



Universidade Federal de Uberlândia

Instituto de Biologia



**Pós Graduação em Ecologia e Conservação de Recursos
Naturais**

**BIOLOGIA REPRODUTIVA E POLINIZAÇÃO DE DUAS
RUBIACEAE ARBUSTIVAS DO SUB-BOSQUE DE MATA DE
GALERIA EM UBERLÂNDIA – MG**

Christiano Peres Coelho

2002

SISBI/UFU

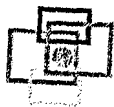


1000203561



Universidade Federal de Uberlândia

Instituto de Biologia



**Pós Graduação em Ecologia e Conservação de Recursos
Naturais**

MON
581.16
C6-f2 J-
TEC/2002

Christiano Peres Coelho

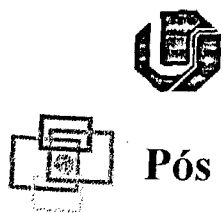
**BIOLOGIA REPRODUTIVA E POLINIZAÇÃO DE DUAS
RUBIACEAE ARBUSTIVAS DO SUB-BOSQUE DE MATA DE
GALERIA EM UBERLÂNDIA – MG**

Dissertação apresentada à Universidade Federal de Uberlândia, como pré-requisito parcial para a obtenção do grau de mestre em Ecologia e Conservação de Recursos Naturais.

Orientadora:

Profa. Dra. Ana Angélica Almeida Barbosa

2002



Universidade Federal de Uberlândia
Instituto de Biologia
Pós Graduação em Ecologia e Conservação de Recursos
Naturais

Christiano Peres Coelho

BIOLOGIA REPRODUTIVA E POLINIZAÇÃO DE DUAS
RUBIACEAE ARBUSTIVAS DO SUB-BOSQUE DE MATA DE
GALERIA EM UBERLÂNDIA – MG

Dissertação apresentada à Universidade Federal de Uberlândia,
como pré-requisito parcial para a obtenção do grau de mestre em
Ecologia e Conservação de Recursos Naturais.

APROVADA por:

Prof. Dr. Peter E. Gibbs

University of St. Andrews, Scotland, GB

Prof. Dr. Paulo Eugênio Oliveira

UFU (Universidade Federal de Uberlândia)

Prof. Dra. Ana Angélica Almeida Barbosa
Universidade Federal de Uberlândia
(Orientadora)

Uberlândia – MG

2002

Dedico este trabalho à minha família;

Minha Mãe, Maria das Graças,

Meu Pai, José Heriberto

Meus irmãos, Alexandre e Henrique

E a minha grande amiga e amor, Marcela...

Obrigado pelo apoio

Amo vocês !!!

Agradecimentos

Agradeço a Deus, por sempre estar ao meu lado e me proporcionar o que realmente dignifica e esclarece o ser humano, o conhecimento.

À Profª. Dra. Ana Angélica Almeida Barbosa (minha orientadora), por todo o carinho, profissionalismo e dedicação em que me acolheu e me ensinou muito. Obrigado Ana...

Ao Prof. Dr. Paulo Eugênio Oliveira (meu futuro orientador), pela paciência, ajuda, dicas e críticas durante todo o trabalho; lhe admiro muito por toda sua capacidade e amor no que faz.

Ao Prof. Dr. Peter E. Gibbs presença na banca examinadora e pelas valiosas críticas e sugestões.

Ao Prof. Dr. Glein Monteiro Araújo pela pré-banca e pelas valiosas sugestões.

À Profª. Dra. Sigrid Jung Mendaçoli (IAC – Campinas) pela identificação de uma das espécies vegetais.

Ao Dr. Christian Westerkamp, pelas críticas e ajuda nos resumos e abstracts.

Ao Prof. Dr. Kleber Del Claro pela identificação das borboletas.

À Doutoranda Maria Cristina Gaglianone (USP – Ribeirão Preto), pela identificação da abelha.

Ao futuro Dr. Edivane Cardoso, por ter cedido os mapas das áreas de estudo.

Ao Grupo Árvore S/A Empreendimentos e Participação por ter cedido uma das áreas de estudo.

Ao Sr. José Xavier (Seu Zé do Panga), por ter nos aturado e nos ajudado muitas vezes, na Estação Ecológica do Panga.

À todo o pessoal do Instituto de Biologia – professores e funcionários por todo o apoio e incentivo.

À todos os meus amigos do mestrado e graduação, que de alguma forma me ajudaram na realização deste trabalho.

À FAPEMIG e CAPES pelo apoio financeiro.

Quando a natureza faz amor

A flor estremece

De gozo

Com o beijo

Do beija-flor

O vento levanta

Eufórico as águas

Que arrepiam

Em finas vadas

O mar molha

Salga

A encosta

Com sua língua

A lua cintila

Com a faixa de sêmem

Que o mar

Ejacula

O sol se excita

Em rijos raios

Que penetram

Úmidas matas

E a floresta

Cheira a sexo

Do orvalho

Da manhã

No orgasmo das
nuvens

A chuva chora

E o silêncio dorme

A terra

Quando a natureza faz amor !!!

Rosália Milsztajn

Índice

	Página
Resumo Geral.....	viii
Abstract.....	ix
INTRODUÇÃO GERAL	01
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	07
 Capítulo 1 – Biologia reprodutiva e polinização de <i>Palicourea macrobotrys</i> Ruiz e Pavon (Rubiaceae). Um caso raro de homostilia no gênero <i>Palicourea</i>.....	 10
1 Resumo	10
2 Abstract.....	11
3 Introdução.....	12
4 Material e Métodos.....	13
5 Resultados.....	22
6 Discussão.....	39
7 Conclusão.....	50
8 Referências Bibliográficas.....	51
 Capítulo 2 – Biologia reprodutiva e polinização de <i>Psychotria poeppigiana</i> Müll. arg. (Rubiaceae), um arbusto distílico do sub-bosque de mata de galeria em Uberlândia – MG.....	 58
1 Resumo	58
2 Abstract.....	59
3 Introdução.....	60
4 Material e Métodos.....	62
5 Resultados.....	70
6 Discussão.....	87
7 Conclusão.....	96
8 Referências Bibliográficas.....	98
CONCLUSÕES GERAIS.....	105

Resumo Geral

A família Rubiaceae é a família com maior número de espécies distílicas dentro das angiospermas, apresentando variações nos sistemas reprodutivos, onde encontramos derivações como o monomorfismo, a homostilia, a dioicia funcional e a dioicia. Está distribuída principalmente nas regiões tropicais e subtropicais do globo, apresenta aproximadamente 13.000 espécies em 650 gêneros. Nos Neotrópicos é a maior família representada, com 216 gêneros e 5000 espécies. O objetivo deste trabalho é conhecer a biologia floral, fenologia e o sistema reprodutivo de *Palicourea macrobotrys* Ruiz & Pavon, e *Psychotria poeppigiana* Müll. Arg., bem como seus polinizadores. As espécies apresentam flores amarelas dispostas em inflorescências paniculadas (*Palicourea macrobotrys*) e capitadas (*Psychotria poeppigiana*), com um padrão de cores característico, e oferecem no máximo 8 μ l de néctar, acumulado durante a antese. O padrão de floração apresentado é semelhante para as duas espécies, sendo anual extensivo, mas em períodos distintos do ano. Testes de polinizações controladas indicaram que a espécie homostílica *Palicourea macrobotrys* é auto-compatível, não apresentando nenhuma barreira de incompatibilidade, enquanto que a espécie distílica *Psychotria poeppigiana* é auto-incompatível e intramorfo-incompatível, apresentando barreiras de incompatibilidade em nível de estigma e estilete. O principal polinizador das duas espécies foi o beija-flor *Thalurania furcata*, devido ao seu comportamento de tocar nos órgãos reprodutivos e carrear uma grande quantidade de pólen, sendo os outros visitantes considerados como polinizadores adicionais, já que estes tocavam as partes reprodutivas somente em poucas visitas.

Abstract

Rubiaceae is the family with the largest number of heterostylous species among the angiosperms. They present variations in the reproductive systems and we find derivations as monomorphism, homostyly, functional dioecy, and dioecy. They are distributed mainly in the tropical and subtropical regions of the world, with approximately 13.000 species in 650 genera. It is the largest family of the Neotropics, with some 5.000 species in 216 genera. The objective this work was to learn about floral biology, phenology and reproductive system of *Palicourea macrobotrys* Ruiz & Pavon and *Psychotria poeppigiana* Müll. Arg., as well as its pollinators. The species display yellow flowers in paniculate (*Palicourea macrobotrys*) or capitate inflorescences (*Psychotria poeppigiana*), with a characteristic pattern of colours. They offer a maximum of 8 μ l of nectar, accumulated during anthesis. The pattern of flower opening is similar for the two species, being annual extended, but in distinct periods of the year. Hand pollination experiments indicated that the homostylous species *Palicourea macrobotrys* is self-compatible, with no barrier of incompatibility, while the distylous species *Psychotria poeppigiana* is self-incompatible and intramorph-incompatible, presenting barriers of incompatibility at stigma and style levels. The main pollinator of the two species was the hummingbird *Thalurania furcata*, as a consequence of constantly touching in the reproductive organs and carrying a great amount of pollen. All other visitors were considered as complementary pollinators, since they only rarely touched the reproductive organs.

Key words –*Psychotria*, *Palicourea*, Rubiaceae, heterostyly, homostyly, Self-incompatible, self-compatible and pollination.

Introdução Geral

A manutenção das plantas na natureza depende de processos reprodutivos onde, interagindo com fatores ecológicos e evolutivos, cada espécie possui a sua própria estratégia reprodutiva (Wetzel, 1997). Além de processos reprodutivos, vários fatores físicos e biológicos atuam nas diferentes etapas do ciclo de vida, acarretando mudanças na abundância dos indivíduos através do tempo e espaço (Watkinson, 1997).

Os ciclos reprodutivos das plantas podem ser descritos através de estudos fenológicos, que são fundamentais para o conhecimento dos processos de estabelecimento de espécies, da regeneração e reprodução das plantas e da organização temporal dos recursos para animais polinizadores e dispersores, dentro das comunidades, populações, e até mesmo ecossistemas (Morellato & Leitão-Filho, 1990).

Os dados sobre as estratégias reprodutivas apresentadas pelas plantas do cerrado são pouco conhecidos. Os dados existentes têm indicado que estas plantas apresentam sistemas de polinização diversificados e frequência de xenogamia obrigatória tão, ou mais alta, que aquelas observadas em florestas tropicais. No entanto, não existem informações consistentes que indiquem quais são os mecanismos essenciais da reprodução destas plantas, bem como a importância da multiplicação vegetativa para um estabelecimento eficiente (Oliveira, 1994; Barbosa, 1997).

A família Rubiaceae está distribuída principalmente nas regiões tropicais e subtropicais do globo. É a quarta família em número de espécies nas angiospermas, com cerca de 13.000 espécies distribuídas em

aproximadamente 650 gêneros. Nos Neotrópicos é a maior família representada, com aproximadamente 216 gêneros e 5000 espécies (Delprete, 1996). A família mostra-se dividida em mais de quarenta tribos, distribuídas em quatro sub-famílias, que diferem principalmente devido a caracteres reprodutivos (Robbrecht, 1988). É primariamente representada por arbustos e árvores e secundariamente por ervas, com folhas opostas, raramente verticiladas, estípulas interpeciolares, raramente intrapeciolares, corola gamopétala e ovário ínfero, raramente súpero (Delprete, 1996).

Diversas estratégias reprodutivas podem ser encontradas na família, sendo a mais comum a distília (Robbrecht, 1988). A distília é um dimorfismo floral caracterizado pela separação espacial recíproca entre altura de filetes e estiletes de dois tipos de flores, produzidas por indivíduos diferentes. Flores com estilete curto e filetes longos são denominadas brevistilas ou thrum, enquanto as flores com filetes curtos e estiletes longos são denominadas longistilas ou pin. Associadas a estas diferenças entre os dois morfos estão a morfologia da corola, tamanho e número de grãos de pólen e morfologia do estigma, além destes mais 14 polimorfismos já foram identificados em famílias distílicas, não havendo, geralmente, diferenças nos caracteres vegetativos (Richards, 1986). Dentre as angiospermas a família Rubiaceae é a que contém maior número de gêneros apresentando distília (Ganders, 1979). Juntamente com todos estes polimorfismos, já foi detectado um sistema de auto e intra-morfo incompatibilidade fisiológico, onde somente cruzamentos inter-morfos teriam sucesso e formariam frutos.

Todas essas características da distília são controladas geneticamente, por um único gene "locus" com dois alelos (Barrett & Richards, 1990). Esse

gene, na verdade seria vários genes que funcionariam como apenas um gene, sendo chamado de *supergene*. Richards (1986), estudando o gênero *Primula* verificou que o conjunto de três genes formariam um *Linkage group*, que agiria como um alelo, o qual junto com outro *Linkage group*, formava o *supergene* e estaria controlando toda a distília. Ele verificou que indivíduos longistílicos seriam homozigotos recessivos (aa), enquanto indivíduos brevistílicos seriam heterozigotos (Aa), para o *supergene*. Dessa maneira a descendência em uma população natural onde somente cruzamentos inter-morfos teriam sucesso, seria teoricamente de 50% para cada morfo, mantendo assim o equilíbrio dentro da população.

Variações dentro de grupos distílicos são facilmente observadas, onde podemos encontrar formas autocompatíveis, conhecidas como homostílicas, com anteras e estigma no mesmo nível dentro da flor, e são interpretadas como resultantes de uma recombinação do *supergene* da distília, que através de um *crossing-over* o material é recombinado (Barrett & Richards, 1990). Richards (1986), verificou que somente indivíduos brevistílicos, heterozigotos, poderiam dar origem a indivíduos homostílicos. Essa homostília pode variar em longi-homostílico e brevi-homostílico, e também em auto-incompatível ou autocompatível, dependendo da nova sequência que foi estabelecida no *supergene*. A homostília pode converter uma população xenógama, auto-incompatível de plantas distílicas, a uma população autógena auto-compatível, e essa mudança no sistema reprodutivo pode ser uma consequência evolucionária, levando a uma rápida especiação (Baker, 1958). A homostília pode aparecer como caráter exclusivo de uma população, ou mais comumente

dentro de uma população distílica, com apenas alguns indivíduos homostílicos (Hamilton, 1990).

Outra variação dentro de populações distílicas, seria o monomorfismo, que ocorre em populações distílicas, onde apenas um dos morfos é encontrado (longi-monomórfico ou brevi-monomórfico) (Ganders, 1979). Esta variação na razão entre morfos pode ser explicada devido à presença de auto-compatibilidade na população, e/ou por uma elevada taxa de crescimento clonal (Sobrevila et al., 1983). Podemos observar ainda, outra variação, onde se observa uma grande diferença na fecundidade entre os morfos, evidenciando uma dioícia funcional derivada da distília, que é caracterizada como uma diferenciação entre um morfo com função predominantemente masculina e outro morfo com função predominantemente feminina, podendo ser explicado devido a um fluxo assimétrico de pólen entre os morfos, muitas vezes causado pela ineficiência dos polinizadores, não adaptados as flores. Essa dioícia funcional pode chegar ao ponto de evoluir para uma dioícia, com total separação dos sexos (Pailler et al., 1998).

Além dessas características, podem ser citadas várias síndromes de polinização já observadas na família, como psicofilia, miofilia, falenofilia, ornitofilia, melitofilia, esfingofilia, quiropterofilia e anemofilia, as duas últimas raras na família (Robbrecht, 1988).

A família Rubiaceae aparece entre uma das mais abundantes no sub-bosque de florestas neotropicais. Koptur et al., (1988) trabalhando com a fenologia de arbustos e arvoretas em floresta tropical da Costa Rica, citam essa família como altamente representativa naquele ambiente.

A sincronia da floração e frutificação tem sido registrada na família, e relacionada com atração para polinizadores e dispersores e/ou saciação de predadores de sementes, mostrando assim sua importância nesse habitat (Martin-Gajardo, 1999).

No Brasil encontramos gêneros de 3 sub-famílias e 18 tribos, entre elas a tribo Psychotrieae, pertencente à sub-família Rubioideae. Esta tribo apresenta arbustos, subarbustos eretos ou decumbentes, de dois a oito lóculos no ovário, com um óvulo de inserção basal em cada lóculo. O fruto é indeiscente, carnoso, constituído de dois a oito pirênios. Entre os gêneros mais importantes desta tribo destacam-se: *Psychotria*, *Palicourea*, *Cephaelis* e *Rudgea* (Barroso, 1986).

O gênero *Palicourea* Aubl. é restrito ao Trópico do Novo Mundo, incluindo aproximadamente 200 espécies (Sobrevila et al., 1983), apresenta-se na forma de arbustos ou pequenas árvores, com flores tubulares coloridas e sem cheiro, dispostas em inflorescências paniculadas e polinizadas por beija-flor; sendo que quase todas as espécies são distílicas (Taylor, 1997). Este gênero está relacionado ao gênero *Psychotria* L. que contém o maior número de espécies desta tribo, com aproximadamente 2000 espécies distribuídas na Ásia, África e Novo Mundo, apresentando-se exclusivamente na forma de arbusto (Hamilton, 1990; Davis et al., 2001). Este gênero, segundo Baker (1958), contém o maior número de espécies distílicas, comparando-se com qualquer outro gênero. Vários trabalhos já descreveram espécies desses dois gêneros, evidenciando a distília como característica muito comum (Silva, 1995; Sobrevila et al., 1983; Ree, 1997; Hamilton, 1990; Pérez-Nasser et al., 1993; Stone, 1996; Grandisoli, 1997).

As espécies de *Psychotria* e *Palicourea* constituem fontes de néctar e de frutos para animais, fazendo parte dos recursos utilizados pela fauna de diversas comunidades (Almeida, 2000).

Palicourea macrobotrys Ruiz & Pavon e *Psychotria poeppigiana* Müll. Arg são arbustos encontrados no sub-bosque de mata de galeria. Ambos apresentam flores tubulares amarelas dispostas em inflorescências paniculares e capitadas, respectivamente, que são visitadas por beija-flores. Já foi evidenciado distília na espécie *Psychotria poeppigiana* Müll. Arg (Faivre, 2000), ao contrário da espécie *Palicourea macrobotrys* Ruiz & Pavon onde esta característica, apesar de ser comum no gênero, ainda não foi evidenciada.

As informações sobre mecanismos reprodutivos ainda são muito escassos para as comunidades de matas do Brasil Central. No entanto elas são essenciais para determinar a frequência de diferentes sistemas de polinização e entender a estrutura de organização de uma comunidade (Bawa et al., 1985).

Com isso, o objetivo geral do presente estudo é caracterizar a biologia floral, o sistema reprodutivo, fenologia e polinização de dois arbustos do sub-bosque de mata de galeria no Brasil Central: *Palicourea macrobotrys* Ruiz & Pavon e *Psychotria poeppigiana* Müll. Arg (Rubiaceae). O trabalho foi dividido em dois capítulos, sendo cada um deles referentes a uma espécie.

Referências Bibliográficas

- ALMEIDA, E.M. 2000. Fenologia, Distribuição espacial e Polinização de duas espécies de *Psychotria* (Rubiaceae) em Área de Floresta Atlântica, Rio de Janeiro. Tese de Mestrado. Universidade Federal do Rio de Janeiro. 74p.
- BAKER, H.G. 1958. Studies in the reproductive biology of West African Rubiaceae. Journal of the West African Science Association, 4:9-24.
- BARBOSA, A.A.A. 1997. Biologia reprodutiva de uma comunidade de campo sujo, Uberlândia-MG. Tese de doutorado, Universidade Estadual de Campinas, Campinas.
- BARRETT, S.C.H. & RICHARDS, J.H. 1990. Heterostyly in tropical plants. Memoirs of the New York Botanical Garden 55: 35-61.
- BARROSO, G.M. 1986. Sistemática de Angiospermas do Brasil. Viçosa, UFV, Impr. Univ. V.3 ilustr. 326p.
- BAWA, K.S., BULLOCK, S.H., PERRY, D.R., COVILLE, R.E. and GRAYUM, M.H. 1985. Reproductive biology of tropical lowland rain forest trees. II Pollination systems. American Journal of Botany 72(3): 346-356.
- CASTRO, C.C. 1997. Biologia Reprodutiva de *Ferdinandusa speciosa* P.O.H.L. (Rubiaceae) em Uberlândia, MG. Dissertação de Mestrado. Universidade Estadual de Campinas. 49p.
- DAVIS, A.P.; BRIDSON, D.; JARVIS, C. AND GOVAERTS, R. 2001. The typification and characterization of genus *Psychotria* L. (Rubiaceae). Botanical Journal Of The Linnean Society 135-35-42.

- DELPRETE, P.G. 1996. Systematics, typification, and reproductive biology of *Pinckneya bracteata* (W. Bartram) Raf. (Rubiaceae). *Plant Systematic and Evolution* 201:243-261.
- FAIVRE, A.E. 2000. Ontogenetic differences in heterostylous plants and implications for development from a herkogamous ancestor. *Evolution* 54(3): 847-858.
- GANDERS, F.R., 1979. The biology of heterostyly. *New Zealand Journal of Botany*. 17:607-35.
- GRANDISIOLI, 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). Tese de Mestrado. Universidade de São Paulo. 96p.
- HAMILTON, C.W. 1990. Variation on a distylous Theme in Mesoamerican *Psychotria* subgenus *Psychotria* (Rubiaceae). *Memoirs New York Botanical Garden* 55:62-75.
- KOPTUR, S., HABER, W. A., FRANKIE, G. W. and BAKER, H. G. 1988. Phenological studies of shrub and treelet species in tropical cloud forests of Costa Rica. *Journal of Tropical Ecology* 4: 323-346.
- MARTIN-GAJARDO, I.S. 1999. Padrões fenológicos de Rubiaceae no sub-bosque de Floresta Atlântica. Dissertação de Mestrado. Universidade Estadual Paulista. 57p.
- MORELLATO, L.P. & LEITÃO-FILHO, H.F. 1990. Estratégias fenológicas de espécies arbóreas em floresta mesófila na serra do Japi, Jundiaí, SP. *Revista Brasileira de Biologia* 50: 163-173.

- OLIVEIRA, P.E. 1994. Aspectos da reprodução de plantas do cerrado e conservação. Boletim do Herbário Ezechias Paulo Heringer (Brasília) 1: 34-45.
- PÉREZ-NASSER, N., EGUIARTE, L.E. and PINERO, D. 1993. Mating System and genetic struture of the distylous tropical tree *Psychotria faxlucens* (Rubiaceae). American Journal of Botany 80 (1): 45-52.
- 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.
- ROBBRECHT, E. 1988. Tropical woody Rubiaceae. Opera Botanica Belgica 1:1-271.
- SILVA, A.P. 1995. Biologia Reprodutiva e Polinização de *Palicourea rigida* H.B.K. (Rubiaceae). Tese de Mestrado. Universidade de Brasília. 106p.
- SOBREVILA, C., RAMIREZ, N. & ENRECH, N.X. 1983. Reproductive biology of *Palicourea fendleri* and *P. petiolaris* (Rubiaceae) heterostylous shrubs of a tropical cloud forest in Venezuela. Biotropica 15:161-169.
- STONE, J.L. 1996. Componentes of pollination efetiveness in *Psychotria suerrensis*, a tropical distylous shrub. Oecologia 107: (4) 504-512.
- TAYLOR, C.M. 1997. Conspectus of the genus *Palicourea* (Rubiaceae: Psychotrieae) with the description of some new species from Ecuador and Colombia. Annals of the Missouri Botanical Garden 84: 224-262.
- WATKINSON, A.R. 1997. Plant Population Dynamics. IN: Plant Ecology (M.J. Crawley ed.) Blackwell Science, London p. 359-400.
- WETZEL, M.M.V.S. 1997. Época de dispersão e Fisiologia de Sementes do Cerrado. Tese de Doutorado em Ecologia. Universidade de Brasília. Brasília – DF.

Capítulo 1

Biologia reprodutiva e polinização de
Palicourea macrobotrys Ruiz & Pavon
(Rubiaceae), em Uberlândia – MG. Um caso
raro de homostilia no gênero *Palicourea*



Fotos: Christiano Peres Coelho

Resumo

Coelho, C.P. 2001. Biologia reprodutiva e polinização de *Palicourea macrobotrys* Ruiz & Pavon (Rubiaceae), Em Uberlândia – MG. Um caso raro de homostilia no gênero *Palicourea*. Dissertação de Mestrado em Ecologia e Conservação de Recursos Naturais. UFU. Uberlândia-MG 106p.

O gênero *Palicourea* Aubl. (Rubiaceae) é quase exclusivamente representado por espécies distílicas, sendo a homostilia uma condição rara e pouco encontrada no gênero, que é restrito ao trópico do Novo Mundo. São arbustos ou pequenas árvores, com flores tubulares coloridas e sem cheiro, dispostas em inflorescências paniculadas e polinizadas por beija-flores. O objetivo do estudo foi caracterizar a biologia reprodutiva de *Palicourea macrobotrys* Ruiz & Pavon, identificando o sistema reprodutivo, seus polinizadores e dispersores. O estudo se desenvolveu na Estação Ecológica do Panga, no município de Uberlândia, MG. A espécie floresce de dezembro a junho, com frutificação a partir de março. Apresenta inflorescências com cerca de 60 flores hermafroditas, pentâmeras, isostêmones e homostílicas. A espécie é autocompatível, sendo que os tubos polínicos atingem o ovário 4 horas após a polinização, tanto em autopolinizações como em polinizações cruzadas. A flor dura cerca de 14 horas. A produção total de néctar é pequena (6,86 μ l), com concentração média de equivalentes de sacarose de 18%, produzido desde a abertura, entre 5:00 e 07:00 horas, até às 15:00 horas. Os visitantes florais incluíram formigas, abelhas, borboletas e beija-flores, com maior atividade no período da manhã, entre 07:00 e 12:00 horas. O beija-flor *Thalurania furcata* foi considerado o principal polinizador devido ao seu comportamento de tocar os órgãos reprodutivos e carrear uma grande quantidade de pólen, sendo os outros visitantes considerados polinizadores adicionais, já que estes tocavam as partes reprodutivas somente em algumas visitas. Devido ao comportamento de engolir os frutos e regurgitar as sementes e também pela alta frequência na planta, a ave *Antilophia galeata* foi o único frugívoro observado, podendo agir como dispersor de sementes de *Palicourea macrobotrys*.

Palavra-chave: *Palicourea*, Rubiaceae, homostilia, autocompatibilidade e polinização.

Abstract

Coelho, C.P. 2001. Reproductive biology and pollination of *Palicourea macrobotrys* Ruiz & Pavon (Rubiaceae), in Uberlândia, MG. A case rare of homostyly in the genus *Palicourea*. Dissertação de Mestrado em Ecologia e Conservação de Recursos Naturais. UFU. Uberlândia-MG 106p.

