

Biologia reprodutiva da “catingueira” (*Caesalpinia pyramidalis* Tul., Leguminosae-Caesalpinioideae), uma espécie endêmica da Caatinga¹

ANA VIRGÍNIA LEITE^{2,3} e ISABEL CRISTINA MACHADO²

(recebido: 01 de março de 2007; aceito: 04 de dezembro de 2008)

ABSTRACT – (Reproductive biology of *catingueira* (*Caesalpinia pyramidalis* Tul., Leguminosae-Caesalpinioideae), an endemic species of *Caatinga*). The Leguminosae comprises 293 species in the *Caatinga*, and only eight were studied for pollination and, or breeding system. We analysed the floral biology, pollinators and breeding system of *Caesalpinia pyramidalis* Tul. The pollen tube growth was observed eight, 24 and 48 hours after hand pollinations. There were 5.7 ± 0.9 ovules/flower, 66.9 ± 47.8 flowers and 2.1 ± 1.2 fruits per inflorescence and 2.88 ± 1.44 seeds/fruit. Nectar production was about 1.0 μ L during the first day of anthesis, 0.5 μ L in the second day, and there was no production in the third day. *C. pyramidalis* is self-incompatible but self-pollen tubes grew down to the embryo sac. Species of *Xylocopa* and *Centris* are important pollinators of *C. pyramidalis*. During the visits, the bees promote mostly geitonogamy which favours the loss of fruits, and generates a low fruit/flower ratio (0.03). However, high seed/ovule ratio (0.50) shows highest investment in seeds by cross-pollination, reducing the effects of geitonogamy.

Key words - *Caatinga*, *Centris*, late-acting self-incompatibility, preemergent reproductive success, *Xylocopa*

RESUMO – (Biologia reprodutiva da “catingueira” (*Caesalpinia pyramidalis* Tul., Leguminosae-Caesalpinioideae), uma espécie endêmica da Caatinga). Leguminosae está representada na Caatinga por 293 espécies, das quais oito foram estudadas quanto à polinização e/ou sistema reprodutivo. Foram analisados a biologia floral, os polinizadores e o sistema reprodutivo de *Caesalpinia pyramidalis* Tul. Houve produção de $5,7 \pm 0,9$ óvulos/flor, $66,9 \pm 47,8$ flores e $2,1 \pm 1,2$ frutos por inflorescência e $2,88 \pm 1,44$ sementes/fruto. O volume de néctar foi cerca de 1,0 μ L durante o primeiro dia da flor, 0,5 μ L no segundo dia, não havendo produção no terceiro dia. *C. pyramidalis* é auto-incompatível, com tubos polínicos oriundos de autopolinização manual crescendo até o saco embrionário. Espécies de *Xylocopa* e *Centris* constituem importantes polinizadores de *C. pyramidalis*. Durante as visitas, as abelhas promovem principalmente geitonogamia, a qual favorece a perda de frutos e leva à baixa razão fruto/flor (0,03). Entretanto, a razão semente/óvulo relativamente elevada (0,50), demonstra maior investimento em sementes provenientes de polinizações cruzadas, reduzindo os efeitos da geitonogamia.

Palavras-chave - auto-incompatibilidade de ação tardia, Caatinga, *Centris*, sucesso reprodutivo pré-emergente, *Xylocopa*

Introdução

A Caatinga é uma formação vegetacional exclusivamente brasileira que foi reconhecida como uma das 37 Grandes Áreas Naturais do Planeta (Gil 2002). Ocupa uma área de aproximadamente 800.000 km² (70% de toda a região Nordeste), ocorrendo nos Estados do Piauí, Ceará, Rio Grande do Norte, Paraíba, Pernambuco, Alagoas, Sergipe, Bahia e uma pequena faixa no norte de Minas Gerais (Prado 2003). A vegetação da Caatinga é composta principalmente por espécies xerofíticas, podendo apresentar uma fisionomia arbustivo-arbórea, ocorrendo em áreas com marcada sazonalidade e baixos

índices de precipitação pluviométrica (Rodal & Melo 1999). Somente recentemente a biota da Caatinga vem sendo melhor estudada (Leal *et al.* 2003). Quanto à flora, por exemplo, há registro de 932 espécies vegetais, sendo 380 endêmicas (Giulietti *et al.* 2004). Até o momento, apenas 42 espécies foram estudadas quanto à polinização ou ao sistema reprodutivo (Machado *et al.* 2006).

A família Leguminosae consiste em uma das mais representativas da Caatinga, sendo constituída por 293 espécies que estão distribuídas entre suas três subfamílias, Faboideae, Caesalpinioideae e Mimosoideae (Giulietti *et al.* 2004). Entretanto, apenas oito (2,7%) das espécies encontradas nessa formação vegetacional (representando as subfamílias Faboideae e Caesalpinioideae) foram estudadas quanto à polinização e/ou ao sistema reprodutivo. A maioria das espécies estudadas é polinizada principalmente por abelhas generalistas de tamanho médio a grande, havendo o registro de espécies auto-incompatíveis e autocompatíveis (*e.g.* McMullen 1987, Ormond *et al.* 1991, Gibbs & Sasaki 1998, Lewis &

1. Parte da tese do primeiro autor, Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal da Universidade Federal de Pernambuco, Recife.
2. Universidade Federal de Pernambuco, Centro de Ciências Biológicas, Departamento de Botânica, Av. Prof^o Moraes Rego, s/n^o, Cidade Universitária, 50372-970 Recife, PE, Brasil.
3. Autor para correspondência: virginialeite@yahoo.com

Gibbs 1999, Lewis *et al.* 2000, Kill & Drumond 2001, Silva 2004).

A subfamília Caesalpinioideae foi a mais bem estudada na Caatinga, havendo registros sobre a polinização ou reprodução para espécies dos gêneros *Poeppegia*, *Chamaecrista*, *Parkinsonia* e *Caesalpinia*. Entretanto, entre as oito espécies de *Caesalpinia* listadas (Lewis 1998, Rodal & Melo 1999), das quais cinco são endêmicas (Giulietti *et al.* 2004), há informações disponíveis apenas sobre a polinização de *C. pluviosa* DC. (Lewis & Gibbs 1999) e sobre a polinização e o sistema reprodutivo de *C. calycina* Benth. (Lewis & Gibbs 1999).

No presente estudo, foi analisada a biologia floral, a polinização e o sistema reprodutivo de *Caesalpinia pyramidalis* Tul., espécie arbórea, popularmente conhecida como “catingueira” por ser bastante característica e endêmica da Caatinga, ocorrendo nos Estados da Paraíba, Pernambuco, Alagoas e Bahia (Lewis 1998, Aguiar *et al.* 2003, Giulietti *et al.* 2004). Dentro desse contexto, foram elaboradas as seguintes questões: (1) Quais são os polinizadores efetivos de *C. pyramidalis*? (2) A espécie apresenta auto-incompatibilidade de ação tardia, como registrado em outras espécies do gênero? (3) Há diferença na proporção de óvulos penetrados entre os tratamentos de autopolinização manual e polinização cruzada? e (4) Há diferença no número de frutos e sementes produzidas a partir de polinização natural e de polinização cruzada manual?

