



Biologia reprodutiva e guilda de visitantes florais de *Pseudobombax marginatum* (Malvaceae)

Reproductive biology and flower visitors guild of Pseudobombax marginatum (Malvaceae)

Izaac Damasceno Pequeno¹, Natan Messias Almeida^{2,4} & José Alves Siqueira Filho^{1,3}

Resumo

No Brasil, ocorrem 120 espécies do gênero *Pseudobombax* em diferentes formações vegetacionais. Espécies de Bombacoideae apresentam flores com antese noturna, visitadas por morcegos e esfingídeos. Objetivou-se investigar a biologia reprodutiva de *P. marginatum*, e conhecer relações entre planta e visitantes. O estudo foi desenvolvido em uma área de caatinga, no município de Afrânio, Pernambuco. Analisou-se a fenologia, biologia floral, comportamento dos visitantes e sistema reprodutivo. *P. marginatum* apresenta características de flores quiropterófilas, apesar de não receber visitas de morcegos, parecendo estar relacionado ao processo de fragmentação florestal ocorrente na área de estudo. A espécie floresceu entre maio e julho, recebendo visitas de esfingídeos, abelhas, vespas e aves. A produção de néctar foi elevada com baixa concentração de açúcares. Apenas na polinização cruzada obteve-se sucesso, devido à presença de mecanismos de incompatibilidade. *P. marginatum* apresenta-se em situação crítica quanto à sua regeneração, devido à carência de serviços de polinização eficientes, provavelmente ocasionados pela perturbação na área e ausência de quirópteros visitantes.

Palavras-chave: fragmentação florestal, serviço de polinização, mecanismos de incompatibilidade.

Abstract

In Brazil, the genus *Pseudobombax* is represented by some 120 species occurring in different vegetation types. Bombacoideae species have nocturnal flowers and are bat and hawkmoth visited. The aim of the work was to investigate the reproductive biology of *P. marginatum*, and to describe the plant-floral visitors relationships. The study was carried out in a Caatinga area in Afrânio municipality, Pernambuco state. Phenology, floral biology, flower-visitor behavior and reproductive system were analyzed. *P. marginatum* has chiropterophilous flowers, although it is not visited by bats, a fact possibly related to the forest fragmentation process in the study area. The flowering period of the species was from May to July, - floral visitors were hawkmoths, bees, wasps and birds. Nectar production was high with low sugar concentration. Reproductive success was obtained only in cross pollination, due to the incompatibility mechanism. *P. marginatum* presents a critical situation for regeneration due to the lack of efficient pollination services, caused probably by forest fragmentation in the study area and the lack of chiropterans visitors.

Key words: forest fragmentation, pollination service, incompatibility mechanism.

Introdução

A subfamília Bombacoideae está amplamente distribuída nas regiões tropicais, com 30 gêneros agrupando cerca de 200 espécies (Robyns 1963; Baum *et al.* 2004). No Brasil está representada por 14 gêneros com cerca de 120 espécies, ocorrentes em diferentes formações vegetacionais (Barroso *et al.* 1978), com centros de diversidade

nas regiões Norte e Nordeste (Robyns 1963). Atualmente, Bombacoideae está inserida na família Malvaceae *s.l.* (Alverson *et al.* 1999; Carvalho-Sobrinho & Queiroz 2011; Souza & Lorenzi 2012) e morfológicamente caracteriza-se pelo porte predominantemente arbóreo, folhas palmadamente compostas e digitadas e pelos frutos do tipo cápsula (Carvalho-Sobrinho & Queiroz 2011).

¹ Universidade Federal do Vale do São Francisco, Rod. BR 407, 12, Lote 543, Projeto de Irrigação Nilo Coelho, C1, Petrolina, PE, Brasil.

² Universidade Estadual de Alagoas, Rod. AL 115, Zona Rural, Palmeira dos Índios, AL, Brasil.

³ Centro de Referência para a Recuperação de Áreas Degradadas da Bacia Hidrográfica do Rio São Francisco (CRAD), Universidade Federal do Vale do São Francisco (UNIVASF), Distrito de Irrigação Senador Nilo Coelho, 56300-990 Petrolina, PE, Brasil.

⁴ Autor para correspondência: natanmessias@yahoo.com.br

Pseudobombax Dugand é um gênero Neotropical (Robyns 1963) representado por 27 espécies, principalmente em áreas sob clima estacional nos Biomas Cerrado e Caatinga. Na região do semiárido nordestino, o gênero *Pseudobombax* é o mais representativo da subfamília em número de espécies (Carvalho-Sobrinho & Queiroz 2011).

Estudos sobre sistema de polinização envolvendo espécies de *Pseudobombax* foram realizados em diversos ecossistemas com *P. ellipticum* (H.B.K.) Dugand na Floresta baixa caducifólia no México (Eguiarte *et al.* 1987), *P. tomentosum* (Mart. & Zucc.) A. Robyns em área de Cerrado (Gribel 1988), *P. grandiflorum* (Cav.) A. Robyns em Mata atlântica (Fischer *et al.* 1992) e *P. munguba* (Mart. et Zucc.) Dugand na Amazônia (Gribel & Gibbs 2002). No entanto, apesar da representatividade do grupo no semiárido não existem registros na literatura sobre o estudo da biologia floral e reprodutiva de representantes do gênero na Caatinga.

Características da biologia floral, polinização e sistema reprodutivo observadas para a espécie estudada, são comuns para espécies da subfamília Bombacoideae. Estudos relacionados a biologia floral das espécies do gênero *Pseudobombax*, mostram que as mesmas apresentam como atributos comuns flores grandes com antese noturna, variando de alvas a lilases, com hercogamia pronunciada e ausência de guias de néctar e até mesmo de néctar, como é o caso de *P. munguba* (Baker *et al.* 1998; Eguiarte *et al.* 1987; Faegri & Pijl 1979; Fischer *et al.* 1992; Gribel 1988; Gribel & Gibbs 2002; Silva & Peracchi 1995; Yamamoto *et al.* 2007; Teixeira 2010; Zortéa 2003). Estas características são comuns a espécies esfingófilas e quiproterófilas, o que corrobora com o observado em estudos com espécies de *Pseudobombax* (Eguiarte *et al.* 1987; Gribel 1988; Fischer *et al.* 1992; Silva & Peracchi 1995; Gribel & Gibbs 2002; Zortéa 2003; Yamamoto *et al.* 2007; Teixeira 2010).

