



ARTIGO

**Biologia do pseudanto de
Dalechampia aff. *triphylla* Lam. (Euphorbiaceae)
e sua polinização por abelhas (Apidae, Meliponina)**

Paula de Souza São Thiago Calaça^{1*} e Milene Faria Vieira²

Recebido: 18 de fevereiro de 2011 Recebido após revisão: 03 de setembro de 2012 Aceito: 03 de setembro de 2012
Disponível on-line em <http://www.ufrgs.br/seerbio/ojs/index.php/rbb/article/view/1849>

RESUMO: (Biologia do pseudanto de *Dalechampia* aff. *triphylla* Lam. (Euphorbiaceae) e sua polinização por abelhas (Apidae, Meliponina)). Este estudo objetivou investigar a morfologia e a biologia do pseudanto de *Dalechampia* aff. *triphylla* e seus potenciais polinizadores. A espécie ocorre em Viçosa, Minas Gerais, é ruderal e autocompatível. A produção de flores e frutos ocorreu durante todo o ano de estudo. O pseudanto é constituído por duas brácteas involucrais e sub-inflorescências, feminina e masculina. A sub-inflorescência masculina é composta por flores estaminadas e uma glândula de resina. O pseudanto é protogínico. A fase feminina perdura 1,7 dias, seguida por uma fase bissexuada que perdura por 9,1 dias. As brácteas involucrais se abrem todos os dias pela manhã e se fecham por volta das 19h00min. Na fase feminina, as brácteas se abrem entre as 09h00min e 11h00min, enquanto que na fase bissexuada das 06h00min, 07h00min. Esta abertura antecipada das brácteas involucrais durante a fase bissexuada indica um favorecimento da transferência de pólen por polinizadores, para pseudantos na fase feminina. *D. aff. triphylla* é visitada por quatro espécies de abelhas sem ferrão: *Friesella schrottkyi*, *Plebeia droryana*, *Plebeia* sp., *Tetragonisca angustula* e pela primeira vez estas espécies são relatadas como polinizadores de uma espécie de *Dalechampia*. O comprimento do corpo destas abelhas é suficiente para fertilizar o estigma durante a coleta de resina. Além disto, a floração contínua, o comportamento das abelhas na visita às flores, a diferenciação da hora de abertura das brácteas involucrais de acordo com a fase do pseudanto, e a longa duração da fase bissexuada são fatores que contribuem para o sucesso reprodutivo de *D. aff. triphylla*.

Palavras-chave: *Friesella*, *Plebeia*, *Tetragonisca*, biologia floral, resina.

ABSTRACT: (Biology of *Dalechampia* aff. *triphylla* Lam. (Euphorbiaceae) pseudanthium and its pollination by stingless bees (Apidae, Meliponina). The main goals of this study were investigate the morphology and biology of *Dalechampia* aff. *triphylla* pseudanthium and its potential pollinators. The species occurs in Viçosa, southeastern Brazil and is a ruderal and self-compatible species. The production of flowers and fruits occurred during the whole year of study. Two green involucral bracts and two subinflorescences, one female and other male, constitute the pseudanthium. The male subinflorescence contains staminate flowers and a resiniferous gland. The pseudanthia are protogynous, with an initial female phase, which lasted 1,7 days, followed by a bisexual phase, which lasted 9,1 days. The involucral bracts opened every day by the morning and closed around 19h00min. During the female phase, bract opens between 9h00mm and 11h00min, while in the bisexual phase it opens between 6h00min and 7h00min. This anticipates opening of involucral bracts of pseudanthia in bisexual phase seems to favor pollen transference by pollinators, to pseudanthia in female phase. *D. aff. triphylla* is visited by four species of stingless bees, *Friesella schrottkyi*, *Plebeia droryana*, *Plebeia* sp., *Tetragonisca angustula*. All of them were potential pollinators of the species, and that is for the first time reported for a *Dalechampia* species. These bees have their body length as long as stigma-resin gland distance so they are capable of fertilize stigmas during resin collection. Finally, continuous flowering, visiting behavior of pollinators, differential timing of involucral bracts opening according to pseudanthium phase, and extended duration of the bisexual phase are factors that contribute to the reproductive success of *D. aff. triphylla*.

Key words: *Friesella*, *Plebeia*, *Tetragonisca*, floral biology, resin.