Material e métodos

Área de estudo – As observações de campo foram realizadas de agosto de 2004 a abril de 2005 em uma área de Caatinga com 690 ha, localizada na fazenda Dona Soledade (70°20'30,7" S e 36°18'5,8" W), situada entre os Municípios de Cabaceiras e Boa Vista, no Estado da Paraíba. Esta região está inserida no Sertão dos Cariris Velhos e compreende uma das áreas mais secas do Nordeste semi-árido (Prado 2003). A precipitação média nos Municípios de Cabaceiras e Boa Vista é de aproximadamente 330 mm ano⁻¹, tendo sido registrados valores de 252 mm ano⁻¹ (Governo da Paraíba 2005). O período chuvoso ocorre entre os meses de fevereiro e junho e a temperatura média anual fica em torno de 32 °C (Governo da Paraíba 2005).

A vegetação na área estudada é predominantemente arbustivo-arbórea aberta com espécies características de Caatinga, tais como: *Aspidosperma pyrifolium* Mart. (Apocynaceae), *Bauhinia cheilantha* (Bong.) Steud. (Leguminosae), *Commiphora leptophloeos* (Mart.) J.B. Gillett (Burseraceae), *Maytenus rigida* Mart. (Celastraceae), *Pilosocereus* spp. (Cactaceae), *Schinopsis brasiliensis* Engl. e *Spondias tuberosa* Arruda (Anacardiaceae), além de *C. pyramidalis* Tul. Indivíduos de *Caesalpinia pyramidalis*

possuem porte arbóreo, entre 2 e 6 m de altura e estão distribuídos em toda a área de estudo. A floração ocorre ao longo de quatro meses, principalmente na estação chuvosa, entre meados de janeiro e abril. Em agosto de 2004, estação seca na área estudada, foram observados alguns indivíduos de *C. pyramidalis* em floração logo após um curto período de chuvas. Espécime testemunho foi depositado no Herbário UFP da Universidade Federal de Pernambuco (UFP-33974).

Biologia floral e polinização – Foram feitas análises da morfologia floral, sendo medidos o comprimento dos estames, ginóforo e gineceu e contado o número de óvulos em 20 flores coletadas aleatoriamente (em 10 indivíduos diferentes). Em outras 10 flores (de 10 indivíduos) foram verificados a emissão de odor e o período de antese e longevidade floral. Em 20 inflorescências (de 20 indivíduos) foram contados o número de flores abertas por dia e o número de flores por inflorescência; e em 40 inflorescências (de 20 indivíduos), foi contado o número de frutos produzidos naturalmente. O volume e a concentração de açúcares no néctar foram medidos em 10 flores previamente isoladas com sacos de papel semipermeável (em cinco indivíduos). As medidas foram realizadas a cada três horas (entre 8h e 17h) durante o período de antese floral, utilizando-se microsseringa (Microliter® 10 µL) e refratômetro de bolso (Atago® 28% a 62%) respectivamente.

No total foram realizadas 200 horas de observações de campo, incluindo análises do comportamento dos visitantes florais, local de deposição do pólen no corpo do polinizador, número e frequência de visitas e de flores visitadas ao longo do dia (entre 5h e 18h), em três indivíduos de *Caesalpinia pyramidalis*. Todas as espécies de abelhas do gênero *Centris* e todas as espécies de borboletas que visitavam as flores foram agrupadas para a estimativa do número de visitas e de flores visitadas. Exemplos de insetos polinizadores foram coletados para identificação e depositados na coleção entomológica do Laboratório de Biologia Floral e Reprodutiva da Universidade Federal de Pernambuco, como espécimes testemunho.

Sistema reprodutivo – Análises do sistema reprodutivo foram realizadas em flores aleatoriamente selecionadas (uma flor por inflorescência) de 15 indivíduos (utilizando-se 1-5 flores por indivíduo para os testes de polinizações manuais e autopolinização espontânea e 1-10 flores para a polinização natural) cujos botões em pré-antese foram cobertos com voal (malha = 0,05 mm). Foram realizados tratamentos através de polinizações manuais: (1) autopolinização, em 30 flores que receberam pólen proveniente da mesma flor ou de flores da mesma planta e (2) polinização cruzada, em 33 flores que receberam apenas pólen de outros indivíduos que estavam distantes cerca de 50-100 m da planta receptora. Autopolinização espontânea foi avaliada em 30 botões em pré-antese (um dia antes de sua abertura) que permaneceram cobertos até o final de antese. Para a polinização natural (controle), 130 flores foram marcadas e não cobertas, sendo

acompanhadas até a completa formação dos frutos. Foi contado o número de sementes desenvolvidas nos frutos produzidos através das polinizações manuais e da polinização natural.

Pistilos de autopolinização manual ($n = 16, 27$ e 32) e de polinização cruzada ($n = 7, 18$ e 12), oriundos de tratamentos adicionais, foram fixados (FAA em etanol 70%) em intervalos de 8, 24 e 48 horas, respectivamente, para análises do crescimento de tubos polínicos. Posteriormente, os pistilos foram amolecidos e clarificados em solução de hidróxido de sódio a 9 N, a 60 °C por 10 min, lavados, dissecados e observados sob microscópio de fluorescência, utilizando-se corante azul de anilina (Martin 1959).

Foi estimada a razão fruto/flor (Fr/FI) a partir da contagem do número de frutos e flores em respectivamente 40 e 20 inflorescências ($n = 20$ indivíduos). A razão semente/óvulo (S/O) foi estimada através da contagem do número de sementes produzidas em 50 frutos coletados aleatoriamente e do número de óvulos em 20 flores ($n = 20-30$ indivíduos). A partir do produto das razões Fr/FI e S/O foi determinado o sucesso reprodutivo pré-emergente (PERS) (Wiens *et al.* 1987). De cada fruto coletado aleatoriamente, foi quantificada também a média de sementes e óvulos abortados. Foram consideradas sementes abortadas aquelas que visivelmente se apresentavam murchas e/ou deformadas. Foram considerados óvulos abortados quando era observada a presença destes no fruto maduro. Os óvulos abortados apresentavam-se sempre menores que as sementes abortadas.

Análises estatísticas – Foi aplicado o teste qui-quadrado para verificar se existe diferença significativa na: (1) proporção de frutos produzidos entre a polinização natural e a polinização cruzada e (2) proporção de óvulos penetrados entre os tratamentos de autopolinização manual e polinização cruzada em cada período: 8, 24 e 48 horas após as polinizações. Foi aplicado o teste *t* para determinar se há diferença na média de sementes produzidas entre a polinização natural e a polinização cruzada. Os testes foram realizados utilizando-se o software BioEstat 3.0 (Ayres *et al.* 2003).

