

POLINIZAÇÃO E DISPERSÃO DE SEMENTES POR MORCEGOS E A SUA IMPORTÂNCIA NA MANUTENÇÃO DOS ECOSISTEMAS

Data de aceite: 05/05/2021

Rubia Santos Fonseca

Instituto de Ciências Agrárias da Universidade Federal de Minas Gerais
Montes Claros, Minas Gerais
<http://lattes.cnpq.br/2359831159655738>

Marcia de Jesus Oliveira Mascarenhas

Universidade Estadual do Maranhão-UEMA
Caxias, Maranhão
<http://lattes.cnpq.br/9210849999851310>

Ana Priscila Medeiros Olímpio

Programa de Pós-graduação em Genética e Biologia Molecular- Universidade Federal do Pará – UFPA
Belém, Pará
<http://lattes.cnpq.br/3634042719390104>

RESUMO: A polinização é a deposição de pólen sobre o estigma de uma flor. Esse pólen pode ter como origem a mesma flor, nesse caso, ocorre a autopolinização, ou uma flor distinta, quando ocorre a polinização cruzada ou xenogamia. Os vetores bióticos transportam os diásporos, principalmente, pela adesão desses externamente aos seus corpos (epizoocoria) ou pela ingestão dos frutos e sementes e posterior liberação nas fezes (endozooecoria). Para muitas espécies endozoocóricas, a passagem das sementes pelo trato digestivo dos dispersores eleva ou é exigida para a germinação das mesmas. Nesses casos, a passagem pelo trato digestivo atua como um tratamento estimulante para a germinação. As flores polinizadas por morcegos, ou flores quiropterófilas, apresentam um conjunto de características que proporcionam a atração

e a interação com esses animais. Enquanto a polinização garante a produção dos frutos, a dispersão permite a manutenção das populações de plantas e das comunidades vegetais. Os morcegos estão entre os raros animais capazes de atuar como polinizadores e dispersores e entre os mais importantes dispersores de sementes da região neotropical. Neste capítulo apresentamos e descrevemos a importância dos morcegos como polinizadores, dispersores nos ambientes estudados.

PALAVRAS-CHAVE: Biodiversidade, Morcegos polinizadores, Morcegos dispersores

POLLINATION AND SEED DISPERSAL BY BATS AND THEIR IMPORTANCE IN THE MAINTENANCE OF ECOSYSTEMS

ABSTRACT: Pollination is the deposition of pollen on the stigma of a flower. This pollen may originate from the same flower, in which case self-pollination occurs, or from a different flower, when cross-pollination or xenogamy occurs. Biotic vectors transport diaspores, mainly by adhering them externally to their bodies (epizoochory) or by ingesting fruits and seeds and then releasing them in the feces (endozoochory). For the germination of many endozoochoric species it is necessary that the seeds pass through the digestive tract of dispersers. For some species this has to occur in a mandatory way while in other this fact increases the chances of germination. In such cases, passage through the digestive tract acts as a stimulant treatment for germination. The flowers pollinated by bats, or chiropterophilous flowers, present a set of characteristics that provide the attraction and interaction with these animals. While pollination ensures the production of fruit, dispersal allows the maintenance of plant populations and plant communities. Bats are among the rare animals

capable of acting as pollinators and dispersers and are among the most important seed dispersers in the Neotropics. In this chapter we present and describe the importance of bats as pollinators and dispersers in the environments studied.