INTRODUÇÃO

O gênero *Dalechampia* L. possui cerca de 120 espécies tropicais, que são, principalmente, trepadeiras monóicas (Webster & Armbruster 1991). Suas flores, pistiladas e estaminadas, são envolvidas por duas brácteas involucrais e o conjunto funciona como uma unidade de polinização ou pseudanto (Venkata Rao 1971, Webster & Webster 1972).

Espécies de *Dalechampia* apresentam pólen, substâncias odoríferas (fragrância) ou resina como recursos flo-

rais. As espécies resiníferas são polinizadas por abelhas da subtribo Euglossina (*Euglossa*, *Eulaema*, *Eufriesea*) e da família Megachilidae (*Hypantidium* e *Heriades*). Abelhas da tribo Meliponina (*Trigona*) têm sido registradas apenas como visitantes (Armbruster 1993) que utilizam a resina coletada pura ou misturada a ceras e a partículas de solo na construção de seus ninhos (Armbruster 1993).

Embora a interação entre abelhas Euglossina e as espécies resiníferas de *Dalechampia* seja amplamente conhecida (Armbruster & Webster 1979, 1982, Arm-

1. Laboratório de Recursos Vegetais e Opoterápicos, Divisão de Ciências Farmacêuticas, Fundação Ezequiel Dias (FUNED). CEP 30510-010, Belo Horizonte, MG, Brasil.

2. Departamento de Biologia Vegetal, Universidade Federal de Viçosa (UFV). CEP 36570-000, Viçosa, MG, Brasil.

* Autor para contato. E-mail: paulasst@gmail.com

bruster, 1984, 1988b, Armbruster & Herzig 1984, Sazima *et al.* 1985, Armbruster & Mziray 1987, Sigrist & Martins 1992, Steiner & Whitehead 1991), inexistem estudos que indiquem as abelhas sem ferrão como suas polinizadoras efetivas.

Dalechampia aff. *triphylla* Lam. é uma trepadeira comumente observada no município de Viçosa, Estado de Minas Gerais, sudeste brasileiro. Trata-se de uma planta resinífera pertencente a um complexo grupo de espécies dentro da subseção *Triphyllae* (Webster & Armbruster 1991). De acordo com W. S. Armbruster (com. pess.), é uma planta de difícil identificação e pode tratar-se de uma espécie nova.

Segundo São-Thiago & Vieira (2007), *D. aff. triphylla* é autocompatível. Essas autoras obtiveram 36,2% de frutificação após autopolinização espontânea e 67,2% após autopolinização manual. Elas comentaram, ainda, que a reprodução da espécie é favorecida pela autocompatibilidade, pois habita áreas com vegetação alterada, onde a atuação de polinizadores é incerta.

O objetivo deste trabalho foi analisar a morfologia e biologia do pseudanto de *D. aff. triphylla* e identificar os visitantes florais e, dentre eles, os prováveis polinizadores.

MATERIAL E MÉTODOS

O trabalho de campo foi realizado de setembro de 2005 a setembro de 2006, em duas áreas no município de Viçosa (20°45'S e 42°55'W), distantes entre si cerca de 10 km. O clima é do tipo Cwb (subtropical moderado úmido), segundo a classificação de Köppen, com a temperatura do mês mais quente do ano superior a 22 °C e a do mês mais frio inferior a 18°C, apresentando déficit hídrico entre maio e setembro e um excedente de precipitação entre dezembro e março (Golfari 1975).

Uma das áreas localiza-se na Estação de Pesquisa,

Treinamento e Educação Ambiental Mata do Paraíso (EPTEAMP), fragmento de Floresta Estacional Semi-decidual Submontana (Oliveira-Filho & Ratter 1995), do domínio da Floresta Atlântica, com cerca de 195 ha. Na EPTEAMP foram utilizados 10 indivíduos que ocorriam ao longo de 10 metros às margens de uma trilha em local ensolarado. A outra área localiza-se no Horto Botânico do Departamento de Biologia Vegetal da Universidade Federal de Viçosa. Nesta área, foram utilizados sete indivíduos. Material testemunho de *D. aff. triphylla* foi coletado e depositado no acervo do Herbário VIC (número 30.114).

A presença de flores e de frutos foi observada nos 17 indivíduos localizados nas duas áreas de estudo ao longo do período de trabalho de campo. Eventualmente, para obtenção de dados complementares sobre esses eventos reprodutivos, indivíduos fora das áreas de estudo também foram observados.

