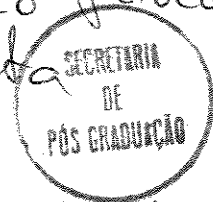


Este exemplar corresponde a redação final
da tese defendida pela candidata
Milene Faria Vieira e aprovada
pela comissão julgadora



Marlies Sazima

Ecologia da polinização de *Mabea fistulifera* Mart.

12/06/91

(Euphorbiaceae) na região de Viçosa, Minas Gerais

Milene Faria Vieira

Orientadora

Profa. Dra. Marlies Sazima

Dissertação apresentada ao Instituto de
Biologia, UNICAMP, como parte dos re-
quisitos para obtenção do título de
Mestre em Biologia (Biologia Vegetal).

Campinas - São Paulo

1991

V676e

14575/BC

MC 9110105

UNICAMP
BIBLIOTECA CENTRAL

A Rita Maria de Carvalho-Okano,
dedico este trabalho

AGRADECIMENTOS

A PICD/CAPES e a Universidade Federal de Viçosa (UFV) que possibilitaram meus estudos.

A Profa. Dra. Marlies Sazima pela orientação.

Ao Dr. George J. Shepherd pela participação na pré-banca e pela leitura e correção do "Abstract".

Ao Dr. Ivan Sazima pela participação na pré-banca, identificação dos morcegos e gambá e leitura e correção do "Abstract".

Ao Dr. Wesley R. Silva pela participação na pré-banca.

Ao Sr. Geraldo T. Mattos pela identificação dos pássaros e empréstimo das redes para captura dos pássaros e morcegos.

Ao Prof. Ricardo Cure e ao Fernando A. da Silveira, da UFV, pela identificação das abelhas.

A Antonio J. M. Nunes, da UFV, pela identificação das formigas e vespas.

A C.J.B. Carvalho, da Universidade Federal do Paraná (Centro de Identificação de Insetos Fitófagos), pela identificação das moscas.

Ao Prof. Paulo Fiuza, da UFV, pela identificação do percevejo.

Ao Prof. Mauro Rezende, da UFV, pelas sugestões dadas ao tópico "Aspectos gerais da região".

A Rita M. de Carvalho-Okano por toda amizade, ajuda e estímulo.

Ao Lúcio A. de O. Campos pela amizade e auxílio com material de campo.

Ao Alexandre F. da Silva pela amizade e auxílio no trabalho de campo.

A Dionete e a Judith pela sincera amizade e estímulo.

Ao Luciano pelas fotografias dos grãos de pólen e a Héliida pela ajuda na preparação das lâminas utilizadas no microscópio de fluorescência.

A Andrea, André, Guilherme, Eduardo, Marcelo, Luciano e Zilda pelo auxílio no trabalho de campo.

A Esmeralda pelo auxílio nos desenhos e na montagem da tese.

Aos professores do Departamento de Botânica da UNICAMP que esclareceram dúvidas e forneceram importantes sugestões, especialmente ao Prof. Hermógenes de F. Leitão Fo. e ao Prof. Fernando R. Martins.

Aos meus colegas de Pós-graduação pela amizade e toda ajuda durante o curso: Renata, João, Luciano, Héliida, Eneida, Verinha, Lígia, Julio, Luis, Amélia, Silvia, Andrea, Silvana, Rosângela, Margareth, Iria, Carmen.

Aos funcionários do Departamento de Botânica da UNICAMP, por toda atenção que sempre dispensaram.

Aos meus pais, Jandira e Clibas, e a minha irmã, Rosana, por todo carinho e ajuda.

A Silvana e Anderson pela amizade e ao Reinaldo pelo carinho e compreensão.

CONTEÚDO

RESUMO	1
ABSTRACT	3
1. INTRODUÇÃO	4
2. ASPECTOS GERAIS DA REGIÃO	7
3. MATERIAL E MÉTODOS	10
3.1. Locais e indivíduos estudados	10
3.2. Dados fenológicos	11
3.3. Observações sobre as inflorescências e flores	12
3.4. Experimentos sobre o sistema de reprodução	13
3.5. Visitantes das inflorescências	14
3.6. Visitantes diurnos "versus" visitantes noturnos	16
3.7. Teste para anemofilia	16
4. RESULTADOS	17
4.1. Descrição da planta	17
4.2. Dados fenológicos	19
4.3. Antese e duração das flores	19
4.4. Sistema de reprodução	27
4.5. Visitantes das inflorescências	31
4.5.1. Visitantes noturnos	31
4.5.1.1. Morcegos	31
a) <i>Artibeus lituratus</i>	32
b) <i>Vampyrops lineatus</i>	35
c) <i>Sturnira lilium</i>	37
d) <i>Glossophaga soricina</i>	39

4.5.1.2. Gambá	40
4.5.1.3. Formigas	43
4.5.2. Visitantes diurnos	43
4.5.2.1. Aves	43
4.5.2.2. Abelhas	46
4.5.2.3. Outros insetos	49
4.6. Visitantes diurnos "versus" visitantes noturnos . . .	50
4.7. Teste para anemofilia	51
5. DISCUSSÃO	52
5.1. A planta	52
5.2. Sistema de reprodução	59
5.3. Visitantes das inflorescências	60
5.3.1. Visitantes noturnos	60
5.3.1.1. Morcegos	60
5.3.1.2. Gambá	65
5.3.1.3. Formigas	67
5.3.2. Visitantes diurnos	68
5.3.2.1. Aves	68
5.3.2.2. Abelhas	70
5.3.2.3. Outros insetos	71
5.4. Teste para anemofilia	72
5.5. Considerações gerais	73
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	75

RESUMO

A biologia floral de *Mabea fistulifera* (Euphorbiaceae) e as interações entre esta espécie arbórea neotropical e os visitantes de suas flores foram estudados no município de Viçosa, Minas Gerais, sudeste brasileiro. A floração de *M. fistulifera* estende-se por cerca de quatro meses, atingindo seu pico entre abril e maio, início da estação seca. *Mabea fistulifera* é monóica e auto-incompatível. Suas inflorescências (pseudantos) são funcionalmente hermafroditas e apresentam características morfológicas e funcionais que indicam quiropterofilia. A abundante produção de pólen e néctar, acessíveis e disponíveis por três dias consecutivos, possibilita visitas de outros animais noturnos, além dos morcegos, bem como de visitantes diurnos. Os recursos florais de *M. fistulifera* representam uma importante fonte alimentar para os visitantes de suas flores, num período (estação seca) em que outros itens alimentares (insetos, frutos) podem estar escassos. Os morcegos frugívoros *Artibeus lituratus*, *Vampyrus lineatus* e *Sturnira lilium* e o gambá *Didelphis marsupialis* são os polinizadores noturnos. Várias espécies de aves Passeriformes e insetos Hymenoptera (abelhas, principalmente *Apis mellifera*) são os polinizadores diurnos. Os polinizadores, com exceção das abelhas, apresentam diversas características comuns em relação ao modo de visita. O espectro amplo de polinizadores, bem como a polinização por morcegos frugívoros e por passeriformes, associados a morfologia da inflorescência de *M. fistulifera*, parecem representar condições primitivas entre as plantas quiropter-

rófilas. Além dos visitantes polinizadores, há visitas do morcego nectarívoro, *Glossophaga soricina*, de beija-flores e várias espécies de insetos, cujos comportamentos de visita fazem-nos pilhadores dos recursos de *M. fistulifera*.

ABSTRACT

The floral biology of *Mabea fistulifera* (Euphorbiaceae) and the interactions between this neotropical tree and its floral visitors were studied in Viçosa, Minas Gerais state, southeastern Brazil. *Mabea fistulifera* blooming lasts about four months, with flowering peak occurring between April and May, the beginning of the dry season. *Mabea fistulifera* is monoecious and self-incompatible. Its inflorescences (pseudanthium) are functionally hermaphrodite, and the morphological and behavioral features of the flowers suggest that *M. fistulifera* is a chiropterophilous plant. The copious production of nectar and pollen, accessible and available for three consecutive days, attracts nocturnal as well as diurnal visitors. The floral resources of *M. fistulifera* constitute valuable food items when other sources (fruits and insects) might be scarce. The fruit-bats *Artibeus lituratus*, *Vampyrops lineatus*, and *Sturnira lilium*, and the opossum *Didelphis marsupialis* are the nocturnal pollinators. Several passeriform birds and hymenopteran insects (bees, mainly *Apis mellifera*), are the diurnal pollinators. These animals, with the exception of bees, present common features in their visit behavior. The large spectrum of pollinators, as well as the pollination by fruit-bats and birds, associated to the morphological features of *M. fistulifera* inflorescences seem primitive conditions for chiropterophilous plants. Besides the pollinators, the inflorescences are also visited by nectar thieves such as the flower-bat *Glossophaga soricina*, hummingbirds and several other insects.

1. INTRODUÇÃO

A conservação dos ecossistemas tropicais tem sido assunto discutido em âmbito mundial. As florestas tropicais são conhecidas por abrigar a maior diversidade biológica e genética da comunidade terrestre, e a maciça destruição dessas matas está ocorrendo quando ainda o nosso conhecimento da organização, dinâmica e taxonomia de muitas espécies ameaçadas é rudimentar (HUBBEL e FOSTER, 1983).

A alta complexidade de interações existentes nas florestas tropicais, comparativamente à de florestas de clima temperado, associada à falta de informações genéticas e ecológicas sobre as espécies, dificulta a conservação "in situ" dessas espécies. Por exemplo, a tendência de fecundação cruzada nas espécies arbóreas tropicais (BAWA, 1974; BAWA et al., 1985a) é um fator que torna a conservação dos recursos genéticos, de uma população, muito mais difícil do que se houvesse a predominância de autogamia (KAGEYAMA, 1987). De acordo com KAGEYAMA e PATINO-VALERA (1985), a dispersão de pólen e de sementes pode ser considerada componente que determina o fluxo gênico entre e dentro de populações, estando diretamente associado à variabilidade genética nas populações, devendo merecer atenção toda especial na conservação genética.

A família Euphorbiaceae está representada por aproximadamente 290 gêneros e 7500 espécies distribuídas em todo o mundo, mas principalmente nas regiões tropicais; no Brasil ocorrem cerca de 72 gêneros e 1100 espécies (BARROSO, 1984). Os trabalhos

pioneiros sobre a biologia de polinização na família Euphorbiaceae foram desenvolvidos em regiões temperadas com espécies de *Euphorbia* (NICOTRA, 1894; KNUTH, 1899, 1904; PAX e HOFFMAN, 1930, apud STEINER, 1983).

Estudos sobre polinização realizados com espécies de Euphorbiaceae tropicais têm demonstrado que apresentam síndromes de polinização bem variadas. WARMKE (1951, 1952) constatou que *Hevea brasiliensis* é polinizada por mosquitos-pólvora (*Atrichopogon* sp., *Dasyhelea* sp.). As várias espécies de *Dalechampia* são melitófilas, polinizadas principalmente por abelhas Euglossini (ARMBRUSTER e WEBSTER, 1979, 1981, 1982; SAZIMA et al., 1985; ARMBRUSTER et al., 1989; SIGRIST et al., 1990). *Jatropha gossypifolia* é polinizada pela abelha *Plebeia* mosquito (ORMOND et al., 1984). Ornitofilia ocorre em *Pedilanthus* (DRESSLER, 1957). *Cicca acida* e *Emblica officinalis* são espécies anemófilas (SUBBA REDDI e JANAKI BAI, 1979; SUBBA REDDI e REDDI, 1984). Uma combinação de anemofilia e entomofilia foi registrada em *Croton bonplandianum*, *Phyllanthus pinnatus* (REDDI e SUBBA REDDI, 1985) e *Mallotus oppositifolius* (LOCK e HALL, 1982). As espécies arbóreas *Adelia triloba*, *Croton schiedeanus*, *Hieronima oblonga* e *Sapium jamicense* são polinizadas por vários pequenos insetos (BAWA et al., 1985b).

O gênero *Mabea* consta de aproximadamente 50 espécies neotropicais (WILLIS, 1973). Os estudos sobre a biologia de polinização estão restritos a duas espécies; *M. occidentalis*, polinizada por marsupiais e morcegos (STEINER, 1981, 1983) e *M. fistulifera*, polinizada por macacos, morcegos, gambás, pássaros e

abelhas (TORRES de ASSUMPÇÃO, 1981; CARVALHO-OKANO et al., 1987; VIEIRA et al., 1989). Entretanto, JABLONSKI (1967) considera o gênero como anemófilo. Posteriormente, ao examinar plantas no herbário STEINER (1983) chegou à conclusão que 21 espécies, das 28 por ele examinadas, são quiropterófilas.

O presente trabalho tem por objetivo apresentar aspectos da biologia de polinização e do sistema reprodutivo de *M. fistulifera* e das interações entre esta espécie arbórea tropical e os visitantes de suas flores, na região de Viçosa, Minas Gerais, no sudeste brasileiro.

2. ASPECTOS GERAIS DA REGIÃO

O município de Viçosa, em Minas Gerais, localiza-se a 20°45'S e 42°51'W, com altitude de cerca de 600 a 850 metros. Caracteriza-se climaticamente por temperatura média anual de 19°C, precipitação anual de 1300 a 1400 mm, ocorrendo maior precipitação no período de outubro a março, e umidade relativa do ar de 80 a 85% (figura 1). De acordo com a classificação de KOEPPEN (1948), o clima é do tipo Cwb, ou seja, tropical de altitude com verões frescos e chuvosos.

Inserido na região da Zona da Mata, o Planalto de Viçosa (VALVERDE, 1958; REZENDE, 1971) compreende uma área deprimida, em forma de sela, situada entre o Planalto do Alto Rio Grande (Serra da Mantiqueira) e os prolongamentos da Serra do Caparaó. Essa área está embasada em rochas gnássicas do pré-cambriano, apresenta relevo predominantemente forte ondulado e montanhoso (Mar de Morros) e com muitos cursos d'água, mas pouco expressivos em volume (CORRÊA, 1984)

Originalmente, a vegetação da região era caracterizada como floresta tropical subperenifolia (VALVERDE, 1958), derrubada em grande parte para o cultivo de café, em meados do século XIX (SOUTO MAYOR, 1965), o qual deixou marcas nos aspectos socioeconômicos e físicos da paisagem. Atualmente, a cobertura vegetal dominante é de capim-gordura (*Melinis minutiflora*, Gramineae) e de mata secundária. Esta forma capoeiras descontínuas nos topos das elevações, onde o angico-vermelho (*Anadenanthera peregrina*, Mimosaceae), o canudo-de-pito (*Mabea fistulifera*, Euphorbiaceae),

o jacaré (*Piptadenia gonoacantha*, Mimosaceae), o ruão (*Vismia* sp., Guttiferae) e a embaúba (*Cecropia* spp., Cecropiaceae) são árvores comuns. Nas encostas e partes mais planas predominam as culturas de milho, feijão e, de novo, do café. Os brejos muitas vezes são utilizados para cultura de arroz. A bovinocultura é outra atividade importante no município.

Na paisagem de Viçosa encontram-se, nas elevações, as pedoformas topo, convexa e côncava, e, nas baixadas, terraço, leito maior e leito menor. Os indivíduos de *M. fistulifera* ocorrem principalmente nas elevações. Os solos que ocorrem neste extrato de paisagem são profundos, com baixa fertilidade, porosos e com elevada velocidade de infiltração de água.

