

Esfingofilia e sistema de reprodução de *Bauhinia curvula* Benth. (Leguminosae: Caesalpinioideae) em cerrado no Centro-Oeste brasileiro

ROBERTO LOBO MUNIN^{1,2}, REINALDO CHAVES TEIXEIRA¹ e
MARIA ROSÂNGELA SIGRIST¹

(recebido: 10 de agosto de 2006; aceito: 18 de outubro de 2007)

ABSTRACT – (Sphingophily and breeding system in *Bauhinia curvula* Benth. (Leguminosae: Caesalpinioideae) in “cerrado” of Central Brazil). The reproductive biology of *Bauhinia curvula* was studied in a “cerrado” fragment in Mato Grosso do Sul State, Brazil. *Bauhinia curvula* is a shrub that blooms during six to seven months (July to November/December) and has a subterranean stem with regeneration function. The flowers are white, hermaphrodite, zigomorphic, with nocturnal anthesis, they exhale unpleasant odor, and last about 11 hours. The stigma is wide and located above and/or in front of the anthers that presents pollen with 98.5% of viability. Nectar is produced in the hipanthium, with 26 µL medium volume and solute concentration around of 15%. Although flowers of *B. curvula* have several characteristics related to both chiropterophilous and sphingophilous syndromes, the small nectar volume and the narrow nectariferous chamber entrance seems to discourage bats visits. *Bauhinia curvula* is self-incompatible and depends on pollinators, therefore it did not bear fruit after spontaneous self-pollination. The studied population presented reduced reproductive effectiveness (0.07), probably due to pollen limitation. *Agrius cingulatus* (Sphingidae) was the only flower visitor which presents visiting behaviour, body size and proboscis length appropriated to effective pollination. This fact aid in a medium to long way the autogamic genotype selection.

Key words - “cerrado”, pollen-limitation, regeneration, sphingophily, subterranean system

RESUMO – (Esfingofilia e sistema de reprodução de *Bauhinia curvula* Benth. (Leguminosae: Caesalpinioideae) em cerrado no Centro-Oeste brasileiro). A biologia reprodutiva de *Bauhinia curvula* foi estudada em remanescente de cerrado em Mato Grosso do Sul. *Bauhinia curvula* é um subarbusto que floresce por seis a sete meses (junho a novembro/dezembro) e possui caule subterrâneo, espessado e gemífero, com função regenerativa. As flores são hermafroditas, zigomorfas, brancas, de antese noturna, exalam odor desagradável e duram 11 horas. O estigma é amplo e fica situado acima e/ou à frente das anteras que apresentam pólen com viabilidade de 98,5%. Néctar é produzido no interior do hipanto, com volume médio de 26 µL e concentração de solutos em torno de 15%. Embora flores de *B. curvula* apresentem diversas características associadas às síndromes de quiropterofilia e esfingofilia, o pequeno volume de néctar e a estreita entrada da câmara nectarífera parecem não estimular visitas de morcegos. *Bauhinia curvula* é auto-incompatível e depende de polinizadores, pois não frutificou após autopolinização espontânea. A população estudada apresentou eficácia reprodutiva reduzida (0,07), provavelmente devido à limitação de pólen. *Agrius cingulatus* (Sphingidae) foi o único visitante floral que apresentou comportamento de visita e comprimentos do corpo e da probóscide adequados para polinizar efetivamente as flores. Esse fato pode favorecer, a médio e longo prazo, a seleção de genótipos autogâmicos.

Palavras-chave - cerrado, esfingofilia, limitação de pólen, regeneração, sistema subterrâneo gemífero

Introdução

Bauhinia é um gênero pantropical com cerca de 300 espécies (Vaz & Tozzi 2003), constituindo um dos maiores gêneros da subfamília Caesalpinioideae (Endress 1994). No Brasil são registradas mais de 200 espécies entre arbóreas, arbustivas e/ou lianas (Vaz & Tozzi 2005). Podem ser utilizadas para diversos fins, como na arborização urbana, na recomposição de vegetação

arbórea, bem como possuem interesse medicinal (Lorenzi 2000, Silva & Cechinel Filho 2002).

As flores das espécies neotropicais do gênero exibem grande diversidade na forma, tamanho, coloração e/ou período e duração da antese (Hokche & Ramírez 1990, Endress 1994), fato que pode ser associado ao tipo de agente polinizador. Espécies com antese diurna, tais como *Bauhinia glabra* Jacq., *B. guianensis* Aubl. e *B. rutilans* Spruce ex Benth, são visitadas e polinizadas por insetos (abelhas, vespas) e/ou beija-flores (Hokche & Ramírez 1990). A polinização por visitantes noturnos, como morcegos, é registrada para seis espécies: *Bauhinia brevipes* Vogel. (= *B. bongardii* Steud.), *B. cupulata* Benth., *B. multinervia* (Kunth) D.C., *B. megalandra*

1. Universidade Federal do Mato Grosso do Sul, Centro de Ciências Biológicas e da Saúde, Departamento de Biologia, Caixa Postal 549, 79070-900 Campo Grande, MS, Brasil.

2. Autor para correspondência: robertomunin@yahoo.com.br

Griseb., *B. pauletia* Pers. e *B. unguilata* L. (Heithaus *et al.* 1974, Ramírez *et al.* 1984, Bergallo 1990, Hokche & Ramírez 1990, Fischer 1992, Silva *et al.* 1997). Como flores quiropterófilas e esfingófilas geralmente apresentam morfologia e biologia similares (Faegri & van der Pijl 1979), essas espécies ditas quiropterófilas podem ser visitadas e/ou polinizadas por esfingídeos (*e.g.* *B. cupulata*, *B. pauletia*) (Heithaus *et al.* 1974, Silberbauer-Gottsberger & Gottsberger 1975). Esfingofilia é relatada para *B. cupulata* e *B. curvula* Benth. por Silberbauer-Gottsberger & Gottsberger (1975), que registram sucessivas visitas de mariposas às flores de ambas espécies. Segundo Endress (1994) *Bauhinia candicans* Benth. e *B. platypetala* Burch. ex Benth. são espécies esfingófilas. Hokche & Ramírez (1990) mencionam esfingídeos como polinizadores noturnos de *B. aculeata* L. (= *B. forficata* Link), porém abelhas e borboletas como polinizadores diurnos.

Embora o hermafroditismo pareça ser a condição mais comum, o gênero inclui exemplos de andromonoiccia (*B. aculeata*, *B. cupulata*, *B. pauletia*, *B. unguilata*), ginomonoiccia (*B. divaricata* Lam.) e androginodioiccia (*B. malabarica* Roxb.) (Heithaus *et al.* 1974, Ramírez *et al.* 1984, Tucker 1988, Hokche & Ramírez 1990, Endress 1994, Silva *et al.* 1997). Em estudos sobre o sistema de reprodução, a auto-incompatibilidade foi verificada em *B. unguilata* (Bawa 1974, Ramírez *et al.* 1984), *B. championii* (Benth.) Benth. e *B. corymbosa* Roxb. e a autocompatibilidade em *B. pauletia* (Heithaus *et al.* 1974), *B. purpurea* L. e *B. variegata* L. (Lau *et al.* 2005). Esterilidade é observada em *B. x blakeana*, espécie oriunda da hibridização entre *B. purpurea* e *B. variegata* (Lau *et al.* 2005).