O número de flores estaminadas e pistiladas por pseudanto foi contado (Fig. 1) e as brácteas involucrais do pseudanto (N = 21), a área total da glândula de resina (N = 27), as distâncias glândula-estigma (N = 30), glândula-antera (N = 25) e antera-estigma (N = 16) foram medidas, utilizando-se paquímetro. A primeira flor estaminada em antese foi adotada como referência para mensuração da distância entre glândula-antera e antera-estigma. Conforme Armbruster (1993), tais medidas, comparadas às medidas corporais realizadas nos visitantes florais, auxiliam na inferência dos possíveis polinizadores da espécie.

As seguintes transformações ocorridas no pseudanto (N = 24) foram observadas: duração da antese das flores pistiladas e estaminadas; sequência de antese das flores estaminadas; início da secreção de resina; e período da frutificação. Em intervalos de uma hora, ao longo do dia e em pseudantos em diferentes fases, foram registrados os ângulos formados entre as brácteas involucrais com

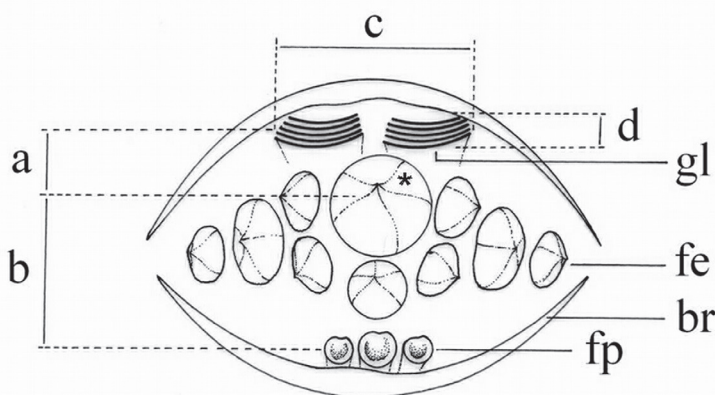


Figura 1. Esquema do pseudanto de *Dalechampia* aff. *triphylla*. Abreviaturas: br, brácteas involucrais; fe, flores estaminadas; fp, flores pistiladas; gl, glândula de resina; a, distância glândula de resina-antera; b, distância antera-estigma; a + b, distância glândula de resina-estigma; c x d, área da glândula de resina; *, primeira flor estaminada em antese.

o auxílio de um transferidor ($N = 9$). A viabilidade dos grãos de pólen foi verificada, utilizando-se o carmin acético, de acordo com a metodologia de Radford *et al* (1974). Para tanto, foram utilizadas 30 flores em pré-anthese, de cinco indivíduos. De cada flor, foram contados 200 grãos. A receptividade dos estigmas foi testada através de polinizações manuais (detalhes em São-Thiago & Vieira 2007).

O comportamento, o horário de visita e o recurso coletado pelos visitantes florais foram registrados por meio de observações visuais diretas, em diferentes horários do dia, nas duas áreas estudadas. Totalizaram-se 52 horas de observações, ao longo de cinco meses de acompanhamento dos indivíduos (de dezembro de 2005 a abril de 2006). Visitantes foram coletados e depositados no Museu Regional de Entomologia do Departamento de Biologia Animal da Universidade Federal de Viçosa (UFVB). Estes foram medidos (comprimento do corpo), utilizando-se lupa com ocular milimetrada. Espécimes depositados no UFVB, coletados na região de Viçosa, também foram medidos com o intuito de obter um maior número de medidas corporais das espécies de abelhas coletadas.

RESULTADOS

A floração e frutificação dos indivíduos de *D. aff. triphylla* ocorreu durante todo o período de estudo, ou seja, durante todo o ano. Foi observada a presença de flores e frutos em um mesmo indivíduo. Seu pseudanto é cons-

tituído por duas grandes brácteas involucrais trilobadas de coloração verde e por duas subinflorescências, uma feminina e a outra masculina (Fig. 2). A subinflorescência feminina é delimitada por duas pequenas brácteas involucrais, que circundam três flores pistiladas (Fig. 2) e está localizada entre a bráctea involucral inferior do pseudanto e a subinflorescência masculina. As flores pistiladas são monoclamídeas, com sépalas verdes e acrescentes; o estilete e o estigma, também de coloração verde, são as partes florais que ficam expostas no pseudanto; o ovário e as sépalas permanecem ocultos pelas brácteas involucrais desta subinflorescência. A subinflorescência masculina é pedunculada e delimitada por duas pequenas brácteas involucrais, fundidas entre si, que circundam 10 flores estaminadas e a glândula de resina (Fig. 2). Ela está localizada entre a subinflorescência feminina e a bráctea involucral superior do pseudanto. A glândula de resina localiza-se em posição adjacente à bráctea involucral superior do pseudanto. As flores estaminadas também são monoclamídeas e possuem numerosos estames parcialmente fundidos pelos filetes e as anteras amarelas têm deiscência longitudinal; os grãos de pólen têm coloração branca. As medidas realizadas nos pseudantos encontram-se na Tab. 1.