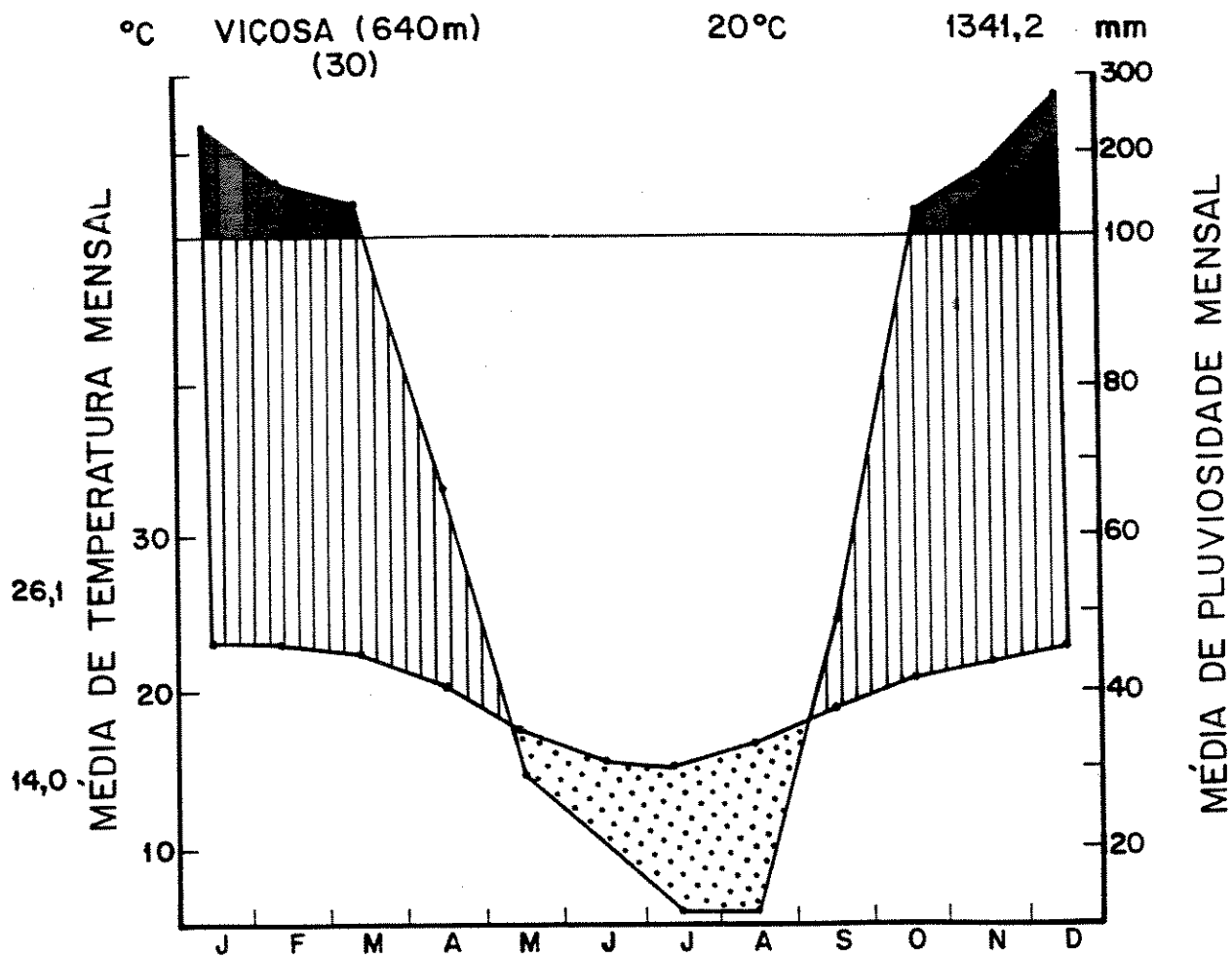


FIGURA 1 - Diagrama climático da região de Viçosa, Minas Gerais, para o período de 1931 a 1960, segundo dados fornecidos pelo Setor de Meteorologia do Departamento de Engenharia Agrícola da Universidade Federal de Viçosa.

3. MATERIAL E MÉTODOS

3.1. Locais e indivíduos estudados

O trabalho foi realizado de abril a maio de 1985, de março a junho de 1986 e nos anos de 1987 e 1988. As plantas estudadas de *Mabea fistulifera* estão localizadas no campus da Universidade Federal de Viçosa (UFV) e no Bairro Ramos, na cidade de Viçosa.

No campus foram escolhidos indivíduos em locais desabitados e sem iluminação. A escolha foi feita de acordo com facilidades de acesso e abundância de plantas. Entretanto, devido às queimadas realizadas nas áreas de estudo e às podas frequentes das árvores estudadas, os experimentos subsequentes foram desenvolvidos em locais mais protegidos. Assim, em continuidade aos estudos foram utilizados indivíduos localizados no Setor de Dendrologia do Departamento de Engenharia Florestal da UFV, também em áreas desabitadas e não iluminadas. As plantas desta espécie de *Mabea* ocorrem em capoeiras de beira de estrada de terra, próximas a plantações de *Eucalyptus* sp. (Myrtaceae) e *Pinus* sp. (Pinaceae). Nestas capoeiras ocorrem ainda indivíduos de *Cassia macranthera* (Caesalpinaceae), *Solanum* sp. (Solanaceae), *Erythroxylum* sp. (Erythroxylaceae) e *Dictyoloma incanescens* (Rutaceae).

No Bairro Ramos foram estudadas plantas localizadas na Praça Ramos, onde indivíduos de *Mabea fistulifera*, *Erythroxylum* sp., *Solanum* spp., *Dictyoloma incanescens* e *Anadenanthera peregrina* (Mimosaceae), representam o remanescente da vegetação na-

tural. Essas plantas foram aproveitadas para a ornamentação da Praça e, portanto, estão próximas a habitações e postes de iluminação.

Em ambas as áreas de estudo foram marcados 60 indivíduos de *Mabea fistulifera* com etiquetas plásticas numeradas. Nesses indivíduos foram etiquetadas 300 inflorescências, com flores femininas e masculinas em fase de botão, para as observações e experimentos de campo. Em cada etiqueta foram anotados o número do indivíduo, quantidade de flores femininas, quantidade de cimas de flores masculinas, tratamento realizado e data. Nos experimentos em que foi necessário o ensacamento das inflorescências, foram utilizados sacos de papel manteiga. Para estudos posteriores sobre a morfologia floral, foram coletadas inflorescências em diferentes estádios de desenvolvimento e fixadas em FAA 70%. O material botânico foi depositado no Herbário do Departamento de Biologia Vegetal da UFV (VIC): M.F. Vieira 417 e 418.

3.2. Dados fenológicos

Foram anotados, durante os anos de 1987 e 1988, dados sobre os períodos de brotação, de floração e de frutificação nos indivíduos marcados de *M. fistulifera*. Cada período compreende o início até o término da respectiva fenofase, como por exemplo, da emissão de brotos até as folhas maduras.

3.3. Observações sobre as inflorescências e flores

A biologia e a morfologia das inflorescências, flores femininas e masculinas foram estudadas em dias consecutivos, com observações diurnas e noturnas. Foram registrados dados sobre o tamanho das inflorescências, quantidade de flores femininas, quantidade de cimas de flores masculinas, sequência de abertura e duração das flores, receptividade da área estigmatífera, horário de liberação dos grãos de pólen, volume do néctar e odor.

Nas inflorescências utilizadas para os experimentos diurnos de receptividade da área estigmatífera, as cimas de flores masculinas foram cortadas, com auxílio de tesoura, restando apenas as flores femininas, que foram ensacadas. As flores foram observadas diariamente e o primeiro dia de exposição da área estigmatífera foi denominado de estágio 1. Neste estágio a exposição da área estigmatífera corresponde a, aproximadamente, 1/3 da área total. A partir deste estágio, do 2º ao 13º dia de exposição da área estigmatífera, foram contados mais 12 estágios durante 12 dias consecutivos. Para cada estágio, ou seja, do estágio 1 ao 13, todas as flores de cinco inflorescências foram polinizadas pela manhã, por volta das 09:00 h, com grãos de pólen misturados de flores masculinas previamente ensacadas, de outros indivíduos de *M. fistulifera*. Após as polinizações manuais, as flores femininas foram novamente ensacadas. O mesmo procedimento foi adotado nos experimentos noturnos de receptividade da área estigmatífera. Neste caso, as polinizações foram feitas por volta das 20:00 h e somente nos estágios 1, 10, 11, 12 e 13. No estágio 1 foram poli-

nizadas as flores de quatro inflorescências e nos outros estádios foram polinizadas as flores de duas inflorescências. A duração das flores femininas foi registrada em 10 inflorescências.

A quantidade de dias em que a antese das flores femininas antecede a das masculinas foi registrada em 10 inflorescências. Em cada inflorescência, esse registro foi feito a partir do estágio 1 e subsequentes, até que se iniciasse a liberação dos grãos de pólen. A duração das flores masculinas foi registrada em 10 inflorescências.

Para identificar quais as partes florais que emitem odor, foram separados, em frascos de vidro, flores femininas, flores masculinas com pólen e glândulas nectaríferas com néctar. O volume total de néctar produzido foi medido em cinco inflorescências. O néctar foi retirado com auxílio de pipeta às 21:30 h, em três noites consecutivas. O néctar retirado em cada noite foi acumulado em proveta graduada de 10 ml.

3.4. Experimentos sobre o sistema de reprodução

Algumas inflorescências foram marcadas e permaneceram expostas aos visitantes. Outras inflorescências foram ensacadas e permaneceram assim ao longo do experimento.

Os testes de polinizações cruzadas e de autopolinizações (geitonogamia) foram feitos à noite. Em algumas inflorescências, as cimas de flores masculinas foram cortadas, permanecendo apenas as femininas, que então foram ensacadas. Nestas flores foram realizados dois tratamentos: as que receberam grãos de pó-

len do mesmo indivíduo e as que receberam grãos de pólen de indivíduos diferentes. Em outras inflorescências previamente ensacadas foi feita, por ocasião da liberação dos grãos de pólen, a transferência do pólen para as flores femininas da mesma inflorescência. Após cada polinização manual, as inflorescências foram novamente ensacadas. Nos experimentos em que ocorreu a formação dos frutos, estes foram mantidos ensacados até a completa maturação.

Algumas flores autopolinizadas e outras submetidas à polinização cruzada foram, após 12 e 24 horas, fixadas em FAA 80%. Os estiletes destas flores foram examinados ao microscópio de fluorescência para verificar o crescimento de tubo polínico segundo a técnica de MARTIN (1959).

3.5. Visitantes das inflorescências

Os visitantes das inflorescências de *Mabea fistulifera* foram observados e/ou capturados ao longo do dia e à noite no campus da UFV e na Praça Ramos. Foram anotados, para cada tipo de visitante, dados como o comportamento e o horário de visita, o tempo gasto por visita e o recurso retirado.

A captura dos insetos foi feita utilizando-se rede entomológica e aspiradores. Para posterior identificação e análise, esses animais foram montados a seco e depositados no Museu de Entomologia do Departamento de Biologia Animal da UFV. Para verificar a atuação dos insetos como polinizadores, algumas inflorescências foram individualizadas em armações de tela de vi-

veiro. Cada armação teve a sua extremidade superior coberta com pano de morim, para impedir que grãos de pólen de outras árvores próximas caíssem sobre as flores femininas. Estas armações permitiam o acesso, principalmente, das abelhas. Após o término do período de antese das flores masculinas, as armações foram substituídas por sacos de papel.

Os pássaros foram identificados no campo com auxílio de binóculo 8X30 mm. Alguns foram capturados com redes ("mist nets") para registro da localização dos grãos de pólen no corpo e posterior identificação.

Os morcegos e os gambás foram observados durante noites consecutivas a partir das 18:00 h. Por duas noites as observações prolongaram-se até as 05:00 h. As observações foram visuais e diretas, à luz de lanternas com filtro vermelho ou iluminação de postes elétricos, complementadas com tomadas de fotografias. Os morcegos foram capturados com redes e alguns foram mortos para verificar o tipo e a localização dos grãos de pólen no corpo, bem como para a identificação do animal. Os morcegos estão depositados na coleção do Museu de História Natural, Univ. Estadual de Campinas (ZUEC nº 1172-1175) e no Museu do Departamento de Biologia Animal da UFV (CMUFV nº 100-103). Um gambá foi capturado em gaiola de arame para sua identificação, bem como para análise e localização dos grãos de pólen em seu corpo. Fezes de um gambá foram fixadas em álcool 70% para posterior análise e as de um morcego foram analisadas logo após a captura do animal.

3.6. Visitantes diurnos "versus" visitantes noturnos

Foram realizados experimentos em inflorescências previamente ensacadas, para verificar a atividade de visitantes diurnos e noturnos como polinizadores. Cada inflorescência, com flores femininas e masculinas em antese, permaneceu exposta durante 36 horas. As inflorescências utilizadas para os testes noturnos foram expostas aos visitantes durante três noites consecutivas, por período de 12 horas, a partir das 18:00 h. Para os testes diurnos, o procedimento foi similar, com exposição das inflorescências por três dias consecutivos, por período de 12 horas, a partir das 06:00 h.

3.7. Teste para anemofilia

Doze inflorescências emasculadas foram colocadas individualmente em armações de filó para impedir o contato dos visitantes com as flores femininas e verificar a atuação do vento como polinizador. As armações foram substituídas por sacos de papel após o término do período de receptividade das flores femininas. Uma inflorescência íntegra foi colocada em armação de filó para verificar a atuação do vento sobre a dispersão dos grãos de pólen, durante uma noite.

4. RESULTADOS

4.1. Descrição da planta

Os indivíduos de *M. fistulifera* medem de 6 a 15 m de altura, ocorrem agregadas, havendo raramente indivíduos isolados. É uma espécie monóica, latescente. Os ramos novos e as inflorescências apresentam pilosidade de coloração ferrugíneo-avermelhada. As folhas são simples, alternas, com estípulas e apresentam também pilosidade de coloração ferrugínea na face abaxial; ao longo da nervura principal a pilosidade atinge a metade dos semilimbos. As inflorescências terminais e sub-terminais são expostas fora da folhagem, pêndulas, paniculiformes, de tamanhos variados, medindo comumente entre 9 e 20 cm de comprimento e 3,5 e 5 cm de largura. As inflorescências possuem, na base, 3 a 12 flores femininas dispostas em cacho e o restante é constituído de, aproximadamente, 70 a 125 cimas multíparas de flores masculinas, inseridas espiraladamente ao redor da raque. A cima apresenta, comumente, cinco flores masculinas, sendo que as cimas com uma ou três flores são comuns na porção final da inflorescência. Cada cima possui na base do eixo principal uma bráctea biglandular. Essas glândulas são oblongas, de 2 a 4 mm de comprimento, nectaríferas e de coloração verde.

A flor feminina é pedicelada, monoclamídea, constituída, mais comumente, por cinco sépalas livres, filiformes. As sépalas se alternam com glândulas nectaríferas existentes no receptáculo. Essas glândulas são de coloração verde e medem cerca

de 1 mm de comprimento. O estilete é longo e, quando jovem, sua metade superior está fechada e se apresenta torcida. Nessa metade superior são visíveis as fissuras das regiões estigmatíferas. Esta parte torcida desenrola-se lentamente, separando-se em três lobos que se tornam reflexos e espiralados. A área estigmatífera localiza-se internamente ao longo dos lobos e apresenta coloração verde, brilhante. O ovário é súpero, trilocular, tricarpelar e com placentação axial.

A flor masculina é pedicelada, monoclamídea, pentâmera. As sépalas são curtas e pouco visíveis. As anteras são numerosas, sésseis, capituliformes, bitecas e rimosas. O pólen é abundante e de coloração amarela.

O fruto é uma tricoca, subgloboso, levemente tri-sulcado, de aproximadamente 15,5 a 19,0 mm de comprimento e também de diâmetro, com pilosidade acastanhada e com o epi-mesocarpo trincado por ocasião da deiscência; a coca é bivalvar e monospermica. Durante o desenvolvimento dos frutos, as glândulas nectaríferas do receptáculo aumentam de duas a três vezes o seu tamanho e são, constantemente, visitadas por formigas.

As sementes são oblongas a obovóides medindo de 6 a 10 mm de comprimento, incluindo a carúncula, e 5 a 7 mm de largura e apresenta, na parte ventral, a rafe. A testa é lisa e reluzente, de coloração marrom a castanho-claro, com ou sem listras longitudinais e pontuações de coloração vinácea.

A distribuição geográfica de *M. fistulifera* está restrita à América do Sul; no Brasil esta espécie ocorre em diversos estados (Hans-Joachim Esser, com. pes.)

4.2. Dados fenológicos

Os eventos fenológicos de *M. fistulifera* estão resumidos na figura 2. Durante a estação chuvosa desenvolvem-se ramos novos, que formarão as inflorescências da floração do ano. No mês de fevereiro as primeiras inflorescências encontram-se em desenvolvimento. Em cada ramo, geralmente, são produzidas três inflorescências. A primeira a se desenvolver é terminal e, as outras duas, que se desenvolvem simultaneamente, são opostas e subterminais (figura 3). A floração estende-se por, aproximadamente, quatro meses, atingindo o pico entre abril e maio, que corresponde ao início da estação seca. O pico de floração é o período com a maior quantidade de inflorescências subterminais formada. Os frutos demoram de cinco a seis meses para alcançar a maturidade e a deiscência explosiva ocorre entre os meses de setembro e outubro, nas horas mais quentes do dia. Após a eliminação dos frutos, os ramos perdem as folhas e secam.

4.3. Antese e duração das flores

Os estádios de antese e a duração das flores de uma inflorescência de *M. fistulifera* estão esquematizados na figura 4. A antese das flores femininas caracteriza-se pela separação dos lobos da metade superior do estilete trifido e exposição da área estigmatífera. A abertura é lenta e não ocorre simultaneamente em todas as flores de uma inflorescência, podendo durar,

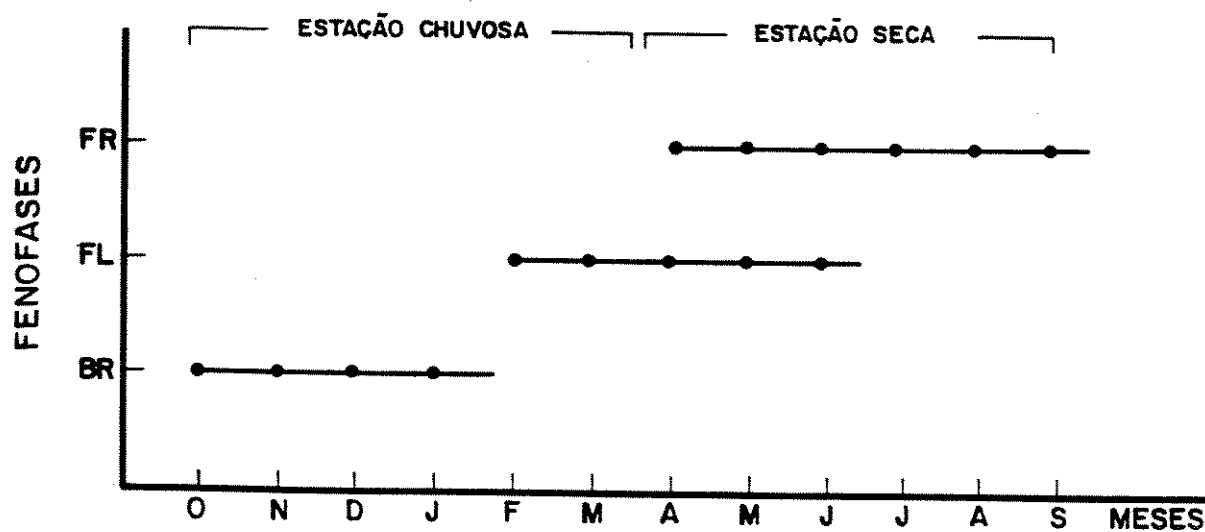


FIGURA 2 - Dados fenológicos de *Mabea fistulifera* na região de Viçosa, Minas Gerais. Períodos de brotação (BR), de floração (FL) e de frutificação (FR). Notar que os recursos florais (néctar e pólen) estão disponíveis principalmente durante a estação seca.



