

UNIVERSIDADE ESTADUAL DE CAMPINAS
INSTITUTO DE BIOLOGIA

**ECOLOGIA DA POLINIZAÇÃO DE *MUCUNA* SP. NOV.
(FABACEAE) NO LITORAL NORTE DE SÃO PAULO, BRASIL.**

Kayna Agostini

Prof^a Dra. Marlies Sazima
(orientadora)

Dissertação apresentada ao Instituto de Biologia da
Universidade Estadual de Campinas, para obtenção do
título de Mestre em Biologia Vegetal

Campinas
2004

Campinas, 17 de fevereiro de 2004.

BANCA EXAMINADORA

1. Prof.^a Dra. Marlies Sazima

2. Prof. Dr. Leandro Freitas

3. Prof. Dr. Marco Aurélio Pizo

4. Prof. Dr. João Semir

01/ VI / 2002, sábado, 03:58 h. Estou esperando meu ajudante de campo (Davi) chegar para irmos fazer observações na Casa da Farinha. Estou um pouco preocupada, pois vamos para lá a pé e a essa hora da noite, pode ser perigoso!!!! Espero que as observações sejam boas!!!

01/ VI/ 2002, sábado, 18:25 h. Puxa vida, não consegui observar nada!!! O que será que aconteceu!!! Tudo parecia estático!!! Estou angustiada, as coisas estão demorando para acontecer e não estão ocorrendo como eu gostaria!!!

02/ VI/ 2002, domingo, 17:36h. Hoje, consegui pela primeira vez ver o guache visitando uma flor de *Mucuna*!!! A beleza deste momento foi única, valeu a pena esperar!!! Hoje aprendi uma das coisas mais importantes da minha vida!!!! Ter paciência, esperar. Tudo na vida tem seu tempo, e apenas observando a natureza consegui aprender que cada movimento tem seu tempo certo de ocorrer. Devemos aprender a observar para ver se conseguimos chegar no momento certo. Com a ciência aprendi que observar, esperar e ser paciente são regras essenciais para viver a vida de uma maneira feliz e conseguir ver beleza nos acontecimentos mais simples!!!

OBSERVAÇÃO: Neste momento estou chorando, pois consegui esperar, ter paciência e alcancei a felicidade de realizar um sonho: estou próximo a defender o Mestrado (é, a Marlies sempre falou que eu sou muito emotiva; agora eu acredito, pois até meu diário de campo me fez chorar!!!)

AGRADECIMENTOS

A minha família, Alberto, Maria Helena, Netto, por sempre me apoiarem e estar ao meu lado nos momentos de decisão e por me darem o que ninguém jamais vai tirar de mim: minha cultura e vontade de aprender. Ao Fábio por me incentivar e apostar em mim, ter curiosidade pelo que faço e fazer o carinho necessário nos momentos difíceis. Obrigado por confiarem em mim!

A Marlies por sua orientação, amizade, compreensão e profissionalismo. Obrigada por ir ao campo comigo, por me apresentar Picinguaba, que além de área de estudo, foi também escola da vida. Obrigada por me ensinar que cada detalhe faz a diferença.

Ao Ivan que me ensinou a observar e fazer relações entre os eventos; a ser uma profissional ética e pelas nossas maravilhosas idas ao campo. Muito obrigada por me ensinar que ir ao campo é uma diversão e um aprendizado constante.

A Unicamp, mais especificamente a Pós-Graduação em Biologia Vegetal pela preocupação em oferecer um ensino de excelente qualidade para seus alunos.

A CAPES, CNPq e Fundação MB pelo apoio financeiro ao desenvolvimento desse estudo.

Aos professores Leandro de Freitas, Marco Aurélio Pizo e João Semir pelos sugestões feitas durante o processo de pré-banca.

A direção do Parque Estadual da Serra do Mar pela autorização; a Fernanda pela sua eficiência; a Laura pelo seu companherismo e simpatia; aos guardas pelo apoio e transporte durante o trabalho de campo, ao Davi por me acompanhar ao campo.

A Prof^a Dra. Ana Maria G. A. Tozzi por me auxiliar a descrever esta nova espécie de *Mucuna* e pela sua alegria e disposição.

A Prof^a Dra Marília de Castro por me ensinar as técnicas em anatomia vegetal e pelas contribuições valiosas para o capítulo III desta dissertação. Também me ensinou que a organização pode facilitar muito nosso trabalho.

Ao Prof. Dr. Keith Brown e Dr. André Lucci Freitas pela identificação das larvas de lepidópteros.

A Iara e ao Tião por me socorrerem nos laboratórios. Sem eles o trabalho de laboratório seria impossível.

A Ivonne, a Marcinha, a Bete, a Carla pela ajuda em diferentes etapas desse trabalho, principalmente nas sugestões!!!

Aos alunos do Laboratório de Biossistemática e Anatomia por me auxiliarem durante a parte técnica da dissertação.

Ao Paulo, a Marília e ao Marcus que faziam a estadia em Picinguaba muito mais agradável.

A Gláucia e a Teresa por serem amigas e sempre possuírem um tempinho para me ouvir.

Ao pessoal do Museu de História Natural pela agradável companhia durante toda a graduação e mestrado. Especialmente a Fatiminha por me hospedar em sua casa e sempre estar disposta a ajudar!!!!

Enfim, muito obrigada a todos que auxiliaram de alguma forma para o desenvolvimento deste trabalho.

ÍNDICE

Resumo.....	9
Abstract.....	10
Introdução Geral.....	12
Área de Estudo.....	16
Referências Bibliográficas.....	16
Mapa da Área de Estudo.....	23
CAPÍTULO I – A new <i>Mucuna</i> species Adans. (Fabaceae, Faboideae, Phaseoleae) from southeastern Brazil, pollinated by passerine birds.....	24
Summary.....	25
Introduction.....	26
New species	27
Key for the identification of accepted <i>Mucuna</i> species from Brazil.....	30
Literature Cited.....	32
CAPÍTULO II – Biologia floral e reprodutiva de <i>Mucuna</i> sp. nov. (Fabaceae) no litoral sudeste do Brasil.....	38
Resumo.....	39
Introdução.....	40
Área de Estudo e Material e métodos.....	41
Resultados e Discussão.....	44
Referências Bibliográficas.....	55

CAPÍTULO III – Características da quilha e sua relação com o mecanismo explosivo de abertura da flor de <i>Mucuna</i> sp. nov. (Fabaceae).....	68
Resumo.....	69
Introdução.....	70
Material e métodos.....	71
Resultados e Discussão.....	71
Referências Bibliográficas.....	74
 CAPÍTULO IV – Flores explosivas, técnica de “espaçar” e lagartas: um estudo de caso sobre polinização por aves passeriformes.....	80
Resumo.....	81
Introdução.....	82
Material e métodos.....	83
Resultados e Discussão.....	84
Referências Bibliográficas.....	88
 Considerações finais e conclusões.....	94
 Referências Bibliográficas.....	96

RESUMO

A ecologia da polinização e a biologia reprodutiva de *Mucuna* sp. nov. (Fabaceae, Faboideae, Phaseoleae) foram estudadas em maio e junho de 2002 e 2003 no Parque Estadual da Serra do Mar – Núcleo Picinguaba, São Paulo. Foram realizadas observações diretas, análise das estruturas florais, medições da produção de néctar e experimentos sobre o sistema reprodutivo. Esta nova espécie de *Mucuna* possui características semelhantes a *Mucuna sloanei*, mas *Mucuna* sp. nov. possui inflorescência em pseudo-racemo enquanto *M. sloanei* apresenta inflorescência umbeliforme. Os indivíduos de *Mucuna* sp. nov. são lianas, geralmente ocorrem em margens de rios e a floração é anual e do tipo cornucópia. A inflorescência contém 12 – 15 (21) flores, amarelas, inodoras e ressupinadas que estão em antese simultaneamente e duram sete dias. Os elementos reprodutivos encontram-se confinados na quilha e são liberados com a abertura explosiva da flor. A viabilidade de pólen é de 92,2% e o estigma encontra-se receptivo desde a antese até a senescência das flores. A secreção de néctar começa na fase de botão e no quinto dia após a antese o volume diminui. Após a abertura explosiva da flor a produção de néctar cessa. A concentração média de açúcares não varia estatisticamente durante o período de antese, sendo de 9,7% a 10,8%. Esta espécie de *Mucuna* é predominantemente xenogâmica e apresenta indícios de autoincompatibilidade. Nos tratamentos de polinização manual os frutos abortaram ainda jovens e mesmo em condições naturais muitos frutos abortaram em duas a três semanas após a polinização. O mecanismo explosivo de abertura da flor de *Mucuna* sp. nov. está associado à presença de lignina nas paredes das células do mesófilo, bem como nos espessamentos sob a forma de trabéculas nas paredes das células da epiderme interna da região apical da quilha, o que lhe confere a consistência lenhosa. Além disso, há papilas entrelaçadas na porção não lignificada da epiderme interna do ápice da quilha que mantém as pétalas firmemente unidas. Foram registradas visitas das aves *Cacicus haemorrhous* (Icteridae), *Psarocolius decumanus* (Icteridae) e *Coereba flaveola* (Emberizidae) às flores de *Mucuna* sp. nov. *C. haemorrhous* insere o bico na flor e através da técnica de “espaçar”, aciona o mecanismo explosivo de abertura da flor e alcança o néctar confinado na câmara nectarífera. *P. decumanus* também aciona este mecanismo ao tomar néctar, mas devido ao seu grande porte e peso várias flores caem ao pousar na inflorescência e *C. flaveola*, freqüentemente, não consegue acionar o mecanismo, então

fura a base da quilha e das alas para roubar o néctar. Além de néctar, *C. haemorrhous* captura larvas da borboleta *Astraptes talus* (Hesperiidae) encontradas em cerca de 15,6% das flores visitadas. Esta larva geralmente alimenta-se das folhas e empupa nas flores de *Mucuna* sp. nov., ocorrendo em 35% das flores examinadas. Enquanto toma o néctar e/ou captura da larva, o pássaro recebe uma nuvem de pólen, principalmente, no topo da cabeça, local também contatado pelo estigma. Este tipo de forrageamento, através da técnica de “espaçar”, torna *C. haemorrhous* o polinizador principal desta *Mucuna* e esta técnica pode ser considerada uma pré-adaptação para icterídeos abrirem e polinizarem flores explosivas como as de *Mucuna* sp. nov.

PALAVRAS-CHAVE: *Mucuna*, espécie nova, flores explosivas, biologia floral e reprodutiva, polinização, passeriformes, técnica de “espaçar”, lagartas, Mata Atlântica, sudeste do Brasil.

ABSTRACT

A study of pollination ecology and breeding systems of *Mucuna* sp. nov. (Fabaceae, Faboideae, Phaseoleae) was carried out in May and June of 2002 and 2003. The study site is on the coastal lowlands covered by sub-humid evergreen broadleaf forest, in Picinguaba, near to Ubatuba, São Paulo, southeastern Brazil. The pollination ecology of this species was studied through direct observation, analyses of the floral structures, measurements of nectar production and breeding system experiments. This new species of *Mucuna* and *Mucuna sloanei* have similar features, but the former has a pseudo-raceme whereas the latter has an umbellate inflorescence. *Mucuna* sp. nov. is a climber that occurs on river banks. The flowering period is annual, of the cornucopia type. Each inflorescence bears 12-15(21) yellow, odorless and resupinate flowers which last seven days. The reproductive organs are enclosed in a keel, released through the explosive opening of the flower. Pollen viability is 92,2% and the stigma is receptive throughout the anthesis period. Nectar production starts in the bud, and the volume diminishes after the fifth day of anthesis; after the explosive opening of the flower it stops. Sugar concentration is statistically the same throughout anthesis, ranging from 9,7% to 10,8%. This *Mucuna*

species is predominantly xenogamic and has some features of self-incompatible. Fruit abortion is usual in hand pollination experiments, and in natural conditions many fruits are also aborted two to three weeks after pollination. The explosive opening of the flower is associated with cell-wall lignification of the internal petal tissue (mesophyll), and with secondary wall thickenings (strips) in the cell-wall of the woody inner epidermis of the apical region of the keel. Entwined papillae in the non-lignified part of the inner epidermis of the apex of the keel, keep the petals firmly united. Foraging by the birds *Cacicus haemorrhous* (Icteridae), *Psarocolius decumanus* (Icteridae) and *Coereba flaveola* (Emberizidae) was recorded on flowers of *Mucuna* sp. nov. *C. haemorrhous* inserts its bill into a flower and through bill-spacing it triggers the explosive opening mechanism, thus reaching the otherwise unavailable nectar. *P. decumanus* also triggers the explosive opening mechanism when it takes nectar, but it bends the flowers when it perches on the inflorescences; *C. flaveola* does not usually succeed in triggering the mechanism, so it pierces the base of the keel and wings of the corolla to steal nectar. Besides nectar, *C. haemorrhous* captures and consumes caterpillars of the skipper butterfly *Astraptes talus* (Hesperiidae), found within about 15,6% of the visited flowers. These larvae feed on the leaves and pupate inside the flowers of *Mucuna* sp. nov., occurring in about 35% of the examined flowers. While taking nectar and/or larvae, the Icterids receive a cloud of pollen on the top of head and touch the stigma, due to the explosive mechanism of pollen-delivery. This foraging behavior renders the cacique an effective pollinator of these large flowers, and the use of the bill-spacing technique to forage for insects, could be an exaptation of icterine birds to open and pollinate explosive flowers like *Mucuna* sp. nov.

KEYWORDS: *Mucuna*, new species, explosive flowers, floral and reproductive biology, pollination, passerine birds, bill-spacing, caterpillars, Atlantic forest, southeastern Brazil.

INTRODUÇÃO GERAL

A estrutura e o funcionamento dos ecossistemas estão ancorados, entre outras possibilidades, em diversas interações planta/animal, tais como polinização, dispersão e predação. A polinização é um processo chave nas comunidades terrestres, pois constitui o primeiro passo na reprodução sexual das plantas e é um pré-requisito essencial para o desenvolvimento de frutos e sementes (Kevan et al. 1990).

Nas florestas tropicais a alta diversidade florística e as grandes distâncias entre indivíduos co-específicos favorecem a polinização biótica. A presença de vários atrativos florais e de padrões temporais de floração são indicadores da importância de diferentes animais para a biologia da polinização, como vetores de pólen (Faegri e van der Pijl 1980).

Com relação as adaptações entre plantas e seus polinizadores, as primeiras investem energia oferecendo recursos e sinalizando sua existência, resultando na deposição e retirada do pólen pelos visitantes (Faegri e van der Pijl 1980). As plantas podem oferecer diferentes substâncias florais nutritivas – pólen, néctar, goma, óleo, exsudatos estigmáticos, tecidos florais – e não nutritivas – resina, perfume - bem como servir de local para oviposição, abrigo e calor aos seus visitantes (Faegri e van der Pijl 1980, Dafni 1992, Endress 1994, Sazima et al. 2001).

Diversos animais visitam flores em busca de recursos, sendo o néctar o recurso floral mais freqüente entre as angiospermas. O néctar assume, portanto, importância relevante na relação planta-polinizador, pois a adequação do recurso alimentar às necessidades energéticas do animal favorece a sua sobrevivência e garante à planta um vetor de pólen. Duas características do néctar podem influenciar o comportamento dos polinizadores: a composição enquanto fonte de substâncias que compõem a dieta do animal

(Hainsworth e Wolf 1976, Roces et al. 1992) e a quantidade (Rathcke 1992), principalmente para polinizadores homeotérmicos que necessitam de maior quantidade e fonte contínua de alimento (Faegri e van der Pijl 1980). O padrão de secreção, a acessibilidade e/ou de exposição do néctar para os visitantes, bem como a fenologia floral, podem determinar a guilda de polinizadores em uma comunidade (Cruden et al. 1983).

A fenologia floral é importante para conhecermos as fases ou atividades do ciclo de vida das plantas e sua ocorrência temporal ao longo do ano (Morellato e Leitão-Filho 1995), conseqüentemente fornecendo informações sobre a disponibilidade de recursos para os animais que dependem das plantas para sua sobrevivência (Feinsinger 1976, Bawa 1983, Morellato e Leitão-Filho 1995).

Os visitantes florais podem ser visual ou olfativamente orientados (Dusenbery 1992), portanto, a análise química dos compostos voláteis (Vogel 1983) ou pigmentos (Harborne 1988) assume importância distinta em cada síndrome de polinização. As fragrâncias florais podem sinalizar uma fonte de alimento, um local de oviposição e/ou um local de cópula (Pellmyr e Thien 1986).

Aspectos da biologia floral, tais como período de antese e disponibilidade de néctar e pólen, são essenciais para relacionar os períodos de atividade da flor e seus visitantes (Sazima et al. 1994). Além disso, estes estudos fornecem informações sobre morfologia floral, permitindo desta forma caracterizar mecanismos de polinização e adequação do visitante à flor (Sazima e Sazima 1978, 1988, 1990, 1999, Gottsberger e Silberbauer-Gottsberger 1988, Buzato e Franco 1992, Buzato et al. 1994). Informações sobre biologia reprodutiva são essenciais para compreensão da dinâmica do fluxo gênico e do grau de variabilidade genética nas espécies vegetais (Bawa et al. 1985a, Bawa et al. 1985b, Proctor et al. 1996, Wendt et al. 2001).

A família Fabaceae representa uma das maiores entre as Angiospermas, sendo constituída por cerca de 620 gêneros e mais de 17.800 espécies (Judd et al. 1999) e está subdividida em três subfamílias: Mimosoideae, Cesalpinoideae e Faboideae (Judd et al. 1999, Lewis e Schrire 2003). Os representantes destas subfamílias ocorrem em diversas formações vegetais devido à sua grande diversidade e aos seus vários tipos de reprodução (Porhill et al. 1981). Uma das formações vegetais nas quais esta família predomina é a Mata Atlântica, que devido à sua grande biodiversidade é considerado um dos ecossistemas “hot spot” mundiais (Davis et al. 1997). Entretanto, é uma das formações vegetais mais ameaçadas e menos conhecidas (Prance e Campbell 1988).

A subfamília Faboideae é constituída por cerca de 430 gêneros e 12.615 espécies (Judd et al. 1999) e diversas características da biologia desta subfamília têm contribuído para seu sucesso ecológico e evolutivo. Dentro destas características podemos destacar as adaptações de suas flores com abelhas e outros tipos de agentes polinizadores como beija-flores e morcegos, bem como por apresentar diversos tipos de sistemas reprodutivos (Arroyo 1981).

Estudos sobre a ecologia da polinização de espécies de Faboideae são objeto de pesquisas em diversas regiões do mundo, sendo mais freqüentes em regiões temperadas ou no Velho Mundo (Gori 1989, Westerkamp 1992, Westerkamp e Paul 1993). Nas regiões tropicais, as informações sobre a biologia da polinização desta subfamília estão incluídas em estudos de comunidades (Bawa et al. 1985a, Ramirez e Brito 1990, Arroyo e Ustar 1993), sendo poucos os estudos que abordam isoladamente espécies de Faboideae sob estes aspectos (Morton 1979, Toledo e Hernández 1979, Brizuela et al. 1993, Hoc et al. 1993, Bruneau 1997, Cotton 2001).

Ao longo da dissertação foi utilizada uma das opções de nomenclatura proposita por Lewis e Schrire (2003), assim Fabaceae (= Leguminosae), em nível de família; Faboideae, Mimosoideae e Caesalpinoideae, em nível de subfamília.

O gênero *Mucuna* Adans. (Fabaceae, Faboideae, Phaseoleae), cuja biologia da polinização e reprodutiva é pouco conhecida, possui cerca de 100 espécies, e algumas delas apresentam valor econômico, sendo importantes para o ciclo do nitrogênio e como adubo orgânico. Na América Central, os tricomas dos frutos são misturados ao mel, sendo esta substância muito eficaz na eliminação de parasitas intestinais (Mablerley 1997).

O objetivo geral deste trabalho refere-se ao estudo da biologia da polinização e da reprodução de *Mucuna* sp. nov. Esta espécie ocorre em áreas restritas, em matas higrófilas, do Parque Estadual da Serra do Mar, região de Ubatuba, São Paulo.

Dentro dos objetivos específicos deste trabalho foram desenvolvidos os aspectos relacionados aos seguintes itens:

- 1) apresentar a descrição de *Mucuna* sp. nov.;
- 2) determinar o padrão fenológico de floração e desenvolver estudos sobre morfologia e biologia floral, para relacionar com os aspectos morfológicos e comportamentais dos visitantes; determinar o sistema de reprodução e a eficiência dos visitantes como polinizadores;
- 3) estudar a anatomia de partes florais relacionadas ao mecanismo explosivo de abertura da flor e liberação dos elementos reprodutivos e sua importância na polinização desta espécie;
- 4) verificar o comportamento de forrageio dos visitantes, o tipo de recurso procurado nas flores e a adequação do comportamento do principal polinizador ao mecanismo de abertura da flor.