The genus *Palicourea* Aubl. (Rubiaceae) consists almost entirely of distylous species. Homostyly is only rarely encountered in this genus that is restricted to the Neotropics. The coloured and scentless tubular flowers are in panicle inflorescences and are pollinated by hummingbirds. The objective this work was to characterize the reproductive biology of *Palicourea macrobotrys* Ruiz & Pavon, identifying the reproductive system, its pollinators and dispersers. The study was conducted in the Panga Ecological Reserve, Uberlândia, MG. The species flowers from December to June, with fructification beginning in March. Its inflorescences display some 60, pentamerous, isostemonous and homostylous flowers. The species is self-compatible, the pollen-tubes reach the ovary within four hours after the pollination, in self-pollinations as well as in cross-pollinations. The flower lasts for some 14 hours. Total nectar production is minute (6,86 μ l), with a mean concentration of sucrose equivalents of 18%, produced between flower opening (05:00 – 07:00 h) and 15:00 h. Flower visitors include ants, bees, butterflies, and hummingbirds. Major activity was observed in the morning, between 07:00 and 12:00 h. Because of its behaviour of carrying a great quantity of pollen and touching the reproductive organs, the hummingbird *Thalurania furcata* was considered the main pollinator. All other visitors were regarded as additional pollinators as they only rarely contacted the reproductive parts. Because of swallowing the fruits and regurgitating the seeds and because of its high frequency on the plants, the bird *Antilophia galeata* was the only frugivore able to disperse the seed.

Key words – *Palicourea*, Rubiaceae, homostyly, Self-compatible and pollination

Introdução

A família Rubiaceae compreende cerca de 13.000 espécies, incluídas em aproximadamente 650 gêneros e distribuídas amplamente por todo o mundo. Na região dos trópicos, podemos encontrar 216 gêneros e 5000 espécies, primariamente representada por arbustos e árvores e secundariamente por ervas, cipós e lianas comumente terrestres, raramente epífitas ou aquáticas (Delprete, 1996).

É um grupo tipicamente lenhoso que ocupa a quarta posição em número de espécies dentre as angiospermas, com apenas uma tribo em regiões temperadas e menos de 20% dos gêneros são herbáceos. Estes dados mostram as razões pelas quais Rubiaceae é classificada como tipicamente tropical e lenhosa (Robbrecht 1988). Apresentam folhas opostas (ou verticiladas), inteiras e com estípulas inter (ou intra) peciolares. A maior parte da família apresenta ovário ínfero e os estames isômeros aderidos ao tubo da corola (Cronquist, 1981). É subdividida em mais de quarenta tribos, distribuídas em quatro subfamílias, que diferem principalmente por caracteres reprodutivos (Robbrecht 1988).

De acordo com Barroso (1986), no Brasil podemos encontrar gêneros de 3 sub-famílias e 18 tribos, ainda muito pouco estudados, principalmente com relação à biologia reprodutiva e polinização.

O gênero *Palicourea* Aublet pertencente à tribo Psychotrieae, compreende cerca de 200 espécies de arbustos e pequenas árvores distribuídas somente nos trópicos do Novo Mundo. Estas espécies são tipicamente membros do sub-bosque de matas tropicais, e encontradas em

baixas elevações no limite de florestas mais altas. Poucas espécies crescem em savanas (Taylor, 1997). *Palicourea* está taxonomicamente relacionado ao gênero *Psychotria* L., que contém o maior número de espécies desta tribo. Existem três centros de riquezas de espécies de *Palicourea*, todos na América do Sul, sendo um deles a região do Planalto Centro Sul do Brasil, onde podemos encontrar cerca de 37 espécies (Taylor, 1989; 1997). Este gênero apresenta flores com corola em forma de tubo bem desenvolvido, sem cheiro, com cores fortes e polinizadas por beija-flores. Os frutos são carnosos azuis a púrpuros e dispersos por aves. Primariamente todas as espécies do gênero *Palicourea* são distílicas, devido a uma condição ancestral do gênero (Taylor, 1997).

O presente trabalho tem a finalidade de avaliar as características reprodutivas da espécie *Palicourea macrobotrys* Ruiz & Pavon, com ênfase na fenologia, no sistema reprodutivo, polinização e dispersão; além de verificar a ocorrência de homostilia, já que essa característica é bastante rara neste gênero.

Material e Métodos

Área de estudo

O estudo foi realizado em um trecho de mata de galeria, situado na Estação Ecológica do Panga - EEP, que compreende uma área de 409,5 ha, situada a 30 km da cidade Uberlândia-MG (19°11'10"S e 48°24'35"W), pertencente à Universidade Federal de Uberlândia. As características da vegetação da área foram descritas por Schiavini (1992). O clima da região é do

tipo Aw, segundo a classificação de Köppen, caracterizado por apresentar inverno frio seco e verão quente chuvoso (Rosa et al., 1991). Os indivíduos de *Palicourea macrobotrys* são arbustivos e ocorrem no sub-bosque da mata de galeria. A espécie foi estudada, em uma população, distribuída em uma área de aproximadamente 1 ha.

Fenologia

Para os estudos fenológicos, foram marcados, ao acaso, 40 indivíduos adultos de *Palicourea macrobotrys*, que foram acompanhados de maio de 2000 a maio de 2001, quinzenalmente. Foram observadas para cada indivíduo, cinco fenofases: brotação, emissão de botões, floração, frutificação e caducifolia. Considerou-se o início de floração como o período de abertura das primeiras flores, e o de frutificação como o período inicial da formação de frutos, até a sua maturação. Cada fenofase, para cada indivíduo, foi descrita por notas de intensidade de 0 a 3: onde 0 indica ausência da fenofase, 1 baixa intensidade da fenofase (1 a 20%), 2 média intensidade da fenofase (21 a 60%), e 3 alta intensidade da fenofase (61 a 100%), cada uma das fenofases sendo avaliadas pela porcentagens de ramos e inflorescências de cada indivíduo. Obtendo posteriormente a média para a população.

Morfometria Floral

Para se constatar a homostilia na população estudada, foram analisadas 40 flores coletadas de indivíduos diferentes, fixadas em álcool 70%, e posteriormente no laboratório foram obtidas medidas das estruturas florais com auxílio de paquímetro com precisão de 0,05 mm.

Em cada flor, foram efetuadas medidas da altura do estilete (desde a base da corola, até o ponto de separação dos lobos estigmáticos); dos filetes (desde a base da corola, até o ponto de inserção com a antera); do estigma; da antera; da abertura do tubo da corola (fim da parte tubular); e do tamanho da flor (desde a base da corola até o ponto de separação das pétalas); além do número de pétalas e estames.

Para a determinação do diâmetro e quantidade dos grãos de pólen, foram coletados 10 botões florais em pré-antese de 10 indivíduos diferentes. O diâmetro dos grãos de pólen foi medido em microscópio com escala micrométrica. O número de grãos de pólen por antera e a proporção de grãos viáveis e inviáveis foram avaliados após maceração de uma antera de cada botão floral em uma gota de glicerina e carmim acético sob lamínula. Utilizando-se um contador manual foi determinado o número total de grãos de pólen na antera e multiplicando-se pelo número de anteras da flor, obteve-se o número total de grãos e a proporção de viáveis e inviáveis, avaliando os grãos que possuíam citoplasma e os que não possuíam (Kearns & Inouye, 1993). Foi também calculada a proporção entre o número de grãos de pólen e óvulos (razão P: O), de acordo com Cruden (1977), para futura comparação com o sistema reprodutivo.

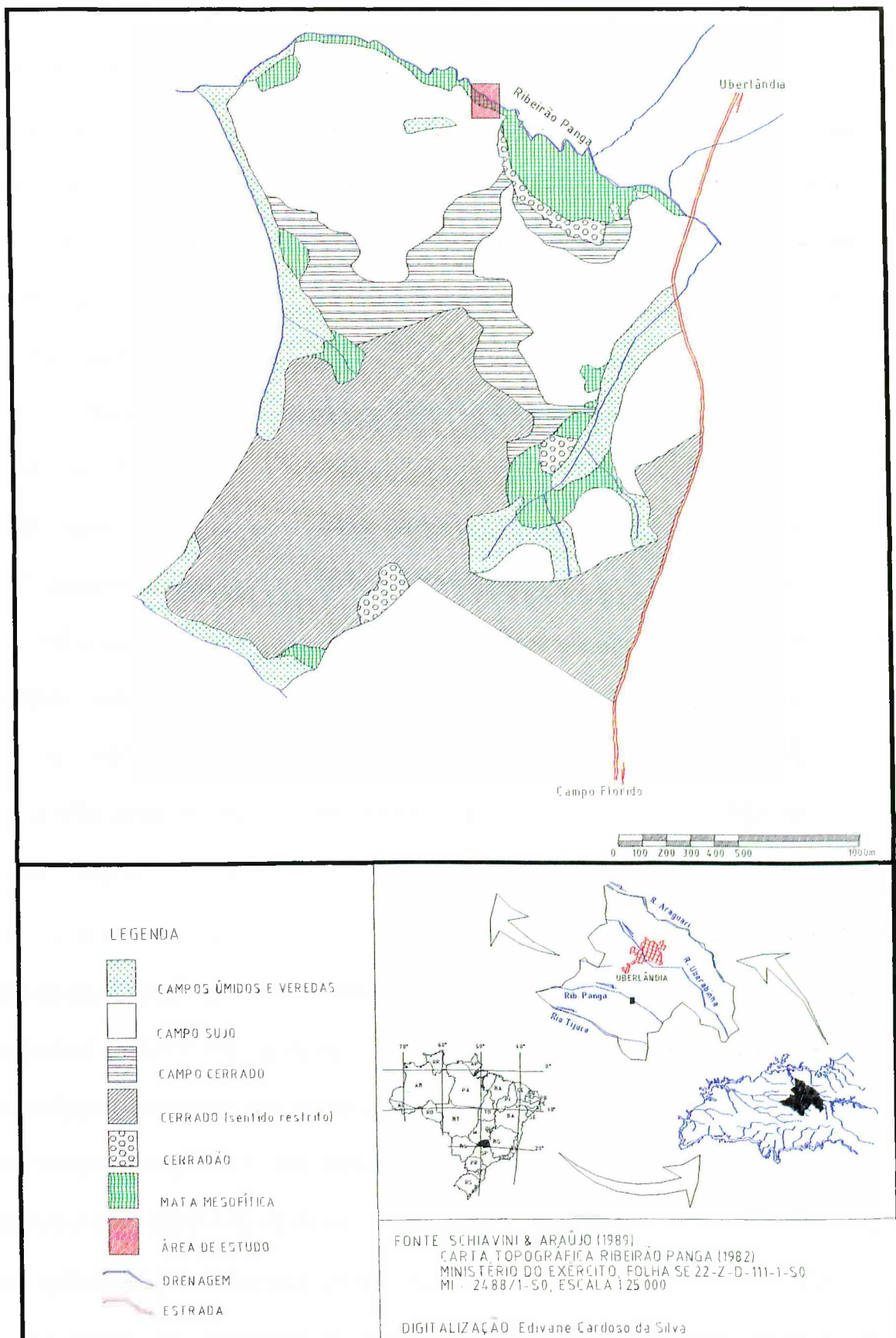


Figura 1 – Localização da área de estudo na Estação Ecológica do Panga. Uberlândia/MG.

Foram analisadas exsicatas da espécie, no Herbário da Unicamp - UEC (Campinas, SP), e também no herbário do Instituto Agrônomo de Campinas (IAC), onde flores foram hidratadas e analisadas quanto à posição de anteras e estigma, visando avaliar uma possível distília. Foram observadas 21 flores de 9 exsicatas de pelo menos cinco localidades diferentes, relacionadas abaixo:

Nº de registro no Herbário	Instituição (Herbário)	Localidade de coleta
13.967	UNICAMP - UEC	Valinhos – SP
49.909	UNICAMP - UEC	Cajuru – SP
50.732	UNICAMP - UEC	Campinas – SP
77.239	UNICAMP - UEC	Campinas – SP
111.994	UNICAMP – UEC	Chap. Guimarães- MT
113.134	UNICAMP - UEC	Bauru – SP
26.447	IAC – Campinas	local indeterminado
30.012	IAC – Campinas	Campinas – SP
37.294	IAC – Campinas	Bauru - SP

Biologia floral

As características florais como coloração, número de flores produzidas por dia, desenvolvimento, variabilidade e longevidade das flores e de suas partes, presença de odor, apresentação de recursos, período de exposição de pólen e período de receptividade estigmática, foram obtidas através de observações focais diretamente no campo. No caso da avaliação da presença de odor, flores foram colocadas em vidros fechados durante 20 minutos, os quais eram abertos e examinados quanto à presença de algum odor característico.

O horário de abertura e a longevidade das flores, foram definidos após acompanhamento de 20 flores marcadas em pré-antese, em 8 indivíduos. As observações foram feitas a partir das 05:00h, com intervalos de 30 minutos. O início da separação das pétalas foi considerado como horário de abertura, e longevidade da flor, da abertura até a queda das peças florais.

A determinação da receptividade estigmática, foi feita pelo teste de peroxidase utilizando-se água oxigenada 3% (10 volumes). Estigmas de 10 flores foram testados no campo em horários diferentes ao longo do dia, gotejando H_2O_2 sobre o estigma e observando-se sobre lupa manual (10X). A liberação de bolhas de oxigênio foi usada como indicador da receptividade (Kearns & Inouye, 1993). Observações diretas do estigma foram realizadas para detectar possíveis alterações na sua morfologia, que pudessem evidenciar também a receptividade.

Para se obter o volume de néctar total, foram ensacadas 26 flores em pré-antese, e somente no final da tarde do dia seguinte, por volta das 17:00h, esse néctar era totalmente retirado, com auxílio de capilares de vidro (10 μ l). Para se obter a média da concentração, em equivalentes de sacarose (Kearns & Inouye, 1993), mediu-se néctar de 60 flores, com o auxílio de refratômetro manual (Atto, WYT-32ATC). Usando esse mesmo procedimento mediu-se a produção e a concentração do néctar, em intervalos de 2 horas durante um dia, em 20 flores previamente ensacadas com saco de tecido organza.

Sistema reprodutivo

O estudo do sistema reprodutivo de *Palicourea macrobotrys* foi realizado durante o período de floração de dezembro de 2000 a março de 2001, através

de polinizações manuais realizadas em 25 indivíduos. Durante os experimentos, flores em pré-antese foram ensacadas, com sacos confeccionados com tecido do tipo organza. Para cada tratamento foi estabelecido um código de identificação utilizando-se linhas coloridas e etiquetas adesivas. As polinizações foram feitas de acordo com os seguintes procedimentos.

- 1) Autopolinização manual – botões em pré-antese foram ensacados, e após a abertura, o pólen da flor era depositado manualmente no estigma da mesma flor.
- 2) Autopolinização espontânea – botões em pré-antese foram ensacados, sem nenhum tratamento posterior.
- 3) Agamospermia – botões em pré-antese foram emasculados e ensacados, sem tratamento posterior.
- 4) Polinização cruzada – botões em pré-antese foram emasculados, ensacados, e após a abertura, pólen de uma flor era depositado no estigma de outra flor, com uma distância superior a 30 metros entre o doador e o receptor de pólen.
- 5) Controle – flores foram apenas marcadas e acompanhadas durante a floração, para avaliar a eficiência da polinização natural.

A transferência de pólen entre as flores foi realizada com auxílio de pinça de relojoeiro, a qual era limpa com álcool etílico absoluto após a realização de cada experimento, evitando assim contaminações. O pólen

utilizado nos tratamentos de polinização cruzada era obtido de flores previamente ensacadas.

A formação de frutos verdes, 1,5 meses após a polinização, foi considerado como sucesso de polinização, em todos os tratamentos.

Formação e desenvolvimento de tubos polínicos

Foi observado o crescimento de tubo polínico em 30 pistilos polinizados manualmente, sendo 13 de polinizações cruzadas e 17 de autopolinizações, sendo estes pistilos de 10 indivíduos diferentes.

Após 2, 4 e 6 horas, os pistilos foram coletados e fixados por 24 horas em solução de FAA 50, e depois preservados em álcool etílico 70%. Posteriormente, os pistilos foram imersos em solução de NaOH 9N por 15 minutos em estufa a 60°C. O material foi então lavado em água destilada e corado com azul de anilina e observado sob foto-microscópio de fluorescência (adaptado Martin, 1959), a fim de localizar alguma barreira de auto-incompatibilidade.

Biologia da polinização e dispersão

Foram realizadas observações e coletas dos visitantes florais no período de floração de dezembro de 2000 a maio de 2001. Foram feitas aproximadamente 60 horas de observações focais, divididas em períodos diferentes do dia, anotando-se o comportamento dos visitantes, bem como o modo de exploração do recurso nas flores. Foi considerado como visita cada vez que o animal visitava uma flor. As observações de campo foram complementadas com fotografias dos visitantes (Sazima et al., 1995). Os

insetos visitantes foram capturados utilizando-se rede entomológica e sacrificados, com câmara mortífera usando-se acetato de etila. A identificação e a montagem a seco dos indivíduos foi realizada posteriormente em laboratório.

A cada observação foi registrada a espécie visitante, o número de flores, ou visitas realizadas por planta e o comportamento na flor.

Para verificar a presença de pólen de *Palicourea macrobotrys* no corpo dos visitantes, estes foram examinados em laboratório, e no caso dos beija-flores, observados em campo ou analisados através de fotografias.

Os polinizadores efetivos foram determinados por meio da análise da frequência de visitas, sua morfologia e comportamento na flor. Procurou-se, no caso dos beija-flores, comparar o tamanho do bico com o tamanho da corola, visando uma análise mais confiável dos dados. As medidas foram obtidas no Museu de História Natural (UNICAMP) e nas informações de Grantsau (1989). A identificação dos beija-flores foi realizada de acordo com Grantsau (1989). Os demais visitantes foram capturados, identificados, e incluídos em uma das categorias de visitantes: polinizador efetivo (alta frequência, comportamento eficaz no transporte de pólen devido à morfologia do visitante, e facilidade em tocar as partes reprodutivas) ou polinizador ocasional (visitas menos frequentes e transporte ocasional de pólen, tocando as partes reprodutivas raras vezes).

Os dispersores de frutos ou sementes foram definidos por meio de observações focais que totalizaram aproximadamente 30 horas, divididas em períodos diferentes do dia e em indivíduos diferentes, observando-se o comportamento do visitante, frequência, modo de forrageamento e

mandibulação do fruto. Também foi armada uma rede de neblina ao lado da planta, para uma possível captura do frugívoro.

Resultados

SISBI/UFU
203561

Fenologia

Os indivíduos de *Palicourea macrobotrys* estudados localizam-se na borda da mata de galeria da Estação Ecológica do Panga, próximos ao leito do Ribeirão do Panga. Possuem porte arbustivo com cerca de 2,5 m de altura, floresce de dezembro a junho, com dois picos de intensidades diferentes dentro desse período, sendo o mais intenso no período de maior pluviosidade (**Figura 2 e 3**).

Esta população apresentou floração bastante extensa, com um mesmo indivíduo podendo apresentar na mesma inflorescência, botões, flores e frutos. As inflorescências iniciaram seu desenvolvimento na segunda quinzena de outubro e no início do mês de março, e após cerca de 60 dias apareceram as primeiras flores abertas. A quantidade de flores por inflorescência foi bastante variável. A média de botões nas inflorescências, foi de $57 \pm 20,76$ ($n=30$), que se abrem lentamente, atingindo um máximo de sete flores abertas em um mesmo dia. Indivíduos chegaram a apresentar mais de dez inflorescências no primeiro pico de floração, com uma média de $4,5 \pm 1,8$ inflorescências por indivíduos ($n=32$). Foram observados dois pulsos de floração. O primeiro, bem maior com 80% dos indivíduos marcados, iniciou-se na segunda quinzena de dezembro, atingindo seu pico na metade do mês de janeiro, e finalizando a floração no início do mês de março, final da estação chuvosa. O segundo, bem

menor, com 25% dos indivíduos, iniciou-se na metade do mês abril (início da estação seca), tendo seu pico no início de maio e finalizando no mês de junho (Figura 3).

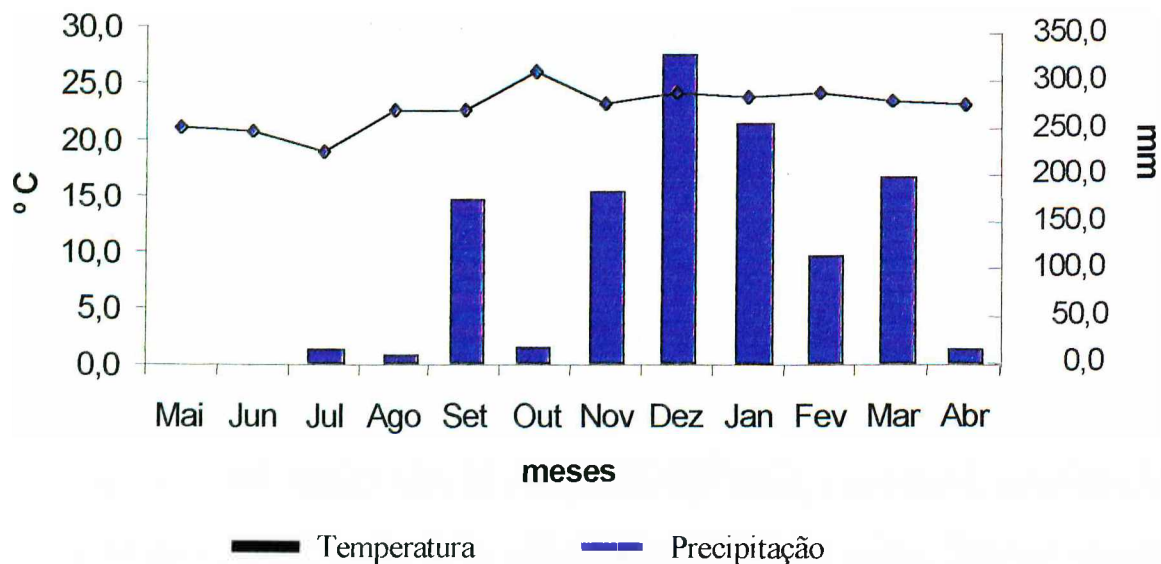


Figura 2 – Temperatura média e precipitação no período de maio/00 a abril/01 na região de Uberlândia, MG. Dados obtidos na estação meteorológica da Universidade Federal de Uberlândia.

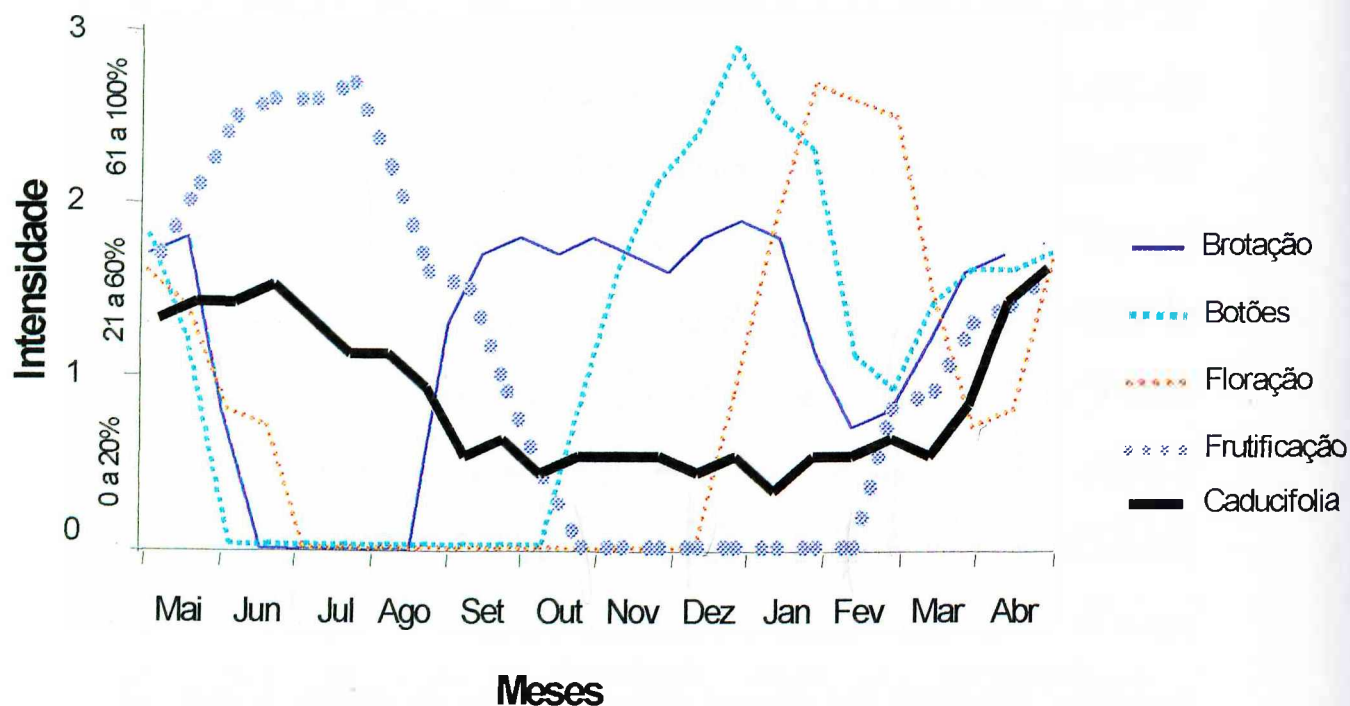


Figura 3 – Fenograma de *Palicourea macrobotrys* na Estação Ecológica do Panga, Uberlândia, MG, no período de maio/00 a abril/01.

A frutificação iniciou-se em fevereiro e estendeu-se até outubro (**Figura 3**). Os frutos amadureceram lentamente, levando cerca de 3 meses, até poderem ser dispersos. Os frutos resultantes do primeiro pulso de floração, iniciaram seu amadurecimento em abril e os do segundo, em agosto. Esses frutos permanecem a maior parte do período de seu desenvolvimento com a cor escura meio esverdeados, e depois de maduros ficam maiores, arroxeados, quase pretos e brilhantes. Geralmente os frutos apresentam duas sementes, mas foram observados vários frutos com apenas uma semente.

A emissão de folhas novas ocorreu a partir do mês de agosto, intensificando no mês de novembro, e se estendendo até o mês de maio (**Figura 3**). A emissão de folhas novas se dava a partir da ponta dos ramos, principalmente aqueles que não possuíam inflorescências. A queda de folhas velhas ocorreu em pequena quantidade durante todo o ano, intensificando nos meses de abril a agosto, coincidindo com o período relativamente seco (**Figura 3**).

Morfometria Floral

As flores de *Palicourea macrobotrys* estão dispostas em inflorescências terminais piramidais paniculares cimosas (**Figura 4 A**), emitidas entre um par de folhas. Algumas vezes encontrou-se inflorescências não terminais, emitidas diretamente do caule. As flores ocupam uma posição perpendicular ao ramo. O pedicelo e a raque da inflorescência são bem avermelhados. A corola é simpétala de coloração amarela com as margens dos lacínios vermelha, pentâmera, formando um tubo de consistência rígida (**Figura 4 B**), com a base dilatada, e um estreitamento na porção medial do mesmo, possuindo neste

local um anel interno de pêlos longos, que protegem o disco nectarífero (**Figura 4 C**). As flores são hermafroditas, isostêmones e possuem as anteras e o estigma no mesmo nível dentro da corola, o nectário é epígino em forma de disco situado na base do tubo da corola (**Figura 4 C**). Não foi detectado odor nas flores.