FIGURA 3 - Inflorescências de *Mabea fistulifera*; uma inflorescência terminal, em fase de frutificação (seta), e duas inflorescências opostas e subterminais, de um ramo anual.

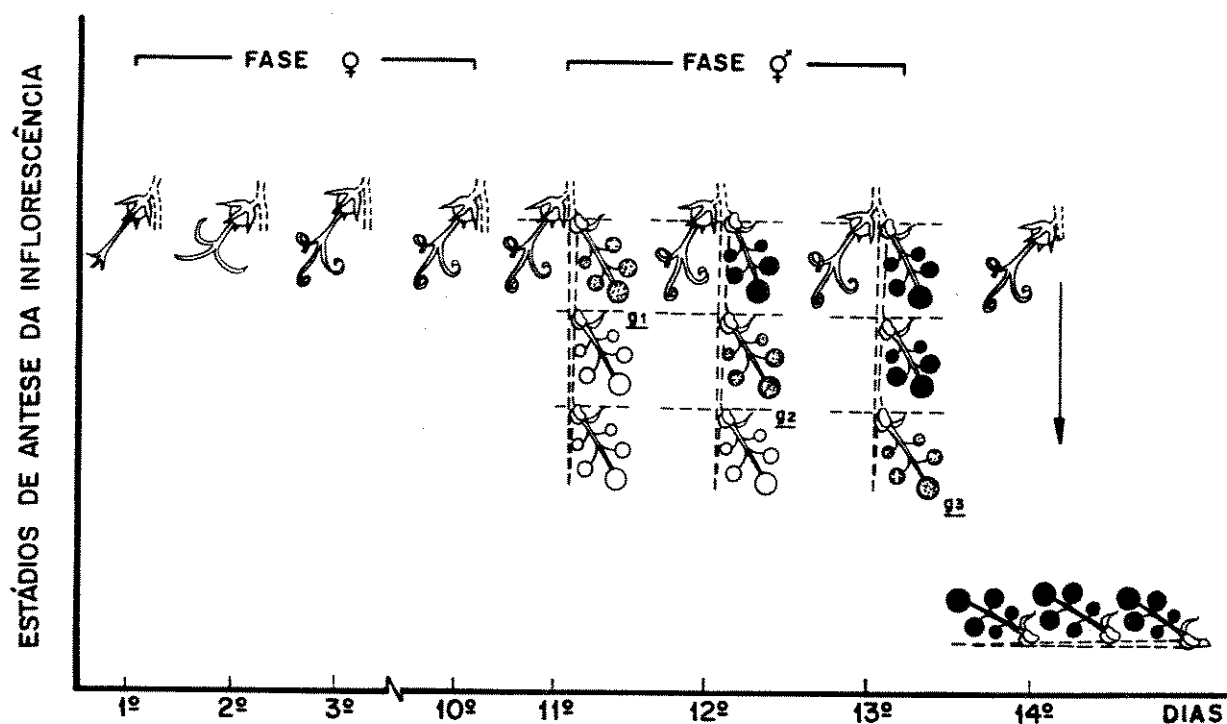


FIGURA 4 Estádios de antese e a duração das flores de uma inflorescência de *Mabea fistulifera*; fase feminina (♀) representada por uma única flor; fase hermafrodita (♂) representada pela flor feminina da fase anterior e por cimas com cinco flores masculinas. A cada dia novo grupo de cimas amadurece (g1, g2, g3). No 14º dia ocorre a queda da porção masculina da inflorescência. Maiores esclarecimentos no texto.

○ - flor masculina em botão; ⊕ - flor masculina com pólen; ● - flor masculina sem pólen.

para cada flor, de 2 a 3 dias até que os lobos do estilete se separem completamente (figura 4). Os resultados dos testes de receptividade da área estigmatífera (tabelas 1 e 2) mostram que a área é receptiva do estágio 1 ao 13, ou seja, do 1º ao 13º dia de exposição da área estigmatífera. As diferenças entre as receptividades da área estigmatífera, nos testes diurnos, foram significativas ($x^2 = 28,78$, g.l. = 12). Porém, não considerando o estágio 11 (100% de frutificação), não houve diferença significativa na porcentagem de frutos formados entre os outros estágios ($x^2 = 17,99$, g.l. = 11). Não houve diferenças significativas entre as receptividades de área estigmatífera, nos estágios noturnos ($x^2 = 6,14$, g.l. = 4).

A antese das flores femininas ocorre 10 dias antes do início da antese das flores masculinas (figura 4). Nesse período de 10 dias as glândulas do receptáculo não secretam néctar e as inflorescências não são visitadas. No 14º dia a área estigmatífera apresenta-se escurecida. Se as flores não foram polinizadas, são eliminadas da planta, aproximadamente 15 dias após o término da antese das flores masculinas. Forma-se uma zona de abscisão na raque da inflorescência, abaixo da primeira flor feminina.

A abertura das flores masculinas caracteriza-se pela secreção do néctar e a liberação dos grãos de pólen, ocasião em que começam as visitas às inflorescências. A antese das flores masculinas ocorre ao longo de três noites consecutivas (figura 4). O primeiro grupo (g1) de cimas em antese localiza-se próximo

TABELA 1 - Resultados dos testes diurnos de receptividade da área estigmatífera em flores de *Mabea fistulifera*, por meio de polinizações manuais.

ESTÁDIOS DE RECEPTIVIDADE DA ÁREA ESTIGMATÍFERA	INFLORESCÊNCIAS (N)	FLORES (N)	FRUTOS (N)	SUCESSO (%)
01	5	31	24	77,42
02	5	24	17	70,42
03	4	24	17	70,83
04	4	19	15	78,95
05	5	26	15	57,79
06	5	29	26	89,65
07	5	38	25	65,79
08	5	29	20	68,96
09	5	28	24	85,71
10	5	37	28	75,67
11	5	26	26	100,00
12	4	15	07	46,66
13	4	17	10	58,82

TABELA 2 - Resultados dos testes noturnos de receptividade da área estigmatífera em flores de *Mabea fistulifera*, por meio de polinizações manuais.

ESTÁDIOS DE RECEPTIVIDADE DA ÁREA ESTIGMATÍFERA	INFLORESCÊNCIAS (N)	FLORES (N)	FRUTOS (N)	SUCESSO (%)
01	4	23	10	43,48
10	2	12	08	66,66
11	2	15	09	60,00
12	2	16	08	50,00
13	2	16	04	25,00

às flores femininas (figura 5a), o segundo (g2) em antese é intermediário na inflorescência (figura 5b) e o terceiro (g3) em antese, localiza-se na porção final da inflorescência. Em algumas inflorescências menores, a antese ocorre em duas noites consecutivas. Por volta das 16:00 h os nectários biglandulares das cimas em antese secretam as primeiras gotas de néctar e logo após as anteras abrem. Produção de néctar em maior quantidade ocorre por volta das 21:30 h; néctar e pólen estão disponíveis aos visitantes por, aproximadamente, 18 horas. As flores masculinas em antese, a partir das 20:00 h, tornam-se amarelas pela cor do pólen liberado. As flores com pólen disponível exalam odor fraco, apenas percebido na proximidade da planta. Este odor lembra frutos em início de decomposição, ligeiramente enjoativo. O teste realizado em frascos de vidro indicou as flores masculinas com pólen como responsáveis pela emissão do odor.

O néctar é acessível, acumulando-se ao redor da raque da inflorescência (figura 5a, b) e sua forte viscosidade impede que escorra. O volume total produzido em uma inflorescência varia de 1 a 3 ml. Os nectários secretam néctar por toda a noite à medida que é retirado da inflorescência. Nas horas mais quentes do dia, o néctar remanescente nas inflorescências, quando expostas ao sol, torna-se desidratado e pegajoso. Os nectários das cimas de flores masculinas em que já ocorreu a antese continuam a produzir o néctar por ocasião da antese das cimas restantes. Porém, a maior quantidade de néctar é produzida nos nectários das flores masculinas em antese.



FIGURA 5 - Inflorescências de *Mabea fistulifera*:

- a) primeiro grupo de flores masculinas em antese (g1);
note o pólen exposto e as gotas de néctar na raque;
- b) segundo grupo de flores masculinas em antese (g2);
notar que o néctar continua sendo produzido na
região do primeiro grupo.

Pela manhã, até aproximadamente às 08:30 h, as inflorescências apresentam bastante néctar e pólen, dando a impressão de que não foram visitadas durante a noite (figura 5a, b), e os grãos de pólen ainda são viáveis (veja tabela 1). Por volta das 11:00 h, quando já praticamente sem pólen, as flores adquirem coloração acastanhada.

No 14º dia ocorre a queda da parte masculina da inflorescência devido à formação de uma zona de abscisão na raque, logo acima da inserção da última flor feminina (figura 4).

4.4. Sistema de reprodução

Os resultados das polinizações manuais, realizadas à noite, são apresentados na tabela 3. Nas inflorescências que permaneceram ensacadas (autopolinização espontânea) não foi observada a formação de frutos, apesar de, nestas inflorescências, haver possibilidade de polinização das flores femininas próximas às flores masculinas. Nos tratamentos de autopolinização manual foi observada a formação de poucos frutos (6,25% e 8,33%), não representando diferença significativa ($\chi^2 = 0,269$, g.l. = 1). A diferença entre a formação de frutos nos tratamentos de polinização cruzada (62,22%) e em inflorescências polinizadas em condições naturais (78,16%) não foi significativa ($\chi^2 = 3,72$, g.l. = 1).

A microscopia de fluorescência demonstrou que em 24 horas há intenso crescimento de tubos polínicos em flores com polinização cruzada (figura 6a, b), embora os tubos não tenham,

ainda, alcançado a micrópila dos óvulos. Em flores autopolinizadas, alguns dos poucos grãos de pólen observados sobre as áreas estigmatíferas podiam apresentar crescimento de tubos polínicos, mas estes não penetravam no estigma (figura 7a, b).

TABELA 3 - Resultados das polinizações manuais em flores de *Mabea fistulifera* realizadas à noite.

TRATAMENTOS	INFLORESCÊNCIAS (N)	FLORES (N)	FRUTOS (N)	SUCESSO (%)
POL. CRUZADA (pólen de plantas diferentes)	15	45	28	62,22
AUTOPOLINIZAÇÃO (pólen da mes- ma planta)	15	96	06	06,25
AUTOPOLINIZAÇÃO (pólen da mes- ma inflorescência)	10	72	06	08,33
AUTOP. ESPONTANEA (inflorescências ensacadas)	15	66	00	00,00
CONDIÇÕES NATU- RAIS (infloresc. expostas)	15	87	68	78,16

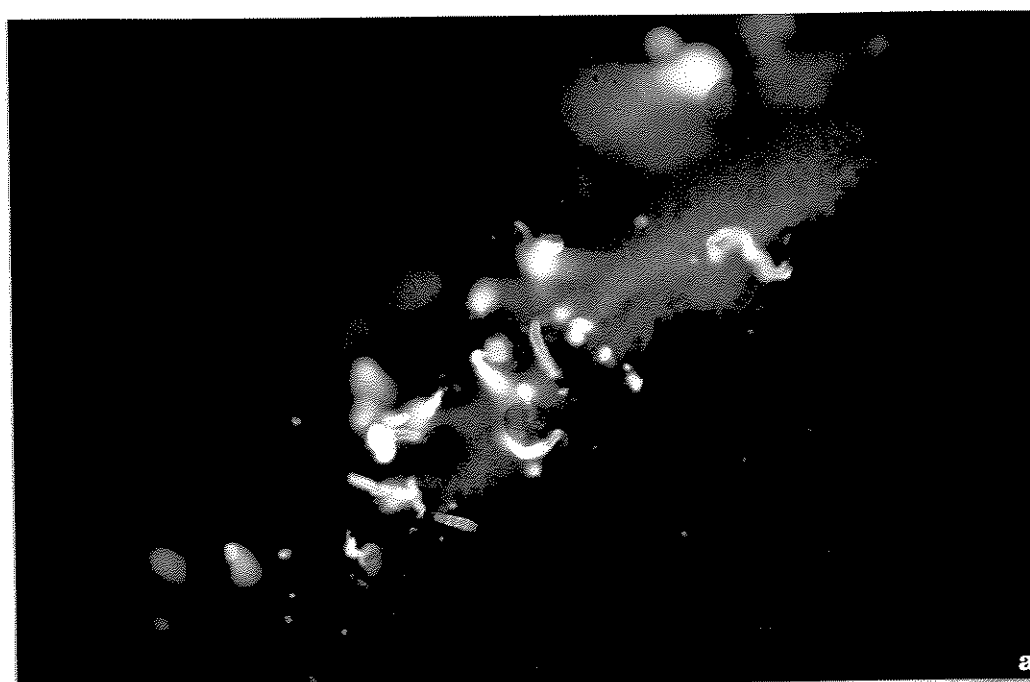


FIGURA 6 - Crescimento de tubos polínicos de grãos de pólen de *Mabea fistulifera*, após polinização cruzada:
a) detalhe de parte da área estigmatífera com grãos de pólen germinados;
b) crescimento de tubos polínicos através do estilete (seta).

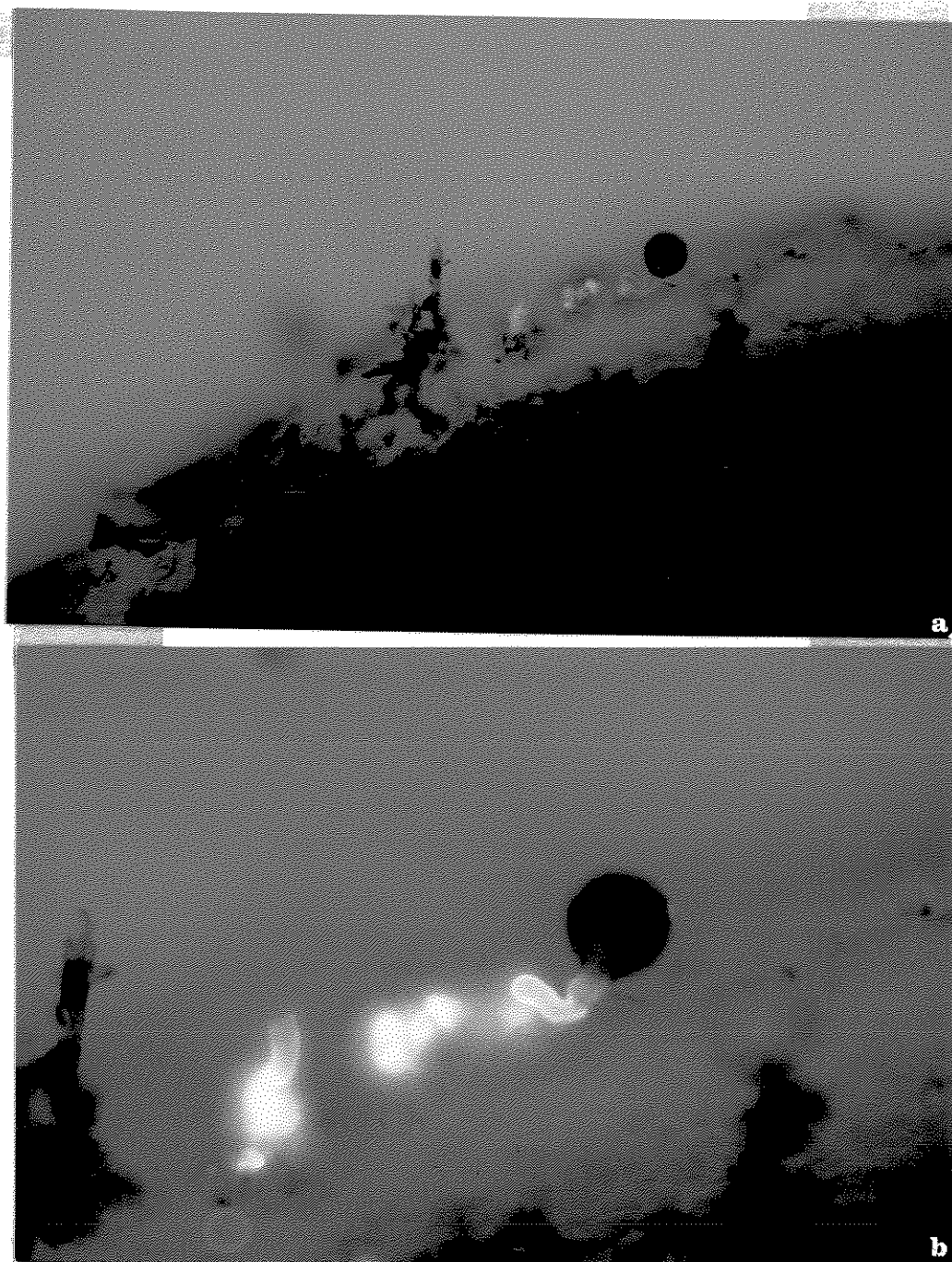


FIGURA 7 - Parte da área estigmatífera de *Mabea fistulifera*, após autopolinização:
a) um único grão de pólen com o tubo polínico pouco desenvolvido;
b) detalhe do pólen da figura anterior; nota-se que o tubo polínico não penetra no estigma.

