

UNIVERSIDADE DE BRASÍLIA
INSTITUTO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS
DEPARTAMENTO DE ECOLOGIA

A DISTILIA EM ESPÉCIES DE RUBIACEAE DO BIOMA CERRADO

Hélder Nagai Consolaro

Brasília – DF
2008

UNIVERSIDADE DE BRASÍLIA
INSTITUTO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS
DEPARTAMENTO DE ECOLOGIA

A DISTILIA EM ESPÉCIES DE RUBIACEAE DO BIOMA CERRADO

Hélder Nagai Consolaro

Tese apresentada ao Curso de Pós-Graduação
em Ecologia da Universidade de Brasília
como parte das exigências para obtenção do
título de Doutor em Ecologia.

Orientador: Prof. Dr. John Du Vall Hay

Brasília – DF
2008

HÉLDER NAGAI CONSOLARO

A distilia em espécies de Rubiaceae do bioma Cerrado

Tese aprovada junto ao Programa de Pós Graduação em Ecologia da Universidade de Brasília como requisito parcial para obtenção do título de Doutor em Ecologia.

Banca Examinadora:

Prof. Dr. John Du Vall Hay
Orientador – UnB

Prof. Dr. Eddie Lenza
Membro Titular – UNEMAT

Prof. Dr. Raimundo P. B. Henriques
Membro Titular – UnB

Prof. Dr. Paulo Eugênio de Oliveira
Membro Titular – UFU

Profa. Dra. Cibele Cardoso de Castro
Membro Titular – UFRPE

Profa. Dra. Carolyn Elinore Barnes Proença
Suplente – UnB

Brasília, março de 2008

“Cada um pensa como pode”

Mário Quintana

Dedico este trabalho a minha família que sempre me incentiva e apóia na longa e eterna jornada de formação acadêmica.

AGRADECIMENTOS

Esta tese não poderia ter sido realizada sem o auxílio de outras pessoas que, da maneira que puderam, procuraram me ajudar nessa longa fase de minha vida. São poucas as palavras, mas elas tentam transmitir a minha mais pura gratidão.

Ao Prof. Hay por ter me aceito como seu orientando e também por ter depositado confiança em meu trabalho.

Ao Prof. Paulo Eugênio por sanar minhas dúvidas durante o desenvolvimento da tese, por ter lido meus manuscritos e também por ter me auxiliado nos momentos difíceis gerados pela falta de bolsa de estudos no início do doutorado. Paulo, mais uma vez, obrigado!

Aos herbários e seus curadores por permitirem a coleta de dados em suas coleções.

Ao Prof. Dr. Piero Delprete pela simpatia e dedicação na identificação das plantas e correções dos nomes científicos.

À Prof. Dra. Solange Cristina Augusto pela identificação das abelhas.

À Prof. Dra. Antonieta Salomão por, gentilmente, ter cedido seu laboratório para o experimento de germinação de sementes.

À Prof. Dra. Carolyn Proença, Prof. Dr. Paulo Eugênio de Oliveira e Prof. Dr. Eddie Lenza por terem dado valiosas sugestões em minha qualificação.

Ao estudante de biologia Hélder Antunes Pereira pela identificação das borboletas.

A Universidade Federal de Uberlândia, especialmente o Prof. Paulo Eugênio, por disponibilizar a microscopia de fluorescência.

Ao Parque Nacional de Brasília, à Estação Ecológica de Águas Emendadas, à Reserva Ecológica do IBGE e à Fazenda Água Limpa por permitirem a coleta de dados em suas áreas.

Sou muito grato ao Gilvan e ao Seu Miguel por, integralmente, terem me ajudado no trabalho de campo na Estação Ecológica de Águas Emendadas.

À Betânia, Marina, Iracema, Mirian, Aparecida e demais funcionários da Reserva Ecológica do IBGE, pela gentileza e hospitalidade demonstrada na convivência durante minhas visitas.

Aos amigos Alan e Francisco por me auxiliarem na identificação dos beija-flores.

Aos meus queridos estagiários que me auxiliaram eficientemente no trabalho de campo e nos procedimentos laboratoriais. São eles: Mayara, Rafaela, Rafael, Alexandre, Renata, Gabriela, Pedro Marques, Camila, Pedro Naves, Estevão, Danielle, Gabriel e Hugo. Galera, valeu mesmo!

Aos funcionários Fabiana, Irióde e Fábio, por me ajudarem nos procedimentos burocráticos exigidos em um Programa de Pós-Graduação.

Ao Felipão e Eddie pelo auxílio nas análises estatísticas.

Aos amigos Daniel Vieira e Luís Henrique pelas sugestões dadas referentes ao manuscrito do primeiro capítulo.

Aos professores e funcionários do Departamento de Botânica, em especial os do Herbário, pelo convívio diário durante minha atuação como Professor Substituto. Agradeço em especial a Prof. Dra. Lúcia Helena Soares e Silva pela compreensão no ajustamento de minha carga horária na fase final da tese. Não poderia também deixar de agradecer aos meus alunos que, passivamente e pacientemente, foram minhas cobaias na jornada docente.

Aos meus amigos que, esporadicamente, me auxiliaram no trabalho de campo: Maurício, Luís Henrique, Daniel, Belzinha e Régina.

À Paty, Flavinha e Liliane por terem me acolhido na chegada a Brasília e também por terem me aceitado como membro de uma república feminina.

Aos membros pioneiros da minha atual república por terem me acolhido num momento crucial de minha vida. Tchesco, Gugu e Butão, valeu mesmo pela força!

Ao Luís e Mateus pelo convívio diário em nossa república.

À minha amiga Erika (Bugra), pelos inúmeros cafés da tarde que serviram para aliviar a tensão durante a elaboração da tese e pela correção do abstract.

À Régina, minha ex-companheira, por ter estado fielmente ao meu lado no decorrer dessa caminhada. Gostaria que soubesse que sua presença foi fundamental, que suas palavras em nossas conversas foram necessárias, que seu carinho foi essencial, que seu incentivo e encorajamento foram incomparáveis, que sua generosidade foi importantíssima, que seu companheirismo não tem preço e que o nosso convívio diário nunca se apagará da minha mente. Régina, você é uma pessoa muito especial.

À minha grande família brasiliense que, no decorrer desses quatro anos, cresceu exponencialmente: Daniel, Ernestino, Luís Henrique, Mateus, Erika, Henrique, Aninha, Alan, Bel, Belzinha, Sebben, Verônica, Bruno, David, D. Eliana, Alan Fecchio, Eddie, Maurício, Isis, Aldicir, Xandão, Isabel, Horizonte, Rodrigo Baiano, João Bernardo, Karina, Fabíola, Lu, Flavinha, Fred, Jerry, Fabrício, Tamiel, Paty, Patrícia, Soha, etc. Povo, desculpe se esqueci de alguém!

À Belzinha, por ter me dado apoio em um momento delicado de minha vida.

Ao amigo Eddie Lenza, pelas infindáveis conversas a respeito da tese. Eddie, te considero meu terceiro orientador!

Aos integrantes do grupo de discussão “Disney Club”, realizado semanalmente na EMBRAPA – CENARGEN.

Aos amigos que me hospedaram nas viagens aos herbários: Paty, Ari, Ismael, Luís Henrique, Rubão e Grazi, Japa e Lourenço e Família Uberlandense.

À minha linda, Joana, pelo carinho, amor e compreensão que foram essenciais nessa etapa final da tese. Sua companhia é fundamental!

A minha família que sempre me incentivou e apoiou nas horas difíceis. Mãe, pai, Tai, Yuri, Vô, Vó, Tio Zé e Du, amo vocês!

Aos professores que fizeram parte de minha formação acadêmica.

Ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia pelo apoio na elaboração e desenvolvimento deste trabalho.

A CAPES e CNPq pela bolsa de estudo.

A FUNPE – UnB pelo apoio financeiro referente ao primeiro capítulo.

ÍNDICE

RESUMO GERAL.....	xi
ABSTRACT.....	xii
LISTA DE FIGURAS E TABELAS.....	xiii
INTRODUÇÃO GERAL.....	01
CAPÍTULO 1 - DISTILIA E FENOLOGIA DAS ESPÉCIES DISTÍLICAS DE RUBIACEAE DO CERRADO, BRASIL.	09
Introdução.....	09
Materiais e Métodos.....	13
Resultados.....	16
Discussão.....	26
Considerações finais.....	42
Conclusão.....	43
CAPÍTULO 2 - ASPECTOS MORFOLÓGICOS E FREQUÊNCIA DOS MORFOS FLORAIS EM ESPÉCIES DISTÍLICAS DE RUBIACEAE DO CERRADO DO BRASIL CENTRAL.	45
Introdução.....	45
Materiais e Métodos.....	47
Resultados.....	51
Discussão.....	56

CAPÍTULO 3 - SISTEMA DISTÍLICO DE QUATRO ESPÉCIES DE <i>PALICOUREA</i> AUBL. (RUBIACEAE)	
DO CERRADO DO BRASIL CENTRAL.	62
Introdução.....	62
Materiais e Métodos.....	64
Resultados.....	67
Discussão.....	77
CONSIDERAÇÕES GERAIS.....	83
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	85

RESUMO GERAL

Distília é um tipo de sistema reprodutivo que apresenta características morfológicas (morfos florais) e fisiológicas (sistemas de incompatibilidade) como forma de potencializar a xenogamia. Dentre as 28 famílias de Angiospermas que apresentam esse sistema, Rubiaceae é a que tem a maior riqueza. No Cerrado, o destaque da família não é diferente, pois ela é considerada a sétima mais rica do bioma. Este estudo foi estruturado em três capítulos e, conjuntamente, teve como objetivo a caracterização do sistema distílico das espécies de Rubiaceae do bioma Cerrado. A coleta de dados foi composta por trabalhos de campo desenvolvidos na região do Distrito Federal, especificamente no Parque Nacional de Brasília, Estação Ecológica de Águas Emendadas e Área de Proteção Ambiental das bacias do Gama e Cabeça de Veado, e por informações obtidas de herbários, referências bibliográficas, observações de campo e comunicação pessoal com outros pesquisadores. O primeiro capítulo verificou por meio de dados de herbários, referências bibliográficas, observações de campo e comunicação pessoal a ocorrência dos morfos e a fenologia das espécies distílicas de Rubiaceae do Cerrado. Foram analisadas 175 espécies, das quais 88% foram tipicamente distílicas e 12% foram consideradas espécies variantes. A floração e a frutificação das espécies analisadas ocorreram ao longo do ano, contudo o pico da floração se concentrou de novembro a janeiro e o da frutificação de fevereiro a maio. O segundo capítulo utilizou somente dados de campo, averiguando a morfometria floral e a razão dos morfos de 17 espécies distribuídas no Distrito Federal. As populações de *Psychotria capitata*, *P. hoffmannseggiana*, *P. leiocarpa*, *P. mapourioides*, *P. racemosa*, *P. trichophoroides*, uma população de *P. carthagenensis*, *Palicourea marcgravii*, *P. officinalis*, *P. rigida*, *Galianthe peruviana*, *G. valerianoides* e *Declieuxia fruticosa* apresentaram os dois morfos florais com razão equilibrada de 1:1, enquanto as populações de *Coccocypselum lanceolatum*, *Psychotria prunifolia* e uma outra de *P. carthagenensis* apresentaram monomorfismo longistilo. A presença de hercogamia recíproca precisa foi encontrada apenas em *D. fruticosa*, *Psychotria mapourioides* e na população distílica de *P. carthagenensis*. A maioria das espécies apresentou o comprimento da corola, os lóbulos estigmáticos e/ou a separação estigma-antera maiores no morfo brevistilo. Por fim o terceiro, um capítulo que também utilizou dados de campo, estudou os aspectos distílicos ligados à biologia reprodutiva de quatro espécies de *Palicourea*. As espécies *Palicourea marcgravii* e *P. officinalis* apresentaram-se como tipicamente distílicas em função da presença dos dois morfos florais, da razão equilibrada dos mesmos e do sistema de auto e intramorfo incompatibilidade. Já as espécies *P. coriacea* e *P. macrobotrys* apresentaram-se como variantes pela ocorrência de indivíduos homostilos junto aos morfos distílicos na primeira espécie e pelo morfo homostilo ser exclusivo na segunda espécie. Levando em consideração os resultados encontrados no presente estudo, é possível dizer que o sistema distílico das espécies de Rubiaceae do Cerrado é pouco variável. Entre os *taxa* que apresentaram variação, parece que a homostilia e o monomorfismo são os caminhos evolutivos mais comuns. Não se sabe ainda as forças evolutivas que determinam essas variações, contudo acredita-se que as características genéticas intrínsecas de cada táxon têm uma considerável influência e que cada espécie pode responder de forma diferente, ou até mesmo não responder, perante as mesmas pressões seletivas a que estão submetidas.

Palavras-chave: Heterostilia, isoplelia, polinização, biologia reprodutiva, morfologia floral, fenologia.

ABSTRACT

Distyly is a type of reproductive system whose morphological (floral morphs) and physiological features (incompatibility system) are used as a mechanism for increasing xenogamy. Among the 28 Angiosperm families presenting this system, Rubiaceae is the richest. In the Cerrado, the importance of this family is not different, since it is considered to be the seventh richest. This study was organized in three chapters and the objective was to characterize the distylous system of Rubiaceae species from the Cerrado biome. Data were collected during fieldwork carried out in the region of the Distrito Federal (National Park of Brasília, Águas Emendadas Ecological Station and Environmental Protection Area “Gama e Cabeça de Veado”). Further, information was gathered in Herbaria, bibliographic references, observation of field and communication with researchers. The Chapter 1 studied the occurrence of morphs and phenology of Rubiaceae distylous species from Cerrado. Were analyzed 175 species, of which 88% were considered typically distylous and 12% as variants. The flowering and fructification of the species analyzed occurred continuously along the year, although the peaks flowering was of November - January and fructification was February at May. The Chapter 2 studied floral morphometric with the morph ratio of 17 species found in Distrito Federal. Populations of *Psychotria capitata*, *P. hoffmannseggiana*, *P. leiocarpa*, *P. mapourioides*, *P. racemosa*, *P. trichophoroides*, single populations of *P. carthagenensis*, *Palicourea marcgravii*, *P. officinalis*, *P. rigida*, *Galianthe peruviana*, *G. valerianoides* and *Declieuxia fruticosa* showed a balanced ratio (1:1) of the two floral morphs, while populations of *Coccocypselum lanceolatum*, *Psychotria prunifolia* and another of *P. carthagenensis* showed pin monomorphism. The presence of reciprocal herkogamy was observed only in *D. fruticosa*, *Psychotria mapourioides* and *P. carthagenensis* distylous population. The majority of the species presented the corolla length, stigma lobe length and/or separation stigma-anther larger in thrum morph. The Chapter 3 studied distylous aspects to reproductive biology of four *Palicourea* species. The species *Palicourea marcgravii* and *P. officinalis* were typically distylous due to the presence of two floral morphs, the in ratio, and also the self and intramorph incompatibility. However, *P. coriacea* and *P. macrobotrys* were variants because homostylous individuals occur together with distylous morphs in first specie, and because the homostyle morph is dominant in the second. Considering the results achieved in this study, it is possible to state that the distyly system of Rubiaceae species from Cerrado is stable. Among these groups that presented variation, homostyly and monomorphism may be the most common evolutionary pathways. It is still unknown which evolutionary drivers determine those differences. However, it is likely that intrinsic genetics characteristics of each taxon have a considerable influence, and also that species may respond differently to the same selective pressures, or they may not present any response.

Key words: Heterostyly, isoplethy, pollination, reproductive biology, floral morphometric, phenology.

LISTA DE TABELAS E FIGURAS

CAPÍTULO 1 - DISTILIA E FENOLOGIA DAS ESPÉCIES DISTÍLICAS DE RUBIACEAE DO CERRADO, BRASIL.

Figura 1.1. Curso da frequência dos morfos quando indivíduos autocompatíveis dos morfos homostilos longistilos (HL) e homostilos brevistilos (HB) são inseridos em populações heterostílicas. Nessa simulação foi utilizada “ s ”=0,8 e “ δ ”=0,44. Gráfico adaptado de Charlesworth & Charlesworth (1979a).....11

Figura 1.2. Categorias morfológicas estabelecidas a partir das características estruturais observadas em flores de exsicatas de espécies distílicas de Rubiaceae do Cerrado, Brasil. (L) morfo longistilo; (B) morfo brevistilo; (H) morfo homostilo; (AH) morfologia “Approach Hercogamy”; (HR) morfologia Hercogamia Reversa; (H*) morfologia semelhante ao morfo homostilo. A (s) subdivisão (ões) dentro dos quadros de cada categoria refere-se (m) a (s) combinação (ões) morfológica (s) existente (s) em tais grupos. As categorias (A) a (F) apresentaram de três a 30 exsicatas por subdivisão (ões), enquanto as categorias (G) e (H) entre uma e duas exsicatas por morfo também de acordo com a sua subdivisão.....15

Tabela 1.1 Lista das espécies distílicas de Rubiaceae do Cerrado, Brasil. Morfos florais encontrados (Longistilo [L], Brevistilo [B] e Homostilo [H]), sistemas reprodutivos retirados de fontes bibliográficas, hábito e suas fitofisionomias de ocorrência. As informações de hábito e fitofisionomia foram coletadas nas exsicatas e em Mendonça et al., no prelo. As espécies que não apresentam referências são aquelas que fizeram parte da coleta de dados nos herbários. Os códigos

das referências, as abreviações e o significado do (*) estão apresentadas ao final da tabela. Sistema de classificação adotado por Delprete et al. (2004).....17

Tabela 1.2. Ocorrência de distília e não-distília, número de espécies analisadas e forma de variação distílica encontrada por gênero nas espécies distílicas de Rubiaceae do Cerrado, Brasil. “X” combinação morfológica observada, numeração entre parênteses “sem asterisco” corresponde ao número de espécies observadas com tal combinação em no mínimo três exsicatas, numeração entre parênteses “com asterisco” corresponde ao número de espécies observadas com tal combinação em apenas um ou duas exsicatas. Morfo longistilo (L), brevistilo (B), homostilo (H), monomorfismo longistilo (Mono L) e monomorfismo brevistilo (Mono B).....22

Figura 1.3. Variações nos padrões distílicos que podem ser encontradas nas espécies de Rubiaceae do Cerrado, Brasil, suas porcentagens e os respectivos gêneros com tal condição. A porcentagem do item “Homostilia” e “Monomorfismo” correspondem à categoria C e D, a do “Distília” ao somatório das categorias A e G e a do “Distília atípica” ao somatório das categorias B e H. Gêneros com (*) indicam que os resultados são compostos apenas por espécies dentro das categorias G e H. Morfo longistilo (L), brevistilo (B) e homostilo (H).....23

Figura 1.4. Fluxograma evolutivo baseado nas variações morfológicas encontradas nas espécies distílicas de Rubiaceae do Cerrado, Brasil, tendo como apoio os resultados da simulação computacional realizada por Charlesworth & Charlesworth (1979a). Morfo longistilo (L), brevistilo (B) e homostilo (H).....25

Figura 1.5. Floração e frutificação de 141 espécies distílicas de Rubiaceae do Cerrado, Brasil. As barras cinzas correspondem a fenofase floração e as pretas a frutificação.....27

Figura 1.6. Fenograma geral de floração e frutificação das espécies distílicas de Rubiaceae do Cerrado, Brasil.....	30
Figura 1.7. Fenograma de floração e frutificação dos hábitos das espécies distílicas de Rubiaceae do Cerrado, Brasil. A. floração, B. frutificação.....	31
Figura 1.8. Fenograma de floração e frutificação das fitofisionomias das espécies distílicas de Rubiaceae do Cerrado, Brasil. A. floração, B. frutificação.....	32
Figura 1.9. Fenograma de floração e frutificação dos cinco gêneros mais representados no estudo fenológico das espécies distílicas de Rubiaceae do Cerrado, Brasil. Acima floração, abaixo frutificação.....	33

CAPÍTULO 2 - ASPECTOS MORFOLÓGICOS E FREQUÊNCIA DOS MORFOS FLORAIS EM ESPÉCIES DISTÍLICAS DE RUBIACEAE DO CERRADO DO BRASIL CENTRAL.

Figura 2.1. Mapa da área de estudo das espécies distílicas de Rubiaceae do Cerrado, Distrito Federal, Brasil. Fonte: mapas modificados da WWF e Revisão PDOT.....	48
Figura 2.2 Mensurações morfométricas (mm) retiradas das flores das espécies distílicas de Rubiaceae do Cerrado, Distrito Federal, Brasil. CE: comprimento do estigma. CE _s : comprimento do estilete. CC: comprimento do tubo da corola. CF: comprimento do filete. CA: comprimento da antera. OV: ovário.....	50

Tabela 2.1 Morfometria floral e isopleia das espécies distílicas de Rubiaceae do Cerrado, Distrito Federal, Brasil (mm, média ± DP). Coluna Morfo: longistilo (L), brevistilo (B) e homostilo (H). F e

p valores da ANOVA. Coluna Hecogamia: (-) presença de reciprocidade, (x) ausência de reciprocidade. χ^2 e p valores do Qui-quadrado. Letras diferentes indicam diferenças estatísticas significativas ($p < 0,05$). ESECAE (Estação Ecológica de Águas Emendadas), FAL (Fazenda Água Limpa), RECOR (Reserva Ecológica do IBGE) e PARNA (Parque Nacional de Brasília).....52

Figura 2.3. Flores das espécies distílicas de Rubiaceae do Cerrado, Distrito Federal, Brasil que apresentaram o morfo longistilo (1) e brevistilo (2). (A) *Psychotria capitata*; (B) *P. carthagenensis*; (C) *P. racemosa*, (a) brevistilo e (b) longistilo; (D) *P. leiocarpa*; (E) *P. hoffmanneggiana*; (F) *P. trichophoroides*; (G) *P. mapourioides*; (H) *Declieuxia fruticosa*; (I) *Galianthe peruviana*; (J) *G. valerianoides*; (L) *Palicourea marcgravii*; (M) *P. officinalis*; (N) *P. rigida*. Barras: 2 mm. Fotos: Consolaro, H.....53

Figura 2.4. Gráficos das espécies distílicas de Rubiaceae do Cerrado, Distrito Federal, Brasil que apresentaram o morfo longistilo e brevistilo. (A) *Declieuxia fruticosa*; (B) *Galianthe peruviana*; (C) *G. valerianoides*; (D) *Palicourea rigida*; (E) *P. officinalis*; (F) *P. marcgravii*; (G) *Psychotria hoffmanneggiana*; (H) *P. capitata*; (I) *P. mapourioides*; (J) *P. trichophoroides*; (L) *P. carthagenensis*. (▲) flor longistila, (●) flor brevistila.....54

Figura 2.5. Flores das espécies distílicas de Rubiaceae do Cerrado, Distrito Federal, Brasil que apresentaram variação na apresentação dos morfos florais. (A) Morfo longistilo de *Coccocypselum lanceolatum*; (B) Morfo longistilo de *Psychotria prunifolia*; (C) Morfo homostilo de *Palicourea macrobotrys*; (D1), (D2) e (D3), flor longistila, brevistila e homostila, respectivamente. Escala: 2 mm. Fotos: Consolaro, H.....55

Figura 2.6. Gráficos das espécies distílicas de Rubiaceae do Cerrado, Distrito Federal, Brasil que apresentaram variação na apresentação dos morfos florais. (A) *Coccocypselum lanceolatum*; (B)

Psychotria prunifolia; (C) *Palicourea macrobotrys*; (D) *P. coriaceae*. (▲) flor longistila, (●) flor brevistila, (—) flor homostilia.....55

Tabela 2.2. Coeficientes de correlação de Spearman para Comprimento do tubo da corola (CO), Altura do estame (AEs), Altura do estigma (AEg) e Separação estigma-antera (SP) para os morfos longistilos (L) e brevistilos (B) das espécies distílicas de Rubiaceae do Cerrado, Distrito Federal, Brasil. * $p < 0,05$56

CAPÍTULO 3 - SISTEMA DISTÍLICO DE QUATRO ESPÉCIES DE *PALICOUREA* AUBL. (RUBIACEAE) DO CERRADO DO BRASIL CENTRAL.

Figura 3.1. Mensurações morfométricas (mm) retiradas das flores das espécies de *Palicourea* estudadas no Cerrado, Distrito Federal, Brasil. CE: comprimento do estigma. CE_s: comprimento do estilete. CC: comprimento do tubo da corola. CF: comprimento do filete. CA: comprimento da antera. OV: ovário.....65

Figura 3.2. Flores das espécies de *Palicourea* estudadas no Cerrado, Distrito Federal, Brasil. (A1) morfo longistilo e (A2) morfo brevistilo de *P. officinalis*; (B1) longistilo e (B2) brevistilo de *P. marcgravii*; (C1) longistilo, (C2) brevistilo e (C3) homostilo de *P. coriaceae*; (D) homostilo de *P. macrobotrys*. Escala: 2 mm. Fotos: Consolaro, H.....68

Figura 3.3. Gráficos das espécies de *Palicourea* estudadas no Cerrado, Distrito Federal, Brasil. (A) distribuição bimodal da separação estigma-antera em flores de *P. officinalis*; (B) distribuição bimodal em *P. marcgravii*; (C) ocorrência de três morfos em *P. coriaceae*; (D) representação gráfica da homostilia em *P. macrobotrys*. Barras brancas morfo brevistilo, preta morfo longistilo e pontilhada morfo homostilo.....68

Tabela 3.1. Morfometria das estruturas florais e isopleia das espécies de *Palicourea* estudadas no Cerrado, Distrito Federal, Brasil (valores em mm, média ± SD). Coluna Morfo: longistilo (L), brevistilo (B) e homostilo (H), entre parênteses o tamanho amostral. F e P são valores da ANOVA.. Letras diferentes indicam diferenças estatisticamente significativas ($p < 0,05$). Coluna Hercogamia: (-) morfos com reciprocidade, (x) ausência de reciprocidade. χ^2 e P são valores do Qui-quadrado.....69

Figura 3.4. Fluxograma evolutivo, representação da HR e relações de incompatibilidade das espécies de *Palicourea* estudadas no Cerrado, Distrito Federal, Brasil. (L) morfo longistilo. (B) brevistilo. (HB) homostilo brevistilo. (HL) homostilo longistilo. (--) ausência de HR. (-) presença de HR Anteras pretas=autocompatibilidade. Anteras brancas=auto e intramorfo incompatibilidade. ©=intermorfo compatibilidade.....71

Tabela 3.2. Resultados dos experimentos de polinização manual [% de frutificação, (número de flores utilizadas)] das espécies de *Palicourea* estudadas no Cerrado, Distrito Federal, Brasil. Coluna Morfo: longistilo (L), brevistilo (B) e homostilo (H), entre parênteses o número de indivíduos envolvidos. PInter: polinização intermorfo. PIntra: polinização intramorfo. AP: autopolinização. Co: controle. Dentro de cada espécie, a primeira letra representa comparações entre morfos, já as letras consecutivas comparações entre experimentos. Letras diferentes indicam diferenças estatisticamente significativas ($p < 0,05$). Coluna PInter para *P. coriacea*: p. ex. BxL, primeiro morfo representa o doador de pólen.....72

Tabela 3.3. Visitantes florais, número total de visitas, freqüência e categoria do visitante de três espécies de *Palicourea* estudadas no Cerrado, Distrito Federal, Brasil. MF=muito freqüente (>5 visitas/hora). F=freqüente (±1 visita/hora). R=raro (<1 visita/hora). PP=polinizador principal. PO=polinizador ocasional.....74

Figura 3.5. Visitantes florais das espécies de *Palicourea* estudadas no Cerrado, Distrito Federal, Brasil. (A) *Amazilia fimbriata* e (B) *Chlorostilbon aureoventris* visitando flores de *P. officinalis*. (C) *A. fimbriata* visitando flores de *P. marcgravii*. (D) *Thalurania furcata* visitando flores de *P. macrobotrys*. (E) *Bombus* sp. e (F) *Heliachitin cornuta* visitando flores de *P. coriaceae*. Escala: 5 mm (A – E) e 2 cm (F). Fotos: Consolaro, H.....75

Figura 3.6. Frequência dos visitantes florais por intervalo de tempo de *P. coriacea* no Cerrado, Distrito Federal, Brasil.....76

Tabela 3.4. Volume, concentração e quantidade total de açúcar no néctar das espécies de *Palicourea* estudadas no Cerrado, Distrito Federal, Brasil. Coluna Morfo: longistilo (L), brevistilo (B) e homostilo (H), entre parênteses o tamanho amostral.....76

INTRODUÇÃO GERAL

Ampla distribuição geográfica, diferentes agentes polinizadores e fatores ligados a perturbações ambientais podem exercer pressões seletivas em sistemas reprodutivos de espécies vegetais, fazendo com que estratégias sexuais voltadas à fertilização cruzada sejam selecionadas, podendo-se destacar os sistemas genéticos de auto-incompatibilidade. Em alguns casos, tais sistemas genéticos operam conjuntamente com dispositivos morfológicos evitando a autopolinização e otimizando a produção de pólen (Heslop-Harrison 1983, Lewis 1943). Dentre esses mecanismos que tentam evitar a autogamia, o sistema de incompatibilidade heteromórfico ou heterostilia é o mais conhecido entre as Angiospermas (Ganders 1979, Barrett & Richards 1990, Barrett 1992).

A heterostilia foi primeiramente observada por Clusius em 1583 no gênero *Primula* (van Dijk 1943 apud Ornduff 1992), mas foram Hildebrand e Darwin, na metade do século XIX, que estudaram o tema com mais afinco (Ganders 1979). Em 1877, Darwin registrou, por meio de coleções botânicas, a morfologia floral ligada à heterostilia em várias famílias tropicais, entre elas, Rubiaceae (Barrett & Richards 1990). O primeiro trabalho detalhado da morfologia distílica na família Rubiaceae foi desenvolvido na Patagônia em *Cruckshanskia glacialis* no início do século XX (Skottsberg 1915), entretanto foi Alfred Ernst (1932) com *Psychotria malayana* (Bir Bahadur 1968) que pioneiramente desenvolveu um estudo que levava em consideração tanto aspectos morfológicos quanto testes experimentais com polinização.

A heterostilia é um polimorfismo floral geneticamente controlado, sendo normalmente identificado por duas características principais: hercogamia recíproca, que é o posicionamento recíproco de estigmas e anteras entre os diferentes morfos florais, e um sistema de incompatibilidade auto e intramórfico, no qual somente grãos de pólen em anteras posicionadas no mesmo nível do estigma do morfo oposto são compatíveis (Ganders 1979, Kohn & Barrett 1992, Passos & Sazima 1995). Esse polimorfismo floral pode ser encontrado em duas condições

diferentes: distília, na qual são encontradas flores com dois morfos distintos, e mais raramente tristília, com três morfos distintos (Ganders 1979). Durante o século XIX, muitos taxonomistas ainda não tinham conhecimento da existência de espécies distílicas, sendo os morfos florais, muitas vezes, tratados como espécies distintas (Bir Bahadur 1968).

Em populações distílicas, como descrito por Darwin (1877 apud Barrett 1992), alguns indivíduos contêm flores com estilete maior que os estames (chamados morfologicamente de longistilas ou “pin”) e outros contêm flores com estilete menor que os estames (chamados morfologicamente de brevistilas ou “thrum”). Uma vez que a produção de frutos em espécies distílicas é geralmente dependente do fluxo de pólen entre os morfos, o sucesso reprodutivo está fundamentalmente ligado à frequência dos morfos na população (seleção dependente da frequência) (Thompson et al. 2003). Por esse motivo, em populações em que os dois morfos possuem o mesmo potencial reprodutivo, normalmente espera-se encontrar uma razão equilibrada entre eles (isopleτία), sendo essa também uma característica típica de espécies heterostílicas (Lewis 1979, Hamilton 1990).

Explicar o surgimento da heterostília e, conseqüentemente, entender seu significado é um tema que vem sendo discutido em vários trabalhos. Charlesworth & Charlesworth (1979a) sugerem que a heterostília desenvolveu-se em populações com alto nível de depressão endogâmica e que a evolução do sistema de incompatibilidade antecedeu o estabelecimento do posicionamento recíproco do estigma e das anteras entre os morfos florais. Já Lloyd & Webb (1992) apresentam e fundamentam quatro postulados básicos em relação à evolução da distília: 1) os ancestrais imediatos de espécies heterostílicas apresentavam “approach herkogamy”, ou seja, hercogamia semelhante à de flores longistilas; 2) a evolução da hercogamia recíproca antecedeu à do sistema de incompatibilidade; 3) o passo inicial para a hercogamia recíproca foi a evolução do polimorfismo estigma-antera; 4) auto-incompatibilidade heteromórfica dialélica é qualitativamente distinta da auto-incompatibilidade homomórfica multialélica.

Sistemas de incompatibilidade são conhecidos desde o século XVIII e os mecanismos genéticos envolvidos nestes processos foram definidos desde a década de 20 do século passado (Richards 1986). Três mecanismos diferentes parecem estar envolvidos nestes sistemas genéticos de incompatibilidade, sendo eles o gametofítico (SG), o esporofítico homomórfico (SEHo) e o esporofítico heteromórfico (SEHet) (Gibbs 1990). Esses sistemas parecem ser geneticamente mais complexos e, de certa forma, não englobam todas as situações encontradas em espécies com alguma incompatibilidade. O processo de rejeição do SG se dá pelo reconhecimento gametofítico dos organismos envolvidos, sendo a ruptura do tubo feita ao longo do estilete (Gibbs 1990). Já a rejeição do sistema esporofítico é definida pelo genótipo dos tecidos do esporófito (Gibbs 1986, Richards 1986), de modo que a reação de incompatibilidade normalmente ocorre na superfície estigmática (Richards 1986). Esse processo de rejeição pode ser semelhante àquele ocorrente no sistema esporofítico homomórfico, contudo em algumas espécies distílicas tropicais a reação de incompatibilidade pode ocorrer ao nível do estilete (Bawa & Beach 1983).

Embora os padrões morfológicos e de incompatibilidade sejam tidos como estáveis em plantas heterostílicas, existe uma variedade de modificações evolutivas nesse grupo. Essas modificações podem ocorrer em diferentes graus, tanto entre populações da mesma espécie, separadas por barreiras geográficas ou ecológicas, quanto entre gêneros e espécies distílicas (Li & Johnston 2001). Espécies pertencentes a grupos polimórficos, ou seja, que apresentam desvios em suas características, não são consideradas tipicamente distílicas (Hamilton 1990, Pailler & Thompson 1997). Essas variações podem dar origem a diversas condições reprodutivas, tais como a homostilia longistílica, a homostilia brevistílica, o monomorfismo longistílico e o monomorfismo brevistílico (Bawa & Beach 1983, Hamilton 1990).

A condição homostílica é caracterizada quando flores apresentam anteras e estigmas no mesmo nível, sendo essa nova disposição morfológica geralmente acompanhada da autocompatibilidade (Hamilton 1990). A origem dessa condição derivada é interpretada como resultado de uma recombinação dentro do supergene que controla a distílica, gerada, normalmente,

por pressões ecológicas, como a falta de polinizadores eficientes (Charlesworth & Charlesworth 1979a, Barrett & Richards 1990). Essas mudanças no sistema reprodutivo podem conduzir a eventos evolutivos importantes, como processos rápidos de especiação (Baker 1958).

O monomorfismo é caracterizado quando apenas um dos morfos é encontrado numa população, podendo esse ser longistílico ou brevistílico (Ganders 1979). Esse desequilíbrio extremo na razão dos morfos pode ser alcançado por algum grau de autocompatibilidade no morfo predominante, por uma taxa elevada de crescimento clonal ou simplesmente pela perda eventual de um dos morfos florais (Baker 1966, Nicholls 1985, Sobrevila et al. 1983). Tal perda pode ser atribuída ainda aos efeitos de perturbações ambientais, como a fragmentação ambiental que pode afetar diretamente a transferência dos grãos de pólen entre os morfos, reduzir o tamanho populacional de uma espécie, ou ainda eliminar total ou parcialmente um dos morfos (Hamilton 1990, Endels et al. 2002).

Rubiaceae é a quarta maior família botânica dentre as Angiospermas, possuindo aproximadamente 650 gêneros e 12.000 espécies de distribuição Pantropical. Nos Neotrópicos, é a maior família de eudicotiledônea, com aproximadamente 200 gêneros e 5.000 espécies (Delprete 2004). No Brasil, ocorrem cerca de 130 gêneros e 1500 espécies, sendo considerada uma das principais famílias da flora brasileira (Souza & Lorenzi 2005). No Cerrado a importância da família não é diferente, já que possui uma riqueza de 376 espécies distribuídas em todas as fitofisionomias, além de ser considerada a sétima família mais rica do bioma (Mendonça et al., no prelo).

O número de subfamílias dentro de Rubiaceae varia de acordo com a classificação de diferentes autores. De acordo com Delprete (1999), existem classificações que propõem três subfamílias, tais como Cinchonoideae, Rubioideae e Guettardoideae (Verdcourt 1958), outras com oito, como Cinchonoideae, Rubioideae, Ixoroideae, Pomazotoideae, Urophyloideae, Gleasonioideae, Hillioideae e Guettardoideae (Bremekamp 1966) e algumas com quatro, como Cinchonoideae, Rubioideae, Antirheoideae e Ixoroideae (Robbrecht 1988). Recentemente, Delprete et al. (2004) utilizaram um sistema que também considera três subfamílias, entretanto parcialmente

diferente da proposta por Verdcourt (1958). Eles dividiram a família em Cinchonoideae, Ixoroideae e Rubioideae, sendo essa a classificação adotada no presente estudo.

Estudos taxonômicos de Rubiaceae não levam em consideração os sistemas sexuais presentes na família, contudo é possível atribuir estratégias reprodutivas às suas subfamílias: a dicogamia mais comum em Ixoroideae, Cinchonoidae apresentando heterostilia e dicogamia e, por fim Rubioideae com representantes heterostílicos (Robbrecht 1988). Um trabalho específico de heterostilia em Rubiaceae realizado na década de 60 (Bir Bahadur 1968) fornece uma distribuição mais detalhada de *taxa* heterostílicos na família e sugere padrões de ocorrência de espécies distílicas a algumas categorias taxonômicas menos inclusivas, como tribo e gêneros.

