÃO GERAL.....	16
• COEXISTÊNCIA DE ESPÉCIES.....	16
• SÍNDROME DE POLINIZAÇÃO.....	17
• ESPÉCIES QUIROPTERÓFILAS.....	18
• MORCEGOS NECTARÍVOROS.....	19
• PERGUNTAS E HIPÓTESES.....	20
• REFERÊNCIAS.....	21
■ CAPÍTULO 1 – COMUNIDADE DE ESPÉCIES QUIROPTERÓFILAS EM UMA ÁREA DE CERRADO NO ESTADO DE SÃO PAULO	
• RESUMO & ABSTRACT.....	26
• INTRODUÇÃO.....	27
• MÉTODOS.....	28
• RESULTADOS.....	30
• DISCUSSÃO.....	39
• REFERÊNCIAS.....	48
■ CAPÍTULO 2 - MECANISMOS DE COEXISTÊNCIA E FACILITAÇÃO EM UMA COMUNIDADE DE ESPÉCIES POLINIZADAS POR MORCEGOS, NO CERRADO	
• RESUMO & ABSTRACT.....	56
• INTRODUÇÃO.....	57
• MÉTODOS.....	58
• RESULTADOS.....	61
• DISCUSSÃO.....	66
• REFERÊNCIAS.....	79

■ **CAPÍTULO 3 - MECANISMOS DE COEXISTÊNCIA DE DUAS ESPÉCIES DE
BAUHINIA (FABACEAE) QUIROPTERÓFILAS**

- RESUMO & ABSTRACT.....100
- INTRODUÇÃO.....101
- MÉTODOS.....102
- RESULTADOS.....104
- DISCUSSÃO.....106
- REFERÊNCIAS.....110

LISTA DE FIGURAS

- **CAPÍTULO 1 – COMUNIDADE DE ESPÉCIES QUIROPTERÓFILAS EM UMA ÁREA DE CERRADO NO ESTADO DE SÃO PAULO**
 - Figura 1. Flores de nove espécies de quiropterófilas estudadas em fragmento de cerrado no sudeste brasileiro: (A) *Bauhinia holophylla*, (B) *Bauhinia longifolia*, (C) *Hymenaea stigonocarpa*, (D) *Caryocar brasiliense*, (E) *Lafoensia pacari*, (F) *Irlbachia alata*, (G) *Luehea grandiflora*, (H) *Pseudobombax longiflorum*, (I) *Siphocampylus sulphureus*.....54

- **CAPÍTULO 2 - MECANISMOS DE COEXISTÊNCIA E FACILITAÇÃO EM UMA COMUNIDADE DE ESPÉCIES POLINIZADAS POR MORCEGOS, NO CERRADO**
 - Figura 1. Flores de nove espécies de quiropterófilas estudadas em fragmento de cerrado no sudeste brasileiro: (A) *Bauhinia holophylla*, (B) *Bauhinia longifolia*, (C) *Hymenaea stigonocarpa*, (D) *Caryocar brasiliense*, (E) *Lafoensia pacari*, (F) *Irlbachia alata*, (G) *Luehea grandiflora*, (H) *Pseudobombax longiflorum*, (I) *Siphocampylus sulphureus*.....91
 - Figura 2. Resistência das flores de espécies enquadradas como quiropterófilas ao suporte de peso extra ($H=37,1$; $gl=8$; $p<0,0001$). Barras verticais = desvio padrão da média. Valores seguidos pela mesma letra não diferem significativamente (Student-Newman-Keuls, $\alpha=0,05$). Número de medições para cada espécie vegetal (nome abreviado): *Plon*=4; *Hst*=4; *Cbr*=8; *Bho*=13; *Blo*=12; *Lpa*=3; *Lgr*=4; *Sul*=3; *Ial*=4.....92
 - Figura 3. (A) Volume médio ($F = 65,9$; $gl = 6$; $p < 0,001$) e (B) concentração média de solutos no néctar floral ($F = 2,78$; $gl = 6$; $p = 0,0202$), secretado por flores de sete espécies “quiropterófilas” ao longo da noite ((nome abreviado): *Bho*=15, *Blo*=11, *Plon*=9; *Cbr*=24; *Lpa*=3; *Lgr*=15; *Hst*=6). Barras verticais = desvio padrão da média. Os valores seguidos pela mesma letra não diferem significativamente (Bonferroni, $\alpha < 0,0025$).93
 - Figura 4. Média do volume de néctar (■) e da concentração de solutos (◆) de néctar secretado por flores de sete espécies “quiropterófilas” ao longo da noite.....94

- Figura 5. Período de floração de nove espécies “quiropterófilas” baseada na quantidade de botões e/ou flores registrados em um fragmento de cerrado, no sudeste do Brasil ao longo de julho/2007 a junho/2009. Legenda – Espécie vegetal *Ss* = *Siphocampylus sulphureus*; *Hs* = *Hymenaea stigonocarpa*; *Bh* = *Bauhinia holophylla*; *Bl* = *Bauhinia longifolia*; *Ia* = *Irlbachia alata*; *Lg* = *Luehea grandiflora*; *Lp* = *Lafoensia pacari*; *Pl* = *Pseudobombax longiflorum*; *Cb* = *Caryocar brasiliense*.95
- Figura 6. Número de indivíduos com flores e/ou botões, indicando o período de floração de seis espécies “quiropterófilas” em um fragmento de cerrado, no sudeste do Brasil.....96
- Figura 7. Número de indivíduos com flores e/ou botões, indicando o período de floração de três espécies quiropterófilas em um fragmento de cerrado, no sudeste do Brasil.....97
- Figura 8. Local de deposição dos grãos de pólen/contato do estigma de nove espécies de plantas polinizadas por dois grupos de morcegos (A) Glossophaginae e (B) Não-Glossophaginae (Phyllostominae, Stenodermatinae e Carollinae).98

- **CAPÍTULO 3 - MECANISMOS DE COEXISTÊNCIA DE DUAS ESPÉCIES DE BAUHINIA (FABACEAE) QUIROPTERÓFILAS**
- Figura 1. Padrão de secreção de néctar floral de *Bauhinia holophylla* e *Bauhinia longifolia* ao longo da antese. Volume de néctar é descrito por (◻) e concentração de solutos no néctar por (◊); barras referem-se ao desvio padrão.....114
- Figura 2. Número de indivíduos com flores e/ou botões, indicando o período de floração de *Bauhinia holophylla* e *B. longifolia* em um fragmento de cerrado, no sudeste do Brasil.....115
- Figura 3. Número de visitas de morcegos Glossophaginae em flores de *Bauhinia holophylla* (◊) e de *B. longifolia* (■) em um fragmento de cerrado, no sudeste do Brasil.....116

LISTA DE TABELAS

- **CAPÍTULO 2 - MECANISMOS DE COEXISTÊNCIA E FACILITAÇÃO EM UMA COMUNIDADE DE ESPÉCIES POLINIZADAS POR MORCEGOS, NO CERRADO**
 - Tabela 1. Coloração da corola, simetria floral, posição da flor em relação ao solo, número de flores produzidas por noite por planta, características do néctar em espécies vegetais “quiropterófilas” de um fragmento de cerrado, no sudeste do Brasil. \bar{x} = média; d.p. = desvio padrão; n = número de amostras.....87
 - Tabela 2. Valores da morfometria floral e teste de Kruskal-Wallis para verificar diferenças de médias entre flores de nove espécies “quiropterófilas” estudadas em um fragmento de cerrado, no sudeste do Brasil. n = número de amostras.....88
 - Tabela 3. Visitantes florais registrados em espécies vegetais “quiropterófilas” em fragmento de cerrado urbano, no sudeste do Brasil. Abreviações - morcegos - GlS=*Glossophaga soricina*; Anc=*Anoura caudifer*; GlñI=Glossophaginae não identificado (alguma das duas espécies citadas previamente); Phd=*Phyllostomus discolor*; Stl=*Sturnira lilium*; Cap=*Carollia perspicillata*; PlI=*Platyrrhinus lineatus*; Sphingidae: Col= *Cocytius lúcifer*; Prs= *Protambulyx strigilis*; EnI= *Enyo lugubris*; Eua=*Eumorpha anchemolus*; Ere=*Erinnyis ello*, Paf= *Pachylia ficus*, Eul= *Eumorpha labruscae*; Xyx= *Xylophanes xylobates*; Xyt= *Xylophanes tersa*; Sñi=Mariposa Sphingidae não identificada; Nñi= Mariposa Noctuidae não identificada; App= *Vespa Apoica pallens*; Beija-flores - Eum= *Eupetomena macroura*, Aml= *Amazilia láctea*; Chl= *Chlorostilbon lucidus*; Amf= *A. fimbriata*; Lea= *Leucochloris albicollis*, Clr= *Clytolaema rubricauda*, Stl= *Stephanoxis lalandi*.....89
 - Tabela 4. Teste t para verificar diferenças entre o número de indivíduos florescendo entre os dois anos de observação (julho de 2007 a junho de 2008 e julho de 2008 a julho de 2009) e estatística circular para o número de indivíduos florescendo ao longo do ano de nove espécies “quiropterófilas” em um fragmento de cerrado, no sudeste do Brasil.....90

RESUMO GERAL: Plantas com flores necessitam de vetores de pólen para reproduzir sexuadamente, tornando o acesso das plantas a parceiros sexuais via polinizadores um fator limitante e o polinizador, recurso crítico. Plantas simpátricas que compartilham as guildas de polinizadores evitam competição direta diferenciando seu modo de utilização. A presente tese investigou em uma comunidade de cerrado os mecanismos de coexistência entre espécies de plantas com mesma guilda de polinizadores, os morcegos. Realizei o estudo em uma área de cerrado no sudeste brasileiro, entre julho/2007 e junho/2009. Avaliei primeiramente a composição de espécies quiropterófilas na área, descrevi sua biologia floral e interações com os visitantes. Encontrei nove espécies, enquadradas como quiropterófilas, e que receberam visitas principalmente do morcego *Glossophaga soricina* (exceto *Irlbachia alata*). As flores das espécies são ajustadas às características morfo-eto-fisiológicas dos morcegos, e estão presentes ao longo de todo ano, garantindo alimento. Em seguida, verifiquei os mecanismos que permitem a coexistência e/ou facilitação das espécies quiropterófilas na área mediante a partilha dos polinizadores. Avaliei a diversidade de atributos florais, fenologia de floração, características do néctar e visitantes florais. Nove espécies de planta compartilharam características florais notáveis aos sentidos dos morcegos, o que atua como facilitação entre espécies, criando display floral único para a atração do vetor de pólen em comum. Porém, as espécies diferem no local de deposição de pólen no corpo do vetor via morfologia floral distinta, ofertaram distinto volume e concentração de solutos no néctar que pode selecionar/segregar o polinizador e partilharam o polinizador ao longo do ano via fenologia floral, o que permite a coexistência das espécies com polinizadores em comum (*G.soricina*). Por fim, verifiquei como duas espécies de mesmo gênero e que se utilizam dos morcegos como polinizadores diferenciam na forma de utilização destes quanto ao papel dos morcegos para a biologia floral das espécies de plantas e à morfologia floral, características do néctar e período de secreção e época de floração. Verifiquei que o conjunto – flores com tamanho distinto que evita a mistura polínica entre espécies; néctar com diferentes concentrações de soluto que atrai maior número dos visitantes em horas distintas; floração maciça em diferentes períodos e em seqüência; permitem a coexistência de *Bauhinia holophylla* e *B. longifolia* na área ao dividirem o uso de *G. soricina* polinizador principal.

PALAVRAS-CHAVE: *Glossophaga soricina*; Morfologia floral; Volume de néctar; Concentração de solutos; Floração; Display floral único.

GENERAL ABSTRACT: Flowering plants need some external pollen vectors to accomplish sexual reproduction. For plants, the access of sexual mates by pollinators agents is a limiting factor, which make pollen vectors a critical resource for plants to reproduce successfully. Sympatric plants that share the same pollination guild avoid direct competition differing the pollinators use mode. These thesis investigate in a cerrado community the coexistence mechanisms between plant species that use the same pollinators guild, the bats. The work was carried out in a cerrado area in Brazilian southeast, between July, 2007 and June, 2009. First of all, I assessed the chiropterophilous species composition in the area, describe the floral biology and the interactions with their flower visitors. I found nine species framed in the chiropterophily syndrome, and which the flowers received visits mainly from the bat *Glossophaga soricina* (except in *Irlbachia alata*). The species flowers are adjusted to the bats' morphology, ethology and physiology, and offer flowers all year long, assuring food for the bats. Then I verify the mechanisms that allow the chiropterophilous species coexistence or the facilitative interactions in the area by pollinators share. I assess the floral characteristics, blooming phenology, nectar attributes and floral visitors. Nine plant species share similar floral characteristics that are noted by the bats' sense, which play as facilitative interaction between species, which produces a single floral display for attract the pollen vector in common. However, the plant species differ in the places for pollen deposition in the bats' body due to differing in floral morphology, species offered distinct nectar volume and concentration which may select/segregate the pollinator and share the pollinator use during the year by flowering at different moments, which allows species that share pollinators to coexist. At last, I checked how two species in the same genus and that use the same bats as pollinators differ in the way to use the same pollen vector. I estimate the bats role in the plants species floral biology and if the species differ in floral characteristics, nectar attributes and secretion time, flowering period. I verified that group - flowers with different size shall avoid pollen mixture among species, nectar with distinct soluble concentration shall attract higher number of visitors in distinct moments, massive flowering in different periods and sequentially, allows the *Bauhinia holophylla* and *B. longifolia* coexistence in the area, even sharing the *G. soricina* use as main pollinator.

KEY-WORDS: *Glossophaga soricina*; Floral morphology; Nectar volume; Soluble concentration; Flowering season; Single floral display.

INTRODUÇÃO GERAL

COEXISTÊNCIA DE ESPÉCIES

A diversidade de espécies é tema fundamental em estudos ecológicos, sendo a coexistência entre espécies um dos fatores mais relevantes para explicar processos ecológicos e padrões de ocorrência (Wright 2002; Giacomini 2007).

Coexistência implica em sobreposição espaço-temporal da distribuição das espécies (Wilson 1990), que para se sustentar necessitam fazer uso de recursos que podem ser limitados (Begon et al. 2006). Com isso, a ocorrência simpátrica de espécies torna-se complexa devido à disputa por alguma parcela dos recursos necessários para a sobrevivência (Slatkin 1974; Wright 2002). Uma das estratégias que visam o sucesso dos organismos na sobrevivência é a disputa pelo recurso, mais conhecida como competição, onde os competidores mais aptos são conduzidos à extinção (Hardin 1960; Hanski 1983). Para os organismos que utilizam aspectos similares do nicho, ou da mesma guilda, a disputa fica ainda mais acirrada. No entanto, as espécies de organismos são selecionadas a evitar a competição direta por meio de estratégias, tal como aquelas previstas no princípio da exclusão competitiva. Segundo esse princípio, as espécies com nichos similares necessitam diferenciar a utilização dos recursos para reduzir os efeitos da competição (Hardin 1960, Giacomini 2007), o que permitiria a coexistência espaço-temporal (Silvertown 2004).

INTERAÇÃO PLANTA POLINIZADOR

Plantas com flores são organismos sésseis na fase adulta e necessitam do auxílio de agentes externos para reprodução sexuada (Proctor et al. 1996). Durante o processo, os agentes polinizadores promovem o transporte dos grãos de pólen até o estigma de outras flores em indivíduos da mesma espécie (Wiegand et al. 2006). O acesso das plantas aos parceiros sexuais via agentes polinizadores é um fator que limita os níveis populacionais, tornando os vetores de pólen recurso crítico para o sucesso das espécies de angiospermas (Waser 1983; Allen-Wardell et al. 1998). Assim, para evitar competição direta entre diferentes espécies de plantas que compartilham as mesmas guildas de polinizadores, a seleção natural favorece características que reduzem efeitos negativos do movimento interespecífico de pólen (Waser 1978; Palmer et al. 2003). Variação temporal na fenologia reprodutiva e diferenciação na atração dos polinizadores

são exemplos de estratégias que promovem a redução da sobreposição de uso dos polinizadores entre espécies de plantas coexistentes (Fleming 1985; Botes et al. 2008).

SÍNDROME DE POLINIZAÇÃO

Polinização ou transporte de grãos de pólen até o estigma é realizado por agentes abióticos ou bióticos, e, para que o processo seja realizado de forma eficiente e direcional, surgiram adaptações recíprocas entre flores e vetores de pólen (Endress 1994). Dessa forma, diferentes tipos de flores atuam de forma mais harmônica e eficiente com determinados tipos de agentes polinizadores (Proctor et al 1996). Estas características seriam adaptativas e convergentes para os diferentes grupos da comunidade de polinizadores e indicam uma relação de características entre flores e polinizadores, estabelecendo o conceito de “síndrome de polinização” (Faegri & van der Pijl 1979). Com isso, encontraríamos, por exemplo, flores com características típicas para abelhas, aves, morcegos, borboletas, etc.

Desde a publicação do controverso trabalho de Waser et al. (1996), existe certa hesitação acadêmica sobre a realidade das síndromes de polinização. Johnson & Steiner (2000) apontam que interações mutualísticas como a polinização são comumente generalistas, no sentido que interações par a par são raras. São mais frequentes aquelas interações onde, por exemplo, uma planta é polinizada por um conjunto das espécies que visitam suas flores. De mesma forma, um polinizador obtém alimento em flores de diversas espécies ocorrentes em sua área de vida, sendo apto a polinizar um grande número destas. Abordagens recentes indicam que as interações mutualísticas compõem redes de interações com padrões generalistas (Bascompte & Jordano 2007). Ainda assim, Dick et al. (2002) verificaram que espécies de plantas e seus polinizadores apresentam-se organizados em compartimentos, dentro das redes de interações, sendo que estes representariam classes referentes às síndromes de polinização. Segundo Fenster et al. (2004), as adaptações florais e as síndromes são frequentemente geradas e mantidas pela seleção criada por grupos funcionais de polinizadores similares, taxonomicamente relacionados ou não. Ollerton et al. (2009) acreditam que flores polinizadas por morcegos compõem um subconjunto distinto quando comparado com plantas polinizadas por outros grupos de vetores de pólen. Fenster et al. (2004) propõem que o conceito das síndromes de polinização é fundamental para o melhor entendimento dos mecanismos da diversidade de formas florais.

Morcegos consumidores de néctar, tal como os demais tipos de polinizadores, são oportunistas na busca por alimento, podendo visitar flores de espécies mais relacionadas a outros grupos de visitantes florais (Lemke 1985; Buzato et al. 1994). Porém, a maior parte das flores visitadas comumente por morcegos ainda diferem fortemente daquelas visitadas mais freqüentemente por outros grupos de vetores de pólen, e se enquadram naquelas características descritas para a quiropterofilia (Fleming et al. 2009). Por essa razão, este trabalho segue o conceito de Faegri & van der Pijl (1979) a respeito da síndrome de polinização por morcegos.

PLANTAS QUIROPTERÓFILAS

A reprodução das angiospermas, em sua maior parte é realizada por vetores bióticos (ca. 98%), principalmente pelos insetos (Bawa 1990). A polinização por vertebrados (e.g. aves e morcegos) é comparativamente menos freqüente que a realizada pelos invertebrados, compondo entre 3-11% das espécies de plantas de comunidades tropicais (Fleming & Muchhala 2008). Ainda assim vertebrados são importante parcela dos vetores de pólen para comunidades vegetais. Na região Neotropical são conhecidas 360 espécies 159 gêneros em 44 famílias cuja polinização e sucesso reprodutivo dependem primariamente dos morcegos (Heithaus 1982; Fleming et al. 2009).

A oferta de alimento ao longo do ano essencial para a sobrevivência de organismos de vida longa, tal como os vertebrados (Dinerstein 1986). Com isso, interações entre morcegos e plantas (ex. polinização) é exclusiva dos trópicos, onde o clima é relativamente uniforme e a oferta de alimento por parte da comunidade de plantas ocorre ao longo de todo o ano (Sazima et al. 1999; Tschapka 2004).

Morcegos consumidores de néctar saciam os altos e contínuos requerimentos energéticos e metabólicos com o néctar oferecido geralmente por plantas cujas flores ou unidades de polinização são adaptadas à sua visitação (Winter et al. 1993). Em contrapartida as plantas têm os grãos de pólen transportados a longas distâncias, favorecendo a polinização cruzada (von Helversen & Winter 2003). Assim, a fim de maximizar os ganhos entre as relações, surgiram adaptações mútuas entre flores e morcegos que interagem primariamente entre si na polinização definindo a “síndrome da quiropterofilia” (cf. Faegri & van der Pijl 1979). As plantas desenvolveram características florais associadas à forma, fisiologia e comportamento dos morcegos, tais como: flores com antese noturna, pois a maioria dos morcegos tem hábito noturno; com cores pálidas que são de fácil localização à noite, bem expostas na folhagem, com

odores fortes, eficientes para a orientação a longas distâncias por vetores com boa capacidade olfativa e com elevada secreção de néctar hexose dominante, atendendo as necessidades energéticas dos morcegos (Tschapka & Dressler 2002).

MORCEGOS NECTARÍVOROS

Atualmente são reconhecidas 18 famílias de morcegos (Reis et al. 2007), das quais duas contém espécies consumidoras e/ou adaptadas a incluir néctar floral na dieta. Os morcegos da família Pteropodidae (Chiroptera, Megachiroptera) são exclusivamente fitófagos e restritos as áreas tropicais do Velho Mundo (África, Ásia e Oceania). Dentre os Pteropodidae, a subfamília Macroglossinae possui espécies cuja dieta depende do néctar floral, sendo bem adaptados ao consumo de néctar. Os demais Pteropodidae costumam incluir néctar floral em sua dieta de forma oportunista (Nowak 1994).

A segunda família de morcegos a conter espécies que consomem néctar são os Phyllostomidae (Chiroptera; Microchiroptera), ocorrentes exclusivamente nas Américas (Fleming & Muchhala 2008), incluindo o Brasil.

Dentre os Phyllostomidae, os membros da subfamília Glossophaginae são os que melhor se enquadram na síndrome da quiropterofilia desenvolvendo características morfo-fisio-etológicas associadas à biologia floral das espécies quiropterófilas (von Helversen & Winter 2003). Os Glossophaginae maximizam o ganho na busca, coleta e consumo do néctar com características que facilitam o acesso ao néctar, tais como: focinho alongado, dentição reduzida em tamanho e número de dentes, língua longa e muito extensiva, com papilas filiformes para facilitar o acesso e a retirada do néctar das flores, sentido olfativo bem desenvolvido para localização das flores a longas distâncias; massa corporal e tamanho reduzido (cerca de 14g) que auxiliam no voo altamente manobrável e a exclusiva capacidade entre os morcegos de realizar visitas às flores em breves vôos adejados possibilitando o acesso a flores delicadas e/ou de difícil acesso sem necessidade de pouso (Koopman 1981, Freeman 1995; Tschapka & Dressler 2002).

No entanto, grande número de espécies de morcegos Phyllostomidae não-Glossophaginae também consomem néctar, geralmente de maneira oportunista, mas, freqüentemente com papel relevante na polinização das plantas (Fleming 1982; Fleming et al. 2009). Morcegos primariamente frugívoros pertencentes às subfamílias Stenodermatinae e Carrollinae e Phyllostominae onívoros, adicionam néctar a dieta (Gardner 1977). Tais morcegos são pesados (cerca de 50g) e tem poucas adaptações à nectarivoria, necessitando pousar nas flores para acessar o néctar (von Helversen 1993).

PERGUNTAS E HIPOTETES GERAIS

De acordo com os princípios aqui discutidos, polinizadores são recursos para as Angiospermas, pois são requerimentos essenciais para que a reprodução sexuada seja bem sucedida (Palmer et al. 2003). Em conjunto, os polinizadores são de ocorrência limitada no meio, sendo esgotáveis para as demais espécies de plantas coexistentes nas comunidades quando utilizados como vetores de pólen por um dos membros que atraiu sua atenção. Assim, o uso do polinizador é um recurso consumível e sua disponibilidade pode ser reduzida para as demais espécies de plantas de uma comunidade, sendo limitado no tempo e espaço (Begon et al. 2006). Dessa forma, para evitar a competição, espécies de plantas simpátricas pertencentes à mesma guilda de polinização necessitam diferenciar o modo de utilização dos polinizadores em comum a fim de não se extinguirem via exclusão competitiva. Neste sentido, plantas polinizadas por morcegos servem como bons modelos para estudos de coexistência, pois é comum co-ocorrer diversas espécies nos habitats tropicais (Heithaus 1975, Tschapka 2004) e que são de fácil reconhecimento e manipulação. Em vegetação de cerrado são descritos no mínimo listam 15 gêneros que contém espécies polinizadas principalmente por morcegos (ver Apêndice 2 Fleming et al. 2009), o que torna este tipo de vegetação bom ambiente para investigar os mecanismos de coexistência entre plantas polinizadas por morcegos.

Com isso, o objetivo deste estudo é avaliar quais os mecanismos que permitem a coexistência de espécies quiropterófilas que compartilham mesmo grupo de vetores de pólen em uma área de cerrado. Para melhor compreensão desses mecanismos, o presente estudo visa avaliar os seguintes aspectos:

1. Verificar a composição das espécies quiropterófilas de uma comunidade vegetal de cerrado no sudeste brasileiro. Proponho-me a descrever a composição de espécies quiropterófilas ocorrentes na área, sua biologia floral, bem como a ocorrência e comportamento de seus morcegos visitantes.
2. Verificar quais os mecanismos que auxiliam na coexistência de espécies quiropterófilas em uma área de cerrado. Para tanto, proponho avaliar se a diversidade dos atributos florais, a fenologia de floração, as características do néctar, a ocorrência e comportamento de visita dos morcegos Phyllostomidae consumidores de néctar tem implicações para a coexistência

das plantas. Prevejo que estas espécies devem diferir quanto a uma ou mais características relacionadas à atração e uso dos visitantes florais, promovendo diferenciação no seu uso como vetor de pólen ou partilha do recurso polinizador, o que permitiria a sua coexistência na área de estudo.

3. Investigar se duas espécies de ocorrência simpátrica, filogeneticamente aparentadas (de mesmo gênero), ecologicamente similares e que compartilham os vetores de pólen (que se utilizam da mesma guilda de polinização) diferenciam na forma de utilização dos polinizadores. Para tanto, pretendo verificar o papel dos visitantes florais para a biologia floral em ambas as espécies de plantas. Além disso, verificarei se as espécies diferem quanto à morfologia floral, horário de produção, volume, concentração do néctar e sua composição química e quanto ao período de floração. Prevejo que estas espécies deveriam diferir em ao menos uma característica relacionada à atração e/ou utilização dos polinizadores, como forma de diferenciação no uso dos vetores de pólen, o que permitiria a partilha do recurso.

REFERÊNCIAS

- Allen-Wardell, G., Bernhardt, P., Bitner, R., Burquez, A., Buchmann, S., Cane, J., Cox, P. L., Feinsinger, P., Ingram, M., Inouye, D., Jones, C. E., Kennedy, K., Kevan, P., Koopowitz, H., Medellin, R., Medelin-Morales, S. & Nabhan, G. P. 1998. The potencial consequences of pollinator declines on the conservation of biodiversity and stability of food crop yields. **Conservation Biology** **12**: 8-17.
- Bascompte, J. & Jordano, P. 2007. Plant-animal mutualistic networks: The architecture of biodiversity. **Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics** **38**: 567-593.
- Bawa, K. S. 1990. Plant-pollinator interactions in tropical rain forest. **Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics** **21**: 399-422.
- Begon, M., Towsend, C. R. & Harper, J. L. 2006. Resources. *In*: M. Begon, C. R. Towsend, C. R. & J. L. Harper, (eds.), **Ecology, from individuals to ecosystems**, Blackwell Publishing, Oxford, UK, 4th edition. Pag. 58-88.

- Botes, C.; Johnson, S. D. & Cowling, R. M. 2008. Coexistence of succulent tree aloes: partitioning of bird pollinators by floral traits and flowering phenology. **Oikos** **117**:875-822.
- Buzato, S., Sazima, M. & Sazima, I. 1994. Pollination of three species of *Abutilon* (Malvaceae) intermediate between bat and hummingbird flower syndromes. **Flora** **189**: 327-334.
- Dick, L. V.; Corbet, S. A. & Pywell, R. F. 2002. Compartmentalization in plant-insect flower visitor web. **Journal of Animal Ecology** **71**: 32-43.
- Dinerstein, E. 1986., Reproductive Ecology of fruit bats and the seasonality of fruit production in a Costa Rican cloud forest. **Biotropica** **18**:307-318.
- Endress, P. K. 1994. **Diversity and evolutionary biology of tropical flowers**. Cambridge University Press.
- Faegri, K. & van der Pijl, L. 1979. **The Principles of Pollination Ecology**, Pergamon Press Ltda., Headington Hill Hall, Oxford, England, 3^o Revised Edition, 244 p.
- Fenster, C. B., Armbruster, W. S., Wilson, P., Dudash, M. R. & Thomson, J. D. 2004. Pollination syndromes and floral specialization. **Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics** **35**: 375-403.
- Fleming, T. H. 1985. Coexistence of five sympatric *Piper* (Piperaceae) species in a tropical dry forest. **Ecology** **66**:688-700.
- Fleming, T.H.. 1982. Foraging strategies of plant-visiting bats. *In*: Kunz, T.H. (Ed.), **Ecology of Bats**. Plenum Press, New York, p.287-326.
- Fleming, T. H. & Muchhala, N. 2008. Nectar-feeding birds and bats niches in two worlds: pantropical comparison of vertebrate pollinated systems. **Journal of Biogeography** **35**: 764-780.
- Fleming, T. H., Geiselman, C. & Kress, W. J. 2009. The evolution of bat pollination: a phylogenetic perspective. **Annals of Botany** **104**: 1017-1043.
- Freeman, P. W. 1995. Nectarivorous feeding mechanisms in bats. **Biological Journal of Linnean Society** **56**: 439-463.
- Gardner, A. L. 1977. Feeding habits. *In*: R. J. Baker, J. K. Jones & D. C. Carter eds., **Biology of bats of the new world family Phyllostomatidae, Part II**, Texas: Special Publication Museum Texas Technical University, 293-350.
- Giacomini, H. C. 2007. Os mecanismos de coexistência de espécies como visto pela teoria ecológica. **Oecologia Brasiliensis** **11**: 521-543.

- Hanski, I. 1983. Coexistence of competitors in patchy environment. **Ecology** **64**: 493-500.
- Hardin, G. 1960. The Competitive Exclusion Principle. **Science** **131**: 1292-1297.
- Heithaus, E. R. 1982. Coevolution between bats and plants. *In*: T. H. Kunz ed., **Ecology of bats**, Plenum Press, New York and London. Pag.327–367.
- Heithaus, E. R., Fleming, T. H. & Opler, P. A., 1975. Foraging patterns and resource utilization in seven species of bats in a seasonal tropical forest. **Ecology** **56**:841-854.
- v. Helversen, O. 1993. Adaptations of flowers to the pollination by Glossophaginae bats. *In*: W. Barthlott, C. M. Naumann, K. Schmidt-Loske and K. L. Schuchmann eds., **Animal-plant Interactions in Tropical Environment**, Bonn, Germany: Annual Meeting of German Society for Tropical Ecology held at Bonn, Zoologisches Forschungsinstitut and Museum Alexander Koenig. Pag. 41-59.
- v. Helversen, O. & Winter, Y. 2003. Glossophagine bats and their flowers: Costs and benefits for plants and pollinators. *In*: T. H. Kunz & Fenton, B. ed., **Bat Ecology**, The University of Chicago Press. Pag. 346-397.
- Johnson, S. D. & Steiner, K. E. 2000. Generalization versus specialization in plant pollinator systems. **Trends in Ecology and Evolution** **15**: 140-143.
- Lemke, T. O. 1985, Pollen carrying by the nectar-feeding bat *Glossophaga soricina* in a suburban environment. **Biotropica** **17**: 107-111.
- Koopman, K. F., 1981. The distributional patterns of new world nectar-feeding bats. **Annals of the Missouri Botany Garden** **68**: 352-369.
- Nowak, R., M., 1994. **Walker's Bats of the World**. Baltimore Johns Hopkins University Press, 1^o ed, 287p.
- Ollerton, J., Alarcon, R., Waser, N. M, Price, M. V., Watts, S., Cranmer, L., Hingston, A., Peter, C. I., & Rotenberry, J., 2009. A global test of the pollination syndrome hypothesis. **Annals of Botany** **103**: 1471–1480.
- Palmer, T. M., Stanton, M. L. & Young, T. P. 2003. Competition and coexistence: Exploring mechanisms that restrict and maintain diversity within mutualists guilds. **The American Naturalist** **162**: 863-879.
- Proctor, M.; Yeo, P. & Lack, A. 1996. **The Natural History of Pollination**. British Wildlife Publishing; Rotherwick, Hampshire, 1^o ed, 479p.
- Reis, N. R., Peracchi, A. L., Pedro, W. & Lima, I. P. 2007. **Morcegos do Brasil**. Londrina, Brasil, 259pp.

- Sazima, M., Buzato, S. & Sazima, I. 1999. Bat-pollinated flower assemblages and bat visitors at two Atlantic forest sites in Brazil. **Annals of Botany** **83**: 705-712.
- Silvertown, J. 2004. Plant coexistence and niche. **Trends in Ecology and Evolution** **19**: 605-611.
- Slatkin, M. 1974. Competition and regional coexistence. **Ecology** **55**: 128-132.
- Tschapka, M. & Dressler, S. 2002. Chiropterophily: on bat-flowers and flowers bats. **Royal Botanic Garden Kew**: 114-125.
- Tschapka, M. 2004. Energy density patterns of nectar resources permit coexistence within a guild of neotropical flower-visiting bats. **Journal of Zoology** **263**: 7-21.
- Waser, N. M. 1978. Competition for hummingbirds pollination and sequential flowering in two Colorado Wildflowers. **Ecology** **59**: 934-944.
- Waser, N. M. 1983. Competition for pollination and floral character differences among sympatric plants species: A review of evidence. *In*: Jones CE, Little RJ, editors. **Handbook of experimental pollination biology**. New York: Van Nostrand Reinhold Publisher. Pag. 277-293.
- Waser, N. M.; Chittka, L.; Price, M. V.; Williams, N. M. & Ollerton, J. 1996. Generalization in pollination systems, and why it matters. **Ecology** **77**:1043-1060.
- Wiegand, K., Saltz, D. & Ward, D. 2006. A patch-dynamics approach to savanna dynamics and woody plant encroachment – Insights from an arid savanna. **Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics** **7**: 229-242.
- Wilson, J. B. 1990. Mechanisms of species coexistence: Twelve explanations for hutchinson's paradox of the plankton: evidence from Zealand plant communities. **New Zealand journal of Ecology** **13**: 17-42.
- Winter, Y., von Helversen, O., Norberg, U. M., Kunz, T. H. & Steffensen, J. F., 1993. Flight cost and economy of néctar-feeding in the bat *Glossophaga soricina* (Phyllostomidae: Glossophaginae). *In*: W. Barthlott, C. M. Naumann, K. Schmidt-Loske, & K. L. Schuchmann eds., **Animal-plant Interactions in Tropical Enviroment**, Annual Meeting of German Society for Tropical Ecology held at Bonn, Zoologisches Forschungsinstitut and Museum Alexander Koenig, Bonn. Pag.167-174.
- Wright, S. J. 2002. Plant diversity in tropical forests: a review of mechanisms of species coexistence. **Oecologia** **130**:1-14

**COMUNIDADE DE ESPÉCIES QUIROPTERÓFILAS EM UMA ÁREA DE CERRADO NO
ESTADO DE SÃO PAULO**

REINALDO C. TEIXEIRA^{1,3}; MARCO A. R. MELLO²; DALVA M. S. MATOS¹.

1. Departamento de Botânica, Universidade Federal de São Carlos, Departamento de Botânica. Rod. Washington Luís, km. 235. 13.565.905, São Carlos, SP, Brasil.

Universidade Federal de São Carlos.