KEYWORDS: Biodiversity, Pollinators bats, Seed-dispersers bats

1 | INTRODUÇÃO

A polinização é a deposição de pólen sobre o estigma de uma flor. Esse pólen pode ter como origem a mesma flor, nesse caso, ocorre a autopolinização, ou uma flor distinta, quando ocorre a polinização cruzada ou xenogamia (Richards, 1997). A autopolinização pode acontecer em algumas espécies, muitas vezes até realizada pela própria flor (nesse caso específico, denominamos autogamia). No entanto, nas plantas evoluíram mecanismos que reduzem ou impedem a autopolinização, favorecendo a polinização cruzada. Os principais mecanismos são a hercogamia, que é a separação espacial dos órgãos feminino (gineceu) e masculino (androceu) (Figura 1); a dicogamia, que é a separação temporal do período de maturação dos órgãos feminino e masculino dentro de uma mesma flor e a autoincompatibilidade, que por mecanismos genéticos impede a germinação do grão de pólen sobre a flor de um mesmo indivíduo (Vieira et al., 2012). Outras estratégias que favorecem a polinização cruzada é a produção de atrativos aos polinizadores, como odor e recursos florais, destacando-se néctar e pólen (Faegri e Van Der Pijl, 1979).

A polinização pode ser realizada por vetores abióticos ou bióticos. Os vetores abióticos podem ser água ou vento, enquanto os bióticos podem ser invertebrados (diversos grupos de insetos) e vertebrados, entre os quais se destacam as aves e os morcegos. A polinização por vetores abióticos, principalmente o vento, é mais frequente em ambientes temperados (Whitehead, 1983), enquanto nos trópicos, a polinização biótica pode ser observada em mais de 90% das espécies (Bawa, 1990).



Figura 1. Flores quiropterófilas e hercogâmicas, demonstrando separação espacial do estigma e estilete. **A)** Flor de *Bauhinia* sp.; **B)** Flor de *Luehea grandiflora* Mart. & Zucc.

Fonte: Fonseca, RS

As flores interagem de forma mutualística com os seus polinizadores, mas não é uma relação aleatória, pois há seleção dos polinizadores que interagem com as flores das diferentes espécies de plantas. Para que ocorra a polinização deve haver uma complementaridade das características da flor com a capacidade sensorial e a morfologia do polinizador. Ao analisar as características das flores e dos polinizadores é possível prever o grupo que poliniza determinada flor. Ao conjunto de características de uma flor que a relacionam ao polinizador damos o nome de síndrome de polinização. As características florais que determinam o polinizador envolvem: horário de antese da flor (abertura da flor), morfologia da corola, tamanho da flor ou da inflorescência e recurso produzido. A síndrome de polinização por abelhas, vespas e formigas é denominada melitofilia, por moscas, miofilia, por besouros, cantarofilia, por aves, ornitofilia, por lepidópteros pode ser psicofilia (borboletas), falenofilia (mariposas) ou esfingofilia (esfingídeos); a polinização por morcegos é a quiropterofilia (Faegri e Van Der Pijl, 1979). Dessa forma, as diferentes características da flor garantem a atração do polinizador, a polinização cruzada e o aumento da variabilidade genética das populações de plantas.

A polinização, seguida da fecundação, permite a formação dos frutos e sementes, que são responsáveis pela regeneração das populações. No entanto, para o estabelecimento das sementes nos diferentes locais, isto é, a sua dispersão, são necessários vetores específicos. A unidade de dispersão da espécie, seja fruto ou semente, é denominada diásporo. Esses diásporos podem ser dispersos, assim como na polinização, por vetores abióticos ou bióticos. Vetores abióticos também podem ser a água ou o vento. Enquanto os principais vetores bióticos são os vertebrados, tais como répteis, aves e mamíferos. Mas, há também a dispersão por invertebrados, destacando-se as formigas. A dispersão

por formigas é denominada mirmecocoria, por répteis saurocoria, por peixes ictiocoria, por aves ornitocoria, por mamíferos não voadores mamaliocoria e por morcegos quiropterocoria (Van Der Pijl, 1982).

Os vetores bióticos transportam os diásporos, principalmente, pela adesão desses externamente aos seus corpos (epizoocoria) ou pela ingestão dos frutos e sementes e posterior liberação nas fezes (endozoocoria). Para muitas espécies endozoocóricas, a passagem das sementes pelo trato digestivo dos dispersores eleva ou é exigida para a germinação das mesmas. Nesses casos, a passagem pelo trato digestivo atua como um tratamento estimulante para a germinação. Dessa forma, a interação mutualística que culmina com a dispersão permite que os diásporos escapem das condições que podem levar à elevada mortalidade próximo à planta-mãe, onde a predação, a abundância de patógenos e a competição são altas (Janzen, 1970).

