

Iara Aparecida Pereira Monteiro

**Biologia de Reprodução de Duas Espécies
de Angiospermas Filogeneticamente
Basais: *Xylopia aromatica* (Lam.) Mart.
(Annonaceae) e *Dillenia indica* L.
(Dilleniaceae)**



1910000949



IARA APARECIDA PEREIRA MONTEIRO

**BIOLOGIA DE REPRODUÇÃO DE DUAS ESPÉCIES DE
ANGIOSPERMAS FILOGENETICAMENTE BASAIS : *Xylopia*
aromatica (Lam.) Mart. (ANNONACEAE) E *Dillenia indica* L.
(DILLENIACEAE)**



949/00

Tese apresentada para obtenção
do Grau de Doutor em Ciências
Biológicas-Genética.

São José do Rio Preto - SP

2000

ESTE TRABALHO FOI REALIZADO NOS DEPARTAMENTOS DE BOTÂNICA E BIOLOGIA DO INSTITUTO DE BIOCÊNCIAS, LETRAS E CIÊNCIAS EXATAS DA UNIVERSIDADE ESTADUAL PAULISTA " JÚLIO DE MESQUITA FILHO " - UNESP - CAMPUS DE SÃO JOSÉ DO RIO PRETO, SÃO PAULO, COM AUXÍLIO DO CNPq.



ORIENTADOR: PROFESSOR DOUTOR JAMES ROBERT COLEMAN

CO-ORIENTADORA: PROFESSORA DOUTORA CLÁUDIA M. A. CARARETO



Dedico

ao grande companheiro Valdir Francisco Monteiro, pela companhia,
colaboração, idéias, energia, apoio e o amor;

aos meus filhos por saberem pacientemente esperar a oportunidade de renascer,
somente no próximo milênio;

aos meus pais Mário e Aparecida e irmãos pelo interesse e carinho, e a toda a
estrutura familiar dos Pereira e dos Monteiro.

"Que dentre vós é sábio e entendido. Mostre por seu bom trato as suas obras em mansidão de sabedoria."

Tiago (3:13)

"Na vida espiritual, os verdadeiros sábios são conhecidos por ângulos diferentes. Os verdadeiros amigos da luz revelam-se através da generosidade pessoal. Reconhecem que a sabedoria é paternidade espiritual, cheia de compreensão e carinho, e por isso, sem qualquer humilhação a ninguém, auxiliam a todos, indistintamente, acendendo, com amor, na escura ignorância que os cercam, a luz abençoada que brilhará, vitoriosa, amanhã".

Emmanuel - Francisco Cândido Xavier

"Mas a sabedoria que vem do Alto é pura, pacífica, moderada, tratável, cheia de misericórdia e de bons frutos, sem parcialidade e sem hipocrisia."

Tiago (3:17)

O laborioso esforço da Ciência é tão sagrado quanto
o heroísmo da fé.

André Luiz/Lulus - Francisco Cândido Xavier

O concurso científico é sempre útil, quando oriundo da
consciência esclarecida e da sinceridade do coração, se
não deseja continuar no papel de comparsa da
tirania e da destruição.

Emmanuel - Francisco Cândido Xavier

AGRADECIMENTOS

Impossível agradecer aqui a todos aqueles que conviveram comigo e colaboraram para a concretização deste trabalho, contudo, expresso minha gratidão a todos que se tornaram responsáveis pelas condições nas quais foi possível sua realização.

Em especial ao Prof. Dr. **James Robert Coleman**, amigo e grande pesquisador, meu agradecimento pela orientação segura, dedicação e apoio constantes que muito contribuíram para a minha formação científica, pelos incentivos e grande entusiasmo que enriqueceram-me como pessoa e como profissional.

À Profa. Dra. **Claudia M. A. Carareto** pela co-orientação segura, dinâmica e de extrema capacidade.

Aos Professores. Drs. **Antônio Barioni Gusman** e **Wladimir João Tadei** e às Professoras Dras. **Maria Astrid Saad Corradi** e **Neusa T. Ranga** pela atenção e valiosas sugestões durante a análise da pró-forma.

Ao Prof. Dr. **José Antônio Cordeiro** do Departamento de Matemática e estatística pela valiosa contribuição na análise de componentes principais dos dados.

Aos grandes amigos **Nilsom**, **Tânia** e **Ana Clara da Veiga** pelo carinho, estímulo e auxílio nas recentes pesquisas bibliográficas através da Internet.

Ao chefe do Departamentos de Botânica e Zoologia, Prof. Dr. **Francisco Langiane Neto**, e de Biologia, Prof. Dr. **Sebastião Roberto Taboga**, pela acolhida e cessão das dependências e equipamentos necessários à realização deste trabalho.

Aos professores dos Departamentos de Biologia e de Botânica, pelos incentivos, conhecimentos e experiência profissional que proporcionaram meu amadurecimento científico.

Ao Dr. **José Nadim Cury**, presidente do Clube Monte Líbano de São José do Rio Preto, pela abertura do clube de campo para os testes de campo e



coleta de material de uma das espécies estudada (*Dillenia indica*), bem como pelo incentivo e divulgação do trabalho.

Ao senhor **Arcílio Monteiro**, proprietário do sítio Santa Rosa, Fazenda Bacuri, Município de Ipiguá, pela permissão do uso das dependências de sua propriedade para testes de campo e coleta de material da outra espécie estudada (*Xylopia aromatica*).

Aos professores do Departamento de Zoologia deste Instituto, **Dr. Reinaldo José Fazzio Feres** e **Dr. Arif Cais**, pela identificação dos insetos.

Aos professores doutores **Paulo Nogueira Neto** da USP de São Paulo e **Warwick Estevan Kerr** da UFU de Uberlândia, pela contribuição valiosa relativa aos esclarecimentos sobre a biologia das abelhas.

À Profa. Dra. **Elenice de Cassia Conforto**, pela iniciação científica e pela amizade de sempre.

À profa. Dra. **Mary M. Itoyama**, amiga e grande companheira que incentivou-me durante todos estes anos de vida acadêmica, pela disponibilidade, dedicação e paciência, bem como, valiosas sugestões e inestimável ajuda.

À funcionária **Maria Helena C. de Sá**, pela disponibilidade e atenção, auxiliando no trabalho fotográfico.

Ao funcionário **Izabelino Fávaro**, pelo carinho, interesse e auxílio no manejo com as plantas.

Às Profas. Dras. **Alba Regina de Abreu Lima Catelani** e **Ana Maria Alves de Oliveira** amigas e incentivadoras.

À Profa. **Maristela Sanches Bertasso Borges**, pelo empenho e interesse na valiosa leitura do texto e pela amizade.

Aos amigos do Curso de Pós-Graduação, cujos nomes seriam demasiados e muitos os predados, pelo convívio, companheirismo e alegria em tê-los como incentivadores constantes, o meu muito obrigada. Em especial à **Lilian Ruiz**, **Valéria Ruffo**, **Priscila Belintani**, **Uderlei Covisi**, **Andréia Rossit**, **Andréia Borduci**, **Érica Pavarino**, **Rosa**, **Patrícia** e **Sheila**.

Ao Prof. **Marcelo Ferreira Lourenço**, pela ajuda no uso dos programas de computador utilizados na análise estatística dos dados.

Às Professoras Dr. **Valéria Strangueti** e **Neusa Taroda Ranga**, pela colaboração no início do trabalho, referente a identificação das plantas, empréstimo de material bibliográfico e incentivo.

Aos Coordenadores do curso de Pós-Graduação, prof. Dr. **Wlademir João Tadei**, Profa. Dra. **Hermione Elly Melara de Campos Bicudo** e **Ana Elizabete Silva** pelo profissionalismo no desempenho de suas atividades ao longo desses anos.

À **Nanci A. Pereira**, chefe da Seção de Pós-Graduação, e aos funcionários **Onilda N. O. Okasaki**, **Oscar J. Marques**, **Hellen Bozello** e **Rosana Miguel Gomes Ferro**, pela atenção e pelos serviços prestados.

À **Olinda Vacari T. Luchezi**, Diretora Técnica do Serviço de Biblioteca e Documentação, deste Instituto em nome de todos os funcionários que foram imprescindíveis na obtenção das referências bibliográficas e revisão bibliográfica, dentre os quais **Maria do Carmo Junqueira**, **Gislaine de Lourdes Gameiro**, **Elza Mitico Sato**, **Rogério Pereira Vaz** o meu muito obrigada pela dedicação e presteza no atendimento.

À funcionária **Soraia F. R. Soares**, em nome de todos que contribuíram pelo trabalho xerográfico, e a **Maria Aparecida A. de Marchi**, pelo serviço de encadernação da pró-forma e da forma definitiva.

Ao **José Maria de Almeida**, gerente do Pólo Computacional, deste Instituto em nome de todos os funcionários que contribuíram com sua atenção e presteza em especial ao funcionário **Getúlio**, pela disponibilidade e atenção.

A **Luiz Antonio Pereira**, meu irmão, pelo auxílio com as figuras escaneadas.

Aos funcionários dos Departamentos de Biologia, em especial à **Simone C. Fernandes**, **Olga B. Pelicer** e **Laura N. A. Pinheiro**, e de Botânica, **Regiane Peres** e **Ademir O. Veschi** pela colaboração, amizade e presteza.



À todos os amigos da Escola Estadual Alberto Andaló e da Fundação Educacional de Fernandópolis, pelo incentivo e amizade.

À direção do Instituto de Biociências, Letras e Ciências Exatas de São José do Rio Preto - UNESP, Profa. Dra. **Maria Dalva Silva Pagotto** pelas condições materiais que possibilitaram a realização deste trabalho, bem como à Reitoria e Pró-Reitoria de Pesquisa e Pós-Graduação.

Desejo os maiores agradecimentos aos principais responsáveis pela minha realização como cidadã e profissional e, pela concretização de mais um ideal, aos meus pais, **Aparecida e Mário**, pela solidariedade.

Ao **Valdir F. Monteiro**, companheiro e amigo que sempre me incentivou, colaborando durante todos estes anos e principalmente nas coletas de dados em campo.

A **Deus**, por mais um ideal alcançado.

ÍNDICE

I. INTRODUÇÃO

1. A Evolução e Reprodução das Angiospermas Primitivas	1
1.1. Hábito	4
1.2. Folhas	4
1.3. Estipulas	4
1.4. Flor	
A. Perianto	5
B. Androceu	6
C. Gineceu	7
D. Arranjo das Estruturas Florais	7
E. Sexualidade da Flor	8
F. Número de Segmentos da Flor	8
G. Importância dos Insetos na Organização da Flor	9
H. Auto-Incompatibilidade	11
1.5. Frutos e Dispersão	12
2. Biologia Reprodutiva das Angiospermas	13
3. Objetivos	23

II. MATERIAL E MÉTODOS

1. Material Vegetal	
1.1. Família Annonaceae	24
1.2. Família Dilleniaceae	25
1.3. Características Botânicas das Espécies	26
1.4. Localização das Plantas Estudadas	28
2. Biologia Reprodutiva	
2.1. Fenologia	28
2.2. Morfologia e Morfometria Floral	29
2.3. Morfologia e Desenvolvimento dos Frutos	30
2.4. Produção de Frutos em Condições de Polinização Livre	30
2.5. Testes de Auto-polinização e Auto-incompatibilidade	30
2.6. Peso e Germinabilidade das Sementes	31
3. Análise Estatística dos Dados	31

III. RESULTADOS

1. Morfologia, Morfometria e Comportamento floral	34
2. Produção de Grãos de Pólen e Óvulos	51
3. Polinização	55
4. Auto Polinização e Auto Compatibilidade	56
5. Produção de Flores e Frutos, carpelos e folículos, óvulos e sementes	58
6. Morfologia, Morfometria e Comportamento do Fruto	67



7. Fenologia dos Frutos _____	79
8. Sementes	
8.1. Produção de Sementes _____	81
8.2. Peso de Sementes _____	83
8.3. Germinação de Sementes _____	85
9. Fenologia das Estruturas Vegetativas e Reprodutivas _____	95
10. Caracterização das Variáveis de <i>Xylopia aromatica</i> e <i>Dillenia indica</i> _____	120
11. Análise de Componentes Principais	
11.1. Flores _____	126
11.2. Frutos _____	127
11.3. Ramos _____	128
11.4. Flores, frutos e ramos _____	129
IV. DISCUSSÃO E CONCLUSÕES _____	137
V. RESUMO _____	159
VI. SUMMARY _____	162
VII. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS _____	164
VIII. APÊNDICE _____	179

I. Introdução

1. Evolução das Angiospermas primitivas

Segundo Cronquist (1988), sob o ponto de vista filogenético, os grupos que menos se modificaram do tipo ancestral são os que mais resistiram às pressões seletivas. A biologia reprodutiva das Angiospermas primitivas é, desta forma, de especial interesse para se entender a origem evolutiva das características das Angiospermas.

Dentro da divisão Magnoliophyta (Angiospermas), classe Magnoliopsida (Dicotiledôneas), a subclasse Magnoliidae constitui a mais basal, da qual as demais subclasses (Hamamelidae, Caryophyllidae, Dilleniidae e Rosidae) teriam evoluído, com exceção da subclasse Asteridae, considerada uma ramificação das Rosidae. É geralmente aceito que a classe Liliopsida (Monocotiledôneas) também teve origem a partir das Magnoliidae. A subclasse Magnoliidae constitui, portanto, um grupo bastante importante. No entanto, a partir de qual grupo ancestral esta subclasse teria surgido?

Acredita-se que as Angiospermas originaram-se de algum grupo de Gimnospermas, uma vez que estes são os únicos grupos que produzem sementes, sendo as Gimnospermas claramente mais primitivas com relação a morfologia e mais antigas geologicamente. Porém, não existe concordância sobre qual grupo de Gimnospermas teria originado as Angiospermas. Segundo o sistema Engleriano, as Angiospermas derivaram-se da ordem Gnetales, hoje representada pelos gêneros *Ephedra*, *Welwitschia* e *Gnetum*, uma vez que são as únicas Gimnospermas que têm semelhanças com as Angiospermas. Segundo Doyle & Donoghue (1986) as semelhanças são os vasos condutores de água, as estruturas reprodutivas (estróbilos semelhantes a uma flor de Angiosperma), e por ocorrerem em regiões tropicais.

Estudos mais recentes realizados por Friedman (1990, 1992), demonstraram a ocorrência de dupla fertilização em *Ephedra nevadensis* e *E. trifurca*. A dupla fertilização e a conseqüente formação de endosperma têm sido consideradas características exclusivas das Angiospermas. Assim, este evento possivelmente representa uma homologia evolutiva entre o gênero *Ephedra* e as Angiospermas.