Considerando que espécies de *Bauhinia* com antese noturna podem potencialmente ser polinizadas por morcegos e/ou esfingídeos e que as características florais de *B. curvula* estão de acordo com as síndromes de quiropterofilia e esfingofilia, este trabalho investiga a morfologia e a biologia floral, a reprodução e os visitantes das flores desta espécie, visando esclarecer seu sistema de polinização.

Material e métodos

Este estudo foi realizado entre 2002 e 2005, em dois remanescentes contíguos de cerrado em área urbana (20°27' S e 54°37' W, 530 m de altitude): (i) um pertencente à Reserva Particular de Patrimônio Natural da Universidade Federal de Mato Grosso do Sul (RPPN/UFMS), com 36,5 ha e vegetação constituída por cerrado e cerradão, e (ii) o outro uma área particular com 24 ha e formada principalmente por campo

sujo. A região apresenta clima do tipo Tropical Chuvoso de Savana (subtipo Aw) (Köppen 1948) com inverno seco e frio (maio a agosto) e verão chuvoso e quente (dezembro a março). A precipitação média anual é de 1.532 mm, a umidade relativa é geralmente baixa, raramente atingindo 80% e as temperaturas médias anuais variam entre 20 e 22 °C.

No campo foram anotadas informações sobre a altura das plantas, tipo e disposição das inflorescências e flores nos indivíduos, bem como a ocorrência de sistemas subterrâneos de reprodução a partir da escavação de seis plantas. Em 2002 o período de floração foi acompanhado semanalmente, de abril a outubro, sendo quantificado o número de botões e flores presentes em cinco plantas ocorrentes na borda de trilhas preexistentes na RPPN/UFMS. Estes dados foram utilizados para definir o pico de floração da espécie na área de estudo. Nos demais anos foi registrada somente a época de floração (início e término).

Dados sobre a morfologia, coloração e presença de odor nas flores foram registrados no campo e/ou laboratório. Para medir o comprimento das flores, estames e anteras foram utilizadas 34 flores. Para efeito de comparação foram feitas medidas da área e do diâmetro da entrada do hipanto (câmara nectarífera) e do volume de néctar registrado até 23h00 em flores de *B. curvula* e de duas espécies quiropterófilas, *B. holophylla* (Bong.) Steud. e *B. unguilata*. Os eventos de biologia floral foram investigados em flores marcadas ($n = 20$) entre 16h30 e 6h00. A viabilidade do pólen foi estimada pela coloração com carmim acético (Dafni 1992), a partir de 35 flores coletadas em pré-antese e provenientes de 20 plantas. Para cada flor foram quantificados 200 grãos de pólen/lâmina misturando-se os grãos de todas as anteras. A receptividade do estigma foi verificada em campo, através da presença de umidade na superfície estigmática. O número de óvulos foi quantificado em ovários de 15 flores.

O volume e a concentração de solutos do néctar foram quantificados em flores previamente ensacadas, através de medidas repetidas, em intervalos de duas horas, durante dois períodos: um compreendido entre 19h00-23h00 ($n = 44$ flores) e outro entre 1h00-5h00 ($n = 14$). Para as medidas do segundo período o néctar produzido na primeira parte da noite foi retirado e descartado às 24h00. Devido à variação do volume de néctar entre as diferentes classes de horário, foi variável a quantidade de flores utilizadas para verificar a concentração de solutos entre estas classes. A concentração de solutos no néctar foi medida com auxílio de refratômetro de bolso e o volume com seringa de 1,0 mL, graduada em décimo de mililitros (Tschapka *et al.* 1999).

Os estudos sobre o sistema reprodutivo foram realizados em pelo menos duas estações reprodutivas e foram testados por meio de experimentos de autopolinização espontânea e manual e de polinização cruzada em flores ensacadas na pré-antese, emasculadas ou não, e provenientes de aproximadamente 50 indivíduos. O desenvolvimento de frutos em condições naturais (controle) foi verificado em flores marcadas e com livre acesso aos visitantes florais. A partir dos dados obtidos foram calculados o índice de autopolinização espontânea

(IAS), o índice de auto-incompatibilidade (ISI) e a eficácia reprodutiva (ER) (Sobrevila & Arroyo 1982) (tabela 2). Após 15 a 30 dias de maturação, os frutos obtidos nos experimentos de autopolinização manual e em condições naturais e parte dos frutos oriundos de polinização cruzada, foram coletados e abertos para a contagem das sementes.

As observações sobre os visitantes florais de *B. curvula* Benth. foram realizadas entre agosto e outubro nos quatro anos de estudo, principalmente no período vespertino e noturno, entre 17h00 e 23h00 (20 plantas) e 23h00 e 5h00 (seis plantas) durante 24 dias não consecutivos, totalizando 156 horas de observações. O comportamento dos visitantes florais de *B. curvula* foi registrado através de observações visuais diretas, sendo complementadas com auxílio de fotografias. Foram registrados os horários, o número de turnos de visitação ou visitas (período em que as flores da planta focal foram continuamente visitadas por dado visitante floral) (Fischer 1992), a frequência de visita (= número de turnos/total de horas de observação), o tempo de permanência dos visitantes nas flores, a quantidade de flores visitadas/turno, o recurso procurado e/ou o modo de visitar as flores. Quando possível os visitantes florais foram fotografados e/ou coletados, montados e/ou fixados em álcool 70% e enviados a especialistas para identificação. A espessura da porção distal da língua de indivíduos de *Glossophaga soricina* (Pallas, 1766) da Coleção Zoológica da UFMS ($n = 7$) foi medida com auxílio de paquímetro.

Material testemunho da espécie vegetal estudada está depositado no Herbário da Universidade Federal de Mato Grosso do Sul, Campo Grande (CGMS 08828).

Nos estudos sobre o sistema reprodutivo, teste do Qui-quadrado (χ^2) e Teste t (Sokal & Rohlf 1981) foram utilizados para verificar se ocorre diferença na proporção de frutos e na quantidade sementes formadas em cada tratamento, respectivamente. Teste t também foi utilizado para a comparação do comprimento dos estames e anteras. ANOVA seguida de teste Tukey foram utilizados para verificar se ocorre diferença na área e diâmetro da entrada do hipanto (câmara nectarífera) e volume de néctar entre *B. curvula*, *B. holophylla* e *B. unguolata*.

Resultados

As plantas de *Bauhinia curvula* Benth. são subarbustos e ocorrem em porções pouco sombreadas das bordas e clareiras das áreas de estudo e atingem até 3,0 m de altura (figura 1). Nesta espécie ocorre órgão subterrâneo espessado, pouco profundo, de formato irregular, com crescimento secundário e origem caulinar (Edna Scremin Dias, dados não publicados), do qual partem os ramos aéreos da planta (figura 2) e que possui brotos responsáveis pela formação de novos ramos (Lidimila de Paula Tadei, dados não publicados). Em *B. curvula* as inflorescências são pseudo-racemos

terminais (Vaz & Tozzi 2003), com longos pedúnculos que expõem as flores acima da folhagem. Em 2002 a espécie floresceu por cerca de seis meses, com início em junho (estação seca) e término em meados de novembro (início da estação chuvosa), apresentando maior produção de botões e flores (pico de floração) em agosto (figura 5). Entretanto, a floração pode estender-se até dezembro.