A duração de cada pseudanto é, em média, de 10,9 dias. A antese caracteriza-se pelo primeiro movimento das suas brácteas involucrais, que se direcionaram para pólos opostos, expondo aos visitantes florais as subinflorescências. Nesta ocasião, há produção de resina e o pseudanto encontra-se na fase exclusivamente femi-

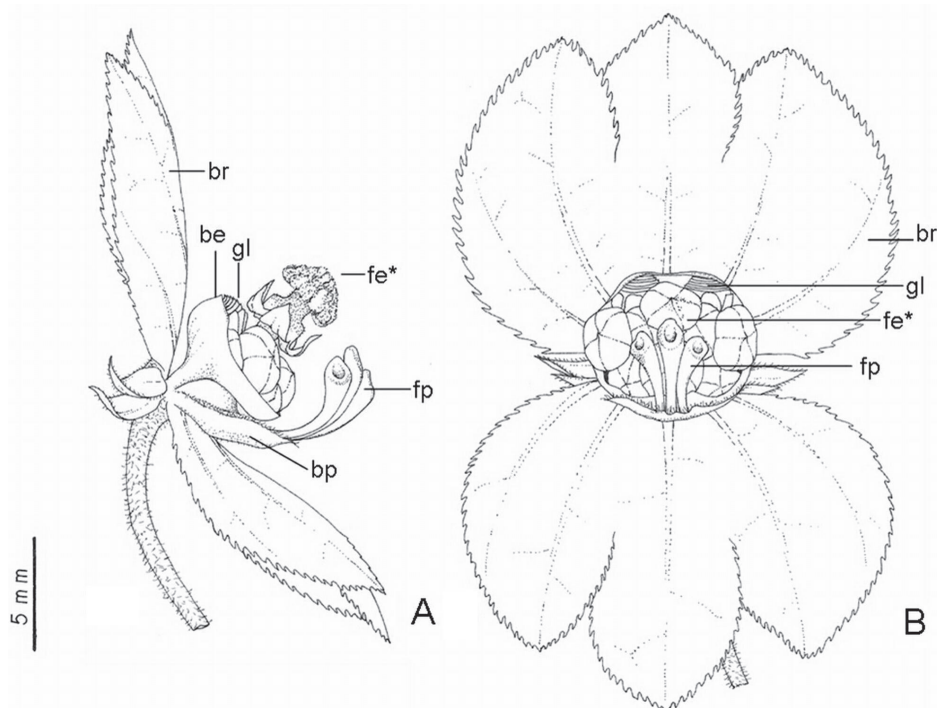


Figura 2. Pseudantos de *Dalechampia* aff. *triphylla* em vista lateral (A) e em vista frontal (B). Abreviaturas: be, bráctea involucral das flores estaminadas e glândula de resina; bp, bráctea involucral das flores pistiladas; br, bráctea involucral; fe*, flores estaminadas; fp, flores pistiladas; gl, glândula de resina; *, primeira flor estaminada em antese.

Tabela 1. Medidas médias (desvio padrão) de pseudantos de *Dalechampia* aff. *triphylla*. Abreviaturas: Larg., largura; Comp., comprimento.

Brácteas involucrais (mm)				Área da glândula (mm ²) (N = 27)	Distâncias (mm)		
(N = 21)					Glândula-estigma (N = 30)	Glândula-antera (N = 25)	Antera-estigma (N = 16)
Superior*	Inferior*						
Comp.	Larg.	Comp.	Larg.				
12,86	16,90	12,69	16,55	9,79	3,63	1,54	1,97
(2,56)	(3,16)	(1,96)	(3,15)	(3,31)	(0,76)	(0,64)	(0,74)

* Consultar a figura 2.

nina, sendo, portanto, protogínico. O período receptivo das três flores pistiladas é simultâneo e perdura durante toda a antese das flores estaminadas. A fase exclusivamente feminina, dura, em média, 1,7 dias. Neste período, as brácteas involucrais do pseudanto iniciam a abertura às 09h00min e alcançam sua maior abertura (140°) às 15h00min. Após, inicia-se o processo de fechamento, que se completa por volta das 19h00min (Fig. 3).