A hipótese mais aceita sobre a origem das Angiospermas está alicerçada em similaridades entre as Gimnospermas e as Angiospermas primitivas. Takhtajan (1980) e Cronquist (1988) são os defensores desta abordagem. Desta forma, estudos de espécies filogeneticamente basais são de especial interesse para se entender o curso das mudanças evolutivas, pois as semelhanças entre as Gimnospermas e as Angiospermas primitivas muitas vezes não são mais identificadas nas Angiospermas derivadas. A seleção de diferentes formas e hábitos de crescimento e reprodução favoreceu as Angiospermas a adquirirem grandes vantagens e modificações sobre as Gimnospermas. Tais modificações contribuíram para a dominância da biomassa terrestre adquirida pelas Angiospermas, atribuída à sua capacidade de sobrevivência nos mais variados nichos ecológicos (Regal, 1977).

Doyle (1978), Walker *et al.* (1983), Ram *et al.* (1992) e Endress (1993) afirmaram que o surgimento das Angiospermas se deu na era Mesozóica (Cretáceo inferior). A flor de Angiosperma mais antiga já encontrada tem cerca de 120 milhões de anos, sendo proveniente de sítios próximos a Melbourne, Austrália. Este fóssil, provavelmente de uma planta herbácea, foi reconhecido como Angiosperma recentemente, sendo divulgado em 1990 por D. W. Taylor e L. J. Hickey (Ram *et al.*, 1992). Porém, devemos considerar que antes deste período foram encontrados resíduos fósseis não associados entre si. Por exemplo, grãos de pólen primitivo de possíveis Angiospermas (monosulcado, similares, porém, distinguíveis de pólen de samambaias e Gimnospermas) foram encontrados em registros do Triássico e Jurássico, há mais de 127 milhões de anos, mas não associados a folhas de Angiospermas, bem como folhas que poderiam ser de Angiospermas, porém não associadas a grãos de pólen. É possível que as primeiras Angiospermas tivessem pólen indistinguível daquele das Gimnospermas, sendo essa a razão para não detectarmos as Angiospermas anteriormente no registro fóssil.

Se as Angiospermas mais antigas tivessem hábito herbáceo, como é atribuído àquela planta encontrada próximo a Melbourne na Austrália, elas seriam de difícil detecção no registro fóssil, uma vez que muito raramente formariam fósseis, porque as folhas tenderiam a murchar ainda quando unidas à planta (Ram *et al.*, 1992).



Registros fósseis com expressivas adaptações foram encontrados no Cretáceo inferior e médio. Por exemplo, Hickey & Doyle (1977) descreveram evidências morfológicas de pólen e folhas de Angiospermas, vindos do grupo Potomac nos Estados Unidos, que já teriam sofrido radiação adaptativa no início do Cretáceo, levando a diversificações ecológicas e sistemáticas. Assim, se foi observada radiação adaptativa já no início do Cretáceo, o surgimento das Angiospermas deve ter sido anterior a este período.

Crane *et al.* (1989 a, b) sugeriram uma diversificação de polinizadores, baseado no estudo da morfologia do androceu em Chloranthaceae, datado do Cretáceo médio. Em 1986, os mesmos autores descreveram fósseis de pólen, flores e inflorescências indicando relação com as Plantanaceae. Indícios sugerem que essas plantas eram unissexuadas e suas flores polinizadas por insetos. Estes achados também são importantes para se documentar a diversificação de dicotiledôneas já no Cretáceo médio.

Crepet *et al.* (1992) descreveram fósseis mostrando características estruturais de flores e grãos de pólen comparáveis a vários gêneros atuais de Hamamelidaceae polinizados por insetos. A presença de estaminódios nectaríferos indicam que este grupo fóssil pode ter sido polinizado por insetos especializados, como abelhas, já no final do Cretáceo.

Ram *et al.* (1992) afirmaram que as Angiospermas apareceram durante a primeira metade do período Cretáceo, adquirindo dominância global na vegetação há cerca de 90 milhões de anos. Por volta de 75 milhões de anos, muitas famílias atuais e alguns gêneros das Angiospermas já existiam.

Um terceiro questionamento sobre a evolução das Angiospermas primitivas consiste em qual região teriam sido originadas.

Existe um consenso de que a origem das Angiospermas ocorreu em regiões tropicais, visto que as evidências fósseis mais antigas são destas regiões, bem como pelo maior número de espécies viventes nas regiões tropicais quando comparado às regiões temperadas. Esta desigualdade no número de espécies implica que regiões temperadas tiveram menos tempo para formar espécies comparado às regiões tropicais (Cronquist, 1988). Também, as Angiospermas atuais consideradas mais primitivas se concentram em regiões tropicais (Cronquist, 1988). Um grupo de ilhas da Nova Caledônia no Pacífico Sul, próximo à Austrália, pode ter sido o berço das Angiospermas (Darrah, 1960).



1.1. Hábito

Muitos autores consideram que o hábito das primeiras Angiospermas teria sido lenhoso. Segundo Muller (1981, 1984), os grupos herbáceos tendem a aparecer mais tarde que os grupos lenhosos na sucessão estratigráfica. Assim, as primeiras Angiospermas herbáceas seriam datadas do Cretáceo superior, portanto, 50 milhões de anos após o registro das primeiras Angiospermas. Outra evidência do hábito lenhoso como sendo primitivo se baseia na origem das Angiospermas a partir das Gimnospermas que são 100% lenhosas (Cronquist, 1988). Também a flora das regiões tropicais (berço de origem) tem alta representação de formas lenhosas.

No entanto, Taylor & Hickey (1990, 1992) sugeriram uma hipótese alternativa sobre a origem das Angiospermas, a partir de ancestrais de pequeno porte, herbáceos perenes, com flores pequenas e simples, semelhantes às características encontradas em Chloranthaceae e Piperaceae. Porém, como citado anteriormente, este tipo de hábito formaria fósseis muito raramente, pois as folhas tenderiam a murchar ainda quando unidas à planta, o que dificultaria a comprovação desta hipótese (Ram *et al.*, 1992).

1.2. Folhas

As primeiras Angiospermas tinham folhas simples e inteiras, com venação pinada e reticulada, como indicam os achados fósseis mais antigos (cerca de 110 milhões de anos). Folhas compostas e lobadas são encontradas por volta de 95 milhões de anos (Cronquist, 1988).

Quanto à filotaxia, o registro fóssil não é bastante claro, pois não se observam folhas ligadas a caules. No entanto, supõe-se que a disposição primitiva tenha sido a alternada, levando-se em consideração a constatação de que as Gimnospermas e as espécies da subclasse Magnoliidae possuem tal disposição (Cronquist, 1988).

1.3. Estípulas

Nas dicotiledôneas atuais (classe Magnoliopsida), as estípulas são de ocorrência rara nas três subclasses mais primitivas, Magnoliidae, Hamamelidae e Caryophyllidae, bem como nos grupos basais das três subclasses mais evoluídas, Dilleniidae, Rosidae e Asteridae. As estípulas



tendem a desaparecer nos membros mais avançados destas últimas subclasses (Cronquist, 1988).

Os registros fósseis mais antigos de Angiospermas não apresentam estípulas, porém em registros posteriores são encontradas folhas fossilizadas com estas estruturas. Outro fato relevante é que nenhuma Gimnosperma possui estípulas. Desta forma, as primeiras Angiospermas provavelmente não tiveram estípulas, sendo esta uma condição derivada, porém muito antiga (Cronquist, 1988). São estruturas geralmente associadas a plantas de hábito lenhoso, presentes em 40% das espécies de dicotiledôneas lenhosas atuais e em apenas 20% das espécies herbáceas (Cronquist, 1988). Sendo um indício de que as estípulas são relativamente primitivas. À medida que os grupos são mais derivados, as estípulas se tornam mais raras.

A função original das estípulas teria sido a de envolver e proteger as gemas e os botões associados à folha. Nas Angiospermas atuais mais derivadas as gemas são cobertas por escamas e as estípulas perderam sua função original. Em certos grupos as estípulas foram modificadas em espinhos ou folhas (Cronquist, 1988).

1.4. Flor

Uma flor pode ser considerada um ramo curto, de crescimento limitado, que comporta os esporófilos e demais folhas modificadas. Existe uma concepção de que as flores primitivas eram grandes, solitárias e terminais, como é observado em *Magnolia* (Cronquist, 1988). No entanto, Gottsberger (1974) apontou evidências de flores menores como sendo mais primitivas, como as encontradas em algumas espécies de *Drimys* (Winteraceae). Friis & Endress (1990) descreveram que a maioria dos achados do Cretáceo constam de espécies com flores medindo poucos milímetros de diâmetro, densamente compactadas em inflorescências.

A. Perianto

A flor primitiva não teria perianto diferenciado em sépalas e pétalas, sendo constituído por tépalas, em número não definido, porém numerosas. As tépalas teriam evoluído de brácteas existentes ao longo do ramo, que por sua



vez, teriam evoluído a partir de folhas. O perianto não diferenciado ainda existe em certas famílias primitivas (Cronquist, 1988).

Acredita-se que a flor primitiva tinha receptáculo bastante alongado (Friis & Endress, 1990) que comportava, em disposição espiral, numerosas tépalas, estames (microsporófilos) e carpelos (megasporófilos), todos sem número definido. O encurtamento do receptáculo teve um papel fundamental na evolução da flor, contribuindo para a diminuição do espaço disponível para as partes florais, ocorrendo, necessariamente, a redução no número das estruturas. A disposição cíclica encontrada nas flores modernas deve-se a esta condensação. No entanto, a condição espiralada primitiva ainda existe em algumas famílias atuais (Cronquist, 1988).

B. Androceu

O androceu é o conjunto de estames, que, por sua vez, são os microsporófilos (folhas modificadas) que comportam os microsporângios. Estes produzem micrósporos que se transformam em grãos de pólen. A parte fértil do estame é a antera, tipicamente composta de quatro sacos polínicos, os microsporângios.

É geralmente aceito que o tipo primitivo de estame nas Angiospermas teria sido laminar, sem antera e filete diferenciados, com dois pares de sacos polínicos adaxiais ou abaxiais e com tecido estéril no ápice (Cronquist, 1988; Endress & Hufford, 1989; Takhtajan, 1991). Estames dessa natureza ainda ocorrem em certos gêneros primitivos da subclasse Magnoliidae, como por exemplo, *Degeneria* da família Degeneriaceae.

Durante a evolução teria ocorrido a redução do tecido vegetativo do estame resultando na diferenciação do filete e na junção dos sacos polínicos no ápice deste. Ao contrário, Gottsberger (1974) considerou que a posição primitiva dos microsporângios teria sido apical sobre um estame truncado, como encontrado em algumas espécies da família Winteraceae, pois esta condição permite uma interpretação mais flexível das diversas posições dos sacos polínicos nas Angiospermas primitivas.

Segundo estudos palinológicos (Walker & Doyle, 1975), o tipo de grão de pólen mais primitivo é o uniaberturado, ou seja, aquele com um único sulco na parede. Tal constatação é corroborada com a ocorrência deste tipo de



pólen em todas as Gimnospermas, em dois terços dos representantes da subclasse Magnoliidae e em todas as monocotiledôneas. O tipo triaberturado é derivado e aparece em um terço das Magnoliidae e nas demais subclasses de Dicotiledôneas. A ausência, no grão de pólen, de poro localizado no sulco (colpado) é definida como a condição mais primitiva, seguida pela ocorrência de um poro mal definido (colporoidado) e, na condição mais derivada, a presença de um poro bem definido (colporado) (Cronquist, 1988).

C. Gineceu

O gineceu é o conjunto de carpelos que, por sua vez, são os megasporófilos (folhas modificadas), que comportam os megasporângios (óvulos), dentro dos quais ocorrem os megásporos, que formam o saco embrionário.

O carpelo primitivo pode ser exemplificado no gênero *Degeneria* (Degeneriaceae) sendo aberto, com aparência de uma pequena folha dobrada sobre si e com margens que apenas se encostam. O carpelo não tem estigma e estilete diferenciados e os óvulos são numerosos. Com a evolução teria ocorrido o fechamento do carpelo e a diferenciação de estigma e estilete (Cronquist, 1988).

O gineceu primitivo teria sido apocárpico, com carpelos numerosos, sem número definido e dispostos em espiral, de forma que cada carpelo seria um pistilo simples. A condensação do receptáculo teria resultado na redução do número de carpelos e na disposição cíclica, o que teria sido seguido por fusão dos carpelos na maioria das famílias. A placentação deve ter se modificado do tipo axilar, parietal, central livre até a placentação basal ou apical, após a fusão dos carpelos (Cronquist, 1988).

D. Arranjo das estruturas florais

Segundo Friis & Endress (1990), a filotaxia floral no início do Cretáceo é difícil de ser estabelecida, em parte devido à má preservação do material. No entanto, o arranjo em espiral das partes parece ter sido a organização mais comum. Considerando que em flores com disposição em espiral há maior número de órgãos, possivelmente as flores deste período foram do tipo espiral reduzido, o que explicaria o número pequeno de órgãos



florais no início do Cretáceo. Enquanto que, no Cretáceo médio e final, gêneros como *Archaeanthus* e *Lesqueria* apresentaram de 100 a 200 carpelos, respectivamente, dispostos sobre um eixo alongado e com arranjo helicoidal.

E. Sexualidade da flor

Considera-se que flor hermafrodita ou bissexuada é a condição primitiva e flor unissexuada derivada, pois os grupos atuais mais basais possuem maior frequência de espécies com flores hermafroditas, enquanto que grupos derivados apresentam aumento na frequência de flores unissexuadas, embora sempre em minoria. As flores unissexuadas, muitas vezes, apresentam vestígios do sexo perdido o que nos leva a concluir que esta é uma condição derivada (Cronquist, 1988).

Um levantamento realizado por Friis (1984) a respeito da organização dos órgãos reprodutivos de fósseis datados do Cretáceo superior, na Suécia, demonstrou que todas as flores eram bissexuais. No entanto, Friis & Endress (1990) consideraram que é muito difícil estabelecer a distribuição do sexo no material fóssil. Mas, em material bem preservado, pode-se estabelecer tanto forma unissexual como bissexual no Cretáceo, sendo confirmado que no final desse período as flores bissexuais são dominantes.

F. Número de segmentos da flor

No processo evolutivo das Angiospermas observa-se uma expressiva redução no número de elementos em decorrência do encurtamento do eixo floral. Assim, as flores com eixos alongados, que comportavam segmentos numerosos e de número variável teriam originado flores com poucos segmentos, cujo número tende a ser fixo e em um plano horizontal (Cronquist, 1988).