O estudo e consequente conhecimento da biologia reprodutiva de espécies vegetais são de fundamental importância em programas de conservação e manejo das mesmas, principalmente quando estas espécies estão expostas a pressões impostas pela fragmentação do hábitat como carência de polinizadores específicos e redução no número de indivíduos da população, que podem levar a limitação polínica (Harder & Aizen 2010; Freitas *et al.* 2010). Estudos demonstram efeitos negativos destas pressões nas interações entre

plantas e animais, e consequentemente no sucesso reprodutivo das espécies vegetais (Lennartsson 2000; Aizen & Feinsinger 2003).

O presente estudo teve como objetivos, descrever a biologia floral e fenologia de floração, investigar aspectos da biologia reprodutiva de *P. marginatum*, e estudar a interação entre esta espécie vegetal e seus visitantes florais, em um ambiente de caatinga fragmentado.

Material e Métodos

Local de estudo

Os estudos de campo foram desenvolvidos durante os períodos de fevereiro 2006 a agosto de 2007 e maio de 2008 a novembro de 2008 no povoado de Caboclo (8°28'56,4"S, 40°56'6,9"W, 588 m de altitude), município de Afrânio, Pernambuco. As observações foram feitas mensalmente durante todo o estudo, sendo os indivíduos acompanhados diariamente durante o período de floração.

A área de estudo apresenta vegetação de Caatinga com clima predominantemente quente e semiárido, precipitação anual variando entre 500 e 800 mm (Velloso *et al.* 2002), solos do tipo Neossolo e Argissolo Vermelho (Embrapa 1999). A área está inserida na porção "Oeste de Pernambuco", que é considerada de alta importância biológica para conservação da Caatinga, em razão da ocorrência de espécies vegetais e animais endêmicas e ameaçadas de extinção (MMA 2002).

Espécie estudada

Pseudobombax marginatum apresenta porte arbóreo medindo entre 6 e 14 m e tronco com estrias longitudinais esverdeadas (Siqueira-Filho *et al.* 2009). Possui flores do tipo pincel, com antese noturna. Estudos realizados anteriormente na área mostram que a floração de *P. marginatum* ocorre entre os meses de maio e agosto e a frutificação entre agosto e novembro (Siqueira-Filho *et al.* 2009).

O material botânico coletado foi incorporado ao Herbário da Universidade Federal do Vale do São Francisco (HVASF-282).

Fenologia e biologia floral

Durante o período de estudo, os indivíduos de *P. marginatum* foram observados mensalmente (n = 10 indivíduos), acompanhados diariamente durante a floração (n = 23 indivíduos) e semanalmente durante a frutificação (n = 23 indivíduos). Em campo, foram registradas informações como cor

e odor das flores, duração e período de antese, receptividade do estigma, volume e concentração de néctar e disponibilidade de pólen, através inspeções visuais no campo. As flores coletadas ($n = 15$) foram levadas ao laboratório, onde o número, disposição das peças florais e tamanho das estruturas, utilizando paquímetro digital (0005"/0,01 mm), foram avaliados. Seguindo as classificações de Faegri & Pijl (1979), foi determinada a síndrome floral da espécie e o padrão fenológico foi inferido conforme as classificações de Gentry (1974) e Newstrom *et al.* (1994).

Os botões em pré-antese foram isolados com sacos de "voile" por cerca de 12 horas (18 h – 8 h), para quantificar o volume acumulado e a concentração de açúcares no néctar. Para isso foram utilizados, respectivamente, microseringas (Hamilton® 50 µl) e refratômetro de bolso (escala 0 – 32%).

A receptividade do estigma foi testada com H₂O₂ (Peróxido de Hidrogênio), ao longo da antese e observada em campo com o auxílio de uma lente de aumento (Galen & Plowright 1987).

Visitantes florais

Foram registrados o horário, a duração, a frequência, número de visitas e resultado das visitas (polinização, quando os visitantes contatavam anteras e estigmas no momento da visita; ou pilhagem, quando não havia contato com anteras e estigma). Estas observações foram realizadas em indivíduos focais, durante 20 dias não consecutivos, resultando em 60h de esforço, além de observações ocasionais em períodos de realização dos tratamentos do sistema reprodutivo e análise fenológica. Os principais visitantes foram fotografados e/ou capturados para posterior identificação por especialistas.

Os insetos foram montados a seco e depositados na Coleção do Laboratório de Botânica e Conservação da Biodiversidade - UNIVASF.

Sistema reprodutivo

Foram realizados os tratamentos de 1) polinização cruzada: em flores emasculadas ($n = 16$) nas quais foram realizadas as polinizações manuais com pólen originado de outro indivíduo, e subsequente isolamento; 2) Agamospermia: botões em pré-antese ($n = 16$) foram emasculados e em seguida isolados; 3) Autopolinização espontânea: botões isolados ($n = 25$) durante a pré-antese; 4) Autopolinização manual: flores isoladas ($n = 15$) durante a pré-antese e polinizadas manualmente,

com pólen produzido pela própria flor, no momento da abertura (Goldenberg & Shepherd 1998). As flores foram isoladas com sacos de "voile", amarrados nas extremidades com fio de náilon, de forma a permitir a abertura natural da flor. Para obtenção do número de frutos formados naturalmente (controle) as flores ($n = 30$) foram expostas a ação dos visitantes durante o período de antese.

