

Biologia floral e comportamento de polinizadores de *Tococa guianensis* Aubl. (Melastomataceae)

Bernardo D. Ranieri¹; Fernando A. O. Silveira¹ & Edivani V. Franceschinelli²

¹ Departamento de Botânica, Instituto de Ciências Biológicas, Universidade Federal de Minas Gerais, Av. Antônio Carlos, 6627, Pampulha 31270-901, Belo Horizonte, MG, Brasil

² Universidade Federal de Goiás, Instituto de Ciências Biológicas, Departamento de Biologia Geral. Campus II - Samambaia - ICB1 - 2 andar. Campus Samambaia 74001970 - Goiânia, GO - Brasil - Caixa-Postal: 131. Autor para correspondência: edivanif@yahoo.com.br

Abstract

Floral biology and behavior of *Tococa guianensis* Aubl. (Melastomataceae) pollinators. The floral biology of *Tococa guianensis* was studied in the “campo rupestre” vegetation of the Rio Preto State Park, Minas Gerais state, southeastern Brazil, by observing pollen availability and viability and behavior of floral visitors along the day. Flower visitors were grouped as effective, occasional or nectar robbers according to their behavior and pollen carriage. The flowers of *T. guianensis* presented herkogamy during anthesis and produced large amounts of viable pollen grains as floral rewards. Anthesis begins around 04:30 h and stigma receptivity starts at 05:45 h. Initially, herkogamy is caused by style deflection to either right or left positions. During the course of the day the style turns upright, approaching the stigma to the stamens. Bees were the most abundant visitors, especially *Bombus atratus* and *B. morio*, which were considered as effective pollinators because of their visitation behavior and morphology that makes pollen deposition on the stigma possible. *Frieseomelitta varia* and *Augochloropsis* cf. *smithiana* were considered occasional pollinators. Floral visits were more frequent in the morning, declining in frequency as both pollen quantity and viability decrease along the day.

Keywords: *Bombus*, buzz-pollination, melittophily, pollen viability.

Introdução

A polinização por vibração (*buzz-pollination*) ocorre em aproximadamente 20.000 espécies de plantas distribuídas em 64 famílias de dicotiledôneas e em oito famílias de monocotiledôneas, tendo surgido diversas vezes durante a evolução das angiospermas (Buchmann, 1983). As flores polinizadas por vibração são geralmente pendentes, com corolas reflexas que expõem as anteras tubulares de deiscência poricida. Estas flores oferecem pólen em profusão que comumente é a única recompensa para o polinizador, embora algumas espécies também ofereçam pequenas quantidades de néctar ou óleo (Proctor *et al.*, 1996). A vibração tem origem na contração dos músculos torácicos de abelhas que entram em ressonância com as anteras, energizando o pólen, que sai das anteras tubulares e se adere aos pelos (Buchmann, 1983).

As anteras poricidas protegem o pólen e exigem um comportamento de forrageamento especializado por parte do polinizador (Proença, 1992). Fêmeas de abelhas são ativas durante a manhã, período no qual geralmente a antese de plantas melitófilas ocorre, podendo forragear até o período crepuscular. Entre as abelhas que realizam a polinização por vibração, incluem-se espécies de Colletidae, Andrenidae, Halictidae e Apidae que possuem pelos densos no corpo e, por isto, são capazes de coletar os diminutos grãos de pólen (até 14mm; Buchmann, 1983). Muitas espécies de Melastomataceae são polinizadas por abelhas que realizam o movimento vibratório durante a coleta de pólen. Esta família compreende cerca de 4.750 espécies que ocorrem nas regiões tropicais e subtropicais (Clausing & Renner, 2001) e suas flores geralmente são hermafroditas de simetria radial ou ligeiramente zigomorfa, pentâmeras, com oito a 16 estames férteis, iguais ou desiguais entre si, usualmente com teca falciforme e anteras poricidas (Souza & Lorenzi, 2005). A produção de néctar é rara em Melastomataceae (Varassin *et al.*, 2008) e o pólen representa o principal recurso para os polinizadores (Renner, 1989; Stein & Stobe, 1989).