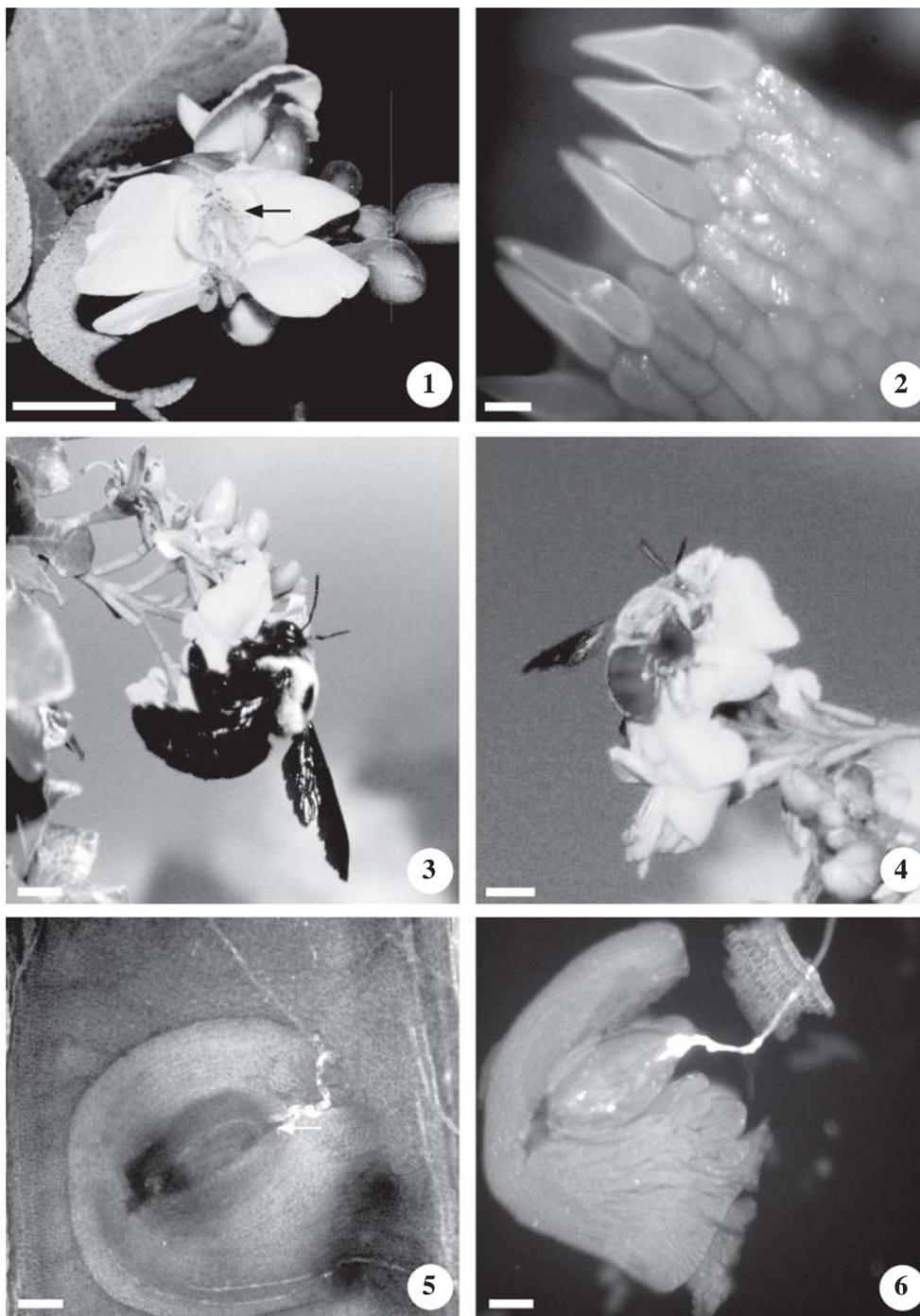
Resultados

Biologia floral e polinização – As inflorescências racemosas e dispostas acima da folhagem possuem um número bastante variável de flores: $66,9 \pm 47,8$ (amplitude: 22-200) e 3 a 4 flores abrem-se por dia. Cada inflorescência produz $2,1 \pm 1,2$ frutos (amplitude: 1-6), os quais durante a dispersão liberam as sementes de maneira explosiva. As flores emitem leve odor adocicado, são zigomorfas, possuem corola amarela e estandarte apresentando guia de néctar formado por um conjunto de manchas vermelhas em sua região central (figura 1). O androceu possui 10 estames, com comprimento de $1,20 \pm 0,08$ cm e estão dispostos em torno do gineceu,

formando dois grupos; um composto por cinco estames anteriores e o outro, pelos demais estames, os quais estão distribuídos lateralmente e juntos à parte posterior do gineceu. O gineceu mede $1,25 \pm 0,08$ cm, possui um ginóforo curto ($1,90 \pm 0,06$ mm) e uma média de $5,7 \pm 0,9$ (4-7) óvulos. O estigma crateriforme (*sensu* Owens 1989) é margeado por uma franja de tricomas rígidos (figura 2). Ambos, estames e gineceu, estão levemente curvados em direção ao centro da flor. As anteras estão dispostas próximas ao estigma, tendo sido observado, algumas vezes, grãos de pólen no estigma de flores previamente ensacadas.

A antese é de três dias. As flores iniciam a abertura por volta das 4h30, estando completamente abertas em torno das 5h00, horário em que as anteras ainda estão fechadas, mas o estigma está receptivo. Sendo assim, as flores são funcionalmente femininas neste horário. A partir das 9h00 abrem-se as cinco anteras dos estames anteriores (primeiro grupo), iniciando a fase hermafrodita da flor que permanece até o final de antese. Ao longo do primeiro dia de antese, dois estames do segundo grupo também expõem os grãos de pólen, seguidos pelos três estames restantes. Ou ainda, as anteras destes três últimos estames somente se abrem no segundo dia da flor. No terceiro dia da antese, todas as anteras estão com pouco ou nenhum grão de pólen. O néctar é armazenado em uma região logo abaixo da inserção dos estames, no interior do hipanto, ficando disponível até o segundo dia de antese. O volume de néctar produzido a cada três horas (figura 7) no primeiro dia de antese foi de $1,00 \pm 1,36$ µL, com concentração variando entre 26% e 50%. No segundo dia, a produção de néctar ocorreu até às 11h00, com volume de $0,5 \pm 0,9$ µL a cada três horas e concentração de 35% a 49%.

