

ISLAINE FRANCIELY PINHEIRO DE AZEVEDO

**SISTEMAS REPRODUTIVOS EM ESPÉCIES NÃO-ARBÓREAS DE FRAGMENTO DE
FLORESTA ATLÂNTICA DO SUDESTE BRASILEIRO:
DIVERSIDADE, FREQUÊNCIA E CONDIÇÕES DERIVADAS**

**Tese apresentada à Universidade Federal
de Viçosa, como parte das exigências do
Programa de Pós-Graduação em
Botânica, para obtenção do título de
Doctor Scientiae.**

**VIÇOSA
MINAS GERAIS – BRASIL
2014**

**Ficha catalográfica preparada pela Biblioteca Central da
Universidade Federal de Viçosa - Câmpus Viçosa**

T

A994s
2014

Azevedo, Islaine Franciely Pinheiro de, 1983-
Sistemas reprodutivos em espécies não-arbóreas de
fragmento de Floresta Atlântica do sudeste brasileiro :
diversidade, frequência e condições derivadas / Islaine
Franciely Pinheiro de Azevedo. - Viçosa, MG, 2014.
61f. : il. (algumas color.) ; 29 cm.

Orientador : Milene Faria Vieira.
Tese (doutorado) - Universidade Federal de Viçosa.
Inclui bibliografia.

1. Plantas - Reprodução. 2. Autogamia. 3. Xenogamia.
4. Apomixia. I. Universidade Federal de Viçosa.
Departamento de Biologia Vegetal. Programa de
Pós-graduação em Botânica. II. Título.

CDD 22. ed. 571.82

ISLAINE FRANCIELY PINHEIRO DE AZEVEDO

**SISTEMAS REPRODUTIVOS EM ESPÉCIES NÃO-ARBÓREAS DE
FRAGMENTO DE FLORESTA ATLÂNTICA DO SUDESTE BRASILEIRO:
DIVERSIDADE, FREQUÊNCIA E CONDIÇÕES DERIVADAS**

Foi apresentada à Universidade Federal de Viçosa, como parte das exigências do Programa de Pós-Graduação em Botânica, para obtenção do título de *Doutor Scientiae*.


APROVADA: 22 de dezembro de 2014.


Ana Paula Santos Gonçalves


Yule Roberta Ferreira Nunes


Pedro Bond Schwartzbard


Rúbia Santos Fonseca


Milene Faria Vieira
(Orientadora)

Ao meu querido e amado sobrinho

Que se tornou meu Anjo da Guarda

Júnior Azevedo (In Memoriam)

Dedico.

AGRADECIMENTOS

Depois de tanto esforço, no auge da minha exaustão passa um filme de todos os momentos dedicados à construção dessa tese. Desses momentos me recordo com tamanha gratidão da participação de muitos personagens que direta ou indiretamente, próximos ou distantes, na prática ou em pensamento contribuíram para a realização desse trabalho. Agradeço: à FAPEMIG pela concessão da bolsa de estudo. Ao Programa de Pós-Graduação em Botânica pela formação profissional. À minha orientadora Milene Faria Vieira que me recebeu não só como aluna, mas com laços afetivos que transpassaram ao espaço acadêmico. Obrigada também pelas altas risadas compartilhadas. Aos meus companheiros de “sofrença” da Pós-Graduação. Os momentos de descontração na salinha da Pós e no RU foram fundamentais para a minha sanidade mental. O meu muito obrigada em particular para a Lívia Maria que se revelou uma grande amiga, ao Adriano que sempre se disponibilizou a me emprestar os seus conhecimentos e ao Anderson, meu irmão caçula de orientadora. Obrigada meus queridos pelos favores prestados, consultorias realizadas e concessões disponibilizados. Às minhas incansáveis estagiárias (Thamires, Kaori, Ana Flávia e Mariana) pela colaboração e companhia na realização dos trabalhos de campo. Aos funcionários do Herbário VIC e da Mata do Paraíso. Ao Reinaldo pelas ilustrações que evidenciaram os meus resultados. Às plantas da Mata do Paraíso que abrilhantaram o meu estudo proporcionando resultados fantásticos, muitos raros, outros inéditos, provenientes de um local que já foi negligenciado por outros pesquisadores. Os meus sinceros agradecimentos à minha família querida que me apoiou e compreendeu as minhas ausências nas datas comemorativas por estar longe de casa. À minha mãe, minha amiga, minha confidente, meu muro das lamentações, minha fortaleza, sempre do meu lado me incentivando e me acalmando nos momentos mais tensos e difíceis. Às minhas amigas de infância Fernanda, Juliana, Poliana, Sophia e Vivian que mesmo distantes acompanharam toda a minha luta e me enviaram muitas energias positivas.

Em especial ao Jarbas, meu amado, companheiro, amigo, estagiário. Obrigada por me acompanhar nos trabalhos de campo, muitas vezes debaixo de chuva, outras em feriados ou finais de semana. Obrigada pelos cuidados com o meu ombro, com as compressas de gelo, na tentativa de aliviar as minhas dores musculares. Obrigada pela compreensão, paciência, carinho, amor e principalmente por suportar o meu estresse.

A minha gratidão por todos será eterna!

RESUMO

AZEVEDO, Islaine Franciely Pinheiro de, D. Sc., Universidade Federal de Viçosa, dezembro de 2014. **Sistemas reprodutivos em espécies não-arbóreas de fragmento de Floresta Atlântica do sudeste brasileiro: diversidade, frequência e condições derivadas.** Orientadora: Milene Faria Vieira.

Os sub-bosques de florestas tropicais, onde se encontram as espécies não-arbóreas, apresentam uma enorme diversidade de sistemas reprodutivos e, no entanto, são frequentemente negligenciados em estudos de comunidade. O trabalho foi realizado na Estação de Pesquisa Treinamento e Educação Ambiental Mata do Paraíso e as informações estão dispostas em dois capítulos. No primeiro capítulo “Sistemas Reprodutivos em Espécies Não-arbóreas de Fragmento de Floresta Atlântica do Sudeste Brasileiro”, objetivou-se analisar a frequência dos sistemas reprodutivos (autogamia, xenogamia e apomixia) e relacionar a autocompatibilidade, autoincompatibilidade e a apomixia aos hábitos de crescimento, habitats, síndromes de polinização e também a ausência/presença do polinizador com os hábitos e habitats de 52 espécies não-arbóreas. Foram obtidas informações sobre o hábito, habitat, atributos florais e sistemas reprodutivos, in loco (24 espécies) e em estudos de outros autores (demais espécies). Os atributos florais verificados foram: hercogamia, dicogamia, enantioestilia, distilia e a apresentação secundária de pólen, todos facilitadores da polinização cruzada. Dentre as espécies, estudadas a frequência de espécies autógamas / autocompatíveis (48%) foi superior a de espécies xenógamas / autoincompatíveis (35%). Verificou-se que 76% das espécies autocompatíveis apresentaram algum tipo de barreira morfológica ou temporal à autopolinização, que se tornou ineficaz. A frequência de apomixia (17%) foi alta e diferiu dos valores obtidos em outros estudos de sub-bosque (<2%). As espécies autoincompatíveis são em sua maioria arbustivas, o interior da mata e a dependência por polinizadores; as autocompatíveis e apomíticas com o hábito herbáceo, área aberta e a independência por polinizadores. Em 65% dessas espécies foi verificada a independência do polinizador. Essa condição garante a reprodução das espécies no local afetado pelo depauperamento de polinizadores. Através das informações contidas no primeiro capítulo foi possível constatar que em sete espécies distílicas ocorreram alterações nas suas características reprodutivas. Diante dessa constatação foi escrito o segundo capítulo “Estratégias Reprodutivas Derivadas de Espécies Distílicas de Rubiaceae em Fragmento de Floresta Atlântica no Sudeste Brasileiro”, com o objetivo de descrever as estratégias reprodutivas derivadas da distilia que essas espécies

apresentaram. Foram realizadas observações sobre a quebra dos atributos hercogamia, presença dos morfos florais e sistema de incompatibilidade, que são relacionados ao sistema distílico. Nas espécies estudadas foram confirmadas as seguintes alterações no conjunto de atributos: ausência da hercogamia recíproca, monomorfismo e anisoplexia, ausência de polinizadores e perda total ou parcial do sistema de incompatibilidade. Diante dessas alterações foram observadas associações de estratégias reprodutivas derivadas do sistema distílico identificadas entre a distilia e autocompatibilidade total ou parcial, monomorfia e apomixia, homostilia e autoincompatibilidade, homostilia e autocompatibilidade e homostilia e apomixia. Essas estratégias parecem ter evoluído de forma independente, mesmo entre espécies congêneres. Os resultados desse estudo demonstram que entre as espécies não-arbóreas da Mata do Paraíso predominaram as espécies independentes de polinizadores (autógamas e apomíticas), incluído as que apresentaram estratégias reprodutivas derivadas da distilia. O predomínio desses sistemas reprodutivos independentes de polinizadores se converge como uma estratégia reprodutiva derivada que tem possibilitado a permanência das populações dessas plantas no local de estudo.

ABSTRACT

AZEVEDO, Islaine Franciely Pinheiro de, D. Sc., Universidade Federal de Viçosa, december 2014. **Reproductive systems in non-tree species of Atlantic Rainforest fragment of southeastern Brazil: diversity, frequency and derived conditions.** Adviser: Milene Faria Vieira.

Understories of Tropical Rainforests present an enormous diversity of reproductive systems, and yet they are frequently neglected in community studies. The work was conducted at Mata do Paraíso Station for Research, Training and Environmental Education and the information detailed along two chapters. In the first chapter “Reproductive Systems in Non-tree Species of Atlantic Rainforest Fragment of Southeastern Brazil”, the aims were to evaluate the frequency of the reproductive systems (autogamy, xenogamy and apomixis) and relate self-compatibility, self-incompatibility and apomixis to growth habits, habitats and pollination syndromes, and also associate the absence / presence of pollinators to the habits and habitats of 52 of non-tree species. Data on habit, habitats, floral traits and reproductive systems were obtained either in loco (24 species) or in studies by other authors (the other 28 species). Floral traits verified were: herkogamy, dichogamy, enantiostyly, distyly and secondary pollen presentation, all of which are outcrossing facilitators. Among the studied species the frequency of autogamous / self-compatible species (48%) was higher than that of xenogamous / self-incompatible ones (35%). Seventy-six percent of the self-compatible species present some type of either morphological or temporal barrier to self-pollination, which was ineffective. The frequency of apomixis (17%) was high and differed from the values obtained in other understory studies (<2%). Self-incompatible species are associated to shrubby habit, the forest interior, and the dependence on pollinators; self-compatible and apomictic ones to herbaceous habit, open areas and independence on pollinators. In 65% of these species there was independence on pollinators. This condition ensures species reproduction in sites affected by pollinator depletion. Through the information described in the first chapter I found that in seven distylous species there were alterations in the reproductive traits. Thus, in the second chapter “Derived Reproductive Strategies of Distylous Rubiaceae Species in Atlantic Rainforest Fragment in Southeastern Brazil”, the aim was to describe the distyly-derived reproductive strategies presented by these species. Observation on the breakdown of traits reciprocal herkogamy, presence of floral morphs and incompatibility system, all of which are related to the distylous system, were made. In these species alterations in the following traits were confirmed: absence of reciprocal

herkogamy, monomorphism and anisoplethy, absence of pollinators and total or partial loss of the incompatibility system. Due to these alterations, associations between reproductive strategies derived from the distylous system occurred: distyly and total or partial self-compatibility, monomorphism and apomixis, homostyly and self-incompatibility, homostyly and self-compatibility, and homostyly and apomixis. These strategies seem to have evolved independently, even among congeneric species. The results of this study show that in the Mata do Paraíso understory pollinator-independent plants (autogamous and apomictic) are the majority, including the species that present reproductive strategies derived from distyly. The predominance of these pollinator-independent reproductive systems converges as a derived reproductive strategy that has enabled the permanence of these plant populations in the studied site.

ÍNDICE

INTRODUÇÃO GERAL	01
REFERÊNCIAS.....	03
CAPÍTULO I. SISTEMAS REPRODUTIVOS EM ESPÉCIES NÃO-ARBÓREAS DE FRAGMENTO DE FLORESTA ATLÂNTICA DO SUDESTE BRASILEIRO	06
RESUMO.....	07
ABSTRACT.....	08
INTRODUÇÃO	09
MATERIAL E MÉTODOS.....	11
ÁREA DE ESTUDO.....	11
ESPÉCIES ESTUDADAS.....	12
HÁBITOS, HÁBITATS, ATRIBUTOS FLORAIS E SISTEMAS REPRODUTIVOS.....	13
ANÁLISE DOS DADOS.....	14
RESULTADOS.....	15
FREQUÊNCIA DOS HÁBITOS, HÁBITATS, ATRIBUTOS FLORAIS E SISTEMAS REPRODUTIVOS.....	15
RELAÇÃO DOS SISTEMAS DE COMPATIBILIDADE E APOMIXIA COM O HÁBITO, HÁBITAT E POLINIZADORES.....	22
DISCUSSÃO.....	24
FREQUÊNCIA DOS HÁBITOS, HÁBITATS, ATRIBUTOS FLORAIS E SISTEMAS REPRODUTIVOS.....	24
RELAÇÃO DOS SISTEMAS DE COMPATIBILIDADE E APOMIXIA COM O HÁBITO, HÁBITAT E POLINIZADORES.....	26
CONCLUSÕES.....	27
REFERÊNCIAS.....	28
CAPÍTULO II. ESTRATÉGIAS REPRODUTIVAS DERIVADAS DE ESPÉCIES DISTÍLICAS DE RUBIACEAE EM FRAGMENTO DE FLORESTA ATLÂNTICA NO SUDESTE BRASILEIRO	34
RESUMO.....	35
ABSTRACT.....	36
INTRODUÇÃO.....	37
MATERIAL E MÉTODOS.....	38
ÁREA DE ESTUDO.....	38
ESPÉCIES ESTUDADAS.....	39
OBSERVAÇÕES SOBRE QUEBRA DOS ATRIBUTOS RELACIONADOS AO SISTEMA DISTÍLICO.....	39
RESULTADOS.....	40
QUEBRA DOS ATRIBUTOS DISTÍLICOS E ESTRATÉGIAS DERIVADAS	40
DISCUSSÃO.....	44
CONCLUSÕES.....	47
REFERÊNCIAS.....	48
CONCLUSÕES GERAIS	52

INTRODUÇÃO GERAL

As angiospermas possuem enorme diversidade de sistemas reprodutivos que têm papel fundamental no seu processo evolutivo (Richards 1997; Barret et al. 2008; Karasawa et al. 2009). Nas florestas tropicais, onde há elevada heterogeneidade ambiental e riqueza em espécies vegetais, os sistemas reprodutivos também são diversos, inclusive entre plantas aparentadas, com características morfológicas e genéticas semelhantes (Vieira et al. 2012). Cada sistema apresenta vantagens e desvantagens, dependendo de diversos fatores, como a história de vida da planta, incluindo seu hábito e hábitat, e as características da sua biologia reprodutiva, em especial a presença ou ausência do polinizador (Bawa 1974; Sobrevila & Arroyo 1982; Bawa et al. 1985; Bullock 1985; Ramírez & Brito 1990; Proctor & Yeo 1996; Jaimes & Ramírez 1999; Wolowski et al. 2013).

Os sub-bosques de florestas tropicais formam um nicho ecológico de grande importância, sustentam alta riqueza de plantas e grande diversidade de sistemas reprodutivos e de polinizadores (Gentry & Emmons 1987; Bawa 1990; Kress & Beach 1994; Laska 1997). Nesse estrato, onde estão presente as espécies não-arbóreas, podem ocorrer alterações nas características reprodutivas em função de distúrbios ambientais, como a fragmentação de habitats (Girão et al. 2007) e a escassez de polinizadores (Siqueira Filho & Machado 2004). Esses distúrbios desestruturam a comunidade vegetal, em particular as populações de espécies dependentes de polinizadores. Entre essas plantas estão as espécies autoincompatíveis, distílicas e dióicas. Nelas, são desencadeadas pressões seletivas que interferem na estabilidade de suas populações, que selecionam estratégias reprodutivas alternativas visando a sua manutenção na área de ocorrência (Ganders 1979; Barrett 1992; Coelho & Barbosa 2003). As estratégias incluem, por exemplo, a perda da incompatibilidade, favorecendo a evolução da autogamia (Ganders 1979; Sakai & Wright 2008).

Estudos sobre os sistemas reprodutivos de espécies não-arbóreas são escassos (Gentry & Emmons 1987; Laska 1997; Oliveira & Amaral 2005; Kozera et al. 2009), especialmente com espécies da Floresta Atlântica, um dos biomas mais ameaçados do mundo (Myers et al. 2000). No estado de Minas Gerais, os remanescentes desse bioma são importantes reservatórios da biodiversidade (Lombardi & Gonçalves 2000). Entre eles, a Estação de Pesquisa Treinamento e Educação Ambiental Mata do Paraíso, área do presente estudo, se destaca como o maior fragmento florestal do município de

Viçosa, Zona da Mata de Minas Gerais, onde os remanescentes são considerados prioritários para a investigação científica (Drumond et al. 2005).

Devido às perturbações no passado, a Mata do Paraíso é composta por um mosaico de habitats e estádios sucessionais, que incluem pastos abandonados, florestas em diferentes estádios sucessionais, além de pequenas áreas de brejo (Lousada et al. 2004). Informações sobre os sistemas reprodutivos de espécies não-arbóreas da Mata do Paraíso resultam, principalmente, estudos de caso ou estudos que envolveram pequenos grupos de espécies congêneres (p. ex. Vieira & Shepherd 1999; Braz et al. 2000; Lima et al. 2005; Lima & Vieira 2006; Pereira et al. 2006; Vieira et al. 2007; Araújo 2008; Lelis 2008; Cruz et al. 2012; Silva et al. 2010; Godinho et al. 2011; Barbosa 2012; Fonseca et al. 2013; Silva & Vieira 2013; Miranda & Vieira 2014). Envolvendo a comunidade do sub-bosque, existe apenas um estudo, publicado recentemente, sobre os sistemas sexuais em diferentes estádios sucessionais (Fonseca & Vieira 2014). Diante desse cenário, procuramos fornecer informações sobre os sistemas reprodutivos de espécies não-arbóreas da Mata do Paraíso. As informações estão dispostas em dois capítulos: **Sistemas Reprodutivos em Espécies Não-arbóreas de Fragmento de Floresta Atlântica do Sudeste Brasileiro**, no qual foi analisada a frequência dos sistemas reprodutivos (autogamia, xenogamia e apomixia) de 52 espécies não-arbóreas. Adicionalmente, relacionamos os sistemas de compatibilidade (autocompatibilidade e autoincompatibilidade) e a apomixia aos hábitos de crescimento, habitats e síndromes de polinização. Buscamos responder às seguintes questões: 1) dentre as espécies não-arbóreas da área de estudo, a autogamia predomina sobre a xenogamia, seguindo a tendência observada em outros estudos? 2) os sistemas de compatibilidade e a apomixia estão relacionados aos tipos de hábito de crescimento, habitat, síndrome de polinização ou à ausência de polinizadores? 3) a dependência ou independência das plantas por polinizadores está relacionada com os hábitos de crescimento ou habitats?

Estratégias Reprodutivas Derivadas de Espécies Distílicas de Rubiaceae em Fragmento de Floresta Atlântica no Sudeste Brasileiro, no qual foram descritas estratégias reprodutivas derivadas da distílica em sete espécies de Rubiaceae. Essas espécies, que são consideradas distílicas, mostraram, conforme os resultados do capítulo anterior, alterações no sistema distílico. Assim, buscamos responder às seguintes questões: (1) quais são as alterações observadas no sistema distílico das espécies estudadas e (2) quais são as estratégias reprodutivas derivadas, que têm possibilitado a reprodução (por meio de sementes) dessas espécies, garantido a manutenção das populações locais?