2. Universität Ulm, Institut für Experimentelle Ökologie. Albert-Einstein-Allee 11, 89069 Ulm, Alemanha.

3. Autor para correspondência: reicteixeira@yahoo.com.br

RESUMO – (MECANISMOS DE COEXISTÊNCIA E FACILITAÇÃO EM UMA COMUNIDADE DE ESPÉCIES POLINIZADAS POR MORCEGOS, NO CERRADO):

Plantas utilizam os morcegos como vetores de pólen devido às suas capacidade de locomoção a longas distâncias, seu grande porte e sofisticados sentidos cognitivos, o que aumenta as chances de polinização cruzada. Morcegos Phyllostomidae polinizam cerca de 300 espécies de plantas nas Américas, o que motivou este estudo a verificar a composição das espécies quiropterófilas, sua biologia floral, a ocorrência e comportamento dos morcegos visitantes em uma área de cerrado no sudeste brasileiro. Realizei o estudo entre julho/2007 a junho/2009. Encontrei nove espécies que considerei como quiropterófilas devido às suas características florais e sua biologia floral. Exceto por *Irlbachia alata*, as plantas enquadradas na síndrome da quiropterofilia receberam visitas principalmente de morcegos, confirmando a seleção das espécies em campo. As flores das espécies são ajustadas as características morfo-eto-fisiológicas dos morcegos, e as diferentes espécies ofereceram flores ao longo de todo ano, garantindo alimento. *Glossophaga soricina* foi o polinizador mais relevante para a comunidade de quiropterófilas graças a seu comportamento e morfologia bem adequada às flores, e a sua abundância na área.

PALAVRAS-CHAVE: Quiropterofilia; *Glossophaga soricina*; Flores do tipo pincel; Volume de néctar; Concentração de solutos; Floração.

ABSTRACT – (A CHIROPTEROPHYLOUS SPECIES COMUNITY IN A CERRADO AREA IN SÃO PAULO STATE, BRAZIL):

Plants use bats as pollen vector due to its locomotion capacity at long distances, big corporal size and sophisticate cognitive sense, which increases the cross-pollination chances. Phyllostomidae bats can pollinate around 300 plant species in America, which motivated this study to verify the chiropterophylous species composition, its floral biology and the visiting bats occurrence and behavior in a cerrado area in Brazilian Southeast region. I carried out this study between July, 2007 and June, 2009. I found nine species that I consider as chiropterophylous because of its floral characteristics and floral biology. Except by *Irlbachia alata*, all the plant species received visits mainly from the bats, which confirm the prediction and species selection. The flowers of the species are well adjusted to the bats' morphology, ethology and physiology, and occurred all year long, assuring food for the bats. *Glossophaga soricina* acts as main pollinator for the chiropterophylous community because of its behavior and morphology well appropriate to the flowers, and its abundance in the area.

KEY-WORDS: Chiropterophily; *Glossophaga soricina*; Brush-like flowers; Néctar volume; Soluble concentration; Flowering season.

INTRODUÇÃO

A polinização das angiospermas é dominada pela interação biótica, especialmente nas regiões tropicais onde 99% das espécies de angiospermas têm sua polinização realizada por animais (Bawa 1990). Embora a entomofilia componha a maior parte das interações de polinização zoofílicas, em regiões tropicais a polinização pelos vertebrados assume papel relevante em números de espécies de plantas que se utilizam de tais vetores de pólen (Sazima et al 1996, Sazima et al. 1999, Endress 1994). Somente no neotropico os morcegos da família Phyllostomidae são importantes polinizadores de cerca de 300 espécies de plantas (Heithaus 1982, Fleming et al. 2009).

Para espécies quiropterófilas, utilizar vertebrados voadores tais como os morcegos como vetores de pólen é vantajoso devido às habilidades e capacidades inerentes desses animais. Os morcegos consumidores de néctar percorrem grandes distâncias ao buscar alimento, atuando como bons vetores de pólen a longas distâncias (Tschapka & Dressler 2002, Lobo et al. 2005). Para que a polinização ocorra com sucesso, o polinizador precisa ser apto a depositar os grãos de pólen no estigma de flores de indivíduos de mesma espécie, enquanto realiza as visitas às flores para coletar o néctar (Proctor et al 1996). Com isso, o fato de os morcegos serem cognitivamente sofisticados, com boa visão, olfato e memória espacial, aumenta as chances de sucesso na movimentação os grãos de pólen aderidos ao seu corpo (Winter & Stich 2005). Em conjunto, o grande porte dos morcegos visitantes florais (comparativamente com os insetos) os torna aptos a carregar grande quantidade de grãos de pólen aderido a seu corpo (Howell 1977, Stroo 2000). Maior carga polínica no vetor de pólen tende a aumentar as chances de sucesso na sua transferência o estigma das flores co-específicas (Endress 1994). Tais habilidades tornam os morcegos capazes de efetuar a polinização cruzada entre indivíduos e populações de plantas distantes entre si (Collevatti et al. 2010).

Embora restritas aos trópicos, espécies quiropterófilas são encontradas em quase todos os tipos de ambientes, desde desertos e campos de altitudes até savanas e florestas pluviais (Ruiz *et al.* 1997, Sazima *et al.* 1999, Muchhala & Jarrín-V 2002). Por exemplo, no cerrado brasileiro esse grupo pode compor de 1 a 4% das espécies de sua flora (Silberbauer-Gottsberger & Gottsberger 1988, Oliveira & Gibbs 2000, Oliveira & de Paula 2001). Raramente as espécies quiropterófilas são estudadas em nível de comunidade (Sazima et al. 1999, Tschapka 2004), sendo que a vasta maioria dos trabalhos relacionados ao grupo são descrições pontuais da biologia floral das espécies

(Gribel & Hay 1993, Silva & Perachi 1995, 1999, Martins & Gribel 2007, Tschapka & Helversen 2007). Ainda hoje a ecologia da polinização necessita de maior atenção e esforço por parte dos pesquisadores. Por exemplo, não existem estudos em nível de comunidade para as espécies quiropterófilas no cerrado.

Com isso, o objetivo desse estudo é verificar a composição das espécies quiropterófilas de uma comunidade vegetal de cerrado no sudeste brasileiro. Proponho-me a descrever a composição de espécies quiropterófilas ocorrentes na área, sua biologia floral, bem como a ocorrência e comportamento de seus morcegos visitantes.

MÉTODOS

ÁREA DE AMOSTRAGEM

Realizei o estudo em um fragmento de cerrado município de São Carlos, sudeste do Brasil, (21°58' S, 47°53' W) entre julho de 2007 e junho de 2009. O fragmento de cerrado localiza-se em uma Reserva Particular do Patrimônio Natural (RPPN) pertencente ao *campus* da Universidade Federal de São Carlos – UFSCar. A área da RPPN cobre 490 ha, dos quais cerca de 120 ha têm vegetação de cerrado *sensu strictu* e cerradão, além de cerca de 220 ha de áreas de cultivo de eucaliptos, 90 ha de eucaliptais com sub-bosque de cerrado (Santos et al. 1996) e ainda áreas de mata ciliar e brejo adjacente. O local de estudo sofre intensa pressão antrópica por parte da expansão da estrutura da universidade e é sujeito a ocorrência de queimadas periódicas. O clima da região é do tipo Cwa de acordo com a classificação climática de Köppen (temperado úmido com inverno seco e verão quente; Tolentino 2007).

LEVANTAMENTO DAS ESPÉCIES QUIROPTERÓFILAS

Realizei o levantamento das espécies quiropterófilas na área de estudo seguindo as características descritas para o grupo em Faegri & van der Pijl (1979) e Proctor et al. (1994). Busquei os indivíduos por meio de caminhadas ao longo de trilhas preexistentes na área e pelo interior da formação vegetacional. Registrei todas as espécies quiropterófilas encontradas a fim de avaliar a composição de espécies na área de estudo. Para cada espécie registrei o hábito de crescimento e tipifiquei a sua área de ocorrência (cerradão, brejo, mata ciliar etc.) a fim de identificar o ambiente característico de ocorrência. Para cada espécie encontrada, selecionei indivíduos ($n \geq 5$) nos quais estudei a biologia floral, a fenologia de floração e observei os visitantes florais.

BIOLOGIA FLORAL

Avaliei a biologia floral de cada espécie encontradas para descrever o processo de polinização e sua interação com seus visitantes florais. Observei o posicionamento das flores/inflorescências na planta, coletei as flores ($n \geq 5$ por espécie) e acondicionei-as em álcool 70% para posterior análise da morfologia floral em laboratório. Classifiquei as flores de acordo com o tipo floral, determinado pela disposição dos estames, estilete(s)/estigma(s) e morfologia do cálice e corola (cf. Endress 1994).

Em campo acompanhei os eventos que compõem o processo de biologia da polinização para cada espécie de planta em três a 10 indivíduos. A cada noite pré-selecionei botões, ensaquei-os em pré-antese, e realizei coleta de néctar (exceto em *Siphocampylus sulphureus* e *Irlbachia alata*) e avaliação dos processos de biologia floral nas mesmas flores. Acompanhei o processo de antese desde o seu início, em geral ao final da tarde (entre 4:00 e 5:00), até o amanhecer (entre 6:00 e 7:00), ou ainda ao longo da manhã. Observei o volume médio de néctar secretado e a concentração média de solutos por noite/espécie a cada duas horas a partir da antese até crepúsculo matutino. A cada coleta esgotei o néctar nas flores, simulando a ação dos visitantes florais, a fim de estimular a secreção para verificar a capacidade das plantas. Tomei as medidas de secreção do néctar com seringa de 1ml ou de 10 ml e a concentração de solutos refratômetro de bolso. Em conjunto com as medidas do néctar observei a disponibilidade dos grãos de pólen nas anteras das flores e a receptividade do estigma emergindo-o em peróxido de hidrogênio (H_2O_2). Além disso, observei o número médio de flores abertas por indivíduo a cada noite. Observei o período de produção e as características do chamariz para polinizadores a fim verificar se existe correspondência com os visitantes florais mais abundantes e eficazes. A partir dessas informações, é possível confirmar que as espécies de plantas selecionadas são quiropterófilas.

Monitorei o período de floração das espécies de planta a cada quinzena em 176 indivíduos marcados, ao longo de dois anos (julho/2007 a junho/2009) para identificar o período de floração quantificando o número de indivíduos florescendo nas populações.

Registrei os visitantes florais e seu comportamento por meio de observações focais nas flores em dois a sete indivíduos de cada espécie vegetal (exceto em *S. sulphureus*), somando 35 noites e 420 horas de observação. Efetuei as observações sob iluminação natural, posicionado em frente aos indivíduos floridos ($a \geq 1,5m$ de distância) desde o início da antese da flor, geralmente ao cair da noite, até o amanhecer (entre 6:00 e 7:00 em noites com diferentes condições de fases da lua, temperatura e

precipitação. Durante as observações identifiquei os morcegos visitantes em nível de subfamília de Phyllostomidae, de acordo com o porte e comportamento de abordagem às flores. Realizei sessões de captura para identificar os visitantes com redes de neblina (uma a 10 redes de 6 x 3 m para cada espécie vegetal, exceto em *S. sulphureus*), armadas em frente aos ramos floridos e que permaneceram abertas entre 18:00 e 5:30. Calculei o esforço de captura conforme Straube & Bianconi (2002) como o produto da área de amostragem (612 m²), o número de horas de amostragem por noite (12 h), e o número total de noites de rede (13 noites), consistindo num total de 95.472 m².h. Identifiquei os morcegos capturados em campo de acordo com Vizzoto & Taddei (1973) modificada por W. Uieda. Verifiquei a ocorrência de pólen aderido no corpo dos morcegos amostrando a pelagem dos indivíduos capturados ao passar fita adesiva de plástico transparente (tipo durex) no dorso, ventre e asas. Em seguida coleí a fita em lâmina microscopia laboratorial e observei em laboratório com estereomicroscópio para verificar a presença dos grãos de pólen. Coletei como testemunho um a três espécimes das espécies de morcegos a fim de confirmar a identificação em campo, e libertei os demais. Capturei e coletei mariposas e artrópodes nas redes e flores, os quais foram identificados pelo Dr. Manoel Dias. Depositei os exemplares coletados na Coleção Zoológica do Departamento de Ecologia e Biologia Evolutiva (DEBE) da UFSCar. Identifiquei os beija-flores com auxílio de inventários das espécies de aves ocorrentes na área de estudo fornecidos por MSc. Marina Telles e MSc. Matheus Reis. Atribuí local de deposição dos grãos de pólen/contato do estigma no corpo dos visitantes florais observando o comportamento de visita às flores, fotos e amostras de pólen.

RESULTADOS

Registrei na área de estudo nove espécies de plantas com características quiropterófilas: *Bauhinia longifolia* (Bong.) Steud., *B. holophylla* (Bong.) Steud. (Fabaceae – Cercideae), *Hymenaea stigonocarpa* Mart. Ex Hayne (Fabaceae – Caesalpinioideae), *Caryocar brasiliense* (Camb.) (Caryocaraceae), *Lafoensia pacari* A. St.-Hil. (Lythraceae), *Irlbachia alata* (Aubl.) Mass. (Gentianaceae), *Luehea grandiflora* Mart. (Malvaceae – Tilioideae), *Pseudobombax longiflorum* Mart. Et Zucc. (Malvaceae – Bombacoideae), *Siphocampylus sulphureus* E. Wimm. (Campanulaceae). Segue a descrição detalhada das espécies e sua biologia floral:

BAUHINIA: Ambas as espécies de *Bauhinia* encontradas na área são espécies lenhosas arbustivas ou semi-arbóreas. *Bauhinia holophylla* ocorre na área de cerradão e *B. longifolia* ocorre principalmente na área atualmente degradada pela ação humana. As espécies de *Bauhinia* têm suas flores reunidas em inflorescências expostas na folhagem, do tipo racimosas composta de cachos (racimo) com um eixo principal onde se inserem inflorescências parciais com pares de flores geminadas. As flores são hermafroditas, com hercogamia, pentâmeras, zigomorfas, com cálice reflexo e hipanto cilíndrico. O cálice é castanho-esverdeado e a corola branca, dialipétala, com pétalas lineares, enquanto o pedicelo é resistente e flexível. As flores estão em posição horizontal em relação ao solo, as peças florais estão dispostas em formato de pincel, enquanto o hipanto é ligeiramente tubular. O androceu tem dez estames livres entre si na porção inferior da flor, heterodínamos, com anteras versáteis voltadas para o interior da flor, cuja abertura ocorre por fenda longitudinal. Os filetes dos estames formam um tubo estaminal onde o néctar se acumula por capilaridade, enquanto o estigma é clavado, com superfície assimétrica (Figura 1 e 2). A antese é noturna, iniciando-se por volta das 19:00 para *B. longifolia* e das 20:00 para *B. holophylla*, quando as flores se abrem repentinamente ou podem demorar até 30 minutos. Desde o início da antese, o néctar e os grãos de pólen estão disponíveis, o estigma receptivo e as flores emitem odor ligeiramente adocicado e característico. Ao início da manhã seguinte (por volta das 5:00 a 6:00) os grãos de pólen são escassos nas anteras, porém o estigma continua receptivo ao longo da manhã (até por volta das 10:00) quando pétalas e anteras já estavam murchos. Em seguida, em um a dois dias o pedicelo começa a se posicionar em direção ao solo, até atingir posição vertical, característica da vagem. A cada noite abriam-se uma até 25 flores para *B. holophylla* e uma até 30 flores para *B. longifolia*. O néctar foi produzido e acumulado principalmente no interior do hipanto *Bauhinia holophylla* produziu por flor/noite uma média de $16,7 \pm 4,6 \mu\text{l}$ ($n=11$) com concentração média de solutos de $14,2 \pm 3 \%$ ($n=11$), enquanto que *B. longifolia* produziu por flor/noite a média de $13,1 \pm 4,9 \mu\text{l}$ ($n=15$) com concentração média de $17 \pm 4,3 \%$ ($n=15$). *Bauhinia holophylla* floresce entre setembro e fevereiro, enquanto que encontrei indivíduos de *B. longifolia* florescendo entre agosto e julho. Morcegos foram os visitantes florais mais comuns em ambas as espécies de *Bauhinia*, dos quais avistei apenas os Glossophaginae. Os morcegos Glossophaginae visitaram as flores em breves vôos adejados em frente às flores, com duração de menos de 1 s, quando para acessar o néctar, tocavam nas anteras e estigma das flores com a porção ventral de seu corpo. Nas redes de neblina

Glossophaga soricina (Pallas 1766) e *Anoura caudifer* Gray 1838 foram comuns entre ambas as espécies de *Bauhinia*. Além dos Glossophaginae, capturei morcegos onívoros e frugívoros com grãos de pólen na porção ventral do corpo: *Phyllostomus discolor* Wagner, 1843 (Phyllostominae) em frente às flores de *B. holophylla* e *Sturnira lilium* (E. Geoffroy, 1810) (Stenodermatinae) e *Carollia perspicillata* Gray 1838 (Caroliinae) em frente às flores de *B. longifolia*. Mariposas Sphingidae foram frequentemente avistadas às flores, visitando as flores em vôo pairado em frente às flores ou pousando no hipanto. Ao visitarem as flores foi comum que as mariposas Sphingidae inserissem a probólide por baixo, entre os filetes das flores, para acessar o néctar no hipanto, porém, não ocorria contato com estigma ou anteras ao longo do processo. Capturei nas redes de neblina *Cocytius lucifer* Rothschild & Jordan, 1903 e *Eumorpha anchemolus* (Cramer, 1780) foram comum em ambas as espécies de *Bauhinia*. Capturei *Protambulyx strigilis* (L., 1771) e *Enyo lugubris* (L., 1771) em frente às flores de *B. holophylla* e *Erinnyis ello* (L., 1758), *Pachylia ficus* (L., 1758) e *Eumorpha labruscae* (L., 1758) em frente às flores de *B. longifolia*. Avistei ainda mariposas Noctuidae em flores de *B. holophylla* e a vespa noturna *Apoica pallens* (Fabr.) (Hymenoptera; Vespidae) nas flores de ambas as espécies vegetais. Ambos os grupos coletaram o néctar sempre pousando no hipanto e inserindo a probólide por entre os filetes sem realizar contato com os órgãos reprodutivos das flores. Realizavam contato com os órgãos reprodutivos apenas ocasionalmente quando caminhava pelas flores. Observei visitas de beija-flores (Trochilidae), provavelmente *Amazilia lactea* Lesson 1832 e/ou *Chlorostilbon lucidus* (Shaw 1812) visitando as flores de *B. holophylla* e *B. longifolia* pela manhã. Os beija-flores visitavam as flores em vôo pairado, por vezes tocando estigma e anteras com a porção ventral do corpo ou inseriam o bico por entre a base dos filetes acessando o hipanto, sem tocar órgãos reprodutivos.

HYMENAEA STIGONOCARPA: Espécie lenhosa de hábito arbóreo, de ocorrência exclusiva na área de cerradão. Suas flores são reunidas em inflorescências terminais, do tipo racemosas corimbo, bem expostas na folhagem, hermafroditas, com hercogamia, pentâmeras, actinomorfas, com cálice reflexo e hipanto cilíndrico. O cálice é verde, a corola branca, dialipétala, com pétalas em forma de limbo, e o pedicelo rígido e resistente. As peças florais estão dispostas em forma de pincel, e as flores estão em posição relativamente vertical em relação ao solo. O androceu tem dez estames livres homodínamos inseridos no disco nectarífero que circunda o pistilo, com anteras

versáteis, voltadas para o interior da flor e com abertura longitudinal (Figura 3). A cada noite podiam abrir uma ou 30 flores, sendo que a antese é noturna, iniciando por volta de 18:00, com processo relativamente lento, podendo demorar até duas horas até que as flores estivesse completamente abertas. Durante o processo as sépalas e pétalas se afastam, enquanto estames e gineceu se distendem e se projetam para fora da flor, posicionando-se acima da corola. As flores iniciavam a secreção de néctar com o início da antese, quando as flores já emitiam odor, enquanto que a liberação dos grãos de pólen e receptividade do estigma iniciavam com o alongamento de filetes e estilete. Por volta de 5:00 a 6:00 o estigma ainda esta receptivo, as anteras estão secas, os grãos de pólen são escassos e ao longo da manhã as pétalas e anteras caem. A partir disso, o ovário das flores polinizadas começa a inchar para formar o fruto. O néctar é produzido por disco nectarífero ao redor do pistilo e acumulado no interior do hipanto, e o volume médio secretado por flor/noite é de $95,3 \pm 29,5 \mu\text{l}$ (n=6) e concentração de solutos média de $15,4 \pm 1,7 \%$ (n=6). *Hymenaea stigonocarpa* floresce entre outubro e fevereiro e os morcegos foram os visitantes mais comuns às suas flores, do quais avistei apenas os Glossophaginae. As visitas dos morcegos Glossophaginae foram sempre com breves vôos adejados em frente às flores, com duração de menos de 1 s, quando para acessar o néctar, tocam o estigma e recebem os grãos de pólen das anteras com a porção anterior do corpo (cabeça, costas, peito, asas). Capturei *G. soricina* e *Sturnira lilium* em frente às flores de *H. stigonocarpa*. Mariposas Sphingidae foram relativamente frequentes às flores, visitando-as em vôo pairado ou pousando no hipanto. Ao visitarem as flores foi comum que as mariposas Sphingidae inserissem a probólide para acessar o néctar no hipanto por baixo das anteras e estigma sem realizar contato com a superfície e capturei *E. anchemolus* em frente as flores. Ainda registrei com frequência vespa *A. pallens* às flores, cuja qual pousava no hipanto para coletar o néctar, sem contatar órgãos reprodutivos, o que ocorria apenas ocasionalmente caminhava sobre anteras e estigma.

CARYOCAR BRASILIENSE: Esta espécie lenhosa de hábito arbóreo foi encontrada na área de cerradão ou ainda indivíduos de grande porte permaneceram na área degradada pela ação humana. As flores estão reunidas em inflorescências terminais, do tipo racemosas, corimbo, bem expostas na folhagem e são hermafroditas, com hercogamia, pentâmeras, actinomorfas, com perianto reflexo. O cálice é verde e a corola verde-amarelada na porção interna e amarelo creme na face interna, dialipétala, com pétalas unguículas, e pedicelo rígido e resistente. As peças florais estão dispostas em forma de pincel, e as

flores estão em posição relativamente vertical/pendente em relação ao solo. Os numerosos estames (entre 300 e 500), heterodínamos, são livres entre si, de cor amarelo creme, estão dispersos e inseridos a partir do centro da flor, com pequenas anteras com deiscência longitudinal. Na porção interna aos estames funcionais existem estaminódios estéreis formando um anel em torno do ovário. A partir do ovário surgem quatro estiletes que terminam em estigma crateriforme e raso (Figura 4). Em cada noite podem abrir uma até 160 flores, cuja antese noturna inicia após as 20:00, dando início a fase protândrica de cerca de uma a duas horas, quando o estigma surge lentamente, iniciando a fase hermafrodita das flores. Ocorre sincronia de abertura das flores e sub-sequência da fase hermafrodita dentro do mesmo indivíduo, mas sem sincronia entre os indivíduos da população. As flores iniciam a secreção de néctar e emitir odor leve e característico com o começo da fase protândrica, quando os grãos de pólen também começam a ser liberados. A receptividade do estigma se inicia quando o estilete se distende, na fase hermafrodita. O estigma permanece receptivo ao longo da manhã, porém as 7:00 os grãos de pólen são menos abundantes nas anteras. Ainda durante a manhã, o conjunto pétalas e estames caem da flor e o pistilo permanece, iniciando a formação do fruto em flores bem sucedidas da polinização. A cada noite, as flores de *C. brasiliense* produziram em média $13,5 \pm 5,3 \mu\text{l}$ ($n=24$) com concentração média de $15,8 \pm 1,8 \%$ ($n=24$). As flores foram ofertadas na população entre agosto e dezembro, com um segundo episódio menos intenso de floração entre fevereiro e abril. Os morcegos Glossophaginae também foram os visitantes mais frequentemente avistados. Suas visitas às flores foram exclusivamente em breves vôos adejados de menos de 1 s, quando para acessar o néctar no hipanto, tocam estigma e recebem os grãos de pólen das anteras com a porção anterior do corpo (cabeça, costas, peito, asas). Capturei *G. soricina* e *Platyrrhinus lineatus* (E. Geoffroy St.-Hilaire 1810) em frente às flores de *C. brasiliense*. Avistei mariposas Sphingidae às flores, visitando-as em vôo pairado inserindo a probólide por baixo das anteras e estigma para acessar o néctar no hipanto, sem realizar contato com a superfície. Mariposas Noctuidae foram frequentes as flores, acessando o néctar em visitas pousadas no hipanto, e inserindo a probólide por entre os estiletes. Os beija-flores *Eupetomena macroura* (Gmelin 1788), *A. lactea* e/ou *C. lucidus* e também foram relativamente comuns, visitando as flores em vôo adejado e tocando anteras e estigma com a porção anterior do corpo durante suas visitas às flores.

LAFOENSIA PACARI: Espécie lenhosa arbórea que ocorreu apenas na área de cerradão, cujas flores estão reunidas em inflorescências terminais, do tipo racemosas umbela, bem expostas na folhagem. As flores são hermafroditas, com hercogamia, actinomorfas, pentâmeras, com cálice reflexo. O cálice é verde com tons avermelhados no cimo e a corola branca, dialipétala, com pétalas unguículas, 14-mera e pedicelo rígido e resistente. As peças florais estão dispostas em forma de pincel, e as flores estão em posição relativamente vertical/pendente em relação ao solo. Os estames em número de 24 são livres entre si, homodínamos e são de cor esbranquiçada, que ultrapassam o bordo do hipanto e que estão inseridos em verticilo que circundam o ovário. As anteras são amarelas falciformes, versáteis, com abertura longitudinal e introrsa, enquanto o estilete é esbranquiçado e o estigma é clavado e ligeiramente bilobado (Figura 5). A cada noite podem abrir uma até 180 flores, com antese noturna que se inicia ao final da tarde (17:00 e 18:00), cuja abertura ocorre em processo lento e pode demorar até quatro horas. Durante o processo o cume do botão distende “pregas” expondo pétalas, estames e estilete/estigma que começam a se distender e se desdobrar lentamente e progressivamente, se voltando para o exterior do hipanto. Somente quando o processo de distensão das peças esta próximo do auge e que as anteras começam a liberar os grãos de pólen e o estigma se mostra receptivo. As flores iniciavam a secreção de néctar em conjunto com a liberação dos grãos de pólen e receptividade do estigma enquanto que, desde o início do processo de antese as flores já emitem odor característico. Na manhã seguinte, as 6:00 o estigma ainda é receptivo, porém as anteras tem poucos grãos de pólen, e a secreção de néctar se mantém constante. Pela metade da manhã as pétalas e anteras começam murchar a se desprender, e no período da tarde os estames recolhem-se na flor, enrolando-se em espiral, enquanto o estilete/estigma se mantém na mesma posição. A partir disso, o ovário das flores polinizadas começa a inchar para formar o fruto. Os nectários da flor se concentram ao fundo do hipanto, onde o néctar também é acumulado, atingindo por noite volume médio de $8,1 \pm 3,4 \mu\text{l}$ ($n=3$) com concentração de solutos média de $11,8 \pm 2,7 \%$ ($n=3$). O período de floração ocorre entre dezembro e junho e os morcegos Glossophaginae foram os visitantes mais comumente avistados às flores. Os morcegos Glossophaginae visitavam as flores sempre com breves vôos adejados em frente às flores, com duração de menos de 1 s. Para acessar o néctar no hipanto os morcegos tocam o estigma e recebem os grãos de pólen das anteras com a porção anterior do corpo (cabeça, costas, peito, asas). Capturei *G. soricina* e *A. caudifer* em frente às flores de *L. pacari*. Avistei os beija-flores *E. macroura*, *A. lactea* e/ou *C.*

lucidus durante a manhã às flores em vôo adejado, por vezes tocando anteras e estigma com a porção ventral do corpo ou ainda introduzindo o bico entre os filetes, sem realizar contato com anteras e estigma durante sua coleta de néctar nas flores.

IRLBACHIA ALATA: Herbácea anual com talo ereto macio e maleável com 1m a 2,5m de altura, que ocorreu apenas em área de brejo, e que possui flores reunidas em inflorescências terminais ou axilares, do tipo racimosa, dicasio. As flores são hermafroditas, com hercogamia, zigomorfas, pentâmeras, com cálice reflexo. O cálice é verde e a corola de cor creme, gamopétala com lóbulos reflexos, o pedicelo é delicado, as flores são do tipo estandarte/sino dispostas horizontalmente e ligeiramente pendentes em relação ao solo. Os estames são em número de cinco, livres entre si, heterodinamos, de cor verde claro, ultrapassando levemente o bordo das pétalas da flor. As anteras são brancas, versáteis, introrsas e com abertura por fenda longitudinal, enquanto o estilete é verde claro e o estigma é clavado e bilobado (Figura 6). Observei indivíduos com uma ou até 15 flores abertas por noite e a antese tem duração de dois dias. A antese inicia por volta das 17:00 em processo relativamente lento, quando as pétalas começava a separar, expondo por fim o estigma receptivo e as anteras que oferecem grãos de pólen em abundância cerca de 30 minutos após o início da antese. As flores não emitiram odor perceptível e não encontrei quantidade mensurável de néctar nas flores de *I. alata* ao longo da noite, tanto em flores de primeira quanto de segunda noite ou durante o período diurno. Ao longo do dia seguinte as flores permanecem funcionais, ofertando pólen e com estigma receptivo e apresentaram pouca alteração morfológica. Ao final do segundo dia, as pétalas começam a murchar e aderir ao estilete, enquanto as anteras murcham e caem. Encontrei indivíduos de *I. alata* oferecendo flores ao longo de todos os meses do ano. Não houve visitas de morcegos às flores, mesmo durante o período de pico de floração da população, quando podia ocorrer até 25 flores abertas em quatro metros quadrados. Avistei apenas mariposas Noctuidae pousadas na corola e em seguida entravam pela abertura da flor em busca do néctar localizado no fundo do hipanto, tocando anteras e estigma com as patas durante o processo.

LUEHEA GRANDIFLORA: Planta lenhosa de hábito arbustivo ou arbóreo, que ocorreu na área de cerradão ou na área degradada pela ação humana. As flores estão agrupadas em inflorescências terminais, do tipo cimosas, racemosas, bem expostas na folhagem, hermafroditas, com hercogamia, pentâmeras, actinomorfais, com cálice reflexo. O

pedicelo das flores é delicado e com pouca resistência ao peso exercido, as flores estão em posição verticais levemente pendentes em relação ao solo, e a disposição das peças florais é em forma de pincel, com cálice reflexo e de cor marrom. As pétalas são brancas, livres entre si, e próximo a sua base formam uma depressão circundante às peças sexuais. O estigma e estilete são robustos, sendo que o estigma é amplo e clavado, enquanto que os estames são heterodínamos e numerosos, com anteras versáteis, extrorsas, com abertura por fenda longitudinal. Nas flores os estames estão agrupados em cinco fascículos, e acompanhados por um estaminódio de formato laminar e ápice franjado, com cor e textura semelhante ao das pétalas. Os estaminódios recobrem a parte basal das pétalas acompanhando a depressão formada pelas pétalas. Na base de cada pétala localizam-se glândulas nectaríferas e o néctar secretado se acumula em forma de gotas nas depressões formadas pelas pétalas e estaminódio, principalmente naquelas depressões localizadas na porção em que a flor pende em direção ao solo (Figura 7). De acordo com o porte do indivíduo e a quantidade de botões disponíveis, podiam abrir entre uma ou 150 flores por noite. A antese é noturna, e se inicia por volta das 18:00, em geral, com processo rápido e explosivo, onde as sépalas começam a inchar, até que se abrem repentinamente expondo pétalas, estames e estigma. Desde o início da antese as flores já secretam néctar, ofertam grãos de pólen e o estigma esta receptivo. Às 6:00 as anteras estão secas, os grãos de pólen são escassos, porém o estigma ainda esta receptivo e ocorre secreção do néctar. Ao longo da manhã as pétalas murcham e secam continuamente, até que nos dias a seguir as pétalas e demais peças floral caem e o ovário das flores polinizadas permanece inchando e formando o fruto. O volume médio de néctar secretado por flor/noite é de $5,1 \pm 2,9 \mu\text{l}$ ($n=15$) e concentração de solutos média é de $14,1 \pm 2,5 \%$ ($n=15$). Encontrei indivíduos da população de *L. grandiflora* florescendo ao longo de todo o ano e as flores receberam principalmente visitas dos morcegos Glossophaginae. Os morcegos Glossophaginae visitam as flores sempre em breves vôos adejados em frente às flores, com duração de menos de 1 s, quando tocam o estigma e recebem os grãos de pólen das anteras com a porção dorsal do corpo (alto da cabeça e costas). Capturei apenas *G. soricina* em frente às flores. Avistei ainda mariposas Noctuidae visitando as flores pousadas nas pétalas e acessando o néctar diretamente do local de acúmulo, sem tocar em anteras e estigma. Ainda observei os beija-flores *E. macroura*, *A. lactea* e/ou *C. lucidus* coletando néctar nas flores durante a manhã, porém sem realizar contato com anteras e estigma.

PSEUDOBOMBAX LONGIFLORUM: Espécie lenhosa de hábito arbóreo, que ocorreu na área de cerradão ou na área degradada pela ação humana. As flores são ofertadas após a queda foliar do indivíduo, sendo solitárias e em posição terminal nos ramos, hermafroditas, com hercogamia, pentâmeras, actinomorfas. O cálice é cupuliforme e pentalobulado de cor marrom-escuro, enquanto as pétalas são reflexas, carnosas e pilosas na face externa, brancas e lisas na face interna e o pedicelo rígido e resistente. As flores estão em posição horizontal em relação ao solo e as peças florais estão dispostas em forma de pincel, formando uma abóbada. O androceu tem numerosos estames brancos e heterodinamos (entre 200 e 300) que são parcialmente livres, unidos em sua base formando um andróforo de cor branca que circunda o pistilo. As anteras são versáteis, extrorsas, e com abertura por fenda longitudinal. O estilete é branco e longo, posicionando o estigma a $64,26 \pm 28,02$ mm ($n=12$) além dos estames (Figura 8). Observei indivíduos com uma até 27 flores abertas por noite, sendo que a antese iniciava-se por volta de 18:00, em processo rápido e muitas vezes explosivo. Durante o processo, a corola começa a inchar, até que por meio de fendas longitudinais as pétalas se desprendem, voltando-se para trás e se enrolando em si mesmas, expondo as numerosas anteras e o estigma. A partir do início da antese as flores iniciavam a secreção de néctar, a emissão de odor, a liberação dos grãos de pólen e o estigma é receptivo. Às 6:00 as anteras estão secas e com poucos grãos de pólen a disposição, porém o estigma ainda está receptivo e ainda ocorre secreção de néctar. Ao longo da manhã o andróforo e as pétalas caem, enquanto o ovário das flores polinizadas persiste e começa a inchar para formar o fruto. O néctar é secretado e acumulado no interior do hipanto, e o volume médio secretado por flor/noite é de $80,2 \pm 30,5$ μ l ($n=9$) e concentração de solutos média de $14,1 \pm 2$ % ($n=9$). A floração de *P. longiflorum* ocorre entre abril e agosto. Observei apenas visitas de morcegos Glossophaginae às flores, os quais abordavam-nas sempre em breves vôos adejados, com duração de menos de 1 s. Para acessar o néctar, inseriam o focinho entre o andróforo e a parede do receptáculo/hipanto, e em geral não tocavam o estigma longo e pendente durante o processo. Porém, quando os morcegos Glossophaginae abordavam as flores, recebiam os grãos de pólen das anteras com a porção anterior do corpo (cabeça, costas, peito, asas). Ainda observei o beija-flor *E. macroura* coletando néctar nas flores durante a manhã em vôo adejado, quando contactava anteras, com a porção anterior do corpo, e podendo por vezes contactar o estigma.

SIPHOCAMPYLUS SULPHUREUS: É uma herbácea anual com cerca de 2m de altura, com talo ereto, macio e maleável, de ocorrência exclusiva em área brejosa. As flores são solitárias em seu eixo, reunidas em verticilo com cinco a oito flores em inflorescências axilares do tipo congesto-corimbiforme. As flores são hermafroditas, pentâmeras, zigomorfas, com hercogamia, e com cálice de cor verde e reflexo. A corola é de coloração creme-esverdeada, gamopétala, com forma tubular do tipo goela, cujos lóbulos são ligeiramente reflexos perto do ápice. Porém, a pétala voltada para o solo possui fendas próximas a sua base, que seguem até o ápice da pétala, separando-a das demais, e cujo lóbulo é fortemente curvado em direção ao solo. O pedicelo é delicado e as flores estão disposição relativamente horizontal em relação ao solo. As anteras são conatas em um tubo que circunda o estilete, e este tudo de filetes é adnatos as pétalas superiores da corola. As anteras são em número de cinco, de cor marrom-escura, extrorsas, rimosas, cujos estames são homodinamos, não ultrapassando o bordo das pétalas da flor. O estigma é amplo e bilobado, de cor amarelo-esverdeado, enquanto o estilete é esverdeado e exserto (Figura 9). A antese tem duração de aproximadamente três dias, com início por volta de 15:00 em processo relativamente lento, quando os lóbulos das pétalas começava a separar, expondo somente as anteras que neste momento já liberam os grãos de pólen. A fase protândrica persiste até a manhã seguinte, quando o estigma receptivo começa a surgir, iniciando a fase hermafrodita, que persiste até o fim da vida útil da flor. As flores emitem forte odor característico desde o início da antese. Observei indivíduos com uma ou até 13 flores abertas por noite e encontrei flores em ambas as fases na mesma inflorescência. Embora não tenha realizado observações dos visitantes florais, ao longo do dia avistei beija-flores *Amazilia fimbriata* (Gmelin 1788), *A. lactea* e/ou *C. lucidus* coletando néctar nas flores em vôo adejado, quando contatava anteras e estigma, com o alto da cabeça.