Barrett (1990) divide os estudos da heterostilia em duas grandes fases. A primeira até a década de 60, onde os trabalhos eram desenvolvidos em casas de vegetação e se concentravam na área genética usando o polimorfismo como um modelo para estudos mendelianos, de linkage, supergenes e vários fenômenos dependentes da frequência. A segunda e atual fase caracterizada por estudos de campo com populações heterostílicas e pela elaboração de modelos teóricos relacionados à evolução e quebra desse polimorfismo.

Nos últimos anos, alguns trabalhos teóricos englobando o tema “heterostilia” foram desenvolvidos, podendo-se destacar seis artigos clássicos e amplamente citados na literatura. Em “The origin and evolutionary development of heterostyly in the angiosperms” (Vuilleumier 1967), o autor reconstrói a história evolutiva da heterostilia com base em trabalhos já desenvolvidos na literatura, sugerindo a base genética do polimorfismo, a sua distribuição nas Angiospermas e os possíveis sistemas reprodutivos que a heterostilia pode dar origem. Ganders (1979), em seu trabalho intitulado “The biology of heterostyly”, introduz os conceitos básicos da heterostilia e discute os aspectos morfológicos e genéticos em várias famílias heterostílicas. Já Charlesworth & Charlesworth (1979b) em “A model for the evolution of distyly”, discutem os modelos de evolução da distilia já criados por outros autores e descrevem um novo modelo baseado em análises computacionais. Oportunamente, os mesmos autores publicaram no mesmo ano o trabalho

denominado “The maintenance and breakdown of distyly”, no qual exploram o modelo criado por eles na publicação anterior e explicam a quebra da distília com base nas possíveis vantagens seletivas que um recombinante alcançaria. Alguns anos depois, o artigo “Heterostyly in Tropical Plants” (Barrett & Richards 1990), discute em várias famílias tropicais aspectos funcionais e evolutivos da heterostília. Por fim, o último estudo teórico publicado foi o livro “Evolution and Function of Heterostyly” (Barrett 1992) que reúne diversos estudos heterostílicos com intuito de suprir a deficiência temporal do trabalho pioneiro de Darwin (1877) e promover uma atualização deste tema sob uma perspectiva evolutiva.

Estudos teóricos específicos de distília em Rubiaceae são raros, podendo-se citar “Heterostyly in Rubiaceae: A Review” (Bir Bahadur 1968) e “A Morphological Hypothesis for the Origin of Heterostyly in the Rubiaceae” (Anderson 1973). Esses trabalhos, conjuntamente com os estudos populacionais, têm encontrado as mais variadas situações, tanto com espécies tipicamente distílicas quanto com espécies com perda total ou parcial dos padrões distílicos. Dentro da família, alguns gêneros são considerados tipicamente distílicos, contudo observam-se espécies desses gêneros que apresentam diferentes graus de alterações. Destacam-se como gêneros variáveis *Palicourea*, *Psychotria*, *Manettia* e *Guettarda* (Sobrevila et al. 1983, Hamilton 1990, Richards & Koptur 1993, Faivre & McDade 2001, Coelho & Barbosa 2003, Consolaro 2004, Consolaro et al. 2005).

Estudos de sistemas reprodutivos em espécies distílicas de Rubiaceae têm também demonstrado variações nas reações de incompatibilidade dentro do padrão esporofítico, de forma que o local de inibição do crescimento do tubo polínico se diferencia tanto entre espécies quanto entre os morfos florais. Sete espécies estudadas na Costa Rica mostraram diferentes locais de inibição do tubo polínico entre morfos, enquanto duas espécies apresentaram o mesmo local de inibição (Bawa & Beach 1983). As variações no padrão esporofítico ocorrem com maior frequência em indivíduos longistilos após autopolinizações e cruzamentos intramorfos, sendo a variação

caracterizada pelos diversos locais de inibição do tubo polínico, sobretudo ao longo do estilete (Bawa & Beach 1983, Passos & Sazima 1995, Silva 1995, Grandisoli 1997).

Na verdade, o que parece ocorrer na família é que quando não existe a manifestação completa do SEHet, a variação parece manifestar-se principalmente no morfo longistilo. O comportamento da interrupção do crescimento do tubo polínico nesse morfo ocorre de forma similar às espécies com Sistemas Gametofíticos, o que nos leva a pensar que o SEHet não é tão simples, forte e homogêneo quanto parece. Essa variação no local de reação da incompatibilidade entre os morfos pode ser uma etapa da quebra do sistema para a auto e/ou intramorfo compatibilidade, característica comum na família. O morfo longistilo com auto-incompatibilidade muito forte é menos freqüente, tendo como exemplos *Hedyotis*, *Pentas*, e *Oldenlandia* (Bir Bahadur 1966 apud Bir Bahadur 1968, Bir Bahadur 1970a, b, c apud Ganders 1979). Estudos comparativos com táxons intimamente relacionados fornecem fortes evidências de repetidas quebras da auto e/ou intramorfo incompatibilidade em ambos os sistemas homomórfico e heteromórfico (Nettancourt 1977, Barrett 1988), tendo como possível caminho a estabilização de uma nova forma de “approach herkogamy” auto-fértil.

Estudos com enfoque reprodutivo em Rubiaceae no Brasil têm sido realizados com maior frequência nos últimos anos (e. g. Monteiro et al. 1991, Jung-Mendaçolli & Melhem 1995, Silva 1995, Passos & Sazima 1995, Grandisoli 1997, Almeida & Alves 2000, Machado & Loiola 2000, Castro & Oliveira 2001, Castro & Oliveira 2002, Coelho & Barbosa 2003, Martin-Gajardo & Morellato 2003, Coelho & Barbosa 2004, Teixeira & Machado 2004a e b, Castro et al. 2004, Castro & Araújo 2004, Consolaro et al. 2005, Ramos & Santos 2005, Lopes & Buzato 2005, Rossi et al. 2005, Amarin & Oliveira 2006, Ramos & Santos 2006, Pereira et al. 2006), tendo eles grande importância na medida que ajudam a explicar parte dos padrões gerais de diversidade e estrutura de comunidades (Ashton 1969, Bawa 1974, Kaur et al. 1978, Bawa 1990, apud Oliveira & Gibbs 2000). Porém, esses estudos estão mais concentrados em ambientes florestais tropicais, como a Mata Atlântica, do que em savanas neotropicais, como o Cerrado. No Cerrado, espécies distílicas de

Rubiaceae são ainda pouco estudadas, com trabalhos com espécies isoladas, como *Psychotria barbiflora* (Monteiro et al. 1991), *P. carthagenensis* (Consolaro, H., dados não publicados), *P. poeppigiana* (Coelho & Barbosa 2004), *P. deflexa* e *Declieuxia fruticosa* (Oliveira & Oliveira 2004), *Palicourea rigida* (Silva 1995), *P. macrobotrys* (Coelho & Barbosa 2003) e *Manettia cordifolia* (Consolaro et al. 2005).

Pelo intensivo impacto ambiental e pelos poucos estudos heterostílicos demonstrarem que o conhecimento da distilia na família no Cerrado ainda é escasso, o objetivo geral do presente estudo foi caracterizar a atual situação das espécies distílicas de Rubiaceae do bioma Cerrado. Para isso, a tese foi estruturada em três capítulos. O primeiro capítulo utiliza dados de herbário e referências bibliográficas com a finalidade de elaborar uma avaliação geral da distilia e da fenologia da família no bioma. O segundo capítulo, desenvolvido em três áreas da Reserva da Biosfera do Cerrado (Centro-Oeste, Distrito Federal), faz uma análise da morfologia floral e da razão dos morfos de algumas espécies distribuídas na região. E por fim, o terceiro capítulo, é composto por estudos de caso relacionados ao sistema distílico de quatro espécies do gênero *Palicourea*.

CAPÍTULO 1

Distilia e fenologia das espécies distílicas de Rubiaceae do Cerrado, Brasil

INTRODUÇÃO

Espécies de plantas distílicas são caracterizadas por apresentarem populações com aproximadamente metade dos indivíduos portando flores com estilete maior que os estames (morfo longistilo) e a outra metade portando flores com estilete menor que os estames (morfo brevistilo), sendo tal equilíbrio na frequência dos morfos denominado isopleitia (Ganders 1979). Juntamente com essa expressão morfológica, espécies distílicas, normalmente, apresentam um sistema de incompatibilidade, de forma que apenas cruzamentos entre os morfos resultam em formação de frutos (Bir Bahadur 1968). Dentre os mecanismos genéticos de incompatibilidade encontrados em Angiospermas, o Sistema Esporofítico Homomórfico (SEHo) tem como característica particular a interrupção do crescimento tubo polínico ocorrer na superfície estigmática, um tecido esporofítico (Richards 1986). O sistema de incompatibilidade de espécies distílicas, denominado Sistema Esporofítico Hetermórfico (SEHet), é considerado um mecanismo derivado do SEHo, de modo que é esperado que a reação de incompatibilidade também ocorra na mesma região, porém em algumas espécies distílicas a interrupção parece ocorrer em locais diferentes desse tecido (Bawa & Beach 1983, Barrett 1988, Gibbs 1986).

Estudos preliminares com Rubiaceae (Baker 1958), aliados as evidências de importantes famílias heterostílicas como Primulaceae (Ernst 1955 apud Bir Bahadur 1968) e Plumbaginaceae (Baker 1966), indicam que a expressão dos morfos florais e do SEHet é resultante da manifestação de um único locus, formado por dois alelos compostos por subunidades, caracterizando um mecanismo de controle integrado denominado supergene (Bir Bahadur 1968, Ganders 1979). Embora o supergene seja considerado estável para espécies distílicas de Rubiaceae, existe uma variedade de modificações evolutivas nessa família (Baker 1958; Bawa & Beach 1983; Sobrevila et al. 1983; Hamilton 1990; Richards & Koptur 1993; Paillet et al. 1998; Faivre & McDade 2001;

Coelho & Barbosa 2003; Castro et al. 2004; Consolaro et al. 2005). Modificações nos padrões heterostílicos podem ocorrer em diferentes graus, tanto entre populações da mesma espécie separadas por barreiras geográficas ou ecológicas, quanto entre gêneros e espécies (Li & Johnston 2001). Espécies pertencentes a grupos que apresentam desvios em suas características, denominadas formas variantes, são consideradas, na maioria das vezes, produtos da quebra do supergene, podendo dar origem a homostilia e ao monomorfismo (Ganders 1975, Bawa & Beach 1983, Hamilton 1990).

A homostilia é uma forma derivada da heterostilia com suas flores apresentando, normalmente, autocompatibilidade (Bir Bahadur 1968). De acordo com trabalhos desenvolvidos com *Primula* (Primulaceae) (Dowrick 1956 apud Ganders 1979), morfos homostilos são originados a partir de permutação do supergene (*crossing over*) entre as subunidades que determinam à altura do estilete de um morfo e as subunidades que determinam da antera do seu morfo compatível. Já o monomorfismo é caracterizado quando apenas um dos morfos florais é encontrado na população (Ganders 1979). Essa condição pode ocorrer quando um dos morfos adquire algum grau de autocompatibilidade gerada pela quebra do supergene, pelo *crossing over* dentro do supergene sem o rearranjo morfológico, quando há uma taxa elevada de crescimento clonal ou simplesmente quando ocorre perda eventual de um dos morfos florais (Baker 1966, Nicholls 1985, Sobrevila et al. 1983).

A mudança de um sistema que exige reprodução cruzada obrigatória para outro que permite autofertilizações é um caminho evolutivo comum em Angiospermas (Barrett & Shore 1987). Homostilia e monomorfismos autoférteis são exemplos desse tipo de mudança, já que são considerados grupos derivados do SEHet (Charlesworth & Charlesworth 1979a, Shore & Barrett 1985, Barrett & Richards 1990, Lewis & Jones 1992, Richards & Barrett 1992). Estudo experimental utilizando modelo computacional com a capacidade de controlar a entrada, a saída, a taxa de autofertilidade (s) e a depressão endogâmica (δ) de um morfo, demonstrou que indivíduos homostilos longistilos com “ s ” maior do que zero e “ δ ” menor do que $\frac{1}{2}$, quando inseridos em

populações distílicas, tendem a aumentar sua frequência e, gradualmente ao longo das gerações, substituir os outros morfos (Figura 1.1) (ver Charlesworth & Charlesworth 1979a). O estudo notou ainda que quando o morfo inserido era do tipo homostilo longistilo, a substituição total dos morfos longistilo, brevistilo e/ou homostilo brevistilo era inevitável, enquanto que a dominância total da forma homostila brevistila só era possível quando o homostilo longistilo estava ausente (Figura 1.1) (ver detalhes em Charlesworth & Charlesworth 1979a).

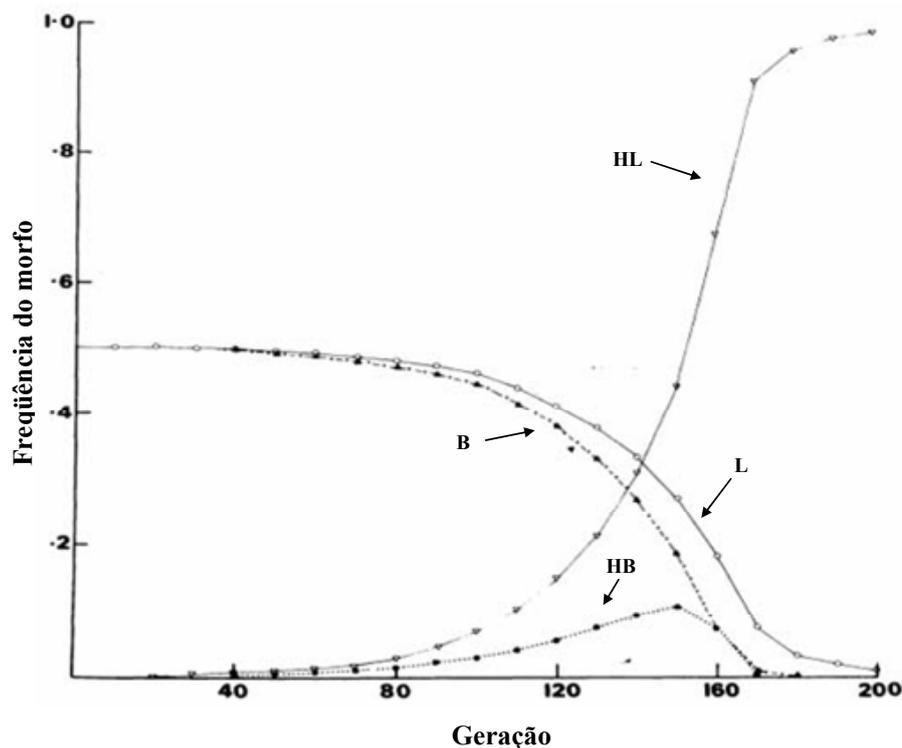


Figura 1.1. Curso da frequência dos morfos quando indivíduos autocompatíveis dos morfos homostilos longistilos (HL) e homostilos brevistilos (HB) são inseridos em populações heterostílicas. Nessa simulação foi utilizada “s”=0,8 e “δ”=0,44. Gráfico adaptado de Charlesworth & Charlesworth (1979a)

Rubiaceae é a família que possui a maior número de espécies distílicas dentre as 28 famílias de Angiospermas que apresentam heterostilia (Barrett et al. 2000). Estudos gerais de distilia na família são escassos, podendo-se citar os trabalhos intitulados “Heterostyly in Rubiaceae: A Review” (Bir Bahadur 1968), “A Morphological Hypothesis for the Origin of Heterostyly in the Rubiaceae” (Anderson 1973) e “Self-incompatibility Systems in the Rubiaceae of a Tropical Lowland Wet Forest” (Bawa & Beach 1983). Alguns outros trabalhos a respeito da distilia na

família existem, porém eles são restritos a determinadas regiões, podendo-se destacar Skottsberg (1944 apud Bir Bahadur 1968) desenvolvido no Hawaii e Baker (1958) na África. No Brasil, levando em consideração trabalhos gerais em relação ao tema, Jung-Mendaçolli & Melhem (1995) desenvolveram um estudo palinológico com 25 espécies heterostílicas de Rubiaceae. Entretanto, trabalhos específicos de caracterização da distília no país são raros e realizados apenas com espécies isoladas ou com alguns grupos de espécies, sendo eles concentrados na Floresta Atlântica, como os trabalhos com *Manettia luteo-rubra* (Passos & Sazima 1995), *Psychotria suterella* (Grandisoli 1997, Lopes & Buzato 2005) *P. jasminoides*, *P. birotula*, *P. mapourioides* e *P. pubigera* (Castro & Oliveira 2002, Castro et al. 2004), *P. nuda* (Castro & Araújo 2004), *P. barbiflora* e *Sabicea cinerea* (Teixeira & Machado 2004a, b, respectivamente), *P. ipecacuanha* (Rossi et al. 2005) e *Palicourea longepedunculata*, *P. marcgravii*, *Psychotria conjugens*, *P. hastisepala*, *P. higrophiloides*, *P. nuda*, *P. sessilis* e *Rudgea lanceolata* (Pereira et al. 2006).

A família é considerada uma das principais famílias da flora brasileira, com cerca de 130 gêneros e aproximadamente 1500 espécies (Souza & Lorenzi 2005). No Cerrado, Rubiaceae é representada por 376 espécies, sendo considerada a sétima família mais rica do bioma (Mendonça et al., no prelo). Devido à sua importância taxonômica, o comportamento fenológico de suas espécies pode influenciar a dinâmica e a estrutura da vegetação de um bioma, pois várias de suas espécies funcionam como fonte alimentar para animais (Castro & Oliveira 2002, Melo et al. 2003, Lopes & Buzato 2005). Estudos fenológicos exclusivos com Rubiaceae no Brasil são escassos e restritos a Floresta Atlântica, podendo citar os estudos com duas espécies de *Psychotria* (Almeida & Alves 2000), com espécies de sub-bosque (Martin-Gajardo & Morellato 2003), com *Psychotria tenuinervis* (Ramos & Santos 2006), com *Psychotria suterella* em oito fragmentos (Lopes & Buzato 2005) e com espécies de diversos gêneros em um fragmento florestal do Sudeste brasileiro (Pereira et al. 2006). Para o Cerrado, dados fenológicos da família são fornecidos apenas com estudos populacionais de biologia reprodutiva (Coelho & Barbosa 2003, Consolaro 2004, Coelho & Barbosa 2004, Amorim & Oliveira 2006).

De maneira semelhante, estudos com aspectos reprodutivos de Rubiaceae no Cerrado são restritos e desenvolvidos com espécies isoladas, como *Psychotria barbiflora* (Monteiro et al. 1991), *P. carthagenensis* (Consolaro, H., dados não publicados), *P. poeppigiana* (Coelho & Barbosa 2004), *P. deflexa* e *Declieuxia fruticosa* (Oliveira & Oliveira 2004), *Palicourea rigida* (Silva 1995), *P. macrobotrys* (Coelho & Barbosa 2003) e *Manettia cordifolia* (Consolaro et al. 2005). Pelo pouco que se conhece a respeito da distília e da fenologia de Rubiaceae no Cerrado, juntamente com o intenso impacto ambiental que o bioma vem sofrendo nas últimas décadas (Ratter et al. 1997, Marini 2001), o principal objetivo do presente trabalho é avaliar a atual situação das espécies distílicas de Rubiaceae do Cerrado para poder assim responder questões a respeito da morfologia floral e da fenologia reprodutiva da família no bioma, como: Quantos táxons de Rubiaceae do Cerrado são distílicos? Quais formas variantes podem ser encontradas a partir da distília? A partir das formas variantes, quais são os caminhos evolutivos que a distília está seguindo? Qual o comportamento fenológico reprodutivo de suas espécies no bioma?

Os dados utilizados nesse estudo têm como fonte principal material de herbário e informações de artigos científicos. Trabalhos de herbários geralmente não possibilitam um completo entendimento da origem das variações encontradas a partir da distília, principalmente relacionadas a sistemas genéticos de incompatibilidade e análises populacionais (Hamilton 1990). Contudo, análises diretas em coleções vegetais podem descrever comportamentos fenológicos gerais (Primack et al. 2004, Miller-Rushing et al. 2006) e responder questões morfológicas e evolutivas relevantes a respeito da distília, como aqueles desenvolvidos para Connaraceae (Lemmens 1989) e *Psychotria* (Rubiaceae) (Hamilton 1990).

MATERIAIS E MÉTODOS

O estudo foi desenvolvido principalmente a partir de material de herbário e incorporação de informações de artigos científicos. Foram incluídas ainda informações procedentes de trabalhos científicos não publicados, observação direta no campo, comunicação pessoal e dados referentes ao

segundo capítulo do presente estudo. Os herbários visitados foram: Universidade de Brasília (UB), EMBRAPA Recursos Genéticos e Biotecnologia (CEN), Reserva Ecológica do IBGE (IBGE), Universidade Federal de Uberlândia (HUFU), Universidade Federal de Mato Grosso do Sul (CGMS), Universidade Federal de Mato Grosso (UFMT), Universidade Federal de Goiás (UFG), Universidade Federal de Minas Gerais (BHCN), Instituto Agrônomo de Campinas (IAC), Universidade de Campinas (UEC) e Jardim Botânico do Rio de Janeiro (RB). Vale ressaltar que os materiais analisados eram, em sua maioria, identificados por especialistas na taxonomia da família.

Os espécimes observados perfazem um total de 175 espécies e tiveram como fonte bibliográfica original as listagens em Cavalcanti & Ramos (2001), Mendonça et al. (1998) e Delprete, P. (com. pess.). Foram examinadas espécies pertencentes a gêneros tidos como distílicos e espécies que apresentavam informações dúbias da existência de distilia no táxon (Bir Bahadur 1968, Ganders 1979, Robbrecht 1988), como a confirmação recente de distilia em *Damnacanthus* (Rubiaceae) (Naiki & Nagamasu 2003). Também foram incluídos os gêneros citados como distílicos por trabalhos reprodutivos, mas que em estudos taxonômicos não mencionavam tal polimorfismo na descrição do táxon.

Foi estabelecido um número máximo de 30 exsicatas por espécie. Em cada exsicata foi averiguada a morfologia floral, a data da coleta, a presença de flores e/ou frutos, a fitofisionomia de ocorrência e o nome e o número do coletor como forma de evitar dupla-análise nos herbários visitados. Não foi possível diferenciar a maturidade em que os frutos se encontravam. Quando não foi possível a observação direta da morfologia floral e, quando autorizado pelo curador do herbário, foram retiradas flores das exsicatas que possuíam duplicatas e, posteriormente, em laboratório, hidratadas, analisadas e morfotipadas. De acordo com as condições morfológicas encontradas, foram estabelecidas oito grandes categorias (Figura 1.2). Para considerar uma espécie entre as categorias (A) a (F), foi estabelecido um número mínimo de três exsicatas por morfo. Muitas vezes, algumas espécies não apresentaram essa numeração pré-estabelecida, com isso foram criadas duas outras categorias consideradas como grupos parcialmente inconclusivos (G) e (H) (Figura 1.2). As

espécies em que foi registrado apenas um morfo por meio de uma ou duas exsicatas e que, eventualmente, fariam parte de uma categoria denominada “Supostamente monomórfica”, foram enquadradas na categoria (G) (Figura 1.2).

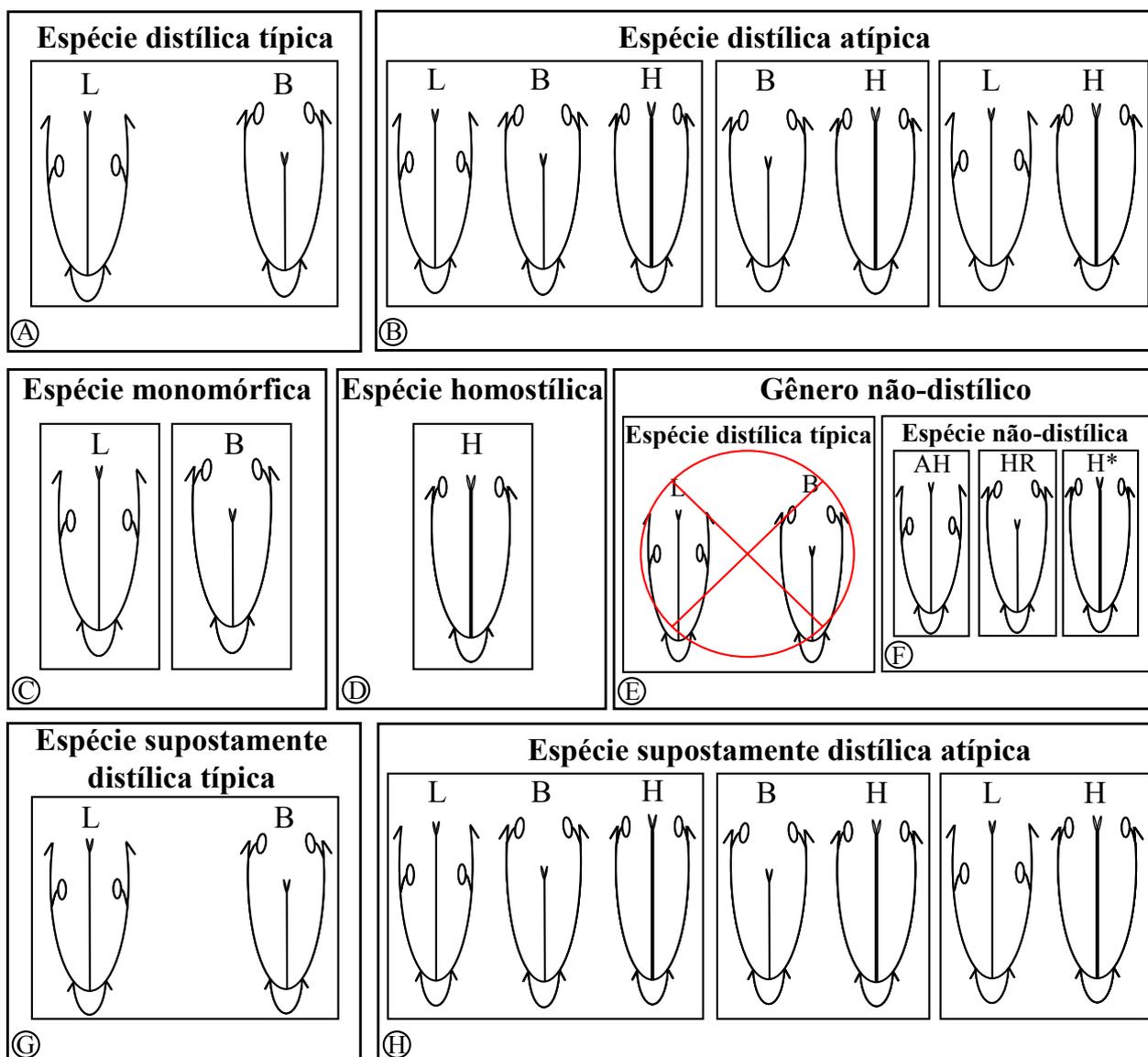


Figura 1.2. Categorias morfológicas estabelecidas a partir das características estruturais observadas em flores de exsicatas de espécies distílicas de Rubiaceae do Cerrado, Brasil. (L) morfo longistilo, (B) brevistilo e (H) homostilo. (AH) morfologia “Approach Hercogamy”, (HR) morfologia Hercogamia Reversa e (H*) morfologia semelhante ao morfo homostilo. Categoria (F) representa gêneros que não apresentaram ao menos uma espécie na categoria (A). A (s) subdivisão (ões) dentro dos quadros de cada categoria refere-se (m) a (s) possível (eis) combinação (ões) morfológica (s) existente (s) em tais grupos. As categorias (A) a (F) apresentaram de três a 30 exsicatas por subdivisão (ões), enquanto as categorias (G) e (H) entre uma e duas exsicatas por morfo, também de acordo com a sua subdivisão.

RESULTADOS

Distília – Todas as três subfamílias amostradas, Cinchonoideae, Ixoroideae e Rubioideae, apresentaram representantes distílicos. Algumas tribos não apresentaram ao menos uma espécie distílica típica, enquanto outras apresentaram espécies distílicas típicas, atípicas e não distílicas (Tabela 1.1).

Foram analisados 19 gêneros e 175 espécies, dos quais *Psychotria* (49 espécies), *Declieuxia* (22), *Rudgea* (17), *Palicourea* (15), *Galianthe* (14), *Faramea* (11) e *Coussarea* (10) foram os mais ricos (Tabela 1.2). Em 15 espécies distribuídas em cinco gêneros não foi possível obter informações morfológicas das exsicatas e também nenhum dado em relação a distília foi encontrado na literatura. Quatro gêneros, compreendendo nove espécies, foram considerados como não-distílicos, sendo eles *Geophila*, *Ladenbergia*, *Perama* e *Sipanea* (Tabela 1.2). O gênero *Gonzalagunia* e *Malanea* foram monoespecíficos e, mesmo apresentando poucas exsicatas, foram classificados como distílicos por terem sido observados flores dos dois morfos (Tabela 1.2).

Alguns gêneros são integralmente distílicos, como *Sabicea*, *Machaonia*, *Coccocypselum*, *Declieuxia*, *Rudgea* e *Galianthe*. Os gêneros *Psychotria*, *Palicourea* e *Manettia* apresentaram espécies tipicamente distílicas e formas variantes. *Psychotria* e *Palicourea* foram os gêneros que mais apresentaram formas variantes. *Oldenlandia*, *Coussarea* e *Faramea* apresentaram espécies distílicas, juntamente com espécies supostamente distílicas atípicas. *Guettarda* apresentou espécies supostamente distílicas, monomórficas e distílicas atípicas (Tabela 1.1, 1.2 e Figura 1.3). De acordo com a lista de espécies de Rubiaceae do Cerrado elaborada por Mendonça et al., no prelo (376 espécies), aliado aos dados de ocorrência de distília nos gêneros do presente estudo, é possível estimar que no Cerrado as espécies distílicas representem, aproximadamente, 41% dessa riqueza.

Algumas espécies consideradas distílicas no presente trabalho, como *Coccocypselum lanceolatum*, manifestaram em estudos populacionais a condição de monomorfismo longistílico (Consolaro, H., dados do segundo capítulo). Especificamente para *Psychotria carthagenensis*, além de populações distílicas no Distrito Federal e no Mato Grosso do Sul (Consolaro, H., dados do

Tabela 1.1. Lista das espécies distílicas de Rubiaceae do Cerrado, Brasil com seus respectivos morfos florais, sistemas reprodutivos retirados de fontes bibliográficas, hábito e fitofisionomias de ocorrência. As informações de hábito e fitofisionomia foram coletadas nas exsicatas e em Mendonça et al., no prelo. As espécies que não apresentam referências são aquelas que fizeram parte apenas da coleta de dados nos herbários. Códigos, abreviações e significado do (*) estão apresentadas ao final da tabela. Sistema de classificação taxonômico adotado por Delprete et al. (2004).

SUBFAMÍLIA/Tribo/espécie (número de exsicatas)	Morfos			Sistema Reprodutivo			Hábito	Fitofisionomia	Referência
	L	B	H	L	B	H			
CINCHONOIDEAE									
Cinchoneae									
<i>Ladenbergia cujabensis</i> Klotzsen (2)	X**						árvore	Cerrado (<i>stricto sensu</i>)	
<i>Ladenbergia graciliflora</i> K. Schum. (1)				X*			árvore	Cerrado (<i>stricto sensu</i>)	
Guettardeae									
<i>Guettarda angelica</i> Mart. ex Muell. Arg. (3)		X					arbusto/subarbusto	Cerrado (<i>lato sensu</i>), Savanas amazônicas	
<i>Guettarda platypoda</i> DC. (4)	X*	X					arbusto	Cerrado (<i>lato sensu</i>), Campo Rupestre (<i>lato sensu</i>), Transição com Mata Atlântica	
<i>Guettarda pohliana</i> Muell. Arg. (14)	X	X	X				árvore	Mata de Galeria, Cerradão	
<i>Guettarda spruceana</i> Muell. Arg. (1)		X*					árvore	Cerrado (<i>lato sensu</i>)	
<i>Guettarda viburnoides</i> Cham. & Schltl (30)		X	X				árvore	Borda de Mata de Galeria, Cerradão, Cerrado (<i>lato sensu</i>)	
<i>Machaonia acuminata</i> Bonpl. (7)	X	X					arbusto	Mata Ciliar, Mata de Galeria	
<i>Machaonia brasiliensis</i> (Humb.) Cham. & Schltl (20)	X	X					arbusto escandente	Mata Ciliar	
<i>Machaonia spinosa</i> Cham. & Schltl (10)	X	X					arbusto	Mata Ciliar, Mata de Galeria	
<i>Gonzalagunia dicocca</i> Cham. & Schltl (8)	X	X*						Mata	
IXOROIDEAE									
Sabiceae									
<i>Sabicea brasiliensis</i> Wernh. (17)	X	X					subarbusto	Cerrado (<i>stricto sensu</i>), Vereda, Campo Sujo (Seco ou Úmido)	
<i>Sabicea grisea</i> Cham. & Schltl (4)	X**	X**					arbusto	Mata Ciliar	
<i>Sabicea humilis</i> S. Moore									
<i>Sabicea villosa</i> Willd. ex Roem. & Schult.									
Sipaneae									
<i>Sipanea hispida</i> Benth. ex Wernh. (21)		X					erva	Cerradão, Cerrado (<i>stricto sensu</i>), Campo Sujo, Brejo	
<i>Sipanea veris</i> S. Moore (1)	X*							Cerrado (<i>lato sensu</i>)	
RUBIOIDEAE									
Coccocypseleae									
<i>Coccocypselum aureum</i> (Spreng.) Cham. & Schltl	X	X					erva	Mata de Galeria, Cerrado (<i>lato sensu</i>)	4
<i>Coccocypselum condalia</i> Pers.	X	X					erva		5. 4
<i>Coccocypselum erythrocephalum</i> Cham. & Schltl	X	X					erva	Mata de Galeria	4
<i>Coccocypselum guianense</i> (Aubl.) K. Schum.	X	X					erva	Mata de Galeria Inundável, Cerrado (<i>lato sensu</i>)	4
<i>Coccocypselum hasslerianum</i> Chod.	X	X							4
<i>Coccocypselum hirsutum</i> Bartl. ex DC.	X	X					erva	Cerrado (<i>lato sensu</i>), Savanas amazônicas, Transição com Amazônia e Mata Atlântica	4
<i>Coccocypselum lanceolatum</i> (Ruiz & Pav.) Pers	X	X					erva	Mata de Galeria, Mata Seca, Cerradão	4
<i>Coccocypselum lyman-smithii</i> Standl.	X	X					erva prostrada	Mata de Galeria, Brejo, Transição com Mata Atlântica	4
<i>Declieuxia amaranthoides</i> Mart. & Zucc. ex Schltl (1)				X*				Cerrado	
<i>Declieuxia aspalathoides</i> Muell. Arg. (18)	X	X					subarbusto	Cerrado (<i>stricto sensu</i>), Campo Rupestre (<i>lato sensu</i>)	
<i>Declieuxia cacuminis</i> Muell. & Arg. var. <i>cacuminis</i> (5)	X	X					arbusto	Campo Rupestre (<i>lato sensu</i>)	

