

Brasil

	Sumário Brazilian Journal of Botany ▾	
Resumo ▾	Texto (PT) ▾	▾

• Braz. J. Bot. 21 (2) • Ago 1998 •

<https://doi.org/10.1590/S0100-84041998000200008> COPIAR

# Sistemas reprodutivos e polinização em espécies simpátricas de *Erythroxyllum* P. Br. (Erythroxyllaceae) do Brasil

MARILUZA GRANJA e BARROS

## Resumos

Foram investigadas a biologia reprodutiva e a polinização de *Erythroxyllum campestre* St. Hil., *E. suberosum* St. Hil. e *E. tortuosum* Mart., ocorrentes na Fazenda Água Limpa, Brasília, DF. Estas espécies são simpátricas, comumente encontradas em cerrados abertos e florescem em média quatro meses por ano. As três espécies são distílicas, isto é, apresentam flores com estiletos longos (longistiladas) e flores com estiletos curtos (brevistiladas), ambas com estames em posicionamentos correspondentes. As flores são similares, pequenas, suavemente perfumadas, de cor creme claro, diurnas, produtoras de néctar (concentração média de sacarose de 20,2%) e duram um dia. Os testes de polinização artificial revelaram que *E. suberosum* e *E. tortuosum* são auto-incompatíveis e só formaram frutos de polinizações legítimas. Porém, *E. campestre* é parcialmente auto-compatível. Em todas as espécies a produção de frutos resultantes de polinização natural, foi maior que aquela de polinizações artificiais. Com exceção de *E. campestre*, os estudos de microscopia de fluorescência revelaram que os tubos polínicos resultantes de auto-polinização em flores longistiladas foram bloqueados no estilete e em flores brevistiladas no estigma. As três espécies foram indistintamente visitadas por 14 espécies de vespas, 14 de abelhas e duas de dípteros. As vespas dos gêneros *Brachygastra*, *Polistes*, *Polybia* e *Pepsis* foram consideradas polinizadores efetivos devido à eficiência ao contactarem os estigmas. As abelhas *Trigona spinipes* e *Apis mellifera* foram consideradas polinizadores ocasionais.

The breeding systems and pollination of *Erythroxyllum campestre* St. Hil., *E. suberosum* St. Hil. and *E. tortuosum* Mart. were investigated on the Fazenda Água Limpa, UnB, Brasília, DF. These species are sympatric, and are commonly found in open cerrados where they flower synchronously for about four months. They are distylic, that is, they have flowers with long styles (pin) as well as with short ones (thrum), both of which possessing stamens of a corresponding

height. Flowers of the three species are similar, being small, sweet-scented, creamish, and diurnal, as well as nectar producers (sugar concentration about 20.2%), and lasting for only one day. Artificial pollination revealed that *E. suberosum* and *E. tortuosum* are self-incompatible and that fruits were obtained only by legitimate cross-pollination. *E. campestre* is partially self-compatible. In all species the number of fruits resulting by natural pollination was higher than that by the artificial means. Except for *E. campestre*, fluorescence microscopy studies revealed that pollen tubes in pin flowers from self-crosses were arrested in the styles and in the thrum flowers at the stigmas. Flowers of the three *Erythroxyllum* were indistinctly visited by 14 wasp species, 14 bee species and two diptera species. *Brachygastra*, *Polistes*, *Polybia* and *Pepsis* wasps were considered effective pollinators, based on efficiency in contacting the stigmas, while *Trigona spinipes* and *Apis mellifera* were considered occasional pollinators.

*Erythroxyllum*; sympatry; distyly; incompatibility

Sistemas reprodutivos e polinização em espécies simpátricas de *Erythroxyllum* P. Br. (Erythroxyllaceae) do Brasil <sup>1</sup>

MARILUZA GRANJA e BARROS <sup>2</sup>

(recebido em 30/06/96; aceito em 30/10/97)

ABSTRACT - (Breeding systems and pollination of sympatric *Erythroxyllum* P.Br. (Erythroxyllaceae) from Brazil). The breeding systems and pollination of *Erythroxyllum campestre* St. Hil., *E. suberosum* St. Hil. and *E. tortuosum* Mart. were investigated on the Fazenda Água Limpa, UnB, Brasília, DF. These species are sympatric, and are commonly found in open cerrados where they flower synchronously for about four months. They are distylic, that is, they have flowers with long styles (pin) as well as with short ones (thrum), both of which possessing stamens of a corresponding height. Flowers of the three species are similar, being small, sweet-scented, creamish, and diurnal, as well as nectar producers (sugar concentration about 20.2%), and lasting for only one day. Artificial pollination revealed that *E. suberosum* and *E. tortuosum* are self-incompatible and that fruits were obtained only by legitimate cross-pollination. *E. campestre* is partially self-compatible. In all species the number of fruits resulting by natural pollination was higher than that by the artificial means. Except for *E. campestre*, fluorescence microscopy studies revealed that pollen tubes in pin flowers from self-crosses were arrested in the styles and in the thrum flowers at the stigmas. Flowers of the three *Erythroxyllum* were indistinctly visited by 14 wasp species, 14 bee species and two diptera species. *Brachygastra*, *Polistes*, *Polybia* and *Pepsis* wasps were considered effective pollinators, based on efficiency in contacting the stigmas, while *Trigona spinipes* and *Apis mellifera* were considered occasional pollinators.