ÁREA DE ESTUDO

A planície costeira de Picinguaba possui cerca de 8 km², situa-se no município de Ubatuba, litoral norte de São Paulo (23°20' – 23°22' S / 44°48' – 44°52' W), e faz parte da Unidade de Conservação do Parque Estadual da Serra do Mar, sendo uma das poucas unidades protegidas, cujos limites se estendem até a orla marítima (Melo Neto 1992) (Fig. 1A). Essa região se caracteriza pela ocorrência descontínua de pequenas baías e praias estreitas, intercaladas pelos avanços da Serra do Mar (Ponçano et al. 1981) (Fig. 1B). O clima regional é do tipo tropical úmido, apresenta temperatura média acima de 18°C e índice pluviométrico médio anual acima de 2200 mm, não havendo estação com déficit hídrico (Piccolo 1992, Oliveira et al. 1998, Sanchez et al 1999). A vegetação é constituída de mosaicos (Garcia 1992), como mangue próximo ao estuário do rio Picinguaba, floresta densa e áreas de capoeira (Furlan et al. 1990). Essas diversificações se relacionam às variações fisiográficas, edáficas e de drenagem da planície. O acesso à região é feito pela Rodovia BR – 101, que atravessa a planície estudada, sendo responsável por numerosas modificações no ambiente (Assis 1999). Na Fig. 1C está assinalada a localização de indivíduos de *Mucuna* sp. nov. nas proximidades do Rio da Fazenda.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

ARROYO, M. T. K. 1981. Breeding systems and pollination biology in Leguminosae.

In: Polhill, R. M. & Raven, P. H. eds. *Advances in Legume Systematics, Part 2*.

Royal Botanic Gardens, Kew, 723 - 769.

- ARROYO, M. T. K. & USLAR, P. 1993. Breeding systems in a temperature mediterranean-type climate montane sclerophyllous forest in Central Chile. *Bot. J. Linn. Soc.* 111: 83 - 102.
- ASSIS, M. A. 1999. *Florística e caracterização das comunidades vegetais da planície costeira de Picinguaba, Ubatuba-SP*. Dissertação Mestrado, Unicamp.
- BAWA, K. S. 1983. Patterns of flowering biology in tropical plants. In: Jones, C. E. & Little, R. J. eds. *Handbook of experimental pollination biology*. New York: Nostrand Reinhold, 394 - 410.
- BAWA, K. S., PERRY, D. R. & BEACH, J. H. 1985a. Reproductive biology of tropical lowland rain forest trees. I. Sexual systems and incompatibility mechanisms. *Amer. J. Bot.* 72: 331 - 345.
- BAWA, K. S., PERRY, D. R., BULLOCK, S. H., COVILLE, R. E. & GRAYUM, M. H. 1985b. Reproductive biology of tropical lowland rain forest trees. II. Pollination mechanisms. *Amer. J. Bot.* 72: 346 – 356.
- BRIZUELA, M. M., HOC, P. S., DI STILIO, V. S. AGULLO, M. A. & PALACIOS, R. A. 1993. Biologia floral de *Macroptilium bracteatum* (Leguminosae-Phaseoleae). *Darwiniana* 32: 41 - 57.
- BRUNEAU, A. 1997. Evolution and homology of bird pollination syndromes in *Erythrina* (Leguminosae). *American Journal of Botany* 84: 54 – 71.
- BUZATO, S. & FRANCO, A. L. M. 1992. *Tetrastylis ovalis*: a second case of bat-pollinated passionflower (Passifloraceae). *Plant Syst. Evol.* 181: 261 – 267.
- BUZATO, S., SAZIMA, M. & SAZIMA, I. 1994. Pollination of three species of *Abutilon* (Malvaceae) intermediate between bat and hummingbird flower syndromes. *Flora* 189: 327 – 334.

- COTTON, P. A. 2001. The behavior and interactions of birds visiting *Erythrina fusca* flowers in the Colombian Amazon. *Biotropica* 33: 662 – 669.
- CRUDEN, R. W., HERMANN, S. M. & PETERSON, S. 1983. Patterns of nectar production and plant-pollinator coevolution. In: Bentley, B. & Elias, T. eds. *The biology of nectaries*. New York: Columbia University Press, 82 – 125.
- DAFNI, A. 1992. *Pollination ecology – A practical approach*. Oxford: University Press.
- DAVIS, S. D., HEYWOOD, V. H., HERRERA – MACBRYDE, O., VILLA – LOBOS, J. & HAMILTON, A. C. 1997. *Centres of plant diversity. A guide and strategy for their conservation*. Cambridge, UK. IUCN Publications Unit.
- DUSENBERY, D. 1992. *Sensory ecology: how organisms acquire and respond to information*. New York: W. H. Freeman.
- ENDRESS, P. K. 1994. *Diversity and evolutionary biology of tropical flower*. Cambridge: Cambridge Press.
- FAEGRI, K. & VAN DER PIJL, L. 1980. *The principle of pollination ecology*. New York: Pergamon Press.
- FEINSINGER, P. 1976. Organization of a tropical guild of nectarivorous birds. *Ecol. Monogr.* 46: 257 - 291.
- FURLAN, A., MONTEIRO, R., CESAR, O. & TIMOTI, S. L. 1990. Estudos florísticos das matas de restinga de Picinguaba, SP. *Anais do II Simpósio de Ecossistemas da Costa Sua e Sudeste*, 220 – 227.
- GARCIA, F. C. 1992. *A família Leguminosae na restinga do Núcleo de Desenvolvimento de Picinguaba, município de Ubatuba, Parque Estadual da Serra do Mar, SP*. Dissertação de Mestrado, Unesp/Rio Claro, Brasil.

- GORI, D. F. 1989 Floral color change in *Lupinus argenteus* (Fabaceae): Why should plants advertise the location of unrewarding flowers to pollinators? *Evolution* 43: 870 - 881.
- GOTTSBERGER, G. & SILBERBAUER-GOTTSBERGER, I. 1988. Evolution of flower structures and pollination in neotropical Cassinae (Caesalpinaceae) species. *Phyton* 28: 293 – 320.
- HAINSWORTH, F. R. & WOLF, L. L. 1976. Nectar characteristics and food selection by hummingbirds. *Oecologia* 25: 101 - 103.
- HARBORNE, J. B. 1988. Biochemistry of plant pollination. In: Harborne, J. B. ed. *Introduction to ecological biochemistry*. London: Academic Press, 42 – 81.
- HOC, P. S., DI STILIO, V. S., AGULLO, M. A., BRIZUELA, M. M. & PALACIOS, R. A. 1993. Biologia floral de *Vigna longifolia* (Leguminosae, Phaseoleae). *Darwiniana* 32: 27 - 39.
- JUDD, W. S., CAMPBELL, C. S., KELLOGG, E. A. & STEVENS, P. F. 1999. *Plant systematic – A phylogenetic approach*. USA: Sinauer Associates, Inc.
- KEVAN, P. G., CLARK, E. A. & THOMAS, V. G. 1990. Insect pollination and sustainable agriculture. *Am. J. of Alt Agric* 5 (1).
- LEWIS, G. P. & SCHRIRE, B. D. 2003. Leguminosae or Fabaceae? In: Klitgaard, B. B. & Bruneau, A. eds. *Advances in Legume Systematics, Part 10, higher level systematic* Royal Botanic Gardens, Kew, 1-3.
- MABLERLEY, D. J. 1997. *The plant-book: a portable dictionary of vascular plants utilizing kubitzki's. The families and genera of vascular plants*. Cambridge: Cambridge University Press.
- MELO NETO, J. 1992. Implantação e manejo do Núcleo Picinguaba do Parque Estadual da Serra do Mar. *Anais do Congresso sobre Essências Nativas* 2, 886 - 887.

- MORELLATO, L. P. C. & LEITÃO-FILHO, H. F. 1995. *Ecologia e preservação de uma floresta tropical urbana: Reserva de Santa Genebra*. Campinas: Editora da Unicamp.
- MORTON, E. S. 1979. Effective pollination of *Erythrina fusca* by the orchard oriole (*Icterus spurius*): coevolved behavioral manipulation? *Annals of Missouri Botanical Garden*. 66: 482 – 489.
- OLIVEIRA, L.R., BARROS, M. R. & RAIMUNDO, S. 1998. *Planos de Conservação, Parque Estadual da Serra do Mar - Núcleo Picinguaba. Plano de Gestão Ambiental*. São Paulo: Secretaria do Meio Ambiente (SMA), 191.
- PELLMYR, O. & THIEN, L. B. 1986. Insect reproduction and floral fragrances: keys to the evolution of the angiosperms? *Taxon*: 35:76 - 85.
- PICCOLO, P. R. 1992. *Ensaio metodológico sobre a ocupação humana e as transformações no mosaico ambiental na Fazenda de Picinguaba - SP (Parque Estadual da Serra do Mar) nos períodos de 1962 e 1990*. Dissertação de Mestrado UNICAMP. Campinas, Brasil.
- POLHILL, R. M., RAVEN, P.H., & STIRTON, C. H. 1981. Evolution and systematics of the Leguminosae. In: Polhill, R. M. & Raven, P. H. eds. *Advances in Legume Systematics, Part I*. Kew: Royal Botanic Garden, 1 - 26.
- PONÇANO, W. L., CARNEIRO, C. D. R, BISTRICHI, C. A., ALMEIDA, F. F. M & PRANDINI, F. L. 1981. *Mapa geomorfológico do estado de São Paulo*. São Paulo: Instituto de Pesquisas Tecnológicas do Estado de São Paulo, 94.
- PRANCE, G. T. & CAMPBELL, D. C. 1988. The present state of tropical floristics. *Taxon* 37: 519 - 548.
- PROCTOR, M., YEO, P. & LACK, A. 1996. *The natural history of pollination*. London: Harper Collins Press.

- RAMIREZ, N. & BRITO, Y. 1990. Reproductive biology of a tropical palm swamp community in the Venezuelan Llanos. *Amer. J. Bot.* 77: 1260 - 1271.
- RATHCKE, B. J. 1992. Nectar distribution, pollinator behavior, and plant reproductive success. In: Hunter, M. D., Ohgushi, T. & Prince, P. W. eds. *Effect of resource distribution on animal-plant interactions*. San Diego: Academic Press, 113 – 138.
- ROCES, F., WINTER, Y. & VAN HELVERSEN, O. 1992. Nectar concentration preference and water balance in a flower visiting bat, *Glossophaga soricina antillarum*. In: Barthlott, W., Naumann, C. M., Schmidt-Loske, K. & Schuchmann, K. eds. *Animal-plant interactions in tropical environments*. Bonn: Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, 159 - 165.
- SANCHEZ, M., PEDRONI, F., LEITÃO FILHO, H. F. & CESAR, O. 1999. Composição florística de um trecho de floresta ripária na Mata Atlântica em Picinguaba, Ubatuba, SP. *Revta. Brasil. Bot.* 22: 31 - 42.
- SAZIMA, I. & SAZIMA, M. 1978. Polinização por morcegos em *Mucuna urens* (Leguminosae). In: *Livro de resumos do SBPC*: 419.
- SAZIMA, M., SAZIMA, I. & BUZATO, S. 1994. Nectar by day and night: *Siphocampylus sulfuris* (Lobeliaceae) pollinated by hummingbirds and bats. *Plant Syst. Evol.* 191: 237 – 246.
- SAZIMA, M. & SAZIMA, I. 1988. *Helicteres ovata* (Sterculiaceae) pollinated by bats in southeastern Brazil. *Bot. Acta* 101: 269 – 271.
- SAZIMA, M. & SAZIMA, I. 1990. Hummingbird pollination in two species of *Vellozia* (Lilliflorae: Velloziaceae) in southeastern Brazil. *Bot. Acta* 103: 83 – 86.
- SAZIMA, M. & SAZIMA, I. 1999. The perching bird *Coereba flaveola* as a co-pollinator of bromeliad flowers in southeastern Brazil. *Can. J. Zool.* 77: 47 - 51.

- SAZIMA, M., VOGEL, S., PRADO, A. L., FRANZ, G., OLIVEIRA, D. M. & SAZIMA, I. 2001. The sweet jelly of *Combretum lanceolatum* flowers (Combretaceae): a cornucopia resource for bird pollinators in the Pantanal, western Brazil. *Plant Syst. Evol.* 227: 195 - 208.
- TOLEDO, V. M. & HERNÁNDEZ, H. M. 1979. *Eritrina oliviae*: a new case of oriole pollination in México. *Annals of Missouri Botanical Garden.* 66: 503 – 511.
- VOGEL, S. 1983. *Ecophysiology of zoophilic pollination*. Berlin: Springer-Verlag,
- WENDT, T., CANELA, M. B. F., FARIA, A. P. G., RIOS, R. I. 2001. Reproductive biology and natural hybridization between two endemic species of *Pitcarnia* (Bromeliaceae). *Am. J. Bot.* 88: 1760-1767.
- WESTERKAMP, C. 1992. The co-operation between the asymmetric flower of *Latyrus latifolius* (Fabaceae-Vicieae) and its visitors. *Phyton* 33: 121 - 137.
- WESTERKAMP, C. & PAUL, H. 1993. *Apios americana*, a fly-pollinated papilionaceous flower? *Pl. Syst. Evol.* 187: 135 - 144.



CAPÍTULO I

A NEW *MUCUNA* SPECIES ADANS. (FABACEAE, FABOIDEAE, PHASEOLEAE) FROM SOUTHEASTERN BRAZIL, POLLINATED BY PASSERINE BIRDS. *

¹Tozzi, A. M. G. A., Agostini, K. & Sazima, M.

**A NEW *MUCUNA* SPECIES ADANS. (FABACEAE, FABOIDEAE, PHASEOLEAE)
FROM SOUTHEASTERN BRAZIL, POLLINATED BY PASSERINE BIRDS**

Tozzi, A. M. G. A.; Agostini, K. & Sazima, M.

Subheading: a new *Mucuna* species from Brazil

Summary. A new species of *Mucuna* is described from Brazil. *Mucuna japira* A. M. G. Azevedo, Agostini & Sazima and *M. sloanei* have similar features, but the former has pseudo-racemose inflorescence and the standard petal measures $\frac{3}{4}$ of the length of the keel, whereas the latter has umbellate inflorescence and the standard petal measures $\frac{1}{2}$ of the length of the keel. The geographic distribution of this new species is restricted to the Atlantic forest in Ubatuba, São Paulo State, Brazil.

Keywords: *Mucuna sloanei*, new species, Fabaceae, Atlantic forest, southeastern Brazil.

Authors' address: Departamento de Botânica, Instituto de Biologia, Caixa Postal 6109,
Universidade Estadual de Campinas, 13083-970 – Campinas, São Paulo, Brasil

Corresponding author: Ana Maria G. A. Tozzi

E-mail: anatozzi@unicamp.br

INTRODUCTION

The genus *Mucuna* was described by Adanson (1763) and it is particularly characterized by multiseeded and 2 – valved fruits with irritant bristles, together with some features of the corolla. Species are climbers, trifoliolate, with an inflorescence which is a pseudo-raceme or umbelliform, axillary or nodose; the calyx is campanulate, 4 – lobed and the flowers are resupinate, showy, and purple, red, greenish, white or yellow in colour. Most *Mucuna* species are pollinated by bats, but there are some records for bird pollination (van Leuween, 1938; van der Pijl, 1941; Baker, 1970; Sazima & Sazima, 1978; Arroyo, 1981; Hopkins & Hopkins, 1992; von Helversen & von Helversen, 1999; Pennington & al., 2000).

According to Lackey (1981), *Mucuna* has about 100 species and they are distributed in tropical and subtropical regions around the world, particularly in the Old World, but only 45 taxa are accepted by ILDIS (Bisby & al., 2002).

Mucuna has been revised for the Old World taxa (Wilmot-Dear, 1983; 1989; 1991), but studies on this genus in America, especially in South America are few (Macbride, 1943; Cowan, 1953; Burkart, 1970; Brako & Zarucchi, 1993). According to Bisby & al. (2002) five species are accepted for Brazil: *M. huberi* Ducke, *M. pruriens* (L.) DC., *M. rostrata* Benth., *M. sloanei* Fawcett & Rendle and *M. urens* (L.) Medik., and two, *M. pluricostata* Barb.Rodr. and *M. eriocarpa* Barb.Rodr. are provisory names.

Three species are recorded for southeastern Brazil: *M. pruriens*, *M. urens* and *M. sloanei* (Barroso, 1965; Garcia & Monteiro, 1997; Moreira & Tozzi pers. com.). These species are distinguished based on the presence or absence of stipels in the leaves, leaflets which are glabrous or sericous at least on the lower surface, length of the inflorescence,

indumentum on the calyx, colour of the corolla, relative length of the filaments, arrangement of the anthers and size and shape of the legume.

Mucuna pruriens is completely different from the others two and is easily recognized. Although, in the literature, the name *M. urens* had applied to two other species, currently the name *M. urens* refers to the plant which was described as *Dolichos urens* by Linnaeus (1759) and subsequently was transferred to *Mucuna* by Medik (1987). The other species was also described by Linnaeus (1760) then transferred to *Mucuna* by De Candolle (1825), but the name was illegitimate because it was a posterior homonym, currently this species is named *M. sloanei* Fawcett & Rendle.

Some *Mucuna* plants collected in Ubatuba, São Paulo, Brazil, were originally identified as *M. sloanei*. Although, they differ from the latter in some morphological features, such as the large size of the flowers and the fruits, and the presence of stipules and stipels. Doubts as to the correct identity of this *Mucuna* species were also raised by Garcia & Monteiro (1997). Moreover, according to Stefan Vogel (personal communication) these plants from Ubatuba are very different from *M. sloanei* that occurs in Colombia.

NEW SPECIES

Mucuna japira A. M. G. Azevedo, Agostini & Sazima, **sp. nov.**

Holotype: Brazil: São Paulo, Mun. Ubatuba (23°20'S, 44°52'W), 5 Jun 2002, Agostini 1 (UEC **126881**). (Figs. 1- 2).

Mucuna japira sp. nov. *M. sloanei* affinis, praecipue disinguuitur inflorescentiis pseudoracemosis in quoque nodo trifloris et cum 4-5 (7) nodis, vexillo longitudine 3/4 carinae partes aequanti, floribus flavis robustioribus cum apice carinae lignea flavaque (non ut in *M. sloanei* inflorescentiis umbellatis floribus angustioribus apice rubescenti et vexillo longitudine dimidiam carinam aequanti).

Woody liana, cylindrical, with branches which bear woody, longitudinal ridges. Leaf trifoliolate, stipules 0,2 - 0,3 cm, triangular, apex acuminate, base truncate, sericeous, caducous; petiole 5,3 - 9,7 cm long, monosulcate on upper surface, ridged, sericeous; rachis 0,9 - 1,8 cm long, monosulcate, sericeous; terminal petiolule 0,5 - 0,8 cm, lateral petiolule 0,6 - 0,7 cm, hirsute; terminal leaflet 9,3 - 14,5 x 5,5 - 7,6 cm, ovate, apex acuminate, base obtuse, lateral leaflets 8,8 - 13,3 x 5,8 - 7,5 cm, oval, asymmetrical, chartaceous, discolor, sericeous on both surfaces. Pseudo-raceme 4,7 - 6,4 cm long, pendant, axillary, 4 - 7 nodes in zigzag; peduncles 4,4 - 25,3 cm long, angular, ridged, sericeous; 3 flowers per node; floral pedicel 0,6 - 1,2 cm, hirsute to incanate-sericeous; calyx campanulate, densely gold-sericeous on inner and outer surfaces, tube 1,4 - 1,5 cm long, with 4 teeth, carenal 1,4 - 1,5 cm long, lateral teeth, 0,9 - 1,0 cm, vexillar 0,6 cm, sericeous, apex marginate; corolla deep yellow or curry yellow (Fig. 2), standard petal 5,0 - 5,3 x 4,4 - 4,5 cm, elliptic, apex obtuse, base with claw and auricle region fleshy, glabrous; wings 6,4 - 7,0 x 1,9 - 2,3 cm, oblong, apex obtuse, base with auricle, adhered in the lower surface to the keel, sericeous in the adhesion region and in the lower margin, fleshy in the base; keel 6,7 - 7,4 cm x 2,0 - 2,4 cm, oblong, apex acute, base with auricle, sericeous in the adhesion region to the keel and in the basal part of both margins, base fleshy and apex curve, horny. Staminal tube 7,7 - 8,0 cm long, vexillary stamen free 7,0 - 7,3 cm long, 5

glabrous and basifixed anthers alternating with 5 sericeous and dorsifixed; style 6,5 – 7,8 cm long, base hirsute, stigma peltate, hairy; ovary 0,9 – 1,3 cm long, hirsute, 5 – ovulate. Fruit oblong, 10-18,5 x 3,5-4,2 cm, wrinkled pericarp with transversal ridges, ferrugineous-hirsute, 1-3 (-5) seeds.