SUBFAMÍLIA/Tribo/espécie	Morfos		Sistema Reprodutivo			Hábito	Fitofisionomia	Referência	
	L	B	H	L	B				H
<i>Declieuxia cacuminis</i> Muell. & Arg. var. <i>decurrens</i> (4)	X	X					subarbusto	Cerrado (<i>lato sensu</i>), Campo Rupestre (<i>lato sensu</i>)	
<i>Declieuxia cordigera</i> var. <i>angustifolia</i> Muell. Arg. (5)	X*	X					erva perene	Campo Sujo, Campo Limpo, Campo Rupestre (<i>lato sensu</i>)	
<i>Declieuxia cordigera</i> var. <i>cordigera</i> Mart. & Zucc. ex. Schult. & Schult. (30)	X	X					erva perene	Campo Sujo, Campo Limpo, Campo Rupestre (<i>lato sensu</i>)	5, 6
<i>Declieuxia cordigera</i> var. <i>divergentiflora</i> (DC.) J. H. Kirkbr. (20)	X	X					erva perene	Borda de Mata, Cerradão, Cerrado Ralo, Campo Limpo	
<i>Declieuxia dasyphylla</i> K. Schum. ex Steyerem. (6)	X	X					subarbusto	Cerrado (<i>lato sensu</i>), Campo Rupestre	
<i>Declieuxia deltoidea</i> Muell. & Arg. var. <i>deltoides</i> (12)	X	X					subarbusto	Cerrado (<i>lato sensu</i>), Campo Rupestre (<i>lato sensu</i>)	
<i>Declieuxia diamantina</i> J. H. Kirkbr. (2)	X**						erva perene	Cerrado (<i>lato sensu</i>), Campo Rupestre (<i>lato sensu</i>)	
<i>Declieuxia diantheroides</i> Standl. (3)	X*	X**					subarbusto	Mata de Galeria, Campo Limpo, Campo Rupestre (<i>lato sensu</i>)	
<i>Declieuxia fruticosa</i> (Roem. & Schult.) Kuntze	X	X		Estil.	Estig.		subarbusto/arbusto	Mata de Galeria (encosta), Cerrado (<i>stricto sensu</i>), Vereda, Campo Sujo, Campo com Murundus, Campo Rupestre (<i>lato sensu</i>), Savanas amazônicas	7
<i>Declieuxia gracilis</i> J. H. Kirkbr. (2)	X*	X*					erva perene	Cerrado (<i>lato sensu</i>), Campo Rupestre (<i>lato sensu</i>)	
<i>Declieuxia irwinii</i> J. H. Kirkbr. (5)	X	X					erva perene	Campo Rupestre (<i>lato sensu</i>)	
<i>Declieuxia juniperina</i> St. Hil. (2)	X*	X*					subarbusto	Mata de Galeria, Campo Rupestre (<i>lato sensu</i>)	
<i>Declieuxia lancifolia</i> J. H. Kirkbr. (14)	X	X					erva perene	Mata de Galeria, Cerrado (<i>lato sensu</i>)	
<i>Declieuxia lysimachioides</i> Zucc. ex Schult. & Schult. (9)	X	X					subarbusto	Cerrado Ralo, Campo Sujo, Campo Limpo	
<i>Declieuxia oenanthioides</i> Mart. & Zucc. ex Schult. & Schult. (28)	X	X					erva perene	Cerrado (<i>stricto sensu</i>), Campo Limpo, Campo Úmido, Brejo, Campo Rupestre	
<i>Declieuxia pruinosa</i> Pohl. ex DC. (8)	X	X					subarbusto	Campo Rupestre (<i>lato sensu</i>)	
<i>Declieuxia saturojoides</i> Mart. & Zucc. ex Schult. & Schult. (8)	X	X					subarbusto	Cerrado (<i>lato sensu</i>), Campo Rupestre (<i>lato sensu</i>), Ambiente rupestre	
<i>Declieuxia spergulifolia</i> Mart. & Zucc. ex Schult. & Schult. (2)	X*	X*					subarbusto	Cerrado (<i>lato sensu</i>), Campo Rupestre (<i>lato sensu</i>)	
<i>Declieuxia verticillata</i> Muell. Arg. (7)	X	X					erva/subarbusto	Cerrado (<i>stricto sensu</i>), Campo Seco	
Coussareae									
<i>Coussarea congestiflora</i> Muell. Arg.							arbusto	Mata Ciliar, Cerrado (<i>lato sensu</i>)	
<i>Coussarea contracta</i> (Walp.) Benth. & Hook. ex Muell. Arg. (2)	X*	X*					árvore	Mata de Galeria (de encosta), Mata Higrófila	5
<i>Coussarea cornifolia</i> (Benth.) Benth. & Hook. f. (7)	X	X					arbusto/arvoreta	Mata Ciliar, Mata de Galeria, Mata Seca Decídua, Cerradão, Campo com Murundus	
<i>Coussarea hirticalyx</i> Standl. (1)		X*					arbusto	Mata Ciliar	
<i>Coussarea hydrangeifolia</i> (Benth.) Benth. & Hook. ex Muell. Arg. (19)	X	X	X*				arbusto ou arvoreta	Mata Ciliar, Mata de Galeria, Mata Seca Decídua, Cerradão, Campo com Murundus	5, 6
<i>Coussarea nodosa</i> Muell. Arg. (8)	X	X					arbusto ou arvoreta	Mata, Cerrado (<i>lato sensu</i>), Típica de Mata Atlântica	
<i>Coussarea ovalis</i> Standl.									
<i>Coussarea paniculata</i> (Vahl.) Standl.									
<i>Coussarea platyphylla</i> Muell. Arg. (11)	X	X					arbusto	Mata Ciliar, Mata de Galeria, Cerrado (<i>lato sensu</i>), Mata Atlântica	
<i>Coussarea tenuiflora</i> Standl.								Mata	
<i>Faramea bracteata</i> Benth. (2)	X*	X*					árvore	Mata de Galeria	
<i>Faramea cyanea</i> Muell. Arg.	X	X					árvore/arbusto	Mata de Galeria, Cerrado (<i>lato sensu</i>), Campo Rupestre (<i>lato sensu</i>)	
<i>Faramea glandulosa</i> Poepp. & Endl.									
<i>Faramea montevidensis</i> (Cham. & Schltdl.) DC.	X	X					arbusto	Cerrado (<i>lato sensu</i>)	5
<i>Faramea multiflora</i> A. Rich. (15)	X	X	X*				arbusto	Mata de Galeria, Mata Seca	
<i>Faramea nettoana</i> Muell. Arg. (1)	X*						árvore/arbusto	Mata	
<i>Faramea nigrescens</i> Mart. (2)	X*	X*					arbóreo	Mata	
<i>Faramea nitida</i> Benth. (2)	X*	X*					arbusto	Mata Seca, Campo Úmido	
<i>Faramea occidentalis</i> (L.) A. Rich. (6)	X	X	X*				arbusto	Mata	
<i>Faramea sessilifolia</i> Aubl. (2)			X*	X*			arbustivo	Mata	
<i>Faramea warmingiana</i> Muell. Arg. (2)	X*		X*				arbóreo	Mata Ciliar	
Hedyotideae									
<i>Manettia cordifolia</i> Mart.	X			Estil.			trepadeira	Campo Rupestre (<i>lato sensu</i>), Área antrópica	1
<i>Manettia irwinii</i> Steyerem.	X	X					erva	Campo Sujo	2
<i>Manettia luteo-rubra</i> (Vell.) Benth.	X	X		Estil.	Estig.		trepadeira	Mata de Galeria	3
<i>Oldenlandia corymbosa</i> L. (3)	X**		X*				erva	Mata e Campo Limpo	
<i>Oldenlandia lancifolia</i> (Schumacher) DC. (1)	X*						erva		
<i>Oldenlandia salzmannii</i> (DC.) Benth. & Hook. f. ex Jacks. (30)	X	X					erva	Mata Ciliar, Borda de Mata de Galeria, Campo Rupestre (<i>lato sensu</i>), Brejo	
Psychotriaceae									
<i>Geophila repens</i> (L.) Johnst. (3)	X						erva	Mata de Galeria	8
<i>Malanea macrophylla</i> Bart. ex Griseb. (5)	X**	X					arbusto	Mata Ciliar, Mata de Galeria	

SUBFAMÍLIA/Tribo/espécie	Morfos			Sistema Reprodutivo			Hábito	Fitofisionomia	Referência
	L	B	H	L	B	H			
<i>Palicourea coriacea</i> (Cham.) K. Schum. (27)	X	X	X				subarbusto	Cerrado (<i>stricto sensu</i>), Campo Sujo, Campo Limpo, Campo Rupestre (<i>lato sensu</i>)	6, 9
<i>Palicourea crocea</i> (Sw.) Roem. & Schult. (28)	X	X					arbusto	Mata Ciliar, Cerrado (<i>lato sensu</i>), Campo Rupestre (<i>lato sensu</i>)	
<i>Palicourea gardneriana</i> (Muell. Arg.) Standl. (3)	X*	X**					arbusto	Mata, Cerrado (<i>lato sensu</i>)	
<i>Palicourea grandifolia</i> (Kunth) Standl. (5)	X	X*	X*				arbusto	Mata	
<i>Palicourea guianensis</i> Aubl. (26)	X	X	X*				árvore	Cerrado (<i>lato sensu</i>)	
<i>Palicourea longepedunculata</i> Gardn. (5)	X	X**		Estil.	Estig.		arbusto	Mata de Galeria	6, 10
<i>Palicourea macrobotrys</i> (Ruiz & Pav.) Roem. & Schult.			X			AC	arbusto/arvoreta	Mata de Galeria, Cerrado (<i>lato sensu</i>)	9, 11
<i>Palicourea marcgravi</i> St. Hil.	X	X					arbusto	Mata Ciliar, Mata de Galeria, Cerradão, Campo Rupestre (<i>lato sensu</i>)	5, 9
<i>Palicourea multiflora</i> A. Rich. var. <i>salicifolia</i> (Presl) Steyerem. (1)		X*					arbusto	Mata	
<i>Palicourea nitidella</i> (Muell. Arg.) Standl. (12)	X		X*				arbusto/arvoreta	Mata, Cerradão	
<i>Palicourea officinalis</i> Mart.	X	X					subarbusto	Cerrado Ralo, Campo Sujo	9
<i>Palicourea rigida</i> Kunth	X	X					arvoreta/arbusto	Borda de Mata de Galeria, Cerrado (<i>stricto sensu</i>), Vereda, Campo Sujo, Campo Limpo, Campo Rupestre	9, 12
<i>Palicourea tetraphylla</i> Cham. & Schldl (10)	X	X					arbusto	Cerrado (<i>lato sensu</i>)	
<i>Palicourea triphylla</i> DC. (4)	X*	X					arbusto	Borda de Mata, Cerrado (<i>lato sensu</i>)	
<i>Palicourea urbaniana</i> Standl. (2)	X**						subarbusto	Campo Rupestre (<i>lato sensu</i>)	
<i>Psychotria amplectens</i> Benth. (7)	X	X					subarbusto	Mata Seca	
<i>Psychotria anceps</i> Kunth (6)	X**	X					arbusto	Mata de Galeria, Savanas amazônicas	
<i>Psychotria bahiensis</i> DC. (2)	X*	X*					arbusto	Mata de Galeria, Campo Rupestre (<i>lato sensu</i>), Amazônia e Mata Atlântica	
<i>Psychotria barbiflora</i> DC.	X	X		Estil.	Estig.		subarbusto/arbusto	Mata de Galeria, Cerrado (<i>lato sensu</i>), Vereda, Savanas amazônicas	13, 14
<i>Psychotria brachybotrya</i> Muell. Arg. (3)	X**	X*					arbusto	Mata	
<i>Psychotria bracteocardia</i> (DC.) Muell. Arg. (6)	X**	X					arbusto	Mata	
<i>Psychotria capitata</i> Ruiz & Pav.	X	X					subarbusto	Mata Ciliar, Mata de Galeria, Cerrado Rupestre	9
<i>Psychotria carthagenensis</i> Jacq.	X	X	X	AC			árvore/arbusto	Mata Ciliar, Mata de Galeria	9, 15, 20
<i>Psychotria cephalantha</i> (Muell. Arg.) Standl. (12)	X	X					arbusto	Mata	5, 6
<i>Psychotria colorata</i> (Roem. & Schult.) Muell. Arg. (22)	X	X					subarbusto	Mata de Galeria, Mata Seca	
<i>Psychotria deflexa</i> DC.	X	X		Estil.	Estig.		subarbusto	Mata Ciliar, Mata de Galeria, Cerrado (<i>lato sensu</i>)	7
<i>Psychotria erecta</i> (Aubl.) Standl. & Steyerem. (2)	X**						arbusto	Mata	
<i>Psychotria formosa</i> Cham. & Schldl (1)		X*					arbusto	Mata	
<i>Psychotria forsteronioides</i> Muell. Arg. (3)	X**	X*					erva	Mata Ciliar	
<i>Psychotria hastisepala</i> Muell. Arg. (4)	X**	X**		Estil.	Estig.		arbusto	Mata Ciliar	10
<i>Psychotria hoffmannseggiana</i> (Roem. & Schult.) Muell. Arg.	X	X					subarbusto	Mata de Galeria, Cerradão, Campo Rupestre (<i>lato sensu</i>)	9
<i>Psychotria hygrophiloides</i> Benth. (5)	X**	X			Estig.		arbusto	Mata, Campo Rupestre (<i>lato sensu</i>)	10
<i>Psychotria involucrata</i> Sw.									
<i>Psychotria iodotricha</i> Muell. Arg. (9)	X	X					erva	Mata de Galeria	
<i>Psychotria leiocarpa</i> Cham. & Schldl	X	X					arbusto/subarbusto	Mata Ciliar, Mata de Galeria, Mata Higrófila, Brejo	9
<i>Psychotria lupulina</i> Benth. (20)	X	X					arbusto	Mata de Galeria	5, 6
<i>Psychotria malaneoides</i> Muell. Arg.	X						arbusto/arvoreta	Mata, Cerradão	5
<i>Psychotria mapourioides</i> DC.	X	X		Estil.	Estig.		árvore/arvoreta	Mata de Galeria, Vereda	9, 16
<i>Psychotria microcarpa</i> Muell. Arg. (2)	X*	X*					arbusto	Mata de Galeria, Campo Rupestre (<i>lato sensu</i>)	
<i>Psychotria myriantha</i> Muell. Arg. (5)	X*	X	X*				subarbusto	Mata de Galeria	6, 10
<i>Psychotria nitidula</i> Cham. & Schldl (4)		X					arbusto	Mata	
<i>Psychotria nemorosa</i> Gardn.	X	X					subarbusto	Mata de Galeria	5
<i>Psychotria niveobarbata</i> (Muell. Arg.) Britton (6)	X**	X					erva	Mata	
<i>Psychotria platypoda</i> DC. (6)	X	X*					arbusto	Mata	
<i>Psychotria poeppigiana</i> Muell. Arg.	X	X		Estil.	Estig.		subarbusto/arbusto	Mata de Galeria, Cerrado (<i>lato sensu</i>)	17

SUBFAMÍLIA/Tribo/espécie	Morfos			Sistema Reprodutivo			Hábito	Fitofisionomia	Referência
	L	B	H	L	B	H			
<i>Psychotria proxima</i> Standl. (4)	X	X*					arbusto	Mata Ciliar, Mata de Galeria, Buritizal, Vereda	
<i>Psychotria prunifolia</i> (Kunth) Steyerem.	X						subarbusto	Mata de Galeria, Cerradão, Vereda	9
<i>Psychotria pubigera</i> Schltldl (10)	X	X		Estil.	Estig.		árvore	Mata	16
<i>Psychotria racemosa</i> (Aubl.) Raechsch	X	X					subarbusto	Mata	9
<i>Psychotria regnellii</i> Muell. Arg. (2)	X*	X*					arbusto	Mata Seca, Cerrado (<i>lato sensu</i>)	
<i>Psychotria ruellifolia</i> (Cham. & Schltldl) Muell. Arg. (5)	X**	X					arbusto	Mata	5, 6
<i>Psychotria rupestris</i> Muell. Arg.									
<i>Psychotria sciaphila longicalyx</i> Steyerem. (1)	X*						subarbusto	Mata de Galeria	
<i>Psychotria sphaerocephala</i> Muell. Arg. (3)	X**	X*					arbusto	Mata, Cerrado (<i>lato sensu</i>)	
<i>Psychotria stachyoides</i> Benth.	X	X					arbusto	Mata de Galeria, Cerrado (<i>lato sensu</i>), Campo Úmido	5
<i>Psychotria stipulosa</i> Muell. Arg. (9)	X	X					arbusto	Mata, Cerradão	
<i>Psychotria subtriflora</i> Muell. Arg. (7)	X**	X					arbusto	Cerrado (<i>lato sensu</i>)	
<i>Psychotria trichophora</i> Muell. Arg. (2)	X**						erva	Mata	
<i>Psychotria trichophoroides</i> Muell. Arg.	X	X					erva	Mata de Galeria	9
<i>Psychotria tristicula</i> Standl. (2)	X**						arbusto	Mata, Cerrado (<i>lato sensu</i>)	
<i>Psychotria umbellata</i> Vell. (2)	X*	X*					arbusto	Mata	
<i>Psychotria vellosiana</i> Benth. (syn. <i>P. sessilis</i>)	X	X		Estig.	Estig.		arbusto	Mata Ciliar, Mata Higrófila, Mata Seca, Campo Rupestre (<i>lato sensu</i>)	5
<i>Psychotria warmingii</i> Muell. Arg. (4)	X	X*					arbusto	Mata de Galeria	
<i>Psychotria paracatuensis</i> Standl. (2)	X**						arbusto	Mata, Vereda, Campo Úmido	
<i>Rudgea burchelliana</i> Muell. Arg.							arbusto	Cerrado (<i>lato sensu</i>)	
<i>Rudgea celestrinea</i> Muell. Arg.									
<i>Rudgea coriacea</i> (Spreng.) K. Schum. (2)	X*	X*						Mata Atlântica e Mata de Galeria	
<i>Rudgea cornifolia</i> (Roem. & Schult.) Standl. (7)	X**	X					arbusto	Mata Ciliar	
<i>Rudgea corymbulosa</i> Benth. (2)	X*	X*					arbusto	Mata	
<i>Rudgea discolor</i> Benth. (2)	X*	X*					arbusto		
<i>Rudgea erioloba</i> Benth. (6)	X	X*					arbusto/arvoreta	Mata de Galeria, Mata Seca, Cerrado (<i>lato sensu</i>), Campo Rupestre (<i>lato sensu</i>)	
<i>Rudgea goyazensis</i> Muell. Arg.									
<i>Rudgea jacobinensis</i> Muell. Arg.	X	X					arbusto		5
<i>Rudgea lacerostipula</i> K. Schum.									
<i>Rudgea lanceolata</i> (Cham. & Schltldl.) Benth.	X	X		Estig.	Estig.		arbusto	Mata	10
<i>Rudgea myrsinifolia</i> Benth.	X*						arbusto		
<i>Rudgea obtusa</i> Standl. (6)	X	X*					arbusto	Cerrado (<i>lato sensu</i>)	
<i>Rudgea parquoides</i> (Cham.) Muell. Arg. (6)	X	X					arbusto	Mata	
<i>Rudgea parvifolia</i> (Cham.) Muell. Arg.							arbusto	Mata, Cerrado (<i>lato sensu</i>), Campo Rupestre (<i>lato sensu</i>)	
<i>Rudgea tomentosa</i> Rusby									
<i>Rudgea viburnoides</i> (Cham.) Benth. (23)	X	X					arvoreta/arbusto	Mata de Galeria, Mata Seca, Cerradão, Cerrado (<i>lato sensu</i>), Vereda, Campo Sujo	
Spermacoaceae									
<i>Galianthe angustifolia</i> (Cham. & Schlecht) E. L. Cabral (8)	X	X					subarbusto	Cerrado (<i>lato sensu</i>), Campo Rupestre (<i>lato sensu</i>), Área antrópica	6, 18
<i>Galianthe brasiliensis</i> (Spreng.) E. L. Cabral & Bacigalupo (8)	X	X					subarbusto	Campo Rupestre (<i>lato sensu</i>), Margem de córrego	
<i>Galianthe corymbosa</i> (Ruiz. & Pav.) E. L. Cabral (18)	X	X					arbusto	Campo rupestre, Campo limpo, Cerrado (<i>lato sensu</i>)	
<i>Galianthe cristata</i> (S. Moore) E. L. Cabral (2)	X**						subarbusto	Cerrado (<i>lato sensu</i>)	
<i>Galianthe dichasia</i> (Sucre & C. G. Costa) E. L. Cabral (3)	X**	X*					erva	Cerrado (<i>lato sensu</i>)	
<i>Galianthe eupatorioides</i> (Cham. & Schltldl) (2)	X**						subarbusto	Cerrado (<i>stricto sensu</i>), Vereda, Campo Sujo	
<i>Galianthe grandifolia</i> E. L. Cabral (28)	X	X					subarbusto	Cerrado (<i>lato sensu</i>), Vereda, Campo Sujo, Campo Limpo, Campo Rupestre (<i>lato sensu</i>)	
<i>Galianthe laxa</i> (Cham. & Schltldl.) E. L. Cabral (7)	X	X					erva	Campo sujo. Mata	
<i>Galianthe liliifolia</i> (Standl.) E. L. Cabral (10)	X	X					erva	Campo limpo. Campo rupestre	

SUBFAMÍLIA/Tribo/espécie	Morfos			Sistema Reprodutivo			Hábito	Fitofisionomia	Referência
	L	B	H	L	B	H			
<i>Galianthe longispala</i> E. L. Cabral (2)	X*	X*					subarbusto	Cerrado (<i>stricto sensu</i>), Campo Sujo, Campo Rupestre (<i>stricto sensu</i>)	19
<i>Galianthe matogrossiana</i> E. L. Cabral (2)	X*	X*					subarbusto	Cerrado (<i>lato sensu</i>)	19
<i>Galianthe peruviana</i> (Pers.) E. L. Cabral	X	X					subarbusto	Campo Sujo	9
<i>Galianthe valerianoides</i> (Cham. & Schltld.) E. L. Cabral	X	X					erva	Mata de Galeria, Cerrado Ralo, Campo Sujo, Campo Úmido	9
<i>Galianthe verbenoides</i> (Cham. & Schltld.) Griseb. (6)	X	X**					subarbusto	Cerrado (<i>stricto sensu</i>), Campo Úmido	
Peramae									
<i>Perama hirsuta</i> Aubl. (29)	X		X*				erva	Cerrado (<i>lato sensu</i>), Vereda, Campo Úmido, Savanas amazônicas	
<i>Perama harleyi</i> J. H. Kirkbr. & Steyer. (3)	X						erva perene	Campo Rupestre (<i>lato sensu</i>)	
<i>Perama holosericea</i> (Naud.) Wurd. & Steyer. (2)	X**						erva	Campo Rupestre (<i>lato sensu</i>)	
<i>Perama sparsiflora</i> Standl. ex Steyer. & J. H. Kirkbr. (1)	X*						erva perene	Campo Rupestre (<i>lato sensu</i>)	
Total de espécies = 175									

Morfos: Longistilo (L), Brevistilo (B) e Homostilo (H). (X) observação do morfo em no mínimo três e no máximo 30 exsicatas. (X*) morfo floral observado em apenas uma exsicata. (X**) morfo floral observado em apenas duas exsicatas. Sistema Reprodutivo: Estil.: Interrupção do tubo polínico ao longo do estilete. Estig.: Interrupção do tubo polínico no estigma. AC: Autocompatível. Referência: 1. Consolaro et al. 2005. 2. Macias 1998. 3. Passos & Sazima 1995. 4. Costa 2004. 5. Jung-Medaçolli & Melhem 1995. 6. Dados do presente trabalho aliado com informações bibliográficas. 7. Oliveira & Oliveira 2004. 8. Observação pessoal. 9. Dados não publicados. 10. Pereira et al. 2006. 11. Coelho & Barbosa 2003. 12. Silva 1995. 13. Monteiro et al. 1991. 14. Teixeira & Machado 2004. 15. Consolaro 2004. 16. Castro et al. 2004. 17. Coelho & Barbosa 2004. 18. Freitas & Sazima 2006. 19. Cabral 2004. 20. Comunicação pessoal com pesquisadores.

Tabela 1.2. Ocorrência de distília e não-distília, número de espécies analisadas e forma de variação distílica encontrada por gênero nas espécies distílicas de Rubiaceae do Cerrado, Brasil. “X” combinação morfológica observada, numeração entre parênteses “sem asterisco” corresponde ao número de espécies observadas com tal combinação em no mínimo três exsicatas, numeração entre parênteses “com asterisco” corresponde ao número de espécies observadas com tal combinação em apenas um ou duas exsicatas. Morfo longistilo (L), brevistilo (B), homostilo (H), monomorfismo longistilo (Mono L) e monomorfismo brevistilo (Mono B).

Categoria	Gênero	Número de espécies	Forma de variação						
			L, B e H	L e H	B e H	H	Mono L	Mono B	
Distílico	Integral	<i>Coccocypselum</i>	8						
		<i>Declieuxia</i>	22						
		<i>Galianthe</i>	14						
		<i>Gonzalagunia</i>	1						
		<i>Machaonia</i>	3						
		<i>Malanea</i>	1						
		<i>Rudgea</i>	17						
		<i>Sabicea</i>	4						
	Parcial	<i>Coussarea</i>	10	X (1*)					
		<i>Faramea</i>	11	X (1*)	X (1*)	X (1*)			
		<i>Guettarda</i>	5	X (1)		X (1)			X (1)
		<i>Manettia</i>	3					X (1)	
		<i>Oldenlandia</i>	3		X (1*)				
		<i>Palicourea</i>	15	X (1 e 2*)	X (1*)		X (1)		
		<i>Psychotria</i>	49	X (1 e 1*)	X (1*)			X (2)	X (1)
Não-distílico	<i>Geophila</i>	1							
	<i>Ladenbergia</i>	2							
	<i>Perama</i>	4							
	<i>Sipanea</i>	2							
Total	19	175							

segundo capítulo), foram encontradas populações monomórficas longistílicas no Triângulo Mineiro e no DF (Consolaro, H., dados do segundo capítulo, Consolaro 2004) e populações homostílicas no nordeste do país (Machado, I. C., com. pess.).

Levando em consideração as oito categorias sugeridas para documentar a distília em Rubiaceae, é possível afirmar que o sistema da família no Cerrado é pouco variável, já que as espécies distílicas típicas e as supostamente distílicas perfazem 88% das espécies analisadas, enquanto as condições derivadas da distília somam apenas 12% (Figura 1.3). Foram encontrados gêneros com todas as espécies distílicas até gêneros considerados como distílicos por alguns trabalhos, por exemplo, *Geophila* e *Perama* (Bir Bahadur 1968), mas cuja morfologia floral das espécies não correspondeu a tal condição (Tabela 1.1 e Figura 1.3). Dentre as espécies estudadas, 71 (47%) são distílicas típicas, 58 (38%) supostamente distílicas, quatro (3%) distílicas atípicas, 11

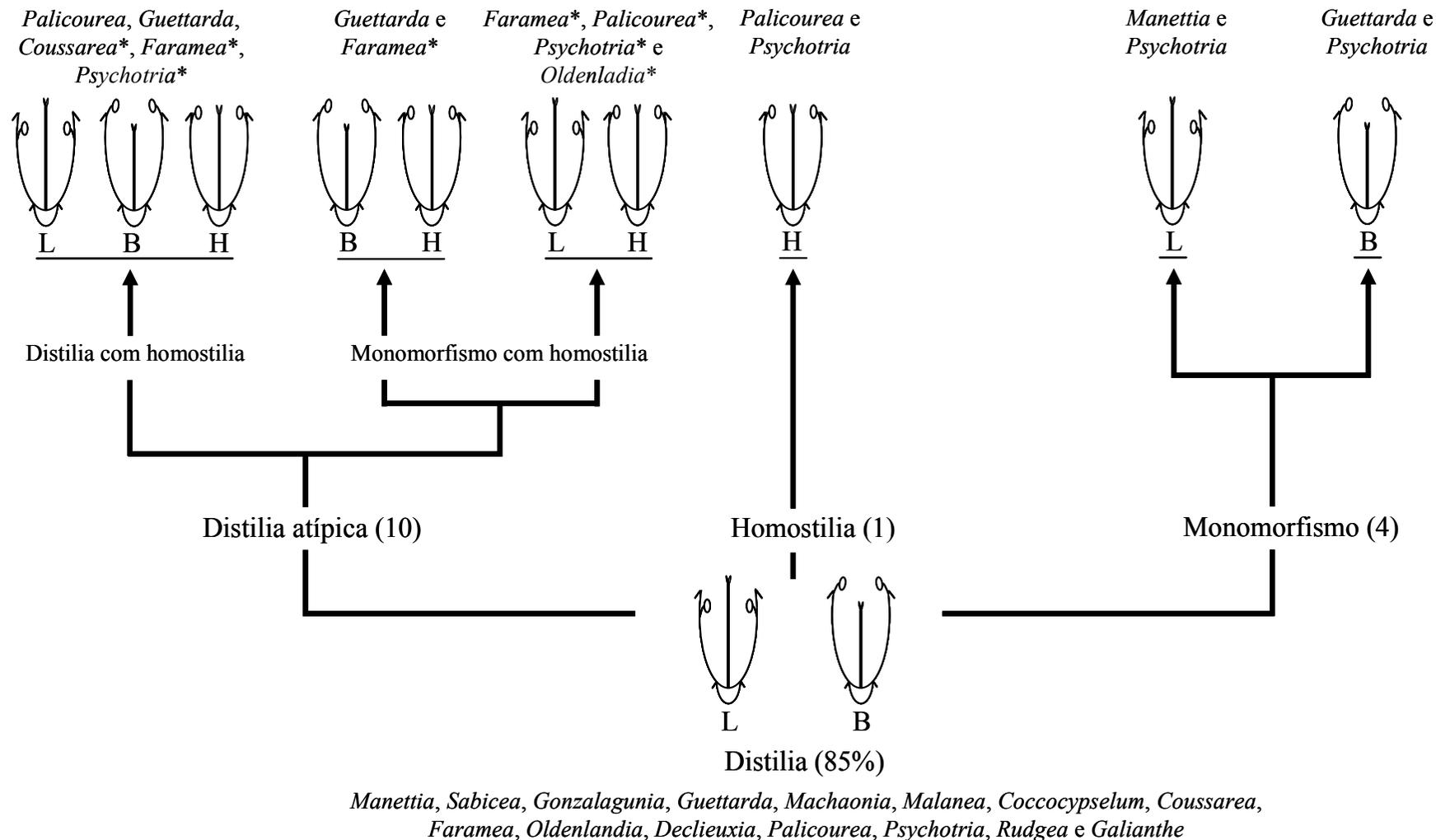


Figura 1.3. Variações nos padrões distílicos que podem ser encontradas nas espécies de Rubiaceae do Cerrado, Brasil, suas porcentagens e os respectivos gêneros com tal condição. A porcentagem do item “Homostilia” e “Monomorfismo” correspondem à categoria C e D, respectivamente, a do “Distilia” ao somatório das categorias A e G e a do “Distilia atípica” ao somatório das categorias B e H. Gêneros com (*) indicam que os resultados são compostos apenas por espécies dentro das categorias G e H. Morfo longistilo (L), brevistilo (B) e homostilo (H).

(7%) supostamente distílicas atípicas, seis (4%) monomórficas e uma (1%) homostílica (Figura 1.3). Vale enfatizar que as espécies consideradas como não-distílicas não entraram nesses cálculos.

Reunindo todas essas categorias morfológicas, de maneira exploratória, foi elaborado um fluxograma evolutivo baseado nos resultados encontrados na simulação computacional de Charlesworth & Charlesworth (1979a), parcialmente descrita na Introdução (Figura 1.1). As etapas de substituição gradual do morfo homostílico observada por esses autores foram aqui chamadas de fases evolutivas, sendo elas representadas pelas categorias em que o morfo homostilo estava presente. Mesmo que a simulação tenha sido realizada no âmbito populacional e o fluxograma pela junção das variações distílicas da família, a exploração dessa simulação é oportuna, pois a “substituição gradual” e as “fases evolutivas” representam, na verdade, estágios de um processo com causas finais, até certo ponto, semelhantes, ou seja, a dominância do morfo homostilo (Figura 1.4).

Sistema de incompatibilidade - O sistema reprodutivo das espécies analisadas de Rubiaceae do Cerrado mostram que o SEHet não atua de acordo com o esperado de um sistema esporofítico, pois os dados obtidos indicam que existem variações nos locais de interrupção dos tubos polínicos entre e dentro das espécies (Tabela 1.1). Nove das 15 espécies observadas apresentam mecanismo que diferem principalmente no comportamento do crescimento dos tubos polínicos no morfo longistilo, enquanto apenas duas seguem os padrões do SEHet. Esse comportamento diferenciado nas espécies analisadas é marcado pela interrupção ao longo do estilete no morfo longistilo. Os outros comportamentos reprodutivos encontrados nas espécies estudadas são referentes à presença de variações morfológicas dentro dos padrões distílicos, como autocompatibilidade na homostílica *Palicourea macrobotrys* (Coelho & Barbosa 2003, Consolaro, H., dados do terceiro capítulo), autoincompatibilidade e intramorfo-compatibilidade na monomórfica longistílica *Manettia cordifolia* (Consolaro et al. 2005) e autocompatibilidade na população monomórfica longistílica de

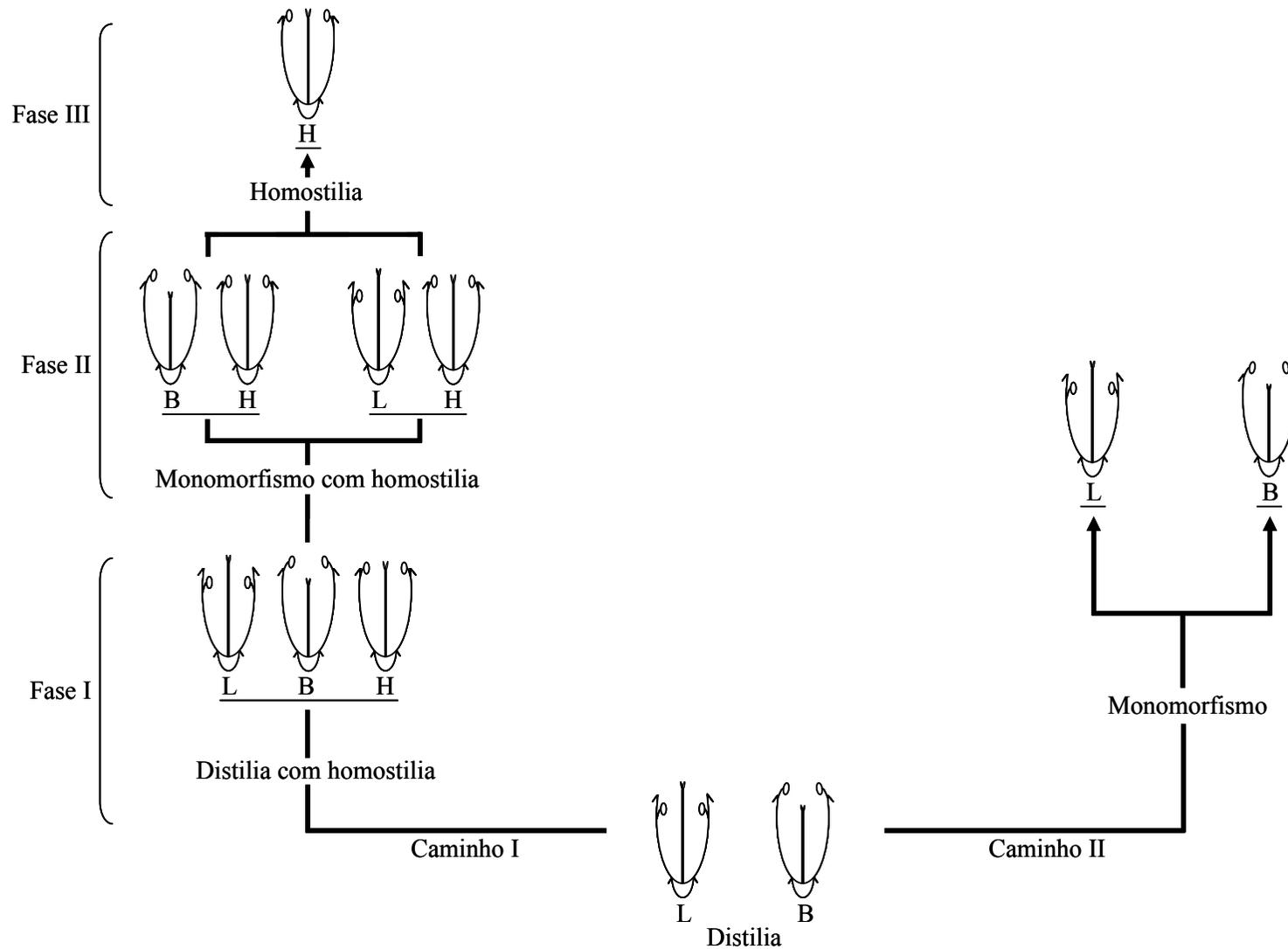


Figura 1.4. Fluxograma evolutivo baseado nas variações morfológicas encontradas nas espécies distílicas de Rubiaceae do Cerrado, Brasil, tendo como apoio os resultados da simulação computacional realizada por Charlesworth & Charlesworth (1979a). Morfo longistilo (L), brevistilo (B) e homostilo (H).

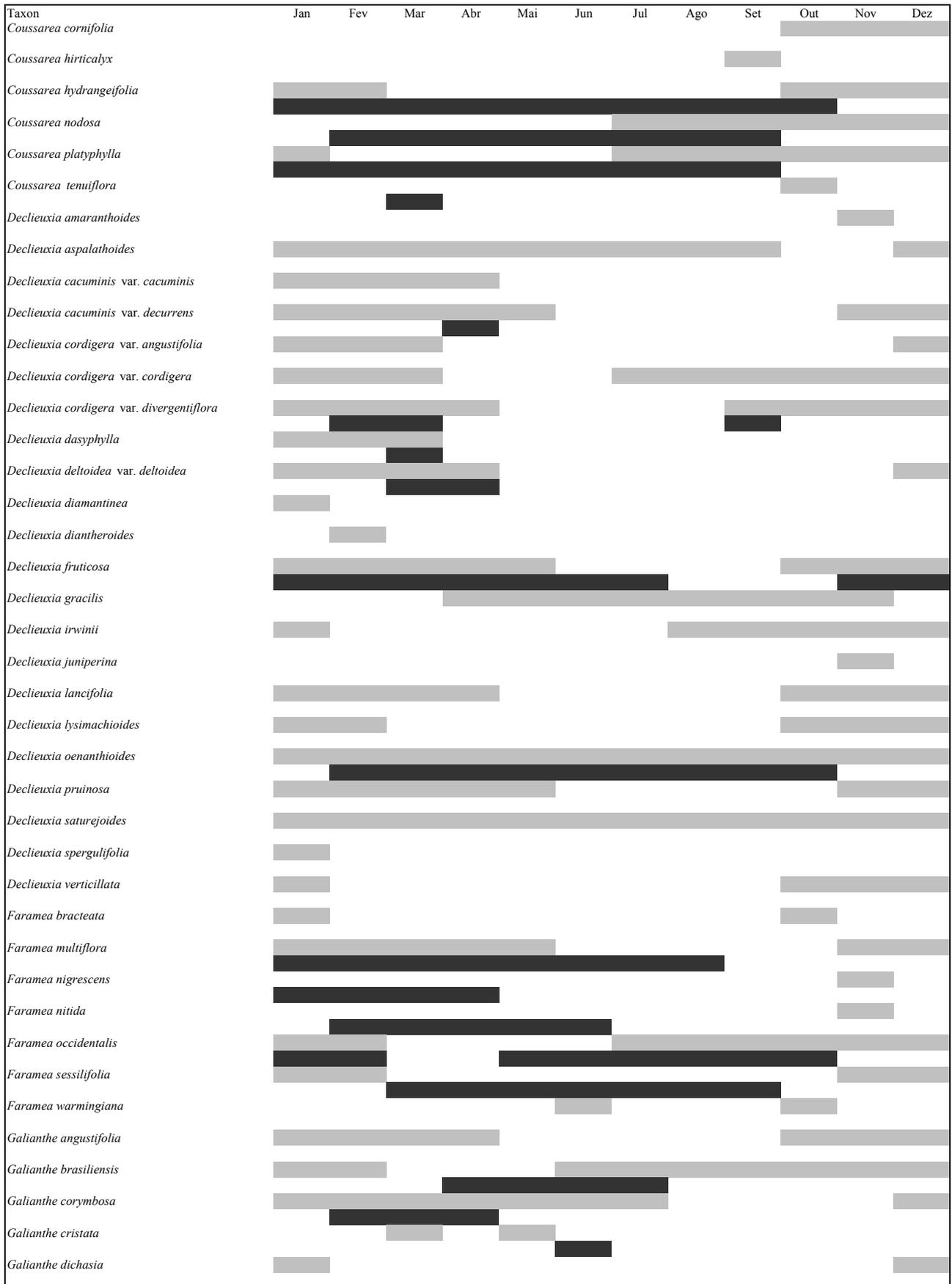
Psychotria carthagenensis (Consolaro 2004). As informações referentes à *P. hygrophiloides* (Pereira et al. 2006) não permitem conclusões mais detalhadas, já que o comportamento dos tubos polínicos foi observado apenas para o morfo brevistilo.