Em espécies de grupos basais ainda podem ser encontradas flores com numerosos segmentos como, por exemplo, em *Magnolia*. Tais flores podem ser polinizadas principalmente por pequenos, médios e grandes besouros, que podem causar danos consideráveis às flores. Assim, a grande quantidade de órgãos sexuais nas flores possivelmente indica uma adaptação para diminuir os prejuízos causados por estes polinizadores (Cronquist, 1988).

G. A importância dos insetos na organização da flor



Os insetos não somente foram importantes na organização primitiva da flor, como também na sua evolução (Carlquist, 1969; Gottsberger, 1974). Dados paleontológicos indicam a possibilidade de co-adaptação entre insetos polinizadores e flores de Angiospermas, com significado para a diversificação das famílias (Crepet, 1984).

Os polinizadores primitivos teriam visitado as flores, atraídos pelos microsporófilos e em busca dos micrósporos. Assim, as primeiras flores deveriam ter sido hermafroditas, pois se fossem unissexuadas, as flores femininas não teriam sido visitadas e, conseqüentemente, não teria ocorrido transferência de micrósporos e neste caso, os insetos não teriam papel como polinizadores. As flores unissexuadas e entomófilas somente poderiam ter sucesso após o aparecimento de nectários, que seriam o grande atrativo para os insetos em flores dos dois sexos. Mas, os nectários entretanto constituem uma estrutura derivada (Cronquist, 1988).

Grant (1950) destacou que os insetos visitam as flores devido a recompensas, como os grãos de pólen. No entanto, também poderiam comer os óvulos, ricos em substâncias nutritivas. Desta forma, supõe-se que a entomofilia conduziu à necessidade de proteger os óvulos. Nas Gimnospermas mais derivadas o óvulo é produzido numa superfície foliar de um cone resistente. Nas Angiospermas, o óvulo está protegido em um ovário fechado, sustentado pela placenta e, também, protegido por outros órgãos da flor. O desenvolvimento de ovário ínfero revelou-se uma excelente proteção contra a predação dos insetos e outras influências como, por exemplo, a seca. Nas Angiospermas a proteção dos óvulos é realizada, principalmente, por tecidos da parede do ovário.

Vestígios das primeiras Angiospermas e de insetos datados do início do Cretáceo indicam a possível polinização por coleópteros, dípteros, himenópteros e lepidópteros, baseado na presença de pólen nos coprólitos destes insetos (Bernhardt & Thien, 1987; Gottsberger, 1988; Lloyd & Wells, 1992; Endress, 1993). Desta forma, as Angiospermas primitivas não mostram nenhum grupo especial de inseto polinizador, mas as evidências sugerem que pressões seletivas atuaram no sentido de favorecer a atuação de insetos, como besouros, que poderiam ter sido os principais polinizadores, porém, provavelmente, não os únicos. Uma evidência é a presença de besouros como



transportadores de pólen em Cycadacea atuais (Gimnosperma) (Pijl, 1960; Regal, 1977).

Grant (1951), no entanto, defendeu que as flores polinizadas pelo vento são mais primitivas. Este autor afirmou que a seleção natural poderia ter favorecido adaptações para a polinização por besouros a partir de flores inicialmente adaptadas à polinização pelo vento. Isto explicaria o fato dos óvulos passarem a ser protegidos por carpelos fechados. Os besouros seriam atraídos pelos estigmas e secreções especiais, como néctar e, em consequência de sua visita, o estigma receberia bastante pólen para fertilizar numerosos óvulos. Desta forma, o papel dos besouros poderia ser maximizado se os estames se dispusessem próximos aos carpelos, levando ao agrupamento dos dois sexos em um mesmo cone. Os danos causados pela atuação destes polinizadores levariam as flores a produzirem numerosos estames, pois muitos seriam consumidos. Ao longo do tempo poderia ter sido aumentado o número de elementos do perianto, que poderiam servir de alimento, assim poupando os órgãos reprodutores.

Mulcahy (1979) considerou algumas características das flores polinizadas pelo vento nas pré-Angiospermas, como produção de numerosos grãos de pólen e afirmou que estas flores talvez tivessem características similares às flores das primeiras Angiospermas. No entanto, ele considerou a importância dos insetos como polinizadores, que juntamente com os carpelos fechados teriam promovido mecanismos para intensificar as pressões seletivas entre os microgametófitos, o que teria sido um fator importante na dominância atual das Angiospermas.

Nas Angiospermas primitivas, polinizadas por insetos, um grande número de grãos de pólen era depositado simultaneamente na superfície receptiva do estigma, o que reduziria a fertilização aleatória, comum na polinização pelo vento. Isto também teria favorecido a competição entre os microgametófitos (tubos polínicos), assim favorecendo aqueles com um conjunto gênico mais adaptativo. Desta forma, os genomas menos favoráveis seriam eliminados com um custo relativamente pequeno. Assim, a polinização por insetos poderia ter sido um aspecto positivo na recombinação sexual, levando as Angiospermas para a categoria de grupo dominante (Mulcahy, 1979). Portanto, as primeiras Angiospermas provavelmente eram polinizadas por insetos e teriam evoluído a partir de pré-Angiospermas polinizadas pelo vento (Cronquist, 1988).



H. Auto-incompatibilidade

Auto-incompatibilidade é geralmente aceita como uma condição primitiva nas Angiospermas, sendo considerada fundamental para a dominância deste grupo por promover fecundação cruzada e, conseqüentemente, a heterozigosidade genética (Whitehouse, 1950; De Nettancourt, 1977; Bell, 1995). A auto-incompatibilidade é um evento de ocorrência exclusiva das Angiospermas (Whitehouse, 1950), pois não há casos documentados em Gimnospermas. As tendências evolutivas foram no sentido de primitivamente auto-incompatibilidade gametofítica e posteriormente a esporofítica, sendo a primeira um fenômeno dominante nas Magnoliidae (Endress, 1990). A estrutura genética com heterozigosidade em maior proporção de locos gênicos é mais característica da fertilização cruzada, conseguida freqüentemente por mecanismos de auto-incompatibilidade, sendo fundamental para a continuidade de padrões evolutivos.

No entanto, a persistência indefinida da auto-incompatibilidade em populações com alelos recessivos que, subitamente, mudassem para autofertilização promoveria, nestas populações, grande redução no vigor, devido à resultante homozigosidade. Assim, a mudança de fertilização cruzada obrigatória para autofertilização teria ocorrido primeiramente e, talvez exclusivamente, em espécies que ocuparam temporariamente habitats não explorados (plantas pioneiras). As espécies autocompatíveis estão, freqüentemente, no final da linha evolutiva e, raramente, contribuem para modificações no padrão evolutivo (Stebbins, 1970).

Assim, a diversidade de estruturas florais e mecanismos de polinização encontrados nas Angiospermas representam uma série de radiações adaptativas. Possivelmente, o sucesso dessas adaptações favoreceu a fertilização cruzada e, conseqüentemente, a diversidade genética e a heterozigosidade, enquanto que mecanismos que promoveram a autofertilização devem ter surgido repetidamente ao longo da história evolutiva.

1.5. Frutos e dispersão

Os frutos primitivos são do tipo folicular, constituídos por carpelos simples que se abrem por sutura ventral, liberando as sementes que se



dispersam individualmente e sem apresentarem especializações para dispersão (Cronquist, 1988). Crane & Dilcher (1984) descreveram frutos de uma espécie datada do Cretáceo médio, *Lesqueria elocata*, com frutos multifolculares, contendo de 175 a 250 folículos dispostos em espiral, cada folículo contendo de 10 a 20 sementes que são liberadas por sutura longitudinal.

Coombe (1976) e Willson & Whelan (1990) defenderam adaptações do tipo cor, odor e presença de polpa nos frutos como sendo aquisições recentes na escala evolutiva vegetal, pois tornam os frutos mais atrativos e agradáveis aos animais, como pássaros e mamíferos, que só surgiram após a origem e a diferenciação das Angiospermas. Tal associação entre animais e plantas contribuiu para o estabelecimento de mecanismos de dispersão de sementes.

Regal (1977) afirmou que com a radiação adaptativa dos pássaros numerosas espécies de plantas foram repetidamente testadas pela seleção em novos habitats, pois as sementes podiam ser levadas para locais além daqueles tradicionais. Muitas espécies de plantas foram beneficiadas com essa experimentação, pois as sementes poderiam ser transportadas rapidamente, a longas distâncias para habitats muitas vezes não ocupados e, possivelmente sem predadores ou pragas.

Nas Angiospermas primitivas atuais, apesar de apresentarem mecanismos de polinização primitivos, os seus frutos e sementes podem ser dispersos tanto por grupos de animais modernos, como pássaros e mamíferos, quanto por insetos primitivos como besouros, que constituem o grupo mais numeroso de insetos (Cronquist, 1988).

Relacionado a este fato está a constatação de que muitas espécies de Angiospermas mantiveram características primitivas ao longo do processo evolutivo. Acredita-se que estas estratégias reprodutivas primitivas são funcionais, pois ainda existem pressões seletivas semelhantes às que estavam sujeitas às primeiras Angiospermas, contribuindo para a manutenção destas características.



2. *Biologia reprodutiva das Angiospermas*

O significado adaptativo das diferenças entre os grupos superiores de Angiospermas, deve-se provavelmente ao resultado da eficiência reprodutiva e ao sucesso no estabelecimento de características vegetativas. Estas características contribuíram para que este grupo vegetal adquirisse uma dominância na biomassa terrestre, capacitando-o à sobrevivência nos mais variados nichos ecológicos, adotando uma gama variável de formas, hábitos de crescimento e mecanismos reprodutivos (Cronquist, 1988).

No âmbito populacional, os indivíduos mais adaptados são aqueles que apresentam variações vantajosas para sua sobrevivência e reprodução, podendo contribuir para a constituição das gerações futuras. A adaptação ocorre continuamente em resposta às variações ambientais.

A reprodução sexuada é o mecanismo capaz de aumentar a variabilidade genética e a probabilidade de serem produzidos indivíduos que respondam melhor aos ambientes em transformação. Nas Angiospermas existem estruturas reprodutivas que são distintas, sendo que a sua manutenção envolve um custo energético bastante alto, assim como os eventos de meiose, recombinação, mecanismos de dispersão de pólen e sementes. Desta forma, as plantas devem distribuir seus recursos energéticos e nutritivos e a água entre as atividades essenciais à vida, ou seja, na manutenção, crescimento, reprodução e defesa. A seleção natural deve atuar no sentido de ajustar os recursos disponíveis para cada atividade, inclusive para o sistema reprodutivo, garantindo a aptidão individual (Doust & Harper, 1980). Assim, o estudo das estimativas reprodutivas constituem a base para se entender o curso das mudanças evolutivas (Lloyd, 1980 *et al.*).

Willson (1983) defendeu que as estratégias reprodutivas das plantas envolvem mecanismos fisiológicos capazes de dividir apropriadamente os nutrientes destinados às estruturas reprodutivas e ao resto do organismo para seu desenvolvimento e manutenção, bem como das circunstâncias ambientais e também a história de vida do vegetal, que poderiam tornar mais proveitosa a destinação de uma parcela maior ou menor dos recursos energéticos. Assim, o aumento do esforço reprodutivo de um organismo pode ocorrer pela redução da energia gasta no crescimento ou na manutenção. Além do mais, os recursos



destinados à reprodução devem ser divididos entre as funções masculina (pólen) e feminina (frutos e sementes) e este padrão de alocação de recursos parece ter uma base genética, sobre a qual a seleção natural deve atuar (Savolainen *et al.*, 1993). A seleção natural favorecerá um genótipo com certo nível de esforço reprodutivo, somente se aumentar o valor adaptativo do indivíduo (Willson, 1983).

A estratégia reprodutiva das plantas pode ser interpretada segundo os conceitos de seleção *r* e *k*. As espécies *r* têm alto esforço reprodutivo, são adaptadas à colonização rápida, pois apresentam crescimento e floração de poucas semanas após a germinação, são geralmente plantas anuais com um único evento reprodutivo, predominantemente capazes de autofecundação, originando genótipos pouco variáveis e com sementes de fácil dispersão. As espécies *k* são mais eficientes em ambientes estáveis, tendem a ser perenes com vários eventos reprodutivos, geneticamente variáveis, caracterizando-se por auto-incompatibilidade, florescendo após longo período de crescimento vegetativo e apresentando sementes com baixa dispersibilidade. No entanto, muitas espécies apresentam estratégias intermediárias entre os conceitos acima citados (Lloyd *et al.*, 1980; Richards, 1986; Lloyd, 1987). Estes conceitos têm sido aplicados com sucesso em alguns trabalhos que abordam a alocação de recursos (Maluf & Martins, 1990).

Assim, um genótipo que determina alto nível de esforço reprodutivo, juntamente com altos custos necessários à manutenção, somente conseguiria sobreviver se recursos adicionais estivessem disponíveis, senão seria eliminado rapidamente da população pela seleção natural (Willson, 1983). No entanto, existem mecanismos que regulam o investimento energético durante o período reprodutivo nas plantas. Stephenson (1984) declarou que tais mecanismos atuam através de abortos de frutos jovens, mudança no número de flores produzidas, alteração do número de sementes produzidas por fruto e alteração na biomassa das sementes e frutos. Assim, vários tipos de estratégias reprodutivas, envolvendo custos e benefícios, contribuem para o valor adaptativo de uma planta com reprodução sexual e serão descritas a seguir.

Muitos autores relatam que o aborto de flores e frutos é um fenômeno comum em Angiospermas (Webb, 1979; Stephenson, 1980; Willson & Schemske, 1980; Bawa & Webb, 1984; Kelly, 1984; Sutherland & Delph, 1984;



Guitian, 1993; Morgan, 1993). A proporção de frutos maduros varia consideravelmente entre as espécies, sendo que a porcentagem de aborto de flores e frutos varia de 1 a 100% (Lloyd *et al.*, 1980).