REFERÊNCIAS

- Araújo, L. M. 2008. **Biologia Reprodutiva de espécies raras e ameaçadas de extinção de *Dorstenia L.* (Moraceae)**. Tese. Universidade Federal de Viçosa. Viçosa, MG.
- Barbosa, J. B. 2012. **Biologia reprodutiva de duas espécies ornitófilas de *Mutisia* (Mutisieae, Asteraceae): localização de áreas estigmáticas, biologia do pseudanto e sistemas reprodutivos**. Dissertação. Universidade Federal de Viçosa. Viçosa, MG.
- Barrett, S. C. H. 1992. Heterostylous genetic polymorphisms: model systems for evolutionary analysis. In: Barrett, S. C. H. (Ed.) **Evolution and function of heterostyly**. Monographs on Theoretical and Applied Genetics. Berlin, Springer-Verlag. Pp. 1-24.
- Barrett, S. C. H.; Colautti, R. I. & Eckert, C. G. 2008. Plant reproductive systems and evolution during biological invasion. **Molecular Ecology** **17**(1): 373-383.
- Bawa, K. S. 1974. Breeding systems of tree species of a lowland tropical community. **Evolution** 85-92.
- Bawa, K. S. 1990. Plant-pollinator interactions in tropical rain forests. **Annual Review of Ecology and Systematics** **21**: 399-422.
- Bawa, K. S.; Bullock, S. H.; Perry, D. R.; Coville, R. E. & Grayum, M. H. 1985. Reproductive biology of tropical lowland rain forest trees. II. Pollination systems. **American Journal of Botany**: 346-356.
- Braz, D. M.; Vieira, M. F. & Carvalho-Okano, R. M. 2000. Aspectos reprodutivos de espécies de Acanthaceae Juss de um fragmento florestal do município de Viçosa, Minas Gerais. **Revista Ceres** **47**(270): 229-239.
- Bullock, S. H. 1985. Breeding systems in the flora of a tropical deciduous forest in Mexico. **Biotropica** **17**(4): 287-301.
- Coelho, C. P. & Barbosa, A. A. A. 2003. Biologia reprodutiva de *Palicourea macrobotrys* Ruiz & Pavon (Rubiaceae): um possível caso de homostilia no gênero *Palicourea* Aubl. **Revista Brasileira de Botânica** **26**(3): 403-413.
- Cruz, K. C.; Lelis, S. M.; Godinho, M.; Fonseca, R. S.; Ferreira, P. S. F. & Vieira, M. F. 2012. Species richness of anthophilous butterflies of an Atlantic Forest fragment in Southeastern Brazil. **Revista Ceres** **59**: 571-579.
- Drummond, G. M.; Martins, C. S.; Machado, A. B. M.; Sebastião, F. A. & Antonini, Y. 2005. **Biodiversidade em Minas Gerais: um atlas para sua conservação**. 2ed. Belo Horizonte, Fundação Biodiversitas.
- Fonseca, R. S.; Campos, L. A. O. & Vieira, M. F. 2013. Melittophily and ornithochory in *Tilesia baccata* (Lf) Pruski: An Asteraceae of the Atlantic Forest understory with fleshy fruits. **Flora Morphology Distribution Functional Ecology of Plants** **208**(5): 370-380.
- Fonseca, R. S. & Vieira, M. F. 2014. Sistemas sexuais em diferentes estádios sucessionais no sub-bosque da Mata do Paraíso. In: Lima, G. S.; Ribeiro, G.A.; Gonçalves, W.; Martins, S. V. & Almeida, M. P. **Ecologia de Mata Atlântica Estudos Ecológicos na Mata do Paraíso**. Viçosa, Supremo. Pp.211- 232.
- Ganders, F. R. 1979. The biology of heterostyly. **New Zealand Journal of Botany** **17**(4): 607-635.
- Gentry, A. H. & Emmons, L. H. 1987. Geographical variation in fertility, phenology, and composition of the understory of neotropical forests. **Biotropica** **19**: 216-227.
- Girão, L. C.; Lopes, A. V.; Tabarelli, M. & Emilio, B. M. 2007. Changes in tree reproductive traits reduce functional diversity in a fragmented Atlantic Forest landscape. **Plos One** **908**(9): 1-12.

- Godinho, M. A. S.; Mantovani-Alvarenga, E. & Vieira, M. F. 2011. Germinação e qualidade de sementes de *Adenostemma brasilianum* (Pers.) Cass., Asteraceae nativa de sub-bosque de Floresta Atlântica. **Revista Árvore** **35**(6): 1197-1205.
- Jaimes, I. & Ramírez, N. 1999. Breeding systems in a secondary deciduous forest in Venezuela: the importance of life form, habitat, and pollination specificity. **Plant Systematics and Evolution** **215**(1): 23-36.
- Karasawa, M. M. G.; Oliveira, G. C. X.; Williams, J. H. & Veasey, E. A. 2009. Evolução das plantas com ênfase na forma de reprodução. In: Karasawa, M. M. G. (Ed.) **Diversidade reprodutiva de plantas**. Ribeirão Preto, Sociedade Brasileira de Genética. Pp.1-25.
- Kozera, C.; Rodrigues, R. R. & Dittrich, V. A. de O. 2009. Composição florística do sub-bosque de uma Floresta Ombrófila Densa Montana, Morretes, PR, Brasil. **Floresta Curitiba** **39**(2): 323-334.
- Kress, W. J. & Beach, J. H. 1994. Flowering plant reproductive systems. In: McDade, L. A.; Bawa, K. S.; Hespenheide, H. A. & Hartshorn, G. S. (Eds.) **La Selva: ecology and natural history of a neotropical rain forest**. Chicago, University of Chicago Press. Pp. 19-33.
- Laska, M. S. 1997. Structure of understory shrub assemblages in adjacent secondary and old growth tropical wet forests, Costa Rica. **Biotropica** **29**(1): 29-37.
- Lelis, S. M. 2008. **Biologia reprodutiva de *Bidens segetum* Mart. ex Colla (*Heliantheae*, *Asteraceae*)**. Dissertação. Universidade Federal de Viçosa. Viçosa, MG.
- Lima, N. A. de S.; Vieira, M. F.; Carvalho-Okano, R. M. & Azevedo, A. A. 2005. Cleistogamia em *Ruellia menthoides* (Nees) Hiern e *R. brevifolia* (Pohl) C. Ezcurra (*Acanthaceae*) em fragmento florestal do Sudeste brasileiro. **Acta Botanica Brasilica** **19**(3): 443-449.
- Lima, N. A. S. & Vieira, M. F. 2006. Fenologia de floração e sistema reprodutivo de três espécies de *Ruellia* (*Acanthaceae*) em fragmento florestal de Viçosa, Sudeste brasileiro. **Revista Brasileira de Botânica** **29**(4): 681-687.
- Lombardi, J. A. & Gonçalves, M. 2000. Composição florística de dois remanescentes de Mata Atlântica do sudeste de Minas Gerais, Brasil. **Revista Brasileira de Botânica** **23**(3): 255-282.
- Lousada, J. M.; Bauchspiess, C. & Martins, S. V. 2014. O mosaico sucessional em Floresta Estacional Semidecidual na Reserva Mata do Paraíso. In: Lima, G. S.; Ribeiro, G.A.; Gonçalves, W.; Martins, S. V. & Almeida, M. P. **Ecologia de Mata Atlântica: estudos ecológicos na Mata do Paraíso**. Viçosa, Supremo. Pp.43-62.
- Miranda, A. S. & Vieira, M. F. 2014. *Ruellia subsessilis* (Nees) Lindau (*Acanthaceae*): a species with a sexual reproductive system that responds to diferente water availability levels. **Flora** 50810.
- Myers, N.; Mittermeier, R. A.; Mittermeier, C. G.; Fonseca, G. A. B. & Kent, J. 2000. Biodiversity hotspots for conservation priorities. **Nature** **403**(6772): 853-858.
- Oliveira, A. N. & Amaral, I. L. 2005. Aspectos florísticos, fitossociológicos e ecológicos de um sub-bosque de terra firme na Amazônia Central, Amazonas, Brasil. **Acta Amazônica** **35**(1): 1-16.
- Pereira, Z. V.; Vieira, M. F. & Carvalho-Okano, R. M. 2006. Fenologia de floração, morfologia floral e sistema de incompatibilidade em espécies distílicas de *Rubiaceae* em fragmento florestal do sudeste brasileiro. **Revista Brasileira de Botânica** **29**(3): 471-480.
- Proctor, M. C. F. & Yeo, P. 1996. **The pollination of flowers**. Great Britain, Willian Collins Sons & Co Ltd. Glasgow.

- Ramires, N. & Brito, Y. 1990. Reproductive biology of a tropical palm swamp community in the Venezuelan Llanos. **American Journal of Botany** **77**: 1260-1271.
- Richards, A. J. 1997. **Plant breeding systems**. London, George Allen & Unwin.
- Sakai, S. & Wright, S. J. 2008. Reproductive ecology of 21 coexisting Psychotria species (Rubiaceae): when is heterostyly lost? **Biological Journal of the Linnean Society** **93**(1): 125-134.
- Silva, C. A. & Vieira, M. F. 2013. Sucesso reprodutivo de espécies distílicas de Psychotria (Rubiaceae) em sub-bosque de Floresta Atlântica. **Revista Árvore** **37**(2): 289-297.
- Silva, C. A.; Vieira, M. F. & Amaral, C. H. 2010. Floral attributes, ornithophily and reproductive success of Palicourea longepedunculata (Rubiaceae), a distylous shrub in southeastern Brazil. **Revista Brasileira de Botânica** **33**(2): 207-213.
- Siqueira-Filho, J. A. & Machado, I. C. S. 2001. Biologia reprodutiva de Canistrum aurantiacum E. Morren (Bromeliaceae) em remanescente da Floresta Atlântica, Nordeste do Brasil. **Acta Botanica Brasilica** **15**(3): 427-443.
- Sobrevila, C. & Arroyo, M. T. K. 1982. Breeding systems in a montane tropical cloud forest in Venezuela. **Plant Systematics and Evolution** **140**(1): 19-37.
- Vieira, M. F. & Shepherd, G. J. 1999. Pollinators of Oxypetalum (Asclepiadaceae) in southeastern Brazil. **Revista Brasileira de Biologia** **59**(4): 693-704.
- Vieira, M. F.; Andrade, M. R. S.; Bittencourt Jr., N. S. & Carvalho-Okano, R. M. 2007. Flowering phenology, nectary structure and breeding system in Corymborkis flava (Spiranthoideae:Tropidieae), a terrestrial orchid from a Neotropical forest. **Australian Journal of Botany** **55**(6): 635-642.
- Vieira, M. F.; Fonseca, R. S. & Araujo, L. M. 2012. Floração, polinização e sistemas reprodutivos em florestas tropicais. In: Martins, S. V. (Ed.) **Ecologia de florestas tropicais do Brasil**. 2 ed. Viçosa, Editora UFV. Pp. 53-84.
- Wolowski, M.; Saad, C. F.; Ashman, T. & Freitas, L. 2013. Predominance of self-compatibility in hummingbird-pollinated plants in the Neotropics. **Naturwissenschaften** **100**(1): 69-79.

CAPÍTULO I

SISTEMAS REPRODUTIVOS EM ESPÉCIES NÃO-ARBÓREAS DE FRAGMENTO DE FLORESTA ATLÂNTICA DO SUDESTE BRASILEIRO

RESUMO

Objetivou-se analisar a frequência dos sistemas reprodutivos de espécies não-arbóreas da Mata do Paraíso e relacionar os sistemas de compatibilidade e a apomixia aos hábitos de crescimento, hábitats, síndromes de polinização e também a ausência / presença do polinizador com os hábitos e hábitats. Foram analisadas 52 espécies e obtidas informações sobre hábito, hábitat, atributos florais e sistemas reprodutivos, in loco (24 espécies) ou em estudos de outros autores (demais espécies). Os atributos florais considerados foram a hercogamia, dicogamia, enantiostilia, distilia e a apresentação secundária de pólen. A frequência de espécies autógamas / autocompatíveis (48%) foi superior a de espécies xenógamas / autoincompatíveis (35%). Essa superioridade assemelha-se ao observado em outros estudos realizados com espécies não-arbóreas de florestas tropicais. Verificou-se que 76% das espécies autocompatíveis apresentaram algum tipo de barreira morfológica ou temporal à autopolinização, que se tornou ineficaz. Nesse caso, destaca-se *Maranta leuconeura* (Marantaceae). Nas espécies autógamas que possuem polinizadores pode ocorrer a xenogamia, caracterizando um sistema misto de reprodução, observado, por exemplo, em espécies de *Ruellia* (Acanthaceae). A frequência de apomixia (17%) foi alta e diferiu dos valores obtidos em outros estudos que incluíram espécies do sub-bosque (<2%). A distribuição dos sistemas de compatibilidade e da apomixia foi distinta entre os hábitos e hábitat. As espécies autoincompatíveis se relacionaram com o hábito arbustivo e o interior da mata; as autocompatíveis e apomíticas com o hábito herbáceo e área aberta. Com as síndromes de polinização houve relação similar das espécies autoincompatíveis e autocompatíveis com a melitofilia e relação da apomixia com a psicofilia. As espécies autoincompatíveis, dependentes de polinizadores, foram representadas principalmente por espécies distílicas de Rubiaceae. As autocompatíveis e apomíticas, independentes de polinizadores, foram representadas por espécies de diversas famílias, destacando-se as Asteraceae. Entre as espécies estudadas, 65% das plantas são independentes de polinizadores (autógamas ou apomíticas), provavelmente como consequência do seu histórico de desflorestamento, que deve ter influenciado no depauperamento de polinizadores ou na seleção das espécies com esses sistemas. A predominância desses sistemas tem sido interpretada como estratégias reprodutivas derivadas que possibilitam a permanência de populações locais, mesmo na ausência de polinizadores.

Palavras-chave: autogamia, xenogamia, apomixia, distilia, Rubiaceae, Asteraceae

ABSTRACT

The aim was to analyze the frequency of reproductive systems of species non-tree from Mata do Paraíso and associate self-compatibility, self-incompatibility and apomixis to growth habits, habitats and pollination syndromes, and also relate the absence / presence of pollinators to the habits and habitats. Fifty-two species were analyzed and data on habit, habitats, floral attributes and reproductive systems were obtained either in loco (24 species) or in studies by other authors (the other 28 species). Floral attributes verified were: herkogamy, dichogamy, enantiostyly, distyly and secondary pollen presentation. The frequency of autogamous / self-compatible species (48%) was higher than that of xenogamous / self-incompatible ones (35%). This superiority of the former resembles what has been observed in other studies conducted with species non-tree tropical rainforest. Seventy-six percent of the self-compatible species present some type of either morphological or temporal barrier to self-pollination, which was ineffective; notably, in this case, *Maranta leuconeura*. In pollinator-possessing autogamous species xenogamy might occur, thus characterizing a mixed reproductive system; e.g., *Ruellia* species. The frequency of apomixis (17%) was high and differed from the values obtained in other understory studies (<2%). Distribution of compatibility systems and apomixis was distinct between habits and habitat. Self-incompatible species are associated to shrubby habit and the forest interior; self-compatible and apomictic ones are related to herbaceous habit and open areas. Regarding pollination syndromes, there was a similar relation between self-incompatible and self-compatible species and melittophily, and between apomixis and psycophily. Self-incompatible species, pollinator-dependent, were mainly represented by distylous Rubiaceae species. Self-compatible and apomictic species, pollinator-independent, were represented by several families, but mainly Asteraceae species. Between species, 65% of pollinator-independent (either autogamous or apomictic), probably as a consequence of its history of deforestation, which may have resulted in pollinator depletion. The predominance of these systems has been interpreted as derived reproductive strategies that enable the permanence of local populations, even in the absence of pollinators.

Keywords: autogamy, xenogamy, apomixis, distyly, Rubiaceae, Asteraceae.

INTRODUÇÃO

Estudos têm demonstrado que, em florestas tropicais, a ocorrência e a frequência dos sistemas reprodutivos das plantas variam de acordo com: os hábitos de crescimento (do herbáceo ao arbóreo), os estratos florestais (do sub-bosque ao dossel) e o hábitat (interior e borda de florestas ou áreas abertas) (Bawa 1974; Bawa et al. 1985; Bullock 1985; Kress & Beach 1994; Jaimes & Ramírez 1999). A presença de polinizadores, assim como a sua ausência, também pode alterar a distribuição dos sistemas reprodutivos (Sobrevila & Arroyo 1982; Ramírez & Brito 1990; Jaimes & Ramírez 1999; Wolowski et al. 2013).

Em relação aos hábitos e estratos florestais, tem sido observado que no sub-bosque, onde se encontram as espécies não-arbóreas, com destaque para as herbáceas, há uma maior frequência da autocompatibilidade (Ramírez & Brito 1990; Kress & Beach 1994; Ramírez & Seres 1994) e as espécies arbóreas, do dossel, de autoincompatibilidade (Bawa 1974; Bawa et al. 1985; Bullock 1985). A incompatibilidade somada à dioícia, sistema sexual mais comumente relacionado com as espécies arbóreas, são os principais mecanismos que favorecem a xenogamia no dossel (Crowe 1964; Kearns & Inouye 1993; Endress 1994; Vallejo-Marín & Uyenoyama 2004). Em relação ao hábitat, nas áreas abertas há predomínio de espécies autógamias, sistema reprodutivo que favorece a colonização do ambiente (Jaimes & Ramírez 1999). A autogamia tem sido comumente interpretada como uma resposta à ausência ou ineficiência de polinizadores (Sobrevila & Arroyo 1982). Em comunidades vegetais alteradas plantas com sistema reprodutivo misto (autogamia e xenogamia) também respondem mais eficientemente às variações ambientais, resultando em maior sucesso reprodutivo (Schoen & Lloyd 1984; Goodwillie et al. 2005; Miranda & Vieira 2014).

Apesar das tendências citadas acima, a maioria dos estudos que analisou o perfil reprodutivo em comunidades vegetais foi realizado no dossel (Bawa 1974; Ruiz-Zapata & Arroyo 1978; Bawa et al. 1985; Bullock 1985; Kress & Beach 1994; Jaimes & Ramírez 1999; Oliveira & Gibbs 2000; Girão et al. 2007; Eckert et al. 2010; Freitas et al. 2010). No sub-bosque, onde se observa alta riqueza de plantas e de polinizadores (Bawa et al. 1985; Gentry & Emmons 1987; Bawa 1990; Kress & Beach 1994; Laska 1997), pouco se sabe sobre os sistemas reprodutivos de suas espécies vegetais (Kress & Beach 1994; Ramirez & Seres 1994).

Informações sobre os sistemas de autoincompatibilidade (associado às espécies xenógamas) e autocompatibilidade (associado às autógamias) é mais constante entre os estudos em comunidades vegetais (Bawa 1974; Ruiz-Zapata & Arroyo 1978; Bawa et al. 1985; Bullock 1985; Kress & Beach 1994; Jaimes & Ramirez 1999; Ramirez & Seres 1994; Oliveira & Gibbs 2000; Girão et al. 2007; Eckert et al. 2010; Freitas et al. 2010). Nesses estudos, a apomixia, sistema que evoluiu quase que exclusivamente em plantas perenes, incluindo as herbáceas e lenhosas (Richards 2003; Horandl 2010), tem sido negligenciada. Em muitos aspectos, a apomixia e a autogamia têm implicações evolutivas e ecológicas semelhantes e são sistemas vantajosos em ambientes alterados (Horandl 2010).

A Floresta Atlântica é um dos “hotspots” mundiais, pela excepcional concentração de espécies endêmicas, principalmente de plantas, mas também pela expressiva perda de hábitat (Myers et al. 2000). No Estado de Minas Gerais, os remanescentes de Floresta Atlântica apresentam elevada riqueza de espécies de plantas, alguns sendo destacados como importantes reservatórios da biodiversidade a serem preservados e merecedores de estudos adicionais (Lombardi & Gonçalves 2000). Entretanto, as informações disponíveis sobre os sistemas reprodutivos de espécies dessas matas são resultantes principalmente de estudos de caso (p. ex. Vieira & Grabalos 2003; Teixeira & Machado 2004a; b; Rossi et al. 2005; Virillo et al. 2007; Castro et al. 2008; Silva et al. 2010). Outros estudos envolveram pequenos grupos de espécies congêneres (p. ex. Braz et al. 2000; Lima & Vieira 2006; Pereira et al. 2006a). Estudos envolvendo comunidades são raros (Girão et al. 2007), em especial os que incluíram plantas não-arbóreas (Wolowski et al. 2013).

Desta forma, analisamos a frequência dos sistemas reprodutivos (autogamia, xenogamia e apomixia) de espécies não-arbóreas em fragmento de Floresta Atlântica, no sudeste brasileiro. Adicionalmente, relacionamos os sistemas de compatibilidade (autocompatibilidade e autoincompatibilidade) e a apomixia aos hábitos de crescimento, hábitats e síndromes florais; relacionamos também a ausência/presença do polinizador com os hábitos e hábitats e respondemos às seguintes questões: 1) entre as espécies não-arbóreas da área de estudo, a autogamia predomina sobre a xenogamia, seguindo a tendência observada em outros estudos? 2) os sistemas de compatibilidade e a apomixia estão relacionados aos tipos de hábito de crescimento, hábitat, síndrome de polinização ou à ausência de polinizadores? 3) a dependência ou independência das plantas por polinizadores está relacionada com os hábitos de crescimento e hábitats?

MATERIAL E MÉTODOS

Área de estudo - Este estudo foi realizado, de novembro de 2012 a maio de 2014, com observações e testes de polinização realizados semanalmente, na Estação de Pesquisa Treinamento e Educação Ambiental (EPTEA) Mata do Paraíso ($20^{\circ}48'07''S$, $42^{\circ}51'31''W$), localizada no município de Viçosa, Zona da Mata de Minas Gerais (Figura 1).