21 A POLINIZAÇÃO POR MORCEGOS: MORFOLOGIA DAS FLORES E COMPORTAMENTO ANIMAL

As flores polinizadas por morcegos, ou flores quiropterófilas, apresentam um conjunto de características que proporcionam a atração e a interação com esses animais. Dentre as espécies polinizadas por morcego e encontradas em diferentes regiões do Brasil estão: o pequi (*Caryocar brasiliense* Cambess) (Figura 2), o piquiá (*Caryocar villosum* (Aubl.) Pers.), o jatobá (*Hymenaea stigonocarpa* Mart. ex Hayne), o pacari (*Lafoensia pacari* A.St.-Hil.) e os ingás (*Inga* sp.) (veja Fleming et al., 2009).



Figura 2. Flor do pequi (*Caryocar brasiliense* Cambess), espécie com características típicas da polinização por morcegos. **Fonte:** Ventura, MCS

As flores polinizadas por morcego estão dispostas na extremidade dos ramos,

acima do nível da corola, nos caules, cauliflora, ou em hastes (Howe e Westley, 1988). Essas flores apresentam antese noturna, com a abertura ocorrendo comumente das 17:00 às 20:00 h, quando é iniciada a produção de néctar e a liberação de forte odor. Esse odor é, comumente, desagradável ao olfato humano, pois é composto principalmente por compostos de enxofre, lembrando cheiros de alho, repolho, couve, frutos fermentados, entre outros (Von Helversen et al., 2000). Outra característica é a ausência de cores marcantes, pois os morcegos polinizadores não enxergam cores. As flores quiropterófilas são, em geral, brancas, beges, esverdeadas ou amarronzadas (Figura 1). Flores coloridas são, com raras exceções, polinizadas por animais diurnos. Entre os recursos produzidos para os morcegos estão o néctar, em grande quantidade e com elevada concentração de açúcar (morcegos que se alimentam de néctar são denominados nectarívoros) e o pólen, que apresenta elevado teor proteico (morcegos que se alimentam de pólen são denominados polinívoros).

O néctar é o recurso mais procurado pelos diferentes grupos de polinizadores. Assim, para que esse recurso não seja roubado por um polinizador incapaz de efetuar a polinização, em função da sua morfologia corpórea não adaptada a essa flor, o néctar é armazenado em locais de difícil acesso para outros polinizadores. Essas flores comumente têm as pétalas unidas (gamopétalas), formando um reservatório profundo para o néctar, situado no interior da corola, limitando o acesso. Em algumas espécies o néctar é acumulado em meio aos estames. As espécies quiropterófilas em geral produzem mais néctar que as polinizadas por outros vetores, em algumas espécies uma única flor pode produzir até 15 ml em uma noite (Winter e Von Helversen, 2001). Flores quiropterófilas com corola tubular, que depositam pólen em uma região definida do corpo de morcegos, estão mais relacionadas com morcegos menores como os glossofagíneos (Sazima e Sazima, 1978).

As flores quiropterófilas são, frequentemente, hercogâmicas – nas quais não é possível a autopolinização. Nelas o estigma está situado acima do “pincel” de anteras e/ou da corola, assim, quando o morcego visita a flor ele contata primeiro o estigma e posteriormente as anteras e os grãos de pólen. Dessa forma, se no corpo desse morcego houver grãos de pólen aderidos, ele, provavelmente, realizará a polinização cruzada. Nas plantas com flores dicogâmicas – flores em que a maturação das partes feminina e masculina ocorrem em momentos distintos – o morcego visita flores na fase masculina, recebendo pólen no seu corpo, e quando busca néctar em flores na fase feminina, efetua a polinização. Como morcegos podem visitar diferentes flores em uma mesma planta, a única barreira totalmente efetiva à autopolinização seria a autoincompatibilidade.

