



BIOLOGIA DA POLINIZAÇÃO DE ESPÉCIE ARBÓREA DE *CUPANIA*: DICOGAMIA SINCRONIZADA, FENÓTIPO GENERALISTA E PREDOMINÂNCIA DE ABELHAS SEM FERRÃO

POLLINATION BIOLOGY OF A TREE SPECIES OF *CUPANIA*: SYNCHRONOUS DICHO GAMY, GENERALIST PHENOTYPE AND PREDOMINANCE OF STINGLESS BEES

Alexandre Tomaz da Fonseca¹ & Leandro Freitas¹*

SUMMARY

1. Jardim Botânico do Rio de Janeiro, Rua Pacheco Leão 915, 22460-030, Rio de Janeiro – RJ, Brasil.

*leandro@jbrj.gov.br

Citar este artículo

TOMAZ DA FONSECA, A. & L. FREITAS. 2022. Biología da polinização de espécie arbórea de *Cupania*: dicogamia sincronizada, fenótipo generalista e predominância de abelhas sem ferrão. *Bol. Soc. Argent. Bot.* 57: 209-224.

DOI: <https://doi.org/10.31055/1851.2372.v57.n2.35857>

Background and aims: We know little about the pollination biology of tropical tree species associated with the pollination system by diverse insects (DI). We studied the floral biology, breeding system, and floral visitors of *Cupania oblongifolia*.

M&M: Experiments and observations were carried out in an area of the Atlantic Forest. **Results:** The flowers are small and greenish and produce little nectar. The species is diclinous-monoecious but the anthesis of female and male flowers is temporally separated into the inflorescences, with little or no overlap (*i.e.*, synchronized dichogamy). Fruit set did not differ after cross- and self-pollinations and natural conditions, indicating the absence of both self-incompatibility and pollen limitation. Flowers of *C. oblongifolia* were visited by 87 species of Hymenoptera, Diptera, Lepidoptera, and Coleoptera. Male flowers were more visited and 20 species visited the two morphs. Floral visitors were mostly rare and about 80% of the visits were made by Hymenoptera, mainly stingless bees. Two species of *Scaptotrigona* were eudominant.

Conclusions: The floral phenotype fits on the description of DI systems. Many species of insects were recorded but stingless bees predominated. Meliponini constitutes the most abundant anthophilous group in Neotropical forests, thus pollination systems associated with them are expected. Based on our results, it is possible to forecast that some species classified as DI based on floral phenotype and visitor richness may be strongly associated with a certain group of pollinators, denoting a lower degree of generalization.

KEY WORDS

Bees, ecological generalization, Meliponini, monoecious, plant- pollinator interactions, reproductive success, Sapindaceae.

RESUMO

Introdução e objetivos: Pouco sabemos acerca da biologia da polinização de espécies arbóreas tropicais com sistema de polinização por diversos insetos (DI). Estudamos a biologia floral, o sistema reprodutivo e os visitantes florais de *Cupania oblongifolia*.

M&M: Experimentos e observações foram feitos em uma área de Mata Atlântica.

Resultados: As flores são pequenas e esverdeadas e secretam pouco néctar. A espécie é díclina-monóica, mas a antese das flores femininas e masculinas é separada temporalmente nas inflorescências, com pouca ou sem sobreposição (*i.e.*, dicogamia sincronizada). A produção de frutos não diferiu após polinização cruzada, autopolinização e condições naturais, indicando não haver autoincompatibilidade nem limitação polínica. A espécie foi visitada por 87 espécies de Hymenoptera, Diptera, Lepidoptera e Coleoptera. Flores masculinas foram mais visitadas e 20 espécies visitaram os dois morfos florais. A maioria dos visitantes florais foi rara e cerca de 80% das visitas foram de Hymenoptera, em particular abelhas sem ferrão. Duas espécies de *Scaptotrigona* foram eudominantes.

Conclusões: O fenótipo floral se encaixa na descrição do sistema DI. Muitos insetos foram registrados, mas abelhas sem ferrão predominaram. Meliponini constitui o grupo antófilo mais abundante nas florestas neotropicais, portanto, sistemas de polinização associados a elas são esperados. A partir de nossos resultados se pode projetar que parte das espécies classificadas como DI com base no fenótipo floral e riqueza de visitantes podem estar fortemente associadas a um grupo específico de polinizadores, o que denotaria um menor grau de generalização.

PALAVRAS CHAVE

Abelhas, generalização ecológica, interações planta-polinizador, Meliponini, monoecia, sucesso reprodutivo, Sapindaceae.

Recibido: 6 Dic 2021

Accepted: 23 May 2022

Publicado impreso: 30 Jun 2022

Editor: Gabriel Bernardello

ISSN versión impresa 0373-580X

ISSN versión on-line 1851-2372

INTRODUÇÃO

Os sistemas de polinização das angiospermas têm sido interpretados sob diferentes pontos de vista em relação à evolução das interações entre plantas e polinizadores e o grau de especialização-generalização (Faegri & van der Pijl, 1979; Waser *et al.*, 1996; Fenster *et al.*, 2004; Ollerton *et al.*, 2007; Rosas-Guerreiro *et al.*, 2014; Armbruster, 2017; Martins *et al.*, 2022). Em virtude das diferenças morfológicas, fisiológicas e comportamentais entre visitantes florais é esperado que as pressões seletivas que estes exercem sobre os atributos florais de certa espécie sejam distintas, prevalecendo no sistema os polinizadores mais efetivos. Essa ideia é a base do “princípio do polinizador mais efetivo” (Stebbins, 1970) e encontra correspondência no conceito de síndromes de polinização (Faegri & van der Pijl, 1979), que implicitamente assume evolução em direção a sistemas de polinização especializados (Ávila Jr. & Freitas, 2011). Contudo, muitas espécies são polinizadas por uma ampla gama de espécies de visitantes, pertencentes a diferentes grupos taxonômicos, ou seja, constituem sistemas generalistas (Waser *et al.*, 1996). O predomínio de sistemas de polinização especialistas ou generalistas nas comunidades e a validade do conceito de síndromes estiveram na base dos principais debates na literatura internacional neste campo de estudo nas últimas décadas (e.g. Rosas-Guerreiro *et al.*, 2014; Armbruster, 2017; Dellinger, 2020). Apesar das divergências e lacunas, existe uma razoável concordância em torno de que as interações estão distribuídas em um gradiente entre extremos de especialização e generalização e que existem diferentes formas de se definir os sistemas de polinização como especializados e generalistas (Fenster *et al.*, 2004; Ollerton *et al.*, 2007; Armbruster, 2017).

Muitas espécies arbóreas nas florestas tropicais, com flores pequenas e inconspícuas, coloração pálida e com néctar em pequena quantidade e facilmente acessível, têm sido associadas a um sistema generalista de polinização por diversos pequenos insetos (Wardhaugh, 2015), ou sistema de polinização por diversos insetos (DI) (*sensu* Moreira & Freitas, 2020). Apesar de ter sido proposto há quase quatro décadas para espécies de árvores de uma comunidade de floresta tropical na Costa Rica (Bawa *et al.*, 1985; Bawa, 1990), foram realizados

muito poucos estudos de biologia da polinização de plantas com atributos florais do sistema DI (Moreira & Freitas, 2020). Plantas classificadas neste sistema são visitadas por insetos de diversos grupos (e.g., abelhas, besouros, borboletas, moscas e vespas) e têm características florais semelhantes às plantas classificadas em um sistema de polinização por abelhas pequenas, principalmente abelhas sem ferrão, proposto por Bawa & Opler (1975) para árvores tropicais com sistema sexual dióico. A diferenciação entre esses dois sistemas de polinização (i.e., DI e abelhas pequenas) tem como base a frequência de visitas dos polinizadores (Bawa *et al.*, 1985; Bawa, 1990), embora seja difícil se reconhecer os respectivos fenótipos florais, além de dificuldades para delimitação conceitual dos dois sistemas (Moreira & Freitas, 2020). Na verdade, o conjunto de espécies apontadas como polinizadas por diversos insetos pode de fato não constituir um único sistema de polinização e sim uma gama ampla de sistemas generalistas (*q.v.*, Martins *et al.*, 2022).

