

**UNIVERSIDADE FEDERAL DE SÃO CARLOS  
CENTRO DE CIÊNCIAS AGRÁRIAS  
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM AGRICULTURA E AMBIENTE**

**Aspectos da biologia floral e da polinização do adubo verde  
*Mucuna pruriens* (L.) DC. (Leguminosae, Faboideae)**

**THALITA CRISTINA SILVA DOS SANTOS**

**ARARAS**

**2016**

**UNIVERSIDADE FEDERAL DE SÃO CARLOS  
CENTRO DE CIÊNCIAS AGRÁRIAS  
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM AGRICULTURA E AMBIENTE**

**Aspectos da biologia floral e da polinização do adubo verde  
*Mucuna pruriens* (L.) DC.(Leguminosae, Faboideae)**

**THALITA CRISTINA SILVA DOS SANTOS**

**Orientadora:** Prof. Dra. Kayna Agostini

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Agricultura e Ambiente como requisito para obtenção do título de Mestre em Agricultura e Ambiente.

**ARARAS**

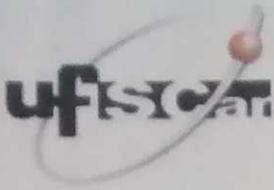
**2016**

Ficha catalográfica elaborada pelo DePT da Biblioteca Comunitária UFSCar  
Processamento Técnico  
com os dados fornecidos pelo(a) autor(a)

S237a Santos, Thalita Cristina Silva dos  
Aspectos da biologia floral e da polinização do  
adubo verde *Mucuna pruriens* (L.) DC. (Leguminosae,  
Faboideae) / Thalita Cristina Silva dos Santos. --  
São Carlos : UFSCar, 2016.  
55 p.

Dissertação (Mestrado) -- Universidade Federal de  
São Carlos, 2016.

1. Quilha. 2. Visitantes florais. 3. Taxa de  
frutificação. 4. Aborto. 5. Fecundidade. I. Título.



---

**Folha de Aprovação**

---

Assinaturas dos membros da comissão examinadora que avaliou e aprovou a Defesa de Dissertação de Mestrado da candidata Thalita Cristina Silva dos Santos, realizada em 29/03/2016:

*Kayna Agostini*

---

Profa. Dra. Kayna Agostini  
UFSCar

*Marina Torres*

---

Profa. Dra. Marina Wolowski Torres  
UNICAMP

*Roberta Nocelli*

---

Profa. Dra. Roberta Cornélio Ferreira Nocelli  
UFSCar

## AGRADECIMENTOS

Ao Deus soberano, por me dar sabedoria, oportunidade de viver, paciência e fôlego de vida a cada amanhecer.

Ao Julio pelo amor e carinho constante, por me fortalecer nos momentos de dificuldade, por me ajudar a ser melhor a cada dia. Agradeço por sempre estar ao meu lado, me dando força pra seguir e por toda auxílio nesse período.

Aos meus pais e irmãos pela confiança e amor que me fortaleceram todos os dias, por estarmos sempre juntos nos momentos mais importantes.

Família por me incentivarem e apoiarem em minha constante busca pelo conhecimento e acima de tudo entender os momentos de ausência. E pela curiosidade pelo meu trabalho.

À Prof. Kayna Agostini pela orientação, profissionalismo, oportunidade e incentivo constante. Agradeço pelo apoio, cuidado, paciência e amizade. Obrigada por apresentar as belezas das plantas e da polinização. Por todo aprendizado nesse período.

À Dra. Adriana Martinelli pela oportunidade de parceria para o desenvolvimento do trabalho e por disponibilizar com carinho todos os recursos necessários.

À técnica de laboratório de Histopatologia do CENA-USP de Piracicaba Mônica Lanzoni Rossi, pelo treinamento e auxílio prestados com as análises microscópicas. Agradeço pela amizade, pela disposição em me ajudar e principalmente pela paciência em realizar muitos testes.

À Dra. Célia do NUPGEO/USP, por disponibilizar o laboratório para utilização do microscópio de varredura.

Às Profs. Marina Wolowski, Roberta Nocelli e Adriana Martinelli pelas contribuições na qualificação.

Ao Sr. Valdir, por ceder um espaço em seu sítio para que eu pudesse cultivar *Mucuna pruriens* para o estudo.

À vó Lucia, pela atenção nos dias de campo e pelos almoços e lanchinhos.

Aos amigos, companheiros de mestrado que dividiram as dificuldades e os prazeres da vida acadêmica.

À Natália pela amizade, paciência e pelos momentos compartilhados.

Ao PPGAA, por todo apoio financeiro e por possibilitar grandes aprendizados.

A Universidade Federal de São Carlos – Campus CCA pela possibilidade de realização acadêmica desse sonho.

A CAPES, pelo auxílio financeiro para o desenvolvimento da pesquisa.

Muito obrigada a todos que de alguma maneira contribuíram, não somente para o desenvolvimento deste trabalho, mas também para meu crescimento pessoal e profissional.

## RESUMO

A adubação verde é considerada uma alternativa viável e sustentável aos solos agrícolas. O destaque positivo dessa prática resulta da comprovação dos efeitos danosos dos adubos solúveis em junção com os elevados custos do petróleo e fertilizantes industriais. Diante disso Leguminosae tem sido a família mais utilizada como adubo verde, pois traz muitas vantagens tanto para o solo quanto para as plantas. Nesta família destaca-se a espécie *Mucuna pruriens* (L.) DC. (Leguminosae, Faboideae) como uma das mais utilizadas para esta prática. Entretanto o conhecimento sobre sua biologia e principalmente em relação aos aspectos da biologia floral e de seus agentes polinizadores acerca de várias espécies utilizadas como adubo verde são escassos. Assim este trabalho objetivou verificar aspectos da biologia floral e da polinização que influenciam a reprodução do adubo verde *Mucuna pruriens*. Para isso, foi inventariada a riqueza de visitantes florais e de polinizadores; verificada como a morfologia e a biologia floral influenciam no comportamento do polinizador e/ou visitante floral; e analisados os componentes de fecundidade de *M. pruriens* através de suas taxas de frutificação e formação de sementes. Para o estudo da biologia floral as flores foram observadas quanto ao seu período de floração e duração da antese. Visto também se ocorre mudança de coloração nas partes florais e receptividade estigmática em todos os estágios de desenvolvimento floral. Foi verificada a morfometria das flores mediante material preservado em FAA e in natura. Para o estudo morfo-anatômico da quilha foi utilizada a microscopia de luz e microscopia eletrônica de varredura. Os visitantes florais foram observados durante suas atividades de forrageamento e feito teste de autogamia para verificar a presença de autopolinização espontânea. Para os componentes de fecundidade foi verificada a diferença no desenvolvimento de frutos nas posições basal, mediana e apical das inflorescências, bem como a diferença na formação de sementes nas posições dos frutos. As flores de *M. pruriens* possuem antese de sete dias. São heteroclamídeas, com corola violácea, dialipétala e zigomorfa. É uma planta monóica com androceu diadelfo e gineceu simples. O gineceu e androceu ficam tensionados e confinados no interior da quilha. No ápice da quilha as pétalas são unidas e lignificadas apresentando uma membrana que se diferencia do tecido petalar. Foram observados indivíduos de *Trigona spinipes* (Fabr.) (Hymenoptera: Apidae) e indivíduos de Vespidae apresentando comportamento de pilhagem. Não houve diferença significativa entre o número de frutos desenvolvidos em relação à posição na inflorescência. Os abortos seletivos ocorreram em maior frequência na região basal das vagens de *Mucuna pruriens*. *Mucuna pruriens*, apresentou características que a distingue de outras espécies do gênero, uma vez que, não evidenciou necessidade de polinizadores para reprodução pela presença de autogamia. A presença da membrana no vértice da quilha, possivelmente ser o diferencial que proporciona a reprodução dessa espécie. Diante do estudo dos componentes de fecundidade, é possível detectar determinados problemas reprodutivos. Existe um grande investimento da *M. pruriens* na produção de flores para pouca formação de frutos ocorrendo uma grande perda de energia para garantir descendentes da espécie.

**Palavras-chave** – Quilha, visitantes florais, taxa de frutificação, aborto, fecundidade.

## ABSTRACT

Green manure is considered a viable and sustainable alternative to agricultural land. The positive highlight this practice results from the proof of the harmful effects of joint-soluble fertilizers with high oil costs and industrial fertilizers. Thus Leguminosae family has been the most used as green manure, as it brings many advantages for both the soil and to the plants. In this family there is the *Mucuna pruriens* (L.) DC. (Leguminosae, Faboideae) species as one of the most used for this practice. However knowledge about their biology and especially in relation to aspects of floral biology and their pollinators about various species used as green manure are scarce. This study aimed to verify aspects of floral biology and pollination that influence the reproduction of green manure *Mucuna pruriens*. For this, we inventoried the wealth of floral visitors and pollinators; verified as morphology and floral biology influence the pollinator behavior and/or floral visitor; and analyzed the *M. pruriens* fertility components through its fruiting rates and seed formation. To study the floral biology flowers were observed as to their flowering time and duration of anthesis. Visa also is change of color in the floral parts and stigmatic receptivity at all stages of flower development. Morphometry of flowers by the material preserved in FAA and in natura was verified. For the morphological and anatomical study of the keel light microscopy and scanning electron microscopy was used. The floral visitors were observed during their foraging activities and made autogamy test for the presence of spontaneous self. For fertility components was observed a difference in fruit development positions in the basal, middle and apical inflorescence and the difference in the formation of seeds in the fruits positions. The *M. pruriens* flower anthesis have seven days. Are heteroclamídeas with purplish corolla dialipétala and zigomorfa. It is a monoecious plant with androecium and gynoecium diadelfo simple. The gynoecium and androecium are tensioned and confined inside the keel. In Keel apex petals are joined and lignified presenting a membrane that is different from petalar tissue. Were observed individuals *Trigona spinipes* (Fabr.) (Hymenoptera: Apidae) and Vespidae of individuals presenting looting behavior. There was no significant difference between the number of fruits developed in relation to the position in the inflorescence. Selective abortions occurred at a higher frequency in the basal region of the pods of *Mucuna pruriens*. *Mucuna pruriens*, presented characteristics that distinguishes it from other species of the genus, since, it showed no need for pollinators for reproduction by the presence of autogamy. The presence of the membrane in Keel vertex possibly be the difference that provides the reproduction of this species. Before the study of fertility components, it is possible to detect certain reproductive problems. There is a great investment in production *M. pruriens* little flowers to fruit formation occurring a great loss of energy descent to ensure species.

**Key words** – Keel, floral visitors, fruiting rate, abortion, fertility.

## SUMÁRIO

1. INTRODUÇÃO GERAL.....	9
2. OBJETIVOS.....	11
3. SISTEMA DE ESTUDO.....	13

### CAPÍTULO I – Aspectos da biologia floral de *Mucuna pruriens* (L.) DC. (Leguminosae, Faboideae)

RESUMO.....	17
ABSTRACT.....	17
1. INTRODUÇÃO.....	18
2. MATERIAL E MÉTODOS.....	19
3. RESULTADOS.....	22
4. DISCUSSÃO.....	29
5. CONCLUSÃO.....	33

### CAPÍTULO II – Componentes de fecundidade no adubo verde *Mucuna pruriens* (L.) DC. (Leguminosae, Faboideae)

RESUMO.....	34
ABSTRACT.....	34
1. INTRODUÇÃO.....	36
2. MATERIAL E MÉTODOS.....	37
3. RESULTADOS.....	40
4. DISCUSSÃO.....	43
5. CONCLUSÃO.....	45
CONSIDERAÇÕES FINAIS.....	46
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	47

## 1. INTRODUÇÃO GERAL

A adubação verde é considerada uma alternativa viável e sustentável aos solos agrícolas (ALCÂNTARA et al., 2000; WUTKE et al., 2009), sendo uma importante prática de adição de matéria orgânica ao solo (WUTKE et al., 2009). O destaque positivo a essa prática resulta da comprovação dos efeitos danosos dos adubos solúveis em junção com os elevados custos do petróleo e fertilizantes industriais (FORMENTINI, 2008). Dessa forma, além da adubação verde ser uma alternativa ecológica, também se considera uma alternativa econômica (FORMENTINI, 2008). Os benefícios da adubação verde são comprovados, tendo em vista a utilização de plantas condicionadoras do solo e de cobertura, com resultados positivos nos aspectos físicos, químicos e biológicos (SAGRILO et al., 2009). A eficácia da adubação verde está condicionada à escolha da espécie a ser utilizada, assim são importantes: os fatores climáticos, solo, sistema agrícola e sua finalidade (LINHARES, 2009).

De acordo com CALEGARI et. al, (1993) a adubação verde deve ser realizada de modo que não venha a competir por nutrientes e água com a cultura principal. Dessa forma, a escolha da espécie utilizada deve ser feita de modo criterioso, a evitar problemas posteriores como a fitotoxidez, doenças e até mesmo pragas do adubo verde.

