

OSWALDO CRUZ NETO

FENOLOGIA, BIOLOGIA REPRODUTIVA E EFICIÊNCIA DOS  
VISITANTES FLORAIS DE ESPÉCIES SIMPÁTRICAS DE *Inga*  
(LEGUMINOSAE-MIMOSOIDEAE) EM REMANESCENTE DE FLORESTA  
ATLÂNTICA NO NORDESTE DO BRASIL

RECIFE

2007

OSWALDO CRUZ NETO

FENOLOGIA, BIOLOGIA REPRODUTIVA E EFICIÊNCIA DOS  
VISITANTES FLORAIS DE ESPÉCIES SIMPÁTRICAS DE *Inga*  
(LEGUMINOSAE-MIMOSOIDEAE) EM REMANESCENTE DE FLORESTA  
ATLÂNTICA NO NORDESTE DO BRASIL

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal da Universidade Federal de Pernambuco, como parte dos requisitos necessários para a obtenção do grau de Mestre em Biologia Vegetal.

Orientadora: Dra. Ariadna Valentina Lopes

Co-orientadora: Dra. Isabel Cristina Machado

RECIFE

2007

**Cruz Neto, Oswaldo**

**Fenologia, biologia reprodutiva e eficiência dos visitantes florais de espécies simpátricas de Inga (Leguminosae-Mimosoideae) em remanescente de floresta atlântica no Nordeste do Brasil / Oswaldo Cruz Neto. – Recife: O Autor, 2007.**

**76 folhas : il., fig., tab.**

**Dissertação (mestrado) – Universidade Federal de Pernambuco. CCB. Biologia Vegetal, 2007.**

**Inclui bibliografia e anexos.**

**1. Biologia reprodutiva 2.Floresta Atlântica 3. Inga Miller 4. Fenologia | Título.**

**583.748**

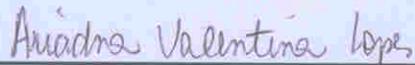
**CDD (22.ed.)**

**UFPE/CCB–2009–173**

## OSWALDO CRUZ NETO

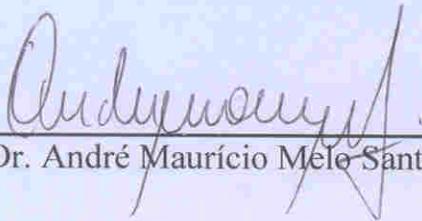
“FENOLOGIA, BIOLOGIA REPRODUTIVA E EFICIÊNCIA DOS  
VISITANTES FLORAIS DE ESPÉCIES SIMPÁTRICAS DE *Inga*  
(LEGUMINOSAE-MIMOSOIDEAE) EM REMANESCENTE DE  
FLORESTA ATLÂNTICA NO NORDESTE DO BRASIL”.

## BANCA EXAMINADORA:



---

Prof.<sup>a</sup>. Dra. Ariadna Valentina Lopes (Orientadora) – UFPE



---

Prof. Dr. André Maurício Melo Santos – UFPE



---

Prof. Dr. Leandro Freitas – Jardim Botânico – RJ

Recife – PE.

2007

## AGRADECIMENTOS

Agradeço a todos que contribuíram para o meu aprendizado e para a realização deste trabalho em especial:

À Prof<sup>ª</sup> Dr<sup>ª</sup> Ariadna Valentina Lopes, do Departamento de Botânica, da Universidade Federal de Pernambuco, pela orientação, amizade e compreensão em todo o período de desenvolvimento deste trabalho.

À Prof<sup>ª</sup> Dr<sup>ª</sup> Isabel Cristina Sobreira Machado, do Departamento de Botânica, da Universidade Federal de Pernambuco, pela co-orientação e valiosas sugestões.

À Antonio Venceslau de Aguiar (Patriota) e André Santos, pelo auxílio nos testes estatísticos.

A todos os integrantes do laboratório de Biologia Floral da Universidade Federal de Pernambuco, pela companhia e momentos agradáveis, em especial a Tarcila Nadia, Ana Virgínia Leite, Luís Primo, Marcelo Sobral, Kelaine Demétrio e Artur pelos auxílios e sugestões.

A todos os profissionais e estudantes do Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal desta universidade.

À Luciana Coe, Úrsula, Vanessa, Janaína, Severino, Paulo Sávio, Manoel, Sebastian, Gabriel, Gabriela e todos que fizeram e fazem o Projeto Serra Grande.

À Bióloga Marlene Barbosa, curadora do Herbário UFP, pelo encaminhamento do material botânico ao IPA.

Aos pesquisadores do Herbário da Empresa Pernambucana de Pesquisa Agropecuária (IPA), nas pessoas da Dra. Maria Bernadete Costa e Silva, Dra. Rita de Cássia Pereira e Juliana Souza Marques pela cortesia na identificação das espécies estudadas.

Ao Dr. José Araújo Duarte Júnior por ter gentilmente identificado os esfingídeos.

A CAPES, pela bolsa de mestrado.

Ao Prof. Marcelo Tabareli, coordenador dos projetos apoiados pelo Centro de Pesquisas Ambientais do Nordeste (CEPAN), Fundação O Boticário de proteção à Natureza (FBPN) e Conservation International do Brasil (CI-Brasil), os quais forneceram apoio financeiro fundamental para a realização deste trabalho.

Aos administradores da Usina Serra Grande pelo apoio logístico.

## SUMÁRIO

LISTA DE FIGURAS.....	vi
LISTA DE TABELAS.....	vii
I. APRESENTAÇÃO.....	1
II. FUNDAMENTAÇÃO TEÓRICA.....	2
<i>Síndromes de polinização e sistemas sexual e reprodutivo em Inga</i> .....	2
<i>Eficiência de polinizadores noturnos e diurnos</i> .....	4
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	6
III. CAPÍTULO 1. Fenologia de espécies de <i>Inga</i> Miller (Leguminosae-Mimosoideae) ocorrentes em remanescente da floresta Atlântica nordestina, Alagoas, Brasil.....	11
RESUMO (ABSTRACT).....	13
INTRODUÇÃO.....	14
MATERIAIS E MÉTODOS.....	15
RESULTADOS.....	17
DISCUSSÃO.....	20
AGRADECIMENTOS.....	22
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	23
IV. CAPÍTULO 2: Biologia reprodutiva de três espécies simpátricas de <i>Inga</i> (Leguminosae-Mimosoideae): eficiência dos polinizadores diurnos e noturnos no sucesso reprodutivo.....	29
RESUMO (ABSTRACT).....	31
INTRODUÇÃO.....	32
MATERIAIS E MÉTODOS.....	33
RESULTADOS.....	37
DISCUSSÃO.....	45
AGRADECIMENTOS.....	50
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	51
CONCLUSÕES.....	66
RESUMO GERAL.....	67
GENERAL ABSTRACT.....	68
ANEXO.....	70

## LISTA DE FIGURAS

## CAPÍTULO 1

**Figura 1.** Fenologia reprodutiva e emissão de folhas em *Inga vera* subsp. *affinis* (A), *I. striata* (B), *I. ingoides* (C), *I. edulis* (D), *I. thibaudiana* (E) ocorrentes em remanescente da floresta Atlântica nordestina e precipitação no município de Ibateguara, AL (F) entre outubro 2005 e abril 2007.....28

**Figura 2.** Percentual dos indivíduos em pico de floração (A), emissão de frutos verdes (B) e maduros (C), emissão de folhas (D) e precipitação (E) entre outubro 2005 e abril 2007 em remanescente da floresta Atlântica nordestina.....27

## CAPÍTULO 2

**Figura 1.** Flores de *Inga vera* (A), *I. striata* (B) e *I. ingoides* (C) ocorrentes na Mata de Coimbra, Usina Serra Grande, Alagoas, Brasil.....58

**Figura 2.** Volume ( $\mu\text{l}$ ), concentração (%) e quantidade de soluto (mg de soluto/ $\mu\text{l}$  de solução) no néctar durante a noite e efeito do número de extrações na produção de néctar (volume ( $\mu\text{l}$ )) em *Inga vera* (A), *I. striata* (B) e *I. ingoides* (C) ocorrentes em remanescente da floresta Atlântica nordestina, Alagoas, Brasil.....59

**Figura 3.** Políades de *I. vera* depositadas na cabeça e região ventral do tórax (A) e da asa posterior (B) de *Ascalapha odorata* (C). Políades de *I. striata* encontradas na região ventral do tórax (D) de Sp3 (E). Políades de *I. striata* na espirotromba (F) de *Protambulyx astygonius* (G). Políades de *I. ingoides* encontradas na asa (H) e na porção ventral do tórax (I) de *Xylophanes loelia* (J). Fotos tiradas em lupa sob aumento de 16x para A, B, J e H e 40x para D e F. Fotos C, E, G e J com escala de  $1\text{cm}^2$ .....60

## LISTA DE TABELAS

## CAPÍTULO 2

- Tabela 1.** Características florais de *Inga vera*, *I. striata* e *I. ingoides* (Leguminosae-Mimosoideae) ocorrentes no remanescente de Coimbra, Alagoas, Brasil, Usina Serra Grande.....61
- Tabela 2.** Volume ( $\mu$ l) e concentração (%) de açúcares no néctar de flores de *Inga vera*, *I. striata* e *I. ingoides* previamente ensacadas em fase de botão na Mata de Coimbra, Alagoas, Brasil.....62
- Tabela 3.** Formação de frutos em condições naturais (controle) e nos tratamentos de autopolinização e polinização manual cruzada em *Inga vera*, *I. striata* e *I. ingoides* no fragmento de Coimbra, Alagoas, Brasil. {Sucesso (n° de flores/ n° de frutos)}.....63
- Tabela 4.** Visitantes florais diurnos e noturnos das flores de *Inga vera*, *I. striata* e *I. ingoides* no fragmento de Coimbra, Alagoas, Brasil.....64
- Tabela 5.** Resultados da formação de frutos por flor (Fr/FI) e de sementes por fruto (Sm/Fr) de flores expostas apenas a visitantes diurnos (Diurno), noturnos (Noturno) ou a condições naturais (Controle) em *I. vera*, *I. striata* e *I. ingoides*, na Mata de Coimbra, Alagoas, Brasil.....65

## APRESENTAÇÃO

A família Leguminosae, uma das maiores dentre as Angiospermas, é composta por mais de 650 gêneros e aproximadamente entre 16400 e 18000 espécies incluídas em três subfamílias (Cronquist, 1968). O gênero *Inga* Miller (Leguminosae-Mimosoideae) possui cerca de 300 espécies com distribuição neotropical (Pennington, 1997) e corresponde a aproximadamente 1,7% das leguminosas. Pouco se conhece sobre a ecologia da polinização de espécies de *Inga*, mas a maioria parece ter antese floral noturna e ser polinizada por morcegos (quiropterófilas) ou por esfingídeos (esfingófilas) (Vogel, 1968; Koptur, 1983; Endress, 1994). Plantas com estas síndromes de polinização, geralmente ocupam posição extrema no espectro de especialização-generalização no sistema planta-polinizador (Haber & Frankie, 1989; Johnson & Steiner, 2000).

Apesar das síndromes de polinização por animais noturnos apresentadas por grande parte das espécies de *Inga*, as visitas por animais diurnos são muito frequentes (Koptur, 1983). Entretanto, pouco se sabe a respeito da contribuição destas duas guildas de visitantes florais para o sucesso reprodutivo de espécies de *Inga*.

Com relação ao sistema reprodutivo, a maioria das leguminosas, principalmente as arbóreas, apresentam mecanismos de auto-incompatibilidade (Arroyo, 1981), fato também observado para espécies de *Inga* investigadas quanto a este aspecto (Koptur, 1984). Uma vez que a existência de auto-incompatibilidade em espécies de *Inga* torna obrigatória a ocorrência de visitas florais para a formação de frutos, o conhecimento do papel de cada visitante é fundamental para se entender o sucesso reprodutivo das mesmas. Além disso, respostas fenológicas reprodutivas como, por exemplo, o período de emissão de flores, podem interferir diretamente na disponibilidade de um determinado recurso para os polinizadores, cuja própria fenologia, em associação com a fenologia das plantas, exerce influência no sucesso reprodutivo desta.

Esta dissertação visa investigar aspectos da fenologia, da biologia floral e reprodutiva, bem como da eficiência dos polinizadores noturnos e diurnos em espécies *Inga* ocorrentes em remanescente da floresta Atlântica nordestina.

## FUNDAMENTAÇÃO TEÓRICA

### *Síndromes de polinização e sistemas sexual e reprodutivo em Inga*

A família Leguminosae é caracterizada por abrigar um grande número de espécies e apresentar ampla distribuição geográfica, sendo representada por cerca de 650 gêneros, e entre 16400 e 18000 espécies subordinadas a três subfamílias, apresentando grande importância ecológica e econômica (Leppik, 1966; Cronquist, 1968; Mabberley, 1996). Representantes das subfamílias Caesalpinioideae e Mimosoideae são mais frequentes nas regiões tropicais, enquanto os de Papilionoideae ocorrem em maior frequência em regiões temperadas (Cronquist, 1968).

Segundo Cronquist (1968), as espécies das subfamílias Caesalpinioideae e Mimosoideae apresentam estrutura floral menos elaborada que as Papilionoideae. Uma característica marcante no que diz respeito à biologia floral é a forte irradiação adaptativa dos representantes desta família sendo possível encontrar espécies psicófilas, esfingófilas, quiropterófilas, ornitófilas e, na maioria dos casos, melitófilas (Vogel, 1990; Endress, 1994).

O gênero *Inga* Miller (Mimosoideae) possui cerca de 300 espécies arbóreas com distribuição neotropical (Pennington, 1997) e corresponde a aproximadamente 1,7% das leguminosas. Pouco se conhece sobre a ecologia da polinização de espécies de *Inga*, mas a maioria parece apresentar antese floral noturna ou crepuscular e ser polinizada por morcegos (quiropterófilas) ou por esfingídeos (esfingófilas) (Vogel, 1968; Koptur, 1983; Endress, 1994). Segundo Koptur (1984), um bom polinizador para o caso de *Inga* é aquele com tamanho grande o suficiente para tocar os verticilos reprodutivos enquanto coleta néctar, e que apresente comportamento de forrageio e tendência de se locomover entre árvores diferentes, devido à autoincompatibilidade dos representantes do gênero (Koptur, 1984).

Plantas com síndromes de esfingofilia ou quiropterofilia, geralmente ocupam o extremo do espectro de especialização-generalista no sistema planta-polinizador (Haber & Frankie, 1989; Johnson & Steiner, 2000) devido algumas características como horário de antese, além do acúmulo de néctar no fundo de um tubo o que limita o acesso a esse recurso apenas a animais de aparelho bucal especializado (Johnson *et al.*, 2002).

Sistemas sexuais e de reprodução são componentes do sucesso reprodutivo ligados diretamente às estratégias de polinização de cada espécie (Tabla & Bullock, 2002), sendo o primeiro correspondente à sexualidade floral e o segundo aos mecanismos de

autocompatibilidade (Richards, 1986). O sistema sexual mais comum dentro da família é o hermafrodita, sendo que quase metade das Mimosoideae parece apresentar anodromonoiccia (Arroyo, 1981). Para espécies de *Inga*, entretanto, o hermafroditismo parece ser uma regra (Pennington, 1997). Sistemas de autoincompatibilidade ocorrem em representantes das três subfamílias (Gibbs, 1990; Endress, 1994) sendo, porém, mais comum em Mimosoideae e Caesalpinioideae (Endress, 1994). Segundo Arroyo (1981), a autoincompatibilidade dentro de Leguminosae é mais freqüente nas espécies arbóreas. A mesma autora (1976) sugeriu que a autoincompatibilidade em árvores tropicais com grande número de flores, como no caso das Leguminosas arbóreas, evoluiu como resposta a geitonogamia excessiva. Estudos realizados com espécies de *Inga* revelaram que as mesmas apresentavam autoincompatibilidade e baixas taxas de frutificação em condições naturais, variando entre 2 e 5% (Koptur, 1984; Cruz Neto, 2004).

A quiropterofilia é mais comum nos neotrópicos sendo mais freqüente em árvores (Endress, 1994), podendo, entretanto, ocorrer em Lianas (Tschapka *et al.*, 2006) e ervas (Machado *et al.*, 1998; Machado & Vogel, 2004). Sua freqüência pode ser baixa, variando entre 1,8% e 3,6%, no Cerrado, na Restinga e em florestas úmidas (Bawa *et al.*, 1985; Ormond *et al.*, 1993; Oliveira & Gibbs, 2000), porém na Caatinga pode representar até 13,1% da flora (Machado & Lopes, 2003 e 2004). No fragmento de Coimbra espécies quiropterófilas respondem por 3,03% da flora (Cara, 2006), atingindo 13% entre as árvores (Girão, 2005).

Em espécies quiropterófilas o odor floral é um dos principais guias para a localização do recurso pelos polinizadores (Vogel, 1968). O néctar, principal responsável pela emissão dos odores florais em grande número de espécies de angiospermas, no caso das plantas quiropterófilas, possui odor forte e muitas vezes desagradável (Faegri & van der Pijl, 1979). Estudos realizados com flores quiropterófilas nos neotrópicos (Knudsen & Tollsten, 1995; Bestmann, *et al.*, 1997) revelaram que compostos derivados do enxofre encontrados no néctar são principais responsáveis pelo odor característico das flores destas plantas, no entanto, são pouco comuns dentre os espectros de odores florais de outros grupos (Knudsen *et al.*, 1993).

A esfingofilia pode representar cerca de 12% da flora em áreas de Cerrado (Oliveira, 1991), 8% em áreas de mata pluvial (Bawa *et al.*, 1985), 7,2% em áreas de Caatinga (Machado & Lopes, 2004) e 4,5% em Restinga (Ormond *et al.*, 1993). De fato, a interação mutualística entre plantas e mariposas é uma das mais freqüentes nas regiões tropicais (Haber & Frankie, 1989; Bawa, 1990; Silva & Sazima, 1995; Wasserthal, 1997; Nattero *et al.*, 2003; Oliveira *et al.*, 2004).

O principal recurso floral oferecido por plantas esfingófilas também é o néctar, o qual é constituído principalmente de sacarose (Baker, 1961; Baker & Baker, 1983; Knudsen & Tollsten, 1993; Kelber, 2002). Além disso, as mariposas, principalmente esfingídeos possuem um conjunto de características morfológicas e comportamentais para utilizarem este grupo de plantas como fonte de recurso alimentar durante sua fase adulta tais como, atividade noturna, dieta constituída estritamente de néctar e probóscides longas (D'Abbrera, 1986; Darrault & Schlindwein, 2002).

### *Eficiência de polinizadores diurnos e noturnos*

Para se analisar a eficiência de polinizadores de uma determinada espécie deve-se considerar, além do comportamento de visita, tamanho corporal e fenologia dos mesmos, alguns parâmetros condizentes às plantas, como a dependência de polinizadores para a formação de frutos e sementes, especialização a um grupo restrito de polinizadores, autoincompatibilidade e depressão endogâmica (Ratchke & Jules, 1993). Estes são principalmente relacionados ao sucesso reprodutivo (“fitness”), mediado pela qualidade e pela quantidade do serviço prestado pelo polinizador (Groman & Pellmyr, 1999). Segundo Stebbins (1970), a maior frequência e eficiência dos polinizadores no transporte de grãos de pólen pode ser o fator mais relevante na fixação de caracteres florais adaptativos (“princípio do polinizador mais efetivo”), no entanto, deve haver uma correlação entre estes dois fatores. A inexistência da correlação entre esses dois fatores pode ser indício de que a seleção natural está atuando de maneira a favorecer uma tendência generalista do sistema, visto que em muitos casos os polinizadores sofrem flutuações temporais e espaciais (Mayfield *et al.*, 2001).

Além dos atributos florais, os quais regulam o espectro de visitantes florais, e de características dos polinizadores, como comportamento e hábito, as características fenológicas como época e duração de floração e frutificação, podem sincronizar-se de maneira a otimizar o processo reprodutivo de algumas espécies vegetais (Thies & Kalko, 2004). Entre os diversos fatores que podem interferir nas interações bióticas, os padrões fenológicos das espécies tropicais são importantes para o entendimento da dinâmica destes processos (Gentry, 1974; Morellato & Leitão-Filho, 1990; Primack & Inouye, 1993; Newstrom *et al.*, 1994).

Alguns sistemas de polinização são conhecidos por apresentar mais de um tipo de polinizador, como, por exemplo, borboletas, dentre outros lepidópteros, e vertebrados, como beija flores ou até mesmo morcegos (Baker, 1961). Ainda segundo Baker (1961), algumas

plantas podem apresentar diferentes grupos de polinizadores de acordo com o decorrer da antese. Espécies esfingófilas e quiropterófilas, em geral, disponibilizam grandes quantidades de pólen entre o entardecer e o amanhecer seguinte, e dessa forma possibilitam visitas viáveis tanto por animais noturnos quanto diurnos.

Estudos enfocando a eficiência de polinizadores de uma dada espécie, principalmente entre noturnos e diurnos são escassos, mas revelam haver diferenças na eficiência entre grupos de polinizadores (Wolff, *et al.*, 2003; Ávila Jr., 2005). No primeiro estudo citado, a espécie esfingófila *Isertia laevis* (Rubiaceae) a qual recebe visitas de beija flores durante o dia, apresentou maior taxa de frutificação quando flores foram expostas somente a polinizadores diurnos, porém estes frutos possuíam menos sementes que os formados por polinizadores noturnos (esfingídeos). No segundo caso, outra espécie de Rubiaceae *Randia itatiaiae*, a qual recebe visitas de lepidópteros noturnos e diurnos, apresentou produção relativa de sementes de cerca de 2,5 vezes maior em flores que foram expostas somente a visitantes noturnos. Por outro lado, em algumas espécies esfingófilas de Cactaceae, como *Cereus fernambucensis*, os visitantes diurnos como abelhas, aumentam as chances de polinização, devido baixa frequência de visitas por esfingídeos, podendo dessa forma contribuir para o aumento do número de frutos formados na espécie (Locatelli & Machado, 1999). Em duas espécies quiropterófilas de Euphorbiaceae, *Mabea occidentalis* e *Mabea fistulifera*, as quais recebiam visitas por animais noturnos, como morcegos, lepidópteros e uma espécie de marsupial, além de visitas diurnas por várias espécies de aves e abelhas, não foi registrada diferença significativa entre os percentuais de frutos formados por esses dois grupos de animais, indicando que para estas espécies, tanto animais noturnos quanto diurnos foram igualmente eficientes na formação de frutos (Steiner, 1983; Vieira & Cavalho-Okano, 1996).

Algumas espécies esfingófilas na Costa Rica podem apresentar diferentes estratégias para atração de outros polinizadores que não esfingídeos (Haber & Frankie, 1989) como é o caso de *Inga vera* a qual apesar de apresentar atributos florais adaptados à polinização por esfingídeos, recebeu durante a estação seca visitas por morcegos (Haber & Frankie, 1989). No entanto visitas de esfingídeos em flores quiropterófilas são mais frequentes que morcegos visitando flores esfingófilas (Haber & Frankie, 1989).

## REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Arroyo, M.T.K. 1976. Geitonogamy in animal pollinated tropical angiosperms: a stimulus for the evolution of self-incompatibility. *Taxon* 25: 543-548.
- Arroyo, M.T.K. 1981. Breeding systems and pollination biology in Leguminosae. *In*: R.M. Plhill & P.H. Raven (Eds.). *Advances in Legume Systematics*, 2. Royal Botanic Garden, Kew, p. 723-729.
- Ávila Jr, R.S. 2005. *Biologia reprodutiva de Randia itatiaiae* (Rubiaceae): espécie dióica polinizada por lepdópteros diurnos e noturnos no Parque Nacional do Itatiaia, RJ. Dissertação de mestrado, Instituto de Pesquisas Jardim Botânico do Rio de Janeiro/Escola Nacional de Botânica Tropical.
- Baker, H.G. 1961. The adaptation of flowering plants to nocturnal and crepuscular pollinators. *Quarterly Review of Biology* 36: 64- 73.
- Baker, H.G. & Baker, I. 1983. Floral nectar sugar constituents in relation to pollinator type. *In*: Jones, C.E., Little, R.J. (eds.). *Handbook of Experimental Pollination Biology*. Van Nostrand, New York.
- Bawa, K.S., Bullock, S.H., Perry, D.R., Coville, R.E. & Grayum, M.H., 1985. Reproductive biology of tropical lowland forest trees. II. Pollination systems. *Am. J. Bot.* 72: 346–456.
- Bawa, K.S. 1990. Plant-pollinator interactions in a tropical rain forest. *Annual Review of Ecology and Systematics* 21:399-422.
- Bestmann H.J., Winkler, L. & Helversen O. 1997. Headspace analysis of volatile flower scent constituents of bat-pollinated plants. *Phytochemistry* 46: 1169–1172.
- Cara, P.A.A. 2006. Efeito de borda sobre a fenologia, as síndromes de polinização e a dispersão de sementes de uma comunidade arbórea na Floresta Atlântica ao norte do Rio São Francisco. Tese de doutorado, Universidade Federal de Pernambuco, Recife, PE.
- Cronquist, A. 1968. *The evolution and classification of flowering plants*. Nelson LTD, New York, 396p.
- Cruz Neto, O., Lopes, A.V.F. & Machado, I.C.S. 2004. Fenologia reprodutiva e ecologia da polinização de duas espécies de *Inga* (Leguminosae - Mimosoideae) em um remanescente urbano de Mata Atlântica. Monografia, Universidade Federal de Pernambuco, Recife, PE.

- D'Abbrera, B. 1986. *Sphingidae mundi: hawkmoths of the world*. Farndon, UK: E. W. Classey Ltd.
- Darrault, R.O. & Schilindwein, C. 2002. Esfingídeos (Lepidoptera, Sphingidae) no Tabuleiro paraibano, nordeste do Brasil: abundância, riqueza e relação com plantas esfingófilas. *Revista Brasileira de Zoologia* 19 (2): 429- 443.
- Endress, P.K. 1994. *Diversity and evolutionary biology of tropical flowers*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Faegri, K. & Pijl, L. van der. 1979. *The principles of pollination ecology*. Pergamon Press, London.
- Gentry, A.H. 1974. Flowering phenology and diversity of Tropical Bignoniaceae. *Biotropica* 6: 64-68.
- Gibbs, P. 1990. Self-incompatibility in flowering plants: a neotropical perspective. *Revista Brasileira de Botânica* 13: 125-136.
- Girão, L.C. 2005. Efeito da fragmentação e da perda de habitat nas frequências de atributos florais e de síndromes de polinização em remanescentes da floresta Atlântica nordestina. Dissertação de Mestrado, Universidade Federal de Pernambuco, Recife.
- Groman, J. & Pellmyr, O. 1999. The pollination biology of *Manfreda virginica* (Agavaceae): relative contribution of diurnal and nocturnal visitors. *Oikos* 87: 373-381.
- Haber, W.A. & Frankie, G.W. 1989. A Tropical hawkmoth community: Costa Rican Dry Forest Sphingidae. *Biotropica* 21: 155-172.
- Johnson, S.D. & Steiner, K.E., 2000. Generalization versus specialization in plant pollination systems. *Trends in Ecology and evolution* 15: 190–193.
- Johnson, S.D., Edwards, T.J., Carbutt, C. & Potgieter, C., 2002. Specialization for hawkmoth and long-proboscid fly pollination in *Zaluzianskya* section *Nycterinia* (Scrophulariaceae). *Botanical Journal of the Linnean Society* 138, 17–27.
- Kite, G.C., Hetttersheid, W.L.A., Lewis, M.J., Boyce, P.C., Olerton, J., Cocklin, E., Diaz, A. & Simmonds, M.S.J. 1998. Inflorescence odours and pollinators of *Arum* and *Amorphophallus* (Araceae). In: Owens, S.J., Rudall, P.J., eds. *Reproductive Biology*. Royal Botanical Garden, 295-315.
- Kelber, A. 2002. Sugar preferences and feeding strategies in the hawkmoth *Macroglossum stellarum*. *Journal of Comparative Physiology* 189: 661- 666.

- Knudsen, J.T. & Tollsten, L. 1995. Trends in floral chemistry in pollination syndromes: floral scent composition in moth-pollinated taxa. *Botanical Journal of the Linnean Society* 113: 263-284.
- Knudsen, J.T., Tollsten, L. & Bergström, L.G. 1993. Floral scents – a check list of volatile compounds isolated by headspace techniques. *Phytochemistry* 433: 253–280.
- Koptur, S. 1983. Flowering phenology and floral biology of *Inga* Fabaceae: (Mimosoideae). *Systematic Botany* 8: 354-368.
- Koptur, S. 1984. Outcrossing and pollinator limitation of fruit set: Breeding systems of neotropical *Inga* trees (Fabaceae: Mimosoideae). *Evolution* 38: 1130-1143.
- Leppik, E.E. 1966. Floral evolution and pollination in the Leguminosae. *Ann. Bot. Fenn*, 3: 299-308.
- Locatelli, E., Machado, I.C.S. 1999. Floral biology of *Cereus fernabucensis*: a sphingophilous cactus of Restinga. *Bradleya* 17: 86-94.
- Mabberley, D.J. 1996. *The plant book. A portable dictionary of the higher plants.* Department of Plant Sciences, University of Oxford 707p.
- Machado, I.C., Sazima, I. & Sazima, M. 1998. Bat pollination of the terrestrial herb *Irlbachia alata* (Gentianaceae) in northeastern Brazil. *Plant Systematics and Evolution* 209: 231-237.
- Machado, I.C. & Lopes, A.V.F. 2003. Recursos florais e sistemas de polinização e sexuais em Caatinga. In: Leal, I.R, Tabarelli, M. Silva, J.M.C., eds. *Ecologia da Conservação da Caatinga.* Recife: Editora Universitária, UFPE, 515-563.
- Machado, I.C. & Lopes, A.V.F. 2004. Floral traits and pollination systems in the Caatinga, a brazilian tropical dry Forest. *Annals of Botany* 94: 365-376.
- Machado, I.C. & Vogel, S. 2004. The North eastern brazilian liana, *Adenocalymma dichilum* (Bignoniaceae) pollination by bats. *Annals of Botany* 93: 609-613.
- Mayfield, M.M., Waser, N. & Price, M. 2001. Exploring the “most effective pollinator principle” with complex flowers: bumblebees and *Ipomopsis aggregata*. *Annals of botany* 88: 591- 596.
- Morellato, L.P.C. & Leitão-Filho, H.F. 1990. Estratégias fenológicas de espécies arbóreas em floresta mesófila na Serra do Japi, Jundiáí, São Paulo. *Revista Brasileira de Biologia* 50: 163-173.

- Nattero, J., Moré, M., Sérsic, N., Cocucci, A.A. 2003. Possible tobacco progenitors share longtongued hawkmoths as pollen vectors. *Plant systematic and evolution* 241: 47- 54.
- Newstrom, 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, P.E. 1991. The pollination and reproductive biology of a Cerrado woody community in Brasil. PhD Thesis. University of St. Andrews, Scotland.
- Oliveira, P.E. & Gibbs, P.E. 2000. Reproductive biology of woody plants in Cerrado community of Central Brazil. *Flora* 195: 311-329.
- Oliveira, P.E.A.M., Gibbs, P.E. & Barbosa, A.A. 2004. Moth pollination of woody species of Brazil Central: a case of so much owed to so few ? *Plant Systematic and Evolution* 245: 41-54.
- Ormond, W.T., Pinheiro, M.C.B., Lima, A.H., Correia, M.C.R. & Pimenta, M.L. 1993. Estudo de recompensas florais das plantas de restinga de Marica – Itaipacu, Rj. I-Nectaríferas. *Bradea* 6: 179-195.
- Pennington, T.D. 1997. The genus *Inga*. Royal Botanic Gardens, Kew.
- Primack, R.B. & Inouye, D. 1993. Factors affecting pollinators visitation rates: a biogeographic comparison. *Current science* 65 (3): 257-262.
- Rathcke, B.J. & Jules, E.S. 1993. Habitat fragmentation and plant-pollinator interactions. *Current Science* 65: 273-277.
- Richards, A.V. 1986. Plant breeding systems. London: Allen & Uwnin.
- Silva, W., Sazima, M. 1995. Hawkmoth pollination in *Cereus peruvianus*, a columnar cactus from southastern Brazil. *Flora* 190: 339- 343.
- Stebbins, G.L. 1970. Adaptative radiation of reproductive characteristics in angiosperms. I: Pollination mechanisms. *Annual Review of Ecology and Systematic* 1: 307-326.
- Tabla, V.P. & Bullock, S.H. 2002. La polinización en la selva tropical de Chamela. In: Noguera, F.A., Vega Rivera, J.H., García Aldrete, A.N., Quesada, M.A., eds. *Historia natural de Chamela Mexico*: Instituto de Biología, UNAM, 499-515.
- Tschapka, M., Dressler, S. & von Helversen, O. 2006. Bats visits to *Marcgravia pittieri* and notes on the inflorescence diversity within the genus *Marcgravia* (Marcgraviaceae). *Flora* 201: 383-388.

- Thies, W. & Kalko, E.K.V. 2004. Phenology of Neotropical pepper plants (Piperaceae) and their association with their main dispersers, two short-tailed fruit bats, *Carollia perspicillata* and *C. castanea* (Phyllostomidae). *Oikos* 104: 362-376.
- Vieira, M. F. & Carvalho-Okano, R.M. 1996. Pollination biology of *Mabea fistulifera* (Euphorbiaceae) in Southeastern Brazil. *Biotropica* 28: 61-68.
- Vogel, S. 1968. Chiropterophilie in der neotropischen Flora. *Neue Mitteilungen I. Flora* 157: 562-602.
- Vogel, S. 1990. Radiación adaptativa del síndrome floral em las familias neotropicales. *Boletín de la Academia Nacional de Ciencias, Córdoba, Argentina*.
- Wasserthal, L.T. 1997. The pollinators of the malagasy star orchids *Angraecum sesquipedale*, *A. sororium* and *A. compactum* and evolution of extremely spurs by pollinators shift. *Botanica acta* 110: 343- 359.
- Wolff, D., Braun, M. & Liede, S. 2003. Nocturnal versus diurnal pollination success in *Iserfia laevis* (Rubiaceae): A sphingophilous plant visited by hummingbirds. *Plant Biology* 5: 71-78.

## CAPÍTULO 1

Fenologia de espécies de *Inga* Miller (Leguminosae-Mimosoideae) ocorrentes em remanescente da floresta Atlântica nordestina, Alagoas, Brasil

A ser enviado para a Revista Brasileira de Botânica

**Fenologia de Espécies de *Inga* Miller (Leguminosae-Mimosoideae) Ocorrentes em Remanescente da Floresta Atlântica Nordestina, Alagoas, Brasil**

OSWALDO CRUZ NETO<sup>1</sup>, ARIADNA VALENTINA LOPES<sup>2</sup> & ISABEL CRISTINA MACHADO<sup>2</sup>

Título resumido: Fenologia de espécies de *Inga*

---

<sup>1</sup>Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal, Departamento de Botânica, Centro de Ciências Biológicas, Universidade Federal de Pernambuco, Recife, PE, Brasil, 50372-970. email: [oswaldon@gmail.com](mailto:oswaldon@gmail.com)

<sup>2</sup>Departamento de Botânica, Centro de Ciências Biológicas, Universidade Federal de Pernambuco, Recife, PE, Brasil, 50372-970.

RESUMO – (Fenologia de Espécies de *Inga* Miller (Leguminosae-Mimosoideae) Ocorrentes em Remanescente da Floresta Atlântica Nordestina, Alagoas, Brasil). O objetivo deste trabalho foi conhecer os padrões de fenológicos de espécies de *Inga* ocorrentes num remanescente da floresta Atlântica nordestina, no estado de Alagoas. Foram realizadas observações fenológicas mensais entre outubro 2005 e abril 2007 em cinco espécies de *Inga* (*I. vera*, *I. striata*, *I. ingoides*, *I. edulis* e *I. thibaudiana*;  $N = 75$  indivíduos). A maior representatividade na emissão de folhas para a maioria das espécies foi na estação seca, com exceção de *I. ingoides*. As florações de *Inga vera*, *I. striata* e *I. ingoides* são do tipo sub-anual, *I. edulis* do tipo anual, enquanto em *I. thibaudiana* a floração é do tipo anual com pausas encravadas. A maior intensidade de floração para as cinco espécies foi na estação seca. O padrão de frutificação foi sazonal, com picos antecedentes aos meses mais chuvosos para *I. vera*, *I. striata*, *I. ingoides* e *I. edulis*, ou no final da estação seca para *I. thibaudiana*. De um modo geral, as espécies de *Inga* mostraram um padrão onde folhas novas eram disponíveis em maior intensidade após as florações, flores eram disponíveis na estação seca e frutos no início da chuvosa.

*Palavras chave:* *Inga*; Leguminosae; fenologia; sazonalidade; floresta Atlântica; Brasil.

ABSTRACT – (Phenology of *Inga* Miller (Leguminosae-Mimosoideae) species in a northeastern Atlantic rain forest remnant, Alagoas, Brazil). The aim of this study was to understand the phenological patterns of *Inga* species occurring in a remnant of the Brazilian northeastern Atlantic forest. We carried out monthly phenological observations between October/2005 and April/2007 with five species of *Inga* (*I. vera*, *I. striata*, *I. ingoides*, *I. edulis* and *I. thibaudiana*;  $N = 75$  individuals). Leaf flush occurred for the majority of the species during the dry season, except to *I. ingoides*. *Inga vera*, *I. striata* and *I. ingoides* showed flowering patterns of the type sub-annual, while *I. edulis* was annual and *I. thibaudiana* showed an annual pattern with embedded pauses. The five species showed highest intensity of flowering also along the dry season. Regarding fruiting, *I. vera*, *I. striata*, *I. ingoides* and *I. edulis* presented highest intensity of this phenophase at the beginning of rainy season, while *I. thibaudiana* fruited along the dry season.

*Key words:* *Inga*, phenology, reproductive success, Atlantic rain forest, northeastern of Brazil.

## Introdução

O estudo do período de crescimento e reprodução das plantas, bem como de eventos biológicos cíclicos é conhecido como fenologia (Lieth 1974). Tais eventos, principalmente em árvores, podem ser influenciados por fatores abióticos, como a sazonalidade local (Frankie *et al.* 1974, Opler *et al.* 1980, Morellato *et al.* 1989, Morellato 1995, Borchet 1998), ou bióticos, no caso de interações com polinizadores e dispersores de sementes (Rathcke & Lacey 1985, Morellato *et al.* 2000).

A importância dos estudos fenológicos consiste, por exemplo, no fato dos mesmos fornecerem informações importantes sobre o período de disponibilidade de determinados recursos como folhas, flores, frutos e sementes aos animais da comunidade (Frankie *et al.* 1974, Morellato & Leitão-Filho 1990, Galleti *et al.* 2004). Koptur *et al.* (1988) registraram que o conhecimento da disponibilidade de flores é de grande relevância para a implementação de planos de manejo e conservação, considerando a atratividade das flores aos polinizadores, e por sua vez influenciando a ocorrência dos vetores bióticos de pólen numa comunidade ao longo do ano ou de um ciclo fenológico.

Nos neotrópicos sazonais a maioria das espécies arbóreas floresce no período relativo a estação seca (Frankie *et al.* 1974), porém em florestas neotropicais não sazonais, onde os fatores abióticos apresentam baixa amplitude de variação, pouco se conhece sobre os padrões fenológicos (Morellato *et al.* 2000, Tallora & Morellato 2000, Bencke & Morellato 2002 a, b, San Martin-Gajardo & Morellato 2003a). No entanto sabe-se que a alta diversidade de espécies vegetais associada ao clima pouco sazonal resulta em baixa previsibilidade de recursos (Bawa *et al.* 2003). Dentre os estudos abordando sazonalidade, disponibilidade de recursos e fenologia realizados em florestas com estações climáticas bem definidas e distintas estão os de Frankie *et al.* (1974), Opler (1980), Morellato *et al.* (1989) e Morellato (1995). Além de serem menos numerosos os estudos com este tipo de enfoque em florestas com pouca sazonalidade, são ainda mais escassos os que analisam espécies vegetais aparentadas (*e.g.* Morellato & Leitão Filho 1990, Talora & Morellato 2000, Bencke & Morellato 2002, San Martin-Gajardo & Morellato 2003a, b).

O gênero *Inga* Miller (Leguminosae-Mimosoideae) possui cerca de 300 espécies arbóreas com distribuição neotropical (Pennington 1997) e corresponde a aproximadamente 1,7% das

leguminosas. O presente trabalho teve como objetivo verificar o período de emissão e queda de folhas, floração e frutificação de cinco espécies simpátricas de *Inga* identificando seus padrões fenológicos e investigando a existência ou não de sobreposição nas diferentes fenofases.

## **Materiais e métodos**

### *Área de estudo*

O estudo foi conduzido em um remanescente da floresta Atlântica, Mata de Coimbra, pertencente à Usina Serra Grande, uma propriedade privada localizada no Estado de Alagoas entre os municípios de Ibataguara e São José da Laje (9°00'S-35°52'O). A usina apresenta uma área total de 24.000 ha dos quais 8.000 ha são, fragmentos de tamanhos variados da floresta Atlântica distribuídos em uma matriz agrícola (cana-de-açúcar), sendo a Mata de Coimbra o maior deles e um dos maiores do Nordeste, com aproximadamente 3.500 ha (Oliveira *et al.* 2004). A área situa-se no planalto da Borborema e apresenta vegetação do tipo Floresta Ombrófila Aberta Baixo Montana segundo a classificação de Veloso *et al.* (1991). As famílias com maiores números de espécies no local são Leguminosae, Euphorbiaceae e Sapotaceae (Oliveira *et al.* 2004).

O clima é do tipo As' (Köppen 1931), quente-úmido apresentando sazonalidade climática, sendo uma estação seca entre outubro e fevereiro e uma chuvosa entre abril e setembro (dados meteorológicos de 1922-2001, USGA). A precipitação média anual é de 2000 mm e a temperatura média anual varia entre 22 e 24° C (IBGE 1985). Durante o período de estudo a precipitação média mensal foi 100,7mm e a precipitação anual foi de 1198,3 entre outubro de 2005 e setembro de 2006 e de 652,75mm entre outubro de 2006 e abril de 2007.

### *Espécies estudadas e distribuição geográfica (sensu Pennington 1997)*

Foram estudadas cinco espécies de *Inga* no referido remanescente: 1) *Inga vera* Willd. subsp. *affinis* (DC.) T.D. Penn.; 2) *I. striata* Benth.; 3) *I. ingoides* Rich. Willd.; 4) *I. edulis* Mart. e 5) *I. thibaudiana* Mart.

*Inga vera* subsp. *affinis* ocorre em toda a América do Sul distribuindo-se desde a Colômbia até o Uruguai, com poucos registros para a América Central. Comum em margens de rios e cursos d' água é bastante freqüente nas florestas tropicais chuvosas e em florestas de

galeria em regiões do Cerrado, ocorrendo em locais com até 1650m de altitude no estado de Minas Gerais. Pode atingir entre 18 e 25 metros de altura na área estudada.

*Inga striata* ocorre apenas na América do Sul, sendo encontrada nas Guianas, na costa brasileira e na Amazônia, além da Bolívia, Peru, Equador e Colômbia. Muito comum em vegetações secundárias, ocorre desde florestas úmidas de terras baixas do sudeste brasileiro, até florestas montanas, acima de 2000 m, nos Andes, Peru e Equador.

*Inga ingoides* ocorre na porção sul das Antilhas e na América do Sul, onde se distribui entre a Bolívia e o sudeste de Minas Gerais. Assim como as duas espécies anteriores, *I. ingoides* é comumente encontrada em florestas secundárias, áreas perturbadas, especialmente aquelas periodicamente alagadas, e ao longo de cursos de rios, situação muito comum na Amazônia peruana. Podem atingir entre 15 e 20 metros de altura na área estudada.

*Inga edulis* é encontrada na Colômbia e leste da América do Sul, sendo bastante comum na Floresta Atlântica, estendendo-se até o noroeste da Argentina. É uma espécie amplamente cultivada na América do Sul e no México, onde também é utilizada em planos de manejo e restauração florestal (Peeters *et al.* 2003, O. Cruz Neto, obs. pess.), e tem sido introduzida na América Central. É uma espécie comum em clareiras e bordas de florestas onde pode atingir até 20-25m de altura. Sua ocorrência natural em termos de gradiente de altitude é por volta de 750 m, porém já foram feitos registros de populações desta espécie em até 1200 m em Roraima. Além disso, é amplamente cultivada até acima de 1600 m.

*Inga thibaudiana* distribui-se amplamente na América do Sul e Central, sendo encontrada em áreas com vegetação perturbada e em florestas secundárias. Dentre os tipos florestais onde esta espécie ocorre podem ser citadas florestas úmidas não sazonais, florestas de galerias no Cerrado, além de florestas abertas e de transição.

#### *Fenologia reprodutiva e vegetativa*

Observações para registros fenológicos de floração, frutificação, emissão e queda de folhas nas cinco espécies estudadas de *Inga* foram realizadas mensalmente no campo entre outubro 2005 e abril 2007. Foi utilizado o método semi-quantitativo de acordo com proposições de Fournier (1974), sendo verificada a intensidade e duração de cada fenofase. Neste caso a ocorrência das mesmas foi enquadrada numa escala de intervalo semi-quantitativa de cinco categorias (0 a 4), com intervalos de 25% entre cada uma. Também foi verificado percentual de

indivíduos em pico de cada fenofase por espécie. Os padrões fenológicos foram comparados com as classificações de Gentry (1974) e Newstrom *et al.* (1994). Foi considerado pico para todas espécies em qualquer das fenofases, quando estas se encontravam com intensidade maior ou igual a 70%. No total foram acompanhados 75 indivíduos de *Inga* distribuídos entre as cinco espécies (*I. vera affinis* = 12; *I. striata* = 10; *I. ingoides* = 18; *I. edulis* = 23 e *I. thibaudiana* = 12). Todos os indivíduos acompanhados encontravam-se até aproximadamente 100 m da borda. Foi feito um fenograma para cada espécie, o qual contém todas as fenofases acima descritas, além de um gráfico contendo a precipitação média mensal durante o período de estudo (dados meteorológicos do Inpe 2005-2007, Ibatiguara, Al). O material botânico coletado encontra-se depositado no Herbário Prof. Geraldo Mariz do Departamento de Botânica da Universidade Federal de Pernambuco (UFP).