Fenologia - A floração das Rubiaceae do Cerrado ocorreu ao longo do ano, contudo houve uma maior concentração durante a segunda (outubro a dezembro) e o início da primeira (janeiro) estação chuvosa do ano. Houve uma ligeira queda entre os meses de fevereiro e setembro com os menores valores concentrados no período mais seco do ano (maio a setembro). A frutificação também foi observada ao longo do ano, mas houve uma maior ocorrência durante o período chuvoso e início da seca (fevereiro a maio) (Figuras 1.5 e 1.6). O mesmo comportamento de floração e frutificação foi observado quando os dados foram analisados por hábito, fitofisionomia e nos gêneros mais ricos (Figuras 1.7, 1.8 e 1.9).

DISCUSSÃO

Dúvidas e dificuldades na interpretação da origem das formas consideradas derivadas da distília podem surgir, visto que elas podem ser tanto formas morfológicas ancestrais quanto representantes realmente derivados da distília (Barrett & Shore 1987). No entanto, pela distília ser uma característica primitiva e comum em Rubiaceae (Bir Bahadur 1968, Anderson 1973) e, além disso, ser uma condição natural em muitos dos gêneros tratados no presente estudo, as formas variantes foram consideradas como derivadas da distília.

As distintas formas de expressão dos grupos variantes entre *taxa* heterostílicos são consideradas produtos da quebra do supergene em função da instabilidade genética gerada por possíveis alterações ambientais e, principalmente por pressões de seleção diferenciadas impostas pela qualidade do serviço de polinização (Charlesworth & Charlesworth 1979a, Barrett & Richards 1990). Essa instabilidade genética pode variar entre os *taxa* de modo que cada táxon pode responder



continuação

Taxon	Jan	Fev	Mar	Abr	Mai	Jun	Jul	Ago	Set	Out	Nov	Dez
<i>Galianthe eupatoriodes</i>					■						■	
<i>Galianthe grandifolia</i>	■	■	■	■	■	■	■	■	■			
<i>Galianthe laxa</i>	■	■	■	■	■	■	■	■	■			
<i>Galianthe liliifolia</i>	■	■	■	■	■	■	■	■	■			■
<i>Galianthe verbenoides</i>	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■
<i>Geophila repens</i>	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■
<i>Gonzalagunia dicocca</i>	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■
<i>Guettarda angelica</i>	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■
<i>Guettarda burchelliana</i>		■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■
<i>Guettarda platypoda</i>	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■
<i>Guettarda pohliana</i>	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■
<i>Guettarda spruceana</i>	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■
<i>Guettarda viburnoides</i>	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■
<i>Ladenbergia cujabensis</i>		■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■
<i>Ladenbergia graciliflora</i>			■	■	■	■	■	■	■	■	■	■
<i>Machaonia acuminata</i>	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■
<i>Machaonia brasiliensis</i>	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■
<i>Machaonia spinosa</i>	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■
<i>Manettia cordifolia</i>	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■
<i>Manettia luteo-rubra</i>	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■
<i>Malanea macrophylla</i>	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■
<i>Oldenlandia corymbosa</i>	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■
<i>Oldenlandia lancifolia</i>					■	■	■	■	■	■	■	■
<i>Oldenlandia salzmantii</i>	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■
<i>Palicourea coriacea</i>	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■
<i>Palicourea crocea</i>	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■
<i>Palicourea gardneriana</i>		■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■
<i>Palicourea grandifolia</i>		■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■
<i>Palicourea guianensis</i>	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■
<i>Palicourea longepedunculata</i>		■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■
<i>Palicourea macrobotrys</i>	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■
<i>Palicourea marcgravii</i>	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■
<i>Palicourea multiflora</i> var. <i>salicifolia</i>				■	■	■	■	■	■	■	■	■
<i>Palicourea nicoteanefolia</i>	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■
<i>Palicourea nitidella</i>		■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■
<i>Palicourea officinalis</i>	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■
<i>Palicourea rigida</i>	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■
<i>Palicourea tetraphylla</i>	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■
<i>Palicourea triphylla</i>	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■
<i>Palicourea urbaniana</i>											■	■
<i>Palicourea weddelliana</i>	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■

continuação

Taxon	Jan	Fev	Mar	Abr	Mai	Jun	Jul	Ago	Set	Out	Nov	Dez
<i>Perama hirsuta</i>	[Barra cinza]											
<i>Perama harleyi</i>	[Barra cinza]											
<i>Perama holosericea</i>	[Barra cinza]											
<i>Perama sparsiflora</i>	[Barra cinza]											
<i>Psychotria amplectens</i>	[Barra cinza]											
<i>Psychotria anceps</i>	[Barra cinza]											
<i>Psychotria barbiflora</i>	[Barra cinza]											
<i>Psychotria brachybotrya</i>	[Barra cinza]											
<i>Psychotria bracteocardia</i>	[Barra cinza]											
<i>Psychotria capitata</i>	[Barra cinza]											
<i>Psychotria carthagenensis</i>	[Barra cinza]											
<i>Psychotria cephalantha</i>	[Barra cinza]											
<i>Psychotria colorata</i>	[Barra cinza]											
<i>Psychotria deflexa</i>	[Barra cinza]											
<i>Psychotria erecta</i>	[Barra cinza]											
<i>Psychotria formosa</i>	[Barra cinza]											
<i>Psychotria forsteronioides</i>	[Barra cinza]											
<i>Psychotria hastisepala</i>	[Barra cinza]											
<i>Psychotria hoffmannseggiana</i>	[Barra cinza]											
<i>Psychotria hygrophiloides</i>	[Barra cinza]											
<i>Psychotria iodotricha</i>	[Barra cinza]											
<i>Psychotria leiocarpa</i>	[Barra cinza]											
<i>Psychotria lupulina</i>	[Barra cinza]											
<i>Psychotria malaneoides</i>	[Barra cinza]											
<i>Psychotria mapourioides</i>	[Barra cinza]											
<i>Psychotria microcarpa</i>	[Barra cinza]											
<i>Psychotria myriantha</i>	[Barra cinza]											
<i>Psychotria nitidula</i>	[Barra cinza]											
<i>Psychotria niveobarbata</i>	[Barra cinza]											
<i>Psychotria platypoda</i>	[Barra cinza]											
<i>Psychotria poeppigiana</i>	[Barra cinza]											
<i>Psychotria proxima</i>	[Barra cinza]											
<i>Psychotria prunifolia</i>	[Barra cinza]											
<i>Psychotria pubigera</i>	[Barra cinza]											
<i>Psychotria racemosa</i>	[Barra cinza]											
<i>Psychotria regnellii</i>	[Barra cinza]											
<i>Psychotria ruelliiifolia</i>	[Barra cinza]											
<i>Psychotria sciaphila longicalyx</i>	[Barra cinza]											
<i>Psychotria sessilis</i>	[Barra cinza]											
<i>Psychotria sphaerocephala</i>	[Barra cinza]											
<i>Psychotria stipulosa</i>	[Barra cinza]											

continuação

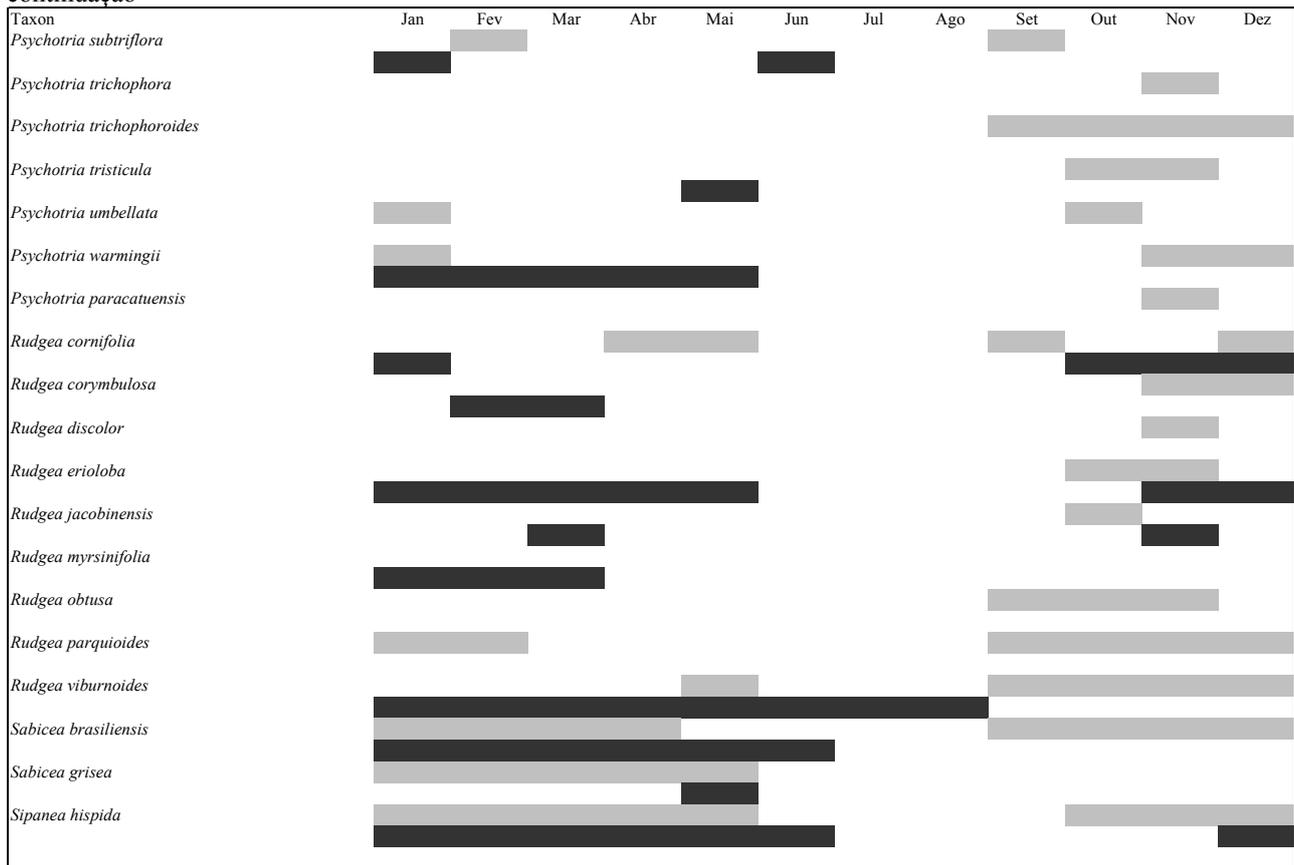


Figura 1.5. Floração e frutificação de 141 espécies distílicas de Rubiaceae do Cerrado, Brasil. As barras cinzas correspondem a fenofase floração e as pretas a frutificação.

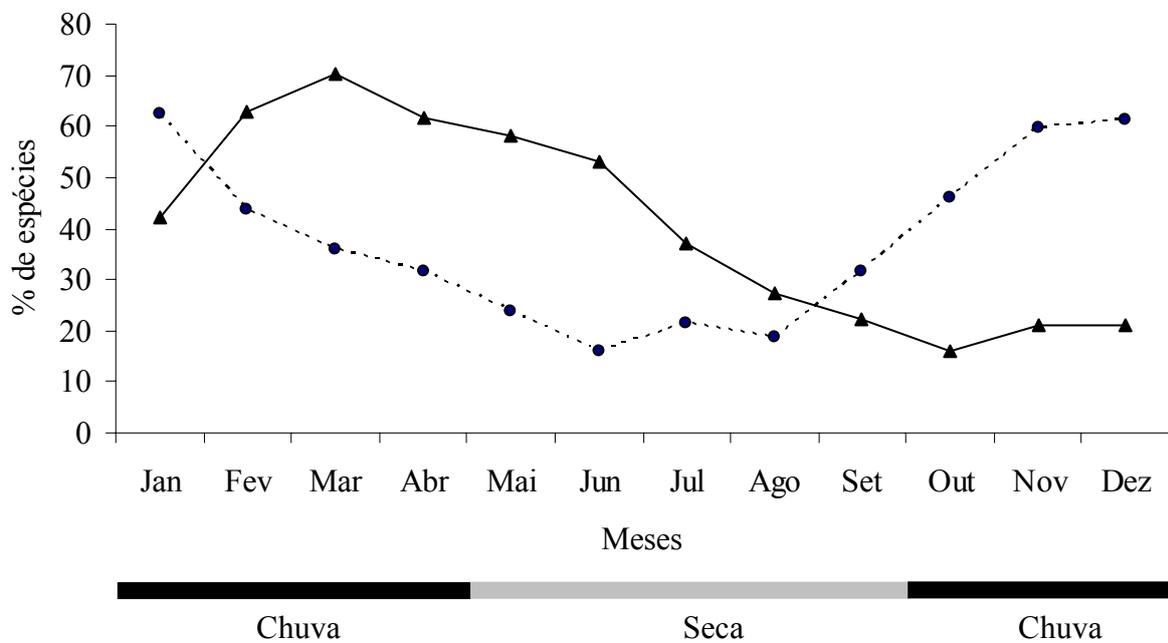


Figura 1.6. Fenograma geral de floração e frutificação de 141 espécies distílicas de Rubiaceae do Cerrado, Brasil. (●) Floração e (▲) Frutificação.

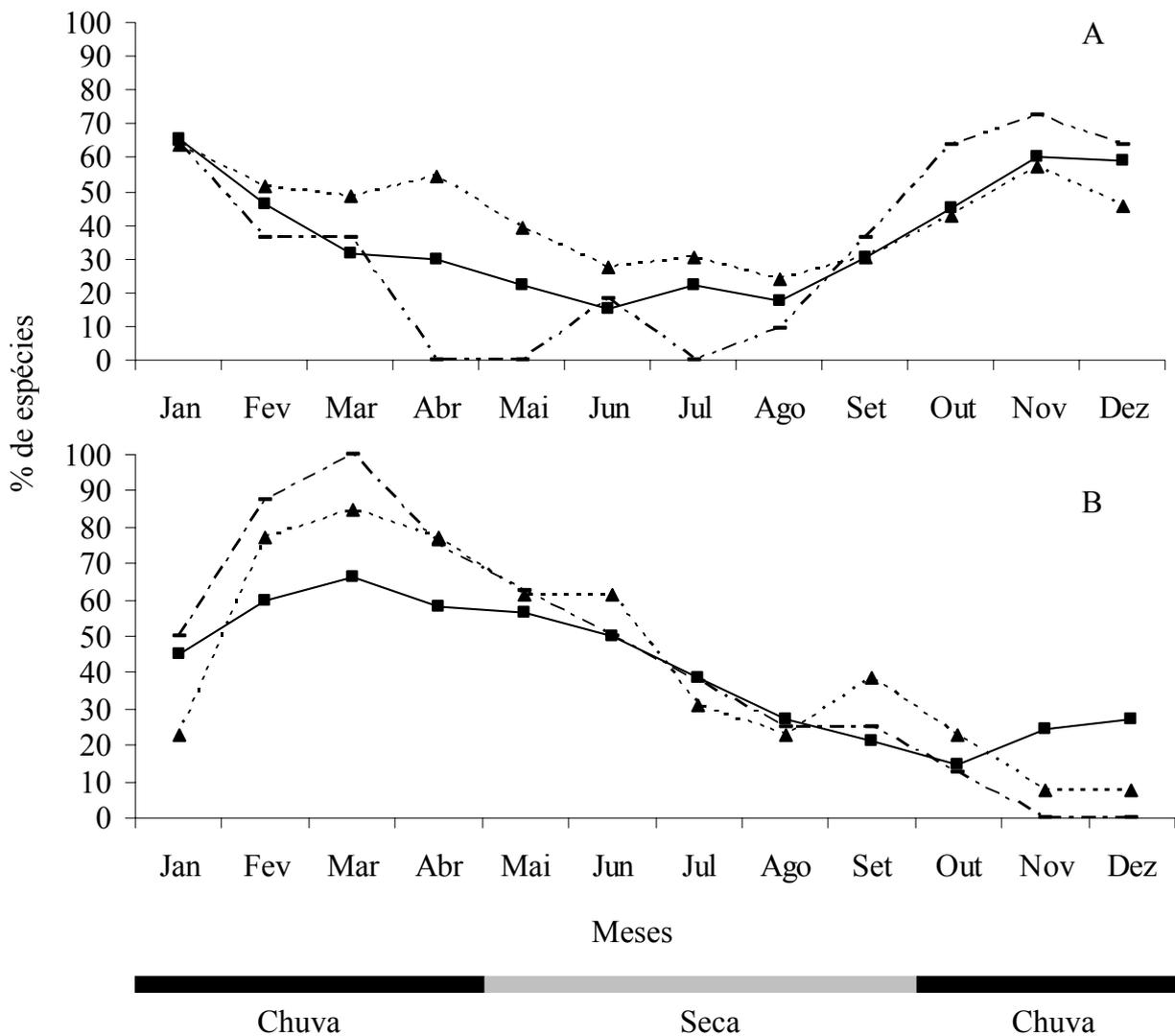


Figura 1.7. Fenograma de floração (A) e frutificação (B) dos hábitos de 141 espécies distílicas de Rubiaceae do Cerrado, Brasil. (—) Arbóreo, (■) Arbustivo e (▲) Erva.

de forma diferente perante as mesmas alterações, uma vez que a manutenção e quebra da distília dependem da força de ligação dos genes que formam o supergene distílico (Charlesworth & Charlesworth 1979a, Lewis & Jones 1992, Richards & Barrett 1992, Li & Johnston 2001).

Nas mesmas áreas onde foram encontradas populações variantes de *Psychotria carthagenensis* também foram encontradas espécies de Rubiaceae tipicamente distílicas. Na área do Triângulo Mineiro e do DF onde a população de *P. carthagenensis* caracterizava-se pelo monomorfismo, foram encontradas populações homostílicas de *P. macrobotrys* (Coelho & Barbosa 2003) e populações tipicamente distílicas de *Declieuxia fruticosa* e *Psychotria deflexa* (Oliveira &

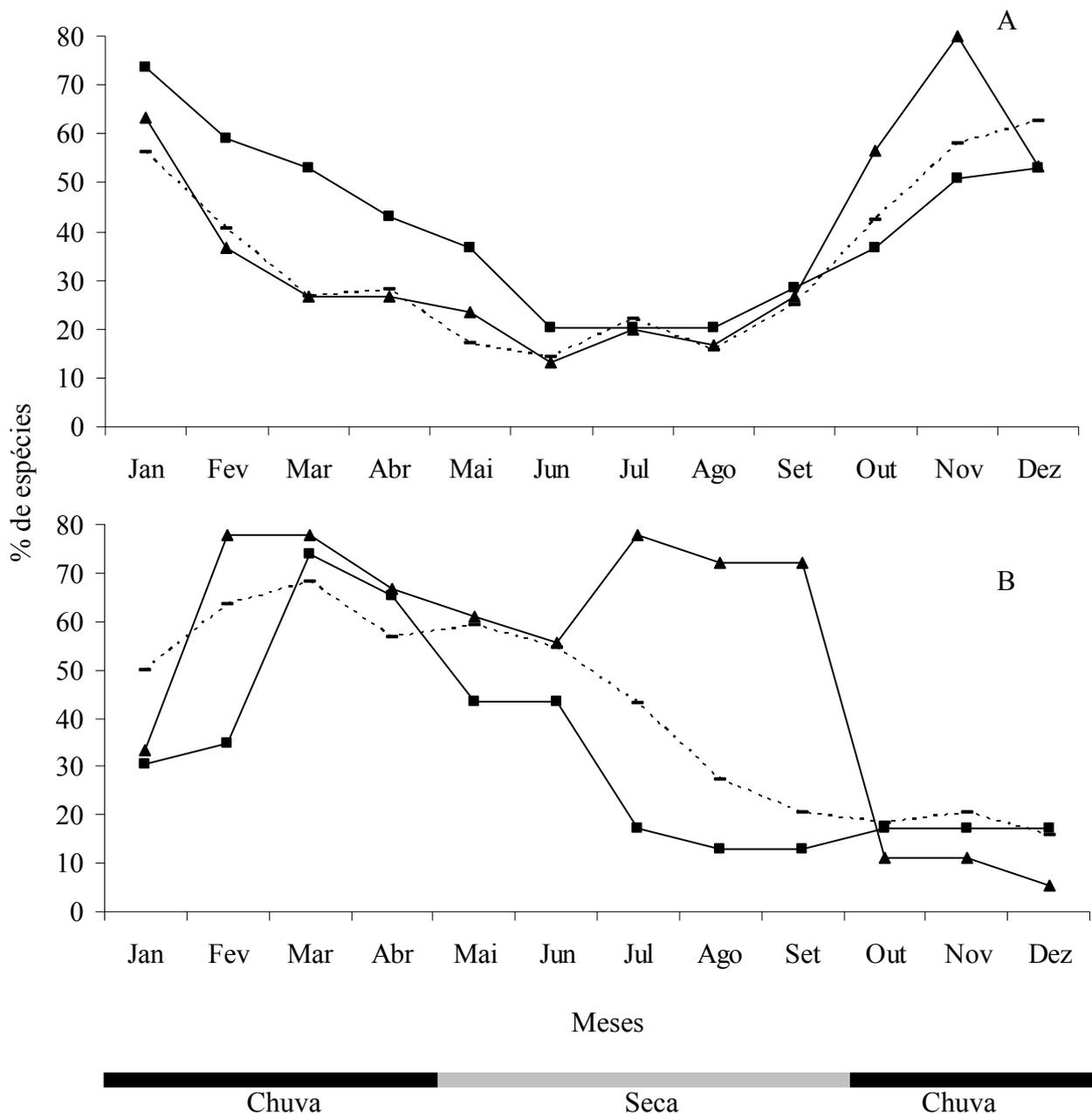


Figura 1.8. Fenograma de floração (A) e frutificação (B) das fitofisionomias de 141 espécies distílicas de Rubiaceae do Cerrado, Brasil. (—) Mata, (■) Cerrado e (▲) Mata e Cerrado.

Oliveira 2004), *P. poeppigiana* (Coelho & Barbosa 2004), *Faramea cyanea* (Amorin, F. W., com. pess.) e *Psychotria mapourioides* e *Palicourea officinalis* (Consolaro, H., dados do segundo capítulo). Na mata de galeria do DF onde foi encontrada a única a população distílica de *P. carthagenensis* também foi encontrada uma população homostílica de *Palicourea macrobotrys* e populações distílicas de outras *Psychotria* (*P. capitata*, *P. trichophoroides*, e *P. hoffmanneggiana*) (Consolaro, H., dados do segundo capítulo). Essas observações, por mais que as espécies possuam

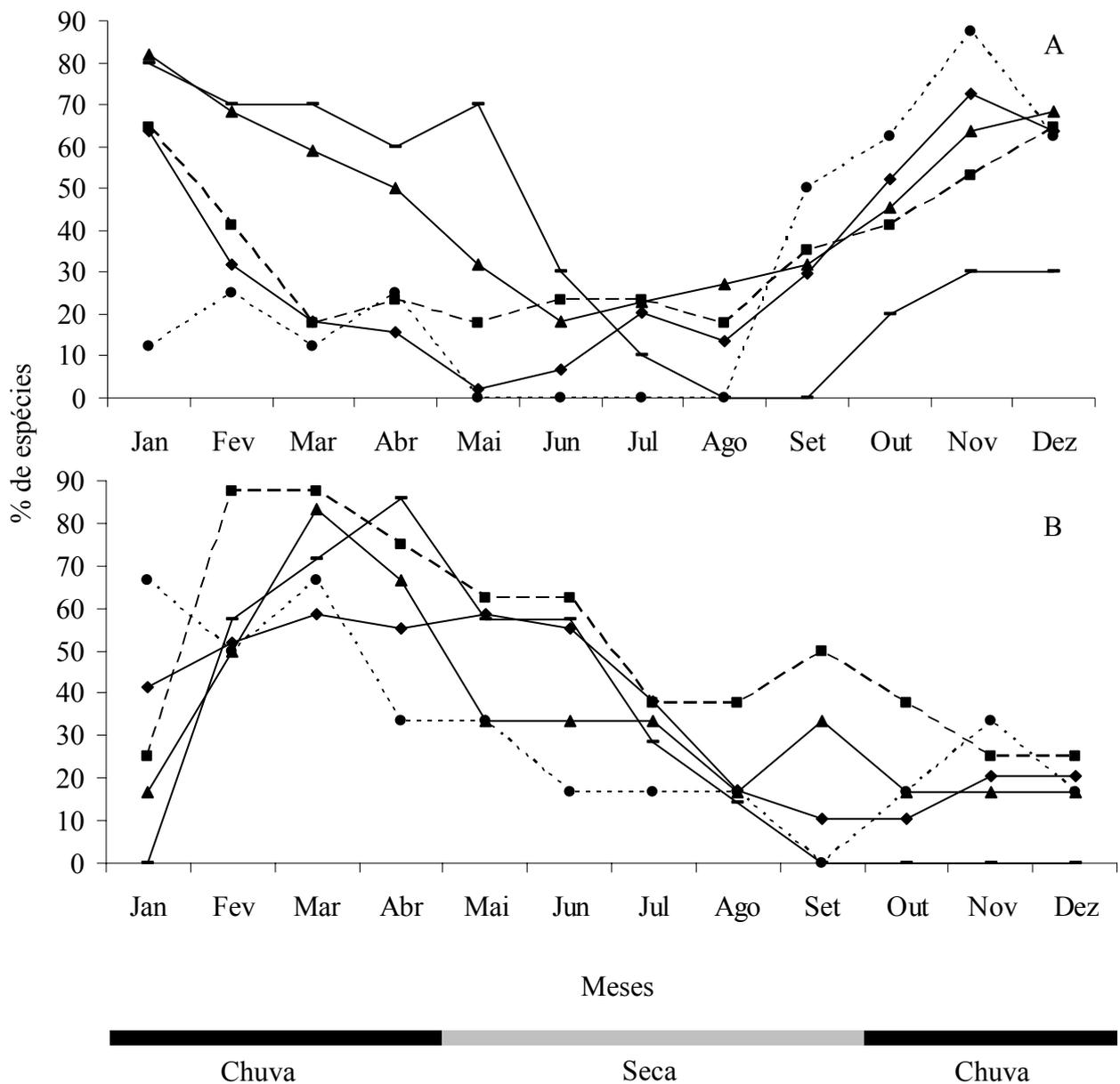


Figura 1.9. Fenograma de floração (A) e frutificação (B) dos cinco gêneros mais representados no estudo fenológico de 141 espécies distílicas de Rubiaceae do Cerrado, Brasil. (◆) *Psychotria*, (▲) *Declieuxia*, (●) *Rudgea*, (■) *Palicourea* e (—) *Galianthe*.

biologia floral e agentes polinizadores distintos, podem indicar que, nas Rubiaceae, a instabilidade genética pode variar entre os *taxa* e entre populações, provavelmente, em função do nível de coesão dos genes que formam o supergene de cada espécie.

Trabalhos com *Turnera ulmifolia* (Turneraceae), uma espécie distílica que apresenta um complexo de quatro variedades vegetais separadas por barreiras geográficas, encontraram variedades tipicamente distílicas, variedades monomórficas e variedades homostílicas (Shore & Barrett 1985, Barrett & Shore 1987). Os autores concluíram que, provavelmente, cada mudança

ocorreu de forma independente em diferentes ocasiões e que essas mudanças no supergene podem fazer parte de eventos de especiação gerados por fatores externos de seleção e também pela integridade do supergene (Barrett & Shore 1987). Esse mesmo processo pode estar ocorrendo em populações de *Psychotria carthagenensis* e em outras espécies variantes de Rubiaceae do Cerrado, mas ainda não é possível confirmar com exatidão, pois estudos genéticos em relação à coesão do supergene na família, estudos taxonômicos mais detalhados e estudos ecológicos direcionados teriam que ser desenvolvidos.

À medida que os trabalhos com enfoque na distília vêm se intensificando nas últimas décadas, nota-se que a quebra da distília em direção a homostília ocorre em muitas *taxa*, podendo manifestar-se como caráter exclusivo em uma população ou, mais frequentemente, com apenas alguns indivíduos dentro de uma população distílica (Vuilleumier 1967, Ganders 1979, Keegan et al. 1979, Shore & Barrett 1985, Hamilton 1990, Coelho & Barbosa 2004). Dentre as espécies analisadas no presente estudo, apenas *Palicourea macrobotrys* e uma população de *Psychotria carthagenensis* apresentaram a condição homostílica como exclusiva (Fase III), ao passo que outras espécies, dentro desses e de outros gêneros, apresentaram a forma homostílica como um dos morfos que compõem a população (Fase I e II). Em meio aos *taxa* das espécies distílicas atípicas, *Palicourea coriacea* é uma espécie que chama a atenção pela sua condição morfológica, pois apresenta no campo e em exsicatas de herbário indivíduos longistilos, brevistilos e homostilos (Fase I) (Consolaro, H., dados do segundo e terceiro capítulo). Outros casos de homostília em populações distílicas de Rubiaceae já foram registrados, como *Pentas lanceolata*, *P. zanzibarica*, *P. parviflora*, *Adenosacme longifolia*, *Pleio craterium verticillare*, *Parapentas setigera*, *Hedyotis subviscosa*, *Oldenlandia herbacea*, *O. umbellata* (Bir Bahadur 1968, em tabela com dados compilados de outros autores), *Mitchella repens* (Ganders 1975), algumas espécies de *Psychotria* (Hamilton 1990), *Palicourea alpina* (Tanner 1982) e *P. macrobotrys* (Coelho & Barbosa 2003).

Em particular para *Oldenlandia umbellata* e *Mitchella repens*, a coexistência do morfo homostílico com o longistilo e o brevistilo assemelha-se à encontrada em *Palicourea coriacea*,

sendo essa a primeira fase sugerida como início da substituição total do morfo homostílico perante o longistilo e o brevistilo (Fase I). Uma diferença que merece destaque entre essas espécies é que apenas em *P. coriaceae* o morfo homostílico ocorre com maior frequência na população (67 homostilos [H], 45 longistilos [L] e 33 brevistilo [B]), enquanto em *O. umbellata* (10 H, 9246 L e 8807 B) e *M. repens* (não fornece número, apenas diz que o morfo homostílico é menos freqüente e restrito a uma pequena área) as formas homostílicas são menos freqüentes. Charlesworth & Charlesworth (1979a) demonstrou que, realmente, é possível ocorrer a troca gradual e a subsequente dominância do morfo homostilo em uma população distílica (Figura 1.1), de modo que o observado nas espécies da fase evolutiva I e II pode ser considerado como uma fase de substituição gradual dos morfos distílicos pelo homostilo. Dessa maneira, é possível dizer que em *P. coriaceae* a substituição está numa fase adiantada devido ao fato do morfo homostilo ser mais freqüente. Ao passo que em *O. umbellata* a substituição se encontra numa etapa inicial e em *Palicourea macrobotrys* ela já se completou (Fase III), visto que a homostilia nessas espécies é acompanhada da autocompatibilidade (Consolaro, H., dados do terceiro capítulo, Bir Bahadur 1968, Ganders 1979). No entanto, em *M. repens* tal discussão não pode ser utilizada pelo fato do morfo homostilo ser auto-incompatível e, segundo o autor, esses indivíduos homostílicos podem ser formas mutantes recentes que serão eliminadas em poucas gerações. Devido a isso, é possível que essa espécie possua caminho evolutivo diferente para o alcance ou não da homostilia plena quando comparada com as espécies que apresentem formas homostílicas autocompatíveis.

Variações evolutivas da heterostilia podem ser refletidas não apenas pela morfologia floral e pelo sistema de incompatibilidade, mas também pela frequência dos morfos dentro de uma população, podendo até, em alguns casos, ocorrer a total dominância de um deles (Barrett 1985, Endels et al. 2002). Esta condição, denominada monomorfismo, pode ocorrer de forma integral em uma espécie ou em algumas populações distílicas, como as Rubiaceae do Cerrado *Manettia cordifolia* (Consolaro et al. 2005), *Psychotria carthagenensis* (Consolaro 2004), *P. nitidula*, *P. malaneoides* e *Guettarda angelica* (Tabela 1.1). Dois mecanismos têm que funcionar em conjunto

para que os morfos longistilos e brevistilos ocorram de maneira isoplética: o sistema de incompatibilidade e fluxo de pólen intermorfo (Heuch 1979). Caso o sistema de incompatibilidade apresente algum tipo de falha, independentemente se o fluxo de pólen estiver funcionando, o desequilíbrio tende a aparecer (anisopletia). Caso o fluxo de pólen intermorfo seja unidirecional e o sistema de incompatibilidade estiver funcionando, o sistema pode manter a isopletia por certo tempo, mas uma possível quebra do supergene em função desse desequilíbrio tende a ocorrer sob essas circunstâncias, podendo o monomorfismo ser selecionado (Endels et al. 2002).

A dominância de um dos morfos distílicos acompanhada da condição de autocompatibilidade pode ocorrer pontualmente sem a perda da estrutura morfológica original como resultado do *crossing over* entre o gene da incompatibilidade e os demais que compõem o supergene (Baker 1966, Nicholls 1985). *Manettia cordifolia* e *Psychotria carthagenensis* são espécies interessantes de serem discutidas a esse respeito porque existem para essas *taxa* dados de herbários aliados a dados de campo. O gênero *Manettia* é tido como distílico, porém a espécie em questão é considerada monomórfica longistílica e intramorfo compatível (Consolaro et al. 2005). *P. carthagenensis* está inserida no maior gênero distílico da família (Robbrecht 1988), mas dentre as suas formas variantes, o monomorfismo longistílico e autocompatibilidade foram constatados em algumas populações (Consolaro 2004). Como a distilia é um sistema de reprodução facilmente influenciado por pressões externas e o polimorfismo é uma condição primitiva em *Psychotria*, à medida que estudos em relação a heterostilia aumentam, observam-se várias formas de variação presentes nas espécies (Vuilleumier 1967, Ganders 1979, Beach & Bawa 1980, Hamilton 1990). Como discutido anteriormente para homostilia, e como visto nas populações de *P. carthagenensis*, a quebra da distilia e as suas causas podem variar entre os *taxa* e entre populações, provavelmente, devido à força de integridade do supergene e aos fatores ambientais que estão submetidos (Charlesworth & Charlesworth 1979a, Lewis & Jones 1992, Richards & Barrett 1992, Li & Johnston 2001). Por esse motivo, é de certa forma aceitável encontrar espécies ou até mesmo populações mais vulneráveis que as outras em relação à manutenção da distilia. Dentre as 49

espécies de *Psychotria* analisadas no presente estudo, apenas quatro apresentaram a condição monomórfica (levando em consideração as populações do Triângulo Mineiro e DF), mostrando que apesar das variações, a distília para o gênero no Cerrado é de certa forma equilibrada. As alterações encontradas em *P. carthagenensis* podem explicar e predizer o surgimento de espécies verdadeiramente monostílicas em grupos distílicos ou até mesmo configurar-se como eventos de especiação, contudo alguns pontos precisam ser esclarecidos. Em uma revisão taxonômica para o gênero *Manettia* da América do Sul (Macias 1998), nota-se que a distília é presente em algumas de suas espécies, como *M. luteo-rubra* (Passos & Sazima 1995) e *M. irwinii* (Tabela 1), mas não é uma característica comum do gênero como em *Psychotria*. Afirmar que o monomorfismo é uma condição derivada da distília em *M. cordifolia* ou em qualquer outro gênero no qual a distília não é uma característica natural e comum não é o mais indicado, pois para tal é necessário ter conhecimento da filogenia da heterostília no táxon, informações estas ainda não disponíveis.

O serviço de polinização desempenha um papel importante nos processos de manutenção e quebra do sistema heterostílico (Ganders 1979), ao passo que os fatores que afetam a eficiência da polinização também podem ser configurados como agentes causadores do monomorfismo. Estudos relatam diversos fatores que afetam a relação planta-polinizador em espécies heterostílicas e, conseqüentemente, podem causar o monomorfismo, tais como perturbações ambientais (Janzen 1974, Barrett 1988, Agren 1996), tamanho populacional reduzido (Jennersten 1988, Kéry et al. 2000) e isolamento geográfico (Sobrevila et al. 1983, Jennersten 1988, Washitani et al. 1994, Matsumura & Washitani 2000). Por dependerem de polinizadores especializados para intermediar um eficiente fluxo de pólen intermorfo, as espécies distílicas são mais vulneráveis a perda do vetor do que espécies que são polinizadas por visitantes generalistas (Washitani 1999). Aliados a esse fato, em ambientes fragmentados, uma realidade do bioma Cerrado, flutuações na diversidade de polinizadores é maior do que em ambientes não perturbados (Matsumura & Washitani 2000) e, com isso, a assimetria no fluxo de pólen tende a causar um potencial reprodutivo desigual entre os morfos e o monomorfismo se tornar cada vez mais freqüente. Poucas espécies analisadas

apresentaram a condição de monomorfismo, porém estudos direcionados teriam que ser desenvolvidos para dizer com mais exatidão se esse baixo número é consequência da integridade da distília na família ou se o fluxo de pólen é eficiente mesmo nas condições de perturbação ambiental na qual o bioma se encontra.