Abelhas sem ferrão (Apidae: Meliponini) constituem uma parcela importante dos visitantes florais em florestas tropicais, porém sua importância na polinização tem sido questionada (Janzen, 1975; Inouye *et al.*, 1980; Renner & Feil, 1993; Murphy & Breed, 2008). Embora espécies de Meliponini são capazes de percorrer distâncias em torno de 2 km em busca de alimento (Roubik & Aluja, 1983), essa capacidade não reflete necessariamente as distâncias usuais de forrageio, influenciada por outras variáveis, tais como localização e abundância de recursos alimentares, formas de orientação e marcação de trilhas de forrageamento e disponibilidade de locais de nidificação (Araujo *et al.*, 2004). Abelhas sem ferrão tendem a permanecer um longo tempo forrageando em apenas um indivíduo e por isso têm sido consideradas ineficientes quanto à movimentação intraespecífica de pólen, o que caracterizaria as interações como antagonistas (Janzen, 1975). Além disso, têm sido registradas obtendo recursos florais de modo inapropriado (pilhadores e ladrões de néctar e pólen, *sensu* Freitas, 2018), em flores com tamanho e morfologia adequadas para polinização por outros grupos (Murphy & Breed, 2008; Alves-dos-Santos *et al.*, 2016). Em contraste, outros trabalhos têm apontado que estas abelhas desempenhariam papel importante na polinização do dossel de florestas

tropicais, mesmo que promovendo mais autogamia e geitonogamia de que polinização cruzada (Bawa, 1977, 1980, 1990; Momose *et al.*, 1998; Ramalho, 2004; Pires & Freitas, 2008; Monteiro & Ramalho, 2010).

Sapindaceae possui cerca de 150 gêneros e 2000 espécies distribuídas em regiões tropicais e subtropicais, em sua maioria com flores díclinas (Somner *et al.*, 2015). *Cupania* é um dos maiores gêneros na família, com espécies que possuem inflorescências paniculadas terminais, com flores actinomorfas de coloração branca a amarelada e tamanho reduzido (Somner *et al.*, 2009). As flores femininas e masculinas apresentam, respectivamente, estaminódios e pistilódios bem desenvolvidos, dificultando a distinção dos morfos feminino e masculino (Stevens 2001). Espécies do gênero têm sido indicadas como tendo sistemas de polinização generalistas, devido ao fenótipo floral e ao registro de diversos insetos como visitantes florais, embora tenha sido registrada polinização principalmente por abelhas nas duas espécies neotropicais estudadas em detalhe (Bawa 1977; Ferreira 2009). Neste trabalho estudamos a biologia floral, sistema reprodutivo, sucesso reprodutivo e a composição dos visitantes florais de *Cupania oblongifolia* Mart. Os dados foram obtidos com o intuito de caracterizar o sistema de polinização da espécie e explorar aspectos da morfologia floral e da biologia reprodutiva que se relacionam aos visitantes florais.

MATERIAL E MÉTODOS

Área de estudo e espécie estudada

O trabalho foi realizado no Parque Nacional de Itatiaia (PNI) (em torno de 22° 27'44''S; 44° 36'15''W). O PNI está localizado a oeste do estado do Rio de Janeiro e ao sul de Minas Gerais, no Maciço de Itatiaia, um dos principais remanescentes de Mata Atlântica da Serra da Mantiqueira. Com uma área de aproximadamente 30.000 ha, a vegetação do PNI na faixa de 500-1500 m amsl (acima do nível médio do mar) de altitude é descrita como Floresta Ombrófila Densa Montana. O clima do Itatiaia é dividido em seis diferentes níveis altitudinais, sendo as cotas de 500 a 1000 m amsl caracterizadas, segundo a classificação de Köppen, como Cwa e Cfb com períodos frios

apresentando baixa pluviosidade e períodos quentes com alta pluviosidade (Segadas-Vianna & Dau, 1965).

Cupania oblongifolia é uma espécie arbórea heliófita de até 20 m de altura (Somner *et al.*, 2009), que ocorre predominantemente em formações florestais em estágios iniciais de sucessão secundária (Lorenzi, 1998). É endêmica do território brasileiro, sendo encontrada nas regiões Norte, Nordeste, Sul e Sudeste, nos domínios da Floresta Amazônica, Cerrado e Mata Atlântica (Somner *et al.*, 2015). Foi registrada na faixa altitudinal de 500 a 800 m amsl na floresta montana no PNI e em áreas limítrofes adjacentes. Em estudo sobre a composição florística e a estrutura de vegetação na floresta montana do PNI com árvores de DAP > 10 cm, esta espécie apresentou 7 indivíduos ha⁻¹ (Guedes-Bruni, 1998), embora sua abundância nas florestas do Itatiaia seja maior em áreas expostas a efeitos de borda (A.T. Fonseca, obs. pess.). O fruto é do tipo cápsula, trigono-piriforme apresentando três sementes com arilo alaranjado (Somner *et al.*, 2009). Material testemunho foi depositado no herbário do JBRJ (A.T. Fonseca, 05 - RB707038 e A.T. Fonseca, 06 - RB707040).

Biologia floral e polinizadores

A biologia floral foi estudada em campo e no laboratório, a partir de material coletado e armazenado em FAA 70%. A presença de osmóforos foi verificada por meio do teste do vermelho neutro (Dafni *et al.*, 2005). A viabilidade polínica foi estimada através do corante carmim acético (Dafni *et al.*, 2005), em grãos de pólen de anteras de flores estaminadas e pistiladas. A receptividade estigmática foi testada em campo pela reação com peróxido de hidrogênio a 3% (adaptado de Kearns & Inouye, 1995). Os testes foram feitos em diferentes fases ao longo da vida das flores, sendo associados à turgidez e coloração do estigma para posterior avaliação de duração da antese. Para determinar a longevidade e os recursos florais, flores pistiladas e estaminadas foram marcadas e ensacadas no início da antese e observadas até a senescência. Devido ao porte da espécie, andaimes de construção foram montados para acesso às flores.

Os polinizadores foram estudados durante o dia, através de observação direta e registradas por meio de câmera digital (Dafni *et al.*, 2005). O comportamento de forrageio foi registrado em

flores pistiladas e estaminadas e os visitantes que entraram em contato com os órgãos reprodutivos das flores dos dois morfos foram considerados polinizadores potenciais. A composição dos visitantes foi determinada primeiramente por meio de observações aleatórias e amostragens-piloto em diferentes plantas e horários do dia, totalizando 14 horas. Para registro da frequência dos visitantes florais foram realizadas sessões de coleta focal. Foram marcados oito indivíduos em pontos próximos a trilhas do Parque. Nas sessões de coleta focal, todos os visitantes de cinco ramos florais por indivíduo foram coletados com puçá. Foram realizadas oito sessões de coleta focal para cada morfo floral de 30 min cada, entre 10:00h e 14:00h, em dias sem chuva ao longo dos meses de abril, maio e junho. As espécies de visitantes florais coletados foram identificadas em laboratório com auxílio de literatura e consulta a especialistas. A dominância das espécies foi calculada para ambos os morfos pela fórmula $D\% = (i/t) \times 100$, sendo i o total de indivíduos de uma espécie e t o total de indivíduos coletados. A dominância foi categorizada em eudominante ($D \geq 10\%$), dominante ($5\% \leq D < 10\%$), subdominante ($2\% \leq D < 5\%$), recessiva ($1\% \leq D < 2\%$) e rara ($< 1\%$) (Friebe, 1983 *apud* Ferreira, 2009). Os visitantes florais coletados em ambos os morfos florais e com frequência superior a 5% foram observados sob microscópio estereoscópico para verificar a presença e localização de grãos de pólen (cabeça, tórax e pernas). Foi construída uma curva de acumulação de espécies (Legendre & Legendre, 1998) a partir do número de indivíduos coletados por espécie, a qual não alcançou a assíntota, indicando maior riqueza de espécies de visitantes florais do que o amostrado.