Received: 06-VIII-08

Accepted: 12-XI-11

Distributed: 31-VIII-13

Embora haja um consenso de que a polinização por vibração é amplamente distribuída na família (Renner, 1989), sabe-se que as espécies pertencentes às diferentes tribos apresentam flores com características contrastantes. Muitas espécies da tribo Miconieae produzem flores diminutas e geralmente brancas, enquanto as espécies das tribos Melastomeae e Microlicieae possuem flores relativamente grandes e vistosas (Barroso, 1991). Estas diferenças se refletem nos mecanismos de polinização já que a maior parte das espécies de Miconieae é apomítica, não produz pólen viável e raramente é visitada por abelhas (Goldenberg & Shepherd, 1998; Goldenberg & Varassin, 2001), ao passo que espécies nas outras tribos produzem flores atrativas para uma assembléia diversificada de abelhas (Andrade *et al.*, 2007; Fracasso & Sazima, 2004).

Tococa guianensis pertence à tribo Miconieae, mas ao contrário do que se observa em *Miconia*, *Clidemia* e *Leandra*, suas flores são atrativas para abelhas. Contudo, pouco se sabe sobre a biologia da polinização dentro do gênero (Michelangeli, 2005). Desta forma, o objetivo do presente trabalho foi estudar a biologia da polinização de *Tococa guianensis*, apresentando informações sobre sua biologia floral, oferta de pólen e comportamento de visita de seus polinizadores.

Material e Métodos

Local de estudo e espécie estudada

O presente estudo foi realizado no Parque Estadual do Rio Preto (PERP), que ocupa uma área de 10.750 ha, no município de São Gonçalo do Rio Preto, na porção meridional da Cadeia do Espinhaço no estado de Minas Gerais. O clima é estacional com invernos secos e verões úmidos e temperatura média anual de 18,9°C (STCP Engenharia de Projetos 2004). No PERP ocorrem tipos vegetacionais característicos do bioma Cerrado. Nas margens de córregos e rios são encontradas áreas com Floresta Estacional Semidecidual, sempre em associação com formações savânicas, enquanto nas cotas mais altas prevalece a fisionomia de campo rupestre.

Tococa guianensis é uma espécie arbustivo-arbórea que pode chegar até 7 m de altura. É uma espécie amplamente distribuída na América Latina, ocorrendo desde o sul do México até o Brasil (Michelangeli, 2005). Esta espécie possui inflorescências terminais racemosas que produzem entre oito e 30 flores. Os botões florais são obtusos e as flores diclamídeas, dialipétalas, hermafroditas e pentâmeras. O hipanto mede de 3,5 mm a 9,5 mm de comprimento, as pétalas são rosas, oblongas ou obovadas, os estames medem entre 5,0 mm e 8,5 mm de comprimento, as anteras são de deiscência poricidas e o comprimento médio do estilete é de 13 a 23 mm. Seus frutos são bagas negrecidas muito conspicuas, de dispersão ornitocórica (Michelangeli, 2005).

Coleta e análise de dados

Entre os dias 22/10 e 02/11 de 2004 foram realizadas observações sobre comportamento de visitantes florais em 12 indivíduos de *Tococa guianensis* situados nas margens de três corpos d'água no PERP. Os verticilos florais foram observados desde a pré-antese até o final da atividade dos polinizadores e a receptividade do estigma foi verificada observando-se a presença de exsudatos e utilizando-se o método da esterase (Dafni *et al.*,

2005) nos horários de 4:00 h (pré-antese), 09:00 h e 16:00 h. A viabilidade do pólen foi analisada a partir de material fresco corado com carmim-acético e observado em microscópio óptico (Dafni *et al.*, 2005). O material foi coletado em cinco anteras de uma flor de cinco indivíduos nos mesmos horários em que foi testada a receptividade do estigma. Para cada amostra, foram contados os grãos de pólen viáveis e não viáveis em cinco campos sob microscópio ótico. Após confirmação da homogeneidade de variâncias e normalidade de resíduos, os dados foram analisados por meio de ANOVA seguida do teste de Tukey a 5% de significância (Zar, 1996).