#### *Análises estatísticas*

Foram feitos testes estatísticos para verificar associação de cada fenofase com a precipitação média anual. Para isso, primeiramente os dados foram submetidos ao teste de normalidade de Lilliefors e dependendo dos resultados obtidos foram utilizados testes de Regressão Linear, para dados normais, ou Correlação de Spearman, para dados que não apresentaram normalidade (Sokal & Rohlf 1981). Todos os testes foram realizados utilizando-se o software BioEstat 3.0 (Ayres *et al.* 2002).

## **Resultados**

#### *Emissão e queda de folhas*

A emissão de folhas foi observada durante todo o período de observações, sendo registrados picos de 100% de intensidade no início da fenofase de floração para *I. ingoides*, *I. edulis* e *I. thibaudiana* ou logo após seu início para as outras duas espécies (Figura 1 A-E). A queda de folhas foi baixa durante o período de observações para todas as espécies. No entanto foi possível observar que cerca de um mês antes do início das florações de cada espécie essa queda era intensificada.

Em agosto de 2006 foi possível observar duas espécies com intensidades de 100% na emissão de folhas (*I. ingoides* e *I. edulis*), fato que se repetiu em março 2007 com as duas demais

espécies (*I. thibaudiana* e *I. striata*). Dentre todas as fenofases observadas, esta foi a que apresentou o maior período de sobreposição para todas as espécies, atravessando tanto a estação seca quanto a chuvosa.

Dentre as cinco espécies apenas para *I. vera* ( $r_s = -0.2258$ ;  $P = 0.3527$ ) e *I. edulis* ( $r_s = -0.2253$ ;  $P = 0.3537$ ) não foi observada correlação positiva entre a emissão de folhas e a pluviosidade na região.

### Floração

Houve sobreposição na floração das cinco espécies, mesmo que por um curto período cerca de 20 dias, entre o final de outubro e início de novembro. *Inga vera*, *I. striata* e *I. ingoides* apresentaram intensidades de floração da ordem de 100% no mês de dezembro para 2005, enquanto que para 2006 a terceira espécie teve o pico adiantado em um mês, quando comprada as outras duas. Todas as espécies apresentaram apenas um episódio de floração por ano, sendo a maior representatividade desta fenofase entre outubro e janeiro, períodos de menor precipitação na região.

Três espécies, *I. vera*, *I. striata* e *I. ingoides*, mostraram maiores intensidades de floração no final da estação seca, entre outubro e abril 2005/2006, enquanto *I. thibaudiana* e *I. edulis* tiveram maiores intensidades de floração no início desta estação, entre agosto e novembro 2005/2006 (Figura 1A, B, C, D e E). *Inga edulis* e *I. thibaudiana* apresentaram floração antecipada em relação às outras espécies, enquanto estas estavam em pico de floração, com mais de 90% de intensidade, às outras três, *I. vera*, *I. striata* e *I. ingoides*, apenas iniciavam suas florações. No ano de 2005 *I. vera*, *I. striata* e *I. ingoides* iniciaram a floração na segunda quinzena do mês de outubro e apresentaram picos maiores que 90% no mês de dezembro. *Inga vera* teve o período de floração mais curto que as outras duas espécies, seu término coincidiu com um período onde *I. striata* também não apresentava flores.

*Inga thibaudiana* foi a única espécie que apresentou floração em pulsos, sendo possível o registro de três picos de floração com intensidades diferentes (Figura 1E), o primeiro ocorrendo em junho, período correspondente a estação chuvosa na região, com intensidade de 90%, o segundo em agosto de 70% e o último em outubro, com 100% de intensidade, já na estação seca. Além disso, entre os meses de maio e meados de julho, esta espécie foi a única que apresentou

flores. Tal fato ocorreu simultaneamente ao pico de frutos maduros para *I. vera*, *I. striata* e *I. ingoides*.

Apenas para *I. ingoides* ( $r_s = -0,6604$ ;  $P = 0,0021$ ) e *I. vera* ( $r_s = -0,6028$ ;  $P = 0,0063$ ) foi observada correlação negativa entre a fenofase de floração e a pluviosidade anual na região. Apesar de *I. striata* apresentar floração quase que totalmente sobreposta por *I. ingoides* e *I. vera*, tal correlação não foi estatisticamente significativa para esta espécie ( $r_s = -0,4018$ ;  $P = 0,088$ ).

### Frutificação

A presença de frutos verdes ocorreu durante todo o período de observações, sendo que quatro das cinco espécies aqui estudadas tiveram seus picos de 100% de intensidade nos meses antecedentes a estação chuvosa na região ou no início da mesma. O pico de frutos verdes para *I. thibaudiana* foi em novembro, para *I. vera*, *I. edulis* e *I. striata* no mês de março e para *I. ingoides* em abril. Entre os meses de dezembro 2005 e abril 2006 foi registrada sobreposição na presença de frutos verdes para todas as espécies.

Das cinco espécies analisadas quanto à correlação desta fenofase com a precipitação, apenas para *I. ingoides* ( $r_s = 0,4641$ ;  $P = 0,0453$ ) foi observada correlação positiva entre estas duas variáveis, sendo a produção de frutos verdes mais proeminente nos meses anteriores ou no início da estação chuvosa para a região.

A presença de frutos maduros considerando todas as espécies estudadas, foi registrada durante todo o período de observações, ocorrendo na estação chuvosa para *I. vera*, *I. striata*, *I. ingoides* e *I. edulis*, e na estação seca para *I. thibaudiana*. Os picos de 100% de intensidade na emissão de frutos maduros foram registrados em maio para *I. edulis*, em junho para *I. ingoides* e *I. striata*, em julho para *I. vera* e em janeiro e dezembro 2006 para *I. thibaudiana*. Assim como na floração, houve também um período de sobreposição, embora bastante curto, na presença de frutos maduros para as cinco espécies entre os meses de março e abril. *Inga thibaudiana* foi a única espécie que apresentou picos de frutos verdes e maduros nos meses de menor pluviosidade na região, período onde o restante das espécies investigadas, estavam no início ou final destas fenofases.

Dentre todas as fenofases, a emissão de frutos maduros foi a que mais apresentou correlação com a precipitação local. Todas as espécies apresentaram correlação sendo a maior representatividade de frutos maduros no auge da estação chuvosa para *I. vera* ( $r_s = 0,716$ ;  $P =$

0,0006), *I. striata* ( $r_s = 0,6926$ ;  $P = 0,001$ ), *I. ingoides* ( $r_s = 0,7965$ ;  $P < 0,0001$ ), espécies que mostraram maiores taxas de sobreposição na fenofase de floração, além de *I. edulis* ( $r_s = 0,7309$ ;  $P = 0,0004$ ). Para *I. thibaudiana* ( $r_s = - 0,7297$ ;  $P = 0,0004$ ), esta correlação indicou maior representatividade desta fenofase no auge da estação seca, entre dezembro e janeiro.

Todas as espécies apresentaram grande percentual de indivíduos, mais que 75%, sincronizados com o pico de cada fenofase (Figura 2 A-E).

### Discussão

A maior representatividade na emissão de folhas para a maioria das espécies aqui estudadas ocorreu na estação seca, entre novembro e fevereiro, com exceção de *I. ingoides* a qual teve grande intensidade de brotos foliares já no final da estação chuvosa, no mês de agosto, sendo esta estendida até o final da estação seca. Periodicidade na emissão ou queda de partes vegetativas foi registrada anteriormente em nível de comunidade (Willians-Linera 1997) em outras florestas tropicais, onde grande parte dos indivíduos se comportava de maneira semelhante, ao presente estudo (Longman & Jenik 1974, Reich & Borchert 1982, Koptur *et al.* 1988, Morellato *et al.* 2000). O processo de emissão de folhas jovens foi mais intenso logo após o início da fenofase de floração em *Inga vera*, ou antes do início desta para as outras espécies. A queda das folhas para as cinco espécies foi mais evidente um pouco antes do início da emissão dos brotos foliares e permaneceu bastante pronunciada até um pouco antes do início da floração. Com isso as espécie teriam a visualização de suas flores pelos polinizadores facilitada, principalmente os noturnos, aumentando indiretamente a probabilidade de uma flor ser visitada (van der Pijl 1972).

De acordo com a classificação de Newstrom *et al.* (1994) e Gentry (1974) as florações de *Inga vera*, *I. striata* e *I. ingoides* enquadram-se no tipo sub-anual, proposto pelos primeiros autores, sendo semelhante ao padrão “steady state”, sugerido pelo segundo autor, tendo maior representatividade na estação seca e sendo os maiores picos registrados nos meses de novembro e dezembro. Diferentemente das três espécies anteriores, *I. edulis* mostrou um padrão de floração do tipo anual, já que foram registradas flores desta espécie por quatro meses consecutivos na estação seca, iniciando-se no final da estação chuvosa. *Inga thibaudiana*, ainda segundo a classificação destes dois autores, apresentou padrão de floração do tipo anual com pausas

encravadas (“embedded pauses”), atravessando tanto a estação chuvosa quanto a seca, uma vez que esta fenofase se estendeu de abril a janeiro (nove meses), apresentando picos com intervalos de um a dois meses entre eles e intensidades diferentes.

Segundo Koptur (1983), caso haja sobreposição nos períodos de floração de espécies que recebam visitas de um mesmo grupo de polinizadores, poderia ocorrer partilha ou competição por esses visitantes florais, o que por sua vez poderia ocasionar alterações no sucesso reprodutivo destas espécies vegetais. No presente estudo, todas as cinco espécies, em um determinado momento, mesmo sendo ele muito curto, apresentaram sobreposição nas florações. Como as cinco espécies apresentam flores noturnas, visitadas efetivamente por morcegos ou esfingídeos, com exceção de *I. thibaudiana* que é visitada apenas por esfingídeos, poderia-se esperar partilha ou competição por polinizadores.

Apesar de *Inga vera*, *I. striata* e *I. ingoides* apresentarem maiores intervalos de sobreposição em suas florações dentre as cinco espécies estudadas, além de apresentarem atributos florais que as enquadram na síndrome de quiropterofilia (*sensu* Faegri & Pijl 1979), caso esteja acontecendo competição por polinizadores, esta atuou de maneira a equilibrar as taxas de frutificação das mesmas, as quais foram igualmente baixas e estatisticamente similares. (Cap. 2; O. Cruz Neto). No entanto, a grande disponibilidade de flores num mesmo intervalo de tempo e espaço pode interferir na frequência com que os polinizadores as visitem, indicando partilha das plantas por estes (Koptur 1984). No caso destas três espécies de *Inga*, morcegos mostraram grande variabilidade no que diz respeito ao número de visitas a uma determinada flor, podendo visitar muitas vezes uma mesma flor durante uma noite ou não visitar (O. Cruz Neto, obs pess.). Neste caso ainda, os períodos nos quais se verificaram os menores números de visitas por flor foram aqueles onde havia maior taxa de sobreposição nas florações das três espécies, que, para os caso destas três espécies, foi no mês de dezembro (O. Cruz Neto, obs pess.).

As cinco espécies aqui estudadas apresentaram padrão de frutificação sazonal, com picos ou antecedentes aos meses mais chuvosos do ano para *I. vera*, *I. striata*, *I. ingoides* e *I. edulis*, que na região corresponde aos meses de julho e agosto, ou no final da estação seca para *I. thibaudiana*. Este fato foi relatado para outras espécies de florestas tropicais, que assim como estas aqui estudadas apresentavam frutos carnosos e zoocóricos (Frankie *et al.* 1974, Terborgh 1983, Cara 2006), podendo estar associada a disponibilidade de recursos aos animais dispersores de sementes (Snow 1965, Hilty 1980).

Apesar das espécies estudadas apresentarem frutos indeiscentes cuja dispersão primária é do tipo barocórica, sendo secundariamente zoocóricos, muitos frutos encontravam-se abertos enquanto ainda estavam presos à planta mãe, ou encontravam-se abertos sob a copa da mesma, sendo a polpa removida por insetos, como formigas, ou por pequenos mamíferos roedores (O. Cruz Neto, obs. pess.).

A floresta Atlântica Brasileira, principalmente a localizada na região nordeste, devido ao histórico de colonização do Brasil e ao seu relevo plano, está atualmente caracterizada pela perda de grande parte de seu hábitat original, o que por sua vez, promove alterações na biota da floresta (Terborgh 1992, Laurance & Bierregaard 1997, Silva & Tabarelli 2000, Tabarelli *et al.* 2004). Isto pode resultar em uma grande variedade de efeitos biológicos culminando na perda de diversidade de plantas e animais (Murcia 1995). A utilização de espécies como as estudadas no presente trabalho em planos de manejo e restauração, garante recursos como flores e frutos por praticamente todo o ano para alguns grupos de polinizadores, como esfingídeos e morcegos, os quais tem sido apontados como susceptíveis aos efeitos da fragmentação e da perda de hábitat (Sá-Neto, 2003, Lopes et al, 2006), além de dispersores.

**Agradecimentos** - À Dra. Bernadete Costa e Silva, pesquisadora do Herbário IPA pela identificação das espécies de *Inga*; Aos administradores da Usina Serra Grande pelo apoio logístico; Aos colegas de Pós-Graduação Luciana Coe, Úrsula Andres e Severino Rodrigo pela ajuda no trabalho de campo. À CAPES (Bolsa de mestrado concedida a O.Cruz-Neto), Projeto Serra Grande, CEPAN, Conservação Internacional do Brasil, CNPq (Bolsas de PQ concedidas à A.V. Lopes e I.C. Machado; Edital Universal) e Fundação O Boticário para Proteção da Natureza pelo apoio financeiro.

### Referências bibliográficas

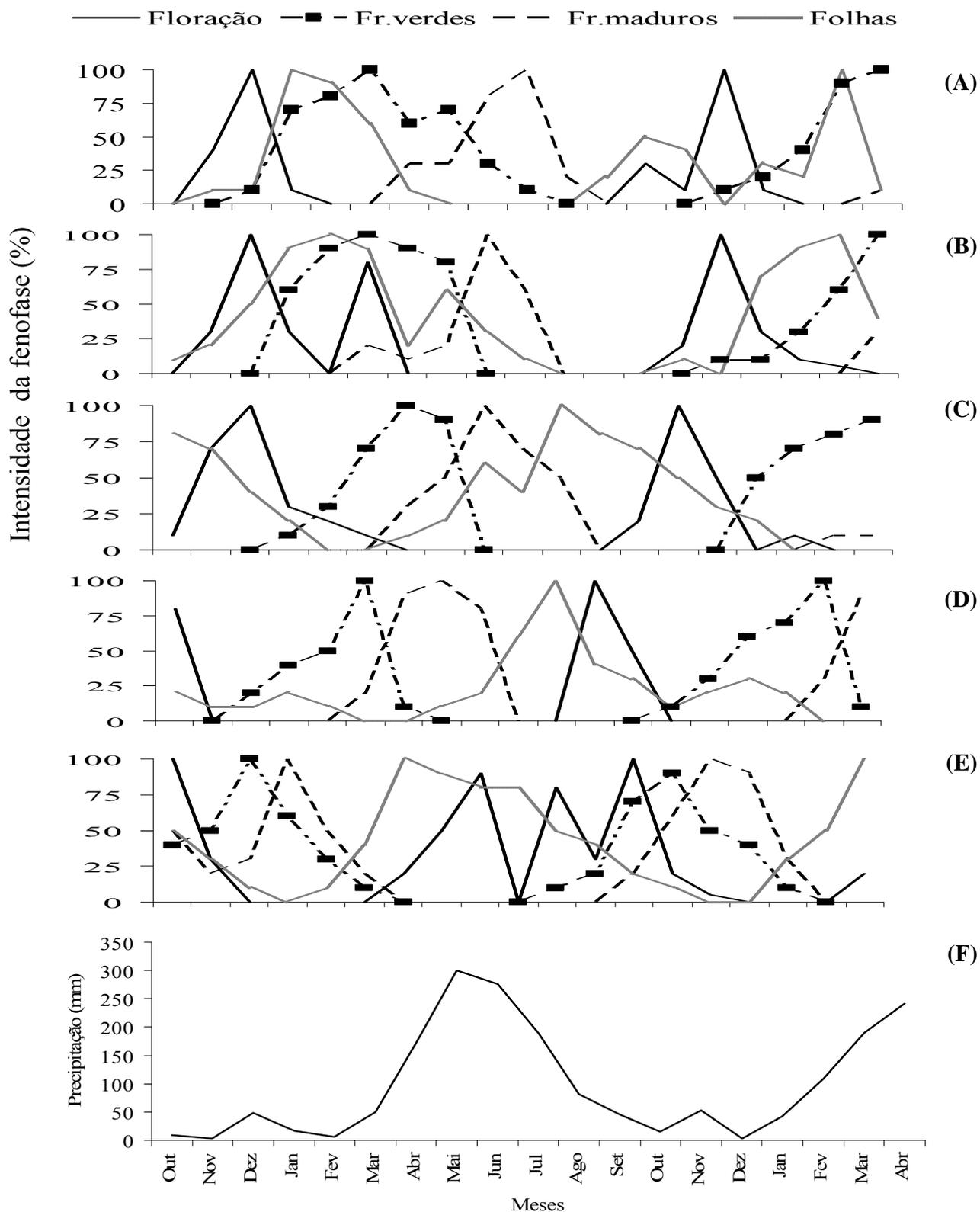
- AYRES, M., AYRES-JÚNIOR, M., AYRES, D.L. & SANTOS, A.D., 2002. BioEstat 3.0: Aplicações Estatísticas nas Áreas das Ciências Biomédicas. Sociedade Civil de Mamirauá, CNPq, Belém, 3ª ed., 262 p.
- BAWA, K.S., KANG, H. & GRAYUM M.H. 2003. Relationships among time, frequency and duration of flowering in tropical rain forest trees. *American Journal of Botany* 90: 877-887.

- BENCKE, C.S.C. & MORELLATO, L.P.C. 2002a. Estudo comparativo da fenologia de nove espécies arbóreas em três tipos de Floresta Atlântica no Sudeste do Brasil. *Revista Brasileira de Botânica* 25: 237-248.
- BENCKE, C.S.C. & MORELLATO, L.P.C. 2002b. Comparação de dois métodos de avaliação da fenologia de plantas, sua interpretação e representação. *Revista Brasileira de Botânica* 25: 269-275.
- BROCHET, R. 1998. Responses of tropical tree to rainfall seasonality and its long-term changes. *Climatic Change* 39: 381-393.
- CARA, P.A.A. 2006. Efeito de borda sobre a fenologia, as síndromes de polinização e a dispersão de sementes de uma comunidade arbórea na Floresta Atlântica ao norte do Rio São Francisco. Tese de Doutorado, Universidade Federal de Pernambuco, Recife, PE.
- FAEGRI, K. & PIJL, L. van der. 1979. *The principles of pollination ecology*. Pergamon Press, London.
- FOURNIER, L.A. 1974. Um método quantitativo para la medición de características fenológicas en árboles. *Turrialba* 24: 422-423.
- FRANKIE, G.W., BAKER, H.G. & OPLER, P.A. 1974. Comparative phenological studies of trees in tropical lowland wet and dry forest sites of Costa Rica. *Journal of Ecology* 62: 881-913.
- GALLETI, M., PIZO, M.A. & MORELLATO, L.P.C. 2004. Fenologia, frugivoria e dispersão de sementes. *In Métodos de Estudos em Biologia da Conservação e Manejo da Vida Silvestre* (L.Jr. CULLEN, R. RUDRAN & C. VALLDARES-PADUA, eds.). Editora da UFPR, Curitiba, Paraná, Brasil, pp. 395-422.
- GENTRY, A.H. 1974. Flowering phenology and diversity of Tropical Bignoniaceae. *Biotropica* 6: 64-68.
- HILTY, S.L. 1980. A flowering and fruiting periodicity in a premontane rain forest in Pacific Colombia. *Biotropica* 12: 292-306.
- IBGE, 1985. *Atlas Nacional do Brasil: região Nordeste*. Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística, Rio de Janeiro.
- KÖPPEN, W. 1931. *Grundriss der Klimakunde*. Walter de Gruyter, Berlin.
- KOPTUR, S. 1983. Flowering phenology and floral biology of *Inga* Fabaceae: (Mimosoideae). *Systematic Botany* 8: 354-368.