As visitas dos polinizadores iniciaram às 5h00 e continuaram até às 18h00 em flores do primeiro e segundo dia de antese. Em flores do terceiro dia as visitas ocorreram com menor frequência, e ao longo deste dia as flores começavam a cair espontaneamente ou no momento em que eram visitadas. Todos os visitantes florais observados forrageavam em busca de néctar. Abelhas dos gêneros *Xylocopa* e *Centris* constituíram os principais polinizadores de *C. pyramidalis* (tabela 1). As espécies de borboletas (Hesperiidae e Pieridae) atuaram principalmente como pilhadoras de néctar, tocando nas estruturas reprodutivas das flores com as pernas e o abdômen apenas durante algumas visitas, podendo eventualmente promover a polinização. Foram observadas ainda visitas da ave *Coereba flaveola*. Todas as visitas de *C. flaveola* foram legítimas, havendo o contato da região posterior da cabeça com ambas as estruturas reprodutivas. Porém, esta espécie



Figuras 1-6. *Caesalpinia pyramidalis*. 1. Flor evidenciando guia de néctar na região central do estandarte (seta). 2. Franja de tricomas situados na margem da cavidade estigmática. 3. *Xylocopa griseescens* visitando a flor para coletar néctar. 4. *Centris* sp. coletando néctar. 5. Óvulo com tubo polínico de autopolinização manual (24 h) alcançando o saco embrionário (seta). 6. Óvulo com tubo polínico de polinização cruzada (48 h) no saco embrionário. Barra = 0,5 cm (1, 3-4), 25 μ m (2), 100 μ m (5-6).

Figures 1-6. *Caesalpinia pyramidalis*. 1. Flower with nectar guide in the central region of the standard (arrow). 2. Hair fringe located on the margin of the stigmatic chamber. 3. *Xylocopa griseescens* visiting the flower to collect nectar. 4. *Centris* sp. collecting nectar. 5. Ovule and self-pollination pollen tube (24 h) arriving the embryo sac (arrow). 6. Ovule and cross-pollination pollen tube (48 h), in the embryo sac. Bar = 0.5 cm (1, 3-4), 25 μ m (2), 100 μ m (5-6).

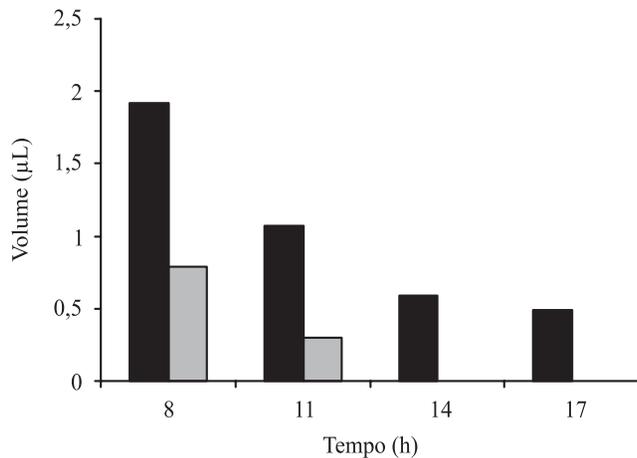


Figura 7. Volume de néctar (μL) a cada três horas (entre 8h00 e 17h00) em flores de *Caesalpinia pyramidalis*, no primeiro (barras pretas) e segundo dia (barras cinza) de antese. Fazenda Dona Soledade, Boa Vista, Paraíba.

Figure 7. Nectar volume (μL) each three hours (between 8h and 17h) in flowers of *Caesalpinia pyramidalis*, in the first (black bars) and second day (gray bars) of anthesis. Dona Soledade farm, Boa Vista, Paraíba.

foi pouco frequente (observada apenas uma vez, visitando 11 flores de um mesmo indivíduo) (figura 8), atuando como polinizador eventual. Também foi observada uma espécie de beija-flor, um esfingídeo diurno e pilhando néctar em flores de *C. pyramidalis* (tabela 1).

Xylocopa grisescens foi o polinizador mais freqüente, visitando, entre 5h00 e 17h00, 837 flores em 52 visitas (figura 8), correspondendo a uma média de 64 ± 93 flores visitadas por hora. Para esta espécie, os horários com elevado número de visitas e de flores visitadas ocorreram entre 5h00 e 6h00. *Xylocopa frontalis* visitou 275 flores (figura 8) em 17 visitas, correspondendo a 21 ± 32 flores por hora. As visitas às flores ocorreram entre 9h00 e 11h00 e entre 15h00 e 17h00. As espécies de *Centris* também apresentaram elevada freqüência (figura 8), visitando 261 flores entre 6h00 e 15h00, correspondendo a uma média de 19 ± 20 flores visitadas por hora. Durante as visitas, os indivíduos de *Xylocopa* e *Centris* introduziam o aparelho bucal no interior da cavidade formada pelo estandarte (figuras 3, 4), forçando a abertura desta para a coleta de néctar. Neste momento, a região estigmática contactava a parte ventral do polinizador, sendo o pólen depositado no estigma, abaixo dos tricomas, através do movimento do polinizador sobre a flor, durante a coleta de néctar. No mesmo momento em que o pólen era depositado no estigma, os estames depositavam pólen na região ventral (tórax e/ou abdômen) do corpo do polinizador.

Tabela 1. Visitantes florais e resultado das visitas às flores de *Caesalpinia pyramidalis* em área de Caatinga, Paraíba. (PO = polinizador; PI = pilhador; EP = polinizador eventual; * = Em algumas visitas tocavam as anteras e o estigma, promovendo a polinização).

Table 1. Floral visitors and result of visits to flowers of *Caesalpinia pyramidalis* in the Caatinga area, Paraíba. (PO = pollinator; PI = nectar robber; EP = eventual pollinator; * = In some visits they touched both anthers and stigma, promoting pollination).

Visitantes florais	Resultado da visita
ABELHAS	
Apidae	
<i>Centris aenea</i> Lepeletier, 1841	PO
<i>C. fuscata</i> Lepeletier, 1841	PO
<i>C. tarsata</i> Smith, 1874	PO
<i>Xylocopa frontalis</i> Olivier, 1789	PO
<i>X. grisescens</i> Lepeletier, 1841	PO
BORBOLETAS	
Hesperiidae	
<i>Urbanus proteus</i> (Linnaeus, 1758)	PI / EP*
<i>U. simplicius</i> (Stoll, 1790)	PI / EP*
<i>Panoquina</i> sp.	PI
Pieridae	
<i>Ascia monuste</i> Linnaeus, 1764	PI / EP*
ESFINGÍDEO	
Sphingidae	
<i>Aellopus titan</i> (Cramer, 1777)	PI
AVES	
Trochilidae	
<i>Amazilia</i> sp.	PI
Emberizidae	
<i>Coereba flaveola</i> (Linnaeus, 1758)	EP

Sistema reprodutivo – Os testes para avaliar o sistema reprodutivo indicaram que *Caesalpinia pyramidalis* é auto-incompatível, havendo formação de frutos apenas em polinização cruzada manual e em polinização natural (controle) (tabela 2). Todas as flores de autopolinização manual e autopolinização espontânea caíram entre 24 e 72 horas. Entre os tratamentos de polinização cruzada manual e polinização natural não houve diferença significativa no número de frutos e sementes produzidas. Em pistilos examinados quanto ao crescimento de tubos polínicos, foram verificados óvulos penetrados 8, 24 e 48 horas após autopolinização manual (figura 5) e 24 e 48 horas após a polinização cruzada (figura 6). Oito horas

Tabela 2. Testes para avaliar o sistema reprodutivo de *Caesalpinia pyramidalis* em área de Caatinga, Boa Vista, Paraíba. (* = número de indivíduos que apresentaram frutos formados entre os 15 indivíduos estudados).