O padrão de forrageamento de cada espécie de visitante floral foi analisado entre 05:00 h e 17:00 h, observando-se o tempo médio de visitação por flor, a frequência de visitas e o número de flores visitadas por planta, bem como o comportamento ao pousar nas flores, totalizando 24 horas de observação. Os insetos foram coletados para identificação e para classificá-los nas categorias: polinizador efetivo, polinizador ocasional e pilhador (visitante ilegítimo). Para tal, foram determinadas: 1) a parte do corpo do visitante floral onde o pólen estava aderido e sua relação com a orientação dos órgãos sexuais da flor durante a polinização; e 2) a abundância relativa de cada espécie por unidade de tempo.

Para as espécies de *Bombus*, foram realizadas observações de uma hora de duração do padrão de forrageamento nos três horários em que foi feita a análise da disponibilidade de pólen (5:00 h às 6:00 h, 9:00 h às 10:00 h e de 16:00 h às 17:00 h), por dois dias. Dessa forma, foi possível observar as relações entre a disponibilidade de recurso (pólen) e as seguintes variáveis: a) número de flores visitadas sucessivamente por visita a inflorescência; b) duração média de visita em cada flor por visita a inflorescência e; c) duração média de visita em cada inflorescência por visita a planta (Dafni *et al.*, 2005). Estes dados foram analisados por meio de ANOVA seguida pelo teste de Tukey a 5%, quando os pressupostos estatísticos dos testes paramétricos foram atendidos, ou, caso contrário, por meio do teste de Kruskal-Wallis (Zar, 1996).

Resultados

Biologia floral

A antese das flores de *Tococa guianensis* teve início por volta das 04:30 h, prolongando-se até as 05:30 h. A flor central de cada inflorescência é a primeira a se abrir e até três flores se abrem por dia na mesma inflorescência. Com o desdobramento das pétalas, os estames se distendem, organizando-se no centro da flor de forma perpendicular em relação ao estilete (Fig. 1A). O movimento do estilete estabelece uma pronunciada hercogamia e simetria zigomorfa. Embora a proporção de flores com estiletos defletidos para a direita ou esquerda não tenha sido analisada, observou-se que um mesmo indivíduo apresentava flores com os dois tipos de flores. A receptividade do estigma foi observada às 05:45 h, quando este se apresentou úmido e o teste da esterase foi positivo. Ao longo do dia, o distanciamento entre os estames e o estilete se reduz pelo deslocamento do estilete para a porção central da flor (Fig. 1B), conferindo à mesma uma simetria actinomorfa. No dia seguinte à antese, ocorre a senescência floral. As pétalas perdem a cor e caem, os estames murcham, perdem sua coloração e o estilete cai.