Sistema Reprodutivo

Para determinar o sistema reprodutivo foram realizados testes controlados de polinização manual. Foram selecionados quatro indivíduos nos quais inflorescências com botões foram isoladas com sacos de “voile”. Os cruzamentos foram realizados no primeiro dia de receptividade estigmática. Todos os tratamentos foram aplicados em cada um dos quatro indivíduos amostrados. As flores foram submetidas aos seguintes tratamentos: 1. flores não-manipuladas, flores pistiladas foram previamente ensacadas e deixadas intactas para

aferir a formação de frutos sem fertilização (*i.e.*, teste para apomixia); 2. autopolinização manual (pólen de flores masculinas), flores pistiladas foram polinizadas com o pólen de flores estaminadas do mesmo indivíduo (*i.e.*, geitonogamia); 3. autopolinização (pólen de flores femininas), flores pistiladas foram polinizadas com o pólen retirado dos estaminódios de flores pistiladas do mesmo indivíduo; 4. polinização cruzada (pólen de flores masculinas), flores pistiladas receberam pólen de flores masculinas de outro indivíduo a pelo menos 50 m de distância; 5. Polinização cruzada (pólen de flores femininas), flores pistiladas receberam pólen retirado dos estaminódios de flores pistiladas de outro indivíduo, a pelo menos 50 m de distância; e 6. Polinização natural, flores não-ensacadas foram marcadas e acompanhadas para observação da polinização em condições naturais. O sucesso de polinização em cada tratamento foi estimado pela “fruit set” em cada tratamento, por meio da contagem de frutos, aproximadamente cinco semanas após a antese. Os frutos estavam bem desenvolvidos após este período, mas ainda imaturos, o que foi feito com intuito de evitar efeito da intensa predação de sementes por larvas de lepidópteros na estimativa de fecundidade. A diferença na frutificação dos tratamentos foi analisada através do teste Qui-quadrado (χ^2) (Zar, 1999). A produção de frutos após polinização cruzada manual e em condições naturais foi comparada para cálculo do índice de limitação polínica ($I_{LP} = 1 - (F_c / F_{pc})$), sendo F_c a quantidade de frutos produzidos sob condições naturais e F_{pc} a quantidade de frutos produzidos sob polinização cruzada manual (Larson & Barrett, 2000).

RESULTADOS

Durante o período de estudo, *C. oblongifolia* floresceu de abril a julho e frutificou de agosto a outubro. A espécie apresentou dinâmica de floração alternada num mesmo indivíduo, com inflorescências bissexuadas contendo flores pistiladas separadas temporalmente das flores estaminadas, com pouca ou nenhuma sobreposição entre as fases sexuais (*i.e.*, dicogamia sincronizada). A quantidade de botões por inflorescência e de inflorescências por ramos florais foi de $357,6 \pm 284,9$ ($n = 20$) e $3,5 \pm 1,4$ ($n = 26$), respectivamente

(média \pm d.p., aqui em todo o texto). As flores são pentâmeras e possuem tamanho pequeno, com 3-4 mm de diâmetro e 4-6 mm de comprimento. As flores estaminadas apresentam um pistilo não funcional (i.e., pistilódio) com três óvulos vestigiais e um gineceu reduzido circundado por oito estames com anteras de coloração variando de alvacenta a vinácea e deiscência rimosa (Figura 1A). As flores pistiladas apresentam um pistilo bem desenvolvido com ovário contendo três óvulos de placentação axial (Figura 1B). O ovário é circundado por oito estaminódios, de mesma coloração que nas flores estaminadas, os quais produziram pólen, porém as anteras permaneceram fechadas durante toda antese. Alta porcentagem de grãos de pólen de ambos os morfos coraram com carmim acético, especificamente $97,8 \pm 0,29\%$ ($n = 3$) nas flores estaminadas e $98,4 \pm 0,90\%$ ($n = 3$) nas pistiladas. Em ambos os morfos, um nectário extrastaminal em forma de anel ocorre na base das flores, circundando os estames ou os estaminódios. As flores apresentaram um cheiro adocicado durante toda a antese. Os filetes e as anteras dos estames e estaminódios, o nectário e as pétalas de ambos os morfos reagiram ao teste de vermelho neutro, indicando a ocorrência de osmóforos. A antese das flores estaminadas durou em torno de seis dias, com o erguimento gradual de um a três estames por dia, seguido da abertura das anteras ($n = 15$ flores, 3 plantas). Não foi observado um horário específico de início da antese. Após a senescência das flores estaminadas, as flores pistiladas iniciavam a antese, com o erguimento completo do estigma em dois a quatro dias, permanecendo receptivas por cerca de três dias, quando ocorre a mudança de coloração e perda de turgidez do estigma ($n = 15$, 3 plantas). A produção de néctar em ambos os morfos não foi medida, mas sua presença foi constatada pela presença de gotículas ou filme brilhante sobre o nectário e inferida pela observação de insetos sorvendo a secreção.

Cupania oblongifolia depende de polinizadores pois não é apomítica, mas é autocompatível, frutificando após cruzamento autogâmico e geitonogâmico (Tabela 1), embora isso é limitado naturalmente pela dicogamia sincronizada. A frutificação não diferiu entre os tratamentos, exceto pelo sucesso menor após autopolinização manual realizada com pólen dos estaminódios das flores femininas (Tabela 1, $\chi^2 = 23,06$; $p = 0,05$; $n = 496$ e

5). Apesar desta diferença, houve frutificação após cruzamentos de autopolinização e de polinização cruzada utilizando pólen retirado dos estaminódios (Tabela 1).

Foram coletados 438 indivíduos de visitantes florais pertencentes a 87 morfoespécies de insetos de quatro ordens (Tabela 2, Figuras 2, 3). Maioria das visitas foi em flores masculinas, com 302 indivíduos (68,8%) de 62 espécies, enquanto que nas flores femininas foram 136 indivíduos (31,2%) de 45 espécies. Os morfos florais compartilharam 20 espécies (22,9%), sendo 13 de Hymenoptera, quatro de Diptera e três de Lepidoptera. Espécies de Hymenoptera tiveram maior abundância, com 79% do total de indivíduos coletados. Espécies de Diptera e Lepidoptera apresentaram abundâncias semelhantes, com 11% e 10% dos indivíduos, respectivamente (Tabela 2). A tribo Meliponini respondeu por mais de 70% dos indivíduos de espécies de Hymenoptera (Figura 4), sendo *Scaptotrigona bipunctata* (Figura 4A, B) a única espécie eudominante nas flores femininas e masculinas. Outra espécie que desempenhou papel importante na polinização foi *Scaptotrigona* sp.1, apresentando eudominância em flores masculinas e dominância em flores femininas. *Apis mellifera* (Figura 4C, D) apresentou subdominância para os dois morfos florais. Já *Paratrigona subnuda* (Hymenoptera: Meliponini) (Figura 4E, F) e *Urbanus dorantes dorantes* (Lepidoptera: HesperIIDae) tiveram dominância nas flores masculinas e femininas, respectivamente, embora tenham sido apenas recessiva e rara, respectivamente, nos morfos florais opostos. O restante dos visitantes florais foi considerado recessivo ou raro, com exceção de *Ornidia obesa* (Figura 3B), a qual apresentou dominância em flores femininas.

Os visitantes começavam as visitas às flores por volta das 7:00h, com maior frequência e riqueza de visitantes entre 10:00h e 14:00h. A partir deste horário, as visitas começavam a declinar, até não serem mais observadas por volta das 17:30h. Apenas espécies de Hymenoptera foram observadas buscando tanto pólen como néctar como recurso floral. Nestes casos, a coleta de pólen ocorreu preferencialmente na parte da manhã junto com a coleta do néctar, enquanto na parte da tarde, néctar foi o principal recurso explorado. A unidade de polinização foi a flor, com os insetos pousando