RESUMO - (Sistemas reprodutivos e polinização em espécies simpátricas de *Erythroxyllum* P. Br. (Erythroxyllaceae) do Brasil). Foram investigadas a biologia reprodutiva e a polinização de *Erythroxyllum campestre* St. Hil., *E. suberosum* St. Hil. e *E. tortuosum* Mart., ocorrentes na Fazenda Água Limpa, Brasília, DF. Estas espécies são simpátricas, comumente encontradas em cerrados abertos e florescem em média quatro meses por ano. As três espécies são distílicas, isto é, apresentam flores com estiletos longos (longistiladas) e flores com estiletos curtos (brevistiladas), ambas com estames em posicionamentos correspondentes. As flores são similares, pequenas, suavemente perfumadas, de cor creme claro, diurnas, produtoras de néctar (concentração média de sacarose de 20,2%) e duram um dia. Os testes de polinização artificial revelaram que *E. suberosum* e *E. tortuosum* são auto-incompatíveis e só formaram

frutos de polinizações legítimas. Porém, *E. campestre* é parcialmente auto-compatível. Em todas as espécies a produção de frutos resultantes de polinização natural, foi maior que aquela de polinizações artificiais. Com exceção de *E. campestre*, os estudos de microscopia de fluorescência revelaram que os tubos polínicos resultantes de auto-polinização em flores longistiladas foram bloqueados no estilete e em flores brevistiladas no estigma. As três espécies foram indistintamente visitadas por 14 espécies de vespas, 14 de abelhas e duas de dípteros. As vespas dos gêneros *Brachygastra*, *Polistes*, *Polybia* e *Pepsis* foram consideradas polinizadores efetivos devido à eficiência ao contactarem os estigmas. As abelhas *Trigona spinipes* e *Apis mellifera* foram consideradas polinizadores ocasionais.

Key words - *Erythroxylum*, sympatry, distyly, incompatibility

## Introdução

*Erythroxylum* P.Br. é o único gênero da família Erythroxylaceae e compreende cerca de 250 espécies, distribuídas nos trópicos e subtropicais (Mabberley 1990). No Brasil, foram listadas 25 espécies nativas, cujos habitats variam de floresta a cerrado sensu lato (Rizzini 1971, Amaral Jr. 1980, Eiten 1982, Silberbauer-Gottsberger & Eiten 1983, Ratter 1985, Meirelles & Barreto Luíz 1995). No Distrito Federal, Filgueiras & Pereira (1993) listaram oito espécies que ocorrem nos diferentes gradientes de cerrado.

O gênero *Erythroxylum* apresenta heterostilia do tipo distilia, isto é, dimorfismo floral: flores com estiletos longos (longistiladas) e flores com estiletos curtos (brevistiladas), ambas com filetes de comprimentos correspondentes. Heterostilia em *Erythroxylum* foi observada pela primeira vez por Darwin (1877), que associou este mecanismo à polinização cruzada, efetivada por insetos. Posteriormente, Ganders (1979a) documentou distilia em *E. coca* e associou-a a um mecanismo de proteção à auto-fecundação.

Para este estudo foram selecionados *Erythroxylum campestre* St.Hil., *E. suberosum* St.Hil. e *E. tortuosum* Mart., com o objetivo de se investigar: a) o funcionamento dos sistemas reprodutivos em espécies distílicas e simpátricas, b) se há floração sincrônica e c) o grau de competição por polinizadores.

## Material e métodos

O trabalho de campo foi desenvolvido na Reserva Ecológica da Fazenda Experimental da Universidade de Brasília, Fazenda Água Limpa (FAL), situada a 22 km ao sul de Brasília (15° 55'S e 47° 55'W), durante 1985/86 e dados complementares foram obtidos em 1995. O clima é do tipo cw (classificação de Köpen), com temperatura média de 21°C, precipitação anual média de 1600 mm, distribuídos em dois períodos: seco (maio-setembro) e chuvoso (outubro-abril). A pesquisa foi desenvolvida em um cerrado aberto, onde as três espécies ocorrem simpatricamente. Foram selecionados 68 indivíduos de *E. campestre* (35 de flores longistiladas e 33 de flores brevistiladas), 31 de *E. suberosum* (15 de longistiladas e 16 de brevistiladas), e 28 de *E. tortuosum* (13 de longistiladas e 15 de brevistiladas), ocorrendo em média de 1:1 entre espécimes longistiladas e brevistiladas. Foi monitorado o período de floração (início, meio e fim), sendo considerado pico de floração quando a metade, mais um dos indivíduos de cada espécie estivessem desabrochando flores. Foram anotados os dados referentes à morfologia floral, como: cor, tamanho, odor, horário da antese, recompensas florais e duração da flor. A concentração de sacarose no néctar foi medida em horários diferentes durante o dia utilizando-se um refractômetro de bolso. O estudo da biologia reprodutiva foi feito de acordo com a técnica de Radford et al. (1974), com polinizações intra- e inter-específicas. Por se tratar de espécie distílica, foram feitas polinizações legítimas (pólen de flor longistilada/estigma de flor brevistilada ou vice-versa) e polinizações ilegítimas (pólen de flor longistilada/estigma de flor longistilada e vice-versa). Para a medição do diâmetro do grão de pólen (n = 50) foi usada a

técnica de Erdtman modificada de acordo com Radford et al. (1974) e as médias foram submetidas a tratamentos estatísticos. A comparação destas medidas foi feita usando-se ANOVA, o teste de t e de Duncan, sendo considerada a diferença mínima significativa em nível de 5%. Para cada grandeza medida foi calculada a média aritmética ( $\bar{x}$ ) e o desvio padrão da amostra (S). A razão pólen/óvulo foi estimada segundo Cruden (1977). O estudo do desenvolvimento dos tubos polínicos foi feito de acordo com a técnica de Martin (1959). O monitoramento do comportamento dos visitantes florais foi feito por meio de observações visuais in situ e por fotografias; quando possível, estes foram capturados e posteriormente identificados pelos Drs. Anthony Raw e Bráulio Dias da Universidade de Brasília.