O androceu é composto por cinco estames férteis, dialistêmones e epipétalos. Os filetes e as anteras são amarelados glabros, fundidos até a porção mediana do tubo da corola, insertos e alternipétalos. As anteras são dorsifixas, bitecas, e possuem deiscência longitudinal, com uma média de $2991 \pm 110,5$ grãos de pólen por flor ($n=10$). As anteras possuem uma média de $98,2\% \pm 2,16$ de grãos de pólen viáveis ($n=10$). Em todos os dez indivíduos analisados a viabilidade foi muito alta não havendo variação entre os indivíduos. Os grãos de pólen são inaperturados (**Figura 4 D**).

O gineceu possui ovário ínfero, bilocular com um óvulo basifixo em cada lóculo. O estilete e o estigma são amarelados. O estigma é um pouco úmido e bífido, divergindo um pouco mais seus lobos quando receptivo.

A razão entre o número de grãos de pólen e número de óvulos (razão P/O) foi de $1495,5 \pm 55,2$ ($n=10$). Todos os dados da morfometria floral estão descritos na **Tabela 1**.

Em todas as 21 flores de 9 exsicatas avaliadas nos Herbários da UNICAMP e do IAC em Campinas, SP, foi observado que anteras e estigmas estão no mesmo nível dentro da corola, caracterizando a homostilia em todas as populações amostradas.

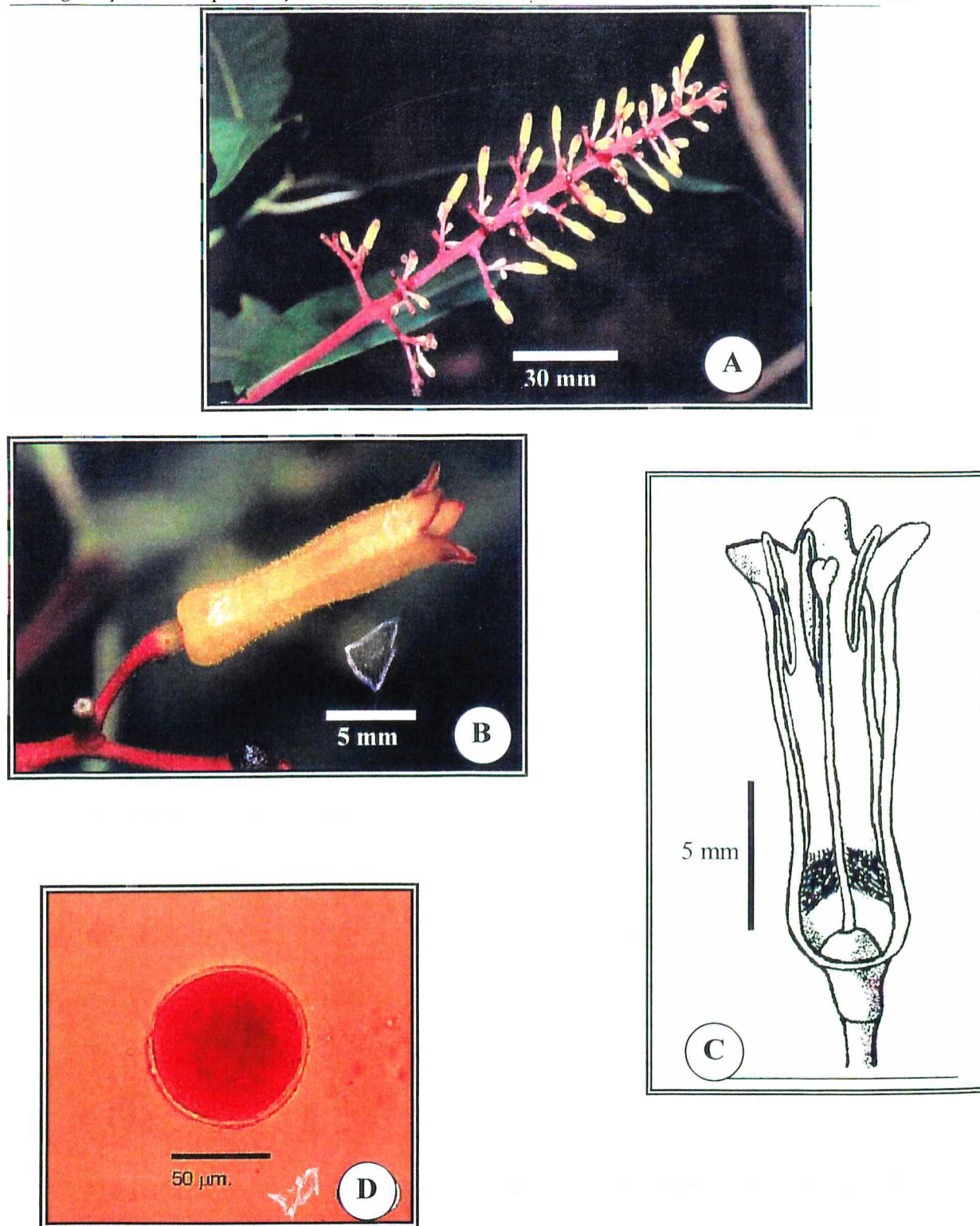


Figura 4 – Detalhes morfológicos de flores de *Palicourea macrobotrys*, na Estação Ecológica do Panga, Uberlândia, MG. **A** – Inflorescência terminal. **B** - Flor aberta. **C** - Esquema em corte longitudinal de flor aberta, evidenciando pêlos protetores, disco nectarífero e níveis do estigma e anteras. **D** - Grão de pólen inaperturado.

Tabela 1 – Morfometria floral de *Palicourea macrobotrys* (Rubiaceae) na Estação Ecológica do Panga, Uberlândia, MG.

Características florais	Medidas ($\bar{x} \pm d.p.$)	Nº flores
Comprimento das inflorescências (cm)	14,88 $\pm$ 4,97	30
Número de flores /infloresc.	57,27 $\pm$ 20,76	30
Comprimento da flor (mm)	16,05 $\pm$ 0,65	40
Largura mínima da corola (mm)	3,00 $\pm$ 0,19	40
Largura máxima da corola (mm)	3,88 $\pm$ 0,22	40
Abertura da corola (mm)	3,10 $\pm$ 0,24	40
Comprimento da antera (mm)	4,37 $\pm$ 0,23	40
Comprimento do filete (mm)	11,87 $\pm$ 0,64	40
Comprimento do estigma (mm)	1,25 $\pm$ 0,18	40
Comprimento do estilete (mm)	12,64 $\pm$ 0,60	40
Diâmetro do grão de pólen (μm)	79,98 $\pm$ 3,84	40

X – média d.p. – desvio padrão

Biologia floral

A antese floral ocorre no início do amanhecer, entre 05:30 h e 06:30 h, e após este período todas as flores já estão abertas. O estigma está receptivo logo após a abertura, e assim permanece até o meio da tarde, entre 15:00 e 16:00h. As anteras liberam pólen também logo após a abertura, caracterizando a homogamia. A flor dura entre 13 e 15 horas. As flores abertas permanecem com uma consistência firme até as 14:00 h, quando a corola começa a perder

consistência e murcha, ficando bem mais frágil. Entre as 19:00 e 20:00h a flor perde a corola, o estilete e o androceu, permanecendo apenas o cálice, o ovário e o disco nectarífero.

As flores são nectaríferas e a produção de néctar se inicia antes da antese, pois quando a flor abre já possui néctar, que persiste até o meio da tarde, por volta das 15:00h. O néctar acumulado no tubo da corola pode até ultrapassar a proteção de pêlos, localizada na porção mediana da mesma, caso não seja retirado. O volume total de néctar coletado no final da tarde, em flores ensacadas em pré-antese foi de $6,86 \pm 2,30 \mu\text{l}$ ($n=26$), e a concentração em equivalentes de sacarose avaliada também no final da tarde foi de $18,95 \pm 1,94\%$ ($n=60$). Os valores de volume e concentração do néctar, determinados de 2 em 2 horas, totalizando 5 retiradas, de 20 flores previamente ensacadas de 4 indivíduos diferentes, encontram-se na tabela na **Tabela 2**.

Tabela 2 - Volume e concentração de néctar, medidos em 20 flores de *Palicourea macrobotrys*, em intervalos de 2 horas, das 07:00 às 15:00 horas, na Estação Ecológica do Panga, Uberlândia, MG.

Horário (h)	Volume (μl)	Concentração (%)
07:00	$3,79 \pm 0,97$	$20,19 \pm 1,24$
09:00	$1,69 \pm 0,85$	$9,52 \pm 2,20$
11:00	$3,17 \pm 2,56$	$9,51 \pm 1,51$
13:00	$1,34 \pm 0,74$	$10,32 \pm 2,32$
15:00	$0,52 \pm 0,21$	$8,35 \pm 3,12$

Sistema reprodutivo

Os resultados dos testes de polinização controlada (**Tabela 3**), indicaram que a espécie *Palicourea macrobotrys*, é uma espécie autocompatível (*sensu* Lloyd & Schoen, 1992), não apomítica com uma alta produção de frutos nos demais tratamentos, e também em condições naturais.

Tabela 3 - Testes de polinizações controladas, referentes à espécie *Palicourea macrobotrys*, na Estação Ecológica do Panga, Uberlândia, MG.

Tratamento	Nº flores	Nº frutos	Sucesso frutificação (%)	Nº Sementes total
Polinização cruzada	51	39	76,47	59
Autopolinização manual	50	37	74,00	60
Autopolinização espontânea	56	36	64,28	56
Apomixia	50	2	4,00	2
Controle	101	78	77,22	133

Formação e desenvolvimento de tubos polínicos

Em todos os pistilos observados, duas horas após as polinizações cruzadas ou autopolinizações, os tubos polínicos se encontram na metade do estilete (**Figura 5 A e B**); com quatro horas após as polinizações, os tubos polínicos já estão alcançando o ovário, e após 6 horas, estes já penetraram no ovário. Não foi possível observar a chegada do tubo polínico no óvulo, devido a grande quantidade de tecidos no ovário. A formação de frutos nos tratamentos (**Figura 5-C**), exceto apomixia, foi alta, não havendo diferença no desenvolvimento dos mesmos.

Biologia da polinização e dispersão de sementes

Foram observadas 5 espécies de visitantes pertencentes a 3 grupos diferentes nas flores de *Palicourea macrobotrys*: duas espécies de borboleta (Lepidóptera), uma de abelha (Himenóptera) e duas espécies de beija-flores (Trochilidae). Esses visitantes foram divididos em duas categorias, sendo polinizadores efetivos ou polinizadores ocasionais. Sendo que os lepidópteros e himenópteros foram considerados polinizadores ocasionais e os beija-flores os polinizadores efetivos (**Tabela 4**).

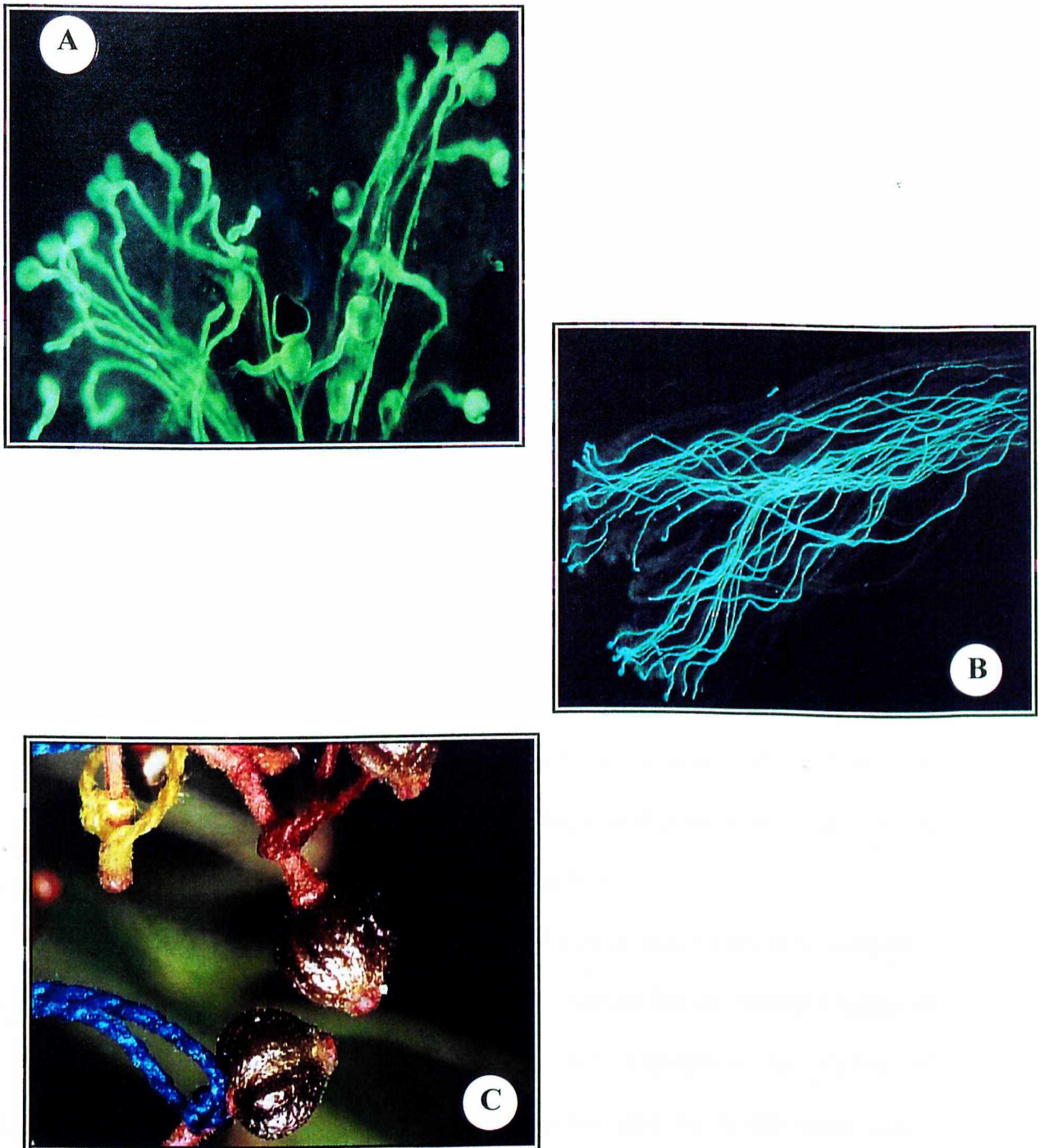


Figura 5 - Detalhe dos testes de polinização controlada realizados em *Palicourea macrobotrys* (Rubiaceae), na Estação Ecológica do Panga, Uberlândia, MG. **A**- Microfotografia, evidenciando o crescimento de tubos polínicos em estigma autopolinizado. **B** – Microfotografia do estigma evidenciando o crescimento de tubos polínicos resultantes de polinização cruzada, após 6 horas. **C**– Frutos imaturos formados após tratamentos: polinização cruzada (superior) e auto polinização (inferior).

A borboleta *Heliconius ethilla narcaea* Godt. (**Figura 6 B**) foi freqüente somente quando muitas flores já estavam disponíveis, não sendo observada no início da floração; a espécie *Heliconius erato phyllis* F. (**Figura 6 C**), foi observada somente no final do segundo pico de floração, mas as duas espécies apresentaram comportamento semelhante. Suas visitas foram menos freqüentes e efetuadas de maneira não legítima, já que poucas vezes foram vistas visitando mais de um indivíduo. Ao se aproximar da planta, pousa na entrada da corola e introduz a probóscide no tubo, chegando a introduzir também a cabeça na entrada da corola. Suas visitas chegam a durar até 30 segundos, alimentando-se de néctar. Poucas flores eram visitadas, máximo de 2 flores por inflorescência. Essas visitas eram mais freqüentes após as 10:00h, se estendendo até o período da tarde. Foram observados muitos grãos de pólen em probóscides de indivíduos capturados, o que pode indicar sua participação na polinização, mesmo que de uma forma menos eficiente, já que toca os órgãos reprodutivos com pouca freqüência.

A abelha *Ceratina* sp (**Figura 6 D**), foi observada somente quando a floração já estava mais intensa. Foi mais freqüente no fim da manhã e início da tarde, e observada somente em um ou dois indivíduos de *Palicourea macrobotrys*. A maioria dos indivíduos entra no tubo da corola para ingerir néctar. Eram observadas até duas abelhas dentro de uma mesma flor. O pólen não era utilizado como recurso, apesar de ser possível observar alguns grãos no corpo do inseto, podendo evidenciar também sua participação na polinização. Também de uma maneira não eficiente, devido ao pequeno tamanho do inseto e um comportamento na flor, tocando as partes reprodutivas poucas vezes.

A fêmea do beija-flor *Thalurania furcata* Gmelin. (1788) (**Figura 7**) foi o principal visitante, sendo observado na planta desde a abertura das primeiras flores. Suas visitas começavam no início da manhã e duram até o anoitecer, sendo mais intensas no período da manhã (**Figura 8**), com intervalos de 40 minutos à 1 hora; e no período da tarde, com visitas em intervalos de até 2:30 h. O macho foi observado somente uma vez. É fácil observar que esse animal apresenta um modo de forrageamento do tipo "trap lining", chegando sempre do mesmo lado da planta e visitando as flores quase na mesma ordem da visita anterior. A quantidade de pólen depositada no seu bico é muito grande, e fácil de ser observado no campo (**Figura 7 A e C**). Todas as flores abertas em um dia eram visitadas, mesmo aquelas que ficavam em inflorescências dispostas a poucos centímetros do chão (**Figura 7 B**). Devido ao tamanho do bico, em todas as visitas os órgãos reprodutivos das flores eram tocados, intensificando o fluxo de pólen.

O beija-flor *Phaetornis pretrei* (**Figura 6 A**), foi observado somente após o segundo pico de floração, quando as flores eram produzidas em menor número, tornando-se um recurso mais escasso. Nesta fase a frequência de suas visitas eram menores, mas foi observada uma grande quantidade de pólen depositado em seu bico. A espécie efetuava visitas legítimas em vários indivíduos, mostrando assim sua importância na ausência de *Thalurania furcata*, já que a morfologia do bico, também contribuía para um maior fluxo de pólen.

Não foi observado nenhum tipo de pilhador visitando flores, mas várias espécies de formigas ficam percorrendo toda a inflorescência, sem visitar as flores, indo somente em nectários que já encontravam expostos devido à

queda da corola. A avaliação da importância de sua presença na planta, poderia ser investigada.

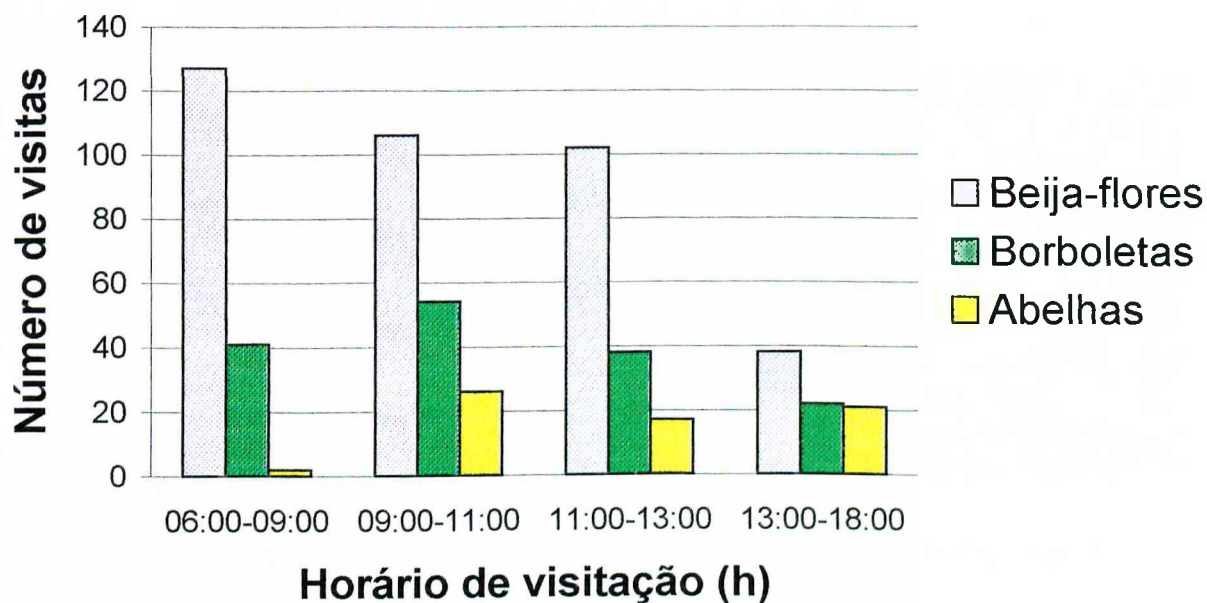


Figura 8 - Distribuição dos visitantes registrados em flores de *Palicourea macrobotrys*, das 06:00 as 18:00h, em 60 horas de observação na mata de galeria na Estação Ecológica do Panga-Uberlândia/MG.

Tabela 4 – Número de visitas e categoria dos polinizadores de *Palicourea macrobotrys* (Rubiaceae), em 60 horas de observação, em mata de galeria na Estação Ecológica do Panga-Uberlândia, MG.

Ordem	Família	Espécie	Total de visitas	%	Categoria
Trochiliformes	Trochilidae	<i>Thalurania furcata</i> (fêmea)*	342	57,57	efetivo
		<i>Thalurania furcata</i> (macho)	14	2,36	efetivo
		<i>Phaetornis pretrei</i>	17	2,87	efetivo
Lepidoptera	Nymphalidae	<i>Heliconius ethilla narcaea</i>	128	21,54	ocasional
		<i>Heliconius erato phyllis</i>	27	4,54	ocasional
Hymenoptera	Apidae	<i>Ceratina</i> sp	66	11,12	ocasional

* principal polinizador.

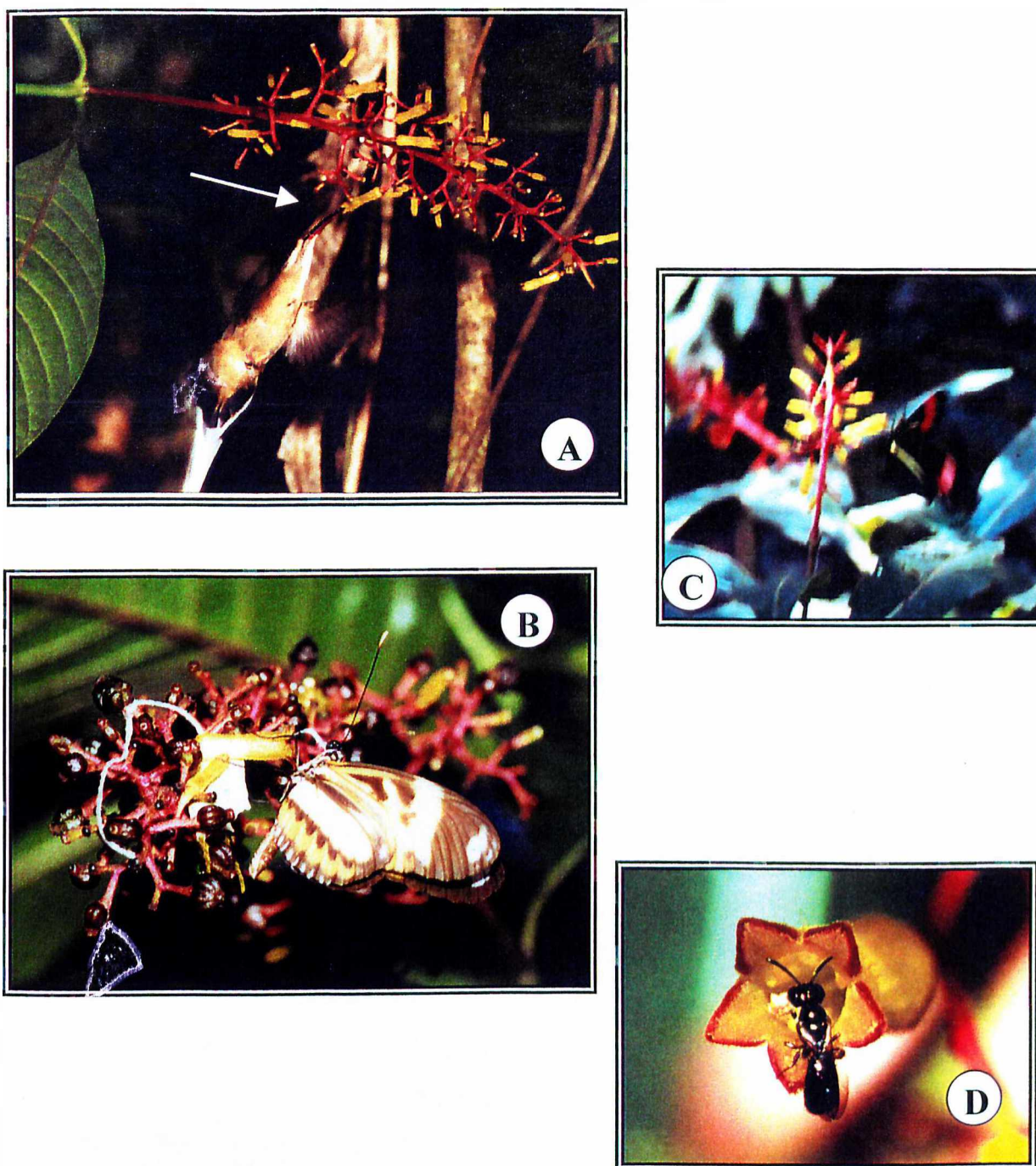


Figura 6 – Registros dos polinizadores nas flores de *Palicourea macrobotrys* (Rubiaceae), em mata de galeria na Estação Ecológica do Panga-Uberlândia, MG - **A** – *Phaethornis pretei* visitando flores. Seta indica a presença de grãos de pólen sobre o bico. **B** - *Heliconius ethilla narcaea* Godt., retirando néctar da flor. **C** - *Heliconius erato phyllis* F., visitando flores. **D** - Abelha do gênero *Ceratina* (Apidae, Ceratinini), pousando na entrada do tubo da corola para retirar néctar.