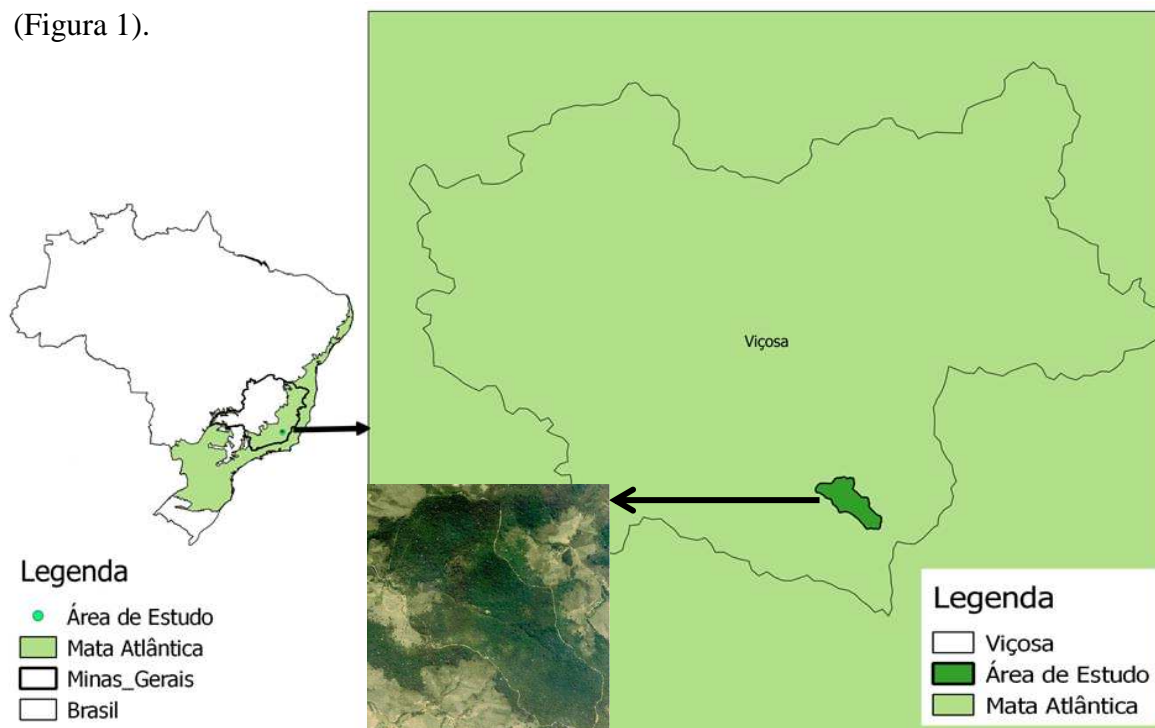


Figura 1: Distribuição original da Floresta Atlântica no Brasil (MMA 2014) e localização da área de estudo: Estação de Pesquisa Treinamento e Educação Ambiental Mata do Paraíso em Viçosa, Zona da Mata de Minas Gerais. Em destaque, situação original do fragmento.

A vegetação da região era originalmente constituída por florestas contínuas, inseridas nos domínios da Floresta Atlântica (Rizzini 1992). Atualmente, a vegetação remanescente da Zona da Mata Mineira é considerada de importância biológica muito alta, por apresentar elevada riqueza de espécies da fauna e da flora ameaçadas de extinção e fragmentos com grande potencial para conectividade, sendo prioritária para a investigação científica (Drumond et al. 2005). A Mata do Paraíso é o maior remanescente florestal do município de Viçosa, com aproximadamente 195 ha, cuja vegetação foi classificada como Floresta Estacional Semidecidual Montana (IBGE 2012) (Figura 2). Devido a seu histórico de desmatamento, exploração seletiva de madeira e invasão de gado, a área é formada por um mosaico sucessional, que inclui

pasto e os estádios inicial, médio e avançado de regeneração bem definidos (Pinto et al. 2008; Fonseca & Vieira 2014; Lousada et al. 2014).



Figura 2: Estação de Pesquisa Treinamento e Educação Ambiental Mata do Paraíso, Viçosa, Zona da Mata de Minas Gerais.

O clima de Viçosa é do tipo Cwb (mesotérmico com verões quentes e chuvosos e invernos frios e secos), segundo a classificação de Köppen. De acordo com a última normal climatológica (1961 a 1990), a estação seca concentra-se entre os meses de abril a setembro, com menos de 60 mm de chuva por mês e temperaturas variando de 10,1 a 26,6 °C, e a estação chuvosa entre outubro e março, apresentando pluviosidade maior que 100 mm mensais e temperaturas entre 15,8 e 30 °C (INMET 1992).

Espécies estudadas - Foram incluídas 52 espécies não-arbóreas (Tabela 1), pertencentes às famílias Asteraceae (21 espécies), Rubiaceae (16), Acanthaceae (5), Solanaceae (4), Apocynaceae (3), Marantaceae (1), Moraceae (1) e Orchidaceae (1). Desse total, 24 foram analisadas in loco. Outras 21 espécies, incluídas nas análises do presente trabalho, foram estudadas na Mata do Paraíso por outros autores. Por fim, as sete últimas espécies foram incluídas porque ocorrem no sub-bosque da Mata do Paraíso, mas foram estudadas por outros autores em outras áreas. A escolha do material analisado, em especial dos representantes de Asteraceae e Rubiaceae, foi devido à alta riqueza de suas espécies no sub-bosque da Mata do Paraíso (Pereira et al. 2006b; Ferreira et al. 2009). O material testemunho das espécies estudadas foi depositado no Herbário VIC (Código Coletor 1 á 28).

Hábitos, habitats, atributos florais e sistemas reprodutivos - O hábito de crescimento das 24 espécies estudadas in loco foi classificado em: erva, trepadeira, subarbusto e arbusto (Vidal & Vidal 2000) e o habitat em: interior e borda de mata e área aberta (Silva Junior et al. 2004; Lousada et al. 2014). Também foram registrados atributos florais como forma, cor, odor e período de antese, além de polinizadores (apenas quando observados), para a caracterização das síndromes de polinização cantarofilia, falenofilia, psicofilia, melitofilia, miofilia, ornitofilia e quiropterofilia, de acordo com Faegri & van der Pijl (1979). Atributos adicionais, que incluem aspectos da biologia das flores, foram analisados, visando subsidiar o estudo sobre o sistema reprodutivo (descrito abaixo). Esses atributos foram: barreira física à autopolinização (hercogamia), barreira temporal à autopolinização (dicogamia), dimorfismo floral (enantiofilia ou distília) e apresentação secundária de pólen.

Os testes de polinização foram realizados de acordo com os sugeridos por Dafni et al. (2005): polinização aberta (flores marcadas e deixadas expostas aos polinizadores), polinização cruzada (flores ensacadas e na ocasião da antese, polinizadas com grãos de pólen provenientes de outros indivíduos), autopolinização espontânea (flores ensacadas na pré-antese e mantidas assim até a frutificação ou sua queda), autopolinização manual (flores ensacadas em pré-antese e, na ocasião da antese, polinizadas com pólen proveniente da mesma flor) e apomixia (flores emasculadas na pré-antese e ensacadas; nos capítulos, as flores foram cortadas transversalmente logo acima do ovário, eliminando-se assim todos os verticilos florais). Nesses testes, o número de indivíduos utilizados por espécie variou de três a 15, dependendo da sua abundância, com exceção de *Solanum rufescens* Sendtn., com apenas um indivíduo. O número de flores por espécies também foi variável e dependente da unidade de polinização: flor ou inflorescência (capítulos em Asteraceae). Nas espécies de Asteraceae, os testes foram realizados utilizando o capítulo como unidade amostral. Nas espécies distílicas, a polinização cruzada foi realizada entre os morfos florais. Os demais testes foram realizados em indivíduos dos dois morfos florais.

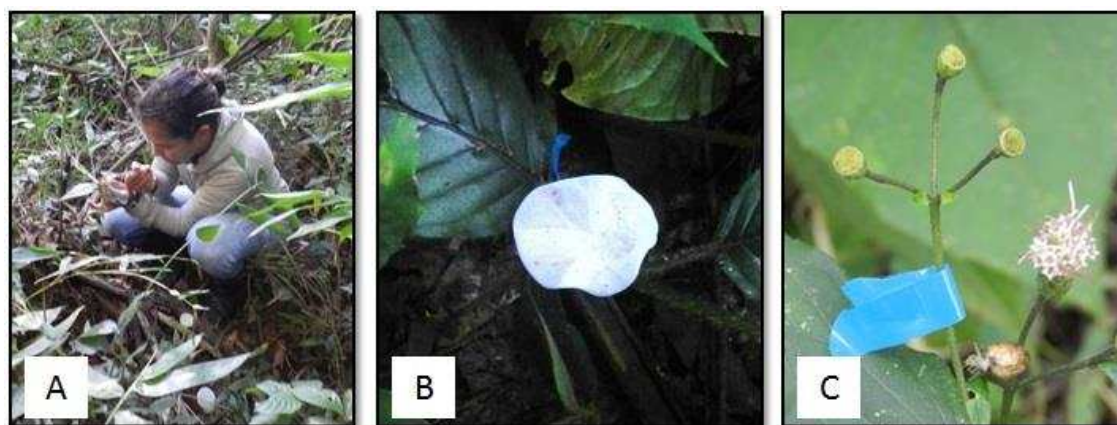


Figura 3: Realização dos testes de polinização. A) Polinização cruzada; B) autopolinização espontânea; C) apomixia em capítulos de Asteraceae.

Por meio dos testes de polinização foi determinada a apomixia, autogamia, xenogamia e, conseqüentemente, os sistemas de compatibilidade: autocompatibilidade e autoincompatibilidade. Nas espécies autógamas foram incluídas as autocompatíveis que se autopolinizam espontaneamente, independentes de polinizadores; nas xenógamas, foram incluídas as espécies autoincompatíveis, além das espécies autocompatíveis com alguma barreira que impeça a autopolinização espontânea, dependentes de polinizadores (adaptado de Jaimes & Ramírez 1999).

O conjunto de informações sobre os hábitos, habitats, atributos florais e sistemas reprodutivos das demais espécies foi obtido por meio da literatura: artigos publicados em periódicos nacionais e internacionais, teses, dissertações e monografias disponíveis “online”. As informações sobre polinizadores, para as espécies estudadas fora da Mata do Paraíso, não foram consideradas.

Análise dos dados - Para responder as questões 2 e 3, foram considerados os sistemas de compatibilidade (autocompatibilidade e autoincompatibilidade) e apomixia. Nessas análises as espécies foram consideradas como unidades amostrais. Em função da inexistência de algumas variáveis analisadas para determinadas espécies, o número de espécies avaliadas foi distinto entre as análises. A associação entre as variáveis foi verificada por meio do teste-G, utilizando os números (recomendado em Gotelli & Ellison 2011) de espécies para cada categoria. Posteriormente, os dados foram submetidos à Análise de Componentes Principais (PCA), por meio do software PC-Ord versão 6.0 (McCune & Mefford 2011), a fim de se observar a relação entre as variáveis analisadas.

RESULTADOS

Frequência dos hábitos, habitats, atributos florais e sistemas reprodutivos - O hábito (Tabela 1) mais representativo foi o arbustivo, observado em 20 espécies (38,5% do total), 90% delas pertencentes às famílias Rubiaceae e Solanaceae. O hábito herbáceo foi observado em 16 espécies (31%), 50% delas pertencentes à Asteraceae. O hábito trepador foi observado em nove espécies (17%), 89% em *Oxypetalum* ssp. (Apocynaceae) e *Mikania* ssp. (Asteraceae). Por último, foi observado o hábito subarbustivo em sete espécies (13,5%), seis são da família Asteraceae.

Entre os habitats (Tabela 1), 21 espécies (40,5%) ocorreram no interior da mata, 67% delas pertencentes às Rubiaceae. Em áreas abertas foram observadas 17 espécies (32,5%), 64,7% pertencentes às Asteraceae. Na borda, foram registradas 14 espécies (27%), 57% também pertencentes às Asteraceae. Portanto, cerca de 60% das espécies estudadas ocorreram em áreas com algum tipo de alteração da vegetação (abertas ou borda).

Todas as espécies apresentaram polinização do tipo biótica. As síndromes de polinização foram: melitofilia, verificada em 32 espécies (62%) e distribuída entre os representantes de todas as famílias estudadas; psicofilia, em 10 (20%), observada principalmente nas Asteraceae (oito espécies); ornitofilia, em oito (16%), quatro espécies de Acanthaceae, três de Rubiaceae e uma de Asteraceae; e falenofilia (2%), em apenas *Austroeupatorium inulaefolium* (Kunth) R.M. King & H. Rob. (Asteraceae) (Tabela 1).

A presença de polinizadores foi verificada em 35 espécies (67%) e a ausência em oito espécies (15,5%); para as demais espécies (nove, 17,5%) inexiste informações sobre presença ou ausência de polinizadores na área de estudo (Tabela 1). Entre as espécies com polinizadores, 21 (60%) foram independentes deles. Entre as espécies sem polinizadores ou sem informações, 14 (82%) também foram independentes deles (Tabela 1). A dependência por polinizadores para que ocorra a frutificação, portanto, ficou restrita a 18 espécies (35%, Tabela 1), 72% delas pertencentes às Rubiaceae.

A hercogamia foi observada em 22 espécies (42%), a dicogamia também em 22 (42%), a apresentação secundária de pólen em 24 (46%), a distilia em 13 (25%) e a enantiofilia em *Maranta leuconeura* E. Morren (Marantaceae) (2%; Tabela 1; Figura 4 A, B e C). As altas porcentagens ($\geq 40\%$) são resultantes de mecanismos associados em uma mesma espécie. Em Asteraceae, a dicogamia está associada à apresentação secundária de pólen e em Rubiaceae a distilia está associada à hercogamia (Tabela 1).

Os sistemas reprodutivos foram registrados nas seguintes frequências: 25 espécies (48%) autógamas e 18 (35%) xenógamas e nove (17%) apomíticas (Tabela 2). Excluindo-se as espécies apomíticas, foram registradas 29 espécies (56%) autocompatíveis e 14 (27%) autoincompatíveis (Tabela 2). A diferença observada entre os resultados dos sistemas reprodutivos e dos sistemas de compatibilidade foi a inclusão no grupo das espécies xenógamas, além das autoincompatíveis, quatro espécies autocompatíveis, *Oxypetalum* spp.(Apocynaceae) e *Corymborkis flava* (Sw.) Kuntze (Orchidaceae). Essas espécies apresentam barreira física (Tabela 1) à autopolinização espontânea e, portanto, são dependentes de polinizadores.

Entre as espécies autocompatíveis, 22 (76%) apresentaram mecanismos que tendem a favorecer a xenogamia como hercogamia, dicogamia, distilia, apresentação secundária de pólen e enantiofila. Nelas, entretanto, ocorreu a autopolinização espontânea (Tabelas 1 e 2). *M. leuconeura*, mesmo com a presença de mais de um desses mecanismos, apresentou 47% de frutos na autopolinização espontânea. Essa espécie possui flores com estrutura complexa, elaborado mecanismo de polinização, apresentação secundária de pólen na porção distal do estilete (Figura 4 D e E) e a liberação explosiva e irreversível do estilete, acionada pelo polinizador ao disparar o gatilho (Figura 4 G e H). No entanto, em flores de *M. leuconeura* foram observadas sutis alterações morfológicas da depressão estigmática, que aproximaram o local de apresentação secundária do pólen e a cavidade estigmática, de tal modo que alguns grãos foram observados sobre o estigma, antes mesmo da antese da flor (Figura 4 F). A hercogamia, portanto, tornou-se parcial. Observou-se também que 8% das espécies autocompatíveis, na presença de polinizadores, podem apresentar, além da autogamia, a xenogamia, caracterizando um sistema misto de reprodução, como é o caso das espécies de *Ruellia* ssp. e *Solanum rufescens* (Tabelas 1 e 2). Essa última apresentou 56% de frutificação na polinização aberta, provavelmente devido à atuação de polinizadores, e 8% de frutificação na autopolinização espontânea. *S. rufescens* é polinizada por abelhas que vibram suas anteras poricidas. Entretanto, foi observada nessa espécie a deposição de grãos de pólen na porção distal das pétalas, no botão floral em pré-antese, caracterizando uma apresentação secundária de pólen, inédita para o gênero. Essa apresentação somada à posição pendente dos botões florais favoreceu o contato do estigma receptivo com os grãos depositados na corola, resultando na autopolinização.

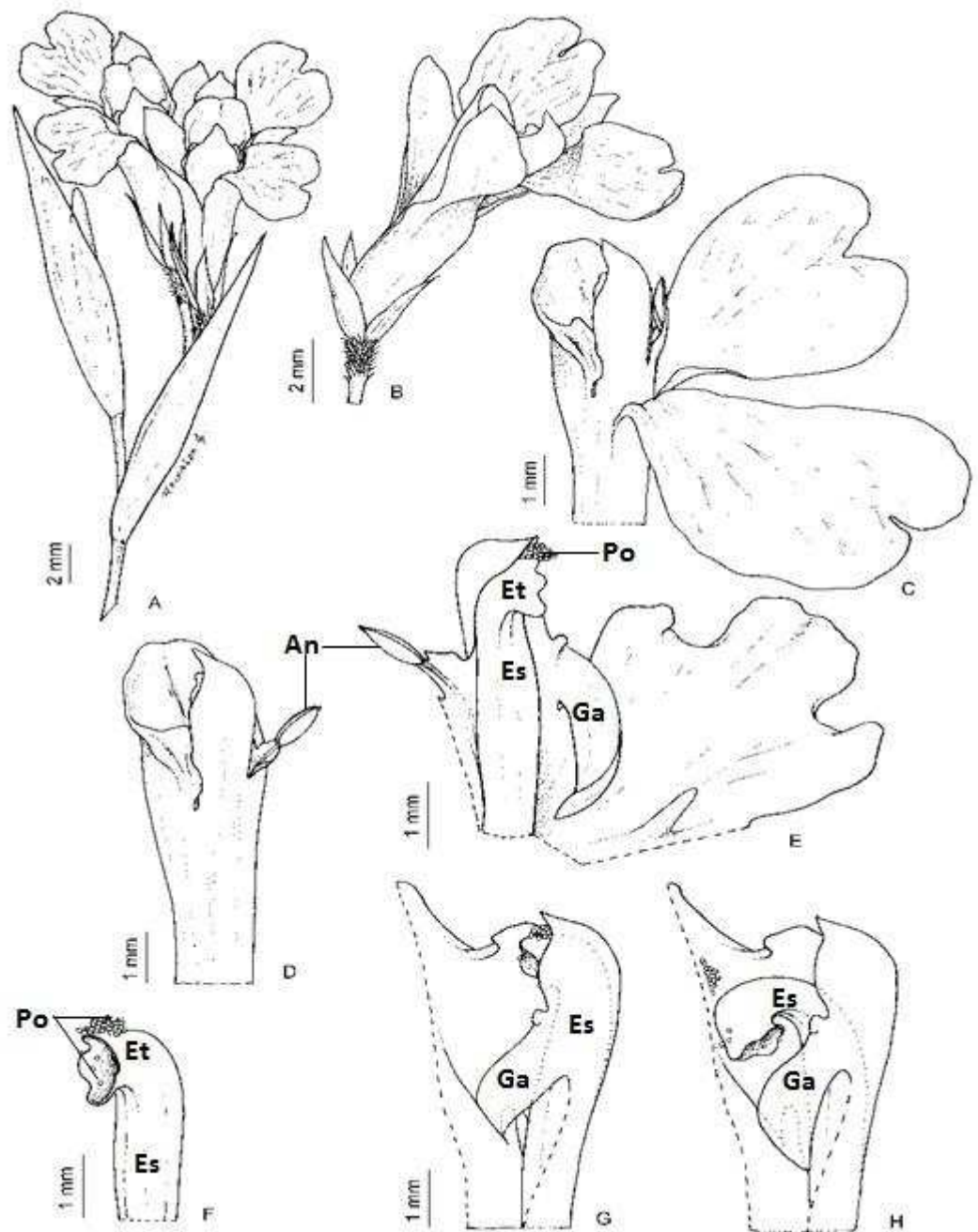


Figura 4: Flores de *Maranta leuconeura* E. Morren (Marantaceae). A) Inflorescência com um par de flores; B) flor isolada; C) partes florais voltadas para esquerda ou direita, caracterizando a enantiostilia; D e E) destaque para a antera (An) após deposição dos grãos de pólen (Po) sobre a depressão estigmática (Et), caracterizando a apresentação secundária de pólen; F) grãos de pólen (Po) na cavidade estigmática (Et); G e H) ilustração da liberação irreversível do estilete (Es) com o disparo do gatilho (Ga).

Tabela 1: Espécies do sub-bosque da Mata do Paraíso, em Viçosa, Sudeste brasileiro e informações sobre seu hábito (A = arbustivo, H = herbáceo, S = subarbustivo, T = trepador), hábitat, síndromes florais, polinizador (P = presente, Au = ausente, - = sem informação), dependência por polinizador (Dp) e a presença nas suas flores de hercogamia (He), dicogamia (D), distilia (Di), enantiostilia (E) e apresentação secundária de pólen (ASP). * = espécies estudadas fora da Mata do Paraíso.