Pela homostília e pelo monomorfismo terem sido observados em diferentes gêneros, até mesmo em gêneros que não fazem parte da mesma subfamília e tribo, é possível dizer que a evolução dessas formas variantes no Cerrado ocorreu independentemente dentro da família, já que elas não surgiram num táxon particular. Além disso, a distília surgiu mais de uma vez na família (Pailler & Thompson 1997) e os dois caminhos evolutivos observados podem ser interpretados como variações procedentes dos distintos pontos de origem do polimorfismo na família.

Trabalhos de caracterização da heterostília indicam a ocorrência de distília aos gêneros *Geophila*, *Ladenbergia*, *Perama* e *Sipanea* (Bir Bahadur 1968, Ganders 1979, Robbrecht 1988), contudo nas espécies do Cerrado tal condição não foi encontrada. É possível que alguns trabalhos atribuam distília a determinados gêneros de forma equivocada, entretanto pelo pequeno número de espécies analisadas dentro desses *taxa*, a classificação desses gêneros como não distílicos será restrita ao bioma Cerrado e não ao gênero de uma maneira geral.

No Cerrado, as espécies hermafroditas que necessitam de polinização cruzada possuem em sua maioria algum sistema de incompatibilidade (Oliveira & Gibbs 2000). O SEHet muitas vezes é associado ao SEHo pelo fato da reação de incompatibilidade normalmente ocorrer na superfície estigmática (Nettancourt 1977), contudo estudos mostram que os dois mecanismos possuem diferentes origens e locais de inibição do crescimento dos tubos polínicos (Barrett 1990). Em plantas heterostílicas, as regiões do pistilo que ocorrem a interrupção do tubo polínico diferem entre os morfos e podem envolver o estigma, estilete ou ovário (Anderson & Barrett 1986). Estudos de incompatibilidade em espécies distílicas de Rubiaceae têm demonstrado claramente essas diferenças, de forma que o local de inibição do crescimento do tubo polínico diferencia tanto entre espécies quanto entre os morfos florais, sendo caracterizado principalmente pela interrupção dos

tubos polínicos ao longo do estilete no morfo longistilo e no estigma no brevistilo (Bawa & Beach 1983, Passos & Sazima 1995, Teixeira & Machado 2004a, Coelho & Barbosa 2004, Pereira et al. 2006). Em um trabalho realizado com sistema de incompatibilidade de 10 espécies de Rubiaceae na Costa Rica, em sete espécies a interrupção ocorreu ao longo do estilete no morfo longistilo e no estigma no brevistilo, duas apresentaram a superfície estigmática como local de interrupção para ambos os morfos e em apenas uma espécie a incompatibilidade ocorreu ao longo do estilete para os dois morfos (Bawa & Beach 1983). Os resultados obtidos no presente estudo para espécies de Rubiaceae do Cerrado, juntamente com outros trabalhos da literatura, sugerem que o SEHet e o SEHo são fundamentalmente diferentes, que eles não podem ser tratados de forma conjunta e que, possivelmente possuem origens distintas (Bawa & Beach 1983, Gibbs 1986, Barrett 1988, Barrett 1990).

Alguns trabalhos discutem que o comportamento diferenciado do SEHet em Rubiaceae seria uma derivação evolutiva do Sistema Esporofítico, enquanto outros trabalhos acreditam que na família existam dois ou mais sistemas de incompatibilidade atuando (Bir Bahadur 1968, Bawa & Beach 1983). Especificamente Bir Bahadur (1968) discute que mais de um tipo de sistema poderia ocorrer em espécies distílicas de Rubiaceae em função da família apresentar grãos de pólen bi e trinucleados. Segundo Brewbaker (1957 apud Bir Bahadur 1968), esses números estariam associados aos sistemas de incompatibilidade gametofíticos e esporofíticos, respectivamente. Contudo, estudos moleculares a respeito das forças que regem tais mecanismos de incompatibilidade seriam necessários para entender as relações filogenéticas entre os sistemas esporofíticos e gametofíticos presentes em Angiospermas e poder, assim, compreender melhor o sistema que atua nas espécies distílicas de Rubiaceae.

É comum tentar compreender o comportamento fenológico das espécies do Cerrado baseado apenas em uma das características mais marcantes do bioma, a sazonalidade climática. Alguns trabalhos têm indicado diferenças entre o comportamento do estrato lenhoso e herbáceo aliados a esse fator, contudo outros estudos discutem que essas diferenças estão mais relacionadas a formas

de potencializar estratégias de sobrevivência do que propriamente as condições climáticas que se encontram (Sarmiento & Monasterio 1983, Mantovani & Martins 1988, Oliveira 1998). A floração ao longo do ano encontrada nas espécies analisadas, independentemente do hábito e da fitofisionomia, contribui para essa discussão e apoia o ponto de vista de que o ajustamento da floração nas espécies do Cerrado está mais ligada ao período de dispersão de suas sementes, as suas relações filogenéticas e à disponibilidade de polinizadores do que ao regime climático (Sarmiento & Monasterio 1983, Oliveira & Gibbs 2002).

Apresentar plantas floridas durante todo ano é uma estratégia vantajosa para comunidades distílicas, já que assim disponibiliza recursos energéticos constantemente aos visitantes e, de certo modo, potencializa o fluxo de pólen entre os morfos compatíveis (Matsumura & Washitani 2000). A diminuição na floração próxima ao período da seca foi semelhante tanto em estudo fenológico de Rubiaceae desenvolvido em outro bioma (Martin-Gajardo & Morellato 2003) quanto em estudos de Cerrado com outras famílias (Mantovani & Martins 1988, Batalha & Mantovani 2000). Esse comportamento parece ser comum na família em função do déficit hídrico da época e/ou ser um ajustamento por no período anterior a frutificação encontrar-se em seu pico para, assim, suas sementes germinarem nas primeiras chuvas.

Trabalhos de Cerrado com fitofisionomias savânicas mostram diferenças no padrão de floração entre o estrato lenhoso e o herbáceo relacionadas à síndrome de dispersão, sendo em sua maioria anemocóricos para o herbáceo e zoocóricos para o lenhoso (Sarmiento & Monasterio 1983, Mantovani & Martins 1988). Porém, para Rubiaceae tal separação não foi encontrada nem entre os estratos vegetacionais e nem entre as fitofisionomias, de modo que esse comportamento similar, possivelmente indica uma pressão seletiva conjunta relacionada à síndrome de dispersão, na qual a zoocoria parece ser a mais comum à família no bioma (obs. pess.). Essa suposição pode ser fortalecida pelos gêneros que ocorrem com maior frequência nas matas apresentarem comportamento fenológico semelhante aos gêneros de cerrado sentido restrito (*Psychotria*, *Rudgea* e *Palicourea*, *Declieuxia* e *Galianthe*, respectivamente). Estudo fenológico com Rubiaceae de sub-

bosque da Floresta Atlântica (Martin-Gajardo & Morellato 2003) encontrou que o padrão de floração de suas espécies difere do padrão das espécies arbóreas da família da mesma área (Takahasi 1998 apud Martin-Gajardo & Morellato 2003). Os autores discutem que essa diferença entre os estratos pode indicar uma possível ausência de limitações filogenéticas na expressão das estratégias de floração em Rubiaceae. Contudo, por eles reconhecerem que é raro encontrar variações no comportamento fenológico entre espécies de uma mesma família, a idéia de que a síndrome de dispersão realmente possa ser o fator seletivo na organização fenológica é reforçada.

A maior concentração de espécies frutificando na época das chuvas no Cerrado, possivelmente está vinculada ao comportamento fisiológico das sementes e à maior atividade de seus dispersores nessa fase (zoocoria) (Gottsberger & Gottsberger 1983, Wetzel 1997). Para as espécies analisadas, a concentração de frutificação na primeira estação chuvosa do ano (janeiro a março) pode estar relacionada justamente a esse fator ecológico e fisiológico, já que seus frutos parecem ser zoocóricos e a floração ter sequencialmente alcançado seu pico na estação chuvosa anterior (novembro-dezembro). A dispersão das sementes dessas espécies que estão frutificando nessa primeira estação chuvosa, provavelmente será feita na próxima estação úmida e, pelo fato das sementes de Rubiaceae do Cerrado apresentarem dormência (Wetzel 1997), seus diásporos possivelmente resistirão à estação seca, de forma a ajustar a germinação com a estação chuvosa seguinte, potencializando, assim o período de estabelecimento de suas plântulas.

Para uma avaliação mais precisa dos fatores que influenciam e ajustam a floração e a frutificação seriam necessários estudos mais detalhados a respeito dos fatores abióticos e das interações ecológicas a que essas espécies estão submetidas. Estudos que tiveram como um dos objetivos averiguar a fidelidade dos dados de herbário aos dados fenológicos de campo mostraram que informações retiradas das coleções são fontes confiáveis não só quando utilizadas paralelamente aos dados de campo, mas também quando utilizadas de forma exclusiva (Primack et al. 2004 e Miller-Rushing et al. 2006). Para os dados específicos, vale ressaltar que algumas espécies do presente estudo tiveram poucas exsicatas observadas em função do número reduzido de

exemplares nas coleções e, com isso, algumas informações são descontínuas, podendo funcionar apenas como ponto de partida para o entendimento da fenologia dessas plantas.

CONSIDERAÇÕES FINAIS

A partir das espécies que apresentaram variações na expressão dos morfos florais, é possível sugerir que a distília na família pode seguir dois caminhos evolutivos, a origem da homostília exclusiva e o monomorfismo. As situações morfológicas da categoria “distília atípica” são sugeridas como diferentes fases no processo de dominância integral do morfo homostílico, de modo que elas podem apresentar vias diferentes em função das condições ambientais e das características intrínsecas da espécie. Tendo como base fontes da literatura, observações de campo e comunicações pessoais com outros pesquisadores, nota-se que as fases I, II e III, juntamente com o Caminho I, podem manifestar-se em cada população ou ser um caráter exclusivo de uma espécie. A partir dessas informações, é possível caracterizar cinco diferentes grupos morfológicos:

Grupo 1) Populações homostílicas em espécies distílicas; situação encontrada em uma população de *Psychotria carthagenensis* estudada no nordeste do país (I. C. Machado, com. pess.). Existem dificuldades para determinar esse grupo a partir de dados de herbários, pois não é possível expor situações populacionais por meio de exsicatas.

Grupo 2) Indivíduos homostílicos em espécies distílicas: situação, possivelmente encontrada em *Guettarda pohliana*, *Coussarea hydrangeifolia*, *Faramea multiflora*, *F. occidentalis*, *Palicourea coriaceae*, *P. grandifolia*, *P. guianensis*, *Psychotria myriantha* e *P. carthagenensis*. Também para esse grupo é difícil atribuir de maneira generalizada à condição morfológica, pois as exsicatas analisadas podem ter sido originadas tanto de espécies que se enquadram no Grupo 1 quanto de espécies do presente grupo. *P. carthagenensis* só faz parte desse grupo pelo fato dos três morfos terem sido registrados na Tabela 1.1. No entanto, é sabido que a homostília para espécie se enquadra no Grupo 1. Para *Palicourea coriacea*, estudos de campo comprovam a condição morfológica descrita para o presente grupo (Consolaro, H., dados do segundo e terceiro capítulo).

Grupo 3) Espécies homostílicas em gêneros distílicos; situação encontrada apenas em *Palicourea macrobotrys*. Em um trabalho com biologia reprodutiva na região do Triângulo Mineiro, a homostilia foi encontrada na população estudada e em mais nove populações, porém os autores não classificam a espécie como integralmente homostílica (Coelho & Barbosa 2003). Perante os resultados descritos no trabalho de Coelho & Barbosa (2003), juntamente com estudos de campo desenvolvidos na região do Distrito Federal (Consolaro, H., dados do segundo e terceiro capítulo), *P. macrobotrys* será classificada como uma espécie integralmente homostílica.

Grupo 4) Populações monomórficas em espécies distílicas; situação encontrada em populações de *Psychotria carthagenensis* e *Coccocypselum lanceolatum* (Consolaro, H., dados do segundo capítulo). Existem dificuldades para determinar esse grupo a partir de dados de herbários, pois não é possível expor situações populacionais por meio de exsicatas.

Grupo 5) Espécies monomórficas em gêneros distílicos; levando em consideração apenas as espécies com número de exsicatas conclusivas consideradas na metodologia, a situação de monomorfismo longistilo foi encontrada em *Manettia cordifolia* (Consolaro et al. 2005) e *Psychotria malaneoides* e a de monomorfismo brevistilo em *Guettarda angelica*.

CONCLUSÃO

Os resultados apresentados no presente trabalho fornecem informações relevantes a respeito do sistema distílico e da fenologia das Rubiaceae do Cerrado, contudo várias linhas de pesquisas adicionais teriam que ser trabalhadas para uma compreensão mais detalhada das situações aqui mencionadas, como: A) Análises filogenéticas para confirmar ou refutar os caminhos evolutivos e as fases evolutivas sugeridas na Figura 1.4; B) Estudos de campo para as espécies dos Grupos 1 a 5 para confirmar ou rejeitar as situações encontradas no presente estudo e também para revelar outras características distílicas, como sistema de incompatibilidade, biologia da polinização e isopleτία; C) Estudos ecológicos elaborados para responder a questões básicas, como: quais pressões seletivas fazem com que a distília evolua para os caminhos I e II?; D) Estudos taxonômicos aliados a

pesquisas genéticas para compreender a origem da distilia em determinados gêneros; E) Estudos moleculares para entender os mecanismos que atuam na origem dos morfos variantes homostílicos e monomórficos; F) Análises filogenéticas para confirmar e diferenciar o SEHet do SEHo; G) Estudos fenológicos de campo para confirmar ou rejeitar o comportamento encontrado para família.

CAPÍTULO 2

Aspectos morfológicos e freqüência dos morfos florais em espécies distílicas de Rubiaceae do Cerrado do Brasil Central

INTRODUÇÃO

Estudos de variações nas estruturas florais podem ser um dos caminhos para compreender as modificações evolutivas de um sistema reprodutivo, de modo que a distílica é um polimorfismo floral útil para trabalhos desse tipo, pois a expressão morfológica é uma de suas principais características (Mal & Lovett-Doust 1997). A distílica é tida como uma estratégia reprodutiva que aumenta as chances de polinização cruzada, visto que o arranjo morfológico dos verticilos reprodutivos potencializa a xenogamia (Kohn & Barrett 1992). Espécies distílicas possuem dois morfos florais morfológicamente distintos, caracterizados por apresentar a posição do estigma acima do nível das anteras no morfo longistilo e o inverso ocorrendo no morfo brevistilo (Bir Bahadur 1968). Essa diferença na posição dos órgãos, geralmente, é acompanhada de uma reciprocidade na altura do verticilo feminino e masculino entre os morfos (hercogamia recíproca - HR), tendo como característica funcional o melhor aproveitamento do pólen por meio do fluxo polínico intermorfo intermediado por essa equivalência na altura (Ganders 1975b, Webb & Lloyd 1986). Além disso, por essas espécies possuírem um sistema genético de incompatibilidade heteromórfico, a HR desempenha um importante papel na manutenção da distílica, pois é por meio dela que a polinização intermorfo é realizada e a formação de frutos e sementes é viabilizada (Charlesworth & Charlesworth 1979b, Ganders 1979). Tanto a presença dos dois morfos florais quanto à HR é considerada característica básica da distílica (Hamilton 1990).

Contudo, para que a HR desempenhe eficientemente sua função é necessário que o serviço de polinização realmente esteja intermediando o fluxo de pólen entre os morfos compatíveis (Washitani et al. 1994). Agentes polinizadores têm uma importância direta na seleção da morfologia floral em qualquer mecanismo reprodutivo que dependa da polinização cruzada, de modo que

mudanças na relação planta-polinizador pode explicar variações na expressão desses mecanismos (Faivre & McDade 2001). Uma vez que as espécies distílicas necessitam de um eficiente serviço de polinização, elas são muito vulneráveis aos efeitos negativos da perda do polinizador, podendo até apresentar desvios em suas características morfológicas em função da quebra e/ou permutação (*crossing over*) do supergene distílico estimulado por essa pressão seletiva (Matsumura & Washitani 2000). Esses desvios podem manifestar-se de diferentes maneiras, como populações homostílicas, indivíduos homostílicos em populações com os dois morfos, populações monomórficas e, por fim, espécies monomórficas (Consolaro, H., dados do primeiro e terceiro capítulo).

Mudanças evolutivas da distília podem ser expressas não apenas na morfologia floral, mas também na frequência dos morfos dentro de uma população. Os morfos florais são esperados ocorrer em uma razão equilibrada de 1:1 (isopletia), ao passo que desvios na isopletia podem indicar quebra da distília e, em casos extremos, um dos morfos florais pode tornar-se extinto em uma população (Charlesworth & Charlesworth 1979a, Barrett 1985, Faivre & McDade 2001).

Vinte e oito famílias de Angiospermas possuem espécies distílicas e a família Rubiaceae é a que possui maior riqueza de espécies com tal característica (Barrett 1992). A distília na família não é restrita a um grupo, podendo as espécies distílicas ser encontradas em todas as suas subfamílias (Bir Bahadur 1968). Ela é eminentemente tropical, sendo muito bem representada no Brasil (Souza & Lorenzi 2005). No Distrito Federal, uma região situada na área central do bioma, a família é bem representada, apresentando aproximadamente 28% da riqueza da família no Cerrado (Mendonça et al., no prelo, Cavalcanti & Ramos 2001). A partir da construção de Brasília em 1960, o cerrado da região central do país vem sofrendo grande impacto ambiental em função da expansão habitacional do território do DF, levando à redução e a fragmentação dos ambientes naturais (Cavalcanti & Ramos 2001), especialmente florestas onde as Rubiaceae são elementos importantes.

Os objetivos do presente trabalho foram determinar se um grupo de Rubiaceae da região central do Brasil são morfologicamente distílicas, se apresentam hercogamia recíproca, se possuem algum tipo de variação nos padrões distílicos e se os morfos ocorrem em isopletia.

MATERIAIS E MÉTODOS

Área de estudo – O presente estudo foi desenvolvido na região da Reserva da Biosfera do Cerrado (RBC), região Centro-Oeste, Distrito Federal, Brasil. A parte nuclear da RBC engloba cerca de 50.500 ha distribuídos em grandes áreas de proteção ambiental: Parque Nacional de Brasília – PARNA/BSB (30.000 ha), Estação Ecológica de Águas Emendadas – ESECAE (10.500 ha) e Área de Proteção Ambiental das bacias do Gama e Cabeça de Veado – APA/GCV (10.000 ha) (Figura 2.1) (UNESCO 2002).

O PARNA/BSB é considerado uma Unidade de Proteção Integral, porém encontra-se apenas a 10 km da região central de Brasília, sendo considerado por agências ambientais o PARNA mais ameaçado por pressões urbanas do país (Sá & Ferreira 2000). A ESECAE também é uma Unidade de Proteção Integral, localizada a 50 km de Brasília, fortemente ameaçada por perturbações ambientais uma vez que é delimitada por estradas, comunidades rurais e urbanas. A APA/GCV é composta por três áreas de proteção também ameaçadas por ações antrópicas, sendo o estudo desenvolvido especificamente na Reserva Ecológica do IBGE (RECOR), uma reserva de 1.360 ha que se encontra a 35 km ao sul de Brasília, e na Fazenda Água Limpa (FAL), uma área com cerca de 3.600 ha localizada a 30 km do centro da cidade.

O clima das áreas de coleta é do tipo CW (classificação de Köppen) com estação seca de maio a setembro e chuvosa de outubro a abril. Temperatura média de 21°C, precipitação média de 1550 mm e altitude de 1000 a 1150 metros. O trabalho de campo foi realizado de agosto de 2005 a janeiro de 2007.

Espécies estudadas – A escolha das espécies foi feita ao longo do trabalho de campo de acordo com o estado fenológico das mesmas. Foram estudadas 17 espécies distribuídas em cinco

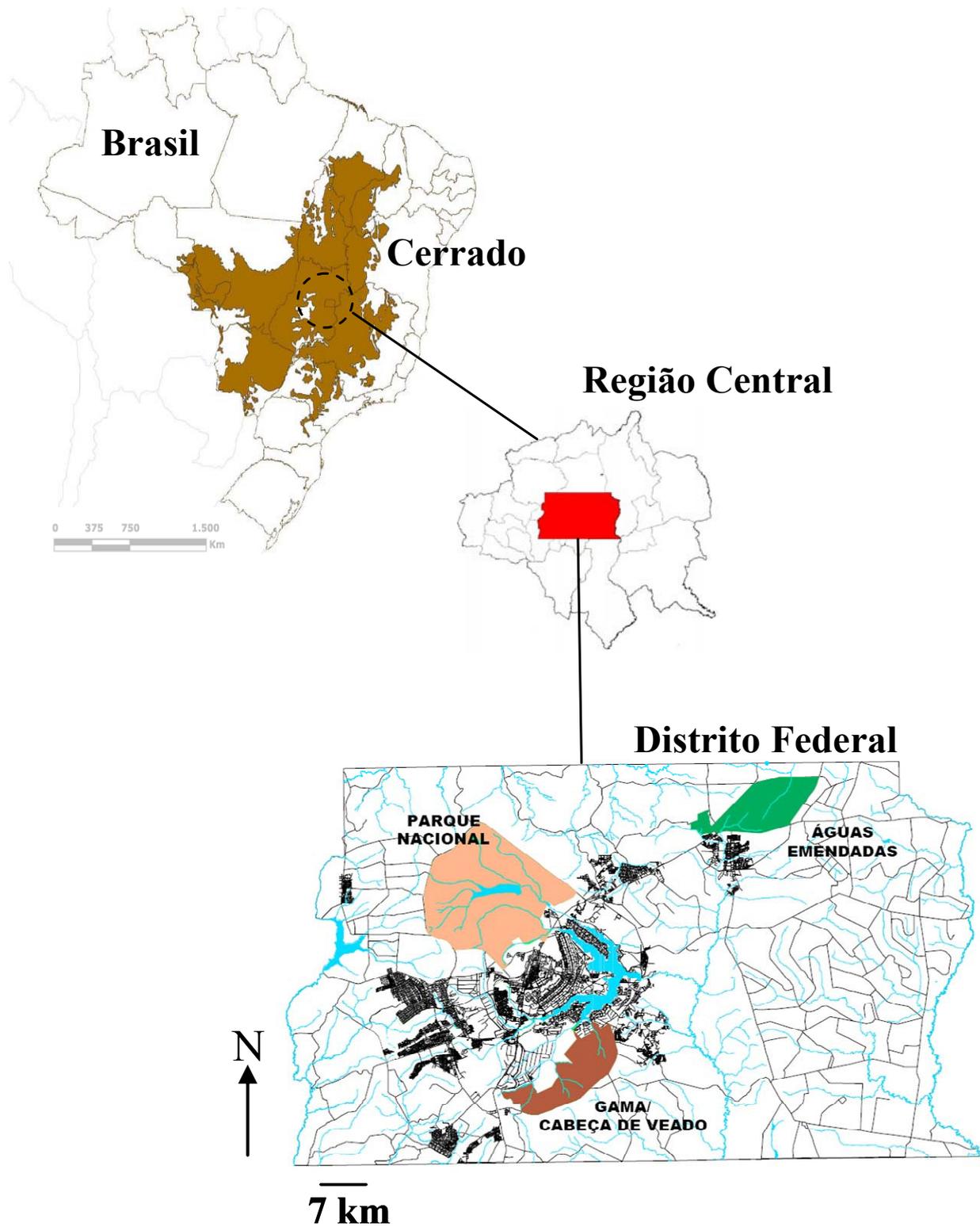


Figura 2.1. Mapa da área de estudo das espécies distílicas de Rubiaceae do Cerrado, Distrito Federal, Brasil. Fonte: mapas modificados da WWF e Revisão PDOT.

gêneros, sendo 8 espécies em *Psychotria* L.: *P. capitata* R. & P., *P. carthagenensis* Jacq., *P. hoffmannseggiana* (Roem. & Schult.) Muell. Arg., *P. leiocarpa* Cham. & Schldtl., *P. mapourioides* DC., *P. prunifolia* (Kunth) Steyerm., *P. racemosa* (Aubl.) Raeusch e *P. trichophoroides* Muell. Arg.; 5 em *Palicourea* Aublet: *P. coriacea* (Cham.) K. Schum., *P. macrobotrys* (Ruiz & Pav.) Roem. & Schult., *P. marcgravii* St. Hil., *P. officinalis* Mart. e *P. rigida* Kunth; 2 em *Galianthe* Griseb.: *G. peruviana* (Pers.) E. L. Cabral e *G. valerianoides* (Cham. & Schldtl.) E. L. Cabral e 1 em *Coccocypselum* P. Browne e em *Declieuxia* (Kunth): *C. lanceolatum* (Ruiz & Pav.) Pers e *D. fruticosa* (Roem. & Schult.) Kuntze. Essas espécies representam 16% da flora de Rubiaceae do DF e, aproximadamente 34% das espécies distílicas da família localizadas na região (Cavalcanti & Ramos 2001). Os espécimens testemunho foram depositados no Herbário da Universidade de Brasília (UB 38156 a 38176) e no Herbário da Reserva Ecológica do IBGE (IBGE 64300 a 64324).

Psychotria é considerado um dos maiores gêneros de Angiospermas (>2000 espécies) e o maior gênero distílico dentre todas as famílias com esse polimorfismo (Baker 1958, Bir Bahadur 1968, Robbrecht 1988). *Palicourea* possui aproximadamente 200 espécies (Taylor 1997), sendo a distília considerada uma condição ancestral no gênero (Vuilleumier 1967). *Galianthe* é um gênero tido como distílico que compreende ca. de 49 espécies, tendo como centro de ocorrência a América (Cabral 1991, Cabral 2004). Seu ponto de concentração é o Brasil com 45 espécies, das quais 20 são endêmicas (Cabral 2004). *Declieuxia* possui aproximadamente 30 espécies endêmicas nas savanas da América (Kirkbride 1976) com muitas espécies apresentando distília (Consolaro, H., dados do terceiro capítulo). *Coccocypselum* também é um gênero distílico com ca. de 35 espécies de ampla distribuição nos Neotrópicos, sendo o Brasil o local de maior riqueza do gênero (21 espécies) (Costa & Mamede 2002).

Morfometria floral e Razão dos morfos - As mensurações morfométricas foram realizadas com o auxílio de um paquímetro digital (erro 0,01mm) e um estereomicroscópio Carl Zeiss DL 0195. As flores foram coletadas em diferentes indivíduos de forma aleatória e, posteriormente,

armazenadas em álcool 70%. O número de flores por morfo variou de acordo com as situações populacionais encontradas no campo (Tabela 2.1). As medidas tomadas das flores estão discriminadas na Figura 2.2. Comparações entre os morfos de cada espécie foram obtidas por meio da ANOVA para dois fatores (morfo e verticilo reprodutivo). Quando os dados não alcançaram normalidade, o teste foi realizado com os valores ranqueados. O teste Tukey (HSD) foi utilizado para comparações múltiplas a posteriori após interação significativa entre os fatores. Coeficientes de Correlação de Spearman foram calculados para espécies que apresentaram diferenças no tamanho da corola. Todas as análises acima discriminadas foram realizadas utilizando o Programa Statistica versão 6.0 (StatSoft Inc. 2001). Como *Palicourea coriacea* apresenta uma forma variante juntamente com os dois morfos distílicos, a análise MANOVA foi utilizada para averiguar o efeito do morfo na morfotipagem. Posteriormente, foi realizada Análise de Discriminantes (ADM) para constatar o grau de confiabilidade dessa separação (Versão R).

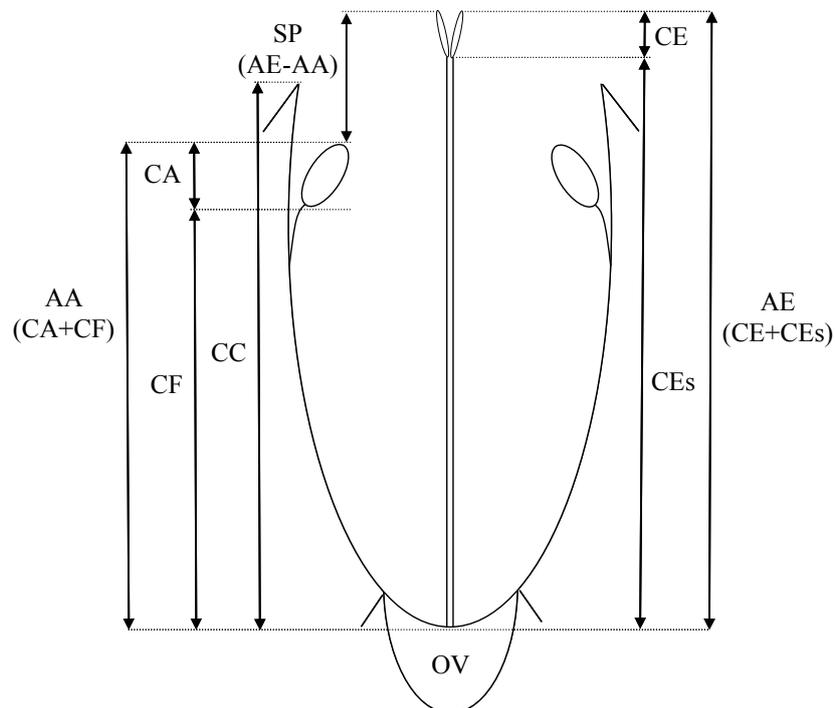


Figura 2.2 Mensurações morfométricas (mm) retiradas das flores das espécies distílicas de Rubiaceae do Cerrado, Distrito Federal, Brasil. CE: comprimento do estigma. CEs: comprimento do estilete. CC: comprimento do tubo da corola. CF: comprimento do filete. CA: comprimento da antera. OV: ovário. SP: separação estigma-antera. AA: altura da antera. AE: altura do estigma.

Para averiguar a ocorrência de isopleτία, foi utilizado o método de varredura, no qual foram levantados ao acaso os indivíduos em floração e verificado o morfo floral. Foi realizado o teste de Qui-quadrado para testar a razão isoplética dos morfos florais na população ($p < 0,05$) também utilizando o Programa Statistica versão 6.0 (StatSoft Inc. 2001).

RESULTADOS

Das 17 espécies estudadas, 13 podem ser consideradas tipicamente distílicas e quatro distílicas atípicas (Tabela 2.1). Onze espécies das 13 distílicas apresentaram as populações com os morfos florais em uma razão estatisticamente equilibrada de 1:1 (isopleτία) (Tabela 2.1). A população de *Psychotria racemosa* e *P. carthagenensis* também apresentaram os dois morfos distílicos, porém o pequeno número de indivíduos inviabilizou a análise estatística da isopleτία (Tabela 2.1, Figura 2.3 e 2.4).

As quatro espécies que apresentaram variação nos morfos foram *Palicourea coriaceae* com indivíduos portando flores longistilas, brevistilas ou homostilas, *P. macrobotrys* somente com indivíduos com flores homostilas e *Coccocypselum lanceolatum* e *Psychotria prunifolia* com monomorfismo longistilo (Tabela 2.1, Figura 2.5 e 2.6).

Entre as espécies com dimorfismo, a presença de HR foi encontrada apenas em *Declieuxia fruticosa*, *P. mapourioides* e *P. carthagenensis*. As demais espécies apresentaram HR de forma parcial, com a reciprocidade ocorrendo somente entre um dos morfos (Tabela 2.1). A maioria das espécies apresentou o comprimento da corola, os lóbulos estigmáticos e/ou a separação estigma-antera (SP) significativamente maiores no morfo brevistilo do que no longistilo (Tabela 2.1). Para as espécies que apresentaram diferença no tamanho da corola entre os morfos, diferentes resultados de correlação foram encontrados (Tabela 2.2). Para *Palicourea coriacea*, a MANOVA indicou que existe diferença entre os três morfos ($F_{6,128}=47,003$; $p < 0,05$; Wilk's=0,097) e a ADM mostrou que a separação pré-estabelecida entre os morfos possui cerca de 97% de fidelidade.

Tabela 2.1 Morfometria floral e razão entre morfos de populações das espécies distílicas de Rubiaceae do Cerrado, Distrito Federal, Brasil (mm, média \pm DP). N=número de flores. L=longistilo, B=brevistilo e H=homostilo. F e p valores da ANOVA para comparação entre morfos. (x) presença de reciprocidade entre as anteras do primeiro morfo com o estigma do segundo morfo. χ^2 e p valores do Qui-quadrado. Letras diferentes indicam diferenças estatísticas significativas ($p < 0,05$). ESECAE (Estação Ecológica de Águas Emendadas), FAL (Fazenda Água Limpa), RECOR (Reserva Ecológica do IBGE) e PARNA (Parque Nacional de Brasília).