Por meio da análise da morfologia floral de espécies listadas em estudo prévio realizado no Cerrado maranhense foi possível registrar a ocorrência de pelo menos cinco espécies quiropterófilas nessa formação, estas são: *Caryocar coriaceum* Wittm (pequi), *Hymenaea stigonocarpa* Mart. ex Hayne (jatobá), *Mabea fistulifera* Mart (mamoninha), *Parkia platycephala* Benth (faveira de bolota) e *Phanera glabra* (Jacq.) Vaz (cipó de escada) (Conceição et al., 2012). Estudos sobre polinização desenvolvidos com essas plantas em outras localidades demonstraram a sua importância como suprimento alimentar para diferentes espécies de morcegos filostomídeos.

A polinização das flores por vertebrados, como é o caso da polinização por morcegos, demanda da planta grande investimento energético em recursos florais, em comparação

com as plantas polinizadas por insetos. Esse maior investimento é compensado pela maior confiabilidade e frequência de visitação dos morcegos e a maior capacidade desses de carregar pólen por longas distâncias (Fleming et al., 2009). Por isso, os vertebrados são muito mais hábeis em promover polinização cruzada que os insetos (Renner e Ricklefs, 1995). Um comportamento que morcegos polinizadores, principalmente os glossofagíneos, realizam é o de “*trapline*”. Esses morcegos forrageiam em rotas bem definidas, com intervalos regulares de visitação para cada flor (Heithaus et al., 1974). Esse forrageamento é favorecido pelo comportamento fenológico dessas plantas, com poucas flores abertas por dia por um longo período. Ademais, essas flores comumente iniciam a liberação do odor previamente à abertura, momento que o morcego inicia o forrageamento e a inclusão das flores em sua rota. A constante produção do néctar ao longo da noite também atrai o polinizador para o seu retorno nessa flor. Esses animais têm excelente memória espacial, permitindo a realização de amplas rotas e localização das plantas previamente visitadas. Um exemplo desse comportamento foi observado para população de *Ceiba pentandra* (a sumaúma) em floresta ribeirinha, para a qual foi registrado o movimento de pólen pelos morcegos por até 18 km (Dick et al., 2008). Logo, fica claro que o comportamento “*tripliner*” promove o fluxo dos animais entre as plantas com flor, e, conseqüentemente, o transporte de pólen e a polinização cruzada (Webb e Bawa, 1983).

A polinização cruzada aumenta o fluxo gênico e a variabilidade genética das populações de plantas (Vieira et al., 2012). A variabilidade genética, por sua vez, maximiza as chances de sobrevivência dessas populações se submetidas a alterações ambientais, doenças, entre outros. A maior parte das populações de plantas quiropterófilas é totalmente dependente da presença dos morcegos para sua manutenção, pois a frutificação só ocorre mediante a ação desses polinizadores. A presença de frutos, por sua vez, garante a regeneração e a sucessão natural nos ecossistemas.

31 A DISPERSÃO POR MORCEGOS: MORFOLOGIA DOS FRUTOS E COMPORTAMENTO ANIMAL

No mundo, em torno de 26% das espécies de morcegos comem apenas frutos ou os utilizam para complementar sua dieta; para o Brasil, esse patamar sobe para 50% das espécies (Mello, 2007). Enquanto a polinização garante a produção dos frutos, a dispersão permite a manutenção das populações de plantas e das comunidades vegetais. Os morcegos estão entre os raros animais capazes de atuar como polinizadores e dispersores e entre os mais importantes dispersores de sementes da região neotropical (e.g. Van Der Pijl, 1982).