A antese das flores estaminadas inicia-se com a abertura da flor central (Fig. 1, a maior flor), dando início à fase bissexuada do pseudanto. Em seguida à flor central, as flores adjacentes se abrem, e por último, as flores nas posições mais periféricas. A fase bissexuada dura, em média, 9,1 dias e a longevidade de cada flor estaminada, de um a dois dias. A viabilidade polínica média foi de 92,4%. Nesta fase, as brácteas iniciam a abertura mais cedo, em relação à fase feminina, entre 06h00min e 07h00min. Entre as 11h00min e 13h00min, as brácteas apresentam as maiores aberturas, alcançando o máximo (160°) às 13h00min. Logo após, inicia-se o processo de fechamento das brácteas e por volta das 19h00min, os ápices das brácteas encontram-se muito próximos entre si (Fig. 3).

O fim da fase bissexuada (no oitavo ao décimo dia do período de antese das últimas flores estaminadas) coincide com o início da frutificação. Neste período, as brácteas diminuem gradativamente o movimento de

abertura e fechamento, provavelmente devido ao impedimento mecânico causado pelo desenvolvimento dos frutos. Nesta ocasião, os ângulos variaram de 120° a 170° (Fig. 3).

D. aff. triphylla foi visitada por quatro espécies de abelhas indígenas sem ferrão (Apidae, Apini, Meliponina), que coletaram resina e/ou pólen (Tab. 2). Suas visitas foram observadas em horários variados ao longo do dia, das 07h00min às 18h00min. Todas essas abelhas apresentaram comportamento semelhante. Ao se aproximarem da planta, voavam próximo aos pseudantos, antes do pouso, que ocorria sobre a bráctea involucral superior do pseudanto ou sobre as flores estaminadas. Durante as visitas, observou-se que a coleta do recurso, especialmente de resina, era intercalada por caminhadas sobre as flores. Esse comportamento favorecia o contato com os estigmas e/ou com as anteras e o pólen foi depositado, principalmente, na região ventral do corpo.

As abelhas observadas visitando as flores coletavam somente um recurso, resina ou pólen, por visita. A coleta da resina foi realizada com as mandíbulas. As abelhas cortavam pequenas porções de resina, transformando-as em pelotas, que foram transferidas para as corbículas. O tempo de coleta da resina variou de 20 segundos a 8 minutos, considerando as caminhadas sobre as flores, e parece depender da quantidade de resina disponível na glândula de cada pseudanto. As medidas corporais

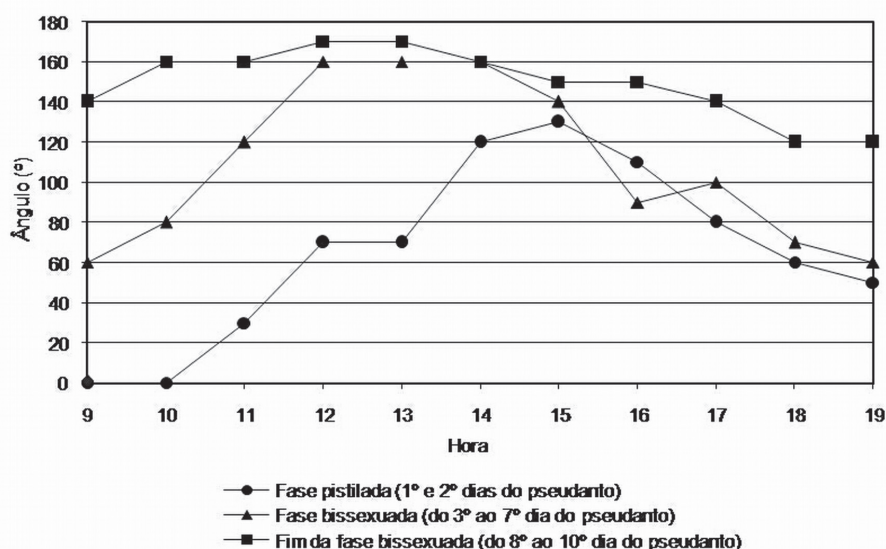
**Figura 3.** Médias de ângulos entre as brácteas involucrais de pseudantos de *Dalechampia* aff. *triphylla*, ao longo de um dia, das 09h00min às 19h00min.