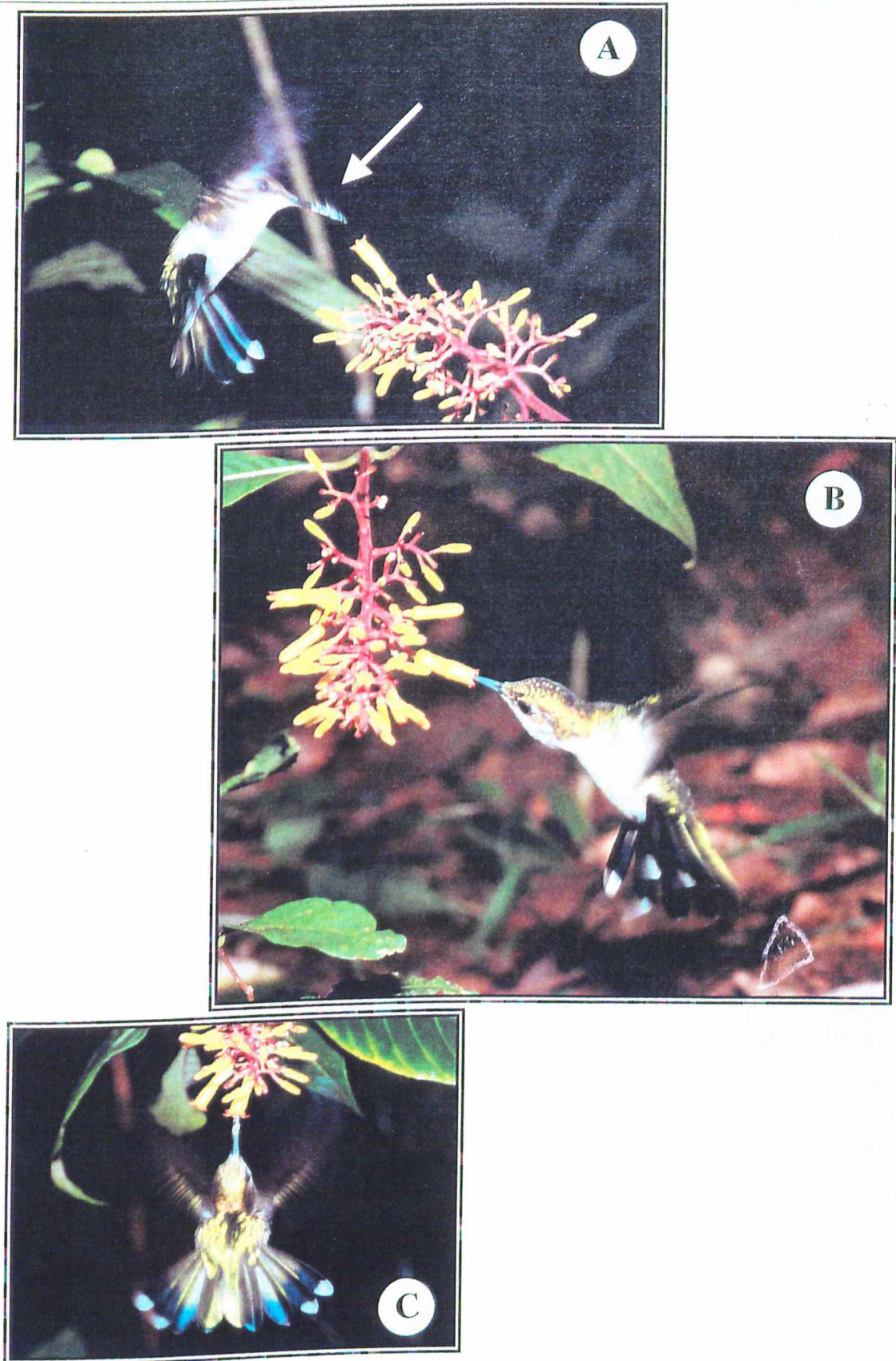


Figura 7 – Registros da fêmea de *Thalurania furcata* nas flores de *Palicourea macrobotrys* (Rubiaceae) em mata de galeria na Estação Ecológica do Panga-Uberlândia, MG – **A** – Após visita à flor. Seta indica a carga de pólen depositada sobre o bico. **B e C** - Visitando flor para retirada de néctar .

Os frutos são bagas marron-esverdeados quando verdes, ficando pretos e brilhantes quando maduros, com uma média de $8,10 \pm 0,34$ mm ($n=20$) de diâmetro, e uma porcentagem de água de aproximadamente 80%. Possuem polpa roxa, e geralmente duas sementes, sendo observados vários frutos com somente uma semente. Ficam em média 3 meses na planta, e após este tempo estão prontos para dispersão.

Os frutos, vão amadurecendo ao poucos, alcançando o máximo de 3 a 5 frutos maduros por dia, por infrutescência. A ave *Antilophia galeata* (**Figura 9-A e B**) foi o único frugívoro observado em *Palicourea macrobotrys*, podendo estar agindo como dispersor, já que esta espécie possui uma frequência de visitas alta e constante. As visitas acontecem em horários diferentes do dia, sendo que as primeiras ocorreram a partir das 08:40h, onde macho e fêmea eram observados colhendo frutos.

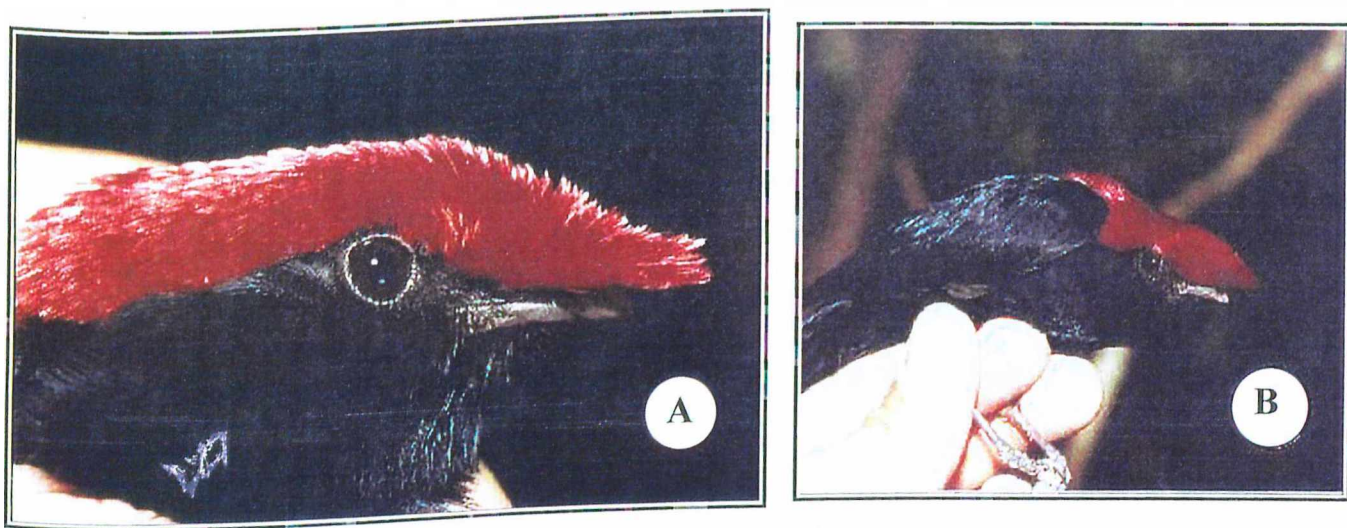


Figura 9 – Possível agente dispersor de *Palicourea macrobotrys*, em mata de galeria na Estação Ecológica do Panga, Uberlândia/MG. **A** – Detalhe da cabeça e topete da ave *Antilofia galeata*; **B**– Aspecto geral da ave *Antilophia galeata*

Discussão

Fenologia

O padrão fenológico de floração de *Palicourea macrobotrys* é anual, com uma duração longa (7 meses - dezembro a junho), e com diferentes intensidades durante este período, se mostrando muito irregular. Newstrom et al., (1994), em trabalho realizado na Costa Rica, distinguiram quatro classes diferentes de floração: contínua, subanual, anual e supra-anual, sendo classificados também como regular ou irregular. Bawa (1983) caracterizou genericamente esse padrão de floração como “floração extensiva”, com uma pequena produção diária individual de flores e duração de semanas a vários meses, podendo até resultar em uma floração mais ou menos contínua durante todo o ano. Espécies com floração “extensiva” minimizam o risco de florescer em períodos climáticos desfavoráveis ou de baixa disponibilidade de polinizadores, assegurando períodos favoráveis à reprodução (Grandisoli, 1997).

Relacionando o padrão fenológico de *Palicourea macrobotrys*, com os padrões descritos por Gentry (1974) para bignoniáceas na América Central, em nível populacional, o padrão que mais se aproxima é do tipo “cornucópia”, caracterizado pela produção de grande número de flores durante várias semanas. Porém se analisarmos em nível individual, o padrão que mais se encaixa será o “steady-state”, caracterizado pela produção diária irregular de poucas flores durante um longo período de floração. Este padrão está associado a polinizadores de vida longa que estabelecem rotas diárias de alimentação, como beija-flores e morcegos.

Augspurger (1983) em estudo com arbustos neotropicais define três padrões de floração de acordo com a duração: floração em massa (muitas flores por pouco tempo), steady-state (poucas flores durante longo período), e ainda um padrão intermediário (muitas flores por um período longo). Comparando o padrão fenológico de *Palicourea macrobotrys*, podemos incluí-lo no padrão intermediário, já que toda a população disponibiliza muitas flores por um longo período.

Os eventos fenológicos de *Palicourea macrobotrys* estão intimamente relacionados com o regime de chuvas e alterações climáticas associadas, pois o período de floração começa logo após as primeiras chuvas com um pico de floração acentuado na estação chuvosa, e outro pico menos acentuado que se estende até o meio da estação seca. Fato descrito também por Silva (1995) estudando *Palicourea rigida* (Rubiaceae).

A ocorrência de dois ciclos anuais de floração com intensidades diferentes observados em *Palicourea macrobotrys* foram registrados também para outras espécies de Rubiaceae: *Palicourea rigida* (Silva, 1995), *Palicourea officinalis* (apud Silva, 1995), *Psychotria leiocarpa* e outras espécies do gênero (Lima, 1986; Ormond et al., 1986). Como *Psychotria* e *Palicourea* são gêneros afins, é provável que tenham desenvolvido estratégia de floração similares para atração e manutenção dos agentes polinizadores e dispersores, durante a maior parte do ano (Silva, 1995).

De acordo com Oliveira (1998) a fenologia de floração está ajustada aos períodos ótimos de polinização e dispersão, por meio de diferentes períodos de disponibilidade de polinizadores e desenvolvimento dos frutos. A maturação dos frutos antes do início das chuvas é favorável, porque suas sementes terão

melhores condições para se dispersarem e se desenvolverem durante a estação chuvosa (Oliveira, 1994). Esta característica parece se encaixar ao padrão fenológico de *Palicourea macrobotrys*, já que seus frutos começam a ser dispersos a partir da metade da estação seca, e que sementes coletadas logo após a maturação dos frutos, não germinaram quando semeadas em solo do local, o que pode indicar a necessidade de um período de dormência dessas sementes, dessa forma elas alcançariam a próxima estação chuvosa, e teriam melhores condições de germinarem e se estabelecerem (obs. pessoal).

Os padrões fenológicos em florestas tropicais são complexos apresentando variação espacial e temporal. Diferentes espécies apresentam uma grande variação no período, duração e frequência de floração e frutificação (Primack, 1985), sendo difícil isolar os fatores responsáveis pela regulação destes padrões (Bawa et al., 1989). No caso de *Palicourea macrobotrys* a menor intensidade da floração no segundo ciclo, pode ser explicada talvez pela falta de chuva, visto que no período, a escassez de água já é alta, podendo ser uma estratégia utilizada pela espécie, que mesmo com pouca água, tenta garantir novamente um maior sucesso reprodutivo.

Opler et al., (1976) citam que para a maioria das espécies tropicais, o início do período da chuva parece desencadear a floração. Fato observado por Morellato (1992) nas florestas semidecíduas do sudeste do Brasil.

Os indivíduos observados possuem sincronia na floração, florescendo no mesmo intervalo de tempo, e com alguns dias de diferença entre alguns indivíduos. Poucos indivíduos não floresceram. Esta sincronia favorece o aumento das taxas de polinização cruzada e a atração de polinizadores (Grandisoli, 1997).

Biologia Floral

Inflorescências terminais como as de *Palicourea macrobotrys* são as mais comumente encontradas na família Rubiaceae (Robbrecht, 1988). A posição terminal das inflorescências, e das flores facilitam o acesso e a retirada do néctar pelos beija-flores, que possuem o hábito de pairar durante a visita (Araújo, 1995).

Palicourea macrobotrys possui flores sem odor perceptível, mas com um conjunto de cores visualmente atrativo, já que possui o eixo da inflorescência e o pedúnculo das flores vermelho, e as flores amarelas, fato semelhante foi observado em *Palicourea rigida* (Silva, 1995). Isto tem um papel importante na atração de polinizadores, aumentando as chances de polinização cruzada, já que a floração é sincrônica e isto pode estimular o deslocamento dos animais entre as plantas.

As flores de *Palicourea macrobotrys* são tubulosas com lobos livres, dilatação da base da corola para acúmulo de néctar, parede do tubo da corola espessa, pêlos protetores internos que evitam o roubo de néctar por insetos pequenos, coloração conspícua e nectaríferas. Essas características se enquadram na síndrome de ornitofilia (Faegri & Pijl, 1980).

A pequena quantidade de néctar produzida por flor seria uma estratégia para que os polinizadores, que necessitam de mais recursos, visitem mais flores para se saciarem, incrementando a polinização cruzada. Heinrich & Raven (1972) propuseram que as recompensas florais devem ser ricas o suficiente para sustentar o metabolismo dos polinizadores, mas não o necessário para saciá-los, conservando-os assim em movimento entre as plantas da mesma espécie.

O conjunto de cores apresentado por *Palicourea macrobotrys*, bem como o de outras espécies ornitófilas, tem sido interpretada como uma exploração de um nicho ecológico não utilizado por abelhas, que constituem uma classe de polinizadores filogeneticamente mais antiga. Várias espécies ornitófilas evoluíram a partir de espécies melitófilas (Grant & Grant, 1968). Abelhas e outros insetos não são capazes de enxergar o espectro de radiação eletromagnética do vermelho e é possível que este fato evite a pilhagem do néctar por estes e outros insetos (Grant & Grant, 1968; Proctor et al., 1996). Outro ponto interessante é a ausência de odor nas flores de *Palicourea macrobotrys*, essa característica pode estar também evitando que outros animais, orientados pelo olfato e não adaptados a polinização de flores ornitófilas, localizem e roubem o néctar (Faegri & Pijl, 1980). Essas características podem explicar a ausência de pilhadores nas flores de *Palicourea macrobotrys*.

De acordo com Stiles (1978) os beija-flores escolhem suas fontes de recurso, não somente através da atração visual, mas seguem uma ordem hierárquica de preferências: primeiro pelos parâmetros energéticos (concentração de açúcares), segundo pelos parâmetros gustativos (composição de açúcares), e por último por parâmetros visuais. Desta maneira beija-flores podem visitar flores com atributos diferentes daqueles das espécies com a síndrome de ornitofilia (Araújo, 1995), e em alguns casos podem agir como polinizadores (Buzato et al., 1994).

Néctar

O néctar produzido pelo disco nectarífero é acumulado na base dilatada da corola de *Palicourea macrobotrys* e fica protegido por um anel de pêlos; esse néctar contém sacarose em concentrações que variam de 16% a 22%, faixa que, conforme Pyke e Waser (1981) caracterizam flores polinizadas por morcegos (18,9%) e esfingídeos (22,1%), já que para beija-flores a média de concentração é um pouco mais alta (25,4%) e abelhas preferem néctar concentrado (41,6%).

O volume de néctar nas flores de *Palicourea macrobotrys* é baixo se comparado com o encontrado em outras espécies ornitófilas, embora a concentração de açúcares desse néctar seja semelhante (Castro, 1997; Silva, 1995; Baker, 1975; Cruden et al., 1983 e Sazima et al., 1996).

As características quantitativas e qualitativas do néctar estão intimamente relacionadas ao tipo de polinizador que as plantas utilizam (Opler, 1983; Cruden et al., 1983). Campbell et al., (1991) citam que a quantidade de néctar produzida por uma espécie está certamente relacionada com o tamanho dos seus polinizadores, mas também pode estar sujeita a outras pressões seletivas, como densidade floral, habitat, sistema reprodutivo e presença de pilhadores (Cruden et al., 1983), ou à biomassa floral (Opler, 1983). O volume é uma medida indireta da quantidade de alimento que as flores oferecem aos seus polinizadores, já que há variação qualitativa do néctar entre espécies e entre indivíduos da mesma espécie.

A grande variação do volume e concentração do néctar nas flores de *Palicourea macrobotrys* pode ser explicado como sendo o efeito da remoção total do mesmo. Já que os visitantes parecem não conseguir retirar todo o

néctar, e a pequena quantidade restante, mais concentrada, manteria um equilíbrio com o néctar menos concentrado que será secretado a partir daí, isto devido à produção de um néctar com mais água que solutos.

O início da secreção é programado para que uma quantidade suficiente de néctar esteja presente quando os polinizadores se tornam ativos e reflete tanto possui contra pilhadores. Essa produção antes da antese e a presença de tecidos robustos pode indicar que a espécie seja um produtor lento de néctar (Cruden et al., 1983). Talvez por isso a espécie não consiga repor o néctar retirado com a mesma qualidade.

Sistema reprodutivo

Foi observado que a espécie *Palicourea macrobotrys* é homostíllica, já que pertence a um gênero quase exclusivamente distílico e possui características das flores dos dois morfos, como tamanho dos grãos de pólen e superfície estigmática, não sendo uma característica apenas da população estudada, já que no material analisado em herbários, verificou-se essa característica. Como já citado anteriormente, de acordo com Taylor (1997), todas as espécies de *Palicourea*, até agora estudadas, são distílicas devido a uma condição ancestral do gênero. Os dados de *Palicourea macrobotrys* diferem dessa afirmação e tornam de suma importância no estudo da evolução e variação de sistemas distílicos na família Rubiaceae e principalmente na tribo Psychotrieae.

A auto-incompatibilidade associada com dimorfismos florais no gênero *Palicourea* foi caracterizado primeiramente por Sobrevila e Arroyo (1982). E essa auto-incompatibilidade pode apresenta variações na intensidade

dependendo do local e principalmente das populações envolvidas. Desvios dentro de populações distílicas, onde um dos morfos se sobressai, pode causar uma quebra da auto-incompatibilidade e conseqüentemente uma diferença na razão entre os morfos, que pode mais tarde influenciar todo o fluxo de pólen dentro da população, afetando seu equilíbrio.

Indivíduos homostílicos são comumente observados dentro de populações distílicas, mas raras vezes se observa populações totalmente homostílicas como a estudada. A homostilia é interpretada como resultante de *crossing-over* no supergene da distília (Barrett & Richards 1990). Vários autores já encontraram casos raros de indivíduos homostílicos dentro de populações distílicas. Bahadur, estudando rubiáceas, encontrou indivíduos homostílicos em populações de *Pentas lanceolata* (1970b) e *Oldenlandia umbellata* (1968; 1970a); Crosby (1949), comenta sobre o aumento de indivíduos homostílicos em *Primula vulgaris* (Primulaceae); Pailler et al., (1998), estudando algumas espécies do gênero *Chassalia* (Rubiaceae) em ilhas na África, também evidenciaram a presença de indivíduos homostílicos. Charlesworth e Charlesworth (1979) discutem, citando Bodmer (1960) que a progênie de indivíduos homostílicos em grandes populações tem um baixo sucesso no estabelecimento, enquanto que em populações pequenas esse "fitness" pode ser bem maior e funcionar como uma estratégia no aumento populacional, isto é interessante pois a fragmentação de habitats pode afetar muito as populações distílicas, já que estas diminuem o número de indivíduos e proporciona uma maior chance de indivíduos homostílicos aumentarem sua densidade.

Plantas homostílicas são raramente auto-incompatíveis, o que lhes permite ampla distribuição geográfica e a ocupação de habitats onde os polinizadores são escassos, ou onde o estabelecimento é por algum motivo comprometido (Ganders 1979). Este fato impede o estabelecimento de seus parentes xenogâmicos exclusivos, coincidindo com o que foi observado na população de *Palicourea macrobotrys* estudada, onde só foram encontrados indivíduos homostílicos e autocompatíveis. A homostilia associada à autocompatibilidade na espécie estudada deve estar presente, funcionando como uma estratégia para ocupar novos ambientes, aumentar as populações e manter a fecundidade.

Biologia da polinização e dispersão de sementes

Palicourea macrobotrys é polinizada quase exclusivamente por beija-flores, confirmando suas características ornitófilas. Foram registradas duas espécies de beija-flores visitando as flores, entretanto elas não as freqüentavam no mesmo período, talvez devido a uma divisão de nicho. As duas espécies parecem seguir linhas de captura, não mostrando territorialidade.

A extração de néctar floral por beija-flores é afetada por características morfológicas do tubo da corola, como curvatura, comprimento e diâmetro, estando associados à morfologia e ao comprimento do bico e corpo destas aves (Stiles, 1981; Opler, 1983; Araújo, 1995; Temeles, 1996).

Com relação à morfologia do bico destas espécies quando comparada com a morfologia da corola percebe-se que *Thalurania furcata* possui características mais adaptadas à polinização das flores de *Palicourea*

macrobotrys, pois seu bico é reto e não muito longo, sendo fácil a extração do néctar. Com relação ao bico de *Phaetornis pretrei*, é mais longo e curvo, o que pode restringir visitas a certas flores, o que não ocorre em *Palicourea macrobotrys*. A deposição de pólen no bico de *Thalurania furcata* se dá em quase toda a superfície do bico, ficando sem pólen somente a região próxima à cabeça. Ao contrário, em *Phaetornis pretrei*, somente ocorre deposição na extremidade do bico, o que pode prejudicar um pouco o processo de polinização, devido ao menor diâmetro do bico nessa região, e conseqüentemente uma menor deposição de pólen. A perda de pólen se mostra muito acentuada, já que é fácil observar a grande carga de pólen sobre o bico dos beija-flores, e que estes animais limpam seu bico constantemente perdendo dessa forma muito pólen. Isso pode evidenciar que os beija-flores não estão muito bem adaptados às flores de *Palicourea macrobotrys*, já que o pólen é facilmente visto por eles. Mesmo assim os beija-flores parecem estar funcionando muito bem no fluxo de pólen entre os indivíduos.

De acordo com a frequência, comportamento e carga de pólen carregada pelo beija-flor *Thalurania furcata* (fêmea), esta espécie foi definida como a mais importante no processo de polinização e no fluxo de pólen de *Palicourea macrobotrys*. Os outros visitantes, borboletas e abelhas, mesmo não apresentando um comportamento legítimo nas visitas, podem ser considerados como polinizadores ocasionais, já que os poucos grãos de pólen que transportam e depositam sobre o estigma, podem germinar em qualquer situação, devido à autocompatibilidade na espécie.

Antilophia galeata Lich. pertence a família Pipridae, conhecido popularmente como tangará de crista vermelha ou soldadinho, é altamente

dicromática, onde o macho adulto possui corpo preto e com a parte superior da cabeça, do pescoço e início do dorso vermelhos e a fêmea apresenta plumagem verde oliva. Sua distribuição vai desde o Brasil Central ao sul do Maranhão, Piauí e Ceará, até o sul do Paraná, norte do Mato Grosso do Sul, nordeste do Paraguai e no extremo da Bolívia (Marini, 1992a; Sick, 1985).

É uma espécie tipicamente frugívora (Oliveira, 1995). Marini (1992b) verificou que *Antilophia galeata* possui dieta alimentar básica constituída de frutos, aproveitando-se de pelo menos 17 espécies de plantas pertencentes a 12 famílias na mata de galeria estudada, dentre elas três espécies da família Rubiaceae.

Tanto a fêmea quanto o macho colhem os frutos de *Palicourea macrobotrys* em vôo, sendo que a fêmea adeja em frente às infrutescências em algumas ocasiões, mas raramente colhem frutos quando pousados. A mandibulação dos frutos é rápida, pois na maioria das vezes ele é engolido por inteiro. Em poucas observações foi notado o descarte das sementes antes dos frutos serem engolidos. Não foram observadas sementes de *Palicourea macrobotrys* nas fezes de *Antilophia galeata*, mas registrou-se o regurgito dessas sementes em poleiros próximos aos indivíduos parentais.

Com estas informações podemos considerar *Antilophia galeata* como o principal frugívoro de *Palicourea macrobotrys*, e talvez o principal dispersor, podendo explicar a distribuição restrita dos indivíduos de *Palicourea macrobotrys* na área de estudo.

Conclusões

A presença de longi-homostilia na espécie de *Palicourea* estudada, ao invés de uma simples monomorfia, é comprovada, primeiramente devido as características de distilia dentro do gênero, e também devido à características morfológicas remanescentes dos morfos pin e thrum de indivíduos distílicos de outras populações, ou então de indivíduos distílicos de uma espécie ancestral. Uma dessas características seria o tamanho do grão de pólen, que é comparável ao tamanho dos grãos de pólen de indivíduos thrum de outras espécies de *Palicourea*, como o trabalho de Sobrevila et al. (1983), e também comparável ao tamanho do grão de pólen dos indivíduos thrum de *Psychotria poeppigiana* neste estudo.

A presença de somente indivíduos homostílicos na população, pode ser explicado, talvez devido à uma dispersão de sementes homostílicas, produzidas por indivíduos distílicos, as quais alcançariam locais recém colonizados e teriam uma grande facilidade em se reproduzirem e estabelecerem, pois por serem autocompatíveis não necessitariam de polinizadores. Este processo pode ter causado um isolamento geográfico destes indivíduos homostílicos, e com isso até mesmo uma especiação pode ter acontecido, originando uma nova espécie homostílica.

Como foram avaliadas poucas exsicatas em herbários, e não se sabe a distribuição da espécie, não se pode afirmar se esta características de longi-homostilia ocorre em toda a espécie, mas de qualquer forma é uma informação muito importante, pois dificilmente são encontradas populações inteiramente homostílicas.

Referências bibliográficas

- ARAÚJO, A.C. 1995. Beija-flores e seus recursos florais numa área de planície costeira do litoral norte de São Paulo. Dissertação de Mestrado. Universidade Estadual de Campinas. 69p.
- AUGSPURGER, C.K. 1983. Phenology, flowering synchrony, and fruit set of six neotropical shrubs. *Biotropica* 15: 257-267.
- BAKER, H.G. 1958. Studies in the reproductive biology of West African Rubiaceae. *Journal of the West African Science Association*, 4:9-24.
- BAKER, H.G. 1975. Sugar concentrations in nectars from hummingbirds flowers. *Biotropica* 7: 37-41.
- BAHADUR, B. 1968. Heterostyly in Rubiaceae: a review. J. Osmania University. (Science) Golden Jubilee Special Volume: 207-238.
- BAHADUR, B. 1970a. Homostyly and heterostyly in *Oldenlandia umbellata* L. *Journal of Genetics* 60: 192-198.
- BAHADUR, B. 1970b. Heterostyly and homostyly in *Pentas lanceolata* (Forsk.) Delf. *Journal of Genetics* 60: 199-204.
- BARRETT, S.C.H. & RICHARDS, J.H. 1990. Heterostyly in tropical plants. *Memoirs of the New York Botanical Garden* 55: 35-61.
- BARROSO, G.M. 1986. Sistemática de Angiospermas do Brasil. Viçosa, UFV, Impr. Univ. V.3 ilustr. 326p.
- BAWA, K.S. 1983. Patterns of flowering in tropical plants. In: *Handbook of experimental pollination Biology* (C.E. Jones & R.J. Little, eds.) Scientific and Academic Editions, New York, p. 394-410.