Os morcegos frugívoros são animais de visão limitada, sonar relativamente pouco desenvolvido, por isso tem dificuldade em alcançar frutos no interior de folhagem densa, mas seu olfato é acurado. Algumas características mais comumente observadas em frutos dispersos por morcegos são: a sua localização exposta acima das copas das árvores, cores não chamativas, tipicamente esverdeadas, odor rançoso ou de fermentação, casca fina, polpa carnosa contendo diversas sementes e tamanho relativamente grande (Van Der Pijl, 1982). Algumas espécies comumente dispersas por morcego são pertencentes aos gêneros *Ficus* (figueira ou gameleira), *Solanum* (jurubeba), *Piper* (jaborandi) e *Cecropia*

(embaúba) (Mikich, 2002). Espécies de todos esses gêneros ocorrem na APA Inhamum (observação pessoal feita por Rubia Santos Fonseca), além de *Diospyros hispida* A.DC. (caqui-do-cerrado), que também é consumida por morcegos.

Os morcegos comumente removem o fruto da planta mãe e vão consumi-lo em outros locais. Durante esse consumo, pedaços dos frutos contendo sementes podem cair no solo, se esse ambiente for propício, as sementes já podem se estabelecer. A maior parte do fruto é consumida e as sementes passam pelo trato digestivo e são liberadas junto às fezes (dispersão endozoocórica) em outros locais. Dessa forma, os morcegos realizam uma dispersão difusa, maximizando as possibilidades de estabelecimento em habitats favoráveis. As sementes de muitas plantas dispersas por endozoocoria só germinam após a passagem pelo trato digestivo do dispersor; esse processo atua como estimulante para a germinação.

4 | MORCEGOS POLINIZADORES E DISPERSORES

Os morcegos ocupam os mais diversos hábitos e habitats (Reis et al., 2011; Nogueira et al., 2014). A diversidade de hábitos alimentares deste grupo taxonômico não se compara com nenhum outro grupo de mamíferos, abrangendo pequenos artrópodes, frutos, sementes, folhas, flores, pólen, néctar e pequenos vertebrados (Fabian et al., 2008). Por consequência, são importantes agentes da dinâmica florestal, contribuindo com serviços ecológicos como a dispersão de sementes e frutos e desempenhando papel relevante na recuperação de habitats fragmentados ou florestas muito alteradas, devido à capacidade de explorar diversos recursos (Reis et al., 2011) e fazer com que sementes circulem de áreas mais conservadas para áreas a serem recuperadas.

Na região neotropical os morcegos polinizadores pertencem à família Phyllostomidae (também referidos como filostomídeos) e às subfamílias Glossophaginae, Phyllonycterinae e Brachyphyllinae, caracterizadas pela presença de apêndice nasal, chamado de folha nasal. Nessa família, destacam-se os glossofagíneos (subfamília Glossophaginae), morcegos cuja dieta alimentar é principalmente nectarívora. Por isso, são polinizadores de diversas espécies (Vieira et al., 2012). Além dos nectarívoros, alguns morcegos frugívoros da família Stenodermatinae também podem atuar como polinizadores (Vieira e Carvalho-Okano, 1996).

Como o néctar está protegido na base da corola ou em meio aos estames, apenas morcegos com morfologia adaptada conseguem acessá-lo. Esses morcegos vivem de néctar e frutos, por isso, a evolução selecionou uma cabeça alongada, dentição reduzida no tamanho e no número de dentes – podendo até estar ausente – a língua é longa com diversas papilas em sua extremidade, usada para coletar néctar rapidamente durante as visitas às flores (Freeman, 1995). Morcegos nectarívoros e frugívoros usam a ecolocalização como ferramenta complementar e a visão e olfato para a localização do alimento (Von Helversen e Von Helversen, 1999).

Na região neotropical, apenas os morcegos da família Phyllostomidae comem frutos (salvo raríssimas exceções), as mais especializadas pertencem às subfamílias Carollinae e Stenodermatinae (Mello, 2007). No Cerrado maranhense já foram registradas

sete espécies citadas como polinizadores em outras localidades, estas são: *Glossophaga soricina*, *Phyllostomus discolor* (Figuras 3 e 4), *P. hastatus*, *Carollia perspicillata*, *Rhinophylla pumilio*, *Artibeus lituratus* e *Sturnira lilium* (ver capítulo 6). Já para a Amazônia maranhense, apenas quatro espécies com essa capacidade foram registradas: *G. soricina*, *C. perspicillata*, *A. lituratus*, *S. lilium* e *G. soricina*. Essa espécie de morcego forrageia em geral sozinha ou com pequenos grupos.