Paratypes: BRAZIL. São Paulo: Ubatuba, Estação Experimental do IAC, 3 Jun 1995, L. C. Bernacci et al. 1918 (SP, UEC); idem, L. C. Bernacci et al. 1917 (SP); idem, L. C. Bernacci 1920 (UEC); Ubatuba, Picinguaba, Mai 1990, R. Romero et al. 35 (HRCB, SPSF); idem, 12 Nov 1989, A. Furlan et al. 969 (HRCB); idem, 5 Nov 1988, A. Furlan et al. 556 (HRCB); idem, 7 Ago 1988, J. E. L. S. Ribeiro 518 (SPSF); idem, 4 Jun 1988, J. E. L. S. Ribeiro et al. 299 (HRCB); idem, 3 Mai 1989, F. C. P. Garcia et al. 355 (HRCB); idem, 5 Mai 1968, H. F. Leitão Filho 440 (IAC); idem, 22 Mai 1989, M. Kirizawa & J. A. Correa 2151 (UEC).

Popular name: yellow duck-bill, horse eye bean

The name of this *Mucuna* species is a reference to the native name of the pollinating bird, *Cacicus haemorrhous*, which is japira or japuíra.

This new species grows in the restinga and coastal lowlands of the Atlantic forest, mainly on river banks or in periodically flooded areas. Only known from Ubatuba, southeastern Brazil.

Mucuna japira is close to *Mucuna sloanei* and the differences are the pseudo-racemose instead of umbellate inflorescence, and the size of the standard petal which measures $\frac{3}{4}$ of the length of the keel whereas in *M. sloanei* it is $\frac{1}{2}$ of the length of the keel.

The flowers of *M. japura* are thicker, with horny and fleshy structures, than those of *M. sloanei*.

The descriptions and illustrations of *M. pluricostata* and *M. eriocarpa* (Barbosa Rodrigues 1898a, 1898b), especially the features of the fruit, show that the status provisional of these species should be modified, once the former is synonymous of *M. pruriens*, and *M. eriocarpa* is a species of *Dioclea*. Thus, five species are accepted for Brazil: *M. huberi*, *M. pruriens*, *M. rostrata*, *M. sloanei* and *M. urens*. They can be identified through the following key.

Key for the identification of accepted *Mucuna* species from Brazil. *

1 – Inflorescence umbelliform; corolla yellow

2 – Flowers less than 6 cm long; standard 2,5 – 3 cm long. Africa, Caribbean, Central America, North America, South America (Argentina, Brazil, Colombia, French Guyana, Guyana, Peru, Surinam). In Brazil it occurs in the North Region to Goiás and Bahia..... ***M. sloanei***

2 – Flowers 8 – 9,5 cm long; standard 4 – 5,5 cm long. South America (Peru, Brazil). In Brazil, it occurs in the Amazon region ***M. huberi***

1 – Inflorescence pseudo-raceme

3 – Flowers less than 5 cm long

4 – Terminal leaflet oval, apex acute, mucronate, pilose beneath; corolla purple; fruit linear; hilum short. Africa, Asia, Caribbean, Central America, Indian Ocean, North America, Pacific Ocean, South America (Brazil, Surinam, Venezuela). In Brazil, it occurs all over the country ***M. pruriens***

4 – Terminal leaflet elliptic to oblong-elliptic, apex acuminate, glabrous; corolla cream-greenish in anthesis and purple after it; fruit oblong; hilum long. Caribbean, Central America, Pacific Ocean, South America (Argentina, Brazil, French Guyana, Guyana, Peru, Surinam). In Brazil, it occurs in the Amazon region, São Paulo, Santa Catarina, Rio de Janeiro ***M. urens***

3 – Flowers more than 6 cm long

5 – Leaflet discolor; petiole sericeous; calyx tube less than 1,5 cm long; corolla yellow. South America (southeastern Brazil) ***M. japura***

5 – Leaflet concolor, petiole glabrous, calyx tube more than 2 cm, corolla red. Central America, South America (Bolivia, Brazil, Ecuador, French Guiana, Galapagos, Peru). In Brazil, it occurs in the Amazon region ***M. rostrata***

* The distribution of the *Mucuna* species is based on Bisby & al. (2001), and vouchers information.

ACKNOWLEDGEMENTS

We thank I. Sazima for helpful and pleasant company in the field, S. Vogel for information about *M. sloanei*, P. E. Gibbs for improving the English, C. van der Berg for the Latin diagnosis, L. Freitas for providing literature, E. Z. Borghi for preparing the ink illustration, and CNPq, CAPES and FMB for logistical support.

LITERATURE CITED

- Adanson, M. 1763. *Familles des Plantes*. vol. 2. Académie des Sciences, Paris.
- Arroyo, M. T. K. 1981. Breeding systems and pollination biology in Leguminosae. Pp. 723 -- 769 in: Polhill, R. M. & Raven, P. H. (eds.). *Advances in legume systematics*. Royal Botanic Gardens, Kew.
- Baker, H. G. 1970. Bat pollination in Central America. *Revta. Biol. Trop.* 17: 187 -- 197.
- Barbosa-Rodrigues, J. 1898a. *Plantas novas cultivadas no Jardim Botânico do Rio de Janeiro*. 6: 9.
- Barbosa-Rodrigues, J. 1898b. *Plantas novas cultivadas no Jardim Botânico do Rio de Janeiro*. 6: 11.
- Barroso, G. M. 1965. Leguminosas – Guanabara. *Arq. Jard. Bot. Rio de Janeiro* 18: 109 -- 177.
- Bentham, G. 1870. Leguminosae I e II. Pp. 67--70 in: von Martius, K. P.; Eichler, A. G. & Urban, I. (eds.), *Flora Brasiliensis*. Frid. Fleisher, Lipsiae.
- Bisby, F.A.; Zarrucchi, J.L.; Roskov, Y.R.; Schrire, B.D.; Heald, J. & White, R.J. (eds.) 2001. *Legumes of the world*. International Legume Database & Information Service, ILDIS. The University of Reading, Reading. CDROM.
- Bisby, F.; Roskov, Y.; Schrire, B.; White, R. & Zarrucchi, J. 2002. *The Legume Web service, version 6.05 of the ILDIS World Database of Legumes*.
<http://www.ildis.org/LegumeWeb>.
- Brako, L. & Zarucchi, J. L. 1993. Catalogue of the Flowering Plants and Gymnosperms of Peru. *Monographs in Systematic Botany from the Missouri Botanical Garden* 45: 1 - 1286.

- Burkart, A. 1970. Las Leguminosae-Phaseoleas Argentinas de los géneros *Mucuna*, *Dioclea* y *Camptosema*. *Darwiniana* 16: 175 -- 218.
- Cowan, R. S. 1953. Leguminosae – Caesalpinioideae & Leguminosae – Papilionatae Pp. 103 -- 119 in: Maguire, B. & collaborators (eds.), *The botany of Guyana Highlands*. Memoirs of the New York Botanical Garden, New York.
- Garcia, F. C. P., Monteiro, R. 1997. Leguminosae - Papilionoideae de uma Floresta Pluvial de Planície Costeira em Picinguaba, Município de Ubatuba, SP, Brasil. *Naturalia* 22: 17 – 60.
- Hopkins, H. C. F. & Hopkins, M. J. G. 1992. Rediscovery of *Mucuna macropoda* (Leguminosae: Papilionoideae), and its pollination by bats in Papua New Guinea. *Kew Bulletin* 48: 297 -- 305.
- Kornerup, A. & Wanscher, J. H. 1963. *Taschenlexikon der Farben*. Muster-Schmidt, Göttingen.
- Lackey, J. A. 1981. Tribe 10. Phaseoleae DC. (1825). Pp. 301 -- 327 in: Polhill, R. M. & Raven, P. H., (eds.). *Advances in legume systematics*. Royal Botanic Gardens, Kew.
- Lewis, G. P. 1987. *Legumes of Bahia*. Royal Botanic Gardens, Kew.
- Macbride, J. F. 1943. Leguminosae. *Publ. Fiel Mus. Nat. Hist., Bot. Ser.* 13: 1 -- 506.
- Pennington, R. T.; Klitgaard, B. B.; Ireland, H. & Lavin, M. 2000. New insights into floral evolution of basal papilionoids from molecular phylogenies. Pp. 233 -- 248 in: Herendeen, P. S. & Bruneau, A. (eds.). *Advances in legume systematics*. Royal Botanic Gardens, Kew.
- Sazima, I. & Sazima, M. 1978. Polinização por morcegos em *Mucuna urens* (Leguminosae). In: *Resumos SBPC*: 419.

- Van der Pijl, L. 1941. Flagelliflory and cauliflory as adaptations to bats in *Mucuna* and other plants. *Annals of the Botanic Gardens Buitenzorg* 51: 83 -- 93.
- Van Leeuwen, W. M. D. 1938. Observations about the biology of tropical flowers. *Annales du Jardin Botanique de Buitenzorg* 48: 27 -- 68.
- Von Helversen, D. & von Helversen O. 1999. Acoustic guide in bat – pollinated flower. *Nature* 398: 759 -- 760.
- Wilmot – Dear, C. M. 1983. A revision of *Mucuna* (Leguminosae – Phaseoleae) in China and Japan. *Kew Bulletin* 39: 23 -- 65.
- Wilmot – Dear, C. M. 1989. A revision of *Mucuna* (Leguminosae – Phaseoleae) in the Pacific. *Kew Bulletin* 45: 1 -- 35.
- Wilmot – Dear, C. M. 1990. *Mucuna hainanensis* Hayata subsp. *mullilamellata* Wilmot-Dear: a new name for a long – known taxon (Leguminosae – Phaseoleae) and a key to related species. *Kew Bulletin* 46: 205 -- 251.
- Wilmot – Dear, C. M. 1991. A revision of *Mucuna* (Leguminosae – Phaseoleae) in Thailand, Indochina and the Malay Peninsula. *Kew Bulletin* 47: 203 -- 245.

LEGENDS FOR FIGURES

FIGURE 1 – Inflorescence of *Mucuna japura* A. M. G. Azevedo, Agostini & Sazima, showing the pseudo-racemose flower arrangement and part of the peduncle.

FIGURE 2 – *Mucuna japura* A. M. G. Azevedo, Agostini & Sazima (Romero 35 *et al.* (SPSF); J. E. L. S. Ribeiro 518 (SPSF)); a. branch of the inflorescence; b. flower; c. calyx; d. standard; e. and f. wings; g. and h. keel, apex horny (arrows); i. androecium; j. details of anthers; k. style and stigma.



FIGURE 1

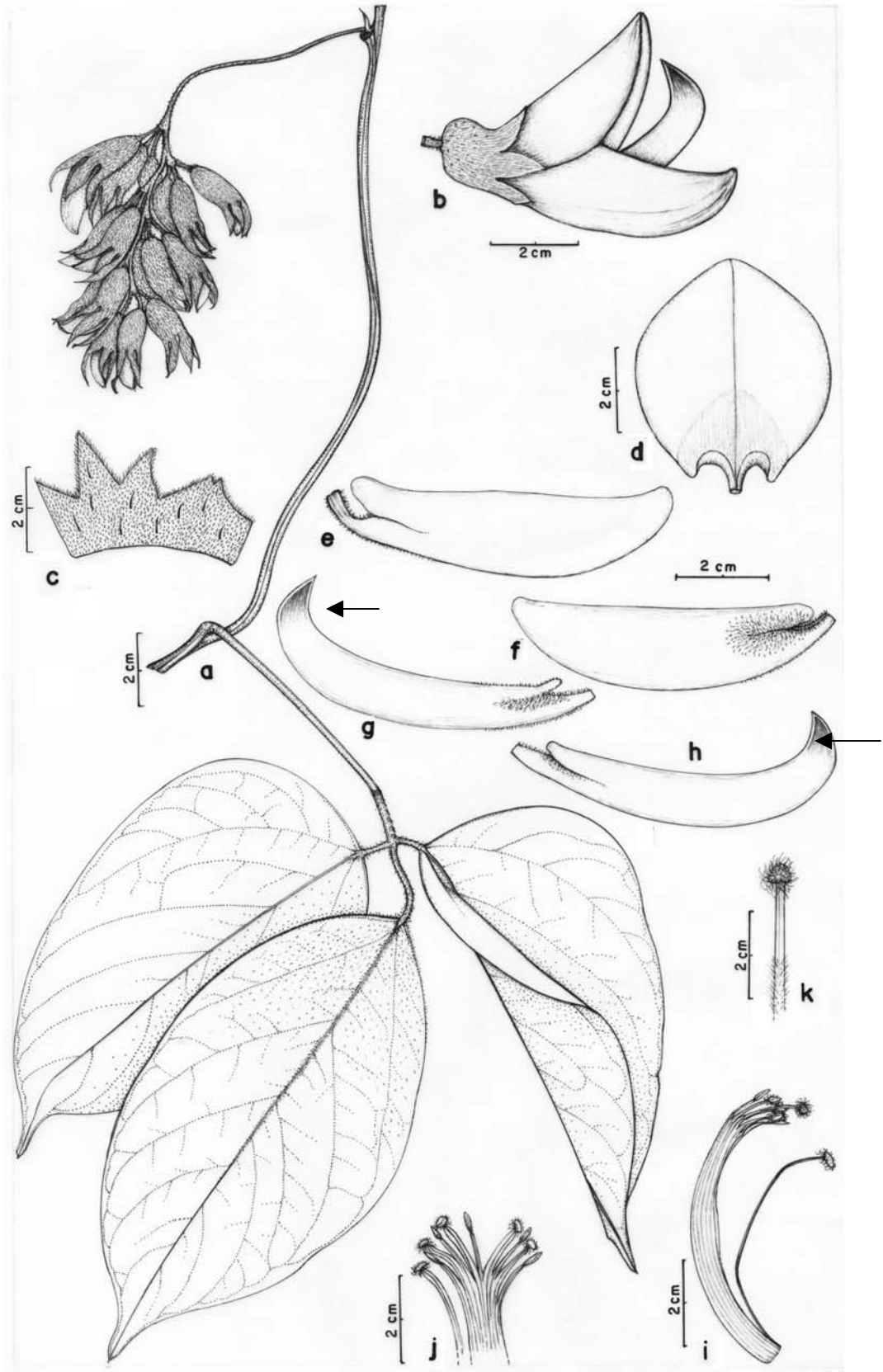


FIGURE 2

CAPÍTULO II

BIOLOGIA FLORAL E REPRODUTIVA DE *MUCUNA* SP. NOV. (FABACEAE), POLINIZADA POR PÁSSAROS, NO SUDESTE DO BRASIL.*

¹ Agostini, K. & Sazima, M.

*Manuscrito a ser submetido para revista *Annals of Botany*

¹ Depto de Botânica, IB/Unicamp, C.P. 13083-970, Campinas –SP

**BIOLOGIA FLORAL E REPRODUTIVA DE *MUCUNA* SP. NOV. (FABACEAE),
POLINIZADA POR PÁSSAROS, NO SUDESTE DO BRASIL.**

RESUMO

A biologia floral e reprodutiva de *Mucuna* sp. nov. (Fabaceae) foi estudada na Mata Atlântica de encosta, São Paulo, SE, Brasil. Os indivíduos desta espécie são lianas, geralmente ocorrem em margens de rios ou áreas inundáveis e a floração é anual e do tipo cornucópia, ocorrendo de maio a junho. A inflorescência é pseudo-racemosa, contendo 12–15 (21) flores ressupinadas, amarelas, inodoras que estão em antese simultaneamente e duram sete dias. Os elementos reprodutivos encontram-se confinados na quilha e são liberados com a abertura explosiva da flor, lançando o pólen contra o polinizador. A viabilidade do pólen é de 92,2 % e o estigma encontra-se receptivo desde a antese até a senescência das flores. A produção de néctar começa na fase de botão e no quinto dia após a antese o volume diminui. Após a abertura explosiva da flor a produção de néctar cessa. A concentração média de açúcares não varia estatisticamente durante o período de antese, sendo de 9,7% a 10,8%. Esta espécie de *Mucuna* é predominantemente xenogâmica e apresenta indícios de autoincompatibilidade. Em todos os tratamentos de polinização manual, os frutos abortaram ainda jovens e mesmo em condições naturais muitos frutos abortaram em duas a três semanas após a polinização. Além disso, os poucos frutos que se desenvolvem em condições naturais, geralmente, apresentam uma ou duas sementes, sendo que esta espécie apresenta cinco óvulos. *Mucuna* sp. nov. apresenta várias características associadas a ornitofilia, sendo polinizada por *Cacicus haemorrhous* (Icteridae), um pássaro de grande porte que possui comportamento adequado para desencadear o mecanismo de abertura explosiva da flor.

Palavras chaves: *Mucuna* sp. nov., biologia floral, reprodução, polinização, ornitofilia, *Cacicus haemorrhous*, passeriformes, Mata Atlântica, sudeste do Brasil.

INTRODUÇÃO

Fabaceae é uma das maiores famílias de Angiospermae e está amplamente distribuída em ambos os hemisférios (Judd *et al.*, 1999). A evolução floral em Fabaceae é caracterizada pela tendência de maximizar a economia de pólen e néctar, o que resultou na seleção de polinizadores especializados e atingiu o maior avanço nas flores da subfamília Faboideae, com liberação explosiva de pólen (Arroyo, 1981).

Estudos sobre a biologia floral e reprodutiva de espécies de Faboideae são objeto de pesquisa em diversas regiões do mundo, sendo mais freqüentes em regiões temperadas ou no Velho Mundo (Free, 1970; Westerkamp, 1992; Westerkamp e Paul, 1993; Hopkins e Hopkins, 1992). Nas regiões tropicais as informações sobre a biologia floral e reprodutiva de Faboideae estão incluídas em estudos em nível de comunidades (Sobrevila e Arroyo, 1982; Bawa *et al.*, 1985; Ramirez e Brito, 1990) sendo poucos os que abordam espécies isoladamente (Baker, 1970; Morton, 1979; Toledo e Hernández, 1979; Pereira-Noronha *et al.*, 1982; Agulho *et al.*, 1993; Brizuela *et al.*, 1993; Bruneau, 1997; Cotton, 2001).

O gênero *Mucuna* Adans. (Fabaceae, Faboideae, Phaseoleae), um dos mais derivados da família Fabaceae (Bruneau *et al.*, 1994), apresenta abertura explosiva da flor (van Leeuwen, 1938; van der Pijl, 1941; Baker, 1970). Para este gênero com cerca de 100 espécies, há apenas dois estudos com espécies do neotrópico (Baker, 1970; Sazima e Sazima, 1978) e em ambos, as espécies são quiropterófilas e não é abordada detalhadamente a biologia floral e reprodutiva. Informações sobre espécies neotropicais de *Mucuna* ornitófilas estão restritas aos relatos de visitas de *Cacicus cela* (Icteridae) às flores de *Mucuna rostrata* (Cotton, 2001).

Aspectos da biologia floral, como período de antese e disponibilidade de néctar e pólen, são essenciais para relacionar os períodos de atividade da flor e seus visitantes

(Sazima *et al.*, 1994). Além disso, estes estudos fornecem informações sobre a morfologia floral, permitindo caracterizar os mecanismos de polinização e adequação do visitante à flor (Sazima e Sazima, 1978; 1988; 1990; 1999; Gottsberger e Silberbauer-Gottsberger, 1988; Buzato e Franco, 1992; Buzato *et al.*, 1994). Informações sobre biologia reprodutiva são essenciais para compreensão da dinâmica do fluxo gênico e do grau de variabilidade genética nas espécies vegetais (Bawa *et al.*, 1985a; Bawa *et al.*, 1985b; Proctor *et al.*, 1996; Wendt *et al.*, 2001).

Neste estudo apresentamos informações sobre a fenologia de *Mucuna* sp. nov., bem como detalhes da sua morfologia e biologia floral e sobre o sistema reprodutivo. Apresentamos, ainda, as relações com seus visitantes florais, com destaque ao comportamento utilizado para obter o recurso floral.