Posteriormente, havendo formação de frutos, os mesmos foram contabilizados bem como as sementes.

Resultados

Fenologia e biologia floral

Os indivíduos de *Pseudobombax marginatum* estudados apresentam porte arbóreo, com cinco a sete metros de altura. Apresentam inflorescências com flores solitárias ou em cimeiras 3-flores, dispostas no ápice dos ramos. As flores são actinomorfas, monóclinas, polistêmones, do tipo pincel (Fig. 1a). O receptáculo floral é formado por glândulas nectaríferas dispostas em um anel contínuo de coloração rósea na sua face externa. A porção interna do cálice forma a câmara nectarífera, resultado da união das sépalas em tubo. As pétalas apresentam face interna alva, com tricomas simples e a face externa amarronzada, com tricomas tufosos. Os estames se dispõem de forma hemisférica, conados em um tubo estaminal e as anteras apresentam deiscência longitudinal. O gineceu possui ovário súpero, sincárpico, 5-carpelar, subereto, persistente. O estigma é 5-lobado e localiza-se acima do nível das anteras de modo a provocar uma separação espacial entre estas estruturas, caracterizando a hercogamia. Os frutos são do tipo cápsula lenhosa 5-valvar. As sementes são numerosas, medindo entre seis e sete mm ($n = 30$) de comprimento, ovais, marrom-escuras, com estrias longitudinais brancas, e apresentam aderida a elas uma paina que varia de esbranquiçada a dourada. Dados acerca das dimensões das estruturas florais (androceu, gineceu, tubo estaminal e glândulas nectaríferas) de *P. marginatum* encontram-se na Tabela 1.

Pseudobombax marginatum apresentou o padrão de floração anual (Newstrom *et al.* 1994) e estratégia fenológica do tipo disponibilidade regular (Gentry 1974), florescendo entre os meses de maio e julho, período de transição entre as estações chuvosa e seca, perdendo as folhas imediatamente antes da floração. As flores apresentaram antese noturna, em número de $14,9 \pm 11,25$ flores/dia ($n = 15$), com as pétalas se retorcendo no início da antese.

Tabela 1 – Número e dimensões das flores e estruturas florais de *Pseudobombax marginatum* (A. St.-Hil., Juss. & Cambess.) A. Robyns (Malvaceae), em Caboclo, Afrânio, Pernambuco.

Table 1 – Number and size of flowers and floral structures of *Pseudobombax marginatum* (A. St.-Hil., Juss. & Cambess.) A. Robyns (Malvaceae), in Caboclo, Afrânio, Pernambuco.

Estruturas	Número e dimensões		
	Nº	Comprimento (cm)	Diâmetro (mm)
Flor	-	14,85 ± 0,78	-
Receptáculo (glândulas nectaríferas)	12 ± 0,48	-	-
Cálice (tubo)	-	20,19 ± 1,45	21 ± 2,27
Androceu	442 ± 29,01	-	-
Estames	-	9,36 ± 1,98	-
Tubo estaminal	-	12,45 ± 2,05	10,97 ± 1,96
Gineceu	-	14,97 ± 1,08	-

A antese das flores é explosiva de *P. marginatum* é explosiva e iniciou-se por volta das 18 h, com o afastamento das pétalas de modo a torná-la convexa, propiciando a liberação inicial dos estames menores. A antese se prolongou até às 9 h do dia seguinte, horário em que todas as flores já se apresentavam murchas. O estigma permaneceu receptivo e as anteras funcionais, com pólen exposto durante todo o período da antese. O volume acumulado de néctar aferido foi de 293,22

$\mu\text{L} \pm 149,36$ ($n = 10$) por flor e a concentração média de açúcares foi de 14,57 % $\pm 3,08$ ($n = 10$). As flores, ao receber qualquer agitação, liberaram uma “nuvem” de pólen que se depositava nas pétalas, cálice e filetes.

Ao final da antese, as flores apresentaram-se esmaecidas, com estigma e anteras apresentando coloração amarronzada e o androceu desprendendo-se do receptáculo. O odor das flores é forte e desagradável.