Espécie	Morfo (N)	Comprimento da Corola	Comprimento do Estigma	Altura Antera	Altura Estigma	Separação estigma-antera	F	p	Reciprocidade	Isopletia			Área de coleta
										Razão (L:B:H)	χ^2	P	
<i>Coccosysetum lanceolatum</i>	L (40)	5.916 (2.15)	1.471 (0.363)	5.44 (1.30)	9.76 (1.51)	4.31 (1.66)	–	–	–	Monomorfismo longistilo			ESECAE
<i>Declieuxia fruticosa</i>	L (84)	2.99 (0.64) A	0.95 (0.21) A	3.22 (0.43) A	5.46 (0.71) A	2.2 (0.56) A	428,1	<0.05	L x B B x L	27:25	0,07	0,78	ESECAE
	B (90)	3.60 (0.48) A	0.96 (0.29) A	5.53 (0.81) B	3.53 (0.59) B	- 2.01 (0.79) B							
<i>Galianthe peruviana</i>	L (50)	1.36 (0.31) A	0.60 (0.12) A	2.17 (0.42) A	3.80 (0.57) A	1.61 (2.4) A	74,33	<0.05	B x L	22:30	1,23	0,26	FAL
	B (98)	1.56 (0.29) B	0.74 (0.17) B	3.34 (0.62) B	2.13 (0.68) B	- 1.28 (1.04) B							
<i>Galianthe valerianoides</i>	L (72)	2.07 (0.53) A	0.97 (0.22) A	3.46 (0.46) A	5.03 (0.57) A	1.57 (0.57) A	233,8	<0.05	L x B	28:32	0,26	0,6	RECOR
	B (38)	2.71 (0.65) B	1.21 (0.32) A	4.94 (0.85) B	2.76 (0.52) B	- 2.17 (0.63) B							
<i>Palicourea coriacea</i>	L (106)	8.72 (1.42) A	1.56 (0.36) A	7.81 (1.39) A	9.21 (1.49) A	1.82 (0.66) A	29,72	<0.05	L x B/L x H B x L H x B	45:34:67	11,6	0,003	RECOR
	B (118)	9.15 (1.34) A	1.92 (0.53) A	9.83 (1.53) B	8.07 (1.34) B	- 1.97 (0.67) B							
	H (91)	8.79 (1.43) A	1.62 (0.55) A	8.68 (1.52) A	8.33 (1.21) B	0.09 (0.55) C							
<i>Palicourea macrobotrys</i>	H (255)	13.26 (1.78)	1.31 (0.83)	11.99 (1.56)	12.49 (1.51)	0.5 (1.71)	1,91	>0.05	–	Homostilia			ESECAE
<i>Palicourea marcgravii</i>	L (77)	16.13 (1.08) A	1.23 (0.21) A	13.66 (1.49) A	18.48 (1.70) A	4.8 (1.39) A	250,95	<0.05		22:25	0,19	0,66	ESECAE
	B (130)	19.44 (2.48) B	5.19 (1.00) B	19.91 (3.03) B	14.00 (1.86) B	- 5.9 (2.6) B							
<i>Palicourea officinalis</i>	L (224)	12.15 (1.51) A	1.14 (0.35) A	9.62 (1.33) A	12.31 (1.50) A	2.88 ((1.05) A	419,14	<0.05		45:33	1,84	0,17	PARNA
	B (174)	12.86 (1.72) B	2.31 (0.67) B	11.88 (1.74) B	8.30 (1.27) B	- 3.54 (1.52) B							
<i>Palicourea rigida</i>	L (33)	13.09 (1.28) A	1.43 (0.42) A	12.15 (1.30) A	15.43 (1.76) A	3.28 (1.54) A	83,43	<0.05	B x L	26:25	0,01	0,88	RECOR
	B (33)	13.61 (2.19) A	3.63 (1.03) B	16.29 (2.63) B	10.78 (1.74) B	- 5.51 (2.83) B							
<i>Psychotria capitata</i>	L (73)	6.69 (0.82) A	1.22 (0.29) A	6.42 (0.88) A	9.92 (1.04) A	3.46 (0.77) A	584,02	<0.05	B x L	47:50	0,09	0,76	ESECAE
	B (46)	5.91 (0.70) B	2.35 (0.36) B	9.42 (1.07) B	5.84 (0.86) B	- 3.6 (0.97) B							
<i>Psychotria carthagenensis</i>	L (173)	2.59 (0.37) A	1.02 (0.20) A	3.12 (0.46) A	4.89 (0.55) A	1.78 (0.57) A	112,22	<0.05	L x B B x L	08:05	–	–	ESECAE
	B (12)	2.88 (0.41) A	0.93 (0.16) A	4.67 (1.09) B	3.1 (0.52) B	- 1.57 (0.9) B							
<i>Psychotria hoffmanneggiana</i>	L (56)	4.23 (0.56) A	0.74 (0.32) A	4.00 (0.49) A	5.68 (0.75) A	1.71 (0.5) A	168,43	<0.05	B x L	21:34	3,07	0,07	RECOR
	B (30)	4.55 (0.63) A	1.68 (0.35) B	5.72 (0.71) B	3.40 (0.62) B	- 2.33 (0.84) B							
<i>Psychotria leiocarpa</i>	L (03)	10.08 (0.58)	2.03 (0.11)	11.21 (0.36)	11.87 (0.64)	0.66	–	–	–	10:13	0,39	0,53	RECOR
	B (09)	9.33 (2.34)	2.11 (0.36)	11.56 (2.36)	7.63 (1.79)	- 3.93							
<i>Psychotria mapouridoides</i>	L (73)	5.69 (0.73) A	2.63 (1.46) A	6.27 (1.06) A	8.61 (1.12) A	2.33 (0.75) A	194,33	<0.05	L x B B x L	17:18	0,02	0,86	PARNA
	B (77)	6.26 (0.76) B	2.18 (0.68) A	9.10 (1.30) B	5.84 (0.74) B	- 3.26 (1.01) B							
<i>Psychotria prunifolia</i>	L (103)	11.27 (1.55)	1.17 (0.34)	10.24 (1.58)	12.28 (2.45)	2.03 (1.3)	–	–	–	Monomorfismo longistilo			ESECAE
<i>Psychotria racemosa</i>	L (03)	3.19 (0.32)	0.81 (0.14)	3.64 (0.51)	5.16 (0.74)	1,51	–	–	–	08:07	–	–	ESECAE
	B (03)	3.97 (0.30)	0.89 (0.16)	6.18 (0.56)	3.01 (0.14)	-3,17							
<i>Psychotria trichophoroides</i>	L (21)	10.26 (0.86) A	1.39 (0.29) A	9.44 (0.86) A	12.65 (1.02) A	3.2 (0.82) A	79,28	<0.05	B x L	50:50	–	–	ESECAE
	B (22)	10.10 (1.47) A	2.49 (0.60) B	11.84 (2.04) B	7.79 (1.16) B	- 4.05 (1.53) B							

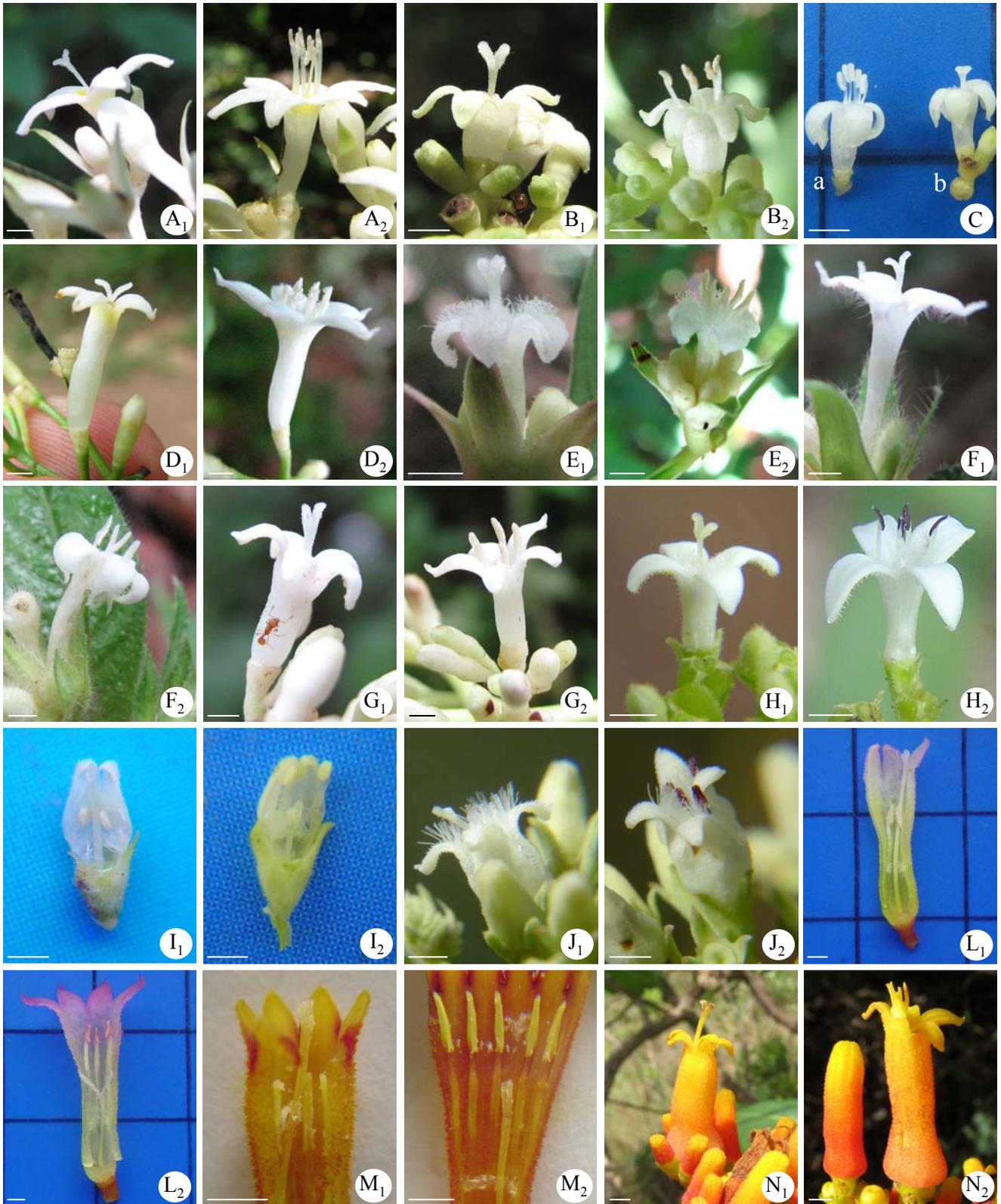


Figura 2.3. Flores das espécies distílicas de Rubiaceae do Cerrado, Distrito Federal, Brasil que apresentaram o morfo longistilo (1) e brevistilo (2). (A) *Psychotria capitata*; (B) *P. carthagenensis*; (C) *P. racemosa*, (a) brevistilo e (b) longistilo; (D) *P. leiocarpa*; (E) *P. hoffmanneggiana*; (F) *P. trichophoroides*; (G) *P. mapourioides*; (H) *Declieuxia fruticosa*; (I) *Galianthe peruviana*; (J) *G. valerianoides*; (L) *Palicourea marcgravii*; (M) *P. officinalis*; (N) *P. rigida*. Barras: 2 mm. Fotos: Consolaro, H.

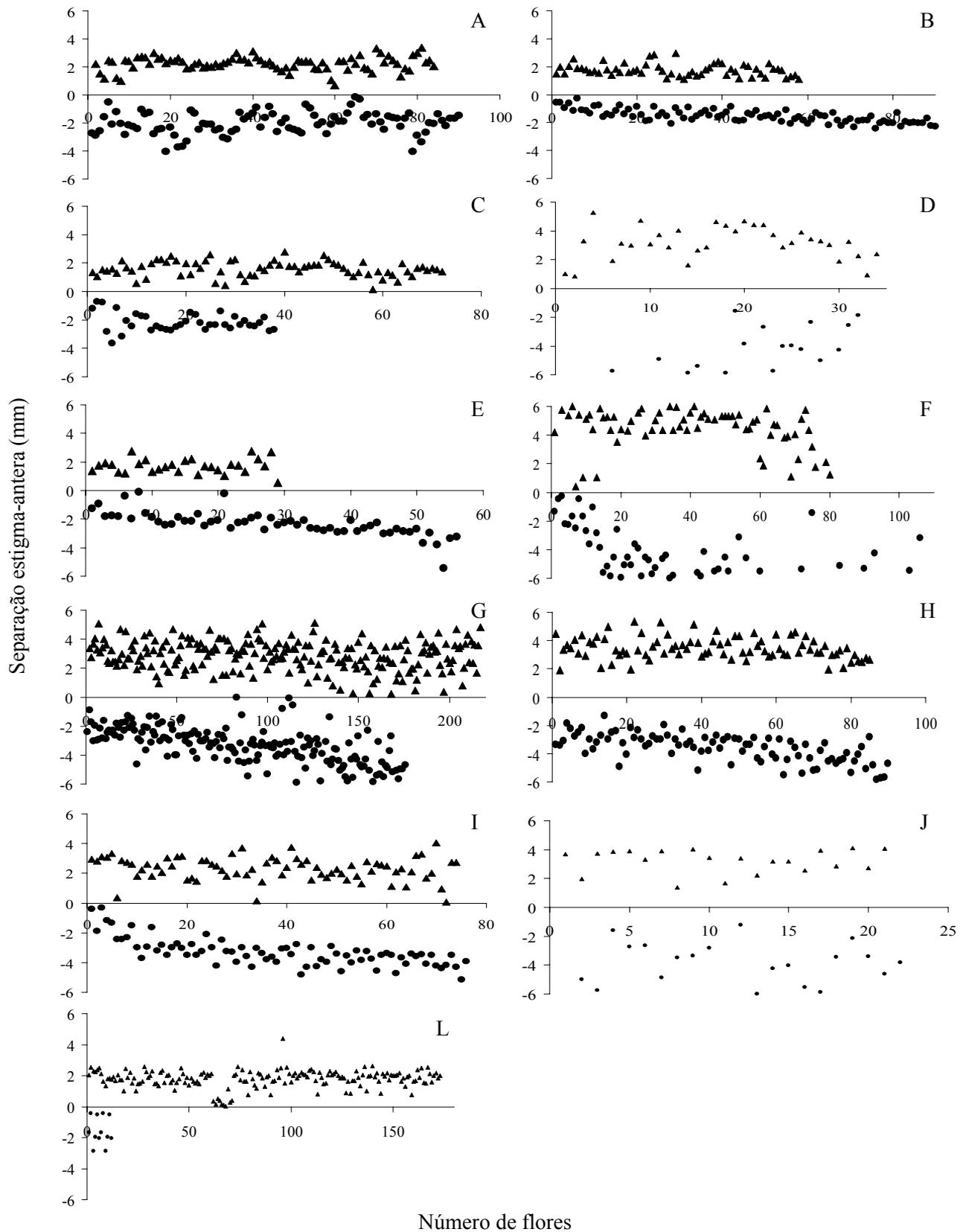


Figura 2.4. Gráficos das espécies distílicas de Rubiaceae do Cerrado, Distrito Federal, Brasil que apresentaram o morfo longistilo e brevistilo. (A) *Declieuxia fruticosa*; (B) *Galianthe peruviana*; (C) *G. valerianoides*; (D) *Palicourea rigida*; (E) *P. officinalis*; (F) *P. margravii*; (G) *Psychotria hoffmanneggiana*; (H) *P. capitata*; (I) *P. mapourioides*; (J) *P. trichophoroides*; (L) *P. carthagenensis*. (▲) flor longistila, (●) flor brevistila.

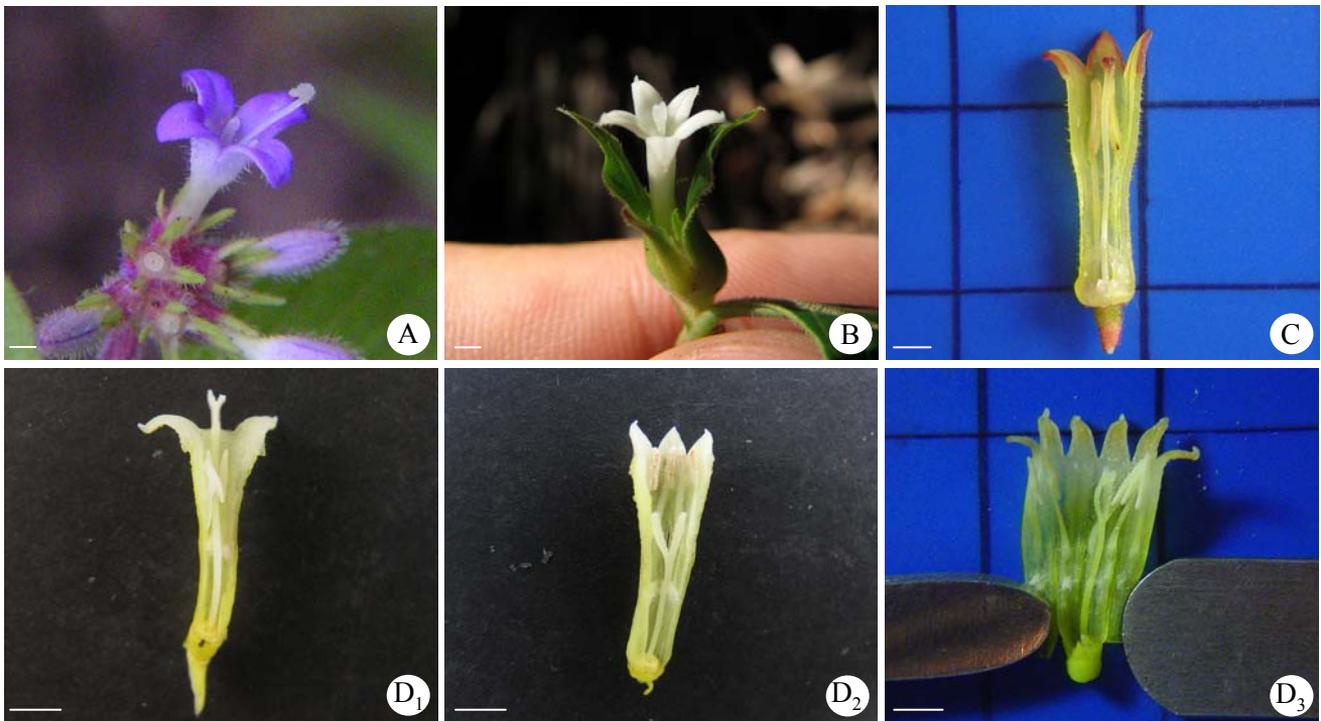


Figura 2.5. Flores das espécies distílicas de Rubiaceae do Cerrado, Distrito Federal, Brasil que apresentaram variação na apresentação dos morfos florais. (A) Morfo longistilo de *Coccocypselum lanceolatum*; (B) Morfo longistilo de *Psychotria prunifolia*; (C) Morfo homostilo de *Palicourea macrobotrys*; (D₁), (D₂) e (D₃), flor longistila, brevistila e homostila, respectivamente. Escala: 2 mm. Fotos: Consolaro, H.

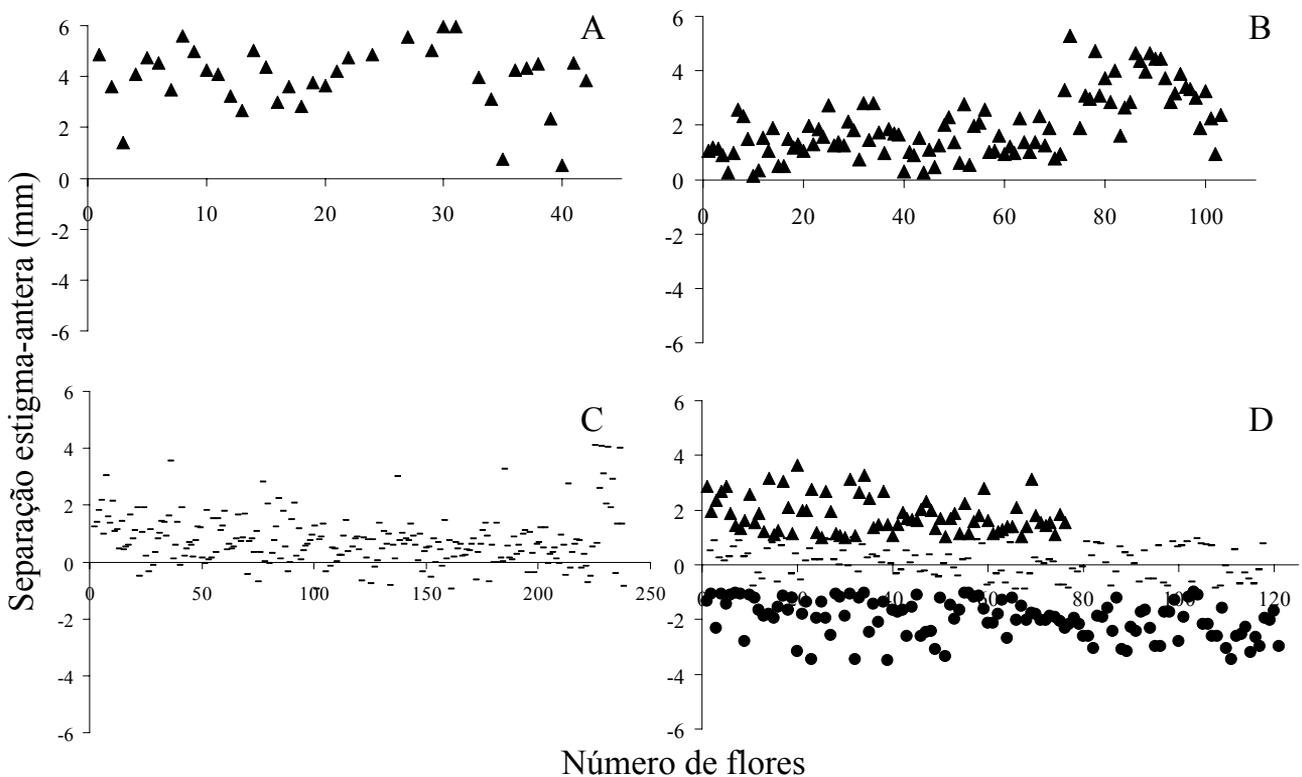


Figura 2.6. Gráficos das espécies distílicas de Rubiaceae do Cerrado, Distrito Federal, Brasil que apresentaram variação na apresentação dos morfos florais. (A) *Coccocypselum lanceolatum*; (B) *Psychotria prunifolia*; (C) *Palicourea macrobotrys*; (D) *P. coriacea*. (▲) flor longistila, (●) flor brevistila, (—) flor homostilia.

Tabela 2.2. Coeficientes de correlação de Spearman para Comprimento do tubo da corola (CO), Altura da antera (AA), Altura do estigma (AE) e Separação estigma-antera (SP) para os morfos longistilos (L) e brevistilos (B) das espécies distílicas de Rubiaceae do Cerrado, Distrito Federal, Brasil que apresentaram diferenças no tamanho do tubo da corola entre os dois morfos. * $p < 0,05$.

Espécie	Morfo (N)	Correlações		
		CO x AA	CO x AE	CO x SP
<i>Galianthe peruviana</i>	L (50)	0,24	-0,23	-0,36*
	B (98)	0,50*	0,02	-0,41*
<i>Galianthe valerianoides</i>	L (72)	-0,15	0,02	0,12
	B (38)	0,32*	0,19	-0,26
<i>Palicourea marcgravii</i>	L (77)	0,64*	0,34*	-0,16
	B (130)	0,81*	0,46*	-0,66*
<i>Palicourea officinalis</i>	L (216)	0,70*	0,67*	0,15*
	B (182)	0,86*	0,50*	-0,58*
<i>Psychotria capitata</i>	L (85)	0,48*	0,49*	0,03
	B (216)	0,28*	0,90*	0,74*
<i>Psychotria mapouridoides</i>	L (73)	0,51	0,56*	0,19
	B (77)	0,33 *	0,17	-0,19

DISCUSSÃO

Polinizadores tem um papel direto na seleção da morfologia floral em espécies heterostílicas, de modo que mudanças na interação planta-polinizador pode explicar variações na expressão de suas características (Faivre & McDade 2001). Por espécies distílicas dependerem de um eficiente serviço de polinização em função de apresentarem um sistema de auto e intramorfo incompatibilidade, variações muito grandes na SP e conseqüente imprecisão na HR, poderia gerar algum tipo de impacto no sucesso reprodutivo do grupo (Ganders 1979). Contudo, apesar da HR não ser precisa na maioria das espécies do presente trabalho, a isopleia foi constatada para as 11 espécies distílicas em que foi possível testar a razão entre os dois morfos. A HR precisa é tida por alguns autores como um requisito básico para uma espécie ser considerada tipicamente distílica e também o principal mecanismo que intermedia a troca de pólen intermorfo (Heuch 1979, Barrett 1992, Faivre & McDade 2001). Entretanto, na realidade, a situação encontrada no presente estudo

reforça a discussão de que o fluxo de pólen entre morfos florais não é muito bem entendido (Dulberger 1992, Pailler & Thompson 1997) e sugere ainda que a ausência de HR precisa nem sempre afeta o fluxo de pólen e a isopleia, não sendo, desse modo, um requisito coerente para não considerar uma população e/ou espécie como distílica típica.

Por mais que a HR precisa não tenha sido observada, a principal característica das espécies estudadas foi a clara SP. Variações na SP entre morfos ocorrem em várias espécies distílicas, podendo ser maior no morfo brevistilo, como na maioria das espécies estudadas e em *Cordia* (Opler et al. 1975) e *Guettarda scabra* (Richards & Koptur 1993), maior no morfo longistilo, como em *Palicourea padifolia* (Ree 1997) e *Lithrum salicaria* (Mal & Lovett-Doust 1997) ou não haver diferença, como em *Gaertnera vaginata* (Pailler & Thompson 1997). O grau de SP pode influenciar diretamente o processo de polinização, pois quanto menor for a separação, maiores são as chances de autopolinização (Ganders 1975b, Barrett 1979, Glover & Barrett 1986, Barrett & Shore 1987, Mal & Lovett-Doust 1997). Muitos estudos tentam explicar essa oscilação na separação baseado no comprimento do tubo da corola já que seus estames são epipétalos, mas tal discussão não pôde ser utilizada nas espécies do presente estudo em função da diversidade de comportamentos encontrados nas correlações realizadas.

Flores brevistilas com estruturas morfológicas maiores do que longistilas parecem ser comum tanto em Rubiaceae quanto em outras famílias distílicas (Baker 1956, Ganders 1979, Li & Johnston 2001). Discute-se que o morfo brevistilo receba uma quantidade menor de grãos de pólen, devido à disposição estrutural de seus verticilos reprodutivos dificultar a chegada do pólen, sendo suas estruturas maiores uma maneira de compensar essa assimetria no fluxo polínico (Ganders 1979, Webb & Lloyd 1986). Alguns trabalhos têm demonstrado que o “display” floral realmente exerce uma função importante em sistemas reprodutivos intermediado por insetos, pois à medida que aumenta o “display”, por exemplo, o tamanho da corola, o poder de atração de polinizadores e o fluxo de pólen também aumentam (Galen & Stanton 1989, Mal & Lovett-Doust 1997). Porém,

estudos direcionados para espécies distílicas são necessários para constatar até que ponto diferenças no tamanho da corola exerce alguma função na atração do polinizador.

A maioria dos trabalhos de fato mostra que em Rubiaceae o tubo da corola em flores brevistilas é maior do que em flores longistilas, como em *Rudgea jasminoides* (Baker 1956), *Hedyotis caerulea* (Ornduff 1980), *Palicourea petiolaris* e *P. fendleri* (Sobrevila et al. 1983), *P. padifolia* (Ree 1997, Contreras & Ornelas 1999), *P. longepedunculata* (Pereira et al. 2006), *Luculia* (Murray 1990), *Guettarda scabra* (Richards & Koptur 1993), *Manettia luteo-rubra* (Passos & Sazima 1995), *Gaertnera vaginata* (Pailler & Thompson 1997), *Psychotria jasminoides*, *P. birotula*, *P. mapourioides* e *P. pubigera* (Castro et al. 2004) e *Sabicea cenerea* (Teixeira & Machado 2004b). Contudo, não é aconselhado fazer generalizações para família, pois em *Psychotria suarrensensis* (Stone 1995) e *P. capitata* o tamanho da corola é maior nas flores longistilas e em *Psychotria jasminoides*, *P. nuda* e *P. pubigera* (Castro & Araújo 2004), *P. barbiflora* (Monteiro et al 1991, Teixeira & Machado 2004a), *P. poeppigiana* (Coelho & Barbosa 2004), *P. suterella* (Lopes & Buzato 2005), *P. conjugens*, *P. hastisepala*, *P. hygrophiloides*, *P. nuda*, *P. sessilis*, *Rudgea lanceolata* e *Palicourea marcgravii* (Pereira et al. 2006) o tamanho não difere entre os morfos.

Os estudos que encontraram flores brevistilas maiores acreditam que quando seus estames são epipétalos, diferenças no comprimento tubo da corola (CO) entre os morfos são necessárias para que as anteras se posicionem em um nível equivalente ao estigma do morfo longistilo e a HR seja caracterizada (Pailler & Thompson 1997). *Galianthe peruviana*, *G. valerianoides* e *Psychotria mapourioides* poderiam de fato ser inseridas nessa discussão, entretanto nas outras espécies a correlação corola-altura da antera (COxAA) foi presente em ambos os morfos. Nota-se que em *Palicourea marcgravii*, *P. officinalis* e *Psychotria capitata* a correlação COxAA existe juntamente com a correlação entre a corola-altura do estigma (COxAE). Por também existir correlação COxAA no morfo longistilo, duas outras relações, necessariamente, teriam que ocorrer: a correlação COxAE para caracterizar a SP no morfo longistilo e a correlação COxAE no morfo brevistilo para o possível

alcance da HR. A existência desses variados caminhos de correlação fenotípica entre as espécies, aliadas à distribuição taxonômica das espécies distílicas dentro da família, pode sugerir pressões de seleção diferenciadas e indicar que a distília, realmente evoluiu mais de uma vez em Rubiaceae (Bir Bahadur 1968, Barrett & Richards 1990).

Ainda dentro do maior tamanho morfológico exibido pelo morfo brevistilo, das sete espécies que apresentaram dimorfismo no comprimento do estigma, todas tiveram maiores dimensões em flores brevistilas. Essa situação parece ocorrer com maior frequência em Rubiaceae (Baker 1956, Ornduff 1980, Sobrevila et al. 1983, Murray 1990, Dulberger 1992, Richards & Koptur 1993, Castro & Araújo 2004, Castro et al. 2004, Coelho & Barbosa 2004, Rossi et al. 2005, Pereira et al. 2006), todavia espécies distílicas de outras famílias apresentaram lóbulos estigmáticos maiores nas flores longistilas (Ornduff 1971, Dulberger 1992, Richards & Barrett 1992). Acredita-se que a maior superfície estigmática do morfo brevistilo é necessária para aumentar as chances de contato com o pólen presente no corpo do visitante, diminuindo assim a assimetria no fluxo polínico (Ree 1997). Entretanto, como mencionado para o tamanho da corola, generalizações para família não devem ser feitas, sobretudo por existirem espécies que não apresentam diferenças no tamanho dos lóbulos (Castro et al. 2004, Pereira et al. 2006).

O serviço de polinização em espécies heterostílicas desempenha um papel importante na manutenção da isopleitia (Ganders 1979) ao passo que os fatores que afetam a eficiência desse processo são considerados agentes causadores do monomorfismo. Entre os fatores que afetam a relação planta-polinizador e, conseqüentemente, podem causar o monomorfismo, são citados: perturbações ambientais (Janzen 1974, Barrett 1988, Agren 1996), tamanho populacional reduzido (Jennersten 1988, Kéry et al. 2000) e isolamento geográfico (Sobrevila et al. 1983, Jennersten 1988, Washitani et al. 1994, Matsumura & Washitani 2000). Dentre as 17 espécies estudadas, duas apresentaram populações monomórficas longistilas, sendo a de *Coccosypselum lanceolatum* o primeiro relato na espécie e a de *Psychotria prunifolia* uma situação já encontrada em outras populações do gênero (Hamilton 1990), inclusive populações homostílicas (Machado, I. C., com.

pess.) e monomórficas longistilas (obs. pess.) de *P. carthagenensis*. Esse pequeno número de grupos variantes pode nos levar a pensar que no Cerrado do Brasil Central, por mais que esteja submetido a intensas perturbações ambientais, o serviço de polinização exerce eficientemente sua função. Estudos específicos teriam que ser desenvolvidos para dizer com mais exatidão se esse baixo número é consequência dessa eficiência, se o processo de perturbação ainda é recente para se notar alguma influência ou se é em função da força de coesão do supergene na família. Contudo, vale ressaltar que por mais que a maioria das espécies do presente estudo tenha apresentado isoplelia, a ausência majoritária de HR pode ser entendida como o primeiro passo para a quebra do sistema distílico em função do possível desequilíbrio no fluxo polínico ainda não refletido nessas espécies.

A quebra da distilia em direção a homostilia ocorre em muitos *taxa* distílicos, podendo manifestar-se como caráter exclusivo em uma população ou, mais frequentemente, com apenas alguns indivíduos dentro de uma população distílica (Vuilleumier 1967, Ganders 1979, Keegan et al. 1979, Shore & Barrett 1985, Hamilton 1990, Coelho & Barbosa 2003). Dentre as espécies analisadas no presente estudo, apenas *Palicourea macrobotrys* apresentou o morfo homostílico como exclusivo, ao passo que *Palicourea coriacea* apresentou no campo e em exsicatas de herbário, indivíduos longistilos, brevistilos e homostilos. Em um trabalho de biologia reprodutiva desenvolvido na região do Triângulo Mineiro com *P. macrobotrys*, a homostilia com traços florais referentes ao morfo longistilo também foi encontrada, como menor superfície estigmática e uma leve tendência a separação estigma-antera longistílica (Coelho & Barbosa 2003). Outros casos de homostilia em populações distílicas de Rubiaceae já foram registrados, como *Pentas lanceolata*, *P. zanzibarica*, *P. parviflora*, *Adenosacme longifolia*, *Pleio craterium verticillare*, *Parapentas setigera*, *Hedyotis subviscosa*, *Oldenlandia herbacea*, *O. umbellata* (Bir Bahadur 1968), *Mitchella repens* (Ganders 1975a), algumas espécies de *Psychotria* (Hamilton 1990) e *Palicourea alpina* (Tanner 1982). Charlesworth & Charlesworth (1979a) sugere que se um morfo homostílico possui autocompatibilidade maior do que zero e depressão endogâmica menor do que $\frac{1}{2}$, quando

introduzido em populações distílicas, ele tende a substituir os outros morfos. Esse estágio de substituição pode estar ocorrendo em *Palicourea coriacea* e já ter ocorrido em *P. macrobotrys*, visto que nessas espécies a condição de autocompatibilidade do morfo homostilo já foi constatada (Consolaro, H., dados do terceiro capítulo, Coelho & Barbosa 2003).

Diante dos resultados encontrados, a distilia não pôde ser confirmada apenas nas populações de *Pyschotria prunifolia*, *Coccocypselum lanceolatum*, *Palicourea macrobotrys* e *P. coriacea*. Estudos de campo são necessários para constatar se essas condições são restritas as populações estudadas ou se é uma característica comum na espécie. As demais populações das 13 espécies, por mais que não apresentassem integralmente todas as características, foram consideradas enquadradas dentro do grupo distílico, tendo com base a diferenciação morfológica e/ou a isopletia. Acredita-se que o sistema de polinização e/ou de incompatibilidade são os responsáveis pela manutenção da distilia nessas espécies, porém experimentos populacionais específicos são necessários para confirmar ou refutar tal importância.

CAPÍTULO 3

Sistema distílico de quatro espécies de *Palicourea* Aubl. (Rubiaceae) do Cerrado do Brasil Central

INTRODUÇÃO

Dentre as 28 famílias distílicas, Rubiaceae é considerada a mais rica, tendo, provavelmente, mais espécies do que todas as outras famílias juntas (Ganders 1979, Barrett et al. 2000). Acredita-se que a distília tenha surgido mais de uma vez na família, porém para *Palicourea* é considerada monofilética e comum em quase todas as espécies do gênero (Pailler & Thompson 1997, Taylor 1997). Embora a distília seja considerada primitiva e bem estabelecida na família e também no gênero, existem estudos que encontraram diversas modificações evolutivas (Baker 1958; Bawa & Beach 1983; Sobrevila et al. 1983; Hamilton 1990; Richards & Koptur 1993; Pailler et al. 1998; Faivre & McDade 2001; Coelho & Barbosa 2003; Castro et al. 2004; Consolaro et al. 2005). É relatado que a distília pode originar a dioícia e o monomorfismo (Ganders 1979, Sobrevila et al. 1983, Hamilton 1990), contudo para *Palicourea* parece que a homostília é a forma derivada mais comum. Trabalho com *P. petiolaris* (Sobrevila et al. 1983) até mostra que algumas populações podem ser monomórficas, contudo o esperado se confirma nas populações homostílicas de *P. alpina* (Tanner 1982) e *P. macrobotrys* (Coelho & Barbosa 2003), esta última, uma espécie típica de mata de galeria do Cerrado brasileiro.

O Gênero *Palicourea* tem uma riqueza de 200 espécies representadas por arbustos e arvoretas localizadas em diversas formações vegetacionais do Novo Mundo (Taylor 1997). O Cerrado possui aproximadamente 14 dessas espécies distribuídas em suas variadas fitosionomias (Mendonça et al., no prelo), de modo que a região do Planalto Central é considerada como um dos centros de riqueza do gênero. Suas flores apresentam corola tubular, sem odor, de cores fortes e polinizadas principalmente por beija-flores (Taylor 1997).

Um trabalho teórico que utiliza programas computacionais capazes de gerenciar a entrada, a saída, a taxa de autofertilidade (s) e a depressão endogâmica (δ) de determinados morfos, demonstra que indivíduos homostilos com “ s ” maior do que zero e “ δ ” menor do que $\frac{1}{2}$, quando são inseridos em populações distílicas hipotéticas, tendem a aumentar sua frequência e, gradualmente, ao longo das gerações, substituir os outros morfos. Este estudo também demonstra que quando o morfo inserido é do tipo homostilo longistilo, a substituição total dos morfos tipicamente distílicos e/ou do homostilo brevistilo é inevitável, ao passo que a dominância total da forma homostila brevistila só é possível quando inserido na ausência do homostilo longistilo (ver detalhes em Charlesworth & Charlesworth 1979a).

Espécies ou populações que apresentam desvios em suas características distílicas são consideradas, na maioria das vezes, produtos da quebra e/ou permutação (*crossing over*) do gene que controla a distília (supergene) (Bawa & Beach 1983, Hamilton 1990). A relação planta-polinizador desempenha um importante papel na manutenção do sistema distílico em função da dependência do fluxo do pólen intermorfo, ao passo que um desequilíbrio nessa interação pode exercer pressões seletivas a favor da quebra do supergene (Ganders 1979). Diversos fatores podem afetar a relação planta-polinizador; como perturbações ambientais (Janzen 1974, Barrett 1988, Agren 1996), tamanho populacional reduzido (Jennersten 1988, Kéry et al. 2000) e isolamento geográfico (Sobrevila et al. 1983, Jennersten 1988, Washitani et al. 1994, Matsumura & Washitani 2000).

O presente estudo tem como finalidade investigar os aspectos reprodutivos relacionados ao sistema distílico, como morfologia floral, isopleia e sistema de incompatibilidade de quatro espécies de *Palicourea* distribuídas no Cerrado do Brasil Central. Paralelamente foi estudada a biologia da polinização dessas espécies, com intuito de auxiliar na discussão de possíveis variações distílicas.

MATERIAIS E MÉTODOS

Área de estudo – O presente estudo foi desenvolvido entre agosto de 2005 e janeiro de 2007 em três áreas pertencentes a Reserva da Biosfera do Cerrado, Distrito Federal, Brasil: Parque Nacional de Brasília (PARNA/BSB), Estação Ecológica de Águas Emendadas (ESECAE) e Reserva Ecológica do IBGE (RECOR).

O PARNA/ BSB possui 30.000 ha e encontra-se a 10 km da região central de Brasília, sendo considerado por agências ambientais o PARNA mais ameaçado por pressões urbanas do país (Sá & Ferreira 2000). A ESECAE tem cerca de 10.500 ha e está localizada a 50 km de Brasília, uma região fortemente ameaçada por perturbações ambientais. A RECOR tem aproximadamente 1.360 ha e encontra-se a 35 km ao sul de Brasília delimitada por estradas e por outras reservas ambientais.

O clima das áreas de coleta é do tipo CW (classificação de Köppen) com estação seca de maio a setembro e chuvosa de outubro a abril. Temperatura média de 21°C, precipitação média de 1550 mm e altitude de 1000 a 1150 metros (Sá & Ferreira 2000).

Espécies estudadas - Foram estudadas quatro espécies de *Palicourea*: duas de hábito sub-arbustivo distribuídas nos campos limpos e sujos do bioma, *P. coriacea* (Cham.) K. Schum. e *P. officinalis* Mart., e as outras duas por arvoretas de matas de galeria, *P. macrobotrys* (Ruiz & Pav.) Roem. & Schult. e *P. marcgravii* St. Hil.. Para cada espécie, foi estudada uma população, sendo a de *P. coriacea* localizada na RECOR, a de *P. officinalis* no PARNA/ BSB e a de *P. macrobotrys* e *P. marcgravii* na ESECAE. As flores dessas espécies possuem corola tubular, antese nas primeiras horas da manhã, longevidade floral de aproximadamente 12 horas, receptividade estigmática e liberação polínica logo após a antese e o néctar como o principal recurso floral oferecido.

Os espécimens testemunhos foram depositados no Herbário da Universidade de Brasília (UB 38156 e 38164) e no Herbário da Reserva Ecológica do IBGE (IBGE 64301 a 64303, 64306 a 64309 e 64310 a 64312).