ÁREA DE ESTUDO E MATERIAL E MÉTODOS

Área de estudo

O estudo foi realizado no Parque Estadual da Serra do Mar – Núcleo Picinguaba, no estado de São Paulo. A planície costeira de Picinguaba possui cerca de 8km², situa-se no município de Ubatuba, litoral norte de São Paulo (23°20'-23°22' S/44°48'-44°52'W), e faz parte da Unidade de Conservação do Parque Estadual da Serra do Mar, sendo uma das poucas unidades protegidas cujos limites se estendem até a orla marítima (Melo Neto, 1992).

Essa região litorânea se caracteriza pela ocorrência descontínua de pequenas baías e praias estreitas, intercaladas pelos avanços da Serra do Mar (Ponçano *et al.*, 1981). O clima regional é do tipo tropical úmido, com temperatura média acima de 18°C e índice

pluviométrico médio anual acima de 2.200mm, não havendo estação com déficit hídrico (Piccolo, 1992; Oliveira *et al.*, 1998; Sanchez *et al.*, 1999). A vegetação onde esta espécie ocorre é a restinga e cerca de 60 indivíduos, que foram utilizados para este estudo estão localizados às margens dos rios ou em áreas inundáveis.

O material botânico encontra-se depositado no Herbário da Universidade Estadual de Campinas (UEC 126881).

Biologia floral e Visitantes

O trabalho de campo foi realizado durante duas floradas desta espécie de *Mucuna*, de maio a junho de 2002 e 2003. Inflorescências foram observadas *in situ* para determinar o número de flores abertas por dia, características da antese e estruturas florais relacionadas com a atração.

Para a determinação do padrão de secreção de néctar foram medidos os volume (n=10 para cada dia de antese) utilizando microseringas e a concentração de açúcares (n=10 para cada dia de antese) com refratômetro de bolso (Dafni, 1992). Essas medições foram realizadas ao longo do período de duração das flores utilizando flores previamente ensacadas. Para análise estatística destes dados foi utilizado o procedimento PROC GLM (modelos lineares gerais) do programa estatístico SAS (Statistical Analyses System) para o teste ANOVA –1 fator, seguido da análise de comparações múltiplas de Duncan (Zar, 1999), que verificaram se a concentração e o volume de néctar variam no período de antese.

A viabilidade do pólen (n=12 flores) foi estimada pela coloração do citoplasma, utilizando a técnica de carmim acético (Radford *et al.*, 1974). A receptividade do estigma (n=10 flores) foi testada ao longo dos dias de antese através do método da atividade da catalase, utilizando água oxigenada 10 volumes (Zeisler, 1938).

Para verificar a presença de osmóforos em *Mucuna* sp. nov. foi utilizada a técnica do vermelho neutro (n=10 flores), substância que cora células com alta atividade metabólica, indicando as partes florais emissoras de odor (Vogel, 1962). Para análise química do odor, flores (n = 10) foram coletadas e mantidas congeladas até a maceração em CH₂Cl₂ (Schultz *et al.*, 1988). Em seguida o macerado foi filtrado sobre MgSO₄ anidro. Para identificar cada composto foi feita análise GC-MS e para caracterização das substâncias foi comparada à fragmentação MS com a biblioteca Wiley (Varassin *et al.* 2001).

As visitas das aves às flores foram observadas diretamente ou com utilização de binóculo, iniciando às 05:00 h e finalizando às 17:00 h., além de fotografadas para analisar o comportamento durante a visitação (Grant & Grant 1968, Lehner 1979, Vogel 1968). Para o tamanho das aves foi utilizado o comprimento total com o bico (Sick 1985).

Biologia reprodutiva

O sistema reprodutivo de *Mucuna* sp. nov. foi estudado a partir de testes de polinização manual em 45 indivíduos, seguindo os métodos de Radford *et al.* (1974). Para os experimentos de polinizações manuais, foram ensacados botões em pré-antese e os seguintes tratamentos foram realizados: **a**–autopolinização (grãos de pólen foram depositados no estigma da própria flor; **b**-polinização cruzada (grãos de pólen provenientes de várias flores de indivíduos diferentes foram transferidos para estigmas de flores emasculadas); **c**–geitonogamia (grãos de pólen provenientes de flores de um indivíduo foram depositados nos estigmas de flores emasculadas do mesmo indivíduo); **d**-autopolinização espontânea (flores ensacadas e que não receberam tratamento posterior). Além desses tratamentos, flores foram marcadas e mantidas em condições naturais para

verificar a formação de frutos. Foram realizadas quantidades limitadas de tratamentos de polinizações por inflorescência, para não sobrecarregar a planta com frutos em desenvolvimento (Franco, 1995). Para comparação da formação de frutos entre os tratamentos foi utilizado o teste estatístico χ^2 e entre todos os tratamentos foi utilizado o teste G (Zar, 1999). O teste estatístico χ^2 é usado amplamente nos estudos de biologia reprodutiva, mas é necessário cautela quando os resultados são analisados, uma vez que este teste supõe independência entre os dados.

O crescimento de tubo polínico foi verificado em pistilos submetidos a autopolinizações e polinizações cruzadas manuais, bem como de autopolinizações espontâneas. Cerca de cinco de cada tratamento foram fixadas em FAA em intervalos de doze horas (de 12h até 96h). Para exame do crescimento dos tubos polínicos foi utilizada a técnica de Johansen (1940) e alvejante comercial (água sanitária) que retiram os fenóis (S. Buzato, com. pess.) e após este tratamento, os pistilos foram examinados com microscopia de fluorescência (Martin, 1959). Flores que receberam visitas dos agentes polinizadores (condições naturais) e frutos imaturos também foram fixados em FAA e tratados de acordo para exame do desenvolvimento de tubos polínicos.

RESULTADOS E DISCUSSÃO

Fenologia e morfologia floral

Esta liana floresce uma vez ao ano, durante o período menos chuvoso, abrangendo os meses de maio e junho, sendo este padrão fenológico do tipo anual (Newstrom *et al.*, 1994). A floração desta espécie é abundante e curta estendendo-se por cerca de um mês, estratégia denominada de cornucópia (Gentry, 1974).

Esta espécie possui inflorescência pseudo-racemosa, medindo 4,7–6,4cm de comprimento (Fig. 1), pode conter 12–15(21) flores, sendo três por nó, e o pedúnculo da inflorescência mede 4,4–25,3cm de comprimento. Inflorescências com pedúnculos longos são encontradas em algumas espécies de *Mucuna*, tendo sido usado o termo flagelifloria para caracterizá-las (van der Pijl, 1941). Segundo Baker (1970) a flagelifloria é uma adaptação para visitação das flores por animais voadores e grandes, pois facilita o acesso às flores, evitando barreiras como ramos e folhagens.

As flores de *Mucuna* sp. nov. são amarelas, grandes medindo 6,7–7,4 cm de comprimento e individualmente ressupinadas (Arroyo 1981) devido a torção de 180° do pedicelo floral, pois mesmo com a inflorescência pendente com o ápice voltado para baixo, as flores conservam a posição normal (Fig. 2A) para as flores de Faboideae (Baker, 1970; Endress, 1994). Nesta espécie o estandarte tem a função de atração visual, enquanto em outras espécies de *Mucuna* pode funcionar como aparato acústico para auxiliar na ecolocalização dos morcegos (von Helversen e von Helversen, 1999, 2003).

Os elementos da corola encaixam-se na base por meio de aurículas infletidas, formando um sistema único. O estandarte está encaixado nas alas e quilha na região basal próximo às unhas. As alas e a quilha encontram-se conectadas na base por meio de dobras, que podem estar relacionadas ao mecanismo de cooperação entre as pétalas (Faegri & van der Pijl 1980, Endress, 1994), acionando o mecanismo de abertura explosivo da flor. As pétalas da quilha apresentam-se unidas nas margens inferiores e nas superiores estão aderidas por papilas entrelaçadas, confinando os elementos reprodutivos (Capítulo III). Morfologia floral semelhante ocorre em outros gêneros próximos de *Mucuna*, como *Dioclea* cujo mecanismo de cooperação entre as pétalas funciona de modo semelhante (Franco, 1995).

O androceu é diadelfo e na fase de botão é formado por cinco estames curtos e cinco longos que possuem anteras alternadamente heteromórficas, isto é, anteras curtas, tricomadas (Fig. 3A) e anteras longas, glabras (Fig. 3B). Cerca de dois a três dias anteriores à antese, os estames curtos adquirem o comprimento dos estames longos, de modo que as anteras de todos os estames se encontram no mesmo nível (Fig. 4). O estigma é peltado, recoberto por cutícula e por tricomas. Em todas as fases da antese, o estigma situa-se acima das anteras e da massa de pólen (Figs. 3C e 4). A base do estilete, assim como o ovário, são densamente pilosos. Os nectários altamente lobados e em forma de colar, com tecido secretor maciço (Endress 1994), encontram-se entre a base da coluna estaminal e do ovário (Fig. 5B) e o néctar produzido, em quantidade, é acumulado na câmara nectarífera formada pelo cálice (Fig. 5A).

Várias características morfológicas sugerem que esta espécie de *Mucuna* seja ornitófila (q. v. Faegri e van der Pijl, 1980) à semelhança de outras espécies de *Mucuna* consideradas por van Leeuwen (1938) e Cotton (2001) como polinizadas por pássaros. Vogel (1969) afirma que em espécies de *Mucuna* ornitófilas não ocorre o mecanismo explosivo de abertura da flor, mas em *Mucuna* sp. Nov. este mecanismo está presente.

O período de floração desta espécie de *Mucuna* coincide com o período menos chuvoso, no qual ocorre escassez de recursos para os animais, como exemplo, é citada a escassez de flores ornitófilas (para beija-flores) no sudeste do Brasil (Sazima *et al.* 1995; 1996). Neste período, possivelmente também ocorre menor quantidade de frutos no sudeste do Brasil, propiciando que aves frugívoras procurem por flores e insetos, como verificado por Pizo (1996), para a Mata Atlântica do Parque Estadual Intervales, SE, Brasil.

Biologia floral e visitantes

As flores de *Mucuna* sp. nov. abrem em diversos horários do dia. As inflorescências apresentam padrão diário de florescimento simultâneo (Fig. 1) e as flores se encontram em antese por aproximadamente sete dias. Antese simultânea é uma característica incomum para espécies ornitófilas e segundo Stiles (1981) e Feinsinger e Colwell (1978) não proporciona o forrageamento do tipo “trapline”, e, portanto, não favorece a polinização cruzada. Entretanto, este fato é favorável para aves que pousam, pois podem alcançar maior número de flores de um único poleiro sem realizar muitos deslocamentos (Pyke, 1981; Westerkamp, 1990).

A longevidade das flores de *Mucuna* sp. nov. é considerada longa quando comparada com a de outras Fabaceae que, em geral, possuem antese de apenas um dia (Primack, 1985). A estratégia das flores de *Mucuna* sp. nov. apresentarem antese longa pode ser importante para esta espécie, cujo período de floração é curto, pois aumenta a possibilidade das flores serem visitadas e polinizadas. Segundo Primack (1985) a longevidade e antese simultânea das flores podem facilitar o reconhecimento das unidades atrativas pelos polinizadores. Espécies de *Mucuna* polinizadas por morcegos, como *M. andreana*, *M. macropoda* e *M. urens*, possuem flores que permanecem em antese apenas uma noite, e a última espécie apresenta inflorescência com padrão diário de florescimento seqüencial (obs. pess.) podendo ser características relacionadas com a síndrome de quiropterofilia e com a estratégia de forrageamento alimentar dos polinizadores (Baker, 1970; Sazima e Sazima 1978; Hopkins e Hopkins, 1992).

A antese das flores de *Mucuna* sp. nov. é caracterizada pela mudança de posição do estandarte que se desloca para a parte superior da flor adquirindo posição ereta em relação ao restante da flor (Fig. 2A). Além disso, as alas se expandem ligeiramente (Fig. 2A). As

flores em antese e as senescentes se diferenciam pelo fato das últimas se caracterizarem pelo enrolamento das bordas do estandarte para dentro e pela coloração ligeiramente alaranjada. A quilha permanece fechada (Fig. 2A) e contém os elementos reprodutivos, que são liberados apenas durante a abertura explosiva da flor (van Leeuwen, 1938; van der Pijl, 1941; Baker, 1970; Sazima e Sazima, 1978; Hopkins e Hopkins, 1992). Para acionar o mecanismo de abertura explosiva, é necessário uma pressão na base da quilha e alas, e por diferença de tensão entre células lignificadas e não-lignificadas da epiderme interna da quilha, ocorre o rompimento do entrelaçamento das papilas (Capítulo III) e conseqüentemente a separação das pétalas e a liberação dos elementos reprodutivos (Fig. 2B).

O crescimento diferenciado dos estames tem papel na apresentação secundária do pólen, pois ambos os tipos de anteras liberam o pólen na fase de botão. Entretanto, as anteras longas liberam o pólen primeiro e com o crescimento posterior dos estames mais curtos, as anteras destes empurram todo o pólen em direção ao ápice da quilha (Fig. 4). Além disso, os tricomas destas anteras favorecem que o pólen permaneça acumulado no ápice da quilha. O acúmulo do pólen no ápice da quilha, aliado ao fato de ser pulverulento, favorece o lançamento do pólen como uma nuvem contra o polinizador (Fig. 3, Capítulo IV) no momento da explosão da flor. Tanto as anteras tricomadas (Fig 3A) como as glabras (Fig. 3B) apresentam pólen viável numa média de 92,2%, tanto na fase de botão como em antese. Possivelmente a apresentação secundária do pólen, bem como o mecanismo explosivo de liberação de pólen em *Mucuna* é derivado de flores do tipo pistão que bombeiam o pólen quando são pressionadas, pois estas flores possuem anteras dimórficas, sendo que as anteras longas produzem grande quantidade de pólen e as anteras curtas atuam como pistões bombeando o pólen para fora da quilha (Arroyo, 1981). Há quatro principais

tipos de apresentação de pólen em Faboideae, sendo que as flores que apresentam abertura explosiva são as mais derivadas (Faegri e van der Pijl, 1980; Arroyo, 1981).

O pistilo de *Mucuna* sp. nov. encontra-se na coluna estaminal, sendo mais longo que os estames, situando o estigma acima das anteras (Fig. 3C). Além disso, na base do estigma há tricomas longos que podem dificultar o contacto do auto-pólen com o estigma enquanto os elementos reprodutivos não são liberados (Holwell *et al.*, 1993). Assim, no momento da explosão da flor o estigma, que está receptivo desde a antese até a senescência, contacta o polinizador antes deste receber o pólen. A distância do estigma em relação às anteras, a presença de tricomas na base e o contato do estigma no polinizador antes do pólen caracterizam mecanismos de hercogamia, que freqüentemente são interpretados como responsáveis por reduzirem a autopolinização e promoverem a polinização cruzada (Endress, 1994). Entretanto, segundo Webb e Lloyd (1986) a hercogamia basicamente evita interferências entre o pólen recebido pelo estigma e o pólen das anteras da própria flor, uma vez que muitas espécies que possuem estes mecanismos são autoincompatíveis. Em flores de Faboideae ocorre, ainda, a hercogamia de movimento, inclusive em flores com abertura explosiva, isto é, o movimento do estilete e dos estames está diretamente envolvido no mecanismo de polinização (Webb e Lloyd, 1986).

O estigma de *Mucuna* sp. nov. é coberto por cutícula que ao ser perfurada libera um exudato. Em todos os taxóns que produzem exudato em abundância, este parece ser essencial para aderência, hidratação e germinação do pólen no estigma (Lord e Heslop-Harrison, 1984; Shivanna e Owens, 1989). Em sete espécies da tribo Phaseoleae, a qual *Mucuna* sp. nov. pertence, a cutícula permanece intacta até a antese da flor e só rompe após a visita do polinizador proporcionando a liberação do exudato (Shivanna e Owens, 1989).

Na base da coluna estaminal de *Mucuna* sp. nov. há duas aberturas denominadas de fenestras (Fig. 5A), que é resultante do posicionamento do estame vexilar livre, mas quando este estame é removido (Fig. 5B), constata-se a presença de apenas uma abertura. Através destas fenestras, o néctar extravasa e se acumula na câmara nectarífera lateralmente ao tubo polínico (Fig. 5A). Os tricomas na base do estilete e no ovário (Fig. 5B) provavelmente impedem que o néctar penetre no tubo estaminal, ao invés de seguir para a câmara nectarífera, sugestão apresentada por van Leeuwen (1938) para *Mucuna kraetkei* que possui tricomas semelhantes nestas estruturas.

A secreção do néctar em *Mucuna* sp. nov. inicia na fase de botão e no quinto dia após a antese, o volume diminui (Fig. 8), isto caso o mecanismo explosivo de abertura da flor não seja acionado. Caso ocorra a abertura explosiva, a produção de néctar nesta espécie cessa, possivelmente devido à única oportunidade de polinização, que é uma característica do gênero *Mucuna* (Baker, 1970, Sazima e Sazima, 1978, von Helversen e von Helversen, 2003), pois após a abertura explosiva da flor, a coluna estaminal está situada próxima ao estandarte (Fig. 2B) e nas visitas subseqüentes o polinizador não contacta os elementos reprodutivos.

O volume médio de néctar desta espécie de *Mucuna* varia conforme o período de antese (Fig. 8). O maior volume médio de 337,7 µl de néctar ocorre no quinto dia de antese, após este período o volume diminui (Fig. 8). Há diferenças significativas entre as médias de volume de néctar durante os dias de antese ($F = 6,82$, $p < 0,0001$). A concentração média de açúcares no néctar durante o período de antese varia de 9,7%-10,8% (Fig. 8), não sendo evidenciadas diferenças significativas ($F = 0,59$, $p = 0,7357$). É possível que a partir do sexto dia de antese ocorra reabsorção do néctar, pois o volume

diminui, mas a concentração não se altera (Fig. 8). A probabilidade de estar ocorrendo evaporação é remota, pois o néctar encontra-se dentro da quilha, sem contato com o meio ambiente e se este processo estivesse ocorrendo a concentração de açúcares seria maior a partir do momento da diminuição do volume (Varassin *et al.*, 2001).

Flores de Fabaceae com deiscência explosiva secretam grandes quantidades de néctar e, provavelmente, evoluíram de flores cujo recurso floral primário era o néctar, pois no mecanismo explosivo o pólen é lançado em diversas regiões do corpo do polinizador, não sendo depositado em um único local para que o animal consiga coletá-lo (Arroyo, 1981). O alto volume de néctar, a baixa concentração de açúcares nesta espécie de *Mucuna*, bem como inflorescências grandes e vistosas, flores de longa duração e inodoras, são características sugeridas por Stiles (1978), Faegri e van der Pijl (1980), Baker e Baker (1982) para plantas polinizadas por passeriformes.

Os visitantes florais de *Mucuna* sp. nov. são passeriformes de grande e pequeno porte, variando de 68,88 – 264,01 mm de comprimento, sendo *Cacicus haemorrhous* (Icteridae) de porte grande ($\bar{x}$ =173,02 mm) e o polinizador principal desta espécie de *Mucuna*. As visitas deste Icterídeo são mais intensas no início da manhã (0700-0830h) e final do dia (1630-1730h) e quase ausentes nas horas mais quentes (1130-1500h). Esta espécie realiza as visitas solitariamente ou em pequenos grupos de dois a quatro indivíduos, que abordam a maior parte das inflorescências de cada planta. Cada indivíduo visita três a quatro flores por inflorescência. Este pássaro pousa na inflorescência, no pedúnculo ou em ramo próximo. A seguir, inclina a cabeça em direção à flor que pretende visitar, insere o bico e com a técnica de espaçar (Capítulo IV) exerce pressão na base das alas e quilha ocasionando a abertura da quilha e a conseqüente liberação explosiva dos elementos reprodutivos, que contatam a cabeça do pássaro (ver Fig. 3 do Capítulo IV). *Psarocolius*

decumanus (Icteridae) realiza visitas legítimas, semelhantes às descritas para *C. haemorrhous*, mas sua frequência é baixa (ver Tab. 1 do Capítulo IV). Além disso, é uma espécie de porte bem maior, cujo peso ocasiona a queda das flores de *Mucuna* sp. nov. ao pousar na inflorescência. *Coereba flaveola* (Emberizidae) é uma pássaro pequeno e que geralmente não aciona o mecanismo de abertura da flor (Fig. 1, Capítulo IV), pilhando o néctar pela base das alas e quilhas por intermédio de pequenos furos (Fig. 6). Polinização por Icteridae é citada para *Erythrina fusca* (Fabaceae – Faboideae) (Morton 1979, Cotton 2001). Estudos sobre polinização por Icterídeos são raros, pois são aves insetívoras, mas eventualmente podem se alimentar de frutos e néctar, como é o caso de *Cacicus haemorrhous* (Pizo, 1996; Sick, 1985). O gênero *Cacicus* é conhecido por forragear em busca de alimento oculto, geralmente insetos em folhas enroladas, dentro de frutos e flores e alcançam o alimento escondido usando a técnica de “espaçar”, isto é, introduzem o bico no local onde há alimento e abrem a mandíbula para alargar o local, podendo assim alcançar o alimento (Sick 1985, q. v. Capítulo IV).