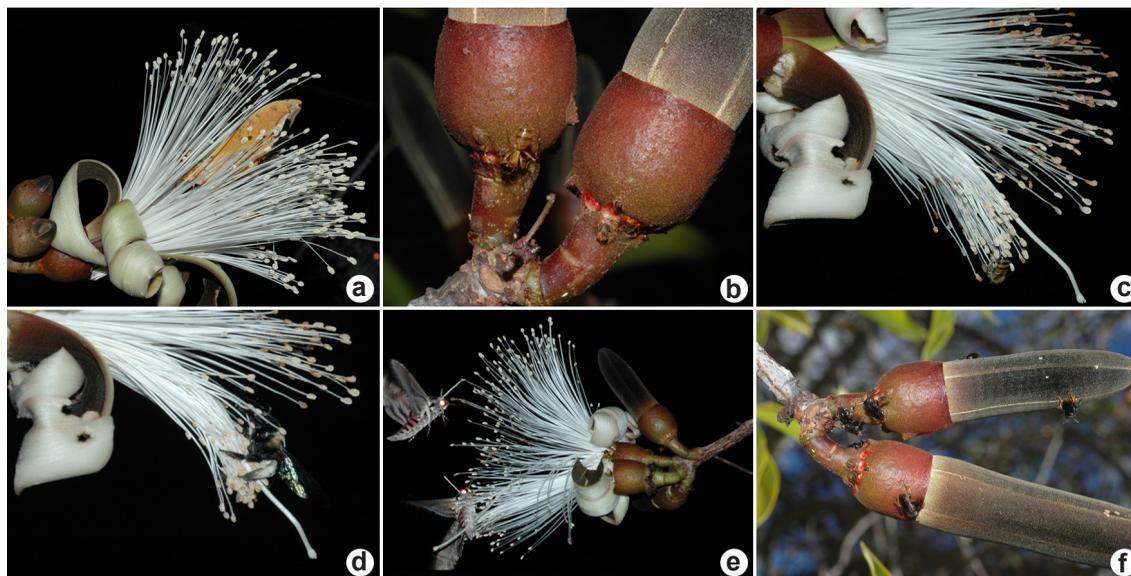


Figura 1 – Visitantes florais de *Pseudobombax marginatum* em uma área de Caatinga em Caboclo, Afrânio, Pernambuco – a. *Protambulix strigilis* (Sphingidae); b. *Camponotus* sp. (Formicidae), patrulhando botões florais; c. *Apis mellifera* (Apidae), pilhando pólen; d. *Xylocopa (Neoxylocopa) griseascens* (Apidae), coletando pólen; e. *Aagrius cingulata* (Sphingidae); f. *Trigona spinipes* (Apidae). Fotos: a, c, d, e por J.A. Siqueira Filho; b, f por F.S.E. Santo.

Figure 1 – Floral visitors of *Pseudobombax marginatum* in an area of Caatinga in Caboclo, Afrânio, Pernambuco – a. *Protambulix strigilis* (Sphingidae); b. *Camponotus* sp. (Formicidae), patrolling flower buds; c. *Apis mellifera* (Apidae), pollen thief; d. *Xylocopa (Neoxylocopa) griseascens* (Apidae), collecting pollen; e. *Aagrius cingulata* (Sphingidae); f. *Trigona spinipes* (Apidae). Photos: a, c, d, e by J.A. Siqueira Filho; b, f by F.S.E. Santo.

Tabela 2 – Visitantes florais de *Pseudobombax marginatum* (A. St.-Hil., Juss. & Cambess.) A. Robyns (Malvaceae), em Caboclo, Afrânio, Pernambuco. Comportamento: PE - Polinizador Efetivo, PO - Polinizador Ocasional e PI - Pilhador.
Table 2 – Floral visitors of *Pseudobombax marginatum* (A. St.-Hil., Juss. & Cambess.) A. Robyns (Malvaceae), in Caboclo, Afrânio, Pernambuco. Behavior: PE - Effective Pollinator, PO - Casual Pollinator and PI - Lacermist.

Família	Espécie	Comportamento
Sphingidae	<i>Agrius cingulata</i> (Fabricius, 1775)	PE
	<i>Protambulyx strigilis</i> (Linnaeus, 1771)	PE
Noctuidae	Indeterminada	PI
Apidae	<i>Apis mellifera</i> (Linnaeus, 1758)	PI
	<i>Trigona spinipes</i> (Fabricius, 1793)	PI
	<i>Xylocopa (Neoxylocopa) griseescens</i> (Lepeletier, 1841)	PO/PI
Formicidae	<i>Camponotus</i> sp.	PI
Vespidae	<i>Polybia ruficeps xanthops</i> (Richards, 1978)	PI
Ave	<i>Eupetomena macroura</i> (Gmelin, 1788)	PI

Visitantes florais

As flores dos indivíduos de *P. marginatum* receberam visitas de himenópteros, lepidópteros e aves (Tab. 2).

Durante as observações noturnas foram registradas visitas dos esfingídeos *Agrius cingulata* (Fabricius 1775) e *Protambulyx strigilis* (Linnaeus 1771) e pequenas mariposas da Família Noctuidae.

No período diurno, foram registradas visitas das abelhas das espécies *Trigona spinipes* (Fabricius 1793), *Apis mellifera* (Linnaeus 1758) e *Xylocopa (Neoxylocopa) griseescens* (Lepeletier 1841), vespas da espécie *Polybia ruficeps xanthops* (Richards 1978) e o beija-flor *Eupetomena macroura* (Gmelin 1788).

Formigas do gênero *Camponotus* patrulharam as flores e botões florais durante todo período da antese realizando apenas pilhagem de néctar (Fig. 1b).

A visita do beija-flor *Eupetomena macroura* foi registrada apenas uma vez durante o estudo, próximo ao anoitecer. Na ocasião contactou apenas uma flor abordando-a frontalmente, não sendo registrada a deposição de pólen no corpo.

As abelhas *A. mellifera* e *T. spinipes* realizaram suas visitas entre 7 h e 8 h da manhã, abordando as flores frontalmente, agarrando-se nas anteras e coletando pólen e néctar (Fig. 1c,f). Apesar da coleta de pólen ser feita frontalmente, em nenhum momento foi registrado o contato das abelhas ao estigma. Durante as visitas, *T. spinipes* utilizou suas mandíbulas para realizar perfurações nas pétalas e cortar alguns estames para facilitar o acesso à câmara nectarífera (Fig. 1f).

Xylocopa (Neoxylocopa) griseescens iniciou as visitas por volta das 4 h 20 min, tendo a última visita registrada às 8 h. Contactou cerca de quatro flores por visita. Na coleta de pólen, agarraram-se às anteras e com as pernas traseiras realizaram movimentos de raspagem. Na coleta de néctar introduziram a cabeça entre os filetes para acessar o nectário, e nas duas ocasiões em que isto ocorreu, tocaram esporadicamente o estigma promovendo a polinização (Fig. 1d).

Agrius cingulata e *P. strigilis*, dentre os visitantes florais, foram os mais frequentes às flores de *P. marginatum* (Fig. 2). Ambos iniciaram as visitas por volta das 17 h 50 min, sendo a última visita registrada às 23 h. Contactaram cerca de seis flores de um mesmo indivíduo por visita. Ao

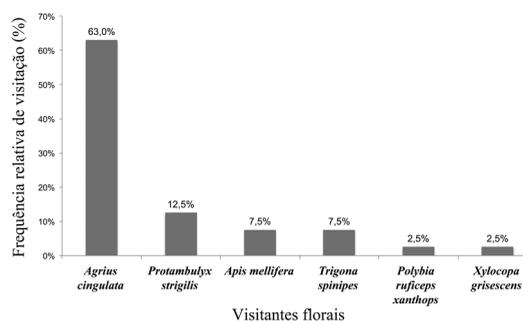


Figura 2 – Frequência de visitantes florais de *Pseudobombax marginatum* (A. St.-Hil., Juss. & Cambess.) A. Robyns (Malvaceae), em Caboclo, Afrânio, Pernambuco.