O aborto de frutos, segundo Udovic & Aker (1981), apresenta as seguintes funções adaptativas: a) regulação da produção de sementes, embora número de descendentes produzidos em uma sessão reprodutiva seja um importante componente da estratégia reprodutiva de um organismo, mas o gasto com a abscisão seria menor que o investimento em maturação de um excesso de frutos o que está de acordo com Lloyd (1987) e Stephenson (1980); b) resposta ao estresse, o aborto de frutos pode ser uma resposta fisiológica a ambientes severos, aumentando a probabilidade de sobrevivência da planta, pela redução dos custos metabólicos; c) eliminação seletiva, o aborto pode ser um mecanismo para eliminar frutos indesejáveis, ou seja, frutos com óvulos abortados ou não fertilizados, sementes geneticamente inferiores ou danificadas por predadores ou patógenos, de maneira que a planta poderia alocar mais recursos para outros frutos ou para o crescimento vegetativo. O aborto seletivo, portanto, pode ser um mecanismo genético de regulação da qualidade da prole (Lloyd, 1980 a; Lloyd, 1980 b; Stephenson, 1984; Sutherland, 1986 a).

Fatores extrínsecos também contribuem para a proporção de frutos jovens que amadurecem, tais como condições de temperatura, predação das sementes e a habilidade da planta em alocar os recursos necessários para o crescimento e desenvolvimento. Muitos agentes abióticos e bióticos danificam os frutos e promovem a abscisão. Assim, a abscisão seletiva de frutos danificados e com deficiências genéticas pode ser interpretada como um mecanismo por meio do qual as plantas deixam de investir em frutos que provavelmente não contribuiriam com bons descendentes, mesmo que continuassem a receber recursos (Stephenson, 1981). No entanto, muitos abortos ocorrem em frutos não danificados, o que parece ser uma resposta a recursos limitados (Willson & Price, 1977; Stephenson, 1980; Wyatt, 1980; Udovic & Aker, 1981; Ruan, 1993).

Bawa & Webb (1984) argumentaram que a planta produziria um excesso de frutos que se constituiria em uma reserva e o número de frutos maduros variaria de acordo com a disponibilidade de recursos, enquanto que Udovic (1981) considerou que o aborto de frutos jovens seria devido a



insuficiência de hormônios de crescimento produzidos pelas poucas sementes.

Com respeito às estratégias reprodutivas que envolvem as flores, um custo comum da reprodução é a formação de flores em excesso, acima do número que normalmente desenvolve-se em frutos maduros. As funções adaptativas deste excesso podem ser relacionadas: a) atração de um maior número de polinizadores, se a produção de frutos for limitada devido a insuficiência destes (Silander, 1978; Stephenson, 1979; Willson & Price, 1980; Schaal, 1980; Udovic, 1981); b) reserva de ovários, se flores e frutos forem danificados por herbívoros ou doenças que resultam em abscisão (Janzen, 1977; Stephenson, 1981; Ehrlén, 1991; Guitian, 1994); c) uma estratégia para aumentar a produção de pólen (aptidão masculina), visto que apenas uma pequena parcela do pólen produzido alcança os estigmas (Bookman, 1983; Bell, 1985; Sutherland, 1986 a). Morgan (1993) complementou afirmando que em plantas hermafroditas, a razão fruto/flor esperada é menor do que em plantas com flores femininas devido a maiores custos envolvidos no sucesso reprodutivo masculino.

Sobre a estratégia para aumentar a produção de pólen, podemos considerar que a polinização realizada por animais constitui um mecanismo limitante na produção de frutos. Doust (1980) e Harder *et al.* (1985) relataram que a quantidade de pólen que atinge os estigmas de flores visitadas é inferior àquela que é removida da flor, o que torna este tipo de polinização pouco eficiente, apesar do investimento ser muito dispendioso. Para Harder (1986) e Sutherland (1986 a, b) a liberação de pólen durante períodos mais longos ou o aumento da produção de pólen em flores hermafroditas, que teriam a única função de produzir gametas masculinos, constituiria uma estratégia para aumentar a aptidão masculina e favoreceria a eficiência dos polinizadores.

A polinização mal sucedida pode ser responsável pela abscisão de flores, para algumas situações a abundância de pólen não necessariamente evita abortos de frutos em grande escala, visto que testes de polinização manual não resultam em aumento na produção de frutos maduros (Lee & Bazzaz, 1982).

Além das Angiospermas produzirem menos frutos maduros do que flores, os frutos também freqüentemente contêm menos sementes do que o número de óvulos disponíveis para a fertilização mesmo que a polinização seja eficiente (Charlesworth, 1989). A explicação para tal fenômeno baseia-se no fato



que pólen da própria flor, em espécies auto-incompatíveis, ocupa a superfície do estigma impedindo a fertilização dos óvulos por pólen compatível. Mesmo em espécies autocompatíveis os óvulos fertilizados pelo pólen da mesma flor podem produzir sementes inviáveis, reduzindo a produção de sementes na natureza (Snow, 1982). O autor ainda verificou que as taxas de aborto de frutos produzidos por autopolinização são consideravelmente superiores às taxas de abortos de frutos por polinização cruzada.

Schall (1980), Mazer *et al.* (1986), Reis & Martins (1989) e Rocha & Stephenson (1990), procurando explicar a perda de flores e frutos, afirmaram que a variação na alocação de recursos para óvulos e sementes deve-se à posição do óvulo na flor, refletindo em efeitos no peso e maturação das sementes nos frutos, em razão da proximidade das rotas de distribuição de recursos nutritivos. Pasumarty *et al.* (1993) verificaram, em *Trifolium repens* L., que a baixa produção de sementes deve-se ao alto grau de esterilidade dos óvulos, através da não formação do saco embrionário, o que pode ser consequência da insuficiência de recursos disponíveis. Wyatt (1980) considerou que há um número relativamente constante de óvulos por ovário em cada espécie devido à seleção estabilizadora, assegurando maior eficiência reprodutiva. Portanto, a variação no número de óvulos deveria ser menor do que a variação no número de sementes, visto que a produção de sementes está sujeita a flutuações devidas ao comportamento dos polinizadores, à competição entre plantas e às condições ambientais em que estas se desenvolvem.

Maluf & Martins (1990 a, b) em ensaios com plântulas de *Amaranthus*, em condições de competição intraespecífica, observaram que, de modo geral, o aumento da densidade provocou uma diminuição da altura da planta, retardando o processo reprodutivo, devido à limitação de recursos disponíveis. Ramirez (1993) concluiu em seus estudos comparativos entre diversas espécies de diferentes hábitos que árvores e trepadeiras perenes apresentam maior frequência de aborto de flores e frutos, quando comparadas às espécies herbáceas anuais, pois estas espécies de pouca duração investem mais recursos em aspectos reprodutivos do que vegetativos.

Alguns pesquisadores acreditam que existe a possibilidade das sementes não produzirem quantidade suficiente de hormônios de crescimento, predominando os níveis do ácido abscísico (ABA), tendo como consequência a

abscisão do fruto jovem (Udovic, 1981; Vernieri *et al.*, 1992). Ao ABA é atribuído importante papel no controle da germinação de sementes imaturas, bem como a inibição da germinação prematura dentro do fruto (Figueiredo & Pereira, 1991).

Desta forma, são substanciosas as evidências da abscisão de flores e o aborto de frutos imaturos como resposta à limitação de recursos ou à distribuição destes recursos entre os eventos que apresentam maior importância naquele momento para a planta. Se não ocorresse o aborto, segundo Stephenson (1981), os poucos recursos seriam distribuídos entre muitos frutos e suas sementes teriam seu peso extremamente reduzido, o que causaria profundos efeitos na dispersão e germinação das sementes, bem como na maturação das plântulas.

O peso da semente é um indicador do investimento energético para cada descendente, sendo um parâmetro relativamente invariável quando comparado a outras características, como tamanho da planta e número de inflorescências e de sementes (Harper *et al.*, 1970).

Ramirez (1993), em estudos de custos reprodutivos entre plantas com diferentes formas de vida, concluiu que a produção de frutos e sementes apresenta as seguintes tendências: a porcentagem de sementes produzidas em espécies perenes é menor quando comparada à de espécies de vida curta, como as anuais; o peso da semente aumenta em ordem crescente conforme o hábito (herbáceo, arbustivo e arbóreo); as plantas de vida curta com um único evento reprodutivo, anual e bianual, têm maior investimento energético em estruturas reprodutivas do que as espécies perenes, com vários eventos reprodutivos. De forma geral, espécies de vida curta maximizam esforços nos eventos reprodutivos produzindo mais sementes de menor peso, enquanto que espécies de vida longa maximizam os eventos vegetativos e o investimento é relativamente menor em estruturas reprodutivas, produzindo menos sementes com maior peso individual.

Existem variações de peso de sementes entre espécies aparentadas, o que sugere a possibilidade da expressão deste caráter ser devido às pressões da seleção natural, como competição intra e interespecífica, e ação de herbívoros que culminam na diminuição ou no aumento do tamanho das sementes, o que tem implicações na capacidade reprodutiva (Salisbury, 1974; Vasey & Martins, 1989).



A relação entre peso e número de sementes apresenta vantagens e desvantagens. Sementes grandes apresentam embriões grandes e maior quantidade de endosperma, podendo produzir plântulas vigorosas e com maior habilidade de sobreviverem em diversos tipos de ambientes, entre os quais ambientes hostis, podendo favorecer a colonização (Armstrong & Westoby, 1993). Entre as desvantagens aponta-se um maior intervalo de tempo para o crescimento do embrião, além da dispersão mais difícil, caso não ocorra disponibilidade de mecanismos especiais. Parece ser mais vantajoso um maior número e menor tamanho de sementes, propiciando maior possibilidade de dispersão ao acaso. Assim, se os recursos energéticos são limitados, uma estratégia compensatória comum é a diminuição de tamanho (Stebbins, 1971).

Experimentos em laboratório realizados por Twanley (1967) mostraram que algumas linhagens com boa performance no campo eram justamente aquelas que produziram pequeno número de sementes, porém de boa qualidade, enquanto que linhagens com muitas sementes apresentaram baixo vigor das plântulas.

Black (1956, 1957 a, 1957 b, 1958) constatou que o tamanho da semente tinha um grande efeito, pelo menos, no desenvolvimento inicial da plântula, o que foi corroborado em estudos posteriores de Thomas (1966), Schaal (1980), Dolan (1984) e Stanton (1984). Assim, o peso da semente pode ser considerado como um fator determinante do processo de estabelecimento das plântulas. No entanto, o fator tamanho da semente deixa de ter importância à medida que as plantas se desenvolvem, ficando então sujeitas à influência de outros fatores.

Segundo Marshall (1986), o efeito do tamanho da semente na aptidão da plântula é bastante complexo, pois diferenças de tamanho de sementes e qualidade da plântula não têm correspondência linear. Diferenças de tamanho de sementes representam diferenças fisiológicas e as plântulas resultantes enfrentam também o impacto de microhabitat, onde ocorre a germinação e a plântula se estabelece.

Outra estratégia freqüentemente encontrada entre as sementes de muitas espécies, principalmente as invasoras, é a dormência, que contribui para a sobrevivência em condições desfavoráveis durante um certo período, podendo ocorrer a germinação de forma não sincronizada, possibilitando constante



emergência de plântulas. Vários fatores contribuem para a dormência, como inibidores químicos, barreiras físicas como endosperma, a testa da semente ou o pericarpo do fruto, que limitam a respiração e a entrada de água, impedindo que o embrião se expanda (Bleasdale, 1973).

Em suma, o tamanho da semente, o período de vida e a germinação mostram diferentes estratégias, cujos padrões foram sendo adaptados ao longo da história de vida da planta (Silvertown, 1981).

Considerando as várias formas do sistema reprodutivo sexual, constata-se que em flores hermafroditas pode ocorrer autopolinização e no caso de haver fertilização é efetuada a autogamia. Se a flor recebe pólen de outra flor, a polinização é cruzada e a fertilização é alogâmica. Entre duas flores da mesma planta diz-se ocorrer fertilização geitonogâmica, o que equivale a autogamia e entre flores de plantas separadas, xenogamia, equivalendo a alogamia (Percival, 1969). No entanto, a geitonogamia envolve o mesmo esforço por parte do polinizador que a xenogamia, segundo Faegri & Van der Pijl (1971).

Lloyd & Webb (1986) afirmaram que múltiplas pressões seletivas são responsáveis pela evolução e manutenção da fecundação cruzada. Baker *et al.* (1983) relataram a existência de mecanismos físicos e de sincronismo facilitando os cruzamentos. Separações físicas entre as anteras e estigmas aumentam a possibilidade de polinização cruzada. A deiscência das anteras e a receptividade dos estigmas podem ser separadas no tempo (dicogamia). Dumas & Maillette (1987) relataram que um dos mecanismos físicos que garantem a reprodução cruzada é a separação do sexo floral. Bertin & Newman (1992) concluíram que a protoginia (dicogamia pelo amadurecimento dos órgãos sexuais femininos antes dos masculinos) e a androginia são mecanismos que garantem a polinização cruzada.

Muitos vegetais manifestam mecanismos de auto-incompatibilidade. Lemen (1980) afirmou que este é um mecanismo bastante comum nas Angiospermas impedindo que grãos de pólen portadores de um determinado alelo germinem no estigma de uma planta com o mesmo alelo, garantindo desta forma o exocruzamento (alogamia e xenogamia). Como o tecido do estigma é diplóide e os grãos de pólen são haplóides, três alelos no mínimo são necessários para que o mecanismo seja operante. Entretanto, mesmo quando três alelos são igualmente freqüentes em uma população, muitas das

polinizações fracassam e não ocorre fertilização. Outros alelos originados por mutação terão vantagens seletivas, sendo maiores as vantagens quando o alelo novo for raro, pois o pólen que o transporta poderá funcionar em quase todas as plantas da população. O inverso ocorre quando a frequência de um alelo aumenta (Dobzhansky, 1970).

A auto-incompatibilidade envolve aspectos genéticos, hormonais e bioquímicos de interação pólen-estigma, o que leva ao impedimento da fertilização. O mecanismo é complexo, com diferenças entre os sistemas gametofítico e esporofítico. Os vários mecanismos que levam as células a aceitarem ou não diferentes genótipos demonstram que o reconhecimento produz os benefícios práticos da fecundação cruzada permitindo que diferentes genótipos sejam combinados para melhor vigor. Por outro lado, a autopolinização permite que genótipos bem adaptados sejam fixados e uma linhagem pura seja selecionada (De Nettancourt, 1977).

Estudos mais recentes mostraram que, em algumas espécies, as plantas produzem frutos e sementes após a autopolinização, porém podem discriminar o próprio pólen na presença de pólen competitivamente superior, favorecendo o pólen oriundo da polinização cruzada (Baker & Shore, 1995). Ainda, a interferência do pólen sobre o estigma da própria flor, em plantas auto-incompatíveis, pode reduzir o sucesso reprodutivo tanto masculino quanto feminino, o que ocorre em consequência do espaço reduzido para a recepção do pólen compatível e da resultante falta de fecundação de óvulos (Broyles & Wyatt, 1993). O resultado dessa interferência é a redução do número de frutos produzidos e/ou a produção de poucas sementes ou sementes pouco vigorosas (Bertin & Sullivan, 1988).