DISCUSSÃO

As espécies vegetais estudadas são de ocorrência típica em áreas de cerrado da região sudeste do Brasil (Lorenzi 1992, 1998, 2008). As exceções são *I. alata* e *S. sulphureus*, que, tal como neste estudo, ocorrem em ambientes brejosos (Machado et al. 1998, Sazima et al. 1999) e de altitude (*S. sulphureus*; Sazima et al. 1994). O número de espécies quiropterófilas em floração na área foi maior do que o verificado em outros estudos realizados em ambientes de cerrado (Silberbauer-Gotsberger & Gotsberger 1988, Oliveira & Gibbs 2000, Oliveira & Paula 2001). O maior número de espécies

quiropterófilas pode ser efeito da forte umidade noturna e a altitude nas áreas de cerrado ocorrentes no Estado de São Paulo, que interferem no padrão de diversidade e fenologia típico para comunidades de cerrado (Gottsberger & Silberbauer-Gottsberger 2006).

Encontrei maior número de espécies de plantas lenhosas arbustivas ou arbóreas no estudo (77,8%) provavelmente devido à área do estudo ser composta principalmente por cerrado. Ao menos para as plantas polinizadas por morcego do cerrado é comum o hábito de crescimento arbóreo-arbustivo em lugar do herbáceo ou epífitas e lianas (Silberbauer-Gottsberger & Gottsberger 1988, Oliveira & Gibbs 2000). O porte arbóreo-arbustivo pode estar associado à facilitação de acesso dos visitantes às flores, posicionando-as acima e/ou em meio ao extrato de cobertura foliar. Nos ambientes brejosos ocorrem principalmente formas herbáceas devido a fatores como capacidade do substrato para fixação das raízes e suporte para sustento de vegetação robustas (Batalha & Martins 2002). Em áreas de Mata Atlântica brasileira Sazima et al. (1999) verificaram que formas epífitas e lianas compõem 65% das espécies quiropterófilas. Muchhala & Jarrín-V (2004) verificaram que em uma Floresta Úmida do Equador as quiropterófilas são compostas por 36% de herbáceas, 36% de epífitas e lianas e 27% de arbóreas. Já nas Florestas Tropicais Secas da Costa Rica Heithaus et al. (1975) descrevem apenas arbustos e árvores, o que indicando que o hábito de crescimento esta mais associado as características do ambiente, do que com a síndrome da quiropterofilia em si. É provável que a forte sazonalidade do cerrado (Batalha & Martins 2004, Gottsberger & Silberbauer-Gottsberger 2006) seja uma das causas para a baixa diversidade de hábitos de crescimento entre as espécies quiropterófilas.

As flores das plantas estudadas são comumente descritas em literatura como polinizadas por morcegos (Fleming et al. 2009). Em conjunto, as características das flores das espécies estudadas são associadas à síndrome de quiropterofilia (cf. Faegri & van der Pijl 1979) e por sua vez, à forma, fisiologia e comportamento dos morcegos. São flores bem expostas e distantes da folhagem para facilitar o acesso dos visitantes florais; com antese noturna, uma vez que morcegos têm hábito noturno; com cores pálidas que se destacam contra a folhagem e de fácil localização à noite; com odores fortes, eficientes para a orientação a longas distâncias por vetores com boa capacidade olfativa; e com abundante taxa de secreção de néctar e com concentração em torno de 15%, atendendo as necessidades energéticas dos morcegos (Proctor *et al.* 1996).

O maior número de flores do tipo pincel na comunidade de quiropterófilas, condizendo com o verificado por Gottsberger & Silberbauer-Gottsberger (2006).

Sazima et al. (1999) explicam que flores quiropterófilas do tipo pincel ocorrem principalmente em espécies lenhosas, condizendo com o verificado aqui, onde as espécies ocorrentes na área de cerrado são lenhosas. A morfologia das flores do tipo pincel é dita como pouco restritiva quanto ao acesso dos visitantes, sendo de fácil acesso em comparação com flores de outros tipos, tal como flores co forma de tubo ou de campânula (Endress 1994). Gottsberger & Silberbauer-Gottsberger (2006) destacam que o cerrado tem baixo endemismo de espécies de morcego, e que espécies quiropterófilas desse ambiente comumente recebem visitas de morcegos que pairam e que pousam. Gottsberger & Silberbauer-Gottsberger (2006) sugerem que no cerrado as formas de flores mais generalistas quanto aos seus visitantes são mais favoravelmente selecionadas. As vantagens de formas florais que sejam mais generalistas quanto aos visitantes incluem o aumento no número de possíveis vetores de pólen por unidade de tempo, e flexibilidade para resistir a flutuações espaço-temporais na abundância de visitantes (Waser et al. 1996). A dominância de espécies quiropterófilas de flores tubulares na Mata Atlântica (Sazima et al. 1999), onde o endemismo de espécies é maior (Marinho-Filho 1986, Faria 2006, Faria et al. 2006), da suporte a esta questão.

A razão de as flores de todas as espécies apresentarem hercogamia tipo homomorfa (flores bissexuais e com a mesma forma) pode ser atribuída como uma estratégia comum entre as angiospermas para evitar a autopolinização (Proctor et al. 1996). A hercogamia é classificada como do tipo “abordagem”, a qual permite que o mesmo visitante contate estigma primeiro e depois receba pólen das anteras (Endress 1994). Esta estratégia além ajudar a evitar a autofertilização, faz o uso do visitante floral de forma mais eficiente, já que torna possível simultaneamente a remoção e deposição de pólen em uma mesma visita, o que implica na economia da recompensa floral oferecida a cada visita (Endress 1994). Gribel & Hay (1993) acreditam que em *C. brasiliense* a hercogamia não é suficiente para evitar a autopolinização, pois os estigmas estão circundados por numerosos estames (400-500). Como compensação Gribel & Hay (1993) sugerem que o reduzido tamanho dos estigmas das flores de *C. brasiliense* teria função de reduzir a probabilidade de autopolinização.

O horário de início da antese das flores da maior parte das espécies comunidade vegetal correspondeu ao comumente descrito para a síndrome (von Helversen 1993, Tschapka & Dressler 2002), e ao horário de atividade de forrageamento dos morcegos (Lemke 1984, Aguiar & Marinho-Filho 2004). As exceções foram para as flores de *S. sulphureus*, que estiveram ativas desde a metade da tarde, e atendendo ao final do

período de forrageamento de visitantes diurnos como os beija-flores (Sazima et al. 1994). As flores de *B. holophylla* e *C. brasiliense* iniciaram a antese mais tarde da noite, o que pode agir como estratégia de oferta de recurso/chamariz aos polinizadores em períodos distintos das demais espécies co-ocorrentes. Sazima & Sazima (1978) apontam que em *Passiflora mucronata* o início tardio da antese (à meia-noite) oferece vantagens ao incrementar a diversidade de visitantes florais com a comunidade de nectarívoros ativos no início da manhã, quando as flores ainda estão funcionais. Isso pode ser verdade para *C. brasiliense*, cujas flores estão funcionais ainda no período da manhã. Melo (2001) e Gribel & Hay (1993) registraram uma fauna diversa de aves às flores de *C. brasiliense* até o final da manhã, quando é comum que o cálice, corola e anteras das flores caiam da planta. As flores funcionais durante o dia e noite, com duração de dois e três dias em *I. alata* e *S. sulphureus* indicam tendência a de generalização quanto aos polinizadores. Muchhala et al. (2008) discute que a generalização quanto aos vetores de pólen pode ser eficaz em situações como quando o polinizador principal, é raro ou promove efeito negativo por meio taxa altas de transferência de pólen interespecífico.

A dicogamia é interpretada como uma meio de evitar auto-cruzamento e aumentar a probabilidade de reprodução cruzada (Endress 1994). Com isso, a fase protândrica de 2h em *C. brasiliense* e uma noite em *S. sulphureus* funciona como dicogamia parcial. Gribel & Hay (1993) discutem que a diferenciação de 1-2 h nas fases das flores de *C. brasiliense* faz com que no primeiro período as flores funcionem como doadoras de pólen. Quando as flores apresentam o estigma receptivo, os polinizadores já visitaram flores de outros indivíduos co-específicos e carregam seus grãos de pólen, promovendo a polinização cruzada. A falta de sincronia na maturação das flores entre indivíduos homoespecíficos de *C. brasiliense* também provoca uma fase andromonóica na população, com flores masculinas e flores hermafroditas. Em *S. sulphureus* a presença de flores masculinas e hermafroditas na mesma inflorescência torna a dicogamia pouco eficiente para evitar a autogamia, pois permite que ocorra autofertilização com pólen de origem de flores vizinhas.

Verifiquei que a fase protândrica de 2h em *C. brasiliense* e uma noite em *S. sulphureus* pode ser considerada como dicogamia parcial. A dicogamia é interpretada como uma meio de evitar auto-cruzamento e aumentar a probabilidade de reprodução cruzada (Endress 1999). Gribel & Hay (1993) discutem que a diferenciação de 1-2 h nas flores de *C. brasiliense* faz com que atuem nesse período apenas como doadoras de pólen. Então, quando as flores começam a apresentar o estigma receptivo os

polinizadores podem ter visitado flores de outros indivíduos co-específicos e carregar seus grãos de pólen, processo cujo qual promove a polinização cruzada. A falta de sincronia na maturação das flores entre indivíduos homoespecíficos de *C. brasiliense* também provoca uma fase andromonóica na população, com flores masculinas e flores hermafroditas. Em *S. sulphureus* a presença de flores masculinas e hermafroditas na mesma inflorescência torna a dicogamia pouco eficiente, pois permite que ocorra autofertilização com pólen de origem de flores vizinhas.

É comum que espécies quiropterófilas apresentem néctar nas flores desde o início da antese, tal como verificado nas espécies estudadas. O maior volume médio de néctar secretado por *P. longiflorum* e *H. stigonocarpa* pode ser uma estratégia para atrair morcegos não-Glossophaginae. Em geral, flores voltadas para os morcegos primariamente frugívoros e onívoros produzem grande quantidade de néctar, em comparação com flores bem adaptadas aos morcegos Glossophaginae (von Helversen 1993, Fleming et al. 2009). Morcegos Phyllostominae e Stenodermatinae costumam consumir néctar floral de forma oportunista, forrageando substituindo uma fonte de alimento por outra ao longo de sua rota (Fleming 1982). Os Phyllostomidae fitófagos não-Glossophaginae são mais bem adaptados a coleta e dieta de frutos, e é possível que plantas como *P. longiflorum* e *H. stigonocarpa* atraiam tais visitantes com grandes volumes de néctar. Além disso, as plantas cuja polinização é mais associadas aos Phyllostominae e Stenodermatinae oferecem flores grandes, robustas, que suportam o peso dos Phyllostomidae de grande porte e que secretam grande quantidade de néctar, respondendo às necessidades energética desses visitantes florais (von Helversen 1993, Tschapka & Dressler 2002).

O menor volume médio de néctar secretado pelas demais espécies vegetais aqui estudadas indica que são mais associadas à visita de morcegos especializados no consumo do néctar e as suas estratégias de forrageamento. As plantas mais associadas à visita de morcegos especializados no consumo do néctar têm flores menores, delicadas, sem plataformas de pouso, sendo inapropriadas para a exploração por outros morcegos e secretam menor quantidade de néctar (von Helversen 1993). A menor oferta de néctar pelas flores de morcegos Glossophaginae é provavelmente uma resposta as suas necessidades energéticas e comportamento. O metabolismo energético dos morcegos primariamente nectarívoros deriva quase que exclusivamente de néctar (Gardner 1977). von Helversen & Reyer (1984) estimaram 15,5 ml de néctar, com concentração de solutos de 20% (3,35 mg de açúcar ou 13.404,4 cal) como o consumo diário de néctar

ideal para um Glossophaginae. Para obter essa quantidade para sua manutenção, os Glossophaginae voam 4-5 horas por noite e visitam 800-1.000 flores (von Helversen & Reyer 1984). Morcegos Glossophaginae geralmente forrageiam em “linha de captura”, estratégia onde o visitante aprende a localização do recurso, criando um circuito contendo plantas específicas, as quais são verificadas com frequência (entre dezenas de minutos até dias) seguindo uma seqüência (Janzen 1971). Enquanto o polinizador procura maximizar a energia ganha por visita, as plantas buscam maximizar a taxa de visitas às suas flores, limitando a recompensa calórica em apenas o suficiente para atrair um polinizador e reduzir as visitas repetidas na mesma flor ou planta (Heinrich & Raven 1972). Um Glossophaginae de pequeno porte consome em uma única noite 115-130% de sua massa corporal em néctar (von Helversen & Reyer 1984). Devido à pequena quantidade de néctar disponível nas flores a cada visita, os morcegos realizam visitas repetidamente em flores individuais que continuam a secretar néctar, além de precisarem encontrar múltiplas flores correspondentes ao longo da noite (von Helversen & Reyer 1984), o que afeta positivamente a polinização cruzada das espécies polinizadas.

A concentração de solutos no néctar floral da comunidade estudada correspondeu ao padrão comum das espécies quiropterófilas (Baker et al. 1998, Fleming et al. 2009). Nas espécies quiropterófilas, o néctar floral tem concentração de solutos média entre 9 e 29% (von Helversen 1993), o qual aparentemente cobre ao menos os gastos energéticos das visitas. Morcegos Glossophaginae possuem altas taxas metabólicas devido ao seu padrão de vôo custoso, o qual exige um forrageamento em flores de espécies de plantas que ofertem uma recompensa calórica suficiente para sua manutenção (Howell 1979, Winter *et al.* 1993, Winter *et al.* 1998). Em termos energéticos, qualquer potencial fonte de alimento deve estar disponível em qualidade ou quantidade suficiente para compensar a energia gasta para sua obtenção (Lemke 1984). A recompensa calórica oferecida pelas flores de uma determinada espécie vegetal (volume e concentração) é uma adaptação para garantir e aumentar a frequência de visitas dos potenciais polinizadores ou garantir sua fidelidade (Heyneman 1983, Sakai 1993). A alta exigência energética diária dos morcegos é satisfeita com o consumo de grande quantidade de néctar, obtido em muitas visitas às flores (von Helversen & Reyer, 1984 Winter *et al.* 1998). Esse padrão de forrageamento, influenciado pela taxa de secreção e a atividade de outros visitantes, conduz os morcegos a cobrirem distâncias de até 50 km por noite para manter um balanço energético positivo (von Helversen &

Reyer 1984), o que assegura a polinização-cruzada ao realizar visitas em indivíduos distantes co-específicos.

O fato de não ter encontrado néctar nas flores de *I. alata*, que são relativamente simples e de fácil acesso para coleta tem suporte na ausência de odor e de morcegos visitantes. Machado et al. (1998), coletaram volume de néctar relativamente alto em ambas as noites em que a flor permanece funcional ($x=42,6\pm 13,4$ na primeira noite e $19,5\pm 5,6$ na segunda noite) e descrevem odor tipo de cogumelo nas flores exalando do néctar. Gilbert et al. (1991) discutem que alguns indivíduos em populações de plantas são capazes de “trapacear” suas co-específicas obtendo o benefício de doar e receber grãos de pólen sem pagar o custo de produzir néctar. Enquanto alguns indivíduos apresentam altas taxas de secreção de néctar, outros produzem quantidades muito reduzidas, e ambos os variantes são dificilmente discriminados pelos visitantes florais, que realizam a polinização por engano. Possivelmente tal fato ocorre na população estudada de *I. alata* e os variantes pouco secretores de néctar ocorrem amplamente na população.

Verifiquei que ao longo de todo ano ocorreram espécies quiropterófilas portando flores, o que é, sobretudo, relevante para uma comunidade de vetores de pólen de vida longa, tal como os vertebrados (Stiles 1975, Tschapka et al. 2008). A oferta de flores e frutos ao longo do ano é comum em regiões tropicais, onde o clima é mais uniforme se comparado com regiões com maiores latitudes no globo, o que permite que vertebrados atuem como vetores para a polinização e dispersão das angiospermas (Tschapka & Dressler 2002). Embora o cerrado seja um ambiente com condições extremas (Durigan & Ratter 2006, Soares et al. 2006), aparentemente, as espécies de plantas, tal como aquelas da comunidade aqui estudada estão bem ajustadas as mudanças sazonais o que permite a oferta de flores para os morcegos por todo o ano.

Os morcegos Phyllostomidae que capturei em frente às flores são comumente registrados como visitantes florais de espécies quiropterófilas (Tschapka & Dressler 2002, Fleming et al. 2009). De maneira geral os morcegos Glossophaginae foram os visitantes mais observados às flores. Dentre os Glossophaginae capturados *G. soricina* foi o mais abundante. As observações e capturas sugerem que *G. soricina* foi o Glossophaginae visitante mais frequente nas flores das espécies quiropterófilas (exceto em *I.alata*). Portanto, considere que na área de estudo *G. soricina* é o polinizador principal de *Bauhinia* spp., *L. grandiflora*, *H. stigonocarpa*, *C. brasiliense* e *L. pacari* (e o suposto polinizador de *S. sulphureus*) devido ao comportamento de abordagem às

flores (adejando toca em anteras e estigma) e a frequência de visitas (observado e capturado). *Glossophaga soricina* é um dos Glossophaginae mais generalista quanto a sua dieta, sendo capaz de explorar ampla gama de recursos, como flores e frutos (Gardner 1977, Bonaccorso & Gush 1987, Zortéa 2003). Lemke (1984, 1985) observa ainda que *G. soricina* é bem adaptável à áreas antropizadas, inclusive fazendo uso de fontes alimentares incomuns no meio natural. É comum o registro de *G. soricina* em visitas aos bebedouros de beija-flores e até flores exóticas, fatores que podem contribuir em seu sucesso na área de estudo (Norberg et al 1993). *Anoura caudifer* foi menos abundante às redes, indicando que sua ocorrência é mais rara na área e que, como é morfológico-comportamente similar a *G. soricina*, considerei como polinizador secundário.

Os morcegos Phyllostomidae não-Glossophaginae (*P. discolor*, *P. lineatus*, *S. lillium* e *C. perspicillata*) podem ser considerados polinizadores secundários e/ou eventuais em *Bauhinia* spp., *H. stigonocarpa*, *C. brasiliense* e *L. pacari* devido a sua frequência de registro nas redes e forma abordar as flores (pousando). Não registrei morcegos Phyllostomidae não-Glossophaginae em *P. longiflorum*, porém estes são candidatos a polinizadores principais devido a seu comportamento de visitar pousado, abraçando as flores com as asas abertas que contatam o estigma longo e pendente. O fato de não ter observado os demais Phyllostomidae no presente estudo pode ser em decorrência da estratégia de forrageamento do tipo commuting utilizada pelo grupo, que torna as visitas dos não-Glossophaginae relativamente raras e difíceis de serem observadas, se comparados aos Glossophaginae e suas “linhas de captura”. *Glossophaga soricina* pilhou néctar em *P. longiflorum* podendo ser um polinizador eventual ao tocar casualmente o estigma das flores. Silva e Peracchi (1995) descrevem que além de *P. discolor* realizando visitas agarrado as flores, também observou *G. soricina* posado nas flores. Fischer et al. (1992) no entanto, avistaram somente morcegos Glossophaginae em flores de *Pseudobombax grandiflorum* e *Bombacopsis calophylla*, e sugere que, por vezes, estes morcegos podem contatar o estigma atuando como polinizador.

A forma de abordar as flores das mariposas Sphingidae as classifica como pilhadores de néctar, sendo que podem polinizar as flores eventualmente ao tocarem os órgãos reprodutivos das plantas no processo. De maneira geral, a vespa *A. pallens* e as mariposas Noctuidae também pilharam néctar, pois acessam o recurso sem tocarem em órgãos sexuais das flores. As mariposas Noctuidae e vespas ainda podem assumir papel

de polinizadores acidentais ao caminhar sobre estigma e anteras. Em *I.alata* mariposas Noctuidae podem assumir papel relevante na polinização das flores devido ao seu comportamento e a morfologia floral.

De forma geral ao buscam néctar ao final da vida das flores (início da manhã) os beija-flores atuam como pilhadores ou polinizadores eventuais/acidentais em *Bauhinia* spp., *C. brasiliense*, *L. pacari*, *P. longiflorum* e *L. grandiflora*. É possível que na área de estudo *A. fimbriata* atue como polinizador principal ou até secundário de *S. sulphureus*. Para maiores conclusões é necessário observar atentamente os visitantes noturnos e a taxa de transferência de pólen de cada visitante envolvido na interação na área de estudo.

Neste estudo encontrei nove espécies que considerei como quiropterófilas. Observei que exceto por *I.alata*, as plantas enquadradas na síndrome da quiropterofilia, devido às suas características florais e sua biologia floral, receberam visitas principalmente de morcegos, confirmando a predição de acordo com os critérios de seleção das espécies em campo. Dessa forma, acredito que o conceito de síndrome de polinização tem sua utilidade, ao menos para a quiropterofilia. Além disso, *Glossophaga soricina* apresentou-se como o polinizador mais relevante para a comunidade de quiropterófilas graças a seu comportamento às flores, sua morfologia adequada a das flores e a sua abundância na área. No entanto, a maior parte das espécies de planta incluiu uma grande variedade de visitantes florais e grupos funcionais às suas flores, os quais, de maneira geral pilharam néctar. Porém, eventualmente os demais visitantes florais podem polinizar as plantas, indicando necessidade de maiores estudos que incluam testes reprodutivos para avaliar com maior exatidão o papel de cada grupo na rede de interações.

REFERÊNCIAS

- Aguiar, L. M. S., & Marinho-Filho, J. 2004. Activity patterns of nine phyllostomid bat species in a fragment of the Atlantic Forest in Southeastern Brazil. **Revista Brasileira de Zoologia** **21**: 385-390.
- Baker, H. G., Baker, I., & Hodges, S. A. 1998. Sugar composition of nectars and fruits consumed by birds and bats in the tropic and subtropic. **Biotropica** **30**: 559-586.
- Batalha, M. A., & Martins, F. R., 2002. The vascular flora of the cerrado in Emas National Park (Goiás, Central Brazil). **Sida, Contributions to Botany** **20**: 295-311.
- Batalha, M. A., & Martins, F. R., 2004. Reproductive phenology of the cerrado plant community in Emas National Park (Central Brazil). **Australian Journal of Botany** **52**: 149-161.
- Bawa, K. S. 1990. Plant-pollinator interactions in tropical rain forest. **Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics** **21**: 399-422.
- Bonaccorso, F. J., & Gush, T. 1987. Feeding behavior and foraging strategies of captive phyllostomid fruit bats: An experimental study. **The Journal of Animal Ecology** **56**: 907-920.
- Collevatti, R. G., Lima, J. S., Soares, T. N. & Telles, M. P. C. 2010. Spatial genetic structure and life history traits in cerrado tree species: inferences for conservation. **Natureza & Conservação** **8**: 54-59.
- Durigan, G. & Ratter, J. A. 2006. Successional changes in cerrado and Cerrado/forest ecotonal vegetation in Western São Paulo state, Brazil, 1962–2000. **Edinburgh Journal of Botany** **63**: 119–130
- Endress, P. K. 1994. **Diversity and evolutionary biology of tropical flowers**. Cambridge University Press.
- Faegri, K. & van der Pijl, L. 1979. **The principles of pollination ecology**. Pergamon press, Oxford.
- Faria, D. 2006. Phyllostomid bats of a fragmented landscape in the north-eastern Atlantic forest, Brazil. **Journal of Tropical Ecology** **22**: 531-542.
- Faria, D., Soares-Santos, B., & Sampaio, E. 2006. Bats from the Atlantic rainforest of southern Bahia, Brazil. **Biota Neotropica** **6**: 1-13.
- Fischer, E. A., Jimenez, F. A. & Sazima, M., 1992, Polinização por morcegos em duas espécies de Bombacaceae na Estação Ecológica da Juréia, São Paulo. **Revista Brasileira de Botânica** **15**: 67-72.

- Fleming, T. H., 1982. Foraging strategies of plant-visiting bats. *In*: T. H. Kuntz (ed.), **Ecology of Bats**, New York and London, Plenum Press. Pag. 287-325.
- Fleming, T. H., Geiselman, C. & Kress, W. J. 2009. The evolution of bat pollination: a phylogenetic perspective. **Annals of Botany** **104**: 1017-1043.
- Gardner, A. L. 1977. Feeding habits. *In*: R. J. Baker, J. K. Jones & D. C. Carter eds., **Biology of bats of the new world family Phyllostomatidae, Part II**, Texas: Special Publication Museum Texas Technical University, 293-350.
- Gilbert, F. S., Haines, N. & Dickson, K. 1991. Empty flowers. **Functional Ecology** **5**: 29-39.
- Gottsberger G, Silberbauer-Gottsberger I. 2006. **Life in the cerrado: a South American tropical seasonal ecosystem. Volume II. Pollination and seed dispersal**. Ulm, Germany: RetaVerlag.
- Gribel, R. & Hay, J. D., 1993. Pollination ecology of *Caryocar brasiliense* (Caryocaraceae) in Central Brazil cerrado vegetation. **Journal of Tropical Ecology** **9**: 199-211.
- Heyneman, A. J., 1983. Optimal sugar concentrations of floral nectars – dependence on sugar intake efficiency and foraging costs. *Oecologia* **60**: 198-213.
- Heinrich, B. & Raven, P. H., 1972. Energetics and Pollination Ecology. *Science* **176**: 597-602.
- Heithaus, E. R., Fleming, T. H. & Opler, P. A., 1975, Foraging patterns and resource utilization in seven species of bats in a seasonal tropical forest. **Ecology** **56**: 841-854.
- Heithaus, E. R. 1982. Coevolution between bats and plants. *In*: T. H. Kunz ed., **Ecology of bats**, Plenum Press, New York and London. Pag.327–367.
- v. Helversen, O. & Reyer, 1984. Nectar intake and energy expenditure in a flower visiting bat. **Oecologia** **63**: 178-184.
- v. Helversen, O., 1993. Adaptations of flowers to the pollination by Glossophaginae bats. *In*: W. Barthlott, C. M. Naumann, K. Schmidt-Loske and K. L. Schuchmann (eds.), **Animal-plant Interactions in Tropical Environment**, Bonn, Germany: Annual Meeting of German Society for Tropical Ecology held at Bonn, Zoologisches Forschungsinstitut and Museum Alexander Koenig. Pag. 41-59.
- 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. **The American Naturalist** **114**: 23-48.
- Janzen, D. H. 1971. Euglossine bees as long-distance pollinators of tropical plants. **Science** **171**: 203-205.
- Lemke, T. O., 1984, Foraging ecology of the long-nosed bat, *Glossophaga soricina*, with respect to resource availability. **Ecology** **65**: 538-548.
- Lemke, T. O. 1985, Pollen carrying by the nectar-feeding bat *Glossophaga soricina* in a suburban environment. **Biotropica** **17**: 107-111.
- Lobo, J. A., Quesada, M., & Stoner, K. E. 2005. Effects of pollination by bats on the mating system of *Ceiba pentandra* (Bombacaceae) populations in two tropical life zones in Costa Rica. **American Journal of Botany** **92**: 370-376.
- Lorenzi, H. 1992. **Árvores Brasileiras**. Vol. 1 Ed. Plantarum Ltda. Nova Odessa, SP.
- Lorenzi, H. 1998. **Árvores Brasileiras**. Vol. 2 Ed. Plantarum Ltda. Nova Odessa, SP.
- Lorenzi, H. 2009. **Árvores Brasileiras**. Vol. 2 Ed. Plantarum Ltda. Nova Odessa, SP.
- Machado, I. C. S., Sazima, I. & Sazima, M., 1998. Bat pollination of terrestrial herb *Irlbachia alata* (Gentianaceae) in northeastern Brazil. **Plant Systematic and Evolution** **209**:231-237.
- Marinho-Filho, J. 1996. The brazilian cerrado bat fauna and its conservation. **Chiroptera Neotropical** **1**:37-39.
- Martins, R. L., & Gribel, R. 2007. Polinização de *Caryocar villosum* (Aubl.) Pers. (Caryocaraceae) uma árvore emergente da Amazônia Central. **Revista Brasileira de Botânica** **30**: 37-45.
- Melo, C. 2001. Diurnal bird visiting of *Caryocar brasiliense* Camb. In Central Brazil. **Revista Brasileira de Biologia** **61**: 311-316.
- Muchhala, N., & Jarrín-V, P., 2002. Flower visitation by bats in Cloud Forests of Western Ecuador. **Biotropica** **34**:387-395.
- Muchhala, N., Caiza, A., Vizuete, J. C. & Thomson, J. D. 2008. A generalized pollination system in the tropics: bats, birds and *Aphelandra acanthus*. **Annals of Botany** **103**: 1481-1487.
- Norberg, U.M., Kunz, T. H., Steffensen, J. F., Winter, Y, & v. Helversen, O. 1993. The cost of hovering and forward flight in a nectar-feeding bat. *Glossophaga soricina*, estimated from aerodynamic theory. **The Journal of Experimental Biology** **182**: 207-227.
- Oliveira, P. E., & Gibbs, P. E., 2000. Reproductive biology of woody plants in a cerrado

- community of Central Brazil. **Flora** **195**:311-329.
- Oliveira, P. E., & Paula, F. R., 2001. Fenologia reprodutiva de plantas de Matas de Galeria. In: J. F. Ribeiro, C. E. L. Fonseca & J. C. Sousa-Silva (eds.), **Cerrado – caracterização e recuperação de Matas de Galeria**, Planaltina: Embrapa Cerrado, DF, pp.303-332.
- Proctor, M.; Yeo, P. & Lack, A. 1996. **The Natural History of Pollination**. British Wildlife Publishing; Rotherwick, Hampshire, 1º ed, 479p.
- Ruiz, A. M. S., Soriano, P. J., Cavelier, J. & Cadena, A. 1997. Relaciones mutualísticas entre el murciélago *Glossophaga longirostris* y las cactáceas columnares em la zona arida de la Tatacoa, Colômbia. **Biotropica** **29**: 469-479.
- Santos, I. E.; Paese, A.; Pires, J. S. R. 1996. **Unidades da paisagem (biótopos) do Campus da UFSCar, São Carlos, SP**. EDUFSCar, São Carlos, SP.
- Sakai, S., 1993. A model for néctar secretion in animal-pollinated plants. **Evolutionary Ecology** **7**:394-400.
- Sazima, M. & Sazima, I., 1978. Bat pollination of the Passion Flower, *Passiflora mucronata*, in Southeastern Brazil. **Biotropica** **10**: 100-109
- Sazima, M; Sazima, I & Buzato, S. 1994. Nectar by day and night: *Siphocampylus sulphureus* (Lobeliaceae) pollinated by hummingbirds and bats. **Plant Systematic and Evolution** **191**: 237-246.
- Sazima I.; Buzato, S. & Sazima, M. 1996. An assemblage of hummingbird-pollinated flowers in Montane Forest in Southeastern Brazil. **Botanica Acta** **109**: 149-160.
- Sazima, M., Buzato, S. & Sazima, I. 1999. Bat-pollinated flower assemblages and bat visitors at two Atlantic forest sites in Brazil. **Annals of Botany** **83**: 705-712.
- Silberbauer-Gottsberger, I., & Gottsberger, G., 1988, A polinização de plantas do cerrado. **Revista Brasileira de Biologia** **48**: 651-663.
- Silva, S.S.P. & Peracchi, A.L. 1999. Visits of bats to flowers of *Lafoensia glyptocarpa* Koehne (Lythraceae). **Revista Brasileira de Biologia** **59**: 19-22.
- Silva, S. S. P. & Perachi, A. L. 1995. Observações da visita de morcegos(Chiroptera) às flores de *Pseudobombax grandiflorum* (Cav.) A. Robyns. **Revista Brasileira de Zoologia** **12** : 859-865.
- Soares, J. J., Souza, M. H. A. O., & Lima, M. I. 2006. Twenty years of post-fire plant succession in a “cerrado”, São Carlos, SP, Brazil. **Brazilian Journal of Biology** **66**: 587-602.

- Stiles, F. G. 1975. Ecology, flowering phenology, and hummingbird pollination of some Costa Rican *Heliconia* Species. **Ecology** **56**: 285-301.
- Straube, F.C. & Bianconi, G.V. 2002. Sobre a grandeza e a unidade utilizada para estimar esforço de captura com utilização de redes-de-neblina. *Chiroptera Neotropical* 8: 150-152.
- Stroo, A. 2000. Pollen morphological evolution in bat pollinated plants. **Plant Systematics and Evolution** **222**: 225-242.
- Tolentino, M. 2007. **Estudo crítico sobre o clima da região de São Carlos**. EDUFSCar, São Carlos, SP, p. 78.
- Tschapka, M. & Dressler, S. 2002. Chiropterophily: on bat-flowers and flowers bats. **Royal Botanic Garden Kew**: 114-125.
- Tschapka, M. 2004. Energy density patterns of nectar resources permit coexistence within a guild of neotropical flower-visiting bats. **Journal of Zoology** **263**: 7-21.
- Tschapka, M., & v. Helversen, O. 2007. Phenology, nectar production and visitation behaviour of bats on the flower of the bromeliad *Werauhia gladioliflora* in a Costa Rican lowland rain forest.
- Tschapka, M., Sperr, E.B., Caballero-Martinez, L.A. & Medellin, R. A. 2008. Diet and cranial morphology of *Musonycteris harrisoni*, a highly specialized nectar-feeding bat in Western Mexico. **Journal of Mammalogy** **89**: 924–932.
- Vizotto, L. D. & Taddei, V.A. 1973. **Chave para determinação de quirópteros brasileiros**. Boletim de Ciências 6.
- Waser, N.M; Chitka, L; Price, M.V; Williams, N.M. & Ollerton, J. 1996. Generalization in polination systems, and why it matters. **Ecology** **77**: 1043-1060.
- Winter, Y., von Helversen, O., Norberg, U. M., Kunz, T. H. & Steffensen, J. F., 1993. Flight cost and economy of néctar-feeding in the bat *Glossophaga soricina* (Phyllostomidae: Glossophaginae). In: W. Barthlott, C. M. Naumann, K. Schmidt-Loske, & K. L. Schuchmann (eds.), **Animal-plant Interactions in Tropical Enviroment**, pp.167-174, Annual Meeting of German Society for Tropical Ecology held at Bonn, Zoologisches Forschungsinstitut and Museum Alexander Koenig, Bonn.
- Winter, Y., Voigt, C. & von Helversen, O. 1998. Gas exchange during hovering flights in a nectar-feeding bat, *Glossophaga soricina*. **The Journal of Experimental Biology** **201**: 237-244.

- Winter, Y., & Stich, K. P. 2005. Foraging in a complex naturalistic environment: capacity of spatial working memory in flower bats. **The Journal of Experimental Biology** **208**: 539-548.
- Zortea, M. 2003. Reproductive patterns and feeding habits of three nectarivorous bats (Phyllostomidae: Glossophaginae) from the brazilian cerrado. **Brazilian Journal of Biology** **63**: 159-168.