Figura 3. Espécie *Phyllostomus discolor* (família Phyllostomidae), com pólen aderido aos pelos.

Fonte: Lima, A.C.S.

Esses morcegos já foram registradas polinizando flores de *Bauhinia* (Heithaus e Opler, 1974), *Pseudobombax grandiflorum* (Silva e Perachi, 1995), *Caryocar brasiliense* (Gribel e Hay, 1993) e *Caryocar villosum* (Martins e Gribel, 2007), dentre diversos outros registros. *Phyllostomus discolor* já foi registrado como polinizador de *Caryocar brasiliense*, *Ceiba pentandra* (Gribel et al., 1999), *Caryocar villosum* (Martins e Gribel, 2007) e da *Parkia platycephala* (Hopkins, 1984). *P. hastatus* foi registrado como polinizador de *Pseudobombax grandiflorum* e *Ceiba pentandra*. *C. perspicillata* foi observado como polinizador de *Caryocar brasiliense*. *Artibeus lituratus* (Olfers, 1818) foi o polinizador de *Mabea fistulifera* (Vieira e Carvalho-Okano, 1996). *Sturnira lilium*, foi registrado como polinizador de espécies de *Bauhinia*, *Mabea fistulifera* e diversas outras espécies com flores grandes e muito néctar.



Figura 4. **A)** Morcego *Phyllostomus* sp. consumindo fruto de *Annona* sp. (Annonaceae); **B)** *Phyllostomus* sp. carregando o fruto (dispersão). **Fonte:** Olímpio, A.P.M.

Nas áreas maranhenses de Cerrado e Amazônia, pelo menos 13 espécies consomem frutos e podem atuar como dispersores, estas são: *Artibeus fimbriatus*, *A. lituratus*, *A. obscurus*, *A. planirostris*, *C. perspicillata*, *Artibeus cinereus*, *Phylloderma stenops*, *P. fusciventris*, *Rhinophylla pumilio* e *S. liliium*. *G. soricina* também pode consumir frutos como recurso adicional, no entanto, em condições de disponibilidade de flores ele atua apenas como nectarívoro. Dentre as espécies frugívoras podem-se destacar *P. hastatus*, *C. perspicillata* e *S. liliium*, importantes dispersores das moráceas (as figueiras), das piperáceas (os jaborandis), das solanáceas (jurubebas) e das cecropiáceas (embaúbas). Essas plantas são iniciais em processos de sucessão vegetal após perturbação, chegando a esses locais após a dispersão por morcegos. Nessas áreas alteradas tais plantas atuam como aceleradores do processo de sucessão. Uma grande variedade de plantas neotropicais, por exemplos, *Cecropia glaziovii* Snethl., *Solanum* sp., *Ficus* sp., são dependentes dos morcegos para regeneração natural (Gruener et al., 2003).

Os morcegos frugívoros apresentam duas importantes características: metabolismo acelerado e a rápida digestão. Esses atributos fazem com que, após a ingestão de frutos, algumas sementes passem intactas pelo trato digestivo, sendo parcialmente digeridas e sofrendo um estímulo à germinação (Silveira et al., 2011). Isso, aliado ao fato de voarem longas distâncias, possibilita que as sementes sejam dispersas longe da árvore-mãe.

5 | CONSIDERAÇÕES FINAIS

A polinização e a dispersão são processos essenciais para a manutenção da autossuficiência dos ecossistemas naturais. Esses processos ocorrem por meio de interações mutualísticas entre plantas e animais. A manutenção dessas interações é essencial para a conservação dos ecossistemas, além de ser importante para muitas populações humanas, que usufruem de frutos polinizados por morcegos para sua alimentação. Como exemplo, o pequi (*Caryocar brasiliense*), uma das espécies nativas de maior relevância social, cujos

frutos são produzidos pela ação dos morcegos polinizadores.