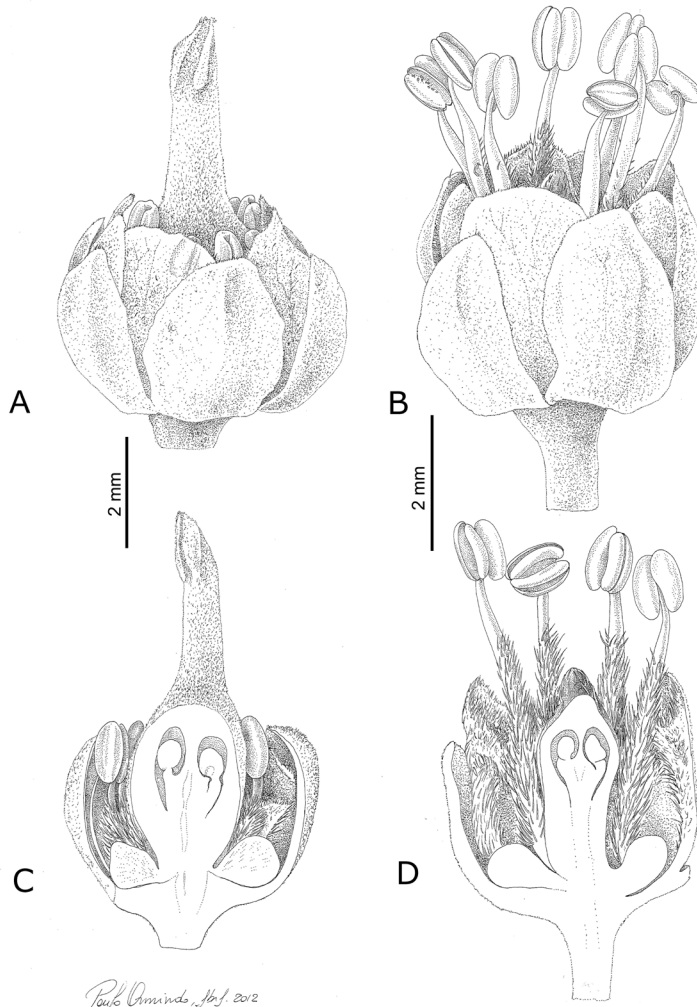


Fig. 1. Diferentes morfos florais de *Cupania oblongifolia*. **A.** Flor feminina (pistilada) apresentando pistilo desenvolvido e oito estaminódios com filetes reduzidos e anteras parcialmente encobertas pelos verticilos florais. **B.** Flor masculina (estaminada) apresentando estames desenvolvidos e um pistilódio com estilete pouco desenvolvido. **C.** Corte longitudinal da flor feminina mostrando o ovário e os óvulos desenvolvidos, e os estaminódios ao redor do ovário circundados pelo nectário. **D.** Corte longitudinal da flor masculina mostrando o ovário e óvulos pouco desenvolvidos, e os estames ao redor do ovário circundado pelo nectário.

diretamente sobre estas, embora muitas vezes se locomoviam pela inflorescência tocando mais de uma flor por visita. Os visitantes tocavam as estruturas reprodutivas das flores com a cabeça, tórax, abdômen, pernas ou asas (borboletas neste caso). Os insetos usualmente visitavam várias flores por inflorescência e várias inflorescências por indivíduo, permanecendo em cada inflorescência desde alguns segundos até cerca de 2 minutos, no

caso de alguns indivíduos de Meliponini. Pudemos observar indivíduos das espécies de *Scaptotrigona* e *Melipona* se movimentando entre indivíduos próximos de *C. oblongifolia* (i.e., menos que 10 m de distância entre eles) durante a realização das visitas às flores.

Mais de 90% de 47 indivíduos de *S. bipunctata* coletados em flores femininas apresentavam pólen de *C. oblongifolia* aderido ao corpo (Tabela 3). Nos

Tabela 1. Produção de frutos de *Cupania oblongifolia* após diferentes tratamentos de polinização na Mata Atlântica montana do Itatiaia, sudeste do Brasil. Letras diferentes indicam diferenças significativas ($p < 0,05$) após comparação por teste Qui-quadrado (χ^2).

Tratamentos	Nº de flores	Nº de frutos (%)
Flores não-manipuladas (apomixia)	32	0
Geitonogamia manual (pólen de flores masculinas)	169	67 (40) ^a
Autopolinização manual (pólen de flores femininas)	82	14 (17) ^b
Polinização cruzada (pólen de flores masculinas)	63	28 (44) ^a
Polinização cruzada (pólen de flores femininas)	36	13 (36) ^a
Condições naturais	147	43 (29) ^a

Tabela 2. Frequências absolutas de visitantes florais de *Cupania oblongifolia*, coletados em flores femininas e masculinas, de abril a junho de 2011, na Mata Atlântica montana no Itatiaia, sudeste do Brasil. Abreviaturas: Ni = número de indivíduos, Dom = categoria de dominância, Eu = eudominante, D = dominante, Sd = subdominante, R = recessiva, Rr = rara; N = néctar; P = pólen; ? = incerto.

Táxon	Flores ♀		Flores ♂		Total	Recurso coletado
	Ni	Dom	Ni	Dom		
HYMENOPTERA						
<i>Apis mellifera</i> Linnaeus, 1758	7	Sd	10	Sd	17	N, P
<i>Augochloropsis</i> sp.1	1	R	0	Rr	1	N
<i>Augochloropsis</i> sp.2	0	Rr	1	Rr	1	N
<i>Augochloropsis</i> sp.3	1	R	0	Rr	1	N
<i>Bombus morio</i> Swederus, 1787	0	Rr	2	R	2	N
<i>Cephalotrigona captata</i> Smith, 1854	2	R	6	R	8	N, P
<i>Exomalopsis analis</i> Spinola, 1853	0	Rr	3	R	3	
<i>Melipona quadrfaciata</i> Lepeletier, 1836	1	R	1	Rr	2	N
<i>Melipona</i> cf. <i>rufiventris</i> Lepeletier, 1836	5	Sd	2	R	7	N, P
<i>Melipona</i> sp. 1	6	Sd	2	R	8	N, P
<i>Melipona</i> sp. 2	0	Rr	1	Rr	1	N, P
<i>Nanotrigona testaceicornis</i> Lepeletier, 1836	2	R	1	Rr	3	N, P
<i>Partamona</i> sp. 1	4	Sd	9	Sd	13	N, P
<i>Paratrigona subnuda</i> Moure, 1947	2	R	27	D	29	N, P
<i>Paratrigona</i> sp. 1	0	Rr	3	R	3	?
<i>Paratrigona</i> sp. 2	0	Rr	11	Sd	11	?
<i>Scaptotrigona bipunctata</i> Lepeletier, 1836	51	Eu	74	Eu	125	N, P
<i>Scaptotrigona xanthotricha</i> Moure, 1950	1	R	7	R	8	N, P
<i>Scaptotrigona</i> sp. 1	8	D	55	Eu	63	N, P
<i>Scaptotrigona</i> sp. 2	1	R	0	Rr	1	?
<i>Schwarziana quadripunctata</i> Lepeletier, 1836	1	R	15	Sd	16	N, P
<i>Trigona braueri</i> Friese, 1900	3	R	2	R	5	N, P
<i>Trigona spinipes</i> Fabricius, 1793	0	Rr	6	R	6	N, P
<i>Augochlorini</i> sp. 1	1	R	0	Rr	1	N

Táxon	Flores ♀		Flores ♂		Total	Recurso coletado
	Ni	Dom	Ni	Dom		
Augochlorini sp. 2	1	R	0	Rr	1	N
Augochlorini sp. 3	0	Rr	1	Rr	1	N
Hymenoptera sp. 1	1	R	0	Rr	1	N
Hymenoptera sp. 2	0	Rr	1	Rr	1	N
Hymenoptera sp. 3	0	Rr	1	Rr	1	N
Hymenoptera sp. 4	0	Rr	1	Rr	1	N
Hymenoptera sp. 5	0	Rr	1	Rr	1	N
Hymenoptera sp. 6	0	Rr	1	Rr	1	N
Hymenoptera sp. 7	0	Rr	1	Rr	1	N
Hymenoptera sp. 8	1	R	0	Rr	1	N
Hymenoptera sp. 9	1	R	0	Rr	1	N
DIPTERA						
<i>Copestylum</i> sp.1	1	Rr	3	Rr	4	?
<i>Eristalis</i> sp.1	0	Rr	1	Rr	1	?
<i>Limnophora</i> sp.1	0	R	1	Rr	1	?
<i>Microdon</i> sp.1	0	Rr	1	Rr	1	?
<i>Ormidia obesa</i> Fabricius, 1775	2	Rr	7	R	9	N, P?
<i>Palpada</i> sp. 1	0	Rr	8	R	8	N, P?
<i>Palpada</i> sp. 2	2	R	3	R	5	N, P?
<i>Palpada</i> sp. 3	0	Rr	2	Rr	2	N, P?
<i>Toxomerus</i> sp. 1	0	Rr	1	Rr	1	?
<i>Toxomerus</i> sp. 2	0	Rr	1	Rr	1	?
Stratiomyidae sp. 1	0	Rr	1	Rr	1	?
Syrphidae sp. 1	0	Rr	1	Rr	1	N, P?
Syrphidae sp. 2	0	Rr	1	Rr	1	N, P?
Tachinidae sp. 1	0	R	1	R	1	?
Tachinidae sp. 2	0	Rr	1	Rr	1	?
Tachinidae sp. 3	0	R	1	Rr	1	?
Tachinidae sp. 4	1	R	0	R	1	?
Tachinidae sp. 5	0	Rr	1	R	1	?
Tachinidae sp. 6	0	R	1	R	1	?
Diptera sp. 1	0	Rr	2	Rr	2	?
Diptera sp. 2	1	Rr	2	Rr	3	?
Diptera sp. 3	0	Rr	1	Rr	1	?
LEPIDOPTERA						
<i>Actinote equatoria</i> (H. Bates, 1864)	3	R	1	Rr	4	N
<i>Actinote melanisans</i> Oberthür, 1917	1	R	0	Rr	1	N
<i>Adelpha</i> sp. 1	0	Rr	1	Rr	1	N
<i>Episcada</i> sp. 1	0	Rr	1	Rr	1	N
<i>Episcada</i> sp. 2	0	Rr	1	Rr	1	N
<i>Eurema</i> sp. 1	0	Rr	1	Rr	1	N
<i>Pereute</i> sp. 1	1	R	0	Rr	1	N
<i>Phaleochlaena lampra</i> Prout, 1918	1	R	0	Rr	1	N
<i>Placidula eurnassa</i> (C. Felder & R. Felder, 1860)	0	Rr	3	R	3	N
<i>Urbanus dorantes dorantes</i> (Stoll, 1790)	8	D	1	Rr	9	N
<i>Urbanus proteus</i> (Linnaeus, 1758)	1	R	0	Rr	1	N