## Resultados

As três espécies de

*Erythroxylum* estudadas foram encontradas em todos os gradientes de cerrado, desde cerradão até campo limpo, sendo mais comuns em cerrado aberto.

*E. campestre* é uma espécie subarbustiva, é a mais freqüente e ocorre formando agrupamentos densos.

*E. suberosum* é arbórea e

*E. tortuosum* é arvoreta. O período de floração iniciou-se em maio (

*E. campestre*) estendeu-se até outubro (

*E. suberosum*), tendo duração média de quatro meses e havendo sobreposição (

Figura 1). As espécies estudadas apresentam cauliflora, as flores agrupam-se em fascículos, comumente nas axilas das folhas. A morfologia floral das espécies é similar, tanto para flores longistiladas como para as brevistiladas. As flores são pequenas (ca. de 2,8 mm de comprimento em

*E. campestre*, 3,7 mm em

*E. tortuosum* e 4,5 mm em

*E. suberosum*), hermafroditas, pentâmeras, actinomorfas, de cor creme-claro e suavemente perfumadas; sépalas conatas na base; pétalas com um apêndice nectarífero ligulado na base, formando um tubo; estames-10 em dois posicionamentos: um oposto às sépalas e outro oposto às pétalas, sendo que em flores longistilas estes alcançam dois níveis (

Figura 2) e em flores brevistilas mantêm-se em um só nível (

Figura 3); gineceu trilocular, uniovular, tri-estilado com estigmas capitados; fruto tipo drupa, vermelho quando maduro. Nas três espécies a antese ocorre no período diurno (6:00 às 18:00 h). As flores ficam receptivas por um dia e no segundo dia, as pétalas tornam-se creme-escuro e caem. A produção de néctar é mínima, cerca de 1 ml por flor. A média da percentagem da concentração de sacarose foi semelhante em flores longistiladas e brevistiladas das três espécies (

*E. campestre* long. 19,0% e brev. 17,2%;

*E. suberosum* long. 22,2% e brev. 21,5%;

*E. tortuosum* long. 19,0% e brev. 22,7%, à temperatura média de 28 °C).

Figura 1. Comparação da floração das três espécies de *Erythroxylum* em 1986. (*E. campestre* - 14/4 a 7/8; *E. suberosum* - 19/5 a 02/10; *E. tortuosum* - 17/5 a 5/10).  
Brasil

Figura 2. *Erythroxylum suberosum*. Detalhe da flor longistilada mostrando os estames em dois níveis.

Brazilian Journal of Botany v

Figura 3. *Erythroxylum suberosum*. Flor brevistilada mostrando os estames em um só nível.

Com relação ao estudo do diâmetro do pólen, o teste de t revelou diferença significativa entre flores longistiladas e brevistiladas em *E. campestre* sendo  $P < 0,000$ ; porém, não em *E. tortuosum* sendo  $P = 0,011$  (Tabela 1). ANOVA e o teste de Duncan, ao nível de 5%, demonstraram que há diferença significativa para o diâmetro do pólen dos dois tipos de flores em *E. campestre* e *E. suberosum* ( $P < 0,000$ ), exceto para *E. tortuosum*.

A razão pólen/óvulo foi alta porque o número de óvulos não varia entre os dois tipos de flores. (*E. campestre* long. 12.000:1, brev. 9.000:1; *E. suberosum* long. 24.000:1, brev. 18.000:1; *E. tortuosum* long. 21.000:1, brev. 15.000:1).

Dos testes de polinização artificial em *E. suberosum* e *E. tortuosum* só resultaram frutos após polinizações cruzadas legítimas (Tabela 2). Estas espécies demonstraram forte auto-incompatibilidade, enquanto que *E. campestre* demonstrou ser parcialmente auto-compatível. Em todas as espécies a formação de frutos resultantes de polinização natural foi maior que aqueles de polinização artificial legítima (Tabela 2).

Tabela 2. Resultado dos testes de polinização controlada e natural nas três espécies de *Erythroxylum* ocorrentes na Fazenda Água Limpa (Universidade de Brasília). Brasília, DF. (n = nº de flores tratadas, f = nº de frutos formados).

O desenvolvimento dos tubos polínicos resultantes de auto-polinização em flores longistiladas de *E. tortuosum* e *E. suberosum* (24:00 h) mostrou inibição no estilete (Figura 4) e em flores brevistiladas de todas as espécies a inibição ocorreu na superfície estigmática (Figura 5). Em *E. campestre* os tubos polínicos resultantes de polinizações ilegítimas tiveram desempenho igual aos de polinização legítima. Nos cruzamentos inter-específicos os tubos polínicos das três espécies foram bloqueados no estigma ou estilo.

Figura 4. *Erythroxylum suberosum*. Tubos polínicos resultantes de auto-polinização (24:00 h) em flor longistilada, sendo bloqueados no estilete.

Figura 5. *Erythroxylum campestre*. Tubos polínicos resultantes de auto-polinização (24:00 h) em flor brevistilada, bloqueados na superfície estigmática.