Figure 2 – Frequency of floral visitors *Pseudobombax marginatum* (A. St.-Hil., Juss. & Cambess.) A. Robyns (Malvaceae), in Caboclo, Afrânio, Pernambuco.

Tabela 3 – Resultados dos experimentos do Sistema reprodutivo em *Pseudobombax marginatum* (A. St.-Hil., Juss. & Cambess.) A. Robyns (Malvaceae), em uma área de Caatinga em Caboclo, Afrânio, Pernambuco.

Table 3 – Results of the breeding system experiments in *Pseudobombax marginatum* (A. St.-Hil., Juss. & Cambess.) A. Robyns (Malvaceae), in an area of Caatinga in Caboclo, Afrânio, Pernambuco.

Experimento	Flores (n)	Frutos (n) / %	Sementes / Frutos (n)
Controle	30	0	0
Pol. Cruzada	16	6 / 37,5	257,5
Agamospermia	30	0	0
Autopol. espontânea	16	0	0
Autopol. manual	15	0	0

abordar as flores em visitas legítimas, introduziam-se entre os estames para acessar o nectário, dessa forma contataram ligeiramente os estames e estigma (Fig. 1a,e). O pólen liberado foi depositado na parte ventral do corpo destes visitantes.

Sistema reprodutivo

Apenas no tratamento de polinização cruzada ocorreu formação de frutos (37,5%; n = 16), com $257,5 \pm 101,12$ sementes/fruto (Tab. 3). Apesar da produção de frutos observada sob condições naturais, $17,04 \pm 17,92$ frutos/indivíduo (n = 23 indivíduos), com $217,44 \pm 51,47$ sementes/frutos (n = 10), não foi observado formação de frutos no teste controle (n = 30). Nos demais tratamentos, também não houve formação de frutos, sugerindo que a espécie é auto-incompatível (Tab. 3).

Discussão

A floração anual e estratégia fenológica do tipo disponibilidade regular (Gentry 1974) observadas em *Pseudobombax marginatum*, são típicas de plantas quiropterófilas, sendo também observado em *P. grandiflorum* (Cav.) A. Robyns e *Pachira calophylla* (K.Schum.) Fern. Alonso (Fischer *et al.* 1992), ambas Bombacoideae. Essa estratégia pode aumentar a reprodução de *Pseudobombax marginatum*, pois no período do estudo não foi observada nenhuma espécie de antese noturna em floração. Desta maneira, esta espécie caracterizava a única fonte de recursos no período para os animais visitantes, sendo a possível consequência dos processos de evitar a competição com outras plantas por polinizadores, ou até mesmo pela escassez de recursos necessários a floração de outras espécies.

O expressivo volume e a baixa concentração de néctar produzido por *P. marginatum* também foi observado em outras espécies da subfamília

Bombacoideae, como *Ceiba petandra*, *Pachira calophylla*, *Pseudobombax grandiflorum*, *Pseudobombax ellipticoideum* e *Pseudobombax marginatum* (Eguiarte *et al.* 1987; Fischer *et al.* 1992; Gribel *et al.* 1999), Alta produção de néctar e a baixa concentração do mesmo podem resultar em um maior número de visitas a flores de indivíduos distintos, uma vez que a maior obtenção de energia pelo seu consumo dependerá da ingestão de um maior volume, consequentemente levando a um maior sucesso na polinização da espécie (Fischer & Leal 2006). Estas características na produção e concentração do néctar estão associadas a polinização por morcegos (Faegri & Pijl 1979).

Além das características da produção e concentração do néctar, citadas anteriormente, os atributos florais de *Pseudobombax marginatum*, tais como, flores grandes, com antese noturna, cores alvas, ausência de guias de néctar e distanciamento entre as anteras e a fonte de néctar, são comuns a flores de espécies quiropterófilas e esfingófilas (Faegri & Pijl 1979). Contudo, algumas características como expressiva quantidade de néctar e pólen, odor desagradável, flores grandes com antese explosiva e néctar de baixa concentração, trazem a possibilidade de morcegos serem os polinizadores naturais de *Pseudobombax marginatum*, apesar de neste estudo esses visitantes não terem sido observados (Baker *et al.* 1998; Faegri & Pijl 1979). A imediata produção de néctar associado ao forte odor liberado pelas flores de *Pseudobombax marginatum*, permite a criação de rotas de forrageamento “trap lining”, que estão também relacionadas à polinização por morcegos, contudo a produção de várias flores por dia pode diminuir a distância das rotas de forrageamento dos morcegos (Gribel *et al.* 1990), uma vez que flores de um mesmo indivíduo podem ser visitadas várias vezes.

A ausência de visita de quirópteros às flores de *P. marginatum* na localidade de Caboclo, pode estar relacionada à fragmentação florestal observada no local do estudo, uma vez que morcegos, depois de mamíferos não voadores, são o grupo de polinizadores com maior fragilidade ao processo de modificação da paisagem natural (Renner 1998; Aizen & Feinsinger 2003; Fahrig 2003; Cavallero *et al.* 2013). Quesada *et al.* (2003) demonstraram o efeito da fragmentação florestal sobre árvores isoladas apontando como principal causa da redução do número de visitas dos polinizadores de espécies de Bombacoideae. Estudos apontam que esse processo é a principal causa da diminuição da riqueza e abundância de espécies polinizadoras, e consequentemente redução da qualidade dos serviços de polinização, alterando a guilda de polinizadores e diretamente prejudicando o fluxo gênico em populações de plantas (Aizen & Feinsinger 1994; Machado *et al.* 1998; Johnson *et al.* 2004; Siqueira Filho & Machado 2006; Sabatino *et al.* 2010), o que pode estar ocorrendo com *P. marginatum* na área. Este argumento ganha forças com a observação dos resultados obtidos neste estudo da baixa formação de frutos por polinização natural, provavelmente relacionada a carência de polinizadores específicos, neste caso os morcegos.