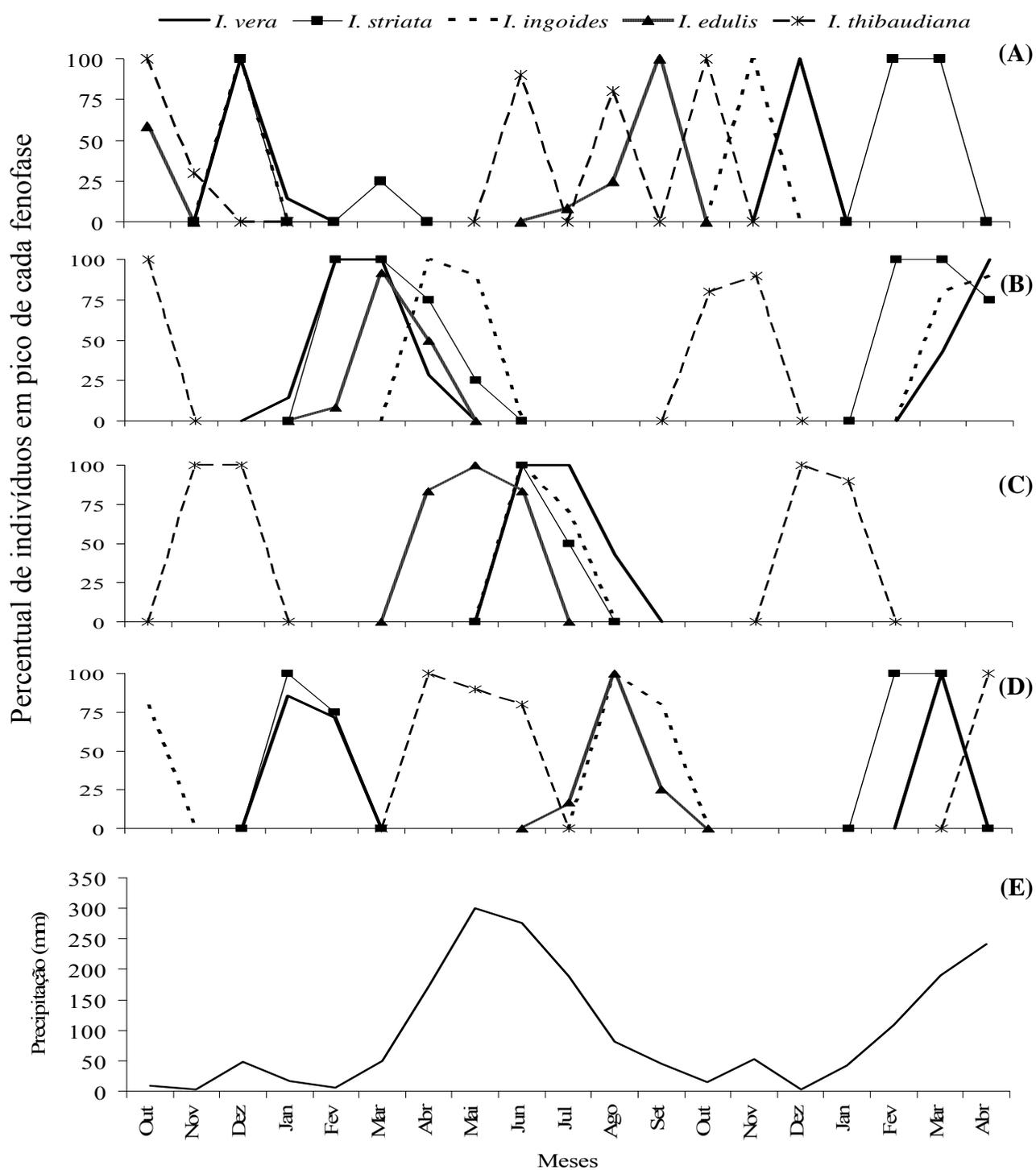
- KOPTUR, S. 1984. Outcrossing and pollinator limitation of fruit set: Breeding systems of neotropical *Inga* trees (Fabaceae: Mimosoideae). *Evolution* 38: 1130-1143.
- KOPTUR, S., HABER, W.A., FRANKIE, G.W., BAKER, H.G. 1988. Phenological studies of shrub and treelet species in tropical cloud forest of Costa Rica. *Journal of Tropical Ecology* 4: 347-359.
- LAURENCE, W.F. & BIERREGAARD, R.O. Jr. (eds.). 1997. *Tropical Forests Remnants - Ecology, management and conservation of fragmented communities*. The University of Chicago Press, Chicago.
- LIETH, H. 1974. Seasonality and phenology in a dry tropical Forest in Ghana. *Journal of Ecology* 70: 791-806.
- LONGMAN, K.A. & JENIK, J. 1974. *Tropical forest and its environment*. Longman Scientific and Technical, New York.
- MORELLATO, L.P.C., RODRIGUEZ, R.R., LEITÃO-FILHO, H.F. & JOLY, C.A. 1989. Estudo comparativo da fenologia de espécies arbóreas de floresta mesófila semidecídua na Serra do Japi, Jundiaí, São Paulo. *Revista Brasileira de Botânica* 12: 85-98.
- MORELLATO, L.P.C. & LEITÃO-FILHO, H.F. 1990. Estratégias fenológicas de espécies arbóreas em floresta mesófila na Serra do Japi, Jundiaí, São Paulo. *Revista Brasileira de Biologia* 50: 163-173.
- MORELLATO, L.P.C. 1995. As flores e seus polinizadores. *In* *Ecologia e Preservação de uma Floresta Tropical Urbana – Reserva de Santa Genebra* (P.C. MORELLATO & H.F. LEITÃO-FILHO, orgs). Campinas, Editora Unicamp.
- MORELLATO, L.P.C., TALORA, D.C., TAKAHASI, A., BENCKE, C.C., ROMERA, C.E. & ZIPPARRO, B.V. 2000. Phenology of Atlantic Rain Forest tree: a comparative study. *Biotropica* 32: 811-823.
- MURCIA, C. 1995. Forest fragmentation and pollination of neotropical plants. *In* *Forest patches in tropical landscapes* (J. SCHELLAS & R. GREENBERG eds). Island Press, London, p.19-36.
- NEWSTROM, 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, M.A., GRILLO, A.S. & TABARELLI, M. 2004. Forest edge in the Brazilian Atlantic forest: drastic changes in tree species assemblages. *Oryx* 38: 389-394.
- OPLER, P.A., FRANKIE, G.W. & BAKER, H.G. 1980. Comparative phenological studies of treelet and shrubs species in tropical wet and dry forests in the lowlands of Costa Rica. *Journal of Ecology* 68: 167-188.
- PENNINGTON, T.D. 1997. The genus *Inga*. Royal Botanic Gardens, Kew.
- PEETERS, L.Y.K., PINTO, L.S., PERALES, H., MONTOYA, G. & ISHIKI, M. 2003. Coffee production, timber and firewood in traditional and *Inga*-shaded plantations in Southern Mexico. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 95: 481-493.
- RATHCKE, B. & LACEY, E.P. 1985. Phenological patterns of terrestrial plants. *Annual Review of Ecology and Systematics* 16: 179-214.
- REICH, P.B. & BORCHERT, R. 1982. Phenology and ecophysiology of the tropical trees by a 30-min reduction in photoperiod: evidence from field observations and herbarium collections. *Tree Physiology* 21: 201-212.
- SÁ-NETO, R.J. 2004. Comunidade de morcegos (Mammalia: Chiroptera) em fragmentos de Floresta Atlântica, Usina Serra Grande – Alagoas. Dissertação de mestrado, Universidade Federal de Pernambuco, Recife, PE.
- SAN MARTIN-GAJARDO, I. & MORELLATO, L.P.C. 2003a. Inter and intraspecific variation on reproductive phenology of Brazilian Atlantic Rain forest Rubiaceae: ecology and phylogenetic constraints. *Rev. Biol. Trop.* 51 (3-4): 691-698.
- SAN MARTIN-GAJARDO, I. & MORELLATO, L.P.C. 2003b. Fenologia de Rubiaceae do sub-bosque em floresta Atlântica no sudeste do Brasil. *Annals of Botany* 26: 299-309.
- SILVA, J. M. C. & TABARELLI, M. 2000. Tree species impoverishment and the future flora of the Atlantic Forest of northeast Brazil. *Nature* 404: 72-73.
- SOKAL, R.R. & ROHLF, F.J., 1981. *Biometry*. 2<sup>nd</sup> ed. Freeman, New York.
- SNOW, D.W. 1965. A possible selective factor in the evolution of fruiting seasons in tropical forest. *Oikos* 15: 274-281.
- TABARELLI, M., CARDOSO, J.M.C. & GASCON, C. 2004. Forest fragmentation synergisms and impoverishment of neotropical forests. *Biodiversity and Conservation* 13: 1419-1425.

- TALLORA, D.C. & MORELLATO, L.P.C. 2000. Fenologia de espécies arbóreas em florestas de planície litorânea do sudeste do Brasil. *Revista Brasileira de Botânica*. 23: 13-26.
- TERBORGH, J. 1983. *Five new world primates: a study in comparative ecology*. Reinceston: Princeton University Press.
- TERBORGH, J. 1992. Maintenance of diversity in tropical forests. *Biotropica* 24: 283-292
- VAN DER PIJL, L. 1972. *Principles of dispersal in hight plants*. Second edition. Springer – Verlag. New York.
- VELOSO, H.P., RANGEL FILHO, A.L.R. & LIMA, J.C.A. 1991. Classificação da vegetação brasileira adaptada a um sistema universal. IBGE, Rio de Janeiro.
- WILLIAMS-LINERA, G. 1997. Phenology of deciduous and broadlived-evergreen tree species in a Mexican Tropical lower montane Forest. *Global Ecology and Biogeography Letters* 6: 115-127.



**Figura 1.** Fenologia reprodutiva e emissão de folhas em *Inga vera* subsp. *affinis* (A), *I. striata* (B), *I. ingoides* (C), *I. edulis* (D), *I. thibaudiana* (E) ocorrentes em remanescente da floresta Atlântica nordestina e precipitação no município de Ibataguara, AL (F) entre outubro 2005 e abril 2007.



**Figura 2.** Percentual dos indivíduos em pico de floração (A), emissão de frutos verdes (B) e maduros (C), emissão de folhas (D) e precipitação (E) entre outubro 2005 e abril 2007 em remanescente da floresta Atlântica nordestina.

## CAPÍTULO 2

Biologia reprodutiva de três espécies simpátricas de *Inga* (Leguminosae-Mimosoideae):  
eficiência dos polinizadores diurnos e noturnos no sucesso reprodutivo

A ser enviado para o periódico Flora

**Biologia reprodutiva de três espécies simpátricas de *Inga* (Leguminosae-Mimosoideae):  
eficiência dos polinizadores diurnos e noturnos no sucesso reprodutivo**

Oswaldo Cruz Neto<sup>1</sup>, Ariadna Valentina Lopes<sup>2</sup> & Isabel Cristina Machado<sup>3</sup>

<sup>1,2,3</sup>Laboratório de Biologia Floral e Reprodutiva, Departamento de Botânica, Centro de Ciências  
Biológicas, Universidade Federal de Pernambuco, 50372-970, Recife, PE, Brasil

<sup>1</sup> [oswaldon@gmail.com](mailto:oswaldon@gmail.com)

<sup>2</sup> [avflopess@ufpe.br](mailto:avflopess@ufpe.br)

<sup>3</sup> [imachado@ufpe.br](mailto:imachado@ufpe.br)

## Resumo

A maioria das espécies de *Inga* parece ser polinizada efetivamente por morcegos ou esfingídeos, no entanto visitas por animais diurnos podem ser muito freqüentes e interferir no seu sucesso reprodutivo. O objetivo deste trabalho foi entender como as visitas interferem na taxa de secreção de néctar, e o papel dos visitantes noturnos e diurnos para o sucesso reprodutivo de três espécies de *Inga* ocorrentes em um remanescente da floresta Atlântica nordestina. As espécies *I. vera*, *I. edulis* e *I. striata* apresentaram síndrome de polinização quiropterófila, no entanto, esfingídeos foram mais freqüentes que morcegos. Os visitantes diurnos foram beija flores, abelhas e vespas e ocorreram com maior abundância tanto no final da tarde e no início da manhã seguinte a antese. Apenas *I. vera* respondeu negativamente às extrações sucessivas produzindo menos néctar após cada extração. Os visitantes noturnos contribuíram cerca de quatro a sete vezes mais que os diurnos para a formação de frutos destas três espécies de *Inga*. Além disso, foi observado o dobro do número de sementes em frutos oriundos de flores expostas apenas a visitantes noturnos em comparação com os frutos decorrentes de flores visitadas por animais diurnos.

*Palavras chave:* *Inga*, secreção de néctar, sucesso reprodutivo, floresta Atlântica nordestina.

## Abstract

The majority of *Inga* species are chiropterophilous or sphingophilous, although, visits by diurnal animals to these nocturnal flowers are observed in some species. The aim of this study was understand how these two pollinator guilds affect the reproductive success of *Inga* spp. in a remnant of the Brazilian northeastern Atlantic forest. *I. vera*, *I. edulis* and *I. striata* are chiropterophilous, although, sphingids showed a higher frequency than bats at the flowers of this species. Diurnal visitors like hummingbirds, bees and wasps, were also registered. They visited flowers mainly at late afternoon or at the morning following the anthesis. Of the three species, only *I. vera* showed a negative correlation after consecutive nectar extractions, thus secreting less nectar. Nocturnal visitors were more efficient than diurnal. Flowers exposed to nocturnal visitors had a significant higher fruit-set (4 to 7 times higher) than the flowers exposed to diurnal ones. Also the number of seeds per fruits was twice as higher in fruits originated from flowers exposed to nocturnal visitors.

*Key words:* *Inga*, nectar secretion, reproductive success, Atlantic rain forest, northeastern of Brazil.

## Introdução

Características florais como morfologia, odor, cor e recurso oferecido constituem uma ferramenta importante no entendimento das interações entre plantas e seus polinizadores (Vogel & Westercamp, 1991; Futuyama, 1992; Kato & Inoue, 1994; Kearns et al., 1998). O gênero *Inga* Miller (Leguminosae-Mimosoideae) possui cerca de 300 espécies (Pennington, 1997) das quais pouco se conhece sobre a ecologia da polinização, mas a maioria parece ter antese floral noturna e ser polinizada por morcegos (quiropterófilas) ou por esfingídeos (esfingófilas) (Vogel, 1968; Koptur, 1983; Endress, 1994).

Plantas com tais síndromes de polinização geralmente ocupam o extremo do espectro de especialização-generalização no sistema planta polinizador (Haber & Frankie, 1989; Johnson & Steiner, 2000). Para acessar este recurso, os polinizadores necessitam de um aparato bucal especializado (Johnson et al., 2002). As características florais são frequentemente associadas as interações das plantas com seus polinizadores (Campbell, 1989; Gallen, 1996; Galetto, 1998; Gentry, 1990). Flores com atributos para uma determinada síndrome tendem a apresentar características que favoreçam as visitas pelos respectivos polinizadores (Faegri & Pijl, 1979; Smith et al., 1996).

Flores ornitófilas, quiropterófilas e esfingófilas geralmente apresentam tubos florais em cujas bases é secretado néctar, principal recurso oferecido por plantas com essas síndromes (Faegri & Pijl, 1979), no entanto, características como odores florais, coloração dos verticilos, horário de antese e receptividade dos verticilos reprodutivos podem ser distintas entre estas três síndromes (Faegri & Pijl, 1979). De acordo com o sistema reprodutivo da espécie estas duas últimas características podem interferir no sucesso reprodutivo, pois os polinizadores podem visitar as flores desde o início de sua antese e em momentos onde as flores não estão ainda receptivas (Baker, 1961; Herrera, 1988).

Polinizadores geralmente exibem grande plasticidade comportamental, onde o recurso floral oferecido como, pólen, néctar, resina, óleos entre outros, tem mais influência nas visitas que propriamente os seus atributos florais (Waser & Price, 1990; Waser et al., 1996). Como consequência disso a eficiência dos polinizadores em algumas espécies é comprometida (Baker,

1961; Haber & Frankie, 1982; Harder & Barret, 1993; Motten et al., 1981; Murcia, 1990; Sazima et al., 1994; Wilson & Thomson, 1991; Wolff et al., 2003).

Espécies de *Inga*, estudadas até o momento, mostraram autoincompatibilidade e dependência de polinização cruzada entre indivíduos não aparentados, e, portanto de populações viáveis quanto ao fluxo gênico e de polinizadores capazes de forragearem grandes áreas (Koptur, 1984). Ainda nas mesmas espécies verificou-se que os principais visitantes florais foram beija-flores, esfingídeos e outros lepidópteros (Koptur, 1983, 1984), no entanto, não se sabe nada a respeito da eficiência e da contribuição de cada um desses grupos para o sucesso reprodutivo das espécies.

O presente estudo objetivou investigar aspectos da biologia floral, da ecologia da polinização, da eficiência dos polinizadores e do sistema reprodutivo de três espécies de *Inga*, as quais recebem visitas por animais de hábito diurno e noturno. Além disso, foram testadas as seguintes hipóteses: (1) O número de extrações de néctar (visitas simuladas) numa mesma flor durante a antese interfere na sua taxa de secreção para as três espécies; (2) Existe diferença no número de frutos formados por flor e número médio de sementes por fruto entre flores visitadas apenas por animais diurnos ou noturnos.

## **Materiais e métodos**

### **Área de estudo**

O estudo foi conduzido em um remanescente da floresta Atlântica, Mata de Coimbra, pertencente à Usina Serra Grande, uma propriedade privada localizada no Estado de Alagoas entre os municípios de Ibataguara e São José da Laje (9°00'S-35°52'O). A usina apresenta uma área total de 24.000 ha dos quais 8.000 ha são, fragmentos de tamanhos variados da floresta Atlântica distribuídos em uma matriz agrícola (cana-de-açúcar), sendo a Mata de Coimbra o maior deles e um dos maiores do Nordeste, com aproximadamente 3.500 ha (Oliveira *et al.*, 2004). A área situa-se no planalto da Borborema e apresenta vegetação do tipo Floresta Ombrófila Aberta Baixo Montana segundo a classificação de Veloso *et al.* (1991). As famílias com maiores números de espécies no local são Leguminosae, Euphorbiaceae e Sapotaceae (Oliveira *et al.*, 2004).

O clima é do tipo As' (Köppen, 1931), quente-úmido apresentando sazonalidade climática, sendo uma estação seca entre outubro e fevereiro e uma chuvosa entre abril e setembro (dados meteorológicos de 1922-2001, USGA). A precipitação média anual é de 2000 mm e a temperatura média anual varia entre 22 e 24° C (IBGE, 1985). Durante o período de estudo a precipitação média mensal foi 100,7mm e a precipitação anual foi de 1198,3 entre outubro de 2005 e setembro de 2006 e de 652,75 entre outubro de 2006 e abril de 2007.

### **Espécies estudadas e distribuição geográfica**

Foram estudadas três espécies de *Inga* no referido remanescente: 1) *Inga vera* Willd. subsp. *affinis* (DC.) T.D. Penn., 2) *I. striata* Benth. e 3) *Inga ingoides* Rich. Willd. Características das espécies e suas respectivas distribuições podem ser vistas no Capítulo 1 desta dissertação.

### **Biologia floral e antese**

Foram feitas observações morfológicas nas flores de *I. vera*, *I. striata* e *I. ingoides* tendo sido medidos o comprimento do cálice, comprimento e diâmetro da corola, do tubo estaminal e comprimento dos filetes e estilete além da contagem do número de estames em 30 flores de cada espécie em diferentes indivíduos. O número de flores por inflorescência foi estimado contando-se os botões em 30 inflorescências por espécie. Foi também observado o número de flores abertas por dia por inflorescência, além do horário de início e duração da antese. Foram medidas a concentração de açúcares e o volume de néctar em flores previamente ensacadas na fase de botão utilizando-se, respectivamente, refratômetro de bolso (Atago® 0-50%) e microsseringas (Microliter® 10 e 25 µl) de acordo com protocolos usuais em biologia floral (Dafni, 2005; Kearns & Inouye, 1993). Para se obter a taxa de produção de néctar ao longo da noite e o efeito do número de extrações (visitas simuladas) na produção de néctar foram utilizadas 180 flores de dois indivíduos por espécie, sendo 60 para cada espécie, as quais foram divididas em grupos com dez flores. Sendo assim, cada espécie possuía seis grupos com dez flores. Às 20:00h o primeiro grupo de cada espécie, teve seus volumes e concentrações aferidos pela primeira vez, às 22:00h as flores do segundo grupo tiveram seu néctar extraído pela primeira vez, correspondendo assim ao volume acumulado, enquanto que simultaneamente as flores do primeiro grupo tiveram seu néctar extraído pela segunda vez. Desta forma a cada duas horas um grupo de dez flores com

volumes acumulados era acrescentado. As medidas foram feitas até às 6:00h da manhã seguinte à antese e o número máximo de extrações foi seis para o caso do grupo de flores cujas aferições se iniciaram às 20:00h. As extrações foram feitas durante o pico de floração de cada espécie.

A contagem do número de políades por flor foi realizada utilizando-se metodologia adaptada de Koptur (1984), onde as anteras fechadas eram postas em lâminas sendo em seguida pressionadas pela lamínula, e a viabilidade polínica foi verificada seguindo-se técnica de coloração do citoplasma com carmim acético (Radford *et al.*, 1974). No total, para ambas as metodologias, foram utilizadas 10 anteras por flor de cinco flores de indivíduos diferentes, totalizando assim 50 anteras por espécie. Além dessa estimativa, foi feita em quinze flores, sendo cinco por espécie, a contagem total do número de políades, ou seja, todas as anteras tiveram suas políades contadas. No total os grãos de pólen foram contados a partir de dez flores por espécie, onde em cinco flores foram obtidos valores extrapolados do número de grãos e no restante foi feita a contagem direta dos grãos sob microcópico estereoscópico. A receptividade estigmática foi testada no campo em 30 flores por espécie com permanganato de potássio ( $KMNO_4$ ; 0,25%) (Robinson, 1924). O número de óvulos por flor foi contado em 30 flores a partir de cortes longitudinais dos ovários sendo que em 10 delas também foram estimados e contados o número total de grãos de pólen, a partir destes então foi possível calcular a razão pólen/óvulo (Cruden, 1977). Sendo assim no total para a contagem do número de óvulos por flor das três espécies foram utilizadas 90 flores, das quais 30, dez por espécie, foram também utilizadas para o cálculo da razão P/O. Todas as contagens e estimativas do número de grãos, políades e óvulos foram feitas em laboratório a partir de botões em pré-antese.

A antese foi acompanhada em 150 botões em pré-antese, 50 por espécie, a partir dos quais foram feitas observações sobre o horário da ruptura das corolas, expansão dos verticilos, abertura total das flores, murchamento e viabilidade e horário de receptividade ou atividade dos verticilos reprodutivos.

### **Sistema reprodutivo**

O sistema reprodutivo foi analisado através de testes no campo para a verificação de autopolinização espontânea e manual, polinização manual cruzada, além de polinização em condições naturais (controle). Os testes de autopolinização manual foram feitos em 30 flores

enquanto que na espontânea foram utilizadas 100 flores de cada espécie. No teste de polinização manual cruzada, 30 flores de indivíduos diferentes foram manualmente polinizadas com pólen de outros indivíduos e posteriormente ensacadas a fim de se estimar a formação de frutos. Para a verificação da formação de frutos em condições naturais, foram marcadas pelo menos 1400 flores por espécie em inflorescências isoladas ou em ramos e a formação de frutos foi então acompanhada. Para os experimentos acima citados foram utilizados cinco indivíduos de cada espécie, exceto para o controle onde foram oito indivíduos para *I. vera*, cinco para *I. striata* e sete para *I. ingoides*.

### **Visitantes florais e exposição seletiva de flores aos mesmos**

Os visitantes florais, tanto diurnos quanto noturnos, para as três espécies, foram registrados e observados quanto ao comportamento (polinização ou pilhagem), frequência e horário de visitas. As observações foram feitas em plantas focais durante a tarde, noite e manhã seguinte à antese, para as três espécies. Paralelamente, foram realizadas coletas noturnas mensais de esfingídeos, com auxílio de um lençol branco de 6,25 m<sup>2</sup> e lâmpada de luz negra. Insetos visitantes diurnos e noturnos foram coletados também quando visitavam as flores das três espécies com auxílio de rede de captura. Uma vez capturados, eram feitas observações sobre o local de deposição de pólen no corpo dos animais, em laboratório antes da montagem dos exemplares, e feita extração de pólen dos mesmos com auxílio de uma seringa e gelatina glicerinada. Após a extração foram confeccionadas lâminas para a observação das políades em microscópio estereoscópico.

Testes de exposição seletiva de flores foram feitos para as três espécies a fim de se estimar a contribuição e o papel dos seus respectivos visitantes diurnos e noturnos em termos de formação de frutos por flor e sementes por fruto. Para isto, aproximadamente 1000 flores por espécie foram encobertas com sacos de papel semi-permeável antes da antese, em fase de botão, sendo expostas aos visitantes noturnos no período de 19:00 h às 4:30 h e novamente encobertas. O contrário também foi feito, ou seja, cerca de 1000 flores foram encobertas antes das 17:00 h, antecedendo horário de atividade dos visitantes noturnos, e mantidas dessa maneira durante toda a noite sendo expostas novamente aos visitantes diurnos ao amanhecer às 5:00 h e permanecendo assim até o final da antese. No total foram utilizadas aproximadamente 6000 flores sendo 2000 por espécie. Desta forma algumas flores eram expostas somente a visitantes noturnos ou diurnos.

Para esse experimento foram utilizados oito indivíduos de *I. vera*, cinco de *I. striata* e sete de *I. ingoides*. Sendo assim o número médio de flores utilizadas por indivíduo em cada tratamento foi 125 para *I. vera*, 200 para *I. striata* e aproximadamente 143 para *I. ingoides*.

### **Material Botânico**

Ramos contendo partes reprodutivas e vegetativas de ambas as espécies foram coletados, herborizados e depositados no Herbário UFP - Professor Geraldo Mariz, da Universidade Federal de Pernambuco, como espécimes testemunho. A identificação das espécies foi feita por especialistas do Herbário da Empresa Pernambucana de Pesquisa Agropecuária (IPA).