Família/Espécie	Hábito	Hábitat	Síndrome	Polinizador	Dp	He	D	Di ou E	ASP	Referência
ACANTHACEAE										
<i>Justicia scheidweileri</i> V. A. W. Graham	H	Interior	Ornitofilia	P	Não	Não	Não	Não	Não	Braz et al. (2000)
<i>Mendoncia velloziana</i> Mart.	T	Borda	Ornitofilia	P	Sim	Sim	Não	Não	Não	Braz et al. (2000)
<i>Ruellia brevifolia</i> (Pohl) C. Ezcurra	H	Área Aberta	Ornitofilia	P	Não	Sim	Não	Não	Não	Braz et al. (2000); Lima & Vieira (2006)
<i>R. menthoides</i> (Ness) Hiern	H	Área Aberta	Melitofilia	P	Não	Sim	Não	Não	Não	Lima & Vieira (2006)
<i>R. subsessilis</i> (Ness) Lindau	S	Interior	Ornitofilia	Au	Não	Sim	Não	Não	Não	Lima & Vieira (2006); Miranda & Vieira (2014)
APOCYNACEAE										
<i>Oxypetalum appendiculatum</i> Mart.	T	Área Aberta	Melitofilia	P	Sim	Sim	Não	Não	Não	Vieira (1998); Vieira & Shepherd (1999)
<i>O. banksii</i> Roem & Schult. subsp. <i>banksii</i>	T	Área Aberta	Melitofilia	P	Sim	Sim	Não	Não	Não	Vieira (1998); Vieira & Shepherd (1999)
<i>O. mexiae</i> Malme	T	Borda	Melitofilia	P	Sim	Sim	Não	Não	Não	Vieira (1998); Vieira & Grabalos (2003)
ASTERACEAE										
<i>Adenostemma brasilianum</i> (Pers.) Cass.	H	Interior	Psicofilia	P	Não	Não	Sim	Não	Sim	Godinho (2007); Godinho et al. (2011)
<i>Ageratum conyzoides</i> L.	H	Área Aberta	Psicofilia	P	Não	Não	Sim	Não	Sim	Presente estudo
<i>Austro eupatorium inulaefolium</i> (Kunth) R.M. King & H. Rob.	S	Borda	Falenofilia	P	Não	Não	Sim	Não	Sim	Presente estudo
<i>Bidens segetum</i> Mart. ex Colla	S	Área Aberta	Psicofilia	P	Sim	Não	Sim	Não	Sim	Lelis (2008)
<i>B. pilosa</i> L.*	H	Borda	Melitofilia	-	Não	Não	Sim	Não	Sim	Werpachowski et al. (2004); Torres & Galeto (2008)
<i>Chromolaena laevigata</i> (Lam.) R.M. King & H. Rob.	A	Área Aberta	Melitofilia	P	Não	Não	Sim	Não	Sim	Presente estudo
<i>C. maximiliani</i> (Schrad.) R.M. King & H. Rob.	S	Área Aberta	Melitofilia	P	Não	Não	Sim	Não	Sim	Presente estudo
<i>Eupatorium pauciflorum</i> Kunth*	H	Área Aberta	Psicofilia	-	Não	Não	Sim	Não	Sim	Bertasso-Borges & Coleman (1998)
<i>E. squallidum</i> DC.*	S	Área Aberta	Psicofilia	-	Não	Não	Sim	Não	Sim	Coleman & Coleman (1988)
<i>Fleischmannia remotifolia</i> (DC.) R.M. King & H. Rob.	H	Borda	Melitofilia	P	Não	Não	Sim	Não	Sim	Presente estudo
<i>Grazielia intermedia</i> (DC.) R.M. King & H. Rob.	S	Área Aberta	Psicofilia	P	Não	Não	Sim	Não	Sim	Cruz (2009)
<i>Heterocondylus vitalbae</i> (DC.) R.M. King & Rob.	A	Área Aberta	Melitofilia	P	Não	Não	Sim	Não	Sim	Presente estudo
<i>Mikania argyreae</i> (DC.)	T	Área Aberta	Psicofilia	P	Não	Não	Sim	Não	Sim	Presente estudo
<i>M. cordifolia</i> (L.f.) Willd.	T	Borda	Melitofilia	P	Não	Não	Sim	Não	Sim	Presente estudo
<i>M. glomerata</i> Spreng.	T	Borda	Melitofilia	P	Não	Não	Sim	Não	Sim	Presente estudo
<i>M. hirsutissima</i> DC.	T	Área Aberta	Melitofilia	P	Não	Não	Sim	Não	Sim	Presente estudo
<i>Mutisia speciosa</i> Aiton ex Hook.	T	Borda	Ornitofilia	P	Não	Não	Sim	Não	Sim	Barbosa (2012)
<i>Sonchus oleraceus</i> L.*	H	Borda	Melitofilia	-	Não	Não	Sim	Não	Sim	Werpachowski et al. (2004); Torres & Galeto (2008)
<i>Sphagnetocola trilobata</i> (L.) Pruski*	H	Borda	Psicofilia	-	Não	Não	Sim	Não	Sim	Werpachowski et al. (2004)

Continuação Tabela 1

Família/Espécie	Hábito	Hábitat	Síndrome	Polinizador	Dp	He	D	Di ou E	ASP	Referência
ASTERACEAE										
<i>Tilesia baccata</i> (L. f.) Pruski	A	Interior	Melitofilia	P	Sim	Não	Sim	Não	Sim	Fonseca et al. (2013b)
<i>Trixis antimenorrhoea</i> Schrank	S	Área Aberta	Melitofilia	P	Não	Não	Sim	Não	Sim	Presente estudo
MARANTACEAE										
<i>Maranta leuconeura</i> E. Morren	H	Interior	Melitofilia	Au	Não	Sim	Sim	E	Sim	Presente estudo
MORACEAE										
<i>Dorstenia bonijesu</i> Carauta & C. Valente	H	Interior	-	Au	Não	Não	Sim	Não	Não	Araújo (2008)
ORCHIDACEAE										
<i>Corymborkis flava</i> (Sw.) Kuntze	H	Interior	Melitofilia	P	Sim	Sim	Não	Não	Não	Vieira et al. (2007)
RUBIACEAE										
<i>Chiococca alba</i> (L.) Hitchc.*	A	Área Aberta	Psicofilia	-	Não	Sim	Não	Di	Sim	Castro et al. (2008)
<i>Coccocypselum geophiloides</i> Wawra	H	Interior	Melitofilia	Au	Não	Não	Não	Não	Não	Presente estudo
<i>C. hasslerianum</i> Chodat	H	Interior	Melitofilia	Au	Não	Sim	Não	Di	Não	Presente estudo
<i>Faramea multiflora</i> A. Rich. ex DC	A	Interior	Psicofilia	Au	Não	Não	Não	Não	Não	Presente estudo
<i>Palicourea longipedunculata</i> Gardner	A	Interior	Ornitofilia	P	Sim	Sim	Não	Di	Não	Silva et al. (2010)
<i>P. marcgravii</i> A. St.-Hil.	A	Interior	Ornitofilia	-	Sim	Sim	Não	Di	Não	Pereira et al. (2006a)
<i>Psychotria carthagenensis</i> Jacq.*	A	Interior	Melitofilia	-	Não	Sim	Não	Di	Não	Consoralo et al. (2011); Koch et al. (2010)
<i>P. conjugens</i> Müll. Arg.	A	Interior	Melitofilia	P	Sim	Sim	Não	Di	Não	Silva & Vieira (2013)
<i>P. hastisepala</i> Müll. Arg.	A	Interior	Melitofilia	P	Sim	Sim	Não	Di	Não	Silva & Vieira (2013)
<i>P. stachyoides</i> Benth.	H	Interior	Melitofilia	Au	Não	Sim	Não	Di	Não	Presente estudo
<i>P. myriantha</i> Müll. Arg.	A	Interior	Melitofilia	Au	Sim	Não	Não	Não	Não	Presente estudo
<i>P. nuda</i> (Cham. & Schltdl.) Wawra	A	Interior	Ornitofilia	-	Sim	Sim	Não	Di	Não	Pereira et al. (2006)
<i>P. sessilis</i> Vell.	A	Borda	Melitofilia	P	Sim	Sim	Não	Di	Não	Silva & Vieira (2013)
<i>P. subsphatulata</i> (Müll. Arg.) C.M. Taylor	A	Interior	Melitofilia	P	Não	Sim	Não	Di	Não	Presente estudo
<i>P. vellosiana</i> Benth.	A	Interior	Melitofilia	P	Não	Sim	Não	Di	Não	Presente estudo
<i>Rudgea lanceolata</i> (Schltdl. & Cham.) Benth.	A	Interior	Melitofilia	P	Sim	Sim	Não	Di	Não	Presente estudo
SOLANACEAE										
<i>Solanum decompositiflorum</i> Sendtn.	A	Borda	Melitofilia	P	Sim	Não	Não	Não	Não	Presente estudo
<i>S. hexandrum</i> Vell.	A	Área Aberta	Melitofilia	P	Sim	Não	Não	Não	Não	Presente estudo
<i>S. rufescens</i> Sendtn.	A	Borda	Melitofilia	P	Não	Não	Não	Não	Sim	Presente estudo
<i>S. warmingii</i> Hiern	A	Borda	Melitofilia	P	Sim	Não	Não	Não	Não	Presente estudo

Tabela 2: Resultados dos testes de polinização (AE = autopolinização espontânea, AM = autopolinização manual, PC = polinização cruzada, PA = polinização aberta, AP = apomixia, - = sem informação) em 24 espécies do sub-bosque da Mata do Paraíso, em Viçosa, Sudeste brasileiro e informações sobre autogamia, xenogamia, apomixia e os sistemas de compatibilidade (AC = autocompatibilidade, AI = autoincompatibilidade) das espécies estudadas.* = espécies estudadas fora da Mata do Paraíso.

Família/Espécie	AE	AM	PC	PA	AP	Sistemas Reprodutivo	Sistemas de Compatibilidade	Referências
		Nº de flores / Nº de frutos (%)						
ACANTHACEAE								
<i>Justicia scheidweileri</i>						Autogamia	AC	Braz et al. (2000)
<i>Mendoncia velloziana</i>						Xenogamia	AI	Buzato (1990); Braz et al. (2000)
<i>Ruellia brevifolia</i>						Autogamia	AC	Braz et al. (2000); Lima & Vieira (2006)
<i>R. menthoides</i>						Autogamia	AC	Lima & Vieira (2006)
<i>R. subsessilis</i>						Autogamia	AC	Lima & Vieira (2006); Miranda & Vieira (2014)
APOCYNACEAE								
<i>Oxypetalum appendiculatum</i>						Xenogamia	AC	Vieira (1998); Vieira & Shepherd (1999)
<i>O. banksii</i> subsp. <i>banksii</i>						Xenogamia	AC	Vieira (1998); Vieira & Shepherd (1999)
<i>O. mexiae</i>						Xenogamia	AC	Vieira (1998); Vieira & Grabalos (2003)
ASTERACEAE								
<i>Adenostemma brasilianum</i>						Autogamia	AC	Godinho (2007); Godinho et al. (2011)
<i>Ageratum conyzoides</i>	1450/1283 (88)	-	-	1450/1153(79)	1450/89(6)	Apomixia?	-	Presente estudo
<i>Austroeupatorium inulaefolium</i>	147/147(100)	-	-	84/70(83)	63/4(6)	Apomixia?	-	Presente estudo
<i>Bidens segetum</i>						Xenogamia	AI	Lelis (2008)
<i>B. pilosa</i> *						Autogamia	AC	Werpachowski et al. (2004); Torres & Galeto (2008)
<i>Chromolaena laevigata</i>	110/88(80)	-	-	528/332(63)	110/0(0)	Autogamia	AC	Presente estudo
<i>C. maximiliani</i>	750/721(96)	-	-	750/662(88)	750/62(8)	Apomixia?	-	Presente estudo
<i>Eupatorium pauciflorum</i> *						Apomixia	-	Bertasso-Borges & Coleman (1998)
<i>E. squalidum</i> *						Apomixia	-	Coleman & Coleman (1988)
<i>Fleischmannia remotifolia</i>	600/355(59)	-	-	600/533(89)	600/3(0,5)	Autogamia	AC	Presente estudo
<i>Grazielia intermedia</i>						Apomixia	-	Cruz (2009)
<i>Heterocondylus vitalbae</i>	1275/1074(84)	-	-	1275/1275(100)	1275/0(0)	Autogamia	AC	Presente estudo
<i>Mikania argyreia</i>	100/76(76)	-	-	100/84(84)	100/0(0)	Autogamia	AC	Presente estudo
<i>M. cordifolia</i>	100/83(83)	-	-	100/82(82)	100/0(0)	Autogamia	AC	Presente estudo
<i>M. glomerata</i>	100/99(99)	-	-	100/100(100)	100/0(0)	Autogamia	AC	Presente estudo
<i>M. hirsutissima</i>	100/94(94)	-	-	100/99(99)	100/0(0)	Autogamia	AC	Presente estudo
<i>Mutisia speciosa</i>						Autogamia	AC	Barbosa (2012)
<i>Sonchus oleraceus</i> *						Autogamia	AC	Werpachowski et al.(2004); Torres & Galeto (2008)

Continuação Tabela 2

Família/Espécie	AE	AM	PC	PA	AP	Sistemas Reprodutivo	Sistemas de Compatibilidade	Referências
	Nº de flores / Nº de frutos (%)							
ASTERACEAE								
Sphagneticola trilobata*						Autogamia	AC	Werpachowski et al. (2004)
Tilesia baccata						Xenogamia	AI	Fonseca et al. (2013b)
Trixis antimenorrhoea	325/300(92)	-	-	325/303(93)	325/0(0)	Autogamia	AC	Presente estudo
MARANTACEAE								
Maranta leuconeura	401/187(47)	45/27(60)	-	45/22(49)	45/0(0)	Autogamia	AC	Presente estudo
MORACEAE								
Dorstenia bonijesu						Apomixia	-	Araújo (2008)
ORCHIDACEAE								
Corymborkis flava						Xenogamia	AC	Vieira et al. (2007)
RUBIACEAE								
Chiococca alba*						Autogamia	AC	Castro et al. (2008)
Coccocypselum geophiloides	32/17(53)	27/22(81)	15/7(47)	34/17(50)	23/14(61)	Apomixia	-	Presente estudo
C. hasslerianum	22/9(41)	10/0(0)	-	32/8(25)	16/4(25)	Apomixia	-	Presente estudo
Faramea multiflora	22/8(36)	20/8(40)	20/8(40)	30/13(43)	25/0(0)	Autogamia	AC	Presente estudo
Palicourea longipedunculata						Xenogamia	AI	Silva et al. (2010); Consolaro (2008)
P. marcgravii						Xenogamia	AI	Pereira et al. (2006)
Psychotria carthagenensis*						Autogamia	AC	Consolaro et al. (2011); Koch et al. (2010)
P. conjugens						Xenogamia	AI	Silva & Vieira (2013)
P. hastisepala						Xenogamia	AI	Silva & Vieira (2013)
P. stachyoides	35/7(20)	25/0(0)	-	27/3(11)	25/0(0)	Autogamia	AC	Presente estudo
P. myriantha	73/0(0)	5/0(0)	-	60/6(10)	25/0(0)	Xenogamia	AI?	Presente estudo
P. nuda*						Xenogamia	AI	Castro & Araújo (2004)
P. sessilis						Xenogamia	AI	Silva & Vieira (2013)
P. subsphatulata	33/4(12)	30/1(3)	39/9(23)	33/6(18)	30/0(0)	Autogamia	AC	Presente estudo
P. vellosiana	54/4(7)	41/2 (5)	36/13(36)	54/25(46)	45/0(0)	Autogamia	AC	Presente estudo
Rudgea lanceolata	60/0(0)	26/0(0)	25/16(64)	57/22(38)	28/0(0)	Xenogamia	AI	Presente estudo
SOLANACEAE								
Solanum decompositiflorum	15/0(0)	15/0(0)	15/11(73)	15/4(26)	15/0(0)	Xenogamia	AI	Presente estudo
S. hexandrum	15/0(0)	15/0(0)	15/11(73)	15/2(13)	15/0(0)	Xenogamia	AI	Presente estudo
S. rufescens	25/2(8)	15/0(0)	-	25/14(56)	15/0(0)	Autogamia	AC	Presente estudo
S. warmingii	15/0(0)	15/0(0)	-	15/5 (100)	15/0(0)	Xenogamia	AI	Presente estudo

Relação dos sistemas de compatibilidade e apomixia com o hábito, hábitat e polinizadores - A distribuição dos sistemas de compatibilidade e apomixia foi distinta entre os hábitos ($G = 33,70$; $gl = 6$, $p < 0,0001$; $n = 50$) e as síndromes de polinização ($G = 11,50$; $gl = 4$, $p < 0,021$; $n = 50$), evidenciando que a ocorrência desses sistemas reprodutivos está fortemente associada à essas duas variáveis. Não houve relação significativa entre os sistemas de compatibilidade e apomixia e o hábitat ($G = 5,96$; $gl = 4$, $p < 0,202$; $n = 50$) e a ausência de polinizadores ($G = 2,23$; $gl = 2$, $p < 0,33$; $n = 40$).

A PCA mostrou a relação da autoincompatibilidade com espécies arbustivas e uma relação contrária dessas espécies com a autocompatibilidade. Foi demonstrada a relação do hábito herbáceo com a autocompatibilidade e apomixia (Figura 5A). Nessa análise, o primeiro eixo apresentou autovalor de 1,66 e explicou 55,40% da variação. Esse eixo foi determinado principalmente pela autoincompatibilidade e pela apomixia. O segundo apresentou autovalor de 0,95 e explicou 31,63% da variação, esse eixo foi determinado, principalmente, pela autocompatibilidade.

Apesar da análise do teste-G não ter apresentando associações significativas entre os sistemas de compatibilidade e apomixia com o hábitat, a PCA demonstrou fortes relações de espécies que ocorrem no interior com o sistema de autoincompatibilidade e de espécies de área aberta com a apomixia. A autocompatibilidade também pode ser associada à área aberta. Essa PCA apresentou o primeiro eixo com autovalor de 1,814, explicando 60,50% da variação, e foi determinado principalmente pela apomixia. O segundo eixo apresentou autovalor de 1,186, explicação 39,52%, e foi determinado principalmente pela autoincompatibilidade (Figura 5B).

Com as síndromes de polinização, a PCA demonstrou relação entre a psicofilia e a apomixia e da melitofilia, similarmente, relacionada à autoincompatibilidade e autocompatibilidade. A ornitofilia, por outro lado, apresentou-se pouco relacionada com os sistemas de compatibilidade (Figura 6A). O primeiro eixo apresentou autovalor de 1,884 e explicou 63% da variação. Esse eixo foi determinado, principalmente, pela autoincompatibilidade e autocompatibilidade. O segundo eixo apresentou autovalor de 1,116 e explicou 37% da variação, sendo determinado pela apomixia.

Foi observada relação da dependência das espécies por polinizadores e os hábitos ($G = 15,822$; $gl = 3$, $p < 0,001$; $n = 52$), não sendo encontrada relação com os hábitats ($G = 0,745$; $gl = 2$, $p < 0,688$; $n = 52$). A PCA demonstrou relação da dependência do polinizador com o hábito arbustivo e da independência do polinizador com o hábito herbáceo. Com os demais hábitos o papel do polinizador não apresentou

uma forte relação (Figura 6B). O primeiro eixo apresentou autovalor de 1,295 e explicou 65% da variação. O segundo eixo apresentou autovalor de 0,705 e explicou 35% da variação.

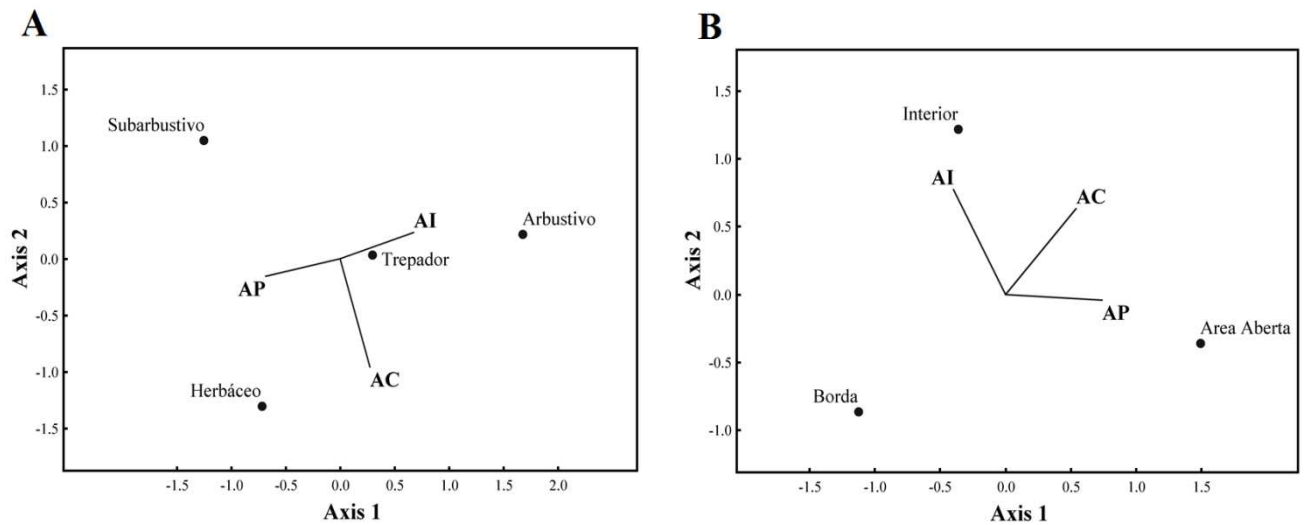


Figura 5: Relação dos sistemas de compatibilidade e apomixia com: A) hábitos de crescimento e B) habitats das espécies do sub-bosque da Mata do Paraíso. AC = autocompatibilidade, AI = autoincompatibilidade, AP = apomixia.