- BAWA, K.S., ASHTON, P.S., PRIMACK, R.B., TERBORGH, J., NOR, F.Ng.S.M. AND HADLEY, M. 1989. Reproductive ecology of tropical forest plants. Research insights and management implications. Biology International Special Issue, vol 21 56p.
- BODMER, W.F. 1960. The genetics of homostyly in populations of *Primula vulgaris*. Phil. Trans. Royal Society London. B 242: 517-549.
- BUZATO, S.; SAZIMA, M. & SAZIMA, I. 1994. Pollination of three species of *Abutilon* (Malvaceae) intermediate between bat and hummingbird flower syndromes. Flora 189: 327-334.
- CAMPBELL, D.R.; WASER, N.M.; PRICE, M.V.; LYNCH, E.A.; MITCHELL, R.J. 1991. Components of phenotypic selection pollen export and flower corolla width in *Ipomopsis aggregata*. Evolution 45: 1458-1467.
- CASTRO, C.C. 1997. Biologia reprodutiva de *Ferdinandusa speciosa* Pohl. (Rubiaceae) em Uberlândia, MG. Dissertação de Mestrado. Universidade Estadual de Campinas. 49p.
- *CHARLESWORTH, B. & CHARLESWORTH, D. 1979. A model for the evolution of distyly. American Naturalist 114(4): 467-498.
- CRONQUIST, A. 1981. An integrated system of classification of flowering plants. Columbia University Press, New York.
- CROSBY, J.L. 1949. Selection of an unfavourable gene complex. Evolution 3: 212-230.
- CRUDEN, R.W. 1977. Pollen-ovule ratios: a conservative indicator of breeding systems in flowering plants. Evolution 31: 32-46.

CRUDEN, R.W., HERMAN, S.M. & PETERSON, S. 1983. Patterns of nectar production and plant pollination coevolution. In: The biology of nectaries (Bentley, B. & T. Elias, eds.), Columbia University Press, New York.

DARWIN, C. 1877. The different forms of flowers on plants of the same species. In: The works of Charles Darwin, 1972, Vol. 14, AMS Press. New York.

DELPRETE, P.G. 1996. Systematics, typification, and reproductive biology of *Pinckneya bracteata* (W. Bartram) Raf. (Rubiaceae). Plant Systematics and Evolution 201: 243-261.

*FAEGRI, K. & PIJL, L. van der. 1980. The Principles of Pollination Ecology. Pergamon Press, Oxford.

*GANDERS, F.R., 1979. The Biology of Heterostyly. New Zealand Journal of Botany. 17: 607-35.

GENTRY, A.H. 1974. Flowering phenology and diversity in tropical Bignoniaceae. Biotropica, 6: 64-68.

*GRANDISOLI, E.A.C. 1997. Biologia reprodutiva e estrutura da população de *Psychotria suterella* Müll. Arg. (Rubiaceae) em um fragmento de Mata secundária em São Paulo (SP). Dissertação de Mestrado. Universidade de São Paulo. 96p.

*GRANT, K.G. & GRANT, V. 1968. Hummingbirds and their flowers. Columbia University Press, New York.

GRANTSAU, R. 1989. Os beija-flores do Brasil. Expressão e Cultura, Rio de Janeiro.

HAMILTON, C.W. 1990. Variation on a distylous theme in Mesoamerican *Psychotria* subgenus *Psychotria* (Rubiaceae). Memoirs of the New York Botanical Garden. 55:62-75.

- * HEINRICH, B. & RAVEN, P.H. 1972. Energetics and pollination ecology. Science, 176: 597-402.
- KEARNS, C.A. & INOUE, D.W. 1993. Techniques for pollination biologists. University press of Colorado, Niwot.
- * LIMA, H.A. 1986. Contribuição ao estudo da biologia floral, da fenologia e do sistema de reprodução de *Psychotria leiocarpa* Cam. et Schl. (Rubiaceae). Dissertação de Mestrado. Rio de Janeiro, Universidade Federal do Rio de Janeiro. 83p.
- LLOYD, D.G.; & WEBB, C.J. 1992. The evolution of heterostyly. IN: S.C.H. BARRETT (ed.), Evolution and Function of Heterostyly. Springer Verlag.
- LLOYD, D.G.; & SCHOEN, D.J. 1992. Self- and cross-fertilization in plants. Functional dimensions. International Journal of Plant Science 153: 358-369.
- MARINI, M.A. 1992a. Notes on the breeding and reproductive biology of the Helmeted Manakin. Wilson Bulletin, 104 (1): 168-173.
- MARINI, M.A. 1992b. Foraging behavior and diet of the Helmeted Manakin. Condor, 94: 151-158.
- MARTIN, F. N. 1959. staining and observing pollen tubes in the style by means of fluorescence. Stain Technology 34: 125-128.
- MORELLATO, L.P.C. 1992. Sazonalidade e dinâmica de ecossistemas florestais na Serra do Japi. In: Morellato, L.P.C. (org.). História natural da Serra do Japi: ecologia e preservação de uma área florestal no sudeste do Brasil. Campinas, SP: Editora da UNICAMP/FAPESP. 321p.

- NEWSTROM, L.E.; FRANKIE, G.W. & BAKER, H.G. 1994. A new classification for plant phenology based on flowering patterns in lowland tropical rain forest trees in La Selva, Costa Rica. *Biotropica* 26(2): 141-159.
- OLIVEIRA, P.E. 1994. Aspectos da reprodução de plantas do cerrado e conservação. *Boletim do Herbário Ezechias Paulo Heringer (Brasília)* 1: 34-45
- OLIVEIRA, P.E. 1998. Sistemas de incompatibilidade: idéias a partir de plantas do cerrado. *Boletim do Herbário Ezechias Paulo Heringer (Brasília)* 2: 89-102.
- OLIVEIRA, G. 1995. Sistema de acasalamento de *Antilophia galeata* (Aves, Pipridae). Monografia de bacharelado. Universidade Federal de Uberlândia, MG. 38p.
- OPLER, P.A. 1983. Nectar production in a tropical ecosystem. In: *The biology of nectaries* (Bentley, B. & T. Elias, eds.), Columbia University Press, New York.
- OPLER, P.A.; FRANKIE, W. & BAKER, H.G. 1976. Rainfall as a factor in the release, timing, and sincronization of anthesis by tropical trees and shrubs. *Journal of Biogeography* : 3: 231-236.
- *ORMOND, T.W.; LIMA, M.A.; PINHEIRO, M.C.B. & PIMENTA, M.L. 1986. Contribuição ao estudo da reprodução de *Psychotria leiocarpa* Cam & Schl. e *P. nuda* (C.& A.) Wanse. In: *Resumos do XXXVII Congresso Nacional Botânica*, Ouro Preto, p.41.
- 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.

- PRIMACK, R.B. 1985. Patterns of flowering phenology in communities, populations, individuals and single flowers. IN: White, J. (ed.) Population structure and vegetation. Junk, Dordrecht: 571-593.
- PROCTOR, M., YEO, P. & LACK, A. 1996. The Natural History of Pollination. Harper Collins.
- PYKE, G.H. & WASER, N.M. 1981. The production of dilute nectar by hummingbird and honeyeater flowers. Biotropica 13: 260-270.
- ROBBRECHT, E. 1988. Tropical woody Rubiaceae. Opera Botanica Belgica 1: 1-271.
- ROSA, R.; LIMA, S.C. & ASSUNÇÃO, W.L. 1991. Abordagem preliminar das condições climáticas de Uberlândia (MG). Sociedade e Natureza 3:91-108.
- SAZIMA, I., BUZATO, S. & SAZIMA, M. 1995. The Saw-billed Hermit *Ramphodon naevius* and its flowers in southeastern Brazil. Journal of Ornithology 136: 195-206.
- SAZIMA, I., BUZATO, S. & SAZIMA, M. 1996. An assemblage of hummingbird-pollinated flowers in a Montan forest in Southeastern Brazil. Botanical Acta 109: 149-160.
- SCHIAVINI, I. & ARAÚJO, G.M. 1989. Considerações sobre a vegetação da Estação Ecológica do Panga (Uberlândia). Sociedade & Natureza, 1-1: 61-65.
- SICK, H. 1985. Ornitologia Brasileira. Uma introdução. Brasília. Vol. II. Editora Univ. de Brasília.

- *SILVA, A.P. 1995. Biologia reprodutiva e polinização de *Palicourea rigida* H.B.K. (Rubiaceae). Dissertação de Mestrado. Universidade de Brasília. 106p.
- SOBREVILA, C. and M.T. ARROYO. 1982. Breeding systems in a montane tropical cloud forest in Venezuela. *Plant. Systematics and Evolution* 140: 19-37.
- SOBREVILA, C., RAMIREZ, N. & ENRECH, N.X. 1983. Reproductive biology of *Palicourea fendleri* and *P. petiolaris* (Rubiaceae) heterostylous shrubs of a tropical cloud forest in Venezuela. *Biotropica* 15: 161-169.
- STILES, F.G. 1978. Temporal organization of flowering among the hummingbird food plants of a tropical wet forest. *Biotropica* 10: 194-210.
- STILES, F.G. 1981. Geographical aspects of bird-flower relationships. *Oecologia* 105: 517-523.
- TAYLOR, C. M. 1989. Revision of *Palicourea* (Rubiaceae) in Mexico e Central America. *Systematic Botanical Monographs* 26: 1-102.
- TAYLOR, C.M. 1997. Conspectus of the genus *Palicourea* (Rubiaceae: Psychotrieae) with the description of some new species from Ecuador and Colombia. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 84: 224-262.
- TEMELES, E.J. 1996. A new dimension to hummingbird-flower relationships. *Oecologia* 105: 517-523.

Capítulo 2

Biologia reprodutiva e polinização de *Psychotria
poeppigiana* Müll. Arg. (Rubiaceae), um arbusto
distílico do sub-bosque de mata de galeria em
Uberlândia – MG



Fotos: Christiano Peres Coelho

RESUMO

Coelho, C.P. 2001. Biologia reprodutiva e polinização de *Psychotria poeppigiana* Müll. Arg. (Rubiaceae), um arbusto distílico do sub-bosque de mata de galeria em Uberlândia – MG. Dissertação de Mestrado em Ecologia e Conservação de Recursos Naturais. UFU. Uberlândia-MG 106p.

O gênero *Psychotria* L. (Rubiaceae) é o que contém o maior número de espécies heterostílicas nas Angiospermas. Compreende cerca de 2000 espécies distribuídas no Novo Mundo, Ásia, Oceania e África. O objetivo deste trabalho é conhecer a biologia floral, fenologia e o sistema reprodutivo de *Psychotria poeppigiana* Müll. Arg., bem como seus polinizadores, além de avaliar a distília como estratégia de intensificação da xenogamia. A espécie apresenta inflorescências capitadas terminais, com brácteas vermelhas e flores amarelas, apresentando indivíduos com dois morfos distintos: brevistiladas e longistiladas, caracterizados por flores hermafroditas com diferentes comprimentos de estiletos e posicionamento oposto das anteras (hercogamia recíproca). Além desses caracteres, observou-se também dimorfismos, no tamanho das anteras, dos grãos de pólen e da superfície estigmática. Polinizações controladas mostraram que a espécie apresenta auto-incompatibilidade e intramorfa-incompatibilidade ao nível do estigma e do estilete. Os visitantes são pequenas vespas, abelhas, borboletas e beija-flores, que visitam as flores com maior intensidade no início da manhã. De acordo com a frequência e comportamento eficiente no transporte de pólen entre os morfos florais, o principal polinizador foi o beija-flor *Thalurania furcata*. Os outros visitantes foram considerados como polinizadores ocasionais, devido ao baixo índice de visitas e à baixa frequência que estes visitantes tocavam os órgãos reprodutivos. Algumas formigas percorrem toda a inflorescência mais raramente penetram nas flores, não sendo consideradas polinizadores. O néctar é produzido em pequena quantidade (máximo de 8 μ l), e durante a abertura das flores que ocorre entre 05:00 e 07:00 horas. A espécie forma agrupamentos devido a existência de reprodução vegetativa, facilmente observada na área de estudo. A espécie se mostrou xenógama conforme os resultados obtidos.

Palavra-chave: *Psychotria*, Rubiaceae, distília, auto-incompatibilidade e polinização

Abstract

Coelho, C.P. 2001. Biologia reprodutiva e polinização de *Psychotria poeppigiana* Müll. Arg. (Rubiaceae), um arbusto distílico do sub-bosque de mata de galeria em Uberlândia – MG. Dissertação de Mestrado em Ecologia e Conservação de Recursos Naturais. UFU. Uberlândia-MG 106p.

Psychotria L. (Rubiaceae) is the genus with the largest number of heterostylous species in the angiosperms. It contains about 2.000 species which are distributed in the New World, Asia, Oceania, and Africa. The objective of this work was to characterize floral biology, phenology and reproductive system of *Psychotria poeppigiana* Müll. Arg., as well as its pollinators. Besides, we evaluated distyly was evaluated as a strategy to ensure xenogamy. The species displays capitate terminal inflorescences, with red bracts and yellow flowers. The individuals presented two different morphs: pin and thrum, characterized by hermaphroditic flowers with different lengths of styles and opposed position of the anthers (reciprocal herkogamy). Dimorphism was also observed in the size of anthers, pollen grains and stigmatic surfaces. Controlled pollinations have revealed self-incompatibility and intramorph-incompatibility at the level of stigma and style. Wasps, butterflies and hummingbirds visited the flowers, especially in the beginning of the morning. According to the frequency of visits and an efficient transport of pollen between floral morphs, the hummingbird *Thalurania furcata* was the main pollinator. All other visitors were considered occasional pollinators, as they rarely visited the flowers and even more rarely contacted the reproductive organs. Some ants were observed running along the inflorescences but rarely entered the flowers and thus were not considered pollinators. Little nectar (max. 8µl) was produced during the opening of the flowers (05:00 – 07:00 h). Because of vegetative reproduction the species forms clumps easily observed in the study area. The results conform xenogamy in this species.

Key words –*Psychotria*, Rubiaceae, distyly, Self-incompatible and pollination

Introdução

Rubiaceae forma um importante componente de arbustos e árvores de vários estratos de florestas tropicais (Burger & Taylor, 1993) e contêm o maior número de espécies distílicas de todas as famílias onde essa característica é conhecida, e talvez mais espécies distílicas do que todas as outras famílias reunidas (Ganders, 1979).

O gênero *Psychotria* é comumente representado por arbustos, pequenas árvores, ervas e raramente por epífitas. É um gênero pantropical e subtropical, encontrado nos dois hemisférios. É comum no sub-bosque de matas tropicais (Taylor, 1996; Hamilton, 1990). Apresenta aproximadamente 2000 espécies, sendo o maior gênero dentro da tribo Psychotrieae e da família Rubiaceae, e talvez o maior gênero de espécies lenhosas (Davis, et al. 2001). Espécies de *Psychotria* apresentam flores pequenas polinizadas por abelhas, moscas e mariposas, entretanto mostram inflorescências derivadas de várias linhagens neotropicais, como os gêneros *Cephaelis*, *Palicourea* e *Rudgea*, em conjunção com a polinização por aves (Hamilton, 1990). É ainda o gênero com maior número de espécies distílicas (416), dentro das angiospermas (Baker, 1958; Barrett, 1992). *Psychotria* contribui muito para a diversidade florística tropical, junto com outros gêneros de outras famílias como *Miconia* (Melastomataceae), *Piper* (Piperaceae), *Ficus* (Moraceae), e *Anthurium* (Araceae) (Nepokroeff et al., 1999; Sohmer, 1988). No Brasil, o gênero possui ampla distribuição (Andersson, 1992).

O gênero *Psychotria* tem sido utilizado para inferir padrões gerais de mecanismos de especiação nos trópicos, servindo como modelo para examinar

a evolução dos sistemas reprodutivos desde níveis reprodutivos de hermafroditismo, distília e dioícia funcional (Hamilton, 1990).

Heterostília é um polimorfismo floral geneticamente controlado, que pode apresentar dois ou três morfos, os quais produzem flores que diferem reciprocamente no tamanho do estilete e dos estames apresentando hercogamia recíproca (Kohn & Barrett, 1992). Este polimorfismo está ligado a um sistema dialélico de auto-incompatibilidade esporofítica, onde somente cruzamentos intermorfos produzem frutos e sementes viáveis (Barrett & Richards, 1990). A distília apresenta flores com estiletes longos e estames curtos, chamadas de longistiladas, e flores com estilete curto e estames longos, chamadas de brevistiladas. Vários outros dimorfismos têm sido identificados em espécies distílicas como o tamanho e número de grãos de pólen, superfície estigmática, papilas estigmáticas (Hamilton, 1990), sendo identificados, além destes, mais cerca de 14 polimorfismos (Lloyd & Webb, 1992). Mas o que se observa em estudos de plantas distílicas, é que as flores longistilas, possuem estigma exserto, sendo este mais eficiente na captura total de pólen, o que se torna mais evidente quanto maior for a separação espacial entre estigma e anteras (Ganders, 1979). Isso pode influenciar no fluxo de pólen entre os morfos, havendo assim uma diferenciação entre um morfo com função predominantemente masculina e outro com função predominantemente feminina, acarretando um conflito reprodutivo dentro da população, facilmente detectado devido a diferença na fecundidade entre os morfos (Richards, 1986; Barrett & Shore 1987; Contreras & Ornelas, 1999). Uma característica, talvez para amenizar o problema do fluxo de pólen assimétrico entre os morfos, é o dimorfismo do estigma, onde flores brevistiladas possuem uma superfície

(dimorfismo do estigma, onde flores brevistiladas possuem uma superfície estigmática bem maior que a de flores longistiladas, compensando assim a dificuldade “teórica” na captura do pólen (Ree, 1997), mas este dimorfismo na superfície estigmática pode ser também para que estigmas grandes de flores pin não tampassem a entrada da corola (Westerkamp, obs. pessoal).

O objetivo deste trabalho é estudar a fenologia, a biologia floral, o sistema reprodutivo e polinização de *Psychotria poeppigiana* Müll. Arg., avaliando a presença de distília em uma população do sub-bosque de mata de galeria.

Material e Métodos

Área de estudo

O estudo da espécie *Psychotria poeppigiana* Müll. Arg., foi realizado em um fragmento de mata de galeria (encharcada), com aproximadamente 7,78 ha, situado na Fazenda Marileuza, entre as coordenadas 18°52'11"S e 48°14'46"W, de propriedade do grupo Árvore S.A. Empreendimentos e Participação. Essa área localiza-se no perímetro urbano da cidade de Uberlândia (MG) (**Figura 1**), e apresenta características um pouco diferenciadas quando comparadas com outras áreas, como por exemplo solo bastante encharcado durante todo o ano, e por limitar-se com áreas de pastagens.

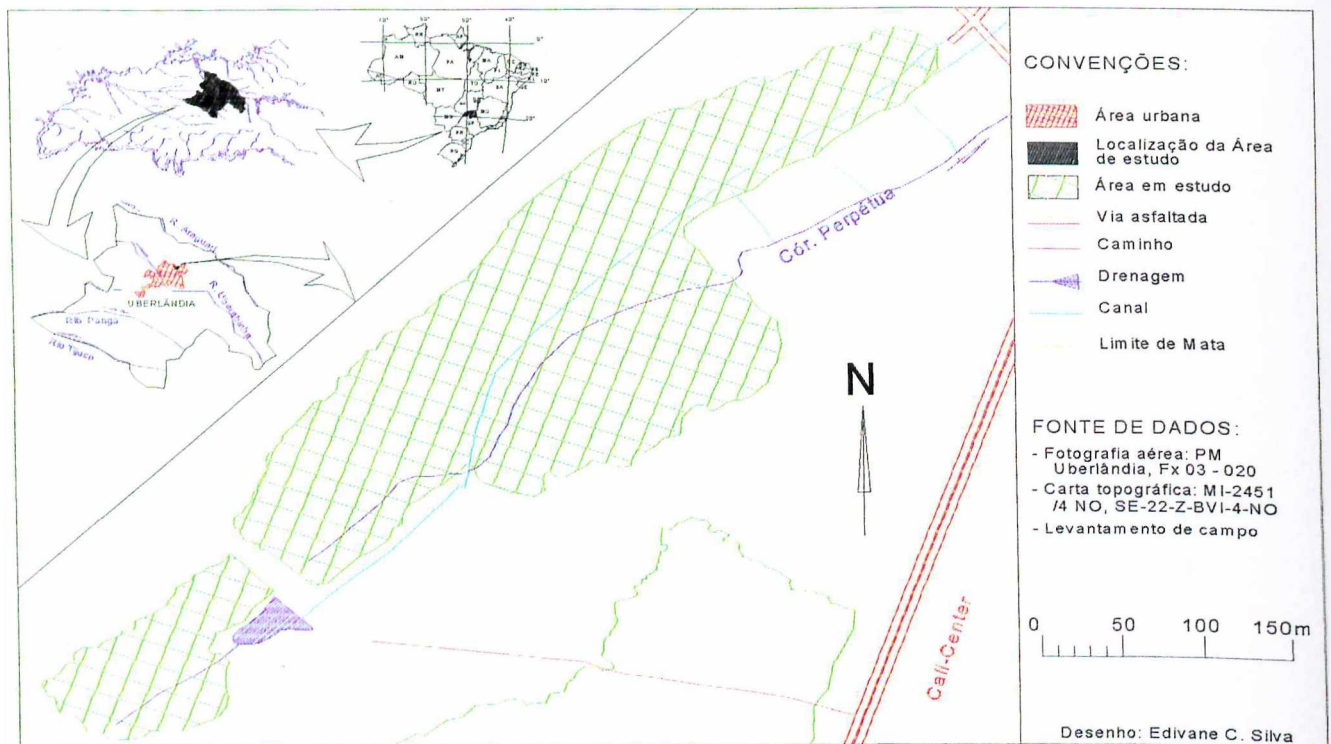


Figura 1 - Localização da área de estudo na Mata de Galeria da fazenda Marileuza, Uberlândia - MG.

Por Mata de galeria entende-se a vegetação florestal que acompanha os rios de pequeno porte e córregos dos planaltos do Brasil Central, formando corredores fechados (galerias) sobre o curso de água. Geralmente localiza-se nos fundos dos vales ou nas cabeceiras de drenagem, onde os cursos de água ainda não escavaram um canal definitivo. Esta fisionomia é perenifolia, não apresentando caducifolia durante a estação seca. Podem ocorrer como Mata de Galeria não inundável e inundável (Ribeiro & Walter, 1998). As matas de galeria são muito importantes em relação ao funcionamento das bacias hidrográficas, proteção à zona ripária, filtragem de sedimentos nutrientes, controle no aporte de nutrientes e de produtos químicos nos cursos d'água, controle da erosão e da alteração de temperatura do ecossistema aquático

(Reichardt, 1989). Matas de galerias representam um local de abrigo contra fogo e local de abundância de alimentação para diversos animais, e devido a tudo isso a importância de sua conservação é essencial.

Fenologia

Para os estudos fenológicos, foram marcados, ao acaso, 15 indivíduos adultos de cada morfo, em "moitas" diferentes, de *Psychotria poeppigiana*, que foram acompanhados de junho de 2000 a maio de 2001, quinzenalmente. Foram observadas para cada indivíduo cinco fenofases: brotação, emissão de botões, floração, frutificação e caducifolia. Considerou-se o início de floração como o período de abertura das primeiras flores, e o de frutificação como o período inicial da formação de frutos, até a sua maturação. Cada fenofase, foi descrita para cada indivíduo, e para cada ramo, por notas de intensidade de 0 a 3: onde 0 indica ausência da fenofase, 1 baixa intensidade da fenofase (0 a 20%), 2 média intensidade da fenofase (21 a 60%), e 3 alta intensidade da fenofase (61 a 100%). Foram feitas observações aleatórias em toda a área durante todo o período de estudo, para avaliar um número maior de indivíduos.

Durante a floração foi ainda observado o número de flores abertas por inflorescência e por dia.

Morfometria Floral

Para se constatar a heterostilia na população estudada, foram analisadas 40 flores de cada morfo, coletadas de aproximadamente 60 indivíduos e fixadas em álcool 70%, para se obter posteriormente em

laboratório, medidas das estruturas florais com auxílio de paquímetro (precisão de 0,05 mm).

Em cada flor, foram efetuadas medidas da altura do estilete (desde a base da corola, até o ponto de separação dos lobos estigmáticos), dos filetes (desde a base da corola, até o ponto de inserção com a antera), do estigma, da antera, da abertura da corola, e do tamanho da flor (desde a base da corola até o ponto de separação das pétalas), além do número de pétalas e estames.

Para a determinação do diâmetro e quantidade dos grãos de pólen, foram coletados 10 botões florais em pré-antese de cada morfo, de 20 indivíduos diferentes. O diâmetro dos grãos de pólen foi medido em microscópio com escala micrométrica. O número de grãos de pólen presentes em cada antera, e a proporção de grãos viáveis e inviáveis foram avaliados macerando 1 antera de cada botão, sobre lâmina, em uma gota de glicerina e solução de carmim acético, sob lamínula. Utilizando-se um contador manual foi determinado o número total de grãos por antera, a proporção de viáveis e inviáveis, e multiplicando pelo número de anteras, obteve-se o número total de grãos de pólen por flor (Kearns & Inouye, 1993). Foi também calculada a proporção entre o número de grãos de pólen e óvulos (razão P:O), de acordo com Cruden, (1977), procurando relacionar com o sistema reprodutivo. Todos os dados foram analisados estatisticamente através do teste U de Mann Withney, procurando evidenciar diferença significativa entre os morfos.

Biologia floral

Todas as características descritas para as flores e as inflorescências como coloração, número de flores produzidas, desenvolvimento, variabilidade e longevidade das flores e de suas partes, presença de odor, apresentação de

recursos, período de exposição de pólen e período de receptividade estigmática, foram obtidas através de observações diretas em campo.

O horário de abertura e longevidade da flor, foram definidos após a marcação de 15 botões de cada morfo em pré-antese, em 30 indivíduos e com observações que se iniciaram a partir das 05:00h. Também foram coletadas inflorescências em pré-antese mantidas em água, e observadas em laboratório. O início da separação das pétalas foi considerado como horário de abertura, e longevidade floral, quando esta perdia seu brilho e adquiria coloração escura, não estando mais receptiva.

Para a observação da receptividade estigmática, foram observadas 30 flores em pré-antese, 15 de cada morfo, onde o estigma era acompanhado até a separação dos lobos estigmáticos, que indicam o início da receptividade; e o fim da receptividade foi detectado usando-se água oxigenada 3%, observando a liberação ou não de bolhas de oxigênio, o que indica receptividade (Kearns & Inouye, 1993).