As flores de *B. curvula* são hermafroditas, pentâmeras, zigomorfas, têm $58,2 \pm 9,3$ mm de comprimento e geralmente ocupam posição horizontal em relação ao solo. O cálice é reflexo com sépalas de cor castanho-esverdeada na face externa e creme a esbranquiçada na face interna (figura 3). A corola possui pétalas lineares e brancas. O androceu apresenta dez estames brancos, adelfos na base formando uma coluna ou tubo estaminal (Vaz & Tozzi 2003) e heterodínamos, sendo geralmente cinco maiores (média = $49,1 \pm 2,8$ mm) e cinco menores (média = $37,6 \pm 2,9$ mm, $P < 0,0001$, teste t). Os estames maiores apresentam anteras significativamente mais longas ($9,0 \pm 1,1$ mm) que os estames menores ($6,3 \pm 0,9$ mm, $P < 0,0001$, teste t). As anteras são rimosas, versáteis, introrsas (figura 3) e produzem pólen com viabilidade em torno de 98,5% ($\pm 2,1\%$). O estigma é capitado (Endress 1994), com superfície ampla e assimétrica e fica situado à frente e/ou acima das anteras (figura 3). O ovário é estipitado e possui, em média, 16 óvulos ($\pm 2,0$ óvulos).

O néctar floral é produzido e armazenado no interior de hipanto (câmara nectarífera), que possui $55,1 \pm 2,0$ mm² de área (tabela 1) e é internamente revestido por tecido nectarífero. A entrada da câmara tem $1,4 \pm 0,4$ mm de diâmetro e é guarnecida por tricomas (figura 13d in Vaz & Tozzi 2003). As flores produziram em média $26,0 \mu\text{L}$ ($\pm 27,0 \mu\text{L}$) de néctar, com concentração média de solutos de $15,0 \pm 2,4\%$ ($n = 58$). Flores de *B. curvula* apresentam volume de néctar, área e entrada da câmara nectarífera significativamente menores que flores de *B. holophylla* e *B. unguolata* (tabela 1).

As flores abrem no final da tarde ou início da noite, entre 18h00 e 19h00, e duram cerca de 11 horas. Uma a 10 flores abrem a cada noite, sendo mais comum três a quatro flores. De modo geral, há sincronia na abertura das flores dentro e entre plantas. A antese das flores inicia com o aparecimento de fendas no cálice, que infla, sendo seguido por abertura abrupta das sépalas que refletem para trás. No momento da abertura a flor exala odor forte e enjoativo similar ao de repolho, as anteras estão abertas, o estigma está receptivo e há produção de néctar (figura 6). O processo de abertura da flor demora até 30 minutos. Após a antese da flor (19h00), a produção de néctar aumenta, atinge pico às 21h00 e decresce gradativamente,

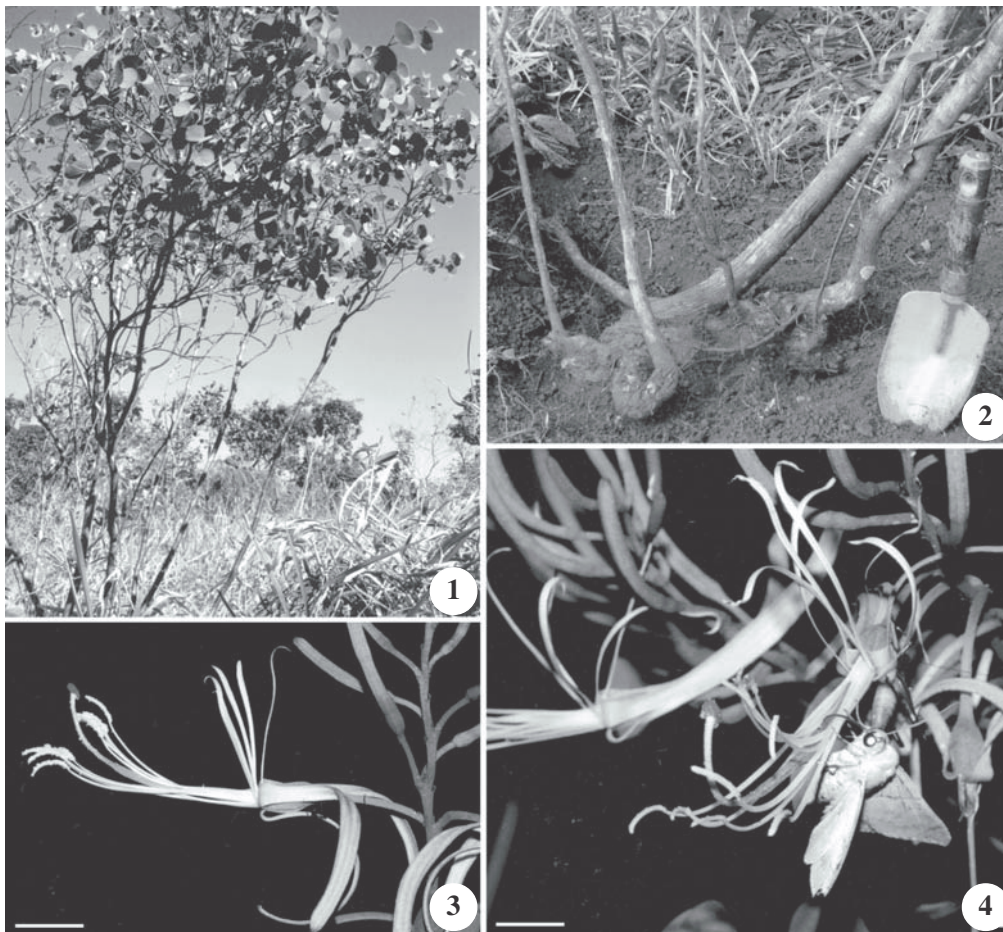


Figura 1-4. *Bauhinia curvula*: planta (1), caule subterrâneo (2), flor em vista lateral (3) e ao ser visitada por mariposa cf. Mimmalonidae (4). Barras = 1,0 cm.

Figure 1-4. *Bauhinia curvula*: habit (1), subterranean stem (2), flower in a lateral view (3) and receiving visit from cf. Mimmalonidae moth (4). Bars = 1.0 cm.

Tabela 1. Diâmetro da entrada da câmara nectarífera, área de produção de néctar e volume do néctar secretado por flores de *Bauhinia curvula*, *B. holophylla* e *B. unguolata* ocorrentes em fragmento de cerrado, Mato Grosso do Sul. Médias seguidas por letras distintas na mesma coluna diferem significativamente (Tukey, $\alpha = 0,05$; $n =$ número).