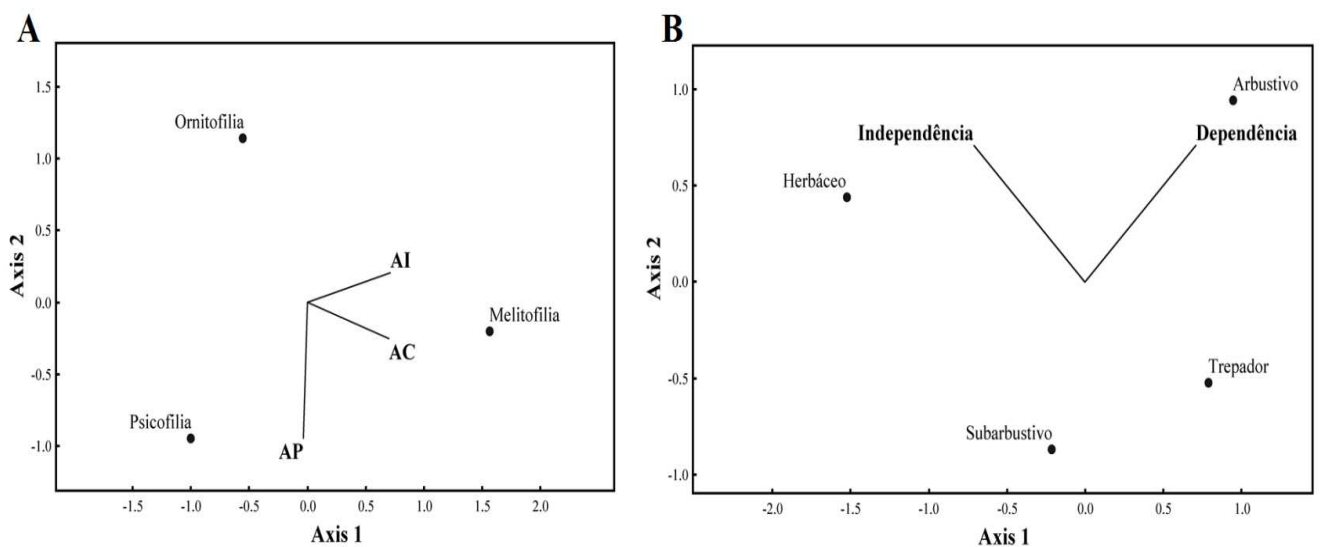


Figura 6: A) Relação dos sistemas de compatibilidade e apomixia com as síndromes de polinização e B) relação da independência ou dependência das espécies do sub-bosque da Mata do Paraíso por polinizadores com o hábito de crescimento. AC = autocompatibilidade, AI = autoincompatibilidade, AP = apomixia.

DISCUSSÃO

Frequência dos hábitos, habitats, atributos florais e sistemas reprodutivos -

Distintos hábitos, habitats e atributos florais em espécies não-arbóreas, como os que foram registrados, eram o esperado. Diversos estudos têm apontado a alta riqueza de plantas, com características morfológicas distintas, e de polinizadores entre as espécies que compõem os sub-bosques de florestas tropicais (Bawa et al. 1985; Gentry & Emmons 1987; Bawa 1990; Kress & Beach 1994; Laska 1997).

Informações sobre atributos florais, tais como hercogamia, dicogamia, enantiofilia, distília, apresentação secundária de pólen e presença/ausência de polinizadores são raramente fornecidas em estudos que envolveram sistemas reprodutivos de comunidades vegetais (Ramírez & Seres 1994; Jaimes & Ramírez 1999). Esses atributos são geralmente facilitadores da xenogamia (Ganders 1979; Proctor et al. 1996; Barrett 2002) mas, no presente estudo, foram, para a maioria das espécies, ineficazes. Houve, portanto, o predomínio da autogamia / autocompatibilidade (48%) sobre a xenogamia / autoincompatibilidade (35%), de modo similar aos resultados obtidos em estudos realizados com espécies não-arbóreas em outras comunidades vegetais tropicais (Arroyo & Squeo 1990; Kress & Beach 1994; Ramirez & Seres 1994; Barbosa 1997; Jaimes & Ramirez 1999).

No presente estudo, a autocompatibilidade foi observada em todas as famílias analisadas, com destaque para Asteraceae. Essa família foi representada principalmente por plantas herbáceas, que habitam áreas abertas ou borda de mata. A autoincompatibilidade, por outro lado, foi observada, principalmente, entre as espécies distílicas de Rubiaceae, dimorfismo floral associado à esse sistema (Barrett & Shore 2008). Essa família é uma das mais ricas e abundantes no sub-bosque (Gentry & Emmons 1987; Judd et al. 1999), inclusive no da área de estudo (Pereira et al. 2006b), fato que reflete nos resultados obtidos. A autoincompatibilidade também foi observada em famílias com espécies autocompatíveis (Acanthaceae, Asteraceae e Solanaceae) e com espécies apomíticas (Asteraceae e Rubiaceae). Essa diversidade de mecanismos reprodutivos é comum em um mesmo grupo de plantas com distintos níveis taxonômicos (p. ex., gêneros e famílias) (Richards 1997).

A autogamia está fortemente associada à ambientes alterados, aos primeiros estádios de sucessão e, principalmente, às plantas com o ciclo de vida curto (Jaimes & Ramírez 1999). Nessas condições, fica aumentada a capacidade das espécies em colonizar um ambiente e de garantir a frutificação na ausência de polinizadores (Busch

2005; Busch & Delph 2012), tal como observado na maioria das espécies estudadas. Apenas 8% das espécies de Marantaceae se autopolinizam (Pischtschan & Claben-Bockhoff 2010; Ley & Claben-Bockhoff 2012) e os dados aqui coletados de *Maranta leuconeura* ampliam o número de espécies dessa família que se tornaram independentes de polinizadores.

A evolução da autogamia em função da ausência ou escassez de polinizadores tem sido amplamente investigada (Fausto et al. 2001; Herrera et al. 2001; Elle & Carney 2003; Miranda & Vieira 2014). Na ausência, a autopolinização espontânea é obrigatória (Fausto et al. 2001; Miranda & Vieira 2014). Com a atuação esporádica do polinizador, a condição que tende a se estabelecer é o sistema misto, com a autopolinização ocorrendo na ausência do polinizador e a polinização cruzada na presença (Kearns & Inouye 1993; Herrera et al. 2001). O balanço entre a autogamia e xenogamia também favorece a manutenção das populações em ambientes alterados, como parece ser o caso das espécies analisadas de *Ruellia* ssp. (Lima & Vieira 2006; Miranda & Vieira 2014) e *Solanum rufescens*.

A porcentagem registrada de espécies apomíticas foi alta. Em estudos de comunidade, a apomixia quando registra foi nula (Jaimes & Ramirez 1999; Machado et al. 2006) ou observada em menos de 2% das espécies estudadas (Arroyo & Squeo 1990). Diante desses dados, as espécies não-arbóreas do presente estudo mostram um perfil reprodutivo inédito, com mais espécies apomíticas que todos os outros estudos que tiveram abordagem semelhante. Esse perfil seria ainda mais destoante se tivessem sido incluídas, entre as espécies estudadas, as da família Melastomataceae. Essa família, representada na área de estudo por 24 espécies (Fonseca et al. 2013a), possui o maior complexo apomítico da região tropical (Goldenberg & Shepherd 1998), em particular na tribo Miconieae. Na Mata do Paraíso foram coletadas 21 espécies dessa tribo (Fonseca et al. 2013a).

Na área de estudo, os representantes de Asteraceae parecem ser a causa da elevada porcentagem de apomixia, pois é uma das famílias, juntamente com Rosaceae e Poaceae, com as mais altas frequências de espécies apomíticas (Endress 1994; Richards 1997; Werpachowski et al. 2004). Entretanto, esse sistema em *Coccocypselum geophiloides* e *C. hasslerianum* (Rubiaceae) e em *Dorstenia bonijesu* (Moraceae) não tem sido observado. No caso dessas espécies, a apomixia parece ser uma condição derivada e também consequente da ausência de polinizadores. Estudos em outras populações, em áreas mais preservadas, poderão trazer mais informações sobre os mecanismos reprodutivos dessas plantas, na presença de polinizadores.

A autogamia e a apomixia, como verificado no presente estudo, são sistemas vantajosos, principalmente, em ambientes alterados. Ambos os sistemas parecem ser resultantes da seleção exercida pelo desmatamento e, conseqüentemente, pelo depauperamento de polinizadores (Bawa 1979; Buch 2005). Essas alterações, na área de estudo, parecem ter favorecido as espécies independentes de polinizadores, que tendem a permanecer no local e, por isso, são, comumente, mais abundantes e representativas. As dependentes de polinizadores (xenógamas), por outro lado, na ausência de polinizadores, tendem a se extinguir (Buch 2005).

Relação dos sistemas de compatibilidade e apomixia com o hábito, hábitat e polinizadores - Na distribuição dos sistemas de compatibilidade e apomixia entre os hábitos de crescimento, os nossos resultados confirmaram a relação entre a autoincompatibilidade e os arbustos (Bullock 1985; Arroyo & Squeo 1990). Entre as espécies arbustivas autoincompatíveis destacaram-se as distílicas, que contribuíram com a maioria das espécies com esse sistema na área de estudo. Essas espécies, por serem dependentes de polinizadores para efetuarem os cruzamentos intermorfos, que resultam em frutificação (Ganders 1979; Barrett & Richards 1990), também explicaram a relação dos arbustos com a dependência por polinizadores.

A autocompatibilidade e a apomixia têm sido frequentemente associadas às espécies herbáceas, colonizadoras de ambientes alterados (Bullock 1985; James & Ramírez 1999, Oliveira & Gibbs 2000, Richards 1997; Horandl 2010), assim como foi demonstrado nos nossos resultados. Todas as espécies herbáceas estudadas foram autocompatíveis ou apomíticas, daí a sua relação com a independência por polinizadores.

Assim como o hábito, o hábitat também demonstrou sua relação na distribuição dos sistemas de compatibilidade e apomixia, principalmente pela relação do interior da mata com a autoincompatibilidade. Esse resultado, provavelmente, é também devido ao fato de que a maioria das espécies autoincompatíveis, as de Rubiaceae, serem bastante representativas no interior de matas (Gentry & Emmons 1987; Pereira et al.2006b). As espécies autocompatíveis e apomíticas têm sido associadas aos cenários de colonização em ambientes alterados (Richards 1997; Horandl 2010), tal como aqui observado.

Com as síndromes de polinização também foram estabelecidas relações com a distribuição dos sistemas de compatibilidade e a apomixia. A melitofilia foi relacionada tanto com espécies autocompatíveis quanto as autoincompatíveis. Esse resultado se deve ao fato da melitofilia ser a síndrome predominante nos sub-bosques (Bawa et al.

1985; Kinoshita et al. 2006) e as abelhas as principais polinizadoras de espécies de comunidades tropicais (Faegri & van der Pijl 1979; Proctor et al. 1996). A psicofilia, por sua vez, foi fortemente relacionada com a apomixia. Essa relação pode ser explicada pelas espécies apomíticas de Asteraceae apresentarem-se associadas às borboletas, um dos principais grupos de insetos polinizadores dessas plantas (Mani & Saravanan 1999; Cruz et al. 2012). Entretanto, mesmo apresentando essa relação, a maioria das espécies apomíticas não depende de polinizadores para frutificar (Richards 2003; Horandl 2010), embora a apomixia parcial tenha sido verificada em *Grazielia intermedia* (Asteraceae, Cruz 2009).

Os resultados das análises realizadas possibilitaram visualizar mais claramente as relações entre os sistemas de compatibilidade, a apomixia, o hábito de crescimento, o hábitat e síndromes florais e assemelham-se aos de outras comunidades vegetais, como discutidos anteriormente. Entretanto, cada comunidade envolve números distintos de espécies estudadas, com diferentes conjuntos de características morfológicas e ecológicas. Por isso, nossos resultados refletem, principalmente, a situação da área de estudo e do conjunto de espécies envolvidas nas análises.

CONCLUSÕES

A frequência dos sistemas reprodutivos das espécies não-arbóreas estudadas é de 48% autógamas/autocompatíveis, 35% xenógamas/autoincompatíveis e 17% apomíticas. Com destaque para o registro da alta porcentagem de espécies apomíticas, se comparada às registradas em outras comunidades vegetais de sub-bosque (< 2%). Com isso foi constatado que o perfil reprodutivo dessas espécies revela que 65% delas (autógamas e apomíticas) não dependem da ação de polinizadores.

Respondendo as questões que foram levantadas nesse capítulo:

- O predomínio da autogamia para as espécies não-arbóreas foi aqui corroborado, como o esperado.
- O sistema de autoincompatibilidade foi relacionado com as espécies do hábito arbustivo, do interior da mata e que apresentaram a melitofilia como síndrome de polinização. Já os sistemas de autocompatibilidade e apomixia foram relacionados com as espécies do hábito herbáceo e de área aberta. Quanto as síndromes de polinização, o sistema de incompatibilidade também foi relacionado com as espécies que apresentaram a melitofilia e a apomixia com as espécies que apresentaram a psicofilia.

- As espécies que dependem dos polinizadores são principalmente as arbustivas e aquelas que não dependem são na sua maioria herbáceas, demonstrando a relação com os hábitos de crescimento das plantas. Esta relação não foi encontrada com os habitats.

REFERÊNCIAS

- Araújo, L. M. 2008. **Biologia Reprodutiva de espécies raras e ameaçadas de extinção de *Dorstenia* L. (Moraceae)**. Tese. Universidade Federal de Viçosa. Viçosa, MG.
- Arroyo, M. T. K. & Squeo, F. 2012. Relationship between Plant Breeding Systems and Pollination. **Biological approaches and evolutionary trends in plants**. Pp. 205.
- Barbosa, A. A. A. 1997. **Biologia reprodutiva de uma comunidade de campo sujo, Uberlândia/MG**. Tese. Universidade Estadual de Campinas. Campinas, SP.
- Barbosa, J. B. 2012. **Biologia reprodutiva de duas espécies ornitófilas de *Mutisia* (Mutisieae, Asteraceae): localização de áreas estigmáticas, biologia do pseudanto e sistemas reprodutivos**. Dissertação. Universidade Federal de Viçosa. Viçosa, MG.
- Barrett, S. C. H. & Richards, J. H. 1990. Heterostyly tropical plants. **Memoirs of the York Botanical Garden** 55:35-61.
- Barrett, S. C. H. & Shore, J. S. 2008. New insights on heterostyly comparative biology, ecology and genetics. In: Franklin-Tong, V. (Ed.) **Self-incompatibility in flowering plants: evolution, diversity and mechanisms**. Berlin, Springer-Verlag. Pp. 3-32.
- Barrett, S. C. H. 2002. The evolution of plant sexual diversity. **Nature Review Genetics** 3:274-284.
- Bawa, K. S. 1974. Breeding systems of tree species of a lowland tropical community. **Evolution** 85-92.
- Bawa, K. S. 1979. Breeding systems of trees in a tropical wet forest New Zealand. **Journal of Botany** 17(4): 521-524.
- Bawa, K. S. 1990. Plant-pollinator interactions in tropical rain forests. **Annual Review of Ecology and Systematics** 21: 399-422.
- Bawa, K. S.; Bullock, S. H.; Perry, D. R.; Coville, R. E. & Grayum, M. H. 1985. Reproductive biology of tropical lowland rain forest trees. II. Pollination systems. **American Journal of Botany** 346-356.
- Bertasso-Borges, M. S. & Coleman, J. R. 1998. Embryology and cytogenetics of *Eupatorium pauciflorum* and *E. intermedium* (Compositae). **Genetic Molecular Biology** 21(4).
- Braz, D. M.; Vieira, M. F. & Carvalho-Okano, R. M. 2000. Aspectos reprodutivos de espécies de Acanthaceae Juss de um fragmento florestal do município de Viçosa, Minas Gerais. **Revista Ceres** 47(270): 229-239.
- Bullock, S. H. 1985. Breeding systems in the flora of a tropical deciduous forest in Mexico. **Biotropica** 17(4): 287-301.
- Busch, J. W. 2005. The evolution of self-compatibility in geographically peripheral populations of *Leavenworthia alabamica* (Brassicaceae). **American Journal of Botany** 92(9): 1503-1512.

- Busch, J. W. & Delph, L. F. 2012. The relative importance of reproductive assurance and automatic selection as hypotheses for the evolution of self-fertilization. **Annals of botany** **109**(3): 553-562.
- Castro, C. C.; Oliveira, P. E. A. M. & Pimentel, R. M. M. 2008. Reproductive biology of the herkogamous vine *Chiococca alba* (L.) Hitchc. (Rubiaceae) in the Atlantic Rain Forest, SE Brazil. **Revista Brasileira de Botânica** **31**(2): 317-321.
- Coleman, James R. 1989. Embryology and cytogenetics of apomictic hexaploid *Eupatorium odoratum* L.(Compositae). **Revista Brasileira de Genética** 803-817.
- Consolaro, H.; Silva, S. & Oliveira, P. E. 2011. Breakdown of distyly and pin-monomorphism in *Psychotria carthagenensis* Jacq.(Rubiaceae). **Plant species biology** **26**(1): 24-32.
- Crowe, L. K. 1964. The evolution of outbreeding in plants. I The angiosperms. **Heredity** **19**(3): 435-457.
- Cruz, K. C. 2009. **Biologia reprodutiva e polinizadores de *Eupatorium intermedium* DC.(Asteraceae) em fragmento de Floresta Atlântica**. Dissertação. Universidade Federal de Viçosa. Viçosa, MG.
- Cruz, K. C.; Lelis, S. M.; Godinho, M.; Fonseca, R. S.; Ferreira, P. S. F. & Vieira, M. F. 2012. Species richness of anthophilous butterflies of an Atlantic Forest fragment in Southeastern Brazil. **Revista Ceres** **59**: 571-579.
- Dafni, A.; Kevan, P. G. & Husband, B. C. 2005. **Practical pollination biology**. Enviroquest, Ltd.
- Drummond, G. M.; Martins, C. S.; Machado, A. B. M.; Sebastião, F. A. & Antonini, Y. 2005. **Biodiversidade em Minas Gerais: um atlas para sua conservação**. 2ed. Belo Horizonte, Fundação Biodiversitas.
- Eckert, C. G.; Kalisz, S.; Geber, M. A.; Sargent, R.; Elle, E.; Cheptou, P.; Goodwillie, C.; Johnston, M. O.; Kelly, J. K.; Moeller, D. A.; Porcher, E.; Reel, R. H.; Vallejo-Marin, M. & Winn, A. A. 2010. Plant mating systems in a changing world. **Trends in Ecology and Evolution** **25**(1): 35-43.
- Elle, E. & Carney, R. 2003. Reproductive assurance varies with flower size in *Collinsia parviflora* (Scrophulariaceae). **American Journal of Botany** **90**(6): 888-896.
- Endress, P. K. 1994. **Diversity and evolutionary biology of tropical flowers**. Cambridge, University Press.
- Faegri, K. & van der Pijl, L. 1979. **The principles of pollination ecology**. 3 ed. Oxford, Pergamon.
- Fausto, J. A.; Eckhart, V. M. & Geber, M. A. 2001. Reproductive assurance and the evolutionary ecology of self-pollination in *Clarkia xantiana* (Onagraceae). **American Journal of Botany** **88**(10): 1794-1800.
- Ferreira, S. C.; Carvalho-Okano, R. M. & Nakajima, J. N. 2009. A família Asteraceae em um fragmento florestal, Viçosa, Minas Gerais, Brasil. **Rodriguésia** **60**(4): 903-942.
- Freitas, L.; Wolowski, M. & Sigiliano, M. I. 2010. **Ocorrência de limitação polínica em plantas de mata atlântica**. **Oecologia Australis** **14**(1): 251-265.
- Fonseca, R. S.; Simão, M. V. R. C.; Goldenberg, R. & Vieira, M. F. 2013a. Melastomataceae of Mata do Paraíso/Mata do Paraíso Research, Training and Environmental Education Station, Viçosa, Minas Gerais, Southeastern Brazil. **Guia Ilustrativo** **472**:1.
- Fonseca, R. S.; Campos, L. A. O. & Vieira, M. F. 2013b. Melittophily and ornithochory in *Tilesia baccata* (L.f) Pruski: An Asteraceae of the Atlantic Forest understory with fleshy fruits. **Flora Morphology Distribution Functional Ecology of Plants** **208**(5): 370-380.
- Fonseca, R. B. & Vieira, M. F. 2014. Sistemas sexuais em diferentes estádios sucessionais no sub-bosque da Mata do Paraíso. In: Lima, G. S.; Ribeiro, G.A.;