Táxon	Flores ♀		Flores ♂		Total	Recurso
	Ni	Dom	Ni	Dom		
Nymphalidae sp. 1	0	Rr	1	Rr	1	N
Lepidoptera sp. 1	1	R	0	Rr	1	N
Lepidoptera sp. 2	1	R	0	Rr	1	N
Lepidoptera sp. 3	1	R	0	Rr	1	N
Lepidoptera sp. 4	1	R	0	Rr	1	N
Lepidoptera sp. 5	1	R	1	Rr	2	N
Lepidoptera sp. 6	1	R	0	Rr	1	N
Lepidoptera sp. 7	1	R	0	Rr	1	N
Lepidoptera sp. 8	1	R	0	Rr	1	N
Lepidoptera sp. 9	0	Rr	1	Rr	1	N
Lepidoptera sp. 10	1	R	0	Rr	1	N
Lepidoptera sp. 11	0	Rr	1	Rr	1	N
Lepidoptera sp. 12	1	R	0	Rr	1	N
Lepidoptera sp. 13	1	R	0	Rr	1	N
Lepidoptera sp. 14	1	Rr	0	Rr	1	N
Lepidoptera sp. 15	0	R	1	Rr	1	N
Lepidoptera sp. 16	0	Rr	1	Rr	1	N
Lepidoptera sp. 17	1	R	0	Rr	1	N
COLEOPTERA						
Cantharidae sp. 1	0	Rr	1	Rr	1	?
Total de Indivíduos	136		302		438	
Total de Espécies	45		62		87	

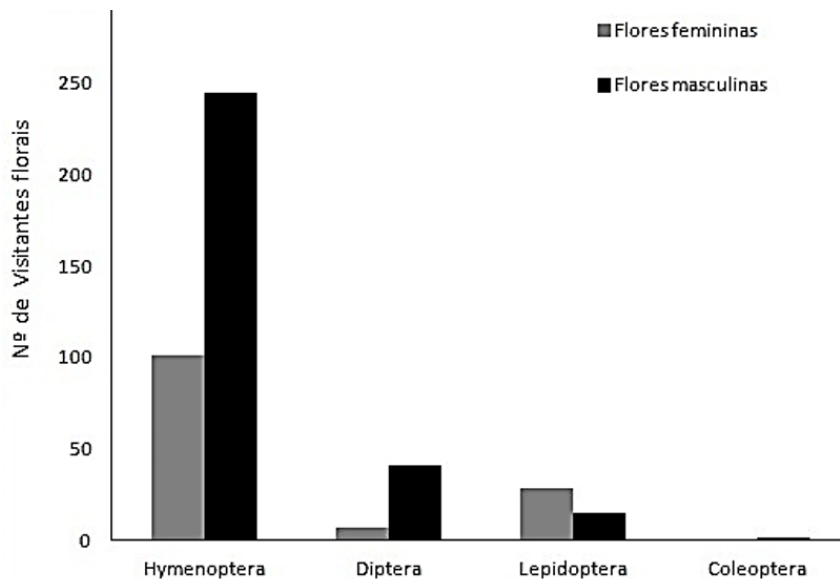


Fig. 2. Frequência acumulada de indivíduos de visitantes florais de espécies de Hymenoptera, Diptera, Lepidoptera e Coleoptera, coletados em flores masculinas e femininas de *Cupania oblongifolia*, na Mata Atlântica montana do Itatiaia, sudeste do Brasil.



Fig. 3. Exemplo de visitantes florais das diferentes ordens de insetos registradas em flores masculinas de *Cupania oblongifolia* na Mata Atlântica montana do Itatiaia, sudeste do Brasil. **A:** Hymenoptera: *Melipona* cf. *rufiventris* (Meliponini, Apidae). **B:** Diptera: *Ornidia obesa* (Syrphidae). **C:** Lepidoptera: *Placidula euryanassa* **D:** Coleoptera: Cantharidae sp.

Tabela 3. Frequência de indivíduos (%) com pólen aderido a diferentes partes do corpo para os principais visitantes (categorias de dominância) coletados em flores femininas de *Cupania oblongifolia* em Mata Atlântica montana. Abreviaturas: N = número de indivíduos analisados; Dom = categoria de dominância da espécie; Eu = eudominante; D = dominante; Sd = subdominante; R = recessiva.

Táxon	Categoria de dominância e tamanho amostral (indivíduos)		Porcentagem de indivíduos com presença de pólen (partes do corpo)		
	Dom	N	Cabeça	Tórax	Pernas
HYMENOPTERA					
<i>Scaptotrigona bipunctata</i>	Eu	47	93	91	94
<i>Scaptotrigona</i> sp. 1	D	7	100	100	85
<i>Melipona</i> cf. <i>rufiventris</i>	Sd	4	100	75	75
<i>Partamona</i> sp. 1	Sd	4	100	75	50
<i>Melipona</i> sp. 1	Sd	3	100	100	100
<i>Trigona braueri</i>	R	1	100	100	100
LEPIDOPTERA					
<i>Urbanos dorantes</i>	D	8	0	0	12



Fig. 4. Abelhas sociais coletando néctar em flores de *Cupania oblongifolia* na Mata Atlântica montana do Itatiaia, sudeste do Brasil. O principal polinizador da espécie, *Scaptotrigona bipunctata* em flor feminina (A) e masculina (B). Note pólen depositado na cabeça. A espécie exótica *Apis mellifera*, um polinizador de importância secundária, visitando flores femininas (C) e masculinas (D). *Paratrigona subnuda*, cuja importância na polinização é reduzida, pois visitam raramente as flores femininas (E), apesar de muito frequentes em flores masculinas (F). Apesar do tamanho reduzido, durante as visitas caminham sobre as flores e tocam o estigma ou as anteras com as pernas e porção ventral do corpo.

demais meliponíneos analisados sob microscópio estereoscópico, todos os indivíduos amostrados tinham presença de pólen de *C. oblongifolia*, ao menos na cabeça. Somente 12% dos indivíduos de *U. dorantes* (n = 8) apresentaram pólen aderido ao corpo, sendo apenas nas pernas e em pequena quantidade em comparação com as abelhas.

DISCUSSÃO

O sistema de polinização de *C. oblongifolia* abarca aspectos de generalização, mas pode ser enquadrado como um caso de especialização em grupo funcional (*sensu* Ollerton *et al.*, 2007; Armbruster 2017). Isso porque, embora uma alta riqueza de espécies de polinizadores de diferentes ordens tenha sido registrada nas flores desta espécie, abelhas Meliponini foram responsáveis pela maioria das visitas em ambos os morfos. Mais que isso, foi possível identificar uma espécie como polinizador principal, já que *Scaptotrigona bipunctata* respondeu por quase metade da frequência de visitas de polinizadores em flores femininas. Esses resultados se assemelham aos de outros sistemas de polinização em que ocorre especialização funcional em situação de generalização ecológica (Ollerton *et al.*, 2007; Narbona & Dirzo, 2010; Niemirski & Zych, 2011; Bartoš *et al.*, 2015; Martins & Freitas 2018).