### **Análises estatísticas**

Foram feitos testes estatísticos para verificar diferenças nos resultados de formação de frutos por flor e de semente por fruto decorrente apenas da atividade dos animais diurnos ou noturnos, bem como dos dois grupos (controle), para cada espécie. Todos os testes foram precedidos de uma análise de normalidade através do teste de Lilliefors. Para a comparação da frequência de frutos formados por flor entre os tratamentos diurnos, noturnos e controle foi utilizado o teste G (Sokal & Rohlf, 1981), enquanto que para a comparação das médias dos números de sementes por fruto em cada tratamento foi utilizado o teste não-paramétrico de Kruskal-Wallis. Todos os testes foram realizados com auxílio do software BioEstat 3.0 (Ayres *et al.*, 2002).

## **Resultados**

### **Biologia floral**

As inflorescências de *Inga vera* são axilares e do tipo espiga apresentando em média  $14 \pm 2$  flores por inflorescência. Podem ser encontradas de uma a quatro flores abertas por inflorescência num mesmo dia durante o pico de floração. As flores de *I. striata* são dispostas em inflorescências do tipo cacho (Pennington, 1997), os quais apresentam em média  $12 \pm 5$  flores cada. Abrem-se no máximo três flores por inflorescência num mesmo dia durante o pico de floração, assim como em *I. ingoides*, cujas inflorescências são do tipo espiga e apresentam em média  $9 \pm 5$  flores cada. Para todos os casos as inflorescências ocorrem nas axilas foliares

podendo estar isoladas, sendo apenas uma inflorescência por axila ou agrupadas podendo ocorrer até seis por axila.

As flores das três espécies são actinomorfas, gamossépalas, gamopétalas e hermafroditas (Figura 1A, B e C). O cálice e a corola são amarelo-esverdeados, pentâmeros, exceto em *I. striata* onde podem ser encontradas seis peças, e apresentam numerosos pêlos curtos o que lhes confere textura aveludada. As flores são sésseis, com exceção de *I. striata* as quais apresentam um curto pedicelo. O androceu é polistêmone, sendo formado por aproximadamente 56 estames em *I. vera*, 46 em *I. striata* e 54 em *I. ingoides*, os quais são fusionados em sua base formando um tubo estaminal longo e estreito que pode ter comprimento maior ou igual ao da corola, dependendo da espécie (Tabela 1). As anteras das três espécies são dorsifixas e apresentam deiscência longitudinal. O gineceu é composto por um único estigma puntiforme, estilete longo e um ovário unicarpelar, unilocular, plurióvulado, com aproximadamente 15 óvulos em *I. vera* e 18 nas outras duas espécies. O arranjo dos verticilos reprodutivos confere às flores aspecto de pincel (*sensu* Faegri & Pijl, 1979). O néctar é produzido na base do tubo estaminal onde se localiza o nectário em forma de disco.

### **Antese**

O início da antese se dá por volta das 12:00hs (*I. vera*) ou às 13:30hs (*I. striata* e *I. ingoides*). Esta fase é marcada pelo rompimento da corola seguida da distensão gradativa dos estames e estigma, os quais apresentam coloração esverdeada, que se completa entre 17:00 (*I. ingoides*) e 17:30h (*I. striata* e *I. vera*), quando as flores encontram-se totalmente abertas e os verticilos com coloração branca. O murchamento das flores inicia-se às 4:40h e estende-se até 9:30h em *I. vera*, entre 6:00h e 11:00h em *I. striata* e 5:30h e 9:30h em *I. ingoides*. Este processo caracteriza-se pela perda de rigidez dos verticilos reprodutivos, os quais começam a se movimentar para baixo, e pelo gradativo amarelamento dos mesmos. O estigma encontra-se receptivo para as três espécies desde o início da antese e permanece assim até o momento em que os estames iniciam seus murchamentos. As anteras começam a disponibilizar políades apenas no início da noite, próximo aos horários onde foi possível extrair néctar das flores, por volta das 18:30h. Sendo assim pode-se dizer que as flores das três espécies de *Inga* estudadas estão aptas a receber visitas legítimas de polinização durante a noite ou na manhã seguinte a antese até aproximadamente 6:00h. As flores das três espécies apresentam-se ativas com néctar e políades

disponíveis simultaneamente por 10 a 13 horas (*I. vera* por 10 horas, *I. striata* por 11 à 12 horas e *I. ingoides* por 13 horas).

### **Dinâmica da produção de néctar**

As medidas de volume e concentração de néctar às 0:00 e 6:00h para cada uma das três espécies encontram-se na Tabela 2. Os valores indicam que para o caso de *I. vera* houve uma grande diluição de néctar durante a madrugada já que a concentração de açúcares foi drasticamente reduzida em relação ao volume, enquanto que para as outras duas espécies houve apenas aumento de volume sendo este mais evidente para *I. striata*, onde o volume encontrado pela manhã era quase o dobro daquele visto a 0:00h. O volume de néctar encontrado pela manhã representa a quantidade máxima que uma flor pode armazenar, devido ao fato de algumas flores mostrarem nesses horários tubos estaminais cheios de néctar, além disso, em poucos casos ainda, esse néctar era perdido, pois ultrapassava a capacidade de armazenamento do tubo estaminal e escorria por entre os filetes. Pode-se dizer que o néctar é secretado desde o início da tarde por volta de 14:30h, quando as flores iniciam a antese, porém em quantidades muito pequenas, de forma que não foi possível registrar seu volume nesse horário com os aparelhos utilizados. A partir das 20:00h foi possível extrair quantidades consideráveis de néctar de flores ensacadas na fase de pré-antese. Às 8:00h da manhã seguinte não foi mais possível registrar a presença de néctar para *I. ingoides* e enquanto que para as outras espécies o volume era muito baixo, menos que 1 µl quando presente, por isso as medidas consideradas no trabalho foram até 6:00h, momento em que as flores já tinham iniciado ou estavam iniciando processo de murchamento.

A produção de néctar para *I. vera* foi crescente ao longo da noite, porém entre 22:00 e 0:00h houve uma intensificação na produtividade. No início da noite a concentração era de aproximadamente 12% e à 0:00h essa concentração era de 19%. Isto significa que nesses horários o néctar a ser secretado aumentava gradativamente em volume e concentração. Após 0:00h a produção ainda aumentava embora de forma mais discreta e com diminuição de concentração. O néctar extraído pela manhã tinha basicamente a mesma concentração daquele extraído no início da noite. Não foi possível detectar um padrão preciso do efeito do número de extrações na produtividade desta espécie, mas após a quarta extração houve uma drástica redução no volume produzido, até quase a metade, cerca de 20 µl (Figura 2A).

Em *I. striata* a taxa de produção de néctar foi praticamente constante durante toda a noite havendo três aumentos discretos na produtividade as 20:00, 0:00 e 4:00h respectivamente. A concentração de açúcares foi diminuindo durante a noite, o que indica para o caso desta espécie uma ligeira diluição ao longo da noite. O número de extrações aumentou a produtividade de néctar das flores em até 10 µl (Figura 2B).

*Inga ingoides* apresentou produtividade de néctar constante e crescente até às 4:00h e a partir daí houve uma interrupção na secreção. A concentração mostrou-se constante ao longo da noite, havendo um pequeno aumento entre 20:00 e 2:00h e uma ligeira diluição entre 2:00 e 4:00 h. Assim como em *I. striata*, o número de extrações também teve um efeito positivo na produção de néctar, podendo aumentar até 20 µl, em flores com seis extrações (Figura 2C). Este valor corresponde a um terço da capacidade de armazenamento do tubo estaminal de *I. ingoides*.

A produção de néctar cessou no final da antese juntamente com o início do murchamento para as três espécies, não sendo possível a observação de reabsorção ou evaporação do mesmo.

### **Pólen e sistema reprodutivo**

Nas três espécies os grãos de pólen foram encontrados em políades com número variável de grãos entre 17,33 (*I. striata*) e 19,6 (*I. ingoides*). *Inga ingoides* apresentou maior número de grãos por políade quando comparada com as outras espécies e *I. striata* o menor, sendo a viabilidade dos mesmos de 94% para *I. vera* e 100% para as outras espécies. O número de grãos de pólen por flor variou entre cerca de 8937 para *I. ingoides* e 21560 para *I. vera*, sendo estes números diretamente influenciados pela quantidade de estames que uma flor possui. Apesar de *I. ingoides* apresentar o maior número de grãos por políade, seu número de grãos por flor foi menor que nas outras espécies. *Inga ingoides* apresentou o menor valor de razão P/O, enquanto *I. vera*, cuja razão P/O foi a maior dentre as três espécies, mostrou um valor quase que três vezes maior quando comparado com *I. ingoides* e um pouco mais que o dobro quando comparado com *I. striata* (Tabela 1).

De acordo com os experimentos de polinização manual as três espécies são autoincompatíveis, visto que não houve formação de frutos nos tratamentos de polinização manual e espontânea (Tabela 3). *Inga vera* foi a espécie que apresentou maior taxa de produção de frutos tanto em condições naturais quanto nos tratamentos de xenogamia manual. No primeiro caso mostrou quase o triplo de frutos formados se comparada com *I. striata* e enquanto que nos

tratamentos de xenogamia manual, formou o triplo de frutos em relação a *I. striata* e o dobro quando comparada a *I. ingoides*.

### **Visitantes**

Devido a duração e aos horários de antese das flores das três espécies de *Inga* aqui estudadas foi possível registrar visitantes florais noturnos e diurnos. Dentre os diurnos registrou-se abelhas, vespas, beija-flores, além de uma pequena espécie de ave, sendo esta última registrada apenas para *I. vera*, enquanto que os visitantes noturnos para as três espécies estudadas foram esfingídeos, noctuídeos e morcegos. No total foram encontrados 33 espécies de visitantes florais para *Inga* (Tabela 4) dos quais 16 (48%) são diurnos e 17 (52%) são noturnos.

### **Visitantes diurnos**

No total foram encontradas seis espécies de abelhas visitantes das flores de *Inga* sendo que todas elas, exceto *Centris aenea*, ocorriam em *I. vera* e apenas quatro em *I. striata* e *I. ingoides*. *Apis mellifera* e *Trigona spinipes* ocorreram nas flores das três espécies de *Inga* enquanto *Trigona cf. fuscipennis* apenas para *I. vera* e *I. ingoides*, foram os visitantes mais comuns, em termos de frequência de visitas. *Centris sponsa* e *C. aenea* ocorreram apenas no período da manhã entre 5:00 e 10:30h e em menor frequência que as outras espécies de abelhas, nas flores de *I. vera* e *I. striata*, respectivamente. As outras espécies de abelhas visitavam as flores até aproximadamente 11:00h. Durante a tarde foram observadas visitas de *A. mellifera*, *T. cf. fuscipennis* e *Xylocopa cf. suspecta*, sendo esta última pouco freqüente e observada apenas para *I. vera* e *I. ingoides*. As visitas iniciavam-se cerca de 30 minutos para *I. vera* e *I. striata* e 50 para *I. ingoides* após o início da antese e ocorriam até por volta das 16:00 às 16:30h, quando as flores ainda estavam em processo de antese. O início das visitas por abelhas durante a manhã seguinte a antese era por volta das 5:00h quando as flores ainda estavam com verticilos eretos. O horário de menor frequência de visitas por abelhas para as três espécies de *Inga* foi entre 12:00 e 14:00h onde foi registrada a presença das duas espécies de *Trigona* as quais visitavam botões ainda fechados ou em pré-antese.

Foram registrados três padrões comportamentais para a coleta de néctar por abelhas. No primeiro as abelhas pousavam na corola pela frente ou por trás dos verticilos, contatando ocasionalmente anteras e estigma, e introduziam a cabeça entre as extremidades das pétalas da

corola e o tubo estaminal onde tentavam acessar o néctar. O segundo padrão foi o corte de estames e introdução do aparato bucal dentro do tubo estaminal, onde era possível acessar o néctar armazenado. O terceiro padrão foi a perfuração da base da corola juntamente com o tubo estaminal ou do cálice para acessar o nectário. Todos estes padrões foram observados tanto em flores no início como no final da antese, porém apenas o terceiro tipo de comportamento foi também registrado para botões em pré-antese. *Trigona spinipes* e *T. cf. fuscipennis* apresentaram os três tipos de comportamento, *Apis mellifera* e *Xylocopa cf. suspecta* o primeiro e o segundo enquanto *Centris sponsa* e *C. aenea* apenas o primeiro. Para coleta de pólen, as abelhas pairavam sobre os verticilos reprodutivos, pousando e agarrando alguns estames e ocasionalmente o estigma, agrupando-os formando um feixe, coletando as políades com o primeiro par de pernas ou apenas as balançavam, ficando algumas políades depositadas na porção ventral e nas pernas das mesmas, que depois as transferiam para as corbículas. Este comportamento foi registrado apenas para *Apis mellifera* e *T. cf. fuscipennis*. A duração de cada visita variava de acordo com o comportamento do animal, no geral as visitas de coleta de néctar eram mais demoradas, por volta de 7 segundos enquanto as visitas para coleta de pólen duravam apenas 3 segundos.

Além das abelhas foram observadas duas espécies de vespas. As visitas pela vespa Sp1 foram registradas desde com o início da antese até aproximadamente 17:30h, enquanto que na manhã seguinte as vespas Sp1 iniciavam suas atividades as 6:00h e continuavam visitando flores até o final da antese por volta de 11:00h. A partir deste horário Sp1 visitava botões em pré-antese, sobre os quais elas pousavam e tentavam perfurar a corola ou o cálice. Sp2 foi freqüente nas flores entre 6:30 e 11:00h e entre 15:00 e 17:00h. Dentre os insetos diurnos visitantes das flores de *Inga* as visitas mais duradouras eram feitas pela vespa sp2. cerca de 10 segundos. Para as duas espécies de vespas foi notado o comportamento de pilhagem de néctar, porém com uma grande diferença entre elas. Uma delas pousava na corola como as abelhas grandes, e introduzia a cabeça entre a corola e o tubo estaminal tentando coletar néctar, para isso perfurava o tubo estaminal, ou então tentava perfurar a corola por fora e acessar o néctar produzido na base do tubo estaminal. A segunda espécie, devido ao seu tamanho reduzido (8,0 a 9,0 mm), entrava no tubo estaminal e coletava néctar sem danificar as flores. Ambas contactavam ocasionalmente os verticilos reprodutivos, sendo este contato mais freqüente em Sp1.

Foram encontradas sete espécies de beija-flores visitando as flores de *Inga*, das quais todas ocorreram em *I. striata* e *I. ingoides* e apenas quatro em *I. vera*. Depois das abelhas, estes foram os visitantes mais abundantes. Os beija flores mais freqüentes foram *Amazilia fimbriata*, *Chlorostilbon aureoventris* para as três espécies de *Inga* e *Phaetornis ruber* para *I. ingoides* e *I. vera*.

O beija flores começam a visitar as flores de *Inga* logo após o início da antese entre 14:00 e 14:45h onde a freqüência de visitas já é muito alta apesar das flores estarem apenas no início do processo de antese. Visitas por beija flores foram registradas até aproximadamente entre 17:30 e 17:50h, ainda com freqüência bastante alta, sendo em algumas ocasiões observadas juntamente com esfingídeos, *Aellopos ceculus*. Na manhã seguinte a antese, os beija flores iniciavam suas atividades por volta das 4:40h em *I. vera* e *I. striata* e 5:20h para *I. ingoides*. A atividade destes animais mostrou-se bastante intensa até aproximadamente 10:30h e entre 11:00 e 14:00h não foram registradas visitas por esses animais. Os beija-flores pairavam defronte às flores introduzindo o bico no tubo estaminal para coleta de néctar e dependendo do horário das visitas e do estágio de desenvolvimento da antese, podia ou não haver contato entre os verticilos reprodutivos e o corpo do animal. O suposto local de deposição das políades para este caso é a porção ventral do pescoço e do corpo do animal. Os beija flores visitavam muitas flores em seqüência e no geral essas visitas eram bem rápidas durando entre 1 e 5s. Foi observado comportamento territorialista em algumas espécies maiores como *Eupetomena macroura* em relação às outras espécies e de *Amazilia fimbriata* quando a espécie anterior não estava presente, que expulsavam as menores, ou menos agressivas para o segundo caso, do indivíduo focal. Tal comportamento foi mais freqüente em *I. striata* e *I. ingoides*. Além dos beija-flores, foi registrada uma outra espécie de pássaro, *Coereba flaveola* apenas em *I. Vera* entre 13:30 e 16:00h, o qual pousava sobre os galhos e então acessava as flores por baixo dos verticilos reprodutivos e raramente tocava as anteras ou o estigma. Os visitantes diurnos mais comuns em termos de freqüência de flores visitadas nas três espécies de *Inga* durante a manhã foram abelhas e pela tarde beija-flores.

### **Visitantes noturnos**

Quanto aos polinizadores noturnos, foram encontradas 11 espécies de esfingídeos visitando as flores de *Inga*, das quais cinco ocorreram em *I. vera*, nove em *I. striata* e seis em *I.*

*ingoides*, quatro de noctuídeos, sendo duas para *I. vera* e uma tanto em *I. striata* quanto para *I. ingoides*, além de duas de morcegos que ocorreram nas três espécies de *Inga*. Dentre os esfingídeos apenas quatro espécies, *Aellopos ceculus*, *Neogene dynaeus*, *Manduca hannibal* e *Xylophanes loelia* ocorreram em todas as espécies de *Inga* e três ocorreram apenas em *I. striata*, sendo elas *Pachygonidia caliginosa*, *Protambulyx astygonius* e *Xylophanes anubus*. As visitas por esfingídeos se iniciavam por volta das 16:50h para *I. vera* e entre 17:00 e 17:40h, respectivamente, para *I. striata* e *I. ingoides*. Nestes casos, sempre, espécie registrada foi *Aellopos ceculus*, a qual realizava visitas simultaneamente com beija-flores. Os morcegos por sua vez iniciavam suas atividades um pouco mais tarde, por volta das 18:00h para as três espécies, horário onde já não havia mais visitas por beija-flores. Dentre os animais noturnos, os noctuídeos iniciaram sua atividades mais tarde, por volta de 18:40h para as três espécies de *Inga*, e as encerravam mais cedo por volta de 1:00h para *I. ingoides* e *I. vera* e 2:00h para *I. striata*. Os esfingídeos visitavam flores de *I. vera* até aproximadamente 4:00h ou até 4:20h para *I. striata* e *I. ingoides*, enquanto os morcegos foram registrados até aproximadamente 3:30h para as três espécies de *Inga*.

Morcegos e esfingídeos pairavam defronte as flores e introduziam a língua (morcegos) ou a espirotromba (esfingídeos) no tubo estaminal e dessa forma coletavam néctar. Os noctuídeos pousavam nas flores apoiando-se nas porções livres das pétalas e introduziam a glossa no tubo estaminal. Outro comportamento dos noctuídeos foi o pouso diretamente na corola e introdução da glossa no tubo estaminal. Nos padrões observados pelos noctuídeos sempre havia contato com os verticilos florais reprodutivos. O local de deposição das políades foi o mesmo para estes três grupos de polinizadores, sendo a porção ventral do corpo, das asas e língua, espirotromba ou glossa (Figura 3). As visitas duravam em média menos de 1 segundo, para os esfingídeos e morcegos e em média quatro segundos para os noctuídeos. No entanto, esfingídeos e noctuídeos visitavam flores em seqüência, ou seja, após a visita a uma flor, voavam diretamente para outra realizando uma segunda visita, enquanto os morcegos, após visitarem uma flor, sobrevoavam a copa numa espécie de rota e depois retornavam a outra flor diferente para realizar uma nova visita. Destes três grupos os esfingídeos foram os mais freqüentes enquanto os morcegos foram os menos tanto em número de visitas a uma flor durante uma noite como em número de noites em que foram registrados visitando as flores de *Inga*. A atividade dos esfingídeos mostrou-se bastante constante durante as noites de observação, sendo estes mais freqüentes no início de

noite; após às 2:00 h as flores recebiam cada vez menos visitas por esses animais. Os morcegos também foram muito constantes quanto à frequência de visitas, apresentando alta intensidade de visitas até por volta de 3:00 h, e partir deste, sua frequência diminuía drasticamente.

### **Exposição seletiva de flores e eficiência de polinizadores**

As espécies de *Inga* investigadas mostraram diferenças significativas no número de frutos formados por flor quando flores foram expostas seletivamente a visitantes diurnos e noturnos, sendo a produção de frutos oriundos de flores expostas apenas a visitantes noturnos maior que a produção de frutos oriundos de flores expostas apenas a visitantes diurnos (*I. vera*:  $G = 15,4707$ ;  $gl = 2$ ;  $P = 0,0004$ , *I. striata*:  $G = 8,825$ ;  $gl = 2$ ;  $P = 0,0121$  e *I. ingoides*:  $G = 13,6616$ ;  $gl = 2$ ;  $P = 0,0011$ ). Estes números foram entre quatro (para *I. vera*) e sete (para *I. ingoides*), vezes maior para o tratamento noturno quando comparado com o diurno. Além disso, as taxas de frutificação para tratamento noturno nas três espécies de *Inga*, foram as que mais se aproximaram dos valores encontrados para flores sob condições naturais (Tabela 5). O número de sementes formadas por fruto oriundos de flores expostas apenas a visitantes noturnos, para todas as três espécies, foi o dobro do número de sementes registradas em frutos oriundos de flores expostas apenas a visitantes diurnos. Em *I. vera* este número foi significativamente maior ( $H = 7,9843$ ;  $gl = 2$ ;  $P = 0,0185$ ). Nas outras duas espécies, apesar deste número ter sido também o dobro, o número de frutos formados foi menor que três e não foi possível testar essa diferença estatisticamente.

### **Discussão**

#### **Síndrome de polinização e antese**

As interações mutualísticas entre plantas e seus polinizadores constituem uma importante força seletiva, cujo resultado é a grande diversidade de aspectos, tais como morfologia, odor, cor e recursos florais oferecidos aos visitantes (Proctor & Yeo 1996, Faegri & Pijl 1979, Vogel & Westercamp, 1991; Futuyma, 1992; Kato & Inoue, 1994; Kearns et al. 1998). De acordo com os atributos florais das três espécies como: antese noturna, cor clara, flor tipo pincel com tubo estaminal largo (3,0-4,0 mm), néctar disponível em grandes quantidades (26-51  $\mu$ l) e odor desagradável, as três espécies podem ser enquadradas na síndrome de quiropterofilia (*sensu*

Faegri & Pijl, 1979). Apesar de *I. vera*, *I. striata* e *I. ingoides* possuírem atributos florais que favoreçam a quiropterofilia, visitas por esfingídeos ocorreram em todas as noites de observações, sendo em algumas noites até superiores ao número de visitas por morcegos, que não ocorreram em todas as noites. Esfingídeos e morcegos têm sido apontados como principais polinizadores de espécies de *Inga* (Vogel, 1968; Koptur, 1983; Endress, 1994). Além dos visitantes noturnos, lepidópteros diurnos e beija-flores têm sido apontados como visitantes florais de *Inga* conforme será discutido adiante (Koptur, 1983).