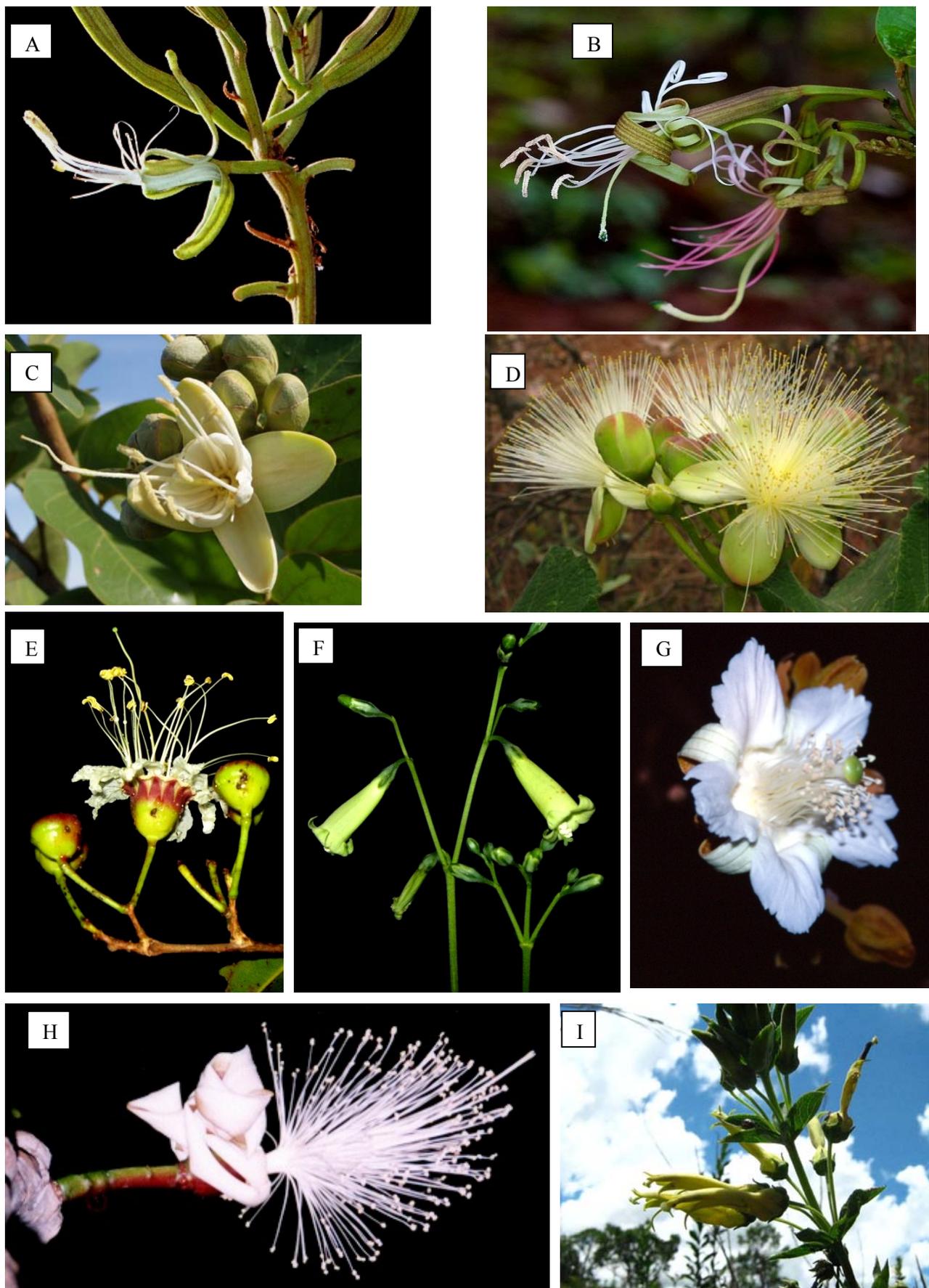


Figura 1. Flores de nove espécies de quiropterófilas estudadas em fragmento de cerrado no sudeste brasileiro: (A) *Bauhinia holophylla*, (B) *Bauhinia longifolia*, (C) *Hymenaea stigonocarpa*, (D) *Caryocar brasiliense*, (E) *Lafoensia pacari*, (F) *Irlbachia alata*, (G) *Luehea grandiflora*, (H) *Pseudobombax longiflorum*, (I) *Siphocampylus sulphureus*.

**MECANISMOS DE COEXISTÊNCIA E FACILITAÇÃO EM UMA COMUNIDADE DE ESPÉCIES
POLINIZADAS POR MORCEGOS, EM ÁREA DE CERRADO, SÃO PAULO**

REINALDO C. TEIXEIRA^{1,3}; MARCO A. R. MELLO²; DALVA M. S. MATOS¹.

1. Departamento de Botânica, Universidade Federal de São Carlos, Departamento de Botânica. Rod. Washington Luís, km. 235. 13.565.905, São Carlos, SP, Brasil.

Universidade Federal de São Carlos.

2. Universität Ulm, Institut für Experimentelle Ökologie. Albert-Einstein-Allee 11, 89069 Ulm, Alemanha.

3. Autor para correspondência: reicteixeira@yahoo.com.br

Resumo – (MECANISMOS DE COEXISTÊNCIA E FACILITAÇÃO EM UMA COMUNIDADE DE ESPÉCIES POLINIZADAS POR MORCEGOS, NO CERRADO BRASILEIRO):

A teoria da coexistência prediz que espécies evitam a competição com aquelas simpátricas diversificando o modo de utilização do recurso ou facilitando sucesso umas das outras. Propus-me a avaliar os mecanismos que permitem ou facilitam a coexistência de espécies quiropterófilas numa área de cerrado. Avaliei a diversidade de atributos florais, fenologia de floração, características do néctar e visitantes florais. Realizei o estudo entre julho/2007 a junho/2009. *Glossophaga soricina* é o polinizador principal de ao menos sete das espécies quiropterófilas. As espécies de plantas compartilham características florais notáveis aos sentidos dos morcegos que pode atuar como facilitação entre espécies, criando display floral único para a atração do polinizador comum. Porém, espécies diferenciam local de deposição de pólen no corpo do vetor via morfologia floral distinta, ofertaram volume de néctar e concentração de solutos distinto selecionando polinizador e partilharam o polinizador ao longo do ano via fenologia de floração permitindo a coexistência das espécies quiropterófilas na área.

PALAVRAS-CHAVE: *Glossophaga soricina*; display floral, morfologia floral; volume e concentração de néctar; fenologia de floração;

Abstract – (COEXISTENCE AND FACILITATION MECHANISMS IN A BAT-POLLINATED COMMUNITY, IN THE CERRADO):

The coexistence theory is based in the concept that species avoid the competition with sympatric species by diversifying the way to use the resources or facilitating one another's success. I try to assess which mechanisms allow or facilitate the chiropterophilous coexistences in a cerrado area noting between species differences in the floral characteristics, flowering phenology, nectar attributes and floral visitors. I carried out the work between July, 2007 and June, 2009. *Glossophaga soricina* is shared as main pollinator by at least seven plants. All species share floral characteristics notable by the bats' sense which can play as facilitative interaction between species making a common floral display to attract the same pollinator. However, plants species differ in pollen deposition places in bats' body by distinct floral morphology, offered nectar with different volume and soluble concentration which can select pollinators, and share the pollinator throughout the year by flowering phenology separation allowing the coexistence of the plants species in the area.

PALAVRAS-CHAVE: *Glossophaga soricina*; display floral, morfologia floral; volume e concentração de néctar; fenologia de floração;

INTRODUÇÃO

Os modelos de coexistência se baseiam na predição de que a competição por recursos limitados é a força dominante que regula a diversidade de espécies (Silvertown 2004, Giacomini 2007). No entanto, diversos estudos em comunidades vegetais oferecem evidências que as espécies podem interagir não apenas competitivamente, mas também facilitar o sucesso umas das outras (Carrilo-Garcia et al. 1999; Feldman et al. 2004). Por exemplo, competição entre plantas pelo serviço dos mesmos grupos de polinizadores pode estruturar as comunidades de plantas através da exclusão competitiva (Caruso 2000, Palmer et al. 2003). Porém, como forma de interação de facilitação, a co-ocorrência de espécies que partilham mesmos grupos de polinizadores pode contribuir na atração e manutenção dos polinizadores na área (Moeller 2004). Em conjunto, maior densidade de flores e número de espécies florescendo simultaneamente pode influir no número de polinizadores atraídos para uma área (Bernhardt et al. 2008).

Espécies simpátricas tendem a diversificar o modo de obtenção e utilização do recurso (Stiles 1977), estratégia interpretada como fuga da competição, para evitar a extinção das menos aptas (Slatkin 1974, Snow et al. 2000). Espécies de plantas coexistentes e com grupos de visitantes florais em comum tendem a diferir no período de floração, morfologia floral e/ou recursos florais ofertados (Stiles 1975, Botes et al. 2008). Tal estratégia é explicada como adaptação para partilha do uso do polinizador, reduzindo a competição (Aizen & Vázquez 2006). Partilhar o recurso pode representar interação positiva indireta, pois a presença de certas espécies facilita a persistência de espécies coexistentes promovendo expansão do nicho realizado (Moeller 2004).

Espécies simpátricas que compartilha a mesma guilda de polinizadores podem apresentar certa convergência de morfologia floral (Endress 1994). A convergência das características florais pode ser compreendida como estratégia mutuamente benéfica para atração de maior número de polinizadores ao criar imagem de busca em comum (Wright 2002, Ghazoul 2006). Entretanto, evidências de efeito positivo para tais interações são limitadas a espécies filogeneticamente próximas que possuem “display” floral similar (Davies & Ashton 1999, Muchhala et al. 2008). Porém, estudos recentes mostram que a abundância e a riqueza de visitantes florais aumentam em plantas localizadas em manchas constituídas por espécies com grande diversidade de displays florais (Ghazoul 2006). Interações positivas entre espécies de plantas que partilham grupos similares de polinizadores, mas que divergem na morfologia floral foi pouco explorado.

Plantas polinizadas por morcegos frequentemente apresentam flores com adaptações bem distintas das flores enquadradas nas demais síndromes de polinização (Proctor et al. 1996, Ollerton et al. 2009). Flores quiropterófilas em geral são de fácil identificação em campo e tendem a ser de fácil manipulação graças a seu porte e disposição na copa. No neotrópico ocorrem cerca de 360 espécies, 159 gêneros em 44 famílias cuja polinização depende primariamente de morcegos (Heithaus 1982; Fleming et al. 2009). Com tal diversidade de espécies quiropterófilas é comum a ocorrência simpátrica de várias espécies. A simpatria de plantas que se utilizam das mesmas guildas de polinizadores implica na existência de mecanismos que permitam a sua coexistência mediante a partilha do recurso requerido em comum. Com isso, me propus a verificar que mecanismos permitem a coexistência de espécies quiropterófilas em uma área de cerrado. Para tanto, avaliei se diversidade de atributos florais, fenologia de floração, características do néctar, ocorrência de morcegos Phyllostomidae e seu comportamento de visitas tem implicações para a coexistência das plantas polinizadas por morcegos. Presumo que as espécies devem diferir quanto a uma ou mais característica relacionada à atração dos visitantes florais, permitindo a coexistência na área de estudo.

MÉTODOS

ÁREA DE AMOSTRAGEM

Realizei o estudo por dois anos (julho/2007 a junho/2009), em um fragmento de cerrado localizado em uma Reserva Particular do Patrimônio Natural (RPPN) pertencente ao *campus* da Universidade Federal de São Carlos - UFSCar, município de São Carlos, no Sudeste do Brasil (21°58' S, 47°53' W). A RPPN possui área de 490 ha, dos quais cerca de 120 ha têm vegetação de cerrado *sensu strictu* e cerradão, além de cerca de 220 ha de áreas de cultivo de eucaliptos, 90 ha de eucaliptais com sub-bosque de cerrado (Santos et al. 1996) e ainda áreas de mata ciliar e brejo adjacente. O local de estudo sofre pressão antrópica e é sujeito a queimadas periódicas. O clima da região é do tipo Cwa de acordo com a classificação climática de Köppen, ou seja, temperado úmido com inverno seco e verão quente (Tolentino 2007).

ESPÉCIES VEGETAIS

Para estudar os mecanismos que permitem a coexistência das espécies quiropterófilas na área de estudo selecionei nove espécies de plantas: *Bauhinia*

longifolia (Bong.) Steud., *B. holophylla* (Bong.) Steud. (Fabaceae – Cercideae), *Hymenaea stigonocarpa* Mart. Ex Hayne (Fabaceae – Caesalpinioideae), *Caryocar brasiliense* (Camb.) (Caryocaraceae), *Lafoensia pacari* A. St.-Hil. (Lythraceae), *Irlbachia alata* (Aubl.) Mass. (Gentianaceae), *Luehea grandiflora* Mart. (Malvaceae – Tilioideae), *Pseudobombax longiflorum* Mart. Et Zucc. (Malvaceae – Bombacoideae), *Siphocampylus sulphureus* E. Wimm. (Campanulaceae). *Siphocampylus sulphureus* e *I. alata* são ervas anuais que ocorreram apenas em área de brejo, enquanto que as espécies de *Bauhinia* e *L. grandiflora* possuem hábito arbustivo ou arbóreo, enquanto as demais são árvores, todas distribuídas ao longo da área de cerrado (*sensu strictu*) e cerradão.

Para cada espécie selecionei e marquei indivíduos ($n \geq 5$) para testar a hipótese de que espécies quiropterófilas simpátricas devem diferir em algumas categorias estudadas (morfologia floral, horário de produção, concentração de solutos e volume de néctar, período de floração e diversidade dos visitantes florais). Escolhi os indivíduos por meio de caminhadas ao longo de trilhas preexistentes no local e no interior da formação vegetacional.

COLETA E ANÁLISE DE DADOS

Para verificar se as espécies quiropterófilas possuem flores com morfologia distinta, permitindo o uso dos mesmos polinizadores, coletei flores das plantas ($n \geq 5$) e acondicionei-as em álcool 70% para avaliação em laboratório. Classifiquei as flores de acordo com o tipo floral, determinado pela disposição dos estames, estilete(s)/estigma(s) e morfologia do cálice e corola (cf. Endress 1994). Para a análise da morfologia floral medi o comprimento total da flor a partir da inserção do cálice no pedicelo/pedúnculo, o comprimento da maior estame, comprimento do gineceu e o comprimento e a largura do hipanto ou área de acúmulo de néctar com paquímetro. Tomei as medidas do hipanto/área de acúmulo de néctar a partir da parede externa das flores. Testei as flores quanto à resistência do pedicelo/pedúnculo ao peso exercido com dinamômetro de 60 g, 100 g ou 300 g prendendo-as pelo pedicelo e puxando em direção ao solo até que este se desprendesse do ramo. Testei as diferenças entre espécies para medidas florais e resistência do pedicelo ao peso exercido por meio de teste de Kruskal-wallis e teste a posteriori de Student-Newman-Keuls ($\alpha = 0,05$) (BioEstat 5.0).

Com o propósito de verificar se as plantas diferenciavam em aspectos da biologia floral, selecionei entre dois e 10 indivíduos das espécies de plantas (exceto em *S. sulphureus*), dos quais acompanhei o processo de antese desde o seu início até o

amanhecer (entre 6:00 e 7:00). Analisei a receptividade do estigma nos indivíduos selecionados a cada duas horas com peróxido de hidrogênio (H₂O₂) do início da antese até o crepúsculo matutino. Em conjunto, acompanhei a liberação e disponibilidade de grãos de pólen nas anteras. Observei o número médio de flores abertas por noite para cada espécie e avaliei diferenças entre as espécies com teste de Kruskal-wallis e teste a posteriori de Student-Newman-Keuls ($\alpha=0,05$) (BioEstat 5.0).

Utilizei o horário de produção de néctar e a concentração de solutos no néctar para testar se as plantas diferem nessas características (exceto em *S. sulphureus* e *I. alata*). Para tanto, tomei medidas da produção do néctar e concentração de solutos a cada duas horas a partir da antese até crepúsculo matutino (5:00 a 6:00) com seringa de 1 ml ou de 10 ml e refratômetro de bolso, respectivamente. Tomei as medidas em flores ensacadas na pré-antese ($n \geq 3$), e que permaneceram ensacadas até o final da coleta. Realizei as coletas do néctar nas mesmas flores ao longo de cada noite, esgotando o néctar a cada avaliação, estimulando a produção de néctar ao simular a ação dos visitantes florais. Testei diferenças no volume de néctar secretado e concentração de solutos entre as espécies de planta através de teste Kruskal-wallis e teste a posteriori de Bonferroni ($\alpha < 0,0025$) (BioEstat 5.0). Para *I. alata* e *S. sulphureus* utilizei dados de literatura para comparação (Sazima et. al 1994 e Machado et al. 1998, respectivamente).

Para testar se havia diferença na época de floração entre as espécies de plantas, monitorei 176 indivíduos marcados quinzenalmente ao longo de dois anos (julho/2007 a junho/2009). Durante a floração quantifiquei o número de indivíduos com flores e a quantidade de botões/flores por indivíduo. Utilizei o teste de concentração circular de Rayleigh no programa Oriana 2.0 para verificar se cada espécie floresce e/ou apresenta pico de floração em meses distintos. Ainda utilizei teste t para verificar se existia diferença no número de indivíduos florescendo entre os dois anos de estudo e entre as estações úmida (outubro a março) e seca (abril a setembro).

Para verificar se as guildas de visitantes florais das espécies vegetais diferiam, realizei observações dos visitantes florais. Foquei observações às flores em dois a sete indivíduos de cada espécie vegetal (exceto em *S. sulphureus*), somando 35 noites e 420 horas de observação. Efetuei as observações sob iluminação natural, posicionado em frente aos indivíduos floridos ($a \geq 1,5$ m de distância) do início da antese da flor, em geral ao cair da noite, até o amanhecer (entre 6:00 e 7:00). Executei as amostragens em noites com diferentes condições de fases da lua, temperatura e precipitação. Durante as

observações identifiquei os morcegos visitantes em nível de subfamília de Phyllostomidae, de acordo com o porte e comportamento de abordagem às flores.

Para identificar os visitantes realizei sessões de captura com redes de neblina (de uma a 10 redes de 6 x 3 m para cada espécie vegetal, exceto em *S. sulphureus*), armadas em frente aos ramos floridos e que permaneceram abertas entre 18:00 e 5:30. Calculei o esforço de captura conforme Straube & Bianconi (2002) com o produto da área de amostragem (612 m²), o número de horas de amostragem por noite (12 h), e o número total de noites de rede (13 noites), consistindo total de 95.472 m².h. Identifiquei os morcegos capturados em campo conforme Vizzoto & Taddei (1973) modificada por W. Uieda. Verifiquei a ocorrência de pólen aderido no corpo dos morcegos amostrando a pelagem dos indivíduos capturados passando fita adesiva de plástico transparente (tipo durex) no dorso, ventre e asas. Em seguida coleí a fita em lâmina de microscopia laboratorial e observei em laboratório com estereomicroscópio para verificar a presença dos grãos de pólen. Coletei como testemunho um a três espécimes das espécies de morcegos a fim de confirmar a identificação em campo, e libertei os demais. Capturei e coletei mariposas e artrópodes nas redes e flores, os quais foram identificados pelo Dr. Manoel Dias. Depositei os exemplares coletados na Coleção Zoológica do Departamento de Ecologia e Biologia Evolutiva (DEBE) da UFSCar. Identifiquei os beija-flores com auxílio de inventários das espécies de aves ocorrentes na área de estudo fornecidos por MSc. Marina Telles e MSc. Matheus Reis. Atribuí local de deposição dos grãos de pólen/contato do estigma no corpo dos visitantes florais por meio das observações do comportamento de visita às flores, fotos e amostras de pólen. Utilizei dados de literatura para comparar as espécies de visitantes e o comportamento de visita às flores de *I. alata* e *S. sulphureus* (Sazima et. al 1994 e Machado et al. 1998, respectivamente).

RESULTADOS

MORFOLOGIA E BIOLOGIA FLORAL

As espécies de plantas estudadas ofereceram flores bem expostas na folhagem, com cálice verde ou amarronzado, e, de maneira geral, com corola branca ou amarela/creme. Ao menos para aquelas flores pertencentes a diferentes gêneros e famílias, a morfologia floral e disposição das peças são distintas. Predominaram nas diferentes espécies de plantas flores com simetria actinomorfa (cinco espécies; Tabela 1, Figura 1). Cinco espécies oferecem flores dispostas em posição horizontal em relação

ao solo, e quatro em posição relativamente vertical (Tabela 1, Figura 1). O tipo floral predominante na comunidade de plantas foi do tipo pincel, cujo aspecto das flores é dominado por longos estames, sendo comum combinação de duas formas florais (Tabela 1, Figura 1). As flores de quatro espécies possuem os estames/estigma(s) projetados do centro da flor de maneira dispersa (tipo pincel). Nas flores de *L. grandiflora* os estames estão agrupados em cinco fascículos que circundam o estilete, fazendo sua morfologia ser notavelmente distinta das demais flores do tipo pincel. Em três espécies os órgãos sexuais estão concentrados na porção inferior da flor e voltados para cima (nas espécies de *Bauhinia* e em *I. alata*) ou na porção superior e direcionados para o solo (*S. sulphureus*) (Figura 1). Em todas as espécies as flores são hermafroditas e hercogâmicas e as flores de *C. brasiliense* possuem quatro estigmas/estiletos

Pseudobombax longiflorum e *I. alata* apresentaram flores com maiores e menores medidas para comprimento total da flor ($234,6 \pm 39,8$ mm e $34,8 \pm 1,1$ mm, respectivamente, Tabela 2), maior estames ($142,2 \pm 25,1$ mm e $31,4 \pm 1,1$ mm) e gineceu ($208,1 \pm 23,9$ mm e $30,4 \pm 3,8$ mm, Tabela 2). Observei as maiores e menores medidas para a largura do hipanto/câmara de acúmulo de néctar em *P. longiflorum* e *L. grandiflora* ($31,2 \pm 3,9$ mm e $5,2 \pm 1,1$ m, respectivamente) e essas mesmas espécies apresentaram as maiores medidas de comprimento do hipanto/câmara de acúmulo de néctar ($24,7 \pm 2,2$ mm e $24,8 \pm 2,6$ mm, respectivamente), enquanto *I. alata* ofereceu flores com hipanto mais curto ($5,4 \pm 0,5$ mm, Tabela 2).

Entre as espécies estudadas registrei diferença na capacidade das flores em suportar peso extra nas flores ($H=37,1$; $gl=8$; $p<0,0001$; Figura 2). As flores de *I. alata*, *S. sulphureus* e *L. grandiflora* possuem estrutura delicadas e/ou pedicelo pouco flexível, pouco resistente ao peso exercido (Figura 2). *Pseudobombax longiflorum* possui o pedicelo mais resistente e robusto, exigindo força de > 300 g para que a flor se desprenda do ramo. As demais espécies têm estrutura forte e/ou robustas e/ou com pedicelo/pedúnculo flexível e bem resistente ao peso exercido exigindo ≥ 80 g para que as flores se desprendessem dos ramos (Figura 2).

Caryocar brasiliense e *I. alata* apresentaram o maior e menor número médio de flores a cada noite ($H=62,43$; $gl=8$; $p<0,0001$; Tabela 3). No geral, as flores das espécies estudadas são funcionalmente noturnas, com duração de uma noite, exceto para *I. alata* e *S. sulphureus*, cujas flores permanecem abertas por dois e três dias, respectivamente. Em geral as flores iniciavam antese entre 18:00 e 19:00, exceto em *S. sulphureus* que iniciava por volta das 16:00, *B. holophylla* entre 19:00 e 20:00 e *C.*

brasiliense após as 20:00. Em *C. brasiliense* e *S. sulphureus* as flores iniciavam a antese com fase protândrica de cerca de uma a duas horas e da primeira noite até a manhã, respectivamente. Foi padrão comum que as flores oferecessem grãos de pólen nas anteras e estigma receptivo desde o momento em que se expunham, sendo que no início da manhã as anteras comumente estavam desprovidas de pólen, que a produção de néctar fosse reduzida e as flores começassem a murchar.

NÉCTAR

O volume médio de néctar floral secretado foi diferente entre as espécies ($F=65,9$; $gl=6$; $p<0,001$), sendo maior em *Hymenaea stigonocarpa* e *Pseudobombax longiflorum* e menor em *L. grandiflora* (Figura 3, Tabela 3). A concentração média de solutos do néctar secretado foi distinta entre as espécies ($F=2,78$; $gl=6$; $p=0,0202$) (Figura 3; Tabela 3). *Bauhinia longifolia* e *L. pacari* secretaram néctar com maiores e menores valores médios de concentração de solutos, respectivamente (Tabela 3). Não encontrei quantidade mensurável de néctar nas flores de *I. alata* ao longo da noite ou do dia tanto em flores de primeiro quanto de segundo dia.

Para as espécies analisadas, há néctar floral disponível desde a abertura, e que se acumula no hipanto (6 espécies) ou em depressão formada pelas pétalas e estaminódios (*L. grandiflora*). De maneira geral, o volume médio de néctar secretado foi maior no início da noite, com padrão decrescente até o início da manhã próximo a murchar. As exceções foram *L. pacari* cujo volume médio aumentou após as primeiras horas da noite e *P. longiflorum*, onde o padrão de secreção foi relativamente constante até as primeiras horas da manhã (Figura 5). Em quatro espécies a concentração de solutos no néctar diminuiu ao longo da noite, acompanhando o decréscimo de volume secretado. Em *C. brasiliense* a concentração de solutos aumentou conforme seguiam as horas da noite, seguindo padrão inverso do volume de néctar. A concentração de solutos no néctar foi relativamente constante durante a noite em *P. longiflorum* e *L. pacari* (Figura 5).

FLORAÇÃO

Ocorreram indivíduos com flores ao longo de todo o ano na comunidade de quiropterófilas. A floração das espécies foi seqüencial (Figura 7), seguindo o mesmo padrão de seqüência nos dois anos de observação. Não houve diferença entre o número de indivíduos florescendo entre os dois anos de estudo para a comunidade de plantas ($t=0,0012$; $gl=189$; $p=0,499$), e para cada uma das espécies (Tabela 4). Seis espécies

concentram a floração na estação úmida, três na estação seca (Figura 6, Tabela 4) e a maioria dos indivíduos da comunidade floresceu na estação úmida ($t=3,14$; $gl=76,65$; $p=0,0012$; $n=559$ estação úmida e $n=235$ estação seca). Encontrei indivíduos de *C. brasiliense* e *B. holophylla* florescendo em períodos deslocados das populações, ao fim da estação úmida e meio da estação seca, respectivamente (Figuras 5 e 6).

O teste de Rayleigh para o número de indivíduos florescendo a cada mês indica que a floração das nove espécies não é uniforme ao longo do ano, sendo mais intensa em meses determinados para cada espécie (Tabela 4, Figura 6). O pico de floração, indicado pelo vetor médio, não coincidiu entre as espécies, embora para *L. grandiflora* e *P. longiflorum* o vetor médio diferiu em menos de um grau (Tabela 4, Figura 6). Três espécies apresentaram pico de floração no mesmo mês, dezembro (Tabela 4, Figura 6). Encontrei indivíduos de *L. grandiflora* e *I. alata* com flores em todos os meses do ano, enquanto que espécies com floração mais concentrada floresceram por cinco meses (quatro espécies; Figuras 6 e 7). Embora o número de botões e flores tenham sido constantes ao longo de todo o ano (média = $386,67 \pm 759,94$ por mês; total anual 41760 botões e flores), registramos sua maior quantidade em dezembro (média = $888,39 \pm 1664,01$; 7995 botões e flores) e menor em agosto ($449,44 \pm 759,37$; 972 botões e flores, Figura 6). *Bauhinia holophylla*, *B. longifolia* e *L. grandiflora* foram às espécies que ofereceram maior número de botões e flores (Figura 7).

VISITANTES FLORAIS

Capturei seis espécies de morcegos Phyllostomidae ($n=52$), sendo duas espécies de Glossophaginae - *Glossophaga soricina* (Pallas 1766) ($n=37$; peso= $10,8 \pm 1,7$ g) e *Anoura caudifer* Gray 1838 ($n=4$; peso= $12,2 \pm 1,2$ g) – as mais abundantes, seguidas por *Sturnira lilium* (E. Geoffroy, 1810) (Stenodermatinae, $n=6$; $19,5 \pm 1,2$ g), *Phyllostomus discolor* Wagner, 1843 (Phyllostominae, $n=3$; peso= $38,5 \pm 3,5$ g); *Carollia perspicillata* Gray 1838 (Carollinae; $n=1$; peso=18 g) e *Platyrrhinus lineatus* (E. Geoffroy St.-Hilaire 1810) (Stenodermatinae, $n=1$; peso=31 g). Capturei *G. soricina* em frente às flores de todas as espécies de plantas amostradas com redes (exceto em *I. alata*), enquanto os demais morcegos foram registrados em no máximo três espécies de plantas (Tabela 3). Os morcegos capturados possuíam grãos de pólen em abundância na pelagem da região anterior, ventral e asas em *P. discolor*, *P. lineatus* e *S. lilium* e na região anterior, ventral e dorsal do corpo em *G. soricina*, *A. caudifer*.

Observei morcegos apenas da subfamília Glossophaginae visitando as flores das diferentes espécies em que monitoramos os visitantes. A exceção foi em *I. alata* cuja flores não receberam visitas de morcegos mesmo durante o período de pico de floração da população, quando podia ocorrer até 25 flores abertas em quatro metros quadrados.

Os morcegos Glossophaginae visitaram as flores realizando breves vôos adejados em frente às flores, com duração de menos de 1 s. Neste momento, ao acessar o néctar, os morcegos tocavam anteras e estigma das flores de *B. holophylla*, *B. longifolia* com a porção ventral do corpo (no queixo, garganta, peito e barriga). Em *C. brasiliense*, *H. stigonocarpa*, *P. longiflorum* e *L. pacari* os Glossophaginae tocam o estigma e recebem grãos de pólen das anteras com a porção anterior do corpo (face, alto da cabeça, ombros, queixo, garganta, peito, barriga e asas), e com a porção dorsal do corpo em *L. grandiflora* (alto da cabeça, nuca, ombros e costas; Figura 8). Em *I. alata* e *S. sulphureus*, ao coletar o néctar, os morcegos tocam antera e estigma com a porção ventral (mesmas de *Bauhinia*) e dorsal do corpo (mesma de *Luehea*), respectivamente (dados de Sazima et al. 1994 e Machado et al. 1998). Observei que quando os morcegos Glossophaginae visitavam as flores de *P. longiflorum* acessavam diretamente o hipanto, sem tocar no estigma longo e pendente. Neste trabalho não observei visitas às flores dos morcegos não-Glossophaginae (Phyllostominae, Stenodermatinae e Carollinae). Porém, em outros estudos observei os morcegos não-Glossophaginae abordarem às flores comumente pousando no cálice, prendendo-se com as garras dos pés e asas diretamente no cálice e pedicelo ou com as asas estendidas (*Bauhinia*, *P. longiflorum*, *C. brasiliense*, *L. pacari* e *H. stigonocarpa*) (dados de Sazima & Sazima 1977, Teixeira 2003) Ao realizar as visitas, morcegos não-Glossophaginae recebem grãos de pólen principalmente na porção ventral do corpo, face e asas (ver Gottsberger & Silberbauer-Gottsberger 2006). Em *P. longiflorum* os morcegos abraçam as flores com a asa, contatando a superfície do estigma (ver Teixeira 2003; Figura 8).

Sete espécies de mariposas da família Sphingidae também visitaram as flores de *B. holophylla*, *B. longifolia*, *C. brasiliense* e *H. stigonocarpa* durante a noite. Capturei *Cocytius lucifer* Rothschild & Jordan, 1903, *Protambulyx strigilis* (L., 1771), *Erinnyis ello* (L., 1758), *Pachylia ficus* (L., 1758), *Enyo lugubris* (L., 1771), *Eumorpha anchemolus* (Cramer, 1780) e *Eumorpha labruscae* (L., 1758). Ao visitar as flores, esfingídeos pairam em frente às flores ou pousam no hipanto, sendo comum que inserissem a probólide entre os filetes das flores em *Bauhinia*, *C. brasiliense* e *H. stigonocarpa* alcançando o hipanto, porém, sem contatar estigma ou anteras.

Avistei mariposas Noctuidae às flores de *B. holophylla*, *C. brasiliense*, *I. alata* e *L. grandiflora*. As mariposas coletavam o néctar pousando no hipanto, inserindo a probólide na entrada do hipanto ou diretamente na área de acúmulo de néctar (*L. grandiflora*), sem realizar contato com os órgãos reprodutivos das flores. Em *I. alata* as mariposas pousavam na corola e em seguida entravam pela abertura da flor em direção a base do hipanto, tocando anteras e estigma com as patas durante o processo.

A vespa noturna *Apoica pallens* (Fabr.) (Hymenoptera; Vespidae) foi freqüente nas flores de *Bauhinia* spp. e *H. stigonocarpa*, principalmente no início da antese. As vespas buscaram néctar diretamente no hipanto, contactando os órgãos reprodutivos apenas ocasionalmente quando caminhava pelas flores.

Beija-flores (Trochilidae), provavelmente *Eupetomena macroura* (Gmelin 1788), *Amazilia lactea* Lesson 1832 e/ou *Chlorostilbon lucidus* (Shaw 1812) visitaram as flores de *Bauhinia* spp., *C. brasiliense*, *L. pacari*, *P. longiflorum* e *L. grandiflora* no início da manhã. *Siphocampylus sulphureus* recebeu visitas de beija-flores no período da tarde as flores de, provavelmente *Amazilia fimbriata* (Gmelin 1788). Com exceção de *S. sulphureus* cujos beija-flores visitavam as flores tocando anteras e estigma, nas demais espécies de plantas observei contato do beija-flor com os órgãos sexuais da flor apenas eventualmente. Foi mais freqüente que os beija-flores inserissem o bico na borda do hipanto ou diretamente na área de acúmulo de néctar.

DISCUSSÃO

Verifiquei neste estudo que as espécies quiropterófilas avaliadas diferem de maneira geral quanto a certas características relacionadas à atração dos visitantes florais (morfologia floral, volume de néctar secretado, concentração de solutos no néctar e fenologia de floração). A diferenciação nos atributos florais e padrão de oferta do chamariz para polinizadores aparentemente permite a partilha dos visitantes florais/polinizadores e por conseqüência a coexistência das espécies de plantas. No entanto, as características florais notáveis aos sentidos dos morcegos (visão, olfato e acessibilidade) e o período de oferta de recursos florais ao longo da noite são análogas entre as diferentes espécies vegetais. *Glossophaga soricina* é compartilhado pelas espécies quiropterófilas como principal visitante e/ou polinizador na área de estudo. A partilha do polinizador por ao menos sete espécies pode ser facilitada pela equivalência de características das flores entre as espécies vegetais (flores pálidas, odoríferas, bem expostas e com secreção de néctar no período noturno) ao criar uma imagem de busca

comum. A variação nas características de oferta de néctar (quantidade, qualidade e época do ano em que é ofertado) e a disposição das peças florais provavelmente evita a competição direta entre as plantas pelo polinizador, já que cada espécie vegetal utiliza o vetor de maneiras ao menos sutilmente distintas.

As características gerais das flores que estudei estão de acordo com aquelas descritas para a síndrome da quiropterofilia (cf. Faegri & van der Pijl 1980). As flores aqui estudadas são funcionalmente noturnas e bem expostas nas plantas. Fleming et al. (2009) apontam que antese noturna e o posicionamento das flores bem expostas são características universais para flores quiropterófilas. No geral, as flores aqui estudadas são odoríferas, facilitando sua localização a longas distâncias por animais com senso olfativo aguçado, tal como os morcegos (von Helversen 1993). A cor das flores quiropterófilas pode ser amplamente variável (Fleming et al. 2009). Porém, aquelas com cálice de cores esmaecidas (branco ou creme) predominam, e facilitam sua localização visual pelos morcegos ao se destacar a noite contra a folhagem (von Helversen 1993, Tschapka & Dressler 2002). É possível que características florais em comum entre espécies quiropterófilas que correspondem às percepções sensoriais, biologia e comportamento dos morcegos atuem como facilitação entre espécies, criando uma imagem de busca em comum às flores do grupo. Brown & Kodric-Brown (1979) ao estudarem uma comunidade de plantas ornitófilas observam que diferentes espécies de plantas convergem sua estrutura floral devido às vantagens de utilizar sinais em comum para partilhar o mesmo grupo de beija-flores polinizadores.

A predominância de flores quiropterófilas do tipo pincel em áreas de cerrado também é notada por Gottsberger & Silberbauer-Gottsberger (2006). Sazima et al. (1999) apontam que flores quiropterófilas do tipo pincel ocorrem principalmente em espécies lenhosas, o que condiz com o verificado aqui neste estudo. Gottsberger & Silberbauer-Gottsberger (2006) discutem que no cerrado as espécies quiropterófilas comumente recebem visitas de morcegos que pairam e que pousam, e que as formas de flores mais generalistas quanto aos visitantes são favoravelmente selecionadas. Tipos florais mais generalistas e menos restritivos são aptos a aumentar o número de possíveis vetores de pólen por unidade de tempo e são mais flexíveis para resistir a flutuações espaço-temporais na abundância dos visitantes (Waser et al. 1996).