Para se obter o volume de néctar total, foram ensacadas 30 flores de cada morfo em pré-antese, e somente no final da tarde do dia seguinte, por volta das 17:00h, esse néctar era totalmente retirado, com auxílio de capilares de vidro (10 μ l). A concentração média em equivalentes de sacarose desse néctar, foi medida em 30 flores de cada morfo, com o auxílio de refratômetro manual (Atto, WYT-32ATC) (Kearns & Inouye, 1993). Não foi possível obter medidas da produção de néctar durante o dia, na mesma flor, devido ao fino calibre do tubo da corola, o qual era totalmente destruído após a primeira retirada de néctar.

Sistema reprodutivo

O estudo do sistema reprodutivo de *Psychotria poeppigiana* foi desenvolvido durante o período de floração de setembro a dezembro de 2000, através de polinizações manuais realizadas em 20 indivíduos de cada morfo. Durante os experimentos, toda a inflorescência era ensacada, com sacos confeccionados com organza, e após a abertura das flores foram realizados vários testes de polinização manual, exceto apomixia cujos botões foram emasculados em pré-antese. As flores foram etiquetadas usando-se linhas coloridas e/ou cola colorida, com um código de cores específico para cada tratamento.

- 1) Autopolinização manual – botões em pré-antese dos dois morfos foram ensacados, e após a abertura, o pólen da flor era depositado manualmente no estigma da mesma flor.
- 2) Autopolinização espontânea – botões em pré-antese dos dois morfos foram ensacados, sem realizar nenhum tratamento posterior.
- 3) Agamospermia – botões em pré-antese dos dois morfos foram emasculados e ensacados, sem tratamento posterior.
- 4) Polinização cruzada – botões em pré-antese dos dois morfos foram ensacados, e após a abertura, foram feitos dois tipos de cruzamentos:
 - a. Legítima – intermorfos – onde flores de um morfo recebia pólen de flores do outro morfo, ou seja estigma de estiletos longos recebiam pólen de anteras da mesma altura.

b. Ilegítima –intramorfos – flores de um morfo recebiam pólen de flores do mesmo morfo, mas de indivíduos diferentes.

5) Controle – flores foram apenas marcadas, e acompanhadas durante a floração, para avaliar a eficiência da polinização natural.

A transferência de pólen entre as flores foi realizada com auxílio de pinça de relojoeiro nº 3, a qual era limpa com álcool etílico absoluto após a realização de cada experimento, evitando assim contaminações.

O desenvolvimento inicial dos frutos foi considerado como sucesso de polinização, em todos os tratamentos.

Formação e desenvolvimento de tubos polínicos

Após 8, 12 e 24 horas, pistilos de flores polinizadas manualmente foram coletados e fixados por 24 horas em solução de FAA 50, e depois desse período preservados em álcool etílico 70%. Posteriormente, os pistilos foram mergulhados em solução de NaOH 9N por 15 minutos em estufa a 60°C. O material foi então lavado em água destilada e corado com azul de anilina e observado sob foto-microscópio de epifluorescência (adaptado Martin, 1959), a fim de acompanhar o crescimento dos tubos polínicos e localizar alguma barreira de auto-incompatibilidade.

Foi observado o crescimento de tubo polínico em 40 pistilos polinizados manualmente, sendo 13 de polinizações cruzadas legítimas (6 brevistiladas e 7 longistiladas), 13 de polinizações cruzadas ilegítimas (6 brevistiladas e 7 longistiladas) e 14 de autopolinizações (7 de cada morfo), sendo estes pistilos de 25 indivíduos diferentes.

Crescimento vegetativo

Através de escavações do sistema radicular, procurou-se evidenciar crescimento vegetativo e desenvolvimento de indivíduos clonais, visto que a espécie se apresenta um pouco agregada dentro da área em estudo, formando "moitas".

Proporção entre morfos brevistilados e longistilados

Percorrendo a área de estudo em transectos transversais, foram anotados o número de indivíduos e o tipo de morfo floral a que pertenciam, determinando-se a proporção de cada morfo na população.

Biologia da polinização

Paralelamente aos tratamentos, foram realizadas observações e coletas dos visitantes. Foram gastas aproximadamente 60 horas de observações, divididas em períodos diferentes do dia (35 horas no período da manhã e 25 horas no período da tarde), anotando-se o comportamento dos visitantes, bem como o modo de exploração do recurso nas flores. As observações de campo foram complementadas com fotografias das visitas (Sazima et al., 1995). Os insetos, foram capturados utilizando-se rede entomológica e sacrificados em campo, com câmara mortífera usando-se acetato de etila. A montagem a seco e a identificação dos indivíduos, foram realizadas posteriormente em laboratório. Os beija-flores foram observados e fotografados.

A cada observação foi registrada a espécie visitante e o número de flores utilizadas.

Para verificar a presença de pólen de *Psychotria poeppigiana* no corpo dos insetos visitantes, estes foram examinados em laboratório, tentando evidenciar a deposição do mesmo em locais diferentes, devido a distilia das

flores, e no caso dos beija flores, observados em campo e analisados por fotografias.

Os visitantes foram divididos em duas categorias, sendo polinizadores efetivos ou polinizadores ocasionais. Os polinizadores efetivos foram determinados através da frequência alta de visitas, sua morfologia adaptada às flores e seu comportamento, verificando se tocava os órgãos reprodutivos. Já os polinizadores ocasionais foram definidos devido à baixa frequência nas visitas, comportamento ineficiente, tocando os órgãos reprodutivos raras vezes, principalmente devido a sua morfologia não adaptada às flores. No caso dos beija-flores, procurou-se comparar o comprimento da flor, com o tamanho do bico da espécie visitante. As medidas do bico dos beija-flores foram obtidas em indivíduos da espécie, da coleção do Museu de História Natural (UNICAMP) e também utilizadas as informações de Grantsau (1989). A identificação dos beija-flores foi realizada de acordo com Grantsau (1989).

Não foram observados os possíveis dispersores dos frutos, mesmo assim obteve-se medidas dos frutos.

Resultados

Fenologia

Os indivíduos de *Psychotria poeppigiana* estudados, são arbustos decumbentes de no máximo 2 metros, que ocorrem no sub-bosque de uma mata de galeria que ocupa uma área de 7,8 ha. A população possui muitos indivíduos agrupados (**Figura 4 A**), formando “moitas”, e está bem distribuída em toda a área.

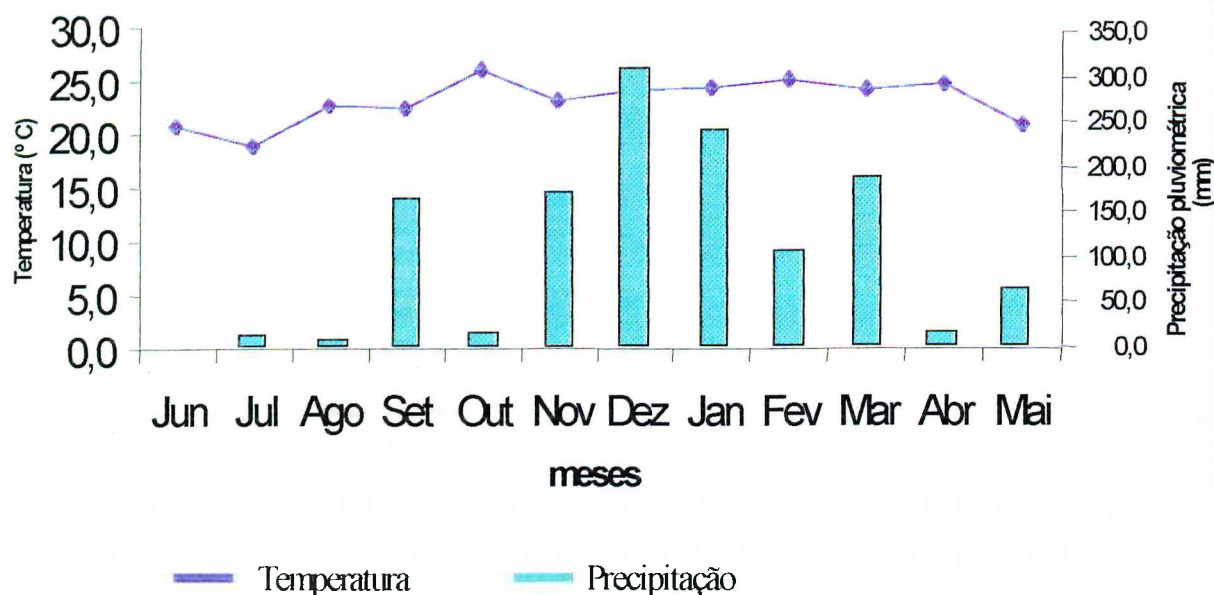


Figura 2 – Climatograma da região de Uberlândia, abrangendo os meses de estudo com a espécie *Psychotria poeppigiana*. Dados obtidos na Estação meteorológica da Universidade Federal de Uberlândia.

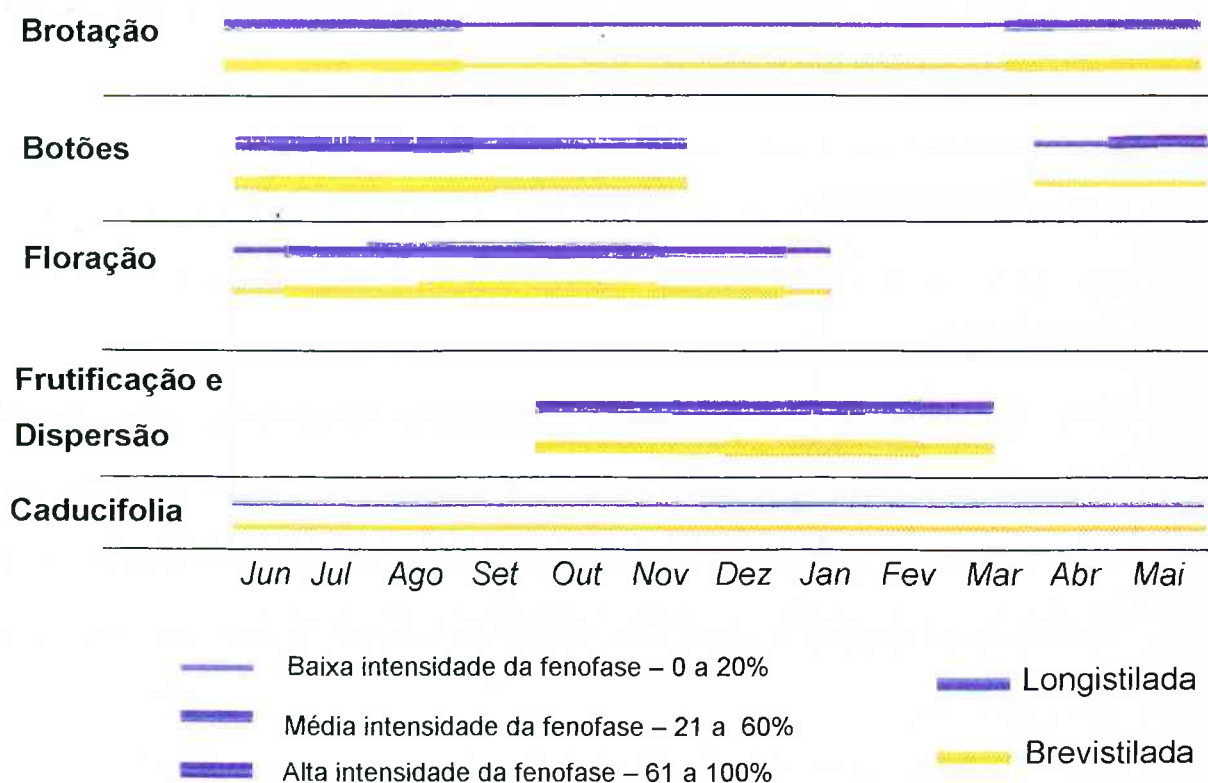


Figura 3 – Fenograma de *Psychotria poeppigiana* (Rubiaceae), na mata de galeria da Fazenda Marileuza, Uberlândia, MG. Espessura das barras indicam intensidade da fenofase.

Esta população apresentou floração extensa, com um mesmo indivíduo apresentando inflorescências com botões, outras com flores e ainda algumas com frutos. As inflorescências iniciaram seu desenvolvimento no início do mês de fevereiro. No início do mês de abril, os botões já se encontravam desenvolvidos, e após 40 dias do surgimento dos botões, apareciam as primeiras flores em antese. A quantidade de flores por inflorescência é bastante variável, dependendo do tamanho da inflorescência. A média de botões florais nas inflorescências observadas não diferiu entre os morfos (**Tabela 1**). As flores vão abrindo lentamente, iniciando com a flor central, não seguindo uma ordem exata mais tarde. Foi observado um máximo de cinco flores abertas em uma mesma inflorescência por dia, mas comumente abrem-se 3 flores por inflorescência por dia. Os indivíduos em geral apresentaram poucas inflorescências, mas dependendo do porte esse número pode chegar a 30 inflorescências.

Psychotria poeppigiana apresenta uma floração extensa, quase contínua, mas com um pico anual definido. A antese das primeiras flores se inicia no mês de junho (**Figura 3**), atingindo seu pico nos meses de agosto a outubro, sendo que os indivíduos longistilados iniciam uma floração mais intensa alguns dias antes dos indivíduos brevistílicos (**Figura 3**), isto pode afetar a população por alguns dias pois inicialmente esta população pode estar funcionando como protogínica.

A frutificação iniciou-se em outubro e permaneceu até março (**Figura 3**), havendo uma frutificação mais intensa nos meses de dezembro e janeiro, onde os dois morfos florais apresentam muitos frutos em desenvolvimento. Os frutos amadurecem lentamente, levando cerca de 2,5 meses, até poderem ser dispersos. Os frutos no início do desenvolvimento são brancos e ficam

protegidos por brácteas, dentro dos capítulos. Mais tarde vão se desenvolvendo, tomando a forma de um cone e ficam azuis (**Figura 4 C**). Apresentam geralmente duas sementes (**Figura 4 D**).

A emissão de folhas novas ocorreu durante todo o ano, sendo um pouco mais intensa nos meses de março a agosto (**Figura 3**). Esta emissão se dava a partir da ponta dos ramos, principalmente aqueles que não possuíam inflorescências, ou quando estas eram abortadas. A queda de folhas velhas ocorreu em pequena quantidade durante todo o ano (**Figura 3**).

Morfometria Floral

As flores de *Psychotria poeppigiana* estão dispostas em inflorescências terminais capitadas emitidas entre um par de folhas. Essas inflorescências possuem brácteas vermelhas bem desenvolvidas, em número que varia de 2 a 6 de tamanhos diferentes (**Figura 4 B, Figura 6 A e E**). A flor é sésil com a corola simpétala de coloração amarela (**Figura 6 B e F**), hermafrodita, (**Figura 6 D e H**), isostêmone e comumente pentâmera, mas foram observados flores com 3, 4, 5 e 6 pétalas, às vezes na mesma inflorescência. Possuem dois morfos distintos (**Figura 5, Figura 6**). O nectário é epígino em forma de disco na base do tubo da corola (**Figura 6 D e H**). Não foi detectado odor nas flores. As medidas referentes às estruturas, e todos os dimorfismos florais encontrados entre os morfos, estão descritos na **Tabela 1**.

O androceu é composto geralmente por cinco estames férteis, dialistêmones e epipétalos. Os filetes são amarelados glabros, fundidos no tubo da corola, insertos e alternipétalos em ambos os morfos. As anteras são dorsifixas, bitecas, e possuem deiscência longitudinal. Além disso apresentam diferença significativa entre os morfos (**Tabela 1**). Os grãos de pólen possuem diferença significativa entre os morfos, no tamanho e número (**Figura 6 C e G; Tabela 1**). A viabilidade dos grãos de pólen é alta nos dois morfos, não apresentando diferença significativa, conforme tabela 1.

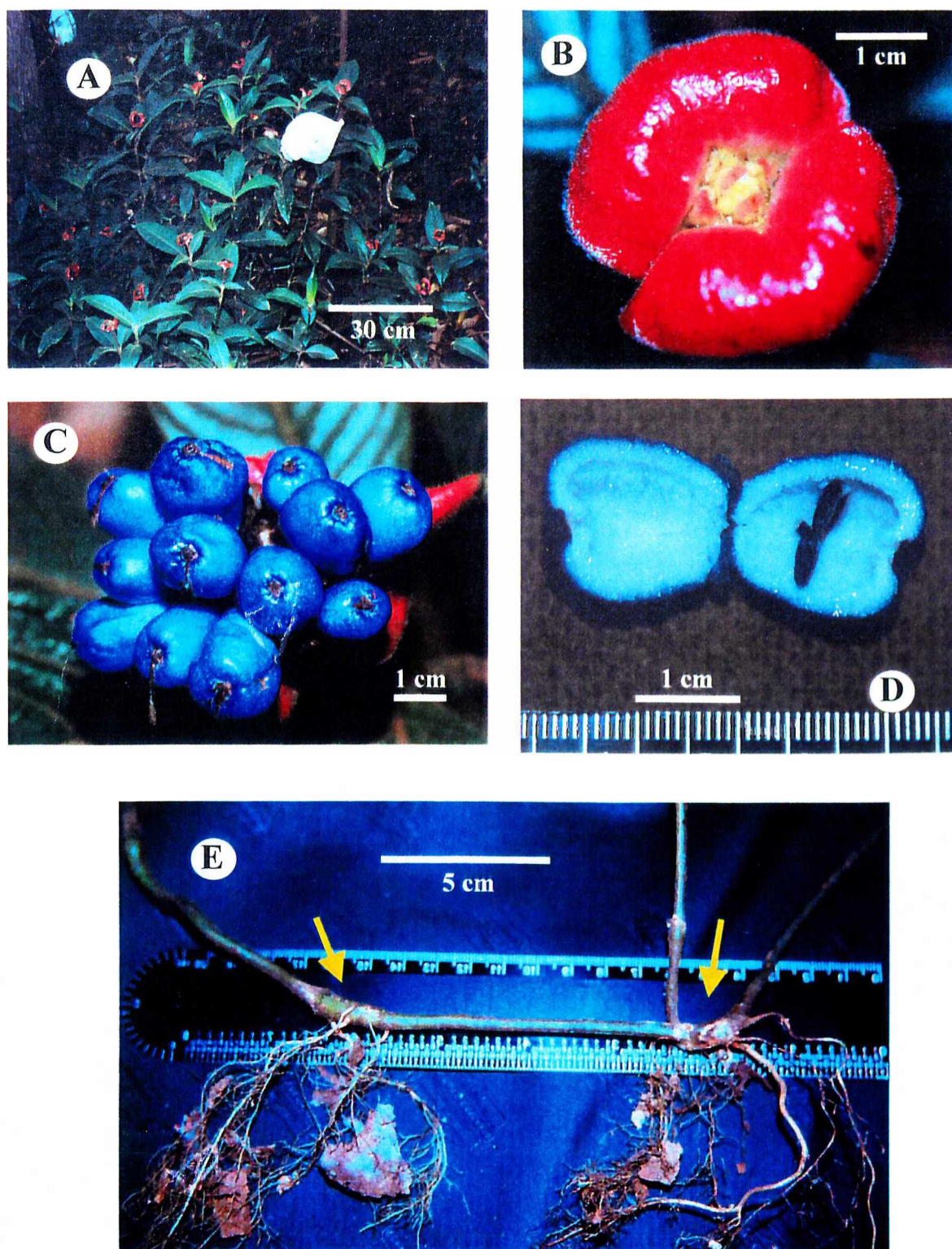


Figura 4 – Características gerais de *Psychotria poeppigiana* na mata de galeria da Fazenda Marileuza, Uberlândia, MG. **A** – agrupamento de indivíduos; **B** - inflorescência em desenvolvimento; **C** - frutos maduros; **D** - detalhe do fruto aberto e com duas sementes; **E** - detalhe do caule decumbente, e de raízes adventícias surgindo nos nós (setas).

O gineceu possui ovário ínfero, bilocular com um óvulo basifixo em cada lóculo. O estilete e o estigma são amarelados. O estigma é bifido (**Figura 6 – B, D, F e H**) e com diferença significativa no comprimento entre os morfos (**Tabela 1**). O início de sua receptividade é de fácil observação devido à separação de seus lobos, e da aparência um pouco úmida.

A razão entre o número de grãos de pólen e número de óvulos (razão P/O), apresentou diferença significativa devido à variação no tamanho das anteras e no diâmetro dos grãos de pólen. As flores brevistiladas apresentaram uma razão de $1095 \pm 109,57$, e as flores longistiladas apresentaram uma razão de $1740 \pm 179,55$ (**Tabela 1**).

Tabela 1 – Morfometria floral de *Psychotria poeppigiana* (Rubiaceae) em mata de galeria na Fazenda Marileuza, Uberlândia, MG.

Estruturas	Medidas		Medidas		n
	Brevistilada		longistilada		
	x	sd	x	sd	
Comprimento da flor (mm)	16,50 ± 2,05	a	16,10 ± 1,59	a	40
Largura mínima da corola (mm)	2,02 ± 0,13	a	2,04 ± 0,16	a	40
Largura máxima da corola (mm)	3,14 ± 0,32	a	3,02 ± 0,15	a	40
Abertura da corola (mm)	2,74 ± 0,57	a	2,63 ± 0,42	a	40
Comprimento da antera (mm)	2,92 ± 0,23	a	3,09 ± 0,28	b	40
Comprimento do filete (mm)	14,48 ± 1,92	a	9,99 ± 1,09	b	40
Comprimento do estigma (mm)	2,63 ± 0,41	a	1,79 ± 0,26	b	40
Comprimento do estilete (mm)	6,48 ± 1,22	a	14,97 ± 1,84	b	40
Diâmetro das inflorescências (cm)	44,93 ± 8,72	a	43,87 ± 7,97	a	20
Número de flores /infloresc.	20,04 ± 6,29	a	19,75 ± 5,83	a	20
Grãos de pólen por flor	2190 ± 219,14	a	3480 ± 359,11	b	10
Porcentagem de grãos viáveis	96,6 ± 1,14	a	95,2 ± 1,92	a	10
Razão pólen/óvulo	1095 ± 109,57	a	1740 ± 179,55	b	10
Diâmetro grão de pólen (µm)	83,46 ± 4,03	a	63,18 ± 2,90	b	30
x - média sd - desvio padrão n - nº de flores analisadas					

Letras diferentes na mesma linha indicam médias significativamente diferentes (Mann-Whitney $p < 0,05$).

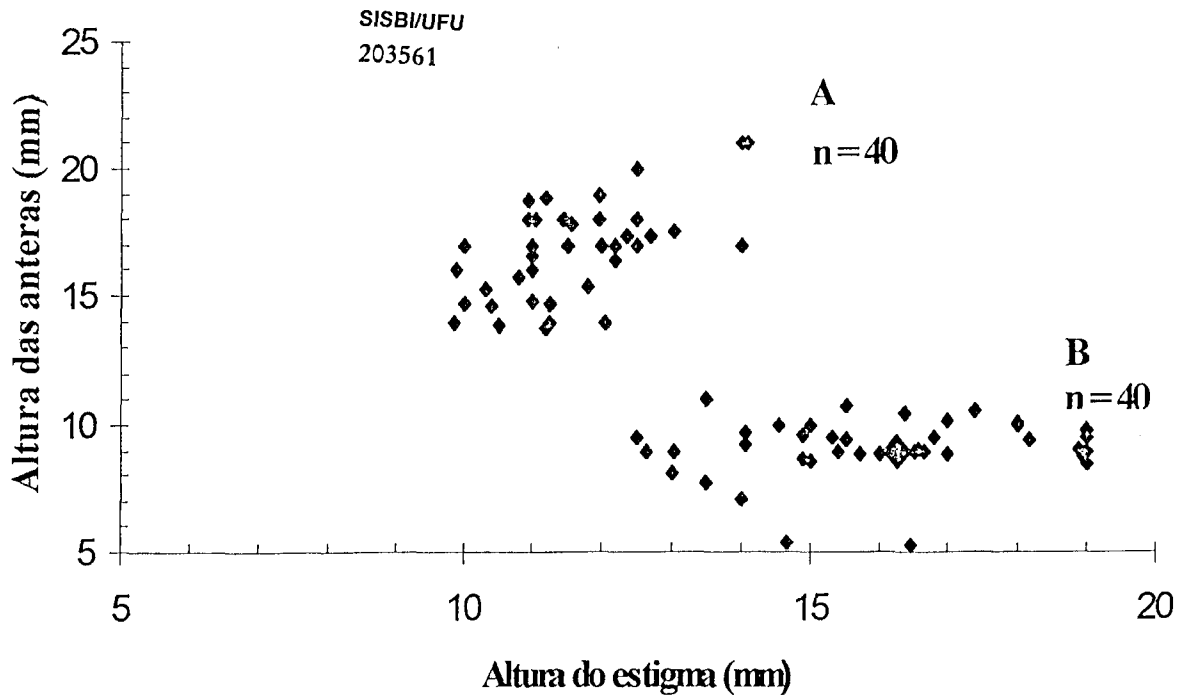


Figura 5 – Distribuição dos valores de altura do estilete e altura das anteras para caracterização da presença de dois morfos florais na população: A – brevistilado; B – longistilado (n= número de flores medidas). Cada ponto representa a medida tomada em cada flor.

Biologia floral

A abertura das flores ocorre no início do amanhecer, entre 06:00 e 07:30h, e após este período todas as flores já estão abertas. O estigma está receptivo logo após a abertura, e permanece receptivo durante toda a vida da flor. O pólen já está liberado e já é viável em alguns botões em pré-antese, indicando uma tendência a protandria. A flor dura aproximadamente 24 h. Durante o primeiro dia as flores abertas permanecem com consistência firme, e um brilho intenso, ficando mais fosca, escura e murchando um pouco no dia seguinte, mas mesmo assim as flores recebem algumas visitas, mesmo o

estigma não estando mais receptivo. As flores são nectaríferas e a produção de néctar inicia-se antes da abertura. O volume do néctar e a concentração em equivalentes de sacarose observado nos dois morfos florais foram os seguintes: as flores brevistiladas apresentaram volume de $5,38 \mu\text{l} \pm 1,26$ (n=30), e concentração de $23,80\% \pm 1,80$ (n=30); as flores longistiladas apresentaram volume de $5,97 \mu\text{l} \pm 1,71$ (n=30), e concentração de $24,97\% \pm 2,65$ (n=30), não apresentando diferença significativa (Mann-Whitney). Foram observadas algumas flores, dos dois morfos que não possuíam néctar acumulado, mas não se procedeu a quantificação desse dado. A corola murcha e permanece na inflorescência, em alguns casos, até o desenvolvimento completo dos frutos (**Figura 4 C**). Os frutos são brancos no início do desenvolvimento, e podem levar em média 2,5 meses, após a polinização para completar a maturação. Quando maduros são cônicos (inversos), bem azuis e com cerca de $25,3 \pm 4,87$ mm (n=30) de comprimento e com porcentagem de água de aproximadamente 91% e concentração em equivalentes de sacarose de 5% (n=30) em média.