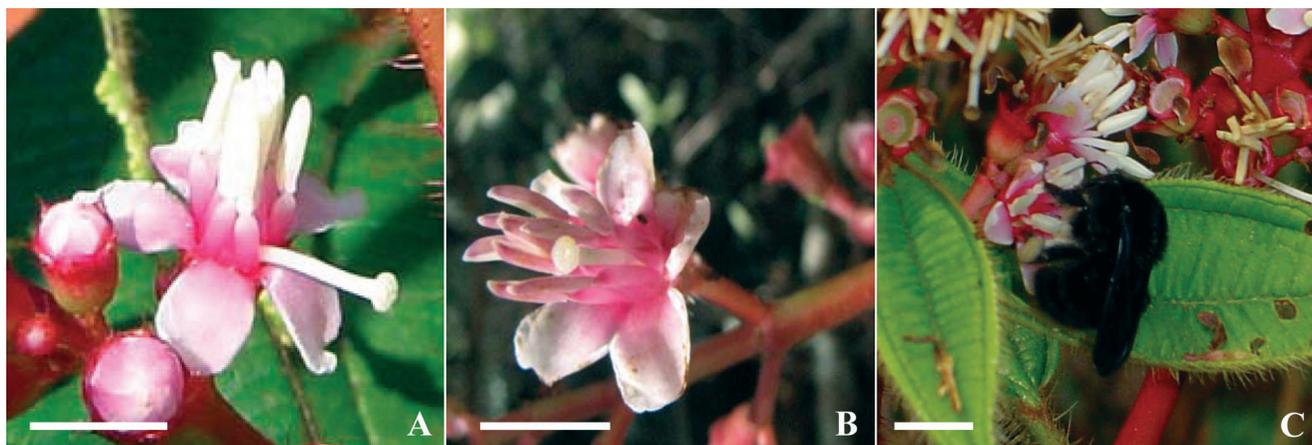


Figura 1 - Flores de *Tococa guianensis* no Parque Estadual do Rio Preto, Minas Gerais, Brasil. A – logo após a antese (6:00 h), exibindo, separação espacial do estigma e estames; B – flor exibindo deslocamento do estilete para o centro da flor; C – sendo visitada por *Bombus morio*. As barras brancas representam escalas de 1 cm.

O pólen é a única recompensa oferecida pela flor. Logo após a antese (06:00h), as tecas apresentam grande quantidade de pólen, que decresce significativamente ao longo do dia ($F = 48,273$; $p < 0,001$), de modo que em torno das 16:00 h, elas estão praticamente vazias (Tab. 1). A viabilidade do pólen decresce com o passar do tempo ($F = 6,775$; $p < 0,05$), caindo de 87% às 06:00 h para 60% às 16:00 h (Tab. 1).

Visitantes florais e comportamento dos polinizadores

Logo após a antese completa (aproximadamente às 05:30 h), foram observados visitantes nas flores de *T. guianensis*, dentre os quais as abelhas foram os mais abundantes (Tab. 2). Os insetos que não apresentaram grãos de pólen em seus corpos e nem o comportamento de vibração, não foram considerados como polinizadores e provavelmente estavam em busca de pólen residual caído nas partes florais.

Bombus atratus e *B. morio* visitaram as flores de *T. guianensis* com maior frequência, coletando pólen e exibindo um comportamento de visita que propicia o contato das suas pernas e abdômen carregados de pólen com os estigmas das flores. Os indivíduos dessas espécies normalmente pousavam diretamente sobre a corola, entrando em contato com o estigma. Logo depois, iniciavam movimentos laterais sobre as pétalas, em torno do grupo de estames no centro da flor, realizando o comportamento vibratório e a coleta de pólen. Durante o período do dia em que é observada hercogamia nas flores, as abelhas tocam, portanto, apenas os estames. Com a aproximação do estilete ao grupo de estames, no final da tarde, este também é incluído no conjunto de verticilos sujeitos ao comportamento vibratório das abelhas.

Observou-se que *B. atratus* não vibrava todas as anteras da flor ao mesmo tempo, realizando várias vibrações durante a coleta de pólen em cada flor visitada. Foram observadas até cinco vibrações em cada flor e, no intervalo de cada vibração, as abelhas desta espécie realizavam a coleta e armazenamento do pólen em seus corpos, ocasião em que contactavam o estigma. Por

Tabela 1 - Viabilidade do pólen de *Tococa guianensis* e quantidade (média \pm EP) de pólen disponível em flores em diferentes horários no Parque Estadual do Rio Preto, Minas Gerais. Letras distintas representam diferenças significativas pelo teste de Tukey a 5% de probabilidade.

Hora do dia	Quantidade	Viabilidade
06:00h	70,6 \pm 3,19 a	87,02 \pm 1,34 a
09:00h	50,32 \pm 8,01 b	60,72 \pm 3,99 b
16:00h	3,08 \pm 0,68 c	61,12 \pm 9,02 b

outro lado, o menor tempo de permanência de *B. morio* pode ser atribuído ao fato de que esta abelha vibra todas as anteras de uma só vez (Fig. 1C).