Biologia reprodutiva

As flores de *Mucuna* sp. nov. são hermafroditas e predominantemente xenogâmicas. Nos tratamentos realizados para verificar o desenvolvimento de tubos polínicos, no máximo cinco grãos de pólen aderem ao estigma e germinam, mas estes iniciam o desenvolvimento do tubo e logo surgem deformações, como torção e engrossamento do tubo polínico e pontos de calose, raramente penetrando no estilete.

Ocorre uma diferença significativa na formação de frutos quanto é comparado todos os tratamentos ($G = 30,95$, $p < 0,0001$) em todos os tratamentos (Tab. 1). A eficiência da autopolinização é menor se comparada com a polinização cruzada manual ($\chi^2 = 13,35$, $p <$

0,05) (Tab. 1), mostrando que a quantidade de frutos que iniciam o desenvolvimento na autopolinização é menor do que na polinização cruzada manual. Além disso, embora a formação de frutos nos tratamentos de autopolinização, polinização cruzada e condições naturais é iniciada, estes frutos são abortados duas a três semanas após a polinização (Fig. 7). Não ocorre início de formação de frutos por autopolinização espontânea. Portanto, esta espécie apresenta vários indícios de autoincompatibilidade, podendo sugerir que os mecanismos de hercogamia abordados anteriormente podem estar sendo importantes para evitar a autopolinização. Segundo Arroyo (1981) autoincompatibilidade não é freqüente em Fabaceae, como um todo, porém cerca de 60% das espécies são autoincompatíveis em Erythrinae, subtribo a qual o gênero *Mucuna* pertence.

A incidência de aborto de flores e frutos em Faboideae é alta, como em *Pisum sativum* L. (Briggs *et al.*, 1987) e em *Lotus corniculatus* (O'Donoghue e Grant, 1988; Rim *et al.*, 1990). Aborto de frutos também ocorre em *Dioclea rufescens*, cujo gênero é filogeneticamente próximo de *Mucuna* (Bruneau *et al.*, 1994), e segundo Franco (1995) os tubos polínicos desta espécie penetram na micrópila de óvulos em tratamentos de autopolinização e polinização cruzada, mas em ambos os tratamentos não foi observado a formação de frutos maduros no campo. Por outro lado, em *Dioclea violacea* ocorre a formação de frutos e estes finalizam seu desenvolvimento, mas geralmente são resultantes apenas de autopolinizações (Franco, 1995).

O aborto de frutos em duas espécies de *Dahlstedtia* (Fabaceae) também é comum e pode estar relacionado com a limitação de recursos maternos, devido à presença de características anatômicas abortivas nos tecidos maternos anteriores à formação do embrião (Teixeira *et al.*, 2001). A limitação de recursos maternos é considerada um dos fatores mais importantes relacionados ao aborto de frutos, inclusive em várias espécies de

Fabaceae (Stephenson, 1981) e pode ser evidenciada pela produção de apenas um ou dois frutos por inflorescência. O desenvolvimento anormal dos frutos, embriões e endosperma, promovendo o aborto, pode ser originado de depressão endogâmica, de restrições dos recursos maternos à progênie ou de mecanismos pós-zigóticos que atuam como barreiras à autofertilização, conhecidos como autoincompatibilidade de ação tardia (Seavey e Bawa, 1986).

A produção de frutos maduros de *Mucuna* sp. nov. em condições naturais é baixa quando comparada com a produção oriunda do tratamento de polinização cruzada manual (Tab. 1). Este aspecto leva a questionar a eficiência, principalmente em relação a frequência, do polinizador que segundo Bawa e Webb (1974) pode ser um dos fatores da baixa produção de frutos em relação ao número elevado de flores produzidas, situação mencionada para *Mucuna kraetkei*, que aparentemente é polinizada por aves de grande porte (van Leeuwen, 1938). Outro fator pode ser o tipo de forrageamento alimentar do pássaro polinizador, pois geralmente este visita várias flores da mesma inflorescência, podendo ocorrer geitonogamia. Assim, em *Mucuna* sp. nov. a baixa produção de frutos pode estar menos provavelmente relacionada com a baixa frequência do polinizador, tipo de forrageamento alimentar e mais provavelmente com a alta taxa de abortos devido à características genéticas intrínsecas, como mecanismos de autoincompatibilidade pós-zigóticos e/ou depressão endogâmica.

AGRADECIMENTOS

Agradecemos a Ivan Sazima pelas sugestões e companhia durante o trabalho de campo; Iara de Fátima Bressan pelo apoio técnico; Christian Westerkamp pelo auxílio com a morfologia floral; André Victor Lucci Freitas e Arício Xavier Linhares pelo auxílio com

as análises estatísticas; Instituto Florestal pela autorização para trabalhar no Parque Estadual da Serra do Mar, Núcleo Picinguaba; CAPES, CNPq e FMB pelo apoio financeiro.

BIBLIOGRAFIA

Agullo MA, Brizuela MM, Hoc PS, Di Stilio VS, Palacios RA, Genise J, Hazeldine P.

1993. Relación unidade de polinización-visitantes florales en *Vigna luteola* (Leguminosae, Phaseoleae). *Boletín del Sociedad Argentina del Botánica* **29**: 131 – 138.

Arroyo MTK. 1981. Breeding systems and pollination biology in Leguminosae. In: Polhill RM, Raven PH, eds. *Advances in Legume Systematics, Part 2*. Kew: Royal Botanic Gardens, 723 - 769.

Baker HG. 1970. Bat pollination in Central America. *Revista de Biología Tropical* **17**: 187 - 197.

Baker HG, Baker I. 1982. Floral nectar sugar constituents relation to pollinator type. In: Jones CE, Little RJ, eds. *Handbook of experimental pollination biology*. New York: Van Nostrand Reinhold, 117 - 141.

Bawa KS, Perry DR, Beach JH. 1985a. Reproductive biology of tropical lowland rain forest trees. I. Sexual systems and incompatibility mechanisms. *American Journal of Botany* **72**: 331 – 345.

Bawa KS, Perry DR, Bullock SH, Coville RE, Grayum MH. 1985b. Reproductive biology of tropical lowland rain forest trees. II. Pollination mechanisms. *American Journal of Botany* **72**: 346 – 356.

- Bawa KS, Webb CJ. 1984.** Flower, fruit, and seed abortion in tropical forest trees implications goes the evolution of paternal and maternal reproductive patterns. *American Journal of Botany* **71**: 736 – 751.
- Briggs CL, Westoby M, Selkirk PM, Oldfield RJ. 1987.** Embryology of early abortion due to limited maternal resources in *Pisum sativum* L. *Annals of Botany* **59**: 611 – 619.
- Brizuela MM, Hoc PS, Di Stilio VS, Agullo MA, Palacios RA. 1993.** Biología floral de *Macroptilium bracteatum* (Leguminosae – Phaseoleae). *Darwiniana* **32**: 41 – 57.
- Bruneau A, Doyle JJ, Doyle JL. 1994.** Phylogenetic relationships in *Phaseoleae*: evidence from chloroplast DNA restriction site characters. In: Crisp M, Doyle JJ, eds. *Advances in Legume Systematics 7: Phylogeny* Kew: Royal Botanic Gardens, 309 – 330.
- Bruneau A. 1997.** Evolution and homology of bird pollination syndromes in *Erythrina* (Leguminosae). *American Journal of Botany* **84**: 54 – 71.
- Buzato S, Franco ALM. 1992.** *Tetrastylis ovalis*: a second case of bat-pollinated passionflower (Passifloraceae). *Plant Systematic and Evolution* **181**: 261 – 267.
- Buzato S, Sazima M, Sazima I. 1994.** Pollination of three species of *Abutilon* (Malvaceae) intermediate between bat and hummingbird flower syndromes. *Flora* **189**: 327 – 334.
- Cotton PA. 2001.** The behavior and interactions of birds visiting *Erythrina fusca* flowers in the Colombian Amazon. *Biotropica* **33**: 662-669.
- Dafni A. 1992.** *Pollination ecology – A practical approach*. Oxford: Oxford University Press.
- Endress, PK. 1994.** *Diversity and evolutionary biology of tropical flowers*. Cambridge: Cambridge University Press.

- Faegri K, Van der Pijl L. 1980.** *The principle of pollination ecology*. New York.: Pergamon Press.
- Feinsinger P, Colwell RK. 1978.** Community organization among Neotropical nectar-feeding birds. *American Zoology* **18**: 779 - 795.
- Franco ALM. 1995.** *Ecologia da polinização e biologia reprodutiva de sete espécies de Phaseoleae (Fabaceae)*. Tese de Doutorado. Campinas: Universidade Estadual de Campinas.
- Free JB. 1970.** *Insect pollination of crops*. New York: Academic Press.
- Gentry AH. 1974.** Coevolution patterns in Central American Bignoniaceae. *Annals of Missouri Botanical Garden* **61**: 728-759.
- Gottsberger G, Silberbauer-Gottsberger I. 1988.** Evolution of flower structures and pollination in neotropical Cassinae (Caesalpinaceae) species. *Phyton* **28**: 293 – 320.
- Grant K, Grant V. 1968.** *Hummingbirds and their flowers*. New York, Columbia University Press.
- Hopkins HCF, Hopkins MJG. 1992.** Rediscovery of *Mucuna macropoda* (Leguminosae: Papilionoideae), and its pollination by bats in Papua New Guinea. *Kew Bulletin* **48**: 297 - 305.
- Howell GJ, Slater AT, Knox RB. 1993.** Secondary pollen presentation in angiosperms and its biological significance. *Australian Journal of Botany* **41**: 417 - 438.
- Johansen DA. 1940.** *Plant microtechnique*. New York: McGraw-Hill Book Company.
- Judd WS, Campbell CS, Kellogg EA, Stevens PF. 1999.** *Plant systematic – A phylogenetic approach*. USA, Sinauer Associates, Inc.
- Lehner PN. 1979.** *Handbook of ethological methods*. STPM Press, Garland.

- Lord EM, Heslop-Harrison. 1984.** Pollen-stigma interaction in the Leguminosae: stigma organization and the breeding system in *Vicia faba* L. *Annals of Botany* **54**: 827 - 836.
- Martin FW. 1959.** Staining and observing pollen tubes in the style by means of fluorescence. *Stain Technology* **37**: 125.
- Melo-Neto J. 1992.** Implantação e manejo do Núcleo Picinguaba do Parque Estadual da Serra do Mar. In: *Anais do Congresso sobre Essências Nativas* 2, 886-887.
- Morton ES. 1979.** Effective pollination of *Erythrina fusca* by the orchard oriole (*Icterus spurius*) – co-evolved behavioral manipulation. *Annals of the Missouri Botanical Garden* **66**: 482-489.
- Newstrom LE, Frankie GW, Baker HG. 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.
- O'Donoughue LS, Grant WF. 1988.** New sources of indehiscence for birdsfoot trefoil (*Lotus corniculatus*, Fabaceae) produced by interspecific hybridization. *Genome* **30**: 459 – 468.
- Oliveira LR, Barros MR, Raimundo S. 1998.** *Planos de Conservação, Parque Estadual da Serra do Mar - Núcleo Picinguaba*. São Paulo: Secretaria do Meio Ambiente.
- Pereira-Noronha MR, Silberbauer-Gottsberger I, Gottsberger G. 1982.** Biologia floral de *Stylosanthes* (Fabaceae) no cerrado de Botucatu, Estado de São Paulo. *Revista Brasileira de Biologia* **42**: 595 – 605.
- Piccolo PR. 1992.** *Ensaio metodológico sobre a ocupação humana e as transformações no mosaico ambiental na Fazenda de Picinguaba - SP (Parque Estadual da Serra do Mar) nos períodos de 1962 e 1990*. Campinas: Dissertação de Mestrado em Geografia. Instituto de Geociências e Ciências Exatas, UNICAMP.

- Pizo MA. 1996.** Feeding ecology of two *Cacicus* species (Emberizidae, Icterinae). *Ararajuba* **4**: 87 - 92.
- Ponçano WL, Carneiro CDR, Bistrichi CA., Almeida FFM, Prandini FL. 1981.** *Mapa geomorfológico do estado de São Paulo*. São Paulo: Instituto de Pesquisas Tecnológicas do Estado de São Paulo.
- Primack RB. 1985.** Longevity of individual flowers. *Annual Review of Ecology and Systematics* **16**: 15 – 37.
- Proctor M, Yeo P, Lack A. 1996.** *The natural history of pollination*. London: Harper Collins Press.
- Pyke GH. 1981.** Why hummingbirds hover and honeyeaters perch. *Animal Behavior* **29**: 861 - 876.
- Radford AE, Dickinson WC, Massey JR, Bell CR. 1974.** *Vascular plant systematics*. New York: Harper & Row.
- Ramirez N, Brito Y. 1990.** Reproductive biology of a tropical palm swamp community in the Venezuela Llanos. *American Journal of Botany* **77**: 1260 – 1271.
- Rim YW, Beusselinck PR, McGraw RL, Somers DA. 1990.** Megagametophyte development in *Lotus corniculatus*, *L. conimbricensis*, and their protoplast fusion hybrid. *American Journal of Botany* **77**: 1084 – 1094.
- Sanchez M, Pedroni F, Leitão-Filho HF, CESAR O. 1999.** Composição florística de um trecho de floresta ripária na Mata Atlântica em Picinguaba, Ubatuba, SP. *Revista Brasileira Botânica*. **22**: 31 - 42.
- Sazima I, Buzato S, Sazima M. 1996.** An assemblage of hummingbird-pollinated flowers in a montane Forest in southeastern Brazil. *Botanica Acta* **109**: 149-160.

- Sazima I, Sazima M. 1978.** Polinização por morcegos em *Mucuna urens* (Leguminosae). In: *Livro de resumos do SBPC*: 419.
- Sazima M, Buzato S, Sazima I. 1995.** Polinização de *Vriesea* por morcegos no sudeste brasileiro. *Bromélia* **2**: 29 - 37.
- Sazima M, Sazima I. 1988.** *Helicteres ovata* (Sterculiaceae) pollinated by bats in southeastern Brazil. *Botanica Acta* **101**: 269 – 271.
- Sazima M, Sazima I. 1990.** Hummingbird pollination in two species of *Vellozia* (Lilliflorae: Velloziaceae) in southeastern Brazil. *Botanica Acta* **103**: 83 – 86.
- Sazima M, Sazima I. 1999.** The perching bird *Coereba flaveola* as a co-pollinator of bromeliad flowers in southeastern Brazil. *Canadian Journal of Zoology* **77**: 47 - 51.
- Schultz S, Francke W, Edgar J, Schneider D. 1988.** Volatile compounds from androconial organs of Danaïine and Ithomiinae butterflies. *Zeit für Naturforschung* **43c**: 99 - 104.
- Seavey SR, Bawa KS. 1986.** Late-acting self-incompatibility in Angiosperms. *Botanical Review* **52**: 195 – 219.
- Shivanna KR, Owens SJ. 1989.** Pollen-pistil interactions (Papilionoideae). In: Stirton CH, Zarucchi JL, eds. *Advances in Legume Biology*. Missouri: Missouri Botanical Garden.
- Sick H. 1985.** *Ornitologia brasileira, uma introdução vol. 1*. Editora da Universidade de Brasília, Brasília.
- Sobrevila C, Arroyo MTK. 1992.** Breeding systems in a montane tropical cloud forest in Venezuela. *Plant Systematic and Evolution* **140**: 19 – 37.
- Stephenson AG. 1981.** Flower and fruit abortion proximate causes and ultimate functions. *Annual Review of Ecology and Systematics* **12**: 253 – 279.

- Stiles FG. 1981.** Geographical aspects of bird-flower coevolution, with particular reference to Central America. *Annals of Missouri Botanical Garden* **68**: 323 - 351.
- Teixeira SP, Prakash N, Ranga NT. 2001.** Ovule and early seed development related to seed abortion in *Dahlstedtia pinnata* and *D. pentaphylla* (Leguminosae, Papilionoideae). *Phytomorphology* **51**: 61 – 70.
- Toledo VM, Hernández HM. 1979.** *Erythrina oliviae*: a new case of oriole pollination in Mexico. *Annals of Missouri Botanical Garden*. **66**: 503 – 511.
- Van der Pijl L. 1941.** Flagelliflory and cauliflory as adaptations to bats in *Mucuna* and other plants. *Annals of the Botanic Gardens Buitenzorg* **51**: 83 - 93.
- Van Leeuwen WMD. 1938.** Observations about the biology of tropical flowers. *Annales du Jardin Botanique de Buitenzorg* **48**: 27 - 68.
- Varassin JG, Trigo JR, Sazima M. 2001.** The role of nectar production, flower pigments and odour in the pollination of four species of *Passiflora* (Passifloraceae) in south-eastern Brazil. *Botanical Journal of the Linnean Society* **136**: 139-152.
- Vishnyakova MA. 1991.** Callose as an indicator of sterile ovules. *Phytomorphology* **41**: 245 – 252.
- Vogel S. 1962.** Durtrüsen im Dienste der Bestäubung: über Bau und Funktion der Osmophoren. *Abh. Akad. Wiss. Lit. Math-Nat. Kl.* **10**: 601 - 723.
- Vogel S. 1968.** Chiropterophilie in der neotropischen Flora. Neue Mitteil. I. *Flora* **157**: 562-602.
- Von Helversen D, Von Helversen O. 1999.** Acoustic guide in bat-pollinated flower. *Nature* **398**: 759 - 760.
- Webb CJ, Lloyd DG. 1986.** The avoidance of interference between the presentation of pollen and stigmas in angiosperms. 2. *New Zealand Journal of Botany* **24**: 163-178.

- Wendt T, Canela MBF, Faria APG, Rios RI. 2001.** Reproductive biology and natural hybridization between two endemic species of *Pitcairnia* (Bromeliaceae). *American Journal of Botany* **88**: 1760 – 1767.
- Westerkamp C. 1990.** Bird-flowers: hovering versus perching exploitation. *Botanica Acta* **103**: 366 - 371.
- Westerkamp C. 1992.** The co-operation between the asymmetric flower of *Lathyrus latifolius* (Fabaceae – Viciaeae) and its visitors. *Phyton* **33**: 121 – 137.
- Westerkamp C, Paul H. 1993.** *Apios americana* a fly-pollinated papilionaceous flower? *Plant Systematic and Evolution* **187**: 135 – 144.
- Zar JH. 1999.** *Biostatistical analysis*. New Jersey: Prentice Hall.
- Zeisler M. 1938.** Über die Abgrenzung der eigentlichen Narbenfläche mit Hilfe von Reaktionen. *Beih. Bot. Centralbl.* **58**: 308 - 318.

LEGENDA DAS FIGURAS

Figura 1—Inflorescência de *Mucuna* sp. nov. As flores estão densamente agrupadas e todas se encontram em antese simultaneamente. Indivíduo de *Coereba flaveola* pousado na quilha, pilhando a flor. Notar que os elementos reprodutivos não são liberados em visitas de pilhagem.

Figura 2—Flores de *Mucuna* sp. nov.: **A)** em antese, mas antes da abertura explosiva da flor. O estandarte se desloca adquirindo posição ereta, as alas se expandem e os elementos reprodutivos permanecem confinados na quilha; **B)** em antese, mas após a abertura explosiva da flor. A quilha está aberta e os elementos reprodutivos estão expostos e situados próximos ao estandarte.

Figura 3—Os estames de *Mucuna* sp. nov. possuem comprimentos diferentes. Os estames com anteras tricomadas apresentam crescimento mais lento em relação aos que possuem anteras glabras. O estigma encontra-se em posição superior à das anteras. A: anteras tricomadas; B: anteras glabras; C: estilete e estigma.

Figura 4—Apresentação secundária do pólen em *Mucuna* sp. nov.. Nesta fase as anteras estão no mesmo nível e os grãos de pólen estão acumulados na ponta rígida da quilha.

Note que o estigma está situado acima da massa de pólen.

Figura 5—Corte longitudinal da flor de *Mucuna* sp. nov. com remoção da pétala estandarte para visualização da câmara nectarífera. A) Esquema com estame diadelfo sobre tubo

estaminal: a-câmara nectarífera formada pelo cálice, b-estame diadelfo, c-abertura formada pelo posicionamento do estame diadelfo por onde o néctar extravassa; B) Esquema com o estame diadelfo deslocado para constatação da abertura única: d-nectário, e-ovário com tricomas, f-tubo estaminal.