As flores do tipo pincel tendem a apresentar simetria actinomorfa, o que influenciou a maior ocorrência desse morfotipo floral da comunidade que estudei. A simetria das flores pode ser relevante na seleção dos visitantes florais por parte das

plantas. Fischer (2000) verificou que morcegos Glossophaginae polinizaram preferencialmente flores zigomorfas, enquanto morcegos não-Glossophaginae polinizaram principalmente aquelas actinomorfas. Fischer (2000) ainda aponta que flores zigomorfas tendem a direcionar a abordagem dos visitantes, enquanto flores actinomorfas permitem abordagens de direções diversas. A Soma da morfologia zigomorfa com posicionamento horizontal das flores em relação ao solo pode atuar na orientação das investidas dos visitantes florais até a câmara de acúmulo de néctar em apenas uma direção. As características florais podem atuar não somente para facilitar a polinização pelo polinizador primário efetivo, mas também para restringir visitantes pouco eficazes como vetores de pólen e evitar desperdício de grãos de pólen (Thomson 2003). Nas flores actinomorfas, a soma com o posicionamento vertical em relação ao solo pode ajudar a permitir as investidas dos visitantes florais de forma menos restritiva. Além disso, a posição ereta pode ser relevante para evitar o desperdício de néctar em flores que secretam grande volume. *Pseudobombax longiflorum* parece ser exceção para este padrão, pois tem flores actinomorfas que ficam posicionadas horizontalmente. Apesar da posição horizontal, as flores de *P. longiflorum* apresentaram a segunda maior taxa de secreção de néctar dentre as espécies da comunidade, indicando que podem existir mecanismos para evitar que o seu néctar escorra da flor.

A capacidade das flores das diversas espécies em suportar peso também pode ser relevante na seleção dos visitantes. Neste estudo encontrei três grupos funcionais de flores quanto à sua resistência ao peso: (1) “Flores delicadas” (*S. sulphureus*, *I. alata* e *L. grandiflora*) cujo pedicelo é pouco flexível e pouco resistente ao peso exercido, sendo aptas a receber apenas visitas de morcegos que visitam em vôos pairados. Para *S. sulphureus* e *I. alata* cujas flores não suportam o peso do mais leve dos morcegos que capturamos (*G. soricina* com 10 g), o hábito de crescimento herbáceo em si também as torna incapazes de sustentar o peso dos Phyllostomidae. Já nas flores de *L. grandiflora* Gottsberger & Silberbauer-Gottsberger (2006) sugerem que o reduzido volume de néctar oferecido é fator desencorajador para as visitas de morcegos não-Glossophagine. Porém, aparentemente a força de seleção para a exclusão dos morcegos que necessitam pousar esta mais associada à constituição delicada e pouco flexível do pedicelo das flores *L. grandiflora*. Mesmo que as inflorescências estejam em ramos lenhosos, não foi raro que as flores caíssem durante a manipulação, sem que fosse aplicada muita força (ver também Sazima et al. 1982). Embora as flores de *L. grandiflora* suportem em média o peso de 80 g, que é o dobro do morcego mais pesado que capturei (*P. discolor*

com 39 g), acredito que além do peso do morcego em si, o impacto da queda possa estressar a estrutura do pedicelo da flor, separando-a do ramo. (2) “Flores que permitem o uso de apoio” (*L. pacari* e *Bauhinia*), possibilitando visitas adejadas e “pousadas”, suportando o peso dos morcegos graças ao conjunto pedicelo e ramos resistentes. *Lafoensia pacari* esta mais próxima do grupo das flores delicadas (Figura 2), porém registros das visitas morcegos capazes de adejar e que pousam em flores deste gênero é comum (Sazima & Sazima 1975, 1977, Silva & Peracchi 1999, Sazima et al. 1999). Sazima & Sazima (1975, 1977) descrevem os morcegos Stenodermatinae e Phyllostominae visitando as flores de *Lafoensia* pousando e utilizando os ramos que sustentavam as inflorescências como base de apoio para seus pés, pendendo os ramos fortemente devido ao seu peso. Heithaus et al. (1974) descrevem que o conjunto pedicelo resistente e flexível e ramos de constituição forte atuam também em *Bauhinia*. (3) “Flores robustas” (*P. longiflorum*, *C. brasiliense* e *H. stigonocarpa*) de constituição forte e capaz de sustentar até oito vezes o peso do morcego mais pesado que capturei, além de permitir acesso dos morcegos que adejam. O conjunto pedicelo resistente e flexível, com flores robustas suportam por si só as visitas dos pesados morcegos não-Glossophaginae e resistir aos danos causados pelas suas garras quando estes as usam para se prender (Gribel & Hay 1993, Silva & Peracchi 1995, Gibbs et al. 1999, Teixeira 2003). O tamanho diferencial entre as flores das diferentes espécies de plantas pode ser associado também a sua capacidade de atender aos morcegos. As maiores flores foram as de *P. longiflorum*, as quais são capazes de agüentar o peso de morcegos de grande porte como *P. discolor*, enquanto as menores flores foram àquelas associadas aos morcegos Glossophaginae (*L. grandiflora*, *I. alata* e *S. sulphureus*).

O tamanho e disposição dos órgãos sexuais em conjunto com a simetria floral têm importância no padrão de deposição dos grãos de pólen/contato do estigma no corpo de visitantes florais, definindo o local em que anteras e estigma tocam no visitante (Howell 1977, Muchhala 2007). As flores de *P. longiflorum*, *C. brasiliense*, *H. stigonocarpa* e *L. pacari* depositam os grãos de pólen de maneira dispersa na porção anterior do corpo de ambos os grupos de morcegos. Em *Bauhinia* (ambos os grupos de morcegos) e em *I. alata* (apenas em Glossophaginae) a deposição ocorre de maneira localizada, na região ventral do corpo dos morcegos. Nas flores de *L. grandiflora* e *S. sulphureus* os Glossophaginae recebem os grãos de pólen de forma localizada na porção dorsal do corpo. O grupo de *P. longiflorum* sobrepõe o local de deposição de pólen no corpo dos vetores com o grupo *Bauhinia* e o grupo *L. grandiflora*, enquanto que não

ocorre sobreposição entre o grupo *Bauhinia* e o grupo *L. grandiflora*. Deposição de grãos de pólen em locais distintos no corpo do vetor comum entre espécies de plantas evita o fluxo interespecífico de pólen (Howell 1977, Armbruster & Muchhala 2009). Quanto maior a diferenciação entre as espécies quanto ao local de deposição de pólen no corpo do vetor, menor a chance de contaminação do estigma de uma flor com pólen interespecífico (Armbruster & Muchhala 2009). Caruso (2000) diz que a coexistência e partilha do polinizador operam como seleção direcional para diferenciação nos caracteres. A pressão de seleção afetaria a relação mecânica entre características florais e capacidade de recepção pólen, atuando como estratégia de fuga da competição direta. Muchhala & Potts (2007) demonstraram que em um contínuo de divergência na posição dos órgãos reprodutivos de plantas coexistentes, seguindo das espécies idênticas até espécies altamente divergentes, quanto maior a divergência, menor é o fluxo interespecífico de pólen. Aparentemente a comunidade de quiropterófilas estudada tenderá a evitar sobreposição do uso dos locais de deposição de pólen no corpo dos vetores (grupo *Bauhinia* X grupo *Luehea*). Porém, onde ocorre sobreposição do local de contato dos órgãos sexuais de diferentes espécies (grupo *Bauhinia* X grupo *Pseudobombax* X grupo *Luehea* e mais acirradamente, dentro dos grupos) as diferenças interespecíficas no comprimento das peças (filete e anteras e/ou estilete e estigma), mesmo que sutis, podem ser essenciais para evitar a contaminação com pólen hetero-específico. Caruso (2000) aponta que mesmo diferenças sutis na morfologia floral podem influenciar nos mecanismos de deposição e remoção dos grãos de pólen.

O horário de início da antese das flores da maior parte das espécies comunidade vegetal correspondeu ao comumente descrito para a síndrome (von Helversen 1993, Tschapka & Dressler 2002), e ao horário de atividade de forrageamento dos morcegos (Lemke 1984, Aguiar & Marinho-Filho 2004). O fato das flores de *B. holophylla* e *C. brasiliense* iniciarem a antese mais tarde da noite pode ajudar na partilha pelos visitantes florais ao utilizá-los em horários menos concorrentes com as demais espécies vegetais. Para as plantas, aumentar a atração dos visitantes ao oferecer novas fontes de alimento noite a dentro é vantagem na partilha pelos visitantes florais, já que os vetores respondem ao incremento de fontes de recurso na área. von Helversen & von Helversen (1999) relatam que as flores de *Mucuna holtonii* (Fabaceae - Faboideae) iniciam a antese assincronicamente na primeira metade da noite e que flores virgens ofertam maior quantidade de néctar em relação aquelas já abertas. Por consequência, as flores virgens são procuradas avidamente pelos morcegos em comparação com as mais velhas,

indicando que novas fontes de néctar são rapidamente reconhecidas e exploradas. Já Sazima & Sazima (1978) sugerem que o fato de *Passiflora mucronata* iniciar antese à meia-noite oferece vantagens incrementando a diversidade de visitantes florais com os nectarívoros ativos no início da manhã, quando as flores ainda são funcionais. O mesmo pode ser atribuída para flores de *C. brasiliense*, funcionais também pela manhã, quando diversas aves as visitam (Gribel & Hay 1993, Melo 2001) e provavelmente diminuindo a pressão de competição pelo uso dos vetores.

Em *I. alata* e *S. sulphureus* as flores são funcionais durante o dia e noite e duram de dois e três dias, o que pode agir como estratégia de generalização de polinizadores. Muchhala et al. (2008) apontam que a generalização dos vetores de pólen pode ser eficaz quando o polinizador principal que apresente padrão de deposição de pólen altamente qualitativo, promova ainda efeito negativo transferindo também pólen interespecífico. Estratégias de especializar-se na polinização por um grupo funcional e excluir outros grupos pode ser selecionada na ausência de outras espécies que compartilham o polinizador. No entanto, quando existem espécies concorrentes e a polinização é realizada por vetores altamente promíscuos quanto às espécies de plantas visitadas em uma dada noite, tal como os morcegos (Winter et al. 1998), o alto nível de pólen interespecífico que os vetores carregam, reduz a qualidade de seu serviço, favorecendo a inclusão de polinizadores secundário no sistema (Muchhala et al. 2008). Assim, em *S. sulphureus* e talvez em *I. alata* (Sazima et al. 1994, Machado et al. 1998) a o período diurno da antese pode atuar como estratégia para garantir o sucesso reprodutivo ao incluir um maior número de possíveis polinizadores.

O maior volume médio de néctar secretado por *P. longiflorum* e *H. stigonocarpa* pode ser explicado como uma estratégia das plantas para atrair morcegos não-Glossophaginae, tendendo a diferenciar nos grupos funcionais de visitantes florais. Segundo von Helversen (1993) a flores bem adaptadas para morcegos primariamente frugívoros e onívoros secretam maior quantidade de néctar, em comparação com flores associadas aos Glossophaginae. Morcegos Stenodermatinae e Phyllostominae são bem adaptados à coleta/dieta de frutos, e possivelmente, plantas como *P. longiflorum* e *H. stigonocarpa* atraem tais visitantes principalmente com altos volumes de néctar. Fontes abundantes de néctar na estação seca, quando os frutos zoocóricos são escassos no cerrado (Munhoz & Felfili 2005, Gottsberger & Silberbauer-Gottsberger 2006) podem ser valiosas para os morcegos, aumentando as chances das flores de *P. longiflorum* receberem visitas de morcegos fitófagos não-Glossophaginae. Embora *H. stigonocarpa*

floresça na estação úmida, quando frutos zoocóricos são abundantes, morcegos não-Glossophaginae são frequentemente registrados em suas flores (Heithaus et al. 1975, Gibbs et al. 1999) indicando a importância do néctar como recurso para o grupo.

O baixo volume médio de néctar secretado por *L. grandiflora* condiz com o observado por Sazima et al. (1982), e cujo padrão de secreção é mais bem adaptado aos morcegos Glossophaginae (von Helversen 1993). Morcegos Glossophaginae retiram pouca quantidade de néctar de uma flor a cada investida, entre 15-20 μ l (von Helversen & Reyer 1984). As demais espécies secretaram valores médios de volume de néctar mais próximos daqueles típicos para flores de Glossophaginae, porém, morcegos não-Glossophaginae também buscam néctar oportunamente nessas espécies (von Helversen 1993, von Helversen & Winter 2003).

Foi padrão comum para a maior parte das espécies estudadas aqui, assim como nas demais espécies quiropterófilas, oferecer maior volume de néctar nas horas iniciais da noite (Nassar et al. 1997, Tschapka & von Helversen 1999, Molina-Freaner et al. 2004). É provável que secreção de maior volume de néctar nas horas iniciais da noite em espécies quiropterófilas seja consequência da grande atividade dos morcegos no mesmo período, quando buscam repor as energias perdidas durante o jejum diurno (Aguiar & Marinho-Filho 2004). Para as plantas as horas iniciais da antese podem ser mais propícias para transferência de grãos de pólen. Ao início da antese existe maior disponibilidade de pólen e a superfície estigmática ainda não está abarrotada de grãos. A manutenção da oferta de néctar na segunda metade da noite pode operar como forma de garantir a transferência do pólen, pois os morcegos permanecem ativos na segunda metade da noite (Lemke 1984, Aguiar & Marinho-Filho 2004). Em *L. grandiflora* o maior volume de néctar secretado no início da antese indica secreção e acúmulo no botão em pré-antese.

A concentração média de solutos no néctar floral das espécies quiropterófilas foi condizente ao padrão comum para a síndrome (von Helversen 1993, Fleming et al. 2009). A variação na concentração média de solutos no néctar das sete espécies pode ser interpretada como diferenciação nas características do recurso/chamariz oferecido aos visitantes. Plantas ofertando chamariz qualitativamente distinto poderiam atrair visitantes também distintos (Santos 2004) ou ainda ser apta a atrair a atenção dos visitantes de forma diferencial (Rodríguez-Peña et al. 2007).

O padrão decrescente de secreção de néctar e concentração de solutos pode estar associado à vida da flor, que caminha para a senescência conforme a manhã se

aproxima. Em *L. pacari* e *C. brasiliense* a diferença no volume e concentração do néctar de poderia inclusive influenciar na composição de espécies de visitantes florais nas duas metades da noite. Santos (2004) verificou em *C. brasiliense* que durante a noite quando as flores secretam menor volume de néctar e maior concentração de solutos os morcegos Glossophaginae abandonam deixando de visitá-las, enquanto os Phyllostominae e Stenodermatinae permaneceram ativos. Embora os Glossophaginae apresentem tendência a preferir néctar floral mais concentrado (Rodríguez-Peña et al. 2007), soluções muito concentradas (acima de 50%) influenciam negativamente em sua taxa de forrageamento (Roces et al. 1993). Segundo Roces et al. (1993) o limite superior de concentração de solutos no néctar consumido pelos Glossophaginae é devido as suas necessidades de balanceamento de água e a viscosidade alta, que dificulta o fluxo de fluidos exigindo maior custo energético para extração. Em seu estudo, Santos (2004) aponta que morcegos não-Glossophaginae podem apreciar néctar com grandes concentrações, já que permanecem forrageando em *C. brasiliense* nos períodos com néctar mais concentrado. Na comunidade aqui estudada as espécies que mantêm volume e/ou concentração de néctar constante até a manhã (*L. pacari* e *C. brasiliense*) provavelmente acrescentam visitantes diurnos como possíveis polinizadores eventuais.

A ausência de odor e de morcegos visitantes nas flores da população de *I. alata* no presente estudo corroboram a idéia da ausência de néctar nas flores. Em conjunto, a morfologia das flores de *I. alata* é relativamente simples, permitindo fácil acesso ao néctar e excluindo a possibilidade de erro de manipulação para coleta do néctar. Machado et al. (1998), coletaram volume de néctar relativamente alto ($x=42,6\pm 13,4 \mu\text{l}$ na primeira noite e $19,5\pm 5,6 \mu\text{l}$ na segunda noite). Gilbert et al. (1991) discutem que em populações de plantas alguns indivíduos são capazes de “trapacear” suas co-específicas obtendo o benefício de doar e receber grãos de pólen sem pagar o custo de produzir néctar. Para tanto, enquanto alguns indivíduos da população secretam altas taxas de néctar, outros produzem quantidades muito reduzidas, e ambos os variantes são dificilmente discriminados pelos visitantes florais, que realizam a polinização por engano, sem receber ganhos. É possível que tal fato ocorra nesta população de *I. alata* e que os variantes pouco secretores de néctar incidissem amplamente no meio, fazendo com que os morcegos perdessem o interesse nestas flores. Neste caso, as mariposas Noctuidae e ampla gama de insetos cumpririam papéis mais ativos na polinização, já que a morfologia floral é pouco restritiva e os frutos muito abundantes (obs. pess.).

As espécies de plantas podem ser classificadas quanto as suas estratégias de oferta de recursos cruzando informações da oferta de flores por noite e fenologia de floração (cf. Gentry 1974): *Caryocar brasiliense* e *L. pacari* são do tipo “cornucópia”, ofertando grande número de flores por noite por varias semanas ou poucos meses e atraindo uma ampla diversidade de visitantes florais; *Bauhinia* spp., *H. stigonocarpa*, *L. grandiflora*, *I. alata*, *S. sulphureus* e *P. longiflorum* são do tipo “estado estável”, oferecendo reduzido número de flores por noite por extenso período (vários meses). Em “estado estável” é comum que ocorram polinizadores com estratégia de forrageamento do tipo “linha de captura” (Gentry 1974). Na estratégia de linha de captura o visitante aprende a localização do recurso, criando um circuito contendo plantas específicas, árvores ou manchas de recurso, os quais são verificados com freqüência (entre dezenas de minutos até dias) seguindo uma seqüência (Janzen 1971, Ohashi & Thomson 2009). Os indivíduos, e populações de diferentes comunidades de plantas diferem quanto à classificação de oferta de recurso de acordo com a capacidade de ofertar flores e/ou frutos e condições a que são submetidas. Em outras áreas *H. stigonocarpa* é citada como ofertando grande número de flores ao longo de poucos meses (Heithaus et al. 1975, Gibbs et al. 1999), caracterizando-a como do tipo “cornucópia”. Os indivíduos que avaliei produziram poucas flores por noite/estação reprodutiva, provavelmente influência do estado de conservação da área, submetida a queimadas periódicas.

O padrão de floração das espécies quiproterófilas da comunidade é principalmente anual, sendo estendido (>5 meses) (*B. holophylla*, *B. longifolia*, *L. pacari*, intermediário (1-5 meses) (*S. sulphureus*, *H. stigonocarpa*, *P. longiflorum* e *C. brasiliense*) ou contínuo (*L. grandiflora* e *I. alata*) (cf. Newstrom et al. 1994a, 1994b). A partir do padrão de floração observa-se que fontes de néctar estiveram disponíveis ao longo de todo o ano e que a floração das espécies da comunidade foi seqüencial. A floração seqüencial garantiu contínua oferta de néctar para os morcegos, o que é especialmente relevante para uma comunidade de vetores de pólen vertebrados, que precisam de suprimento alimentar ao longo do ano (Stiles 1975, Tschapka 2004, Tschapka et al. 2008). Além disso, a floração seqüencial atua como estratégia para coexistência de espécies que se utilizam do mesmo vetor de pólen, partilhando seu uso temporalmente, evitando a competição direta e evitando a hibridização (Stiles 1975, Moeller 2004). Padrão seqüencial de floração é comum em comunidades de plantas polinizadas e dispersadas por morcegos e aves (Stiles 1977, Sazima et al. 1999, Botes 2008). A não variação na seqüência de ocorrência e no número de indivíduos

florescendo ao longo do ano indica previsibilidade e sincronia na sucessão da comunidade.

A estação úmida foi o período com maior número de espécies apresentaram o pico de floração (seis espécies) assim como foi o período com maior número de botões e flores. Gibbs et al. (1999) destacam que no cerrado é comum maior número de espécies quiropterófilas florescendo na estação seca. Gottsberger & Silberbauer-Gottsberger (2006) apontam que nas áreas de cerrado do Estado de São Paulo a forte umidade noturna e a altitude interferem no padrão de clima seco e de forte sazonalidade típico do cerrado. Assim, a altitude e maior umidade na região de São Carlos podem ser a razão da concentração da floração das espécies que estudamos para a estação úmida. Além disso, a concentração da floração de *H. stigonocarpa*, *Bauhinia* spp. e *C. brasiliense* na estação úmida pode atuar como facilitação para a comunidade ao atrair para a área morcegos Stenodermatinae e Phyllostominae consumidores oportunistas de néctar floral quando estes buscam pelos frutos, abundantes na estação úmida.

As populações de espécies quiropterófilas floresceram uniformemente ao longo do ano, com maior intensidade em momentos particulares para cada espécie, quando ocorreu agrupamento dos indivíduos das populações florescendo simultaneamente. A concentração de indivíduos florescendo em determinado mês indica sincronia entre indivíduos da população (Talora & Morellato 2000, Bencke & Morellato 2002), o que é benéfico ao aumentar as chances reprodução cruzada entre indivíduos co-específicos. A ausência de sobreposição do vetor médio entre as espécies de plantas indica que estas diferenciam seus períodos reprodutivos. Para uma comunidade que partilha os seus visitantes, a diferenciação temporal em seus períodos reprodutivos pode ser relevante na diferenciação e/ou partilha de uso do polinizador comum (Feisinger & Tibout III 1991).

Ao cruzar os dados do período de floração com o local de deposição de pólen, verifiquei que de maneira geral não ocorre sobreposição dos picos de floração dentro de cada grupo de deposição de pólen (grupo *Bauhinia*; grupo *L. grandiflora* e grupo *P. longiflorum*). A ausência de sobreposição dos picos de floração entre espécies com mesma guilda de local de deposição dos grãos de pólen indica estratégias de partilha do uso do polinizador (Aizen & Vasquez 2006). Já para os diferentes grupos de guildas de locais de deposição de pólen ocorreu sobreposição do período de floração, indicando que o tamanho das peças florais seja relevante para evitar a contaminação por pólen heteroespecífico (Muchhala & Potts 2007, Muchhala 2008).

Os morcegos Phyllostomidae capturados defronte às flores são conhecidos visitantes florais (von Helversen 1993, von Helversen & Winter 2003, Fleming et al. 2009). Os morcegos Glossophaginae foram os visitantes mais observados às flores, enquanto que *G. soricina* foi o morcego com maior número de capturas. Assim as observações e capturas sugerem que *G. soricina* foi o Glossophaginae visitante mais freqüente. Por isso, considereirei que na área de estudo *G. soricina* é o polinizador principal de *Bauhinia* spp., *L. grandiflora*, *H. stigonocarpa*, *C. brasiliense* e *L. pacari* (e o suposto polinizador de *S. sulphureus*) devido ao comportamento de abordagem às flores (adejando toca em anteras e estigma) e a freqüência de visitas (observado e capturado). Armbruster & Muchhala (2009) discutem que o ajuste morfológico entre as partes das flores e seus visitantes determina quem realmente poliniza e qual sua eficiência, fato evidenciado em *G. soricina* e ao menos seis espécies de plantas. Fleming et al. (2009) comenta que o gênero *Glossophaga* é abundante e presente ao longo do ano todo em comunidades de baixas altitudes, o que explica sua freqüência e periodicidade de registro na área de estudo. *Glossophaga soricina* é um dos Glossophaginae mais generalista (Bonaccorso & Gush 1987), fato relevante na sua capacidade de explorar ampla gama de recursos, como flores e frutos (Gardner 1977, Zortéa 2003) e ser relativamente pouco afetado pela ação antrópica. Portanto, *G. soricina* é o polinizador principal da comunidade de plantas. Considerei *A. caudifer* como polinizadores secundários pela freqüência de registros nas redes de captura.

Considereirei os morcegos *P. discolor*, *P. lineatus*, *S. lillium* e *C. perspicillata* polinizadores secundários e/ou eventuais em *Bauhinia* spp., *H. stigonocarpa*, *C. brasiliense* e *L. pacari* devido a sua freqüência de registro e forma abordar as flores (pousando). Embora não registrados em *P. longiflorum*, os morcegos Phyllostomidae não-Glossophaginae são candidatos a polinizadores principais devido a seu comportamento de visitar pousado, abraçando as flores com as asas abertas que contatam o estigma longo e pendente. *Glossophaga soricina* é pilhador de néctar/polinizador eventual de *P. longiflorum* devido à incapacidade de tocar o estigma graças a seu tamanho e forma de abordar as flores em vôos adejados. Fischer et al. (1992) também avistaram apenas morcegos Glossophaginae em flores de *Pseudobombax grandiflorum* e *Bombacopsis calophylla*, e sugere que, por vezes, estes morcegos podem contatar o estigma. Silva e Peracchi (1995) descrevem os Glossophaginae visitaram as flores de *P. grandiflorum* pousado, agarrando-se com as agarra e

freqüentemente distendendo as asas durante o processo, indicando que estes morcegos são aptos a polinizar as Bombacoideae e não abordar as flores apenas em vôo adejado.

Morcegos Phyllostominae e Stenodermatinae consomem néctar floral de forma oportunista, e forrageiam comumente com estratégias definida como “commuting”, onde substituem uma fonte de alimento por outra ao longo de suas rotas (Fleming 1982). O forrageamento do tipo commuting torna as visitas dos não-Glossophaginae relativamente raras, sendo difíceis de serem observados, se comparados aos Glossophaginae e suas “linhas de captura”. Neste caso, embora o vetor de pólen apresente padrão de deposição de pólen/contato do estigma qualitativo, sua rara ocorrência às flores favorece a generalização e a inclusão de polinizadores secundários no sistema (Muchhala et al. 2008), tal como os Glossophaginae e beija-flores.

As mariposas Sphingidae atuaram como pilhadores de néctar ou polinizadores eventuais devido a sua forma de abordar as flores e freqüência de visitas. De maneira geral, a vespa *A. pallens* e as mariposas Noctuidae pilharam néctar, pois acessam o recurso sem tocarem em órgãos sexuais das flores, ou ainda podem assumir papel de polinizadores acidentais ao caminharem sobre estigma e anteras. Em *I.alata* mariposas Noctuidae podem assumir papel relevante na polinização das flores devido ao seu comportamento e a morfologia floral.

Quando os beija-flores buscam néctar ao final da vida das flores (início da manhã) atuam como pilhadores ou polinizadores eventuais/acidentais em *Bauhinia* spp., *C. brasiliense*, *L. pacari*, *P. longiflorum* e *L. grandiflora*. Como não observei os visitantes florais noturnos de *S. sulphureus*, é possível que na área de estudo *A. fimbriata* aja como polinizador principal ou secundário, dependendo da taxa de transferência de pólen e do papel que *G. soricina* e *A. caudifer* tomam na interação. Segundo Muchhala et al. (2008) se um polinizador oferece padrão de deposição de pólen eficiente para uma determinada espécie de planta, mas tem comportamento promíscuos quanto ao número de espécies de plantas visita no mesmo período, tenderá a transferir pólen interespecífico, com efeito negativo para o sucesso reprodutivo da planta. Transferir pólen interespecífico diminui o sucesso reprodutivo devido à perda de pólen para flores de outras espécies ou ao bloqueio da superfície estigmática com pólen estranho ao da própria espécie de planta (Albrecht et al. 2009). Neste caso, para uma espécie de planta incluir um polinizador menos promiscuo, mesmo que este apresente padrão de padrão de deposição de pólen menos eficiente, pode ter efeito positivo (Muchhala 2008) até alterando seu papel de visitante secundário para principal.

Aparentemente a comunidade estudada de espécies quiropterófilas tendeu para o generalismo quanto aos visitantes florais, pois foi comum que as plantas recebessem visitas de vários grupos de visitantes florais. Além de dois grupos funcionais de morcegos compartilhando a busca por néctar, foi freqüente que beija-flores e mariposas pilhassem néctar, e que vez por outra, poderiam atuar como polinizadores eventuais. Aigner (2004) demonstra que generalização pode evoluir independente das diferenças em efetividade do polinizador, contanto que proporcione para a planta um ganho de aptidão marginal. Porém, mesmo quando a forma generalista é vantajosa, existem riscos de redução do sucesso reprodutivo que devem ser evitados pelas espécies, tal como mistura de pólen heteroespecífico (Muchhala 2008, Lazaro et al 2009).

No entanto, quanto aos polinizadores efetivos as espécies quiropterófilas apresentaram estratégias de restrição, pois foi padrão geral que apenas um grupo funcional atuasse como polinizador efetivo/principal. Fenster et al. (2004) destacam que grupo funcionais variam amplamente em sua efetividade como polinizadores para uma espécie de planta em particular. E que embora uma planta possa ser visitada por vários grupos funcionais de visitantes, a pressão seletiva que cada um destes exerce é distinta, fazendo com que as adaptações florais/síndromes sejam geradas e mantidas pela seleção criada por grupos funcionais de polinizadores similares (Fenster et al. 2004). Para atrair e serem perceptíveis ao grupo funcional de polinizadores é relevante que espécies de plantas que se utilizam da mesma guilda assumam um display floral em comum, tal como verificado aqui nas espécies aqui estudadas. As características florais evidentes aos sentidos dos morcegos (visão, olfato e acessibilidade) e o período de oferta de recursos florais ao longo da noite são equivalente entre as diferentes espécies vegetais. O display floral comum atuaria como força de facilitação entre as espécies pertencentes à mesma síndrome, pois se flores de diferentes espécies com mesmo grupo funcional de polinizadores são análogas, provem um display floral combinado maior do que aquele atingido por uma única espécie (Ghazoul 2006). Além disso, Ghazoul (2006) discute que a facilitação pode ocorrer se o polinizador não discrimina entre os tipos florais, provocando uma resposta de visitação similar a aquela descrita para displays florais intraespecíficos ou convergentes, o que aumentaria o sucesso de polinização.

Em conclusão, na área de estudo *Glossophaga soricina* é compartilhado como principal visitante e/ou polinizador por ao menos sete das espécies quiropterófilas. Entre as espécies de plantas, características da biologia floral como antese noturna, cor das flores, acessibilidade aos visitantes (flores expostas), e período de oferta de recurso

durante a noite são partilhadas pelo grupo e equivalentes. Como resultado, as características em comum podem ser interpretadas como estratégia de facilitação entre espécies, atuando como um display único para a atração do vetor de pólen em comum. Por outro lado, a diferenciação entre as espécies vegetais quanto à morfologia floral e disposição das peças, volume de néctar secretado, concentração de solutos no néctar e fenologia de floração opera como forma de diferenciação no uso dos vetores de pólen em comum, permitindo a coexistência das espécies quiropterófilas e evitando a competição direta. Separação dos picos de floração entre as espécies evita a competição pelo uso do vetor nos mesmos períodos em que cada espécie investe maciçamente na reprodução sexuada. Além disso, a diferenciação na fenologia produziu floração seqüencial, que atua como forma de facilitação para as espécies simpátricas. Florescer seqüencialmente prove um display floral combinado maior do que aquele atingido por uma única espécie ao ajudar na manutenção do polinizador vertebrado como residente na área ao ofertar de recurso alimentar ao longo do ano. Volume e concentração de solutos no néctar distintos entre espécies contribuem para diferenciar no uso do polinizador ou até segregar. E por fim os mecanismos de divergência no local de deposição dos grãos de pólen no corpo do vetor de pólen asseguram a transferência de pólen co-específico em meio à alta diversidade de flores hetero-específicas.

Este é um estudo pioneiro a respeito da comunidade de espécies quiropterófilas ocorrentes no cerrado. As informações iniciais apontam quão diferente são seus padrões se comparado com as demais comunidades de espécies quiropterófilas ocorrentes em outros biomas. Seria de grande interesse geral que maior número de estudos número de estudos fosse realizados a fim de ilustrar mais claramente seus padrões no cerrado.

REFERÊNCIAS

- Aguiar, L. M. S., & Marinho-Filho, J. 2004. Activity patterns of nine phyllostomid bat species in a fragment of the Atlantic Forest in Southeastern Brazil. **Revista Brasileira de Zoologia** **21**: 385-390.
- Aigner P. A., 2004. Floral specialization without trade-offs: optimal corolla flare in contrasting pollination environments. **Ecology** **85**: 2560–2569.
- Aizen, M. A. & Vázquez, D. P., 2006. Flowering phenologies of hummingbird plants from the temperate forest of southern South America: is there evidence of competitive displacement? **Ecography** **29**: 357-366.

- Albrecht, M., Duelli, P., Obrist, M.K., Kleijn, D., Schmid, B. 2009. Effective long-distance pollen dispersal in *Centaurea jacea*. **Public Library of Science One** **4**:1-8
- Armbruster, S. W. & Muchhala, N., 2009. Associations between floral specialization and species diversity: cause, effect, or correlation? **Evolution Ecology** **23**: 159-179.
- Benck, C. S. C., & Morellato, L.P. C. 2002. Comparação de dois métodos de avaliação da fenologia de plantas, sua interpretação e representação. **Revista Brasileira de Botânica** **25**: 269-275.
- Bernhardt, C. F., Mitchell, R. J. & Michaels, H., 2008. Effects of population size and density on pollinator visitation, pollinator behavior, and pollen tube abundance in *Lupinus perennis*. **International Journal of Plant Science** **169**: 944-953.
- Bonaccorso, F. J., & Gush, T. 1987. Feeding behavior and foraging strategies of captive phyllostomid fruit bats: An experimental study. **The Journal of Animal Ecology** **56**: 907-920.
- Botes, C.; Johnson, S. D. & Cowling, R. M. 2008. Coexistence of succulent tree aloes: partitioning of bird pollinators by floral traits and flowering phenology. **Oikos** **117**:875-822.
- Brown, J. H., & Kodric-Brown, A. 1979. Convergence, competition, and mimicry in a temperate community of hummingbird-pollinated flowers. **Ecology** **60**: 1022-1035.
- Carrilo-Garcia, A.; Luz, J.-L. L. de la; Bashanl, Y. & Bethlenfalvay, G. J., 1999. Nurse plants, mycorrhizae, and plant establishment in a disturbed area of Sonora Desert. **Restoration Ecology** **7**: 321-335.
- Caruso, C.M. 2000. Competition for pollination influences selection on floral traits of *Ipomopsis aggregate*. **Evolution** **54**: 1546-1557.
- Davies, S. J., & Ashton, P. S. 1999. Phenology and fecundity in 11 sympatric pioneer species of *Macaranga* (Euphorbiaceae) in Borneo. **American Journal of Botany** **86**: 1786-1795.
- Endress, P.K. 1994. **Diversity and evolutionary biology of tropical plants**. Cambridge University Press. Cambridge, UK.
- Faegri, K. & van der Pijl, L. 1979. **The principles of pollination ecology**. Pergamon press, Oxford.

- Feinsinger, P. & Tiebout III, H. M. 1991. Competition among plants sharing hummingbirds pollinators: Laboratory experiments on a mechanism. **Ecology** **72**:1946-1952.
- Feldman, T. S.; Morris, W. F. & Wilson, W. G. 2004. When can two plant species facilitate each other's pollination? **Oikos** **105**: 197-207.
- Fenster, C. B., Armbruster, W. S., Wilson, P., Dudash, M. R. & Thomson, J. D. 2004. Pollination syndromes and floral specialization. **Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics** **35**: 375-403.
- Fischer, E. A., Jimenez, F. A. & Sazima, M., 1992, Polinização por morcegos em duas espécies de Bombacaceae na Estação Ecológica da Juréia, São Paulo. **Revista Brasileira de Botânica** **15**: 67-72.
- Fischer, E. A., 2000. **Polinização por morcegos Glossophaginae versus Phyllostominae em floresta de Terra Firme na Amazônia Central**. Tese de Doutorado, Universidade Estadual de Campinas, Campinas.
- Fleming, T. H., 1982. Foraging strategies of plant-visiting bats. *In*: T. H. Kuntz (ed.), **Ecology of Bats**, New York and London, Plenum Press. Pag. 287-325.
- Fleming, T. H., Geiselman, C. & Kress, W. J. 2009. The evolution of bat pollination: a phylogenetic perspective. **Annals of Botany** **104**: 1017-1043.
- Gardner, A. L. 1977. Feeding habits. *In*: R. J. Baker, J. K. Jones & D. C. Carter eds., **Biology of bats of the new world family Phyllostomatidae, Part II**, Texas: Special Publication Museum Texas Technical University, 293-350.
- Gentry, A. H. 1974. Flowering Phenology and Diversity in Tropical Bignoniaceae. **Biotropica** **6**: 64-68.
- Ghazoul, J. 2006. Floral diversity and the facilitation of pollination. **Journal of Ecology** **94**: 295-304.
- Giacomini, H. C. 2007. Os mecanismos de coexistência de espécies como visto pela teoria ecológica. **Oecologia Brasileira** **11**: 521-543.
- Gibbs, P. E., Oliveira, P. E. & Bianchi, M. B., 1999. Postzygotic control of selfing in *Hymenaea stigonocarpa* (Leguminosae-Caesalpinioideae), a bat-pollinated tree of the Brazilian cerrado. *Int. Journal Plant Science* **160**: 72-78.
- Gilbert, F. S., Haines, N. & Dickson, K. 1991. Empty flowers. **Functional Ecology** **5**: 29-39.