4.5. Visitantes das inflorescências

Os visitantes das inflorescências de *M. fistulifera* foram observados durante o dia e à noite retirando pólen e/ou néctar (tabelas 4, 5 e 6).

4.5.1. Visitantes noturnos

Durante o período noturno os visitantes mais frequentes nas inflorescências de *M. fistulifera* foram os morcegos (tabela 4) e gambás. Além destes animais, ocorrem formigas e a vespa *Apoica palens* que foi observada uma única vez (tabela 6).

TABELA 4 - Morcegos visitantes das inflorescências de *Mabea fistulifera*.

FAMÍLIA	SUBFAMÍLIAS	ESPÉCIES
Phyllostomidae	Glossophaginae	<i>Glossophaga soricina</i>
	Stenoderminae	<i>Artibeus lituratus</i>
		<i>Sturnira lilium</i>
		<i>Vampyrops lineatus</i>

4.5.1.1. Morcegos

As observações sobre os morcegos (tabela 4), que visitam as inflorescências de *M. fistulifera*, foram feitas de abril a junho de 1987 e 1988.

a) *Artibeus lituratus*

Esta espécie possui envergadura em torno de 45 cm e o seu peso varia em torno de 65 g (TADDEI, 1973). É espécie primariamente frugívora (TADDEI, 1969; GARDNER, 1977) de focinho curto e largo, e sua língua é pouco especializada para retirar néctar de flores, à semelhança de *Vampyrops lineatus* (SAZIMA e SAZIMA, 1975).

Artibeus lituratus foi observado visitando as inflorescências de *M. fistulifera* da Praça Ramos durante todo o período de estudo. Estes morcegos iniciam suas atividades junto às plantas de *M. fistulifera* a partir do crepúsculo. Aproximam-se em vôos baixos e logo a seguir desaparecem de vista. As visitas de *A. lituratus* às inflorescências começam ao anoitecer, por volta das 18:00 h sendo, geralmente, de apenas um indivíduo por planta. Em ocasiões em que dois ou mais indivíduos visitaram as inflorescências de uma mesma árvore, frequentemente ocorriam perseguições com vocalizações.

O animal circunda a copa da árvore e sobrevoa duas ou três vezes a inflorescência antes de visitá-la. Pousa na inflorescência agarrando-se aos pedicelos das flores femininas e/ou nas cimas de flores masculinas, utilizando os pés e os polegares das asas (figura 8). Enquanto permanece pousado na inflorescência, o seu corpo fica em posição paralela (figura 8) em relação à raque da inflorescência. Introduce o focinho entre as cimas das flores masculinas e lambe o néctar.



FIGURA 8 - O morcego *Artibeus lituratus* pousado, com cabeça para baixo, sobre a inflorescência de *Mabea fistulifera*; note os grãos de pólen localizados na membrana interfemural, braço e cabeça (setas).

As visitas de *A. lituratus* duram, habitualmente, um a dois segundos, mas foram registradas visitas com até oito segundos de duração. O máximo de visitação ocorre das 20:00 às 23:00 h, sendo as visitas feitas, habitualmente, em "ondas" de atividade intercaladas com intervalos de 30 a 60 minutos. Durante o período máximo de visitação, foram registradas de quatro a oito visitas por inflorescência por onda de atividade. As inflorescências podem ser danificadas, principalmente, no final de floração de *M. fistulifera*, no mês de junho, quando a quantidade de visitas por inflorescência aumenta. Neste caso, o morcego danifica cimas de flores masculinas e, raramente, as flores femininas. Em duas noites foi observado que *A. lituratus* visitou inflorescências até as 03:00 h. Por três noites consecutivas, uma mesma inflorescência foi visitada por *A. lituratus* em horários semelhantes, dando a impressão de que as visitas eram feitas pelo mesmo indivíduo.

Nos indivíduos capturados, foi registrada a presença somente de grãos de pólen de *M. fistulifera*, na região da cabeça, orelhas, peito, ventre, membrana interfemural e asas (figura 8). *Artibeus lituratus* contacta as flores femininas e masculinas independentemente do grupo de cimas de flores masculinas em antese. Nas fezes desta espécie de morcego foram identificados muitos grãos de pólen de *M. fistulifera*, alguns fragmentos de tecido vegetal, além de outros componentes não identificados.

b) *Vampyrops lineatus*

Esta espécie possui envergadura de 30 a 35 cm e o seu peso varia em torno de 25 g (SAZIMA e SAZIMA, 1975). É espécie também primariamente frugívora (GARDNER, 1977) com focinho curto e largo e língua pouco especializada para retirar néctar de flores (SAZIMA e SAZIMA, 1975).

Vampyrops lineatus visitou as inflorescências de *H. fistulifera* da Praça Ramos durante todo o período de estudo e apresentou comportamento de visita semelhante ao de *A. lituratus*. Suas visitas começam ao anoitecer, por volta das 18:00 h, geralmente havendo mais de um indivíduo (dois a oito) visitando simultaneamente uma planta, sendo raras as visitas de indivíduos isolados. *Vampyrops lineatus* sobrevoa rente à inflorescência três a quatro vezes, antes de visitá-la, em trajetória elíptica. Ao visitar a inflorescência pousa, agarrando-se aos pedicelos das flores femininas e, principalmente, nas cimas de flores masculinas, utilizando os pés e os polegares das asas. Durante o pouso, seu corpo fica em posição paralela em relação a raque da inflorescência, podendo permanecer de cabeça para baixo ou para cima (figura 9). Introduce o focinho entre as cimas das flores masculinas e lambe o néctar fazendo movimentos rápidos com a cabeça. A medida que lambe o néctar, o morcego pode se deslocar ligeiramente na inflorescência. A visita dura de 0,5 a 1,5 segundo. Por duas vezes, *V. lineatus* foi visto visitando inflorescências que se encontravam a 60 cm do chão. O horário de visita máxima, os intervalos entre as visitas e o número de visitas por inflo-

rescência são semelhantes aos de *A. lituratus*. A quantidade de inflorescências visitadas por *V. lineatus* e os intervalos de visitaç o em um indiv duo de *M. fistulifera* (figura 10) foram registrados numa ocasi o (15 maio 1988, 19:00-20:00 h). O tempo gasto pelos indiv duos de *V. lineatus* em cada "onda" de atividade na planta foi de, aproximadamente, seis minutos. N o foram registrados danos causados  s infloresc ncias por estes morcegos. No final do per odo de flora o de *M. fistulifera*, indiv duos de *V. lineatus* foram vistos em intensa visita o a partir das 19:00 h. Nesta ocasi o, os morcegos foram observados tamb m visitando infloresc ncias de *Solanum* sp. que ocorrem nas proximidades. Em noites chuvosas as visitas  s infloresc ncias tamb m ocorreram mais cedo.

Nos indiv duos capturados foi registrada a presen a somente de gr os de p len de *M. fistulifera* na regi o da cabe a, orelhas, peito, ventre e asas. *Vampyrops lineatus* contacta as flores femininas, principalmente quando visita as infloresc ncias que apresentam o primeiro grupo de cimas de flores masculinas em antese. Devido ao seu pequeno tamanho, em rela o   infloresc ncia de *M. fistulifera*, este morcego frequentemente n o contacta as flores femininas quando busca o n ctar nos grupos g2 e g3 (figura 4) de flores masculinas em antese (figura 9).

d) *Sturnira lilium*

Esta esp cie possui envergadura em torno de 30 cm.   esp cie primariamente frug vora (GARDNER, 1977) de focinho curto



FIGURA 9 - O morcego *Vampyrops lineatus* pousado, com cabeça para cima, sobre uma inflorescência de *Mabea fistulifera*; note que nesta posição o morcego não contacta as flores femininas.

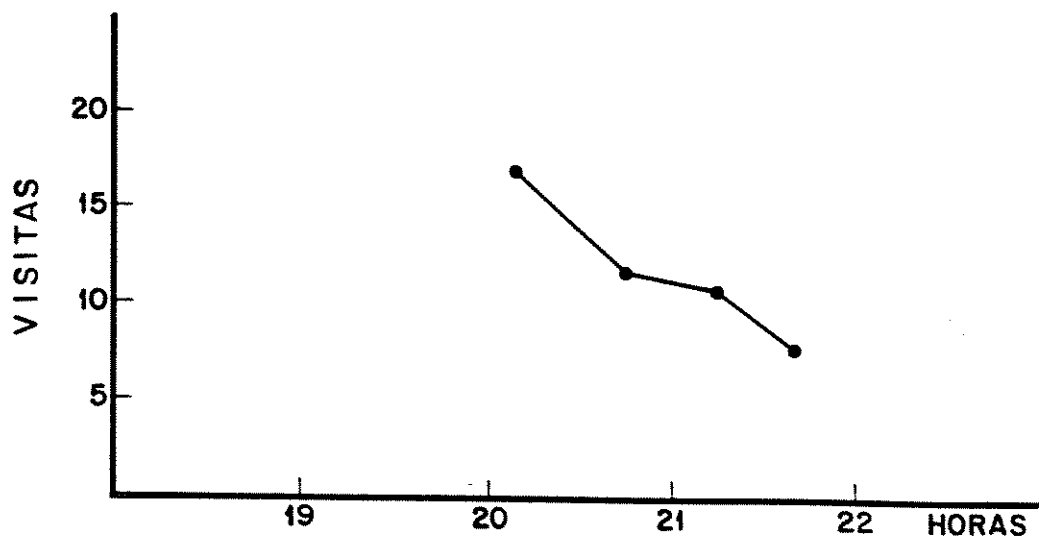


FIGURA 10 - Quantidade de visitas do morcego *Vampyrops lineatus*, em inflorescências de um indivíduo de *Mabea fistulifera*, durante três horas consecutivas de observação, no pico de atividade (15 maio 1988).

e sua língua é pouco especializada para retirar néctar das flores (obs. pess.).

Sturnira liliun foi registrado em inflorescências de *M. fistulifera* do Setor de Dendrologia. Não foram feitos registros fotográficos e as observações de campo se restringiram a algumas noites. O morcego pousa nas inflorescências por, aproximadamente, um segundo. Nos indivíduos capturados foi registrada a presença de grãos de pólen de *M. fistulifera* nas regiões da cabeça, orelhas, dorso e asas.

c) *Glossophaga soricina*

Esta espécie possui envergadura de 25 cm e seu peso varia em torno de 10 g (TADDEI, 1973). É espécie de dieta ampla, alimentando-se de néctar, pólen, frutos e insetos (ALVAREZ e GONZALEZ, 1970; GARDNER, 1977). Seu focinho é alongado e estreito, possuindo língua especializada para tomar néctar de flores.

Glossophaga soricina foi observado visitando as inflorescências de *M. fistulifera* da Praça Ramos a partir de maio de 1988. Estes morcegos iniciam suas atividades junto às plantas de *M. fistulifera* a partir do crepúsculo, voando próximo ou ao redor das plantas. As poucas visitas observadas, de indivíduos isolados, tinham duração de 0,5 segundo e só eram percebidas quando o animal já estava na inflorescência. Isto dificultou os registros fotográficos e, por conseguinte, o estudo mais detalhado do comportamento de visita desta espécie. *Glossophaga soricina* não foi visto pousando na inflorescência e suas visitas rápidas,

em vôos pairados, davam a impressão de visitas de "passagem". Os morcegos desta espécie foram vistos no período das 18:00 às 22:00 h.

Nos indivíduos capturados foi registrada a presença de grãos de pólen de *M. fistulifera* no focinho, inclusive na folha nasal. Devido ao seu modo de visita, *G. soricina* pode contactar somente as flores femininas cujos estiletes se encontrem entre as cimas do primeiro grupo de flores masculinas em antese. Além disto, o contato é feito, provavelmente, com a face e a ponta das asas uma vez que não foi observado pousando durante as visitas.

4.5.1.2. Gambá

a) *Didelphis marsupialis*

Didelphis marsupialis pesa de 800 a 2500 g e seu comprimento total é cerca de 100 cm; é mamífero onívoro que sobrevive bem em regiões urbanizadas (GARDNER, 1983).

Foram observados três indivíduos deste marsupial em inflorescências de *M. fistulifera* na Praça Ramos, nos meses de abril a junho de 1988, sendo que dois deles habitavam na própria praça. O gambá começava as visitas às inflorescências de *M. fistulifera* por volta das 18:00 h. Os indivíduos que habitavam a praça podiam ser observados desde a sua saída da toca até a subida nas árvores. No chão, estes animais mostravam-se lentos e não pareciam se incomodar com a presença da observadora. Na árvore

eram ágeis, deslocavam-se com facilidade de ramo para ramo e fa-rejavam o ar, possivelmente, à procura de inflorescência com néc-tar.

Durante a visita, o gambá usava a cauda preênsil e as patas para se agarrar ao ramo, ficando de cabeça para baixo (figura 11) e segurando a inflorescência com as mãos. A seguir, começava a lamber a inflorescência em diferentes locais, da base para o ápice, contactando assim as flores femininas e recebendo pólen ao redor do focinho. Em alguns casos, *D. marsupialis* usava ramos próximos à inflorescência a ser explorada para apoiar-se, puxando-a com as mãos. O tempo gasto por visita, em cada inflo-rescência, variava de alguns segundos a poucos minutos. Visitas às diversas inflorescências de uma mesma planta foram intercala-das por períodos em que o animal permanecia na planta, lambendo-se ou coçando-se ou, ainda, sem atividade perceptível, presumi-velmente repousando. Numa ocasião (07 abril de 1988) este inter-valo foi de cerca de 30 min., após o indivíduo ter visitado 10 inflorescências sucessivamente. O gambá habitualmente retornava às inflorescências já visitadas na mesma noite ou em noites ante-riores. Em quatro ocasiões (08, 11 e 12 abril e 06 maio 1988), dois indivíduos de *D. marsupialis* foram vistos simultaneamente numa mesma planta de *M. fistulifera*. Numa mesma noite, um indiví-duo podia também visitar inflorescências de diversas plantas de *M. fistulifera*; para passar de uma planta a outra, descia ao chão ou usava os ramos de copas sobrepostas. Por duas noites, o gambá foi observado visitando inflorescências de *Mabea* até as 03:00 h da manhã. Não foram registrados danos nas inflorescências após as



FIGURA 11 - O gambá *Didelphis marsupialis* ao visitar a inflorescência de *Mabea fistulifera*. Note o uso dos dedos e da cauda preênsil.

visitas. As visitas dos gambás foram registradas em 30 das 45 noites de estudo.

Um indivíduo foi capturado, mas não foi possível registrar a distribuição dos grãos de pólen sobre seu corpo. Na análise de suas fezes, foi registrada grande quantidade de grãos de pólen de *M. fistulifera* e pelos do próprio animal, além de outros componentes não identificados.

4.5.1.3. Formigas

As formigas (tabela 6) foram observadas sobre as inflorescências de *M. fistulifera* em grupos de três a quatro, lambendo o néctar. Não contactavam as flores masculinas ou as femininas.

4.5.2. Visitantes diurnos

Durante o período diurno, aves (tabela 5) e insetos (tabela 6) foram os visitantes observados nas inflorescências de *M. fistulifera*.

4.5.2.1. Aves

As observações sobre as aves que visitam inflorescências de *M. fistulifera* foram feitas de abril a maio de 1986, de 1987 e de 1988, no campus da UFV e na Praça Ramos. Todas as espécies (tabela 5) foram observadas tomando néctar. Pela manhã, as

TABELA 5 - Relação das espécies de aves e período de visita às inflorescências de *Mabea fistulifera*.