A prevalência de sistemas de auto-incompatibilidade é, provavelmente, devida às pressões seletivas para a manutenção de variabilidade genética, pois todos os sistemas de incompatibilidade mantêm um alto nível de heterozigose (Bawa, 1974).

De modo geral, as plantas exibem uma diversidade de sistemas reprodutivos, variando da autopolinização obrigatória em associação com autocompatibilidade à polinização cruzada obrigatória em conjunto com auto-incompatibilidade. Esta diversidade de sistemas resulta em vários graus de transição entre autogamia e alogamia, principalmente quando há combinação de



hermafroditismo com auto-incompatibilidade, como relatado por De Nettancourt (1977) e corroborado por Baker *et al.* (1983), que relataram barreiras de auto-incompatibilidade incompletas ou facilmente quebradas em muitas espécies.

A diversidade dos sistemas reprodutivos em plantas tem sido atribuída à seleção natural, pela otimização da recombinação genética. Entretanto, estes sistemas reprodutivos, como hermafroditismo, podem ser considerados como padrões diferentes de alocação de recursos relativos às funções paterna e materna, visando otimizar o sucesso reprodutivo parental. Estes diferentes padrões de alocação podem produzir, em grande parte, respostas à competição reprodutiva resultante de seleção natural, determinadas muitas vezes pelo comportamento do polinizador (Bawa & Beach, 1981).

Cruden (1977) e Cruden & Miller-Ward (1981) propuseram que a compreensão dos sistemas reprodutivos requer, além das análises habituais de polinizações controladas e naturais, a investigação minuciosa de alguns aspectos como o número de grãos de pólen por antera, a viabilidade dos grãos de pólen, o crescimento do tubo polínico, a razão de produção de grãos de pólen por óvulo, as dimensões do ovário, a determinação da receptividade do estigma, dentre outros. De acordo com estes autores a razão pólen/óvulo é um indicador do sistema de hibridização das Angiospermas, de forma que espécies auto-incompatíveis e xenogâmicas produzem maior quantidade de grãos de pólen por óvulo quando comparadas com espécies relacionadas, autocompatíveis e autogâmicas. Estas últimas, por refletirem sistemas eficientes de polinização, apresentam um baixo índice pólen/óvulo. Assim, plantas de polinização cruzada, que revelam ineficiência no transporte de grãos de pólen, caracterizam-se por apresentar índices bastante elevados.

Desde o tempo de Darwin, os cientistas têm tentado entender a ancestralidade das Angiospermas. Um primeiro caminho foi a procura de seus possíveis ancestrais no registro fóssil. Neste esforço, ênfase particular foi destinada em avaliar a facilidade com que as estruturas portadoras de óvulos de várias Gimnospermas poderiam ter se transformado em um carpelo. Recentemente um enfoque diferente foi sugerido, o qual, ao invés de procurar por grupos ancestrais, simplesmente procura definir os principais grupos naturais de Angiospermas e entender suas relações. O grau de relacionamento entre estes grupos é então usado para estimar há quanto tempo eles divergiram de

seus ancestrais comuns (Ram *et al.* 1992). Neste esforço em estabelecer os principais grupos naturais, contribuimos com um estudo da biologia de duas espécies com características primitivas, possibilitando comparações futuras com outros grupos, permitindo estabelecer possíveis relações.

3. Objetivos

Este trabalho teve como objetivos realizar estudos sobre a biologia da reprodução, em duas espécies de Angiospermas filogeneticamente *basais* *Xylopia aromatica* (Annonaceae) e *Dillenia indica* (Dilleniaceae), através de estudos morfológicos e morfométricos das flores e frutos; da produção de flores, frutos e sementes; da fenologia; da determinação dos polinizadores, bem como a interação destes com a flor; da determinação de atrativos e recompensas florais e de estudos para verificação da existência de sistemas reprodutivos autocompatíveis e auto-incompatíveis e de avaliação da taxa de germinabilidade das sementes.



II. MATERIAL E MÉTODOS

1. Material vegetal

1.1. *Família Annonaceae*

A família Annonaceae é composta por cerca de 130 gêneros e 2300 espécies (Cronquist, 1988) com distribuição pantropical, porém, de forma mais ou menos uniforme pelos trópicos. Nas Américas, há registros de 38 gêneros e 740 espécies, sendo que estes números podem ser maiores com diferentes espécies sendo catalogadas, como as relacionadas nos trabalhos de Berry & Johnson (1993) na Venezuela e Schatz (1993) no Panamá. A família Annonaceae é classificada na ordem Magnoliales, subclasse Magnoliidae, sendo esta considerada a mais primitiva de todas as Angiospermas, por apresentar muitas características morfolologicamente primitivas, como hábito lenhoso, folhas alternas, grãos de pólen uniaberturados, gineceu apocárpico (ou monocárpico), numerosos estames dispostos em espiral, fruto apocárpico e folículos com numerosas sementes.

As Annonaceae crescem, de modo geral, em regiões baixas, mas podem chegar até cerca de 2000 metros de altitude, sendo predominantes em florestas pluviais, nos trópicos do Velho Mundo, e cerrados na América Tropical, além de matas pluviais subtropicais, matas ciliares e restingas.

Segundo relatos de Dias (1988), as Annonaceae constituem um grupo uniforme e natural, sob aspectos de anatomia, estrutura floral, hábito e habitat. Morfolologicamente podem ser reconhecidas pelo seu hábito predominantemente arbustivo e arbóreo, folhas alternas, sem estípulas, simples, inteiras e de margens sempre lisas. As flores são hermafroditas na sua maioria, hipogínicas, trímeras, em geral com dois verticilos de pétalas. O androceu apresenta numerosos estames pequenos, dispostos espiraladamente; as anteras são extrorsas com conectivo bem desenvolvido acima dos lóculos. O gineceu geralmente é apocárpico e as sementes têm o endosperma ruminado e o embrião pequeno.

A utilização das Annonaceae, se dá através da alimentação de frutos, como pinha, graviola e araticum; do lenho, folhas, flores e frutos são

aromáticos, sendo utilizados para fins medicinais, condimentos, especiarias e perfumes; da madeira, geralmente mole, sendo utilizada para postes e construção de moradias.

1.2. Família Dilleniaceae

A família Dilleniaceae (Lawrence, 1958) é composta por 11 gêneros e 275 espécies que ocorrem nas regiões tropicais e subtropicais, encontradas na Malásia, continente Australiano e Américas; nove espécies nativas nos Estados Unidos da América; várias espécies de *Tetracera*, *Davilla* e *Curatella* no México; e 110 espécies do gênero *Hibbertia* na Austrália. Recentemente, duas novas espécies foram descritas no gênero *Doloiocarpus* encontradas na Amazônia Venezuelana (Aymard, 1992), o que aumenta o número de espécies catalogadas para a família. No Brasil, a família é constituída por árvores, arbustos ou lianas com folhas alternas, sem estípulas, geralmente com células epidérmicas impregnadas de sílica, que confere a elas certa aspereza ao tato. Ocorrem espécies do gênero *Davilla*, *Curatella*, *Doloiocarpus*, *Pinzona* e *Tetracera* nos campos cerrados e também no Nordeste (Barroso *et al.*, 1978).

O hábito é normalmente arbóreo ou arbustivo, raramente herbáceo, as folhas são alternadas, simples e as nervuras secundárias paralelas a nervura principal. As estípulas são caducas. As flores são bissexuais ou unissexuais, actinomorfas, com cinco sépalas imbricadas e persistentes e cinco pétalas imbricadas. O androceu é composto por estames numerosos, hipogíneos e persistentes, com anteras abrindo-se longitudinalmente ou através de poros apicais. O gineceu é apocárpico com um lóculo por carpelo e placentação parietal. Os frutos múltiplos são do tipo folículos (ou frutíolos, segundo Barroso, 1999), as sementes não possuem endosperma e o embrião é pequeno.

A utilização das Dilleniaceae é restrita, sendo os frutos de algumas espécies consumidos na Índia. As espécies do gênero *Dillenia* e *Hibbertia* são cultivadas como plantas ornamentais em países tropicais.

A família Dilleniaceae é classificada na ordem Dilleniales, sendo a ordem mais basal da subclasse Dilleniidae; esta subclasse, por sua vez, é considerada filogeneticamente intermediária entre todas as Angiospermas.



1.3. Características botânicas das espécies

Neste trabalho foi possível estudar duas espécies de Angiospermas consideradas filogeneticamente primitivas, *Xylopia aromatica* Lam. Mart., pertencente a família Annonaceae, ordem Magnoliales da subclasse Magnoliidae e *Dillenia indica* Linneu, da família Dilleniaceae, ordem Dilleniales e subclasse Dilleniidae.

O gênero *Xylopia* constitui um dos maiores entre as Annonaceae, com cerca de 160 espécies distribuídas pela América Tropical, continente Africano, Madagascar e Malásia. Nas Américas, o gênero *Xylopia* está constituído por 50 espécies, distribuídas pela América Central, América do Sul e Ilhas do Caribe. O gênero pertence a subtribo Xylopineae, tribo Unoneae, da subfamília Annonoideae (Cronquist, 1988).

X. aromatica (Figura 1) é nativa dos cerrados dos estados de Minas Gerais, Goiás, São Paulo e Mato Grosso do Sul. Devido às propriedades picantes de suas sementes, é conhecida popularmente como pimenta-de-macaco, pimenteira, pimenta-de-negro, ou ainda como bananinha, cedro do campo, pindaíba, pachinhos e esfola-bainha. São árvores com altura de 4 a 8 metros, com tronco de 15 a 25 centímetro de diâmetro, folhas simples, tomentosas em ambas as faces, de 6 a 14 centímetros de comprimento. Sua madeira é leve, mole, de textura frouxa, fácil de trabalhar e de baixa durabilidade natural. Seus botões são alongados, suas flores são actinomorfas e completas com cálice de cinco sépalas, corola de seis pétalas, androceu com estames numerosos e pequenos e gineceu apocárpico. Apresenta características ornamentais, principalmente pela forma incomum de sua copa, esguia com longos ramos paralelos.

Outras informações de natureza ecológica sobre a espécie referem-se ao fato de ser uma planta semidecídua, heliófila, pioneira e seletiva xerófita, característica do cerrado e campo cerrado. Apresenta distribuição ampla, porém irregular e descontínua. Apesar de sua característica pioneira, apresenta crescimento bastante lento, sua frutificação é irregular e produz grandes quantidades de sementes. Floresce até duas vezes por ano, porém com maior intensidade nos meses de setembro a novembro. A maturação dos frutos



múltiplos ocorre também em dois períodos, porém principalmente nos meses de abril a julho (Lorenzi, 1992).

X. aromatica tem sido utilizada em estudos farmacológicos de substâncias bioativas testadas em células de tumor sólido humano (Colman-Saizarbitoria *et al.*, 1994 e 1995; Alfonso *et al.*, 1996).

A espécie é tida como uma das mais abundantes em estágio inicial de regeneração na Mata Atlântica, conforme resolução número 1 de 31/1/94 do CONAMA (Conselho Nacional do Meio ambiente) que orienta os procedimentos de licenciamento e exploração da vegetação nativa do estado de São Paulo.

O espécime-testemunho deste trabalho foi depositado no Herbário SJRP, do Departamento de Botânica da UNESP-IBILCE de São José do Rio Preto, Estado de São Paulo (nº 17950).

A segunda espécie objeto deste estudo é *Dillenia indica*, pertencente a ordem Dilleniales, família Dilleniaceae. A família é classificada na subclasse Dilleniidae, ordem Dilleniales, considerada a mais primitiva da subclasse. O gênero *Dillenia* é composto por 20 espécies, que não ocorrem espontaneamente no Brasil. *D. indica* (Figura 2) apresenta hábito arbóreo, formado por copa com simetria cônica, medindo de 6 a 8 metros de altura e apresenta folhas grandes e ovais, com nervuras regulares peninérvias. Os botões são globosos, as flores são grandes com cinco pétalas brancas e cinco sépalas grandes, duras e verdes que são persistentes e envolvem os grandes frutos múltiplos e globosos. Os estigmas numerosos estão dispostos em raio circular, rodeados por centenas de estames amarelos.

As plantas desta espécie florescem em julho e agosto. Os frutos são utilizados na alimentação nos países de origem, como suco, geléia ou cozidos. As plantas são nativas da Ásia Tropical, da Índia ao Himalaia, tendo sido introduzidas ao sul da Flórida, Califórnia, Grandes Antilhas, América Central e do Sul (Little & Wadsworth, 1964). É conhecida popularmente como flor-de-abril, dilênia e árvore da fortuna. Nos Estados Unidos é conhecida como *elephant apple* (maçã-elefante). No Brasil as plantas são utilizadas como árvores ornamentais, pois suas flores são vistosas e possuem aroma adocicado semelhante ao das Magnólias.



Outras informações sobre a espécie referem-se ao fato de sua madeira ser utilizada na construção naval e carpintaria, uma vez que apresenta o cerne compacto, resistente e de grande durabilidade. Sua casca adstringente serve para curtume e tratamento de artrite e a propriedade antitérmica é associada às partes verdes do botão, flor e fruto (Joly, 1987).

O espécime-testemunho foi depositado no Herbário SJRP do Departamento de Botânica da UNESP-IBILCE de São José do Rio Preto, estado de São Paulo (n° 17948).

A terminologia de fruto segundo Barroso *et al.* (1999), válido para as duas espécies, seria fruto múltiplo e de folículo as autoras também utilizam frutíolos.

1.4. Localização das plantas estudadas

A população de *X. aromatica* encontra-se em ambiente natural de mata ciliar localizada no sítio Santa Rosa, Fazenda Bacuri, município de Ipiguá, distante dez quilômetros do município de São José do Rio Preto, com acesso pela rodovia vicinal Décio Custódio da Silva.

D. indica encontra-se cultivada em uma área de lazer dentro do clube de campo Monte Líbano, distante quatro quilômetros da saída 442 do município de São José do Rio Preto, com acesso pela rodovia Washington Luiz, em direção ao município de Mirassol. São José do Rio Preto localiza-se no estado de São Paulo e, está situada a 468 metros de altitude, na latitude Sul 20° 48' 56" e longitude Oeste 49° 23' 10".