Os principais visitantes foram himenópteros (Tabela 3), vespas (14 spp.), abelhas (14 spp.) e dípteros (2 spp). As vespas dos gêneros *Brachygastra*, *Polistes*, *Polybia* e *Pepsis* foram consideradas polinizadores efetivos, por serem freqüentes às flores durante todo o dia, por visitarem as flores demoradamente (3-5 segundos) e por contactarem os órgãos reprodutivos das plantas. As visitas começavam do ápice dos ramos floridos para a base e iniciavam-se cerca de 6:30 h (aumentavam entre 9:30 h e 11:30 h, diminuía até às 15:00 h, quando havia um outro incremento) e cessavam por volta das 17:30 h. Não foi observada preferência destes visitantes por nenhuma espécie de *Erythroxylum*. As abelhas visitaram as flores muito rapidamente (ca. 1-2 segundos). *Trigona spinipes* e *Apis mellifera* foram consideradas polinizadores ocasionais e as outras pilhadoras. Os dípteros foram freqüentes, mas passaram a maior parte do tempo sobrevoando as flores e, quando pousavam, raramente contactavam os estigmas.

Tabela 3. Insetos que visitaram as flores de *Erythroxylum* ocorrentes na Fazenda Água Limpa da Universidade de Brasília, Brasil

(f = freqüente, o = ocasional).

*Erythroxylum* apresentam grande similiação de forma, o que já foi constatado para outros gêneros (Barros 1989, 1992, 1996, Oliveira & Sazima 1990, Oliveira et al. 1992, Araújo et al. 1994, Oliveira & Gibbs 1994, Oliveira 1996). Floração sincrônica ou floração seqüenciada em congêneros do cerrado, como observado em

*Erythroxylum*, parece ser um padrão comum quando se trata de plantas que dividem os mesmos polinizadores. Esses fenômenos foram documentados em cinco espécies de

*Diplusodon* (Barros 1996), em sete de

*Byrsonima* (Barros 1992), em três de

*Kielmeyera* e em duas de

*Tabebuia* (Barros 1989), em

*Styrax* (Saraiva et al. 1988), em Myrtaceae (Proença & Gibbs 1994), em seis espécies de

*Vochysia* (Oliveira & Gibbs 1994) e em três de

*Vriesea* (Araújo et al. 1994).

A distília documentada em *Erythroxylum campestre*, *E. suberosum* e *E. tortuosum* foi também evidenciada em *E. coca* por Ganders (1979b). Distília foi extensivamente estudada em *Primula* (Darwin 1877, Ornduff 1979, Richards & Ibrahim 1982, Dulberger 1992), sendo considerada como uma manifestação de auto-incompatibilidade na qual a rejeição do próprio pólen é fisiológica e geneticamente controlada (Gibbs 1986) e, freqüentemente, condicionada a uma série de diferenças florais como: altura do filete/estiletos, tamanho do grão de pólen e das papilas estigmáticas (Vuilleumier 1967, Ganders 1979a). Distília foi associada por Ganders (1979a) a flores polipétalas e gamopétalas, nas quais existe uma porção tubular como ocorre em *Erythroxylum*, *Lythrum* e *Jepsonia*. A ocorrência de dois comprimentos de estames/estiletos, somente em flores longistiladas, foi também citada por Amaral Jr. (1980), em nove entre 10 espécies de *Erythroxylum*. Entretanto, Ganders (1979b) encontrou os dois comprimentos de estames/estiletos em flores longistiladas e brevistiladas em *E. coca* e *E. novogranatense*. A ocorrência de indivíduos com flores longistiladas e brevistiladas 1:1 parece ser o mais comum em espécies distílicas, como em *Primula vulgaris* (Ornduff 1979), *Linum* sp. (Dulberger 1973), *Jepsonia heterandra* (Ganders 1974), *Cryptantha flava* (Casper 1985), *Amsinckia* sp. (Ganders et al. 1985), *Villarsia* sp. (Ornduff 1986) e *Palicourea rigida* (Silva 1995).

Flores longistiladas com grãos de pólen menores que as brevistiladas e com maior produção, como visto nas espécies de *Erythroxylum*, também foram documentadas por Ganders (1979b) em *Erythroxylum coca*. No entanto, flores brevistiladas produzindo grãos de pólen em maior quantidade e tamanho, foram citadas para *Amsinckia* sp. (Ganders 1975, 1976), *Linum* sp. (Dulberger 1973), *Primula vulgaris* (Ornduff 1979) e *Villarsia* sp. (Ornduff 1986).

A razão pólen/óvulo (P/O) nas três espécies de *Erythroxylum* foi alta considerando-se que estas plantas possuem só um óvulo, e foi maior que o estabelecido por Cruden (1977) para espécies xenógamas (5.859:1) e para aquelas parcialmente auto-compatíveis (168:1). P/O em *E. campestre* foi 50% inferior a *E. suberosum* e *E. tortuosum* o que possivelmente reflete a auto-compatibilidade facultativa de *E. campestre*. Coincidentemente, Ganders (1979b) encontrou correlação similar em *E. coca* (long. 17.600 e brev. 10.600). Nas três espécies aqui estudadas

(com algumas exceções em *E. campestre*), a rejeição dos tubos polínicos resultantes de auto-polinização e de inter-cruzamentos ocorre no estilete em flores longistiladas e no estigma em flores brevistiladas. Resultados similares foram reportados por Bawa & Beach (1983) em sete espécies de Rubiaceae, por Gibbs (1986) em espécies de *Cordia*, *Linum*, *Turnera* e *Oxalis*, e por Silva (1995) em *Palicourea rigida*. A forte auto-incompatibilidade registrada em flores brevistiladas de *E. suberosum* e *E. tortuosum* foi anteriormente documentada em flores brevistiladas de *Hedyotis*, *Pentas*, *Oldenlandia* (Bir Bahadur 1970), *Erythroxylum novogranatense* (Ganders 1979b) e *Primula vulgaris* (Shivana et al. 1983). Entretanto, forte auto-incompatibilidade em flores longistiladas também foi observada em *Piriqueta* (Ornduff & Perry 1964) e em *Gelsemium* (Ornduff 1970). Auto-compatibilidade em *Erythroxylum* foi primeiramente documentada por Burck (1895) em *E. novogranatense* e depois confirmada por Ganders (1979b). Porém, auto-compatibilidade em espécies distílicas é relativamente incomum; entretanto, foi citada para *Melochia pyramidata* (Martin 1967), *Amsinckia* spp. (Ganders 1975, 1976, 1979b, Ganders et al. 1985), *Anchusa officinalis* (Schou & Philipp 1983) e *Cryptantha flava* (Casper 1985).