Apesar das características florais favorecerem a visita de animais de hábitos noturnos, foram observados também animais diurnos visitando as flores de *P. marginatum*. Este fato já foi reportado para espécies de Bombacoideae e outras espécies arbóreas de antese noturna que apresentam em comum flores do tipo pincel, que apresentam morfologia permissiva, podendo levar a um maior espectro de visitantes (Kuhlmann & Kuhn 1947; Gribel *et al.* 1999; Duarte 2006; Cruz-Neto *et al.* 2007; Amorim *et al.* 2013; Barros *et al.* 2013; Avila *et al.* 2015). Essa estratégia favoreceu algumas espécies em outros estudos, uma vez que a extensão da antese e oferta de recurso por longos períodos deve aumentar o espectro de animais visitantes, consequentemente elevar o sucesso reprodutivo (Oliveira *et al.* 1992; Gribel *et al.* 1999; Barros *et al.* 2013), não sendo possível afirmar o mesmo para *P. marginatum*.

O comportamento dos visitantes em visitar várias flores de um mesmo indivíduo, eleva a geitonogamia, que geneticamente assemelha-se a autogamia (Bawa 1974), e consequentemente contribui com a baixa formação de frutos por *P. marginatum*, por ser autoincompatível. A deposição

de pólen incompatível no estigma através dos polinizadores faz com que a planta selecione geneticamente grãos compatíveis e descarte as flores que receberam grãos das próprias flores e de doadores parentais próximos (Barros *et al.* 2013). Neste sentido, a ausência de morcegos como polinizadores pode estar ocasionando a baixa formação de frutos em *P. marginatum*, uma vez que este grupo de polinizadores podem apresentar comportamento de forrageio do tipo trap-lining, evitando ou diminuindo as taxas de geitonogamia, diferentemente de esfingídeos, abelhas e vespas que apresentam rotas de forrageio mais curtas (Koptur 1984; Richards 1997; Cruz-Neto *et al.* 2007; Barros *et al.* 2013).

A autoincompatibilidade encontrada para *P. marginatum* já havia sido observada em outras espécies de Bombacoideae, como *Ceiba speciosa* (A.St.-Hil.) Ravenna (Gibbs & Bianchi 1993) e *Ceiba pentandra* (Lobo *et al.* 2005). Esse mecanismo pode ter contribuído para a baixa frutificação natural, já que obrigatoriamente deveria ocorrer a xenogamia, aumentando ainda mais a dependência da eficiência dos serviços de polinização. Segundo Bawa & Webb (1984) a baixa formação de frutos é um fenômeno aparentemente comum nas angiospermas, tendo como uma das hipóteses a ausência de polinizadores eficientes causando a limitação polínica, o que pode estar ocorrendo com *P. marginatum*, já que a formação de frutos no tratamento de polinização cruzada foi maior que o observado na polinização natural (Harder & Aizen 2010; Freitas *et al.* 2010).

A ausência de morcegos, indicados pelas características morfológicas das flores como polinizadores efetivos, unida a ocorrência de um sistema reprodutivo dependente do polinizador e presença de mecanismos de incompatibilidade, podem contribuir ainda mais para a diminuição do sucesso reprodutivo de *P. marginatum*, por conduzirem a espécie a limitação polínica (Faegri & Pijl 1979; Ashman *et al.* 2004; Harder & Aizen 2010; Freitas *et al.* 2010). Isto aliado ao processo de fragmentação florestal ocorrente na área de estudo colocam a espécie em uma situação crítica quanto à manutenção e regeneração de suas populações naturais, uma vez que esta modificação na paisagem natural tende a reduzir populações de polinizadores adequados, neste caso os morcegos, que apresentam grande sensibilidade a este processo (Renner 1998; Aizen & Feinsinger 2003; Fahrig 2003; Quesada *et al.* 2003; Cavallero *et al.* 2013).

Agradecimentos

À Fundação O Boticário de Proteção à Natureza (FBPN/PICN nº 0673-2005.2), a bolsa concedida e o auxílio financeiro; a F.S.E. Santo e C.L. Seido, o auxílio nos trabalhos de campo; à Dra. Ana Luiza Du Bocage-Neta, Empresa Pernambucana de Pesquisa Agropecuária (IPA), a identificação de *Pseudobombax*; e à Dra. Catarina da Silva Motta, Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia (INPA), a identificação dos Esfingídeos.