- Gottsberger G, Silberbauer-Gottsberger I. 2006. **Life in the cerrado, a South American tropical seasonal ecosystem. Volume II. Pollination and seed dispersal.** Ulm, Germany: RetaVerlag.
- Gribel, R. & Hay, J. D., 1993. Pollination ecology of *Caryocar brasiliense* (Caryocaraceae) in Central Brazil cerrado vegetation. **Journal of Tropical Ecology** **9**: 199-211.
- 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., Fleming, T. H. & Opler, P. A., 1975, Foraging patterns and resource utilization in seven species of bats in a seasonal tropical forest. **Ecology** **56**: 841-854.
- Heithaus, E.R. 1982. Coevolution between bats and plants. In: T.H. Kunz (ed.), **Ecology of bats**. Plenum Press. Corp. New York.
- v. Helversen, O. & Reyer, 1984. Nectar intake and energy expenditure in a flower visiting bat. **Oecologia** **63**: 178-184.
- v. Helversen, O., 1993. Adaptations of flowers to the pollination by Glossophaginae bats. In: W. Barthlott, C. M. Naumann, K. Schmidt-Loske and K. L. Schuchmann (eds.), **Animal-plant Interactions in Tropical Environment**, Bonn, Germany: Annual Meeting of German Society for Tropical Ecology held at Bonn, Zoologisches Forschungsinstitut and Museum Alexander Koenig. Pag. 41-59.
- v. Helversen, D. & v. Helversen, O. 1999. Acoustic guide in a bat-pollinated flower. **Nature** **398**: 759-760.
- v. Helversen, O. & Winter, Y. 2003. Glossophaginae bats and their flowers: cost and benefits for plants and pollinators. In: T.H Kunz, & M.B. Fenton, (eds). **Bat Ecology**. The University of Chicago Press.
- Howell, D. J., 1977. Time-sharing and body partitioning in bat plant pollination systems. **Nature** **270**: 509-510.
- Janzen, D. H. 1971. Euglossine bees as long-distance pollinators of tropical plants. **Science** **171**: 203-205.
- Lázaro, A., Lundgren, R. & Totland, Ø. 2009. Co-flowering neighbors influence the diversity and identity of pollinator groups visiting plant species. **Oikos** **118**: 691-702.
- Lemke, T. O., 1984. Foraging ecology of the long-nosed bat, *Glossophaga soricina*, with respect to resource availability. **Ecology** **65**: 538-548.

- Machado, I. C. S., Sazima, I. & Sazima, M., 1998. Bat pollination of terrestrial herb *Irlbachia alata* (Gentianaceae) in northeastern Brazil. **Plant Systematic and Evolution** **209**:231-237.
- Melo, C. 2001. Diurnal bird visiting of *Caryocar brasiliense* Camb. In Central Brazil. **Revista Brasileira de Biologia** **61**: 311-316.
- Moeller, D. A. 2004. Facilitative interactions among plants via shared pollinators. **Ecology** **85**: 3289-3301.
- Molina-Freaner, F., Rojas-Martínez, A., Fleming, T. H., Valient-Banuet, A. 2004. Pollination biology of the columnar cactus *Pachycereus pecten-aboriginum*
- Muchhala, N. 2007. Adaptive Trade-Off in Floral Morphology Mediates Specialization for Flowers Pollinated by Bats and Hummingbirds. **The American Naturalist** **169**: 494-504.
- Muchhala, N. & Potts, M. D. 2007. Character displacement among bat-pollinated flowers of the genus *Burmeistera*: analysis of mechanism, process and pattern. **Proceeding of the Royal Society** **274**: 2731-2737.
- Muchhala, N., Caiza, A., Vizuete, J. C. & Thomson, J. D. 2008. A generalized pollination system in the tropics: bats, birds and *Aphelandra acanthus*. **Annals of Botany** **103**: 1481-1487.
- Munhoz, C. B. R., & Felfili, J. M. 2005. Fenologia do estrato herbáceo-subarbustivo de uma comunidade de campo sujo na fazenda água limpa no Distrito Federal, Brasil. **Acta Botânica Brasílica** **19**: 979-988.
- Nassar, J. M., Ramirez, N., & Linares, O. 1997. Comparative pollination biology of venezuelan columnar cacti and the role of nectar-feeding bats in their sexual reproduction. **American Journal of Botany** **84**: 918-927.
- Newstrom, L. E., Frankie, G. W. & Baker, H. G. 1994a. A new classification for plant phenology based on flowering patterns in lowland tropical rain forest trees at La Selva, Costa Rica. *Biotropica* **26**:141-159.
- Newstrom, L. E., Frankie, G. W. & Colwell, R. K., 1994b. Diversity of flowering patterns at La Selva. *In*: L. A. McDade, K. S. Bawa, G. S. Hartshorn & H. A. Hespenheide (Eds.). **La Selva: ecology a natural history of a lowland tropical rainforest**. University of Chicago Press, Chicago, Illinois.
- Ohashi, K. & Thomson, J. D. 2009. Trapline foraging by pollinators: its ontogeny, economics and possible consequences for plants. **A**

- Ollerton, J., Alarco, R., Waser, N. M., Price, M. V., Watts, S., Cranmer, L., Hingston, A., Peter, C. I. & Rotenberry, J. 2009. A global test of the pollination syndrome hypothesis. **Annals of Botany** **103**: 1471–1480.
- Palmer, T. M., Stanton, M. L. & Young, T. P. 2003. Competition and coexistence: Exploring mechanisms that restrict and maintain diversity within mutualists guilds. **The American Naturalist** **162**: 863-879.
- Proctor, M; Yeo, P. & Lack, A. 1996. **The natural history of pollination**. The Bath Press. United Kingdoms.
- Roces, F., Winter, Y. & von Helversen, O., 1993. Nectar concentration preference and water balance in a flower visiting bat *Glossophaga soricina antillarum*. In: W. Barthlott, C. M. Naumann, K. Schmidt-Loske and K. L. Schuchmann (eds.), **Animal-plant Interactions in Tropical Environment**, Bonn, Germany: Annual Meeting of German Society 32 for Tropical Ecology held at Bonn, Zoologisches Forschungsinstitut and Museum Alexander Koenig. Pag. 159-165.
- Rodriguez-Peña, N., Stoner, K. E., Schondube, J. E., Ayala-Berdón, J., Flores-Ortiz, C. M., & Martinez Del Rio, C. 2007. Effects of sugar composition and concentration on food selection by saussure's long-nosed bat (*Leptonycteris curasoae*) and the long-tongued bat (*Glossophaga soricina*). **Journal of Mammalogy** **88**: 1466-1474.
- Santos, I. E.; Paese, A.; Pires, J. S. R. 1996. **Unidades da paisagem (biótopos) do Campus da UFSCar, São Carlos, SP**. EDUFSCar, São Carlos, SP.
- Santos, C. F. 2004. Produção de néctar e visitas de morcegos a *Caryocar brasiliense* no Pantanal da Nhecolândia. Mato Grosso do Sul. 63 Dissertação de mestrado. Universidade Federal do Mato Grosso do Sul. Campo Grande.
- Sazima, M. & Sazima, I., 1975. Quiropterofilia em *Lafoensia pacari* St. Hill. (Lythraceae), na Serra do Cipó, Minas Gerais. **Ciência E Cultura** **27**: 405-416.
- Sazima, I. & Sazima, M., 1977. Solitary and group foraging: Two flowers-visiting patterns of the Lesser Spearn-Nosed Bat *Phyllostomus discolor*. **Biotropica** **9**: 213-215.
- Sazima, M. & Sazima, I., 1978. Bat pollination of the Passion Flower, *Passiflora mucronata*, in Southeastern Brazil. **Biotropica** **10**: 100-109.
- Sazima, M., Fabián, M. E. & Sazima, I., 1982. Polinização de *Luehea speciosa* (Tiliaceae) por *Glossophaga soricina* (Chiroptera, Phyllostomidae). **Revista Brasileira de Biologia** **42**: 505-513.

- Sazima, M; Sazima, I & Buzato, S. 1994. Nectar by day and night: *Siphocampylus sulfureus* (Lobeliaceae) pollinated by hummingbirds and bats. **Plant Systematic and Evolution** **191**: 237-246.
- Sazima, M., Buzato, S. & Sazima, I., 1999. Bat-pollinated flower assemblages and bat visitors at two Atlantic forest sites in Brazil. **Annals of Botany** **83**: 705-712.
- Silva, S. S. P. & Peracchi, A. L. 1995. Observações da visita de morcegos(Chiroptera) às flores de *Pseudobombax grandiflorum* (Cav.) A. Robyns. **Revista Brasileira de Zoologia** **12** : 859-865.
- Silva, S.S.P. & Peracchi, A.L. 1999. Visits of bats to flowers of *Lafoensia glyptocarpa* Koehne (Lythraceae). **Revista Brasileira de Biologia** **59**: 19-22.
- Silvertown, J. 2004. Plant coexistence and niche. **Trends in Ecology and Evolution** **19**: 605-611.
- Slatkin, M. 1974. Competition and regional coexistence. **Ecology** **55**: 128-132.
- Snow, A. A., Spira, T. P. & Liu H. 2000. Effects of sequential pollination on the success of “fast” and “slow” pollen donors in *Hibiscus moscheutos* (Malvaceae). **American Journal of Botany** **87**: 1656-1659.
- Stiles, F. G. 1975. Ecology, flowering phenology, and hummingbird pollination of some Costa Rican *Heliconia* Species. **Ecology** **56**: 285-301.
- Stiles, F. G., 1977. Coadapted competitors: The flowering seasons of hummingbird-pollinated plants in a tropical forest. **Science** **198**:1177-1178.
- Straube, F. C. & Bianconi, G. V., 2002. Sobre a grandeza e a unidade utilizada para estimar esforço de captura com utilização de redes-de-neblina. **Chiroptera Neotropical** **8**: 150-152.
- Talora, D. C., & Morellato, P. C. 2000. Fenologia de espécies arbóreas em floresta de planície litorânea do sudeste do Brasil. **Revista Brasileira de Botânica** **23**: 13-26.
- Teixeira, R. C. 2003. **FORAGEAMENTO DE MORCEGOS PHYLLOSTOMIDAE EM ESPÉCIES QUIROPTERÓFILAS DE REMANESCENTE URBANO DE CERRADO**, Mato Grosso do Sul. 63 Dissertação de mestrado. Universidade do Mato Grosso do Sul. Campo Grande.
- Thomson, J. 2003. When Is It Mutualism? **The American Naturalist** **162**: 81-89.
- Tolentino, M. 2007. **Estudo crítico sobre o clima da região de São Carlos**. EDUFSCar, São Carlos, SP, p. 78.
- Tschapka, M. & von Helversen, O. 1999. Pollination of syntopic *Marcgravia* species in Costa Rican lowland rain forest: bat and opossums. **Plant Biology** **1**: 382-388.

- Tschapka, M. & Dressler, S., 2002. Chiropterophily: on bat-flowers and flowers bats. **Royal Botany Garden Kew**: 114-125.
- Tschapka, M. 2004. Energy density patterns of nectar resource permit coexistence within a guild of neotropical flower visiting bats. **Journal of Zoology** **263**: 7-27.
- Tschapka, M., Sperr, E.B., Caballero-Martinez, L.A. & Medellin, R. A. 2008. Diet and cranial morphology of *Musonycteris harrisoni*, a highly specialized nectar-feeding bat in Western Mexico. **Journal of Mammalogy** **89**: 924–932.
- Vizotto, L. D. & Taddei, V.A. 1973. **Chave para determinação de quirópteros brasileiros**. Boletim de Ciências 6.
- Waser, N.M; Chitka, L; Price, M.V; Williams, N.M. & Ollerton, J. 1996. Generalization in polination systems, and why it matters. **Ecology** **77**: 1043-1060.
- Winter, Y., Voigt, C. & von Helversen, O. 1998. Gas exchange during hovering flights in a nectar-feeding bat, *Glossophaga soricina*. **Journal of Experimental Biology** **201**: 237-244.
- Wright, S. J. 2002. Plant diversity in tropical forests: a review of mechanisms of species coexistence. **Oecologia** **130**:1-14.
- Zortea, M. 2003. Reproductive patterns and feeding habits of three nectarivorous bats (Phyllostomidae: Glossophaginae) from the brazilian cerrado. **Brazilian Journal of Biology** **63**: 159-168.

Tabela 1. Coloração da corola, simetria floral, posição da flor em relação ao solo, número de flores produzidas por noite por planta, características do néctar em espécies vegetais “quiropterófilas” de um fragmento de cerrado, no sudeste do Brasil. x = média; d.p. = desvio padrão; n = número de amostras.

Espécie vegetal	Cor da corola	Simetria	Posição da flor	Tipo de flor	Flores/noite/planta x ± d.p.	Volume de néctar (µl) x ± d.p.	Concentração de solutos (%) x ± d.p.
<i>Bauhinia holophylla</i>	Branca	Zigomorfa	Horizontal	Pincel/Tubo	3,3±3,6 (n=145)	15,6±3,7 (n=11)	14,2±3 (n=11)
<i>Bauhinia longifolia</i>	Branca	Zigomorfa	Horizontal	Pincel/Tubo	4,3±4,7 (n=173)	13,4±7,2 (n=15)	17±4,3 (n=15)
<i>Hymenaea stigonocarpa</i>	Branca	Actinomorfa	Vertical	Pincel/Taça	3±4 (n=19)	95,3±29,5 (n=6)	15,4±1,7 (n=6)
<i>Luehea grandiflora</i>	Branca	Actinomorfa	Vertical	Pincel	6,2±15,8 (n=113)	5,1±2,9 (n=15)	14,1±2,5 (n=15)
<i>Caryocar brasiliense</i>	Creme	Actinomorfa	Vertical	Pincel/ Taça	14,8±31,7 (n=58)	13,5±5,3 (n=24)	15,8±1,8 (n=24)
<i>Lafoensia pacari</i>	Branca	Actinomorfa	Vertical	Pincel/ Taça	11,3±29,5 (n=38)	8,1±3,4 (n=3)	11,8±2,7 (n=3)
<i>Irlbachia alata</i>	Creme	Zigomorfa	Horizontal	Estandarte/Sino	2,4±2,4 (n=114)	42,6±13,4 (n=18)**	13±1,1(n=21)**
<i>Pseudobombax longiflorum</i>	Branca (face interna)	Actinomorfa	Horizontal	Pincel	3,7±6,6 (n=26)	80,2±30,5 (n=9)	14,1±2 (n=9)
<i>Siphocampylus sulphureus</i>	Amarela	Zigomorfa	Horizontal	Tubo	3±1,2 (n=13)	11,5±3,9 (n=29)*	14,2±8,9 (n=22)*

** Dados extraídos de Machado et al. 1998; * Dados extraídos de Sazima et al. 1994

Tabela 2. Valores da morfometria floral e teste de Kruskal-Wallis para verificar diferenças de médias entre flores de nove espécies “quiropterófilas” estudadas em um fragmento de cerrado, no sudeste do Brasil. n = número de amostras

	Espécie vegetal									Teste de Kruskal-Wallis
	<i>Bauhinia holophylla</i> (n=18)	<i>Bauhinia longifolia</i> (n=18)	<i>Hymenaea stigonocarpa</i> (n=8)	<i>Caryocar brasiliense</i> (n=15)	<i>Lafoensia pacari</i> (n=20)	<i>Irlbachia alata</i> (n=6)	<i>Luehea grandiflora</i> (n=13)	<i>Pseudobombax longiflorum</i> (n=13)	<i>Siphocampylus sulphureus</i> (n=14)	
Comprimento total (mm) (x ± d.p.)	97,2±8,5bc	81,1±10,6b	46,5±9,4 adef	48,1±4,5d	77,5±6,7b	34,8±1,1 ae f	36,9±2,8a	234,6±39,8c	39±1,2 ade	H=114,1; gl=8 p<0,0001
Comprimento do maior estame (mm) (x ± d.p.)	52,7±3,1bc	57,2±9,7b	35,6±7,3 adef	39,8±4,1d	57±7,8bc	31,4±1,1 adef	31,9±3,1a	142,2±25,1	34,4±1,8 ade	H=106,2; gl=8 p<0,0001
Comprimento do gineceu (mm) (x ± d.p.)	68,7±5bc	60,4±10,6b	33,3±8,4 adef	41,8±5,8 abd	75,2±4,6cg	30,4±3,8 adef	32,4±4,1a	208,1±23,9g	32,7±6 ade	H=88,1; gl=8 p<0,0001
Comprimento do hipanto (mm) (x ± d.p.)	30,2±3,3ac	19,3±3,6b	18,5±2,2 bd f	12,4±1,2d	18,9±1,6bf	5,4±0,5de	24,8±2,6a	24,7±2,2ac	7±0,6 de	H=111,3; gl=8 p<0,0001
Largura do hipanto (mm) (x ± d.p.)	9±1,2bc	8,2±1,1b	6,7±1,4 abc def	6,2±1,5ad	13,4±1,6g	6±0,2 adef	5,2±1,1a	31,2±3,9g	7,8±0,6 bc de	H=101,3; gl=8 p<0,0001

Valores em mesma linha seguidos pela mesma letra não diferem significativamente (Student-Newman-Keuls, $\alpha= 0,05$)

Tabela 3. Visitantes florais registrados em espécies vegetais “quiropterófilas” em fragmento de cerrado urbano, no sudeste do Brasil. Abreviações - morcegos - Gls=*Glossophaga soricina*; Anc=*Anoura caudifer*; GlñI=Glossophaginae não identificado (alguma das duas espécies citadas previamente); Phd=*Phyllostomus discolor*; Stl=*Sturnira lilium*; Cap=*Carollia perspicillata*; Pll=*Platyrrhinus lineatus*; Sphingidae: Col= *Cocytius lucifer*; Prs= *Protambulyx strigilis*; Enl= *Enyo lugubris*; Eua=*Eumorpha anchemolus*; Ere=*Erinnyis ello*, Paf= *Pachylia ficus*, Eul= *Eumorpha labruscae*; Xyx= *Xylophanes xylobates*; Xyt= *Xylophanes tersa*; Sñi=Mariposa Sphingidae não identificada; Nñi= Mariposa Noctuidae não identificada; App= *Vespa Apoica pallens*; Beija-flores - Eum= *Eupetomena macroura*, Aml= *Amazilia láctea*; Chl= *Chlorostilbon lucidus*; Amf= *A. fimbriata*; Lea= *Leucochloris albicollis*, Clr= *Clytolaema rubricauda*, Stl= *Stephanoxis lalandi*.

Espécie vegetal	Morcegos	Visitantes noturnos Mariposas Sphingidae	Outros insetos	Visitantes diurnos Beija-flores
<i>Bauhinia holophylla</i>	Gls, Anc, Phd	Col, Prs, Enl, Eua, Sñi	Nñi, App	Aml e/ou Chl
<i>Bauhinia longifolia</i>	Gls, Anc, Stl, Cap	Col, Ere, Paf, Eua, Eul, Sñi	App	Aml e/ou Chl
<i>Hymenaea stigonocarpa</i>	Gls, GlñI, Stl	Eua, Sñi	App	
<i>Caryocar brasiliense</i>	Gls, Pll, GlñI	Sñi	Nñi	Eum, Aml e/ou Chl
<i>Lafoensia pacari</i>	Gls, Anc			Eum, Aml e/ou Chl
<i>Irlbachia alata</i>	Gls **	Sñi **	Nñi	Phr**
<i>Luehea grandiflora</i>	Gls, GlñI		Nñi	Eum, Aml e/ou Chl
<i>Pseudobombax longiflorum</i>	Gls, GlñI			Eum
<i>Siphocampylus sulphureus</i>	Anc*	Xyx, Xyt*		Lea, Clr, Stl* Amf e/ou Aml e/ou Chl

** Dados extraídos de Machado et al. 1998; * Dados extraídos de Sazima et al. 1994

Tabela 4. Teste t para verificar diferenças entre o número de indivíduos florescendo entre os dois anos de observação (julho de 2007 a junho de 2008 e julho de 2008 a julho de 2009) e estatística circular para o número de indivíduos florescendo ao longo do ano de nove espécies “quiropterófilas” em um fragmento de cerrado, no sudeste do Brasil.

	Espécies vegetal								
	<i>Bauhinia holophylla</i> (n=31)	<i>Bauhinia longifolia</i> (n=18)	<i>Hymenaea stigonocarpa</i> (n=9)	<i>Caryocar brasiliense</i> (n=25)	<i>Lafoensia pacari</i> (n=21)	<i>Irlbachia alata</i> (n=20)	<i>Luehea grandiflora</i> (n=17)	<i>Pseudobombax longiflorum</i> (n=12)	<i>Siphocampylus sulphureus</i> (n=5)
Teste t	t=0,685; gl=22; p=0,250	t= 0,555; gl=22; p=0,292	t= -0,117; gl=22; p=0,454	t= -1,187; gl=22; p=0,124	t= -1,571; gl=22; p=0,065	t= 1,380; gl=19; p=0,092	t= -0,559; gl=22; p=0,290	t= -0,956; gl=22; p=0,175	t= -0,559; gl=22; p=0,290
Estatística Circular									
Vetor médio	$\mu=345,61^\circ$	$\mu=354,31^\circ$	$\mu=339,66^\circ$	$\mu=269,15^\circ$	$\mu=76,79^\circ$	$\mu=57,83^\circ$	$\mu=165,48^\circ$	$\mu=165^\circ$	$325,56^\circ$
Comprimento do vetor médio	r=0,844	r=0,588	r=0,869	r=0,79	r=0,666	r=0,534	r=0,341	r=0,809	r=0,841
Pico de floração	Dezembro	Dezembro	Dezembro	Setembro	Março	Fevereiro	Junho	Julho	Novembro
Concentração	3,529	1,46	4,131	2,745	1,811	1,267	0,727	2,975	3,479
Variância circular	0,156	0,412	0,131	0,21	0,334	0,466	0,659	0,191	0,159
Teste de Rayleigh	Z=108,97; p<0,001	Z=62,202 p<0,001	Z=18,893 p<0,001	Z=48,051 p<0,001	Z=18,608 p<0,001	Z=33,997 p<0,001	Z=15,157 p<0,001	Z=27,484 p<0,001	Z=18,402 p<0,001

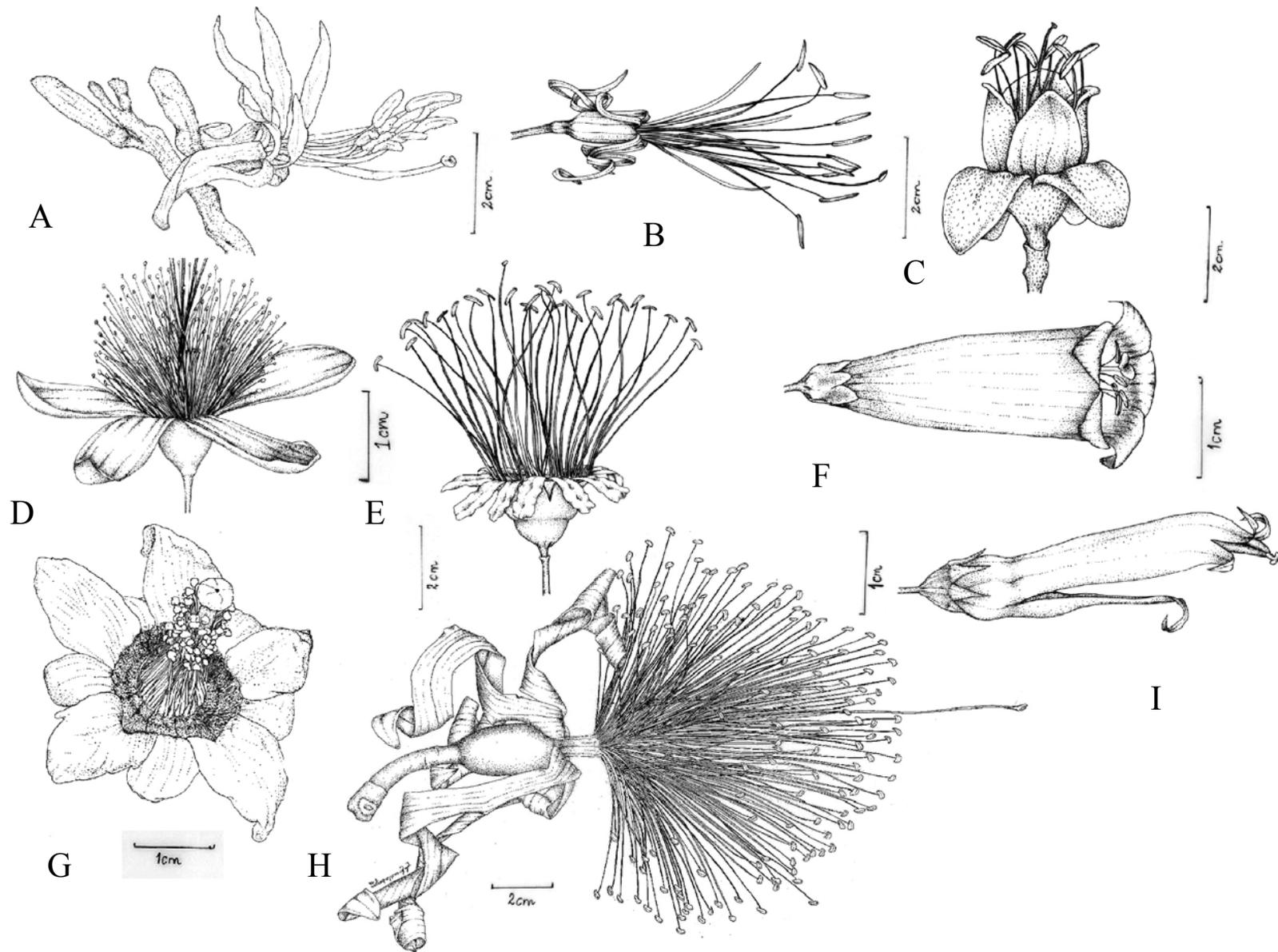


Figura 1. Flores de nove espécies de quiropterófilas estudadas em fragmento de cerrado no sudeste brasileiro: (A) *Bauhinia holophylla*, (B) *Bauhinia longifolia*, (C) *Hymenaea stigonocarpa*, (D) *Caryocar brasiliense*, (E) *Lafoensia pacari*, (F) *Irlbachia alata*, (G) *Luehea grandiflora*, (H) *Pseudobombax longiflorum*, (I) *Siphocampylus sulphureus*.

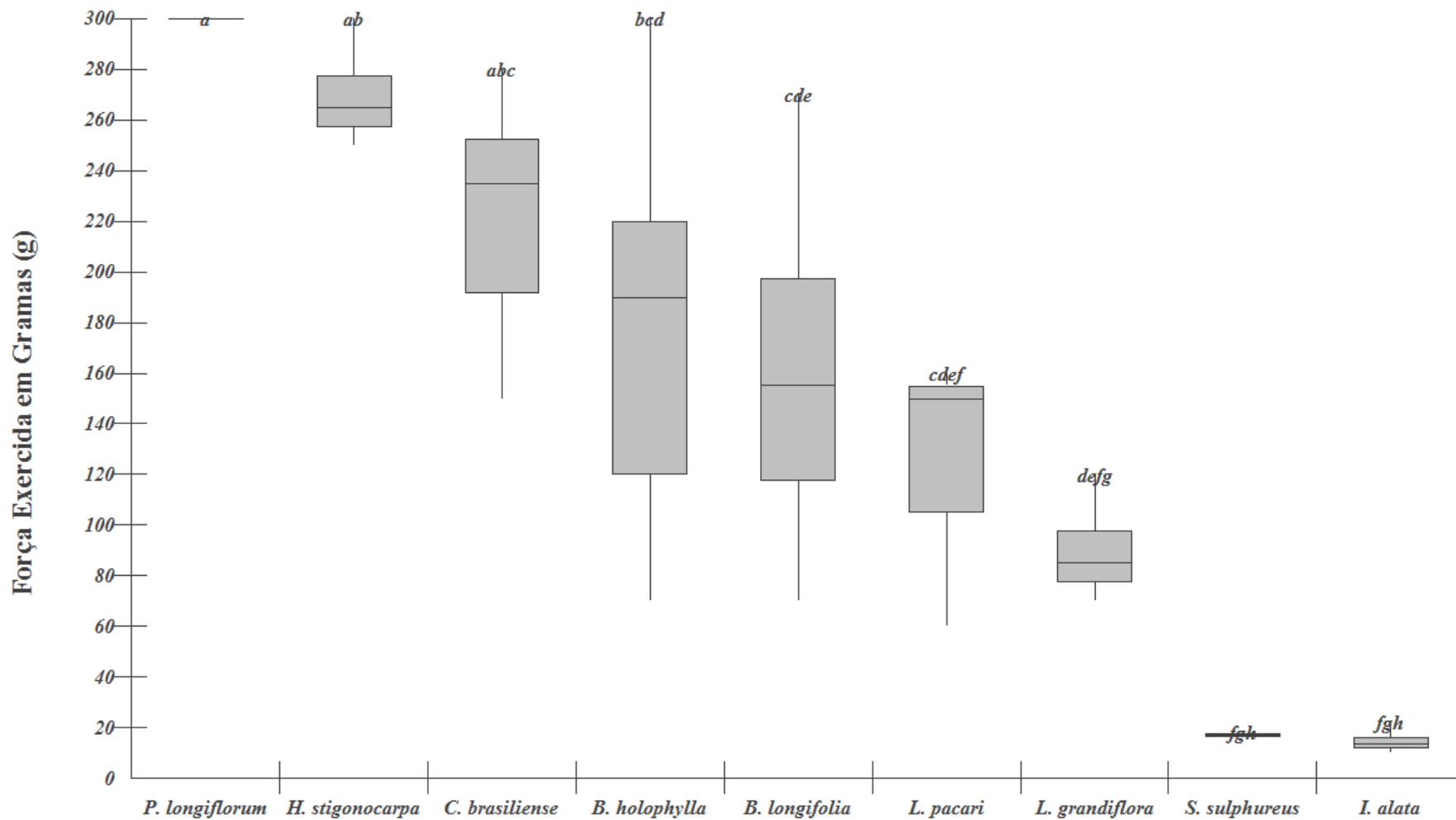


Figura 2. Resistência das flores de espécies enquadradas como quiropterófilas ao suporte de peso extra ($H=37,1$; $gl=8$; $p<0,0001$). Barras verticais = desvio padrão da média. Valores seguidos pela mesma letra não diferem significativamente (Student-Newman-Keuls, $\alpha= 0,05$). Número de medições para cada espécie vegetal (nome abreviado): *Plon*=4; *Hst*=4; *Cbr*=8; *Bho*=13; *Blo*=12; *Lpa*=3; *Lgr*=4; *Sul*=3; *Ial*=4.

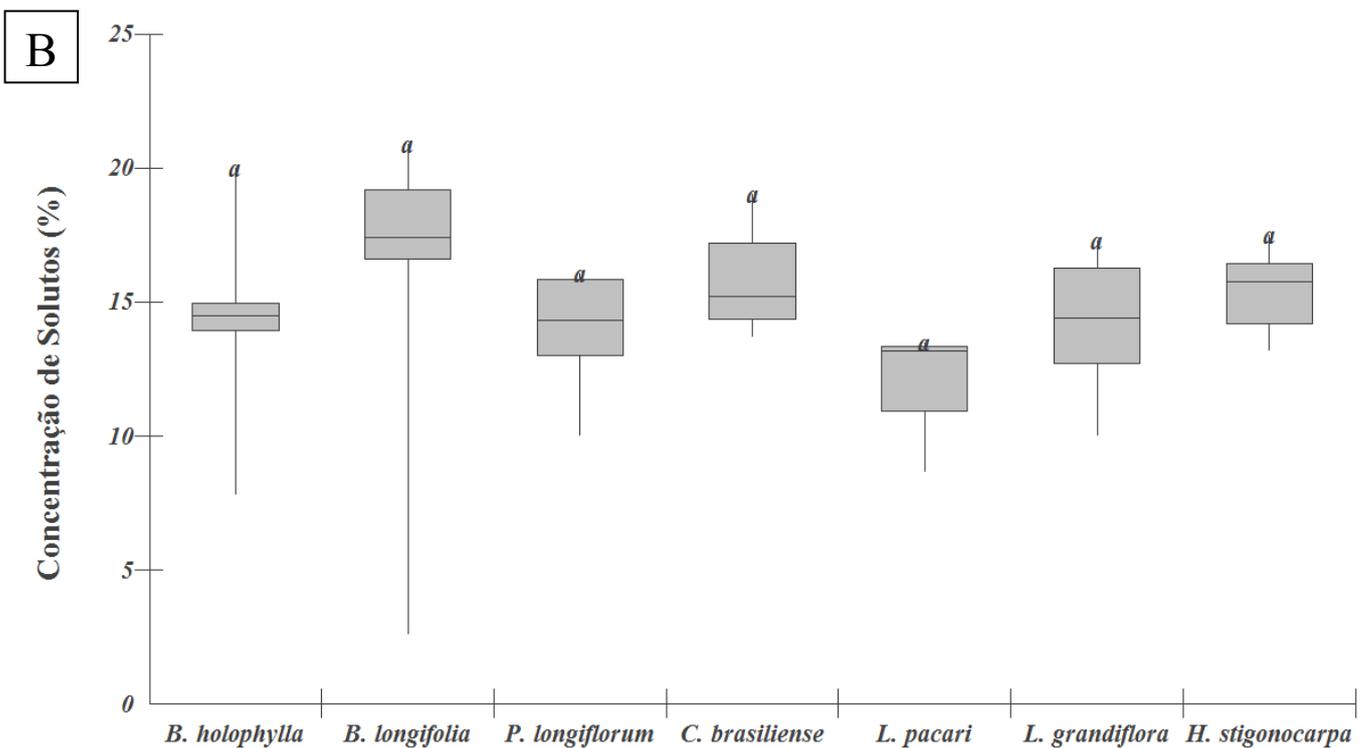
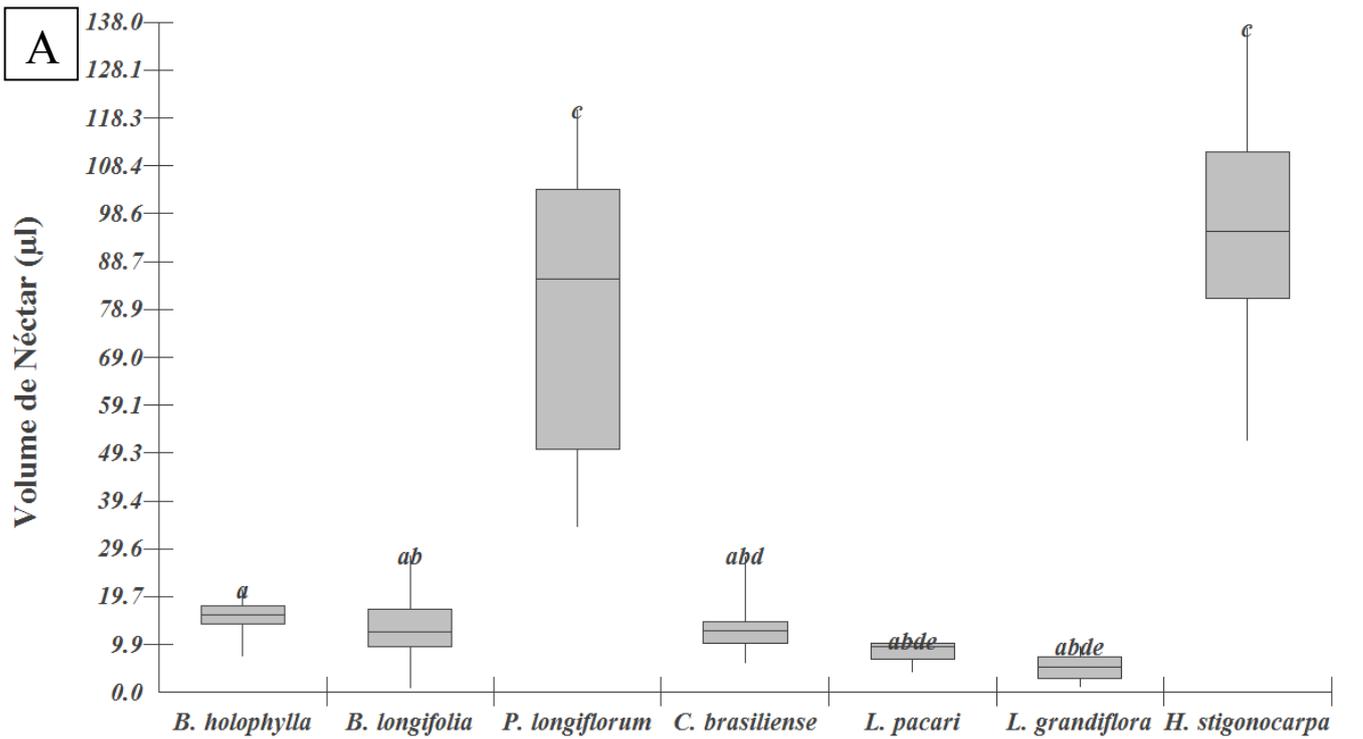


Figura 3. (A) Volume médio ($F = 65,9$; $gl = 6$; $p < 0,001$) e (B) concentração média de solutos no néctar floral ($F = 2,78$; $gl = 6$; $p = 0,0202$), secretado por flores de sete espécies “quiropterófilas” ao longo da noite ((nome abreviado): *Bho*=15, *Blo*=11, *Plon*=9; *Cbr*=24; *Lpa*=3; *Lgr*=15; *Hst*=6). Barras verticais = desvio padrão da média. Os valores seguidos pela mesma letra não diferem significativamente (Bonferroni, $\alpha < 0,0025$).