As outras espécies de abelhas foram consideradas polinizadores ocasionais, devido à sua menor frequência (Tab. 2). O comportamento vibratório também foi observado em *Frieseomelitta varia* e *Augochloropsis* cf. *smithiana*, as quais apresentaram diferentes tempos médios de visita nas flores de *T. guianensis* ao longo do dia (Fig. 3). Os indivíduos de *F. varia* permaneciam na flor coletando pólen e, algumas vezes, constatavam o estigma, sendo a espécie, portanto, considerada polinizadora ocasional. Embora *A. cf. smithiana* tenha sido observada apenas raramente visitando as flores (Fig. 3), ela apresentou atividade vibratória e também foi considerada uma polinizadora ocasional. Duas espécies de *Trigona* visitaram as flores de *T. guianensis*, coletando o pólen residual caído nas pétalas após o período de visitas de *Bombus*. Os indivíduos de *Trigona* permaneciam até 30 s realizando movimentos circulares na corola, se deslocando lateralmente sobre as pétalas, acessando individualmente cada estame.

Encontros agonísticos entre espécies de abelhas foram frequentemente observados. Em seguida à antese, indivíduos de *B. atratus* foram observados competindo por flores, expulsando abelhas coespecíficas de flores previamente visitadas. *Bombus atratus* e *B. morio* também foram responsáveis por afugentar indivíduos de *F. varia* nesta mesma ocasião. Em uma observação, verificou-se um indivíduo de *B. morio* afugentando quatro de *F. varia*, que se deslocaram para flores de *Macairea radula* (Melastomataceae), sincronopática de *T. guianensis* no PERP. Um indivíduo de *Apis mellifera* expulsou um indivíduo de *Bombus* sp. que permaneceu na flor por apenas 2 s. No horário de 09:00 h, um indivíduo de *B. atratus* afugentou um indivíduo de *Melipona quinquefasciata*. *Apis mellifera* foi registrada com frequência intermediária nas flores das populações estudadas, porém sem executar comportamento vibratório, realizando apenas a coleta de pólen residual caído na corola (Tab. 2).

As espécies de *Bombus* visitaram de 1 a 10 flores por panícula ($X = 3,75 \pm 2,35$), não havendo diferença significativa entre os números de flores visitadas nos três diferentes horários analisados ($p > 0,05$; Fig. 2). No entanto, houve uma redução do tempo médio de permanência das abelhas nas flores nos horários em que o pólen era mais escasso nas anteras (Kruskall-Wallis = 29,084, p

$< 0,05$; Fig. 2). Tanto a atividade, como o tempo de visitação de *Bombus* diminuíram a partir das 10:00 h, assim como para as outras abelhas (Fig. 2). Contudo, as visitas ocorreram até as 13:00 h, quando a temperatura do ar normalmente atinge os maiores valores no PERP. À medida que a temperatura do ar se tornava mais baixa, novas visitas por indivíduos de *Bombus* spp. eram registradas, se estendendo até as 17:00 h (Fig. 3). No início do dia, a duração das visitas de *B. atratus* por flor chegou até a 27s e diminuiu ao longo do dia, podendo atingir valores de apenas 1s às 12:30h.

Discussão

A antese de *Tococa guianensis* se diferencia das de outras espécies de Melastomataceae por ocorrer rapidamente. As poucas espécies dessa família que foram estudadas com relação

Tabela 2 - Visitantes florais em flores de *Tococa guianensis* no Parque Estadual do Rio Preto, Minas Gerais. Categorias: PE – polinizador efetivo, PO – polinizador ocasional, VI – visitante ilegítimo.