Morfometria floral e Razão dos morfos - As mensurações morfométricas foram realizadas com o auxílio de um paquímetro digital (erro 0,01mm) e um estereomicroscópio Carl Zeiss DL

0195. As flores foram coletadas em diferentes indivíduos de forma aleatória e, posteriormente, armazenadas em álcool 70%. O número de flores por morfo variou de acordo com as situações populacionais encontradas no campo. As medidas retiradas estão discriminadas na Figura 3.1. Comparações entre os morfos de cada espécie foram obtidas por meio da ANOVA para dois fatores (morfo e verticilo reprodutivo). Quando os dados não alcançaram normalidade, o teste foi realizado com os valores ranqueados. O teste Tukey (HSD) foi utilizado para comparações múltiplas a posteriori após interação significativa

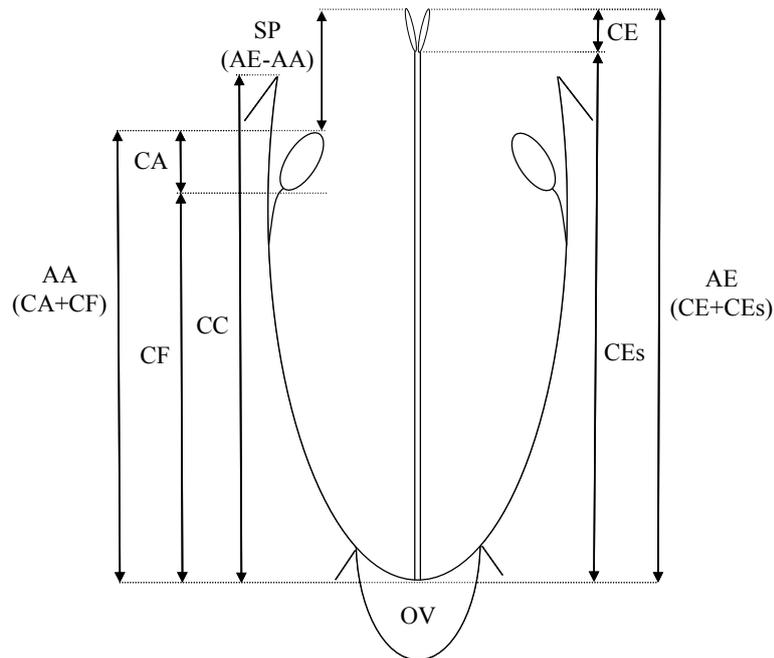


Figura 3.1. Mensurações morfométricas (mm) retiradas das flores das espécies de *Palicourea* estudadas no Cerrado, Distrito Federal, Brasil. CE: comprimento do estigma. CEs: comprimento do estilete. CC: comprimento do tubo da corola. CF: comprimento do filete. CA: comprimento da antera. OV: ovário. SP: separação estigma-antera. AA: altura da antera. AE: altura do estigma.

entre os fatores. Coeficientes de Correlação de Spearman foram calculados para espécies que apresentaram diferenças no tamanho da corola. Todas as análises acima discriminadas foram realizadas utilizando o Programa Statistica versão 6.0 (StatSoft Inc. 2001). Como *Palicourea coriacea* apresenta uma forma variante juntamente com os dois morfos distílicos, a análise MANOVA foi utilizada para averiguar o efeito do morfo na morfotipagem. Posteriormente, foi realizada Análise de Discriminantes (ADM) para constatar o grau de confiabilidade dessa separação (Versão R).

Para *P. coriacea*, uma espécie que, aparentemente, apresentava desvios na manifestação dos morfos distílicos, foram analisadas exsicatas em herbários com o intuito de verificar a posição das anteras e dos estigmas em flores de outras populações. O mesmo não foi feito para *P. macrobotrys* por tal análise já ter sido realizada por Coelho & Barbosa (2003). Por algumas flores não permitirem a observação direta dos verticilos reprodutivos, com a autorização do curador do herbário, elas foram retiradas em exsicatas com duplicatas e, posteriormente, em laboratório, hidratadas, analisadas e morfotipadas. Os herbários visitados foram: Universidade de Brasília (UB), Universidade Federal de Mato Grosso do Sul (CGMS), Universidade Federal de Mato Grosso (UFMT), Universidade Federal de Goiás (UFG), Universidade Federal de Minas Gerais (BHCB) e Universidade de Campinas (UEC).

Para averiguar a ocorrência de isopletia, foi utilizado o método de varredura, no qual foram morfotipados ao acaso os indivíduos em floração. Foi realizado o teste de Qui-quadrado para testar a razão isoplética dos morfos florais na população ($p < 0,05$).

Sistema reprodutivo - O sistema de incompatibilidade foi determinado a partir da taxa de frutificação quantificada após experimentos de polinização manual e observações do crescimento dos tubos polínicos. Os tipos de tratamentos de polinização seguiram o protocolo adotado em estudos de sistema reprodutivo de espécies distílicas (Bawa & Beach 1983). As polinizações manuais foram realizadas entre 08:00 e 16:00h e, para as espécies que apresentaram o morfo homostilo, os botões desse morfo foram emasculados antes da antese para evitar autopolinização e aumentar a confiabilidade do tratamento proposto. As observações do crescimento dos tubos polínicos foram feitas usando a técnica de fluorescência (Martin 1959) a partir dos tratamentos de autopolinização, polinização intermorfo e polinização intramorfo realizados em pistilos fixados 4, 7 e 10 horas após as polinizações manuais. Foi utilizado no mínimo 10 indivíduos por morfo e um número mínimo de sete pistilos por tratamento e por intervalo de tempo.

Visitantes florais e produção de néctar – Os visitantes florais foram determinados por observação direta das 06:00 às 18:00h em diferentes dias. O tempo total de observação por espécie

foi de 15 h para *Palicourea officinalis* e *P. macrobotrys*, 30 h para *P. marcgravii* e 32 h para *P. coriacea*. Os polinizadores principais foram determinados de acordo com a sua morfologia, comportamento na flor e frequência de visitas. A identificação das aves visitantes foi feita por meio de documentação fotográfica e observação direta no campo, já os insetos por meio de coletas e posterior envio a especialistas.

O volume total, concentração de açúcar e quantidade total de açúcar no néctar foram determinados para os dois morfos em flores ensacadas em pré-antese. O volume de néctar foi medido com auxílio de capilares micrometrados, a concentração de açúcar com refratômetro de mão e a quantidade de açúcar estimada, pelo protocolo descrito em Galetto & Bernardello (2005). As medidas foram coletadas ao final do dia antes da queda da flor. As análises estatísticas para comparar as características mensuradas do néctar entre os morfos foram feitas com o teste Mann-Whitney (U) para espécies com dois morfos e teste de Kruskal-Wallis (H) para espécies com três morfos (StatSoft Inc. 2001).

RESULTADOS

Morfometria floral e Razão dos morfos – Dentre as quatro espécies estudadas de *Palicourea*, duas apresentaram os padrões distílicos e outras duas apresentaram variação. Em meio as variantes, uma espécie é de mata e outra de formações campestres, com a mesma distribuição ocorrendo com as espécies tipicamente distílicas. As populações de *P. marcgravii* e *P. officinalis* foram consideradas tipicamente distílicas por apresentaram os dois morfos com isopleia (Figura 3.2 e 3.3, Tabela 3.1). Porém, a hercogamia recíproca (HR) não foi encontrada nessas espécies. O comprimento da corola, os lóbulos estigmáticos e a separação estigma-antera (SP) foram significativamente maiores no morfo brevistilo do que no longistilo em ambas as espécies (Tabela 3.1).

A população de *P. coriacea* apresentou variação na manifestação dos morfos, pois foi constatado os morfos longistilos e brevistilos, juntamente com uma terceira forma homostila, sendo

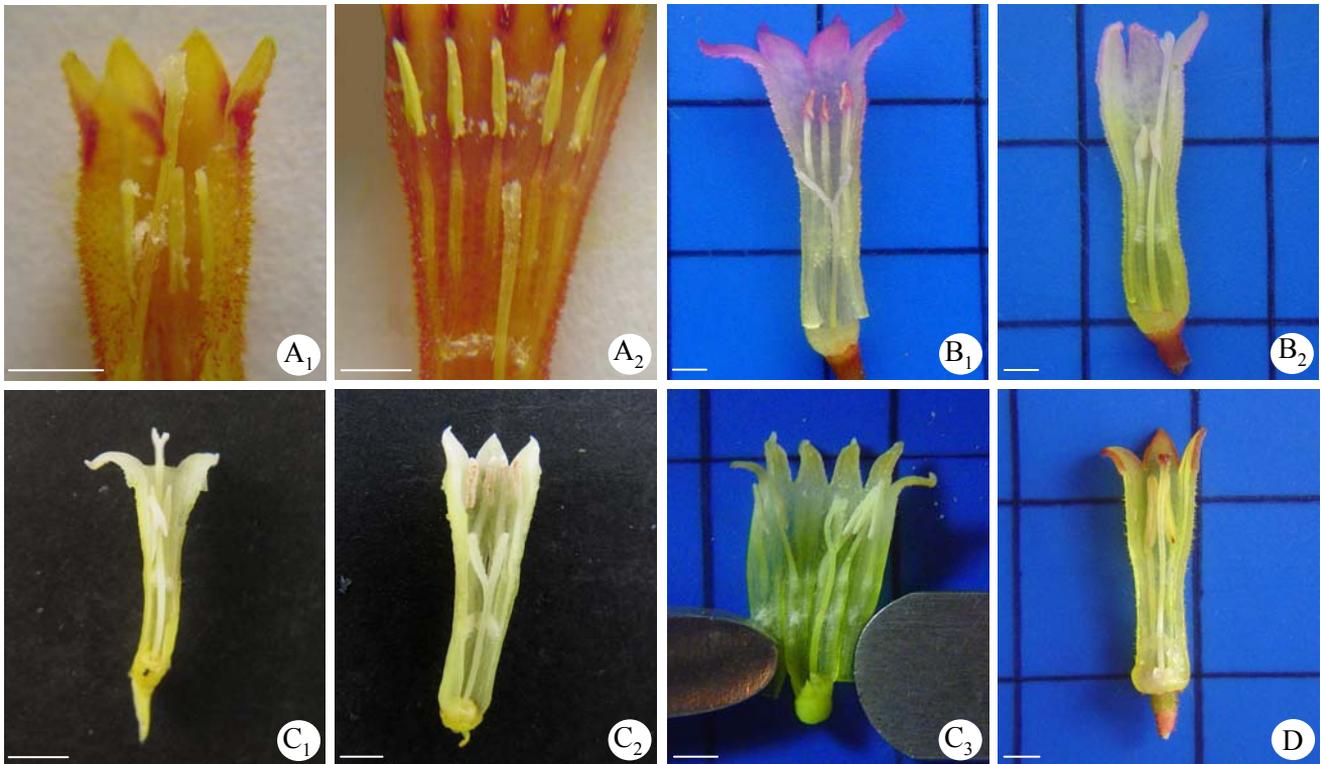


Figura 3.2. Flores das espécies de *Palicourea* estudadas no Cerrado, Distrito Federal, Brasil. (A₁) morfo longistilo e (A₂) morfo brevistilo de *P. officinalis*; (B₁) longistilo e (B₂) brevistilo de *P. marcgravii*; (C₁) longistilo, (C₂) brevistilo e (C₃) homostilo de *P. coriaceae*; (D) homostilo de *P. macrobotrys*. Escala: 2 mm. Fotos: Consolaro, H.

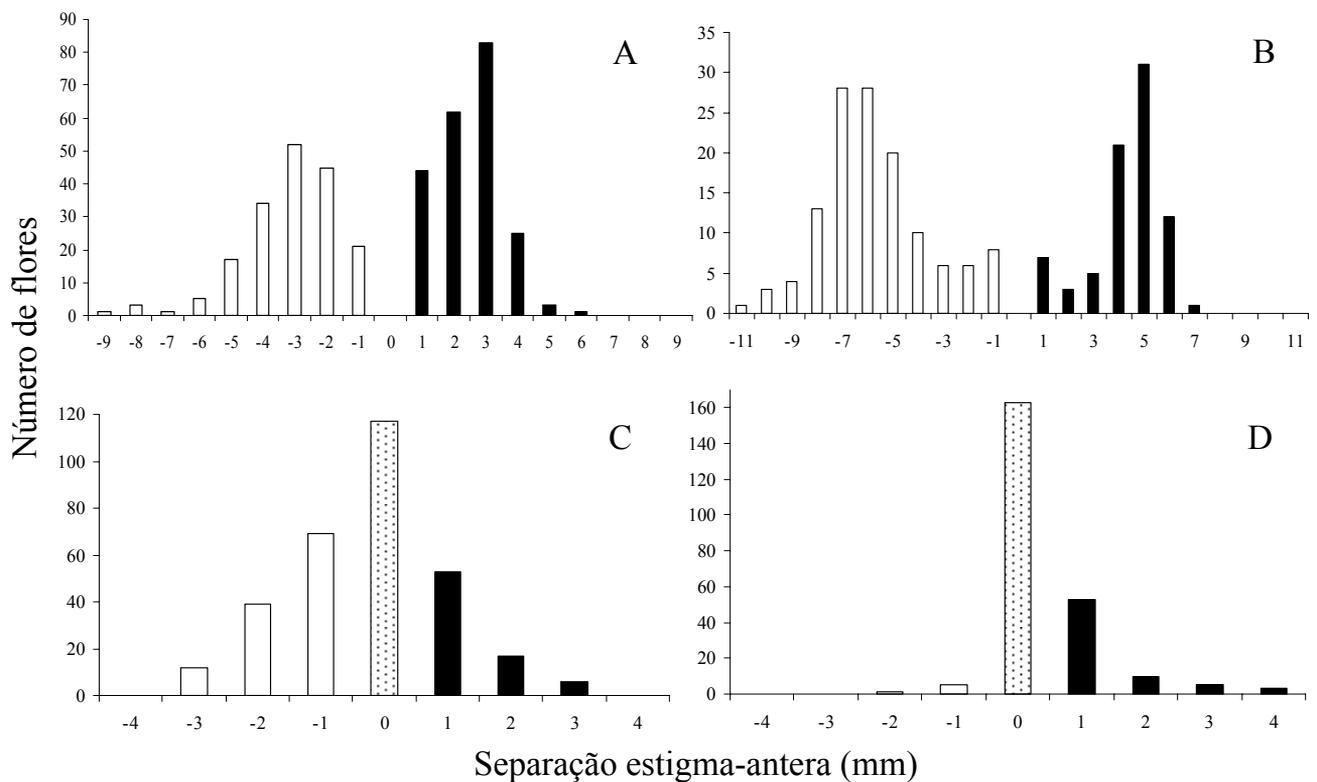


Figura 3.3. Gráficos das espécies de *Palicourea* estudadas no Cerrado, Distrito Federal, Brasil. (A) distribuição bimodal da separação estigma-antera em flores de *P. officinalis*; (B) distribuição bimodal em *P. marcgravii*; (C) ocorrência de três morfos em *P. coriaceae*; (D) representação gráfica da homostilia em *P. macrobotrys*. Barras brancas morfo brevistilo, preta morfo longistilo e pontilhada morfo homostilo.

Tabela 3.1. Morfometria das estruturas florais e isopleia das espécies de *Palicourea* estudadas no Cerrado, Distrito Federal, Brasil (valores em mm, média ± SD). Coluna Morfo: longistilo (L), brevistilo (B) e homostilo (H), entre parênteses o tamanho amostral. F e p são valores da ANOVA.. Letras diferentes indicam diferenças estatisticamente significativas (p<0,05). Coluna Hercogamia: (-) morfos com reciprocidade, (x) ausência de reciprocidade. χ^2 e p são valores do Qui-quadrado.

Espécie	Morfo (N)	Comprimento da Corola	Comprimento do Estigma	Altura Antera	Altura Estigma	Separação estigma-antera	F	P	Hercogamia	Isopleia		
										Razão (L:B)	χ^2	P
<i>Palicourea coriaceae</i>	L (106)	8.72 (1.42) A	1.56 (0.36) A	7.81 (1.39) A	9.21 (1.49) A	1.82 (0.66) A	29.72	<0.05	L - B/L - H	45:34:67 (H)	11.6	0.003
	B (118)	9.15 (1.34) A	1.92 (0.53) A	9.83 (1.53) B	8.07 (1.34) B	- 1.97 (0.67) B			B - L/B x H			
	H (91)	8.79 (1.43) A	1.62 (0.55) A	8.68 (1.52) A	8.33 (1.21) B	0.09 (0.55) C			H - B/H x L			
<i>Palicourea macrobotrys</i>	H (255)	13.26 (1.78)	1.31 (0.83)	11.99 (1.56)	12.49 (1.51)	0.5 (1.71)	1.91	>0.05	-		Homostilia	
<i>Palicourea marcgravii</i>	L (77)	16.13 (1.08) A	1.23 (0.21) A	13.66 (1.49) A	18.48 (1.70) A	4.8 (1.39) A	250.95	<0.05	L x B	22:25	0.19	0.66
	B (130)	19.44 (2.48) B	5.19 (1.00) B	19.91 (3.03) B	14.00 (1.86) B	- 5.9 (2.6) B			B x L			
<i>Palicourea officinalis</i>	L (224)	12.15 (1.51) A	1.14 (0.35) A	9.62 (1.33) A	12.31 (1.50) A	2.88 ((1.05) A	419.14	<0.05	L x B	45:33	1.84	0.17
	B (174)	12.86 (1.72) B	2.31 (0.67) B	11.88 (1.74) B	8.30 (1.27) B	- 3.54 (1.52) B			B x L			

ela a mais freqüente na população (Figura 3.2 e 3.3, Tabela 3.1). Entre as 30 exsicatas observadas, foi também constatada a presença de flores das três morfologias. Vale ressaltar que todas as flores definidas como homostilas foram analisadas em laboratório. Os exemplares com flores homostilas foram provenientes dos estados do Mato Grosso do Sul, Mato Grosso, Minas Gerais e Goiás, sendo algumas coletadas no mesmo município de exemplares com flores brevistilas e longistilas. A HR foi encontrada entre os morfos tipicamente distílicos e também entre as anteras do morfo longistilo com o estigma do homostilo e entre as anteras do homostilo com o estigma do brevistilo (Tabela 3.1). Juntamente com essa combinação, a igualdade significativa da altura das anteras entre o morfo longistilo e o homostilo com o mesmo ocorrendo entre a altura do estigma do morfo brevistilo com o homostilo, indicam que, possivelmente, a forma homostila encontrada é do tipo brevistila (Tabela 3.1, Figura 3.2 e 3.3). A SP foi o único parâmetro que o morfo brevistilo apresentou maior tamanho que o longistilo (Tabela 3.1). A MANOVA indicou que segundo a altura da antera e altura do estigma existe diferença entre os três morfos ($F_{6,128}=47,003$; $p<0,05$; $Wilk's=0,097$) e a ADS mostrou que a separação entre os morfos possui cerca de 97% de fidelidade.

As análises estatísticas realizadas nas flores mensuradas de *Palicourea macrobotrys* não demonstraram diferenças significativas no tamanho dos verticilos reprodutivos, caracterizando a homostilia (Tabela 3.1, Figura 3.2 e 3.3). Porém, é possível notar que suas flores apresentam características do morfo longistilo (homostilo longistilo); como tamanho dos lóbulos estigmáticos, localização do estigma próximo à entrada da corola e uma discreta e não significativa disposição do estigma acima do nível das anteras (Figura 3.2 e 3.3, Tabela 3.1).

A partir das condições morfológicas encontradas nas populações das quatro espécies estudadas, foi elaborado um fluxograma evolutivo para populações do gênero que apresentam tais características. Esse fluxograma foi baseado nos resultados encontrados no modelo computacional criado por Charlesworth & Charlesworth (1979a), de modo que a substituição gradual do morfo homostilo observada no modelo foi aqui representada pelas espécies que o morfo homostilo estava presente (Figura 3.4). Embora o modelo tenha sido realizado ao nível populacional e o fluxograma

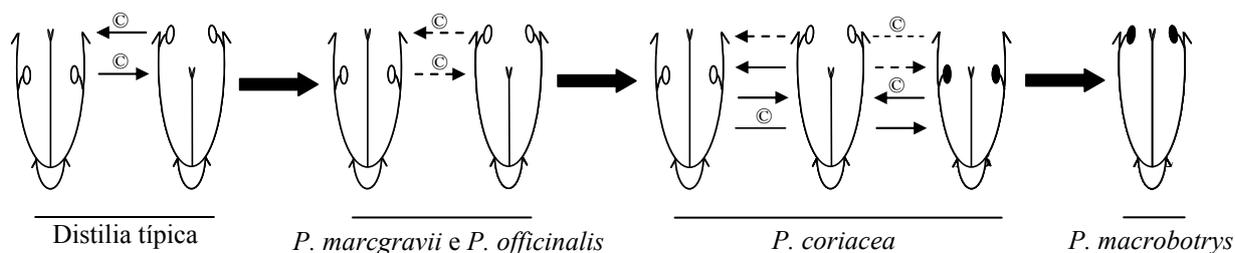


Figura 3.4. Fluxograma evolutivo, representação da HR e relações de incompatibilidade das espécies de *Palicourea* estudadas no Cerrado, Distrito Federal, Brasil. (L) morfo longistilo. (B) brevistilo. (HB) homostilo brevistilo. (HL) homostilo longistilo. (--) ausência de HR. (–) presença de HR. Anteras pretas=autocompatibilidade. Anteras brancas=auto e intramorfo incompatibilidade. ©=intermorfo compatibilidade.

elaborado pela junção das variações distílicas do gênero, o uso desse modelo como referência é aceitável, pois a “substituição gradual” e as “espécies”, na verdade, representam estágios de um processo com causas finais, até certo ponto, semelhantes, ou seja, a dominância da homostilia.

Sistema de reprodutivo – Os resultados dos tratamentos de polinização controlada de *Palicourea marcgravii* e *P. officinalis* foram muito parecidos. As populações dessas espécies produziram significativamente mais frutos por meio de polinizações intermorfos do que por autopolinizações e polinizações intramorfos em ambos os morfos. Esses resultados indicam a condição de auto e intramorfo incompatibilidade em suas populações (Tabela 3.2, Figura 3.4). A frutificação após polinização intermorfo, intramorfo, autopolinização e controle foi semelhante entre os morfos. O tratamento controle não apresentou diferença entre os morfos, sendo sua frutificação semelhante à polinização intermorfo e significativamente mais alta do que em auto e intramorfo polinização (Tabela 3.2).

As observações do crescimento do tubo polínico para *P. marcgravii* e *P. officinalis* também mostraram semelhanças. Após 8 h do tratamento já foi possível notar tubos no ovário, porém não foi observado penetração nos óvulos, possivelmente, pela sobreposição dos tecidos ovarianos. Os tubos gerados por polinizações intermorfos cresceram sem qualquer tipo de interrupção e, aparentemente, apresentaram-se consistentes (maior diâmetro e mais fluorescência que os tubos de polinizações incompatíveis). A única diferença notada no sistema reprodutivo das duas espécies foi

Tabela 3.2. Resultados dos experimentos de polinização manual das espécies de *Palicourea* estudadas no Cerrado, Distrito Federal, Brasil. N=número de indivíduos; L=longistilo; B=brevistilo e H=homostilo. PInter: polinização intermorfo. PIntra: polinização intramorfo. AP: autopolinização. Co: controle. Dentro de cada espécie, a primeira letra representa comparações entre morfos, já as letras consecutivas comparações entre experimentos. Letras diferentes indicam diferenças estatisticamente significativas ($p < 0,05$). Coluna PInter para *P. coriacea*: p. ex. BxL, primeiro morfo representa o doador de pólen.

Espécie	Morfo (N)	% frutificação (número de flores)			
		PInter	PIntra	AP	Co
<i>Palicourea marcgravii</i>	L (15)	64 ^{a,b} (44)	11 ^{h,j} (28)	6 ^{d,j} (51)	70 ^{c,b} (36)
	B (15)	78 ^{a,b} (41)	2 ^{h,i} (56)	2 ^{d,i} (48)	57 ^{c,b} (35)
<i>Palicourea officinalis</i>	L (17)	37 ^{a,d} (44)	16 ^{l,n} (42)	5 ^{c,n} (43)	48 ^d (40)
	B (14)	35 ^{a,d} (41)	2 ^{l,m} (43)	2 ^{c,m} (41)	36 ^d (45)
<i>Palicourea macrobotrys</i>	H (26)	–	76 ^a (112)	67 ^a (115)	75 ^a (100)
<i>Palicourea coriacea</i>	L (15)	BxL: 36 ^e (33)/HxL: 25 ^{a,d,r} (44)	4 ^{o,p,r,s} (28)	5 ^{b,d,f,p} (42)	24 ^{a,e} (42)
	B (11)	LxB: 38 ^e (40)/HxB: 2.4 ^{f,g,u} (42)	4 ^{o,q,t,u} (45)	3 ^{f,q} (36)	22 ^e (41)
	H (33)	LxH: 5 ^{a,c} (40)/BxH: 23 ^{f,g,v} (35)	25 ^{a,s,t,v} (40)	13 ^{b,c,f} (46)	23 ^{a,e} (69)

em relação ao comportamento dos tubos polínicos. No morfo brevistilo de *P. marcgravii* a interrupção do tubo polínico ocorreu no estigma após polinização auto e intramorfo, enquanto no morfo longistilo ocorreu ao longo do estilete. Já em *Palicourea officinalis*, a interrupção ao longo do estilete foi observada nos dois morfos.

A população estudada de *P. macrobotrys* apresenta a condição de autocompatibilidade, formando frutos tanto por autopolinizações quanto por polinizações cruzadas (Tabela 3.2, Figura 3.4). Os tubos polínicos já se encontravam no ovário de forma consistente a partir das 4 h após autopolinização e polinização cruzada, contudo não foi observado penetração nos óvulos, provavelmente pelo mesmo motivo acima mencionado.

A relação de incompatibilidade entre os morfos longistilos e brevistilos de *P. coriacea* seguiu o padrão heterostílico (Figura 3.4). A produção de frutos foi significativamente maior após polinizações intermorfos do que após auto e intramorfo polinizações em ambos os morfos. A

frutificação de cada tratamento realizado foi semelhante entre os morfos. A formação de frutos pelo tratamento controle foi semelhante à polinização intermorfo nos dois morfos, contudo foi significativamente mais alta do que em polinização auto e intramorfo (Tabela 3.2). O tubo polínico já se encontra no ovário após 6 h do tratamento, mas não foi observado penetração nos óvulos. As observações mostraram que em polinização auto e intramorfo a interrupção do tubo polínico no morfo brevistilo ocorre no estigma, enquanto no longistilo ocorre ao longo do estilete, mais precisamente no início do estilete.

Os resultados reprodutivos dos morfos distílicos de *Palicourea coriacea* com sua forma variante homostílica mostraram-se um pouco obscuras. Foi encontrado que o morfo homostílico é autocompatível e que seu grão de pólen é compatível tanto com o morfo longistilo quanto com o brevistilo. Além disso, a compatibilidade também ocorreu entre o pólen longistilo e o morfo homostilo, porém o pólen brevistílico foi incompatível com o morfo homostilo. Algumas diferenças foram encontradas envolvendo polinizações cruzadas intermorfos e o tratamento controle. A frutificação do morfo homostilo gerada pelo pólen longistilo foi significativamente menor que o controle, o mesmo ocorrendo na recepção do pólen homostilo pelo morfo brevistilo. Já a formação de frutos do tratamento controle foi semelhante à frutificação do morfo longistilo produzida pela recepção do pólen homostilo e semelhante à frutificação do morfo homostilo gerada pelo pólen provindo do morfo brevistilo (Tabela 3.2, Figura 3.4). Em todos os tratamentos compatíveis, o crescimento do tubo polínico já se encontra no ovário após 6 h do tratamento, mas não foi possível observar penetração nos óvulos. A interrupção do tubo polínico brevistilo no morfo homostilo ocorreu ao longo do estilete. Já as análises entre os morfos distílicos mostraram que em auto e intramorfo polinização a interrupção do tubo polínico no morfo brevistilo ocorre no estigma; enquanto no longistilo ocorre ao longo do estilete.

Visitantes florais e produção de néctar – Beija-flores visitaram as flores de todas as espécies estudadas, independentemente da fitofisionomia, contudo eles foram considerados como os únicos polinizadores principais em *P. marcgravii*, *P. macrobotrys* e *P. officinalis*. Para essas espécies,

visitas esporádicas de borboletas também foram registradas, porém comportando-se como polinizadores ocasionais (Tabela 3.3, Figuras 3.5 e 3.6).

Tabela 3.3. Visitantes florais, número total de visitas, frequência e categoria do visitante de três espécies de *Palicourea* estudadas no Cerrado, Distrito Federal, Brasil. MF=muito freqüente (>5 visitas/hora). F=frequente (± 1 visita/hora). R=raro (<1 visita/hora). PP=polinizador principal. PO=polinizador ocasional.

Espécie visitada	Visitantes florais	Total de visitas	Frequência	Categoria
<i>Palicourea officinalis</i>	Apodiformes			
	<i>Amazilia fimbriata</i> (Gmelin 1788)	26	F	PP
	<i>Chlorostilbon aureoventris</i> (d'Orbigny & Lafresnaye 1838)	25	F	PP
	<i>Heliactin cornuta</i> (Wied 1821)	2	R	PO
	Lepidoptera			
	<i>Phoelis philea</i> (Johansson 1767)	11	R	PO
	<i>Xeniades chalestra</i> (Hewitson 1866)	1	R	PO
<i>Palicourea marcgravii</i>	Apodiformes			
	<i>Amazilia frimbiata</i> (Gmelin 1788)	35	MF	PP
	<i>Chlorostilbon</i> sp.	3	R	PO
	Lepidoptera			
	<i>Heliconius erato phyllis</i> (Fabricius 1775)	3	R	PO
	<i>H. ethilla macaea</i> (Godan 1819)	3	R	PO
<i>Palicourea macrobotrys</i>	Apodiformes			
	<i>Thalurania furcata</i> (Gmelin 1788)	152	MF	PP
	Lepidoptera			
	<i>Hypothyris ninonia</i> (Boisduval 1836)	5	R	PO

Abelhas foram observadas apenas em *Palicourea coriacea* (*Bombus atratus* Franklin 1913, Halictidae e *Euglossa melanotricha* Moure 1967), sendo elas e o beija-flor *Heliactin cornuta* (Wied 1821) considerados os principais visitantes. Também foram observados visitas de outras espécies de abelhas (*Oxaea flavescens* Klug 1807 e *Epicharis bicolor* Smith 1854), de uma espécie de Diptera e dos Lepdopteras *Stalachtis phlegia* (Cramer 1775) e *Lerema veadeira* (Mielke 1968) (Figura 3.6).

O volume total, concentração de açúcar e quantidade total de açúcar no néctar não diferiram significativamente entre os morfos para as quatro espécies estudadas (Tabela 3.4).



Figura 3.4. Visitantes florais das espécies de *Palicourea* estudadas no Cerrado, Distrito Federal, Brasil . (A) *Amazilia fimbriata* e (B) *Chlorostilbon aureoventris* visitando flores de *P. officinalis*. (C) *A. fimbriata* visitando flores de *P. marcgravii*. (D) *Thalurania furcata* visitando flores de *P. macrobotrys*. (E) *Bombus* sp. e (F) *Heliachitin cornuta* visitando flores de *P. coriacea*. Escala: 5 mm (A – E) e 2 cm (F). Fotos: Consolaro, H.

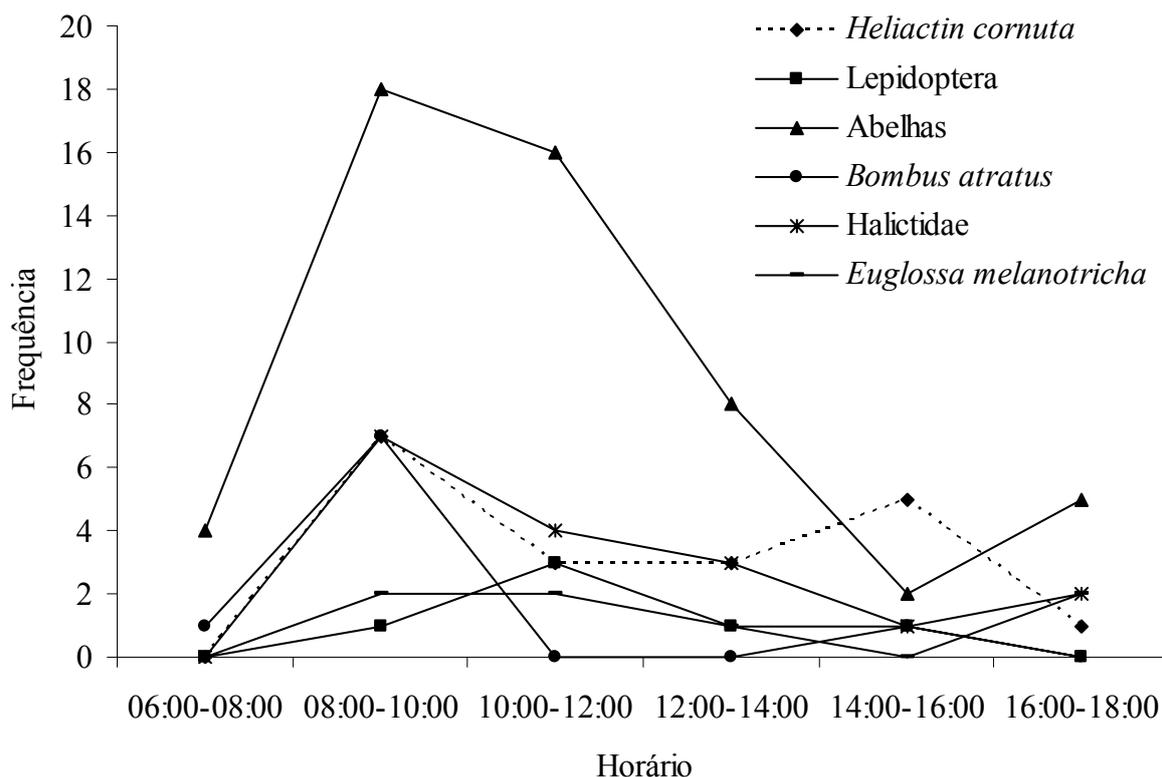


Figura 3.6. Frequência dos visitantes florais por intervalo de tempo de *P. coriacea* no Cerrado, Distrito Federal, Brasil.

Tabela 3.4. Volume, concentração e quantidade total de açúcar no néctar das espécies de *Palicourea* estudadas no Cerrado, Distrito Federal, Brasil. Coluna Morfo: longistilo (L), brevistilo (B) e homostilo (H), entre parênteses o tamanho amostral.

Espécie	Morfo	Volume (μL)	Concentração (%)	Quantidade (mg)
<i>Palicourea coriacea</i>	L (15)	$2,02 \pm 0,94$	$25,6 \pm 2,5$	$0,57 \pm 0,28$
	B (5)	$1,93 \pm 0,55$	$21,4 \pm 4,1$	$0,42 \pm 0,06$
	H (33)	$1,92 \pm 0,93$	$27 \pm 2,63$	$0,56 \pm 0,23$
<i>Palicourea macrobotrys</i>	H (10)	$4,99 \pm 3,17$	$17,9 \pm 2,18$	$0,89 \pm 0,42$
<i>Palicourea marcgravii</i>	L (15)	$5,83 \pm 3,07$	$17,47 \pm 2,35$	$1,03 \pm 0,44$
	B (15)	$5,83 \pm 2,96$	$16,46 \pm 2,06$	$0,98 \pm 0,43$
<i>Palicourea officinalis</i>	L (32)	$3,39 \pm 1,59$	$14,76 \pm 5,5$	$0,49 \pm 0,26$
	B (30)	$3,64 \pm 1,31$	$14,63 \pm 5,56$	$0,63 \pm 0,41$

DISCUSSÃO

Alguns autores afirmam que a HR é necessária para considerar uma espécie ou população verdadeiramente distílica (Lloyd & Webb 1992, Paillet & Thompson 1997, Faivre & McDade 2001), entretanto a distília pode ser atribuída às populações de *P. marcgravii* e *P. officinalis* pela presença dos morfos florais, pelo sistema de incompatibilidade, pelos dados de tubos polínicos e pela isopleτία. Todavia, tal atribuição não pôde ser feita a *P. coriacea* e *P. macrobotrys* em função da presença do morfo homostilo em suas populações.

A origem da homostilia ocorre em muitos *taxa* distílicos de Rubiaceae, podendo manifestar-se como caráter exclusivo em uma população ou, mais frequentemente, com apenas alguns indivíduos dentro de uma população distílica (Vuilleumier 1967, Ganders 1979, Keegan et al. 1979, Shore & Barrett 1985, Hamilton 1990, Coelho & Barbosa 2004). Cada espécie ou população pode responder de forma diferente perante as mesmas pressões seletivas a que estão submetidas (Charlesworth & Charlesworth 1979a, Li & Johnston 2001), contudo parece que nas espécies de *Palicourea* a homostilia é o caminho evolutivo mais freqüente, como encontrado em *P. alpina* (Tanner 1982), *P. macrobotrys* (Coelho & Barbosa 2003) e, possivelmente, em *P. grandifolia*, *P. guianensis* e *P. nitidella* (Consolaro, H., dados do primeiro capítulo). Outros casos de homostilia originada de espécies distílicas de Rubiaceae também já foram registrados, como *Pentas lanceolata*, *P. zanzibarica*, *P. parviflora*, *Adenosacme longifolia*, *Pleiocraterium verticillare*, *Parapentas setigera*, *Hedyotis subviscosa*, *Oldenlandia herbacea*, *O. umbellata* (Bir Bahadur 1968, em tabela com dados compilados de outros autores), *Mitchella repens* (Ganders 1975a) e algumas espécies de *Psychotria* (Hamilton 1990).

Com base no modelo de Charlesworth & Charlesworth (1979a), suspeita-se que *P. coriacea* possa estar passando pelo mesmo processo de substituição gradual dos morfos observado no trabalho desses autores, já que o morfo homostilo é autocompatível e os morfos distílicos são auto e intramorfo incompatíveis. Paralelamente a isso, a ocorrência integral da homostilia em *P. macrobotrys*, aliada com a mesma constatação feita em populações da região do Triângulo Mineiro

(Coelho & Barbosa 2003), pode sugerir que essa espécie já tenha passado pela fase evolutiva que *Palicourea coriacea* se encontra e que a quebra da distília para homostília pode ocorrer independentemente em várias espécies ou populações. Levando em consideração as situações encontradas em *P. coriacea* e *P. macrobotrys*, juntamente com a ausência de HR em *P. marcgravii* e *P. officinalis*, é possível afirmar que cada uma dessas quatro espécies possa estar em um estágio evolutivo diferente na evolução da homostília e a não reciprocidade nessas duas espécies representaria o primeiro passo para a quebra da distília. Alguns trabalhos demonstram que mesmo se o sistema de incompatibilidade esteja funcionando, como encontrado nas espécies em questão, se o fluxo de pólen estiver em desequilíbrio, talvez pela ausência de HR, uma possível quebra do supergene distílico tende a ocorrer (Endels et al. 2002).