2. Biologia reprodutiva

2.1. Fenologia

Os dados foram coletados no período de janeiro de 1995 a dezembro de 1997. Foram feitas observações e coletas de dados quinzenalmente, referentes ao período de floração e frutificação das espécies estudadas. Considerou-se como período de floração o espaço de tempo desde o



aparecimento dos primeiros botões florais até a queda das últimas pétalas e período de frutificação, desde o início do desenvolvimento dos frutos até a maturação completa e conseqüente dispersão das sementes. Verificou-se o início, a duração, o pico da floração e da frutificação nas condições ambientais em que foi realizado o estudo.

Para cada espécie foram marcados e acompanhados quinzenalmente 22 ramos de cada uma das cinco plantas, escolhidos ao acaso, desde o início do período de formação de botões até o amadurecimento dos frutos. Nestas quinzenas registrou-se a presença e o número de botões, botões e flores, flores e frutos jovens e frutos amadurecidos, bem como o número e o período em que surgem as folhas, gemas e ramos novos.

2.2. *Morfologia e morfometria floral*

As sépalas e as pétalas foram contados e medidos, com régua graduada, em dez flores de cinco plantas, em cada espécie.

Em *D. indica* o número de grãos de pólen por antera foi determinado através de coloração com azul de algodão, abrindo-se anteras amadurecidas e ainda fechadas. Em *X. aromatica* as anteras são muito pequenas e desta forma, optou-se pela contagem dos grãos de pólen após sua clarificação em solução de Herr. A contagem dos grãos de pólen dentro da antera foi realizada diretamente ao microscópio. Foram contados todos os grãos de pólen contidos em quatro anteras por flor num total de dez flores analisadas para *X. aromatica* e em duas anteras por flor num total de dez flores para *D. indica*, em virtude do número de grãos por antera ser pouco variável. A viabilidade dos grãos de pólen foi determinada de acordo com a capacidade de absorção de azul de algodão pelo citoplasma. Os grãos que se coraram foram considerados viáveis.

O número total de grãos de pólen foi estimado a partir da multiplicação do número médio dos grãos de pólen por antera pelo número médio das anteras por flor, obtendo-se valores estimados do número total dos grãos de pólen por flor.

O número de carpelos e o número de óvulos por carpelo foi contado em cinquenta flores de cada espécie, dez de cada uma das cinco plantas.



Obteve-se a razão pólen/óvulo pela divisão do número calculado de grãos de pólen por flor pelo número total de óvulos, usando valores médios.

O peso da matéria seca foi determinado após três dias de secagem em estufa a 76° C. Para tanto foram coletadas flores das duas espécies, sendo as partes florais separadas e pesadas isoladamente.

2.3. Morfologia e desenvolvimento dos frutos

Cinquenta frutos maduros, sendo dez de cada uma das cinco plantas de cada uma das espécies, foram submetidos a pesagem e estudados quanto ao número de folículos, número de sementes por folículo e número total de sementes produzidos por fruto.

Dez frutos jovens de cada uma das cinco plantas de cada espécie foram etiquetados e acompanhados quinzenalmente, ao longo do seu desenvolvimento, até a fase de dispersão das sementes. Outros frutos foram marcados com a finalidade de se determinar o momento da abscisão. As síndromes de dispersão das sementes foram avaliadas a partir das características morfológicas dos frutos e sementes. O número de óvulos por carpelo e sementes por folículo possibilitaram determinar a razão sementes/óvulos.

2.4. Produção de frutos em condição de polinização livre

Os dados que permitiram avaliar a produção de frutos foram obtidos pela contagem do número de cicatrizes florais (número de flores e/ou de frutos abortados) e pelo número de frutos formados, obtidos através de polinização livre, por ramos escolhidos aleatoriamente em cada planta, o que permitiu determinar a razão fruto/flor.

2.5. Testes de autopolinização e autocompatibilidade

Visando estudar o sistema reprodutivo das espécies, botões florais foram isolados por ensacamento. Foram realizados testes para se determinar a existência ou não de autocompatibilidade, bem como de autopolinização.



Para o teste de autopolinização, vinte botões florais de cada uma das cinco plantas foram cobertos com sacos de papel para posteriormente constatar-se a presença ou não de frutos.

Para o teste de autocompatibilidade, outros vinte botões forais de cada planta foram cobertos com sacos de papel e diariamente descobertos na fase de antese para polinização manual, utilizando-se pólen de outra flor da mesma planta. Posteriormente, verificou-se a ocorrência de frutos.

2.6. Peso e germinabilidade das sementes

As sementes de dez eixos frutíferos de cada uma das cinco plantas de cada espécie foram colhidas e armazenadas em ambiente seco. O peso de sementes individuais foi obtido usando-se balança de precisão e os dados foram correlacionados com o número de sementes no folículo e quanto à posição no eixo frutífero. As sementes foram colocadas para germinar em vermiculite sob condições ambientais.

3. Análise estatística dos dados

Utilizou-se o teste *t* de Student para identificar diferenças entre médias e análise de variância (valores de *F* de Fisher) para o estabelecimento da homogeneidade das médias individuais. Para as situações em que as médias foram heterogêneas foram realizadas comparações múltiplas através do teste de Tukey (valor de *W*). Associações e dependências entre variáveis foram averiguadas através de análises de correlação e de regressão linear, respectivamente.

Para finalizar, realizou-se Análise de Componentes Principais (ACP), uma técnica de redução dos dados usada para identificar um pequeno conjunto de variáveis (componentes principais) que explique uma grande proporção da variância total das variáveis originais, calculada a partir de uma matriz de correlação.





Figura 1. Planta de *Xylopiá aromática*.

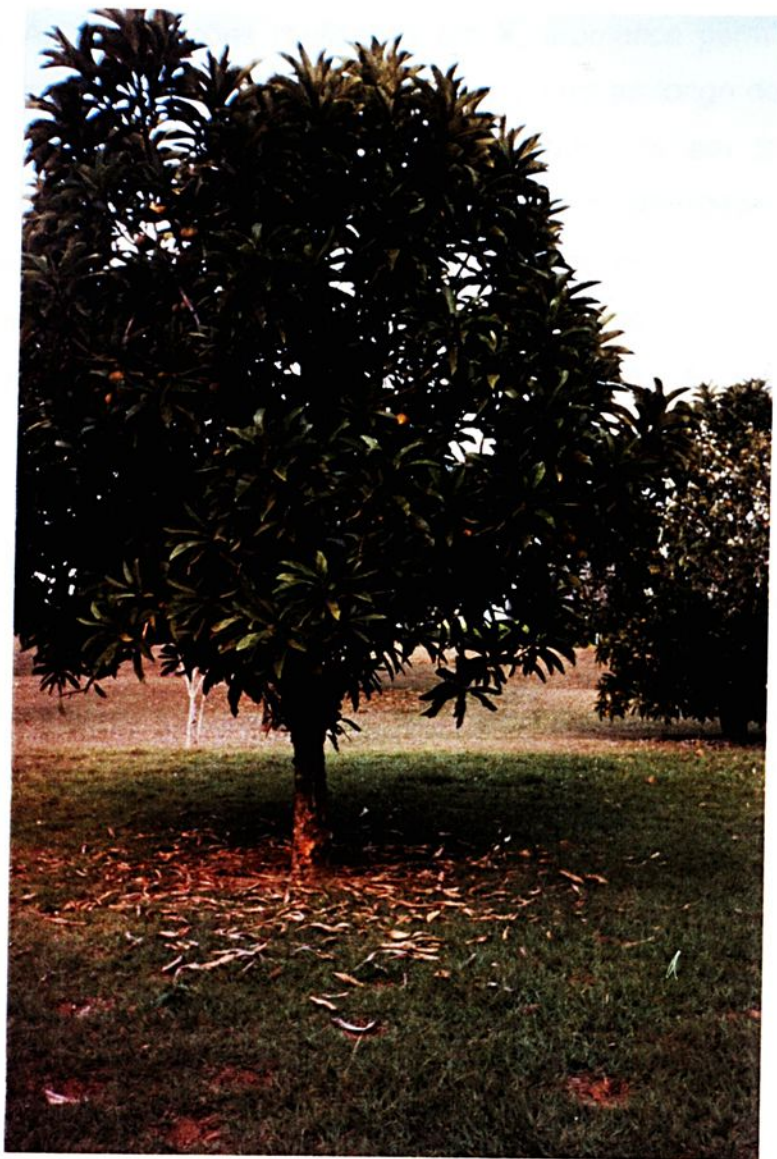


Figura 2. Planta de *Dillenia indica*.

III. RESULTADOS

1. Morfologia, morfometria e comportamento floral

A. Xylopia aromatica

As observações realizadas em *X. aromatica* permitiram constatar que o processo de abertura da flor é rápido e ocorre ao longo do dia. A maioria dos botões florais observados abriram-se totalmente em 20 minutos. Os estigmas apresentaram-se receptivos, brilhantes e pegajosos imediatamente após a abertura das flores; entretanto, as anteras nesse período não estão liberando pólen, o que ocorreu somente no dia seguinte, quando os estigmas já não apresentaram características de receptividade. A flor, portanto, é protogínica.

A flor permanece cerca de três dias na planta, após a sua abertura. À medida que as pétalas tornam-se senescentes, tornam-se mais recurvadas e a cor vermelha, do lado abaxial das pétalas, torna-se mais escuro e sem brilho; as anteras liberam os grãos de pólen e as pétalas começam a cair.

As flores alongadas de *X. aromatica* são axilares e provenientes de botões também alongados (Figura 3 A) e com orientação em ângulo reto em referência ao caule. O cálice gamossépalo é formado por três sépalas, fusionadas na base, sendo os lacínios agudos ou arredondados.

A corola (Figura 3 B) é composta por pétalas valvares em duas séries, sendo a externa constituída por três pétalas pilosas na face externa e com coloração avermelhada, bem próxima da cor vinho, com formato lanceolado. A série interna é somente observada durante a antese e é constituída por três pétalas brancas, lineares e pilosas, avermelhadas na base, externa e internamente. As flores têm orientação ereta e se apresentam brancas em consequência do recurvamento das pétalas externas, que mostram sua face interna branca. As pétalas internas não se abrem, são valvares e apresentam na sua base uma série de três orifícios que correspondem a junção das pétalas e conduzem a uma pequena cavidade chamada câmara de polinização, onde se alojam o androceu e gineceu.



O androceu (Figura 3 C) é composto por cerca de 310 estames com tamanho e forma uniformes, de cor amarelo claro, que são dispostos em torno dos estigmas inseridos sobre um receptáculo côncavo dentro do qual estão situados os carpelos. As curtas anteras são achatadas e bitecas, com formato lanceolado e de deiscência longitudinal. O conectivo é bem desenvolvido e papiloso.

O gineceu (Figura 3 C) é constituído por cerca de 30 carpelos livres, dispostos na câmara de polinização. Os ovários possuem placentação do tipo marginal. O formato do ovário é oval-alongado e o estilete cilíndrico, sem um estigma diferenciado. Os carpelos localizam-se dentro de um receptáculo côncavo. Os estames ocorrem em volta da concavidade, dispostos espiraladamente ao redor dos carpelos, dando um aspecto globoso.

As médias e erros padrões do comprimento (mm) e peso fresco em gramas da flor são apresentados na Tabela 1. Os valores menor e maior para comprimento da flor em *X. aromatica* foram respectivamente, 38,8 mm (planta 5) e 42,3 mm (planta 2); e para o peso foram respectivamente, 0,62 g (planta 5) e 0,74 g (planta 2).

As médias e erros padrões do peso seco em gramas das estruturas florais estão na Tabela 2. Em *X. aromatica*, o peso das sépalas, pétalas, estames e carpelos apresentou baixa variação dentro do mesmo ciclo floral da mesma planta. Os valores menor e maior para peso seco em gramas foram: cálice 0,006 g (planta 3) e 0,008 g (plantas 1 e 4); corola 0,189 g (planta 2) e 0,242 g (planta 5); androceu 0,002 g (planta 2) e 0,004 g (plantas 1 e 4); gineceu 0,046 g (planta 3), e 0,052 g (planta 2); e peso seco total da flor 0,198 g (planta 5) e 0,297 g (planta 4). Os valores de $F_{(4;45)}$ para todas as variáveis apontam homogeneidade das médias.

As médias e erros padrões do número de carpelos, anteras e óvulos estão na Tabela 3.

O valor de $F_{(4;45)}$ aponta heterogeneidade significativa ao nível de 1% para o número de carpelos por flor em *X. aromatica*. Os valores médios extremos foram de 26,9 para a planta 4 e de 31,5 carpelos para a planta 2.



O número de anteras em *X. aromatica* mostrou ser pouco variável, com médias bastante homogêneas entre as plantas. O menor valor obtido foi 308,9 (planta 1) e o maior valor 314,0 (planta 2).

Os valores médios do número total de óvulos por flor em *X. aromatica* indicam há variação e o teste aponta significância ao nível de 1%. O maior valor obtido foi 190,0 (planta 2) e menor 161,0 (planta 4).

Foram realizados testes de Tukey para diferenças significativas entre médias das variáveis dispostos em ordem crescente de *X. aromatica*, abaixo representadas:

Número de carpelos por flor (W: 0,05 = 3,9)

26,9	27,8	28,2	30,8	31,5
------	------	------	------	------

Número total de óvulos por flor (W: 0,05 = 21,4)

161,0	166,5	169,9	176,5	190,0
-------	-------	-------	-------	-------

O teste de Tukey mostra que ocorrem 10% de diferenças significativas entre os valores do número de carpelos e 20% para o número total de óvulos por flor em *X. aromatica*. Dentre as médias para o número de carpelos por flor, a planta 1 difere da planta 5 e, para o número total de óvulos por flor, as plantas 1 e 2 diferem da planta 5.

Na Tabela 4 estão as médias e erros padrões do comprimento e da largura (mm) das sépalas e pétalas, bem como do comprimento de anteras em 10 flores de cinco plantas. Os valores foram invariáveis para comprimento de sépalas em *X. aromatica*, medindo 8,0 mm. A largura não foi medida devido a soldadura lateral entre as sépalas. O maior comprimento obtido das pétalas foi 34,2 mm (planta 3) e o menor 28,7 mm (planta 1); quanto à largura, o maior foi 4,8 mm (plantas 2 e 3) e menor 4,4 mm (plantas 1, 4 e 5). O comprimento médio das anteras foi pouco variável para as cinco plantas, cerca de 1,0 mm. Desta

forma, os valores de $F_{(4;45)}$ apontam homogeneidade das médias para esta espécie.