Taxa	Carregamento de pólen	Categoria
Hymenoptera		
Apidae		
<i>Apis mellifera</i>	N	VI
<i>Bombus morio</i>	S	PE
<i>Bombus atratus</i>	S	PE
<i>Trigona hyalinata</i>	S	VI
<i>Trigona guianae</i>	S	VI
<i>Frieseomelitta varia</i>	S	PO
<i>Melipona quinquefasciata</i>	N	VI
Halictidae		
<i>Augochloropsis cf. smithiana</i>	S	PO
Vespidae	N	VI
Formicidae		
<i>Camponotus</i> sp.	N	VI
<i>Azteca</i> sp.1	N	VI
<i>Azteca</i> sp. 2	N	VI
Diptera		
Muscidae sp1	N	VI
Muscidae sp2	N	VI
Hemiptera	N	VI
Odonata	N	VI
Coleoptera	N	VI

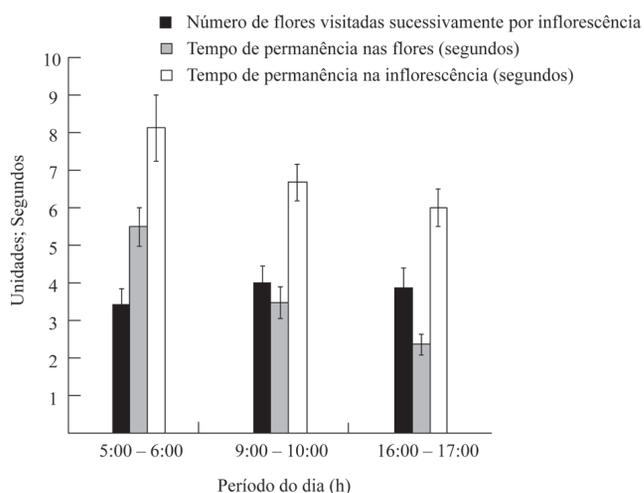


Figura 2 - Número de flores visitadas sucessivamente em inflorescências de *Tococa guianensis* e tempos de permanência de espécies de *Bombus* spp. nas flores e nas inflorescências, em três diferentes horas do dia (médias \pm DP), no Parque Estadual do Rio Preto, Minas Gerais, Brasil.

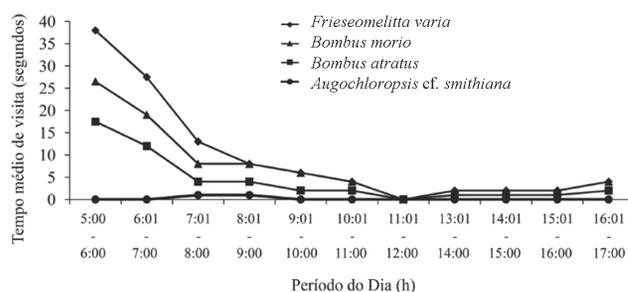


Figura 3 - Tempo médio de visita (em segundos) por abelhas que apresentam comportamento de vibração em flores de *Tococa guianensis* ao longo do dia no Parque Estadual do Rio Preto, Minas Gerais, Brasil.

à antese levam entre quatro e 14 h para completar este processo (Melo & Machado, 1996; 1998; Silveira & Faria, 2006). De acordo com o verificado para outras espécies de Melastomataceae, o estigma apresenta-se viável logo após a antese ter se completado (Silveira & Faria, 2006), possibilitando a transferência de pólen desde o início da atividade dos polinizadores. O movimento dos verticilos reprodutivos durante a antese resulta no afastamento lateral do estilete em relação às anteras tubulares com deiscência poricida, caracterizando forte hercogamia. Esta característica floral parece ser importante para evitar a autopolinização durante a vibração das anteras (Fracasso & Sazima, 2004; Silveira & Faria, 2006) e favoreceria a deposição de pólen alógamo (Renner, 1989).