A HR é tida como o principal fator que intermedia a troca de pólen intermorfo via interação com os polinizadores, de maneira que imprecisão na reciprocidade e conseqüente desequilíbrio nessa interação podem explicar variações na expressão de suas características morfológicas e quedas no sucesso reprodutivo do grupo (Ganders 1979, Faivre & McDade 2001). Entretanto, de acordo com os resultados encontrados de biologia da polinização, produção de néctar e sistema reprodutivo, esse desequilíbrio ainda não se manifestou em *P. marcgravii* e *P. officinalis*, uma vez que foram constatados eficientes agentes polinizadores, nenhuma oferta diferenciada de néctar por parte dos morfos e sucesso reprodutivo similar entre as flores longistilas e brevistilas.

A síndrome ornitofilia é considerada como dominante no gênero *Palicourea* (Taylor 1997), sendo confirmada em vários trabalhos que abordam a biologia da polinização (Sobrevila et al. 1983, Silva 1995, Ree 1997, Contreras & Ornelas 1999, Coelho & Barbosa 2003, Ornelas et al. 2004), inclusive no presente estudo. *Palicourea coriacea* foi a única espécie que as abelhas também foram consideradas como polinizadores principais, uma condição rara para o gênero. Em um estudo com *Palicourea padifolia*, as abelhas também foram os visitantes principais, entretanto a sua eficiência no fluxo de pólen intermorfo foi questionada, sobretudo a respeito do seu papel na quebra da distília (Ree 1997). Pela ornitofilia ser considerada exclusiva no gênero e pela melitofilia ser a principal

síndrome de uma espécie com variação nos seus padrões distílicos, é de certa forma coerente imaginar que essa mudança no tipo de polinizador, independentemente do fator da mudança, pode ter influenciado de alguma maneira na evolução de indivíduos homostílicos na população de *P. coriacea*. Da mesma forma, a homostilia em *P. macrobotrys* poderia ser questionada a esse respeito, porém pelas observações de seus visitantes seguirem a síndrome do gênero e por eles, aparentemente, desempenharem de maneira eficiente sua função, provavelmente a pressão seletiva nesse caso não foi a mesma de *P. coriacea*.

A homostilia derivada da distilia por meio do *crossing over* do supergene pode manifestar-se por meio de estames na mesma altura do estigma longistilo (homostilia longistila - HL), estames no mesmo nível do estigma brevistilo (homostilia brevistila - HB) e estames e estigma em um nível intermediário entre os verticilos reprodutivos dos morfos longistilos e brevistilos (homostilia intermediária) (Hamilton 1990). A combinação de reciprocidade encontrada entre a forma homostila e os morfos distílicos de *P. coriacea*, conjuntamente com as manifestações de incompatibilidade, sugerem que a homostilia encontrada na população realmente é do tipo HB. Segundo o modelo de Charlesworth & Charlesworth (1979a), essa forma homostílica somente substitui os morfos longistilos e brevistilos na ausência de um HL, uma situação que parece ocorrer na população estudada em função da HB ser exclusiva e significativamente mais freqüente que os outros dois morfos. Já em *P. macrobotrys* a condição é diferente, pois suas características morfológicas indicam que a homostilia é do tipo HL. As duas formas homostílicas encontradas em *Palicourea* sugerem que a origem da homostilia pode ocorrer de maneira independente num mesmo táxon e que as pressões seletivas locais somadas as características genéticas intrínsecas de cada espécie podem determinar o sentido do caminho evolutivo a ser seguido.

Morfo brevistilo com estruturas morfológicas maiores do que o longistilo, como encontrado na maioria das estruturas morfológicas aqui mensuradas, é comum em sistemas distílicos, na família Rubiaceae e em *Palicourea* (Ganders 1979, Sobrevila et al. 1983, Ree 1997, Contreras & Ornelas 1999, Li & Johnston 2001, Castro et al. 2004). Acredita-se que as estruturas fenotípicas maiores no

morfo brevistilo é uma maneira de compensar uma possível assimetria no fluxo de pólen em sua direção, devido a disposição estigmática do morfo longistilo facilitar a polinização (Ganders 1979, Webb & Lloyd 1986). Aliados a esse fator, alguns trabalhos têm demonstrado que o “display” floral exerce uma função importante em sistemas reprodutivos intermediado por animais, contudo estudos direcionados para grupos distílicos seriam necessários para constatar até que ponto estruturas morfológicas maiores entre os morfos influenciam na atração do polinizador (Galen & Stanton 1989, Mal & Lovett-Doust 1997).

Variações no comportamento reprodutivo entre espécies cogenéricas são frequentemente encontradas (Washitani et al. 1994, Castro et al. 2004), podendo, muitas vezes, manifestar-se na própria frutificação. A frutificação gerada a partir da polinização intermorfo entre os morfos distílicos dentro de *P. marcgravii*, *P. officinalis* e *P. coriacea* foi semelhante, porém nota-se uma diferença na frutificação entre as espécies. Muitas espécies distílicas de Rubiaceae (Castro et al. 2004) apresentam taxa de frutificação similar a *P. officinalis* e *P. coriacea*, entretanto ela é considerada baixa quando comparada à frutificação encontrada nas populações estudadas de *P. marcgravii* e *P. macrobotrys*, em *Palicourea fendleri* (82,4% brevistilo e 60% longistilo) (Sobrevila et al. 1983), *Psychotria jasminoides* (70% e 72,1%) (Castro et al. 2004) e *P. popeppigiana* (76,2% e 84,2%) (Coelho & Barbosa 2004). Visto que a população de *P. coriaceae* não é tipicamente distílica, seria compreensível pensar que a sua menor frutificação seria uma consequência da variação morfológica apresentada, contudo, pela população de *P. officinalis* ter sido considerada tipicamente distílica e por elas terem frutificação parecida, tal suposição foi descartada. Pelas populações terem sido estudadas em áreas separadas e pelas populações que apresentaram frutificação diferente não ocorrerem na mesma fitofisionomia, acredita-se que a variação encontrada entre elas pode estar associada a algum fator abiótico (Sutherland 1986).

Os variados comportamentos de incompatibilidade observados nas espécies estudadas geram as incertezas quanto à origem e os mecanismos que atuam nesse processo. Pelo sistema de incompatibilidade de espécies distílicas ser do tipo esporofítico, esperava-se que a reação de

incompatibilidade ocorresse na superfície estigmática, contudo os resultados encontrados, juntamente com estudos recentes mostram que em plantas heterostílicas as regiões de interrupção do tubo polínico diferem entre os morfos e podem envolver o estigma, estilete ou ovário (Anderson & Barrett 1986). Estudos de incompatibilidade em espécies distílicas de Rubiaceae têm demonstrado claramente essas diferenças, de maneira que o local de inibição diferencia tanto entre espécies quanto entre os morfos, sendo caracterizado principalmente pela interrupção ao longo do estilete no morfo longistilo e no estigma no brevistilo (Bawa & Beach 1983, Passos & Sazima 1995, Teixeira & Machado 2004b Coelho & Barbosa 2004, Pereira et al. 2006), como encontrado em *Palicourea marcgravii* e nos morfos distílicos de *P. coriacea*. Porém, para enfatizar mais ainda a diversidade de mecanismo que pode ser encontrado nesses grupos, em *P. officinalis* e em um estudo com *P. longepedunculata* Gardner (Pereira et al. 2006) foi observado que a interrupção em ambos os morfos ocorreu ao longo do estilete.

Os resultados encontrados para as quatro espécies de *Palicourea* revelam situações evolutivas e ecológicas interessantes a respeito do tema, de modo que é possível fazer algumas observações. A) Espécies distílicas cogenéricas podem diferir quanto à instabilidade genética e quanto às variações morfológicas, devido, provavelmente, a diferentes respostas às pressões seletivas, por exemplo alterações ambientais. B) Tanto espécies de formações florestais, como *P. macrobotrys*, quanto de formações campestres, como *P. coriacea*, estão sujeitas a pressões seletivas e possíveis variações. C) Por mais que a síndrome de polinização se mantenha dentro do esperado para um determinado gênero, variações evolutivas podem surgir. D) Quando o gênero *Palicourea* apresenta variações distílicas no Cerrado do Brasil Central, elas são caracterizadas pela homostilia. Os resultados descritos no presente trabalho representam um dos primeiros passos no estudo da evolução e ecologia da distília no bioma Cerrado, com isso várias linhas de pesquisas adicionais devem ser desenvolvidas para melhor entender e esclarecer as forças que regem o sistema, como: 1) Análises filogenéticas para confirmar ou refutar o fluxograma evolutivo sugerido para o gênero; 2) Estudos ecológicos direcionados para descobrir as pressões seletivas que agem na derivação da

homostilia; 3) Estudos moleculares para entender os mecanismos que atuam na origem dos morfos homostílicos.

CONSIDERAÇÕES GERAIS

De acordo com os resultados encontrados nos três capítulos, é possível dizer que o sistema distílico das espécies de Rubiaceae do Cerrado é pouco variável. Muitos trabalhos atribuem características mínimas para que uma espécie e/ou população seja considerada tipicamente distílica, por exemplo, a presença de HR precisa, contudo acredita-se que a ausência de uma dessas condições não seja suficiente para enquadrá-las como atípicas. A partir das espécies que apresentaram variações no presente estudo, é aceitável dizer que a distília na família segue comumente dois caminhos evolutivos, a homostília e o monomorfismo. Entre as espécies de *Palicourea*, a homostília parece ser o mais freqüente, como encontrado em *P. coriaceae* e *P. macrobotrys* (Consolaro, H., dados do segundo e terceiro capítulo), na população de *P. macrobotrys* do Triângulo Mineiro (Coelho & Barbosa 2003) e, possivelmente, em *P. grandifolia*, *P. guianensis* e *P. nitidella* (Consolaro, H., dados do primeiro capítulo). O motivo dessas variações ainda não é claro, porém acredita-se que as características genéticas intrínsecas de cada táxon têm uma considerável influência, de modo que cada um pode responder de forma diferente, ou até mesmo não responder, perante as mesmas pressões seletivas em que estão submetidas.

Apesar do primeiro capítulo fornecer somente dados de ocorrência dos morfos florais, seu conjunto de informações é bastante útil, pois permite subsidiar e incentivar estudos futuros, além também de possibilitar conclusões relevantes a respeito da distília em Rubiaceae no bioma Cerrado. Quando esse capítulo é analisado conjuntamente com os demais, é possível observar que muitas das condições encontradas se repetem no campo e outras, não possíveis de serem observadas nos herbários, são descobertas. Essas confirmações e complementaridades podem ser notadas na corroboração do padrão de rejeição dos tubos polínicos do capítulo 3 e do primeiro capítulo e também por meio de informações adicionais a respeito da razão isoplética observadas nas espécies do segundo capítulo.

A maioria dos dados morfométricos obtidos no capítulo 2 seguem o que é frequentemente encontrado para flores distílicas, ou seja, as estruturas morfológicas do morfo brevistilo são maiores do que as do longistilo. Entretanto, generalizações para família não devem ser feitas, já que em outras espécies trabalhadas por outros autores e em algumas aqui estudadas não foram encontradas diferenças.

Acredita-se que o ajustamento do comportamento de floração e frutificação das espécies analisadas não está ligado aos fatores abióticos, mas sim ao período de dispersão de suas sementes, as suas relações filogenéticas e à disponibilidade de polinizadores.

Os resultados apresentados na presente tese fornecem informações relevantes a respeito do sistema distílico e da fenologia das Rubiaceae do Cerrado, entretanto vários estudos adicionais devem que ser trabalhados para uma compreensão mais detalhada das situações aqui encontradas, como: A) Análises filogenéticas para confirmar ou refutar os caminhos evolutivos e as fases evolutivas sugeridas no capítulo 1 e 3; B) Estudos de campo para confirmar ou rejeitar as situações morfológicas e fenológicas encontradas nas espécies do primeiro capítulo; C) Revelar novas características distílicas, como sistema de incompatibilidade, biologia da polinização e isopleia para as espécies não incluídas no capítulo 3; D) Estudos ecológicos direcionados para tentar responder questões básicas, como: quais pressões seletivas fazem com que a distilia evolua para os caminhos sugeridos no capítulo 1 e 3?; E) Estudos taxonômicos aliados a pesquisas genéticas para compreender a origem da distilia em determinados gêneros; F) Estudos moleculares para entender os mecanismos que atuam na origem dos morfos variantes homostílicos e monomórficos para também poder compreender o grau de coesão dos genes que formam o supergene da família.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Agren, J. 1996. Population size, pollinator limitation, and seed set in the self-incompatible herb *Lythrum salicaria*. *Ecology* 77 (6): 1779-1790.
- Almeida, E. M. & Alves, M. A. S. 2000. Fenologia de *Psychotria nuda* e *P. brasiliensis* (Rubiaceae) em uma área de Floresta Atlântica no sudeste do Brasil. *Acta Botânica Brasilica* 14 (3): 335-346.
- Amorin, F. W. & Oliveira, P. E. 2006. Estrutura sexual e ecologia reprodutiva de *Amaioua guianensis* Aubl. (Rubiaceae), uma espécie dióica de formações florestais de cerrado. *Revista Brasil. Bot.* 29 (3): 353-362.
- Anderson, W. R. & Barrett, S. C. H. 1986. Pollen tube growth in tristylous *Pontederia cordata* (Pontederiaceae). *Can. J. Bot.* 64: 2602-2607.
- Anderson, W. R. 1973. A morphological hypothesis for origin of heterostyly in the Rubiaceae. *Taxon* 22 (5/6): 537-542.
- Baker, H. G. 1956. Pollen dimorphism in the Rubiaceae. *Evolution* 10: 23-31.
- Baker, H. G. 1958. Studies in the reproductive biology of West African Rubiaceae. *Journal West African Science Association* 4: 9-24.
- Baker, H. G. 1966. The evolution, functioning and breakdown of heteromorphic incompatibility systems I. The Plumbaginaceae. *Evolution* 18: 507-512.
- Barrett, S. C. H. 1979. The evolutionary breakdown of tristily in *Eichhornia crassipes* (Mart.) Solms (water hyacinth). *Evolution* 33: 499-510.
- Barrett, S. C. H. 1985. Floral trimorphism and monomorphism in continental and island populations of *Eichhornia paniculata* (Spreng.) Solms. (Pontederiaceae). *Biological Journal of Linnean Society*, 25: 41-60.

- Barrett, S. C. H. 1988. The evolution, maintenance, and loss of self-incompatibility systems. In: Plant reproductive ecology: patterns and strategies. Pp. 98-124. Eds. J and L Lovett Doust. New York. Oxford University Press.
- Barrett, S. C. H. 1990. The evolution and adaptive significance of heterostyly. *Tree* 5: 144-148.
- Barrett, S. C. H. 1992. Heterostylous genetic polymorphisms: model systems for evolutionary analysis. In: Barrett, S. C. H. (ed.). Evolution and function of heterostyly. Monographs on theoretical and applied genetics. Springer-Verlag. Berlin. p. 1-24.
- Barrett, S. C. H. & Richards, J. H. 1990. Heterostyly in tropical plants. *Memoirs of the New York Botanical Garden* 55: 35-61.
- Barrett, S. C. H. & Shore, J. S. 1987. Variation and evolution of breeding systems in *Turnera ulmifolia* L. complex (Turneraceae). *Evolution* 41: 340-354.
- Barrett, S. C. H., Wilken, D. H. & Cole, W. W. 2000. Heterostyly in the Lamiaceae: The case of *Salvia brandegeei*. *Plant Systematics and Evolution* 223: 211-219.
- Batalha, M.A. & Mantovani, W. 2000. Reproductive phenological patterns of cerrado plant species at Pé-de-Gigante Reserve (Santa Rita do Passa Quatro, SP, Brazil): a comparison between the herbaceous and wood floras. *Revista Brasileira Biologia* 60: 129-145.
- Bawa, K. S. & Beach, J. H. 1983. Self-incompatibility systems in the Rubiaceae of a tropical lowland wet forest. *American Journal of Botany* 70: 1281-1288.
- Beach, J. H. & Bawa, K. S. 1980. Role of pollinators in the of dioecy from distyly. *Evolution* 34: 1138-1143.
- Bir Bahadur 1968. Heterostyly in Rubiaceae: A Review. *Journal Osm. Univ. Golden Jubilee* 20238.
- Cabral, E. L. 1991. Rehabilitacion del género *Galianthe* (Rubiaceae). *Boletim de la Sociedad Argentina de Botánica* 27: 225-249.
- Cabral, E. L. 2004. Dos espécies nuevas de *Galianthe* (Rubiaceae) para Brasil. *Bonplandia* 13 (1-4): 15-19.

- Castro, C. C. & Araújo, A. C. 2004. Distyly and sequential pollinators of *Psychotria nuda* (Rubiaceae) in the Atlantic rain forest, Brazil. *Plant Systematics and Evolution* 244: 131-139.
- Castro, C. C. and Oliveira, P. E. 2001. Reproductive biology of the protandrous *Ferdinandusa speciosa* Pohl. (Rubiaceae) in southeastern SE Brazil. *Revista Brasil. Bot.* 24, 167-172.
- Castro, C. C. & Oliveira, P. E. 2002. Pollination biology of distylous Rubiaceae in the Atlantic Rain Forest, SE Brazil. *Plant Biology* 4: 640-646.
- Castro, C. C., Oliveira, P. E. A. M. & Alves, M. C. 2004. Breeding system and floral morphometry of distylous *Psychotria* L. species in the Atlantic Rain Forest, SE Brazil. *Plant Biology* 6: 755-760.
- Cavalcanti, T. B. & Ramos, A. E. 2001. *Floral do Distrito Federal, Brasil*. Brasília: Embrapa Recursos Genéticos e Biotecnologia. Volume 1. 359p.
- Charlesworth, D. & Charlesworth, B. 1979a. The maintenance and breakdown of distyly. *The American Naturalist* 114: 499-513.
- Charlesworth, D. & Charlesworth, B. 1979b. A model for evolution of heterostyly. *The American Naturalist* 114: 467-498.
- Coelho, C. P. & Barbosa, A. A. 2003. Biologia reprodutiva de *Palicourea macrobotrys* Ruiz & Pavon (Rubiaceae): um possível caso de homostilia no gênero *Palicourea* Aubl. *Revista Brasileira de Botânica* 26 (3): 403-413.
- Coelho, C. P. & Barbosa, A. A. 2004. Biologia reprodutiva de *Psychotria poeppigiana* Mull. Arg. (Rubiaceae) em mata de galeria. *Acta bot. bras.* 18(3): 481-489.
- Consolaro, H. 2004. Biologia reprodutiva de duas espécies de Rubiaceae de mata de galeria do Triângulo Mineiro, MG. Dissertação de Mestrado. Universidade Federal de Uberlândia, Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Conservação de Recursos Naturais. 58p.
- Consolaro, H., Silva, E. B. & Oliveira, P. E. 2005. Variação floral e biologia reprodutiva de *Manettia cordifolia* Mart. (Rubiaceae). *Revista Brasil. Bot.* 28 (1): 85-94.

- Contreras, P. S. & Ornelas, J. F. 1999. Reproductive conflicts of *Palicourea padifolia* (Rubiaceae) a distylous shrub of a tropical cloud forest in Mexico. *Plant Systematics and Evolution* 219: 225-241.
- Costa, C. B. 2004. Revisão taxonômica de *Coccocypselum* P. Br. Tese da USP. Doutorado em Ciências, Área Botânica.
- Costa, C. B. & Mamede, M. C. H. 2002. Sinopse do gênero *Coccocypselum* P. Browne (Rubiaceae) no estado de São Paulo, Brasil. *Biota Neotropica* 2 (1). <http://www.biotaneotropica.org.br/v2n1/pt/abstract?article+BN01402012002> em 11/09/2007.
- Delprete, P. G. 1999. Flora neotropica, Rondeletieae (Rubiaceae), Part I. Monograph 77. New York: Published for Organization for Flora Neotropica by The New York Botanical Garden.
- Delprete, P. G., Smith, L. B. & Klein, R. M. 2004. Rubiaceae. In: A. Reis (Ed.), Vol. I – Gêneros A – G: 1. *Alseis* até 19. *Galium*. Flora Ilustrada Catarinense. Herbário Barbosa Rodrigues, Itajaí, SC, Pp. 1-344.
- Dulberger, R. 1992. Floral polymorphisms and their functional significance in the heterostylous syndrome. In: Barret, S. C. H. (ed.). Evolution and function of heterostyly. Monographs on theoretical and applied genetics. Springer-Verlag. 279 p.
- Endels, P., Jacquemyn, H., Brys, R. & Hermy, M. 2002. Changes in pin-thrum ratios in populations of the heterostyle *Primula vulgaris* Huds: Does imbalance affect populations persistence? *Flora* 197: 326-331.
- Faivre, A. M. & McDade, L. A. 2001. Population-level variation in the expression of heterostyly in three species of Rubiaceae: does reciprocal placement of anthers and stigmas characterize heterostyly? *American Journal of Botany* 88: 841-853.
- Freitas, L. & Sazima, M. 2006. Pollination biology in a tropical high-altitude grassland in Brazil: interactions at the community level. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 93: 465-516.

- Galen, C. & Stanton, M. L. 1989. Bumble bee pollination and floral morphology: factors influencing pollen dispersal in the alpine skypilot, *Polemonium viscosum* (Polemoniaceae). *Am. J. Bot.* 76: 419-426.
- Galetto, L. and Bernardello, G. 2005. Rewards in flowers – Nectar. 261-313p. In: *Practical Pollination Biology*. Eds.: Dafni, A., Kevan, P. G. & Husband, B. C. Enviroquest, Ltd. Cambridge, Ontario, Canada.
- Ganders, F. R. 1975a. Fecundity in distylous and self-incompatible homostylous plants of *Mitchella repens* (Rubiaceae). *Evolution* 29: 186-188.
- Ganders, F. R. 1975b. Mating patterns in self-compatible populations of *Amsinckia spectabilis* (Boraginaceae). *Can. J. Bot.* 53: 773-779.
- Ganders, F. R. 1979. The biology of heterostyly. *New Zealand Journal of Botany* 17: 607-635.
- Gibbs, P. E. 1986. Do homomorphic and herteromorphic self-incompatibility systems have the same sporophytic mechanism? *Plant Systematics and Evolution* 154: 285-323.
- Gibbs, P. 1990. Self-incompatibility in flowering plants: a neotropical perspective. *Revista Brasileira de Botânica* 13: 125-136.
- Glover, D. E. & Barrett, S. C. H. 1986. Variation in the mating systems of *Eichhornia paniculata* (Spreng.) Solms (Pontederiaceae). *Evolution* 40: 1122-1131.
- Gottsberger, G. & Silberbauer-Gottsberger, I. 1983. Dispersal and distribution in the cerrado vegetation of Brazil. *Sonderbänd des Naturwissenschaftlichen Vereins in Hamburg* 7: 315-352.
- Grandisoli, E. A. C. 1997. Biologia reprodutiva e estrutura da população de *Psychotria suterella* Muell. Arg. (Rubiaceae) em um fragmento de mata secundária em São Paulo (SP). Dissertação de Mestrado, Universidade de São Paulo, São Paulo.
- Hamilton, C. W. 1990. Variations on a distylous theme in Mesoamerican *Psychotria* subgenus *Psychotria* (Rubiaceae). *Memoirs of the New York Botanical Garden* 55: 65-75.

- Heslop-Harrison, J. 1983. Self-incompatibility: Phenomenology and physiology. Proceedings Royal Society London, B 218: 371-395.
- Heuch, I. 1979. Equilibrium populations of heterostylous plants. Theoretical Population Biology 15: 43-57.
- Janzen, D. H. 1974. The deflowering of Central America. *Natural History* 83:48-53.
- Jennersten, J. 1988. Pollination in *Dianthus deltoides* (Caryophyllaceae): Effects of Habitat Fragmentation on Visitation and Seed Set. *Conservation Biology* 2 (4): 359-366.
- Jung-Mendaçolli, S. & Melhem, T. S. 1995. Grãos de pólen de espécies heterostílicas de Rubiaceae. *Rev. Bras. Bot.*, São Paulo, v.18 (1): 61-93.
- Keegan, C. R.; Voss, R. H. & Bawa, K. S. 1979. Heterostyly in *Mitchella repens* (Rubiaceae). *Rhodora* 81: 567-573.
- Kéry M, Matthies D, Spillmann H. H. 2000. Reduced fecundity and offspring performance in small populations of the declining grassland plants *Primula veris* and *Gentiana lutea*. *Journal of Ecology* 88: 17–30.
- Kirkbride, J. H. 1976. A revision of the genus *Declieuxia*. *Memoirs of the New York Botanical Garden*. 28: 1-87.
- Kohn, J. R. & Barret, S. C. H. 1992. Experimental studies on the functional significance of heterostyly. *Evolution* 46: 43-55.
- Lemmens 1989. Heterostyly. Pp. 56-72. In: Jongkind, C. C. H. & Lemmens, R. H. M. J. (ed.). *The Connaraceae: a taxonomic study with emphasis on Africa*. Agric. Univ. Wageningen Papers.
- Lewis, D. 1943. The physiology of incompatibility in plants. II. *Linum grandiflorum* *Annals of Botany* 7: 115-122.
- Lewis, D. 1979. *Sexual incompatibility in plants*. Edward Arnold London.
- Lewis, D. & Jones, D. A. 1992. The genetics of heterostyly. In: Barrett, S. C. H. (ed.). *Evolution and function of heterostyly*. Monographs on theoretical and applied genetics. Springer-Verlag. Berlin. p. 1-24.

- Li, P. & Johnston, M. O. 2001. Comparative floral morphometrics of distyly and homostyly in three evolutionary lineages of *Amsinckia* (Boraginaceae). *Canadian Journal of Botany* 79: 1332-1348.
- Lloyd, D. G. & Webb, C. J. 1992. The evolution of heterostyly. In: Barret, S. C. H. (ed.). *Evolution and function of heterostyly*. Monographs on theoretical and applied genetics. Springer-Verlag. 279 p.
- Lopes, L. E. & Buzato, S. 2005. Biologia reprodutiva de *Psychotria suterella* Muell. Arg.(Rubiaceae) e a abordagem de escalas ecológicas para a fenologia de floração e frutificação. *Revista Brasil. Bot.* 28 (4): 785-795.
- Machado, I. C. & Loiola, M. I. 2000. Fly pollination and pollinator sharing in two synchronopatric species: *Cordia multispicata* (Boraginaceae) and *Borreria alata* (Rubiaceae). *Revista Brasil. Bot.* 23:305-311.
- Macias, L. 1998. Estudos taxonômicos do gênero *Manettia* Mutis Ex. L. (Rubiaceae) no Brasil, Paraguai, Argentina e Uruguai. Tese Unicamp. Doutorado em Biologia Vegetal.
- Mal, T. K. & Lovett-Doust, J. 1997. Morph frequencies and floral variation in a heterostylous colonizing weed, *Lythrum salicaria*. *Can. J. Bot.* 75: 1034-1045.
- Mantovani, W. & Martins, F. R. 1988. Variações fenológicas das espécies do cerrado da Reserva biológica de Moji Guaçu, estado de São Paulo. *Revista Brasil. Bot.* 11: 101-112.
- Marini, M. A. 2001. Effects of forest fragmentation on birds of the cerrado region, Brazil. *Bird Conservation International* 11: 11-23.
- Martin, F. N. 1959. Staining and observing pollen tubes in the style by means of fluorescence. *Stain Technology* 34: 125-128.
- Martin-Gajardo, I. S. & Morelato, L. P. C. 2003. Fenologia de Rubiaceae do sub-bosque em floresta Atlântica no sudeste do Brasil. *Revista Brasil. Bot.* 26 (3): 299-309
- Matsumura, C. & Washitani, I. 2000. Effects of population size and pollinator limitation on seed-set of *Primula sieboldii* populations in a fragmented landscape. *Ecological Research* 15: 307-322.

- Melo, C., Bento, E.C. & Oliveira, P.E. 2003. Frugivory and dispersal of *Faramea cyanea* (Rubiaceae) in Cerrado woody plant formations. *Brazilian Journal of Biology* 63:75-82.
- Mendonça, R. C. J., Felfili, J. M., Walter, B. M. T., Silva-Júnior, M. C., Rezende, A. V., Filgueiras, T. S. & Silva, P. E. N., no prelo. Flora vascular do cerrado. In: Sano, S. M. & Almeida, S. D. P. (Eds.). *Cerrado: ambiente e flora*. Planaltina, DF. Brasil: EMBRAPA-CPAC.
- Miller-Rushing, A. J., Primack, R. B., Primack, D. & Mukunda, S. 2006. Photographs and herbarium specimens as tools to document phenological changes in response to global warming. *American Journal of Botany* 93 (11): 1667-1674.
- Monteiro, R., Nakajima, J. N., Ribeiro, J. E. L. S. & Toledo, J. C. 1991. Morfologia e distribuição espacial das formas heterostílicas de *Psychotria barbiflora* DC. (Rubiaceae). *Naturalia* 16: 137-146.
- Murray, B. G. 1990. Heterostyly and pollen-tube interactions in *Luculia gratissima* (Rubiaceae). *Annals of Botany* 65: 691-698.
- Naiki, A. & Nagamasu, H. 2003. Distyly and pollen dimorphism in *Damnacanthus* (Rubiaceae). *J. Plant Res.* 116: 105-113.
- Nettancourt, D. de. 1977. *Incompatibility in Angiosperms*. Springer-Verlag, Berlin.
- Nicholls, M. S. 1985. The evolutionary breakdown of distyly in *Linum tenuifolium* (Linaceae). *Plant Systematics and Evolution* 150: 291-301.
- Oliveira, A. S. & Oliveira, P. E. 2004. *Biologia Reprodutiva de duas espécies de Rubiaceae, em diferentes fitofisionomias do Cerrado*. Monografia de Graduação. Universidade Federal de Uberlândia.
- Oliveira, P. E. & Gibbs, P. E. 2000. Reproductive biology of woody plants in a cerrado community of Central Brazil. *Flora* 195: 311-329.

- Oliveira, P. E. & Gibbs, P. E. 2002. Pollination and reproductive biology in Cerrado plant communities. In: Oliveira, P. S. & Marquis, R. J. (eds.). *The Cerrados of Brazil – ecology and natural history of a Neotropical Savanna*. Columbia University Press. Pp. 329-347
- Oliveira, P. E. 1998. Fenologia e biologia reprodutiva das espécies de Cerrado. In: Sano, S. M. & Almeida, S. D. P. (Eds.). *Cerrado: ambiente e flora*. Pp. 288-556. Planaltina, DF. Brasil: EMBRAPA-CPAC.
- Opler, P. A., Baker, H. G. & Frankie, G. W. 1975. Reproductive biology of some Costa Rican *Cordia* species (Boraginaceae). *Biotropica*. 7: 234-247.
- Ornduff, R. 1971. The reproductive system of *Jepsonia heterandra*. *Evolution* 25: 300-311.
- Ornduff, R. 1980. Heterostyly, population composition and pollen flow in *Hedyotis caerulea*. *American Journal of Botany* 67: 95-103.
- Ornduff R. 1992. Historical perspective on heterostyly. In: Barrett SCH, ed. *Evolution and function of heterostyly*. Berlin, Germany: Springer-Verlag, 31–39.
- Ornelas, J. F., González, C., Jiménez, L., Lara, C. & Martínez, A. J. 2004. Reproductive ecology of distylous *Palicourea padifolia* (Rubiaceae) in a tropical montane cloud forest. II Attractin and rewarding mutualistic and antagonistic visitors. *American Journal of Botany* 91 (7): 1061-1069.
- Pailler, T. & Thompson J. D. 1997. Distyly and variation in heteromorphic incompatibility in *Gaertnera vaginata* (Rubiaceae) endemic to La Reunion Island. *American Journal of Botany* 84: 315-317.
- Pailler, T., Humeau, L. & Figier, J. 1998. Reproductive trait variation in the functionally dioecious and morphologically heterostylous island endemic *Chassalia corallioides* (Rubiaceae). *Biological Journal of the Linnean Society* 64: 297-313.
- Passos, L. & Sazima, M. 1995. Reproductive biology of the distylous *Mannetia luteo-rubra* (Rubiaceae). *Botanica Acta* 108: 309-313.

- Pereira, Z. V., Vieira, M. F. & Carvalho-Okano, R. M. 2006. Fenologia da floração, morfologia floral e sistema de incompatibilidade em espécies distílicas de Rubiaceae em fragmento florestal do Sudeste brasileiro. *Revista Brasil. Bot.* 29 (3): 471-480.
- Primack, D. C., Imbres, R. B., Primack, R. B., Miller-Rushing, A. J. & Del-Tredici. 2004. Herbarium specimens demonstrate earlier flowering in response to warming in Boston. *American Journal of Botany* 91: 1260-1264.
- Ramos, F. N. & Santos, F. A. M. 2006. Floral Visitors and Pollination of *Psychotria tenuinervis* (Rubiaceae): Anthropogenic and Natural Edges of an Atlantic Forest Fragment. *Biotropica* 38(3): 383–389.
- Ratter, J. A., Ribeiro, J. F. & Bridgewater, S. 1997. The brazilian cerrado vegetation and threats to its biodiversity. *Annals of Botany* 80: 223-230.
- Ree, R. H. 1997. Pollen flow, fecundity and the adaptive significance of heterostyly in *Palicourea padifolia* (Rubiaceae). *Biotropica* 29 (3): 298-308.
- Richards, A. J. 1986. Plant breeding systems. Allen & Unwin, London.
- Richards, J. H. & Barrett, S. C. H. 1992. The development of heterostyly. In: Barret, S. C. H. (ed.). Evolution and function of heterostyly. Monographs on theoretical and applied genetics. Springer-Verlag.
- Richards, J. H. & Koptur, S. 1993. Floral variation and distyly in *Guettarda scabra* (Rubiaceae). *American Journal of Botany* 80 (1): 31-40.
- Robbrecht, E. 1988. Tropical woody Rubiaceae. *Opera Botanica Belgica* 1: 1-271.
- Rossi, A. A. B., Oliveira, L. O. & Vieira, M. F. 2005. Distyly and variation in floral traits in natural populations of *Psychotria ipecacuanha* (Brot.) Stokes (Rubiaceae). *Revista Brasil. Bot.* 28 (2): 285-294.
- Sá, R. M. L. & Ferreira, L. V. 2000. Área protegidas ou espaços ameaçados: o grau de implementação e vulnerabilidade das unidades de conservação federal brasileiras de uso direto. Série Técnica v III. WWF, Brasil, Brasília.

- Sarmiento, G. & Monasterio, M. 1983. Life forms and phenology. In *Ecosystems of the world: tropical savannas* (F. Bouliere, ed.) Elsevier Science, Amsterdam, p.79-108.
- Shore, J. S. & Barrett, S. C. H. 1985. The genetics of distyly and homostyly in *Turnera ulmifolia* L. (Turneraceae). *Heredity* 55: 167-174.
- Silva, A. P. 1995. Biologia reprodutiva e polinização de *Palicourea rigida* KUNTH (Rubiaceae). Tese de Mestrado. Universidade de Brasília (UnB), Depto. de Botânica. 106 p.
- Sobrevila, C., Ramirez, N. & Enrech, N. X. 1983. Reproductive biology of *Palicourea fendleri* and *P. petiolares* (Rubiaceae), heterostylous shrubs of a tropical cloud forest in Venezuela. *Biotropica* 15 (3): 161-169.
- Souza, V. C. & Lorenzi, H. 2005. Botânica sistemática: guia ilustrado para identificação das famílias de Angiospermas da flora brasileira, baseado em APG II. Nova Odessa, SP: Instituto Plantarum.
- StatSoft Inc. 2001. Statistica (data analysis software system), version 6. www.statsoft.com.
- Stone, J. L. 1995. Pollen donation patterns in a tropical distylous shrub (*Psychotria suerrensis*; Rubiaceae). *American Journal of Botany* 82: 1390-1398.
- Sutherland, S. 1986. Patterns of fruit-set: what controls fruit-flower ratio in plants? *Evolution* 40: 117-128.
- Tanner, E. 1982. Breeding systems in a tropical forest in Jamaica. *Biological Journal of the Linnean Society* 18:263-278.
- Taylor, C. M. 1997. Conspectus of the genus *Palicourea* (Rubiaceae: Psychotriace) with the description of the some new species from Ecuador and Colombia. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 84: 224-262.
- Teixeira, L. A. G. & Machado, I. C. 2004a. Biologia da polinização e sistema reprodutivo de *Psychotria barbiflora* DC. (Rubiaceae). *Revista Brasil. Bot.* 18 (4): 853-862.

- Teixeira, L. A. G. & Machado, I. C. 2004b. *Sabicea cinerea* Aubl. (Rubiaceae): distilia e polinização em um fragmento de floresta Atlântica em Pernambuco, Nordeste do Brasil. *Revista Brasil. Bot.* 27 (1): 193-204.
- Thompson, J. D., Barrett, S. C. H. & Baker, A. M. 2003. Frequency-dependent variation in reproductive success in *Narcissus*: implications for the maintenance of stigma-height dimorphism. *Proc. R. Soc. Lond. B* 270: 949–953
- Unesco. 2002. *Vegetação do Distrito Federal: tempo e espaço*. 2 ed. Brasília. 80 p.
- Venables, W. N., Smith, D. M., & The R Development Core Team. 2005. *An Introduction to R. Notes on R: A Programming Environment for Data Analysis and Graphics*. Version 1.9.1. Network Theory Limited, Bristol, United Kingdom.
- Vuilleumier, B. S. 1967. The origin and evolutionary development of heterostyly in the angiosperms. *Evolution* 21: 210-226.
- Washitani, I. 1999. Creeping “fruitless falls”: Reproductive failure in heterostylous plants in fragmented landscapes. In: *The Biology of Biodiversity* (Ed. M. Kato) pp. 133-145. Springer-Verlag, Tokyo.
- Washitani, I., Osawa, R., Namai, H. & Niwa, M. 1994. Patterns of female fertility in heterostylous *Primula sieboldii* under severe pollinator limitation. *Journal of Ecology* 85: 571-579.
- Webb, C. J. & Lloyd, D. G. 1986. The avoidance of interference between the presentation of pollen and stigmas in Angiosperms II. Hecogamy. *New Zealand Journal of Botany* 24: 163-178.
- Wetzel, M. M. V. S. 1997. *Época de dispersão e fisiologia de sementes de Cerrado*. Tese de doutorado. Universidade de Brasília. Departamento de Ecologia.