ORDEM/FAMÍLIA*	ESPÉCIE (NOME VULGAR**)	PERÍODO DE VISITA	
		MANHÃ	TARDE
Apodiformes/			
Trochilidae	<i>Anthracothorax nigricollis</i> ¹ (beija-flor-de-veste-preta)	+	
	<i>Calliphlox amethystina</i> ² (estrelinha)	+	
	<i>Chlorostilbon aureoventris</i> ¹ (besourinho-bico-vermelho)	+	+
	<i>Eupetomena macroura</i> (beija-flor-de-tesoura)	+	+
	<i>Melanotrochilus fuscus</i> ¹ (beija-flor-preto-de-rabo-branco)	+	+
	<i>Thalurania glaucopsis</i> ¹ (beija-flor-de-fronte-violeta)	+	
Passeriformes/			
Coerebidae	<i>Coereba flaveola</i> (caga-cebo)	+	+
	<i>Conirostrum speciosum</i> ¹ (figuinha-de-rabo-castanho)	+	+
	<i>Dacnis cayana</i> (saí-azul)	+	+
Fringillidae	<i>Saltator similis</i> ¹ (trinca-ferro)	+	
	<i>Sicalis flaveola</i> ² (canário-da-terra)	+	+
	<i>Sporophila caerulea</i> ¹ (coleirinho)	+	
	<i>Zonotrichia capensis</i> ² (tico-tico)	+	
Mimidae	<i>Mimus saturninus</i> ² (sabiá-do-campo)	+	
Ploceidae	<i>Passer domesticus</i> ² (pardal)	+	
Tersinidae	<i>Tersina viridis</i> ² (saí-andorinha)	+	
Thraupidae	<i>Euphonia violacea</i> ² (gaturamo-verdadeiro)	+	
	<i>Nemosia pileata</i> ¹ (saíra-mascarada)	+	+
	<i>Pipraeidea melanonota</i> ¹ (saíra-viúva)	+	
	<i>Tachyphonus coranatus</i> ¹ (tiê-preto)	+	
	<i>Tangara cayana</i> (sanhaçu-cara-suja)	+	+
	<i>T. cyanoventris</i> ¹ (saíra-dourada)	+	+
	<i>Thlypopsis sordida</i> ¹ (saíra-canário)	+	
	<i>Thraupis ornata</i> ² (sanhaçu-de-encontro-amarelo)	+	
	<i>T. palmarum</i> ¹ (sanhaçu-de-coqueiro)	+	
	<i>T. sayaca</i> (sanhaçu-do-mamoeiro)	+	+
<i>Trichothraupis melanops</i> ¹ (tiê-de-topete)	+		
Turdidae	<i>Turdus leucomelas</i> ² (sabiá-barranqueiro)	+	
Tyrannidae	<i>Elaenia mesoleuca</i> ² (tuque)	+	
	<i>Myiozetetes similis</i> ² (bem-te-vi-pequeno)	+	
	<i>Pitangus sulphuratus</i> (bem-te-vi)	+	
	<i>Serpophaga subcristata</i> ² (alegrinho)	+	

* Segundo SCHAUENSEE (1970); ** Segundo MATTOS et al. (1984)

1 = observada apenas no campus da UFV

2 = observada apenas na Praça Ramos

visitas começavam às 06:00 h, sendo prolongadas até cerca das 10:00 h. À tarde, estes animais retiravam o néctar recém-liberado por volta das 16:00 h até as 17:30 h.

Os passeriformes possuem comportamento de visita semelhante entre si. Geralmente pousam agarrando-se ao pedúnculo da inflorescência ou nas flores femininas ou, ainda, nas cimas de flores masculinas. Curvam-se paralelamente em relação a raque da inflorescência, ficando de cabeça para baixo. Nesta posição introduzem o bico uma ou mais vezes na inflorescência, entre as cimas de flores masculinas, para a retirada do néctar, contactando também as flores femininas. A duração da visita é de poucos segundos a alguns minutos, sendo variável de acordo com a espécie. Após cada visita, deslocam-se para outras inflorescências da mesma árvore ou de árvores diferentes ou, ainda, afastam-se do local. Os pássaros capturados apresentavam grãos de pólen de *M. fistulifera* principalmente na fronte, base do bico e garganta. Numa ocasião, um indivíduo de *Thraupis sayaca* apresentava a fronte amarela, recoberta de pólen. As inflorescências não são danificadas em decorrência das visitas dos pássaros.

Algumas passeriformes, como por exemplo, *Pipraeidea melanonota*, *Trachyphonus coronatus* e *Trichothraupis melanops*, às vezes adejavam defronte à inflorescência para a retirada do néctar. Quando assim procediam, não gastavam mais que 0,5 a um segundo em cada tentativa de tomar o néctar. *Mimus saturninus* e *Pitangus sulphuratus* frequentemente pousavam em ramos vizinhos à inflorescência, posição em que, facilmente tomavam néctar. Como estes pássaros não pousavam nas inflorescências, praticamente não

contactavam as flores femininas.

Os troquilídeos possuem comportamento de visita semelhante entre si, ou seja, pairam defronte à inflorescência introduzindo o bico entre as cimas de flores masculinas, em busca do néctar. No decorrer da visita, essas aves deslocam-se para frente e para trás, uma ou mais vezes, afastando-se alguns centímetros da inflorescência e, em seguida, retornam em posição diferente, explorando novos locais. O tempo gasto pelos beija-flores em cada inflorescência é de alguns segundos. Após cada visita, deslocam-se para outras inflorescências próximas, repetindo o mesmo comportamento ou, então, afastam-se do local. Os troquilídeos praticamente não contactam as flores femininas e muitos deles contactam as masculinas somente com o bico.

Coereba flaveola, *Thraupis sayaca* e *Eupetomena macroura* foram os visitantes mais frequentes nos locais estudados. Indivíduos de *Anthracothorax nigricollis*, *Saltator similis*, *Sporophila caerulescens* e *Passer domesticus* foram observados uma única vez. As demais aves foram observadas repetidas vezes.

4.5.2.2. Abelhas

As abelhas foram os primeiros visitantes pela manhã e os insetos mais comuns observados nas inflorescências de *M. fistulifera*, tanto na Praça Ramos como na Dendrologia. Das espécies coletadas (tabela 6), *Apis mellifera*, *Trigona hyalinata*, *T. spinipes* e *Partamona cupira*, foram as mais comuns, sendo registradas durante quase todo o período de floração da planta. As outras a-

TABELA 6 - Relação das espécies de insetos, período de visita e recurso coletado durante visitas às inflorescências de *Mabea fistulifera*.

ORDEM/ FAMÍLIA	ESPÉCIE	PERÍODO			ALIMENTO	
		M	T	N	P	NE
Coleoptera/						
	Spec. indet.	+			+	
Diptera/						
Calliphoridae	<i>Crysomya albiceps</i>	+				+
Fanniidae	<i>Fannia snyderi seago</i>	+				+
Lonchaidae	Spec. indet. 1	+				+
Otitidae	Spec. indet. 2	+				+
Sarcophagidae	Spec. indet. 3		+			+
Hemiptera/						
Largidae	<i>Largus humilis</i>	+	+	+		+
Hymenoptera/						
Anthophoridae	<i>Examalopsis cf. elephantopodos</i>	+			+	
	<i>Examalopsis fernandoi</i>	+			+	
Apidae	<i>Apis mellifera</i>	+	+		+	+
	<i>Friesella schrottkyi</i>	+	+		+	
	<i>Partamona cf. cupira</i>	+			+	+
	<i>Plebeia droryana</i>	+				+
	<i>Tetragonisca angustula</i>	+			+	
	<i>Trigona hyalinata</i>	+	+		+	+
	<i>T. spinipes</i>	+	+		+	+
Halictidae	<i>Augochlora sp.</i>	+			+	
	<i>Augochloropsis sp.</i>	+	+		+	
Formicidae	<i>Camponotus rufipes</i>			+		+
	<i>Camponotus sp.1</i>			+		+
	<i>Camponotus sp.2</i>			+		+
	<i>Camponotus sp.3</i>			+		+
Vespidae	<i>Apoica palens</i>			+		+
	<i>Brachygastra sp.</i>	+				+
	<i>Mischocyttarus sp.</i>		+			+
	<i>Polybia sp. 1</i>	+	+			+
	<i>Polybia sp. 2</i>	+	+			+
	<i>Polybia sp. 3</i>	+				+
	<i>Polybia sp. 4</i>	+	+			+
	<i>Protopolybia sp.</i>	+	+			+

M = manhã, T = tarde, N = noite, P = pólen e NE = néctar

belhas foram vistas ocasionalmente.

Apis mellifera foi observada visitando inflorescências de *M. fistulifera* a partir das 06:00 h até, aproximadamente, 09:00 h e, à tarde, a partir das 16:30 h até, aproximadamente, 18:00 h., ocorrendo, geralmente, apenas um indivíduo por inflorescência. As visitas são, principalmente, para coleta de pólen. Durante a visita, a abelha pousa nas flores masculinas locomovendo-se à medida que retira pólen. Após, levanta vôo e paira a uma distância de 1,0 a 1,5 cm defronte à inflorescência para transferir o pólen. Este procedimento é repetido várias vezes. Durante a coleta do pólen, a abelha pode permanecer em uma mesma inflorescência ou visitar outras da mesma planta ou, ainda, visitar inflorescências de plantas diferentes. Numa das observações, um espécime de *A. mellifera* permaneceu durante sete minutos numa mesma inflorescência. Este período prolongado em uma inflorescência ocorreu nas primeiras horas de visita, pela manhã, quando o pólen liberado na noite anterior ainda era abundante. Nos exemplares coletados desta espécie de abelha foram encontrados grãos de pólen de *M. fistulifera* em diversas partes do corpo. *Apis mellifera* às vezes coleta néctar que, nesta ocasião, encontra-se, em geral, desidratado e, portanto, bastante viscoso.

As abelhas *Trigona hyalinata*, *T. spinipes* e *Partamona cupira* visitam as inflorescências de *M. fistulifera*, principalmente, para coletar pólen no período da manhã e da tarde. *Trigona hyalinata* habitualmente explora uma inflorescência em grupos de quatro a cinco indivíduos. Estas espécies de abelhas são mais vagarosas, na coleta do pólen, em relação a *A. mellifera*, mas se

comportam de maneira semelhante. Podem também coletar néctar que, geralmente, está desidratado e viscoso. Nos exemplares coletados destas abelhas foram encontrados grãos de pólen de *M. fistulifera* em diversas partes do corpo.

Não foram verificados danos causados por abelhas nas inflorescências desta espécie de *Mabea*. Estes insetos podem ocasionalmente contactar a área estigmatífera das flores femininas que se encontram entre as cimas de flores masculinas. No teste realizado com 11 inflorescências, envolvidas em armações de tela de viveiro, num total de 87 flores femininas, somente as abelhas, principalmente *A. mellifera*, tiveram acesso às flores. Nestas flores o sucesso na formação de frutos foi de 43,6%.

4.5.2.3. Outros insetos

As vespas (tabela 6) visitam as inflorescências de *M. fistulifera* pela manhã e à tarde, aproximadamente das 09:00 às 15:30 h. Para retirar o néctar já desidratado, estes insetos pousam sobre as cimas de flores masculinas ou sobre as flores femininas e caminham até a raque da inflorescência. Esporadicamente as vespas contactam as flores femininas, entretanto as flores masculinas já se encontram praticamente sem pólen quando estes insetos começam suas atividades nas plantas de *M. fistulifera*.

As moscas (tabela 6) tomam néctar durante as horas mais quentes do dia. Foram observadas nas inflorescências das plantas estudadas na Praça Ramos.

O percevejo, *Largus humilis*, foi observado tomando néctar nas inflorescências de um indivíduo de *M. fistulifera* do campus da UFV. A permanência desse inseto na planta foi constante, não se restringindo a um período do dia. *Largus humilis* foi observado em cópula sobre os ramos e inflorescências desta *Mabea*.

O besouro (Spec. indet.) foi observado coletando pólen, em plantas de *M. fistulifera* da Praça Ramos, algumas vezes ocorrendo diversos indivíduos por inflorescência, alguns em cópula.

4.6. Visitantes diurnos "versus" visitantes noturnos

Os dados dos testes para comparar a atividade de visitantes diurnos e noturnos como polinizadores encontram-se na tabela 7. Não houve diferença significativa entre os resultados obtidos nos dois casos ($\chi^2 = 0,713$, g.l. = 1).

TABELA 7 - Resultados da polinização por agentes polinizadores diurnos e noturnos em flores de *Mabea fistulifera*.

PERÍODO DE EXPOSIÇÃO	INFLORESCÊNCIAS (N)	FLORES (N)	FRUTOS (N)	SUCESSO (%)
DIURNO (6-18h)	5	36	30	83,33
NOTURNO (18-6h)	5	32	24	75,00

4.7. Teste para anemofilia

No teste realizado com as inflorescências emasculadas com um total de 93 flores femininas, envolvidas em armações de arame recobertas de filó, o sucesso na formação de frutos foi de 38,71%. Foi observado que as inflorescências escondidas nas folhagens e aquelas localizadas no topo das copas das árvores mais altas não formaram frutos. Na inflorescência íntegra isolada com o filó foi observado que os grãos de pólen permaneceram nas flores masculinas durante toda a noite, não tendo sido dispersos pelo vento.

5. DISCUSSÃO

5.1. A planta

O padrão de floração de *M. fistulifera* é do tipo constante ou regular ("steady-state" cf. GENTRY, 1974). A floração de *M. fistulifera*, na estação seca e por aproximadamente quatro meses, concorda com os dados de HEITHAUS et al. (1975), sobre o período de floração de plantas quiropterófilas da Costa Rica. Estudos realizados no Brasil, com diversas plantas polinizadas por morcegos, demonstraram que estas também florescem durante a estação seca (SAZIMA e SAZIMA, 1977; SAZIMA e SAZIMA, 1975, 1978, 1980, 1988; SAZIMA et al., 1982; GRIBEL, 1986). A floração de várias espécies durante a estação seca, período em que outros alimentos como frutos e insetos podem ser escassos, pode reduzir a competição interespecífica pelos morcegos como polinizadores, favorecendo as plantas (HEITHAUS et al., 1975).

Inflorescências grandes, pêndulas, expostas para fora da folhagem, flores com odor de fermentação e pólen e néctar abundantes à noite, são os principais atributos de *M. fistulifera* que a caracterizam como espécie quiropterófila (cf. FAEGRI e van der PIJL, 1976). Estes atributos são muito semelhantes aos de *M. occidentalis*, outra espécie polinizada por morcegos (STEINER, 1983). As inflorescências de *M. fistulifera*, bem como as de *M. occidentalis* (STEINER, 1983), são a unidade de polinização (pseudantos).

O padrão morfológico das inflorescências de *M. fistulifera* é denominado de tipo "escova" ou "pincel" (sensu BAKER, 1961, 1973). Este padrão caracteriza-se por uma abundante produção de grãos de pólen nas flores e a ampla distribuição do pólen na porção ventral do corpo dos morcegos, após as visitas (BAKER, 1973). Pseudantos em forma de "escova" são também encontrados nas espécies quiropterófilas de *Parkia* (Mimosaceae) (BAKER e HARRIS, 1957; HOPKINS, 1984; GRUNMEIER, 1990).

A posição das inflorescências, terminais em ramos resistentes e expostos para fora da folhagem (flagelifloria), é uma adaptação apropriada para a visitaç o de grandes animais voadores, que teriam f acil acesso  s flores, n ao sendo atrapalhados por ramos e folhagens (van der PIJL, 1941).

O odor de material org nico em fermenta o, como ocorre nas flores de *M. fistulifera*,   t pico de flores quiropter filas. Este odor pode ter efeito atrativo sobre os morcegos fit fagos (FAEGRI e van der PIJL, 1976; RIEGER e JAKOB, 1988). O in cio das visita es  s infloresc ncias de *M. fistulifera* coincide com o in cio da antese das flores masculinas, que se caracteriza pela libera o do p len e odor, indicando os gr os de p len como respons veis pela produ o de odor. P len com odor   conhecido em flores polin feras polinizadas por abelhas ("buzz pollination") (BUCHMANN, 1983).

As plantas quiropter filas geralmente produzem grande quantidade de n ctar e p len. Estes atributos concordam, respectivamente, com a alta demanda energ tica dos morcegos visitantes de flores e a grande superf cie corporal destes animais como po-

linizadores. O pólen também pode ser utilizado como alimento por alguns morcegos (GARDNER, 1977).

O pseudanto de *M. fistulifera* apresenta morfologia mais adaptada à polinização por morcegos frugívoros, pois estes conseguem contactar as flores femininas e masculinas ao mesmo tempo, ao pousarem na inflorescência. GRUNMEIER (1990) comenta que as espécies neotropicais de *Parkia* (veja CARVALHO, 1960; HOPKINS, 1984) preservaram nível primitivo de quiropterofilia, por não terem evoluído com morcegos mais especializados, os Glossophaginae, que geralmente não pousam nas flores. *Mabea fistulifera* também poderia apresentar este nível primitivo de quiropterofilia, pois apenas os morcegos Stenodermatinae, frugívoros que pousam na inflorescência, atuam de modo eficiente na sua polinização (veja visitantes noturnos, morcegos). STEINER (1983) registrou o morcego nectarívoro *Glossophaga soricina* como polinizador efetivo de *M. occidentalis*. Entretanto, a semelhança do pseudanto de *M. fistulifera* com o de *M. occidentalis* indica que esta espécie também seja mais adaptada à polinização por morcegos maiores, frugívoros.

O volume total de néctar produzido pelo pseudanto de *M. fistulifera* (1 a 3 ml) é alto quando comparado ao registrado em outras espécies quiropterófilas neotropicais (p. ex. FRANKIE e BAKER, 1976; RAMIREZ et al., 1984; SAZIMA e SAZIMA, 1978; SAZIMA et al., 1982; VOSS et al., 1980). A produção relativamente alta de néctar por esta espécie de *Mabea* pode estar relacionada com a maior demanda energética e o comportamento de visita dos morcegos polinizadores: os frugívoros (veja visitantes noturnos, morce-

gos).