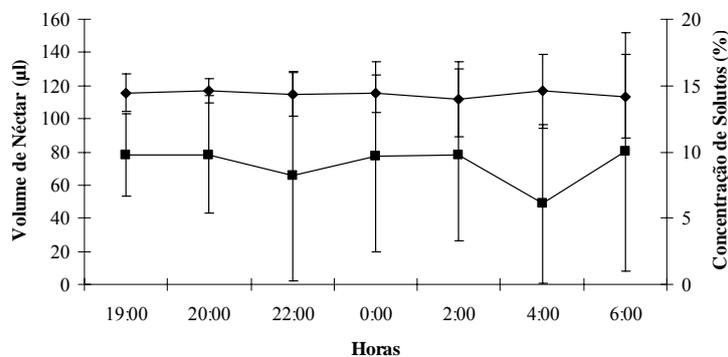
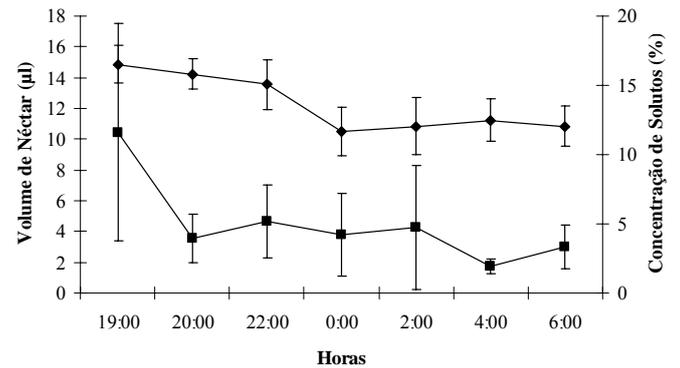
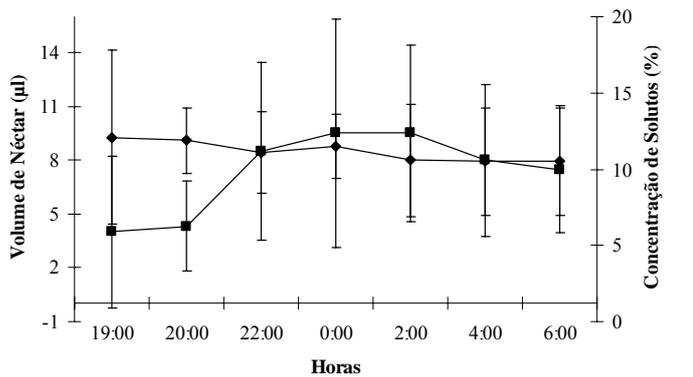
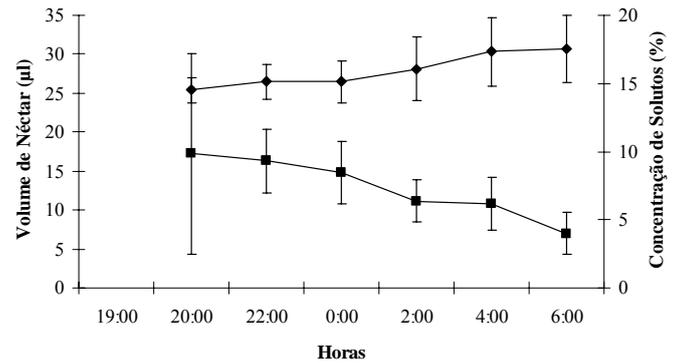
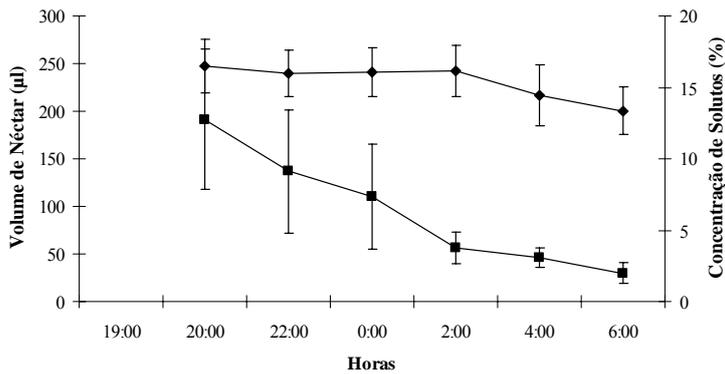
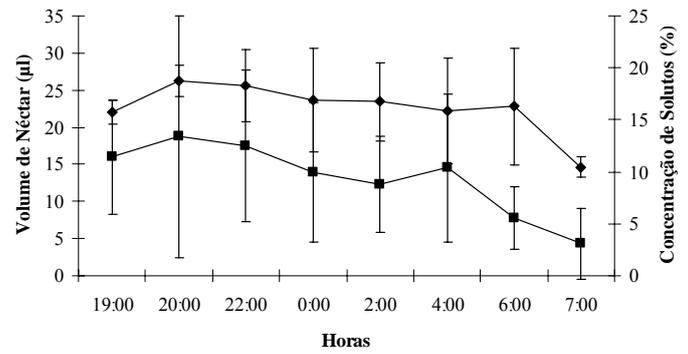
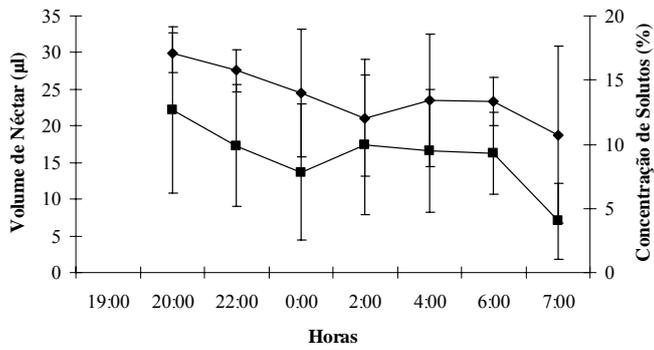


Figura 4. Média do volume de néctar (■) e da concentração de solutos (◆) de néctar secretado por flores de sete espécies “quiropterófilas” ao longo da noite.

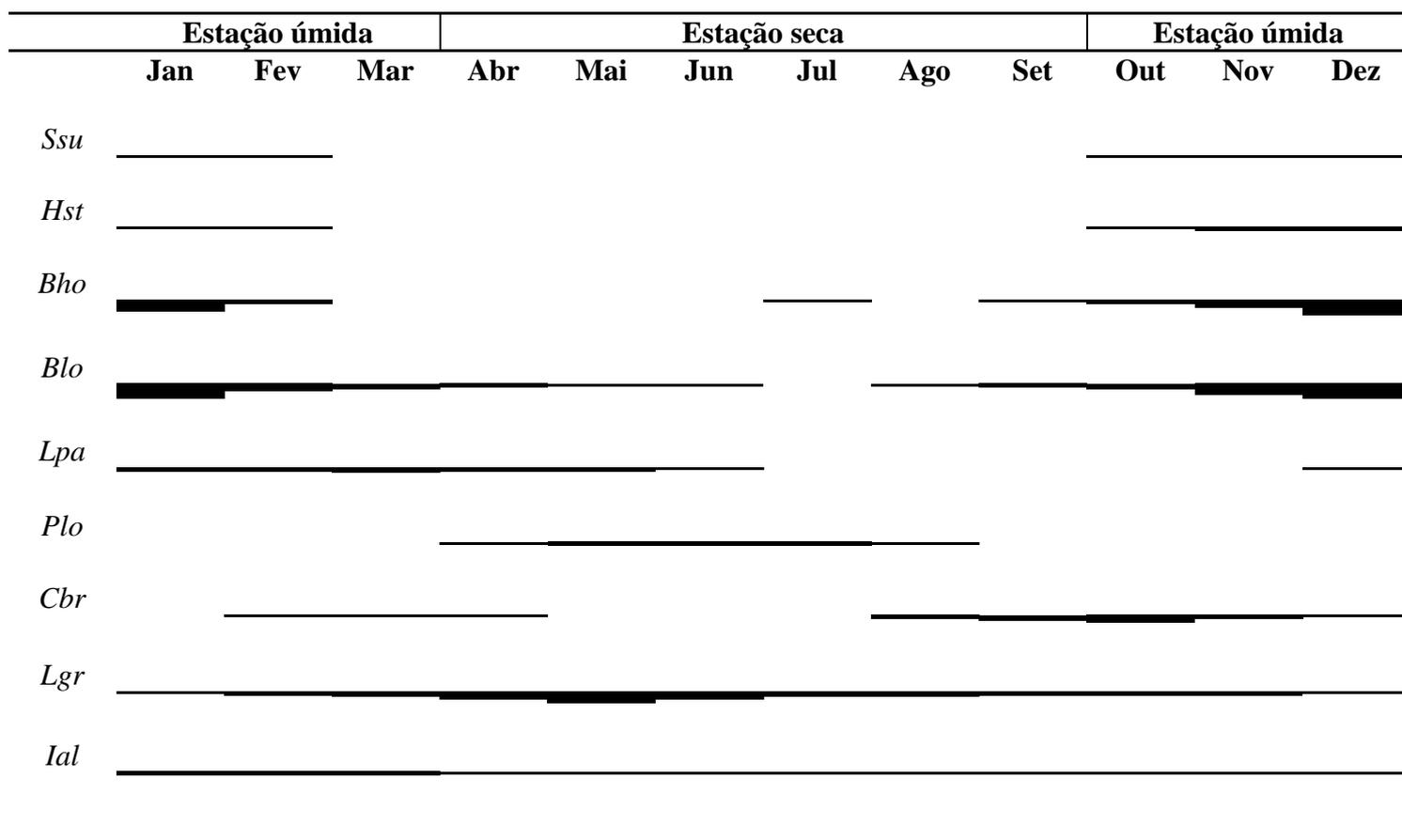


Figura 5. Período de floração de nove espécies “quiropterófilas” baseada na quantidade de botões e/ou flores registrados em um fragmento de cerrado, no sudeste do Brasil ao longo de julho/2007 a junho/2009. Legenda – Espécie vegetal

Ss = *Siphocampylus sulphureus*; *Hs* = *Hymenaea stigonocarpa*; *Bh* = *Bauhinia holophylla*; *Bl* = *Bauhinia longifolia*; *Ia* = *Irlbachia alata*; *Lg* = *Luehea grandiflora*; *Lp* = *Lafoensia pacari*; *Pl* = *Pseudobombax longiflorum*; *Cb* = *Caryocar brasiliense*.

Legenda da quantidade de flores e/ou botões:

1–100 ———; 101–500 ———; 501–1500 ———; 1501–2400 ———; 2401–3300 ———; 3301–4200 ———

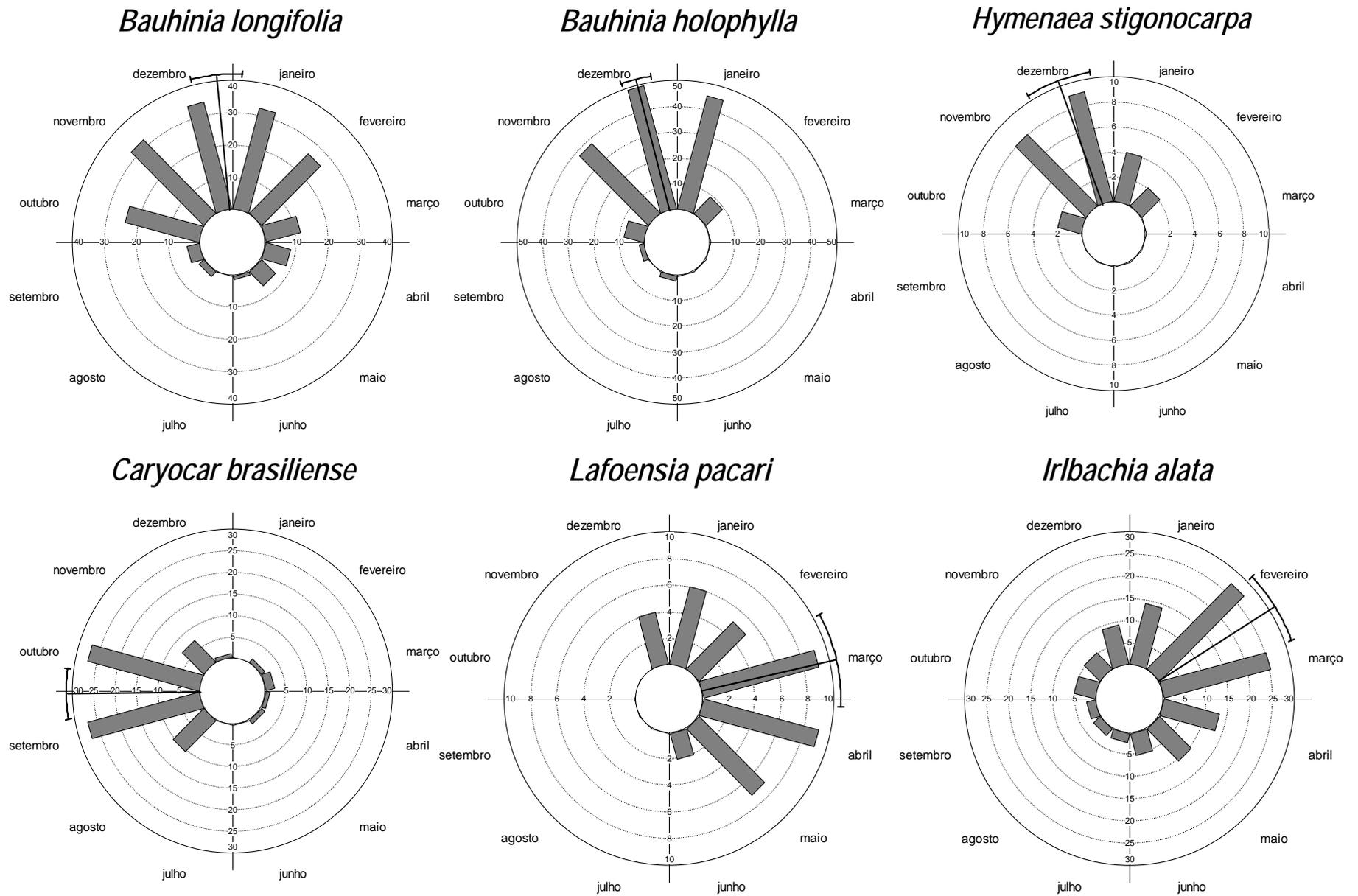
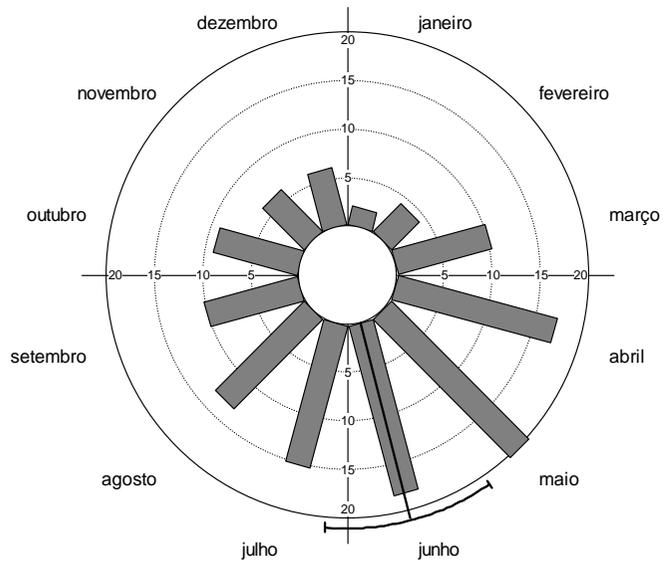
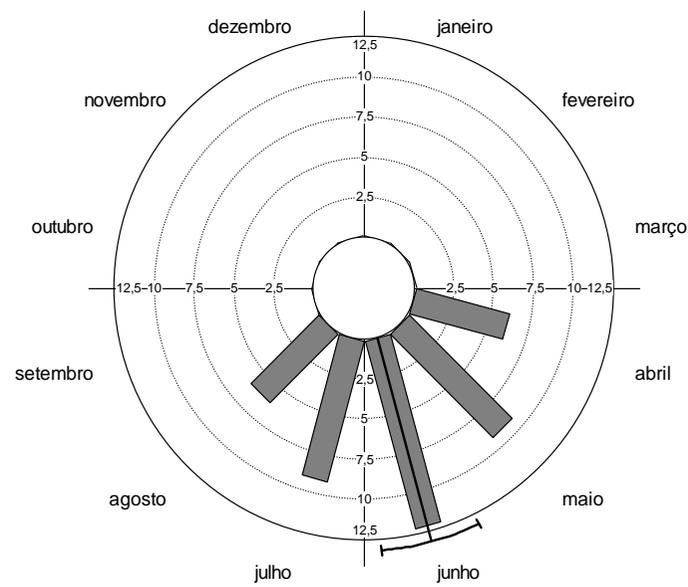


Figura 6. Número de indivíduos com flores e/ou botões, indicando o período de floração de seis espécies “quiropterófilas” em um fragmento de cerrado, no sudeste do Brasil.

Luehea grandiflora



Pseudobombax longiflorum



Siphocampylus sulphureus

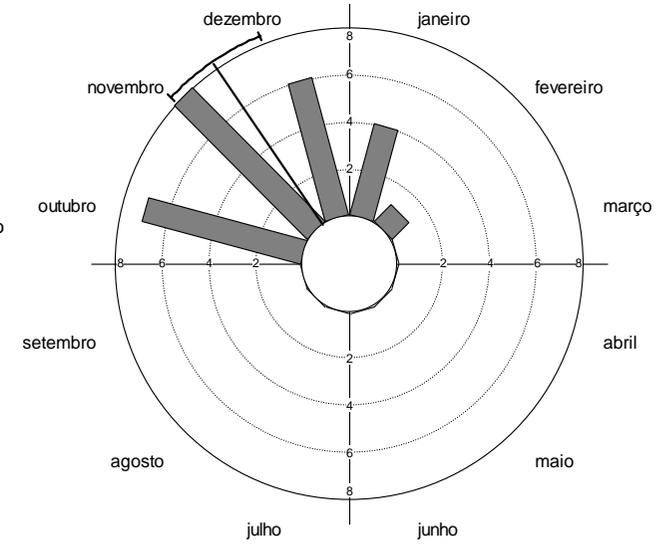


Figura 7. Número de indivíduos com flores e/ou botões, indicando o período de floração de três espécies quiropterófilas em um fragmento de cerrado, no sudeste do Brasil.

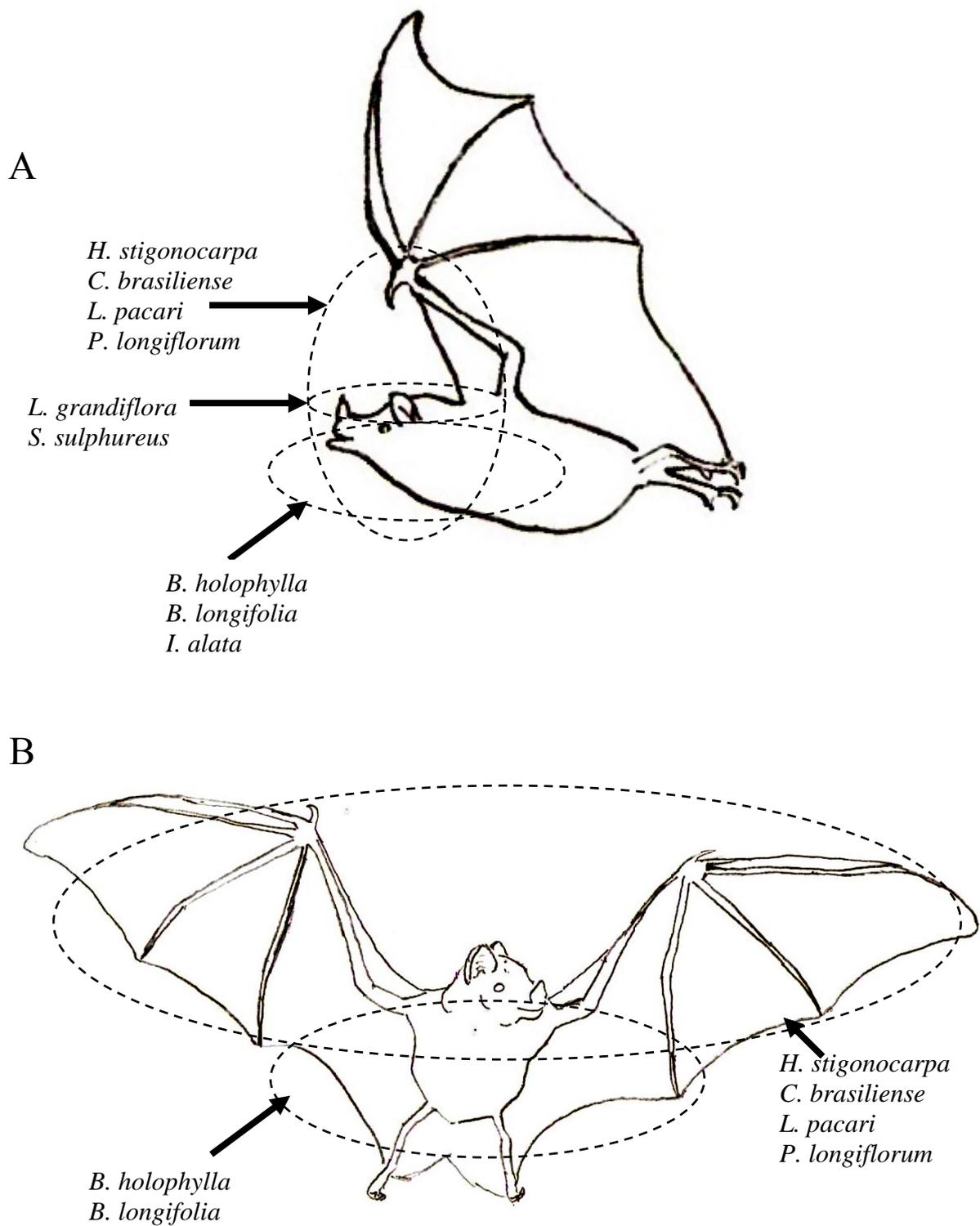


Figura 8. Local de deposição dos grãos de pólen/contato do estigma de nove espécies de plantas polinizadas por dois grupos de morcegos (A) Glossophaginae e (B) Não-Glossophaginae (Phyllostominae, Stenodermatinae e Carolliinae).

MECANISMOS DE COEXISTÊNCIA DE DUAS ESPÉCIES DE BAUHINIA (FABAEAE)

QUIROPTERÓFILAS

REINALDO C. TEIXEIRA^{1,4}; JÚLIA R. ESTÊVÃO¹; ELISANGELA F. BOFFO²; ANTONIO G. FERREIRA²; MARCO A. R. MELLO^{1,3}; DALVA M. S. MATOS¹

1. Departamento de Botânica, Universidade Federal de São Carlos, Departamento de Botânica. Rod. Washington Luís, km. 235. 13.565.905, São Carlos, SP, Brasil.

Universidade Federal de São Carlos.

2. Departamento de Química, Universidade Federal de São Carlos, Departamento de Botânica. Rod. Washington Luís, km. 235. 13.565.905, São Carlos, SP, Brasil.

Universidade Federal de São Carlos.

3. Universität Ulm, Institut für Experimentelle Ökologie. Albert-Einstein-Allee 11, 89069 Ulm, Alemanha.

4. Autor para correspondência: reicteixeira@yahoo.com.br

RESUMO – (MECANISMOS DE COEXISTÊNCIA DE DUAS ESPÉCIES DE *BAUHINIA* (FABACEAE) QUIROPTERÓFILAS):

Espécies com nichos similares coexistem se diferenciarem na utilização de recursos, evitando a exclusão competitiva. Investiguei se as simpátricas *Bauhinia holophylla* e *B. longifolia* compartilham a guilda de visitantes florais e os mecanismos que permitem a coexistência mediante a partilha dos polinizadores. Testei se as espécies diferiam na morfologia floral, qualidade do néctar, período de floração. Realizei o estudo em uma área de cerrado entre julho/2007 a junho/2009. Morcegos foram os visitantes mais freqüentes, tocando anteras e estigma com o ventre. *Glossophaga soricina* é visitante legítimo pela freqüência às flores e comportamento adequado ao transporte de pólen. As flores de *B. holophylla* são mais compridas, o néctar de *B. longifolia* é mais concentrado. Ambas as espécies tem pico de floração em dezembro, e *B. longifolia* floresce por mais tempo. O conjunto de estratégias; flores com tamanhos distintos que evita a mistura polínica; néctar com diferentes concentrações de solutos que atrai maior número de visitantes em horas distintas; floração maciça em diferentes períodos e em seqüencia, permitem a coexistência das plantas na área ao dividirem *G. soricina* como polinizador principal.

PALAVRAS-CHAVES: Nectarivoria; Morfologia floral; Fenologia de floração; Concentração de solutos.

ABSTRACT – (COEXISTENCE MECHANISMS OF TWO CHIROPTEROPHILOUS *BAUHINIA* (FABACEAE)): Species with similar niche can coexist if differ in the use of the resources, avoiding the competitive exclusion. I investigate if the simpatric *Bauhinia holophylla* and *B. longifolia* share the pollinators' guild and the mechanisms that allow the coexistence by shared pollinators. I tested if the species differ in the floral morphology, nectar characteristics and flowering period. I carried out the work in a cerrado area between July, 2007 and June, 2009. Bats were the most frequent floral visitors, touching anthers and stigma with de belly. *Glossophaga soricina* was legitime visitor because of its frequence and behavior appropriate to carry pollen. *Bauhinia holophylla* has longer flowers; *B. longifolia* has more concentrate nectar. Both species have the flowering peak in December, but *B. longifolia* has a longer flowering season. The grouped strategies – different flower size which avoid pollen mixture between species, different nectar concentration which attract more visitors in distinct moments, and massive flowering in different periods and sequentially; allows the coexistence of the plants in the area, sharing *G. soricina* as main pollinator.

KEY-WORDS: Nectarivory, Floral morphology, Flowering Phenology, Soluble concentration.

INTRODUÇÃO

O princípio da exclusão competitiva prediz que em um meio com recursos limitados, apenas aquelas espécies mais aptas na obtenção deste persistem (Hardin 1960; Giacomini 2007). Espécies ecologicamente similares apresentam maior probabilidade de sobreposição de nicho, tendendo a utilizar os recursos de forma semelhante (Fleming 1985; Goulson & Darvill 2004). As espécies simpátricas que usam mesmas parcelas do nicho tendem a diferenciar a forma de uso do recurso para atenuar a competição e coexistirem sem competir diretamente (Campbell et al. 2007).

Agentes polinizadores são considerados um recurso pelo qual espécies de plantas costumam competir, pois são limitados no meio e sua disponibilidade pode ser reduzida para as demais espécies quando aproveitado (Stiles 1977; Waser *et al.* 1996). Os polinizadores tendem a selecionar as fontes de alimento mais rentáveis (von Helversen & von Helversen 1999), seguindo padrões de forrageio ótimo (e.g. Howell & Hartl 1980, Horner et al. 1998). Assim, espécies de plantas mais aptas a atrair os polinizadores via chamariz/recurso floral, têm maiores chances de serem polinizadas e de persistência em populações locais (Feldman et al. 2004).

Espécies de plantas coexistentes que utilizam das mesmas guildas de polinizadores tendem a diferenciar entre si época de floração, oferta de recursos e morfologia floral, o que atua como estratégia que evita sobreposição de uso de polinizadores em comum (Botes et al. 2008). Floração de distintas espécies em seqüência permite o uso de um mesmo grupo de polinizador em momentos distintos (Wheelwright 1985). Ofertar recursos com diferentes características (ex: concentração de solutos no néctar e volume), seleciona os visitantes florais (Zimmerman 1983). Diferenças na morfologia floral permitir a partilha do polinizador evitando mistura polínica e hibridação ao selecionar diferentes porções do corpo do vetor para deposição de pólen/contato com o estigma (Howell 1977).

Sendo assim, investiguei se duas espécies de ocorrência simpátrica, filogeneticamente aparentadas (de mesmo gênero), ecologicamente similares e que compartilham os vetores de pólen (que se utilizam da mesma guilda de polinização) diferenciam na forma de utilização dos polinizadores. Para tanto, pretendo verificar os visitantes florais e seu papel para a biologia floral em ambas as espécies de plantas. Além disso, verificarei se as espécies diferem quanto à morfologia floral, volume, concentração de solutos no néctar, sua composição química, período de secreção e época de floração. Prevejo que estas espécies deveriam diferir em ao menos uma característica relacionada à atração e/ou utilização dos polinizadores, como forma de diferenciação no uso dos vetores de pólen, o que permitiria a partilha do recurso.

MÉTODOS

ÁREA DE AMOSTRAGEM

Realizei o estudo em um fragmento de cerrado no município de São Carlos, sudeste do Brasil, localizado em uma Reserva Particular do Patrimônio Natural (RPPN) pertencente ao *campus* da Universidade Federal de São Carlos - UFSCar (21°58' S, 47°53' W), entre julho/2007 a junho/2009. A área da RPPN é composta de 490 ha, dos quais 125 ha tem vegetação de cerrado (Santos et al. 1996). O clima da região é do tipo Cwa de acordo com a classificação climática de Köppen, ou seja, temperado úmido com inverno seco e verão quente (Tolentino 2007).

ESPÉCIES VEGETAIS

Selecionei como espécies-alvo para o estudo *Bauhinia holophylla* (Bongard) Steud e *B. longifolia* (Bongard) Steud (Fabaceae). Ambas pertencem à seção *Pauletia* série *Cansenia*, caracterizadas por serem lenhosas, eretas, com hábito arbustivo ou semi-arbóreo (Vaz & Tozzi 2003; 2005). Ambas as espécies são de ampla distribuição pelo Planalto Central Brasileiro, sendo que *B. holophylla* é associada ao corredor seco formado pelo cerrado e *B. longifolia* à floresta atlântica (Vaz & Tozzi 2003; 2005). Espécies da seção *Pauletia* são reconhecidas pelas inflorescências pseudo-racemosas composta de eixo principal onde estão inseridas as inflorescências parciais, constituídas de um par de flores geminadas (Vaz & Tozzi 2003; 2005). As flores são hermafroditas, pentâmeras, zigomorfas, com hipanto cilíndrico, cálice reflexo que se abre por fenda longitudinal inferior. O androceu possui dez estames na porção inferior da flor, heterodínamos, com anteras versáteis voltadas para o interior da flor e com abertura por fenda longitudinal, enquanto o estigma é clavado, com superfície assimétrica (Vaz & Tozzi 2003; 2005). As espécies foram selecionadas como modelo para estudo devido às suas similaridades morfológicas/filogenéticas e à ocorrência em simpatria.

COLETA E ANÁLISE DE DADOS

Para testarmos a hipótese de que se as duas espécies de *Bauhinia* compartilham os visitantes florais, diferem quanto à ao menos um dos aspectos para atração destes (morfologia floral, horário de produção, concentração de solutos e volume de néctar, período de floração), marquei 31 indivíduos de *B. holophylla* e 18 de *B. longifolia*.

Para verificar as duas espécies de *Bauhinia* compartilham guildas de visitantes florais, realizei observações focadas às flores em total de cinco indivíduos de *B. holophylla* (60 h de observação) e seis indivíduos de *B. longifolia* (72 h de observação).

Observei as flores com iluminação natural, posicionado em frente aos indivíduos floridos ($\geq 1,5\text{m}$ de distância) do início da antese, ao cair da noite, até o amanhecer (6:00 a 7:00) em noites com distintas fases da lua, condições de temperatura e precipitação. Identifiquei os morcegos visitantes em nível de subfamília de Phyllostomidae pelo porte e comportamento de abordagem às flores.

Realizei seções de captura com redes de neblina (6 x 3 m) para identificar os visitantes florais. Armei 10 redes em *B. longifolia* e seis em *B. holophylla*, com número máximo de três redes/espécie/noite posicionadas em frente aos ramos floridos e que permaneceram abertas entre 18:00 e 5:30. Calculei o esforço de captura (cf. Straube & Bianconi 2002) com o produto da área de amostragem (288 m^2), o número de horas de amostragem por noite (12 h), e o número total de noites de rede (7 noites), consistindo total de $24.192\text{ m}^2\cdot\text{h}$. Em campo identifiquei os morcegos capturados de acordo com Vizzoto & Taddei (1973) modificada por W. Wieda. Coletei mariposas e artrópodes nas redes e flores, os quais foram identificados pelo Dr. Manoel Dias. Depositei os exemplares coletados na Coleção Zoológica do Departamento de Ecologia e Biologia Evolutiva (DEBE) da UFSCar. Identifiquei os beija-flores com inventários das espécies de aves ocorrentes na área, fornecidos por MSc. Marina Telles e MSc. Matheus Reis. Atribui local de deposição dos grãos de pólen/contato do estigma no corpo dos visitantes florais por meio de observações do comportamento de visita às flores e fotos.

Para testar a previsão de que as duas espécies de *Bauhinia* deveriam ter flores com morfologia distinta, permitindo o uso dos mesmos polinizadores simultaneamente, coletei 18 flores de ambas as espécies. Acondicionei-as em álcool 70% para posterior avaliação em laboratório. Medi o comprimento total da flor a partir da inserção do cálice no pedicelo/pedúnculo, o comprimento da maior estame, comprimento do gineceu e o comprimento e a largura do hipanto com paquímetro. Tomei as medidas do hipanto/área de acúmulo de néctar a partir da parede externa das flores. Testei as diferenças nas medidas florais entre as duas espécies por meio de um teste t (Zar 1998).

Avaliei o horário de produção de néctar e concentração de solutos no néctar em 11 flores de *B. holophylla* e 15 flores de *B. longifolia* para testarmos se elas diferiam nessas características. Medi a produção do néctar e a concentração de solutos a cada duas horas do início da antese até às 6:00 com seringa de 1 ml e refratômetro de bolso. Tomei as medidas em flores ensacadas em pré-antese, as quais permaneceram ensacadas até o final da coleta de néctar. Realizei as coletas do néctar nas mesmas flores ao longo de cada noite, esgotando o néctar a cada avaliação, a fim de estimular a produção de néctar ao simular a ação dos visitantes florais. Testei diferenças no volume de néctar secretado e concentração de solutos entre as duas espécies de *Bauhinia* através de um

teste t. Armazenei as amostras de néctar em tubos autoclaváveis de polipropileno para microcentrífuga (tipo eppendorf), os quais foram mantidos resfriados em campo em recipiente térmico com gelo. Em laboratório avaliei a composição química das amostras através da espectroscopia de Ressonância Magnética Nuclear (RMN), que analisa qualitativamente os componentes estruturais a nível molecular.

Nos mesmos indivíduos em que coletei néctar acompanhei o processo de antese desde o início até o amanhecer (entre 6:00 e 7:00) com propósito de verificar se as plantas diferenciavam em aspectos da biologia floral. Analisei a receptividade do estigma nas flores dos indivíduos selecionados a cada duas horas com peróxido de hidrogênio (H₂O₂) do início da antese até o crepúsculo matutino. Ainda acompanhei a liberação e disponibilidade de grãos de pólen nas anteras.

Para testarmos se havia diferença na época de floração entre as duas espécies, monitorei o período de floração das espécies de *Bauhinia* nos indivíduos marcados, contando o número de indivíduos com flores quinzenalmente por dois anos (julho/2007 a junho/2009). Utilizei o teste de concentração circular de Rayleigh no programa Oriana 2.0 para testarmos se cada espécie floresce e tem pico de floração em meses distintos.