Diante desses aspectos, Leguminosae tem sido a família mais utilizada como adubo verde (FARIA; SOARES; LEO, 2004; FORMENTINI, 2008; SEDIYAMA; SANTOS; LIMA, 2014), pois traz muitas vantagens tanto para o solo quanto para as plantas, dentre esta: se associam a bactérias fixadoras de nitrogênio do ar, transferindo-o para as plantas; estimulam a população de fungos micorrízicos, microrganismos que aumentam a absorção de água e nutrientes pelas raízes; podem ser associadas aos sistemas de plantio direto; e formar grande quantidade de palhada favorecendo a proteção do solo e dificultando o estabelecimento de plantas invasoras (PAULUCIO et al., 2014; PEREIRA; SOARES; PEREIRA, 2012; SEDIYAMA; SANTOS; LIMA, 2014).

Assim esta família apresenta distribuição pantropical e constitui a terceira maior família de Angiospermas. Tradicionalmente Leguminosae compreende três subfamílias: Caesalpinioideae, Mimosoideae e Faboideae, representadas por 36

tribos, 727 gêneros e cerca de 19.325 espécies (LEWIS et al., 2005). Faboideae é a maior das três subfamílias, com aproximadamente 478 gêneros e 13800 espécies, o que representa cerca de 2/3 da diversidade de toda a família. Possui ampla distribuição geográfica, ocorrendo desde as zonas tropicais e subtropicais até as zonas temperadas do mundo (LEWIS et al., 2005).

A espécie *Mucuna pruriens* (L.) DC é uma das mais utilizadas para a adubação verde, além de *Canavalia ensiformis* (L.) DC.e *Crotalaria* spp (ESPÍNDOLA; ALMEIDA; GUERRA, 2004). *Mucuna pruriens* ocorre em toda a região neotropical com grandes indicativos de que seja uma espécie subespontânea no continente americano (MOURA, 2013). Seu epíteto específico provavelmente faz referência aos tricomas urticantes presentes no fruto e os seus sinônimos são *Mucuna pluricostata* e *Mucuna aterrima* (MOURA, 2013; MOURA; TOZZI, 2013).

*Mucuna pruriens* é um importante produto agrícola, já que pode ser utilizado como forragem, suplemento proteico aos animais, adubação verde, controle biológico e controle de nematoides no solo (BLANCHART et al., 2006; CALEGARI et al., 1993; ORTIZ-CEBALLOS et al., 2007). Entretanto pode haver variação na susceptibilidade dos adubos verdes, dependendo da espécie de nematoide e de sua população local (SEDIYAMA; SANTOS; LIMA, 2014).

Muitos agricultores integram a adubação verde em suas culturas de milho principalmente, pois não atrapalha a produtividade tampouco a sua colheita, podendo esta ser mecanizada (FORMENTINI, 2008), bem como em culturas de alface (BENTO; CARVALHO; GERVAZIO, 2014; OLIVEIRA et al. 2012), pois beneficia o aumento da produção de folhas comerciais e área foliar, sendo favorável à produção dessa hortaliça.

O conhecimento biológico de várias espécies utilizadas como adubo verde é escasso, principalmente em relação aos aspectos da biologia floral e de seus agentes polinizadores, assim, não é diferente para *M. pruriens*. Esse desconhecimento é um dos principais fatores limitantes na determinação da época de semeadura mais adequada com relação a um determinado sistema de produção (WUTKE et al., 2009), podendo ocasionar uma baixa na produtividade da cultura.

Assim como outras espécies do gênero, *M. pruriens* possui abertura explosiva da flor, ou seja, somente ocorre a exposição dos elementos reprodutivos se houver a ruptura da união das pétalas que formam a quilha (AGOSTINI, 2004). Essa forma de

exposição dos elementos reprodutivos é a mais derivada em Leguminosae e, geralmente, estas flores com deiscência explosiva apresentam grandes quantidades de néctar (ARROYO, 1981).

O conhecimento do sistema reprodutivo em plantas é fundamental na investigação das causas de ocorrência de aborto de frutos e sementes (BAWA, 1979), pois na maioria das plantas com flores, alguns dos óvulos resultam em sementes viáveis, mas outros podem não se desenvolver devido à falta de fertilização e para aqueles que são fertilizados, os embriões podem sofrer aborto durante a embriogênese (BAWA; WEBB, 1984). Diante disso, as plantas são selecionadas para abortar os embriões de baixa qualidade genética, pois são incapazes de fornecer recursos para todos os frutos e as sementes que são produzidos (BAWA; WEBB, 1984).

Os abortos podem ser selecionados de acordo com a posição do fruto na inflorescência, bem como de sementes em relação à posição no fruto. Geralmente ocorre variação temporal e espacial das flores na inflorescência, ou seja, o fruto a ser formado primeiro, a saber, na posição basal da inflorescência, indica prioridade no recebimento do recurso materno (TEIXEIRA; PEREIRA; RANGA, 2006). E as sementes mais próximas ao estigma – posição apical do fruto – apresentam maior taxa de desenvolvimento, pois os óvulos mais próximos ao estigma apresentam maior vantagem de serem fertilizados antes dos demais mediante a competição dos tubos polínicos (JARONOWSKY, 1962).

Diante desses aspectos, este estudo priorizou a verificação dos aspectos da biologia floral e da polinização que podem influenciar na reprodução do adubo verde *Mucuna pruriens*.

## **2. OBJETIVOS**

### **2.1. Objetivo geral**

Verificar os aspectos da biologia floral e da polinização que influenciam na reprodução do adubo verde *Mucuna pruriens* (L.) DC. (Leguminosae, Faboideae).

## 2.2. Objetivos específicos

1. Investigar a riqueza de visitantes florais e polinizadores de *M. pruriens*.

Espera-se que os polinizadores sejam abelhas de grande porte ou até mesmo vertebrados, assim como identificados em *M. japura* que é polinizada por pássaros e *M. urens* por morcegos. Sendo que estes deverão apresentar comportamento de abordagem compatível com a morfologia do tipo estandarte da flor de *M. pruriens*.

2. Verificar como a morfologia e a biologia floral influenciam no comportamento do polinizador e/ou visitante floral de *M. pruriens*.

*M. pruriens* possui um sistema explosivo de liberação de pólen. Assim, espera-se que apenas visitantes florais que exerçam uma pressão na base da quilha sejam capazes de acionar o mecanismo explosivo de liberação de grãos de pólen.

3. Avaliar a dependência de *Mucuna pruriens* do polinizador para formação de frutos.

Outras espécies do gênero apresentam total dependência de um agente polinizador para que ocorra a frutificação, portanto em *Mucuna pruriens* espera-se que a formação de frutos ocorra somente ou em melhor qualidade com a presença de um agente polinizador compatível.

4. Analisar os componentes de fecundidade de *M. pruriens* através de suas taxas de frutificação e formação de sementes.

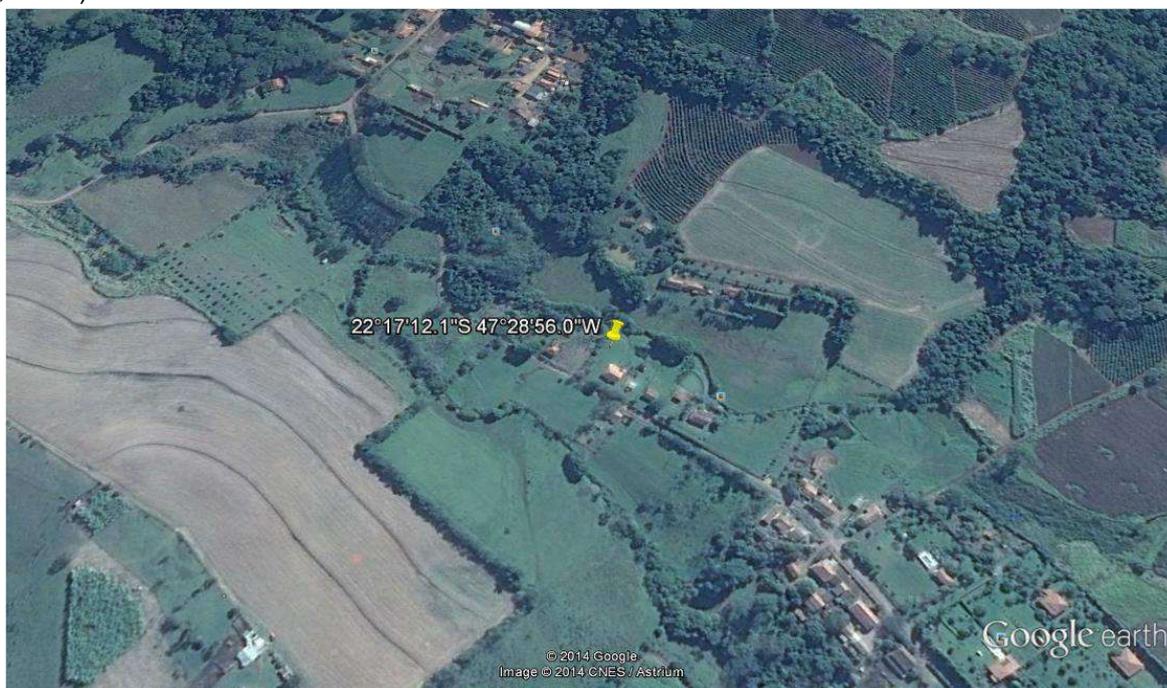
Espera-se que haja diferença na formação de frutos em determinadas posições na inflorescência, portanto poderá apresentar uma alta taxa de formação de frutos na posição basal da inflorescência, comum em várias famílias de Angiospermas, devido ao recebimento do recurso materno. E ainda, ocorrer diferença no desenvolvimento das sementes em determinadas posições do ovário/fruto. Deste modo espera-se que o aborto de sementes ocorra nas posições mais distantes do estigma devido ao arrasto de tubos polínicos menos vigorosos.

### **3. SISTEMA DE ESTUDO**

#### **3.1. Área de estudo**

O plantio e estudo de *M. pruriens* foi realizado em uma região rural do município de Araras, interior do estado de São Paulo, nas coordenadas 22°17'12.1"S 47°28'56.0"W (Figura 1). Nas proximidades da área de estudo encontram-se pequenos fragmentos florestais, áreas destinadas à monocultura de cana-de-açúcar, bem como áreas designadas ao cultivo para subsistência familiar, onde se encontra plantação de legumes, verduras, raízes e frutas. A região apresenta uma média anual de temperatura em torno de 23°C. Os meses de dezembro a fevereiro são responsáveis por cerca de 50% da precipitação anual, que é de 1.400 a 1.500 mm ([www.cpa.unicamp.br](http://www.cpa.unicamp.br)). No mês de dezembro de 2014 foi realizado o plantio desta espécie numa área correspondente a 8m de comprimento por 2m de largura (Figura 2). Para tanto, foram seguidas as especificações de espaçamento de 0,5m entre linhas e quantidade de quatro sementes por cova, bem como a superação (quebra) da dureza das sementes para não infestar a área ([www.pirai.com.br](http://www.pirai.com.br)). Para a quebra da dureza foi realizada a escarificação das sementes, ou seja, feita a retirada parcial do tegumento de coloração preta, bem como feito o método de embebição das sementes por 24 horas ou até que dobrasse de tamanho.

**Figura 1** - Sítio do município de Araras-SP, onde foi realizado o plantio da espécie de estudo *Mucuna pruriens*. A área possui em seu entorno pequenos fragmentos florestais e plantio de monocultura de cana-de-açúcar e cultivo de subsistência familiar. (Fonte: Google Earth; altitude do ponto de visão: 1,35 km).



**Figura 2** – Área de 8m de comprimento por 2m de largura cercada para o cultivo de *Mucuna pruriens*. Plantação em linha com espaçamento de 0,5m. (Fonte: O autor, 2016)



### 3.2. Características gerais de *Mucuna pruriens* (L.) DC.

A espécie *Mucuna pruriens* (L.) DC., é originária da África, entretanto fora introduzida em diversos locais, como Ásia, Caribe, América Central, Índia, América do Norte e do Sul (Brasil, Suriname, Venezuela). No Brasil, esta espécie ocorre em todo país (MOURA, 2013) com condições favoráveis a sua adaptação, possuindo um ciclo de plantio ao pleno florescimento de 140 a 180 dias (FORMENTINI, 2008).

É uma planta anual que vegeta bem nas regiões tropicais e subtropicais, necessita de climas quentes, de invernos suaves, sem ocorrência de geadas, sendo bastante resistente à seca (EIRAS; COELHO, 2010; ESPÍNDOLA; ALMEIDA; GUERRA, 2004). Desenvolve tanto em solos arenosos como nos argilosos e intermediários, podendo ainda tolerar solos ácidos, sombreamento, temperaturas elevadas e encharcamento por períodos curtos (CALEGARI et al., 1993).

*Mucuna pruriens* controla bem o desenvolvimento de ervas daninhas e é má hospedeira de nematóides (ORTIZ-CEBALLOS et al., 2007). Espécie muito rústica indicada para recuperação de solos degradados, é ótima para adubação verde e fixação de nitrogênio (ESPÍNDOLA; ALMEIDA; GUERRA, 2004).

Possui morfologia com folhas trifolioladas, de folíolos grandes e membranosos; inflorescências em racemos axilares com muitas flores grandes e brácteas caducas; cálice com quatro lóbulos e corola violácea ou branca, estames diadelfos, vagem alargada com três a seis sementes globosas ou elípticas e compridas, duras, de coloração preta e hilo branco, deiscentes após a completa maturação (CALEGARI et al., 1993; MOURA et al., 2013; MOURA et al., 2014) (Figura 3).