Table 1. Diameter of the nectariferous chamber entrance, nectar production area and secreted floral nectar volume for *Bauhinia curvula*, *B. holophylla* and *B. unguolata*, that occur in a “cerrado” fragment, Mato Grosso do Sul. Averages followed by distinct letters in the same column are significantly different (Tukey, $\alpha = 0.05$; $n =$ number).

Espécies	Diâmetro da entrada da câmara nectarífera (mm) $x \pm s (n)$	Néctar	
		Área de produção (mm ²) $x \pm s (n)$	Volume (µL) $x \pm s (n)$
<i>Bauhinia curvula</i>	1,4 ± 0,4 (9) a	55,1 ± 2,0 (19) a	32,0 ± 16,0 (44) a
<i>Bauhinia holophylla</i>	3,2 ± 0,7 (25) b	96,8 ± 2,4 (10) b	112,0 ± 31,0 (06) b
<i>Bauhinia unguolata</i>	3,5 ± 0,7 (14) b	97,7 ± 3,7 (21) b	93,0 ± 40,0 (20) b
ANOVA	$F = 30,817$ $gl = 2$ $P = 0,000$	$F = 16,830$ $gl = 2$ $P = 0,000$	$F = 44,345$ $gl = 2$ $P = 0,000$

sendo que às 3h00 quase não há mais néctar (figura 6). A concentração de solutos decresce progressivamente ao longo da noite, se estabiliza às 3h00, com queda abrupta às 5h00 (figura 6). As flores murcham no início da manhã por exposição ao sol e/ou pela elevação da temperatura.

Na população estudada não houve produção de frutos após autopolinização espontânea (IAS = 0) e a taxa de frutificação após autopolinização manual foi baixa (6%), ocasionando baixo valor no ISI (tabela 2). O percentual de frutificação em condições naturais foi baixo em relação à frutificação após polinização cruzada (ER = 0,07; tabela 2). Frutos oriundos de polinização cruzada também produziram maior número médio de sementes. Houve diferença significativa entre a proporção de frutos formados por flores autopolinizadas manualmente e aquelas submetidas à polinização cruzada ($\chi^2 = 25,190$; $gl = 1$), bem como entre o número médio de sementes produzidas entre esses dois tratamentos ($P = 0,0272$; teste t). Entretanto, a proporção de frutos e o número médio de sementes produzidas por frutos formados em condições naturais em relação aos frutos autogâmicos não diferiram significativamente ($\chi^2 = 0,022$; $gl = 1$; $P = 0,3320$; teste t). Os frutos (vagens) amadurecem e abrem entre 60 e 90 dias.

Durante o período de estudo as flores foram visitadas por duas espécies de mariposas (*Agrius cingulatus* Fabr., Sphingidae, e por uma espécie não identificada, provavelmente pertencente a Mimallonidae, figura 4),

além do besouro *Cyclocephala paraguayensis* Arrow. (Scarabaeidae). *Agrius cingulatus* visitou as flores de *B. curvula* entre 19h50min e 2h25min, geralmente em noites claras e com pouco vento, sendo registrados quatro turnos de visitação em setembro de 2002 e três em outubro de 2005 (frequência de visita = 0,045 h⁻¹). Essa espécie de mariposa visitou as flores do seguinte modo: em vôo pairado defronte à flor, introduzia a probóscide distendida no interior da coluna estaminal e hipanto, provavelmente para retirar néctar. Nesse momento, contactava estigma e anteras com a porção ventral do corpo. Após cerca de 5 segundos, abandonava a flor, podendo visitar outras flores da mesma planta ou outro indivíduo próximo, ou mesmo retornar à flor visitada. A cada turno de visitação geralmente visitou até três flores. A provável espécie de Mimallonidae foi observada em 2003, 2004 e 2005, tendo sido registradas cinco visitas (0,032 h⁻¹), geralmente entre 19h00 e 21h00. Ao visitar, a mariposa pousava geralmente sobre as sépalas, base das pétalas e/ou tubo estaminal e, muitas vezes dependurada (figura 4), introduzia a probóscide na base da flor, junto ao hipanto, para tomar néctar. Permanecia em média 1 minuto e 30 segundos nas flores visitadas e geralmente não contactava anteras e estigma.

Cerca de uma hora após a antese, besouros *C. paraguayensis* ocasionalmente agregavam-se nas flores (até seis indivíduos), permanecendo na flor provavelmente até o dia seguinte, pois durante as observações esses

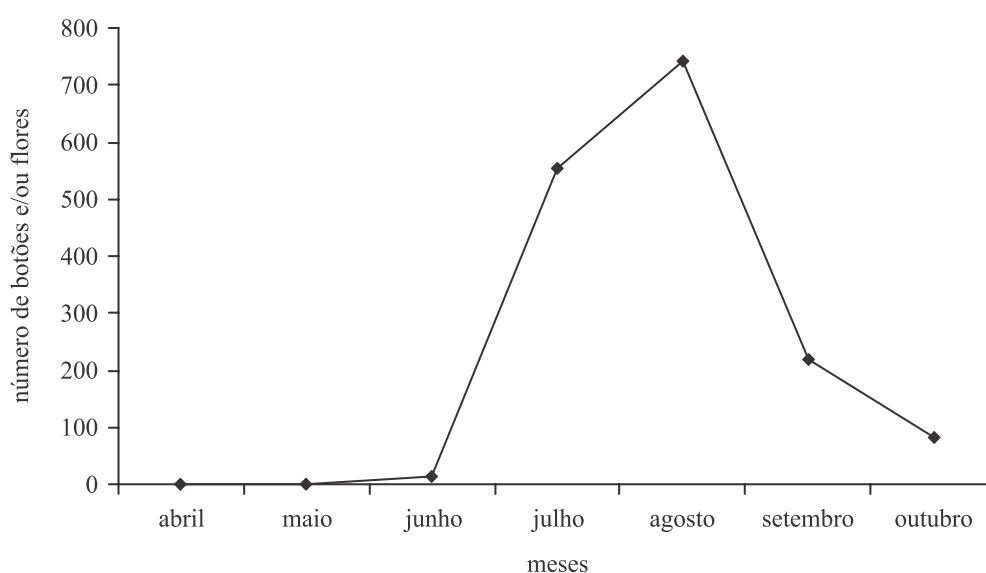


Figura 5. Fenologia de floração de *Bauhinia curvula* em 2002, em remanescente de cerrado, Campo Grande, Mato Grosso do Sul.

Figure 5. Blooming phenology of *Bauhinia curvula* in 2002, in a fragment of "cerrado", Campo Grande, Mato Grosso do Sul State.