REFERÊNCIAS

- BAWA, K.S. 1990. Plant-pollinator interactions in tropical rain forests. **Annual Review of Ecology and Systematics**, vol. 21, pp. 399-422.
- CONCEIÇÃO, G.M.; RUGGIERI, A.C.; SILVA, E. O.; NUNES, C.S.; GALZERANO, L. NERES, L.P.; 2012. Flórlula fanerogâmica da Área de Proteção Ambiental Municipal do Inhamum Caxias/MA, Brasil. In: Barros, M.G. M.C. Barros, ed. UEMA. **Biodiversidade da Área de Proteção Ambiental do Inhamum**. São Luís: pp. 21-39.
- DICK, C.W.; HARDY, O.J.; JONES, F.A.; PETIT, R.J.; 2008. Spatial scales of pollen and seed-mediated gene flow in tropical rain forest trees. **Tropical Plant Biology** vol. 1, pp. 20-33.
- FABIAN, M.E.; RUI, A. e WAECHTER, J.L.; 2008. Plantas utilizadas como alimento por morcegos (Chiroptera, Phyllostomidae). In Reis, Nélio. Roberto dos Peracchi, Adriano Lúcio Santos, Gisele. A. S. D. dos. **Ecologia de Morcegos**. Paraná - PR, p. 51-70.
- FAEGRI, K.; VAN DER PIJL, L.; 1979. The principles of pollination ecology. Oxford: **Pergamon Press**. 244p.
- FLEMING, T.H.; GEISELMAN, C.; KRESS, W.J. 2009. The evolution of bat pollination: a phylogenetic perspective. **Annals of Botany**, vol. 104, pp.1017-1043.
- FREEMAN, P.W.; 1995. Nectarivorous feeding mechanisms in bats. **Biological Journal of the Linnean Society**, vol. 56, pp. 439-463.
- GRIBEL, R. e HAY, J.D.; 1993. Pollination ecology of *Caryocar brasiliense* (Caryocaraceae) in Central Brazil cerrado vegetation. **Journal of Tropical Ecology**, vol. 9, pp. 199-211.
- GRIBEL, R.; GIBBS, P.E.; QUEIRÓZ, A.L. 1999. Flowering phenology and pollination biology of *Ceiba pentandra* (Bombacaceae) in Central Amazonia. **Journal of Tropical Ecology** vol. 15, p. 247-263.
- GRUENER, C.G.; DALLACORTE, F.; ALTHOFF, S.L.; 2003. Espécies vegetais consumidas por frugívoros (Mammalia, Chiroptera, Phyllostomidae) em Áreas de Recuperação Florestal da Mata Atlântica. In: **IV encontro Brasileiro para o estudo de Quirópteros**. Pontifícia Universidade Católica do Rio Grande do Sul (PUCRS), Brasil, Porto Alegre, p. 62.
- HEITHAUS, E.R.; OPLER, P.A.; BAKER, H.G.; 1974. Bat activity and pollination of *Bauhinia pauletia*: plant pollinator coevolution. **Ecology**, vol. 55, pp. 412-419.
- HEITHAUS, E.R.; OPLER, P.A.; BAKER, H.G.; 1974. Bat activity and pollination of *Bauhinia pauletia*: plant pollinator coevolution. **Ecology**, vol. 55, pp. 412-419.
- HOPKINS, C.; 1984. Floral Biology and Pollination Ecology of the Neotropical Species of *Parkia*. **Journal of Ecology**, vol. 72, pp. 1-23.
- HOWE, H.F.; WESTLEY, L.C.; 1988. Ecological relationships of plants and animals. New York: **Oxford University Press**, pp. 273.
- JANZEN, D. 1970. Herbivores and the number of tree species in tropical forest. *American Naturalist*, vol. 104, pp. 501-528.