**Figura 3** – Características gerais da espécie de estudo *Mucuna pruriens*. A: inflorescência com flores roxas. B: frutos do tipo legume. C: fruto aberto evidenciando as sementes. (Fonte: O autor, 2016)



## **CAPÍTULO I – Biologia floral de *Mucuna pruriens* (L.) DC. (Leguminosae, Faboideae) e seu mecanismo particular de liberação de pólen**

### **RESUMO**

Na subfamília Faboideae muitas espécies apresentam flores do tipo estandarte, isto é, com cinco pétalas diferenciadas em um estandarte, duas alas e duas pétalas que formam a quilha, desta forma impedindo o livre acesso dos visitantes florais ao pólen. Este trabalho verificou e caracterizou a funcionalidade das estruturas morfológicas das flores de *Mucuna pruriens* (L.) DC. (Leguminosae, Faboideae) com o objetivo de relacionar com o mecanismo de abertura da flor. Em *M. pruriens*, o gineceu e androceu estão tensionados e confinados no interior da quilha (pétalas que se fundem), e apenas ocorre a liberação dos órgãos reprodutivos após a ativação do mecanismo explosivo de abertura da flor para liberação de pólen. No ápice da quilha, as pétalas são unidas e lignificadas apresentando uma membrana que se diferencia do tecido petalar. *Mucuna pruriens* apresentou um mecanismo explosivo de liberação de grãos de pólen. Apesar disso não necessita que este mecanismo seja acionado por um agente polinizador, devido a características da morfologia floral peculiares desta espécie.

**Palavras-chave** - Pétala estandarte; quilha; mecanismo explosivo; tubo estaminal, morfologia floral.

### **ABSTRACT**

In the Faboideae subfamily many species have standard flowers, with five different petals, that is, one standard, two wings and two petals that form the keel, preventing the free access of floral visitors to the nectar and pollen. This study examined and characterized the functionality of the morphological structures of flowers of *Mucuna pruriens* (L.) DC. (Leguminosae Faboideae) in order to relate with flower opening mechanism. In *M. pruriens*, the gynoecium and androecium are tensioned and confined inside the keel (the two petals that form the keel are fused), and only occurs the release of reproductive organs after the explosive mechanism of flower opening is triggered. At the apex of the keel, the petals are united and lignified presenting a membrane that is different from petalar tissue. *Mucuna pruriens* shows an explosive mechanism of pollen release. But this *Mucuna* species does not require pollinators to trigger the explosive mechanism of flower opening due to the peculiar features of the floral morphology of this species.

**Key words** - Petal standard; keel; explosive device; stem tube, floral morphology.

## 1. INTRODUÇÃO

Leguminosae, em riqueza de espécies, é a terceira maior família das Angiospermas (LEWIS et al., 2005), sendo precedida pelas famílias Orchidaceae (orquídeas) e Asteraceae (margaridas, girassóis). Possui distribuição cosmopolita e variadas características tem contribuído para o sucesso ecológico e evolutivo desta família, destacando-se, entre elas, os mecanismos de polinização biótica (ARROYO, 1981; JUDD et al., 1999).

É comum na subfamília Faboideae muitas espécies apresentarem flores do tipo estandarte, isto é, com cinco pétalas diferenciadas em um estandarte, duas alas e duas pétalas que formam a quilha (ENDRESS, 1994; WESTERKAMP, 1997), desta forma impedindo o livre acesso dos visitantes florais ao pólen.

A pétala estandarte pode apresentar guias de néctar e funcionar como plataforma de pouso para o visitante floral, e este a empurra para baixo com seu peso forçando, ao mesmo tempo, as alas e a quilha para trás exteriorizando os órgãos reprodutores, liberando o pólen no agente polinizador enquanto este coleta o néctar (SIMIONI et al., 2007). Este movimento das partes florais ocorre devido à conexão que existe entre as estruturas presentes na base das pétalas (ARROYO, 1981).

Nesta subfamília, os mecanismos de polinização podem ser classificados, com base, principalmente, nas diferentes formas de liberação do pólen e do estigma, tocando em um agente polinizador. Estes mecanismos podem ser desencadeados apenas uma vez, como no tipo explosivo de liberação de grãos de pólen, ou várias vezes, como no tipo válvula, no qual as anteras e estigma se projetam a partir da quilha, mas volta a sua posição original após a visita dos polinizadores; tipo pistão, no qual o pólen é empurrado para fora da ponta da quilha; ou tipo escova, no qual o pólen é exposto em apenas uma região da quilha onde recebe a visita do polinizador (ARROYO, 1981; ENDRESS, 1994).

O gênero *Mucuna* Adans. (Leguminosae, Faboideae, Phaseoleae), possui cerca de 100 espécies distribuídas nas regiões tropicais e subtropicais, especialmente no Velho Mundo (SCHRIRE, 2005). As flores do gênero apresentam cálice com quatro lóbulos e corolas ressuspínadas vistosas, roxo, vermelho, esverdeado, branco ou amarelo que apresentam mecanismo explosivo de liberação

de pólen (MOURA et al., 2014). Neste gênero encontra-se a espécie *Mucuna pruriens* (L.) DC. (Leguminosae, Faboideae), que apresenta valor econômico, sendo importante para o ciclo do nitrogênio e como adubo orgânico (ORTIZ-CEBALLOS et al., 2007), bem como apresenta importância medicinal (SALAT; TOLOSA, 2013; SILVA-LÓPEZ; VIDAL, 2010).

Este trabalho caracterizou a funcionalidade das estruturas morfológicas das flores de *Mucuna pruriens* (L.) DC. (Leguminosae, Faboideae) com o objetivo de relacionar com o mecanismo de abertura da flor. Esperávamos que *Mucuna pruriens* apresentasse o mecanismo explosivo de abertura e liberação de pólen e que agentes polinizadores fossem essenciais para acionar o mecanismo explosivo de liberação de pólen, uma vez que outras espécies do gênero *Mucuna* possuem estas características, sendo estas: *Mucuna urens* (L.) Medikus (BAKER, 1970), *Mucuna holtonii* (von HELVERSEN; von HELVERSEN, 2003), *Mucuna japura* A. M. G. Azevedo (AGOSTINI et al., 2006) e *Mucuna macrocarpa* Wall. (KOBAYASHI et al., 2014).

## **2. MATERIAL E MÉTODOS**

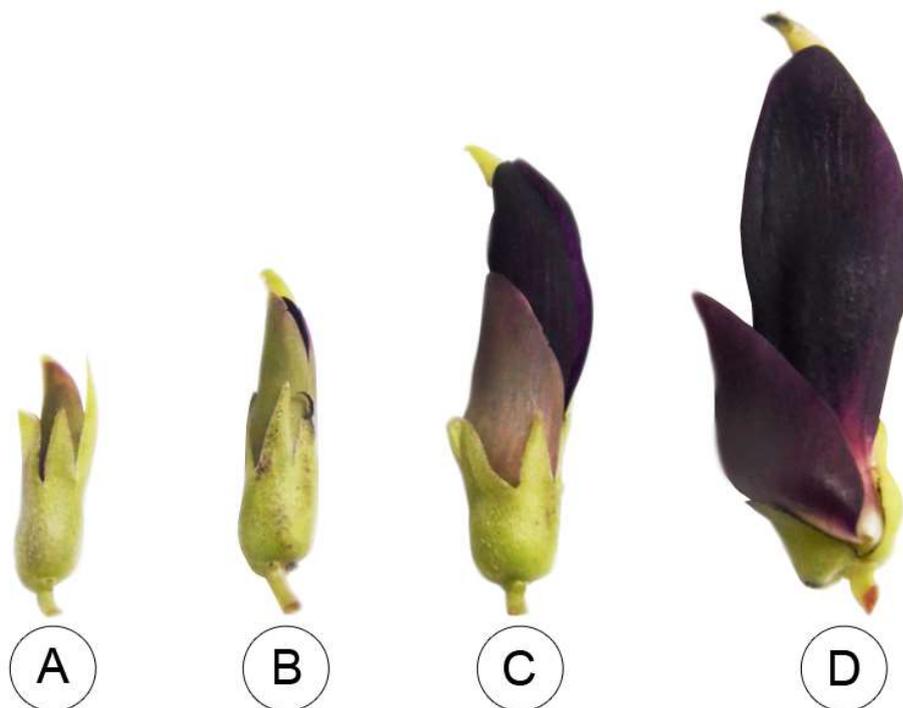
### **2.3. Biologia floral e morfometria floral**

Para o estudo da biologia floral, foram adotados quatro estágios de desenvolvimento da flor, sendo denominados: pré-antese I, pré-antese II, pré-antese III e antese (Figura 4). As flores foram consideradas em antese adotando o padrão de tamanho no seu desenvolvimento, bem como o distanciamento da pétala estandarte das outras pétalas. As flores da espécie em estudo foram observadas quanto ao período de floração e de antese. Para tanto, flores foram ensacadas e observadas até a senescência. Ao longo da antese, observou-se a coloração das flores, desde a abertura até a senescência. A receptividade do estigma foi analisada através do teste de peroxidase, no qual utilizou-se peróxido de hidrogênio (H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>) na concentração de 3%, através da imersão dos estigmas das flores. A indicação da receptividade se deu por meio da liberação de bolhas de O<sub>2</sub> no mesmo, o que foi observado com auxílio de uma lupa de campo (KEARNS, 1993). Esse teste foi

aplicado em 10 flores de cada um dos diferentes estágios de desenvolvimento, coletadas de inflorescências e quadrantes aleatórios.

Para a morfometria floral, amostras de flores de *M. pruriens* foram coletadas e dissecadas em laboratório a partir de material fresco ou preservado em FAA (formalina à 5%, ácido acético à 5% e álcool etílico 50% na proporção 1:1:18) para análise das estruturas florais. E as inflorescências foram medidas em campo. Os dados de morfometria floral foram coletados com auxílio de paquímetro manual e de estereomicroscópio. Por se tratar de uma espécie com flores zigomorfas, foram tomadas as medidas do comprimento da largura da peça floral e da altura do gineceu e androceu (FAEGRI; VAN DER PIJL, 1980). As flores foram coletadas aleatoriamente e foram medidas flores em diferentes estágios.

**Figura 4** - Flores de *Mucuna pruriens* em diferentes estágios de desenvolvimento adotados para o estudo segundo seu comprimento. A: Pré-antese I (1,2 cm). B: Pré-antese II (1,7 cm). C: Pré-antese III (2,7 cm). D: Antese (3,7 cm). (Fonte: O autor, 2016)



## **2.4. Estudo morfo-anatômico da quilha**

### **2.4.1. Microscopia de Luz**

Para a microscopia de luz amostras de tecido da região da quilha, em diferentes estágios de desenvolvimento, foram fixadas em solução Karnovsky (1965) por 48 horas, sendo mantidas em bomba de vácuo por 15 minutos ou até que as amostras estivessem no fundo do frasco. Em seguida, as peças foram submetidas à série de desidratação etílica (20%-100%) seguida de duas trocas em propanol 100% e butanol 100% por 4 horas cada. A infiltração foi realizada lentamente utilizando meio de infiltração Leica historesina e posterior emblocagem em historesina mais endurecedor. O seccionamento foi feito em micrótopo (3µm) Leica RM 2155 e os cortes foram corados com azul de toluidina 0,05% em água e fucsina ácida 1% em água. As secções coradas foram montadas utilizando lamínula e entelan®. As análises foram realizadas ao microscópio de luz Leica LMD 700 sendo as imagens digitalizadas.

### **2.4.2. Microscopia Eletrônica de Varredura**

Para a microscopia eletrônica de varredura as amostras de tecido da região da quilha, em diferentes estágios de desenvolvimento, foram fixadas em Karnovsky (1965), desidratadas em série etílica crescente de 20% a 100%. Em seguida, as amostras foram secas ao ponto crítico utilizando CO<sub>2</sub> líquido. As amostras foram montadas sobre suportes metálicos (*stubs*) e metalizados com ouro durante 90 segundos. As análises foram feitas ao microscópio eletrônico de varredura JEOL JSM 5600LV do NUPGEL- ESALQ/USP sendo as imagens digitalizadas.

## **2.5. Visitantes florais**

Os visitantes florais foram observados em dias ensolarados durante 60 horas (das 8-18h) em suas atividades de forrageamento ao longo de todo o período de floração de *M. pruriens*, entre abril e maio de 2015. Os visitantes florais foram observados em campo e realizou-se a coleta dos visitantes florais em seus períodos

de atividade, com auxílio de rede entomológica, os quais foram congelados para posterior identificação.

Foi verificado se os visitantes florais tocavam nas estruturas reprodutivas da flor, bem como o comportamento apresentado pelos visitantes no momento da abordagem da flor. As espécies que apresentaram comportamento de danificar a flor para a coleta de pólen e/ou néctar foram classificadas como pilhadoras.

Teste de autogamia (n=10 flores em diferentes inflorescências) foram realizados para verificar se o mecanismo explosivo de liberação de pólen é ativado sem a presença do polinizador e conseqüentemente se ocorre a autopolinização espontânea. Para isso, as flores foram ensacadas em pré-antese, sem qualquer tipo de manipulação, mantidas ensacadas e acompanhadas até a formação de frutos.