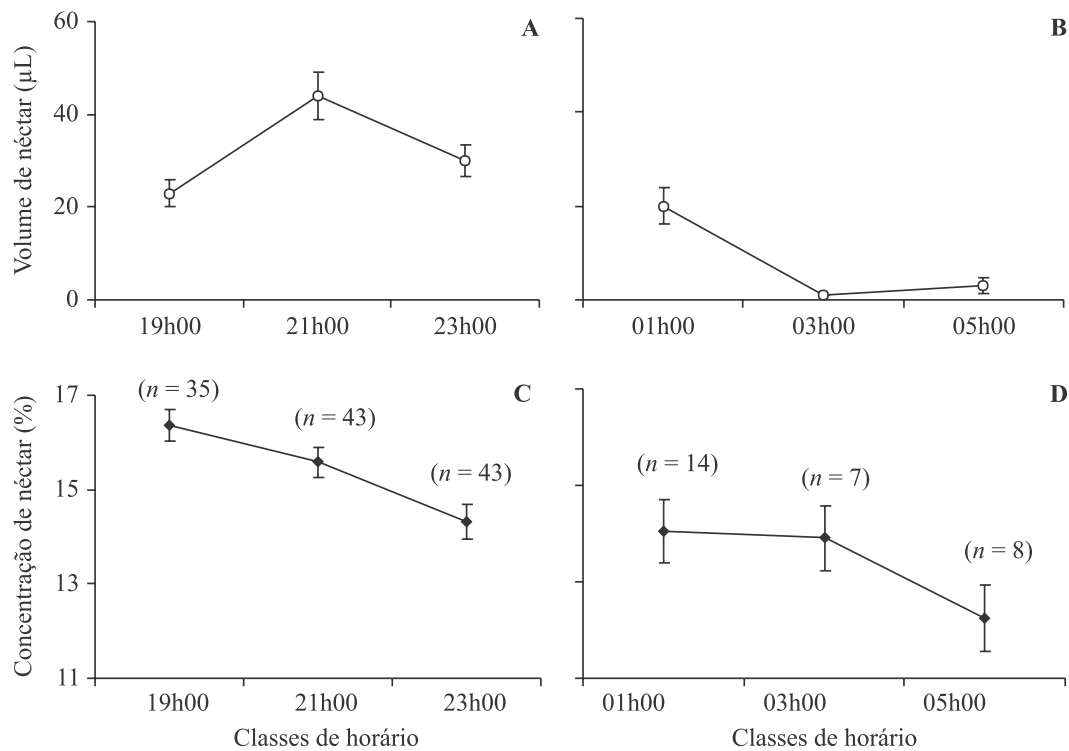


Figura 6. Volume (A e B) e concentração de solutos (C e D) no néctar floral de *Bauhinia curvula* em dois períodos da noite (19h00-23h00 e 01h00-05h00), em seis classes de horários, em remanescente de cerrado, Campo Grande, Mato Grosso do sul. Barras = erro padrão.

Figure 6. Volume (A and B) and solute concentration (C and D) in the floral nectar of *Bauhinia curvula*, in two periods of the night (19h00-23h00 and 01h00-05h00), in six hour classes, in a fragment of “cerrado”, Campo Grande, Mato Grosso do Sul state. Bars = standard error.

Tabela 2. Resultados dos experimentos para testar o sistema de reprodução de *Bauhinia curvula* em dois remanescentes de cerrado, Campo Grande, Mato Grosso do Sul. IAS = índice de autopolinização espontânea (% de frutos formados por flores autopolinizadas espontaneamente/% flores autopolinizadas manualmente); ISI = índice de auto-incompatibilidade (% de frutos formados por flores autopolinizadas manualmente/% flores submetidas à polinização cruzada); ER = eficácia reprodutiva (% frutos formados em condições naturais/% frutos formados por polinização cruzada) (Sobrevila & Arroyo 1982).

Table 2. Experiments results of the breeding system in *Bauhinia curvula* in two fragments of cerrado, Campo Grande, Mato Grosso do Sul. IAS = index of spontaneous self-pollination (% of fruit set by spontaneous self-pollinated flowers/% of hand self-pollinated flowers); ISI = index of self-incompatibility (% of fruit set by hand self-pollinated flowers/% of flowers submitted to crosspollination); ER = reproductive effectiveness (% of fruit set in natural conditions/% of fruit set followed crosspollination) (Sobrevila & Arroyo 1982).

Tratamentos	% (nº frutos/nº flores)	número de sementes $x \pm s$ (nº frutos)
Autopolinização espontânea	0 (0/50)	–
Autopolinização manual	6 (3/50)	4,3 \pm 1,53 (3)
Polinização cruzada	54 (27/50)	10,95 \pm 4,71 (20)
Condições naturais	4 (5/123)	7,8 \pm 5,4 (5)
IAS	0	
ISI	0,11	
ER	0,07	

insetos não voavam de flor em flor. Ao pousar sobre a flor alguns besouros geralmente dirigiam-se às anteras, ingeriam pólen e, posteriormente caminhavam até a base da flor. Nessa ocasião, forçavam a entrada da coluna estaminal e atingiam o hipanto, onde permaneciam, provavelmente tomando néctar. Também utilizaram a flor como local para cópula e durante a permanência na flor eventualmente contatavam anteras e estigma. Gafanhotos (Orthoptera) não identificados foram observados com frequência comendo diversas partes florais.

Discussão

Na população estudada de *B. curvula* Benth. o caule subterrâneo gemífero é importante na manutenção das plantas na área de estudo, pois permite a formação de novos ramos e, portanto a regeneração dos indivíduos após perda da parte aérea por seca e/ou queimadas, fato comumente observado na área de estudo (Lidimila de Paula Tadei, dados não publicados). Sistemas subterrâneos gemíferos estão relacionados à sobrevivência das espécies em condições desfavoráveis do ambiente, favorecendo a regeneração dos ramos aéreos das plantas. Aproximadamente 50% da vegetação herbácea e subarborescente do Cerrado apresenta diversos tipos de órgãos subterrâneos espessados, sugerindo a importância ecológica dessas estruturas para espécies deste tipo de savana (Vilhalva & Appezzato-da-Glória 2006).

Bauhinia curvula apresenta padrão de floração anual estendido (Newstrom *et al.* 1994), pois floresce uma vez por ano, por mais de cinco meses. Floração anual é comumente observada no gênero *Bauhinia* (Hokche & Ramírez 1990) e para a maioria das espécies esfingófilas estudadas na Costa Rica (Koptur 1983, Haber & Frankie 1989) e no cerrado do Brasil Central (Oliveira *et al.* 2004), embora também haja registro de espécies esfingófilas com floração contínua (Newstrom *et al.* 1994) (*e.g.* *Inga brenesii* Standl., Koptur 1983) ou supra-anual (*e.g.* *Cestrum alternifolium* (Jacq.) Schulz, Haber & Frankie 1989). Entretanto, padrão estendido, com florescimento por longo período, é menos frequente em espécies polinizadas por esfingídeos, para as quais predomina floração por breve período (< 2 meses) ou por até quatro meses (Koptur 1983, Haber & Frankie 1989, Oliveira *et al.* 2004). Para *B. curvula* o florescimento longo parece ser vantajoso, pois permite que a espécie floresça também na estação úmida, aumentando a possibilidade das flores serem polinizadas pelo esfingídeo *Agrius cingulatus* Fabr., que segundo Haber & Frankie (1989) é sazonal, sendo registrado em floresta seca da Costa Rica somente na estação úmida.