Elevada frequência abelhas Meliponini foi observada em outras espécies de *Cupania* (Bawa 1977; Ferreira 2009). Em *C. guatemalensis* (Turcz.) Radlk. na América Central, os polinizadores observados foram predominantemente espécies de *Trigona* (Bawa 1977), enquanto que em *C. vernalis* Cambess. no sul do Brasil, o principal polinizador foi *S. bipunctata* (Ferreira 2009), tal como em *C. oblongifolia* no Itatiaia (ver também Ramalho, 1990 para *C. cinerea* Poepp. & Endl.). Variações espaço-temporais na fauna antófila são um componente importante dos sistemas de polinização, em particular nas flores com fenótipo floral generalista. Entretanto, os resultados dos estudos realizados em *Cupania* indicam que a polinização por abelhas sem ferrão é uma característica disseminada no gênero.

Apesar da elevada frequência de visitas a flores, abelhas sem ferrão supostamente têm pouca movimentação entre plantas coespecíficas e por isso têm sido consideradas como promotoras de autogamia e geitonogamia, conferindo pouco ou nenhuma

polinização cruzada (Janzen 1975; Ramalho, 2004; Monteiro & Ramalho 2010). Isso seria crítico para a reprodução sexual de uma espécie como *C. oblongifolia*, que requer transferência de pólen entre indivíduos, apesar da autocompatibilidade. Porém, observamos a presença de pólen na maioria das abelhas sem ferrão que coletamos nas flores femininas. Além disso, não encontramos diferenças na frutificação após cruzamentos cruzados e em condições naturais (*i.e.*, ausência de limitação polínica), indicando que os polinizadores realizaram movimento de pólen entre coespecíficos, em níveis no mínimo no limiar de capacidade de produção de frutos da espécie. A efetividade dos polinizadores pode ser otimizada pela alta densidade de indivíduos de *C. oblongifolia* na área de estudo (Fonseca & Freitas, dados não publ.). Uma explicação alternativa seria contribuição do vento na polinização (e.g. Zamudio *et al.*, 2021), o que não foi avaliado.

O papel das abelhas sem ferrão na polinização é um tema ambivalente. Por um lado, tendem a forragear próximo ao ninho, recrutam outros indivíduos com grande eficiência, umedecem cargas de pólen com néctar para adesão na corbícula e podem danificar partes florais em busca de recursos (exemplos em Roubik, 1989; Thorp, 2000; Nieh, 2004; León *et al.*, 2015; Leonhardt, 2017). Entretanto, o comportamento de forrageio de abelhas sem ferrão é muito variável, dependendo de características da espécie e das suas interações com outras abelhas, bem como da comunidade de plantas e de atributos da paisagem (Biesmeijer & Slaa, 2004). A fecundidade de *C. oblongifolia* no Itatiaia indica que a polinização por abelhas sem ferrão foi efetiva. Isso pode refletir a combinação de dois aspectos, primeiro a intensidade de floração de *C. oblongifolia*, já que floração massiva foi associada a maior chance de polinização por abelhas sem ferrão (Ramalho, 2004).

Além disso, as flores pistiladas de *C. oblongifolia* ocorrem separadas temporalmente das flores estaminadas num mesmo indivíduo ao longo da floração, ou seja, ocorrência de dicogamia sincronizada (Lloyd & Webb, 1986; ou dioícia funcional, Cruden, 1988). Floração em sequência sincronizada da qual ocorre pouca ou nenhuma sobreposição entre as fases pistilada e estaminada é conhecida para várias espécies de Sapindaceae (Cruden, 1988; Lima *et al.*, 2016), inclusive em *Cupania* (Bawa, 1977; Ferreira, 2009). Essa alternância entre as funções sexuais da planta impede

ou pelo menos minimiza as chances de autogamia e geitonogamia, enquanto aumenta as chances da polinização cruzada (Bawa, 1977; Cruden, 1988). Assim, a floração massiva acarretaria em alta visitação e a dicogamia sincronizada favoreceria o fluxo de pólen entre indivíduos de *C. oblongifolia*. Em suma, nossos resultados se somam a outros estudos que indicam que Meliponini constitui importante grupo de polinizadores de espécies arbóreas na região Neotropical (Roubik, 1989; Pires & Freitas, 2008; Moreira & Freitas, 2020; Bueno *et al.*, 2021).

A ausência de sistema de incompatibilidade era esperada em *C. oblongifolia*. Existe uma estreita associação entre dicogamia sincronizada e autocompatibilidade, com poucas exceções (Cruden, 1988). A dicogamia sincronizada promove a polinização cruzada impedindo ou pelo menos diminuindo as chances de ocorrerem autogamia ou geitonogamia (Bawa, 1977; Cruden, 1988). As autopolinizações manuais com pólen retirado dos estaminódios (i.e. de anteras fechadas) das flores femininas apresentaram formação de frutos, indicando sua viabilidade. Em *Cupania guianensis* Miq. (= *Cupania scrobiculata* Rich.) os grãos de pólen retirados de estaminódios também se apresentaram viáveis quando corados, embora tratamentos de polinização manual não tenham sido realizados (Bawa, 1977). A produção de pólen nos estaminódios das flores femininas de *Cupania* é difícil de explicar em uma perspectiva de custo energético, podendo refletir peculiaridades da ontogenia floral, tais como efeitos de pleiotropia.

O fato dos estaminódios das flores femininas de *C. oblongifolia* não sofrerem deiscência, mesmo possuindo grãos de pólen viáveis, pode refletir pressões seletivas contra a autofertilização e para atratividade das flores femininas. Essas características das flores de *C. oblongifolia* sugerem haver mimetismo de flores masculinas por flores femininas, o que tem sido apontado na literatura como responsável pela atração e aumento da frequência nas flores femininas de agentes polinizadores em busca dos recursos oferecidos pelas flores masculinas (e.g., Baker 1976; Ågren *et al.*, 1986; Castillo *et al.*, 2012; Yadav *et al.*, 2020). Tal mimetismo é amplamente distribuído em plantas monoicas e dioicas e é apontado como resultante de competição intraespecífica por polinizadores (Dafni, 1984).

CONCLUSÃO

Nossos resultados se somam a outros estudos, os quais têm mostrado que espécies com flores pequenas de simetria radial e néctar acessível, usualmente apontadas como generalistas associadas a insetos de diversos grupos, podem na verdade apresentar sistemas de polinização com certo grau de especialização. Abordagens que descrevam a efetividade dos polinizadores permitem melhor compreensão acerca destes sistemas de polinização e, embora não seja o ideal, medidas de frequência já fornecem um avanço em relação à riqueza de espécies de visitantes isoladamente (Martins *et al.*, 2022). O agrupamento de espécies em um sistema de polinização por diversos insetos (*sensu* Bawa, 1990) não diferencia possíveis graus de especialização em certas espécies de polinizadores ou mesmo em um grupo funcional (*q.v.*, Moreira & Freitas, 2020). Neste sentido, uma questão fundamental para o entendimento da ecologia e evolução dos sistemas de polinização, particularmente em florestas tropicais, é se a polinização por diversos insetos representa um sistema convergente, ou seja, uma unidade definida nas comunidades, ou se trata de diversos conjuntos de atributos florais que determinam sistemas de polinização distintos, tanto em termos do grau de generalização, como dos principais grupos de polinizadores.

CONTRIBUIÇÃO DOS AUTORES

Os dois autores propuseram os objetivos, definiram os procedimentos de coleta, realizaram coletas, redigiram o manuscrito e formataram a submissão, com maior contribuição de ATF, o qual também realizou análises estatísticas e laboratoriais e formatou as figuras.