Apesar de *Bombus* ser reconhecidamente um gênero capaz de realizar polinização por vibração (Proctor *et al.*, 1996), *B. morio* e *B. atratus* não devem ser considerados os únicos polinizadores de *T. guianensis*, uma vez que outras espécies também exibiram potencial para a transferência de pólen entre indivíduos desta espécie. Este estudo é o primeiro registro de *Frieseomelitta* como polinizador de *Tococa* e somado aos registros anteriores (Michelangeli, 2005), totaliza 13 gêneros de abelhas que polinizam *Tococa*. As espécies de *Trigona* não devem ser consideradas polinizadores de *T. guianensis*, devido ao seu comportamento e ao seu papel como pilhadoras de pólen em Melastomataceae (Renner, 1983; Michelangeli, 2005). Por outro lado, visitas de *A. mellifera* não devem representar um problema para o sucesso reprodutivo de *T. guianensis*, já que esta espécie não foi capaz de roubar o pólen.

No presente estudo constatou-se que, nos horários em que a disponibilidade de pólen é menor, as abelhas gastam menos tempo durante as visitas, o que lhes permite visitar mais flores num menor espaço de tempo, otimizando o forrageamento. Tal resultado corrobora o estudo de Harder (1990), que detectou que o comportamento de *Bombus* sp. se altera, havendo um aumento do tempo de visita às flores de diversas espécies de plantas, com o aumento da disponibilidade de pólen nas anteras.

Mesmo após toda a coleta do pólen, as flores ainda são visitadas com frequência. Um indivíduo de *Bombus* spp. raramente visita uma flor visitada anteriormente por ele mesmo (Pyke, 1979), mas, aparentemente, estas abelhas não têm a capacidade de reconhecer se uma flor já foi visitada por outra abelha (Pyke, 1979), o que favorece a polinização cruzada. Ao visitar uma flor previamente visitada, elas realizam somente a deposição de pólen no estigma. Flores senescentes são evitadas por *B. atratus* e *B. morio*. Portanto, o início da senescência ocorrendo apenas no final do dia pode aumentar a deposição cruzada de pólen no estigma.

A diminuição da hercogamia, ao final da tarde, provavelmente aumenta a probabilidade de autopolinização uma vez que a aproximação do estigma ao grupo de estames poderia ser um meio de garantir ao menos a autogamia, valendo-se das visitas de *Bombus* spp. que ocorrem nesse período. Isso ocorreria porque estas abelhas vibram todo o conjunto de verticilo masculino e feminino, saturando o estigma com grãos de pólen autógamo, os quais, na ausência de pólen alógamo, poderiam germinar. Embora o sistema reprodutivo desta espécie não tenha sido investigado para se verificar a possibilidade de autogamia, acredita-se que a movimentação do estilete em direção às anteras já seja uma indicação de que esta espécie possa ser autocompatível.

Os indivíduos das espécies de abelhas com comportamento vibratório entram em contato direto com o estigma, realizando deposição de pólen de flores visitadas anteriormente, antes de iniciar o comportamento vibratório. Durante o período do dia em que a flor encontra-se em hercogamia, a deflexão do estilete evita que ele seja saturado de pólen autógamo durante a vibração, o que poderia atrapalhar a germinação de pólen alógamo.

Agradecimentos

A Alexander A. Azevedo pela identificação das abelhas, a Flávia S. Faria e Flávia F. Pezzini pela ajuda na coleta dos dados e Jacó e Tonhão (PERP) pelo apoio logístico. A dois revisores e ao Dr. Renato Goldenberg (UFPR) pela valiosa leitura crítica, correções e sugestões que enriqueceram o manuscrito e a D. Negreiros pelo auxílio na criação das figuras.