Figura 6—Marcas realizadas por *Coereba flaveola* na base da quilha e alas da flor de *Mucuna* sp. nov. ao pilhar o néctar (setas).

Figura 7—Fruto imaturo (± 3 cm de comprimento) de *Mucuna* sp. nov. abortado. Frutos abortados nesta fase ocorrem tanto em experimentos de polinização cruzada como em condições naturais.

Figura 8—Padrão de secreção de néctar ao longo dos sete dias de antese. As linhas verticais representam o desvio padrão com um limite de confiança de 95% e o centro mostra as médias. Os números de 1 a 7 são os dias de antese e 0 representa botão em pré-antese.

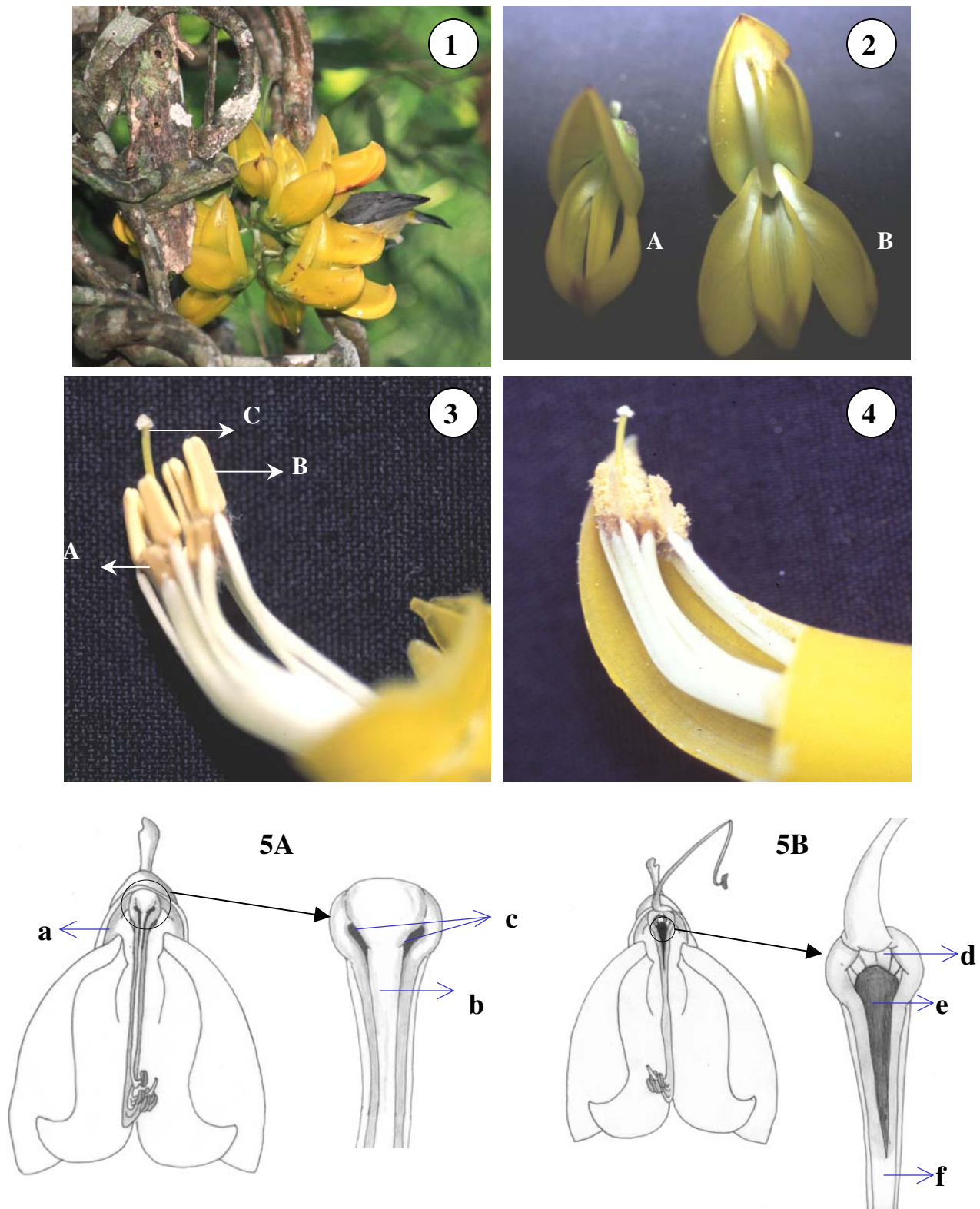


FIGURA 5

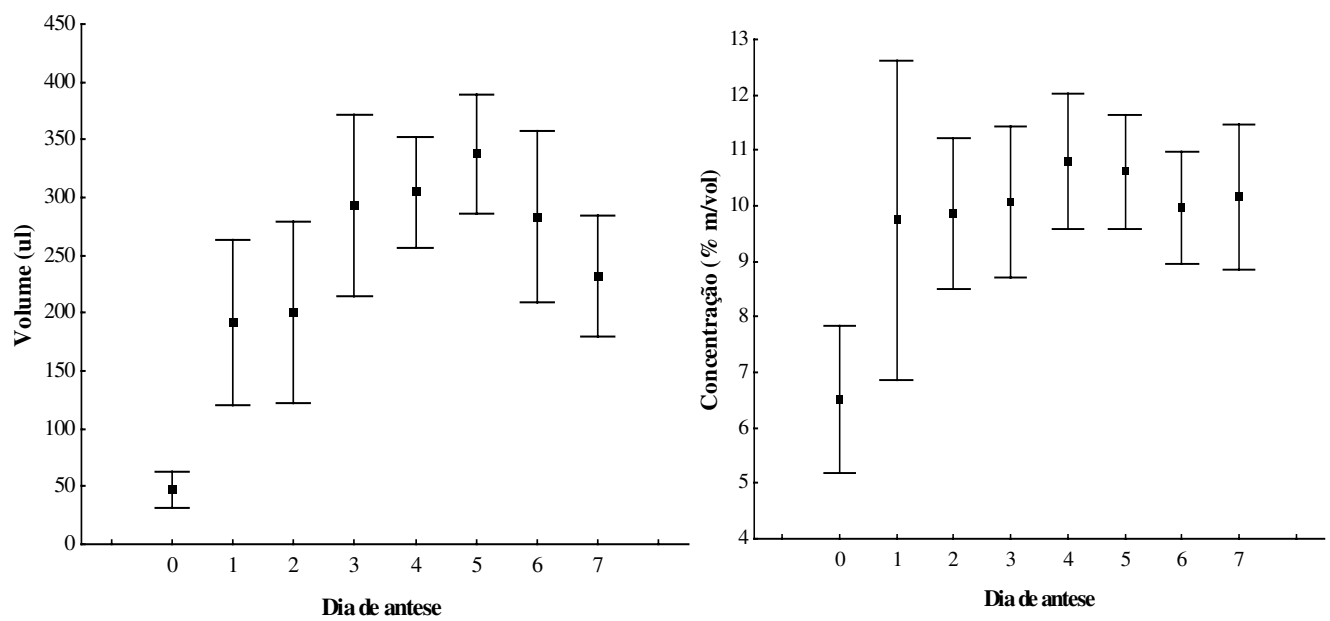
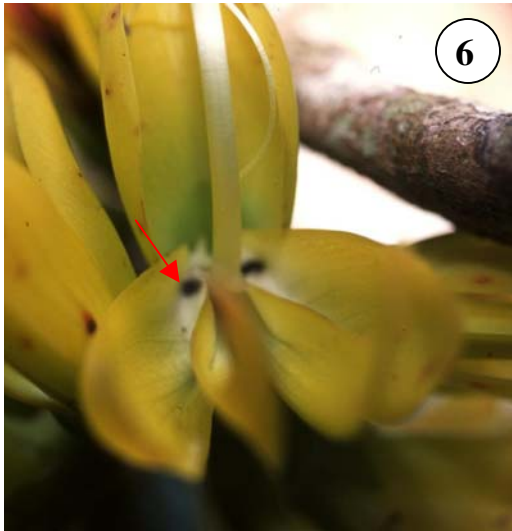


FIGURA 8

Tabela 1: Porcentagem de formação de frutos de *Mucuna* sp. nov. nos tratamentos de autopolinização espontânea, autopolinização manual, polinização cruzada e condições naturais (número de frutos imaturos formados / total de cruzamentos).

Tratamentos	Porcentagem de frutos formados
Autopolinização espontânea	0,0% (0 / 31)
Autopolinização manual	8,6% (3* / 35)
Polinização cruzada manual	50,0% (14* / 28)
Condições naturais	13,2% (51* / 385)

* Frutos imaturos abortados

CAPÍTULO III

CARACTERÍSTICAS DA QUILHA E SUA RELAÇÃO COM O MECANISMO EXPLOSIVO DE ABERTURA DA FLOR DE *Mucuna* sp. nov. (FABACEAE).*

¹ Agostini, K., ¹Sazima, M. & ¹Castro, M. de M.

*Manuscrito a ser submetido para revista *Plant Systematics and Evolution*

¹ Depto de Botânica, IB/Unicamp, C.P. 6109, 13083-970, Campinas – SP.

**CARACTERÍSTICAS ANATÔMICAS DA QUILHA E SUA RELAÇÃO COM O
MECANISMO EXPLOSIVO DE ABERTURA DA FLOR DE *Mucuna* sp. nov.
(FABACEAE)**

RESUMO

No gênero *Mucuna* a abertura da flor para exposição dos elementos reprodutivos ocorre através de um mecanismo explosivo e a ponda da quilha é rígida, provavelmente agindo como um suporte para ocasionar a explosão após uma visita floral. Nas flores de *Mucuna* sp. nov., o tecido da região apical da quilha difere histologicamente do restante por apresentar consistência lenhosa e estar aparentemente concrecido, propiciando a firme união das pétalas. A anatomia da quilha desta espécie foi estudada para verificar se estas características influem sobre o mecanismo explosivo de abertura da flor. A presença de lignina foi confirmada nas paredes das células do mesofilo, bem como nas paredes e trabéculas das células da epiderme interna da região apical da quilha, o que lhe confere a consistência lenhosa. Papilas entrelaçadas na porção não lignificada da epiderme interna do ápice da quilha mantêm as pétalas firmemente unidas. Este conjunto de caracteres da quilha, em especial as trabéculas, pode estar associado ao mecanismo de explosão da flor. Assim para que ocorra a abertura explosiva desta espécie de *Mucuna* que é polinizada por pássaros é necessário força para acionar o mecanismo. Apenas aves de grande porte exercem a pressão adequada sobre a base das alas e quilha, para liberar os elementos reprodutivos e efetuar a polinização; aves de menor porte, geralmente, não possuem a força necessária para abrir a quilha, provavelmente, devido à íntima adesão das papilas. Este conjunto de características, provavelmente, favorece a polinização desta espécie apenas por pássaros de grande porte.

PALAVRAS-CHAVE: *Mucuna* sp. nov., quilha, trabéculas lignificadas, papilas, adesão, abertura explosiva, pássaros de grande porte.

INTRODUÇÃO

Fabaceae é uma das maiores famílias de Angiospermae e está amplamente distribuída em ambos os hemisférios e diversas características têm contribuído para o sucesso ecológico e evolutivo desta família e entre elas destacam-se os mecanismos de polinização bióticos (Arroyo, 1981). A evolução floral em Fabaceae é caracterizada pela tendência de maximizar a economia de pólen e néctar, o que resultou na seleção de polinizadores especializado.

Na subfamília Faboideae as flores apresentam arquitetura extremamente elaborada, pode até ocorrer a fusão posgenital em vários órgãos florais, como por exemplo as duas pétalas da quilha que são fundidas abaxialmente, logo no início da ontogenia e as margens adaxiais são parcialmente fundidas no final, especialmente quando ocorre apresentação explosiva do pólen (Endress, 1994), que segundo Arroyo (1991) é a mais derivada em Faboideae.

De acordo com Faegri e van der Pijl (1980) e Arroyo (1981), o princípio da abertura explosiva em flores de Faboideae é sempre o mesmo: o pistilo e os estames estão confinados na quilha sob tensão, mas a aderência entre as bordas superiores das pétalas da quilha é forte suficiente para resistir a essa tensão (Faegri e van der Pijl 1980). Somente quando a quilha é pressionada na base, a aderência cede e os elementos reprodutivos emergem eruptivamente, lançando o pólen contra o polinizador (van der Pijl 1941, Baker 1970).

Um exemplo de abertura explosiva da flor ocorre no gênero *Mucuna* e a pressão na base da quilha é proporcionada por vertebrados que são seus polinizadores, tais como morcegos (van der Pijl 1941, Baker 1970, Sazima e Sazima 1978, Hopkins e Hopkins 1992) e aves (van Leeuwen 1938, Faegri e van der Pijl 1980, Cotton 2001). Em *Mucuna*

sp. nov., o tecido da região apical da quilha difere do restante por apresentar consistência lenhosa e estar aparentemente concrecido, propiciando a firme união das pétalas. Segundo Endress (1994), a rigidez da ponta da quilha, que ocorre neste gênero, provavelmente age como suporte para acionar a explosão após uma visita floral.

Assim neste estudo foi verificado as possíveis relações entre as características anatômicas da quilha desta espécie com o mecanismo explosivo de abertura da flor e o tipo de polinizador.

MATERIAL E MÉTODOS

Botões em pré-antese e flores em antese (Fig. 1a) foram coletados no Parque Estadual da Serra do Mar; Núcleo Picinguaba, São Paulo, Brasil, em junho de 2002 e fixados em FAA (Johansen 1940). Este material foi mantido em bomba de vácuo por 24h, desidratado em série etílica e estocado em etanol 70%.

Então, as pontas das quilhas (Fig. 1b) foram submetidas à desidratação em série butílica e incluídas em parafina (Johansen 1940). Os cortes seriados de 20µm de espessura, transversais e longitudinais, obtidos em micrótomo rotativo foram corados com Safranina e Azul de Astra (Gerlach 1969) e as lâminas montadas em resina sintética (Fig. 1c). Luz polarizada foi utilizada para confirmar a presença de lignina na região apical da quilha e as fotomicrografias foram obtidas no microscópio Olympus BX 50.

RESULTADOS E DISCUSSÃO

Na porção final do ápice da quilha de flores em antese de *Mucuna* sp. nov. (Fig. 2), células lignificadas ocorrem no mesofilo e também na epiderme interna, sendo evidenciada com luz polarizada (Fig. 3). A deposição de lignina ocorre nas paredes secundárias, que

possuem espessamento sob a forma de trabéculas (Fig. 4), que também são lignificadas. Portanto, a consistência lenhosa do ápice da quilha de flores em antese de *Mucuna* sp. nov. é dada pela presença de lignina nas paredes dessas células. Na fase de botão, um dia anterior à antese, há pouca deposição de lignina (Figs. 5, 6), confirmando que o processo de lignificação se completa rapidamente após essa fase, coincidindo com o início das visitas dos polinizadores. Esta rápida deposição de lignina apenas no final do desenvolvimento do botão floral pode ser uma estratégia para que a lignificação de alguns tecidos florais não atrapalhe o crescimento do perianto.

Entretanto, parte da epiderme interna de ambas as pétalas não é lignificada e apresenta uma fileira de papilas (Figs. 7, 8). Estas papilas são tricomas unicelulares (Theobald et al. 1979), não lignificados e possuem cutícula ornamentada atributos que podem favorecer o processo de entrelaçamento das papilas (Fig. 5) e, conseqüentemente, a adesão das pétalas da quilha, de modo que os elementos reprodutivos permaneçam confinados na quilha, conforme descrição de Faegri & van der Pijl (1980). O pólen é liberado das anteras e se acumula no ápice da quilha, isto é, apresentação secundária de pólen. Como as pétalas da quilha estão firmemente aderidas através do entrelaçamento das papilas, o pólen não é desperdiçado, sendo liberado somente no momento da abertura explosiva da flor.

As trabéculas (Fig. 4) podem influenciar no mecanismo explosivo de abertura da flor, em processo semelhante ao que ocorre nas anteras com deiscência longitudinal, cujas células do endotécio apresentam espessamentos da parede secundária lignificados, em forma de fitas (Esau 1977). Aparentemente, estes espessamentos de lignina auxiliam na ruptura do estômio devido a contrações diferenciais quando a antera desidrata (Esau 1977). No caso de *Mucuna* sp. nov., quando o polinizador aplica pressão na base da quilha,

ocorrem contrações diferenciais entre a região da epiderme interna onde há papilas e a porção onde ocorrem as trabéculas. Estas contrações diferenciais devem ser responsáveis pela ruptura do entrelaçamento das papilas e abertura explosiva da quilha, de modo que os elementos reprodutivos sob tensão sejam liberados também explosivamente.

Apenas passeriformes de grande porte (maiores que 173,02 mm de comprimento) conseguem exercer a pressão adequada sobre a base das alas e quilha de *Mucuna* sp. nov., desencadeando o mecanismo explosivo de abertura da flor, isto é, a ruptura da adesão das pétalas, a liberação dos elementos reprodutivos e a conseqüente polinização (capítulo IV). Aves de menor porte (68,88 mm de comprimento), geralmente, não possuem a força necessária para romper a quilha (capítulo II), provavelmente, devido à íntima adesão das papilas e ao enrijecimento através da deposição de lignina nos tecidos da porção apical da quilha.

Sugerimos que este conjunto de características da quilha favoreça a polinização de *Mucuna* sp. nov. apenas por pássaros de grande porte, mas será necessário estudos anatômicos com outras espécies de Faboideae e até mesmo com outras espécies de *Mucuna*, por exemplo as quiropterófilas, para relacionar a estrutura anatômica da quilha, com mecanismos de abertura da flor e com os polinizadores.

AGRADECIMENTOS

Agradecemos a C. Westerkamp pelos comentários e auxílio com a morfologia floral; ao Sebastião Henrique Militão Jr., Ana Paula Stechhahn Lacchia, Diego Demarco pelo apoio técnico; ao Instituto Florestal pela autorização para trabalhar no Parque Estadual da Serra do Mar, Núcleo Picinguaba; ao CNPq, CAPES, e FMB pelo apoio financeiro.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Arroyo M. T. K. (1981) Breeding systems and pollination biology in Leguminosae. In: Polhill R. M., Raven P. H. (eds.) *Advances in Legume Systematics, Part 2*. Royal Botanic Gardens, Kew, pp. 723-769.
- Baker H. G. (1970) Bat pollination in Central America. *Rev. Biol. Trop.* 17: 187-197.
- Cotton P. A. (2001). The behavior and interactions of bird visiting *Erythrina fusca* flowers in the Colombian Amazon. *Biotropica*. 33: 662 – 669.
- Endress P. K. (1994). *Diversity and evolutionary biology of tropical flowers*. Cambridge Press, Cambridge
- Esau K. (1977) *Anatomy of seed plants*. John Wiley & Sons, New York.
- Faegri K., Van der Pijl L. (1980) *The principles of pollination ecology*. Pergamon Press, New York.
- Gerlach, D. (1969) *Botanische Mikrotechnik: eine Einführung*. Georg Thieme, Stuttgart.
- Hopkins H. C. F., Hopkins M. J. G. (1992) Rediscovery of *Mucuna macropoda* (Leguminosae: Papilionoideae), and its pollination by bats in Papua New Guinea. *Kew Bulletin*. 48: 297-305.
- Johansen D. A. (1940) *Plant microtechnique*. McGraw-Hill Book Company, New York.
- Sazima I., Sazima M. (1978) Polinização por morcegos em *Mucuna urens* (Leguminosae). In: Livro de resumos do SBPC. pp: 419.
- Theobald W. L., Krahulik J. L., Rollins R. C. (1979) Trichome description and classification. In: Metcalfe C. R., Chalk L. (eds.) *Anatomy of dicotyledons – Systematic anatomy of the leaf and stem*. Vol. I. Oxford University Press, New York. pp: 40-53.

- Van der Pijl L. (1941) Flagelliflory and cauliflory as adaptations to bats in *Mucuna* and other plants. Ann. Bot. Gard. Buiten. 51: 83-93.
- Van Leeuwen W. M. D. (1938) Observations about the biology of tropical flowers. Ann. Bot. Gard. Buiten.. 48: 27-68.