AGRADECIMENTOS

A Maria Cristina Gaglianone (UENF) pelo auxílio na identificação das abelhas; Marcia Couri (MN-UFRJ) pela identificação das moscas; a Pedro Acevedo-Rodríguez (Smithsonian Institute) e Genise Somner (UFRRJ) pela confirmação da identificação de *C. oblongifolia* e discussões

acerca do gênero; a Anna Karla da Venda pelo auxílio nas coletas de campo; a Carolina Saad pela ajuda nas análises laboratoriais; Alexandre Christo (*in memoriam*) pela ajuda nas análises estatísticas; aos proprietários do sítio Rancho Fundo pela permissão de estudo e receptividade; ao ICMBio e à equipe do PNI pela autorização de pesquisa e apoio logístico ao estudo; ao Projeto Biodiversidade do Bioma Mata Atlântica - PROBIO II/MCT/JBRJ pelo apoio financeiro parcial; à CAPES pela concessão de bolsa de mestrado a ATF; ao CNPq e FAPERJ pelas bolsas de Produtividade em Pesquisa e Cientista do Nosso Estado, respectivamente, a LF. Este trabalho faz parte da Dissertação de Mestrado de ATF, apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Botânica do Jardim Botânico do Rio de Janeiro.

BIBLIOGRAFÍA

- ÂGREN, J., T. ELMQVIST & A. TUNLID. 1986. Pollination by deceit, floral sex ratios and seed set in dioecious *Rubus chamaemorus* L. *Oecologia* 70: 332-338. <https://doi.org/10.1007/BF00379493>
- ALVES-DOS-SANTOS, I., C. I. SILVA, M. PINHEIRO & A. M. P. KLEINERT. 2016. Quando um visitante floral é um polinizador? *Rodriguésia* 67: 295-307. <https://doi.org/10.1590/2175-7860201667202>
- ARAÚJO, E. D., M. COSTA, J. CHAUD-NETTO & H. G. FOWLER. 2004. Body size and flight distance in stingless bees (Hymenoptera: Meliponini): inference of flight range and possible ecological implications. *Braz. J. Biol.* 64: 563-568. <https://doi.org/10.1590/S1519-69842004000400003>
- ARMBRUSTER, W. S. 2017. The specialization continuum in pollination systems: diversity of concepts and implications for ecology, evolution and conservation. *Funct. Ecol.* 31: 88-100. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.12783>
- ÁVILA JR, R. S. & L. FREITAS. 2011. Frequency of visits and efficiency of pollination by diurnal and nocturnal lepidopterans for the dioecious tree *Randia itatiaiae* (Rubiaceae). *Aust. J. Bot.* 59: 176-184. <https://doi.org/10.1071/BT10280>
- BAKER, H. G. 1976. "Mistake pollination" as a reproductive system with special reference to the Caricaceae. In: BURLEY, J. & B. T. STYLES (eds.), *Tropical tree: variation, breeding and conservation*, pp. 161-169. Academic Press, London.
- BARTOŠ, M., R. TROPEK, L. SPITZER, E. PADYŠÁKOVÁ, P. JANŠTA, J. STRAKA, M. TKOČ & Š. JANEČEK. 2015. Specialization of pollination systems of two co-flowering phenotypically generalized *Hypericum* species (Hypericaceae) in Cameroon. *Arthropod-Plant Interact.* 9: 241-252. <https://doi.org/10.1007/s11829-015-9378-8>
- BAWA, K. S. 1977. The reproductive biology of *Cupania guatemalensis* Radlk. (Sapindaceae). *Evolution* 31: 52-63. <https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.1977.tb00981.x>
- BAWA, K. S. 1980. Evolution of dioecy in flowering plants. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 11: 15-39. <https://doi.org/10.1146/annurev.es.11.110180.000311>
- BAWA, K. S. 1990. Plant-pollinator interactions in tropical rain forest. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 21: 399-422. <https://doi.org/10.1146/annurev.es.21.110190.002151>
- BAWA, K. S. & P. A. OPLER. 1975. Dioecism in tropical forest trees. *Evolution* 29: 167-179. <https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.1975.tb00824.x>
- BAWA, K. S., S. H. BULLOCK, D. R. PERRY, R. E. COVILLE & M. H. GRAYUM. 1985. Reproductive biology of tropical lowland rain forest trees. II. Pollination systems. *Amer. J. Bot.* 72: 346-356. <https://doi.org/10.1002/j.1537-2197.1985.tb05358.x>
- BIESMEIJER, J. C. & E. J. SLAA. 2004. Information flow and organization of stingless bee foraging. *Apidologie* 35: 143-157. <https://doi.org/10.1051/apido:2004003>
- BUENO, F. G. B., L. KENDALL, D. A. ALVES, M. L. TAMARA, T. HEARD, T. LATTY & R. GLOAG. 2021. Stingless bee floral visitation in the global tropics and subtropics. *bioRxiv* 2021.2004.2026.440550. <https://doi.org/10.1101/2021.04.26.440550>
- CASTILLO, R. A., H. CABALLERO, K. BOEGE, J. FORNONI & C. A. DOMÍNGUEZ. 2012. How to cheat when you cannot lie? Deceit pollination in *Begonia gracilis*. *Oecologia* 169: 773-782. <https://doi.org/10.1007/s00442-012-2250-y>
- CRUDEN, R. W. 1988. Temporal dioecism: systematic breadth, associated traits, and temporal patterns. *Bot. Gaz.* 149: 1-15. <https://doi.org/10.1086/337684>
- DAFNI, A. 1984. Mimicry and deception in pollination. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 15: 259-278. <https://doi.org/10.1146/annurev.es.15.110184.001355>
- DAFNI, A., P. G. KEVAN & B. C. HUSBAND. 2005. *Practical pollination biology*. Cambridge, Ontario.

- DELLINGER, A. S. 2020. Pollination syndromes in the 21st century: where do we stand and where may we go? *New Phytol.* 228: 1193-1213. <https://doi.org/10.1111/nph.16793>
- FAEGRI, K. & L. van der PIJL. 1979. *The principles of pollination ecology*. 3a ed. Pergamon Press, Oxford. <https://doi.org/10.1016/B978-0-08-023160-0.50020-7>
- FENSTER, C. B., W. S. ARMBRUSTER, P. WILSON, M. R. DUDASH & J. D. THOMSON. 2004. Pollination syndromes and floral specialization. *Ann. Rev. Ecol., Evol., Syst.* 35: 375-403. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.34.011802.132347>
- FERREIRA, D. L. 2009. *Interações entre Cupania vernalis Camb. (Sapindaceae) e insetos antófilos em fragmentos florestais no sul do Brasil*. Tese de Doutorado, Pontifícia Universidade Católica, Porto Alegre.
- FREITAS L. 2018. Precisamos falar sobre o uso impróprio de recursos florais. *Rodriguésia* 69: 2223-2238. <https://doi.org/10.1590/2175-7860201869446>
- GUEDES-BRUNI, R. R. 1998. *Composição, estrutura e similaridade florística de dossel em seis unidades fisionômicas de Mata Atlântica no Rio de Janeiro*. Tese de Doutorado, Universidade de São Paulo, São Paulo.
- INOUE, R. S., G. S. BYERS & J. H. BROWN. 1980. Effects of predation and competition on survivorship, fecundity, and community structure of desert annuals. *Ecology* 61: 1344-1351. <https://doi.org/10.2307/1939043>
- JANZEN, D. H. 1975. *Ecology of plants in the tropics*. Studies in Biology 58. Edward Arnold, Londres.
- KEARNS, C. A. & R. S. INOUE. 1995. *Techniques for pollination biologists*. Univ. Press Colorado, Niwot.
- LARSON, B. M., S. C. BARRETT. 2000. A comparative analysis of pollen limitation in flowering plants. *Biol. J. Linn. Soc.* 69: 503-520. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.2000.tb01221.x>
- LEGENDRE, P. & L. LEGENDRE. 1998. *Numerical ecology*. 2a ed. Elsevier, Amsterdam.
- LEÓN, A., C. ARIAS-CASTRO, M. A. RODRÍGUEZ-MENDIOLA, R. MEZA-GORDILLO, F. A. GUTIÉRREZ-MICELI, & J. C. NIEH. 2015. Colony foraging allocation is finely tuned to food distance and sweetness even close to a bee colony. *Entomol. Exp. Appl.* 155: 47-53. <https://doi.org/10.1111/eea.12283>
- LEONHARDT, S.D. 2017. Chemical ecology of stingless bees. *J. Chem. Ecol.* 43: 385-402. <https://doi.org/10.1007/s10886-017-0837-9>
- LIMA, H., G. SOMNER & A. GIULIETTI. 2016. Duodichogamy and sex lability in Sapindaceae: the case of *Paullinia weinmannifolia*. *Pl. Syst. Evol.* 302: 109-120. <https://doi.org/10.1007/s00606-015-1247-5>
- LLOYD, D. G. & C. J. WEBB. 1986. The avoidance of interference between the presentation of pollen and stigmas in angiosperms. I. Dichogamy. *New Zeal. J. Bot.* 24: 135-162. <https://doi.org/10.1080/0028825X.1986.10409725>
- LORENZI, H. 1998. *Árvores Brasileiras: manual de identificação e cultivo de plantas arbóreas nativas*. Instituto Plantarum, Nova Odessa.
- MARTINS, C. & L. FREITAS. 2018. Functional specialization and phenotypic generalization in the pollination system of an epiphytic cactus. *Acta Bot. Bras.* 32: 359-366. <https://doi.org/10.1590/0102-33062017abb0335>
- MARTINS, C., M. REGINATO, J. M. GÓMEZ & L. FREITAS. 2022. Phylogenetic conservation and shifts of pollination niche in generalist epiphytic cacti. *Persp. Pl. Ecol. Evol. Syst.* 54: 125650. <https://doi.org/10.1016/j.ppees.2021.125650>
- MOMOSE K., T. YUMOTO, T. NAGAMITSU, M. KATO, H. NAGAMASU, S. SAKAI, R. HARRISON, T. ITIOKA, A. HAMID & T. INOUE. 1998. Pollination biology in a lowland dipterocarp forest in Sarawak, Malaysia. I. Characteristics of the plant-pollinator community in a lowland dipterocarp forest. *Amer. J. Bot.* 85:1477-1501. <https://doi.org/10.2307/2446404>
- MONTEIRO, D. & M. RAMALHO. 2010. Abelhas generalistas (Meliponina) e o sucesso reprodutivo de *Stryphnodendron pulcherrimum* (Fabales: Mimosaceae) com florada em massa na Mata Atlântica, BA. *Neotrop. Entomol.* 39: 519-526. <https://doi.org/10.1590/S1519-566X2010000400009>
- MOREIRA, M. M. & L. FREITAS. 2020. Review of the pollination system by small diverse insects. *Neotrop. Entomol.* 49: 472-481. <https://doi.org/10.1007/s13744-020-00779-6>
- MURPHY, C. M. & M. D. BREED. 2008. Nectar and resin robbing in stingless bees. *Amer. Entomol.* 54: 36-44. <https://doi.org/10.1093/ae/54.1.36>
- NARBONA, E. & R. DIRZO. 2010. A reassessment of the function of floral nectar in *Croton suberosus* (Euphorbiaceae): a reward for plant defenders and pollinators. *Amer. J. Bot.* 97: 672 - 679. <https://doi.org/10.3732/ajb.0900259>