A monoícia, apresentada por *M. fistulifera*, é uma característica rara em plantas polinizadas por morcegos (p. ex. STEINER, 1983). BAWA et al. (1985b) observaram que 75% das espécies arbóreas monóicas de floresta tropical úmida (excluindo as figueiras, *Ficus* spp.) são polinizadas por insetos de pequeno porte.

A protoginia nas inflorescências de *M. fistulifera* é parcial, de modo que os seus pseudantos apresentam uma fase hermafrodita. Uma vez que as flores femininas de uma dada inflorescência não apresentam anteses simultâneas e cada flor necessita de dois a três dias para completar todo o processo de abertura, a protoginia representa um período (10 dias, veja figura 4) durante o qual todas as flores atingem o mesmo grau de abertura. Após este período, no 11º dia foi verificado o máximo de receptividade das flores femininas (tabela 1), ocasião em que ocorre o início da fase hermafrodita e o início das visitas aos pseudantos de *M. fistulifera*. As plantas monóicas geralmente por serem potencialmente hermafroditas, apresentam alguma dicogamia (RICHARDS 1985). A dicogamia nas flores de *M. fistulifera* parece ser uma estratégia para os pseudantos atingirem a fase hermafrodita.

A posição das flores femininas na base das inflorescências pêndulas de *M. fistulifera* é adequada, considerando o comportamento de visita de seus polinizadores. Assim, o contato destes animais com as flores femininas fica garantido (veja tabela 7). A parte interna do estilete trifido das flores de *M. fistulifera* representa uma área estigmatífera muito grande, quando

comparada com a de outras plantas quiropterófilas (p. ex. HEITHAUS et al., 1974; SAZIMA e SAZIMA, 1975; GRIBEL, 1986). Os lobos do estilete, por apresentarem-se reflexos e espiralados, aumentam as probabilidades de contato com o pólen espalhado pela superfície do corpo dos polinizadores.

A duração prolongada do pseudanto de *M. fistulifera* (três dias), característica que também ocorre em *M. occidentalis* (STEINER, 1983) e *Encholirium glaziovii* (Bromeliaceae) (SAZIMA et al., 1989), é outro atributo incomum de plantas quiropterófilas. As flores ou pseudantos de plantas quiropterófilas duram, geralmente, uma noite (FAEGRI e van der PIJL, 1976; HEITHAUS, 1982). A duração longa do pseudanto de *M. fistulifera*, a sua morfologia não especializada, com néctar de fácil acesso, a antese ao final do dia (ao invés de ser crepuscular ou noturna), e a longa disponibilidade de grande quantidade de néctar e pólen (18 horas) são características que favorecem a visitaçãõ de diversas espécies de animais noturnos, bem como os diurnos. Alguns dos visitantes diurnos são agentes polinizadores de *M. fistulifera* tão efetivos quanto os noturnos. MCGREGOR et al. (1962) observaram que as flores quiropterófilas de *Carnegiea gigantea* (Cactaceae) podem permanecer abertas durante o dia, além da noite anterior. Esta planta é polinizada por morcegos, pássaros e abelhas, em proporções similares.

Na região de Viçosa, devido à ocorrência das plantas de *M. fistulifera*, principalmente, em locais com ação antrópica acentuada (em capoeiras de beiras de estrada), a atuação de polinizadores variados pode ser considerada vantajosa. Espécies de

Eucalyptus, segundo FORD et al. (1979), apresentam flores com morfologia não especializada e, portanto, suas flores possuem grande amplitude de polinizadores (pássaros, insetos, mamíferos e, possivelmente, mariposas). Este autor comenta que embora estas plantas sejam consideradas como pertencentes a uma condição primitiva, a grande quantidade de polinizadores pode ser uma estratégia altamente vantajosa, em florestas australianas recentes, onde o clima é irregular e as florações são imprevisíveis.

Há semelhanças entre as características de *M. fistulifera* e as de plantas polinizadas por mamíferos não voadores, entre elas inflorescências grandes e resistentes, odor desagradável, néctar e pólen abundantes (cf. SUSSMAN e RAVEN, 1978; ARMSTRONG, 1979; TURNER, 1982). Visitas de mamíferos não voadores a plantas consideradas quiropterófilas vem sendo registradas com certa frequência (TORRES de ASSUMPÇÃO, 1981; STEINER, 1981; HOPKINS, 1984; GRUNMEIER, 1990). SUSSMAN e RAVEN (1978) comentam que algumas plantas atualmente polinizadas por morcegos tiveram mamíferos não voadores como polinizadores ancestrais. Em locais onde os morcegos dominam hoje como polinizadores, os mamíferos não voadores podem ter deixado um legado de espécies de plantas pré-adaptadas à quiropterofilia (HEITHAUS, 1982). Embora *M. fistulifera* (VIEIRA et al., 1989) e *M. occidentalis* (STEINER, 1981, 1983) sejam polinizadas por morcegos e marsupiais, as visitas dos marsupiais podem ser consideradas oportunísticas ou relíquias de uma relação arcaica de planta e polinizador, como sugerido por GRUNMEIER (1990) para *Parkia bicolor*.

A coloração vermelha e amarela e o néctar abundante, disponíveis durante o dia, são características de plantas ornitófilas (FAEGRI e van der PIJL, 1976; FORD et al., 1979). As inflorescências resistentes, com numerosas flores e fácil local para pouso são características de plantas polinizadas por pássaros que pousam enquanto retiram legitimamente o néctar de flores (WESTERKAMP, 1990). Estas características são apresentadas pelas flores de *M. fistulifera* e favorecem as visitas de aves às suas inflorescências. Entre as aves, o pseudanto de *M. fistulifera* apresenta morfologia mais adequada à polinização por passeriformes, que somente ao pousarem na inflorescência conseguem contactar as flores femininas e masculinas ao mesmo tempo. Segundo BAKER e HURD (1968) são poucas as diferenças entre as síndromes de quiropterofilia e ornitofilia. FAEGRI e van der PIJL (1976) citam que algumas Bignoniaceae, Bombacaceae, *Musa* (Musaceae) e *Mucuna* (Fabaceae) possuem espécies com características intermediárias entre as flores polinizadas por aves e morcegos. SAZIMA e SAZIMA (1988) sugerem que a planta quiropterófila *Helicteres ovata* (Sterculiaceae) tenha recentemente derivado de outras espécies ornitófilas do gênero; a retenção da cor vermelha da corola e as poucas modificações morfológicas a partir das espécies ornitófilas justificaram esta suposição. De acordo com BAKER e HURD (1968) a cor vermelha das espécies de *Parkia* (Mimosaceae) do Novo Mundo pode ser indício de sua origem ornitófila. BAKER (1973) discute a versatilidade das flores de *Ceiba pentandra*, considerada quiropterófila (BAKER e HARRIS, 1959), colocando-a numa posição intermediária entre a ornitofilia e quiropterofilia. *Mabea*

fistulifera também é polinizada por pássaros e parece apresentar versatilidade semelhante à de *C. pentandra*.

5.2. Sistema de reprodução

Os resultados dos experimentos sobre o sistema reprodutivo demonstram que *M. fistulifera* é auto-incompatível e xenógama, embora a fase hermafrodita do pseudanto permita alta taxa de cruzamentos geitonógamos.

A auto-incompatibilidade registrada em *M. fistulifera* é semelhante ao mecanismo de auto-incompatibilidade homomórfico esporofítico (cf. GIBBS, 1990). Entretanto, estudos genéticos que investiguem o controle da incompatibilidade são necessários para melhor definição.

A monoiccia nas angiospermas está quase sempre associada com auto-compatibilidade (GODLEY, 1955; THOMSON e BARRETT, 1981), registrada na família Euphorbiaceae em espécies de *Dalechampia* (ARMBRUSTER e WEBSTER, 1981, 1982; SAZIMA et al., 1985), em *Jatropha gossypifolia* (ORMOND et al., 1984), e entre outras espécies (SUBBA REDDI e REDDI, 1984; REDDI e SUBBA REDDI, 1985). Algumas exceções são encontradas, entre elas, também em Euphorbiaceae (GODLEY, 1955; THOMSON e BARRETT, 1981; STEINER, 1983). Estudos sobre sistemas reprodutivos em espécies arbóreas neotropicais têm demonstrado que a maioria é auto-incompatível (BAWA, 1974; ZAPATA e ARROYO, 1978; BULLOCK, 1985; BAWA et al., 1985a)

5.3. Visitantes das inflorescências

5.3.1. Visitantes noturnos

5.3.1.1. Morcegos

A atuação de morcegos como polinizadores é um fenômeno tropical (FLEMING, 1982). Morcegos visitantes de flores pertencem à família Phyllostomidae, no Novo Mundo, e à família Pteropodidae, no Velho Mundo.

Entre os filostomídeos, a subfamília Stenoderminae abrange espécies principalmente frugívoras (GARDNER, 1977). Desta subfamília, os morcegos *Artibeus lituratus* e *Vampyrops lineatus* são comuns em locais urbanos com luminosidade e movimentação de pessoas e veículos, ao passo que *Sturnira lilium* não é habitualmente encontrado em áreas urbanas (TADDEI, 1973). HUMPHREY e BONACCORSO (1979), baseando-se principalmente na literatura, citam as espécies de *Artibeus*, *Vampyrops* e *Sturnira* entre as espécies de Phyllostomidae mais abundantes em quase todos os habitats.

O comportamento de visita de *A. lituratus* e *V. lineatus*, como polinizadores de *M. fistulifera*, é semelhante aos descritos por CARVALHO (1960), VOGEL (1968) e HOPKINS (1984) para morcegos visitantes de espécies neotropicais de *Parkia*. O primeiro registro de *A. lituratus* como visitante de flores foi feito por VILLA-R. (1966), no México. HEITHAUS et al. (1975) registraram a presença de grãos de pólen de *Ceiba pentandra* (Bombacaceae), *Crescentia cujete* (Bignoniaceae), *Manilkara zapota* (Sapo-

taceae) e *Ochroma lagopus* (Bombacaceae) distribuídos na pelagem de indivíduos capturados de *A. lituratus*, na Costa Rica. HOPKINS (1984) registrou visitas de *A. lituratus* às inflorescências de *Parkia pendula* (Mimosaceae), no Brasil. *Vampyrops lineatus* foi observado visitando flores de *Lafoensia pacari* (Lythraceae) (SAZIMA e SAZIMA, 1975), *Musa acuminata* (Musaceae) (SAZIMA, 1976) e *Caryocar brasiliense* (Caryocaraceae) (GRIBEL, 1986) no Brasil, o que indica hábito nectarívoro desenvolvido, além da dieta frugívora habitual.

As observações sobre as visitas de *S. liliium* às flores de *M. fistulifera*, embora restritas a poucas noites, indicam um comportamento de visita semelhante ao de *A. lituratus* e *V. lineatus*. HEITHAUS et al. (1974) e HEITHAUS et al. (1975) registraram a presença de grãos de pólen de *Bauhinia pauletia* (Caesalpiniaceae), *C. pentandra*, *C. cujete*, *Hymenaea courbaril* (Caesalpiniaceae), *M. zapota*, *O. lagopus* e *Pseudobombax septinatum* (Bombacaceae) na pelagem de indivíduos de *S. liliium* capturados na Costa Rica, o que indica hábito nectarívoro desenvolvido, além da dieta frugívora habitual.

Todas as espécies citadas de morcegos Stenoderminae pousam sobre as inflorescências de *M. fistulifera*, agarrando-se às flores, de maneira similar aos morcegos Pteropodidae, paleotropicals (cf. BAKER e HARRIS, 1957; FLEMING, 1982; GRUNMEIER, 1990).

O tempo gasto por *A. lituratus* em cada visita às inflorescências de *M. fistulifera* é longo (até 8 segundos) quando comparado com outros registros de visitas deste morcego a plantas

(p. ex. TADDEI, 1969; HOPKINS, 1984) e da maioria dos morcegos frugívoros visitantes de flores nos neotrópicos (cf. HEITHAUS et al., 1974; SAZIMA e SAZIMA, 1975, 1978). Este período pode estar relacionado com a morfologia e o tamanho do pseudanto de *M. fistulifera*, além da grande disponibilidade de recursos florais nas inflorescências desta planta, atributos que provavelmente facilitam e estimulam o pouso demorado de *A. lituratus*. CARVALHO (1960) observou que *Phyllostomus hastatus* pode permanecer até 15 segundos, por visita, em inflorescências de *Parkia gigantocarpa*, cujo tipo morfológico se assemelha ao de *M. fistulifera*.

O grande porte de *A. lituratus* (TADDEI, 1969) e o seu comportamento de visita são atributos que tornam este morcego como o mais efetivo na polinização de *M. fistulifera*. *Artibeus lituratus*, ao pousar no pseudanto, contacta as flores femininas independentemente do grupo de flores masculinas em antese. *Vampyrops lineatus* e *S. liliium* por serem morcegos de médio porte (SAZIMA e SAZIMA, 1978), são menos efetivos como polinizadores de *M. fistulifera* em relação a *A. lituratus*, pois contactam as flores femininas somente quando visitam as inflorescências cujo primeiro grupo de flores masculinas esteja em antese e, principalmente, quando pousam no pseudanto agarrando-se com os pés às flores femininas (portanto, quando pousam com cabeça para baixo).

A distribuição e a constância do pólen de *M. fistulifera* nos corpos de *A. lituratus*, *V. lineatus* e *S. liliium* confirmam a efetiva participação destes morcegos na polinização desta espécie de *Mabea*. HEITHAUS et al. (1975) estudando a carga polínica na pelagem de sete morcegos, na Costa Rica, observaram que

A. lituratus possuía a menor porcentagem de mistura de grãos de pólen de diferentes espécies. Estes autores sugeriram que a probabilidade do pólen ser transferido para a flor "correta" é maior quanto maior for a constância do morcego na visitaçãõ de uma dada espécie de planta.

O período em que ocorre o máximo de visitaçãõ de *A. lituratus* e *V. lineatus* às flores de *M. fistulifera* coincide com a maior disponibilidade de recursos florais e pode estar relacionado com o pico de produçãõ de odor.

Artibeus lituratus é uma espécie que mantém atividade quase constante ao longo da noite (MARINHO-FILHO e SAZIMA, 1989). BROWN (1968) associou a atividade de morcegos frugívoros através da noite à disponibilidade dos recursos alimentares durante todo este período. A constante disponibilidade de néctar e pólen nas inflorescências de *M. fistulifera* pode ser o fator que mantenha *A. lituratus* visitando esta planta praticamente por toda a noite. Esta espécie de morcego pode utilizar oportunisticamente um determinado item alimentar abundante e este item pode chegar a constituir 65-75% de sua dieta total (FLEMING, 1982).

O pólen é uma importante fonte protéica para morcegos visitantes de flores (HOWELL, 1974). A abundância de grãos de pólen de *M. fistulifera* nas fezes de *A. lituratus* indica que este morcego pode utilizar o pólen como alimento, além do néctar. Na região de Viçosa, o pólen e o néctar de *M. fistulifera* parecem representar importantes fontes alimentares para morcegos frugívoros, numa época de escassez de frutos (estaçãõ seca). HEITHAUS et al. (1975) verificaram que algumas espécies de morcegos frugívo-

ros, na Costa Rica, utilizam o néctar como alimento durante a estação seca, quando este item alimentar é abundante e usam os frutos durante a estação úmida.

O estabelecimento de rotas fixas diárias de alimentação ("traplining" *sensu* JANZEN, 1971) é conhecido para algumas espécies de morcegos neotropicais (BAKER, 1973; HEITHAUS *et al.*, 1974; SAZIMA e SAZIMA, 1975). O padrão de floração constante ou regular ("steady-state"), apresentado por *M. fistulifera*, está associado à polinização por morcegos que estabelecem rotas fixas de alimentação (cf. GENTRY, 1974). As visitas de *A. lituratus* e *V. lineatus*, às inflorescências de *M. fistulifera*, em "ondas" de atividade com intervalos regulares, sugerem o comportamento "traplining" (veja também SAZIMA e SAZIMA, 1975). O fato de *A. lituratus* ter visitado uma mesma inflorescência por três noites consecutivas, em horários semelhantes, apóia a suposição de HEITHAUS *et al.* (1974) sobre a memorização de posições de determinadas flores ao longo de uma rota alimentar, observada em *G. soricina* (HEITHAUS *et al.*, 1974) e em *V. lineatus* (SAZIMA e SAZIMA, 1975). O comportamento "traplining" dos morcegos é um dos fatores que capacita o morcego como polinizador a longa distância (cf. HEITHAUS *et al.*, 1975).

A subfamília Glossophaginae engloba os morcegos mais especializados como consumidores de pólen e néctar (GARDNER, 1977) e os principais polinizadores das espécies quiropterófilas neotropicais. *Glossophaga soricina* é o representante mais comum como visitante de flores, entre os filostomídeos (BUTANDA-CERVERA *et al.*, 1978; SAZIMA *et al.*, 1982). São conhecidas visitas deste

morcego inclusive a flores sem características quiropterófilas, exploradas oportunisticamente (LEMKE, 1985).