### 3. RESULTADOS

#### 3.1. Biologia e morfometria floral

*Mucuna pruriens* (L.) DC. possui flores dispostas em inflorescências racemosas axilares com  $29,45 \pm 12,90$  cm de comprimento (n=10). O principal período de floração ocorreu nos meses de abril a maio. As inflorescências apresentam pedúnculos de aproximadamente  $8,03 \pm 1,33$  cm (n=10) com  $42,27 \pm 12,70$  flores/inflorescência (n=15), sendo três flores por nó em disposição alternada. Cada flor mede aproximadamente  $4,04 \pm 0,21$  de comprimento (n=10) e  $0,90 \pm 0,1$  cm de largura (n=10) e estão aderidas à inflorescência pelo pedicelo. As flores apresentam antese sequencial dentro da inflorescência, sendo as flores na posição basal (mais próximas do pedúnculo) as primeiras a abrirem. Quando estas iniciam a senescência, a abertura das flores apicais tem início.

As flores de *Mucuna pruriens* são heteroclamídeas, com corola violácea dialipétala e zigomorfa, individualmente ressupinadas devido à rotação de  $180^\circ$  do pedúnculo floral, ou seja, são constituídas por cinco pétalas diferenciadas entre si, assim apresenta uma pétala estandarte, duas alas arredondadas no ápice e duas agudas no ápice que constituem a quilha. O cálice é gamossépalo com quatro lóbulos e de coloração esverdeada (Figura 5A-C).

Nos diferentes estágios de desenvolvimento os verticilos florais apresentam diferentes padrões de coloração. Portanto na fase de botão floral (pré-antese) a pétala estandarte possui coloração esverdeada, depois passa a se apresentar violácea mais clara, podendo, na fase de antese atingir a mesma coloração das alas. Não foi percebido nenhum odor nas flores e inflorescências nos diferentes estágios.

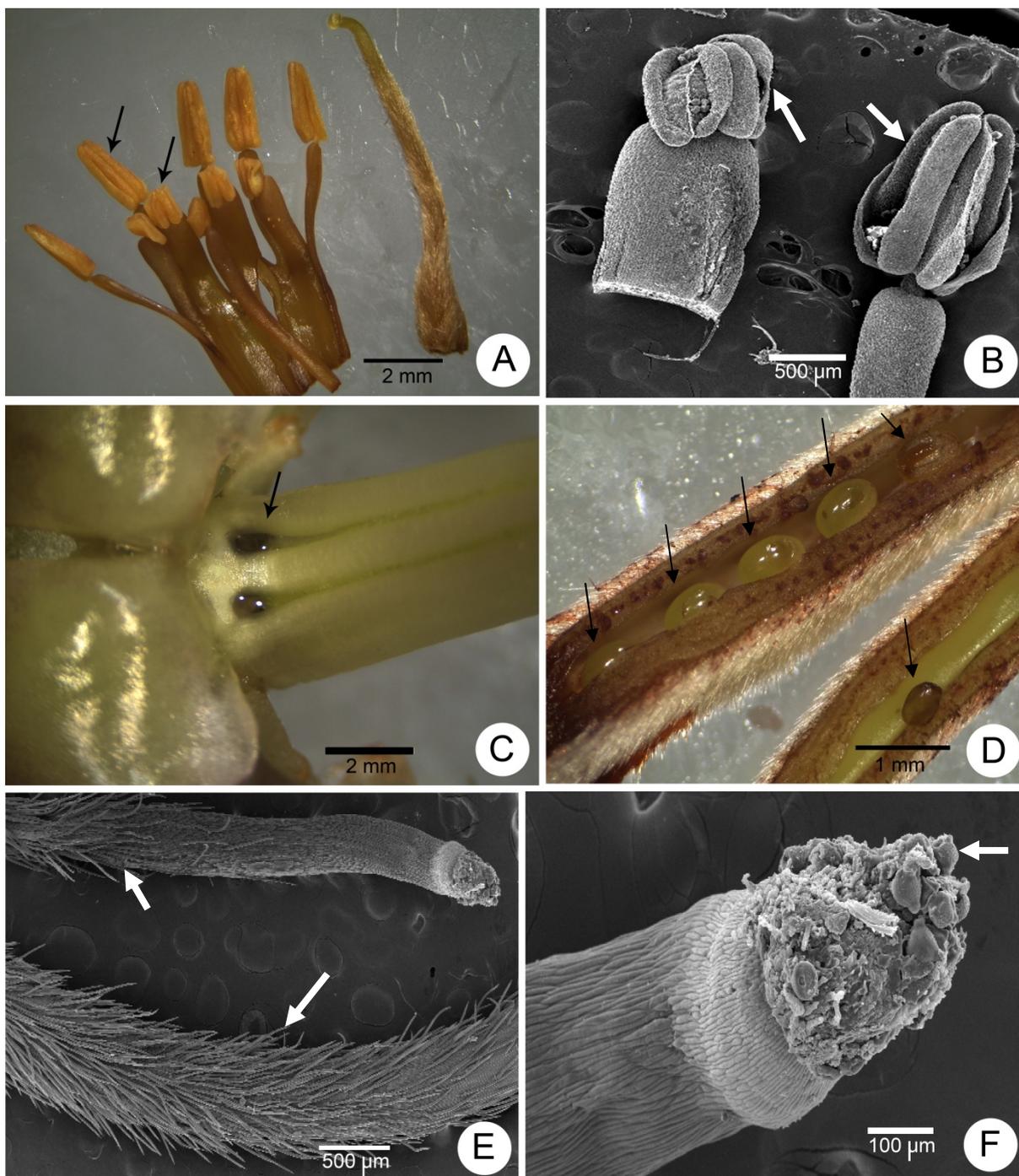
*Mucuna pruriens* é uma planta monoica com flores bissexuais. O androceu é diadelfo apresentando dez estames, sendo nove fundidos entre si e o décimo é livre, formando um tubo estaminal com dois padrões de tamanho e formato de estames, cinco destes possuem filetes mais longos e os outros cinco possuem filetes mais curtos (Figura 6A). As anteras apresentam deiscência longitudinal, sendo cinco menores e as outras cinco de maior comprimento (Figura 6B) que com o passar do tempo ficam amarronzadas. Há nectários na base do tubo de estames e o néctar permanece acumulado no cálice, pois extravasa por dois orifícios formados pelo estame que não está fundido ao tubo estaminal (Figura 6C).

O gineceu é simples, o ovário é piloso e súpero, com seis óvulos (Figura 6D), o estilete é tricomado (Figura 6E) e não apresenta mucilagem sobre o estigma, assim não necessita do seu rompimento por polinizadores para que o grão de pólen tenha contato com o tecido estigmático (Figura 6F). Em estágios iniciais, o estilete possui tamanho superior ou igual ao do androceu (Figura 7A-C), no entanto no estágio de antese apresenta tamanho menor, assim o estigma entra em contato com o pólen da própria flor mesmo antes da abertura da quilha (Figura 7D), tendo assim total contato com o pólen da própria flor mesmo antes da abertura da quilha. O estigma encontra-se receptivo durante toda a antese.

**Figura 5** – Flor de *Mucuna pruriens* e seus verticilos florais. A: Flor com todos os verticilos florais conectados. B: Flor com uma das pétalas da ala destacada. C: Representação dos verticilos florais de *Mucuna pruriens*. a - sépala composta por quatro lóbulos. b – estames formando tubo estaminal. c – duas pétalas agudas no ápice que se diferenciam formando a quilha. d – duas pétalas arredondadas no ápice que formam as alas. e - pétala estandarte. (Fonte: O autor, 2016)



**Figura 6** - Biologia floral de *Mucuna pruriens*. A: Diferença no tamanho do androceu, mostrando dois padrões de alongamento dos filetes. B: Micrografia de microscopia eletrônica de varredura das anteras de deiscência longitudinal evidenciando a diferença no formato das anteras, sendo uma alongada e outra ovalada. C: Nectário presente na base do tubo estaminal com orifícios por onde extravasa o néctar acumulado. D: Corte longitudinal do ovário evidenciando a presença de seis óvulos. E: Micrografia de microscopia eletrônica de varredura do estilete tricomado. F: Micrografia de microscopia eletrônica de varredura do estigma com grãos de pólen e sem mucilagem. (Fonte: O autor, 2016)



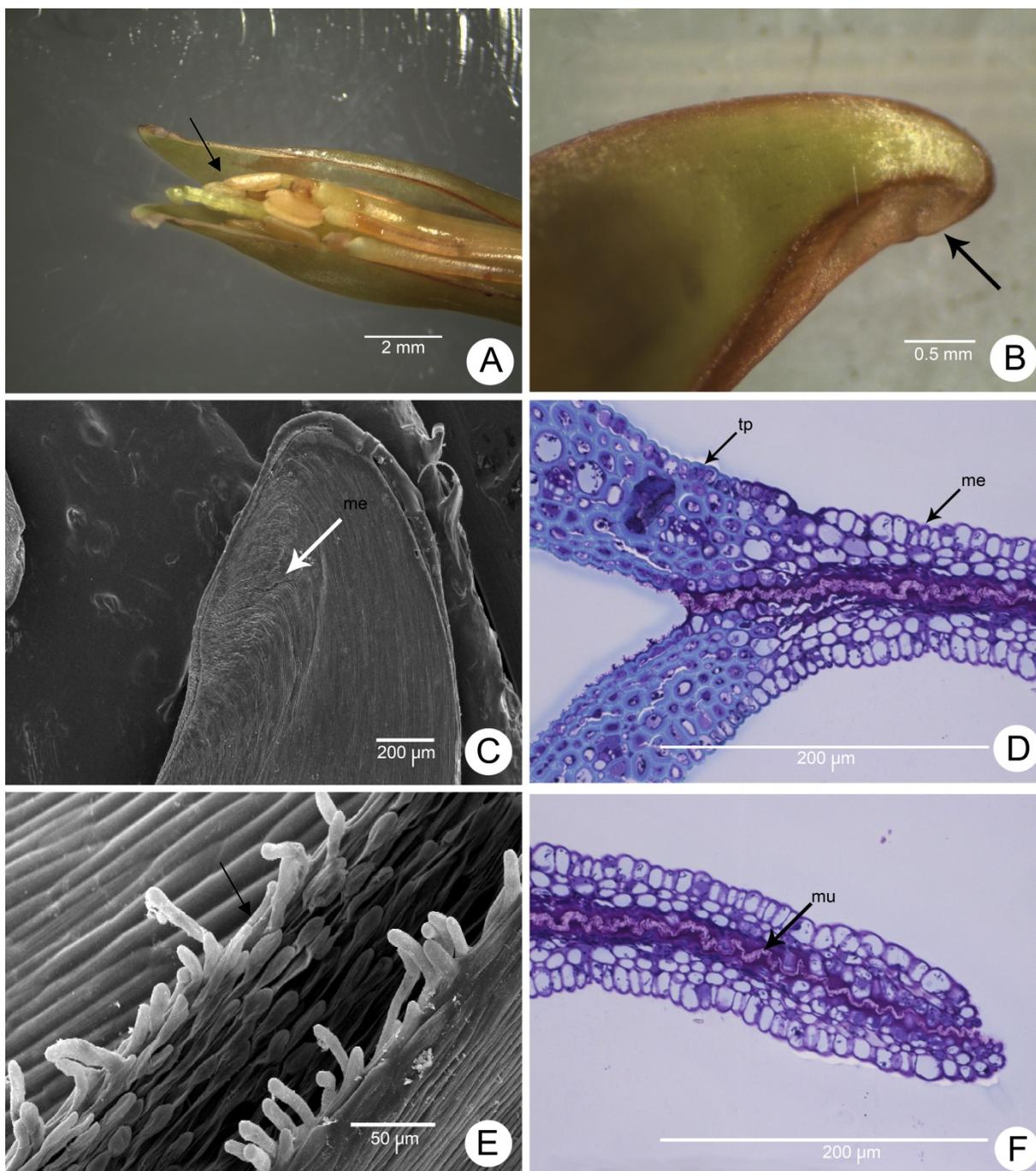
**Figura 7** - Diferença no comprimento dos elementos reprodutivos (gineceu e androceu) nos diferentes estágios de desenvolvimento, demonstrando que nos estágios de pré-antese I, pré-antese II e pré-antese III, o estigma possui tamanho maior que as anteras, entretanto, na antese o estigma apresenta tamanho menor aos das anteras. A: pré-antese I. B: pré-antese II. C: pré-antese III. D: antese. Seta – gineceu. (Fonte: O autor, 2016)



### 3.2. Estudo morfológico da quilha

Em *M. pruriens*, o gineceu e androceu estão tensionados e confinados no interior da quilha (pétalas que se fundem), e apenas ocorre a liberação dos órgãos reprodutivos após a ativação do mecanismo explosivo de abertura da flor para liberação de pólen (Fig. 9A). No ápice da quilha, as pétalas são unidas e lignificadas apresentando uma membrana que se diferencia do tecido petalar (Fig. 9B-C). As células da membrana possuem parede celular mais delgada em relação às células do tecido petalar adjacente. Também é evidenciada a possível deposição de grande quantidade de lignina na parede celular do tecido petalar adjacente. As células da membrana possuem citoplasma com maior volume do que as células do tecido petalar (Fig. 9D). Nas duas margens da membrana há papilas unicelulares que provavelmente produzem mucilagem (Fig. 9E-F).