Sazonalidade em esfingídeos foi registrada na caatinga e no brejo por Gusmão & Creão-Duarte (2004), que discutem que a ocorrência deste grupo de lepidópteros no período chuvoso pode estar relacionada à disponibilidade de água no solo, fator importante para a passagem da fase de pupa, vivida no solo, para a fase adulta. De acordo com Haber & Frankie (1989) e Oliveira *et al.* (2004) a maior concentração de esfingídeos na estação úmida ou a ocorrência em determinado local depende geralmente da presença de plantas nas quais as larvas se alimentam. Segundo Janzen (1981), larvas de esfingídeos utilizam espécies de poucas famílias botânicas (*e.g.* Anacardiaceae, Apocynaceae, Bignoniaceae, Euphorbiaceae, Moraceae, Rubiaceae, Solanaceae, Vitaceae), cujas folhas são ricas em alcalóides, látex, óleos essenciais ou outros compostos tóxicos. Esse mesmo autor (Janzen 1981) observou, em floresta tropical semidecídua, que *A. cingulatus* utilizou apenas espécies de Convolvulaceae como planta hospedeira das larvas.

As flores de *B. curvula* podem ser classificadas como tipo tubo (Faegri & van der Pijl 1979), caráter comum a espécies esfingófilas (Baker 1961, Haber & Frankie 1989, Perret *et al.* 2001, Johnson *et al.* 2004). A forma de tubo é conferida às flores pelos estames e gineceu, que participam da morfologia geral da flor (Endress 1994), sendo que o néctar fica escondido pela coluna estaminal e é acessível somente a visitantes de língua longa. Apesar de *B. curvula* possuir flor tipo tubo, apresenta polinização estenotribica, pois os órgãos sexuais estão situados na porção inferior da flor e o polinizador carrega pólen na porção ventral do abdômen (Faegri & van der Pijl 1979).

Apesar das flores de *B. curvula* apresentarem diversas características associadas à síndrome de quiropterofilia, tais como antese noturna, corola branca e produção de odor forte (Faegri & van der Pijl 1979, Haber & Frankie 1989, Proctor *et al.* 1996), e durarem uma noite, atributo comum à maioria das espécies polinizadas por morcegos investigadas no cerrado (Oliveira *et al.* 2004), consideramos esta espécie esfingófila. Isto porque o reduzido volume de néctar produzido pelas flores de *B. curvula* (26 µL) parece desestimular visitas de morcegos, de maneira semelhante ao que foi verificado por Silva & Sazima (1995) para a cactácea esfingófila *Cereus peruvianus* (L.) Miller. De modo geral flores quiropterófilas produzem volume de néctar duas a três vezes maior (*e.g.* Sazima *et al.* 1999), quando comparadas com flores esfingófilas (*e.g.* Haber & Frankie 1989). A mesma relação vale para *B. holophylla* e *B. unguilata*, bem como outras espécies de *Bauhinia* polinizadas por morcegos (*B. bongardii* Steud., *B. pauletia* Pers.) (Bergallo 1990, Hokche &

Ramírez 1990) e esfingídeos (*B. aculeata* L., Hokche & Ramírez 1990). Além disso, a entrada mais estreita da câmara nectarífera das flores de *B. curvula* em relação às de *B. holophylla* e *B. unguolata* pode dificultar ou restringir acesso ao néctar por parte de morcegos Glossophaginae (*e.g.* *Glossophaga soricina*), que possuem língua mais espessa ($1,69 \pm 0,3$ mm) que a probóscide de mariposas Sphingidae.

O néctar de *B. curvula* foi quantitativamente consistente com o observado para outras flores esfingófilas (Haber & Frankie 1989, Hokche & Ramírez 1990, Raguso *et al.* 2003, Oliveira *et al.* 2004, Johnson *et al.* 2004), porém apresentou menor volume que algumas espécies esfingófilas de tubo longo como *Hymenocallis littoralis* (Jacq.) Salisb. (Amaryllidaceae), *Lindenia rivalis* Benth. (Rubiaceae) e as cactáceas *Acanthocereus pentagonus* (L.) Britt. & Rose e *C. peruvianus* (Haber & Frankie 1989, Silva & Sazima 1995). O padrão de secreção de néctar de *B. curvula* concorda com o observado para *Hylocereus costaricensis* (Weber) Britt. & Rose por Haber & Frankie (1989), mas discorda da maioria das espécies esfingófilas estudadas por estes autores na Costa Rica, bem como *Inga oerstediana* Benth. (Koptur 1983), cujas flores apresentaram secreção contínua de néctar durante toda a noite.

A concentração média de solutos no néctar de *B. curvula* (15,0%) foi baixa, diferindo do registrado para a maioria das espécies esfingófilas estudadas (Koptur 1983, Haber & Frankie 1989, Silva & Sazima 1995, Perret *et al.* 2001), incluindo *B. aculeata* (= *B. forficata*) na Venezuela (19,35%, Hokche & Ramírez 1990) e no Brasil (24,5%, variando de 17,0% a 30,0%, Paulino Neto, dados não publicados). Na Costa Rica, 23 espécies polinizadas por mariposas apresentaram concentração média de solutos do néctar de 20,5%, com variação de 5% a 39% (Haber & Frankie 1989). Concentração de néctar semelhante à de *B. curvula* (15,0%) foi registrada por Johnson *et al.* (2004) em *Oxyanthus pyriformis* (Hochst.) Skeels subsp. *pyriformis* (16,2%). O padrão de concentração de solutos no néctar de *B. curvula* ao longo da noite foi semelhante ao da espécie esfingófila *I. oerstediana* (Koptur 1983), mais concentrado após a antese e diluído na madrugada.

Bauhinia curvula é predominantemente auto-incompatível (ISI = 0,11), embora possa ocorrer certo grau de compatibilidade, pois houve frutificação (6%) após autopolinização manual, conforme também observado por Ramírez *et al.* (1984) em *B. unguolata* (8% e 13%). Frutificação após autopolinização não é fato raro em espécies auto-incompatíveis e pode ser importante para garantir a formação de descendentes via reprodução

sexuada na escassez de polinizadores adequados. Número de sementes menor em frutos autogâmicos que frutos alogâmicos foi verificado em *B. unguolata* (Ramírez *et al.* 1984), assim como em espécies de outros grupos, por exemplo, em *Swertia perennis* L. (Gentianaceae) (Lienert & Fischer 2004). A ausência de frutificação após autopolinização espontânea (IAS = 0) indica que *B. curvula* depende de polinizadores. Nesta espécie, autopolinização espontânea é evitada provavelmente pela posição do estigma em relação às anteras (hercogamia). A hercogamia é geralmente interpretada como uma estratégia reprodutiva que promove polinização cruzada, pois evita ou restringe a autopolinização. Entretanto, de acordo com Webb & Lloyd (1986) em espécies hermafroditas e auto-incompatíveis, a hercogamia funciona como mecanismo para evitar a obstrução da superfície estigmática com pólen inadequado (auto), além de “controlar” o comportamento do polinizador, de modo que anteras e estigma sejam contatados em uma única visita.