- NIEH, J. 2004 Recruitment communication in stingless bees (Hymenoptera, Apidae, Meliponini). *Apidologie* 35: 159-182. <https://doi.org/10.1051/apido:2004007>
- NIEMIRSKI, R. & M. ZYCH. 2011. Fly pollination of dichogamous *Angelica sylvestris* (Apiaceae): how (functionally) specialized can a (morphologically) generalized plant be? *Pl. Syst. Evol.* 294: 147-158. <https://doi.org/10.1007/s00606-011-0454-y>
- OLLERTON, J., A. KILLICK, E. LAMBORN, S. WATTS, & M. WHISTON. 2007. Multiple meanings and modes: on the many ways to be a generalist flower. *Taxon* 56: 717-728. <https://doi.org/10.2307/25065855>
- PIRES, J. P. A. & L. FREITAS. 2008. Reproductive biology of two tree species of Leguminosae in Montane Rain Forest in southeastern Brazil. *Flora* 203: 491-498. <https://doi.org/10.1016/j.flora.2007.10.002>
- RAMALHO, M. 1990. Foraging by stingless bees of the genus *Scaptotrigona* (Apidae, Meliponinae). *J. Apic. Res.* 29: 61-67. <https://doi.org/10.1080/00218839.1990.11101198>
- RAMALHO, M. 2004. Stingless bees and mass flowering trees in the canopy of Atlantic Forest: a tight relationship. *Acta Bot. Bras.* 18: 37-47. <https://doi.org/10.1590/S0102-33062004000100005>
- RENNER, S. S. & J. P. FEIL. 1993. Pollinators of tropical dioecious angiosperms. *Amer. J. Bot.* 80: 1100-1107. <https://doi.org/10.1002/j.1537-2197.1993.tb15337.x>
- ROSAS-GUERRERO, V., R. AGUILAR, S. MARTÉN-RODRÍGUEZ, L. ASHWORTH, M. LOPEZARAIZA-MIKEL, J. M. BASTIDA & M. QUESADA. 2014. A quantitative review of pollination syndromes: do floral traits predict effective pollinators? *Ecol. Lett.* 17: 388-400. <https://doi.org/10.1111/ele.12224>
- ROUBIK, D. W. 1989. *Ecology and natural history of tropical bees*. Cambridge Tropical Biology Series. Cambridge Univ. Press, Cambridge. <https://doi.org/10.1017/CBO9780511574641>
- ROUBIK, D. W. & M. ALUJA. 1983. Flight ranges of *Melipona* and *Trigona* in tropical forest. *J. Kansas Entomol. Soc.* 56: 217-222.
- SEGADAS-VIANNA, F. & L. DAU. 1965. Ecology of Itatiaia range, southeastern Brazil. II. Climates and altitudinal climatic zonation. *Arq. Mus. Nac. (Rio de J.)* 53: 31-53.
- SOMNER, G. & M. S. FERRUCCI. 2009. Sapindaceae. In: WANDERLEY, M. G. L., G. J. SHEPHERD, T. S. MELHEM, A. M. GIULIETTI & S. E. MARTINS (eds.), *Flora Fanerogâmica do Estado de São Paulo*, vol. 6, pp. 195-256. Instituto de Botânica, São Paulo.
- SOMNER, G.V., M. S. FERRUCCI, P. ACEVEDO-RODRÍGUEZ, R. O. PERDIZ, R. L. G. COELHO & H. MEDEIROS. 2015. *Sapindaceae in Lista de Espécies da Flora do Brasil*. [online]. Disponível em: <http://floradobrasil.jbrj.gov.br/jabot/floradobrasil/FB216>. [Acesso: 05 Novembro 2019].
- STEBBINS, G. L. 1970. Adaptative radiation of reproductive characteristics in angiosperms, I: Pollination mechanisms. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 1: 307-326. <https://doi.org/10.1146/annurev.es.01.110170.001515>
- STEVENS, P. F. 2001 (onwards). *Angiosperm Phylogeny Website - Version 14* [online]. Disponível em: <http://www.mobot.org/MOBOT/research/APweb/> [Acesso: 20 Outubro 2021].
- THORP, R. W. 2000. The collection of pollen by bees. *Pl. Syst. Evol.* 222: 211-223. https://doi.org/10.1007/978-3-7091-6306-1_11
- WARDHAUGH C. W. 2015. How many species of arthropods visit flowers? *Arthropod-Plant Interact.* 9: 547-565. <https://doi.org/10.1007/s11829-015-9398-4>
- WASER, N. M., L. CHITTKA, M. V. PRICE, N. M. WILLIAMS & J. OLLERTON. 1996. Generalization in pollination systems, and why it matters. *Ecology* 77: 1043-1060. <https://doi.org/10.2307/2265575>
- YADAV, N., A. K. PANDEY & A. K. BHATNAGAR. 2020. Pollination biology and breeding system of maple species *Acer oblongum* Wall. ex DC. (Sapindaceae) showing mixed syndromes of wind and insect pollination. *Proc. Natl. Acad. Sci., India, Section B* 90: 489-500. <https://doi.org/10.1007/s40011-019-01120-x>
- ZAMUDIO, F., M. GATTI, N. I. HILGERT, L. J. ÁLVAREZ, P. MULIERI, R. AGUILAR & L. ASHWORTH. 2021. Insects or Wind? New findings on the pollination system of *Euterpe edulis* (Arecaceae). *Arthropod Plant Interact.* 15: 503-516. <https://doi.org/10.1007/s11829-021-09836-2>
- ZAR, J. H. 1999. *Biostatistical analysis*. 3ª ed. Prentice-Hall, New Jersey.