A Tabela 5 mostra os resultados das análises de correlação realizadas entre o número de carpelos, anteras e óvulos por flor. Das 15 análises realizadas, apenas quatro foram significativas no nível de 1%, sendo todas positivas e todas entre o número de carpelos e óvulos para as plantas 2, 3, 4 e 5, sugerindo variação diretamente proporcional entre o número de carpelos e óvulos. Apenas uma correlação não foi significativa o que pode ser consequência de uma falha na amostragem.

Figura 4 apresenta os gráficos de dispersão das correlações para *X. aromatica* entre o número de carpelos e óvulos, com as retas de regressão ajustadas. Um ponto afastou-se dos demais na planta 1, refazendo-se a correlação e excluindo-se este ponto, o novo valor de r mostrou-se significativo ($r = 0,971$; $t = 11,48$; $P < 0,01$). A Tabela 6 mostra os valores das análises de regressão linear simples com valores de F para significância de b , indicando que o número de óvulos é significativamente dependente do número de carpelos para esta espécie.

B. Dillenia indica

Em *D. indica*, a abertura da flor iniciou-se no final do dia, por volta das dezoito horas, continuando à noite e terminando no período da manhã do dia seguinte, permanecendo o dia inteiro aberto. No próximo dia as flores apresentaram escurecimento das pétalas e dos estames com a subsequente queda dos elementos florais. As sépalas persistem e fecham-se lentamente em algumas horas, assim, contribuindo com a proteção dos óvulos fecundados pela formação de uma casca bastante fibrosa e resistente. Mesmo nesta fase os estigmas continuam claros e sem aspecto de senescência. Todo o processo, desde a antese até o fechamento das sépalas, dura cerca de cinco dias.

Em *D. indica*, os botões grandes e globosos (Figura 5 A) se abrem em flores também globosas e robustas, medindo cerca de 8,5 cm de diâmetro

(Figura 5 B) terminais e pêndulas nos ramos. O cálice (Figura 5 C), composto por cinco sépalas dispostas em uma única série. As sépalas são lisas, verdes bastante fibrosas. A corola (Figura 5 D) é composta por cinco grandes pétalas brancas e lisas, dispostas em uma única série.

O androceu (Figura 6 A e B) é constituído por cerca de 710 estames alongados e sem filete, de cor amarelo claro. A liberação dos grãos de pólen ocorre através de abertura no ápice da antera. Pode-se distinguir dois conjuntos de estames, um interno composto por cerca de 20 estames maiores que são levemente recurvados no ápice e um conjunto externo de aproximadamente 690 estames menores que apresentam-se densamente dispostos em vários ciclos em torno dos estames internos. Os estames dos dois conjuntos produzem pólen viável.

O gineceu apocárpico é constituído por aproximadamente 20 carpelos grandes que são soldados dorsalmente e formam uma estrutura circular no centro da flor (Figura 6 A e C). O ovário oval-alongado apresenta um estilete largamente expandido e levemente recurvado que comporta o estigma no seu ápice.

As médias e erros padrões do comprimento (mm) e peso fresco em gramas da flor estão na Tabela 1. Em *D. indica*, os valores para o comprimento foram muito próximos entre as plantas, os extremos sendo: 88,2 mm (planta 2) e 89,2 mm (planta 3). Com relação ao peso da flor, os valores menor e maior foram 75,6 g (planta 1) e 77,2 g (planta 5). Os valores de $F_{(4;45)}$ apontam homogeneidade das médias em todas as comparações.

Para o peso seco em gramas (Tabela 2) os valores menor e maior foram respectivamente, sépalas 3,791 (planta 3) e 5,874 (planta 4); pétalas 0,615 (planta 2) e 0,710 (planta 1); estames 0,109 (planta 1) e 0,420 (planta 3); carpelos 0,956 (planta 3) e 1,025 (planta 4) e peso seco total da flor em gramas 5,216 (planta 1) e 6,826 (planta 5). Entre as plantas a variação foi pequena e os valores de $F_{(4;45)}$ para todas as variáveis apontam homogeneidade das médias (Tabela 2).

As médias e erros padrões do número de carpelos, anteras e óvulos estão na Tabela 3. Em *D. indica*, o valor de $F_{(4;45)}$ aponta homogeneidade



das médias das três variáveis analisadas. Diferenças significativas não foram detectadas para o número de carpelos, o menor valor sendo 18,9 (planta 5) e o maior 20,2 (planta 3); para o número de anteras, o menor valor foi 703,0 (planta 5) e o maior 714,5 (planta 4); e para o número de óvulos, o menor valor foi 1358,1 (planta 2) e o maior 1377,1 (planta 4).

Na Tabela 4 estão as médias e erros padrões do comprimento e da largura (mm) das sépalas e pétalas, bem como do comprimento das anteras em 10 flores em cada uma das cinco plantas. Em *D. indica*, os valores de $F_{(4;45)}$ também apontam homogeneidade das médias para o comprimento das sépalas, o valor menor foi 56,9 mm (planta 4) e o maior 70,9 mm (planta 2); quanto ao comprimento das pétalas, o menor valor foi 85,2 mm (planta 1) e o maior 88,8 mm (planta 3); para o comprimento das anteras, o menor valor foi 20,2 mm (plantas 1, 2 e 4) e o maior foi 20,5 mm (planta 5). A mesma homogeneidade não foi verificada para a variável largura das sépalas, o menor valor foi 64,3 mm (planta 1) e o maior 68,9 mm (planta 4), o que caracteriza a heterogeneidade das médias no nível de significância de 1%. A largura média das pétalas variou de 49,2 mm (planta 4) a 52,1 mm (planta 3) e também apresentou variação significativa, porém ao nível de 5%.

O teste de Tukey para diferenças entre as médias das variáveis de *D. indica* mostram as seguintes distribuições:

Largura das sépalas (W: 0,05 = 4,6)

64,3	66,7	68,1	68,9	69,9
------	------	------	------	------

Largura das pétalas (W: 0,05 = 2,7)

49,2	50,9	51,7	51,9	52,1
------	------	------	------	------

O teste de Tukey apontou 10% de diferenças significativas entre os valores da largura das sépalas e pétalas em *D. indica*. Dentre as médias para

largura das sépalas e largura das pétalas, a planta 1 difere da planta 5.

A Tabela 5 mostra os resultados das análises de correlação realizadas entre o número de carpelos, anteras e óvulos por flor. Em *D. indica*, das 15 análises realizadas, apenas uma foi significativa no nível de 1%, sendo positiva e referente ao número de carpelos versus óvulos, sugerindo variação diretamente proporcional entre o número de carpelos e óvulos, somente para a planta 1. No entanto, refazendo-se a correlação após eliminar um ponto que afastou-se dos demais na planta 1, o valor de r diminuiu, assim como o valor do nível de significância ($r = 0,639$; $t = 2,34$; $P < 0,05$). A Tabela 6 mostra os valores das análises de regressão linear simples com valores de F para significância de b , indicando que o número de óvulos não é significativamente dependente do número de carpelos para esta espécie.



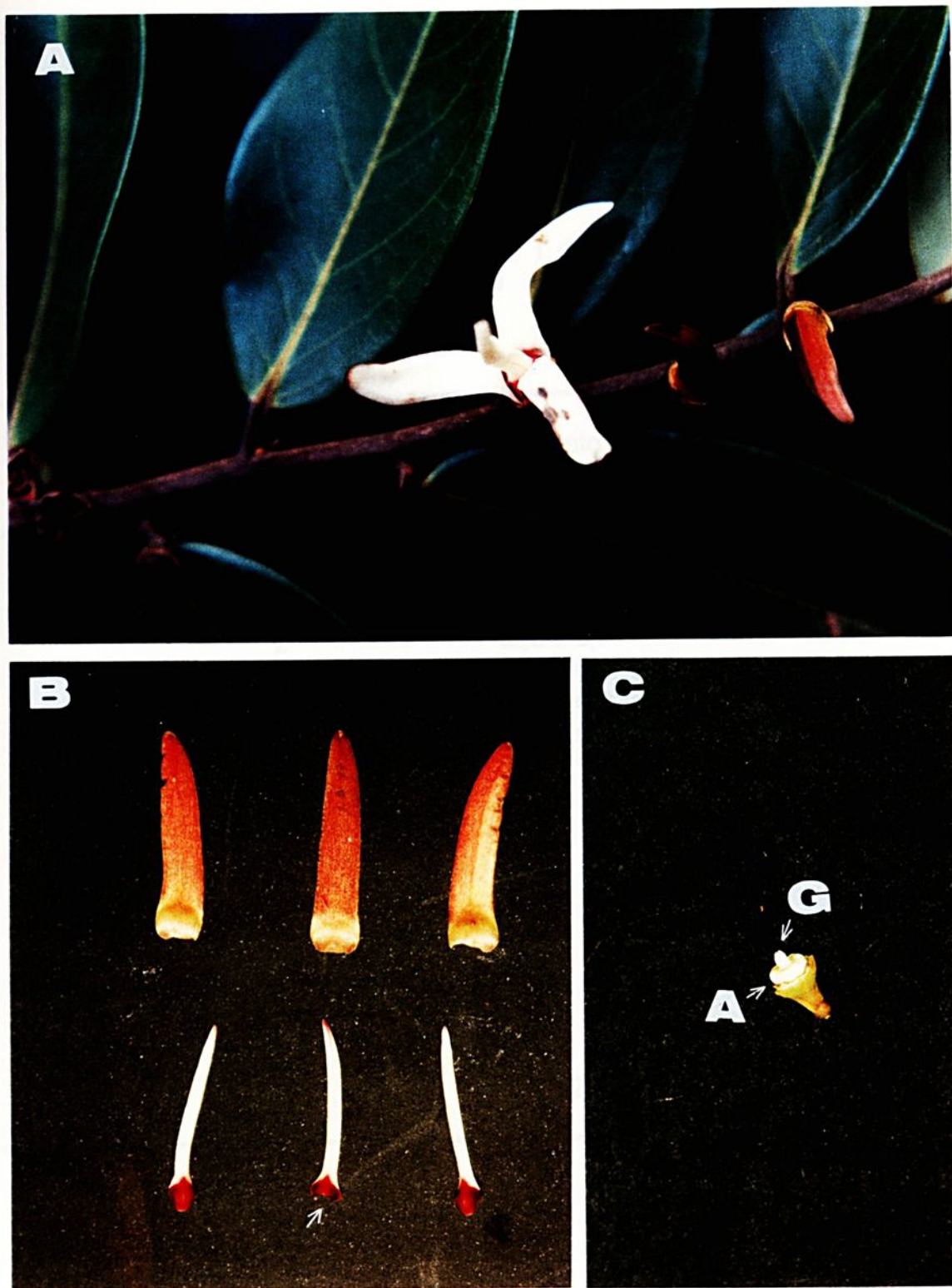


Figura 3. Estruturas florais de *Xylopia aromatica*. (A) botão (comprimento: 30 mm) e flor (comprimento: 35 mm); (B) corola (acima: pétalas externas - 35 mm, abaixo: pétalas internas - 30 mm, seta indica a região da câmara de polinização); (C) androceu e o gineceu na posição central (comprimento: 10mm).

Tabela 1. Médias e erros padrões ($\bar{X} \pm SE$) do comprimento (mm) e do peso fresco (g) por flor de 10 flores de cinco plantas (F para homogeneidade das médias).

Espécie	Planta	Comprimento	Peso
		($\bar{X} \pm SE$)	($\bar{X} \pm SE$)
<i>Xylopia aromatica</i>	1	40,1 $\pm$ 0,8	0,69 $\pm$ 0,05
	2	42,3 $\pm$ 0,7	0,74 $\pm$ 0,04
	3	39,9 $\pm$ 0,8	0,71 $\pm$ 0,02
	4	40,0 $\pm$ 0,9	0,69 $\pm$ 0,03
	5	38,8 $\pm$ 0,9	0,62 $\pm$ 0,02
	F (4;45)	2,21	1,38
	<i>Dillenia indica</i>	1	88,5 $\pm$ 0,3
2		88,2 $\pm$ 0,5	75,7 $\pm$ 1,12
3		89,2 $\pm$ 0,2	75,9 $\pm$ 1,18
4		89,0 $\pm$ 0,3	76,4 $\pm$ 0,90
5		88,8 $\pm$ 0,4	77,2 $\pm$ 0,70
F (4;45)		1,12	0,40

Tabela 2. Médias e erros padrões ($\bar{X} \pm SE$) do peso da matéria seca (g) do perianto e das estruturas reprodutivas por flor em 10 flores, em cinco plantas (F para homogeneidade das médias; *: $P < 0.05$; **: $P < 0.01$).

Espécie	Planta	Sépalas ($\bar{X} \pm SE$)	Pétalas ($\bar{X} \pm SE$)	Estames ($\bar{X} \pm SE$)	Carpelos ($\bar{X} \pm SE$)	Flor total ($\bar{X} \pm SE$)
<i>Xylopiia aromatica</i>						
	1	0,008 $\pm$ 0,001	0,234 $\pm$ 0,01	0,004 $\pm$ 0,001	0,049 $\pm$ 0,001	0,245 $\pm$ 0,01
	2	0,007 $\pm$ 0,001	0,189 $\pm$ 0,02	0,002 $\pm$ 0,001	0,052 $\pm$ 0,001	0,209 $\pm$ 0,02
	3	0,006 $\pm$ 0,001	0,219 $\pm$ 0,01	0,003 $\pm$ 0,001	0,046 $\pm$ 0,001	0,228 $\pm$ 0,01
	4	0,008 $\pm$ 0,001	0,198 $\pm$ 0,03	0,004 $\pm$ 0,001	0,049 $\pm$ 0,001	0,297 $\pm$ 0,02
	5	0,007 $\pm$ 0,001	0,242 $\pm$ 0,04	0,003 $\pm$ 0,001	0,047 $\pm$ 0,001	0,198 $\pm$ 0,01
	$\bar{X}$	0,007 $\pm$ 0,001	0,216 $\pm$ 0,02	0,003 $\pm$ 0,001	0,049 $\pm$ 0,001	0,275 $\pm$ 0,02
	F (4;45)	0,001	0,03	0,001	0,001	0,02
<i>Dillenia indica</i>						
	1	5,017 $\pm$ 0,09	0,710 $\pm$ 0,06	0,109 $\pm$ 0,04	1,005 $\pm$ 0,02	5,216 $\pm$ 0,10
	2	4,832 $\pm$ 0,07	0,615 $\pm$ 0,04	0,236 $\pm$ 0,03	1,015 $\pm$ 0,03	6,082 $\pm$ 0,05
	3	3,791 $\pm$ 0,08	0,617 $\pm$ 0,05	0,420 $\pm$ 0,09	0,956 $\pm$ 0,03	5,224 $\pm$ 0,08
	4	5,874 $\pm$ 0,08	0,723 $\pm$ 0,08	0,354 $\pm$ 0,03	1,025 $\pm$ 0,04	6,019 $\pm$ 0,13
	5	4,792 $\pm$ 0,03	0,691 $\pm$ 0,03	0,342 $\pm$ 0,10	1,008 $\pm$ 0,02	5,812 $\pm$ 0,02
	$\bar{X}$	4,861 $\pm$ 0,03	0,671 $\pm$ 0,04	0,292 $\pm$ 0,05	1,002 $\pm$ 0,01	6,826 $\pm$ 0,06
	F (4;45)	0,06	0,05	0,09	0,03	0,08

Tabela 3. Médias e erros padrões ($\bar{X} \pm SE$) do número de estruturas reprodutivas por flor em 10 flores, de cinco plantas (F para homogeneidade das médias de carpelos, e óvulos; *: $P < 0,05$; **: $P < 0,01$).