Table 2. Tests to evaluate the reproductive system of *Caesalpinia pyramidalis* in the Caatinga area, Boa Vista, Paraíba. (* = number of individuals which set fruit among the 15 studied individuals).

Testes	Flores/frutos (n)	Sucesso (%)	Sementes	Indivíduos*
Autopolinização manual	30/0	0	0	–
Polinização cruzada	33/7	21	2,28 ± 1,25	5
Autopolinização espontânea	30/0	0	0	–
Polinização natural (controle)	130/17	13	3,23 ± 1,34	9

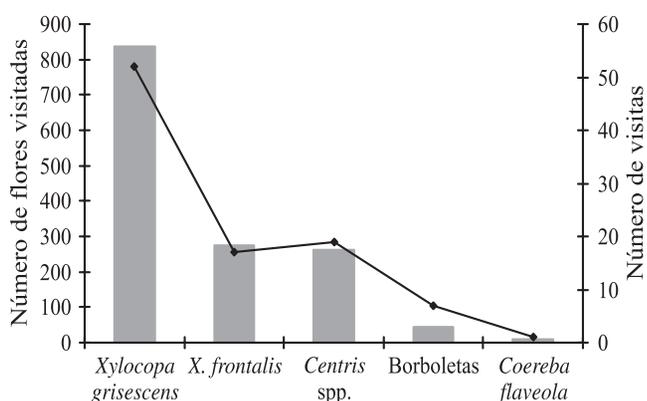


Figura 8. Número de flores visitadas (barra) e de visitas (linha) realizadas pelos polinizadores às flores de *Caesalpinia pyramidalis* na Fazenda Dona Soledade, Boa Vista, Paraíba. Observações realizadas durante 40 horas, entre 5h00 e 18h00.

Figure 8. Number of visited flowers (bar) and visits (line) accomplished by pollinators on flowers of *Caesalpinia pyramidalis* at the Dona Soledade farm, Boa Vista, Paraíba. Observations made during 40 hours, between 5h and 18h.

após os tratamentos de autopolinização manual e polinização cruzada, não houve diferença significativa na proporção de óvulos penetrados. No entanto, houve diferença significativa na frequência de óvulos penetrados em ambos os tratamentos, 24 ($\chi^2 = 6,012$; *g.l.* = 1; $P < 0,0142$) e 48 horas ($\chi^2 = 32,805$; *g.l.* = 1; $P < 0,001$) após as polinizações (tabela 3). Em ambos os períodos (24 e 48 horas), houve maior número de óvulos penetrados após a polinização cruzada manual.

Entre os 50 frutos coletados aleatoriamente, 14 (28%) possuíam apenas sementes e óvulos abortados. Entre os demais frutos ($n = 36$), foi encontrada uma média de $2,88 \pm 1,44$ (1-6) sementes que se desenvolveram até a maturidade e $0,88 \pm 1,16$ (1-5) sementes e $1,03 \pm$

Tabela 3. Número de pistilos examinados, óvulos observados e óvulos penetrados 8, 24 e 48 horas após experimentos de autopolinização manual e polinização cruzada em flores de *Caesalpinia pyramidalis*. (* = $\chi^2 = 6,012$, $P < 0,05$; ** = $\chi^2 = 32,805$, $P < 0,001$).

Table 3. Number of examined pistils, observed and penetrated ovules 8, 24 and 48 hours after manual self- and cross-pollination in flowers of *Caesalpinia pyramidalis* (* = $\chi^2 = 6,012$, $P < 0,05$; ** = $\chi^2 = 32,805$, $P < 0,001$).

Experimentos	Pistilos examinados	Óvulos observados	Óvulos penetrados
Autopolinização manual (h)			
8	16	90	1
24*	27	145	4
48**	32	166	1
Total	75	401	6
Polinização cruzada (h)			
8	7	42	0
24*	18	101	11
48**	12	66	17
Total	37	209	28

1,27 (1-5) óvulos abortados. A razão semente/óvulo (0,50) foi mais elevada que a razão fruto/flor (0,03) e o sucesso reprodutivo pré-emergente (PERS) foi de 0,015.

Discussão

Biologia floral e polinização – As flores de *C. pyramidalis* apresentam atributos característicos da síndrome de melitofilia (Faegri & van der Pijl 1979) tais como simetria

zigomorfa, coloração amarela, presença de guia e elevada concentração de néctar. *Caesalpinia pyramidalis* apresentou pequena produção de néctar por flor, o que pode induzir os visitantes florais a procurar mais recursos em outros indivíduos ou populações, viabilizando o fluxo polínico, ou, em alguns casos, interferir na frequência dos polinizadores (Waddington 1983).

Baixos volumes de néctar foram reportados também em flores melitófilas de *Caesalpinia crista* L. (2,0 $\mu\text{L dia}^{-1}$) (Shi-Jin *et al.* 2004) e em flores psicófilas de *C. pulcherrima* (L.) Sw. (0,65 $\mu\text{L hora}^{-1}$) (Cruden & Hermann-Parker 1979), contrastando com os valores observados para outras espécies melitófilas como *C. calycina* Benth. (14,6 $\mu\text{L dia}^{-1}$) e *C. pluviosa* DC. (7,25 $\mu\text{L dia}^{-1}$) (Lewis & Gibbs 1999) e para a espécie esfingófila, *C. gilliesii* (Wall. ex Hook.) D. Dietr. (30,7 $\mu\text{L dia}^{-1}$) (Cocucci *et al.* 1992). Embora não tenha sido avaliada a associação entre volume de néctar e fluxo polínico em *C. pyramidalis*, nem nas outras espécies de *Caesalpinia* mencionadas na literatura, a efetiva transferência de pólen compatível entre os indivíduos, mediada por vetores bióticos, é fundamental para ocorrer a reprodução das espécies auto-incompatíveis.