LEGENDAS DAS FIGURAS

Figura 1 – a) Botões e flores de *Mucuna* sp. nov. em diferentes fases de antese. As setas indicam as fases florais utilizadas; b) esquema da flor de *Mucuna* sp. nov. e da orientação das peças para obtenção dos cortes anatômicos, evidenciando que em todas as ilustrações foram utilizados cortes transversais (seta) do ápice da quilha (traço em laranja indica a região de união das pétalas da quilha); c) em destaque a região do mesofilo e da epiderme interna. No esquema (b) e no corte (c) o retângulo evidencia a região estudada. Aumento 8x

Figuras 2 e 3 – Corte transversal do ápice da quilha de flor em antese de *Mucuna* sp. nov. fotografado em luz normal (2) e com luz polarizada (3) evidenciando a lignina nas paredes das células do mesofilo e da epiderme interna (setas), com exceção da região onde há papilas. Aumento 16x.

Figura 4– Detalhe da epiderme interna do ápice da quilha de *Mucuna* sp. nov. Notar espessamentos da parede secundária lignificados, chamados de trabéculas (setas), nas células da epiderme interna. Aumento 40x

Figura 5 e 6– Corte transversal do ápice da quilha de botão em pré-antese de *Mucuna* sp. nov. Detalhe da região de entrelaçamento das papilas que mantêm as pétalas firmemente unidas (seta) (5). *Mucuna* sp. nov., sob luz polarizada, evidenciando a presença de pouca lignina nesta fase (6). Aumento 32x. (Fig. 5) e 40x (Fig. 6)

Figura 7 e 8– Detalhe do corte transversal do ápice da quilha de flor em antese de *Mucuna* sp. nov. Região da epiderme interna onde há papilas com formatos diferenciados (setas), que possuem cutícula ornamentada . Aumento 32x.

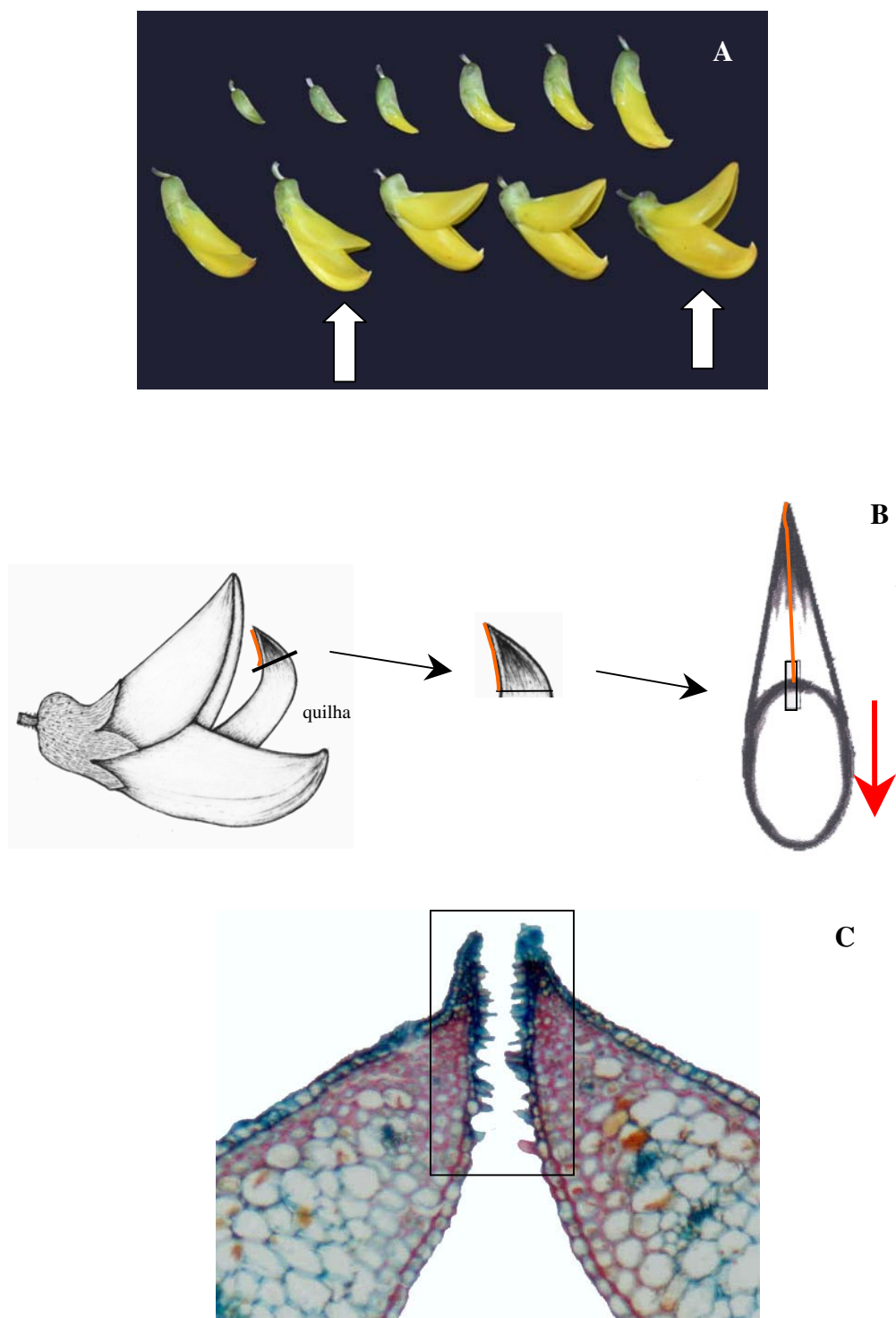
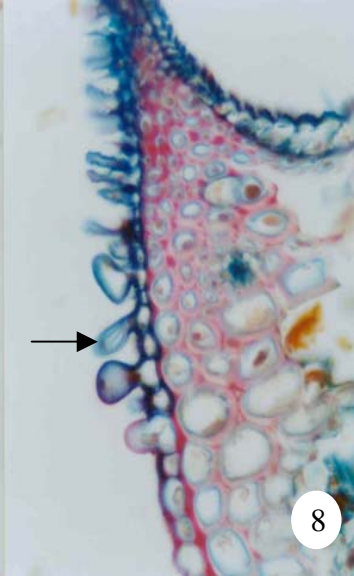
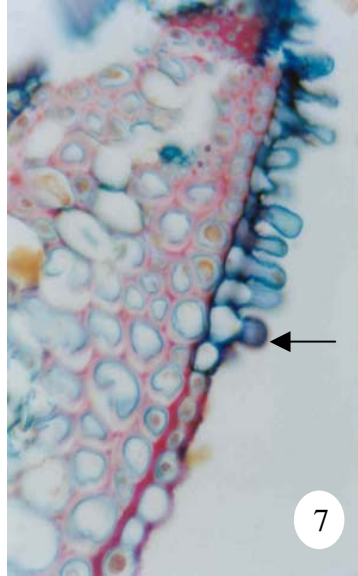
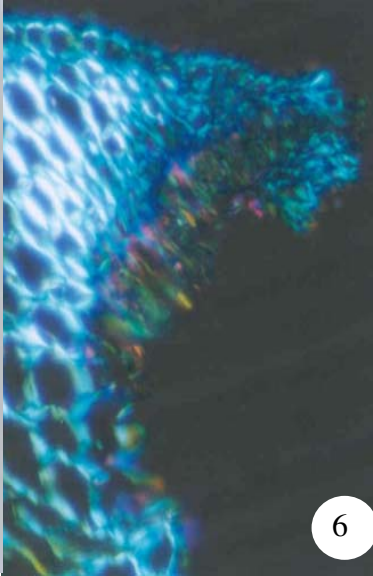
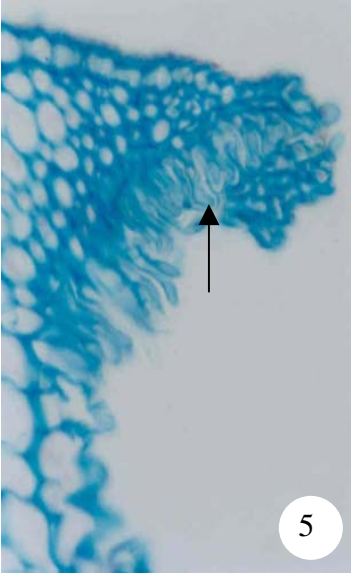
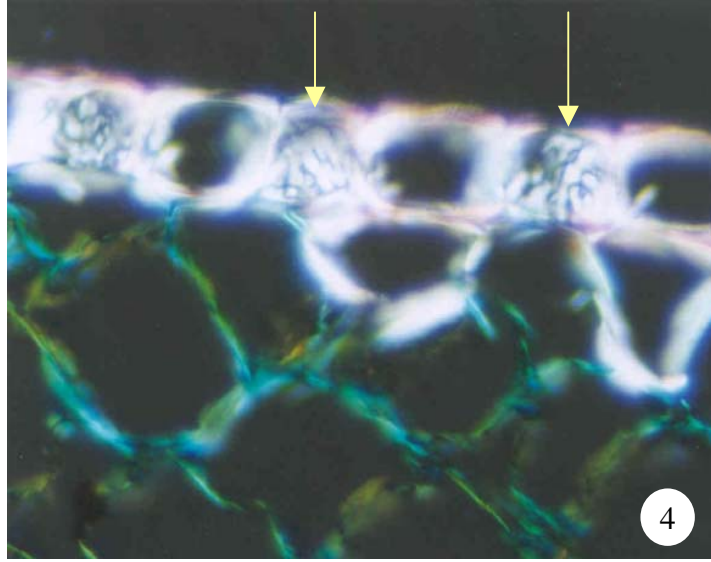
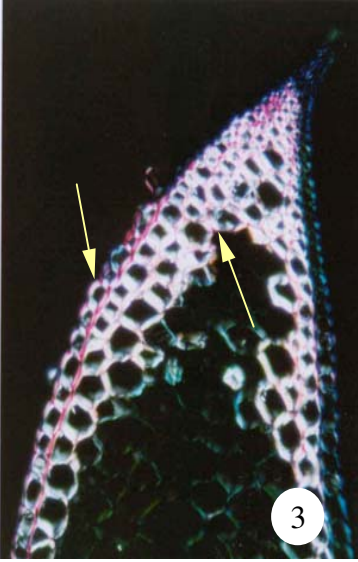
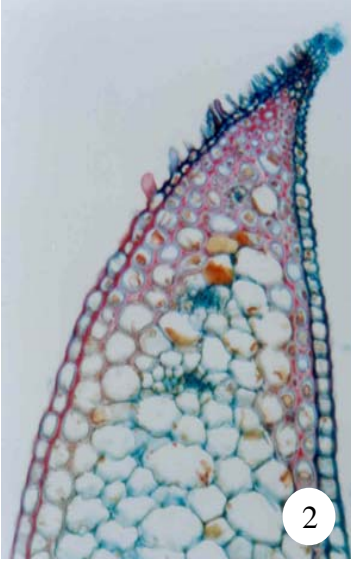


FIGURA 1



CAPÍTULO IV

FLORES EXPLOSIVAS, TÉCNICA DE 'ESPAÇAR' E LAGARTAS: UM ESTUDO DE CASO SOBRE POLINIZAÇÃO POR AVES PASSERIFORMES.*

¹Agostini, K., ¹Sazima, M. & ²Sazima, I.

*Manuscrito a ser submetido para revista *Canadian Journal of Zoology*

¹ Depto de Botânica, IB/Unicamp, C. P. 6109, 13083-970, Campinas – SP

² Depto de Zoologia e Mus. Hist. Nat., IB/Unicamp, C. P. 6109, 13083-970, Campinas – SP.

FLORES EXPLOSIVAS, TÉCNICA DE ‘ESPAÇAR’ E LAGARTAS: UM ESTUDO DE CASO SOBRE POLINIZAÇÃO POR AVES PASSERIFORMES.

RESUMO

O gênero *Mucuna* (Fabaceae) possui flores com mecanismo explosivo de abertura, sendo necessário aplicar uma pressão na base das alas e quilha para que abram. Foram registradas visitas de *Cacicus haemorrhous* (Icteridae), *Psarocolius decumanus* (Icteridae) e *Coereba flaveola* (Emberizidae) às flores vistosas de cor amarela de *Mucuna* sp. nov. na Mata Atlântica de encosta, São Paulo, SE, Brasil. *C. haemorrhous* insere o bico na flor e através da técnica de “espaçar” (técnica para localizar comida oculta, através da abertura da mandíbula), aciona o mecanismo explosivo de abertura da flor e alcança o néctar confinado na câmara nectarífera. *P. decumanus* também aciona este mecanismo ao tomar néctar, mas devido ao seu grande porte e peso várias flores caem ao pousar na inflorescência e *C. flaveola*, frequentemente, não consegue acionar o mecanismo, então fura a base da quilha e das alas para roubar néctar. Além de néctar, *C. haemorrhous* captura larvas da borboleta *Astrartes talus* (Hesperiidae) encontradas em cerca de 15,6% das flores visitadas. Esta larva geralmente alimenta-se das folhas e empupa nas flores de *Mucuna* sp. nov., ocorrendo em 35% das flores examinadas. Enquanto toma o néctar e/ou captura a larva, o pássaro recebe uma nuvem de pólen, principalmente, no topo da cabeça, local também contatado pelo estigma. Este tipo de forrageamento, através da técnica de “espaçar”, torna *C. haemorrhous* o polinizador principal desta *Mucuna* e esta técnica pode ser considerada uma pré-adaptação para icterídeos abrirem e polinizarem flores explosivas como as de *Mucuna* sp. nov. Sugerimos que as flores ocupadas pelas larvas são beneficiadas por esse tipo de forrageamento do pássaro em busca de larvas e pode ter conduzido à uma relação de polinização efetiva entre *C. haemorrhous* e flores de *Mucuna*.

PALAVRAS-CHAVE: *Mucuna* sp. nov., flores explosivas, *Cacicus haemorrhous*, técnica de “espaçar”, lagartas, polinização por passeriformes, Mata Atlântica

INTRODUÇÃO

As flores do gênero *Mucuna* Adan. (Fabaceae, Faboideae, Phaseoleae) possuem mecanismo explosivo de abertura e liberação de pólen, assim uma pressão deve ser aplicada na base das alas e da quilha para que estas pétalas se separem liberando os elementos reprodutivos repentinamente, lançando o pólen contra o polinizador (van der Pijl 1941, Baker 1970, van Leeuwen 1938). Este gênero também é conhecido por apresentar flagelifloria (van der Pijl 1941, Faegri & van der Pijl 1980), isto é, as flores possuem longos pedúnculos, favorecendo a visita de animais voadores e grandes (Baker 1970). No Neotrópico os polinizadores de *Mucuna* são geralmente morcegos (van der Pijl 1941, Sazima & Sazima 1978, Dobat & Peikert-Holle 1985) e embora Arroyo (1981) tenha sugerido que *Mucuna urens* seja ornitófila, Sazima & Sazima (1978) verificaram que esta espécie é quiropterófila. Há apenas uma constatação da ocorrência de ornitofilia neste gênero no Neotrópico, tratando-se de *Mucuna rostrata* da América Central (Cotton 2001).

Segundo Westerkamp (1990), tornou-se um dogma que flores ornitófilas do Neotrópico são polinizadas apenas por beija-flores, enquanto as dos Paleotrópicos são polinizadas por passeriformes. Entretanto, recentemente foi verificado que certas espécies neotropicais também são polinizadas por passeriformes, tais como espécies de Bromeliaceae (Sazima & Sazima 1999), Marcgraviaceae (Sazima et al. 1993) e Fabaceae, principalmente, do gênero *Erythrina* (Cruden & Toledo 1977, Toledo & Hernández 1979, Steiner 1979)

Icterídeos são aves insetívoras, mas eventualmente podem se alimentar de frutos e néctar, como é o caso de *Cacicus haemorrhous* (Pizo 1996, Sick 1985). Polinização por Icteridae é citada para *Erythrina fusca* (Fabaceae - Faboideae) (Morton 1979, Cotton 2001). O gênero *Cacicus* é conhecido por forragear em busca de alimento oculto, geralmente

insetos em folhas enroladas, dentro de frutos e flores e alcançam o alimento escondido usando a técnica de “espaçar”, isto é, introduzem o bico no local onde há alimento e abrem a mandíbula para alargar o local, podendo assim alcançar o alimento (Sick 1985).

Entre as hipóteses para explicar as visitas de aves não habitualmente nectarívoras às flores e as idéias propostas para o desenvolvimento da ornitofilia, segundo Faegri & van der Pijl (1980) temos: 1) aves ao procurarem insetos nas flores encontravam néctar ou furavam tecidos suculentos ou, ainda, tomavam água acumulada nas flores, como observado por Skutch (1972) para *Cacicus uropigialis*; 2) a polinização por aves desenvolveu-se do consumo de flores para alimentação, primeiramente por aves frugívoras; 3) algumas aves não-nectarívoras (como os Picidae) trocaram sua dieta, pois encontravam floema nos orifícios que abriam.

Este estudo apresenta nova evidência de uma das idéias propostas por Faegri & van der Pijl (1980) para a evolução da ornitofilia, na qual *Cacicus haemorrhous* ao buscar larvas de insetos nas flores de *Mucuna* sp. nov. também utiliza o néctar. Além disso, foi verificado se a técnica de "espaçar" adotada por esse pássaro é adequada para promover a abertura da flor de *Mucuna* sp. nov.

ÁREA DE ESTUDO E MÉTODOS

O estudo foi realizado em mata de encosta da Mata Atlântica em Picinguaba (23°20'S, 44°52'W), Ubatuba, São Paulo, SE Brasil. A média pluviométrica anual da região é de 2526 mm e a temperatura média é de 22,7°C (Sazima *et al.* 1999).

O trabalho de campo foi realizado em maio e junho de 2002 e 2003, totalizando 163 horas de observação, iniciando às 05:00 h e finalizando às 17:00 h. As visitas das aves às flores foram observadas diretamente ou com utilização de binóculo, além de fotografadas

para analisar o comportamento durante a visitação (Grant & Grant 1968, Lehner 1979, Vogel 1968). Observações sobre a biologia floral e morfologia de *Mucuna* sp. nov. foram feitas *in situ* e em laboratório. O volume de néctar foi medido com microseringas (Dafni 1992) e a concentração de açúcares com auxílio de refratômetro de bolso, desde a antese até a senescência das flores (Sazima *et al.* 1995).

RESULTADOS E DISCUSSÃO

1) As flores de *Mucuna* sp. nov. possuem características para serem visitadas por aves?

Mucuna sp. nov. é uma liana com inflorescência do tipo pseudo-racemo cujo pedúnculo mede 4,4 – 25,3 cm de comprimento. A flageliflora em *Mucuna* sp. nov. assemelha-se ao de outras espécies ornitófilas do gênero, como *Mucuna kraetkei* da Nova Guiné, e que possuem o pedúnculo da inflorescência relativamente curto, não ultrapassando 40 cm (van Leeuwen 1938), diferindo das espécies de *Mucuna* quiropterófilas, cujos pedúnculos podem alcançar 10 m ou mais de comprimento (Faegri & van der Pijl 1980, van der Pijl 1941, Baker 1970, Hopkins & Hopkins 1992).

Em cada inflorescência de *Mucuna* sp. nov. há 12-15 (21) flores amarelas, vistosas e inodoras que estão em antese simultaneamente e durante sete dias (Fig. 1). As características das flores desta espécie, como cor e ausência de odor, são compatíveis com a síndrome de ornitofilia definida por Faegri & van der Pijl (1980). A antese simultânea das flores parece ser uma adaptação para aves que pousam, pois segundo Pyke (1981) e Westerkamp (1990) estes visitantes poderiam alcançar maior número de flores de um único poleiro sem realizar muitos movimentos.

O néctar é produzido durante toda a antese da flor e a média do volume total de 192,2 µl a 337,7 µl ao longo do período de antese. O néctar apresenta baixa concentração

média de açúcares, variando de 9,7% – 10,8%. Néctar pouco concentrado e em altas quantidades também são características relacionadas à ornitofilia (Faegri & van der Pijl 1980). Para alcançar o néctar legitimamente é necessário que o visitante pressione a base da quilha e alas para que ocorra a abertura explosiva da flor (Fig. 2). Nas flores abertas a produção de néctar cessa, possivelmente devido à única oportunidade de polinização, que é uma característica do gênero *Mucuna* (Baker 1970, Sazima & Sazima 1978, von Helversen & von Helversen 2003).

Portanto, *Mucuna* sp. nov. apresenta várias características para ser polinizada por aves que pousam e conseguem exercer pressão adequada sobre a base das alas e quilha, afim de alcançar o néctar, semelhante ao sugerido para as flores de *M. kraetkei* (van Leeuwen 1938).

2) *Cacicus haemorrhous*, forrageamento utilizando a técnica de “espaçar” e a busca por néctar em flores explosivas.