A produção de frutos resultantes de polinizações legítimas foi alta nas espécies de *Erythroxylum*, porém foi inferior ao número de frutos formados através de polinização natural. Resultados similares foram registrados em *Anchusa officinalis* (Schou & Philipp 1983) e em *Pontederia cordata* (Barret & Wolfe 1986).

O dimorfismo floral das espécies de *Erythroxylum* estudadas parece funcionar como um meio de promover o fluxo de pólen entre os dois tipos de flores e, deste modo, incrementar a polinização cruzada. A polinização por vespas e abelhas em *E. campestre* também foi observada por Amaral Jr. (comun. pess.) que considerou *Polybia chrysotricha*, *P. ignobils*, *Polistes subsericeus* e *Trigona spinipes* como polinizadores efetivos. Nas espécies de *Erythroxylum*, o comportamento observado para as vespas que iniciam a coleta de néctar das flores do ápice para a base e caminham pelas flores, parece ser comum para estes insetos, como foi evidenciado por Faegri & van der Pijl (1971) em *Scrophularia nodosa* e por Marques-Souza et al. (1993) em *Kerianthera preclara*. Assim como, o hábito de visitar flores suavemente perfumadas como as de *Erythroxylum* foi referenciado por Proctor & Yeo (1973), como uma forma comum de forrageamento em vespas. Os dados de *Erythroxylum* ora apresentados, permitem sugerir que o heteromorfismo floral documentado nas três espécies funcione como uma barreira de auto-fertilização para as duas espécies arboreo-arbustivas (*E. suberosum* e *E. tortuosum*); que a floração sincrônica demonstra uma associação floral que funciona como um incremento para a visita dos agentes de polinização e que esta não interfere na polinização cruzada e na fertilização, tendo em vista que todas as espécies são uniovuladas.

Agradecimentos - Ao Dr. Peter Gibbs (University of St. Andrews) pela orientação, ao Dr. Tarciso Filgueiras (IBGE) pela leitura, sugestões e críticas ao manuscrito e ao CNPq pelo suporte financeiro.

#### Referências bibliográficas

- AMARAL Jr., A. 1980. Eritroxiláceas. In Flora ilustrada catarinense ( R. Reitz, ed.) Herbário Barbosa Rodrigues, Itajaí.
- ARAÚJO, A.C., FISCHER, E.A. & SAZIMA, M. 1994. Floração sequencial e polinização de *Vriesea* (Bromeliaceae) na região de Juréia, sudeste do Brasil. *Revta brasil. Bot.* 17:113-118.
- BARRET, S.C.H., & WOLFE, L.M. 1986. Pollen heteromorphisms as a tool in studies of the pollination process in *Pontederia cordata* L. In *Biotechnology and ecology of pollen.* (D.L. Mulcahy & G.B.Ottaviano, eds.) Springer Berlin Heidelberg, New York.

- BARROS, M. A. G. 1989. Studies on the pollination biology and breeding systems of some genera with sympatric species in the Brazilian cerrados. PhD thesis, Scotland, UK. Brasil
- BARROS, M.A.G. 1992. Fenologia da floração, estratégias reprodutivas e polinização de espécies simpátricas de *Byrsonima* Rich. (Malpighiaceae). Rev. Brasil. Biol. 52:343-353. Brazilian Journal of Botany ✓
- BARROS, M.A.G. 1996. Biologia reprodutiva e polinização de espécies simpátricas de *Diplusodon*. Acta Botánica Mexicana 37:11-21.
- BAWA, K. & BEACH, J.M. 1983. Self-incompatibility in the Rubiaceae of a tropical lowland forest. Amer. J. Bot. 70:1281-1288.
- BIR BAHADUR 1970. Heterostyly in *Hedyotis nigricans* (Lam) Fosb. J. Genet. 60:175-177.
- BURCK, W. 1895. Over de eigenaardige heterostylie der bloemen van *Erythroxylum*. Nederlansch Kruid- Kunding Archief 6:254-262.
- CASPER, B. B. 1985. Self-compatibility in distylous *Cryptantha flava* (Boragin.). New Phyt. 99:149-154.
- CRUDEN, R.W. 1977. Pollen-ovule ratios: a conservative indicator of breeding systems in plants. Evolution 31:32-46.
- DARWIN, C. 1877. The different forms of flowers on plants of the same species. Murray, London.
- DULBERGER, R. 1973. Distyly in *Linum pubescens* and in *L. mucronatum*. Bot. Journ. Linn. Soc. 66:117-126.
- DULBERGER, R. 1992. Floral polymorphism and their functional significance in the heterostylous syndrome. In Evolution and function of heterostyly (S. C. Barret, ed.). Springer-Verlag, Berlin, p.41-84.
- EITEN, G. 1982. Brazilian savannas. In Ecology of tropical savannas. (B. Huntley & B.H. Walker, eds.) Springer, New York, p.25- 47.
- FAEGRI, K. & VAN DER PIJL, L. 1971. The principles of pollination ecology, Pergamon, Oxford.
- FILGUEIRAS, T.S. & PEREIRA, B.S. 1993. Flora do Distrito Federal. In Cerrado: caracterização, ocupação e perspectivas. (M. Novaes Pinto, coord.). Editora da Universidade de Brasília, Brasília p.345-405.
- GANDERS, F R. 1974. Disassortive pollination in the distyly plant *Jepsonia heterandra*. Can. J. Bot. 52:2401-2405.
- GANDERS, F. R. 1975. Heterostyly, homostyly, and fecundity in *Amsinckia spectabilis* (Boraginaceae). Maldroneo 23:56-62.
- GANDERS, F.R. 1976. Pollen flow in distylous populations of *Amsinckia* (Boraginaceae). Can. J. Bot. 54:2530-2535.
- GANDERS, F.R. 1979a. The biology of heterostyly. New Zealand J. Bot. 17: 607-635.
- GANDERS, F. R. 1979b. Heterostyly in *Erythroxylum coca* (Erythroxylaceae). Bot. Jour. Linn. Soc. 78:11-20.