A duração da antese para as três espécies foi de 14 à 17 horas, considerando-se apenas o período em que as flores estavam totalmente abertas (após às 16:00 h) até o momento em que começaram a murchar (entre 6:00 e 9:00 h). Porém, o período no qual elas permanecem ativas, com néctar e pólen disponíveis, diminui para cerca de 10 horas, em *I. vera* e *I. ingoides*, e de 12 horas, em *I. striata*. As três espécies apresentaram receptividade estigmática desde o início da antese e muito antes da disponibilidade de políades pelas anteras, fato registrado para apenas uma, *I. longispica*, das sete espécies estudadas por Koptur (1983). Segundo Koptur (1983), o período no qual as flores da maioria das espécies de *Inga* permanecem ativas, é em média, entre seis e 10 horas. No caso das três espécies aqui estudadas, o período de atividade das flores se dá apenas durante a noite e no início da manhã seguinte a antese, quando as flores se encontram com poucas políades disponíveis, néctar com produção interrompida e já no início do murchamento dos seus verticilos reprodutivos. Considerando o exposto acima, verifica-se uma aproximação destes resultados com aqueles encontrados por Koptur (1983), sendo assim, pode se sugerir que os visitantes florais diurnos em espécies de *Inga* com flores predominantemente crepusculares e noturnas comportam-se como pilhadores de néctar ou pólen, devido a estes visitarem as flores em horários nos quais as mesmas não se encontram receptivas.

### **Néctar**

O néctar é considerado um atrativo primário (Faegri & Pijl, 1979), servindo de alimento para muitas espécies de visitantes florais que, dessa forma, podem promover a polinização cruzada das espécies visitadas (Faegri & Pijl, 1979; Proctor et al., 1996). A concentração de açúcares no néctar é extremamente importante na relação planta polinizador (Percival, 1965). Néctar com baixas porcentagens de açúcares, odor forte e levemente desagradável, disponível em

grandes quantidades, em conjunto com os demais atributos florais mencionados acima, são característicos de plantas quiropterófilas (Faegri & Pijl, 1979). A grande oferta de néctar, no início da noite até por volta de 1:00h, atrelada à baixa frequência de visitas nas flores de *Inga* no final da noite, após as 2:00h, contribuem para o acúmulo do mesmo no tubo estaminal e conseqüentemente para a atração de uma grande quantidade de pilhadores de néctar durante a manhã seguinte à antese. A atração de visitantes florais em períodos nos quais as flores não se encontram mais receptivas é uma característica mais comum em plantas com flores noturnas que naquelas com flores diurnas (Haber & Frankie, 1989).

Esse padrão de grande produção de néctar no início da antese e posterior declínio até interrupção total da produção próximo do final da antese, já foi relatado para outras espécies com síndromes de polinização por animais noturnos (esfingídeos ou morcegos) como *Parkia biglobosa* (Mimosoideae; Pettersson & Knudsen, 2001), *Parkia bicolor* A. Chev. (Mimosaceae; Grünmeier, 1990), *Ceiba pentandra* (L.) Gaertn. (Bombacaceae; Elmqvist *et al.*, 1992), *Mandevilla pentlandiana* (Apocynaceae; Torres & Galetto, 1998) e *Isertia laevis* (Rubiaceae; Wolff, *et al.*, 2003). Além da ausência na produção de néctar ao final da antese, outros padrões como evaporação, reabsorção ou resecção (Bernardello *et al.*, 1994; Galetto *et al.*, 1994; Primo, 2004) também foram observados em outras plantas. A distribuição e apresentação de néctar têm demonstrado influência nas taxas de visitas dos polinizadores, migração e comportamento destes polinizadores e conseqüentemente frequências de visitas às flores além de interferir indiretamente, aumentando ou diminuindo, o sucesso reprodutivo de um determinado indivíduo (e.g. Cruden *et al.*, 1983; Zimmerman & Pyke, 1986; Real & Rathcke, 1988; Mitchell & Waser, 1992; Leiss & Klinkhamer, 2005).

### **Pólen e sistema reprodutivo**

Os grãos de pólen em espécies de *Inga* encontram-se arranjados em políades e dessa maneira promovem grande eficiência na fertilização, desde que depositados em estigmas de flores compatíveis (Koptur, 1984). Além disso, uma políade pode, potencialmente, fecundar todos os óvulos necessários para a formação de um fruto (Koptur, 1984). De fato, este potencial está de acordo com a alta viabilidade dos grãos de pólen por políade em outras espécies de *Inga* (Koptur, 1984). Cruden (1977) chama esta estratégia, na qual políades são dispersas como unidades e

qualquer grão de pólen pode eventualmente fecundar algum óvulo, de “reprodução por loteria”. A média do número de grãos de pólen por políades das três espécies estudadas está de acordo com a faixa de variação (16 a 32) apontada por Koptur (1984).

A razão P/O para as três espécies foi baixa (*sensu* Cruden, 1977), quando se compara com P/O's de outras espécies obrigatoriamente xenógamas, porém similar à registrada para espécies de *Inga* investigadas por Koptur (1984), a qual verificou faixa de variação de razão P/O entre 310,98 e 1178,22. No presente estudo, *I. striata* e *I. ingoides* estiveram dentro da faixa de variação proposta por Koptur (1984), enquanto *I. vera* apresentou razão P/O pouco maior que o máximo já registrado anteriormente. De fato, as razões P/O's em Asclepiadaceae e Mimosoideae, cujos representantes apresentam grãos de pólen, respectivamente, agrupados em políneas ou políades, são exceção no grupo das espécies xenogâmicas, sendo muito inferiores quando comparadas a outros representantes xenogâmicos, cujo pólen não se apresenta em políades (Cruden, 1977) e ao mesmo tempo comum em espécies com polínias ou políades (ver Cruden, 1977 e Koptur, 1984 para discussão).

*Inga vera*, *I. striata* e *I. ingoides* são auto-incompatíveis, uma vez que não houve formação de frutos em nenhuma das três espécies nos testes de autopolinização manual e espontânea, além da formação de frutos em condições naturais ter sido baixa, inferior a 2% para as três espécies. Arroyo (1976) sugeriu que a auto-incompatibilidade em árvores tropicais com grande número de flores evoluiu como resposta a geitonogamia excessiva, porém, em *Inga*, outros fatores, como a distância parental entre os indivíduos e o aborto seletivo, devem ser considerados (Koptur, 1984; Lopes & Machado, 1996). Estudos mostram que muitas espécies produzem uma quantidade de frutos correspondentes a apenas uma pequena porção do número de flores produzidas (Stephenson, 1981). De acordo com este autor, essas espécies regularmente abortam flores e frutos imaturos. Segundo Arroyo (1981), a auto-incompatibilidade dentro de Leguminosae é mais freqüente nas espécies arbóreas. Num estudo realizado em sete espécies de *Inga* ocorrentes na Costa Rica, todas apresentaram auto-incompatibilidade e formação de frutos em condições naturais variando entre 2 e 5% (Koptur, 1984). Os resultados aqui apresentados reforçam esta associação, uma vez que as três espécies são arbóreas, auto-incompatíveis e com baixas taxas de frutificação em condições naturais.

### Visitantes florais x eficiência

Muitos polinizadores de *Inga* spp. são conhecidos por voarem grandes distâncias em suas rotas diárias de forrageio, como esfingídeos e morcegos (Koptur, 1984), transportando políades por longas distâncias, sendo essenciais para o sucesso reprodutivo das mesmas que dependem de vetores bióticos nesse processo. Ainda segundo Koptur (1984), um bom polinizador para o caso de *Inga* é aquele com tamanho grande o suficiente para tocar os verticilos reprodutivos enquanto coleta néctar, e que apresente comportamento de forrageio e tendência de se locomover entre árvores diferentes, devido a auto-incompatibilidade dos representantes do gênero (Koptur, 1984). Entretanto, principalmente para os esfingídeos, não se sabe o quanto e se esses polinizadores sobrevoam por áreas extensas sem cobertura vegetal, como é o caso da maioria dos fragmentos da floresta Atlântica nordestina, os quais são circundados por uma matriz inóspita (cana-de-açúcar).

Espécies de beija-flores como *Phaethornis ruber* são mencionadas por alguns autores como oportunistas, com comportamento de forrageio generalista, atuando freqüentemente como pilhadores de néctar (Snow, 1973; Buzato, 1995; Sazima et al., 1995; Machado et al., 1998). Entretanto, para alguns representantes de *Inga*, como *I. densiflora* e *I. longispica*, espécies cujas flores estão receptivas, respectivamente, a partir do início da tarde e pela manhã, além de morcegos e/ou esfingídeos, beija-flores podem ser considerados como bons polinizadores (Koptur, 1983). As abelhas e vespas que visitam as flores para coletar néctar ou pólen podem atuar como pilhadores ou polinizadores ocasionais, visto os comportamentos não serem compatíveis ao de um polinizador efetivo e as visitas, na maioria das vezes, ocorrerem em horários nos quais as flores não se encontravam receptivas (Percival, 1965; Endress, 1994). Além disso, no caso das vespas, existe pouca especialização para o transporte dos grãos de pólen (Percival, 1965; Endress, 1994). Nas três espécies de *Inga* aqui estudadas, os visitantes diurnos não foram bons vetores de transporte de pólen, atuando freqüentemente como pilhadores de néctar, fato refletido na menor taxa de frutificação quando comparados com os animais noturnos.

Ao se analisar a eficiência dos polinizadores dois parâmetros devem ser considerados, a quantidade e a qualidade das visitas (Motten et al., 1981; Miyake & Yahara, 1999; Mayfield et al. 2001), sendo a primeira medida através de estimativas de freqüência de visitas às flores e a segunda pelo sucesso reprodutivo, que no presente estudo foi considerado o número de frutos por flor e o número de sementes por fruto. Nas três espécies de *Inga*, os visitantes diurnos tiveram maior representatividade no primeiro critério, ou seja, foram mais freqüentes que os noturnos,

entretanto no segundo parâmetro, a maior eficiência foi atribuída aos visitantes noturnos, já que estes contribuíram mais expressivamente para a formação de frutos por flor, quatro vezes maior para *I. vera*, cinco para *I. striata* e sete para *I. ingoides*, bem como de sementes por fruto sendo aproximadamente o dobro para as três espécies quando comparadas com os diurnos. Resultado semelhante já foi encontrado em outros estudos com plantas de flores noturnas, que apontam maior qualidade no pólen transportado por polinizadores noturnos quando comparados com polinizadores diurnos (Bertin & Wilson, 1980; Jennersten & Morse, 1991; Young, 2002; Wolff et al., 2003). Tal eficiência pode estar relacionada com as grandes distâncias percorridas principalmente por esfingídeos e morcegos, que podem estar influenciando positivamente no fluxo gênico na população (Bertin & Wilson, 1980; Young, 2002; Wolff et al., 2003).

Os resultados obtidos mostraram que apesar do grande espectro de visitantes florais, aqueles de hábito noturno contribuíram mais eficientemente que os diurnos para a formação de frutos por flor e de sementes por fruto em espécies de *Inga*, reforçando a idéia de que visitantes diurnos em flores noturnas de *Inga* são menos eficientes que os noturnos. Este grupo de espécies de *Inga* mostrou-se uma fonte de recursos bastante importante para diversos grupos de animais polinizadores para o fragmento de Coimbra. No caso dos esfingídeos, 11 das 14 espécies coletadas (78,6%) em um levantamento de esfingídeos realizado durante o período de estudo (Cruz-Neto et al. em prep.) visitavam flores das três espécies de *Inga* aqui estudadas. Ainda, considerando a grande quantidade de visitantes florais atraídos por essas espécies de *Inga*, o grupo de maior representatividade foi o de esfingídeos os quais são, de um modo geral, considerados bons bioindicadores do estado de conservação de habitats naturais (Janzen, 1986; Kevan, 1999; Kitching & Cadiou, 2000). Estudos como este, salientando a importância de animais bioindicadores para o sucesso reprodutivo de espécies vegetais, podem ainda ser usados como pontos de partida para implementação de projetos de manejo ou restauração de áreas naturais. Tal relevância é ainda maior quando se trata do fragmento de Coimbra, um dos últimos e maiores remanescentes da floresta Atlântica do nordeste brasileiro.

### **Agradecimentos**

À Dra. Bernadete Costa e Silva, pesquisadora do Herbário IPA pela identificação das espécies de *Inga*; Aos administradores da Usina Serra Grande pelo apoio logístico; Aos colegas de Pós-Graduação Luciana Coe e Úrsula Andres pela ajuda no trabalho de campo. À CAPES (Bolsa de

mestrado concedida a O.Cruz-Neto), Projeto Serra Grande, CEPAN, Conservação Internacional do Brasil, CNPq (Bolsas de PQ concedidas à A.V. Lopes e I.C. Machado; Edital Universal) e Fundação O Boticário para Proteção da Natureza pelo apoio financeiro.

### **Referências bibliográficas**

- Arroyo, M.T.K. 1976. Geitonogamy in animal pollinated tropical angiosperms: a stimulus for the evolution of self-incompatibility. *Taxon* 25: 543-548.
- Arroyo, M.T.K. 1981. Breeding systems and pollination biology in Leguminosae. In: Pihill, R.M., Raven, P.H. (Eds.). *Advances in Legume Systematics*, vol 2. Royal Botanic Garden, Kew, pp. 723-729.
- Ayres, M., Ayres-Júnior, M., Ayres, D.L. & Santos, A.D., 2002. *BioEstat 3.0: Aplicações Estatísticas nas Áreas das Ciências Biomédicas*. Sociedade Civil de Mamirauá, CNPq, Belém, 3ª ed., 262 p.
- Baker, H.G. 1961. The adaptation of flowering plants to nocturnal and crepuscular pollinators. *The Quarterly Review of Biology*. 36: 64-73.
- Bernardello, L., Galetto, L. & Rodriguez, I.G. 1994. Reproductive biology, variability of nectar features and pollination of *Combretum frusticosum* (Combretaceae) in Argentina. *Botanical Journal of Linnean Society* 114: 293-308.
- Bertin, R.I. & Willson, M.F. 1980. Effectiveness of diurnal and nocturnal pollination of two milkweeds. *Canadian Journal of Botany* 58:1744-1747.
- Buzato, S., Sazima, M. & Sazima, I. 1994. Pollination of three species of *Abutilon* (Malvaceae) intermediate between bat and hummingbird syndromes. *Flora* 189: 327-334.
- Buzato, S. 1995. Estudo comparativo de flores polinizadas por beija-flores em três comunidades de Mata Atlântica no Sudeste do Brasil. Tese de Doutorado, Universidade Estadual de Campinas, São Paulo, Brasil.
- Campbell, D.R. 1989. Measurements of selection in a hermaphroditic plant: variation in male and female pollination success. *Evolution* 43: 318-334.

- Corbert, S.A., Willmer, P.G., Beament, J.W., Unwin, D.M. & Prys-Jones, O.E. 1979. Post-secretory determinants of sugar concentration in nectar. *Plant Cell and Environment* 2: 293-308.
- Cronquist, A. 1968. The evolution and classification of flowering plants. Nelson LTD, New York, 396p.
- Cruden, R.W. 1977. Pollen-Ovule ratios: A conservative indicator of breeding systems in flowering plants. *Evolution* 31:32-46.
- Cruden, R.W., Hermann S. & Peterson, S. 1983. Patterns of nectar production and plant pollinator coevolution. In: Bentley B, Elias T, eds. *The biology of nectaries*. New York: Columbia University Press, 80–125.
- Dafni, A. 1992. *Pollination ecology - A practical approach*. Oxford University Press, Oxford.
- Darrault, R.O. & Schilindwein, C. 2002. Esfíngídeos (Lepdoptera, Sphingidae) no Tabuleiro Paraibano, nordeste do Brasil: abundância, riqueza e relação com plantas esfingófilas. *Revista Brasileira de Zoologia* 19: 429-443.
- Duarte Júnior, J.A. & Schilindwein, C. 2005. Riqueza, abundância e sazonalidade de Sphingidae (Lepdoptera) num fragmento de Mata Atlântica de Pernambuco, Brasil. *Revista Brasileira de Zoologia* 22 [3]: 662-666.
- Elmqvist, T., Cox, P.A., Rainley, W.E. & Pierson, E.D. 1992. Restricted pollination on Oceanic islands: pollination of *Ceiba pentandra* by flying foxes in Samoa. *Biotropica* 24: 15-23.
- Endress, P.K. 1994. *Diversity and evolutionary biology of tropical flowers*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Faegri, K. & Pijl, L. van der. 1979. *The principles of pollination ecology*. Pergamon Press, London.
- Futuyma, D. 1992. *Biologia evolutiva*. 2º ed. Ribeirão Preto: SBG/ CNPq.
- Galen, C. 1996. Rates of floral evolution: adaptation to bumblebees in an Alpine wildflower, *Polemonium viscosum*. *Evolution* 50: 120-125.
- Galetto L., Bernardello L.M. & Juliani, H.R. 1994. Nectar secretion pattern and removal and concentration–volume variations effects in *Pyrostegia venusta* (Bignoniaceae). *New Phytologist* 127: 465–471.

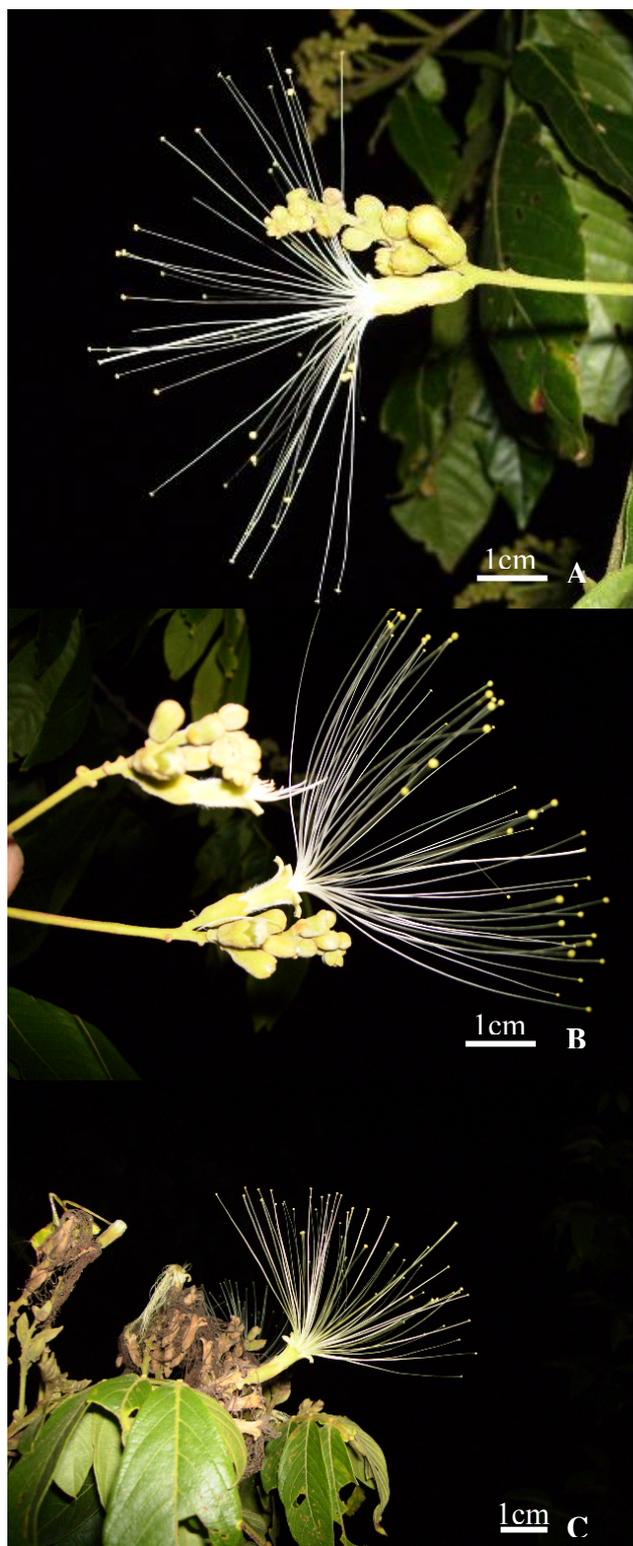
- Galetto L. 1998. Estructura floral y composición química del nectar en tres especies de Rubiaceae. *Kurtziana* 26: 83-98.
- Gentry, A.H. 1990. Evolutionary patterns in Neotropical Bignoniaceae. *Memoirs of the New York Botanical Garden*. 55: 118-129.
- Groman, J. & Pellmyr, O. 1999. The pollination biology of *Manfreda virginica* (Agavaceae): relative contribution of diurnal and nocturnal visitors. *Oikos* 87: 373-381.
- Grünmeier R. 1990. Pollination by bats and non-flying mammals of the African tree *Parkia bicolor* (Mimosaceae). *Memoirs of the New York Botanical Garden* 55: 83–104.
- Haber, W.A. & Frankie, G.W. 1982. Pollination of *Luehea* (Tiliaceae) in Costa Rican deciduous forest. *Ecology* 63: 1740-1750.
- Haber, W.A. & Frankie, G.W. 1989. A Tropical hawkmoth community: Costa Rican Dry Forest Sphingidae. *Biotropica* 21: 155-172.
- Harder, L.D. & Barrett, S.C.H. 1993. Pollen removal from tristylous *Pontederia cordata*: effects of anther position and pollinator specialization. *Ecology* 74: 1059-1072.
- Herrera, C.M. 1988. Variation in mutualisms: the spatio-temporal mosaic of a pollinator assemblage. *Biological Journal of Linnean Society*. 35: 95-125.
- Janzen, D.H. 1986. Biogeography of an unexceptional place: What determines the saturniid and sphingid moth fauna of Santa Rosa National Park, Costa Rica, and what does it mean to conservation biology? *Brenesia* 25-26: 51-87.
- Jennersten, O. & Morse, D.H. 1991. The quality of pollination by diurnal and nocturnal insects visiting common milkweed, *Asclepias syriaca*. *The American Midland Naturalist* 125:18- 28.
- Johnson, S.D. & Steiner, K.E., 2000. Generalization versus specialization in plant pollination systems. *Trends in Ecology and evolution* 15: 190–193.
- Johnson, S.D., Edwards, T.J., Carbutt, C. & Potgieter, C., 2002. Specialization for hawkmoth and long-proboscid fly pollination in *Zaluzianskya* section *Nycterinia* (Scrophulariaceae). *Botanical Journal of the Linnaean Society* 138, 17–27.
- Kato, M. & Inoue, T. 1994. Origin of insect pollination. *Nature* 368, p. 195.
- Kearns, C.A. & Inouye, D.W. 1993. *Techniques for Pollination Biologists*. University Press of Colorado, Niwot.