Como em muitas *Caesalpinia*, em *C. pyramidalis* também se observa uma franja de tricomas no estigma. Estes tricomas podem ser também encontrados em algumas espécies de *Senna* e *Chamaecrista* (Owens 1989), no entanto, para a grande maioria das espécies há ainda poucas informações sobre sua função na polinização. Em *C. calycina*, Lewis & Gibbs (1999) afirmaram que a franja de tricomas do estigma possui importante função na remoção de pólen do corpo do polinizador. De fato, durante a visita do polinizador, há o contato do abdômen do inseto com esses tricomas da região do estigma, os quais raspam o pólen presente no corpo do polinizador, direcionando sua entrada na região estigmática.

O elevado número de flores visitadas por hora, observado para as espécies *Xylocopa griseescens*, *X. frontalis* e *Centris* spp., pode resultar na transferência de pólen incompatível entre as flores da mesma inflorescência ou do mesmo indivíduo. Entretanto, tal geitonogamia pode ser compensada pela alta frequência de visitas realizadas por estas espécies, aumentando a probabilidade de polinização cruzada. Além disso, as visitas realizadas por *X. griseescens* (entre 5h00-7h00) e *Centris* spp. (entre 6h00-8h00) durante a fase feminina da flor devem ter contribuído para uma maior eficiência na polinização cruzada, uma vez que grãos de pólen provenientes de indivíduos de diferentes populações e já previamente depositados no corpo do polinizador foram,

provavelmente, transferidos para o estigma nesse momento. As visitas da ave *Coereba flaveola* foram muito raras, no entanto, se estas ocorressem com mais frequência, essa espécie também seria um polinizador importante na reprodução de *C. pyramidalis*. É provável que essa ave, assim como as espécies de *Xylocopa* e *Centris*, apresente longa distância de vôo, se deslocando com maior frequência entre diferentes indivíduos, promovendo o fluxo polínico. *Coereba flaveola* é uma espécie comum na Caatinga e já foi observada visitando flores ornitófilas de *Erythrina velutina* Willd. (Leguminosae) (obs. pessoais) e *Schwartzia brasiliensis* (Choisy) Bedell ex Giraldo-Cañas (Marcgraviaceae) (Santos 2005) ocorrentes nessa formação vegetacional.

Em diferentes áreas de Caatinga, além de *Xylocopa griseescens*, *X. frontalis* e *Centris* spp. observadas no presente estudo, as flores de *C. pyramidalis* têm sido visitadas também por outras espécies de *Centris* (*C. leprieuri*, *C. spilopoda* e *C. trigonioides*) (Aguiar *et al.* 2003), bem como por outros gêneros/espécies de abelhas como *Apis mellifera*, *Frieseomelitta silvestrii*, *Mesocheira bicolor*, *Pseudaugochlora pandora* e *Trigona spinipes* (Aguiar *et al.* 2002, Aguiar 2003). Embora para algumas espécies de *Caesalpinia*, como *C. exostema* DC. (Vogel 1990), *C. gilliesii* (Cocucci *et al.* 1992) e *C. pulcherrima* (Cruden & Hermann-Parker 1979) a polinização seja efetuada, respectivamente, por beija-flores, esfingídeos noturnos e borboletas, para a maioria das espécies já estudadas deste gênero, tais como *C. coluteifolia* Griseb., *C. exilifolia* Griseb., *C. paraguariensis* (D. Parodi) Burkart (Cocucci *et al.* 1992), *C. calycina*, *C. pluviosa* (Lewis & Gibbs 1999), *C. crista* (Shi-Jin *et al.* 2004), *C. echinata* Lam. (Borges *et al.* 2008), *C. eriostachys* Benth. (Jones & Buchmann 1974), *C. exostema*, *C. nelsonii* (Britton & Rose) J. L. Contr. Jim. ex G. P. Lewis (Lewis 1998), *C. ferrea* Mart. e *C. microphylla* Mart. ex G. Don (Aguiar *et al.* 2003) é reportada a visita de abelhas dos gêneros *Xylocopa* e/ou *Centris*, atuando como polinizadores. Dessa forma, abelhas desses dois gêneros, *Xylocopa* e *Centris*, constituem as principais polinizadoras para as espécies melitófilas de *Caesalpinia*.

Sistema reprodutivo – Para a família Leguminosae, o sistema reprodutivo já foi estudado em pelo menos 451 espécies, com 152 (33,7%) destas apresentando auto-incompatibilidade (*e.g.* Arroyo 1981, Kill & Drumond 2001, Freitas & Oliveira 2002, Costa *et al.* 2003). Entretanto, o mecanismo de incompatibilidade (*i.e.* gametofítico, esporofítico ou ação tardia) não foi determinado para a maioria das espécies analisadas. Com

relação às espécies de Caesalpinioideae, há ainda grande lacuna de conhecimento quanto ao sistema reprodutivo (Lewis *et al.* 2000). Em torno de 48 espécies já foram analisadas quanto ao sistema reprodutivo em diferentes formações vegetacionais, das quais 29 (60%) se mostraram auto-incompatíveis. Dentre as espécies auto-incompatíveis que foram analisadas quanto ao crescimento de tubos polínicos, *Caesalpinia calycina* (Lewis & Gibbs 1999), *C. echinata* (Borges *et al.* 2008), *Hymenaea stigonocarpa* Mart. ex Hayne (Gibbs *et al.* 1999) e *Senna sylvestris* (Vell.) H. S. Irwin & Barneby (Carvalho & Oliveira 2003) apresentaram auto-incompatibilidade de ação tardia.

Entre as 84 espécies dessa subfamília que ocorrem na Caatinga (Giulietti *et al.* 2004), apenas cinco (5,9%) foram analisadas quanto ao sistema reprodutivo (McMullen 1987, Ormond *et al.* 1991, Lewis & Gibbs 1999, Silva 2004), sendo duas auto-incompatíveis, das quais, uma (*C. calycina*) apresenta auto-incompatibilidade de ação tardia (Lewis & Gibbs 1999, Lewis *et al.* 2000). De acordo com Gibbs (1990), é provável que auto-incompatibilidade de ação tardia seja comum em Caesalpinioideae. Em *C. pyramidalis*, a diferença significativa no número de óvulos penetrados entre os tratamentos de autopolinização manual e polinização cruzada (24 e 48 horas), o crescimento de tubos polínicos de autopolinização manual até o óvulo e a queda de flores, provenientes desse tratamento, entre 24 e 72 horas podem indicar ocorrência de auto-incompatibilidade de ação tardia (*sensu* Seavey & Bawa 1986, Waser & Price 1991). Essas informações demonstram a necessidade de mais estudos com esse grupo, em áreas de Caatinga, levando em consideração o tipo de sistema reprodutivo e as relações de dependência entre plantas e polinizadores.