Sistema reprodutivo

De acordo com os resultados dos tratamentos realizados a espécie *Psychotria poeppigiana* é auto-incompatível e intramorfo-incompatível, formando uma quantidade bem maior de frutos em polinizações intermorfos e em polinizações naturais, do que nas autopolinizações e em polinizações cruzadas intramorfo (**Tabela 2**).

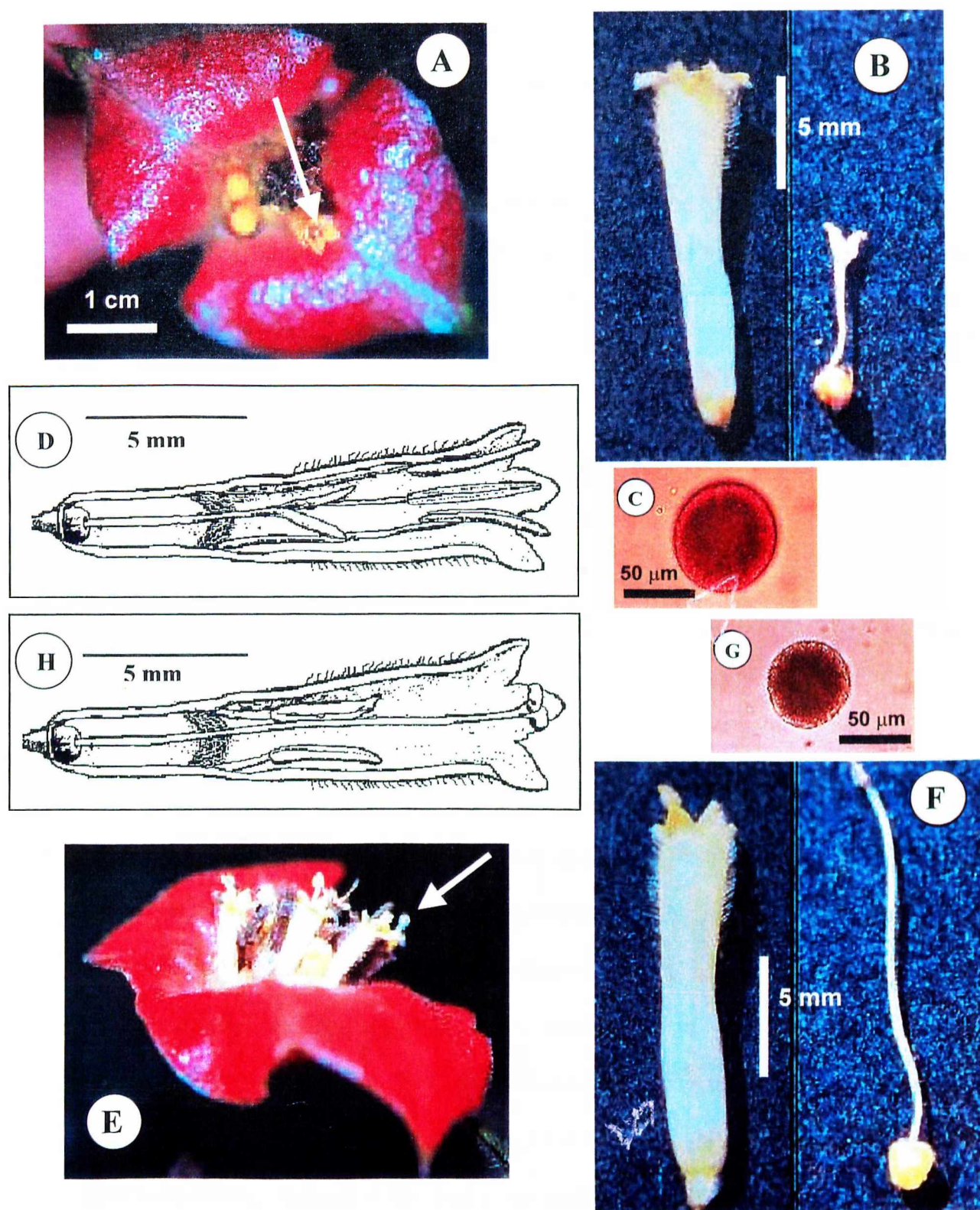


Figura 6 – Diferenciação entre os morfos florais de *Psychotria poeppigiana* na mata de galeria da Fazenda Marileuza, Uberlândia, MG. **A** – inflorescência de um indivíduo brevistílico, seta indica as anteras na entrada da corola; **B** – detalhe da flor e pistilo de indivíduo brevistílico; **C** – grão de pólen de indivíduo brevistílico; **D** – corte longitudinal de flor brevistilada, evidenciando níveis de anteras e estigma e disco nectarífero; **E** – inflorescência de um indivíduo longistílico, seta indica o estigma; **F** – detalhe da flor e pistilo de indivíduo longistílico; **G** – grão de pólen de indivíduo longistílico; **H** – corte longitudinal de flor longistilada, evidenciando níveis de anteras e estigma e disco nectarífero.

Tabela 2 - Testes de polinizações controladas, referentes à espécie *Psychotria poeppigiana* (Rubiaceae) realizadas em um fragmento urbano de mata de galeria na Fazenda Marileuza - Uberlândia, MG.

Tratamento	Número flores		Número frutos		Sucesso reprodutivo %	
	Brev	Long	Brev	Long	Brev	Long
Polinização cruzada legítima ⁴⁰	21	19	16	16	76,2	84,2
Polinização cruzada ilegítima ¹⁵	18	20	2	1	11,11	5
Autopolinização manual ³²	17	15	1	2	5,88	13,33
Autopolinização espontânea ⁶¹	31	30	2	1	6,4	3,3
Apomixia ⁴⁹	21	27	0	0	0	0
Controle ⁷⁹	41	38	37	33	90,2	86,8

Foi realizado um número elevado de tratamentos, sendo que cerca de 40 % das inflorescências tratadas foram abortadas, principalmente naquelas onde os tratamentos eram predominantemente de autopolinizações e/ou polinização cruzada ilegítima. Também foram observadas algumas inflorescências sendo abortadas naturalmente, mas não se procedeu a quantificação desse dado. Dentre as inflorescências marcadas para avaliar a polinização natural (controle), apenas 17,4% (4 em 23) das inflorescências foram abortadas naturalmente. Todos os dados obtidos foram provenientes de inflorescências que se desenvolveram até formarem frutos. Apenas 11,71% (13) dos frutos formados apresentaram uma semente, e 88,29% (98) apresentaram duas sementes.

Crescimento vegetativo

Em cerca de 40 escavações realizadas em indivíduos de diferentes morfos, foi evidenciado uma elevada taxa de crescimento vegetativo. A espécie possui um caule decumbente, que fica em contato com o substrato, e com isso, emite raízes nos nós do caule (**Figura 4 E**), o qual após um determinado período se decompõe e isola um indivíduo clone.

Formação e desenvolvimento de tubos polínicos

O crescimento do tubo polínico foi observado por completo somente em polinizações cruzadas legítimas (**Figura 7 B e D**), onde após 12 horas os tubos já haviam penetrado o ovário. Os outros tratamentos apresentaram um sistema de incompatibilidade em nível de estigma e também em nível de estilete (**Figura 7 A e C; Tabela 3**), sendo que nestes tratamentos os tubos polínicos não atingiram o ovário. Não houve diferença em pistilos autopolinizados e intramorfos polinizados, coletados com 8, 12 e 24 horas após a polinização.

Tabela 3 – Observação do crescimento dos tubos polínicos, e local de inibição em pistilos dos testes de polinizações controladas, referentes à espécie *Psychotria poeppigiana* (Rubiaceae), em um fragmento urbano de mata de galeria na Fazenda Marileuza - Uberlândia, MG.

Tratamento	Autopolinização		Cruzada ilegítima		Cruzada legítima	
Morfo floral	Brev	Long	Brev	Long	Brev	Long
	1	5	2	6	-	-
Local de inibição do	estilete	estilete	estilete	estilete		
tubo polínico no pistilo	6	2	4	1	-	-
	estigma	estigma	estigma	estigma		

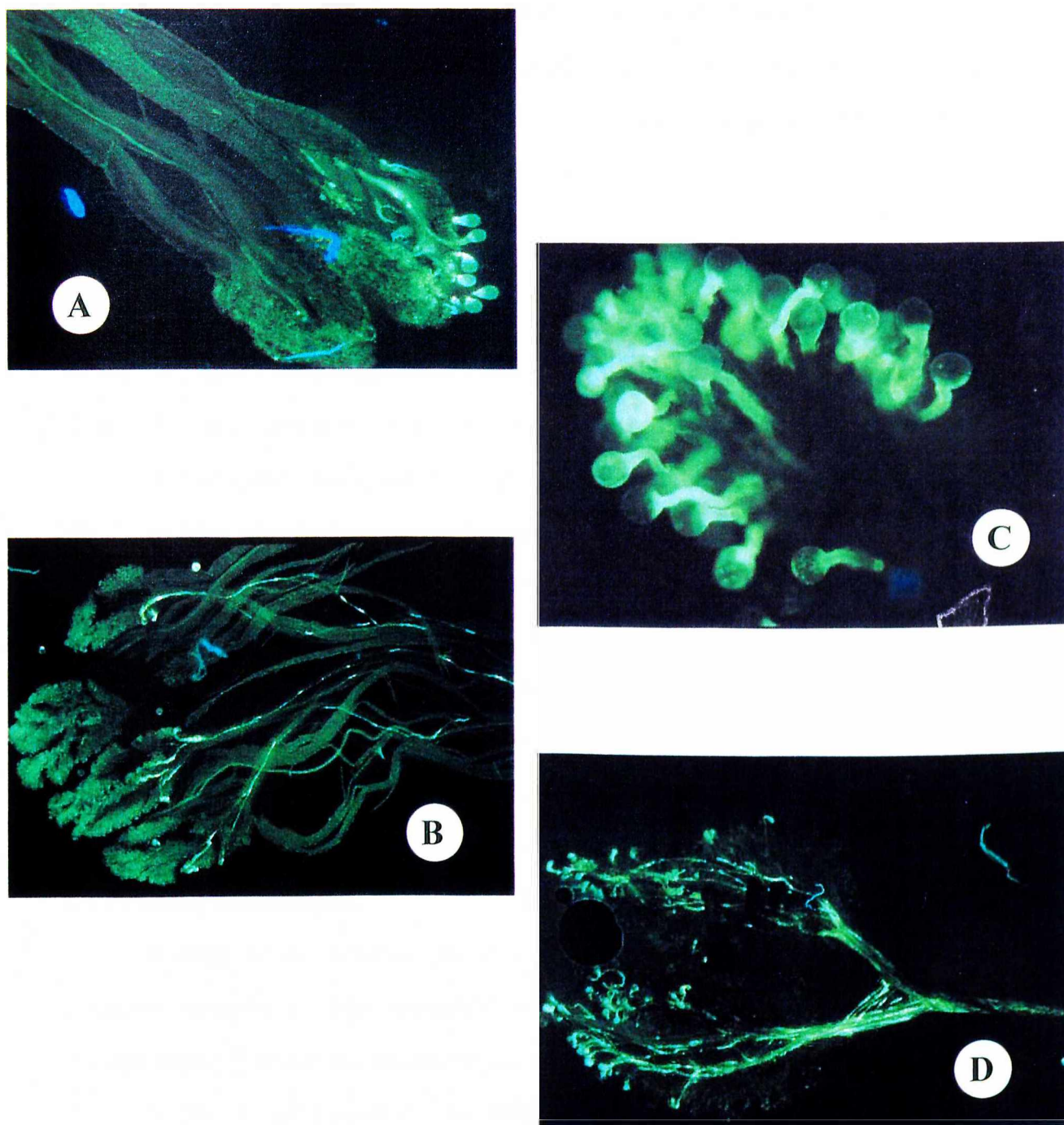


Figura 7 –Observação do crescimento de tubos polínicos e barreiras de incompatibilidade em vários tratamentos de polinizações manuais em *Psychotria poeppigiana* Müll Arg. na mata de galeria da Fazenda Marileuza, Uberlândia, MG. **A** – Polinização cruzada ilegítima – flor longistilada; **B** - polinização cruzada legítima – flor longistilada; **C** - autopolinização – flor brevistilada; **D** - polinização cruzada legítima – flor brevistilada. Em todos os tratamentos o material foi coletado 24 horas após a polinização.

Proporção entre morfos brevistilados e longistilados

Foi observado um total de 168 indivíduos na população de *Psychotria poeppigiana* estudada, destes 81 (48,21%) indivíduos apresentaram flores brevistiladas e 87 (51,79%) flores longistiladas.

Biologia da polinização

Foram observadas 4 espécies de visitantes de 3 grupos diferentes nas flores de *Psychotria poeppigiana*: Borboleta (1 sp), abelha (1 sp) e beija-flores (2 sp). As visitas aconteciam em horários e intensidades diferentes (**Tabela 4**).

A borboleta *Heliconius erato phyllis* (**Figura 8 A**), foi pouco freqüente sendo observada poucas vezes durante a floração. Suas visitas eram rápidas e ilegítimas, já que visitava a mesma flor várias vezes sem se deslocar para outros indivíduos. Ao chegar na planta, pousa nas brácteas da inflorescência, e introduz a probóscide na flor, chegando a introduzir também a cabeça na entrada da corola. Suas visitas chegam a durar 20 segundos, alimentando-se de néctar. Essas visitas são mais freqüentes no final da manhã, se estendendo até o período da tarde. Foram observados alguns grãos de pólen na probóscide de indivíduos capturados.

A espécie de abelha, foi observada somente uma vez, não sendo possível capturá-la. Seu comportamento era de coletar pólen de flores brevistiladas, já que estas possuíam os estames bem na entrada da corola.

A fêmea do beija-flor *Thalurania furcata* (**Figura 9**), foi o principal visitante, sendo observado na planta desde o início da floração, e até em algumas flores de indivíduos isolados fora do período de floração. Suas visitas foram mais intensas no período da manhã, com intervalos de 1:30 h e duram até o anoitecer. No período da tarde, as visitas ocorreram em intervalos de até 2:30 h. O macho desta espécie não foi observado. É fácil observar que esse animal segue um modo de forrageamento do tipo "trap lining", chegando do mesmo lado da planta e visitando as flores quase na mesma ordem da visita

anterior. A quantidade de pólen depositada no seu bico é muito grande, e fácil de se observar no campo (**Figura 9 C**). Todas as flores abertas no dia eram visitadas, mesmo aquelas que ficavam em locais de difícil acesso, e foram registradas visitas em flores do dia anterior, mesmo não estando receptiva e não contendo néctar.

A espécie de beija-flor *Phaetornis pretrei*, foi observada visitando flores paralelamente a espécie *Thalurania furcata*, mas com uma frequência bem inferior. Foram registradas algumas interações agonísticas entre ambas quando se coincidiam nas flores, pois a espécie *Thalurania furcata* mostrava agressividade, mas essas interações eram raras, já que dificilmente as visitas eram simultâneas.

Não foi observado nenhum tipo de pilhador nas flores, mas várias espécies de formigas ficam percorrendo toda a inflorescência, e algumas vezes penetram na corola, mas como eram muito pequenas, não foram consideradas visitantes florais, o mesmo acontecendo com um micro-himenóptero que foi observado uma só vez (**Figura 8 B**).

Tabela 4 - Visitantes registrados em *Psychotria poeppigiana* (Rubiaceae) e intensidade de visitas por intervalo de tempo, em mata de galeria na Fazenda Marileuza, Uberlândia, MG.

Horário (h)	Beija-flores	Borboletas	Hymenópteros
06:00-09:00	142	32	0
09:00-11:00	92	38	11
11:00-13:00	79	29	21
13:00-18:00	63	22	33
Total	376	121	65

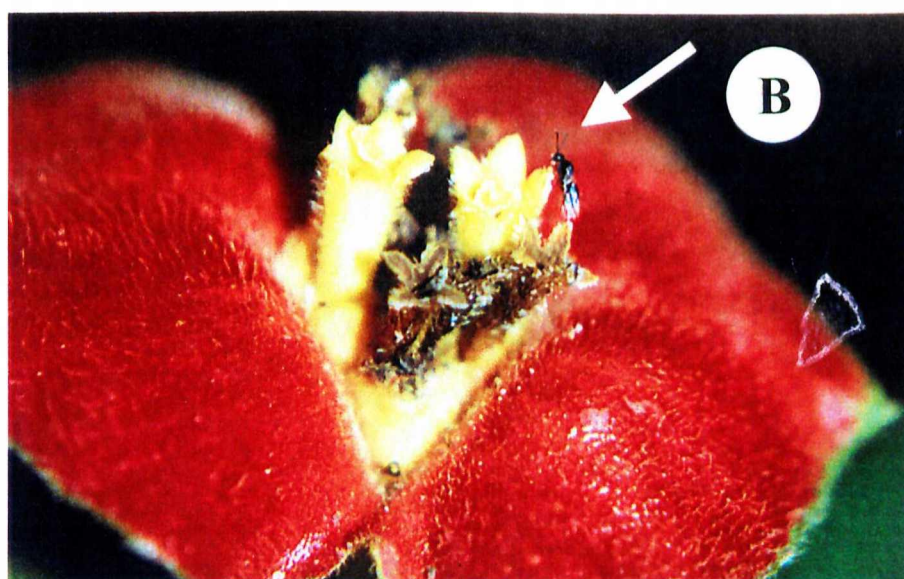
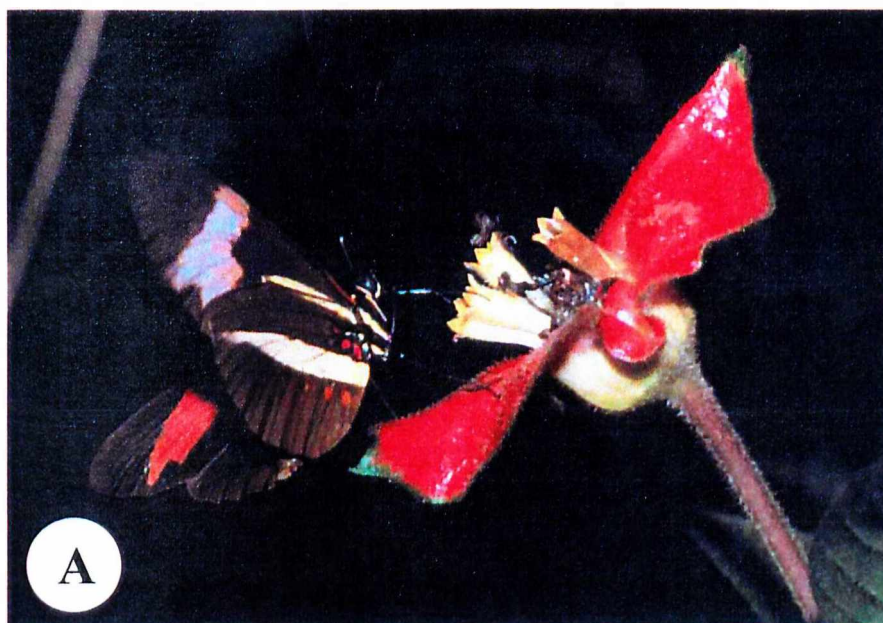


Figura 8 – Outros visitantes observados em flores de *Psychotria poeppigiana* na mata de galeria da Fazenda Marileuza, Uberlândia, MG. **A** – *Heliconius ertato phyllis*; **B** – micro himenóptero na entrada da corola de uma flor.

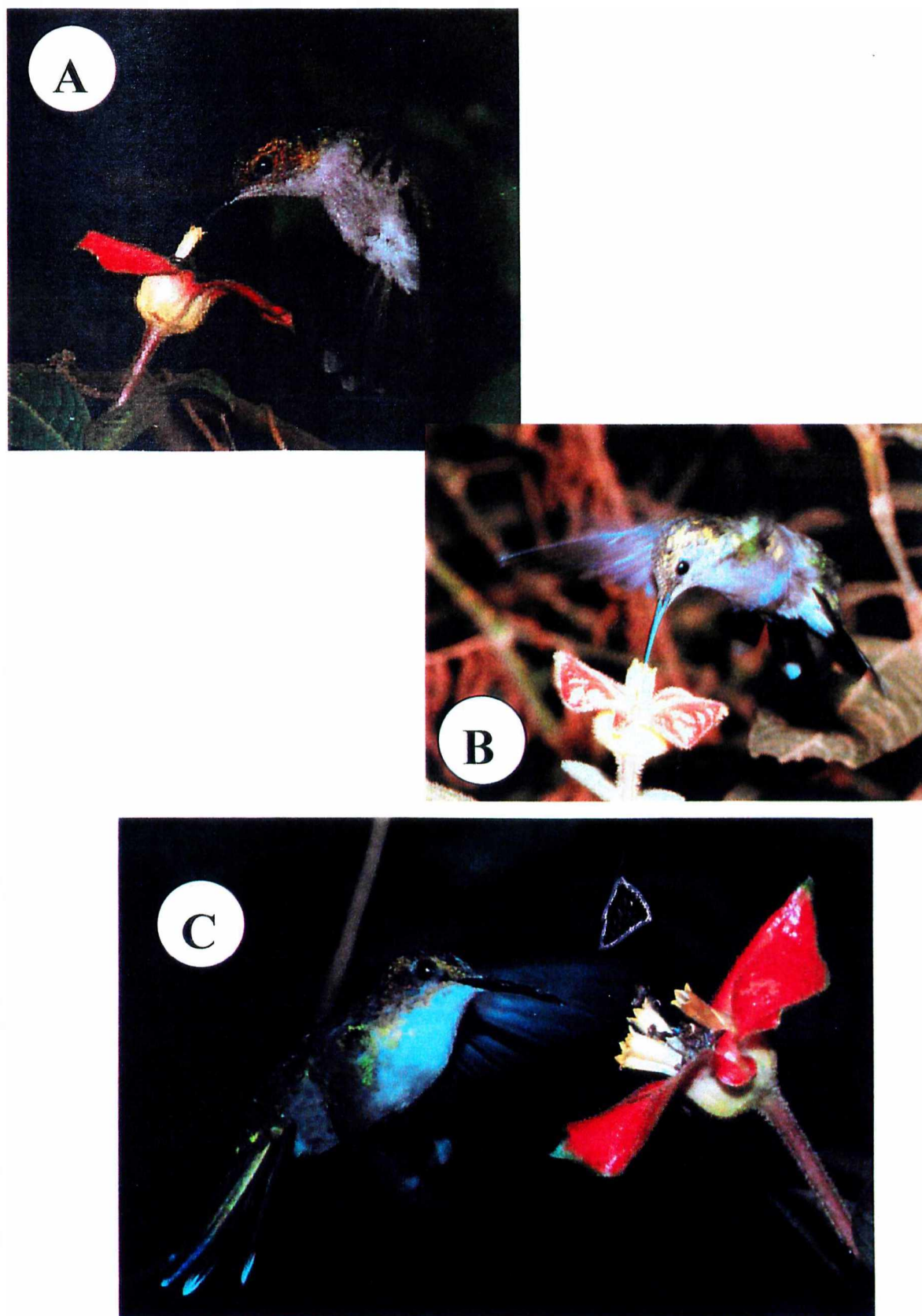


Figura 9– Fêmea de *Thalurania furcata* visitando flores de *Psychotria poeppigiana* na mata de galeria da Fazenda Marileuza, Uberlândia, MG. **A e B** – retirando néctar; **C** –após visita, seta indica alguns grãos de pólen no bico.

Discussão

Fenologia

Psychotria poeppigiana apresentou na área estudada, um padrão de floração anual, com duração longa (6 meses). Newstrom et al. (1994) em estudo realizado na Costa Rica, no sub-bosque de mata e durante um período de 5 anos, citam que esta mesma espécie apresenta um padrão de floração contínuo, com pequenos intervalos durante o ano. O padrão anual é caracterizado por possuir um intervalo de aproximadamente um ano para cada ciclo reprodutivo, variando na duração e intensidade da floração. Padrão semelhante é citado para várias espécies de Rubiaceae (Silva, 1995; Newstrom et al. 1994; Grandisioli, 1997; Martin-Gajardo, 1999).

Comparando o padrão fenológico de *Psychotria poeppigiana*, em nível de população, aos padrões estabelecidos por Gentry (1974) para espécies da família Bignoniaceae, o que mais se assemelha seria o “cornucópia”, caracterizado pela produção diária de muitas flores durante um longo período de floração (6 meses). Este padrão se associa a polinizadores de vida longa que estabelecem rotas diárias de alimentação (Castro, 1997; Castro & Oliveira, 2001). Entretanto analisando-se o padrão de floração de *Psychotria poeppigiana* em nível individual, encontra-se uma pequena produção diária de flores durante um tempo relativamente longo (até 2 meses), o que caracteriza um padrão semelhante ao “steady-state”. Neste caso o termo que melhor descreve o padrão de floração da população de *Psychotria poeppigiana* estudada é “floração extensiva”, caracterizado por Bawa (1983), para espécies com pequena produção diária individual de flores durante semanas ou meses.

Outro padrão também comparável ao de *Psychotria poeppigiana*, seria o padrão intermediário, descrito por Augspurger (1983), onde a população apresenta muitas flores por um longo período.

Foram observados poucos (10) indivíduos assincrônicos nas fenofases, apresentando flores durante todo ano. Isso pode ser uma estratégia da população para não perder a atenção dos polinizadores na área, e talvez por isso Newstrom et al. (1994), consideraram esta espécie como tendo uma floração contínua. A grande maioria dos indivíduos apresentou sincronia no início e fim de cada fenofase, fato observado em outras espécies de *Psychotria* (Augspurger, 1983; Grandisoli, 1997).

O período de maior atividade reprodutiva de *Psychotria poeppigiana* foi de agosto a novembro, quando ocorria a abertura de um elevado número de flores e produção dos primeiros frutos. Este período corresponde ao final da estação seca e início da estação chuvosa. Neste caso o padrão de floração pode não estar relacionado ao regime de chuvas, visto que a área em estudo fica encharcada durante todo o ano, não sendo a água um fator limitante, mas outros fatores climáticos, como temperatura e fotoperíodo, podem estar influenciando. Esse fato é pouco observado, mas já foi notado por alguns autores (Morellato & Leitão-Filho, 1992; Rossi, 1994).

Os padrões fenológicos em florestas tropicais são complexos, apresentando variação espacial e temporal. Diferentes espécies apresentam uma grande variação no período, duração e frequência de floração e frutificação (Primack, 1985), sendo difícil isolar os fatores responsáveis pela regulação destes padrões (Bawa et al. 1989). Talvez a temperatura baixa no inverno pode estar funcionando como um gatilho para a floração desta espécie.

A possível distribuição espacial agregada apresentada pela população de *Psychotria poeppigiana*, devido a uma elevada taxa de crescimento vegetativo, pode ter um papel importante no aumento do “display” visual para os agentes polinizadores. Tal fato se dá pela concentração de um número maior de flores em um determinado local, formando “moitas” e aumentando a atratividade (Grandisioli, 1997).

Os frutos se tornam maduros e prontos para dispersão a partir do início da estação seca, evidenciando mais uma vez que a água no local não é um fator limitante, fato que diverge do que tem sido observado para plantas do cerrado, onde a dispersão de frutos ocorre preferencialmente no período inicial das chuvas, para favorecer a germinação e o desenvolvimento (Oliveira, 1994).