- MARTINS, R.L.; GRIBEL, R.; 2007. Polinização de *Caryocar villosum* (Aubl.) Pers. (Caryocaraceae) uma árvore emergente da Amazônia Central. **Revista Brasileira de Botânica** vol. 30, pp. 35-43.
- MELLO, M.A.R. 2007. Morcegos e frutos Interação que gera florestas. **Ciência Hoje**, vol. 41, pp. 30-35.
- MIKICH, S.B.; 2002. A dieta dos morcegos frugívoros (Mammalia, Chiroptera, Phyllostomidae) de um pequeno remanescente de Floresta Estacional Semidecidual do sul do Brasil. **Revista Brasileira de Zoologia** vol. 19, pp. 239-249.
- NOGUEIRA, M.R.; DE LIMA I.P.; MORATELLI, R.; TAVARES, V.D.C.; GREGORIN R.; PERACCHI A.L.; 2014. Checklist of Brazilian bats, with comments on original records. **Check List**, vol. 10, pp. 808-821.
- REIS, N. R.; PERACCHI, A. L.; PEDRO, W. A.; LIMA, I. P. 2011. Mamíferos do Brasil. 2 ed., Londrina: N. R. Reis, 439 p.
- RENNER, S.S.; RICKLEFS, R.E.; 1995. Dioecy and its correlates in the flowering plants. **American Journal of Botany**, no. 82, pp. 596-606.
- RICHARDS, A.J.; 1997. *Plant breeding systems*. London: **Chapman & Hall**, 529 p.
- SAZIMA, M.; SAZIMA, I.; 1978. Bat pollination of the passion flower, *Passiflora mucronata*, in southeastern Brazil. **Biotropica**, vol. 10, pp. 100-109.
- SILVA, S.S.P.; PERACCHI, A.L.; 1995. Observação da visita de morcegos (Chiroptera) às flores de *Pseudobombax grandiflorum* (Cav.) A. Robyns. **Revista Brasileira de Zoologia**, no. 12, pp. 859-865.
- SILVEIRA, M.; TREVELIN, L.; PORT-CARVALHO M.; GODOI S.; MANDETTA E. N.; CRUZ-NETO, P.A.; 2011. Frugivory by phyllostomid bats (Mammalia: Chiroptera) in a restored area in Southeast Brazil. **Acta Oecologica**, no. 37, pp. 31-36.
- VAN DER, PIJL, L.; 1982. **Principles of dispersal in higher plants**, ed. Springer Verlag, New York. p.161.
- VIEIRA, M.F.; CARVALHO-OKANO, R.M.; 1996. Pollination biology of *Mabea fistulifera* (Euphorbiaceae) in southeastern Brazil. **Biotropica**, no. 28, pp. 61-68.
- VIEIRA, M.F.; FONSECA, R.S. & ARAÚJO, L.M. 2012. Floração, polinização e sistemas reprodutivos em florestas tropicais. In: MARTINS, S.V. (ed). **Ecologia de florestas tropicais do Brasil**. 2 ed. Editora UFV, Viçosa, p. 53-83.
- VON HELVERSEN, D.; VON HELVERSEN, O.; 1999. Acoustic guide in bat-pollinated flower. **Nature**, nº.398, pp.759-760.
- VON HELVERSEN, O.; WINKLER, L.; BESTMANN, H.J.; 2000. Sulphur-containing 'perfumes' attract flower-visiting bats. **Journal of Comparative Physiology**, no.186, pp. 143-153.
- WEBB, C.J.; BAWA, K.S.; 1983. Pollen dispersal by hummingbirds and butterflies: a comparative study of two lowland tropical plants. **Evolution**, no. 37, pp. 1258-1270.
- WHITEHEAD, D.R.; 1983. Wind pollination: some ecological and evolutionary perspectives. In: L. Real, ed. **Academic Press Inc**. Orlando, pp. 97-108.
- WINTER Y, VON HELVERSEN O. 2001. Bats as pollinators: foraging energetics and floral adaptations. In: CHITTKA L, THOMSON JD. eds. **Cognitive ecology of pollination**. Cambridge: Cambridge University Press, 148–170.