**Figura 9** – Aspectos morfoanatômicos da quilha de *Mucuna pruriens*. A: Elementos reprodutivos protegidos pela quilha. B: Ápice da quilha evidenciando a presença de uma membrana. C: Ápice da quilha demonstrando a presença da membrana em microscopia eletrônica de varredura. D: Corte transversal da quilha de *M. pruriens* em microscopia de luz evidenciando a diferença entre o tecido petalar e o da membrana. E: Papilas unicelulares responsáveis pela produção de mucilagem na região da membrana. F: Área de junção da membrana que secreta mucilagem. tp – tecido petalar; me – membrana; mu – mucilagem. (Fonte: O autor, 2016)



### 3.3. Visitantes florais

Foram observados indivíduos de *Trigona spinipes* (Fabr.) (Hymenoptera: Apidae) apresentando comportamento de pilhagem para coleta de néctar em flores em antese de *M. pruriens* (Figura 10). Os indivíduos pousavam sobre a região do cálice e com o auxílio das peças bucais e pernas, perfuravam o tecido para acesso ao néctar. As flores pós-antese (senescentes) não receberam visitas por parte das abelhas. Indivíduos de uma espécie da família Vespidae também foram visualizados em contato com o cálice da flor efetuando coleta de néctar. Ambas as espécies foram consideradas como pilhadoras, ou seja, apenas visitavam as flores em busca do recurso fornecido, o néctar.

Não foram observados visitantes florais com comportamento adequado para desencadear o mecanismo de abertura explosiva da flor. No entanto, por ser uma área com pequenos fragmentos florestais no entorno, bem como pequenos cultivos de legumes, verduras, raízes e frutas, havia constantemente a presença de algumas espécies polinizadoras, dentre estes: abelhas (mamangava e melífera), pássaros e borboletas. Mas estas espécies apenas visitavam os cultivos do entorno, menos a espécie de estudo, *Mucuna pruriens*.

Na maioria das flores de *M. pruriens* ocorreu o acionamento do mecanismo explosivo de abertura da flor e liberação de pólen na ausência de polinizadores ou visitantes florais.

**Figura 10** - Visitante floral de *Mucuna pruriens*. Espécime de *Trigona spinipes* apresentando comportamento de pilhagem para coleta de néctar. *Trigona spinipes* pousa na região da sépala da flor e utiliza seus aparatos bucais e pernas para perfurá-la e acessar o néctar produzido pela flor de *Mucuna pruriens*. (Fonte: O autor, 2016)



## 4. DISCUSSÃO

### 4.1. Biologia e morfometria floral

Em espécies de Faboideae, é comum a presença de flores complexas. As flores típicas dessa subfamília são pentâmeras com simetria zigomorfa, resultante de uma iniciação unidirecional no perianto, em que as pétalas se especializam na proteção dos elementos reprodutivos, restringindo e especializando a atividade de um agente polinizador (TUCKER, 2003; TUCKER; GRIMES, 1999). Essas evidências se equiparam as apresentadas em *Vigna caracalla* (ETCHEVERRY; ALEMÁN; FLEMING, 2008), *M. urens* e *M. japura* (AGOSTINI, 2008) e *M. macrocarpa* (KOBAYASHI et al., 2014).

As pétalas de *M. pruriens* são interconectadas por estruturas que permitem a formação de um sistema único, resultando na cooperação mecânica entre as pétalas

e proporcionando o acionamento do mecanismo explosivo de abertura da flor e liberação dos elementos reprodutivos (ARROYO, 1981). Uma vez que o mecanismo explosivo de abertura da flor é acionado, a flor adquire um novo formato, como descrito para *M. japia* (AGOSTINI; SAZIMA; SAZIMA, 2006; AGOSTINI et al., 2011).

As flores no estágio de antese apresentam o mesmo padrão que fora encontrado na espécie *M. japia* (AGOSTINI; SAZIMA; SAZIMA, 2006; TOZZI; AGOSTINI; SAZIMA, 2005), ou seja, permanecem abertas e ativas durante sete dias produzindo um grande número de flores durante várias semanas, diferindo de *M. urens* que se abre por apenas uma noite (AGOSTINI, 2008). A manutenção das flores por mais de um dia é vantajosa para a planta, pois mantê-las exige um gasto energético menor do que produzi-las, podendo reduzir assim, à metade a produção de flores novas todos os dias. Desta forma, as flores que já não estão mais receptivas funcionam como um “display” (BEZERRA; MACHADO, 2003). Este modelo demonstra um favorecimento ao polinizador em encontrar facilmente várias flores para visitaç o, proporcionando a este uma importante economia energética, pois não precisa forragear a longas distâncias pelo alimento requerido (PYKE, 1981).

A mudança da coloraç o das pétalas e manutenç o de flores não receptivas, geralmente est o relacionadas com proporcionar um aumento na atratividade através de longas distâncias e direcionar os visitantes a flores que lhes ofereçam recursos (BRITO et al., 2015).

A fus o dos filetes de nove estames, formando um tubo estaminal, delimita o disco nectarífero na base do ov rio (ENDRESS, 2011; TUCKER, 2003; WESTERKAMP; WEBER, 1999), o restringindo e/ou controlando o comportamento de forrageio dos polinizadores (TUCKER, 2003). Esta característica confere a subfamília Faboideae uma importante vantagem adaptativa, pois apresenta funç o reprodutiva e também pode proteger o nect rio e ov rio (TEIXEIRA; MARINHO; PAULINO, 2014; WESTERKAMP; WEBER, 1999).

Provavelmente, o mecanismo explosivo de liberaç o de p len no g nero *Mucuna* é derivado de flores com mecanismo de bombeamento dos gr os de p len, uma vez que este tipo de exposiç o do p len é frequentemente associado com o dimorfismo das anteras, pois a deisc ncia das anteras longas ocorre primeiro e as

anteras mais curtas atuam como pistões que deslocam o pólen para fora da quilha (ARROYO, 1981).

Espécies que possuem androceu com fendas no tubo estaminal, geralmente produzem grande volume de néctar, permitindo a disponibilidade deste a uma estreita faixa de polinizadores, além disso, proporcionam uma proteção sólida tanto ao ovário quanto ao nectário (RODRÍGUEZ-RIAÑO; ORTEGA-OLIVENCIA; DEVESA, 1999).

#### **4.2. Estudo morfológico da quilha**

Em espécies de Faboideae as pétalas são modificadas em estandarte, alas ou asas e quilha. Como as estruturas reprodutivas estão confinadas na quilha, a exposição do grão de pólen apenas ocorre quando o mecanismo explosivo é acionado, impedindo o livre acesso dos visitantes florais e conseqüentemente o desperdício e pilhagem dos grãos de pólen (KOBAYASHI et al., 2014; TUCKER, 2003; WESTERKAMP; WEBER, 1999). Provavelmente as flores com quilha tenham surgido como uma adaptação contra uma coleta excessiva de grãos de pólen pelas abelhas (WESTERKAMP, 1997), desta forma impedindo o livre acesso dos visitantes florais ao pólen.

A presença de uma membrana no ápice da quilha pode explicar como ocorre a abertura explosiva da flor na ausência de polinizadores para acionar o mecanismo explosivo. Quando a flor está em antese ocorre naturalmente a desidratação gradual das pétalas, mas como o tecido da membrana é mais delgado, a perda de água é sentida diferentemente nas células do tecido petalar da quilha e nas células do tecido da membrana. Assim ocorrem forças desiguais nestes tecidos, provocando uma tensão na região das células epidérmicas e das papilas localizadas na membrana. A intensidade destas forças pode ocasionar o rompimento da mucilagem secretada pelas papilas, resultando no desacoplamento das pétalas da quilha e assim acionando o mecanismo explosivo de liberação de pólen de forma espontânea sem a necessidade do polinizador.

### 4.3. Visitantes florais

Frequentemente foi observado o comportamento de pilhagem, realizado pela abelha *Trigona spinipes*, no qual foi verificado que esta espécie de abelha coletava néctar e também danifica os tecidos florais (BOIÇA JR; SANTOS; PASSILONGO, 2004; ODA; ODA, 2007). Espécies pilhadoras comumente fazem um furo na base da flor para coletar néctar, danificando-a sem auxiliar no transporte de pólen (OLIVEIRA; NICODEMO; OLIVEIRA, 2015).

Apesar deste comportamento corriqueiro, *Trigona spinipes* pode também apresentar grandes benefícios para alguns tipos de plantas cultivadas como a abóbora, o caju, o girassol, a laranja, a melancia, a pitanga e o tamarindo (SILVA; PACHECO-FILHO; FREITAS, 2015), também à cenoura, manga, pimentão, morango, açaí, cupuaçu, cajá, chuchu, romã e umbu (GIANNINI et al., 2014). Além disso, diante da perda e modificação de habitats naturais, esta espécie tem a capacidade de persistir em paisagens fortemente alteradas e pode ser considerado como um polinizador de resgate, ou seja, é propenso para polinizar espécies de plantas nestas áreas, que são potencialmente pobres de polinizadores (JAFFÉ et al., 2015; GIANNINI et al., 2015).

*Mucuna pruriens* apresenta morfologia floral semelhante a outras espécies estudadas deste gênero, como o mecanismo explosivo de abertura da flor e liberação do grão de pólen. Entretanto, *M. pruriens* não necessita de agentes polinizadores para acionar este mecanismo, diferentemente de outras espécies deste gênero que precisam de vertebrados (aves e morcegos) para que o mecanismo explosivo de abertura da flor seja ativado (AGOSTINI; SAZIMA; GALETTO 2011; KOBAYASHI et al., 2014; von HELVERSEN; von HELVERSEN, 2003).

As espécies *M. japura* (polinizada por aves de grande porte) e *M. urens* (polinizada por morcegos) são preferencialmente auto-incompatíveis por isso, mesmo com o contato prévio com os grãos de pólen antes da abertura da quilha, necessitam dos seus polinizadores para acionar o mecanismo explosivo de liberação de pólen e realizar a polinização cruzada, (AGOSTINI, SAZIMA; SAZIMA, 2006; AGOSTINI; SAZIMA; GALETTO, 2011). Entretanto, *M. pruriens* é autógama, assim

mesmo antes do mecanismo explosivo de liberação de pólen ser acionado, o estigma recebe grande quantidade de grãos de pólen da própria flor.

A autocompatibilidade é um processo que diminui a variabilidade genética das espécies deixando o indivíduo suscetível a distúrbios ambientais (SCHIFINO-WITTMANN; DALL'AGNOL, 2002). Contudo, pensando em uma espécie exótica, a autocompatibilidade pode aumentar o sucesso reprodutivo quando ocorrem falhas na polinização ou falta dos polinizadores.

## **5. CONCLUSÃO**

*Mucuna pruriens* apresentou um mecanismo explosivo de liberação de grãos de pólen, no entanto, este mecanismo é acionado sem a necessidade da interação com um agente polinizador, devido a características da morfologia floral peculiares desta espécie. Assim, diferentemente do esperado, esta espécie não apresentou polinizadores, apenas houve a presença de visitantes florais, os quais visitaram as flores em busca de néctar, sem tocar nas estruturas reprodutivas de *M. pruriens*.

## **CAPÍTULO II – Componentes de fecundidade do adubo verde *Mucuna pruriens* (L.) DC. (Leguminosae, Faboideae)**

### **RESUMO**

Na maioria das plantas com flores, alguns dos óvulos podem resultar em sementes bem desenvolvidas e outros podem não se desenvolver adequadamente. Diante do estudo dos componentes de fecundidade, é possível detectar alguns fatores que podem desencadear o aborto de frutos e sementes, dentre estes a quantidade de grãos de pólen depositados no estigma, conseqüentemente a competição entre os tubos polínicos e a disputa entre os óvulos por recursos maternos necessários para o desenvolvimento das sementes. Visto que os estudos com indivíduos pertencentes à subfamília Faboideae são escassos, este trabalho propõe investigar os componentes de fecundidade, avaliando os padrões de produção de frutos e sementes, efetuando, portanto, a verificação da quantidade de óvulos por ovário e de sementes por fruto que se desenvolvem no processo reprodutivo. Para os componentes de fecundidade foi verificada a diferença no desenvolvimento de frutos nas posições basal, mediana e apical das inflorescências, bem como a diferença na formação de sementes nas posições dos frutos. Não houve diferença significativa entre o número de frutos desenvolvidos em relação à posição na inflorescência ( $F=0,25$ ,  $p=0,05$ ). Também não houve diferença significativa no número de sementes abortadas em relação ao número de sementes desenvolvidas ( $F=2,9$ ;  $p=0,05$ ). Os abortos seletivos das sementes ocorreram em maior frequência na região basal das vagens de *Mucuna pruriens* ( $F=5,72$ ;  $p=0,01$ ), deste modo na região basal 52,76% das sementes foram abortadas, na posição mediana 25,87% e na apical 20,49%. Existe um grande investimento da espécie na produção de flores para pouca formação de fruto, ocorrendo uma grande perda de energia para garantir descendentes da espécie. Possíveis explicações para o observado podem estar relacionadas ao processo de fertilização e ao aborto durante a embriogênese.