- Gonçalves, W.; Martins, S. V. & Almeida, M. P. **Ecologia de Mata Atlântica Estudos Ecológicos na Mata do Paraíso**. Viçosa, Supremo. Pp.211- 232.
- Ganders, F. R. 1979. The biology of heterostyly. **New Zealand Journal of Botany** **17**(4): 607-635.
- Gentry, A. H. & Emmons, L. H. 1987. Geographical variation in fertility, phenology, and composition of the understory of neotropical forests. **Biotropica** **19**: 216-227.
- Girão, L. C.; Lopes, A. V.; Tabarelli, M. & Emilio, B. M. 2007. Changes in tree reproductive traits reduce functional diversity in a fragmented Atlantic Forest landscape. **Plos One** **908**(9): 1-12.
- Godinho, M. A. S. 2007. **Biologia reprodutiva e germinação de sementes em Adenostemma brasilianum (Pers.) Cass. (Asteraceae)**. Dissertação de Mestrado. Departamento de Biologia Vegetal. Universidade Federal de Viçosa.
- Godinho, M. A. S.; Mantovani-Alvarenga, E. & Vieira, M. F. 2011. Germinação e qualidade de sementes de *Adenostemma brasilianum* (Pers.) Cass., Asteraceae nativa de sub-bosque de Floresta Atlântica. **Revista Árvore** **35**(6): 1197-1205.
- Goldenberg, R. & Shepherd, G. J. 1998. Studies on the reproductive biology of Melastomataceae in cerrado vegetation. **Plant Systematics and Evolution** **211**(1-2): 13-29.
- Goodwillie, C.; Sargent, R. D.; Eckert, C. G.; Elle, E.; Geber, M. A.; Johnston, M. O. & Winn, A. A. 2010. Correlated evolution of mating system and floral display traits in flowering plants and its implications for the distribution of mating system variation. **New Phytologist** **185**(1): 311-321.
- Gotelli, N. J. & Ellison, A. M. 2011. **Princípios de estatística em ecologia**. Porto Alegre, Artmed.
- Herrera, C. M.; Sánchez-Lafuente, A. M.; Medrano, M.; Guitián, J.; Cerdá, X. & Rey, P. 2001. Geographical variation in autonomous self-pollination levels unrelated to pollinator service in *Helleborus foetidus* (Ranunculaceae). **American Journal of Botany** **88**(6): 1025-1032.
- Holsinger, K. E. 2000. Reproductive systems and evolution in vascular plants. **Proceedings of the National Academy of Sciences** **97**(13): 7037-7042.
- Hörandl, E. 2010. The evolution of self-fertility in apomictic plants. **Sexual plant reproduction** **23**(1): 73-86.
- Jaimes, I. & Ramírez, N. 1999. Breeding systems in a secondary deciduous forest in Venezuela: the importance of life form, habitat, and pollination specificity. **Plant Systematics and Evolution** **215**(1-4): 23-36.
- Judd, W.S.; Campbell, C.S.; Kellog, E.A. & Stevens, P.F. 1999. **Plant systematics: a phylogenetic approach**. Sinauer, Sunderland.
- INMET-Instituto Nacional de Meteorologia. 1992. **Normais Climatológicas (1961-1990)**. Brasília, SPI/EMBRAPA.
- Kearns, C. A. & Inouye D. W. 1993. **Techniques for Pollination Biologists**. Colorado, Copyright University Press of Colorado.
- Kinoshita, L. S.; Torres, R. B.; Forni-Martins, E. R.; Spinelli, T., Ahn; Y. J. & Constâncio, S. S. 2006. Composição florística e síndromes de polinização e de dispersão da mata do Sítio São Francisco, Campinas, SP, Brasil. **Acta Botanica Brasilica** **20**(2): 313-327.
- Koch, A. K.; Silva, P. & Silva, C. A. 2010. Biologia reprodutiva de *Psychotria carthagenensis* (Rubiaceae), espécie distílica de fragmento florestal de mata ciliar, Centro-Oeste do Brasil. **Rodriguésia** **61**(3) : 551-558.
- Kress, W. J. & Beach, J. H. 1994. Flowering plant reproductive systems. In: McDade, L. A.; Bawa, K. S.; Hespenheide, H. A. & Hartshorn, G. S. (Eds.) **La Selva:**

- ecology and natural history of a neotropical rain forest.** Chicago, University of Chicago Press. Pp. 19-33.
- Laska, M. S. 1997. Structure of understory shrub assemblages in adjacent secondary and old growth tropical wet forests, Costa Rica. **Biotropica** **29**(1): 29-37.
- Lelis, S. M. 2008. **Biologia Reprodutiva de Bidens segetum Mart. ex Colla (Heliantheae, Asteraceae).** Dissertação. Universidade Federal de Viçosa. Viçosa, MG.
- Ley, A. C. & Claben-Bockhoff R. 2012. Floral synorganization and its influence on mechanical isolation and autogamy in Marantaceae. **Botanical Journal of the Linnean Society** 1-23.
- Lima, N. A. S. & Vieira, M. F. 2006. Fenologia de floração e sistema reprodutivo de três espécies de Ruellia (Acanthaceae) em fragmento florestal de Viçosa, Sudeste brasileiro. **Revista Brasileira de Botânica** **29**(4): 681-687.
- Lombardi, J. A. & Gonçalves, M. 2000. Composição florística de dois remanescentes de Mata Atlântica do sudeste de Minas Gerais, Brasil. **Revista Brasileira de Botânica** **23**(3): 255-282.
- Lousada, J. M.; Bauchspiess, C. & Martins, S. V. 2014. O mosaico sucessional em Floresta Estacional Semidecidual na Reserva Mata do Paraíso. In: Lima, G. S.; Ribeiro, G.A.; Gonçalves, W.; Martins, S. V. & Almeida, M. P. **Ecologia de Mata Atlântica Estudos Ecológicos na Mata do Paraíso.** Viçosa, Supremo. Pp.43-62.
- Machado, I. C.; Lopes, A. V. & Sazima, M. 2006. Plant sexual systems and a review of the breeding system studies in the Caatinga, a Brazilian tropical dry forest. **Annals of botany** **97**(2): 277-287.
- Mani, M. S. & Saravanan, J. M. 1999. **Pollination ecology and evolution in Compositae (Asteraceae).** Science Publishers, Inc.
- McCune B. & Mefford M. 2011. PC-ORD. **Multivariate analysis of ecological data, version 6.** Gleneden Beach, OR. MjM Software.
- Ministério do Meio Ambiente. 2014. Disponível em <<http://mapas.mma.gov.br/mapas/aplic/probio/datadownload.htm?/>>. Acesso em 25/11/2014.
- Miranda, A. S. & Vieira, M. F. 2014. Ruellia subsessilis (Nees) Lindau (Acanthaceae): a species with a sexual reproductive system that responds to diferente water availability levels. **Flora** 50810.
- Myers, N.; Mittermeier, R. A.; Mittermeier, C. G.; Fonseca, G. A. B. & Kent, J. 2000. Biodiversity hotspots for conservation priorities. **Nature** **403**(6772): 853-858.
- Oliveira, P. E. & Gibbs, P. E. 2000. Reproductive biology of woody plants in a Cerrado community of Central Brazil. **Flora** **195**(4): 311–329.
- Pereira, Z. V.; Vieira, M. F. & Carvalho-Okano, R. M. 2006a. Fenologia de floração, morfologia floral e sistema de incompatibilidade em espécies distílicas de Rubiaceae em fragmento florestal do sudeste brasileiro. **Revista Brasileira de Botânica** **29**(3): 471-480.
- Pereira, Z. V.; Carvalho-Okano, R. M. & Garcia, F. C. P. 2006b. Rubiaceae Juss. da Reserva Florestal Mata do Paraíso, Viçosa, MG, Brasil. **Acta Botanica Brasilica** **20**(1): 207-224.
- Pinto, S. I. C.; Dias, H. C. T.; Martins, S.V. & Barros, N. F. 2008. Produção de serapilheira em dois estádios sucessionais de floresta estacional semidecidual na Reserva Mata do Paraíso. **Revista Árvore** **32**(3): 545-556.
- Pischtschan, E. & Claben-Bockhoff, R. 2010. Anatomic insights into the thigmonastic style tissue in Marantaceae. **Plant Systematic Evolution** **286**:91-102.
- Proctor, M. C. F. & Yeo, P. 1996. **The pollination of flowers.** Great Britain, Willian Collins Sons & Co Ltd. Glasgow.

- Ramires, N. & Brito, Y. 1990. Reproductive biology of a tropical palm swamp community in the Venezuelan Llanos. **American Journal of Botany** **77**: 1260-1271.
- Ramirez, N. & Seres, A. 1994. Plant reproductive biology of herbaceous monocots in a Venezuelan tropical cloud forest. **Plant Systematics and Evolution** **190**(3-4): 129-142.
- Richards, A. J. 1997. **Plant breeding systems**. London, George Allen & Unwin.
- Richards, A. J. 2003. Apomixis in flowering plants: an overview. **Philosophical Transactions of the Royal Society** **358**(1434): 1085-1093.
- Rizzini, C. T. 1992. **Tratado de fitogeografia do Brasil: aspectos ecológicos, sociológicos e florísticos**. São Paulo, Âmbito Cultural.
- Rossi, A. A. B.; Oliveira, L. O. & Vieira, M. F. 2005. Distyly and variation in floral traits in natural populations of *Psychotria ipecacuanha* (Brot.) Stokes (Rubiaceae). **Revista Brasileira de Botânica** **28**(2): 285-294.
- Ruiz-Zapata, T. & Arroyo, M. T. K. 1978. Plant reproductive ecology of a secondary deciduous tropical forest in Venezuela. **Biotropica** 221-230.
- Schoen, D.J. & Lloyd, D. G. 1984. The selection of cleistogamy and heteromorphic diaspores. **Biological Journal of the Linnean Society** **23**: 303-22.
- Silva, C. A.; Vieira, M. F. & Amaral, C. H. 2010. Floral attributes, ornithophily and reproductive success of *Palicourea longepedunculata* (Rubiaceae), a distylous shrub in southeastern Brazil. **Revista Brasileira de Botânica** **33**(2): 207-213.
- Silva, C. A. & Vieira, M. F. 2013. Sucesso reprodutivo de espécies distílicas de *Psychotria* (Rubiaceae) em sub-bosque de Floresta Atlântica. **Revista Árvore** **37**(2): 289-297.
- Silva Junior, W. N.; MARTINS, S. V.; SILVA, A. F. & JUNIOR, P. M. 2004. Regeneração arbustivo-arbórea em dois trechos de uma Floresta Estacional Semidecidual, Viçosa, MG. **Scientia Florestalis** **66**: 169-179.
- Sobrevila, C. & Arroyo, M. T. K. 1982. Breeding systems in a montane tropical cloud forest in Venezuela. **Plant Systematics and Evolution** **140**(1): 19-37.
- Teixeira, L. A. G. & Machado, I. C. 2004a. Biologia da polinização e sistema reprodutivo de *Psychotria barbiflora* DC. (Rubiaceae). **Acta Botanica Brasilica** **18**(4): 853-862.
- Teixeira, L. A. G. & Machado, I. C. 2004b. *Sabicea cinerea* Aubl. (Rubiaceae): distília e polinização em um fragmento de floresta Atlântica em Pernambuco, Nordeste do Brasil. **Revista Brasileira de Botânica** **27**(1): 193-204.
- Torres, C. & Galetto, L. 2008. Importancia de los polinizadores en la reproducción de Asteraceae de Argentina Central/Relevance of pollinators in the reproduction of Asteraceae of central Argentina. **Acta Botanica Venezuelica** 473-493.
- Vallejo-Marín, M. & Uyenoyama, M. K. 2004. On the evolutionary costs of self-incompatibility: incomplete reproductive compensation due to pollen limitation. **Evolution** **58**(9): 1924-1935.
- Veloso, H. P.; Rangel Filho, A. R. & Lima, J. C. A. 1991. **Classificação da vegetação brasileira, adaptada a um sistema universal**. Rio de Janeiro, IBGE.
- Vidal, W. N. & Vidal, M. R. R. 2000. **Botânica – organografia: quadros sinóticos ilustrados de fanerógamas**. Viçosa, Editora UFV.
- Vieira, M. F. 1998. **Biologia Reprodutiva de espécies de Oxypetalum (Asclepiadaceae), na Região de Viçosa, MG, Sudeste Brasileiro**. Tese. Universidade Estadual de Campinas. Campina, SP.
- Vieira, M. F. & Shepherd, G. J. 1999. Pollinators of *Oxypetalum* (Asclepiadaceae) in southeastern Brazil. **Revista Brasileira de Biologia** **59**(4): 693-704.

- Vieira, M. F.; Andrade, M. R. S.; Bittencourt Jr., N. S. & Carvalho-Okano, R. M. 2007. Flowering phenology, nectary structure and breeding system in *Corymborkis flava* (Spiranthoideae:Tropidieae), a terrestrial orchid from a Neotropical forest. **Australian Journal of Botany** **55**(6): 635–642.
- Vieira, M. F. & Grabalos, R. 2003. Sistema reprodutivo de *Oxypetalum mexiae* malme (Asclepiadaceae), espécie endêmica de Viçosa, MG, Brasil, em perigo de extinção. **Acta Botanica Brasilica** **17**(1): 137-145.
- Virillo, C. B.; Ramos, F. N.; Castro, C. C. & Semir, J. 2007. Floral biology and breeding system of *Psychotria tenuinervis* Muell. Arg. (Rubiaceae) in the Atlantic rain forest, SE Brazil. **Acta Botanica Brasilica** **21**(4): 879-884.
- Werpachowski, J. S.; Varassin, I. G. & Goldenberg, R. 2004. Ocorrência de apomixia e partenocarpia em algumas espécies subtropicais de Asteraceae. **Revista Brasileira de Botânica** **27**(3): 607-613.
- Wolowski, M.; Saad, C. F.; Ashman, T. & Freitas, L. 2013. Predominance of self-compatibility in hummingbird-pollinated plants in the Neotropics. **Naturwissenschaften** **100**(1): 69-79.

CAPÍTULO II

ESTRATÉGIAS REPRODUTIVAS DERIVADAS EM ESPÉCIES DISTÍLICAS DE RUBIACEAE EM FRAGMENTO DE FLORESTA ATLÂNTICA NO SUDESTE BRASILEIRO

RESUMO

Espécies distílicas podem apresentar variações do sistema reprodutivo, especialmente em locais com perturbações ambientais. O objetivo foi descrever as estratégias reprodutivas derivadas da distilia em sete espécies de Rubiaceae: *Coccocypselum geophiloides*, *C. hasslerianum*, *Faramea multiflora*, *Psychotria stachyoides*, *P. myriantha*, *P. subsphatulata* e *Psychotria vellosiana*. Esse estudo foi realizado em um fragmento remanescente de Floresta Atlântica, a Estação de Pesquisa Treinamento e Educação Ambiental Mata do Paraíso, localizado em Viçosa, Zona da Mata de Minas Gerais, sudeste brasileiro. Foram realizadas observações sobre quebra dos atributos relacionados ao sistema distílico em todas as espécies. Para confirmar a hercogamia recíproca, foram verificadas as presenças de flores longistilas e brevistilas. Também foi verificada a perda de um dos morfos florais ou a presença de um terceiro morfo, o homostilo. Medições com auxílio de estereomicroscópio foram realizadas em flores de *C. geophiloides* e *C. hasslerianum*. Em *F. multiflora* e *P. myriantha* foram realizados desenhos de flores das populações estudadas e de exsicatas do Herbário VIC. A presença do polinizador foi verificada para todas as espécies. Foram conduzidos testes de autopolinizações manuais intramorfos, intermorfos, autopolinizações espontâneas, polinizações aberta e apomixia. No conjunto de atributos que definem a distilia foram confirmadas as alterações: ausência da hercogamia recíproca (*C. geophiloides*, *P. myriantha* e *F. multiflora*), monomorfismo e anisopleτία (*C. hasslerianum*) e perda total (*P. vellosiana*) ou parcial do sistema de incompatibilidade (*P. stachyoides*, *P. subsphatulata*). Diante dessas alterações foi observada a associação das estratégias reprodutivas homostilia, autocompatibilidade e apomixia, todas derivadas do sistema distílico. Houve associação entre as estratégias: distilia e autocompatibilidade total (*P. vellosiana*) ou parcial (*P. stachyoides*, *P. subsphatulata*), monomorfia e apomixia (*C. hasslerianum*), homostilia e autoincompatibilidade (*P. myriantha*), homostilia e autocompatibilidade (*F. multiflora*) e homostilia e apomixia (*C. geophiloides*). O registro da apomixia derivada da distilia parece ser a condição mais rara, entre as observadas. Nas espécies do presente estudo, as estratégias reprodutivas verificadas parecem ter evoluído de forma independente, inclusive entre espécies congêneres, mas favoráveis à manutenção das suas populações na área de estudo.

Palavras-chave: hercogamia, homostilia, monomorfismo, autoincompatibilidade, autocompatibilidade, apomixia.

ABSTRACT

Distylous species might present variations in their reproductive systems, especially in environmentally disturbed sites. The aim was to analyze the reproductive strategies derived from distyly in seven Rubiaceae species: *Coccocypselum geophiloides*, *C. hasslerianum*, *Faramea multiflora*, *Psychotria stachyoides*, *Psychotria myriantha*, *P. subsphatulata* and *Psychotria vellosiana*. This study was conducted in an Atlantic Rainforest remnant fragment, the Mata do Paraíso Station for Research, Training and Environmental Education, located in Viçosa city, Zona da Mata region (forest domain) of Minas Gerais State, Southeastern Brazil. Observations on breakdown of distyly-related traits were made for all species. In order to confirm reciprocal herkogamy, the presence of short- and long-styled flowers was assessed. Loss of a floral morph or the presence of a third morph, the homostylous one, was also verified. Measurements were taken with a stereomicroscope on flowers of *C. geophiloides* and *C. hasslerianum*. For *F. multiflora* and *P. myriantha*, drawings were made of flowers from the studied populations, as well as of voucher specimens from VIC Herbarium. The presence of pollinators was verified for all species. The following manual tests for self-pollination were performed: intra- and inter-morph, spontaneous self-pollination, open pollination, and apomixis. In the hall of traits that define distyly the following alterations were confirmed: absence of reciprocal herkogamy (*C. geophiloides*, *P. myriantha* and *F. multiflora*), monomorphism and anisoplethy (*C. hasslerianum*) and total (*P. vellosiana*) or partial loss (*P. stachyoides*, *P. subsphatulata*) of the incompatibility system. In view of these alterations, the association of reproductive strategies homostyly, self-compatibility and apomixis, all of which are derived from the distylous system, was observed. There was an association between strategies distyly and total (*P. vellosiana*) or partial (*P. stachyoides*, *P. subsphatulata*) self-compatibility, monomorphism and apomixis (*C. hasslerianum*), homostyly and self-incompatibility (*P. myriantha*), homostyly and self-compatibility (*F. multiflora*), and homostyly and apomixis (*C. geophiloides*). The report on apomixis derived from distyly seems to be the rarest condition among the ones observed. In the species of the present study, the reproductive strategies verified seem to have evolved independently, including among congeneric species, yet are favorable for the maintenance of their populations in the studied site.

Keywords: herkogamy, homostyly, monomorphism, self-incompatibility, self-compatibility, apomixis.

INTRODUÇÃO

Na distília, os morfos longistilo e brevistilo diferem entre si pelas alturas dos estiletes/estigmas e das anteras, caracterizando a hercogamia recíproca (Barrett et al. 2000; Barrett & Shore 2008). Além da hercogamia, esse mecanismo reprodutivo está associado a um sistema de incompatibilidade, geneticamente controlado (Ganders 1979; Barrett 2002), que impede a polinização intramorfos (Barrett & Shore 2008). Por isso, espécies distílicas são dependentes de polinizadores para que ocorra a frutificação, resultante de polinizações legítimas ou intermorfos (Barrett & Richards 1990; Teixeira & Machado 2004). Adicionalmente, a proporção equilibrada de indivíduos portadores de cada morfo floral (isopleτία) é esperada (Castro et al. 2004; Pereira et al. 2006a; Silva et al. 2010), assim como a floração síncrona dos morfos (Coelho & Barbosa 2003; Lenzaet al. 2008; Silva et al. 2010). Esse conjunto de atributos, que caracterizam o sistema distílico, garante o sucesso reprodutivo das espécies e a manutenção dos morfos na população (Barrett 1992; Coelho & Barbosa 2004; Silva et al. 2010).

As espécies distílicas, entretanto, estão entre as mais suscetíveis à extinção em caso de desflorestamento (Barrett 1992; Coelho & Barbosa 2003; Ramos & Santos 2006), devido à quebra do conjunto de atributos mencionados anteriormente. Como exemplos citam-se o desaparecimento da hercogamia recíproca (Ganders 1979; Richards & Koptur 1993; Faivre & McDade 2001; Sakai & Wright 2008; Consolaro et al. 2009), a perda da incompatibilidade total ou parcial (em apenas um dos morfos) (Coelho & Barbosa 2003; Sakai & Wright 2008), a escassez de polinizadores (Richards & Koptur 1993) e a extinção, na população, de um dos morfos (monomorfismo; Ganders 1979; Consolaro et al. 2005; Sakai & Wright 2008). Nessa situação, têm sido descritas estratégias reprodutivas que se originam a partir da distília (Ganders 1979; Consolaro et al. 2005; González et al. 2005), que evitam a extinção das populações em áreas com perturbações ambientais severas. As estratégias são a homostília (Ganders 1979; Coelho & Barbosa 2003; Consolaro et al. 2009), a autocompatibilidade (Coelho & Barbosa 2003; Consolaro et al. 2009) e a reprodução por apomixia (Berry et al. 1991; Castro et al. 2004; Pereira 2007).