A reduzida eficácia reprodutiva de *B. curvula* (0,07), oriunda do baixo percentual de frutificação em condições naturais, demonstra ausência ou serviço ineficiente de polinização, resultante provavelmente da baixa frequência de visitas, incluindo a de *A. cingulatus*. Este esfingídeo foi o único visitante que apresentou comportamento de visita, comprimento do corpo (42 a 47 mm) e da probóscide (90 a 110 mm) (Haber & Frankie 1989, Silva & Sazima 1995) adequados para polinizar efetivamente as flores de *B. curvula*. Além disso, o menor número de sementes formadas em frutos de polinização aberta em relação aos de polinização cruzada mostra que *B. curvula* apresenta limitação de pólen (Larson & Barret 2000), pois após polinização natural não maturaram todas as sementes que um fruto é capaz de produzir (tabela 2). Segundo Ashman *et al.* (2004), limitação de pólen é resultado de quantidade ou qualidade inadequada de pólen depositado no estigma, e pode ser decorrente de serviço de polinização inadequado (*e.g.* poucas visitas e/ou deposição de pouco pólen por visita) e deposição de pólen incompatível no estigma, respectivamente. Heithaus e colaboradores (1982) mostram que a ausência de polinização foi o principal fator na redução de sementes em *B. unguolata* na Costa Rica. Baixa frequência de visitas de esfingídeos foi observada em algumas espécies esfingófilas e foi apontada como causa da produção limitada de frutos em condições naturais (Vesprini & Galetto 2000, Raguso *et al.* 2003, Darrault & Schindwein 2005).

Na área de estudo vários fatores podem estar contribuindo para a baixa taxa de visitação de esfingídeos

às flores de *B. curvula*, dentre eles as características do néctar, que possui baixa concentração de solutos em relação à maioria das espécies esfingófilas registrada na literatura consultada e é produzido em pequena quantidade e por período relativamente curto (oito horas). Tais características poderiam desestimular os esfingídeos, principalmente porque este grupo de insetos geralmente visita diversas espécies com flores não esfingófilas, incluindo plantas quiropterófilas (e.g. *B. unguolata*, tabela 2 in Haber & Frankie 1989). Na área de estudo, esfingídeos foram observados visitando esporadicamente flores de quatro espécies quiropterófilas que ocorrem simpatricamente com *B. curvula*: *B. holophylla*, *B. unguolata*, *Caryocar brasiliense* Camb. e *Luehea grandiflora* Mart.. Destas, três espécies (exceto *B. holophylla*) sobrepõem parte do período de floração com *B. curvula* e podem ser mais “atraentes” a estes insetos, pois têm flores que produzem maior volume de néctar (e.g. *B. unguolata*, tabela 1). Em *B. curvula*, o curto período de produção de néctar também pode ser responsável pela ausência de visitantes diurnos como é comum em flores de antese noturna, incluindo espécies esfingófilas (e.g. Wolff *et al.* 2003). Além disso, é sabido que a fragmentação florestal promove a perda de polinizadores nativos e, conseqüentemente, interrompe a interação planta-polinizador (Ashman *et al.* 2004, Knight *et al.* 2006) e isto pode estar ocorrendo, pois a área de estudo corresponde a um fragmento urbano.

A mariposa cf. Mimallonidae é pilhadora do néctar floral de *B. curvula*, uma vez que não contata anteras e estigma durante suas vistas. Os besouros são pilhadores de pólen e néctar cuja presença pode desencorajar e/ou atrapalhar as visitas dos polinizadores efetivos, pois muitas vezes ficam na entrada do hipanto. Besouros *Cyclocephala melanocephala* Fabr. foram observados em flores de *C. peruvianus* (Silva & Sazima 1995) e *Datura wrightii* Regel. (Raguso *et al.* 2003), nas quais aparentemente comiam partes florais, o que segundo Silva & Sazima (1985) é comportamento característico da espécie. Os gafanhotos atuam de modo negativo no sucesso reprodutivo de *B. curvula*, pois reduzem a quantidade de flores por planta, que nesta espécie é pequena, geralmente 3-4 flores/noite. Segundo Heithaus *et al.* (1982) herbívoros que consomem flores causam grande perda no potencial reprodutivo de algumas Leguminosae. Ainda de acordo com estes autores a herbivoria floral foi um dos fatores que reduziu o potencial reprodutivo de *B. unguolata* em floresta úmida da Costa Rica.

Considerando que *B. curvula* é predominantemente auto-incompatível e depende de polinizador, que a

maioria dos visitantes florais é pilhador ou herbívoro e que visitas do principal polinizador, o esfingídeo *Agrius cingulatus*, são pouco freqüentes, não é surpresa que na população estudada ocorra limitação de pólen. Este fato pode favorecer, a médio e longo prazo, a seleção de genótipos autogâmicos (Berjano *et al.* 2006). Em *B. curvula*, parte dos indivíduos da população é mantida a partir da rebrota do caule subterrâneo gemífero, que regenera a parte aérea após seca e/ou queimada.

Agradecimentos – Revisores anônimos pela análise do manuscrito e valiosas sugestões, Dra. Ângela Lúcia Bagnatori Sartori, Dr. Olaf Hermann Hendrik Mielke e Dr. Sergio Ide, pela identificação de *Bauhinia curvula*, das mariposas e do besouro, respectivamente, Dra. Edna Scremin Dias e Silvana Cristina Hammerer de Medeiros pela investigação anatômica da estrutura subterrânea.

Referências bibliográficas

- ASHMAN, T.L., KNIGHT, T.M., STEET, 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.
- BAWA, K. 1974. Breeding systems of tree species of a lowland tropical community: evolutionary and ecological considerations. *Evolution* 28:85-92.
- BAKER, H.G. 1961. The adaptations of flowering plants to nocturnal and crepuscular pollinators. *Quarterly Review of Biology* 36:64-73.
- BERGALLO, H.G. 1990. Biologia floral e polinização de *Bauhinia bongardii* Steud na Serra dos Carajás, Pará. *Revista Brasileira de Biologia* 50:401-405.
- BERJANO, R., VEGA, C., ARISTA, M. ORTIZ, P.L. & TALAVERA, S. 2006. A multi-year study of factors affecting fruit production in *Aristolochia paucinervis* (Aristolochiaceae). *American Journal of Botany* 93: 599-606.
- DAFNI, A. 1992. *Pollination ecology: a practical approach*. Oxford University Press, Oxford, UK.
- DARRAULT, R.O. & SCHLINDWEIN, C. 2005. Limited fruit production in *Hancornia speciosa* (Apocynaceae) and pollination by nocturnal and diurnal insects with long mouth parts. *Biotropica* 37:381-388.
- ENDRESS, P.K. 1994. *Diversity and evolutionary biology of tropical flowers*. Cambridge University Press, Cambridge.
- FAEGRI, K. & VAN DER PIJL, L. 1979. *The principles of pollination ecology*. Pergamon Press, Oxford.
- FISCHER, E.A. 1992. Foraging of nectarivorous bats on *Bauhinia unguolata*. *Biotropica* 24:579-582.