Tabela 2. Recurso coletado e comprimento médio dos corpos de abelhas Meliponina, polinizadores potenciais de *Dalechampia* aff. *triphylla*.

Espécies	Indivíduos medidos (n°)	Comprimento do corpo (mm)	Recurso
<i>Tetragonisca angustula</i> Latreille	1	3,80	Resina
	15*	4,45	-
<i>Plebeia</i> sp.	2	3,80	Resina
<i>Friesella schrottkyi</i> Friese	2	3,15	Pólen e Resina
	4*	2,95	-
<i>Plebeia droryana</i> Friese	3	3,57	Resina
	50*	3,82	-

*Abelhas da coleção do Museu Regional de Entomologia do Departamento de Biologia Animal da Universidade Federal de Viçosa; as demais abelhas foram coletadas no presente estudo.

realizadas nos indivíduos coletados (Tab. 2) em visita às flores de *D. aff. triphylla* mostraram que estas espécies possuem comprimento médio do corpo de 3,65 mm e a distância glândula-estigma foi de 3,63 mm (Tab. 1).

Foi observada, uma única vez, a visita de uma mosca (Syrphidae, Diptera), provavelmente para coleta de pólen, pois permaneceu sobre flores estaminadas e não contactou as pistiladas. Foram observados, ainda, herbívoros (larvas de *Dynamine* sp., Lepidoptera) que se alimentavam de tecidos das flores dos pseudantos.

DISCUSSÃO

O padrão fenológico de floração e de frutificação de *D. aff. triphylla* é do tipo contínuo (*sensu* Newstrom *et al.* 1994). Este padrão foi registrado, também, em cinco espécies trepadeiras de *Oxypetalum* (Asclepiadoideae, Apocynaceae), na região de Viçosa (Vieira & Shepherd 2002). A floração contínua é o mais raro dentre os padrões estabelecidos por Newstrom *et al.* (1994) para espécies arbóreas. Os dados indicam que este padrão reprodutivo pode ser mais comum em trepadeiras que em arbóreas e possibilita produção contínua de sementes.

De modo geral, a morfologia e a biologia do pseudanto de *D. aff. triphylla* assemelham-se às de outras espécies congêneras resiníferas neotropicais, incluindo a protoginia e a fase bissexual do pseudanto. Armbruster & Webster (1979, 1981), Armbruster & Herzig (1984) e Armbruster & Mziray (1987) comentaram que as flores pistiladas devem permanecer receptivas durante a antese das flores estaminadas, visto que é possível a ocorrência de autopolinização espontânea, também registrada em *D. aff. triphylla* (São-Thiago & Vieira 2007). Entretanto, nesta espécie, a frutificação resultante da autopolinização espontânea foi cerca de 2,2 vezes menor que a da polinização aberta (respectivamente 36,2 e 80,7% de frutificação; São-Thiago & Vieira 2007). Por isto, flores pistiladas longevas, além de possibilitarem a polinização espontânea dentro do pseudanto (geitonogamia), parece ser uma estratégia que maximiza as chances de polinização cruzada (xenogamia) realizada pelas abelhas.

Em *D. aff. triphylla*, o tempo gasto para as brácteas involucrais do pseudanto realizarem os movimentos de abertura e de fechamento é considerado amplo, segundo o padrão estabelecido por Sazima *et al.* (1985).

Resultados semelhantes foram obtidos em *D. cf. parvifolia* (Armbruster & Mziray 1987, Armbruster & Steiner 1992), *D. volubilis* e *D. campensis* (Armbruster & Steiner 1992). Nestas espécies e em *D. aff. triphylla*, as brácteas involucrais de pseudantos na fase bissexual abrem-se logo nas primeiras horas da manhã, enquanto em pseudantos na fase feminina, a abertura ocorre cerca de uma a duas horas mais tarde. Este desencontro parece favorecer o transporte do pólen pelos polinizadores nas primeiras horas da manhã, pois estes têm acesso primeiro aos pseudantos na fase bissexual, momento em que ocorre deposição de pólen em seus corpos, e, depois, aos pseudantos na fase feminina, quando depositam o pólen sobre os estigmas. Em *D. aff. triphylla*, essa estratégia, associada à autocompatibilidade e à longevidade das flores pistiladas parece resultar em um eficiente mecanismo reprodutivo (80,7% de frutificação na polinização natural; São-Thiago & Vieira 2007).