Embora tenha havido baixa formação de frutos entre as flores dos testes de polinização cruzada manual e polinização natural, a média de sementes produzidas, principalmente na polinização natural, esteve próxima à média de óvulos. O elevado número de flores produzidas por inflorescência contrastou com a baixa produção de frutos por inflorescência, conduzindo a baixos valores nas razões fruto/flor, com reduzido sucesso reprodutivo pré-emergente (PERS). O valor de PERS (0,015) encontrado para *C. pyramidalis* está bem abaixo do que foi estabelecido por Wiens *et al.* (1987) para algumas espécies herbáceas auto-incompatíveis estudadas (0,22), o que reforça a condição desta espécie como xenógama obrigatória. Valores reduzidos de PERS foram reportados também para oito espécies lenhosas de Myrtaceae, tanto autocompatíveis quanto auto-incompatíveis (Proença & Gibbs 1994). Com base no percentual estabelecido

por Wiens *et al.* (1987), Proença & Gibbs (1994) consideraram as oito espécies de Myrtaceae estudadas como preferencialmente xenógamas.

A relação entre o elevado número de flores e a baixa produção de frutos, bem como muitos óvulos e poucas sementes desenvolvidas, é uma característica típica de muitas espécies vegetais lenhosas (Bawa & Webb 1984), tendo sido reportado também para espécies de Leguminosae (Bawa & Buckley 1989). Assim como constatado em *C. pyramidalis*, Bawa & Buckley (1989), também verificaram baixas razões fruto/flor (variando entre 0,001 e 0,90), com razões semente/óvulo relativamente mais elevadas (variando entre 0,16 e 1,0) e reduzido PERS (entre 0,01 e 0,06) em sete espécies de Leguminosae auto-incompatíveis estudadas em uma floresta seca decídua na Costa Rica. Esses autores atribuíram essas características principalmente à limitação de recursos e à seleção sexual.

Devido ao elevado número de flores visitadas, durante uma única seqüência de visitas realizada pelos polinizadores, em *C. pyramidalis* muitos grãos de pólen que chegam até o estigma podem ser provenientes de polinizações geitonogâmicas. Uma vez que essa espécie apresenta auto-incompatibilidade de ação tardia, tubos polínicos oriundos de autopolinizações que alcançam os óvulos podem levar à perda dos mesmos (Waser & Price 1991), conduzindo também ao aborto de flores (Bawa & Webb 1984) e à baixa razão fruto/flor. Mesmo com baixa produção de frutos em decorrência do número de flores, a razão semente/óvulo em *C. pyramidalis* é relativamente elevada (0,50), demonstrando maior investimento no desenvolvimento de sementes provenientes de polinizações cruzadas. Além disso, a elevada produção de flores, com importante papel na atração de visitantes florais, e a alta frequência dos polinizadores efetivos podem compensar os efeitos negativos da geitonogamia nesta espécie com auto-incompatibilidade de ação tardia, promovendo a reprodução sexuada, que consiste no único meio de manutenção desta espécie em seu habitat.

Agradecimentos – à Sra. Ana Maria Almeida pela permissão do trabalho de campo na Fazenda Dona Soledade; ao Prof. Dr. Peter Gibbs (Universidade de St. Andrews) pela leitura crítica do texto e inúmeras sugestões; ao Prof. Dr. Fernando Zanella (UFCG), pela identificação dos insetos polinizadores; ao Prof. Dr. Marcelo Guerra (UFPE), pela permissão ao uso do microscópio de fluorescência; ao Prof. Dr. André Santos e a MSc. Tarcila Nadia (UFPE) pelas ajudas durante o trabalho de campo. O presente trabalho recebeu apoio financeiro da Capes (Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior) e do CNPq (Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico).

Referências bibliográficas

- AGUIAR, C.M.L. 2003. Utilização de recursos florais por abelhas (Hymenoptera, Apoidea) em uma área de Caatinga. *Revista Brasileira de Zoologia* 20:457-467.
- AGUIAR, C.M.L., MONTEIRO, V.M., SANTOS, G.M.M., RESENDE, J.J., FRANÇA, F. & MELO, E. 2002. Plantas visitadas por *Apis mellifera* L. (Hymenoptera, Apidae) em uma área de Caatinga em Itatim, Bahia, Brasil. *Sitientibus Série Ciências Biológicas* 2:29-33.
- AGUIAR, C.M.L., ZANELLA, F.C.V., MARTINS, C.F. & CARVALHO, C.A.L. 2003. Plantas visitadas por *Centris* spp. (Hymenoptera: Apidae) na caatinga para obtenção de recursos florais. *Neotropical Entomology* 32:247-259.
- ARROYO, M.T.K. 1981. Breeding systems and pollination biology in Leguminosae. *In Advances in legume systematics* (R.M. Polhill RM & P.H. Raven, eds.). Kew, London, p.723-771.
- AYRES, M., AYRES JÚNIOR, M., AYRES, D.L. & SANTOS, A.S. 2003. BioEstat 3.0. Aplicações estatísticas nas áreas das ciências biológicas e médicas. Sociedade Civil Mamirauá, MCT-CNPq/Conservation International, Belém.
- BAWA, K.S. & BUCKLEY, D.P. 1989. Seed:ovule ratios, selective seed abortion, and mating systems in Leguminosae. *In Advances in legume biology*. (C.H. Stirton & J.L. Zarucchi, eds.). *Monographs in Systematic Botany, Missouri Botanical Gardens* 29:243-262.
- BAWA, K.S. & WEBB, C.J. 1984. Flower, fruit and seed abortion in tropical forest trees: implications for the evolution of paternal and maternal reproductive patterns. *American Journal of Botany* 71:736-751.
- BORGES, L.A.A.P., SOBRINHO, M.S. & LOPES, A.V. 2008. Phenology, pollination, and breeding system of the threatened tree *Caesalpinia echinata* Lam. (Fabaceae), and a review of studies on the reproductive biology in the genus. *Flora* 204:111-130.
- CARVALHO, D.A. & OLIVEIRA, P.E. 2003. Biologia reprodutiva e polinização de *Senna sylvestris* (Vell.) H.S. Irwin & Barneby (Leguminosae, Caesalpinioideae). *Revista Brasileira de Botânica* 26:319-328.
- COCUCCI, A.A., GALETTO, L. & SERSIC, A. 1992. El síndrome floral de *Caesalpinia gilliesii* (Fabaceae – Caesalpinioideae). *Darwiniana* 31:111-135.
- COSTA, R.B., CONTINI, A.Z. & MELO, E.S.P. 2003. Sistema reprodutivo de *Anadenanthera peregrina* (L.) Speg. e *Vochysia haenkiana* (Spreng.) Mart. em fragmento de cerrado na Chapada dos Guimarães – MT. *Ciência Rural* 33:305-310.
- CRUDEN, R.W. & HERMANN-PARKER, S.M. 1979. Butterfly pollination of *Caesalpinia pulcherrima*, with observations on a psychophilous syndrome. *Journal of Ecology* 67:155-168.
- FAEGRI, K. & VAN DER PIJL, L. 1979. The principles of pollination ecology. Pergamon Press, London.
- FREITAS, C.V. & OLIVEIRA, P.E. 2002. Biologia reprodutiva de *Copaifera lagsdorffii* Desf. (Leguminosae, Caesalpinioideae). *Revista Brasileira de Botânica* 25: 311-321.
- GIBBS, P. 1990. Self-incompatibility in flowering plants: a neotropical perspective. *Revista Brasileira de Botânica* 13:125-136.
- GIBBS, P. & SASSAKI, R. 1998. Reproductive biology of *Dalbergia miscolobium* Benth. (Leguminosae-Papilionoideae) in SE Brazil: The effects of pistillate sorting on fruit-set. *Annals of Botany* 81:735-740.
- GIBBS, P.E., OLIVEIRA, P.E. & BIANCHI, M.B. 1999. Postzygotic control of selfing in *Hymenaea stigonocarpa* (Leguminosae-Caesalpinioideae), a bat-pollinated tree of the Brazilian cerrados. *International Journal of Plant Science* 160:72-78.
- GIL, P.R. 2002. Wilderness – Earth's cast wild places. CEMEX, México.
- GIULIETTI, A.M., DU BOCAGE NETA, A.L., CASTRO, A. A.J.F., GAMARRA-ROJAS, C.F.L., SAMPAIO, E.V. S.B., VIRGÍNIO, J.F., QUEIROZ, L.P., FIGUEIREDO, M.A., RODAL, M.J.N., BARBOSA, M.R.V. & HARLEY, R.M. 2004. Diagnóstico da vegetação nativa do bioma Caatinga. *In Biodiversidade da Caatinga: áreas e ações prioritárias para a conservação* (J.M.C. Silva, M. Tabarelli, M.T. Fonseca & L.V. Lins, orgs.). MMA, UFPE, Conservation International do Brasil, Fundação Biodiversitas, Embrapa Semi-Árido, Brasília, p.48-90.
- GOVERNO DA PARAÍBA. 2005. Dados meteorológicos. <http://www.paraiba.pb.gov.br> (acesso em 15/03/2005).
- JONES, C.E. & BUCHMANN, S. 1974. Ultraviolet floral patterns as functional orientation cues in hymenopterous pollination systems. *Animal Behavior* 22:481-485.
- KILL, L.H.P. & DRUMOND, M.A. 2001. Biologia floral e sistema reprodutivo de *Gliricidia sepium* (Jacq.) Steud. (Fabaceae-Papilionoidae) na região de Petrolina, Pernambuco. *Ciência Rural* 31:597-601.
- LEAL, I.R., TABARELLI, M. & SILVA, J.M.C. 2003. Ecologia e conservação da Caatinga. Editora Universitária, UFPE, Recife.
- LEWIS, G.P. 1998. *Caesalpinia*: a revision of the Poincianella-Erythrostemon group. Royal Botanic Gardens, Kew, Richmond.
- LEWIS, G. & GIBBS, P. 1999. Reproductive biology of *Caesalpinia calycina* and *C. pluviosa* (Leguminosae) of the caatinga of north-eastern Brazil. *Plant Systematics and Evolution* 217:43-53.
- LEWIS, G.P., SIMPSON, B.B. & NEFF, J.L. 2000. Progress in understanding the reproductive biology of the Caesalpinioideae (Leguminosae). *In Advances in legume systematics* (P.S. Herendeen & A. Bruneau, eds.). Royal Botanical Garden, Kew, p.65-78.
- MACHADO, I.C., LOPES, A.V. & SAZIMA, M. 2006. Plant sexual systems and a review on breeding system studies in the Caatinga, a Brazilian tropical dry Forest. *Annals of Botany*. 97:277-287.