**Palavras-chave** - Aborto, reprodução, recurso materno, formação de frutos, formação de sementes.

### **ABSTRACT**

In most flowering plants, some of eggs may result in well- developed seeds and others may not develop properly. Before the study of fertility components, it is possible to detect some factors that can trigger the abortion of fruits and seeds, among them the amount of deposited pollen on the stigma, consequently the competition between pollen tubes and the dispute between the eggs by maternal resources to the development of seeds. Since the studies of individuals belonging to Faboideae are scarce, this study proposes to investigate the fertility components, evaluating the fruit and seed production patterns, making therefore the determination of the quantity of eggs per ovary and seeds per fruit that they develop the reproduction process. For fertility components was observed a difference in fruit development positions in the basal, middle and apical inflorescence and the difference in the formation of seeds in the fruits positions. There was no significant difference between the number of fruits developed in relation to the position in the inflorescence ( $F = 0.25$ ,  $p = 0.05$ ). There was also no significant difference in the

number of aborted seeds in the number of developed seeds ( $F = 2.9$ ,  $p = 0.05$ ). Selective abortions of seeds occurred at a higher frequency in the basal region of the pods of *Mucuna pruriens* ( $F = 5.72$ ;  $p = 0.01$ ), so the basal region 52.76% of the seeds were aborted (2101 seeds) in 25.87% median position (1030 seeds) and the apical 20.49% (816 seeds). There is a great investment in production of the species of flowers to fruit little training, causing a great loss of energy descent to ensure species. Possible explanations for the observed may be related to fertilization and abortion during embryogenesis.

**Key words** - Abortion, reproduction, maternal resources, fruit formation, seed formation.

## 1. INTRODUÇÃO

Na maioria das plantas com flores, alguns dos óvulos podem resultar em sementes bem desenvolvidas e outros podem não se desenvolver adequadamente. É fundamental conhecer o sistema reprodutivo das espécies para investigar as causas da ocorrência de aborto tanto em frutos, quanto em sementes (BAWA, 1979). O sucesso reprodutivo dos vegetais é determinado por dois estágios: o pré-emergente e o pós-emergente, sendo o primeiro referente ao número de óvulos que se desenvolveram em sementes viáveis, enquanto o segundo está relacionado à germinação da semente e ao desenvolvimento da planta, incluindo sua fase reprodutiva (WIENS et al., 1987).

Diante do estudo dos componentes de fecundidade, é possível detectar alguns fatores que podem desencadear o aborto de frutos e sementes, dentre estes a quantidade de grãos de pólen depositados no estigma (limitação polínica), conseqüentemente a competição entre os tubos polínicos (LLOYD, 1980; MOGENSEN, 1975) e a disputa entre os óvulos por recursos maternos necessários para o desenvolvimento das sementes (AGOSTINI, 2008; TEIXEIRA; PEREIRA; RANGA, 2006).

Em algumas famílias de Angiospermas, as sementes viáveis são originadas a partir de uma pequena proporção de óvulos, dos quais alguns não se desenvolvem devido à falta de fertilização e nos que são fertilizados, alguns dos embriões podem ser abortados durante o desenvolvimento (BAWA; WEBB, 1984; AGOSTINI, 2008; TEIXEIRA; PEREIRA; RANGA, 2006). Diante disso, se nota que estudos envolvendo esses aspectos em Leguminosae apresentam certas vantagens devido à disposição linear dos óvulos no ovário e, conseqüentemente, das sementes nos frutos (AGOSTINI, 2008).

A subfamília Faboideae, pertence à família Leguminosae (Fabaceae) e é constituída por 430 gêneros e cerca de 13.800 espécies (LEWIS et al., 2005), ocorrendo em diversas formações vegetais, predominando na Mata Atlântica (AGOSTINI, 2004). São diversas as características para o sucesso ecológico e evolutivo dessa subfamília, com destaque para a variedade de sistemas reprodutivos e a adaptação das flores para serem visitadas por diferentes agentes polinizadores, como abelhas, beija-flores e morcegos (ARROYO, 1981).

Nas regiões tropicais, as informações sobre ecologia reprodutiva de Faboideae estão incluídas em estudos sobre comunidades (ARROYO; USLAR, 1993), sendo poucos os estudos que abordam isoladamente espécies de Faboideae (AGOSTINI, SAZIMA; SAZIMA, 2006; GIBBS; SASSAKI, 1998). Com relação ao sistema reprodutivo, segundo Arroyo (1981), a autoincompatibilidade é um fenômeno pouco frequente em Leguminosae, mas Gibbs e Sasaki (1998) discordam desta informação e afirmam que espécies autoincompatíveis são muito frequentes em Faboideae. Nesta subfamília, cerca de 60% das espécies de Erythrinae são autoincompatíveis, subtribo na qual se situa o gênero *Mucuna*.

De acordo com Agostini (2008), *Mucuna japura* e *Mucuna urens* possuem sistemas de autoincompatibilidade. Nestas espécies constatou-se que não ocorre autopolinização espontânea tampouco formação de frutos após a autopolinização manual, estas características evidenciam que o desenvolvimento de frutos e sementes ocorre em condições de polinização cruzada.

Visto que os estudos reprodutivos com indivíduos pertencentes à subfamília Faboideae são escassos, este trabalho se propôs a investigar os componentes de fecundidade, avaliando os padrões de produção de frutos e sementes.

Para tanto, espera-se que haja diferença na formação de frutos em determinadas posições na inflorescência, portanto poderá apresentar uma alta taxa de formação de frutos na posição basal da inflorescência, comum em várias famílias de Angiospermas, devido ao recebimento do recurso materno. E ainda, espera-se que tenha diferença no desenvolvimento das sementes em determinadas posições do ovário/fruto, pois o aborto de sementes pode ocorrer nas posições mais distantes do estigma devido ao arrasto do crescimento de tubos polínicos menos vigorosos.

## **2. MATERIAL E MÉTODOS**

A área cultivada foi dividida em quadrantes de 1,5 m<sup>2</sup> cada (n = 11) para padronizar a amostragem de inflorescências, flores e frutos. Em cada quadrante foi calculada a taxa de frutificação (nº de frutos do quadrante / nº total de flores do quadrante); para subsequentemente calcular a taxa de frutificação da espécie (nº de frutos total / nº total de flores).

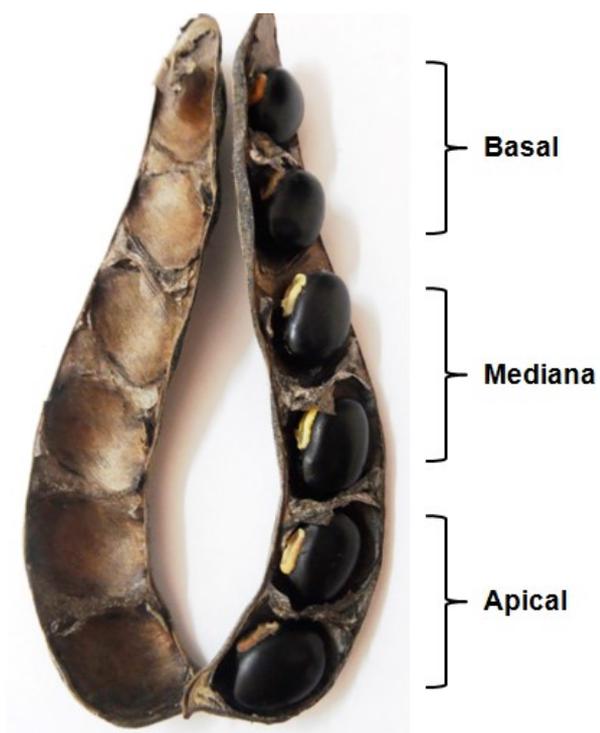
A diferença na formação de frutos em determinada posição da inflorescência foi analisada em todos os quadrantes, sendo amostrados todos os frutos em desenvolvimento de cada indivíduo e contados o número de frutos desenvolvidos em cada posição (apical, mediana e basal) da inflorescência (TEIXEIRA; PEREIRA; RANGA, 2006).

A contagem de óvulos/ovário foi realizada em 10 flores coletadas ao acaso e o número de sementes/fruto foi amostrado em todos os frutos coletados (n = 1658). Em cada fruto foi contabilizado o número total de sementes viáveis (número de óvulos que se desenvolveram) e o número total de sementes abortadas. Assim foi calculada a taxa de formação de sementes. As sementes foram identificadas como não viáveis por apresentarem tamanho inferior e/ou coloração diferenciada das demais sementes (PALERMO; AGOSTINI, 2010; TEIXEIRA; PEREIRA; RANGA, 2006).

A posição de sementes abortadas e em desenvolvimento foi verificada em todos os frutos coletados dos 11 quadrantes. Entre as sementes abortadas, foi registrada a sua posição no fruto, sendo a primeira posição aquela com a semente mais próxima ao pedicelo (posição basal) e a última posição aquela com a semente mais próxima ao estilete (posição apical) (TEIXEIRA; PEREIRA; RANGA, 2006) (Figura 1).

Para a análise de variância foi utilizado ANOVA e o Teste de Tukey ao nível de 5% de significância, através do software Action 2.7 para realizar as seguintes comparações: a produção de frutos em diferentes posições na inflorescência; a taxa de sementes abortadas com a taxa de sementes desenvolvidas e a taxa de sementes abortadas em relação à posição no fruto.

**Figura 1** – Representação das posições das sementes em relação ao fruto. (Fonte: O autor, 2016)



### 3. RESULTADOS

Na espécie *Mucuna pruriens* as vagens são alargadas com tricomas prateados e curtos (Figura 2A-B), contendo de três a seis sementes globosas ou elípticas, duras, de coloração preta, deiscentes após a completa maturação (Figura 2C-D). Esta espécie apresenta uma média de  $4,9 \pm 0,94$  ( $n= 10$ ) de óvulos/ovário.

Em todos os quadrantes amostrados, o número de flores produzidas foi maior que o número de frutos formados. A taxa de frutificação da espécie foi de  $37,88 \% \pm 8,81$  ( $n= 11$  quadrantes), mas houve variação de 27,75% (quadrante 2) a 55,45% (quadrante 1) (Quadro 1). O total de flores de *Mucuna pruriens* foi de 4376 flores e 1658 frutos, mostrando que existe uma proporção de aproximadamente 2,64 flores para cada fruto desenvolvido.

Não houve diferença significativa entre o número de frutos desenvolvidos em relação à posição na inflorescência ( $F=0,25$ ,  $p=0,05$ ). Portanto, dos 1658 frutos formados nas inflorescências dos 11 quadrantes analisados, 608 formaram-se na posição basal (36,67%), 539 na posição mediana (32,5%) e 507 na posição apical (30,58%). Estes valores podem ser constatados na Figura 3A, que demonstra a taxa de formação de frutos dos indivíduos de *Mucuna pruriens*, considerando a posição de formação na inflorescência.

Também não houve diferença significativa no número de sementes abortadas em relação ao número de sementes desenvolvidas ( $F=2,9$ ;  $p=0,05$ ). Foi observado que 59,97% das sementes formadas nos frutos dos 11 quadrantes foram viáveis e 40,03% de sementes abortadas, no total foram registradas 9948 sementes. Os abortos seletivos das sementes ocorreram em maior frequência na região basal das vagens de *Mucuna pruriens* ( $F=5,72$ ;  $p=0,01$ ) (Tabela 1). Deste modo na região basal 52,76% das sementes foram abortadas (2101 sementes), na posição mediana 25,87% (1030 sementes) e na posição apical, 20,49% (816 sementes) (Figura 3B).

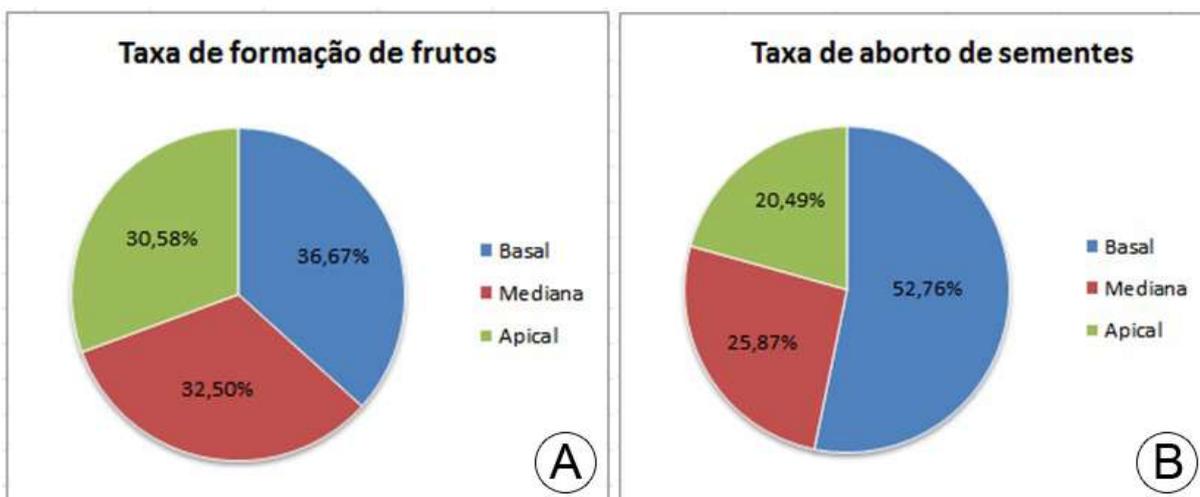
**Quadro 1 - Componentes de fecundidade – *Mucuna pruriens* (L.) DC. (Leguminosae, Faboideae)**