Proporção entre morfos brevistilados e longistilados

A proporção entre o número de indivíduos com flores brevistiladas e longistiladas dentro de uma população, de acordo com o tipo de herança exibida, é de, normalmente, 1:1 (isopletia) (Ganders, 1979). Vários trabalhos descrevem populações isopléticas, populações monomórficas (Eckert & Barrett, 1994), ou ainda populações com predomínio de um dos morfos florais (Sobrevila et al. 1983). Desvios na razão entre os morfos pode causar um conflito reprodutivo na população, devido a um fluxo assimétrico de pólen, afetando muito o sucesso reprodutivo, ou causando variações de sistemas heterostílicos, como é o caso de populações monomórficas (Hamilton, 1990). Esses desvios na razão entre os morfos são muitas vezes causados pela presença de autocompatibilidade na população (Ganders, 1979), e/ou uma elevada taxa de crescimento clonal (Sobrevila et al., 1983).

A população de *Psychotria poeppigiana* estudada, apresentou razão entre os morfos de 1:1, apesar da presença de uma elevada taxa de crescimento clonal. A produção de indivíduos por crescimento clonal poderia alterar a proporção que se espera para uma população heterostílica, privilegiando um dos morfos que possui maior capacidade e oportunidade de instalação de novos clones (Grandisioli, 1997), mas não é o que acontece com a população estudada.

Sistema Reprodutivo

Através dos tratamentos de polinizações manuais realizados em *Psychotria poeppigiana* foi constatado que a espécie é preferencialmente xenógama, apresentando um sistema de auto e intra-morfo incompatibilidade.

Resultados semelhantes como baixa formação de frutos em autopolinização e polinização cruzada ilegítima foram encontrados por vários outros autores como (Sobrevila et al. 1983; Lima, 1986; Barrett & Shore, 1987; Passos & Sazima, 1995; Silva, 1995; Grandisioli, 1997), todos trabalhando com espécies da família Rubiaceae, sugerindo que o sistema de incompatibilidade nestas, não é muito rigoroso. Mas estes resultados podem ser resultantes de efeitos de manipulação, não ocorrendo em polinizações naturais (Shamsi & Whitehead, 1974).

O grau de incompatibilidade heteromórfica pode variar em muitos casos. O mais comum acontece em espécies auto e intramorfo compatíveis, como o caso de *Hedyotis salzmännii* (Rubiaceae) (Riveros et al. 1995), além de espécies tristílicas (Barrett, 1985; Eckert & Barrett, 1994) e outras espécies distílicas (Ornduff, 1976). Outra variação ocorre em espécies auto-

incompatíveis e intramorfo compatíveis (Dulberger, 1970; Barrett, 1978), e também relatado em espécies auto-estéreis. Outro tipo de variação envolve diferenças entre morfos heterostílicos no nível de autocompatibilidade (Ganders, 1979; Ornduff & Perry, 1964; Ornduff, 1970).

Em espécies distílicas, estudos têm demonstrado fluxo assimétrico de pólen, e conseqüentemente diferenças na fecundidade entre os morfos. Espécies que apresentam flores longistiladas com uma maior fecundidade, estão associadas à especialização dos polinizadores e mudanças na biologia da polinização, levando a uma dioicia funcional (Lloyd, 1979; Barrett & Richards, 1990; Pailler et al. 1998). Diferenças na eficiência do polinizador e a conseqüente limitação de pólen para um dos morfos diminui sua fecundidade (Eckert & Barrett, 1994; Arroyo & Dafni, 1995). Estas diferenças têm sido sugeridas como resultado da variação da quantidade e qualidade das visitas e do contato com anteras e estigma nos diferentes morfos. A transferência de pólen de anteras de longos filetes para estigmas de longos estiletes é favorecida devido à facilidade no contato por uma gama muito grande de visitantes, enquanto o contrário é dificultado muitas vezes pela morfologia floral (Pailler & Thompson, 1997). Desta maneira flores longistiladas podem ser privilegiadas e terem sua fecundidade aumentada. Uma característica observada em muitos estudos para compensar a menor fecundidade de flores brevistiladas, é o dimorfismo no comprimento do estigma, onde as flores brevistiladas possuem estigmas bem maiores que flores longistiladas (Ree, 1997), fato observado na espécie estudada.

Em conclusão, diferentes fatores podem causar um maior sucesso na frutificação de plantas longistiladas em relação a brevistiladas, mas a redução

da transferência de pólen em flores brevistiladas pode ser o principal fator (Pailler & Thompson, 1997).

Na população estudada não se observou nenhuma diferença na formação de frutos entre os morfos. Isto pode ser explicado devido a um fluxo simétrico de pólen, talvez graças a igual proporção de morfos florais na área, e principalmente devido ao comportamento dos polinizadores, que visitam flores indistintamente.

A relação pólen/óvulo observado para os dois morfos de *Psychotria poeppigiana*, sugerem segundo Cruden (1977), que a espécie é xenógama facultativa, não concordando com o resultado obtido, mostrando que muitas vezes a razão pólen/óvulo não demonstra realmente qual o sistema reprodutivo.

Filogeneticamente, a fertilização cruzada ou "outbreeding" possui um valor seletivo que se baseia na grande variabilidade genética produzida por constantes recombinações entre indivíduos heterozigotos (Richards, 1986).

Ornduff (1970), destacou que na ação conjunta da incompatibilidade fisiológica e morfológica, a distília, é de grande importância, pois o mecanismo de incompatibilidade fisiológica preveniria a formação de genótipos deletérios, enquanto a "incompatibilidade" morfológica promoveria um aumento no número de polinizações legítimas entre genótipos compatíveis.

Sistemas de auto-incompatibilidade esporofítica como o observado neste estudo para a espécie *Psychotria poeppigiana*, tem sido bastante comum em outras espécies e gêneros da família Rubiaceae (Bahadur, 1968; Ganders, 1979; Beach & Bawa, 1980; Sobrevila & Arroyo, 1982; Bawa & Beach, 1983, Sobrevila et al. 1983; Bullock, 1985; Casper, 1985; Barrett & Shore, 1987;

Barrett & Richards, 1990; Gibbs, 1990; Passos & Sazima, 1995; Silva, 1995; Ree, 1997; Grandisioli, 1997), sendo comumente encontrado em espécies de arbustos e arvoretas (Baker et al., 1996).

Há poucas informações sobre o número de espécies e/ou grupos possuidores de auto-incompatibilidade heteromórfica (Ganders, 1979), e o estudo de grupos aparentados poderá direcionar e esclarecer padrões de evolução e manutenção deste sistema. Devido à origem polifilética da heterostilia, cada grupo pode ter uma história evolutiva distinta, que pode estar relacionada com o tipo de ambiente, grupo de polinizadores, competição inter e intra-específica, dentre outras (Grandisioli, 1997).

Formação e desenvolvimento de tubos polínicos

De acordo com Richards (1986), através de processos fisiológicos envolvendo interações específicas entre o grão de pólen e o pistilo em espécies heterostílicas, tubos polínicos formados em cruzamentos autogâmicos, geitonogâmicos e entre indivíduos do mesmo morfo floral, são impedidos de crescer normalmente, evitando a fertilização, caracterizando assim a incompatibilidade fisiológica.

Esta inibição do crescimento do tubo polínico em espécies distílicas é bastante variável de espécie para espécie e entre os morfos de uma mesma espécie (Gibbs, 1986; Murray, 1990). Em estudo de dez espécies de Rubiaceae na Costa Rica Bawa & Beach (1983), encontraram que sete espécies mostraram diferentes locais de inibição do tubo polínico entre os morfos, enquanto duas espécies apresentaram o mesmo local de inibição entre

os morfos. Murray (1990) também encontrou o mesmo local de inibição entre os morfos de *Luculia gratissima* (Rubiaceae).

Esta inibição geralmente ocorre a nível estigmático quando proveniente de auto cruzamento e cruzamento intra-mórfica (ilegítima) em indivíduos brevistílicos, já o auto cruzamento e cruzamento ilegítimo em indivíduos longistilados, esta inibição ocorre em locais variados, sendo principalmente no estilete (Bawa & Beach, 1983), fato este observado para a espécie em estudo, e também em outros estudos na família (Passos & Sazima, 1995; Barros, 1989; Silva, 1995; Grandisioli, 1997).

Bawa & Beach (1983), consideram a família Rubiaceae como sendo uma rica e pouco explorada fonte de informações sobre mecanismos de incompatibilidade, o que vem melhorando muito atualmente.

Biologia floral e Biologia da polinização

O gênero *Psychotria* possui linhagens derivadas dos gêneros *Cephaelis* e *Palicourea*, os quais apresentam características marcantes da síndrome de ornitofilia (Taylor, 1996). As inflorescências terminais, antese diurna, ausência de odor, flores tubulares e o padrão de coloração das inflorescências de *Psychotria poeppigiana* evidenciam a síndrome de ornitofilia (Faegri & Pijl, 1980), entretanto, a presença de grandes brácteas na inflorescência pode facilitar a visita de borboletas, as quais utilizam as brácteas como plataforma de pouso e apoio durante a retirada de néctar.

Essas visitas de borboletas podem acarretar um fluxo assimétrico de pólen, já que introduzindo a cabeça na entrada da corola de flores brevistiladas, uma elevada carga de pólen, de anteras altas, vai aderir em sua cabeça, enquanto que em sua probóscide a carga de pólen é bem menor quando estas visitas ocorrem em flores longistiladas, com anteras baixas.

Conseqüentemente, a deposição de pólen sobre o estigma de flores longistiladas pode ser bem maior. Pailler & Thompson (1997), descrevem o efeito do fluxo assimétrico de pólen em Rubiaceae na África do Sul, causando muitas vezes uma provável dioicia. Os autores colocam que essa transferência de pólen de anteras altas para estigma alto, é facilitada pelo contato, de uma gama muito maior de visitantes, com esses órgãos reprodutivos, enquanto o contrário é dificultado muitas vezes pela morfologia floral. O mesmo pode acontecer quando a abelha observada visita as flores. Essas características não foram observadas na área estudada, talvez devido à eficiência dos beija-flores que podem neutralizar esse fluxo assimétrico de pólen.

Psychotria poeppigiana é polinizada quase exclusivamente por beija-flores, confirmando suas características ornitófilas. Foram registradas duas espécies de beija-flores visitando as flores no mesmo período, sendo observadas poucas interações agonísticas, talvez devido à ausência de territorialidade, e também devido ao comportamento de visitas em linhas de captura, sendo mais difícil a coincidência das visitas.

A deposição de pólen no bico de *Thalurania furcata* se dá em quase toda a superfície do bico, ficando sem pólen somente a região próxima à cabeça. Ao contrário, em *Phaetornis pretrei*, somente ocorre deposição na extremidade do bico, o que pode prejudicar um pouco o processo de polinização, devido ao menor diâmetro do bico nessa região, e conseqüentemente uma menor deposição de pólen. Mesmo assim, o comportamento dessas espécies em visitar flores dos dois morfos indistintamente, promove um fluxo simétrico de pólen, onde não se observa diferenças na fecundidade entre os morfos.

O baixo volume de néctar oferecido, mas com uma concentração maior, favorece um maior número de visitas por parte dos beija-flores, e conseqüentemente uma maior chance de polinização cruzada.

Não foram observados pilhadores nas flores, talvez pelo padrão de coloração e também devido à ausência de odor nessas flores, mas isto é discutível.

Conclusões

A espécie *Psychotria poeppigiana* apresentou um padrão de floração extensivo, não ligado ao regime de chuvas, visto que a floração se inicia na metade da estação seca, e a área em estudo é bastante encharcada todo o ano. Mas pode estar ligado às condições climáticas que antecede ao período chuvoso, como temperatura e fotoperíodo.

A espécie é distílica caracterizada pela presença de dois morfos florais, que se distribuem igualmente (isopleitia) na área em estudo, mesmo com a presença de um elevado índice de crescimento vegetativo. Apresenta vários polimorfismos que caracterizam espécies distílicas. O maior sucesso na formação de frutos foi obtido em cruzamentos xenogâmicos legítimos intermorfos, havendo uma baixa ou nenhuma formação de frutos em autocruzamentos e cruzamentos xenogâmicos ilegítimos intramorfo, demonstrando que a espécie possui um sistema de auto e intra-morfo incompatibilidade. A produção de frutos em condições naturais foi equivalente aos frutos produzidos em cruzamentos intermorfos.

Observou-se que o crescimento dos tubos polínicos nos diversos tratamentos foi inibido em locais diferentes. Em flores brevistiladas autopolinizadas e intramorfo polinizadas, o tubo polínico foi inibido ainda no estigma, enquanto que em flores longistiladas essa inibição também ocorre no

estigma, mas foi mais comum na região superior do estilete, caracterizando um sistema de incompatibilidade heteromórfica esporofítica.

As características morfológicas das flores indicam que a espécie é ornitófila, polinizada por beija-flores como *Thalurania furcata*, que demonstra ser bem eficiente no fluxo de pólen entre os morfos, evidenciado pelo elevado número de frutos formados em condição naturais.

Referências bibliográficas

- ANDERSSON, L. 1992. A provisional checklist of neotropical Rubiaceae. National Botanic Garden of Belgium. V.1. Meise
- ARROYO, M.T. & DAFNI, A. 1995. Variations in habitat, season, flower traits and pollinations in dimorphic *Narcissus tazetta* L. (Amaryllidaceae) in Israel. *New Phytologist*, 129: 135-145.
- AUGSPURGER, C.K. 1983. Phenology, flowering synchrony, and fruit set of six neotropical shrubs. *Biotropica* 15(4): 257-267.
- BAHADUR, B. 1968. Studies of natural populations in heterostylous *Oldenlandia umbellata* L. *Journal of Genetics* 60: 80-97.
- BAKER, H.G. 1958. Studies in the reproductive biology of West African Rubiaceae. *Journal of the West African Science Association*, 4:9-24.
- BAKER, H.G.; BAWA, G.W.; FRANKIE, G.W. & OPLER, P.A. 1996. Reproductive biology of plants in tropical forest. IN: Golley, F.B. (ed.) *Ecosystems of the world. The tropical rain forest: structure and function*. Elsevier Pub. Company: p. 183-215.
- BARRETT, S.C.H. 1978. Heterostyly in a tropical weed: the reproductive biology of the *Turnera ulmifolia* complex (Turneraceae) *Canadian Journal of Botany* 56: 1713-1725.
- BARRETT, S.C.H. 1985. Floral trimorphism and monomorphism in continental and island populations of *Eichornia paniculata* (Spreng.) Solms. (Pontederiaceae). *Biological Journal of Linnean Society*, 25: 41-60.
- BARRETT, S.C.H. 1992. *Evolution and function of heterostyly*. Springer-Verlag. Berlin.

- BARRETT, S.C.H. & RICHARDS, J.H. 1990. Heterostyly in tropical plants. *Memoirs of 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.
- 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, University of St. Andrews, Scotland. UK.
- BAWA, K.S.; ASHTON, P.S.; PRIMACK, R.B.; TERBORGH, J.; MOHD. NOR. S.; F.S.P. & HADLEY, M. 1989. Reproductive ecology of tropical forest plants. Research insights and management implications. The International Union of Biological Sciences. News magazine Special issue 21.
- BAWA, K.S. & J.H. BEACH. 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 evolution of dioecy from distyly. *Evolution* 34: 1138-1143.
- BULLOCK, S.H. 1985. Breeding systems in the flora of a tropical deciduous forest in Mexico. *Biotropica* 17: 287-301.
- BURGER, W.C. & TAYLOR, C.M. 1993. Flora costaricensis. *Fieldiana* 33: 1-333.
- CASPER, B.B. 1985. Self-incompatibility in distylous *Cryptantha flava* (Boraginaceae). *New Phytol.* 99: 149-154.
- CASTRO, C.C. 1997. Biologia Reprodutiva de *Ferdinandusa speciosa* P.O.H.L. (Rubiaceae) em Uberlândia, MG. Dissertação de Mestrado. Universidade Estadual de Campinas. 49p.

- CASTRO, C.C. and OLIVEIRA, P.E.A.M. 2001. Reproductive biology of the protandrous *Ferdinandusa speciosa* Pohl (Rubiaceae) in Southeastern Brazil. *Revista Brasileira de Botânica* 24:167-172.
- 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.
- CRUDEN, R.W. 1977. Pollen-ovule ratios: a conservative indicator of breeding systems in flowering plants. *Evolution* 31: 32-46.
- DAVIS, A.P.; BRIDSON, D.; JARVIS, C. AND GOVAERTS, R. 2001. The typification and characterization of genus *Psychotria* L. (Rubiaceae). *Botanical Journal of The Linnean Society*, 135-35-42.
- DULBERGER, R. 1970. Floral dimorphism in *Anchusa hybrida* Ten. *Israel Journal of Botany* 19: 37-41.
- ECKERT, C.G. & BARRETT, S.C.H. 1994. Tristyly, self-compatibility and floral variation in *Decodon verticillatus* (Lythraceae). *Biological Journal of the Linnean Society*, 53: 1-30.
- FAEGRI, K. & PIJL, L. van der. 1980. The principles of pollination ecology. Pergamon Press, Oxford.
- GANDERS, F.R., 1979. The biology of heterostyly. *New Zealand Journal of Botany*. 17:607-35.
- GENTRY, A.H. 1974. flowering phenology and diversity in tropical Bignoniaceae. *Biotropica*, 6: 64-68.
- GIBBS, P.E. 1986. Do homomorphic and heteromorphic self-incompatibility systems have the same sporophytic mechanism ? *Plant Systematics and Evolution* 154: 285-323.

- GIBBS, P.E. 1990. Self-incompatibility in flowering plants: a neotropical perspective. *Revista Brasileira de Botânica* 13: 125-136.
- GRANDISIOLI, 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. 96p.
- GRANTSAU, R. 1989. Os beija-flores do Brasil. Expressão e Cultura, Rio de Janeiro.
- HAMILTON, C.W. 1990. Variation on a distylous Theme in Mesoamerican *Psychotria* subgenus *Psychotria* (Rubiaceae). *Memoirs of the New York Botanical Garden* 55:62-75.
- KEARNS, C.A. & INOUE, D.W. 1993. Techniques for pollination biologists. University Press of Colorado, Niwot.
- KOHN, J.R.; & BARRETT, S.C.H. 1992. Experimental studies on the functional significance of heterostyly. *Evolution* 46(1): 43-55.
- LIMA, H.A. 1986. Contribuição ao estudo da biologia floral, da fenologia e do sistema de reprodução de *Psychotria leiocarpa* Cam. et Schl. (Rubiaceae). Dissertação de Mestrado. Rio de Janeiro, Universidade Federal do Rio de Janeiro. 83p.
- LLOYD, D.G. 1979. Evolution towards dioecy in heterostylous populations. *Plant Systematics and Evolution* 131: 71-80.
- LLOYD, D.G.; & WEBB, C.J. 1992. The evolution of heterostyly. IN: S.C.H. BARRETT (ed.), *Evolution and Function of Heterostyly*. Springer Verlag.
- 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. 1999. Padrões fenológicos de Rubiaceae no sub-bosque de Floresta Atlântica. Dissertação de Mestrado. Universidade Estadual Paulista. 57p.
- MORELLATO, L.P.C. & LEITÃO-FILHO, H.F. 1992. Padrões de frutificação e dispersão na Serra do Japi. IN: Morellato, L.P.C. (ed.) História natural da Serra do Japi: ecologia e preservação de uma área florestal no sudeste do Brasil, Campinas, SP: Editora da UNICAMP/FAPESP. 321p.
- MURRAY, B.G. 1990. Heterostyly and pollen-tube interactions in *Luculia gratissima* (Rubiaceae). *Annals of Botany*, 65: 691-698.
- NEPOKROEFF, M.; BREMER, K.; SYTSMA, K. 1999. Reorganization of the genus *Psychotria* and Tribe Psychotrieae (Rubiaceae) inferred from ITS and rbcL sequence data. *Systematic Botany* 24(1): 5-27.
- NEWSTROM, L.E.; FRANKIE, G.W. & BAKER, H.G. 1994. A new classification for plant phenology based on flowering patterns in lowland tropical rain forest trees in La Selva, Costa Rica. *Biotropica* 26(2): 141-159.
- OLIVEIRA, P.E. 1994. Aspectos da reprodução de plantas do cerrado e conservação. *Boletim do Herbário Ezechias Paulo Heringer (Brasília)* 1: 34-45.
- ORNDUFF, R.O. 1970. The systematics and breeding systems of *Gelsemium* (Loganiaceae). *J. Arnold Arbor.* 51: 1-17.
- ORNDUFF, R.O. 1976. The reproductive system of *Amisinckia grandiflora*, a distylous species. *Systematic Botany* 1: 57-66.
- ORNDUFF, R.O. & PERRY, J. D. 1964. Reproductive biology of *Piriqueta caroliniana* (Turneraceae). *Rhodora* 66: 100-109.
- 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.
- PAILLER, T. & THOMPSON, J.D. 1997. Distyly and variation in heteromorphic incompatibility in *Gaertnera vaginata* (Rubiaceae) endemic to La Réunion Island. American Journal of Botany 84: 315-327.
- PASSOS, L. & SAZIMA, M. 1995. Reproductive biology of the distylous *Manettia luteo-rubra* (Rubiaceae). Botanic Acta 108: 309-313.
- PRIMACK, R.B. 1985. Patterns of flowering phenology in communities, populations, individuals and single flowers. IN: White, J. (ed.) Population structure and vegetation. Junk, Dordrecht: 571-593.
- REE, R.H. 1997. Pollen flow, fecundity and the adaptive significance of heterostyly in *Palicourea padifolia* (Rubiaceae). Biotropica 29 (3): 298-308.
- REICHARDT, K. 1989. Relações água-solo-planta em Mata Ciliar. IN: Barbosa, L.M. (coord). Anais do Simpósio sobre mata ciliar. Fundação Cargill. Campinas, SP.
- RIBEIRO, J.F. & WALTER, B.M.T. 1998. Fitofisionomias do bioma cerrado. In: SANO, S.M.; ALMEIDA, S.P. 1998. ED. Cerrado: ambiente e flora. Planaltina: EMBRAPA – CPAC, 556P.
- RICHARDS, A.J. 1986. Plant breeding systems. Allen & Unwin, London.
- RIVEROS, G.M.; BARRIA, O.R. & HUMANÁ, A.M. 1995. Self-compatibility in distylous *Hedyotis salzmännii* (Rubiaceae). Plant Systematics and Evolution 194: 1-8.
- ROSSI, L. 1994. A flora arbórea-arbustiva da mata da Reserva da Cidade Universitária "Armando de Salles Oliveira", (São Paulo, Brasil). Boletim do Instituto de Botânica 9: 1-105.

- SAZIMA, I., BUZATO, S. & SAZIMA, M. 1995. The Saw-billed Hermit *Ramphodon naevius* and its flowers in southeastern Brazil. *Journal of Ornithology* 136: 195-206.
- SHAMSI, S.R.A. & WHITEHEAD, F.H. 1974. Comparative ecophysiology of *Epilobium hirsutum* L. and *Lythrum salicaria* L. I. General biology, distribution and germination. *Journal of Ecology* 62: 279-90.
- SILVA, A.P. 1995. Biologia Reprodutiva e Polinização de *Palicourea rigida* H.B.K. (Rubiaceae). Dissertação de Mestrado. Universidade de Brasília. 106p.
- SOBREVILA, C. & M.T. ARROYO. 1982. Breeding systems in a montane tropical cloud forest in Venezuela. *Plant Systematics and Evolution* 140: 19-37.
- SOBREVILA, C., RAMIREZ, N. & ENRECH, N.X. 1983. Reproductive biology of *Palicourea fendleri* and *P. petiolaris* (Rubiaceae) heterostylous shrubs of a tropical cloud forest in Venezuela. *Biotropica* 15: 161-169.
- SOHMER, S.H. 1988. The nonclimbing species of the genus *Psychotria* (Rubiaceae) in New Guinea and the Bismarck Archipelago. *Bishop Museum Bulletins in Botany* : 1-339.
- TAYLOR, C.M. 1996. Overview of Psychotrieae (Rubiaceae) in the Neotropics. *Opera Botânica Bélgica* 7: 261-270.

Conclusões Gerais

Os padrões de floração observados nas duas espécies em estudo são parecidos, mas ocorrem em períodos distintos, já que em *Palicourea macrobotrys* ocorre de dezembro a junho e em *Psychotria poeppigiana* de junho a dezembro. As espécies não ocupam a mesma área, mas mesmo ocorrendo em fragmentos isolados, essas florações se estendem durante todo o ano. Isto pode ser interpretado como uma maneira de manter o principal polinizador das duas espécies, o beija-flor *Thalurania furcata*, em um determinado local, suprimindo suas necessidades durante todo o ano, em períodos e locais diferentes. A produção de frutos também ocorre durante todo o ano, se avaliarmos as duas espécies, o que pode funcionar também na manutenção de dispersores.

As espécies estudadas demonstram mais uma vez que há uma variação de sistemas reprodutivos na família Rubiaceae, uma das mais representativas no sub-bosque de matas tropicais. E essa variação muitas vezes tem fundamentos genéticos, como é o caso da homostília, mas efeitos antrópicos podem ter um impacto grande.

As espécies apresentaram sistemas reprodutivos diferentes, sendo a espécie *Psychotria poeppigiana* distílica e com um sistema de incompatibilidade fisiológico dialélico esporofítico, formando frutos somente em cruzamentos xenogâmicos intermorfos, podendo apresentar uma variação nesses níveis de incompatibilidade. Mostra-se também com um elevado índice de crescimento vegetativo, o que não interferiu no equilíbrio da população.

Já a espécie *Palicourea macrobotrys* pode ser homostílica e autocompatível, podendo ser resultante de uma população distílica, ou ainda de uma espécie ancestral distílica, já que possui características morfológicas remanescentes de espécies distílicas. Forma frutos em todos os tratamentos exceto apomixia, não apresentando nenhum sistema de incompatibilidade, que deve ter sido quebrado juntamente com a distília devido um novo seqüenciamento do supergene que comanda essas características. Não se pode afirmar isto para toda a espécie pois não se sabe a distribuição, e se verificou poucos exemplares em herbários.

Essa variação em sistemas reprodutivos de espécies próximas é resultado de pressões seletivas isoladas, o que faz com que estratégias como crescimento clonal e autocompatibilidade sejam uma saída para a perpetuação da espécie na falta de polinizadores específicos. Isto acontece facilmente em ambientes recém colonizados.

Todos esses fatores afetam muito a estrutura populacional dessas espécies. Estudos futuros, como o de dispersão e germinação das sementes, poderão enriquecer muito este trabalho.

Após analisar todos os aspectos fenológicos das espécies envolvidas no estudo, podemos confirmar a importância das mesmas no ambiente de sub-bosque de mata, como fornecedoras de recursos para diferentes visitantes florais, dispersores e até mesmo predadores de frutos e sementes, podendo ser espécies muito importantes em processos de revegetações e recomposições de áreas degradadas.