Referências

- Aizen, M.A. & Feinsinger, P. 1994. Forest fragmentation, pollination, and plant reproduction in a Chaco dry forest, Argentina. *Ecology* 75: 330-351.
- Aizen, M.A. & Feinsinger, P. 2003. Bees not to be? Responses of insect pollinator faunas and flower pollination to habitat fragmentation. *In: How landscapes change*. Springer Berlin Heidelberg, Berlin. Pp. 111-129.
- Alverson, W.S.; Nyffeler, R.; Whitlock, B.; Bayer, C. & Baum, D.A. 1999. Phylogenetic analysis of the core Malvales based on sequences of *ndhF*. *American Journal of Botany* 86: 1474-1486.
- Amorim, F.W.; Galetto, L. & Sazima, M. 2013. Beyond the pollination syndrome: nectar ecology and the role of diurnal and nocturnal pollinators in the reproductive success of *Inga sessilis* (Fabaceae). *Plant biology* 15: 317-327.
- Ashman, T.L.; Knight, T.M.; Steets, J.A.; Amarasekare, P.; Burd, M.; Campbell, D.R.; Dudash, M.R.; Johnston, M.O.; Mazer, S.J.; Mitchell, R.J.; Morgan, M.T. & Wilson, W.G. 2004. Pollen limitation of plant reproduction: ecological and evolutionary causes and consequences. *Ecology* 85: 2408-2421.
- Avila, R.; Pinheiro, M. & Sazima, M. 2015. The generalist *Inga subnuda* subsp. *luschnathiana* (Fabaceae): negative effect of floral visitors on reproductive success? *Plant Biology* 17: 728-733.
- Baker, H.G.; Baker, I. & Hodges, S.A. 1998. Sugar composition of nectars and fruits consumed by birds and bats in the tropics and subtropics. *Biotropica* 30: 559-586.
- Barroso, G.M.; Guimarães, E.F.; Ichaco, C.L.F.; Costa, C.G. & Peixoto, A.L. 1978. Sistemática de Angiospermas do Brasil. Universidade de São Paulo, São Paulo. 255p.
- Baum, D.A.; Dewitt Smith, S.; Yen, A.; Alverson, W.S.; Nyffler, R.; Whitlock, B.A. & Oldham, R.A. 2004. Phylogenetic relationships of Malvaceae (Bombacoideae and Malvoideae; Malvaceae *sensu lato*) as inferred from plastid DNA sequences. *American Journal of Botany* 91: 1863-1871.
- Bawa, K.S. 1974. Breeding systems of tree species of a lowland tropical community. *Evolution* 28: 85-92.
- 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.
- Barros, E.C.O.; Weber, L.C. & Machado, I.C. 2013. Limitação de polinizadores e mecanismo de autoincompatibilidade de ação tardia como causas da baixa formação de frutos em duas espécies simpátricas de *Inga* (Fabaceae - Mimosoideae) na Amazônia Central. *Rodriguésia* 64: 037-047.
- Carvalho-Sobrinho, J.G. & Queiroz, L.P. 2011. Morphological cladistic analysis of *Pseudobombax* Dugand (Malvaceae, Bombacoideae) and allied genera. *Revista Brasileira de Botânica* 34: 197-209.
- Cavallero, L.; Raffaele, E. & Aizen, M.A. 2013. Birds as mediators of passive restoration during early post-fire recovery. *Biological Conservation* 158: 342-350.
- Cruz-Neto, O.; Lopes, A.V. & Machado, I.C. 2007. Ecologia da polinização de *Inga striata* (Benth.) (Leguminosae-Mimosoideae) em um remanescente de Mata Atlântica no Nordeste do Brasil. *Revista Brasileira de Biociências* 5: 570-572.
- Duarte, M.C. 2006. Diversidade de Bombacaceae Kunth no Estado de São Paulo. 2006. Dissertação de Mestrado. Instituto de Botânica da Secretaria de Estado do Meio Ambiente, São Paulo. 99p.
- Eguarte, L.; Martinez Del Rio, C. & Arita, H. 1987. El Néctar y el Polen como Recursos: el papel ecológico de los visitantes a las flores de *Pseudobombax ellipticum* (H.B.K.) Dugand. *Biotropica* 19: 74-82.
- EMBRAPA. 1999. Sistema brasileiro de classificação de solos. Embrapa Solos, Rio de Janeiro. 412p.
- Esteves, G.L. 2005. Flora da Reserva Ducke, Amazonas, Brasil: Bombacaceae. *Rodriguésia* 56: 115-124.
- Faegri, K. & van der Pijl, L. 1979. The principles of pollination ecology. Pergamon Press, New York. 248p.
- Fahrig, L. 2003. Effects of habitat fragmentation on biodiversity. *Annual Review of Ecology and Systematics* 34: 487-515.
- Fischer, E.A.; Jimenez, F.A. & Sazima, M. 1992. Polinização por morcegos em duas espécies de Bombacaceae na Estação Ecológica de Juréia, São Paulo. *Revista Brasileira de Botânica* 15: 67-72.
- Fischer, E. & Leal, I.R. 2006. Effect of nectar secretion rate on pollination success of *Passiflora coccinea* (Passifloraceae) in the central Amazon. *Brazilian Journal of Biology* 66: 29-41.
- Freitas, L.; Wolowski, M. & Sigiliano, M.I. 2010. Ocorrência de limitação polínica em plantas de Mata Atlântica. *Oecologia Australis* 14: 251-265.