A distília foi registrada em 26 famílias de angiospermas (Faivre & MacDade 2001). Na família Rubiaceae, com 109 gêneros distílicos e o maior número de espécies distílicas (Ganders 1979; Faivre & MacDade 2001; Barrett & Shore 2008) a distília é considerada como uma característica ancestral (Naiki 2012). Seus representantes são

um dos principais componentes em sub-bosques das florestas tropicais, exercendo grande influência na estrutura da vegetação (Gentry & Emmons 1987; Robbrecht 1993; Judd et al. 1999; Lopes & Buzato 2005; Santos et al. 2008). No Brasil, registraram-se cerca de 125 gêneros e 1.391 espécies (Flora do Brasil 2014), que habitam principalmente os sub-bosques da Floresta Atlântica (Barroso et al. 1991).

A Floresta Atlântica, um dos biomas mais ameaçados do mundo (Myers et al. 2000), está totalmente fragmentada, restando apenas 11 a 16% de sua cobertura original (Ribeiro et al. 2009). No estado de Minas Gerais, os remanescentes desse bioma são importantes reservatórios da biodiversidade e são merecedores de estudos adicionais (Lombardi & Gonçalves 2000). Entre eles, a Estação de Pesquisa Treinamento e Educação Ambiental Mata do Paraíso, área do presente estudo, se destaca como o maior fragmento florestal do município de Viçosa.

No sub-bosque da Mata do Paraíso, Rubiaceae é a segunda família mais diversa. Foram reconhecidas 30 espécies distribuídas em 14 gêneros (Pereira et al. 2006b). Entre as espécies, 15 (50%) foram descritas como distílicas (Pereira et al. 2006b) e, em sete dessas (46%) estudos da biologia reprodutiva confirmaram a distilia (Pereira et al. 2006a). Os resultados desses estudos, entretanto, mostraram que em algumas espécies distílicas ocorreram variações no sistema reprodutivo, provavelmente derivadas da distilia.

Diante dessas constatações, descrevemos as estratégias reprodutivas em sete espécies de Rubiaceae, que são consideradas distílicas, mas mostraram alterações nesse sistema. Buscamos responder às seguintes questões: (1) quais são as alterações observadas no sistema distílico das espécies estudadas? (2) quais são as estratégias reprodutivas derivadas que têm possibilitado a reprodução (por meio de sementes) dessas espécies, garantido a manutenção das populações locais?

MATERIAL E MÉTODOS

Área de estudo – O estudo foi conduzido de agosto de 2012 a maio de 2014 em populações naturais de espécies de Rubiaceae na Estação de Pesquisa Treinamento e Educação Ambiental (EPTEA) Mata do Paraíso (20°48'07"S, 42°51'31"W), com aproximadamente 195 ha. Sua vegetação foi classificada como Floresta Estacional Semidecidual Montana, sob domínio da Floresta Atlântica (IBGE 2012). Devido ao histórico de uso da Mata do Paraíso, a área é formada por um mosaico sucessional, com

os estádios inicial, médio e avançado de regeneração bem definidos (Ribon et al. 2003; Pinto et al. 2008; Fonseca & Vieira 2014; Lousada et al. 2014). Alguns trechos estão em processo de regeneração há pelo menos 45 anos (Lousada et al. 2014).

Espécies estudadas – Foram analisadas sete espécies: *Coccocypselum geophiloides* Wawra e *C. hasslerianum* Chodat são ervas, respectivamente, prostradas e eretas, que ocorrem em agrupamentos próximos à ambientes alagados, no interior da mata. *Faramea multiflora* A. Rich. ex DC é um arbusto com cerca de 1,5 m de altura e seus indivíduos encontram-se isolados e ocorrem no interior ou próximo à borda da mata, em locais sombreados. *Psychotria stachyoides* Benth. é uma erva, com 40 cm de altura, e seus indivíduos encontram-se agrupados no interior da mata, em local úmido e sombreado. *Psychotria myriantha* Müll. Arg. e *P. subspatulata* (Müll.Arg.) C.M. Taylor são arbustos com, respectivamente 2,5 m e 1,5 m de altura, e seus indivíduos encontram-se isolados no interior da mata, em locais úmidos e sombreados. *Psychotria vellosiana* Benth é arbusto com 3 m de altura e seus indivíduos encontram-se isolados na borda e no interior da mata.

Essas espécies são distílicas de acordo com Jung-Mendaçoli & Melhen (1995), Costa & Mamede (2002), Pereira et al. (2006a, b) e Pereira (2007). O material testemunho de cada espécie foi depositado no acervo do Herbário VIC do Departamento de Biologia Vegetal da Universidade Federal de Viçosa (26, 22, 21, 18, 25, 24, 19 e 20 código do coletor).

Observações sobre quebra dos atributos relacionados ao sistema distílico – Para confirmar a hercogamia recíproca, foram verificadas as presenças de flores longistilas e brevistilas (sem sobreposição da altura dos estigmas e anteras na flor), em todas as espécies. Nas espécies sem o dimorfismo floral, foi verificado o monomorfismo ou se houve a substituição dos morfos por um terceiro morfo, o homostilo (com sobreposição da altura dos estigmas e anteras na flor).

Nas espécies homostílicas foram realizadas medições ou desenhos ilustrativos. Medições com auxílio de estereomicroscópio foram realizadas em flores de *C. geophiloides* previamente estocadas em etanol 70%. Os parâmetros medidos foram altura dos estigmas e das anteras em cinco flores de cinco indivíduos. As medidas foram comparadas com o teste t (Zar 1999). Desenhos de flores de *F. multiflora* e *P. myriantha* foram realizados utilizando-se, além das flores das populações estudadas, flores de exsicatas do Herbário VIC (1152, 9460, 9905, 26950, 32635, 26966, 26967,

32645) coletadas na Mata do Paraíso e em outras áreas de Viçosa. Adicionalmente, foram realizadas medidas em flores de *C. hasslerianum*. Os parâmetros e o teste estatístico foram os mesmos citados anteriormente para as flores de *C. geophiloides*.

A perda da incompatibilidade foi testada por meio de polinizações manuais. Os testes foram conduzidos de acordo com os métodos sugeridos por Bawa & Beach (1983): Brevistilo X Brevistilo e Longistilo X Longistilo (autopolinizações); Brevistilo X Brevistilo e Longistilo X Longistilo (intramorfos); Brevistilo X Longistilo e Longistilo X Brevistilo (intermorfos). Além desses, foram realizados outros testes de acordo com os sugeridos por Dafni et al. (2005): polinização aberta (flores marcadas e deixadas expostas aos polinizadores), autopolinização espontânea (flores ensacadas na pré-antese e mantidas assim até a frutificação ou sua queda), e apomixia (flores emasculadas na pré-antese e ensacadas). O número de indivíduos utilizados por espécie foi: 10 (*F. multiflora* e *P. myriantha*), 11 (*P. vellosiana*), 15 (*C. hasslerianum* e *P. subsphatulata*), 21 (*P. stachyoides*) e 28 (*C. geophiloides*). O número de flores por espécie variou de 80 a 260.

Observações sobre os visitantes florais foram realizadas em dias não consecutivos, totalizando cerca de seis horas por espécie. Foi considerado polinizador o inseto que, ao visitar a flor, contatava as anteras e os estigmas.

RESULTADOS

Quebra dos atributos distílicos e estratégias derivadas – Em todas as espécies estudadas foram confirmadas alterações no conjunto de atributos que definem a distílica: ausência da hercogamia recíproca (Figura 1), perda de um dos morfos (monomorfismo), anisopleitia e perda do sistema de incompatibilidade (Tabelas 1, 2 e 3).

Nas espécies *C. geophiloides*, *P. myriantha* e *F. multiflora* foi observada a ausência da hercogamia, pois as flores de todos os indivíduos apresentaram os estigmas e anteras em alturas sobrepostas na flor (Figura 1A-B, E-F, I-J). Houve, portanto, a substituição dos morfos, longistilo e brevistilo, por um terceiro morfo, o homostilo. Em *C. geophiloides* as medidas da altura dos estigmas ($8,82 \pm 1,15$) e das anteras ($7,17 \pm 0,41$) não apresentaram diferenças significativas (Figura 1A-B). Em *P. myriantha*, entre as flores analisadas em diferentes exsicatas, nas da exsicata mais antiga (de 1930), a altura dos estigmas ultrapassa a das anteras, assemelhando-se ao morfo longistilo (Figura 1C-D). Nessa espécie, nas exsicatas coletadas a partir de 2002, foi observado

que houve redução da altura dos estames, mas ainda sem a sobreposição das alturas dos estigmas e das anteras. Essa sobreposição foi observada no material do presente estudo (Figura 1E-F). Em *F. multiflora*, as flores da exsicata mais antiga (de 1986), coletada no local do presente estudo, apresentaram os estigmas abaixo das anteras, assemelhando-se ao morfo brevistilo (Figura 1G-H). A perda da distília foi observada no material do presente estudo (Figura 1I-J).

Em *C. hasslerianum* foi observado apenas um morfo floral. Nele, a altura dos estigmas ($8,60 \pm 0,89$) diferiu significativamente da altura das anteras ($3,00 \pm 0,35$), caracterizando o morfo longistilo. Nessa espécie, portanto, não foi possível realizar as polinizações legítimas (Tabela 2). Devido ao monomorfismo, a população foi considerada anisoplética. Em *P. stachyoides*, *P. subsphatulatae* e *P. vellosiana* foram observados os dois morfos florais (Tabela 1).

Os resultados dos testes de polinização mostraram que, entre as espécies que apresentaram os dois morfos florais, em *P. vellosiana* houve a perda total da incompatibilidade e em *P. stachyoides* e *P. subsphatulata*, parcial; nelas a incompatibilidade foi mantida no morfo longistilo (Tabela 1). Em *P. subsphatulata*, apesar da autocompatibilidade no morfo brevistilo, as maiores porcentagens de frutificação foram obtidas nas polinizações legítima e aberta (Tabela 1).

Em *P. stachyoides* foram registradas florações assíncronas entre os morfos florais. A floração do morfo longistilo ocorreu em dezembro de 2012 e a do brevistilo em novembro de 2013. Por isso, nessa espécie, não foram realizadas as polinizações legítimas. Após a floração, não foram observados frutos no morfo longistilo, confirmando a manutenção da sua autoincompatibilidade. No morfo brevistilo foram observados frutos provenientes dos testes de autopolinização espontânea, polinização intramorfo e polinização aberta (Tabela 1).

Entre as espécies homostílicas (Tabelas 2 e 3), houve perda da incompatibilidade em *F. multiflora*. Nos testes realizados em *P. myriantha*, a produção de frutos foi nula, com exceção da polinização aberta. No entanto, a produção nula de frutos nos testes de autopolinização espontânea e manual indica que a incompatibilidade foi mantida. A apomixia foi registrada em *C. geophiloides* e *C. hasslerianum* (Tabela 2). Nessas espécies foi observado que o ovário apresentava um aumento de volume antes da flor se abrir.

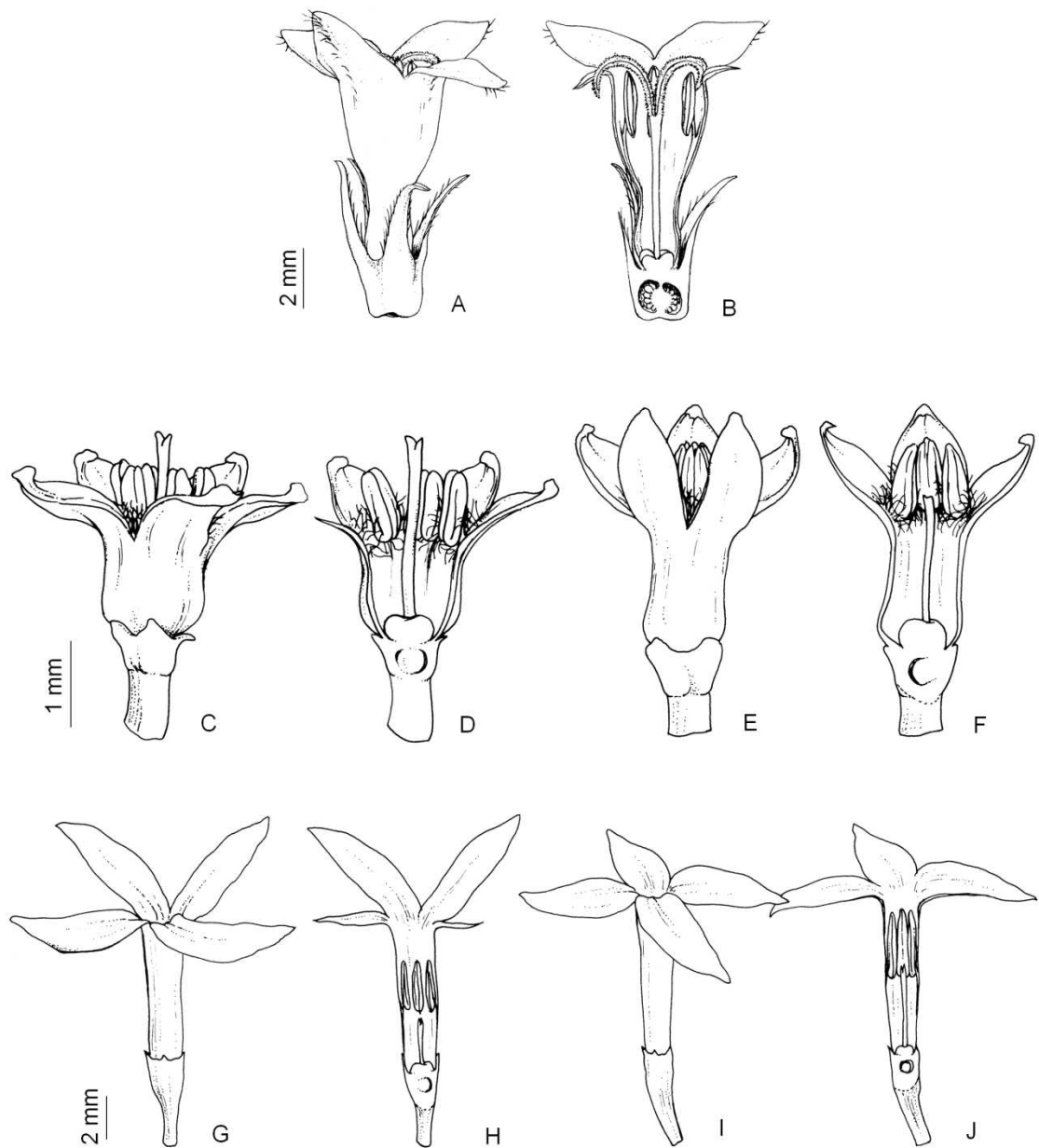


Figura 1: Espécies de Rubiaceae do sub-bosque da Mata do Paraíso, Viçosa, Minas Gerais, Brasil. *Coccocypselum hasslerianum*: A-B flores homostílicas do material do presente estudo; *Psychotria myriantha*: C-D flores longistilas da exsicata de 1930 (VIC1152), E-F: flores homostílicas do material do presente estudo; *Faramaea multiflora*: G-H flores brevistilas da exsicata de 1986 (VIC 9905), I-J flores homostílicas do material do presente estudo.

Tabela 1: Resultado dos testes de polinização em espécies distílicas de Rubiaceae do sub-bosque da Mata do Paraíso, em Viçosa, Minas Gerais, Brasil. AE = autopolinização espontânea, AM = autopolinização manual, PA = polinização aberta, AP = apomixia, SI = sistema de incompatibilidade, L = longistilo, B = brevistilo, n = número de indivíduos, - = teste não realizado.

Espécies	Morfo (n)	AE	AM	Intramorfo	Intermorfo	PA	AP	SI
		Número de Flores / Número de Frutos (%)						
Psychotria stachyoides	B (16)	25/7 (28,0)	15/0 (0,00)	17/5 (29,4)	-	17/3 (17,6)	15/0 (0,0)	Não
	L (05)	10/0 (0,00)	10/0 (0,00)	10/0 (0,00)	-	10/0 (0,00)	10/0 (0,0)	Sim
Psychotria subsphatulata	B (07)	15/4 (26,7)	15/1 (6,70)	15/2 (13,3)	15/5 (33,3)	15/5 (33,3)	15/0 (0,0)	Não
	L (08)	18/0 (0,00)	15/0 (0,00)	15/0 (0,00)	15/4 (26,7)	18/1 (5,60)	15/0 (0,0)	Sim
Psychotria vellosiana	B (04)	21/4 (19,0)	21/1 (4,76)	10/0 (0,00)	16/6 (37,5)	24/14 (58,3)	23/0 (0,0)	Não
	L (07)	33/0 (0,00)	20/1 (5,00)	20/3 (15,0)	20/7 (35,0)	30/11 (36,7)	22/0 (0,0)	Não

Das espécies estudadas, foram observados polinizadores (insetos da ordem Hymenoptera) em *P. subsphatulata*, distílica com perda parcial da incompatibilidade, e em *P. vellosiana*, distílica com perda total da incompatibilidade. Nas demais, não houve o registro da atividade de polinizadores (Tabela 3).

Entre as estratégias derivadas foram registradas a homostilia, a autocompatibilidade e a apomixia e observamos a associação dessas estratégias, que parecem favorecer a reprodução das espécies (Tabelas 1, 2 e 3). As espécies que mantiveram a distilia apresentaram estratégias relacionadas com a autocompatibilidade total ou parcial. A única espécie monomórfica apresentou a apomixia como estratégia reprodutiva. As espécies homostílicas apresentaram como estratégias a permanência da autoincompatibilidade, autocompatibilidade e a apomixia (Tabela 3).

Tabela 2: Resultado dos testes de polinização em espécies homostílicas e monomórfica de Rubiaceae do sub-bosque da Mata do Paraíso, em Viçosa, Minas Gerais, Brasil. AE = autopolinização espontânea, AM = autopolinização manual, PC = polinização cruzada, PA = polinização aberta, AP = apomixia, SI = sistema de incompatibilidade, H = homostilo, L = longistilo, n = número de indivíduos, - = teste não realizado.

Espécies	Morfo (n)	AE	AM	PC	PA	AP	SI
		Número de Flores / Número de Frutos (%)					
<i>Coccocypselum geophiloides</i>	H (28)	32/17 (53,1)	27/22 (81,5)	15/7(46,7)	34/17(50,0)	23/14(60,9)	-
<i>Coccocypselum hasslerianum</i>	L (15)	22/9 (41,0)	10/0 (0,0)	-	32/8(25,0)	16/4(25,0)	-
<i>Faramea multiflora</i>	H (10)	22/8 (36,4)	20/8 (40,0)	20/8(40,0)	30/13(43,3)	25/0(0,0)	Não
<i>Psychotria myriantha</i>	H (10)	73/0 (0,0)	5/0 (0,0)	-	60/6(10,0)	25/0(0,0)	Sim

Tabela 3: Estratégias reprodutivas derivadas da distilia observadas em espécies de Rubiaceae do sub-bosque da Mata do Paraíso, em Viçosa, Minas Gerais, Brasil. D/ACT = distilia e autocompatibilidade total, D/ACP = distilia e autocompatibilidade parcial, M/AP = monomorfia (morfo longistílico) e apomixia, H/AI = homostilia e autoincompatibilidade, H/AC = homostilia e autocompatibilidade, H/AP = homostilia e apomixia, PP = presença do polinizador.

Espécies	Estratégias Reprodutivas						PP
	D/ACT	D/ACP	M/AP	H/AI	H/AC	H/AP	
<i>Coccocypselum geophiloides</i>						X	
<i>Coccocypselum hasslerianum</i>			X				
<i>Faramea multiflora</i>					X		
<i>Psychotria myriantha</i>				X			
<i>Psychotria stachyoides</i>		X					
<i>Psychotria subsphatulata</i>		X					X
<i>Psychotria vellosiana</i>	X						X

DISCUSSÃO

Estratégias reprodutivas derivadas da distilia, semelhantes às aqui observadas, tem sido interpretadas como resultantes de pressões seletivas que interferem na estabilidade das populações de espécies distílicas e são comumente registradas em regiões tropicais (Barrett & Richards 1990). Diferentes estratégias em espécies distílicas coocorrentes, congêneres ou pertencentes a diferentes gêneros, também tem sido descritas. De acordo com os estudos realizados por Sakai & Wright (2008), a perda da distilia ocorre de forma independente. Espécies de um mesmo táxon podem responder de forma diferente perante as mesmas pressões e cada espécie seguir um determinado caminho evolutivo (Consolaro et al. 2009). De fato, as estratégias das espécies estudadas parecem ter evoluído de forma independente, mas favoráveis à manutenção das suas populações na área de estudo.