- GUSMÃO, M.A.B. & CREÃO-DUARTE, A.J. 2004. Diversidade e análise faunística de Sphingidae (Lepidoptera) em área de brejo e caatinga no Estado da Paraíba, Brasil. *Revista Brasileira de Zoologia* 21:491-498.
- JANZEN, D.H. 1981. Patterns of herbivory in a tropical deciduous forest. *Biotropica* 13:271-282.
- JOHNSON, S.D., NEAL, P.R., PETER, C.I. & EDWARDS, T.J. 2004. Fruiting failure and limited recruitment in remnant populations of the hawkmoth-pollinated tree *Oxyanthus pyriformis* subsp. *pyriformis* (Rubiaceae). *Biological Conservation* 120:31-39.
- HABER, W.A. & FRANKIE, G.W. 1989. A tropical moth community: Costa Rican dry forest Sphingidae. *Biotropica* 21:155-172.
- HEITHAUS, E.R., OPLER, P.A. & BAKER, G.H. 1974. Bat activity and pollination of *Bauhinia pauletia*: plant-pollinator coevolution. *Ecology* 55:412-419.
- HEITHAUS, E.R., STASHKO, E. & ANDERSON, P.K. 1982. Cumulative effects of plant-animal interactions on seed production by *Bauhinia unguolata*, a neotropical legume. *Ecology* 63:1294-1302.
- HOKCHE, O. & RAMÍREZ, N. 1990. Pollination ecology of seven species of *Bauhinia* L. (Leguminosae: Caesalpinioideae). *Annals of Missouri Botanical Garden* 77:559-572.
- KNIGHT, T.M., STEETS, J.A. & ASHMAN, T.L. 2006. A quantitative synthesis of pollen supplementation experiments highlights the contribution of resource reallocation to estimates of pollen limitation. *American Journal of Botany* 93:271-277.
- KÖPPEN, W. 1948. *Climatologia*. Fondo de Cultura Económica, Buenos Aires.
- KOPTUR, S. 1983. Flowering phenology and floral biology of *Inga* (Fabaceae: Mimosoideae). *Systematic Botany* 8:354-368.
- LARSON, B.M.H. & BARRET, S.C.H. 2000. A comparative analysis of pollen limitation in flowering plants. *Biological Journal of the Linnean Society* 69:503-520.
- LAU, C.P.Y., RAMSDEN, L. & SAUNDERS R.M.K. 2005. Hybrid origin of "*Bauhinia blakeana*" (Leguminosae: Caesalpinioideae), inferred using morphological, reproductive, and molecular data. *American Journal of Botany* 92:525-533.
- LIENERT, J. & FISCHER, M. 2004. Experimental inbreeding reduces seed production and germination independent of fragmentation of populations of *Swertia perennis*. *Basic and Applied Ecology* 5:43-52.
- LORENZI, H. 2000. *Árvores brasileiras*. Instituto Plantarum. Nova Odessa, v.1.
- 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* 26:114-159.
- OLIVEIRA, P.E, GIBBS, P.E & BARBOSA, A.A. 2004. Moth pollination of woody species in the Cerrados of Central Brazil: a case of so much owed to so few? *Plant Systematics and Evolution* 245:41-54.
- PERRET, M., CHAUTEMS, A., SPICHIGER, R., PEIXOTO, M. & SAVOLAINEN, V. 2001. Nectar sugar composition in relation to pollination syndromes in Sinningieae (Gesneriaceae). *Annals of Botany* 87:267-273.
- PROCTOR, M., YEO, P. & LACK, A. 1996. *The natural history of pollination*. Harper-Collins Publishers, London.
- RAGUSO, R.A., HENZEL, C., BUCHMAN, S.L. & NABHAN, G.P. 2003. Trumpet flowers of the sonoran desert: floral biology of *Peniocereus cacti* and sacred *Datura*. *International Journal of Plant Science* 164:877-892.
- RAMÍREZ, N., SOBREVILA, C., ENRECH, N.X. & RUIZ-ZAPATA, T. 1984. Floral biology and breeding system of *Bauhinia benthamiana* Taub. (Leguminosae), a bat pollinated tree in Venezuelan "llanos". *American Journal of Botany* 71:273-280.
- SAZIMA, M., BUZATO, S. & SAZIMA, I. 1999. Bat-pollinated flower assemblages and bat visitors at two Atlantic Forest sites in Brazil. *Annals of Botany* 83:705-712.
- SILVA, K.L. & CECHINEL FILHO, V. 2002. Plantas do gênero *Bauhinia*: composição química e potencial farmacológico. *Química Nova* 25:449-454.
- SILVA, W.R. & SAZIMA, M. 1995. Hawkmoth pollination in *Cereus peruvianus*, a columnar cactus of southeastern Brazil. *Flora* 190:339-343.
- SILVA, S.S.P., PERACCHI, A.L. & ARAGÃO, A.O. 1997. Visita de *Glossophaga soricina* (Pallas, 1766) às flores de *Bauhinia cupulata* Benth. (Leguminosae, Caesalpinioideae). *Revista Brasileira de Biologia* 57: 89-92.
- SILBERBAUER-GOTTSBERGER, I. & GOTTSBERGER, G. 1975. Über sphingophile Angiospermen Brasiliens. *Plant Systematics and Evolution* 123:157-184.
- SOBREVILA, C. & ARROYO, M.T.K. 1982. Breeding systems in montane tropical cloud forest in Venezuela. *Plant Systematics and Evolution* 140:19-37.
- SOKAL, R.R. & ROHLF, F.J. 1981. *Biometry*. W. H. Freeman, New York.
- TSCHAPKA, M., VON HELVERSEN, O. & BARTHLOTT, W. 1999. Bat pollination of *Weberocereus tunilla*, an epiphytic rain forest cactus with functional flagelliflory. *Plant Biology* 1:554-559.
- TUCKER, S.C. 1988. Dioecy in *Bauhinia* resulting from organ suppression. *American Journal of Botany* 75: 1584-1597.
- VAZ, A.M.S.F. & TOZZI, A.M.G.A. 2003. *Bauhinia* ser. *Cansenia* (Leguminosae: Caesalpinioideae) no Brasil. *Rodriguésia* 54:55-143.
- VAZ, A.M.S.F. & TOZZI, A.M.G.A. 2005. Sinopse de *Bauhinia* sect. *Pauletia* (Cav.) DC. (Leguminosae: Caesalpinioideae: Cercideae) no Brasil. *Revista Brasileira de Botânica* 28:477-491.

- VESPRINI, J.L. & GALETTO, L. 2000. The reproductive biology of *Jaborosa integrifolia* (Solanaceae). Why its fruits are so rare? *Plant Systematics and Evolution* 225:15-28.
- VILHALVA, D.A.A. & APPEZZATO-DA-GLÓRIA, B. 2006. Morfo-anatomia do sistema subterrâneo de *Calea verticillata* (Klatt) Pruski e *Isostigma megapotamicum* (Spreng.) Sherff – Asteraceae. *Revista Brasileira de Botânica* 29:39-47.
- WEBB, C.J. & LLOYD, D.G. 1986. The avoidance of interference between the presentation of pollen and stigmas in angiosperms. II. Herkogamy. *New Zealand Journal of Botany* 24:163-178.
- 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.