As observações sobre *G. soricina* como visitante de *M. fistulifera*, embora poucas, são semelhantes ao relato de STEINER (1983) sobre este morcego como visitante de *M. occidentalis*. As observações indicam o comportamento habitual de visita de *G. soricina*, ou seja, rápidos vãos pairados defronte às flores (cf. BAKER, 1973; HEITHAUS et al., 1974; SAZIMA e SAZIMA, 1975, 1980, 1988). Os grãos de pólen de *M. fistulifera* localizados principalmente no focinho do animal também indicam este comportamento.

O modo de visita de *G. soricina* às flores de *M. fistulifera* praticamente elimina as possibilidades de polinização. Este morcego dificilmente contacta as flores femininas de *M. fistulifera* ao tomar o néctar. HOPKINS (1984) comenta que *G. soricina* não é um eficiente vetor de pólen para as espécies quiropterófilas de *Parkia*, uma vez que nem sempre estes morcegos pousam na inflorescência, contactando o pólen. O fácil acesso aos abundantes recursos florais de *M. fistulifera* possibilita visitas oportunistas, como as de *G. soricina*, que assim atua principalmente como um pilhador.

5.3.1.2. Gambá

O comportamento e a quantidade de visitas de *Didelphis marsupialis* e seu horário de visitaçãõ indicam que este marsupial é importante polinizador de *M. fistulifera*.

O modo de visita de *D. marsupialis* às flores de *M. fistulifera* é semelhante ao observado por STEINER (1981) para *Caluromys derbianus*, durante visitas deste marsupial às flores de *M. occidentalis*. *Didelphis marsupialis* não foi registrado como visitante às flores de *M. occidentalis*, embora estivesse presente no local de estudo, no Panamá (STEINER, 1981). Este autor considerou *D. marsupialis* como um animal sem as características apropriadas (tamanho pequeno e agilidade) para visitar *M. occidentalis*. Entretanto, dadas as semelhanças das inflorescências de *M. fistulifera* e *M. occidentalis*, são possíveis as visitas de *D. marsupialis* às flores desta última.

Há registros de visitas de *D. marsupialis* a flores das Bombacaceae *Ceiba pentandra* (STEINER, 1981), planta considerada como quiropterófila (BAKER e HARRIS, 1959) e *Quararíbea cordata*, na qual foram observados outros mamíferos, inclusive morcegos (JANSON et al., 1981). Uma espécie não identificada de *Didelphis* foi observada em inflorescência de *Parkia pendula*, Mimosaceae, conhecida como quiropterófila (HOPKINS, 1984).

Nas fezes do indivíduo capturado de *D. marsupialis* foi encontrada grande quantidade de grãos de pólen de *M. fistulifera*, o que indica utilização de pólen na dieta desse marsupial. De acordo com WIENS et al. (1979), a abundância de pólen nas fezes do marsupial australiano *Tarsipes spenserae* indica que este mamífero se alimenta de pólen ou que este é, no mínimo, um componente importante em sua dieta. Para alguns marsupiais australianos, visitantes de flores, o pólen representa toda ou maior parte da dieta protéica diária necessária (TURNER, 1982).

O néctar e pólen abundantes de *M. fistulifera* podem representar uma importante fonte alimentar adicional ou alternativa para *D. marsupialis*, num período de escassez de alimento, durante a estação seca. O néctar de *M. occidentalis*, espécie que floresce na estação seca, representa importante fonte alimentar para *C. derbianus* durante períodos de escassez de frutos (STEINER, 1981).

5.3.1.3. Formigas

As visitas de formigas (*Camponotus* spp.) aos pseudantos de *M. fistulifera* podem estar relacionadas à produção abundante de néctar acessível. VOSS et al. (1980) registraram visitas de formigas, à noite, às flores quiropterófilas de *Markea neurantha* (Solanaceae), para se alimentarem do néctar. Estes autores concluíram que os componentes que tornam o néctar indesejável pelas formigas (cf. JANZEN, 1977) podem estar ausentes ou serem ineficientes nesta Solanaceae. O néctar de *M. fistulifera* também parece não possuir os componentes que o tornariam indesejável a formigas.

5.3.2. Visitantes diurnos

5.3.2.1. Aves

A localização dos grãos de pólen de *M. fistulifera* nos corpos dos pássaros, o comportamento, o horário de visitaç o e a quantidade de visitas indicam que estes animais s o importantes polinizadores desta planta. Os resultados dos experimentos para verificar a efici ncia, como vetores de p len, dos visitantes diurnos (tabela 7) indicam que polinizadores diurnos atuam de maneira similar aos visitantes noturnos. Visitas de aves a plantas quiropter filas s o habitualmente registradas nos neotr picos sendo que,  s vezes, estes animais podem atuar como polinizadores efetivos para algumas destas plantas (ALCORN et al., 1961; MCGREGOR et al., 1962; BAKER et al., 1971; SAZIMA e SAZIMA, 1978; RAMIREZ et al., 1984; EGUIARTE et al., 1987).

A poliniza o de plantas por aves, no Novo Mundo,   feita principalmente por beija-flores (Trochilidae). Estes s o exclusivamente americanos (SICK, 1985), sendo considerados como as aves mais adaptadas para tomar n ctar (FAEGRI e van der PIJL, 1976). As flores polinizadas pelos troquil deos s o, em sua grande maioria, tubulares e apresentam grande dist ncia entre o n ctar e os  rg os reprodutivos. Estas caracter sticas florais impossibilitam que outros animais, inclusive outras aves, visitem legitimamente as flores, por n o apresentarem uma morfologia adequada, como tamanho de bico ou l ngua. Entretanto, os beija-flores aqui observados, ao pairarem defronte a infloresc ncia de *M.*

fistulifera para retirada do néctar, não contactam as flores femininas, sendo portanto considerados pilhadores de néctar desta espécie de *Mabea*. EGUIARTE et al. (1987) observaram que entre os visitantes diurnos de *Pseudobombax ellipticum* (Bombacaceae), planta quiropterófila, os beija-flores são pilhadores de néctar, ao passo que passeriformes (*Icterus* spp.) podem atuar como polinizadores. Os demais pássaros que visitam *M. fistulifera* são aqui considerados como polinizadores, pois contactam as flores femininas e masculinas durante o pouso sobre a inflorescência para tomar o néctar.

Embora algumas espécies de Thraupidae e a grande maioria dos Coerebidae, passeriformes neotropicais, sejam antófilos e se alimentam de néctar (SICK, 1985), poucos registros foram feitos destes pássaros como agentes polinizadores. Algumas espécies de Coerebidae são conhecidas como pilhadores de néctar (CARVALHO, 1958; INOUE, 1983). No México, TOLEDO (1977) registrou visitas de passeriformes e outras aves a flores de cinco espécies vegetais e ressaltou a provável importância destes animais como polinizadores de plantas americanas de floresta úmida. A polinização por passeriformes no Novo Mundo tem sido assinalada para algumas espécies de *Erythrina* (CRUDEN e TOLEDO, 1977; FEISINGER et al., 1979; MORTON, 1979; TOLEDO e HERNÁNDEZ, 1979; STEINER, 1979).

A grande quantidade de néctar nas inflorescências de *M. fistulifera* provavelmente atrai as aves, coincidindo com a época em que outras fontes alimentares podem estar escassas ou menos disponíveis (início da estação seca). TOLEDO (1977) mencio-

na que plantas polinizadas por pássaros, no México, florescem em períodos do ano com baixa produção de frutos e mínima disponibilidade de insetos. GONZAGA (1983) menciona que o aparecimento de *Dacnis nigripes* (Coerebidae) em Magé, Estado do Rio de Janeiro, talvez esteja relacionado, além dos fatores climáticos, ao ciclo de floração de *Mabea brasiliensis*, que ocorre durante o inverno. Indivíduos de *D. nigripes* tomam néctar nas inflorescências de *M. brasiliensis*, formando bandos mistos com diversas outras espécies de passeriformes (GONZAGA, 1983). WILLIS (1979) relaciona a importância da floração de *M. fistulifera* com o aparecimento de muitos beija-flores em trechos de mata no planalto paulista. Estes dois últimos autores sugerem a existência de um complexo padrão de migrações altitudinais nessas regiões do país, envolvendo espécies de pássaros que são habitualmente encontrados, durante a maior parte do ano, em pontos mais elevados da Serra do Mar. Embora alguns pássaros que visitam *M. fistulifera*, na região de Viçosa, sejam comuns durante todo o ano, *Tersina viridis*, *Myiocyttus similis*, *Dacnis cayana* e muitas espécies de Thraupidae aparecem, principalmente, durante a estação seca (ERICKSON e MUMFORD, 1976). Portanto, o néctar de *M. fistulifera* pode representar uma importante fonte alimentar para essas aves migratórias.

5.3.2.2. Abelhas

Abelhas são comumente encontradas nas flores quiropterófilas coletando pólen e/ou néctar (ALCORN et al., 1961; MCGREGOR et al., 1962; BAKER et al., 1971; STEINER, 1983; EGUIARTE

et al., 1987). Estes insetos coletam recursos florais no período da manhã, em flores da noite anterior, e no período da tarde, em flores na pré-antese ou antese.

Apis mellifera é, entre as abelhas que visitam as inflorescências de *M. fistulifera*, a mais efetiva na polinização. Entretanto, estes insetos são visitantes relativamente pequenos e o seu comportamento de visita possibilita somente a polinização das flores femininas próximas às masculinas. ALCORN et al. (1961) e MCGREGOR et al. (1962) observaram que *A. mellifera* é importante polinizadora de *Carnegiea gigantea* (Cactaceae). STEINER (1983) considerou as abelhas do gênero *Trigona* como polinizadoras diurnas de *M. occidentalis*.

As visitas de abelhas às inflorescências de *M. fistulifera* podem ser consideradas desvantajosas. Estes insetos, ao coletarem o pólen, reduzem as possibilidades dos pássaros, animais com tamanho e comportamento de visita mais adequados, de atuarem na polinização. EGUIARTE et al. (1987) citam que as abelhas que visitam as flores de *Pseudobombax ellipticum* (Bombacaceae), ao coletarem o pólen e néctar, diminuem a atuação das aves na polinização desta planta. Além disto, *A. mellifera* é abelha introduzida nos neotrópicos e não participou da evolução da polinização de *M. fistulifera* no sistema original.

5.3.2.3. Outros insetos

Embora os besouros, moscas, percevejos e vespas não atuem na polinização de *M. fistulifera*, o papel desta planta no

ciclo biológico destes animais pode ser relevante, principalmente por fornecer recursos e pelo fato de alguns destes insetos terem sido observado em cópula. BAKER et al. (1971) sugerem que plantas que florescem nos meses mais secos provavelmente fornecem alimento para uma grande variedade de animais. Os pequenos visitantes destas flores se alimentam do seu néctar durante a estação seca e, assim, mantêm-se ativos no ecossistema para realizar valiosas funções, como polinização, em outras plantas, em outras estações ("altruismo involuntário", sensu FRANKIE e BAKER, 1976)

5.4. Teste para anemofilia

JABLONSKI (1967) considera o gênero *Mabea* como anemófilo. O sucesso de frutificação, no teste para anemofilia em indivíduos de *M. fistulifera*, foi de 38,71%. Considerando que os grãos de pólen de *M. fistulifera* são grumosos (obs. pes.) e a produção de néctar e odor nas flores são características de plantas zoófilas, este resultado não era esperado. Entretanto, a ocorrência de indivíduos de *M. fistulifera* agrupados, nos locais de estudo, facilita a queda do pólen das flores de uma árvore mais alta sobre as flores de outra mais baixa. A queda dos grãos de pólen é provocada pela movimentação das flores pelos visitantes. Este fato foi observado durante a coleta do pólen por *Apis mellifera*. As inflorescências escondidas pelas folhagens e as localizadas no topo das copas não formam frutos, pois encontraram-se em posições que, praticamente, impedem que o pólen trazido no ar pela gravidade, caia sobre suas flores.

5.5. Considerações gerais

O papel exercido por *M. fistulifera* no seu ecossistema é relevante. Diversos animais (67 espécies), com diferentes características morfológicas, fisiológicas e comportamentais, visitam suas flores e utilizam dos abundantes recursos florais como alimento, durante a estação seca, período em que outros itens alimentares podem ser escassos.

Os polinizadores de *M. fistulifera* são tanto animais noturnos como diurnos: morcegos, gambás e aves. As características predominantemente quiropterófilas desta planta e o comportamento de visita "traplining" dos morcegos indicam que estes animais são os mais efetivos na polinização.

A polinização de *M. fistulifera* apresenta uma característica em comum: os visitantes agarram-se à inflorescência, contactando as flores femininas e masculinas ao mesmo tempo. Por isso, o comportamento de visita do morcego nectarívoro (*G. soricina*) e dos beija-flores, ao visitarem *M. fistulifera* sem pousar, torna-os pilhadores de néctar.

Mabea fistulifera não apresenta atributos precisos para ser enquadrada apenas como quiropterófila. A alta porcentagem de frutos formados no período diurno, devido principalmente a atuação dos pássaros, caracteriza *M. fistulifera* também como ornitófila. Além disso, a participação de gambás, insetos e vento como polinizadores de *M. fistulifera*, indica indefinição no processo de polinização desta planta. Portanto, estudos em biologia da polinização de outras espécies de *Mabea* são necessários

para melhor compreensão da provável evolução das interações entre os visitantes e as espécies deste gênero.

Uma grande amplitude de polinizadores e a polinização, no Novo Mundo, por morcegos frugívoros e por pássaros, ao invés de, respectivamente, morcegos nectarívoros e beija-flores, são consideradas condições primitivas (cf. FORD et al., 1979; STEINER, 1979; GRUNMEIER, 1990). *M. fistulifera* reúne todas as condições consideradas como primitivas, as quais entretanto, são altamente vantajosas para esta planta.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ALCORN, S.M., S.E. MCGREGOR & G. OLIN. 1961. Pollination of saguaro cactus by doves, nectar-feeding bats, and honeybees. *Science* 133:1594-1595.
- ALVAREZ, T. & L. GONZALEZ Q. 1970. Análisis polínico del contenido gástrico de murciélagos Glossophaginae de México. *An. Escuela Nac. Cienc. Biol., México*, 18:137-165.
- ARMBRUSTER, W.S. & G.L. WEBSTER. 1979. Pollination of two species of *Dalechampia* (Euphorbiaceae) in Mexico by euglossine bees. *Biotropica* 11:278-283.
- . 1981. Sistemas de polinização de duas espécies simpátricas de *Dalechampia* (Euphorbiaceae) no Amazonas, Brasil. *Acta Amazonica* 11:13-17.
- . 1982. Divergent pollination systems in sympatric species of South American *Dalechampia* (Euphorbiaceae). *Am. Midl. Nat.* 108:325-337.
- ARMBRUSTER, W.S., S. KELLER, M. MATSUKI & T.P. CLAUSEN. 1989. Pollination of *Dalechampia magnoliifolia* (Euphorbiaceae) by male Euglossine bees. *Amer. J. Bot.* 76:1279-1285.
- ARMSTRONG, J.A. 1979. Biotic pollination mechanisms in the Australian flora - a review. *N. Zealand J. Bot.* 17:467-508.
- BAKER, H.G. 1961. The adaptation of flowering to nocturnal and crepuscular pollinators. *Quart. Rev. Biol.* 36:64-73.
- . 1973. Evolutionary relationships between flowering plants and animals in American and African tropical forests. p. 145-159. In: *Tropical forest ecosystems in Africa and South America; A comparative review*. B.J. Meggers, E.S. Ayensu & W.D. Duckworth (eds.), Smithsonian Institution Press, Washington.
- BAKER, H.G. & B.J. HARRIS. 1957. The pollination of *Parkia* by bats and its attendant evolutionary problems. *Evolution* 11:449-460.
- . 1959. Bat-pollination of the silk-cotton tree, *Ceiba pentandra* (L.) Gaertn. (*sensu lato*), in Ghana. *J. West Afr. Sci. Assoc.* 5:1-9.
- BAKER, H.G. & P.D. HURD. 1968. Intrafloral ecology. *Ann. Rev. Entom.* 13:385-414.
- BAKER, H.G., R.W. CRUDEN & I. BAKER. 1971. Minor parasitism in pollination biology and its community function: the case of *Ceiba acuminata*. *BioScience* 21:1127-1129.