RESULTADOS

VISITANTES FLORAIS

Registrei 471 visitas às flores de *B. holophylla* e 285 às de *B. longifolia*. Morcegos glossofágineos foram os visitantes florais mais freqüentes tanto em *B. holophylla* (85,77% visitas), quanto em *B. longifolia* (97,54% visitas). Morcegos Glossophaginae visitaram as flores exclusivamente por meio de breves vôos adejados com duração de menos de 1 s, quando tocavam os órgãos reprodutivos das flores com a porção ventral do corpo (sobretudo peito e ventre). O número de visitas de morcegos foi maior nas horas iniciais da noite em *B. longifolia* (entre 19:00 e 20:00) e na metade da noite em *B. holophylla* (entre 22:00 e 2:00) (Figura 3).

Mariposas da Família Sphingidae também visitaram as flores de ambas as espécies (13% e 2,45% das visitas em *B. holophylla* e *B. longifolia*, respectivamente). Mariposas Sphingidae visitavam as flores pairando em frente às flores ou pousando no hipanto, porém não tocavam o estigma ou as anteras ao coletar o néctar. Ao visitarem as flores, inseriam a probólide entre os filetes até atingir o hipanto, onde o néctar fica acumulado. Observei também mariposas da Família Noctuidae visitando somente flores de *B. holophylla* (0,42% das visitas). Mariposas Noctuidae sempre pousavam no hipanto e também inseriam a probólide por entre a base dos filetes, na entrada do hipanto, sem contatar órgãos reprodutivos da flor. Registrei ainda a vespa noturna

Apoica pallens (Fabr.) (Hymenoptera; Vespidae) nas flores de ambas as espécies de *Bauhinia* no início da antese, buscando néctar diretamente no hipanto, contatando os órgãos reprodutivos apenas ocasionalmente ao caminhar pelas flores.

Observei visitas de beija-flores (Trochilidae), provavelmente *Amazilia lactea* Lesson 1832 e/ou *Chlorostilbon lucidus* (Shaw 1812) visitando as flores de *B. holophylla* e *B. longifolia* pela manhã. Os beija-flores visitavam as flores em vôo pairado, por vezes tocando estigma e anteras com a porção ventral do corpo ou inseriam o bico por entre a base dos filetes acessando o hipanto, sem tocar órgãos reprodutivos.

Capturei cinco espécies de morcegos Phyllostomidae (n=38) em frente às flores das espécies de *Bauhinia*. Destes morcegos dentre os morcegos capturados registrei duas espécies de Glossophaginae - *Glossophaga soricina* (Pallas 1766) (n=27) e *Anoura caudifer* (E. Geoffroy, 1818) (n=2) em ambas as espécies de plantas. Capturei ainda *Phyllostomus discolor* Wagner, 1843 (Phyllostominae; n=3) em frente às flores de *B. holophylla* e *Sturnira lillium* (E. Geoffroy, 1810) (Stenodermatinae; n=5) e *Carollia perspicillata* Gray 1838 (Carollinae; n=1) em frente às flores de *B. longifolia*.

MORFOLOGIA E BIOLOGIA FLORAL

Em termos de organização das peças florais, as duas espécies de *Bauhinia* se mostraram bastante similares. As flores são do tipo pincel, estão em posição horizontal em relação ao solo, com pedicelo flexível, cálice castanho-esverdeado, corola branca e as anteras formam um tubo estaminal onde o néctar se acumula por capilaridade.

As flores *B. holophylla* são mais compridas ($97,2 \pm 8,5$ cm) do que as de *B. longifolia* ($81,1 \pm 10,6$; $t = 4,98$, $p < 0,0001$, $gl = 34$). Além disso, o hipanto das flores de *B. holophylla* é mais comprido do que em *B. longifolia* ($30,2 \pm 3,3$ cm e $19,3 \pm 3,6$ cm, respectivamente) ($t = 9,38$; $p < 0,0001$; $gl = 34$), e mais largo ($9 \pm 1,2$ cm para *B. holophylla* e $8,2 \pm 1,1$ cm para *B. longifolia*; $t = 1,75$; $p = 0,044$; $gl = 34$). Em *B. holophylla* o gineceu também é mais longo ($68,7 \pm 5$ cm) do que em *B. longifolia* ($60,4 \pm 10,6$ cm; $t = 2,61$; $p = 0,009$; $gl = 16,23$). No entanto, *B. longifolia* possui estames mais compridos ($57,2 \pm 9,7$ cm) do que os de *B. holophylla* ($52,7 \pm 3,1$ cm; $t = -1,88$; $p = 0,037$; $gl = 20,37$).

As flores das duas espécies são funcionais principalmente no período noturno, duram uma noite, murchando ao final da manhã seguinte (por volta das 10:00). A cada noite abriram-se em média $3,3 \pm 3,6$ flores (n=145) para *B. holophylla* e $4,3 \pm 4,7$ flores (n=173) para *B. longifolia*. A antese das flores inicia por volta de 19:00 em *B. longifolia* e das 20:00 em *B. holophylla*. As flores emitem odor ligeiramente adocicado e característico desde a abertura, quando o néctar está disponível, o estigma receptivo e as

anteras abertas e cheias de pólen. Por volta das 03:00 geralmente não há mais pólen nas anteras e entre 05:00-06:00) as anteras estão secas.

NÉCTAR

O néctar é produzido e acumulado no interior do hipanto. Nas duas espécies o néctar é constituído de açúcares α -glucose, β -glucose, β -frutopiranosose, α -frutofuranose e sacarose. A cada noite as flores de *B. holophylla* e *B. longifolia* produziram em média $16,4 \pm 2,2 \mu\text{l}$ e $13,7 \pm 4 \mu\text{l}$, respectivamente, sem diferença na média entre espécies ($t=0,994$; $p=0,16$; $gl=21,76$). O néctar de *B. longifolia* ($17 \pm 3,4\%$) é mais concentrado que o de *B. holophylla* ($14,7 \pm 1,5\%$) ($t=-2$; $p=0,028$). Ambas as espécies apresentaram período de secreção do néctar similar na mesma noite, decrescendo a partir da antese até as primeiras horas da manhã, quando o volume foi inferior a $0,5 \mu\text{l}$ (Fig. 1). A concentração de solutos no néctar acompanhou o decréscimo do volume (Fig. 1).

FLORAÇÃO

A floração de *B. holophylla* inicia em setembro, com período de floração mais concentrado (seis meses; Figura 2), florescendo até fevereiro, e com pico de floração em dezembro (vetor médio $\mu=345,61^\circ$; comprimento do vetor médio $r=0,844$; concentração= $3,529$; variância circular= $0,156$; Rayleigh $Z=108,97$; $p<0,001$). Em *B. longifolia* o período de floração foi extenso (11 meses; Figura 2), iniciando em agosto e encerrando em julho. O pico de floração de *B. longifolia* ocorreu também em dezembro, porém as duas espécies não sobrepuseram o vetor médio (vetor médio $\mu=345,61^\circ$; comprimento do vetor médio $r=0,588$; concentração= $1,46$; variância circular= $0,412$; Rayleigh $Z=62,202$; $p<0,001$).

DISCUSSÃO

Conforme esperado, as duas espécies de plantas apresentaram guildas de visitantes florais muito semelhantes. Encontrei evidências de que as diferenças sutis quanto à morfologia floral, concentração de solutos no néctar e período de floração são características que podem permitir a coexistência de duas espécies de *Bauhinia* ecologicamente similares. A seguir, discutirei as implicações destas descobertas para a coexistência dessas espécies.

Os morcegos Glossophaginae foram os visitantes mais observados às flores e *G. soricina* foi o morcego com maior número de capturas, o que implica que *G. soricina* foi o Glossophaginae visitante mais freqüente, responsável por ao menos 88,8% das visitas em *B. holophylla* e 95% em *B. longifolia*. Portanto, considere *G. soricina* como

o polinizador principal de *B. holophylla* e *B. longifolia* na área de estudo, devido a sua frequência de registros e comportamento de abordagem as flores. *Glossophaga soricina* é generalista e explora uma ampla variedade de recursos alimentares (Gardner 1977, Zortea 2003), sendo e bem sucedido em ambientes alterados (Lemke 1985), tal como a área de estudo. Considerei *A. caudifer* polinizador secundário devido a sua frequência de capturas, já que seu comportamento às flores o torna um polinizador efetivo.

Embora não observados visitando as flores, os morcegos não-Glossophaginae capturados nas redes são aptos a realizar visitas em flores de *Bauhinia* (ex: *Bauhinia unguolata* Heithaus *et al.* 1974; Fischer 1992). São polinizadores eventuais devido à frequência de visita/captura e comportamento de visita (Helvesen 1993). Os demais visitantes florais (beija-flores, mariposas e a vespa *A. pallens*) são pilhadores de néctar e/ou polinizadoras eventuais devido a seu comportamento às flores ou por realizarem as visitas em períodos com pouca disponibilidade de grãos de pólen (manhã).

Observei um quadro clássico de quiropterofilia para ambas as espécies de *Bauhinia* (flores noturnas, que duram uma noite, corola branca, odor forte; néctar abundante e com concentração de solutos em torno de 15%; cf. Faegri & van der Pijl 1979). O morcegos foram os principais polinizadores de *B. holophylla* e *B. longifolia*, corroborando com as características quiropterófilas das flores (Proctor *et al.* 1996, Fleming *et al.* 2009).

Verifiquei que ambas as espécies de *Bauhinia* depositam os grãos de pólen na região ventral do corpo dos morcegos (principalmente peito e ventre). Neste caso, o fato das flores de *B. holophylla* serem maiores que as de *B. longifolia* pode atuar como estratégia para evitar mistura de pólen heteroespecífico no corpo dos vetores em comum com. A diferença no tamanho das flores das duas espécies de *Bauhinia* implicaria em deposição dos grãos de pólen em porções distintas no corpo dos morcegos (cf. Howell 1977). Morcegos nectarívoros visitam flores de várias espécies ao longo da noite (Helvesen & Reyer 1984), aumentando as chances de deposição de pólen heteroespecífico na superfície do estigma de uma determinada espécie (Waser 1978, Feisinger & Tiebout III 1991). Selecionar espaço específico para deposição de pólen no corpo do vetor comum entre diferentes espécies de plantas é importante alternativa para evitar a mistura polínica entre espécies (Howell 1977; Botes *et al.* 2008).

O padrão de secreção de néctar e concentração de solutos maior nas horas iniciais da noite, com decréscimo na segunda metade da noite é semelhante ao encontrado em espécies quiropterófilas (Tschapka & Helvesen 1999; Slauson 2000).

Néctar floral rico em hexose tal como verifiquei em *B. holophylla* e *B. longifolia*, é típico em espécies quiropterófilas (Baker & Baker 1983). Baker & Baker

(1983) discutem que as hexoses são importantes componentes da polpa dos frutos incluídos na dieta dos morcegos frugívoros e nectarívoros, sugerindo que estes buscam néctar rico nos mesmos açúcares. E assim, a preferência dos polinizadores atua como pressão seletiva para a concentração de solutos no néctar (Baker et al 1998). Porém, Rodríguez-Peña et al. (2007) verificaram que morcegos Glossophaginae não discriminam entre soluções ricas em hexoses (frutose e/ou glicose) ou sacarose. Rodríguez-Peña et al. (2007) ainda apontam que a prevalência de néctar hexose-dominante em espécies quiropterófilas não parece ser resultado da preferência dos morcegos. Nicolson (2002) aponta que a presença de hexoses no néctar pode facilitar a secreção de grandes volumes à custa da concentração que se mantém relativamente reduzida, independente da preferência do visitante floral.

A concentração de solutos para ambas as espécies em torno de 15% também é comumente registrada para espécies quiropterófilas e atende as necessidades energéticas dos morcegos (Roces *et al.* 1993). Além de ser um possível efeito da dominância das hexoses, o néctar relativamente diluído e pouco viscoso minimiza os custos de obtenção e assimilação, fator relevante para animais que adejam durante a coleta (Heyneman 1983). O néctar mais concentrado de *B. longifolia* pode indicar adaptações para diferenciação na forma de atração de polinizador. Segundo Rodríguez-Peña et al. (2007) morcegos Glossophaginae conseguem distinguir soluções com diferentes concentrações de açúcar. Em conjunto, os Glossophaginae mais especializados na dieta de néctar distinguem diferenças mais sutis na concentração (até 3%), enquanto *G. soricina*, que é mais generalista, só distinguem entre concentrações quando a diferença é grande (acima de 9%) (Roces *et al.* 1993, Rodríguez-Peña et al. 2007). Assim, é possível que *B. longifolia* tendesse a selecionar os Glossophaginae mais especializado na nectarivoria, atenuando a competição entre as espécies de plantas pela atração dos mesmos visitantes. No entanto, é comum que uma planta seja polinizada por um conjunto de espécies dos seus visitantes florais, assim como um polinizador obtém néctar em flores de diversas espécies ocorrentes em sua área de vida, podendo polinizar várias destas plantas (Johnson & Steiner 2000). A composição de espécies de visitantes florais depende da diversidade de espécies de visitantes florais no habitat, que por sua vez, depende de condições como o estado de conservação da área (Pauw 2007, Brosi et al. 2008). Como realizei o estudo em área antropizada, é possível que as espécies de Glossophaginae ocorrentes ali sejam aquelas disponíveis para realizar o papel de polinizador.

O elevado volume de néctar secretado pelas flores de *B. holophylla* e *B. longifolia* provavelmente está associado às necessidades fisiológicas dos morcegos nectarívoros. O padrão de vôo dos Glossophaginae é custoso e exige consumo de 115-

130% da sua massa corporal em néctar a cada noite, que deve ser obtido em plantas que ofertam recompensa calórica suficiente para esta manutenção (Helvesen & Reyer 1984, Winter *et al.* 1993). A semelhança no volume de néctar ofertado em *B. holophylla* e *B. longifolia* pode indicar que ambas tendem a secretar volume eficiente para atrair o polinizador. Espécies que secretarem maior quantidade de néctar podem receber maior número de visitas do polinizador, aumentando as chances de polinização (Lemke 1984, Fischer & Leal 2006), o que exercer pressão para maior produção de néctar.

A separação dos picos de floração evita a competição das plantas pelo uso do vetor nos mesmos períodos em que cada espécie de *Bauhinia* investe maciçamente na reprodução sexuada. Entre os membros da comunidade vegetal que partilham das mesmas guildas de polinizadores, florescer maciçamente no mesmo momento conduziria a efeitos negativos na aptidão reprodutiva uns dos outros, acarretando competição direta pela utilização do polinizador (Ishii & Higashi 2001). Por outro lado, florescer em conjunto, ao longo dos mesmos meses, pode agir de forma positiva ao contribuir na atração dos polinizadores para a área (Moeller 2004). O fato de *B. longifolia* florescer por períodos mais extensos permite que a floração atue seqüencialmente entre as duas espécies vegetais. Florescer em seqüência contribui para tornar os polinizadores de vida longa, tal como os vertebrados, residentes na área (Feldman *et al.* 2004) e evita partilha do vetor por ao menos três meses.

A antecedência de uma hora no início da antese em *B. longifolia* em relação a *B. holophylla* parece também ser importante para auxiliar na partilha dos vetores de pólen, já que o maior número de visitas registradas em *B. longifolia* ocorreu nesse período. Aparentemente os morcegos trocam as flores de *B. longifolia* pelas de *B. holophylla* passadas as primeiras horas da noite (Figura 3). Rodríguez-Peña *et al.* (2007) verificou que morcegos Glossophaginae tendem a preferir néctar floral mais concentrado. Como as flores de *B. longifolia* com néctar mais concentrado são trocadas pelos morcegos pelas de *B. holophylla* ao longo da noite, o número médio de flores abertas/noite pode explicar a transição de fontes de recurso (Fischer 1992, Grindeland *et al.* 2005). Ou ainda, o néctar mais concentrado de *B. longifolia* pode ser fundamental para os Glossophaginae nas primeiras horas da noite, quando estes iniciam a atividade e necessitam repor rapidamente as calorias gastas durante o jejum diurno. É comum que os morcegos Glossophaginae quase cheguem à inanição durante o dia (Roces *et al.* 1993, Winter *et al.* 1993). Em todo caso, *B. longifolia* possui período de exclusividade no uso dos vetores ao longo da noite, em momento propício para dispersar grãos de pólen, quando estes são abundantes nas anteras.

Aparentemente um conjunto de estratégias permite a coexistência de *B. holophylla* e *B. longifolia* na área ao dividirem o uso de *G. soricina* como polinizador principal: flores com mesma morfologia e disposição das peças, mas com tamanhos distintos, tendendo a evitar a mistura polínica entre espécies; néctar com diferentes concentrações de solutos que pode influir no conjunto de espécies atraídas ou atrair maior número dos visitantes presentes em momentos distintos; e floração maciça em períodos distintos evitando competir diretamente e florescendo relativamente em seqüência, atuando de maneira a facilitar a persistência de ambas na área ao manter o polinizador residente. Portanto, as espécies de *Bauhinia* aqui avaliadas fazem uso e compartilham visitantes florais, inclusive aqueles aptos a desenvolverem o papel de polinizador efetivo, sem, no entanto competirem entre si. Futuros estudos poderiam avaliar a efetividade dos mecanismos aqui discutidos na produção de frutos, demonstrando que a coexistência dessas espécies de *Bauhinia* é realmente harmônica.

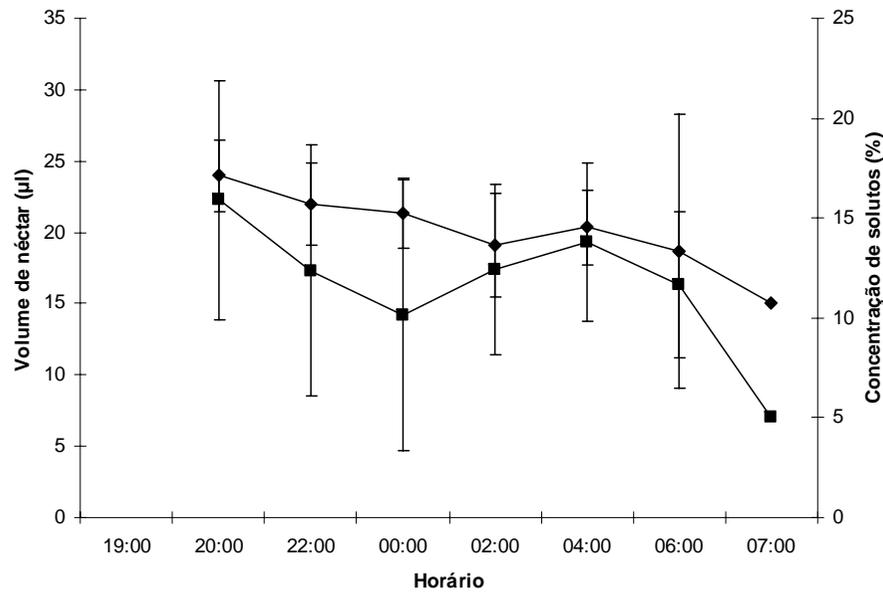
REFERÊNCIAS

- Baker, H. G., Baker I., 1983. Floral nectar sugar constituents in relation to pollinator type. In: Jones CE, Little RJ, editors. **Handbook of experimental pollination biology**. New York: Van Nostrand Reinhold Publisher. p117-141.
- Baker, H. G., Baker, I., & Hodges, S. A. 1998. Sugar composition of nectars and fruits consumed by birds and bats in the tropic and subtropic. **Biotropica** **30**: 559-586.
- Botes, C.; Johnson, S. D. & Cowling, R. M. 2008. Coexistence of succulent tree aloes: partitioning of bird pollinators by floral traits and flowering phenology. **Oikos** **117**:875-822.
- Brosi, B. J., Daily, G. C., Shih, T. M., Oviedo, F., & Durán, G. 2008. The effect of forest fragmentation on bee communities in tropical countryside. **Journal of Applied Ecology** **45**: 773-783.
- Campbel, P., Schneider, C. J., Zudaïd, A., Adnan, A.M., & Kunz, T. H. 2007. Morphological and ecological correlates of coexistence in Malaysian fruit bats (Chiroptera.: Pteropodidae). **Journal of Mammalogy** **88**: 105-118.
- Faegri, K. & van der Pijl, L. 1979. **The Principles of Pollination Ecology**, Pergamon Press Ltda., Headington Hill Hall, Oxford, England, 3º Revised Edition, 244 p.
- Feinsinger, P. & Tiebout III, H. M. 1991. Competition among plants sharing hummingbirds pollinators: Laboratory experiments on a mechanism. **Ecology** **72**:1946-1952.
- Feldman, T. S.; Morris, W. F. & Wilson, W. G. 2004. When can two plant species facilitate each other's pollination? **Oikos** **105**: 197-207.

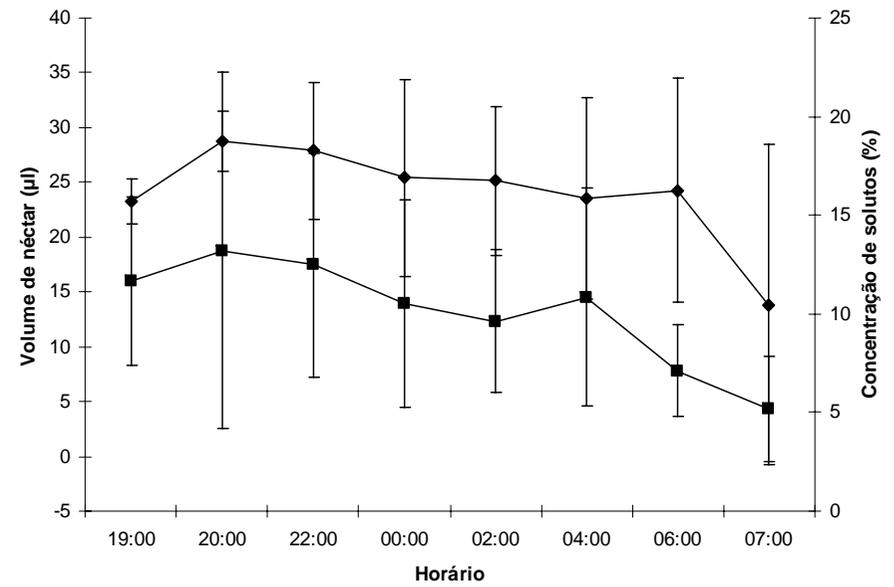
- Fischer, E. A. 1992. Foraging of nectarivorous bats on *Bauhinia unguolata*. **Biotropica** **24**: 579-582.
- Fischer, E. & Leal, I. R. 2006. Effect of nectar secretion rate on pollination success of *Passiflora coccinea* (Passifloraceae) in the Central Amazon. **Brazilian Journal of Biology** **66**: 747-754.
- Fleming, T. H. 1985. Coexistence of five sympatric *Piper* (Piperaceae) species in a tropical dry forest. **Ecology** **66**:688-700.
- Fleming, T. H., Geiselman, C. & Kress, W. J. 2009. The evolution of bat pollination: a phylogenetic perspective. **Annals of Botany** **104**: 1017-1043.
- Gardner, A. L. 1977. Feeding habits. In: R. J. Baker, J. K. Jones & D. C. Carter eds., **Biology of bats of the new world family Phyllostomatidae, Part II**, Texas: Special Publication Museum Texas Technical University, 293-350.
- Giacomini, H. C. 2007. Os mecanismos de coexistência de espécies como visto pela teoria ecológica. **Oecologia Brasiliensis** **11**: 521-543.
- Goulson, D. & Darvill, B. 2004. Niche overlap and diet breadth in bumblebees; are rare species more specialized in their choice of flowers? **Apidologie** **35**: 55-63.
- Grindland, J. M., Sletvold, N., & Ims, R. A. 2005. Effects of floral display size and plant density on pollinator visitation rate in a natural population of *Digitalis purpurea*. **Functional Ecology** **19**: 383-390.
- Hardin, G. 1960. The Competitive Exclusion Principle. **Science** **131**: 1292-1297.
- Heithaus, E. R.; Opler, P. A. & Baker, H. G. 1974. Bat activity and pollination of *Bauhinia pauletia*: plant-pollinator coevolution. **Ecology** **55**: 412-419.
- v. Helversen, O. & Reyer H. U. 1984. Nectar intake and energy expenditure in a flower visiting bat. **Oecologia** **63**: 178-184.
- v. Helversen, O. 1993. Adaptations of flowers to the pollination by Glossophaginae bats. In: W. Barthlott, C. M. Naumann, K. Schmidt-Loske and K. L. Schuchmann (eds.), **Animal-plant Interactions in Tropical Environment**, Bonn, Germany: Annual Meeting of German Society for Tropical Ecology held at Bonn, Zoologisches Forschungsinstitut and Museum Alexander Koenig. Pag. 41-59.
- v. Helversen, D. & v. Helversen, O. 1999. Acoustic guide in a bat-pollinated flower. **Nature** **398**: 759-760.
- Heyneman, A. J. 1983. Optimal sugar concentration of floral nectars – dependence on sugar intake efficiency and foraging cost. **Oecologia** **60**:198-213.
- Horner, M. A., Fleming, T. H. & Sahey, C. T. 1998. Foraging behaviour and energetics of a nectar-feeding bat, *Leptonycteris curasoae* (Chiroptera: Phyllostomidae). **Journal of Zoology** **244**: 575-586.

- Howell, D. J., 1977. Time-sharing and body partitioning in bat plant pollination systems. **Nature** **270**: 509-510.
- Howell, D.J., Hartl, D.L. 1980. Optimal foraging in Glossophaginae bats: when to give up. **The American Naturalist**, **115**: 696-704.
- Ishii, R. & Higashi, M. 2001. Coexistence induced by pollen limitation in flowering-plant species. **Proceedings of Royal Society – Biological Sciences** **268**: 579-585.
- Johnson, S. D., & Steiner, K. 2000. Generalization versus specialization in plant pollination system. **Tree** **15**: 140-143.
- Lemke, T. O., 1984, Foraging ecology of the long-nosed bat, *Glossophaga soricina*, with respect to resource availability. **Ecology** **65**: 538-548.
- Lemke, T. O. 1985. Pollen carrying by the nectar-feeding bat *Glossophaga soricina* in a suburban environment. **Biotropica** **17**: 107-111.
- Moeller, D. A. 2004. Facilitative interactions among plants via shared pollinators. **Ecology** **85**: 3289-3301.
- Nicolson, S. W. 2002. Pollination by passerine birds: why are the nectar so dilute? **Comparative Biochemistry and Physiology** **131**: 645-652.
- Pauw, A. Collapse of a pollination web in small conservation areas. **Ecology** **88**: 1759-1769.
- Proctor, M.; Yeo, P. & Lack, A. 1996. **The Natural History of Pollination**. British Wildlife Publishing; Rotherwick, Hampshire, 1° ed, 479p.
- Roces, F.; Winter, Y. & von Helversen, O. 1993. Nectar concentration preference and water balance in a flower visiting bat, *Glossophaga soricina antillarum*. In: W. Barthlott, C. M. Naumann, K. Schmidt-Loske, & K. L. Schuchmann (eds.), **Animal-plant Interactions in Tropical Environment**, pp. 159-165, Annual Meeting of German Society for Tropical Ecology held at Bonn, Zoologisches Forschungsinstitut and Museum Alexander Koenig, Bonn.
- Rodriguez-Peña, N.; Stoner, K. E., Schondube, J. E.; Ayala-Berdón, J.; Florez-Ortiz, C. M. & Martinez Del Rio, C. 2007. Effects of sugar composition and concentration on food selection by saussures's long-nosed bat (*Leptonycteris curasoae*) and long-tongued bat (*Glossophaga soricina*). **Journal of Mammalogy** **88**: 1466-1474.
- Santos, I. E.; Paese, A.; Pires, J. S. R. 1996. **Unidades da paisagem (biótopos) do Campus da UFSCar, São Carlos, SP**. EDUFSCar, São Carlos, SP.
- Slauson, L. A., 2000. Pollination biology of two chiropterophilous Agaves in Arizona. **American Journal of Botany** **87**: 825-836.
- Stiles, F. G. 1977. Coadapted competitors: The flowering seasons of hummingbird-pollinated plants in a tropical forest. **Science** **198**:1177-1178.

- Straube, F.C., & Bianconi, G.V. 2002. Sobre a grandeza e a unidade utilizada para estimar esforço de captura com utilização de redes-de-neblina. *Chiroptera Neotropical* 8: 150-152.
- Tolentino, M., 2007. **Estudo crítico sobre o clima da região de São Carlos**. EDUFSCar, São Carlos, SP, p. 78.
- Tschapka, M., & von Helversen, O. 1999. Pollination of syntopic *Marcgravia* species in Costa Rican lowland rain forest: bat and opossums. **Plant Biology** 1: 382-388.
- Vaz, A. M. S. F., & Tozzi, A. M. G. A. 2003. *Bauhinia* ser. *Cansenia* (Leguminosae: Caesalpinioideae) no Brasil. **Rodriguesia** 54: 55-143.
- Vaz, A. M. S. F., & Tozzi, A. M. G. A. 2005. Sinopse de *Bauhinia* sect. *Pauletia* (Cav.) DC. (Leguminosae: Caesalpinioideae: Cercideae) no Brasil. **Revista Brasileira de Botânica** 28: 477-491.
- Vizotto, L.D. & V.A. Taddei. 1973. **Chave para determinação de quirópteros brasileiros**. São José do Rio Preto, Editora da UNESP, 61p.
- Waser, N. M. 1978. Interspecific pollen transfer and competition between co-occurring plant species. **Oecologia** 36: 223-236.
- Waser, N. M.; Chittka, L.; Price, M. V.; Williams, N. M. & Ollerton, J. 1996. Generalization in pollination systems, and why it matters. **Ecology** 77:1043-1060.
- Wheelwright, N. T. 1985. Competition for dispersers, and the timing of flowering and fruiting in a guild of tropical trees. **Oikos** 44: 465-477.
- Winter, Y; Helversen, O.V; Norberg, U.M; Kunz, T.H. & Steffenson, J.F. 1993. Flight cost and economy of nectar-feeding in the bat *Glossophaga soricina* (Phyllostomidae: Glossophaginae). In: **Animal Plant interactions in tropical environment**. Results of the Annual meeting of the German Society for tropical Ecology.
- Zar, J. H. 1998. **Biostatistical Analysis** (4th ed.). Prentice-Hall, Inc., Englewood Cliffs, New Jersey.
- Zimmerman, M. 1983. Plant reproduction and optimal foraging: experimental nectar manipulations in *Delphinium nehoni*. **Oikos** 41: 57-63.
- Zortea, M. 2003. Reproductive patterns and feeding habits of three nectarivorous bats (Phyllostomidae: Glossophaginae) from the Brazilian cerrado. **Brazilian Journal of Biology** 63: 159-168.



Bauhinia holophylla



Bauhinia longifolia

Figura 1. Padrão de secreção de néctar floral de *Bauhinia holophylla* e *Bauhinia longifolia* ao longo da antese. Volume de néctar é descrito por (■) e concentração de solutos no néctar por (◆); barras referem-se ao desvio padrão.

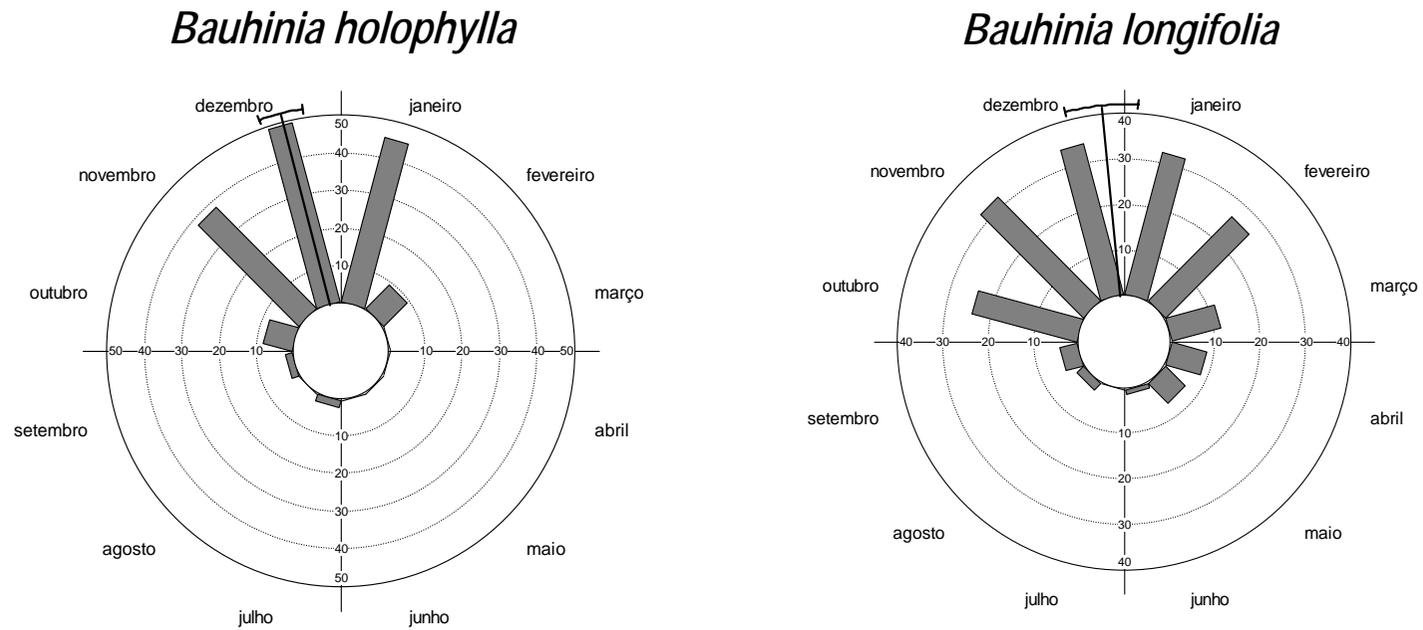


Figura 2. Número de indivíduos com flores e/ou botões, indicando o período de floração de *Bauhinia holophylla* e *B. longifolia* em um fragmento de cerrado, no sudeste do Brasil.

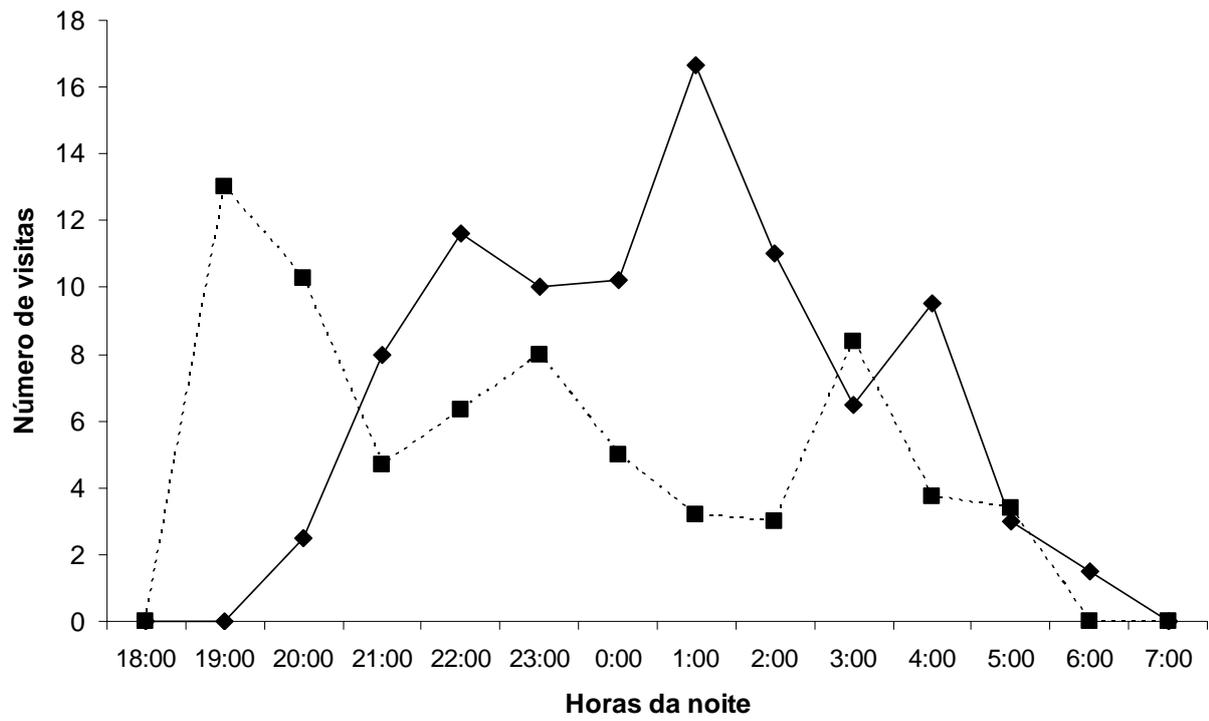


Figura 3. Número de visitas de morcegos Glossophaginae em flores de *Bauhinia holophylla* (—◆—) e de *B. longifolia* (---■---) em um fragmento de cerrado, no sudeste do Brasil.