- GANDERS, F.R., DENNY, S.K. & TSAI, D. 1985. Breeding systems and genetic variation in *Amsinkia spectabilis* (Boraginaceae). Can. J. Bot. 66:533-538.  
Brasil
- GIBBS, P.E. 1986. Do homomorphic and heteromorphic self-incompatibility systems have the same sporophytic mechanisms ? Pl. Syst. Evol. 154:285-323.  
Brazilian Journal of Botany ✓
- MABBERLEY, D.J. 1990. The plant book. Cambridge University Press, New York.
- MARQUES-SOUZA, A. C., ABSY, M.A., MIRANDA, I.P.A. & KÚCHMEISTER, H.E.C. 1993. Características de flores, néctar y visitantes de *Kerianthera preclara* (Rubiaceae). Rev. Biol. Trop. 41:483-489.
- MARTIN, F.W. 1959. Staining and observing pollen tubes in the style by means of fluorescence. Stain Tech. 34:125-128.
- MARTIN, F.W. 1967. Distyly, self-incompatibility and evolution in *Melochia*. Evolution 21:493-499.
- MEIRELLES, M.L. & BARRETO LUÍZ, A.J. 1995. Padrões espaciais de árvores de um cerrado em Brasília, DF. Revta brasil. Bot. 18:185-189.
- OLIVEIRA, P.E. 1996. Biologia floral de *Salvertia convallariodora* (Vochysiaceae) uma espécie de cerrado polinizada por mariposas. Revta brasil. Bot. 19:49-53.
- OLIVEIRA, P.E. & GIBBS, P.E. 1994. Pollination biology and breeding systems of six *Vochysia* species. J. Trop.Ecol. 10:509-522.
- OLIVEIRA, P.E. & SAZIMA, M. 1990. Pollination biology of two *Kielmeyera* (Guttiferae) species from Brazilian cerrado vegetation. Pl. Syst. Evol. 172:35-49.
- OLIVEIRA, P.E., GIBBS, P.E., BARBOSA, A.A. & TALAVERAS, S. 1992. Contrasting breeding systems in two *Erytheca* (Bombacaceae) species of the Brazilian cerrados. Pl. Syst. Evol. 179:207-219.
- ORNDUFF, R. 1970. The systematics and breeding systems of *Gelsemium* (Loganiaceae). J. Arnold Arbor. 51:1-17.
- ORNDUFF, R. 1979. Pollen flow in a population of *Primula vulgaris* Huds. Bot. Jour. Linn. Soc. 78:1-10.
- ORNDUFF, R. 1986. Comparative fecundity and population composition of heterostylous and non-heterostylous species of *Villarsia* (Menyanthaceae) in Western Australia. Amer. J. Bot. 73:282-286.
- ORNDUFF, R. & PERRY, J.D. 1964. Reproductive biology of *Piriqueta caroliniana* (Turneraceae). Rhodora 66:100-109.
- PROCTOR, M. & YEO, O. 1973. The pollination of flowers. Collins, Glasgow-London.
- PROENÇA, C.E.B. & GIBBS, P.E. 1994. Reproductive biology of eight sympatric Myrtaceae from Central Brazil. New Phytol. 126:343-354.
- RADFORD, A.E., DICKINSON, W.C., MASSEY, J.R. & BELL, R.C. 1974. Vascular plant systematics. Harper & Row Publ., New York.
- RATTER, J.A. 1985. Notas sobre a vegetação da Fazenda Água Limpa (Brasília, DF): com uma chave de dicotiledôneas do cerrado. Royal Botanic Garden, Edinburgh.

RICHARDS, A.J. & IBRAHIM, H. 1982. The breeding systems in *Primula veris* L. *New Phytol.* 90:305-314.  
Brasil

RIZZINI, C.T. 1971. A Flora do cerrado. In Simpósio sobre o cerrado. Editora da Universidade de São Paulo, São Paulo, p.105-154.  
Brazilian Journal of Botany v

SARAIVA, L.C., CESAR, O. & MONTEIRO, R. 1988. Biologia da polinização e sistemas de reprodução de *Styrax camporum* Pohl e *S. ferrugineus* Nees et Mart. (Styrac.). *Revta brasil. Bot.* 11:71-80.

SCHOU, O. & PHILIPP, M. 1983. An unusual heteromorphic incompatibility system. In *Pollen: biology and implications for plant breeding*. (D.L. Mulcahy & G.B. Ottaviano, eds.). Elsevier, New York. p.219-227.