Em flores de *Mucuna* sp. nov., *Cacicus haemorrhous* tomou néctar em 84,4% das visitas e capturou larvas de *Astraptes talus* em 15,6% das visitas (Tabela 1). Além desta atividade, *C. haemorrhous* utilizou outras fontes alimentares como frutos de *Trichilia* sp. (Meliaceae) e forrageou em folhas em fase de senescência e aglomeradas, em busca de insetos. *C. haemorrhous* é conhecido por forragear em busca de insetos entre a vegetação, principalmente dentro de folhas enroladas, bem como em flores e frutos. Para alcançar o item alimentar escondido, este pássaro utiliza a técnica de “espaçar” (Sick 1985). O emprego desta técnica por *C. haemorrhous* para abrir as flores de *Mucuna* sp. nov. consiste da seguinte sequência: o pássaro pousa no topo da inflorescência, no pedúnculo ou em ramo próximo, inclina a cabeça em direção à flor a ser visitada, insere o bico na flor e

usando a técnica de “espaçar” exerce pressão na base das alas e quilha, ocasionando a abertura explosiva da flor e a conseqüente liberação dos elementos reprodutivos (Fig. 3). Assim, *C. haemorrhous* alcança o item alimentar (néctar e/ou larva) que está na base da coluna estaminal e recebe uma nuvem de pólen, principalmente, no topo da cabeça, onde também é contatado o estigma (Fig. 3). Esta forma de deposição de pólen em passeriformes é rara, havendo apenas registros para espécies de *Erythrina* (Cotton 2001, Toledo & Hernández 1979). Em visitas subseqüentes, *C. haemorrhous* não contacta mais os elementos reprodutivos (q.v. Capítulo II), mas tem acesso ao néctar que restou da primeira visita.

Este comportamento de forrageamento em busca do néctar e/ou da larva torna *Cacicus haemorrhous* o polinizador das flores de *Mucuna* sp. nov., pois em ambas as situações este pássaro contacta os elementos reprodutivos das flores. Segundo Morton (1979), a técnica de “espaçar” é considerada uma pré-adaptação em passeriformes que abrem e polinizam as flores de *Erythrina fusca*. Portanto, consideramos que esta técnica de forrageamento é uma pré-adaptação também para icterídeos abrirem e polinizarem flores de abertura explosiva como *Mucuna* sp. nov. Segundo Stiles (1981) e Sick (1985), este comportamento evoluiu separadamente em diferentes grupos de aves, favorecendo o uso de um recurso com sucesso e ao mesmo tempo resultando na polinização das flores.

Psarocolius decumanus também realiza visitas legítimas e aciona o mecanismo de abertura das flores de *Mucuna* sp. nov. ao tomar néctar. Entretanto, suas visitas ocorrem em baixa freqüência (Tabela 1). Esta ave também utiliza a inflorescência como plataforma de pouso, mas devido ao seu peso várias flores caem. *Coereba flaveola*, outro visitante de *Mucuna* sp. nov., pilha o néctar pela base das alas e da quilha em 96,3% das visitas (Tabela 1), local onde permanecem as marcas de pilhagem.

3) Lagartas empupando nas flores: o ponto de partida da polinização de *Mucuna* sp. nov.?

Em aproximadamente 35% das flores de *Mucuna* sp. nov. foram encontradas larvas da borboleta *Astraptes talus* (Hesperiidae) completando seu desenvolvimento entre a quilha e as alas, não contactando os elementos reprodutivos, pois estes estão confinados dentro da quilha (Fig. 4). Esta larva ocorre nas plantas de *Mucuna* sp. nov. apenas na época da floração, alimenta-se principalmente das folhas e de algumas partes florais, mas não danifica os elementos reprodutivos. As flores de *Mucuna* sp. nov. são um ambiente protegido para esta larva completar seu desenvolvimento (Fig. 4). Herbívoros podem ser importante para o processo de polinização como é o caso de *Yucca* e *Ficus*, nas quais larvas se desenvolvem em estruturas florais e os adultos efetuam a polinização (Endress 1994). No caso de *Mucuna* sp. nov. o herbívoro (larva ou adulto) não efetua a polinização, mas pode ser um intermediário do processo.

Sugerimos que larvas podem ser um elemento de atração para *Cacicus haemorrhous* visitar as flores de *Mucuna* sp. nov., pois em 15,6% das visitas esta ave encontrou larvas nas flores (Tabela 1), o que representaria cerca de 50% das flores amostradas que continham larvas. Deste modo, manter flores ocupadas por larvas pode ser vantajoso para esta espécie de *Mucuna* devido ao tipo de forrageamento de *Cacicus haemorrhous*. Portanto, a procura por larvas de insetos pode ter conduzido para uma relação de polinização efetiva entre *Cacicus haemorrhous* e flores desta espécie de *Mucuna*, apoiando a idéia sobre a evolução de ornitofilia sugerida por Faegri & van der Pijl (1980), na qual através da procura de insetos nas flores, aves podem encontrar néctar, podendo incluir esta substância na alimentação.

AGRADECIMENTOS

Agradecemos ao Instituto Florestal pela autorização para trabalhar no Parque Estadual da Serra do Mar, Núcleo Picinguaba; ao Prof. Dr. Keith S. Brown e Dr. André Victor Lucci Freitas pela identificação da larva do lepidóptero, à CAPES, CNPq e FMB pelo apoio financeiro.

BIBLIOGRAFIA

- Arroyo, M. T. K. 1981. Breeding systems and pollination biology in Leguminosae. *In* R. M. Polhill and P. H. Raven (Eds.). *Advances in Legume Systematics*, part II, pp. 723-769. Royal Botanic Gardens, Kew.
- Baker, H. G. 1970. Bat pollination in Central America. *Rev. Biol. Trop.* 17: 187-197.
- Cotton, P. A. 2001. The behavior and interactions of birds visiting *Erythrina fusca* flowers in the Colombian Amazon. *Biotropica*. 33: 662-669.
- Cruden, R. W. and Toledo, V. M. 1977. Oriole pollination of *Erythrina brevipflora* (Leguminosae): Evidence for polytypic view of ornithophily. *Plant Syst. Evol.* 126: 393-403.
- Dafni, A. 1992. *Pollination ecology – A practical approach*. University Press, Oxford.
- Dobat, K. and Peikert-Holle, T. 1985. *Blüten und Fledermäuse. Bestäubung durch Fledermäuse und Flughunde (Chiropterophilie)*. Verlag Waldemar Kramer, Frankfurt am Main, West Germany.
- Faegri, K. and van der Pijl, L. 1980. *The principles of pollination ecology*. Pergamon Press, New York.
- Feinsinger, P. and Colwell, R. K. 1978. Community organization among Neotropical nectar-feeding birds. *Am. Zool.* 18: 779-795.

- Grant, K. and Grant, V. 1968. Hummingbirds and their flowers. Columbia University Press, New York.
- Hopkins, H. C.F and Hopkins, M. J. G. 1992. Rediscovery of *Mucuna macropoda* (Leguminosae: Papilionoideae), and its pollination by bats in Papua New Guinea. Kew Bull. 48: 297-305.
- Lehner, P. N. 1979. Handbook of ethological methods. STPM Press, Garland.
- Morton, E. S. 1979. Effective pollination of *Erythrina fusca* by the orchard oriole (*Icterus spurius*) – co-evolved behavioral manipulation. Ann. Missouri Bot. Gard. 66: 482-489.
- Pizo, M. A. 1996. Feeding ecology of two *Cacicus* species (Emberizidae, Icterinae). Ararajuba 4: 87-92.
- Pyke, G. H. 1981. Why hummingbirds hover and honeyeaters perch. Anim. Behav. 29: 861-876.
- Sazima, I. and Sazima, M. 1978. Polinização por morcegos em *Mucuna urens* (Leguminosae). In Anais do SBPC. pp: 419.
- Sazima, I., Buzato, S. & Sazima, M. 1993. The bizarre inflorescence of *Norantea brasilienses* (Marcgraviaceae) – visits of hovering and perching birds. Bot. Acta 106: 507-513.
- Sazima, M., Buzato, S. and Sazima, I. 1995. Polinização de *Vriesea* por morcegos no sudeste brasileiro. Bromélia 2: 29-37.
- Sazima, M. and Sazima, I. 1999. The perching bird *Coereba flaveola* as a co-pollinator of bromeliad flowers in southeastern Brazil. Can. J. Zool. 77: 47-51.
- Sick, H. 1985. Ornitologia brasileira, uma introdução. vol. 1. Editora da Universidade de Brasília, Brasília.

- Simpson, B. B. and Neff, J. L. 1983. Evolution and diversity of floral rewards. *In* C. E. Jones and R. J. Little (Eds.). Handbook of experimental pollination biology. pp. 142-159. Van Nostrand Reinhold Company, New York.
- Skutch, A. F. 1972. Studies of tropical american birds. Publ. Nuttall Orn. Club. nº 10.
- Steiner, K. E. 1979. Passerine pollination of *Erythrina megistophylla* (Fabaceae). Ann. Mo. Bot. Gard. 66: 490-502.
- Stiles, F. G. 1981. Geographical aspects of bird-flower coevolution, with particular reference to Central America. Ann. Mo. Bot. Gard. 68: 323-351.
- Toledo, V. M. and Hernández, H. M. 1979. *Erythrina oliviae*: a new case of oriole pollination in Mexico. Ann. Mo. Bot. Gard. 66: 503-511.
- Van der Pijl, L. 1941. Flagelliflory and cauliflory as adaptations to bats in *Mucuna* and other plants. Annals of the Botanic Gardens Buitenzorg. 51: 83-93.
- Van Leeuwen, W. M. D. 1938. Observations about the biology of tropical flowers. Annals of the Botanic Gardens Buitenzorg. 48: 27-68.
- Vogel, S. 1968. Chiropterophilie in der neotropischen Flora. Neue Mitteil. I. Flora 157: 562-602.
- Von Helversen, D. & von Helversen, O. 2003. Object recognition by echolocation: a nectar-feeding bat exploiting the flowers of a rain forest vine. J. Comp. Physiol A 189 (5): 327-336.
- Westerkamp, C. 1990. Bird-flowers: hovering versus perching exploitation. Bot. Acta. 103: 366-371.

LEGENDAS DAS FIGURAS

- 1 – Inflorescência de *Mucuna* sp. nov., notar que todas as flores se encontram em antese simultaneamente.
- 2 – Flores de *Mucuna* sp. nov. : em antese e antes da visita do polinizador (e); após a visita do polinizador com os elementos reprodutivos expostos e deslocados em direção ao estandarte, alas deslocadas e a quilha aberta (d).
- 3 – Esquema da visita de *Cacicus haemorrhous* à flor de *Mucuna* sp. nov. O bico é inserido na base da coluna estaminal e após a pressão exercida na base das alas e quilha, o pólen e os elementos reprodutivos são lançados contra a cabeça da ave. O estandarte foi retirado para facilitar a visualização da relação entre a cabeça do polinizador e os elementos reprodutivos de *Mucuna* sp. nov.
- 4 – Larva de *Astraptes talus* em fase de pupa na quilha da flor de *Mucuna* sp. nov.



FIGURA 1

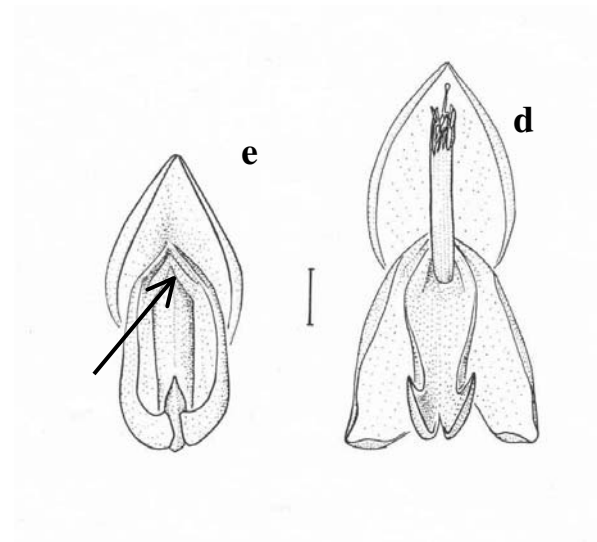


FIGURA 2

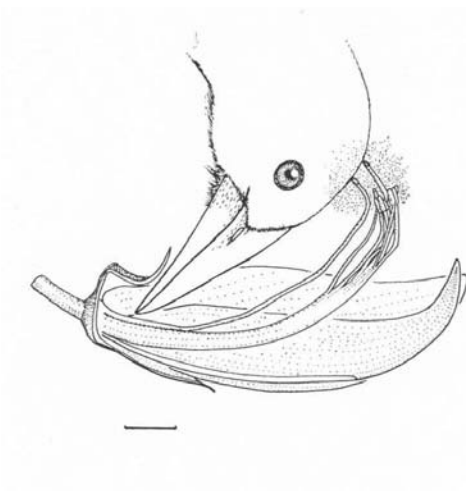


FIGURA 3



FIGURA 4

Tabela 1 – Total de visitas das aves às flores de *Mucuna* sp. nov., com destaque ao modo de visita aliado à abertura das flores e ao tipo de alimento utilizado, em 163 horas de observação.

Visitantes	Visitas com pilhagem	Visitas com abertura explosiva e obtenção de néctar	Visitas com abertura explosiva e captura de larva	Total de visitas
<i>Cacicus haemorrhous</i>	0	27 (84,4%)	5 (15,6%)	32
<i>Coereba flaveola</i>	154 (96,3%)	6 (3,7%)	0	160
<i>Psarocolius decumanus</i>	0	2 (100,0%)	0	2

CONSIDERAÇÕES FINAIS

Em Faboideae ocorre predominantemente melitofilia, contudo ornitofilia é encontrada em várias espécies desta subfamília, principalmente, nas tribos Sophoreae e Phaseoleae (Arroyo 1981), as quais são as mais derivadas da subfamília (Bruneau 1994). Em Phaseoleae a maioria das espécies é polinizada por abelhas, sendo que as espécies ornitófilas desta tribo derivaram de espécies polinizadas por abelhas da tribo Xylocopini (Anthophoridae) (Arroyo 1981).

Pertencente a Phaseoleae, o gênero *Mucuna* apresenta espécies quiropterófilas (van der Pijl 1941, Baker 1970, Sazima & Sazima 1978, Hopkins & Hopkins 1992, von Helversen & von Helversen 1999, 2003), ornitófilas (van Leeuwen 1938, Cotton 2001) e, segundo Hurd (1978), há uma espécie polinizada por abelhas Xylocopini. Este gênero de plantas possivelmente é dependente de vertebrados para a polinização devido à necessidade de certa pressão para acionar o mecanismo explosivo de abertura da flor (q. v. capítulo III). Segundo Baker & Hurd (1968), em *Mucuna* a quiropterofilia possivelmente surgiu de espécies ornitófilas assim como em *Erythrina*. Este tipo de evolução em Fabaceae é mais freqüente em alguns gêneros de Faboideae, já em Mimosoideae, a quiropterofilia parece ter derivado da esfingofilia e em raros casos da ornitofilia e em Caesalpinoideae da melitofilia (Arroyo, 1981).

O gênero *Mucuna*, um dos mais derivados dentro das Fabaceae (Bruneau *et al.*, 1994) é grupo-irmão de *Erythrina* que é predominantemente ornitófilo (Bruneau, 1997). Sugerimos que em gêneros mais derivados da tribo Phaseoleae possa haver predomínio de espécies com características florais que propiciem sistemas de polinização dependentes de vertebrados. Assim estudos sobre biologia da polinização e filogenia poderão determinar a tendência dos sistemas de polinização dentro das Fabaceae.

Esta nova espécie de *Mucuna*, polinizada por pássaros de grande porte (Capítulo IV), possui várias características que sugerem ornitofilia (Faegri e van der Pijl, 1980; Westerkamp, 1990; Stiles, 1978) e este estudo é a primeira confirmação de polinização por aves para o gênero. Possivelmente outras espécies neotropicais de *Mucuna* com características florais semelhantes sejam polinizadas por aves de grande porte. *Mucuna kraetkei*, nativa do Velho Mundo, apresenta características florais referentes à ornitofilia e segundo van Leeuwen (1938) provavelmente é polinizada por aves. Assim como *Mucuna* sp. nov., *M. kraetkei* também produz poucos frutos (van Leeuwen, 1938), em oposição às espécies de *Mucuna* polinizadas por morcegos, que produzem grande quantidade de frutos como, *M. macropoda* (Hopkins e Hopkins, 1992), *M. andreana* (Baker, 1970) e *M. urens* (obs. pess.). Estudos filogenéticos do gênero *Mucuna* podem ser interessantes para analisar se características da biologia floral e reprodutiva, que sugiram ornitofilia, são basais ou derivadas e assim traçar perfis evolutivos para os sistemas de polinização ornitófilos e quiropterófilos dentro deste gênero.

O conhecimento das mudanças direcionais na polinização e na biologia reprodutiva pode fornecer dados valiosos para a reconstrução de filogenias, que é de vital importância para estudos sistemáticos em todos os níveis taxonômicos. A situação em Fabaceae exemplifica a dificuldade de realizar generalizações que propiciam falsas conclusões entre as relações dos taxa. Por exemplo, em muitas famílias de plantas a quiropterofilia é derivada da ornitofilia, mas em Fabaceae isto provavelmente é verdadeiro para Faboideae e algumas Mimosoideae, mas não para Caesalpinoideae (Arroyo 1981). Assim, estudos detalhados, como o realizado para *Mucuna* sp. nov. que é uma espécie ornitófila, são necessários para evitar falsas interpretações sobre a síndrome de polinização da espécie e especulações futuras sobre a sua ancestralidade.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ARROYO, M. T. K. 1981. Breeding systems and pollination biology in Leguminosae. In: Polhill, R. M. & Raven, P. H. eds. *Advances in Legume Systematics, Part 2*. Royal Botanic Gardens, Kew, 723 - 769.
- BAKER, H. G. 1970. Bat pollination in Central America. *Rev. Biol. Trop.* 17: 187 - 197.
- BAKER, H. G. & HURD, B. J. 1968. Intrafloral ecology. *Ann. Rev. Entom.* 13: 385 – 414.
- BRUNEAU, A. 1997. Evolution and homology of bird pollination syndromes in *Erythrina* (Leguminosae). *American Journal of Botany* 84: 54 – 71.
- BRUNEAU, A.; DOYLE, J. J. & DOYLE, J. L. 1994. Phylogenetic relationships in *Phaseoleae*: evidence from chloroplast DNA restriction site characters. In: Crisp M, Doyle JJ, eds. *Advances in Legume Systematics 7: Phylogeny* Kew: Royal Botanic Gardens, 309 – 330.
- COTTON P.A. 2001. The behavior and interactions of birds visiting *Erythrina fusca* flowers in the Colombian Amazon. *Biotropica* **33**: 662-669.
- FAEGRI, K. & VAN DER PIJL, L. 1980. *The principle of pollination ecology*. New York: Pergamon Press.
- HOPKINS, H. C. F. & HOPKINS, M. J. G. 1992. Rediscovery of *Mucuna macropoda* (Leguminosae: Papilionoideae), and its pollination by bats in Papua New Guinea. *Kew Bull.* 48: 297 - 305.
- HURD, P. D. 1978. *An annotated catalog of the carpenter bees (genus Xylocopa, Latreille) of the Western Hemisphere. (Hymenoptera: Anthophoridae)*. Washington: Smithsonian. Instit. Press.

- SAZIMA, I. & SAZIMA, M. 1978. Polinização por morcegos em *Mucuna urens* (Leguminosae). In: *Livro de resumos do SBPC*: 419.
- STILES, F. G. 1978. Ecological and evolutionary implications of bird pollination. *American Zoology* 18: 715 – 727.
- VAN DER PIJL, L. 1941. Flagelliflory and cauliflory as adaptations to bats in *Mucuna* and other plants. *Ann. Bot. Gard. Buiten.* 51: 83 - 93.
- VAN LEEUWEN, W. M. D. 1938. Observations about the biology of tropical flowers. *Ann. Jard. Bot. Buiten.* 48: 27 - 68.
- VON HELVERSEN D. & VON HELVERSEN O. 1999. Acoustic guide in bat-pollinated flower. *Nature* 398: 759 - 760.
- VON HELVERSEN, D. & VON HELVERSEN, O. 2003. Object recognition by echolocation: a nectar-feeding bat exploiting the flowers of a rain forest vine. *J. Comp. Physiol A* 189 (5): 327-336.
- WESTERKAMP, C. 1990. Bird-flowers: hovering versus perching exploitation. *Botanica Acta* 103: 366 - 371.