Quadrante	Nº de inflorescências	Nº de flores total (flores+frutos+ci catrizes)	Nº de cicatrizes (quadrante)	Nº de vagens formadas (quadrante)	Posição de formação dos frutos (inflorescência)	Nº total (sementes viáveis)	Nº total (sementes abortadas)	Sementes abortadas (posição no fruto)	Taxa de frutificação (por quadrante)
1	21	458	204	254	92 basal / 70 mediana / 90 apical	882	642	345 basal / 178 mediana / 119 apical	55,45%
2	31	843	609	234	73 basal / 88 mediana / 73 apical	955	449	251 basal / 117 mediana / 81 apical	27,75%
3	27	594	365	228	77 basal / 84 mediana / 67 apical	773	595	309 basal / 153 mediana / 130 apical	38,38%
4	34	450	235	215	98 basal / 54 mediana / 61 apical	713	577	314 basal / 166 mediana / 102 apical	47,77%
5	4	36	20	16	5 basal / 5 mediana / 8 apical	61	85	18 basal / 9 mediana / 8 apical	44,44%
6	5	132	94	38	12 basal / 14 mediana / 12 apical	139	89	46 basal / 21 mediana / 22 apical	28,78%
7	9	246	171	75	26 basal / 20 mediana / 29 apical	302	148	79 basal / 40 mediana / 29 apical	30,48%
8	22	447	311	136	39 basal / 54 mediana / 43 apical	433	383	182 basal / 96 mediana / 105 apical	30,42%
9	34	585	329	253	99 basal / 81 mediana / 73 apical	876	642	344 basal / 158 mediana / 144 apical	43,24%
10	21	327	192	133	61 basal / 36 mediana / 34 apical	501	297	149 basal / 52 mediana / 55 apical	40,67%
11	6	258	182	76	26 basal / 33 mediana / 17 apical	331	125	64 basal / 40 mediana / 21 apical	29,45%
<b>Total</b>	<b>214</b>	<b>4376</b>	<b>2713</b>	<b>1658</b>	<b>608 basal / 539 mediana / 507 apical</b>	<b>5966</b>	<b>3982</b>	<b>2101 basal / 1030 mediana / 816 apical</b>	
<b>Taxa de frutificação da espécie</b>									
<b>Taxa de formação de sementes</b>									
<b>% de sementes viáveis</b>									
<b>% de sementes abortadas</b>									
<b>Nº de sementes total</b>									
									<b>37,88%</b>
									<b>61,13%</b>
									<b>59,97%</b>
									<b>40,03%</b>
									<b>9948</b>

**Figura 2** – Representação do fruto do tipo legume de *Mucuna pruriens*. A-B: Vagens com tricomas prateados e curtos. C-D: Sementes de *Mucuna pruriens* com coloração preta. (Fonte: O autor, 2016)



**Figura 3** – Taxas obtidas em relação à frutificação e aborto de sementes. A: Taxa de formação de frutos por posição nas inflorescências de *Mucuna pruriens* amostradas. B: Taxa de aborto de sementes, por posição, nos frutos de *Mucuna pruriens*.



**Tabela 1** - Comparação do número de sementes abortadas de *Mucuna pruriens* quanto à posição no fruto – basal, mediana e apical (média ± desvio padrão).

<b>Taxa de sementes abortadas</b>	
<i>Basal</i>	191,00 ± 121,07 a
<i>Mediana</i>	93,64 ± 60,68 b
<i>Apical</i>	74,18 ± 46,82 b

Médias seguidas pela mesma letra não diferem entre si a  $p < 0,05$

#### 4. DISCUSSÃO

Em *Mucuna pruriens* ocorreu baixa formação de frutos em relação ao número de flores, entretanto a produção de sementes em relação ao número de óvulos/ovário é alta, ou seja, a relação de frutos/flores é baixa, mas a de sementes/óvulo é alta, fato que pode estar relacionado com o processo de fertilização e o aborto durante a embriogênese (BAWA; WEBB, 1984). Existem alguns fatores que podem acarretar no aborto de flores e frutos (BAWA; WEBB, 1984; STEPHENSON, 1981), dentre estes: a qualidade e quantidade de grãos de pólen depositados sobre os estigmas (MOGENSEN, 1975) e competição do óvulo pelos recursos maternos necessários para o desenvolvimento da semente (LLOYD, 1980).

Na família Leguminosae é evidente que existe variação na taxa de frutificação (formação de frutos) entre alguns gêneros e espécies, podendo apresentar altas taxas de aborto, como por exemplo, *Dahlstedtia* (TEIXEIRA; PEREIRA; RANGA, 2006) e *Mucuna urens* e *Mucuna japura* (AGOSTINI, 2008). Essa taxa pode representar um indício sobre o sucesso reprodutivo dessas espécies.

O resultado encontrado para a taxa de frutificação de acordo com a posição na inflorescência de *Mucuna pruriens* diferiu do resultado indicado por Palermo e Agostini (2010) nos estudos com *Erythrina speciosa* (Leguminosae, Faboideae), no qual apresentou diferença na taxa de produção de frutos tendo maior desenvolvimento da posição mediana da inflorescência. Entretanto, esse resultado corrobora com o evidenciado por Teixeira, Pereira e Ranga (2006), realizado com *Dahlstedtia pentaphylla* (Leguminosae, Faboideae) e os de Agostini (2008), em *Mucuna japura* e *M. urens* (Leguminosae, Faboideae), pois ambas também não apresentaram diferenças significativas na formação de frutos em relação a posição

na inflorescência. Este fato difere do esperado, pois hipoteticamente deveria ter ocorrido variação temporal e espacial das flores na inflorescência, indicando prioridade no recebimento do recurso materno (TEIXEIRA; PEREIRA; RANGA, 2006).

Em *M. pruriens* as sementes das posições mais próximas ao estigma - as apicais - possuem maior taxa de desenvolvimento. Esse caso pode ser explicado pela hipótese de óvulos próximos ao estilete apresentarem maior vantagem de serem fertilizados antes dos demais devido à competição do crescimento dos tubos polínicos (JARONOWSKY, 1962), ou seja, óvulos mais distantes do estigma poderiam ser os últimos a serem fertilizados apenas por causa de sua posição. Portanto, mesmo que os grãos de pólen apresentem similaridade em sua capacidade genética, bem como de fertilização, o óvulo que for fertilizado primeiro terá mais vantagem com relação ao recebimento do recurso materno (TEIXEIRA; PEREIRA; RANGA, 2006; WIENS et al., 1987).

Assim, diferentemente de outros estudos realizados com Leguminosae, com as espécies de *Dahlstedtia pentaphylla* (TEIXEIRA; PEREIRA; RANGA, 2006) e com *Mucuna urens* e *M. japura* (AGOSTINI, 2008), os quais não apresentaram diferença significativa no desenvolvimento das sementes em relação à posição no fruto, em *M. pruriens* o desenvolvimento das sementes diferiu significativamente, sendo que na posição basal obteve-se maior taxa de aborto e maior taxa de desenvolvimento das sementes nas posições apical e mediana.

Portanto, a produção final de sementes dentro de um fruto é resultante de um processo sequencial, que começa com um número inicial de óvulos no ovário e termina com o desenvolvimento bem-sucedido de óvulos fertilizados (KORBECKA; KLINKHAMER; VRIELING, 2002). A limitação de pólen geralmente restringe o número de óvulos que se desenvolvem em sementes, reduzindo o sucesso da fertilização, no entanto, mesmo após a fertilização ter sido alcançada o aborto seletivo pode ocorrer devido ao controle do recurso materno, bem como da competição entre os embriões (KORBECKA; KLINKHAMER; VRIELING, 2002).

## 5. CONCLUSÃO

Em *Mucuna pruriens* a quantidade de frutos formados é menor que o número de flores produzidas pelo indivíduo. Assim existe um grande investimento da espécie na produção de flores para baixa formação de fruto, ocorrendo uma grande perda de energia para garantir descendentes da espécie. Possíveis explicações para o observado podem estar relacionadas ao processo de fertilização e ao aborto durante a embriogênese.

Os recursos maternos são necessários para o desenvolvimento do fruto, mas para o desenvolvimento da semente nota-se que a proximidade com o estilete e conseqüentemente o contato com os primeiros tubos polínicos é mais vantajoso do que estar próximo da base do ovário, onde há maior contato com o recurso materno.

No entanto não houve diferença na formação de frutos em determinadas posições da inflorescência, mas apresentou diferença significativa no desenvolvimento das sementes em determinadas posições do fruto, ou seja, as sementes das posições apical e mediana apresentaram maior taxa de desenvolvimento e menor taxa foi encontrada no desenvolvimento das sementes na posição basal do fruto.

## CONSIDERAÇÕES FINAIS

*Mucuna pruriens* apresentou características que a distingue de outras espécies do gênero *Mucuna*, uma vez que, não evidenciou a necessidade de interação biótica para que ocorresse o acionamento do mecanismo explosivo de liberação de grãos de pólen.

A presença da membrana no ápice da quilha é possivelmente a estrutura diferencial que pode acionar o mecanismo explosivo de liberação de pólen sem a presença do polinizador, E, conseqüentemente proporcionar a autopolinização espontânea. Contudo, um estudo mais aprofundado sobre esta função da membrana se faz necessário.

Existe um grande investimento da *M. pruriens* na produção de flores para baixa formação de frutos ocorrendo uma grande perda de energia para garantir descendentes da espécie.

Deste modo, são necessários estudos sobre embriogênese de *M. pruriens* para melhor elucidar as questões sobre a influência dos componentes de fecundidade na reprodução dessa espécie.

*Mucuna pruriens* se apresentou como uma espécie com grande potencial para ser indicada para a adubação verde em locais com constatada deficiência de polinizadores.

## REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

AGOSTINI, K. 2004. **Ecologia da Polinização de *Mucuna* sp. Nov. (Fabaceae) no Litoral Norte de São Paulo, Brasil.** Dissertação de Mestrado, Universidade Estadual de Campinas.

AGOSTINI, K; SAZIMA, M.; SAZIMA, I. 2006. Bird Pollination of Explosive Flowers While Foraging for Nectar and Caterpillars. **BIOTROPICA**, vol. 38, n. 5, p. 674-678. doi: 10.1111/j.1744-7429.2006.00191.x.

AGOSTINI, K. **Ecologia da reprodução de duas espécies de *Mucuna* (Leguminosae, Faboideae, Phaseoleae) – embriologia, citogenética e variabilidade genética – do litoral norte de São Paulo.** 2008. 171 f. Tese (Doutorado em Biologia Vegetal)- Instituto de Biologia, Universidade Estadual de Campinas, Campinas, 2008.

AGOSTINI, K.; SAZIMA, M.; GALETTO, L. 2011. Nectar production dynamics and sugar composition in two *Mucuna* species (Leguminosae, Faboideae) with different specialized pollinators. **Naturwissenschaften**, vol. 98, n. 11, p. 933-942. doi: 10.1007/s00114-011-0844-6.

ALCÂNTARA, F. A. et al. 2000. Adubação verde na recuperação da fertilidade de um latossolo vermelho escuro degradado. **Pesquisa Agropecuária Brasileira, Brasília**, vol. 35, n.2, p.277- 288.

ARROYO, M.T.K. 1981. Breeding systems and pollination biology in Leguminosae. In: Polhill R.M.; Raven P.H, eds. **Advances in Legume Systematics, Part 2.** Kew: Royal Botanic Gardens, p. 723 - 769.

ARROYO, M.T.K.; Uslar, P. 1993. Breeding systems in a temperature mediterranean-type climate montane sclerophyllous forest in Central Chile. **Bot. J. Linn. Soc.**, vol. 111, p. 83  
– 102.

BAKER, H.G. 1970. **Two cases of bat pollination in Central America**. *Revista de Biologia Tropical*, vol. 17, n. 2, p. 187-197.

BAWA, K.S. 1979. Breeding systems of trees in a tropical wet forest. **New Zealand Journal of Botany**, vol. 17, n. 4, p. 521-524. doi: 10.1080/0028825X.1979.10432567.

BAWA, K. S.; WEBB, C. J. 1984. Flower, fruit, and seed abortion in tropical forest trees: implication for the evolution of paternal and maternal reproductive patterns. **American Journal of Botany**, vol. 71, n. 5, p. 736 – 751.

BENTO, T.S.; CARVALHO, M.A.C.; GERVAZIO, W. 2014. Adubação verde e Sistemas de Cultivo na produção orgânica de alface. **Cadernos de Agroecologia**, vol. 9, n. 4. ISSN 2236-7934.

BEZERRA, E.S.; MACHADO, I.C. 2003. Biologia floral e sistema de polinização de *Solanum stramonifolium* Jacq.(Solanaceae) em remanescente de Mata Atlântica, Pernambuco. **Acta Botanica Brasilica**, vol. 17, n. 2, p. 247-257.

BLANCHART, B. et al. 2006. **Long-term effect of a legume cover crop (*Mucuna pruriens* var. *utilis*) on the communities of soil macrofauna and nematofauna, under maize cultivation, in southern Benin**. *European Journal of Soil Biology*, vol. 42, p. 136–S144. doi:10.1016/j.ejsobi.2006.07.018.

BOIÇA JR, A.L.; SANTOS, T.M.; PASSILONGO, J. 2004. *Trigona spinipes* (Fabr.)(Hymenoptera: Apidae) em Espécies de Maracujazeiro. **Neotropical Entomology**, vol. 33, n. 2, p. 135-139.

BRITO, V.L.G.; WEYNANS, K.; SAZIMA, M.; LUNAU, K. 2005. **Trees as huge flowers and flowers as oversized floral guides: the role of floral color change and retention of old flowers in *Tibouchina pulchra***. *Frontiers in Plant Science* 6: 1-10. doi: 10.3389/fpls.2015.00362.