Referências

- Andrade, P.M.; Forni-Martins, E.R. & Martins, F.R. 2007. Reproductive system of *Eriocnema fulva* Naudin (Melastomataceae), an endemic species of Minas Gerais. **Brazilian Journal of Biology**, 67: 313-319.
- Buchmann, S. L. 1983. Buzz pollination in angiosperms. In: Jones, C. E. & Little R. J. (Eds.) **Handbook of experimental pollination biology**. New York, Van Nostrand. pp. 73-113.
- Clausing, G. & Renner, S.S. 2001. Molecular phylogenetics of Melastomataceae and Memecylaceae: implications for character evolution. **American Journal of Botany**, 88: 486-498.
- Dafni, A.; Kevan, P. G. & Husband, B. C. 2005. **Practical pollination biology**. Cambridge, Cambridge University Press.
- Fracasso, C.M. & Sazima, M. 2004. Polinização de *Cambessedesia hilariana* (Kunth) DC (Melastomataceae): sucesso reprodutivo versus diversidade, comportamento e frequência de visita de abelhas. **Revista Brasileira de Botânica**, 27: 797-804.
- Goldenberg, R. & Shepherd, G.J. 1998. Studies on the reproductive biology of Melastomataceae in Cerrado vegetation. **Plant Systematics and Evolution**, 211: 13-29.
- Goldenberg, R. & Varassin, I.G. 2001. Sistemas reprodutivos de espécies de Melastomataceae da Serra do Japi, Jundiá, São Paulo, Brasil. **Revista Brasileira de Botânica**, 24: 283-288.
- Harder, L.D. 1990. Behavioral responses by bumble bees to variation in pollen availability. **Oecologia**, 85: 1432-1939.
- Melo, G.F.A. & Machado, I.C. 1996. Biologia da reprodução de *Henrietta succosa* DC. (Melastomataceae). **Revista Brasileira de Biologia**, 56: 383-389.
- Melo, G.F.A. & Machado, I.C. 1998. Auto-incompatibilidade em *Miconia ciliata* (L.C. Rich.) DC. (Melastomataceae). **Acta Botanica Brasílica**, 12: 113-120.

- Michelangeli, F.A. 2005. A monograph of *Tococa* Aublet (Melastomataceae). **Flora Neotropica Monographs**, **98**: 1-114.
- Proença, C.E.B. 1992. Buzz-pollination - older and more widespread than we think? **Journal of Tropical Ecology**, **8**: 115-120.
- Proctor, M.; Yeo, R. & Lack, A. 1996. **The natural history of pollination**. London, HarperCollins.
- Pyke, G.H. 1979. Optimal foraging in bumblebees: rule of movement between flowers within inflorescences. **Animal Behavior**, **27**: 1167-1181.
- Renner, S.S. 1983. The widespread occurrence of anther destruction by *Trigona* bees in Melastomataceae. **Biotropica**, **15**: 251-256.
- Renner, S.S. 1989. A survey of reproductive biology in Neotropical Melastomataceae and Memecylaceae. **Annals of the Missouri Botanical Garden**, **76**: 496-518.
- Silveira, F.A.O. & Faria, F.S. 2006. Some aspects of the floral biology of *Marcetia bahiensis* (Brade & Markgraf) Wurdack (Melastomataceae), in the Chapada Diamantina, Bahia. In: Viana, B. F. & Oliveira, F. F. (Eds.) **Biologia e Ecologia da polinização: Cursos de Campo**. Salvador, EDUFBA. pp. 93-100.
- STCP Engenharia de Projetos. 2004. **Plano de Manejo do Parque Estadual do Rio Preto**. Curitiba.
- Stein, B.A. & Tobe, H. 1989. Floral nectaries in Melastomataceae and their systematic and evolutionary implications. **Annals of the Missouri Botanical Garden**, **76**: 519-531.
- Souza, V.C. & Lorenzi, H. 2005. **Botânica Sistemática: guia ilustrado para identificação das famílias de Angiospermas da flora brasileira, baseado em APGII**. Nova Odessa, Instituto Plantarum.
- Varassin, I.G., Penneys, D.S. & Michelangeli, F.A. 2008. Comparative anatomy and morphology of nectar-producing Melastomataceae. **Annals of Botany**, **102**: 899-909.
- Zar, J.H. 1996. **Biostatistical analysis**. Fourth Ed. New Jersey, Prentice- Hall.