As medidas realizadas nas inflorescências de *D. aff. triphylla* e nas abelhas visitantes mostraram que seu comprimento corporal é suficiente para tocar anteras e estigmas durante a coleta de resina, de acordo com o previsto por Armbruster (1984, 1985, 1986, 1988a). Além disso, o comportamento de visita, ou seja, a caminhada que as abelhas realizam sobre as flores, também favorece a atuação desses insetos na polinização dessa trepadeira. Essas abelhas são eussociais (Silveira *et al.* 2002) e formam colônias perenes, de modo que estão ativas ao longo de todo o ano e visitam flores de várias espécies pertencentes a diferentes famílias (Roubik 1989). Essas características também favorecem a reprodução *D. aff. triphylla*, que possui os recursos pólen e resina, ambos disponíveis para as abelhas durante todo o ano, devido à sua floração contínua.

O comprimento do corpo das espécies de abelhas registradas em visita à *D. aff. triphylla* é tão longo quanto a distância glândula-estigma, o que evidencia que estas abelhas são capazes de tocar os estigmas quando da coleta de resina. Baseado em fatores comportamentais e morfológicos, todas as abelhas visitantes foram consideradas polinizadores potenciais de *D. aff. triphylla*. A coleta de resina floral e a atuação de abelhas Meliponina pequenas (3,2-3,8 mm) como possíveis polinizadores em pseudantos de *D. triphylla*, são resultados inéditos para o gênero.

Armbruster (1988b) inferiu, utilizando medidas dos pseudantos e observações de campo, que *D. triphylla*, a espécie mais próxima da estudada aqui, seria polinizada por abelhas maiores (7,0-8,0 mm, Armbruster & Webster 1979, 1981, Sazima *et al.* 1985) do gênero *Hypanthidium* (Anthidiini). Estas abelhas, em sua maioria, solitárias, não foram observadas visitando *D. aff. triphylla*, embora ocorram na região de Viçosa (L. A. O. Campos, com. pess.). É possível que o esforço de observação, tanto em número de horas quanto em áreas de estudo, possa não ter sido suficiente ou coincidente com o período e os locais de atividade de espécies de *Hypanthidium*.

O fato das abelhas observadas coletarem somente um recurso, resina ou pólen, em cada visita, está relacionado com o local de transferência destes, que ocorre na corbícula. Por isso, as abelhas da família Apidae, em geral, não coletam ambos os recursos em uma mesma viagem de forrageamento (Armbruster 1984). Este fato sugere, ainda, que os indivíduos coletores de resina devem ser polinizadores mais eficientes que os coletores de pólen, já que estes devem limpar seu corpo periodicamente, transferindo o pólen depositado no ventre para as corbículas.

AGRADECIMENTOS

Ao Dr. W. Scott Armbruster (School of Biological Sciences University of Portsmouth, United Kingdom), pela identificação da espécie. À Dra. Rita Maria de Carvalho-Okano (Departamento de Biologia Vegetal, UFV), pelo auxílio na identificação da espécie e sugestões durante o trabalho. Ao Dr. Lucio Antonio de Oliveira Campos (Departamento de Biologia Geral, UFV), pela identificação das abelhas e leitura crítica do manuscrito. Ao Dr. Fernando A. Silveira, pela leitura crítica do manuscrito. Ao Reinaldo Pinto, pela confecção do desenho. Ao CNPq, pela bolsa de PQ concedida à segunda autora.