CALEGARI, A. et al. 1993. **Adubação verde no sul do Brasil**. Rio de Janeiro : AS-PTA, 2.ed. 346p.

CPA. Cepagri meteorologia Unicamp. **Centro de pesquisas meteorológicas e climáticas aplicadas à agricultura**. Disponível em: <<http://www.cpa.unicamp.br/>>. Acesso em: 30 Jul. 2015.

EIRAS, P.P. & COELHO, F.C. 2010. **Adubação verde na cultura do milho**. Niterói: Programa Rio Rural. 14 p. – (Programa Rio Rural. Manual Técnico; 28).

ENDRESS, P.K. 1994. **Diversity and evolutionary biology of tropical flowers**. Cambridge: Cambridge University Press.

ENDRESS, P.K. 2011. Evolutionary diversification of the flowers in angiosperms. **American Journal of Botany**, vol. 98, n. 3, p. 370-396. doi: 10.3732/ajb.1000299.

ESPÍNDOLA, J.A.A.; ALMEIDA, D.L.; GUERRA, J.G.M. 2004. **Estratégias para utilização de leguminosas para adubação verde em unidades de produção agroecológica**. Seropédica: Embrapa-Agrobiologia. Doc. 174 p. 13 (Embrapa-CNPAB). ISSN 1517-8498.

ETCHEVERRY, A.V.; ALEMÁN, M.M.; FLEMING, T.F. 2008. Flower Morphology, Pollination Biology and Mating System of the Complex Flower of *Vigna caracalla* (Fabaceae: Papilionoideae). **Annals of Botany**, vol. 102, n. 3, p. 305-316. doi:10.1093/aob/mcn106.

FAEGRI, K.; VAN DER PIJL, L. 1980. **The principle of pollination ecology**. Pergamon Press, New York.

FARIA, C.M.B.; SOARES, J.M.; LEO, P.C.S. 2004. **Adubação verde com leguminosas em videira no submédio São Francisco**. Rev. Bras. Ciênc. Solo [online], vol.28, n. 4, p. 641-648. ISSN 0100-0683.

FORMENTINI, E.A. 2008. **Cartilha sobre adubação verde e compostagem**. INCAPER, Vitória, p. 1 – 27.

GIANNINI, T.C. et al. 2014. Crop pollinators in Brazil: a review of reported interactions. **Apidologie**, vol. 46, n. 2, p. 209-223. doi: 10.1007/s13592-014-0316-z.

GIANNINI, T.C. et al. 2015. Native and non-native supergeneralist bee species have different effects on plant-bee networks. **PloS one**, vol. 10, n. 9, p. e0137198. doi:10.1371/journal.pone.0137198.

GIBBS, P. E.; SASSAKI, R. 1998. Reproductive biology of *Dalbergia miscolobium* Benth. (Leguminosae – Papilionoideae) in SE Brazil: The effects of pistillate sorting on fruitset. **Ann. Bot.**, vol. 81, p. 735 – 740.

JAFFÉ, R. et al. 2015. Landscape genetics of a tropical rescue pollinator. **Conservation Genetics**, p. 1-12. doi: 10.1007/s10592-015-0779-0.

JARONOWSKY, J. 1962. Fertilization and embryo development in cases of autogamy. **Gen Pol**, vol. 3, p. 209-42.

JUDD, W.C. et al. 1999. **Plant systematic – A phylogenetic approach**. Sinauer Associates, Inc., USA.

KARNOVSKY, MJ. 1965. **A formaldehyde glutaraldehyde fixative of high osmolarity for use in electron microscopy**. *Journal of Cell Biology*, New York, vol. 27, p. 137-238.

KEARNS, C. A.; INOUE, D. W. 1993. **Techniques for pollination biologists**. University Niwot: Press of Colorado.

KOBAYASHI, S. et al. 2014. Pollination partners of *Mucuna macrocarpa* (Fabaceae) at the northern limit of its range. **Plant species biology**, doi: 10.1111/1442-1984.12065.

KORBECKA, G.; KLINKHAMER, P.G.L.; VRIELING, K. 2002. **Selective embryo abortion hypothesis revisited – a molecular approach**. *Plant Biology*, vol. 4, p. 298-310. ISSN 1435-8603.

LEWIS, G. et al. 2005. **Legumes of the World**. Kew Royal Botanic Gardens, Kew.

LINHARES, P.C.F. **Vegetação espontânea como adubo verde no desempenho agroeconômico de hortaliças folhosas**. 2009. 109f. Tese (Doutorado em Fitotecnia) – Universidade Federal Rural do Semi-Árido (UFERSA), Mossoró, 2009.

LLOYD, D.G. 1980. Sexual strategies in plants. 1. An hypothesis of sexual adjustment of maternal investment during one reproductive session. **New Phytologist**, vol. 86, n. 1, p. 69 – 79. doi: 10.1111/j.1469-8137.1980.tb00780.x.

MOGENSEN, H.L. 1975. Ovule abortion in *Quercus* (Fagaceae). **American Journal of Botany**, vol. 62, n. 2, p. 160 –165.

MOURA, T.M.; TOZZI, A.M.G.A. 2013. **Mucuna in. Lista de espécies da Flora do Brasil**. Rio de Janeiro: Jardim Botânico do Rio de Janeiro. Disponível em: <http://floradobrasil.jbrj.gov.br/2012/FB023096>. Acesso em: 24 set 2015.

MOURA, T.M. et al. 2013. **A Taxonomic Revision of Mucuna (Fabaceae: Papilionoideae: Phaseoleae) in Brazil**. *Systematic Botany*, vol. 38, n. 3, p. 631–637. doi: 10.1600/036364413X670458.

MOURA, T.M. **Filogenia de Mucuna Adans. (Leguminosae-Papilionoideae) e taxonomia das espécies ocorrentes no continente americano**, 2013. 389 f. Tese (Doutorado em Biologia Vegetal) - Instituto de Biologia, Universidade Estadual de Campinas, Campinas, 2013.

MOURA, T.M. et al. 2014. **Taxonomic Studies in Mucuna Adans. (Leguminosae — Papilionoideae) from Peru.** Systematic Botany, vol. 39, n. 3, p. 884-896. doi: 10.1600/036364414X682283.

PAULUCIO, V.A. et al. 2014. **Produção de sementes e mudas como fontes proteicas alternativas na alimentação animal.** Cartilha para agricultores. CAUFES, 24 p.

PEREIRA, N.S.; SOARES, I.; PEREIRA, E.S.S. 2012. Uso de leguminosas como fonte alternativa de N nos agroecossistemas. **Revista Verde de Agroecologia e Desenvolvimento Sustentável**, vol. 7, n. 5, p. 36-40.

ODA, F.H.; ODA, T.M. 2007. Comportamento pilhador de *Trigona spinipes* Fab. (Hymenoptera: Apidae) em flores de *Schlumbergera truncata* (Haworth) Moran (Cactaceae). **INSULA Revista de Botânica**, vol. 36, p. 95-97.

OLIVEIRA, L.C.; STANGARLIN, J.R.; LANA, M.C.; SIMON, D.N.; ZIMMERMANN. 2012. Influência de adubações e manejo de adubos verde nos atributos biológicos de solo cultivado com alface (*Lactuca sativa* L.) em sistema de cultivo orgânico. **Arquivos do Instituto Biológico**. São Paulo, vol.79, n.4, p.557- 565.

OLIVEIRA, J.E.M. de; NICODEMO, D.; OLIVEIRA, F.F. de. 2015. Contribuição da polinização entomófila para a produção de frutos de aceroleira. **Pesquisa Agropecuária Tropical (Agricultural Research in the Tropics)**, vol. 45, n. 1, p. 56-65. ISSN 1983-4063.

ORTIZ-CEBALLOS, A.I. et al. 2007. **Mycorrhizal colonization and nitrogen uptake by maize: Combined effect of tropical earthworms and velvetbean mulch.** Biology and Fertility of Soils, vol. 44, p. 181–186.

PALERMO B.R.Z.; AGOSTINI K. 2010. Componentes de fecundidade em *Erythrina speciosa* (Leguminosae, Faboideae). **Bioikos**, Campinas, vol. 24, p. 13-19.

PIRAÍ SEMENTES. 2015. **Mucuna preta**. Disponível em: <<http://www.pirai.com.br>>. Acesso em: 31 ago. 2015.

PYKE, G.H. 1981. Why hummingbirds hover and honeyeaters perch. **Animal Behavior**, vol. 29, n. 3, p. 861-867. doi:10.1016/S0003-3472(81)80021-8.

RODRÍGUEZ-RIAÑO, T.; ORTEGA-OLIVENCIA, A.; DEVESA, J.A. 1999. Types of androecium in the Fabaceae of SW Europe. **Annals of Botany**, vol. 83, n. 2, p. 109-116. doi: 10.1006/anbo.1998.0808.

SAGRILO, et al. 2009. **Manejo agroecológico do solo : os benefícios da adubação verde**. Embrapa Meio-Norte, Teresina, 24p. ISSN 0104-866X; 193.

SALAT, D.; TOLOSA, E. 2013. Levodopa in the treatment of Parkinson's disease: current status and new developments. **Journal of Parkinson's disease**, vol. 3, n. 3, p. 255-269. doi: 10.3233/JPD-130186.

SCHIFINO-WITTMANN, M.T. & DALL'AGNOL, 2002. **Auto-incompatibilidade em plantas**. Ciência Rural, vol.32, n.6, p. 1083-1090. doi:10.1590/S0103-84782002000600027.

SEDIYAMA, M.A.N.; SANTOS, I.C.; LIMA, P.C. 2014. **Cultivo de hortaliças no sistema orgânico**. Revista Ceres, Viçosa, vol. 61, Suplemento, p. 829-837. doi: 10.1590/0034-737X201461000008.

SILVA, I.S.; PACHECO-FILHO, A.J.S.; FREITAS, B.M. 2015. Polinizadores manejados no Brasil e sua disponibilidade para a agricultura. In: Associação brasileira de estudos das abelhas – A.B.E.L.H.A. **Agricultura e Polinizadores**. São Paulo, p. 19-31.

SILVA-LÓPEZ, R.E.; VIDAL, N.N.M. 2010. *Mucuna pruriens* (L.) DC (Leguminosae). **Revista Fitos Eletrônica**, [S.l.], vol. 5, n. 03, p. 34-42. ISSN 2446-4775.

SIMIONI, L.C. et al. 2007. Espécies de plantas visitadas por *Tetragonisca angustula* (HYMENOPTERA: MELIPONINAE), em Corumbá, Mato Grosso do Sul. **Anais do VIII Congresso de Ecologia do Brasil**, p. 1-2.

SCHRIRE, B.D. 2005. Phaseoleae. In: LEWIS, G.; SCHRIRE, B.; MACKINDER, B.; Lock, M. **Legumes of the world**. Royal Botanic Gardens, Kew, p. 393-431.

STEPHENSON, A.G. 1981. **Flower and fruit abortion: proximate causes and ultimate functions**. *Annu. Rev.Ecol. Syst.* 12: 253 – 279.

TEIXEIRA, S.P.; PEREIRA; R.A.S.; RANGA, N.T. 2006. **Components of fecundity and abortion in a tropical tree, *Dahlstedtia pentaphylla* (Leguminosae)**. *Braz.arch. biol. technol*, vol.49, n.6, p. 905-913. ISSN 1678-4324.doi: 10.1590/S1516-89132006000700007.

TEIXEIRA, S.P.; MARINHO, C.R.; PAULINO, J.V. 2014. A flor: aspectos morfofuncionais e evolutivos. In: RECH, A.R.; AGOSTINI, K.; OLIVEIRA, P.E.; MACHADO, I.C. **Biologia da Polinização**. 1ª. ed. Rio de Janeiro: Projeto Cultural, p. 45-69.

TOZZI, A.M.G.A; AGOSTINI, K.; SAZIMA, M. 2005. A new species of *Mucuna* Adans.(Leguminosae, Papilionoideae, Phaseoleae) from southeastern Brazil, with a key to Brazilian species. **Taxon**, vol. 54, p. 451-455.

TUCKER, S.C.; GRIMES, J. 1999.**The Inflorescence: Introduction**. The botanical review, vol.65, n. 4, p. 303-316.

TUCKER, S.C. 2003. Floral development in legumes. **Plant Physiology**, vol. 131, p. 911-926.

von HELVERSEN, D.; von HELVERSEN, O. 2003. **Object recognition by echolocation: a nectar-feeding bat exploiting the flowers of a rain forest vine.** J Comp Physiol A , vol. 189, p. 327–336. doi: 10.1007/s00359-003-0405-3.

WESTERKAMP, C. 1997. Keel blossoms: Bee flowers with adaptations against bees. **Flora**, vol. 192, p. 125 -132.

WESTERKAMP, C. & WEBER, A. 1999. Keel flowers of the Polyganaceae and Fabaceae: a functional comparison. **Botanical Journal of the Linnean Society**, vol. 129, p. 207-221.

WIENS, D. et al. 1987. **Reproductive success, spontaneous embryo abortion, and genetic load in flowering plants.** Oecologia, vol. 71, p. 501-509.

WUTKE, E.B. et al. 2009. **Adubação Verde no Estado de São Paulo.** Campinas, Coordenadoria de Assistência Técnica Integral - CATI, 89 p. (Boletim Técnico 249).