- Kearns, C.A. & Inouye, D.W. 1997. Pollinators, flowering plants, and conservation biology. *BioScience* 47: 297-307.
- Kearns, C.A., Inouye, D.W. & Waser, N.M. 1998. Endangered mutualisms: the conservation of plant-pollinator interactions. *Annual Review of Ecology Systematic* 29: 83-112.
- Kevan, P. 1999. Pollinators as bioindicators of the state of the environment: species activity and diversity. *Agriculture, Ecosystem and Environment* 74: 373-393.
- Kitching, I.J. & Cadiou, J.M. 2000. Hawkmoths of the world – an annotated and illustrated revisionary checklist (Lepidoptera: Sphingidae). Cornell University Press, New York.
- Köppen, W. 1931. *Grundriss der Klimakunde*. Walter de Gruyter, Berlin.
- Koptur, S. 1983. Flowering phenology and floral biology of *Inga* Fabaceae: (Mimosoideae). *Systematic Botany* 8: 354-368.
- Koptur, S. 1984. Outcrossing and pollinator limitation of fruit set: Breeding systems of neotropical *Inga* trees (Fabaceae: Mimosoideae). *Evolution* 38: 1130-1143.
- Leiss, K.A. & Klinkhamer, P.G.L. 2005. Spatial distribution of nectar production in natural *Echium vulgare* population: Implications for pollinator behaviour. *Basic and Applied Ecology* 6: 317-324.
- Lopes, A.V. & Machado, I.C., 1996. Biologia flora e sistema reprodutivo de *Swartzia pickelli* Killip ex Ducke (Leguminosae – Papilionoideae). *Revista Brasileira de Botânica* 19: 17-24.
- Lopes, A.V., Medeiros, C.P., Aguiar-Neto, A.V. & Machado, I.C. 2005. Esfingídeos. In: Tabarelli, M. & Porto, K.C. (orgs). *Diversidade Biológica no Centro de Endemismo Pernambucano: Sítios Prioritários para a Conservação*. Ministério do Meio Ambiente, Brasília, no prelo.
- Machado, I.C., Sazima, I. & Sazima, M. 1998. Bat pollination of the terrestrial herb *Irlbachia alata* (Gentianaceae) in northeastern Brazil. *Plant Systematics and Evolution* 209: 231-237.
- Machado, I.C. & Lopes, A.V. 2000. *Souroubea guianensis* Aubl.: Quest for its Legitimate Pollinator and First Record of Tapetal Oil in the Marcgraviaceae. *Annals of Botany* 85: 705-711.

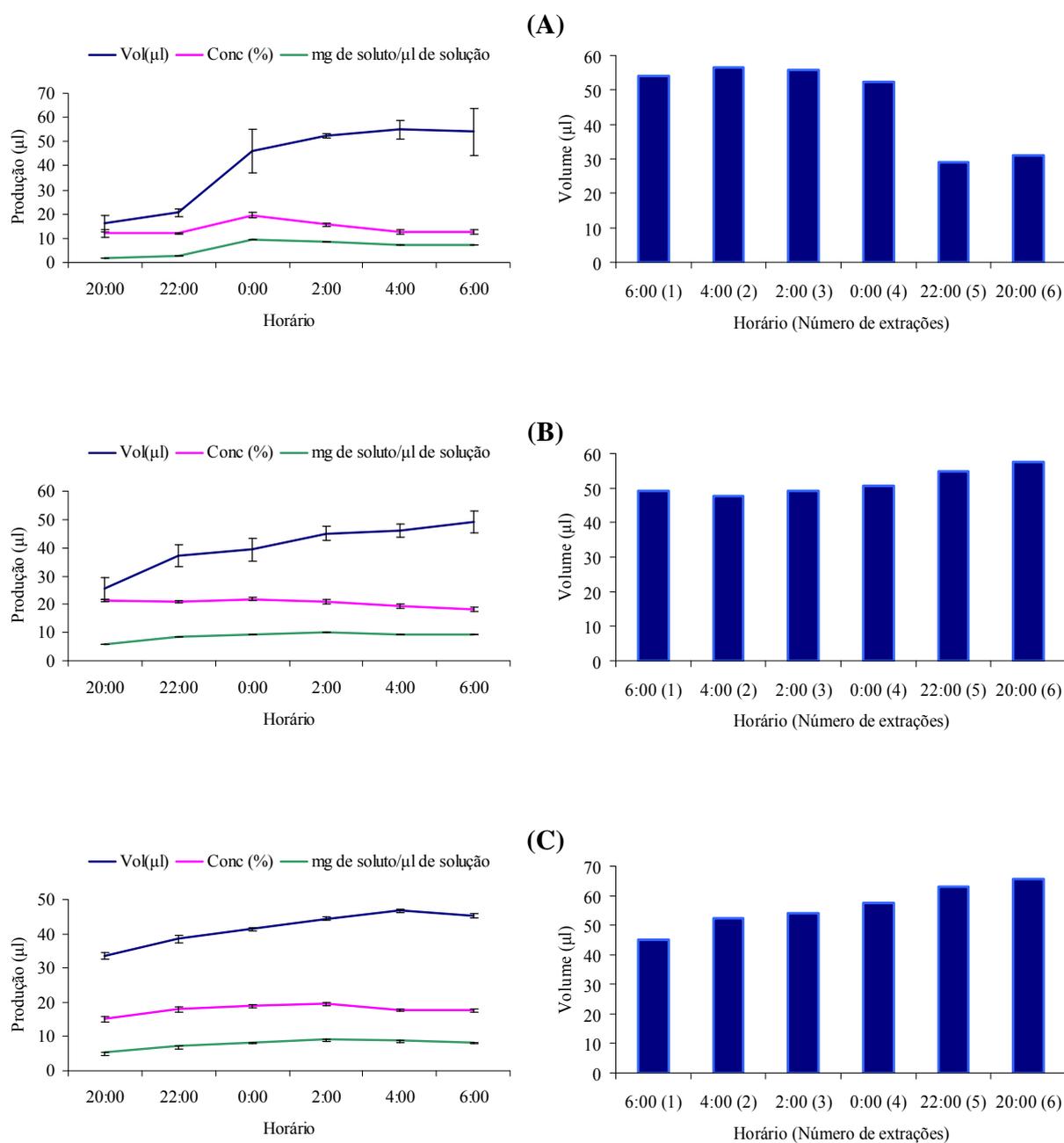
- Mayfield, M.M., Waser, N. & Price, M. 2001. Exploring the “most effective pollinator principle” with complex flowers: bumblebees and *Ipomopsis aggregata*. *Annals of botany* 88: 591- 596.
- Mitchell, R.J. & Waser, N.M. 1992. Adaptive significance of *Ipomopsis aggregata* nectar production: pollination success of single flowers. *Ecology* 73: 633–638.
- Miyake, T. & Yahara, T. 1999. Theoretical evaluation of pollen transfer by nocturnal and diurnal pollinators: when should a flower open? *Oikos* 86 (2): 233-240.
- Motten, A.F., Campbell, D.R. & Alexander, D.E. 1981. Pollination effectiveness of specialist and generalist visitors to a North Carolina population of *Claytonia virginica*. *Ecology* 62 (5): 1278- 1287.
- Murcia, C. 1990. Effect of floral morphology and temperature on pollen receipt and removal in *Ipomea trichocarpa*. *Ecology* 71: 1098-1109.
- Murcia, C. 1995. Forest fragmentation and pollination of neotropical plants. *In*: Schellas J., Greenberg R (eds). *Forest patches in tropical landscapes*. Island Press, London, p.19-36.
- Oliveira, M.A., Grillo, A.S. & Tabarelli, M. 2004. Forest edge in the Brazilian Atlantic forest: drastic changes in tree species assemblages. *Oryx* 38: 389-394.
- Pennington, T.D. 1997. *The genus Inga*. Royal Botanic Gardens, Kew.
- Percival, M. 1965. *Floral biology*. Pergamon Press, Oxford London.
- Pettersson, S. & Knudsen, J. 2001. Floral scent and nectar production in *Parkia biglobosa* Jacq. (Leguminosae: Mimosoideae). *Botanical Journal of Linnean Society* 135: 97-106.
- Primo, L.M. 2004. *Biologia floral e reprodutiva de Capparis jacobinae* Moric. ex Eichler e *Capparis hastata* L. (Capparaceae). Dissertação de Mestrado, Universidade Federal de Pernambuco Recife.
- Proctor, M.P., Yeo, P. & Lack, A. 1996. *The natural history of pollination*. Harper & Collins Publishers, London.
- Radford, A.E., Dickinson, W.C., Massey, R. & Bell, C.R. 1974. *Vascular plant systematics*. Harper & Row Publishers, New York.
- Rathcke, B.J. & Jules, E.S. 1993. Habitat fragmentation and plant-pollinator interactions. *Current Science* 65: 273-277.

- Real L. & Rathcke B.J. 1988. Patterns of individual variability in floral resources. *Ecology* 69: 728–735.
- Renner, S.S. 1998. Effects of habitat fragmentation on plant pollinator interactions in the tropic. In: Newbery D.M., Prins, H.H.T., Brown, N.D. (eds.). *Dynamics of tropical communities*. Blackwell Science, Oxford, pp. 339-360.
- Robinson, I. 1924. Die färbungsreaktion der narbe, stigmatochromie, als morpho-biologische blütenuntersuchungsmethode. *Sitzungsberichten akad. Wiss. Wién, math-nat. Kl., Abt. I, Band. 133*: 180-213.
- Sazima, M., Sazima, I. & Buzato, S. 1994. Nectar by day and by night: *Siphocampylus sulfurous* (Lobeliaceae) pollinated by hummingbirds and bats. *Plant Systematic and Evolution* 191: 237-246.
- Sazima, I., Buzato, S. & Sazima M. 1995. The saw-billed hermit *Ramphodon naevius* and its flowers in southeastern Brazil. *Journal of Ornithology* 136: 195-206.
- Smith, C.E., Stevens, J.T., Temeles, E.J., Ewald, P.W., Hebert, R.J. & Bonkovsky, R.L. 1996. Effect of floral orifice width and shape on hummingbird-flower interactions. *Oecologia* 106: 482-492.
- Sokal, R.R. & Rohlf, F.J., 1981. *Biometry*. 2<sup>nd</sup> ed. Freeman, New York.
- Solbrig, O.T., 1976. On the relative advantages of cross and self-fertilization. *Annals of the Missouri Botanic Garden* 63: 262-276.
- Snow, B.K. 1973. The behaviour and ecology of hermit hummingbird in the Kanaku Mountains, Guyana. *Wilson Bulletin* 85: 163-177.
- Stebbins, G.L. 1957. Self fertilization and population variability in the higher plants. *The American Society of Naturalist*, 90: 337-354.
- Stebbins, G.L. 1970. Adaptive radiation of reproductive characteristics in angiosperms. I: Pollination mechanisms. *Annual Review of Ecology and Systematic* 1: 307-326.
- Stephenson, A.G. 1981. Flower and fruit abortion: proximate causes and ultimate functions. *Annual Review of Ecology and Systematics* 12: 253-279.

- Tepedino, V., Sipes, S.D. & Griswold, T.L. 1999. The reproductive biology and effective pollinators of the endangered beardtongue *Penstemon penladii*. *Plant Systematic and Evolution* 219: 39-54.
- Terborgh, J. 1992. Maintenance of diversity in tropical forests. *Biotropica* 24: 283-292
- Torres, C. & Galetto, L. 1998. Patterns and implications of floral nectar secretion, chemical composition, removal effects and standing crop in *Mandevilla pentlandiana* (Apocynaceae). *Botanical Journal of the Linnean Society* 127: 207 – 223.
- Veloso, H.P., Rangel Filho, A.L.R. & Lima, J.C.A. 1991. Classificação da vegetação brasileira adaptada a um sistema universal. IBGE, Rio de Janeiro.
- Vogel, S. 1968. Chiropterophilie in der neotropischen Flora. *Neue Mitteilungen I. Flora* 157: 562-602.
- Vogel, S & Westercamp, C. 1991. Pollination: an integrating factor of biocenoses. In: Seitz, A., Loeschke, V. (Eds.). *Species conservation: a population-biological approach*. Birkhauser Verlag, Basel.
- Waser, N.M. & Price, M.V. 1990. Pollination efficiency and effectiveness of bumble bees and hummingbirds visiting *Delphinium nelsonii*. *Collectanea Botanica (Barcelona)* 19: 9-20.
- Waser, N.M., Chittka, L., Price, M.V., Williams, N.M. & Ollerton, J. 1996. Generalization in pollination systems, and why it matters. *Ecology* 77 (4): 1043-1060.
- Wilson, P. & Thomson, J.D. 1991. Heterogeneity among floral visitors leads to discordance between removal and deposition of pollen. *Ecology* 72: 1503-1507.
- Wolff, D., Braun, M. & Liede, S. 2003. Nocturnal versus diurnal pollination success in *Isertia laevis* (Rubiaceae): A sphingophilous plant visited by hummingbirds. *Plant Biology* 5: 71-78.
- Young, H. 2002. Diurnal and nocturnal pollination of *Silene alba* (Caryophyllaceae). *American Journal of Botany* 89 (3): 433- 440.
- Zimmerman, M. & Pyke, G.H. 1986. Reproduction in *Polemonium*: patterns and implications of floral nectar production and standing crops. *American Journal of Botany* 73: 1405–1415.



**Figura 1.** Flores de *Inga vera* (A), *I. striata* (B) e *I. ingoides* (C) ocorrentes na Mata de Coimbra, Usina Serra Grande, Alagoas, Brasil.



**Figura 2.** Volume ( $\mu\text{l}$ ), concentração (%) e quantidade de soluto (mg de soluto/ $\mu\text{l}$  de solução) no néctar durante a noite e efeito do número de extrações na produção de néctar (volume ( $\mu\text{l}$ )) em *Inga vera* (A), *I. striata* (B) e *I. ingoides* (C) ocorrentes em remanescente da floresta Atlântica nordestina, Alagoas, Brasil.



**Figura 3.** Políades de *I. vera* depositadas na cabeça e região ventral do tórax (A) e da asa posterior (B) de *Ascalapha odorata* (C). Políades de *I. striata* encontradas na região ventral do tórax (D) de Sp3 (E). Políades de *I. striata* na espirotromba (F) de *Protambulyx astygonius* (G). Políades de *I. ingoides* encontradas na asa (H) e na porção ventral do tórax (I) de *Xylophanes loelia* (J). Fotos tiradas em lupa sob aumento de 16x para A, B, J e H e 40x para D e F. Fotos C, E, G e J com escala de 1cm<sup>2</sup>.

**Tabela 1.** Características florais de *Inga vera*, *I. striata* e *I. ingoides* (Leguminosae-Mimosoideae) ocorrentes no remanescente de Coimbra, Alagoas, Brasil, Usina Serra Grande.

Atributos florais		<i>Inga vera</i>	<i>Inga striata</i> (Média ± D.P.)	<i>Inga ingoides</i>
Cálice	Comprimento (cm)	0,5 ± 0,1	0,8 ± 0,12	0,8 ± 0,03
Corola	Comprimento (cm)	1,4 ± 0,1	1,7 ± 0,055	1,4 ± 0,2
	Diâmetro (cm)	0,6 ± 0,05	0,4 ± 0,056	0,5 ± 0,1
Estames	Número	54,9 ± 10,6	46,0 ± 3,68	52,4 ± 3,1
	Comprimento (cm)	3,7 ± 0,5	5,2 ± 0,2	5,4 ± 0,2
Tubo estaminal	Comprimento (cm)	1,2 ± 0,1	1,8 ± 0,1	1,47 ± 0,08
	Diâmetro (cm)	0,4 ± 0,06	0,2 ± 0,05	0,33 ± 0,06
Óvulos/ovário	Número	15 ± 1	18 ± 0	18 ± 0
Pólen	Nº políades/antera	21,1 ± 2,2	15,6 ± 0,76	8,9 ± 1,0
	Nº grãos/políade	19,6 ± 3,2	17,3 ± 1,9	18,8 ± 2,3
	Nº grãos/flor	21560,1 ± 501,1	12507,8 ± 65,4	8937,2 ± 36,4
	Viabilidade (%)	94	100	91
	Razão P/O	1473,3	694	496,51

**Tabela 2.** Volume ( $\mu\text{l}$ ) e concentração (%) de açúcares no néctar de flores de *Inga vera*, *I. striata* e *I. ingoides* previamente ensacadas em fase de botão na Mata de Coimbra, Alagoas, Brasil.

Espécies	0:00h		6:00h	
	Vol( $\mu\text{l}$ )	Conc(%)	Vol( $\mu\text{l}$ )	Conc(%)
<i>I. vera</i>	47,17	19,65	51,17	12,67
<i>I. striata</i>	26,7	17,62	49,28	17,93
<i>I. ingoides</i>	41,3	18,86	45,22	17,63

**Tabela 3.** Formação de frutos em condições naturais (controle) e nos tratamentos de autopolinização e polinização manual cruzada em *Inga vera*, *I. striata* e *I. ingoides* no fragmento de Coimbra, Alagoas, Brasil. {Sucesso (n° de flores/ n° de frutos)}.

Tratamento	<i>I. vera</i>	<i>I. striata</i>	<i>I. ingoides</i>
Controle	1,92% (1561/30)	1,14% (1493/17)	1,52% (1447/22)
Autopolinização espontânea	0% (100/0)	0% (100/0)	0% (100/0)
Autopolinização manual	0% (30/0)	0% (30/0)	0% (30/0)
Polinização cruzada	20% (30/6)	6,6% (30/2)	10% (30/3)

**Tabela 4.** Visitantes florais diurnos e noturnos das flores de *Inga vera*, *I. striata* e *I. ingoides* no fragmento de Coimbra, Alagoas, Brasil.

Visitantes florais diurnos e noturnos	<i>I. vera</i>	<i>I. striata</i>	<i>I. ingoides</i>	Efetividade	Comportamento
<b>Abelhas</b>					
<b>Hymenoptera – Apidae</b>					
<i>Apis mellifera</i> Linnaeus, 1758	x	x	x	30%	PO
<i>Centris aenea</i> Lepeletier, 1841		x		30%	PO
<i>Centris sponsa</i> Smith, 1854	x			20%	PO
<i>Trigona spinipes</i> Fabricius, 1793	x	x	x	10%	PO
<i>Trigona cf. fuscipennis</i> Friese,	x	x	x	0%	PI
<i>Xylocopa suspecta</i> Moure & Camargo, 1988	x		x	30%	PO
<b>Vespas</b>					
<b>Hymenoptera – Vespidae</b>					
Sp1 (grande)	x	x	x	40%	PO
Sp2	x	x	x	20%	PO
<b>Aves</b>					
<b>Trochilidae</b>					
<i>Amazilia fimbriata</i> Elliot, 1878	x	x	x	60%	PO
<i>Amazilia versicolor</i> Vieillot, 1818	x	x	x	60%	PO
<i>Chlorostilbon aureoventris</i> Bourcier & Mulsant, 1848	x	x	x	60%	PO
<i>Eupetomena macroura</i> Gmelin, 1788		x	x	60%	PO
<i>Glaucis hirsuta</i> Gmelin, 1788		x	x	60%	PO
<i>Melanotrochilus fuscus</i> Vieillot, 1817		x	x	60%	PO
<i>Phaetornis ruber</i> Linnaeus, 1758	x	x	x	60%	PO
<b>Emberezidae</b>					
<i>Coereba flaveola</i> Linnaeus, 1758	x				
<b>Esfingídeos</b>					
<b>Lepidoptera – Sphingidae</b>					
<i>Aellopos ceculus</i> Cramer, 1777	x	x	x	90%	PE
<i>Callionima parce</i> Fabricius, 1775			x	100%	PE
<i>Cocytius antaeus</i> Drury, 1773	x		x	100%	PE
<i>Eumorpha anchemolus</i> Cramer 1779		x		100%	PE
<i>Manduca florestan</i> Stoll, 1782		x		100%	PE
<i>Manduca hannibal</i> Cramer, 1779	x	x	x	100%	PE
<i>Neogene dynaeus</i> Hübner, [1827]-[1831]	x	x	x	100%	PE
<i>Pachygonidia caliginosa</i> Boisduval, 1870		x		100%	PE
<i>Protambulyx astygonius</i> Boisduval [1875]		x		100%	PE
<i>Xylophanes anubus</i> Cramer, 1777		x		100%	PE
<i>Xylophanes loelia</i> Druce, 1878	x	x	x	100%	PE
<b>Noctuídeos</b>					
<b>Lepidoptera – Noctuidae</b>					
<i>Ascalapha cf. odorata</i> Linnaeus, 1758	x			100%	PE
Sp2		x		100%	PE
Sp3		x		100%	PE
Sp4 <i>Ophisma cf. tropicalis</i> Guenée, 1852	x		x	100%	PE
<b>Morcegos</b>					
<b>Glossophaginae</b>					
<i>Glossophaga soricina</i> Pallas, 1766	x	x	x	100%	PE
Sp2	x	x	x	100%	PE

\*Baseada no percentual de visitas em que o animal tocava as estruturas reprodutivas em horários onde as mesmas encontravam-se receptivas.

**Tabela 5.** Resultados da formação de frutos por flor (Fr/FI) e de sementes por fruto (Sm/Fr) de flores expostas apenas a visitantes diurnos (Diurno), noturnos (Noturno) ou a condições naturais (Controle) em *I. vera*, *I. striata* e *I. ingoides*, na Mata de Coimbra, Alagoas, Brasil.

	Fr/FI {Sucesso (N° frutos formados/N° flores)}		
	Diurno	Noturno	Controle
<i>I. vera</i>	0,3% (3/1000) a*	1,4% (14/1000) b*	2% (30/1561) b*
<i>I. striata</i>	0,2% (2/1000) a**	1% (10/1000) b**	1,14%(17/1493) b**
<i>I. ingoides</i>	0,2% (2/987) a***	1,36% (13/959) b***	1,5%(22/1447) b***
	Sem/Fr (Média ± D.P.)		
<i>I. vera</i>	3,33 ± 1,57 c <sup>+</sup>	8,21 ± 3,12 d <sup>+</sup>	8,7667 ± 2,11 d <sup>+</sup>
<i>I. striata</i>	6,5 ± 3,53	10,8 ± 2,44	8,7647 ± 2,48
<i>I. ingoides</i>	5 ± 2,83	8,38 ± 2,93	7,1 ± 1,54

Valores na mesma linha seguidos por letras diferentes, foram significativamente diferentes; \*G = 15,4707; gl = 2; p = 0,0004. \*\*G = 8,825; gl = 2; p = 0,0121. \*\*\*G = 13,6616; gl = 2; p = 0,0011. <sup>+</sup>H = 7,9843; gl = 2; p = 0,0185.

## CONCLUSÕES

- As espécies apresentam padrão fenológico sazonal, entretanto considerando este grupo há de existir oferta de recursos, sejam eles flores, frutos ou folhas, durante todo o ano.
- A maior representatividade de flores foi na estação seca, com exceção de *I. thibaudiana*, a qual teve sua floração iniciada ainda na estação chuvosa.
- Tanto frutos verdes quanto maduros, foram mais abundantes no auge da estação chuvosa, exceto mais uma vez para *I. thibaudiana*, a qual apresentou frutos na estação seca, período onde as outras espécies estavam florescendo.
- A emissão e queda folhas foram intensificadas um pouco antes no início da floração para *I. ingoides*, *I. edulis* e *I. thibaudiana* ou logo após seu início para as outras duas espécies.
- As flores de *I. vera*, *I. striata* e *I. ingoides* apresentam síndrome de polinização quiropterófila.
- *Inga vera*, *I. striata* e *I. ingoides* são autoincompatíveis e apresentam baixas taxas formação de frutos em condições naturais, sendo essencial a presença de polinizadores bióticos para a manutenção destas espécies.
- A produção de néctar foi aumentada de acordo com o número de extrações para *I. striata* e *I. ingoides* e diminuída para *I. vera*.
- Os visitantes florais diurnos foram beija-flores, abelhas e vespas, enquanto os noturnos foram esfingídeos, noctuídeos e morcegos.
- Apesar da síndrome de quiropterofilia diagnosticada para as três espécies, esfingídeos foram mais freqüentes que morcegos.
- Os visitantes noturnos mostraram-se mais eficientes formando entre quatro (*I. vera*) e sete (*I. ingoides*) vezes mais frutos e o dobro de sementes por fruto quando comparados aos diurnos.