REFERÊNCIAS

- ARMBRUSTER, W.S. 1984. The role of resin in angiosperm pollination: ecological and chemical considerations. *American Journal of Botany*, 71: 1149-1160.
- ARMBRUSTER, W.S. 1985. Patterns of character divergence and the evolution of reproductive ecotypes of *Dalechampia scandens* (Euphorbiaceae). *Evolution*, 39: 733-752.
- ARMBRUSTER, W.S. 1986. Reproductive interactions between sympatric *Dalechampia* species: are natural assemblages "random" or organized? *Ecology*, 67: 522-533.
- ARMBRUSTER, W.S. 1988a. Multilevel comparative analysis of the morphology, function, and evolution of *Dalechampia* blossoms. *Ecology*, 69: 1746-1761.
- ARMBRUSTER, W.S. 1988b. Principal pollinators of *Dalechampia*, with locations of study. *Supplementary Publication of the Ecological Society of America*, 8802: 1-9.
- ARMBRUSTER, W.S. 1993. Evolution of plant pollination systems: hypotheses and tests with the Neotropical vine *Dalechampia*. *Evolution*, 47: 1480-1505.
- ARMBRUSTER, W.S. & HERZIG, A.L. 1984. Partitioning and sharing of pollinators by four sympatric species of *Dalechampia* (Euphorbiaceae) in Panama. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 71: 1-16.
- ARMBRUSTER, W.S. & MZIRAY, W.R. 1987. Pollination and herbivore ecology of an African *Dalechampia* (Euphorbiaceae): comparisons with new world species. *Biotropica*, 19: 64-73.
- ARMBRUSTER, W.S. & STEINER, K.E. 1992. Pollination of four *Dalechampia* species (Euphorbiaceae) in northern Natal, South Africa. *American Journal of Botany*, 79: 306-313.
- ARMBRUSTER, W.S. & WEBSTER, G.L. 1979. Pollination of two species of *Dalechampia* (Euphorbiaceae) in Mexico by euglossine bees. *Biotropica*, 11: 278-283.
- ARMBRUSTER, W.S. & WEBSTER, G.L. 1981. Sistemas de polinização de duas espécies simpátricas de *Dalechampia* (Euphorbiaceae) no Amazonas, Brasil. *Acta Amazônica*, 11: 13-17.
- ARMBRUSTER, W.S. & WEBSTER, G.L. 1982. Divergent pollination systems in sympatric species of South American *Dalechampia* (Euphorbiaceae). *American Midland Naturalist*, 108: 325-337.
- GOLFARI, L. 1975. Zoneamento ecológico do estado de Minas Gerais para reflorestamento. Belo Horizonte: PRODEPEF/PNUD/FAO/IBDF/Bra-45. Série Técnica 3, 65 p.
- NESTROM, L.E., FRANKIE, G.W. & BAKER, H.G. 1994. 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.
- OLIVEIRA-FILHO, A.T. & RATTER, J.A. 1995. A study of origin of central Brazilian forests by the analysis of plant species distribution patterns. *Edinburgh Journal of Botany*, 32: 141-194.
- RADFORD, A.E., DICKSON, W.C., MASSEY, J.R. & BELL, C.R. 1974. *Vascular Plant Systematics*. New York: Harper & Row. 891 p.
- ROUBIK, D.W. 1989. *Ecology and natural history of tropical bees*. Cambridge: Cambridge Univ. 514 p.
- SÃO-THIAGO, P.S. & VIEIRA, M.F. 2007. Sistema reprodutivo de *Dalechampia aff. triphylla* Lam. (Euphorbiaceae). *Revista Brasileira de Biociências*, 5(S1): 420-422.
- SAZIMA, M., SAZIMA, I. & CARVALHO-OKANO, R.M. 1985. Biologia floral de *Dalechampia stipulaceae* (Euphorbiaceae) e sua polinização por *Euglossa melanotricha* (Apidae). *Revista Brasileira de Biologia*, 45: 85-93.
- SIGRIST, M.R. & MARTINS, E. 1992. Biologia floral e sistema reprodutivo de *Dalechampia pentaphylla* Lam. (Euphorbiaceae) em mata mesófila do sudeste brasileiro. In: 8º CONGRESSO DA SBSP, 1992, Campinas. *Anais...* Campinas: UNICAMP. p. 1-6.
- SILVEIRA, F.A., MELO, G.A.R. & ALMEIDA, E.A.B. 2002. *Abelhas brasileiras - sistemática e identificação*. Belo Horizonte: Fundação Araucária. 253 p.
- STEINER, K.E. & WHITEHEAD, V.B. 1991. Oil flowers and oil bees: further evidence for pollinator adaptation. *Evolution*, 45: 1493-1501.
- VENKATA RAO, C. 1971. Anatomy of the inflorescence of some Euphorbiaceae. With a discussion on the phylogeny and evolution of the inflorescence, including the ciatium. *Botaniska Notiser*, 124: 39-64.
- VIEIRA, M.F. & SHEPHERD, G.J. 2002. Removal and insertion of pollinia in flowers of *Oxypetalum* (Asclepiadaceae) in southeastern Brazil. *Revista de Biologia Tropical*, 50: 37-43.
- WEBSTER, G.L. & WEBSTER, B.D. 1972. The morphology and relationships of *Dalechampia scandens* (Euphorbiaceae). *American Journal of Botany*, 59: 573-586.
- WEBSTER, G.L. & ARMBRUSTER, W.S. 1991. A synopsis of the Neotropical species of *Dalechampia*. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 105: 137-177.