A hercogamia recíproca e o sistema de incompatibilidade intramorfo são os principais atributos que definem a distilia (Barrett 2002). No entanto, com a perda da incompatibilidade, a espécie ainda é considerada morfologicamente distílica (Ganders 1979), tal como observado em *P. vellosiana*, *P. subsphatulata* e *P. stachyoides*. Na primeira espécie, a perda da incompatibilidade foi total e, nas duas últimas, parcial, situações registradas em outras espécies de Rubiaceae (Pailler & Thompson 1997; Rossi et al. 2005; Sakai & Wright 2008). A manutenção das características da distilia é interpretada como uma vantagem seletiva para promover a polinização cruzada (Lloyd

&Webb 1992; Barrett et al. 2000). Com a perda da incompatibilidade, em espécie inicialmente xenógama obrigatória, há possibilidade da autogamia, sistema reprodutivo independente de polinizadores (Coelho & Barbosa 2003). Essa mudança de sistema tem ocorrido em locais onde os polinizadores são escassos e a autocompatibilidade se torna mais vantajosa para garantir a produção de frutos (Ganders 1979; Sakai & Wright 2008). Dessa forma, em *P. vellosiana*, *P. subsphatulata* e *P. stachyoides* a dependência por polinizadores foi, respectivamente, anulada ou reduzida. No entanto, as frutificações obtidas nas polinizações legítimas e abertas em *P. vellosiana* e *P. subsphatulata*, espécies com registro de polinizadores na área de estudo, indicam que o serviço do polinizador foi mantido, favorecendo a manutenção dos atributos da distília. Em *P. stachyoides*, por outro lado, a ausência de registro da ação do polinizador desfavoreceu a espécie, principalmente o morfo longistilo; nesse morfo, há incompatibilidade e a frutificação foi nula. Diante dessas diferenças, verifica-se que a posição recíproca das estruturas reprodutivas e a incompatibilidade são atributos da distília dependentes de polinizadores; na sua ausência, surgem outras estratégias que quebram esses atributos e possibilitam a manutenção da sua população (veja também Richards & Koptur 1993; Barrett et al. 2000).

A ausência do registro de polinizadores pode ter promovido a atual condição de homostília das espécies *C. geophiloides*, *F. multiflora* e *P. myriantha*. De acordo com Ganders (1979) qualquer desequilíbrio na relação entre planta e o seu polinizador pode exercer pressões seletivas a favor de alterações da distília. Essas pressões são mais efetivas com o aumento da fragmentação, resultando em alterações da abundância, diversidade e comportamento dos polinizadores (Murcia 1996; Aizen & Feinsinger 2002). Essas alterações parecem ter ocorrido na área do presente estudo que já foi explorada para outros fins (Lousada et al. 2014).

A homostília, verificada nas espécies citadas anteriormente, é atributo que descaracteriza a distília e tem sido interpretada como uma condição derivada desse sistema (Ganders 1979; Coelho & Barbosa 2003; Consolaro et al. 2009). A distília é uma condição ancestral na família Rubiaceae (Naiki 2012) e os gêneros *Coccocypselum* e *Psychotria* são tipicamente distílicos (Ganders 1979; Costa & Mamede 2002; Naiki 2012). *C. geophiloides* foi descrita como distílica em outras populações por Costa & Mamede (2002), além da aqui estudada (Pereira et al. 2006b); *P. myriantha* também foi descrita como distílica por Pereira et al. (2006b) e a exsicata de 1930 parece confirmar a distília. Para essas espécies, os nossos resultados, baseados na situação atual da população, contrariam esses autores. A distília em *F. multiflora* foi observada em estudo

conduzido por Eduardo & Consolaro (dados não publicados) em população localizada em fragmento de mata mesofítica no centro-oeste brasileiro. Na área do presente estudo, esta espécie também foi caracterizada como homostílica, mas a exsicata de 1986, proveniente dessa área, mostra um histórico que demonstra a distília como sistema ancestral.

Segundo Ganders (1979), a homostilia pode se manifestar como caráter exclusivo de alguns indivíduos ou de todos os indivíduos da população (Ganders 1979). O domínio dessa condição derivada parece ocorrer de forma gradual, em estágios de substituição de indivíduos distílicos pelos homostílicos (Consolaro et al. 2009), especialmente em ambientes fragmentados (Coelho & Barbosa 2003). Em *F. multiflora* e *P. myriantha*, as substituições dos indivíduos distílicos (observados, respectivamente, em exsicatas coletadas em 1986 e 1930) pelos homostílicos, na área de estudo, parece ter ocorrido em um curto período. Entretanto, mais estudos são necessários para confirmar essa suposição.

Entre espécies de Rubiaceae, a ocorrência da homostilia juntamente com a autocompatibilidade foi registrada em *Palicourea macrobotrys* (Ruiz & Pav.) Roem. & Schult (Coelho & Barbosa 2003; Consolaro et al. 2009), assim como foi observado em *F. multiflora*. A limitação polínica é considerada como uma condição favorável para a transição do sistema de autoincompatibilidade para autocompatibilidade (Vallejo-Marín & Uyenoyama 2004). Essa transição favorece a ocupação da espécie em habitats onde os polinizadores são escassos, permitindo a expansão da sua distribuição geográfica (Ganders 1979; Barrett 1992; Coelho & Barbosa 2003). Dessa forma, a autocompatibilidade também tem sido associada à escassez ou ineficiência dos polinizadores (Sobrevila & Arroyo 1982).

No entanto, no presente estudo, foi verificada em *P. myriantha* a associação da homostilia com a autoincompatibilidade. Plantas homostílicas, raramente são autoincompatíveis segundo Coelho & Barbosa (2003). Nessa espécie, a homostilia parece representar o primeiro passo para a quebra da distília e a ausência de polinizadores deve comprometer o fluxo de pólen. Com esse comprometimento, a perda da incompatibilidade pode ocorrer a qualquer momento, como foi sugerido para *Palicourea coriacea* (Cham.) K. Schum. por Consolaro et al. (2009).

O monomorfismo (apenas o morfo longistilo) e a homostilia associados à apomixia, registrados respectivamente em *C. hasslerianum* e *C. geophiloides*, são estratégias raras derivadas da distília. A apomixia como condição derivada da distília foi documentada pela primeira vez em *Erythroxylum undulatum* (Erythroxylaceae)

(Berry et al. 1991). Em espécies distílicas de Rubiaceae, além das do presente estudo, a produção de frutos por apomixia foi registrada em *Psychotria birotula* e *P. mapouroides* (Castro et al. 2004) e *P. capillacea* (Pereira 2007).

A apomixia nas duas espécies estudadas de *Coccocypselum* parece ser sistema reprodutivo (assexuado via semente) vantajoso, pois assegura a reprodução na ausência de polinizadores. De fato, a apomixia também tem sido associada à ausência de polinizadores, principalmente em espécies tropicais e autoincompatíveis (Whitton et al. 2008).

O monomorfismo longistilo em flores de *C. hasslerianum* pode ser interpretado como vantagem seletiva, pois o posicionamento exserto do estigma facilita a deposição dos grãos de pólen pelo polinizador (Ganders 1979; Barrett 1992; Consolaro et al. 2005). Entretanto, como não houve o registro do polinizador para essa espécie, o posicionamento do estigma acima das anteras impossibilita a autopolinização, favorecendo o surgimento da apomixia como uma alternativa reprodutiva.

O padrão mais comum de modificação evolutiva no sistema reprodutivo de espécies distílicas envolve a quebra da distília e a autocompatibilidade (Barrett & Richards 1990), tal como aqui verificado. Em *C. geophiloides*, a ocorrência da homostília juntamente com a apomixia parece ser a forma mais derivada da distília nesse estudo. O registro de várias estratégias derivadas da distília entre espécies congêneres sugere uma evolução de forma independente dentro da família.

CONCLUSÕES

Todas as espécies estudadas apresentaram alterações no sistema distílico e como consequência foram observadas diferentes estratégias reprodutivas que ocorreram em espécies congêneres de forma independente, todas favorecendo a reprodução das populações no local de estudo. Com destaque para a apomixia como uma condição rara de estratégia derivada da distília e registrada nas espécies de *Coccocypselum* (*C. hasslerianum* e *C. geophiloides*).

Respondendo as questões que foram levantadas nesse capítulo:

- As espécies apresentam as seguintes alterações no seu sistema distílico: ausência da hercogamia recíproca, perda de um dos morfos florais, anisopleitia e perda total ou parcial do sistema de incompatibilidade.

- Foram registradas a homostilia, autocompatibilidade e apomixia como estratégias derivadas da distilia, além da associação entre elas numa mesma espécie.

REFERÊNCIAS

- Aizen, M. A. & Feinsinger, P. 2003. Bees not to be? Responses of insect pollinator faunas and flower pollination to habitat fragmentation. In: Bradshaw, G. A. (Ed.) **How landscapes change**. Berlin, Springer Heidelberg. Pp. 111-129.
- Barrett, S. C. H. 1992. Heterostylous genetic polymorphisms: model systems for evolutionary analysis. In: Barrett, S. C. H. (Ed.) **Evolution and function of heterostyly. Monographs on Theoretical and Applied Genetics**. Berlin, Springer-Verlag. Pp. 1-24.
- Barrett, S. C. H. 2002. The evolution of plant sexual diversity. **Nature Review Genetics** **3**:274-284.
- Barrett, S. C. H. & Richards, J. H. 1990. Heterostyly tropical plants. **Memoirs of the York Botanical Garden** **55**:35-61.
- Barrett, S. C. H. & Shore, J. S. 2008. New insights on heterostyly comparative biology, ecology and genetics. In: Franklin-Tong, V. (Ed.) **Self-incompatibility in flowering plants: evolution, diversity and mechanisms**. Berlin, Springer-Verlag. Pp. 3-32.
- Barroso, G. M.; Peixoto, A. L.; Costa, C. G.; Ichaso, C. L. F.; Guimarães, F. & Lima, H.C. 1991. **Sistemática de angiospermas do Brasil**. 3 ed. Viçosa, Universidade Federal de Viçosa.
- Bawa, K. S. & Beach. 1983. Self-incompatibility in the Rubiaceae of a tropical lowland wet forest. **American Journal of Botanic** **70**(9): 1281-1288.
- Berry, P. E.; Tobe, H. & Gomez, J. A. 1991. Agamospermy and the loss of distyly in *Erythroxylum undulatum* (Erythroxylaceae) from northern Venezuela. **American Journal of Botany** **78**:595-600.
- Castro, C. C.; Oliveira, P. E. A. M. & Alves, M. C. 2004. Breeding system and floral morphometry of distylous *Psychotria* L. species in the Atlantic rain forest, SE Brazil. **Plant Biology** **6**(6): 755-760.
- Coelho, C. P. & Barbosa, A. A. A. 2003. Biologia reprodutiva de *Palicourea macrobotrys* Ruiz & Pavon (Rubiaceae): um possível caso de homostilia no gênero *Palicourea* Aubl. **Revista Brasileira de Botânica** **26**(3): 403-413.
- Consolaro, H.; Silva, E.B.; Oliveira, P. E. 2005. Variação floral e biologia reprodutiva de *Manettia cordifolia* Mart. (Rubiaceae). **Revista Brasileira de Botânica** **28**(1): 85-94.
- Consolaro, H.; Toledo, R.; Ferreguti, R.; Hay, J. V. & Oliveira, P. E. 2009. Distilia e homostilia em espécies de *Palicourea* Aubl. (Rubiaceae) do Cerrado do Brasil Central. **Revista Brasileira de Botânica** **32**(4): 655-667.
- Costa, C. B. & Mamede, M. C. H. 2002. Synopsis of the genus *Coccocypselum* P. Browne (Rubiaceae) in the State of São Paulo, Brazil. **Biota Neotropica** **2**(1): 1-14.
- Dafni, A.; Kevan, P. G. & Husband, B. C. 2005. **Practical pollination biology**. Enviroquest, Ltd.

- Drummond, G. M.; Martins, C. S.; Machado, A. B. M.; Sebastião, F. A. & Antonini, Y. 2005. **Biodiversidade em Minas Gerais: um atlas para sua conservação**. 2ed. Belo Horizonte, Fundação Biodiversitas.
- Faivre, A. E. & McDade, L. A. 2001. Population-level variation in the expression of heterostyly in three species of Rubiaceae: does reciprocal placement of anthers and stigmas characterize heterostyly? **American Journal of Botany** **88**(5): 841–853.
- Fonseca, R. B. & Vieira, M. F. 2014. Sistemas sexuais em diferentes estádios sucessionais no sub-bosque da Mata do Paraíso. In: Lima, G. S.; Ribeiro, G.A.; Gonçalves, W.; Martins, S. V. & Almeida, M. P. **Ecologia de Mata Atlântica Estudos Ecológicos na Mata do Paraíso**. Viçosa, Supremo. Pp.211- 232.
- Ganders, F. R. 1979. The biology of heterostyly. **New Zealand Journal of Botany** **17**(4): 607-635.
- Gentry, A. H. & Emmons, L. H. 1987. Geographical variation in fertility, phenology, and composition of the understory of neotropical forests. **Biotropica** **19**: 216-227.
- González, C.; Ornelas, J. F.; Jimenez, L. 2005. Between-year changes in functional gender expression of *Palicourea padifolia* (Rubiaceae), a distylous, hummingbird-pollinated shrub. **Annals of Botany** **95**: 371–378.
- INMET-Instituto Nacional de Meteorologia. 1992. **Normais Climatológicas** (1961-1990). Brasília, SPI/EMBRAPA.
- Judd, W.S.; Campbell, C.S.; Kellog, E.A. & Stevens, P.F. 1999. **Plant systematics: a phylogenetic approach**. Sinauer, Sunderland.
- Jung-Mendaçolli, S. L., & Melhem, T. S. 1995. Pollen grains of heterostylous Rubiaceae. **Revista Brasileira de Botânica** **18**(1): 61-93.
- Aquino, F. D. G. 2008. Biologia reprodutiva de *Rourea induta* Planch.(Connaraceae), uma espécie heterostílica de cerrado do Brasil Central. **Revista Brasileira de Botânica** **31**(3): 389-398.
- Lloyd, D.G. & Webb, C. J. 1992. The evolution of heterostyly. In: Barrett, S.C.H. **Evolution and function of heterostyly**. Berlin, Springer-Verlag. Pp. 151-178.
- Lombardi, J. A. & Gonçalves, M. 2000. Composição florística de dois remanescentes de Mata Atlântica do sudeste de Minas Gerais, Brasil. **Revista Brasileira de Botânica** **23**(3): 255-282.
- Lopes, L. E. & Buzato, S. 2005. Biologia reprodutiva de *Psychotria suterella* Muell. Arg. (Rubiaceae) e a abordagem de escalas ecológicas para a fenologia de floração e frutificação. **Revista Brasileira de Botânica** **28**(4): 785-795.
- Lousada, J. M.; Bauchspiess, C. & Martins, S. V. 2014. O mosaico sucessional em Floresta Estacional Semidecidual na Reserva Mata do Paraíso. In: Lima, G. S.; Ribeiro, G.A.; Gonçalves, W.; Martins, S. V. & Almeida, M. P. **Ecologia de Mata Atlântica Estudos Ecológicos na Mata do Paraíso**. Viçosa, Supremo. Pp.43-62.
- Murcia, C. 1996. Forest fragmentation and the pollination of neotropical plants. In: Schelhas, J. & Greenberg, R. (Ed.) **Forest patches in tropical landscapes**. Island, Press Covelo. Pp 19-36.
- Myers, N.; Mittermeier, R. A.; Mittermeier, C. G.; Fonseca, G. A. B. & Kent, J. 2000. Biodiversity hotspots for conservation priorities. **Nature** **403**(6772): 853-858.
- Naiki, A. 2012. Heterostyly and the possibility of its breakdown by polyploidization. **Plant Species Biology** **27**(1): 3-29.
- Paillet, T. & Thompson, J. 1997. Distyly and variation in heteromorphic incompatibility in *Gaertnera vaginata* (Rubiaceae) endemic to La Reunion Island. **American Journal of Botany** **84**(3): 315-315.

- Pereira, Z. V. 2003. **Rubiaceae Juss. da Reserva Florestal Mata do Paraíso: florística e aspectos reprodutivos**. Dissertação. Universidade Federal de Viçosa. Viçosa, MG.
- Pereira, Z. V.; Vieira, M. F. & Carvalho-Okano, R. M. 2006a. Fenologia de floração, morfologia floral e sistema de incompatibilidade em espécies distílicas de Rubiaceae em fragmento florestal do sudeste brasileiro. **Revista Brasileira de Botânica** **29**(3): 471-480.
- Pereira, Z. V.; Carvalho-Okano, R. M. & Garcia, F. C. P. 2006b. Rubiaceae Juss. da Reserva Florestal Mata do Paraíso, Viçosa, MG, Brasil. **Acta Botanica Brasilica** **20**(1): 207-224.
- Pinto, S. I. C.; Dias, H. C. T.; Martins, S.V. & Barros, N. F. 2008. Produção de serapilheira em dois estádios sucessionais de floresta estacional semidecidual na Reserva Mata do Paraíso. **Revista Árvore** **32**(3): 545-556.
- Ramos, F.N.; Santos F. A. M. 2006. Floral visitors and pollination of *Psychotria tenuinervis* (Rubiaceae): distance from the anthropogenic and natural edges of an Atlantic forest fragment. **Biotropica** **38**(3): 383-389.
- Ribeiro, M. C.; Metzger, J. P.; Martensen, A. C.; Ponzoni, F. J. & Hirota, M. M. 2009. The Brazilian Atlantic Forest: How much is left, and how is the remaining forest distributed? Implications for conservation. **Biological Conservation** **142**(6): 1141-1153.
- Ribon, R.; Simon, J. E. & Mattos, G. T. 2003. Bird extinctions in Atlantic Forest fragments of the Viçosa region, southeastern Brazil. **Conservation Biology** **17**(6): 1827-1839.
- Richards, A. J. 1986. **Plant breeding systems**. George Allen & Unwin, London.
- Richards, J. H. & Koptur, S. 1993. Floral variation and distyly in *Guettarda scabra* (Rubiaceae). **American Journal of Botany** 31-40.
- Rizzini, C. T. 1992. **Tratado de fitogeografia do Brasil: aspectos ecológicos, sociológicos e florísticos**. São Paulo, Âmbito Cultural.
- Robbrecht, E. 1993. Introduction to advances in Rubiaceae macrosystematics. **Opera Botanica Belgica** **6**:7-18.
- Rossi, A. A. B.; Oliveira, L. O. & Vieira, M. F. 2005. Distyly and variation in floral traits in natural populations of *Psychotria ipecacuanha* (Brot.) Stokes (Rubiaceae). **Revista Brasileira de Botânica** **28**(2): 285-294.
- Sakai, S. & Wright, S. J. 2008. Reproductive ecology of 21 coexisting *Psychotria* species (Rubiaceae): when is heterostyly lost? **Biological Journal of the Linnean Society** **93**(1): 125-134.
- Santos, O.A.; Webber, A.C.; Costa, F.R.C. 2008. Biologia reprodutiva de *Psychotria spectabilis* Steyrm. e *Palicourea cf. virens* (Poepp & Endl.) Standl. (Rubiaceae) em uma floresta tropical úmida na região de Manaus, AM, Brasil. **Acta Botanica Brasilica** **22**(1): 275-285.
- Silva, C. A.; Vieira, M. F.; Amaral, C. H. 2010. Floral attributes, ornithophily and reproductive success of *Palicourea longepedunculata* (Rubiaceae), a distylous shrub in southeastern Brazil. **Revista Brasileira de Botânica** **33**(2): 207-213.
- Sobrevila, C. & Arroyo, M. T. K. 1982. Breeding systems in a montane tropical cloud forest in Venezuela. **Plant Systematics and Evolution** **140**(1): 19-37.
- Teixeira, L. A. G. & Machado, I. C. 2004. *Sabicea cinerea* Aubl. (Rubiaceae): distília e polinização em um fragmento de floresta Atlântica em Pernambuco, Nordeste do Brasil. **Revista Brasileira de Botânica** **27**(1): 193-204.
- Vallejo-Marín, M. & Uyenoyama, M. K. 2004. On the evolutionary costs of self-incompatibility: incomplete reproductive compensation due to pollen limitation. **Evolution** **58**(9): 1924-1935.

- Veloso, H. P.; Rangel Filho, A. R. & Lima, J. C. A. 1991. **Classificação da vegetação brasileira, adaptada a um sistema universal**. Rio de Janeiro, IBGE.
- Whitton, J.; Sears, C. J.; Baack, E. J. & Otto, S. P. 2008. The dynamic nature of apomixis in the angiosperms. **International Journal of Plant Sciences** **169**(1): 169-182.
- Zar, J. H. 2010. **Biostatistical analysis**. 5 ed. New Jersey, Prentice Hall.

CONCLUSÕES GERAIS

- No sub-bosque da Mata do Paraíso, 48% das espécies são autógamas/autocompatíveis, 35% xenógamas/autoincompatíveis e 17% são apomíticas;
- As espécies autoincompatíveis se relacionam com o hábito arbustivo, o interior da mata e a dependência por polinizadores; as autocompatíveis e apomíticas com o hábito herbáceo, área aberta e a independência por polinizadores;
- Das espécies estudadas, 65% são independentes da ação dos polinizadores para garantir a produção de frutos;
- Dentre essas, sete espécies distílicas da família Rubiaceae se tornaram independentes de polinizadores por apresentarem estratégias reprodutivas derivadas da distilia em consequência de alterações sofridas no conjunto de atributos relacionados ao sistema distílico;
- As estratégias derivadas da distilia são a homostilia, autocompatibilidade e apomixia e há associação entre elas numa mesma espécie, todas favorecendo a reprodução;
- Essas estratégias parecem ter evoluído de forma independente, mesmo entre espécies congêneres;
- A apomixia como estratégia derivada da distilia é condição rara e registrada nas espécies de *Coccocypselum* (*C. hasslerianum* e *C. geophiloides*).
- No local de estudo as plantas independentes de polinizadores (autógamas e apomíticas) são a maioria, incluído as espécies que apresentaram estratégias reprodutivas derivadas da distilia.