## RESUMO GERAL

O gênero *Inga* Miller (Leguminosae-Mimosoideae) possui cerca de 300 espécies com distribuição neotropical e a maioria das espécies parece ter antese floral noturna e ser polinizada por morcegos (quiropterófilas) ou por esfingídeos (esfingófilas), sendo registradas também visitas por animais diurnos. Entretanto, pouco se sabe a respeito da contribuição destas duas guildas de visitantes florais para o sucesso reprodutivo de espécies de *Inga*. Com objetivo de investigar questões como esta, o presente trabalho investigou a fenologia e a biologia reprodutiva de espécies de *Inga* ocorrentes em remanescente da floresta Atlântica nordestina e consiste de dois capítulos. No primeiro foram realizadas observações fenológicas mensais entre outubro 2005 e abril 2007 em cinco espécies de *Inga* (*I. vera*, *I. striata*, *I. ingoides*, *I. edulis* e *I. thibaudiana*;  $N = 75$  indivíduos, ca. 15 por espécie). A maior representatividade na emissão de folhas para a maioria das espécies foi na estação seca, com exceção de *I. ingoides*, a qual teve grande intensidade desta fenofase no final da estação chuvosa. As florações de *I. vera*, *I. striata* e *I. ingoides* são do tipo sub-anual, a de *I. edulis* do tipo anual, enquanto que *I. thibaudiana* apresentou padrão de floração do tipo anual com pausas encravadas. A maior intensidade de floração para as cinco espécies foi no período com menor pluviosidade na região. O padrão de frutificação foi sazonal, com picos antecedentes aos meses mais chuvosos para *I. vera*, *I. striata*, *I. ingoides* e *I. edulis*, ou no final da estação seca para *I. thibaudiana*. De um modo geral, as espécies de *Inga* mostraram um padrão onde folhas novas eram disponíveis em maior intensidade após as florações, flores eram disponíveis na estação seca e frutos no início da chuvosa. No segundo capítulo foi verificado o papel dos visitantes noturnos e diurnos para o sucesso reprodutivo de três espécies de *Inga* (*I. ingoides*, *I. striata* e *I. vera*), além de investigações sobre aspectos da biologia floral, reprodutiva e da dinâmica na produção de néctar. Os principais resultados obtidos foram que apesar das síndromes de quiropterofilia, esfingídeos foram mais frequentes que morcegos na visitas às flores. Além dos visitantes noturnos, animais diurnos como beija flores, abelhas e vespas foram registrados visitando flores das espécies. Essas visitas foram muito abundantes no final da tarde, quando as flores disponibilizavam apenas néctar, e no início da manhã seguinte à antese, onde políades e néctar estavam disponíveis. Das três espécies, apenas *I. vera* respondeu negativamente às extrações sucessivas produzindo menos néctar após cada extração. As três espécies são auto-incompatíveis e apresentam baixa formação de frutos em condições naturais. Os visitantes noturnos mostraram-se mais eficientes que os diurnos, sendo a

formação de frutos decorrentes de suas visitas significativamente maior (da ordem de 4 a 7 vezes) do que os frutos oriundos de flores expostas apenas a visitantes diurnos. Além disso, foi observado o dobro do número de sementes em frutos oriundos de flores expostas apenas a visitantes noturnos em comparação com os frutos decorrentes de flores visitadas por animais diurnos.

*Palavras chave:* *Inga*, fenologia, sucesso reprodutivo, floresta Atlântica, nordeste do Brasil.

#### GENERAL ABSTRACT

The genus *Inga* Miller (Leguminosae-Mimosoideae) is neotropical and has about 300 species. It seems that the majority of its species have nocturnal anthesis and are chiropterophilous or sphingophilous, although, visits by diurnal animals (to nocturnal flowers) are observed in some species. However, the role of these two pollinator guilds in the reproductive success of *Inga* spp. is not clear. Aiming to investigate questions like this, we studied the phenology and the reproductive biology of *Inga* spp. occurring in a remnant of the Brazilian northeastern Atlantic forest. In the first chapter we present monthly phenological observations carried out between October/2005 and April/2007 with five species of *Inga* (*I. vera*, *I. striata*, *I. ingoides*, *I. edulis* and *I. thibaudiana*;  $N = 75$  individuals). Leaf flush occurred for the majority of the species during the dry season, except to *I. ingoides*, which had a higher leaf flush intensity at the end of the wet season. *Inga vera*, *I. striata* and *I. ingoides* showed flowering patterns of the type sub-annual, while *I. edulis* was annual and *I. thibaudiana* showed an annual pattern with embedded pauses. The five species showed highest intensity of flowering also along the dry season. Regarding fruiting, *I. vera*, *I. striata*, *I. ingoides* and *I. edulis* presented highest intensity of this phenophase at the beginning of rainy season, while *I. thibaudiana* fruited along the dry season. In the second chapter we investigated the role of diurnal and nocturnal flowers visitors in the reproductive success of *I. vera*, *I. striata* and *I. ingoides*. The study included also information on the floral biology, breeding system and nectar secretion of the three species. Our findings reveal that although the three species are chiropterophilous, Sphingids were observed visiting their flowers with a frequency higher than bats. Diurnal visitors, like hummingbirds, bees and wasps, were also registered. They visited flowers mainly at late afternoon, when just nectar was available or at the morning following the anthesis, when nectar and polyads were available. Of the three species, only *I. vera* showed a negative correlation after consecutive nectar extractions, thus secreting less

nectar. Nocturnal visitors were more efficient than diurnal. Flowers exposed to nocturnal visitors had a significant higher fruit-set (4 to 7 times higher) than the flowers exposed to diurnal ones. Also the number of seeds per fruits was twice as higher in fruits originated from flowers exposed to nocturnal visitors.

*Key words:* *Inga*, phenology, reproductive success, Atlantic rain forest, northeastern of Brazil.

## ANEXO – Normas do Periódico REVISTA BRASILEIRA DE BOTÂNICA

Revista  
Brasileira  
de Botânica

### INSTRUÇÕES AOS AUTORES

- [Objetivo](#)
- [Normas editoriais](#)
- [Instruções aos autores](#)

ISSN 0100-8404 *versão  
impressa*  
ISSN 1806-9959 *versão on-  
line*

### Objetivo

A **Revista Brasileira de Botânica** é a publicação oficial da Sociedade Botânica de São Paulo - [SBSP](#), cujo objetivo é publicar artigos originais de pesquisa científica em Botânica, em português, espanhol ou inglês.

### Normas editoriais

Os manuscritos completos (incluindo figuras e tabelas), **em quatro cópias**, devem ser enviados ao [Editor Responsável](#) da **Revista Brasileira de Botânica** no [endereço abaixo](#).

A aceitação dos trabalhos depende da decisão do Corpo Editorial. Os artigos devem conter as informações estritamente necessárias para a sua compreensão. Artigos que excedam 15 páginas impressas (cerca de 30 páginas digitadas, incluindo figuras e tabelas), poderão ser publicados, a critério do Corpo Editorial, **devendo o(s) autor(es) cobrir(em) o custo adicional de sua publicação**. Igualmente, **fotografias coloridas** poderão ser publicadas a critério do Corpo Editorial, **devendo o(s) autor(es) cobrir(em) os custos de publicação** das mesmas. As notas científicas deverão apresentar contribuição científica ou metodológica original e não poderão exceder 10 páginas digitadas, incluindo até 3 ilustrações (figuras ou tabelas). Notas científicas seguirão as mesmas normas de publicação dos artigos completos. Serão fornecidas gratuitamente 20 separatas dos trabalhos nos quais pelo menos um dos autores seja sócio quite da SBSP. Para os demais casos, as separatas poderão ser solicitadas por ocasião da aceitação do trabalho e fornecidas mediante pagamento.

### Instruções aos autores

Preparar todo o manuscrito com numeração seqüencial das páginas utilizando: Word for Windows versão 6.0 ou superior; papel A4, todas as margens com 2 cm; fonte Times New Roman, tamanho 12 e espaçamento duplo. Deixar apenas um espaço entre as palavras e não hifenizá-las. Usar tabulação (tecla Tab) apenas no início de parágrafos. Não usar negrito ou sublinhado. Usar itálico apenas para nomes científicos ou palavras e expressões

em latim.

### **Formato do manuscrito**

**Primeira página** - Título: conciso e informativo (em negrito e apenas com as iniciais maiúsculas); nome completo dos autores (em maiúsculas); filiação e endereço completo como nota de rodapé, indicando autor para correspondência e respectivo e-mail; título resumido. Auxílios, bolsas recebidas e números de processos, quando for o caso, devem ser referidos no item Agradecimentos.

**Segunda página** - ABSTRACT (incluir título do trabalho em inglês), RESUMO (incluir título do trabalho em português), Key words (até 5, em inglês). O Abstract e o Resumo devem conter no máximo 250 palavras.

**Texto** - Iniciar em nova página colocando seqüencialmente: Introdução, Material e métodos, Resultados/ Discussão, Agradecimentos e Referências bibliográficas.

Citar cada figura e tabela no texto em ordem numérica crescente. Colocar as citações bibliográficas de acordo com os exemplos: Smith (1960) / (Smith 1960); Smith (1960, 1973); Smith (1960a, b); Smith & Gomez (1979) / (Smith & Gomez 1979); Smith *et al.* (1990) / (Smith *et al.* 1990); (Smith 1989, Liu & Barros 1993, Araujo *et al.* 1996, Sanches 1997).

Em trabalhos taxonômicos, detalhar as citações de material botânico, incluindo ordenadamente: local e data de coleta, nome e número do coletor e sigla do herbário, conforme os modelos a seguir: BRASIL: Mato Grosso: Xavantina, s.d., H.S. Irwin s.n. (HB 3689). São Paulo: Amparo, 23/12/1942, J.R. Kuhlmann & E.R. Menezes 290 (SP); Matão, ao longo da BR 156, 8/6/1961, G. Eiten *et al.* 2215 (SP, US).

Citar referências a resultados não publicados ou trabalhos submetidos da seguinte forma: (S.E. Sanchez, dados não publicados)

Citar números e unidades da seguinte forma:

- Escrever números até nove por extenso, a menos que sejam seguidos de unidades ou indiquem numeração de figuras ou tabelas.
- Utilizar, para número decimal, vírgula nos artigos em português ou espanhol (10,5 m) ou ponto nos artigos escritos em inglês (10.5 m).
- Separar as unidades dos valores por um espaço (exceto para porcentagens, graus, minutos e segundos de coordenadas geográficas); utilizar abreviações sempre que possível.
- Utilizar, para unidades compostas, exponenciação e não barras (Ex.: mg.dia<sup>-1</sup> ao invés de mg/dia, µmol.min<sup>-1</sup> ao invés de µmol/min).

**Não inserir espaços** para mudar de linha, caso a unidade não caiba na mesma linha.

**Não inserir figuras no arquivo do texto.**

**Referências bibliográficas** - Indicar ao lado da referência, a lápis, a página onde a mesma foi citada.

Adotar o formato apresentado nos seguintes exemplos:

ZAR, J.H. 1999. Biostatistical analysis. Prentice-Hall, New Jersey.

YEN, A.C. & OLMSTEAD, R.G. 2000. Phylogenetic analysis of *Carex* (Cyperaceae): generic and subgeneric relationships based on chloroplast DNA. *In* Monocots: Systematics and Evolution (K.L. Wilson & D.A. Morrison, eds.). CSIRO Publishing, Collingwood, p.602-609.

BENTHAM, G. 1862. Leguminosae. Dalbergiae. *In* Flora brasiliensis (C.F.P. Martius & A.G. Eichler, eds.). F. Fleischer, Lipsiae, v.15, pars 1, p.1-349.

DÖBEREINER, J. 1998. Função da fixação de nitrogênio em plantas não leguminosas e sua importância no ecossistema brasileiro. *In* Anais do IV Simpósio de Ecossistemas Brasileiros (S. Watanabe, coord.). ACIESP, São Paulo, v.3, p.1-6.

FARRAR, J.F., POLLOCK, C.J. & GALLAGHER, J.A. 2000. Sucrose and the integration of metabolism in vascular plants. *Plant Science* 154: 1-11.

Citar dissertações ou teses **somente em caráter excepcional**, quando as informações nelas contidas forem imprescindíveis ao entendimento do trabalho e quando não estiverem publicadas na forma de artigos científicos. Nesse caso, utilizar o seguinte formato:

SANO, P.T. 1999. Revisão de *Actinocephalus* (Koern.) Sano - Eriocaulaceae. Tese de doutorado, Universidade de São Paulo, São Paulo.

Não citar resumos de congressos.

## **Tabelas**

Usar os recursos de criação e formatação de tabela do Word for Windows. Evitar abreviações (exceto para unidades).

Colocar cada tabela em página separada e o título na parte superior conforme exemplo:

Tabela 1. Produção de flavonóides totais e fenóis totais (% de peso seco) em folhas de *Pyrostegia venusta*.

Não inserir linhas verticais; usar linhas horizontais apenas para destacar o cabeçalho e para fechar a tabela.

Em tabelas que ocupem mais de uma página, acrescentar na(s) página(s) seguinte(s) "(cont.)" no início da página, à esquerda.

## **Figuras**

Submeter **um conjunto de figuras originais** em preto e branco e **três cópias** com alta

resolução.

Enviar ilustrações (pranchas com fotos ou desenhos, gráficos mapas, esquemas) no **tamanho máximo de 15 x 21 cm**, incluindo-se o espaço necessário para a legenda. Não serão aceitas figuras que ultrapassem o tamanho estabelecido ou que apresentem qualidade gráfica ruim. Figuras digitalizadas podem ser enviadas, desde que possuam nitidez e que sejam impressas em papel fotográfico ou "glossy paper".

Gráficos ou outras figuras que possam ser publicados em uma única coluna (7,2 cm) serão reduzidos; atentar, portanto, para o tamanho de números ou letras, para que continuem visíveis após a redução. Tipo e tamanho da fonte, tanto na legenda quanto no gráfico, deverão ser os mesmos utilizados no texto. Gráficos e figuras confeccionados em planilhas eletrônicas **devem vir acompanhados do arquivo com a planilha original**.

Colocar cada figura em página separada e o conjunto de legendas das figuras, seqüencialmente, em outra(s) página(s).

Utilizar escala de barras para indicar tamanho. A escala, sempre que possível, deve vir à esquerda da figura; o canto inferior direito deve ser reservado para o número da(s) figura(s).

Detalhes para a elaboração do manuscrito são encontrados nas últimas páginas de cada fascículo. Sempre que houver dúvida consulte o fascículo mais recente da Revista.

O trabalho somente receberá data definitiva de aceitação após aprovação pelo Corpo Editorial, tanto quanto ao mérito científico como quanto ao formato gráfico. A versão final do trabalho, aceita para publicação, deverá ser enviada em uma via impressa e em disquete, devidamente identificados.

### Flora – Instructions to Authors

1. FLORA publishes regular articles and reviews, the latter solicited by the editors. Only contributions will be accepted which have not been published previously. **Manuscripts should be submitted** in triplicate to the Editor-in-chief: Prof. Dr. Rainer Lösch, Abt. Geobotanik, Universitätsstr. 1/26.13, D-40225 Düsseldorf, Germany, e-mail: loesch@uni-duesseldorf.de. In cases with difficult postage connections, manuscript submission may occur also in form of an e-mail attachment. An electronic file of the text (by preference in “Word” under Windows”) should be delivered after manuscript acceptance; it is not needed to add it earlier. Correspondence between authors and editor occurs by preference via e-mail.
2. **Copyright.** Please refer to the Copyright Notice in this issue.
3. The manuscript will be **reviewed** by two referees, at least one of them being a Flora Editorial Board member. Decision about acceptance of a manuscript is based upon these reviews.
4. Manuscripts should be written in **English** or **German**; publication in English is recommended. Publication in French or Spanish is possible in exceptional cases by appointment of the editor-in-chief. Authors not using their mother tongue are strongly advised to have the text reviewed by a native speaker before submission. Manuscripts should be **submitted in final form** and prepared in accordance with the journal’s accepted practice, form and content. Manuscripts should be checked carefully to exclude the need for corrections in proof. They should be typed doublespaced throughout, on one side of the paper only and with wide margins.
5. The first page (**title page**) should contain the full title of the paper, the full name(s) and surname(s) of the author(s), name of laboratory where the study was carried out, and the address (incl. e-mail) of the author(s).
6. Each manuscript must be preceded by an **English title** and an **English abstract** which presents briefly the major results and conclusions of the paper. In case of not-English-written papers this summary must be more extensive as normal and may be as long as maximally 1 ½ printed pages. Immediately following the abstract, up to six English **key words** should be supplied indicating the scope of the paper. **Legends of figures and tables** must be given also **in English** in the case of non-English papers.
7. Papers should be written as concise as possible; as a rule, the total length of an article must not exceed 10 printed pages; exceptions are possible only upon explicit consent of the editors. The main portion of the paper should preferably be divided into four sections: **Introduction**, **Materials and methods**, **Results**, and **Discussion**, followed by **Acknowledgements** (if necessary) and **References**. Each section and sub-section must bear a heading.
8. **Text marking:** Names of Authors should not be written in capitals. Scientific names up to the genus are to be written in italics or underlined with a wavy line (*Viola alba* subsp. *alba*); plant community names are not to be printed in italics (*Seslerietum*, but *Sesleria*-slope). The SI-System of units must be used wherever possible.
9. The beginning of a paragraph should be indented. The section “References”, captions for illustrations and tables will be printed in small print (petit).
10. Each **table** should be typed on a separate sheet of paper resp. on a separate page of a file. Tables should be numbered consecutively in Arabic numerals, e.g. “Table 1, Table 2”, etc., and attached to the end of the text. Tables should be supplied with headings, kept as simple as possible.

11. **Figures** (including photographic prints, line drawings and maps) should be numbered consecutively in Arabic numerals, e.g. “Fig. 1, Fig. 2”, etc. and attached to the text after the tables. Legends for figures should be listed consecutively on a separate page. Plan all figures to suit a column width of 7.9 cm or a page with of 16.7 cm. Figures, in particular photographs, may be combined to a maximum plate size of 16.7 cm x 22.0 cm. Figure number, desired reduction scale and author’s name should be written in pencil on the back of the respective figure. Submit illustration files separately from text files. Files for full color images must be in a CMYK color space. All illustration files should be in TIFF or EPS formats. Journal quality reproduction will require greyscale and color files at resolutions yielding approximately 300 dpi. Bitmapped line art should be submitted at resolutions yielding 600-1200 dpi.

12. **Photographs** should be black-and-white, high-contrast, sharp glossy prints of the original negative and in a square or rectangular format. **Free colour reproduction.** If, together with your accepted article, you submit usable colour figures then Elsevier will ensure, at no additional charge, that these figures will appear in colour on the web (e.g., ScienceDirect and other sites) regardless of whether or not these illustrations are reproduced in colour in the printed version. Colour figures can be printed only if the costs are covered by the author (€ 450.00 for first colour page, € 350.00 for every following colour page). For further information on the preparation of electronic artwork, please see [www.elsevier.com/locate/authorartwork](http://www.elsevier.com/locate/authorartwork). Magnification of microphotographs should be indicated by a scale bar. Inscriptions, marks, and scale bars should preferably be drawn neatly in black ink in an appropriate size on the face of the illustrations. When several pictures are used to produce a single plate, please ensure that they fit each other in size, are of equal contrast, and that they correspond to the caption in number and description.

13. **Line drawings** (incl. maps) should be large enough in all their details to permit a suitable reduction. Important points to note are thickness of lines, size of inscriptions, size of symbols, adequate spacing of shaded and dotted areas. Line drawings must be submitted as black drawings on white paper. If computerplotted they must have laser-print quality. If traditionally drawn the originals must be prepared with Indian ink according to the established methods of technical drawing.

14. Figures and tables should always be mentioned in the text in numerical order. The author should mark in the margin of the manuscript where figures and tables are to be inserted.

15. When quoting **references** in the text, the following format should be used: Meyer (1999) resp. (Meyer, 1999), Meyer and Smith (1995) resp. (Meyer and Smith, 1995) or Meyer et al. (1990) resp. (Meyer et al., 1990). Several papers by the same author(s) published in the same year should be differentiated in the text, and in the list of references, by a, b, c following the year of publication. “et al.” should be used in the text in the case of more than two authors. Quotations of references from different authors within one pair of brackets must be separated by semicolons, commas are to be put between the years of publication of papers of the same author: (Meyer, 1992, 1999; Meyer and Smith, 1995; Jones et al., 1998a, b). **References** should be listed alphabetically. Listings of several works by the same author should be grouped in chronological order. Then, papers of this author each with another one will follow according to the alphabetical order of the second author names, papers with three and more authors (“et al.” in the text) will then be arranged again in the chronological order. The style to be used is shown in the following examples: **a.** Papers published in periodicals: Akhalkatsi, M., Wagner, J., 1996. Reproductive phenology and seed development of *Gentianella caucasea* in different habitats in the Central Caucasus. *Flora* 191, 161-168. Zotz, G., Patiño, S., Tyree, M.T., 1997. CO<sub>2</sub> gas

exchange and the occurrence of CAM in tropical woody hemiepiphytes. *J. of Exp. Biol.* 192, 143-150. **b.** Books: Takhtajan, A., 1959. *Die Evolution der Angiospermen*. G. Fischer, Jena.

**c.** Papers published in multi-author books: Mathes, U., Feige, G.B., 1983. Ecophysiology of lichen symbiosis. In: Lange, O. L., Nobel, P.S., Osmond, C.B., Ziegler, H. (Eds.), *Physiological plant ecology. II. Responses to the chemical and biological environment*. Encyclopedia of plant physiology. New Series, vol. 12C, Springer, Berlin-Heidelberg-New York, pp. 423-467. The titles of books and papers in periodicals should always be quoted completely and exactly. Titles of periodicals should be abbreviated according to the usual rules listed e.g. in the *World List of Scientific Periodicals* or in *Biological Abstracts*. The number of the volume should be given in Arabic numerals.

16. When papers are cited which were originally published in languages which use alphabets other than Latin (e.g. Russian Cyrillic etc.), then the author, title of the paper and the periodical name itself must be **transliterated** using standards like ISO 1 or ISO 2 (cf. *Taxon* **30**: 168-183).

17. FLORA is produced directly in **page set**. Consequently the author only receives the final page proofs for checking and approval. *Extended corrections are not more possible at this stage.*

18. Publication of an article of normal size and without color photographs in FLORA is **free of charge** to the author(s). In exchange, the **Copyright** of the article is transferred to the publisher. However, the author(s) will be free to use single figures or tables of the article in subsequent own work. **30 reprints** of each paper will be supplied **free of charge**. Authors who pay for printed colour figures will be sent another 50 free off-prints. Additional reprints can be purchased.

The order must be placed when the proofs are received and should be sent directly to the publisher. Until publication of the print edition, corrected proofs will be available at online first ([www.sciencedirect.com](http://www.sciencedirect.com)).