SHIVANA, K.R., HESLOP-HARRISON, J. & HESLOP-HARRISON, I. 1983. Heterostyly in *Primula*. Pollen water economy: a factor in the intramorph-incompatibility response. *Protoplasma* 117:175-184.

SILBERBAUER-GOTTSBERGER, I., & EITEN, G. 1983. Fitossociologia de um hectare de cerrado em São Paulo. *Brasil Florestal* 54:55-69.

SILVA, A.P. 1995. Biologia reprodutiva de *Palicourea rigida* Kunth. (Rubiaceae). Dissertação de mestrado. Universidade de Brasília, Brasília.

VUILLEMIEUR, B.S. 1967. The origin and evolutionary development of heterostyly in angiosperms. *Evolution* 21:210-216.

- 1. Parte da tese de doutorado. CNPq Processo nº 201006/84
- 2. Departamento de Botânica, Instituto de Ciências Biológicas, Universidade de Brasília, Caixa Postal 043631, 70910-970 Brasília, DF, Brasil.

AMARAL Jr., A. 1980. Eritroxiláceas. In *Flora ilustrada catarinense* ( R. Reitz, ed.) Herbário Barbosa Rodrigues, Itajaí.

ARAÚJO, A.C., FISCHER, E.A. & SAZIMA, M. 1994. Floração sequencial e polinização de *Vriesea* (Bromeliaceae) na região de Juréia, sudeste do Brasil. *Revta brasil. Bot.* 17:113-118.

BARRET, S.C.H., & WOLFE, L.M. 1986. Pollen heteromorphisms as a tool in studies of the pollination process in *Pontederia cordata* L. In *Biotechnology and ecology of pollen*. (D.L. Mulcahy & G.B.Ottaviano, eds.) Springer Berlin Heidelberg, New York.

BARROS, M. A. G. 1989. Studies on the pollination biology and breeding systems of some genera with sympatric species in the Brazilian cerrados. PhD thesis, Scotland, UK.

BARROS, M.A.G. 1992. Fenologia da floração, estratégias reprodutivas e polinização de espécies simpátricas de *Byrsonima* Rich. ( Malpighiaceae). *Rev. Brasil. Biol.* 52:343-353.

BARROS, M.A.G. 1996. Biologia reprodutiva e polinização de espécies simpátricas de *Diplusodon* *Acta Botânica Mexicana* 37:11-21.

BAWA, K. & BEACH, J.M. 1983. Self-incompatibility in the Rubiaceae of a tropical lowland forest. *Amer. J. Bot.* 70:1281-1288.

BIR BAHADUR 1970. Heterostyly in *Hedyotis nigricans* (Lam) Fosb. J. Genet. 60:175-177.

Brasil

BURCK, W. 1895. Over de eigenaardige heterostylie der bloemen van *Erythroxylum*  
Nederlansch Kruid- Kunding Archief 6:254-262.  
Brazilian Journal of Botany v

CASPER, B. B. 1985. Self-compatibility in distylous *Cryptantha flava* (Boragin.). New Phyt. 99:149-154.

CRUDEN, R.W. 1977. Pollen-ovule ratios: a conservative indicator of breeding systems in plants. Evolution 31:32-46.

DARWIN, C. 1877. The different forms of flowers on plants of the same species. Murray, London.

DULBERGER, R. 1973. Distyly in *Linum pubescens* and in *L. mucronatum* Bot. Journ. Linn. Soc. 66:117-126.

DULBERGER, R. 1992. Floral polymorphism and their functional significance in the heterostylous syndrome. In Evolution and function of heterostyly (S. C. Barret, ed.). Springer-Verlag, Berlin, p.41-84.

EITEN, G. 1982. Brazilian savannas. In Ecology of tropical savannas. (B. Huntley & B.H. Walker, eds.) Springer, New York, p.25- 47.

FAEGRI, K. & VAN DER PIJL, L. 1971. The principles of pollination ecology, Pergamon, Oxford.

FILGUEIRAS, T.S. & PEREIRA, B.S. 1993. Flora do Distrito Federal. In Cerrado: caracterização, ocupação e perspectivas. (M. Novaes Pinto, coord.). Editora da Universidade de Brasília, Brasília p.345-405.

GANDERS, F R. 1974. Disassortive pollination in the distyly plant *Jepsonia heterandra* Can. J. Bot. 52:2401-2405.

GANDERS, F. R. 1975. Heterostyly, homostyly, and fecundity in *Amsinckia spectabilis* (Boraginaceae). Maldroneo 23:56-62.

GANDERS, F.R. 1976. Pollen flow in distylous populations of *Amsinckia* (Boraginaceae). Can. J. Bot. 54:2530-2535.

GANDERS, F.R. 1979a. The biology of heterostyly. New Zealand J. Bot. 17: 607-635.

GANDERS, F. R. 1979b. Heterostyly in *Erythroxylum coca* (Erythroxylaceae). Bot. Jour. Linn. Soc. 78:11-20.

GANDERS, F.R., DENNY, S.K. & TSAI, D. 1985. Breeding systems and genetic variation in *Amsinckia spectabilis* (Boraginaceae). Can. J. Bot. 66:533-538.

GIBBS, P.E. 1986. Do homomorphic and heteromorphic self-incompatibility systems have the same sporophytic mechanisms ? Pl. Syst. Evol. 154:285-323.

MABBERLEY, D.J. 1990. The plant book. Cambridge University Press, New York.