- Galen, C. & Plowright, R.C. 1987. Testing the accuracy of using peroxidase activity to indicate stigma receptivity. *Canadian Journal of Botany* 65: 107-111.
- Gentry, A.H. 1974. Flowering phenology and diversity in tropical Bignoniaceae. *Biotropica* 6: 64-68.
- Gibbs, P.E. & Bianchi, M. 1993. Post-pollination events in species of *Chorisia* (Bombacaceae) and *Tabebuia* (Bignoniaceae) with late-acting self-incompatibility. *Botanica Acta* 106: 64-71.
- Goldenberg, R. & Shepherd, G.J. 1998. Studies on the reproductive biology of Melastomataceae in "cerrado" vegetation. *Plant Systematics and Evolution* 211: 13-29.
- Gribel, R. 1988. Visits of *Caluromys lanatus* (Didelphidae) to flowers of *Pseudobombax tomentosum* (Bombacaceae): a probable case of pollination by marsupials in Central Brazil. *Biotropica* 20: 344-347.
- Gribel, R.; Sazima, I. & Sazima, M. 1990. Flores pedem morcegos. *Ciência Hoje* 61: 22-28.
- Gribel, R.; Gibbs, P.E. & Queiróz, A.L. 1999. Flowering phenology and pollination biology of *Ceiba pentandra* (Bombacaceae) in Central Amazon. *Journal of Tropical Ecology* 15: 247-263.
- Gribel, R. & Gibbs, P.E. 2002. High outbreeding as a consequence of selfed ovule mortality and single vector bat pollination in the amazonian tree *Pseudobombax munguba* (Bombacaceae). *International Journal Plant Sciences* 163: 1035-1043.
- Harder, L.D. & Aizen, M.A. 2010. Floral adaptation and diversification under pollen limitation. *Philosophical Transactions the Royal Society B* 365: 529-543.
- Johnson, S.D.; Collin, C.; Wissman, J.; Halverson, E. & Ågren, J. 2004. Factors influencing variation in seed production among populations of the endangered daisy *Gerbera aurantiaca*. *Biotropica* 36: 148-155.
- Koptur, S. 1984. Outcrossing and pollinator limitation of fruit set: Breeding systems of neotropical *Inga* trees (Fabaceae: Mimosoideae). *Evolution* 38: 1130-1143.
- Kuhlmann, M. & Kuhn, E. 1947. A flora do distrito de Ibiti, município de Amparo. Secretaria da Agricultura do Estado de São Paulo, Instituto de Botânica (publicação da série B), São Paulo. 221p.
- Lennartsson, T. 2000. Extinction thresholds and disrupted plant-pollinator interactions in fragmented plant populations. *Ecology* 83: 3060-3072.
- Lobo, J.A.; Quesada, M. & Stoner, K.E. 2005. Effects of pollination by bats on the mating system of *Ceiba pentandra* (Bombacaceae) populations in the two tropical life zones in the Costa Rica. *American Journal of Botany* 92: 370-376.
- Machado, I.C. & Lopes, A.V. 2003. Recursos florais e sistemas de polinização e sexuais em Caatinga. *In:* Leal, I.R.; Tabarelli, M. & Silva, J.M.C. *Ecologia e Conservação da Caatinga*. Editora Universitária da UFPE, Recife. Pp. 515-563.
- 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.
- MMA - Ministério do Meio Ambiente. 2002. Biodiversidade brasileira: avaliação e identificação de áreas prioritárias para conservação, utilização sustentável e repartição de benefícios da biodiversidade brasileira. MMA, Secretaria de Biodiversidade e Florestas, Brasília. 31p.
- 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.; Gibbs, P.E.; Barbarosa, A.A. & Talavera, S. 1992. Contrasting breeding systems in two *Eriotheca* (Bombacaceae) species of the Brazilian cerrados. *Plant Systematics and Evolution* 179: 207-219.
- Quesada, M.; Stoner, K.E.; Rosas-Guerrero, V.; Palacios-Guevara, C. & Lobo, J.A. 2003. Effects of habitat disruption on the activity of nectarivorous bats (Chiroptera: Phyllostomidae) in a dry tropical forest: implications for the reproductive success of the neotropical tree *Ceiba grandiflora*. *Oecologia* 135: 400-406.
- Renner, S.S. 1998. Effects of habitat fragmentation on plant pollinator interactions in the tropics. *In:* Newbery, D.M.; Prins, H.H.T. & Brown, N.D. *Dynamics of tropical communities*. Blackwell Science, New Jersey. Pp. 339-360.
- Robyns, A. 1963. Essai de Monographie du genre *Bombax* L. s.l. (Bombacaceae). *Bulletin du Jardin Botanique de l'État* 33: 1-315.
- Sabatino, M.; Maceira, N. & Aizen, M.A. 2010. Direct effects of habitat area on interaction diversity in pollination webs. *Ecological Applications* 20: 1491-1497.
- Silva, S.S.P. & Peracchi, A.L. 1995. Observação da visita de morcegos (Chiroptera) às flores de *Pseudobombax grandiflorum* (CAV.) A. Robyns. *Revista Brasileira de Zoologia* 12: 859-865.
- Siqueira-Filho, J.A.; Santos, A.P.B.; Nascimento, M.F.S & Santo, F.S.E. 2009. Guia de campo de árvores da caatinga. Editora e Gráfica Franciscana LTDA, Petrolina. 64p.
- Siqueira-Filho, J.A. & Machado, I.C. 2006. Floração e polinização das bromélias na Mata Atlântica nordestina. *In:* Siqueira-Filho, J.A. & Leme, E.M.C. *Fragmentos da Mata Atlântica do Nordeste: biodiversidade, conservação e suas bromélias*. Andrea Jakobson Estúdio Editorial, Rio de Janeiro. Pp. 159-189.

- Souza, V.C. & Lorenzi, H. 2012. Botânica Sistemática: guia ilustrado para identificação das famílias de Fanerógamas nativas e exóticas no Brasil, baseado em APG III. 3ª ed. Instituto Plantarum, Nova Odessa. 768p.
- Teixeira, R.C. 2010. Partilha de polinizadores por espécies quiropterófilas em um fragmento de cerrado, São Paulo. Tese de Doutorado. Universidade Federal de São Carlos, São Paulo. 116p.
- Velloso, A.L.; Sampaio, E.V.S.B.; Guilietti, A.M.; Barbosa, M.R.V.; Castro, A.A.J.F.; Queiroz, L.P.; Fernandes, A.; Oren, D.C.; Ceastro, L.A.; Carvalho, A.J.E.; Pareyn, F.G.C.; Silva, F.B.R.; Miranda, E.E.; Keel, S. & Gondim, R.S. 2002. Ecorregiões da Caatinga. *In*: Velloso, A.L.; Sampaio, E.V.S.B. & Pareyn, F.G.C. Ecorregiões: propostas para o bioma Caatinga. APNE/TNC do Brasil, Recife. Pp. 7-34.
- Yamamoto, L.F.; Kinoshita, L.S. & Martins, F.R. 2007. Síndromes de polinização e de dispersão em fragmentos da Floresta Estacional Semidecídua Montana, SP, Brasil. *Acta Botanica Brasilica* 21: 553-573.
- Zortéa, M. 2003. Reproductive patterns and feeding habits of three nectarivorous bats (phyllostomidae: Glossophaginae) from the brazilian cerrado. *Brazilian Journal Biology* 63: 159-168.