- MARTIN, F.W. 1959. Staining and observing pollen tubes in the style by means of fluorescence. *Stain Technology* 34:125-128.
- MCMULLEN, C.K. 1987. Breeding systems of selected Galápagos islands Angiosperms. *American Journal of Botany* 74:1694-1705.
- ORMOND, W.T., PINHEIRO, M.C.B., LIMA, H.A., CORREIA, M.C.R. & CASTRO, A.C. 1991. Sexualidade das plantas da restinga de Maricá, RJ. *Boletim do Museu Nacional* 87:1-24.
- OWENS, S.J. 1989. Stigma, style, pollen, and the pollen-stigma interaction in Caesalpinioideae. *In* *Advances in legume biology* (C.H. Stirton & J.L. Zarucchi, eds.). (Monographs in Systematic Botany, v.29. Missouri Botanical Garden Press, St. Louis, p.113-126.
- PRADO, D.E. 2003. As Caatingas da América do Sul. *In* *Ecologia e conservação da Caatinga* (I.R. Leal, M. Tabarelli & J.M.C. Silva, eds.). Editora Universitária, UFPE, Recife, p.3-73.
- PROENÇA, C.E.B. & GIBBS, P.E. 1994. Reproductive biology of eight sympatric Myrtaceae from Central Brazil. *New Phytologist* 126:343-354.
- RODAL, M.J.N. & MELO, A.L. 1999. Levantamento preliminar das espécies lenhosas da Caatinga de Pernambuco. *In* *Plantas do Nordeste. Anais do I Workshop Geral* (F.D. Araujo, H.D.V. Prendergast & S.J. Mayo, eds.). Royal Botanical Garden, Kew, p.53-62.
- SANTOS, M.J.L. 2005. Polinização por beija-flores no Parque Nacional do Catimbau, Nordeste do Brasil. Tese de doutorado, Universidade Federal de Pernambuco, Recife.
- SEAVEY, S.R. & BAWA, K.J. 1986. Late-acting self-incompatibility in angiosperms. *The Botanical Review* 52:195-219.
- SHI-JIN, L., DIAN-XIANG, Z., LIN, L., & ZHONG-YI, C. 2004. Pollination ecology of *Caesalpinia crista* (Leguminosae: Caesalpinioideae). *Acta Botanica Sinica* 46:271-278.
- SILVA, V.C. 2004. Biologia floral e sistema de reprodução de duas espécies de *Chamaecrista* (Leguminosae) ocorrentes em Buíque-PE. Dissertação de mestrado, Universidade Federal de Pernambuco, Recife.
- VOGEL, S. 1990. Radiación adaptativa del síndrome floral en las familias neotropicales. *Boletín de la Academia Nacional de Ciencias* 59:5-30.
- WADDINGTON, K.D. 1983. Foraging behavior of pollinators. *In* *Pollination biology* (L. Real, ed.). Academic Press, Orlando, p.213-240.
- WASER, N.M. & PRICE, M.V. 1991. Reproductive costs of self-pollination in *Ipomopsis aggregata* (Polemoniaceae): are ovules usurped? *American Journal of Botany* 78:1036-1043.
- WIENS, D., CALVIN, C.L., WILSON, C.A., DAVERN, C.I., FRANK, D. & SEAVEY, S.R. 1987. Reproductive success, spontaneous embryo abortion, and genetic load in flowering plants. *Oecologia* 71:501-509.