#### Brasil

MARQUES-SOUZA, A. C., ABSY, M.A., MIRANDA, I.P.A. & KÚCHMEISTER, H.E.C. 1993. Características de flores, néctar y visitantes de *Kerianthera preclara* (Rubiaceae). Rev. Biol. Trop. 41:483-489. Brazilian Journal of Botany ✓

MARTIN, F.W. 1959. Staining and observing pollen tubes in the style by means of fluorescence. Stain Tech. 34:125-128.

MARTIN, F.W. 1967. Distyly, self-incompatibility and evolution in *Melochia* Evolution 21:493-499.

MEIRELLES, M.L. & BARRETO LUÍZ, A.J. 1995. Padrões espaciais de árvores de um cerrado em Brasília, DF. Revta brasil. Bot. 18:185-189.

OLIVEIRA, P.E. 1996. Biologia floral de *Salvertia convallariodora* (Vochysiaceae) uma espécie de cerrado polinizada por mariposas. Revta brasil. Bot. 19:49-53.

OLIVEIRA, P.E. & GIBBS, P.E. 1994. Pollination biology and breeding systems of six *Vochysia* species. J. Trop.Ecol. 10:509-522.

OLIVEIRA, P.E. & SAZIMA, M. 1990. Pollination biology of two *Kielmeyera* (Guttiferae) species from Brazilian cerrado vegetation. Pl. Syst. Evol. 172:35-49.

OLIVEIRA, P.E., GIBBS, P.E., BARBOSA, A.A. & TALAVERAS, S. 1992. Contrasting breeding systems in two *Erytheca* (Bombacaceae) species of the Brazilian cerrados. Pl. Syst. Evol. 179:207-219.

ORNDUFF, R. 1970. The systematics and breeding systems of *Gelsemium* (Loganiaceae). J. Arnold Arbor. 51:1-17.

ORNDUFF, R. 1979. Pollen flow in a population of *Primula vulgaris* Huds. Bot. Jour. Linn. Soc. 78:1-10.

ORNDUFF, R. 1986. Comparative fecundity and population composition of heterostylous and non-heterostylous species of *Villarsia* (Menyanthaceae) in Western Australia. Amer. J. Bot. 73:282-286.

ORNDUFF, R. & PERRY, J.D. 1964. Reproductive biology of *Piriqueta caroliniana* (Turneraceae). Rhodora 66:100-109.

PROCTOR, M. & YEO, O. 1973. The pollination of flowers. Collins, Glasgow-London.

PROENÇA, C.E.B. & GIBBS, P.E. 1994. Reproductive biology of eight sympatric Myrtaceae from Central Brazil. New Phytol. 126:343-354.

RATTER, J.A. 1985. Notas sobre a vegetação da Fazenda Água Limpa (Brasília, DF): com uma chave de dicotiledôneas do cerrado. Royal Botanic Garden, Edinburgh.

RICHARDS, A.J. & IBRAHIM, H. 1982. The breeding systems in *Primula veris* L. *New Phytol.* Brasil 90:305-314.

RIZZINI, C.T. 1971. A Flora do cerrado. In Simpósio sobre o cerrado. Editora da Universidade de São Paulo, São Paulo, p.101-154. [Brazilian Journal of Botany](#) ✓

SARAIVA, L.C., CESAR, O. & MONTEIRO, R. 1988. Biologia da polinização e sistemas de reprodução de *Styrax camporum* Pohl e *S. ferrugineus* Nees et Mart. (Styrac.). *Revta brasil. Bot.* 11:71-80.

SCHOU, O. & PHILIPP, M. 1983. An unusual heteromorphic incompatibility system. In *Pollen: biology and implications for plant breeding.* (D.L. Mulcahy & G.B. Ottaviano, eds.). Elsevier, New York. p.219-227.

SHIVANA, K.R., HESLOP-HARRISON, J. & HESLOP-HARRISON, I. 1983. Heterostyly in *Primula* Pollen water economy: a factor in the intramorph-incompatibility response. *Protoplasma* 117:175-184.

SILBERBAUER-GOTTSBERGER, I., & EITEN, G. 1983. Fitossociologia de um hectare de cerrado em São Paulo. *Brasil Florestal* 54:55-69.

SILVA, A.P. 1995. Biologia reprodutiva de *Palicourea rigida* Kunth. (Rubiaceae). Dissertação de mestrado. Universidade de Brasília, Brasília.

VUILLEMIEUR, B.S. 1967. The origin and evolutionary development of heterostyly in angiosperms. *Evolution* 21:210-216.

1. Parte da tese de doutorado. CNPq Processo nº 201006/84 2. Departamento de Botânica, Instituto de Ciências Biológicas, Universidade de Brasília, Caixa Postal 043631, 70910-970 Brasília, DF, Brasil.

## Datas de Publicação

» **Publicação nesta coleção**

21 Dez 1998

» **Data do Fascículo**

Ago 1998

## Histórico

» **Aceito**

30 Out 1997

» **Recebido**

30 Jun 1996



Brasil

Brazilian Journal of Botany v

**Sociedade Botânica de São Paulo**

Caixa Postal 57088, 04089-972 São Paulo SP - Brasil, Tel.: (55 11) 5584-6300 - ext. 225, Fax: (55 11)

577.3678 - São Paulo - SP - Brazil

**E-mail:** [brazbot@gmail.com](mailto:brazbot@gmail.com)

**SciELO - Scientific Electronic Library Online**

Rua Dr. Diogo de Faria, 1087 – 9º andar – Vila Clementino 04037-003 São Paulo/SP - Brasil

E-mail: [scielo@scielo.org](mailto:scielo@scielo.org)



Leia a Declaração de Acesso Aberto