- BARROSO, G.M. 1984. *Sistemática de Angiospermas do Brasil*. Imprensa Univers. da UFV, Viçosa, MG, Vol. 2, 377pp.
- BAWA, K.S. 1974. Breeding systems of tree species of a lowland tropical community. *Ecology* 28:85-92.
- BAWA, K.S., D.R. PERRY & J.H. BEACH. 1985a. Reproductive biology of tropical lowland rain forest trees. I. Sexual systems and incompatibility mechanisms. *Amer. J. Bot.* 72:331-341.
- BAWA, K.S., S.H. BULLOCK, D.R. PERRY, R.E. COVILLE & M.H. GRAYUM. 1985b. Reproductive biology of tropical lowland rain forest trees. II. Pollination systems. *Amer. J. Bot.* 72:346-356.
- BROWN, J.H. 1968. Activity patterns of some neotropical bats. *J. Mammal.* 49:754-757.
- BUCHMANN, S.L. 1983. Buzz pollination in angiosperms. p. 73-133. In: *Handbook of experimental pollination biology*. C.E. Jones & R.J. Little (eds.). New York, Scientific and Academic, Van Nostrand Reinhold.
- BULLOCK, S.H. 1985. Breeding systems in the flora of a tropical deciduous forest in Mexico. *Biotropica* 17:287-301.
- BUTANDA-CERVERA, A., C. VASQUEZ-YANES & L. TREJO. 1978. La polinización quiropterófila: una revisión bibliográfica. *Biotica* 3:29-35.
- CARVALHO, C.T. de. 1958. Notas ecológicas sobre *Coereba flaveola* (Passeres, Coerebidae). *Boletim do Museu Paraense Emilio Goeldi* (10):1-21.
- , 1960. Das visitas de morcegos às flôres (Mammalia, Chiroptera). *Rev. Biol. Trop.* 9:53-60.
- CARVALHO-OKANO, R.M. de, M.F. VIEIRA & A.L.M. FRANCO. 1987. Estudos sobre a biologia floral de *Mabea fistulifera* Mart. (Euphorbiaceae). XXXVIII Congr. Nac. Bot., Resumos:269.
- CORREIA, G.F. 1984. *Modelo de evolução e mineralogia da fração argila de solos do Planalto de Viçosa, MG*. Viçosa, Universidade Federal de Viçosa, 87p. (Tese de Mestrado).
- CRUDEN, R.W. & V.M. TOLEDO. 1977. Oriole pollination of *Erythrina breviflora* (Leguminosae): evidence for a polytypic view of ornithophily. *Pl. Syst. Evol.* 126:393-403.
- DRESSLER, R.L. 1957. The genus *Pedilanthus* (Euphorbiaceae). *Contr. Gray Herb.* 182:1-188.

- EGUIARTE, L., C.M. del RIO & H. ARITA. 1987. El néctar y el polen como recursos: el papel ecológico de los visitantes a las flores de *Pseudobombax ellipticum* (H.B.K.) Dugand. *Biotropica* 19:74-82.
- ERICKSON, H.T. & R.E. MUMFORD. 1976. Notes on birds of the Viçosa, Brazil region. *Station Bulletin* (131):1-29.
- FAEGRI, K. & L. van der PIJL. 1976. The principles of pollination ecology., Pergamon Press, New York, 291pp.
- FEINSINGER, P., Y.B. LINHART, L.A. SWARM & J.A. WOLFE. 1979. Aspects of the pollination biology of three *Erythrina* species on Trinidad and Tobago. *Ann. Mo. Bot. Gard.* 66:451-471.
- FLEMING, T.H. 1982. Foraging strategies of plant-visiting bats. pp.287-323. In: *Ecology of bats*. T.H. Kunz (ed.). Plenum Press. New York.
- FORD, H.A., D.C. PATON & N. FORDE. 1979. Birds as pollinators of Australian plants. *New Zealand J. Bot.* 17:509-519.
- FRANKIE, G.W. & H.G. BAKER. 1976. The importance of pollinator behavior in the reproductive biology of tropical trees. *An. Inst. Biol., Univ. Nat. Autón. México, Ser. Botánica*, 45:1-10.
- GARDNER, A.L. 1977. Feeding habits. p. 293-350. In: *Biology of bats of the New World family Phyllostomatidae*, Part II. R. J. Baker, J.K. Jones, Jr. & D.C. Carter (eds.), Special Pub. Mus., No. 13, Texas Tech. Univ., Lubbock, Texas.
- 1983. *Didelphis marsupialis* (raposa, zarigueya, zorro pelón, zorra mochila, opossum). p. 468-469. In: *Costa Rican natural history*. D.H. Janzen (ed.), Univ. Chicago Press, Chicago.
- GENTRY, A.H. 1974. Coevolutionary patterns in Central American Bignoniaceae. *Ann. Mo. Bot. Gard.* 61:728-759.
- GIBBS, P. 1990. Self-incompatibility in flowering plants: a neotropical perspective. *Revta. brasil. Bot.* 13:125-136.
- GODLEY, E.J. 1955. Monoecy and incompatibility. *Nature* 176:1176-1177.
- GONZAGA, L.P. 1983. Notas sobre *Dacnis nigripes* Pelzeln, 1856 (Aves, Coerebidae). *Iheringia. Sér. Zool., Porto Alegre* (63):45-58.
- GRIBEL, R. 1986. Ecologia da polinização e da dispersão de *Caryocar brasiliense* Camb. (Caryocaraceae) na região do Distrito Federal. Depto. de Biologia Vegetal, Instituto de Ciências Biológicas, Univ. de Brasília, 109p. (Tese de mestrado).

- GRUNMEIER, R. 1990. Pollination by bats and non-flying mammals of the African tree *Parkia bicolor* (Mimosaceae). In: **Modes of reproduction and evolution of woody angiosperms in tropical environments**, G.T. Prance & G. Gottsberger (eds.). Mem. New York Bot. Gard. 55:83-104, New York.
- HEITHAUS, E.R. 1982. Coevolution between bats and plants. p. 327-367. In: **Ecology of bats**. T.H. Kunz (ed.), Plenum Press, New York.
- HEITHAUS, E.R., P.A. OPLER & H.G. BAKER. 1974. Bat activity and pollination of *Bauhinia pauletia*: plant-pollinator coevolution. **Ecology** 55:412-419.
- HEITHAUS, E.R., T.H. FLEMING & P.A. OPLER. 1975. Foraging patterns and resource utilization in seven species of bats in a seasonal tropical forest. **Ecology** 56:841-854.
- HOPKINS, H.C. 1984. Floral biology and pollination ecology of the Neotropical species of *Parkia*. **Journal of Ecology** 72:1-23.
- HOWELL, D.J. 1974. Bats and pollen: physiological aspects of the syndrome of chiropterophily. **Comp. Biochem. Physiol.** 48A: 263-276.
- HUBBEL, S.P. & R.B. FOSTER. 1983. Diversity of canopy trees in a neotropical forest and implications for conservation. In: **Tropical rain forest: ecology and management**. S.L. Sutton, T.C. Whitmore & A.C. Chadwick (eds.). Blackwell Scientific Publications. pp. 25-41.
- HUMPHREY, S.R. & F.J. BONACCORSO. 1979. Population and community ecology. In: **Biology of bats of the New World family Phyllostomatidae**, 3. R.J. Baker et al. (eds.). Spec. Publs. Mus. Texas Tech Univ. 16:409-441.
- INOUE, D.W. 1983. The ecology of nectar robbing. p. 153-173. In: **The biology of nectaries**. B. Bentley & T. Elias. (eds.). Columbia University Press, New York.
- JABLONSKI, E. 1967. Euphorbiaceae. In: **Botany of the Guayana Highland - part IV**. B. Maguire (ed.). Mem. New York Bot. Gard. 17:80-190.
- JANSON, C.H., J. TERBORGH & L.H. EMMONS. 1981. Non-flying mammals as pollinating agents in the Amazonian forest. **Reprod. Botany** 1-6.
- JANZEN, D.J. 1971. Euglossine bees as long-distance pollinators of tropical plants. **Science** 171:203-205.
- , 1977. Why don't ants visit flowers? **Biotropica** 9:252.

- KAGEYAMA, P.Y. 1987. Conservação "in situ" de recursos genéticos de plantas. IPEF (35):7-37.
- KAGEYAMA, P.Y. & PATINO-VALERA. 1985. Conservacion y manejo de recursos geneticos forestales: factores que influyen en la estructura y diversidad de los ecosistemas forestales. Trabalho convidado, apresentado no IX Congresso Mundial, México.
- KOEPPEN, W. 1948. Climatología. Mexico, ed. Fondo de Cultura Económica.
- LEMKE, T.O. 1985. Pollen carrying by the nectar-feeding bat *Glossophaga soricina* in a suburban environment. *Biotropica* 17:107-111.
- LOCK, J.M. & J.B. HALL. 1982. Floral biology of *Mallotus oppositifolius* (Euphorbiaceae). *Biotropica* 14:153-155.
- MARINHO-FILHO, J.S. & I. SAZIMA. 1989. Activity patterns of six phyllostomid bat species in southeastern Brazil. *Rev. Brasil. Biol.* 49:777-782.
- MARTIN, F.W. 1959. Staining and observing pollen tubes in the style by means of fluorescence. *Stain Techn.* 34:125-128.
- MATTOS, G.T. de, M.A. de ANDRADE, P. de T.A. CASTRO & M.V. de FREITAS. 1984. *Lista de aves do Estado de Minas Gerais*. Instituto Estadual de Floresta, Belo Horizonte, Minas Gerais. 22p.
- MCGREGOR, S.E., S.M. ALCORN & G. OLIN. 1962. Pollination and pollinating agents of the saguaro. *Ecology* 43:259-267.
- MORTON, E.S. 1979. Effective pollination of *Erythrina fusca* by the orchard oriole (*Icterus spurius*): coevolved behavioral manipulation? *Ann. Mo. Bot. Gard.* 66:482-489.
- ORMOND, W.T., M.C.B. PINHEIRO & A.R.C. de CASTELLS. 1984. Contribuição ao estudo da reprodução e biologia floral de *Jatropha gossypifolia* L. (Euphorbiaceae). *Rev. Brasil. Biol.* 44:159-67.
- RAMIREZ, N., C. SOBREVILA, N.X. de ENRECH & T. RUIZ-ZAPATA. 1984. Floral biology and breeding system of *Bauhinia unguolata* L. (Leguminosae), a bat-pollinated tree in Venezuelan "Llanos". *Amer. J. Bot.* 71:273-280.
- REDDI, E.U.B. & C. SUBBA REDDI. 1985. Wind and insect pollination in a monoecious and a dioecious species of Euphorbiaceae. *Proc. Indian natn. Sci. Acad.* B51:468-482.
- REZENDE, S.B. de. 1971. *Estudo de crono-topossequência em Viçosa-MG*. Viçosa, Universidade Federal de Viçosa, 71p. (Tese de Mestrado).

- RICHARDS, A.J. 1985. *Plant breeding systems*. George Allen & Unwin, Ltd., London, 529pp.
- RIEGER, J.F. & E.M. JAKOB. 1988. The use of olfaction in food location by frugivorous bats. *Biotropica* 20:161-164.
- SAZIMA, I. 1976. Observations on the feeding habits of Phyllostomatid bats (*Carollia*, *Anoura*, and *Vampyrops*) in Southeastern Brazil. *J. Mammal.* 57:381-382.
- SAZIMA, I. & M. SAZIMA. 1977. Solitary and group foraging: two flower-visiting patterns of the lesser spear-nosed bat *Phyllostomus discolor*. *Biotropica* 9:213-215.
- SAZIMA, I., S. VOGEL & M. SAZIMA. 1989. Bat pollination of *Encholirium glaziovii*, a terrestrial bromeliad. *Pl. Syst. Evol.* 168:167-179.
- SAZIMA, M. & I. SAZIMA. 1975. Quiropterofilia em *Lafoensia pacari* St. Hil. (Lythraceae), na Serra do Cipó, Minas Gerais. *Ciência e Cultura* 27:405-416.
- , 1978. Bat pollination of the passion flower, *Passiflora mucronata*, in Southeastern Brazil. *Biotropica* 10:100-109.
- , 1980. Bat visits to *Marcgravia myriostigma* Tr. et Planch. (Marcgraviaceae) in Southeastern Brazil. *Flora* 169: 84-88.
- , 1988. *Helicteres ovata* (Sterculiaceae), pollinated by bats in Southeastern Brazil. *Botanica Acta* 101:269-271.
- SAZIMA, M., I. SAZIMA & R.M. de CARVALHO-OKANO. 1985. Biologia floral de *Dalechampia stipulacea* (Euphorbiaceae) e sua polinização por *Euglossa melanotricha* (Apidae). *Rev. Bras. Biol.* 45: 85-93.
- SAZIMA, M., M.E. FABIAN & I. SAZIMA. 1982. Polinização de *Luehea speciosa* (Tiliaceae) por *Glossophaga soricina* (Chiroptera, Phyllostomidae). *Rev. Brasil. Biol.* 42:505-513.
- SCHAUENSEE, R.M. de. 1970. *A guide to the birds of South America*. Pennsylvania, Livingston, 470pp.
- SICK, H. 1985. *Ornitologia brasileira, uma introdução*. Editora Universidade de Brasília, Fundação UnB, Brasília, DF, Vol.2, 828pp.
- SIGRIST, M.R., E. MARTINS & D.M. SILVA. 1990. Biologia floral de *Dalechampia pentaphylla* Lam. (Euphorbiaceae) em mata mesófila do sudeste brasileiro. VIII Congresso Sociedade Botânica de São Paulo. Resumo:119.

- SOUTO MAYOR, A.S. 1965. População. In: *Geografia do Brasil. Grande região leste*. M.R.S. Guimarães & A.C. Duarte (org.). Rio de Janeiro, IBGE, p. 177-192.
- STEINER, K.E. 1979. Passerine pollination of *Erythrina megistophylla* Diels (Fabaceae). *Ann. Mo. Bot. Gard.* 66:490-502.
- , 1981. Nectarivory and potential pollination by a neotropical marsupial. *Ann. Mo. Bot. Gard.* 68:505-513.
- , 1983. Pollination of *Mabea occidentalis* (Euphorbiaceae) in Panama. *Systematic Botany* 8:105-117.
- SUBBA REDDI, C. & A. JANAKI BAI. 1979. A study on the pollination in *Emblica officinalis* Gaertn. *New Botanist* 6:155-160.
- SUBBA REDDI, C. & E.U.B. REDDI. 1984. Wind-pollination in two tropical tree species of Euphorbiaceae. *Proc. Indian natn. Sci. Acad.* B50:66-80.
- SUSSMAN, R.W. & P.H. RAVEN. 1978. Pollination by lemurs and marsupials: an archaic coevolutionary system. *Science* 200: 731-736.
- TADDEI, V.A. 1969. Aspectos da biologia de *Artibeus lituratus lituratus* (Lichtenstein, 1823) - (Chiroptera-Phyllostomidae). *Ciência e Cultura* 21:451-452.
- , 1973. Phyllostomidae da região Norte-ocidental do Estado de São Paulo. *Fac. Filos. Ciênc. Letr. de S.J.R. Preto*, 249p. (Tese de Doutorado).
- THOMSON, J.D. & S.C.H. BARRETT. 1981. Selection for outcrossing, sexual selection, and the evolution of dioecy in plants. *Am. Nat.* 118:443-449.
- TOLEDO, V.M. 1977. Pollination of some rain forest plants by non-hovering birds in Veracruz, Mexico. *Biotropica* 9:262-267.
- TOLEDO, V.M. & H.M. HERNANDEZ. 1979. *Erythrina oliviae*: a new case of oriole pollination in Mexico. *Ann. Mo. Bot. Gard.* 66:503-511.
- TORRES de ASSUMPÇÃO, C. 1981. *Cebus apella* and *Brachyteles arachnoides* (Cebidae) as potential pollinators of *Mabea fistulifera* (Euphorbiaceae). *J. Mammal.* 62:386-388.
- TURNER, J. 1982. Marsupials as pollinators in Australia. In: J.A. Armstrong, J.M. Powell & A.J. Richards (ed.). *Pollination and evolution*. Royal Botanic Gardens, Sydney.
- VALVERDE, O. 1958. Estudo regional da Zona da Mata de Minas Gerais. *Revista Brasileira de Geografia*, Rio de Janeiro, 20:3-79.

- VAN DER PIJL, L. 1941. Flagelliflory and cauliflory as adaptations to bats in *Mucuna* and other plants. *Ann. Bot. Gdn. Buiten.* 51:83-93.
- VIEIRA, M.F., R.M. de CARVALHO-OKANO & M. SAZIMA. 1989. Polinização de *Mabea fistulifera* Mart. (Euphorbiaceae). XL Congr. Nac. Bot., Resumos:203.
- VILLA-R., B. 1966. Los murciélagos de México. *Inst. Biol., Univ. Nac. Auton. México, México*, xvi+491p.
- VOGEL, S. 1968. Chiropterophilie in der neotropischen Flora. *Neue Mitteilungen I. Flora, Abt. B*, 157:562-602.
- VOSS, R., M. TURNER, R. INOUE, M. FISHER & R. CORT. 1980. Floral biology of *Markea neurantha* Hemsley (Solanaceae), a bat-pollinated epiphyte. *Am. Midl. Nat.* 103:262-268.
- ZAPATA, T.R. & M.T.K. ARROYO. 1978. Plant reproductive ecology of a secondary deciduous tropical forest in Venezuela. *Biotropica* 10:221-230.
- WARNKE, H.E. 1951. Studies on pollination of *Hevea Brasiliensis* in Puerto Rico. *Science* 113:646-648.
- 1952. Studies on natural pollination of *Hevea brasiliensis* in Brazil. *Science* 116:474-475.
- WESTERKAMP, C. 1990. Bird-flowers: hovering versus perching exploitation. *Bot. Acta* 103:366-371.
- WIENS, D., M. RENFREE & R.O. WOOLLER. 1979. Pollen loads of honey possums (*Tarsipes spenserae*) and nonflying mammal pollination in Southwestern Australia. *Ann. Mo. Bot. Gard.* 66:830-838.
- WILLIS, E.O. 1979. The composition of avian communities in remanescent woodlots in Southern Brazil. *Pap. Avuls. Zool., São Paulo*, 33:1-25.
- WILLIS, J.C. 1973. A dictionary of the flowering plants and ferns. 8th ed., rev. H.K. Airy Shaw. Cambridge Univ. Press, Cambridge.