Espécie	Planta	Carpelos ($\bar{X} \pm SE$)	Anteras ($\bar{X} \pm SE$)	Óvulos ($\bar{X} \pm SE$)
<i>Xylopia aromatica</i>				
	1	30,8 ± 1,4	308,9 ± 5,9	176,5 ± 6,5
	2	31,5 ± 0,9	314,0 ± 8,2	190,0 ± 5,9
	3	27,8 ± 0,8	312,1 ± 10,8	166,5 ± 4,6
	4	26,9 ± 0,8	309,0 ± 10,2	161,0 ± 5,2
	5	28,2 ± 0,7	313,5 ± 7,1	169,9 ± 3,9
	F (4;45)	4,22**	0,08	4,43**
<i>Dillenia indica</i>				
	1	19,6 ± 0,4	707,1 ± 10,1	1359,0 ± 26,2
	2	19,8 ± 0,4	713,4 ± 11,4	1358,1 ± 27,9
	3	20,2 ± 0,3	709,9 ± 11,3	1364,8 ± 28,3
	4	20,0 ± 0,4	714,5 ± 11,9	1377,1 ± 27,3
	5	18,9 ± 0,4	703,0 ± 11,3	1372,9 ± 29,5
	F (4;45)	1,51	0,18	0,09

Tabela 4. Médias e erros padrões ($\bar{X} \pm SE$) do comprimento e largura (mm) das sépalas e pétalas; e do comprimento (mm) dos estames por flor, em cinco plantas; onde N é o número de estruturas estudadas em cada flor (F para homogeneidade das médias; *: $P < 0,05$; **: $P < 0,01$).

Espécie	Planta	Sépalas		N	Pétalas		N	Anteras
		Comprimento	Largura		Comprimento	Largura		Comprimento
		($\bar{X} \pm SE$)	($\bar{X} \pm SE$)		($\bar{X} \pm SE$)	($\bar{X} \pm SE$)		($\bar{X} \pm SE$)

<i>Xylopia aromatica</i>									
	1	3	8,0 ± 0,0	—	6	28,7 ± 1,5	4,4 ± 0,6	22	1,01 ± 0,01
	2	3	8,0 ± 0,0	—	6	30,5 ± 1,5	4,8 ± 0,8	22	1,00 ± 0,00
	3	3	8,0 ± 0,0	—	6	34,2 ± 1,0	4,8 ± 0,8	22	1,00 ± 0,00
	4	3	8,0 ± 0,0	—	6	31,2 ± 0,8	4,4 ± 0,6	22	1,01 ± 0,01
	5	3	8,0 ± 0,0	—	6	31,2 ± 1,3	4,4 ± 0,6	22	1,01 ± 0,01
	F (4,45)		—	—		2,41	0,09		0,37

<i>Dillenia indica</i>									
	1	5	69,8 ± 1,1	64,3 ± 1,6	5	85,2 ± 0,5	51,9 ± 0,3	22	20,22 ± 0,2
	2	5	70,9 ± 1,6	66,7 ± 1,2	5	87,7 ± 0,7	50,9 ± 0,8	22	20,22 ± 0,2
	3	5	69,5 ± 0,5	69,9 ± 0,7	5	88,8 ± 1,6	52,1 ± 0,9	22	20,27 ± 0,2
	4	5	56,9 ± 1,7	68,9 ± 1,4	5	88,2 ± 0,9	49,2 ± 0,5	22	20,23 ± 0,2
	5	5	68,8 ± 0,8	68,1 ± 0,9	5	86,8 ± 0,6	51,7 ± 0,4	22	20,54 ± 0,2
	F (4,45)		1,00	4,00**		2,07	3,34*		0,62

Tabela 5. Correlações entre número de carpelos, número de anteras e número de óvulos, em cinco plantas (t para significância de r; **: $P < 0,01$).

Planta	Carpelos vs				Anteras vs óvulos	
	Anteras		Óvulos			
	r	t8	r	t8	r	t8
<i>Xylopia aromatica</i>						
1	- 0,417	1,30	0,575	1,98	- 0,520	1,72
2	- 0,522	1,74	0,990	19,85**	- 0,497	1,62
3	- 0,239	0,70	0,989	18,91**	- 0,258	0,76
4	- 0,135	0,48	0,998	24,65**	- 0,133	0,38
5	- 0,377	1,15	0,979	13,58**	- 0,390	1,20
<i>Dillenia indica</i>						
1	- 0,009	0,02	0,722	12,06**	- 0,218	0,63
2	0,033	0,09	- 0,325	0,97	0,278	0,82
3	- 0,277	0,82	- 0,185	0,53	0,351	1,06
4	- 0,423	1,32	0,273	0,80	0,035	0,10
5	- 0,139	0,39	- 0,538	1,80	- 0,173	0,49

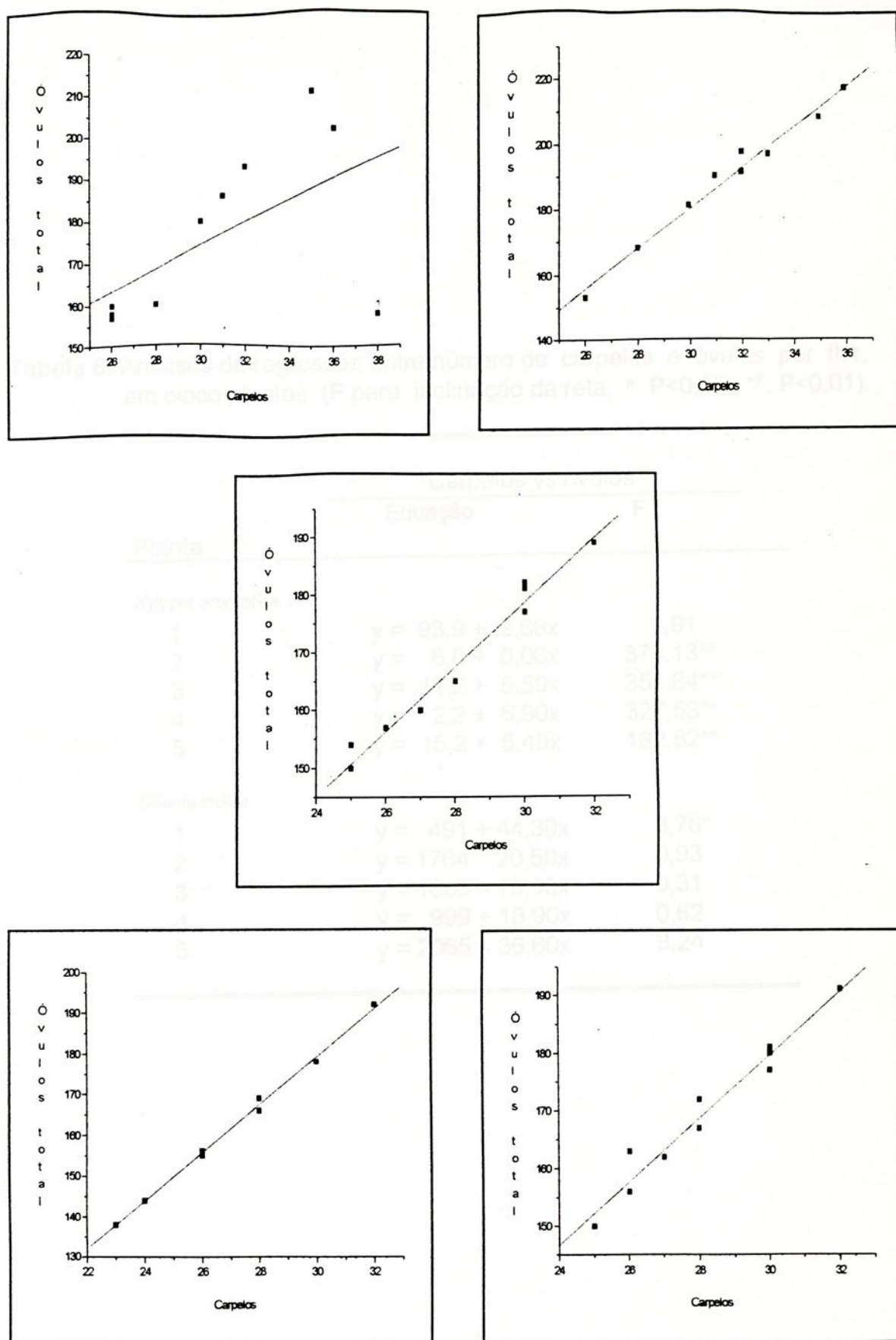


Figura 4. Gráficos de dispersão e retas de regressão entre número de carpelos e óvulos totais em 10 flores de cada uma de cinco plantas *Xylopia aromatica* (1: ponto que mais se afastou dos demais).

Tabela 6. Análises de regressão entre número de carpelos e óvulos por flor, em cinco plantas (F para inclinação da reta; *: $P < 0,05$; **: $P < 0,01$).

Planta	Carpelos vs óvulos	
	Equação	F
<i>Xylopia aromatica</i>		
1	$y = 93,9 + 2,68x$	3,91
2	$y = 6,0 + 0,06x$	378,13**
3	$y = 11,2 + 5,59x$	354,84**
4	$y = 2,2 + 5,90x$	327,53**
5	$y = 15,2 + 5,49x$	182,82**
<i>Dillenia indica</i>		
1	$y = 491 + 44,30x$	8,70*
2	$y = 1764 - 20,50x$	0,93
3	$y = 1686 - 15,90x$	0,31
4	$y = 999 + 18,90x$	0,62
5	$y = 2065 - 36,60x$	3,24

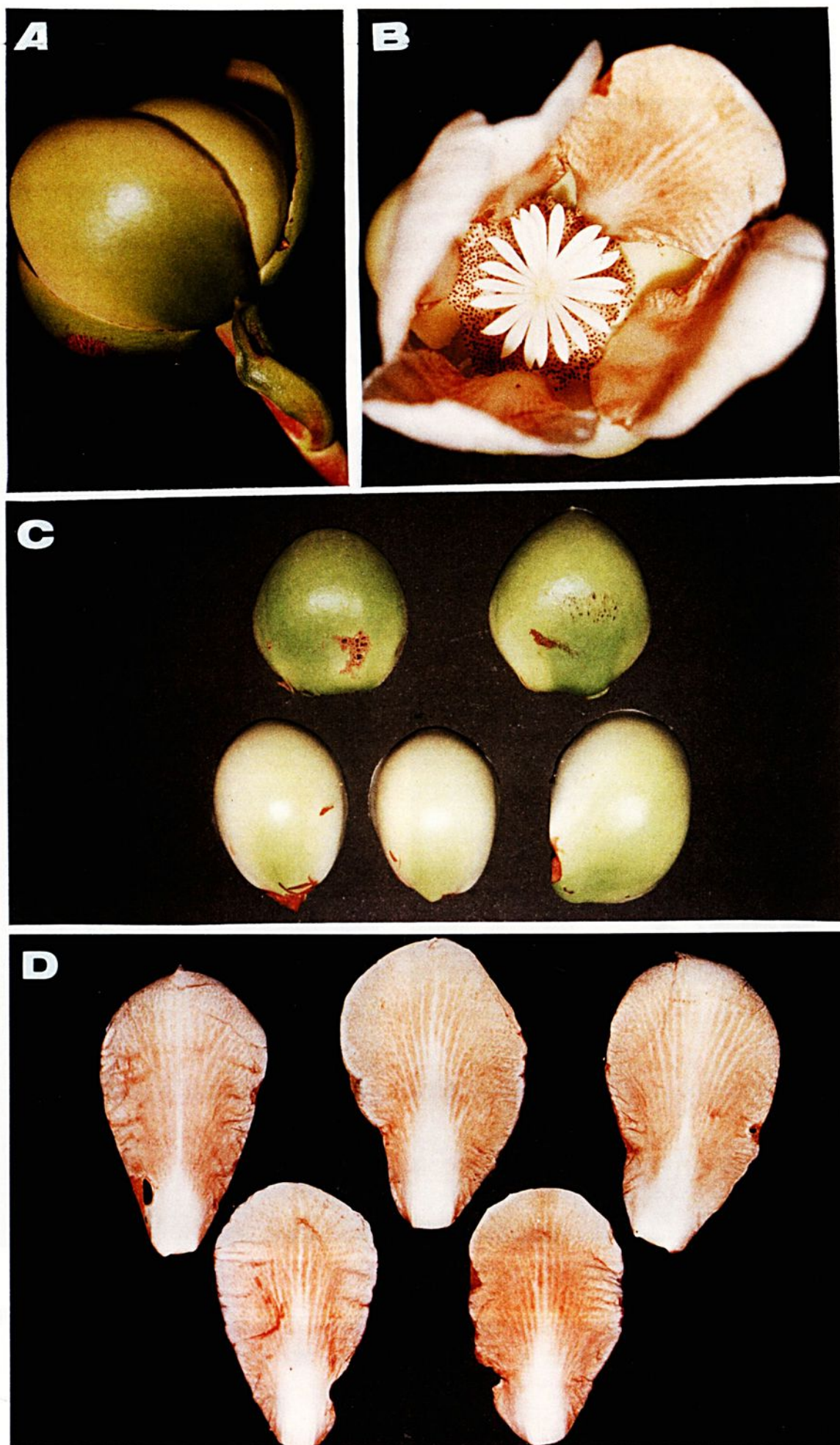


Figura 5. Estruturas florais de *Dillenia indica*. (A) botão (comprimento: 40 mm), (B) flor (comprimento: 90 mm), (C) sépalas (comprimento: 70 mm), (D) pétalas (comprimento: 90 mm).

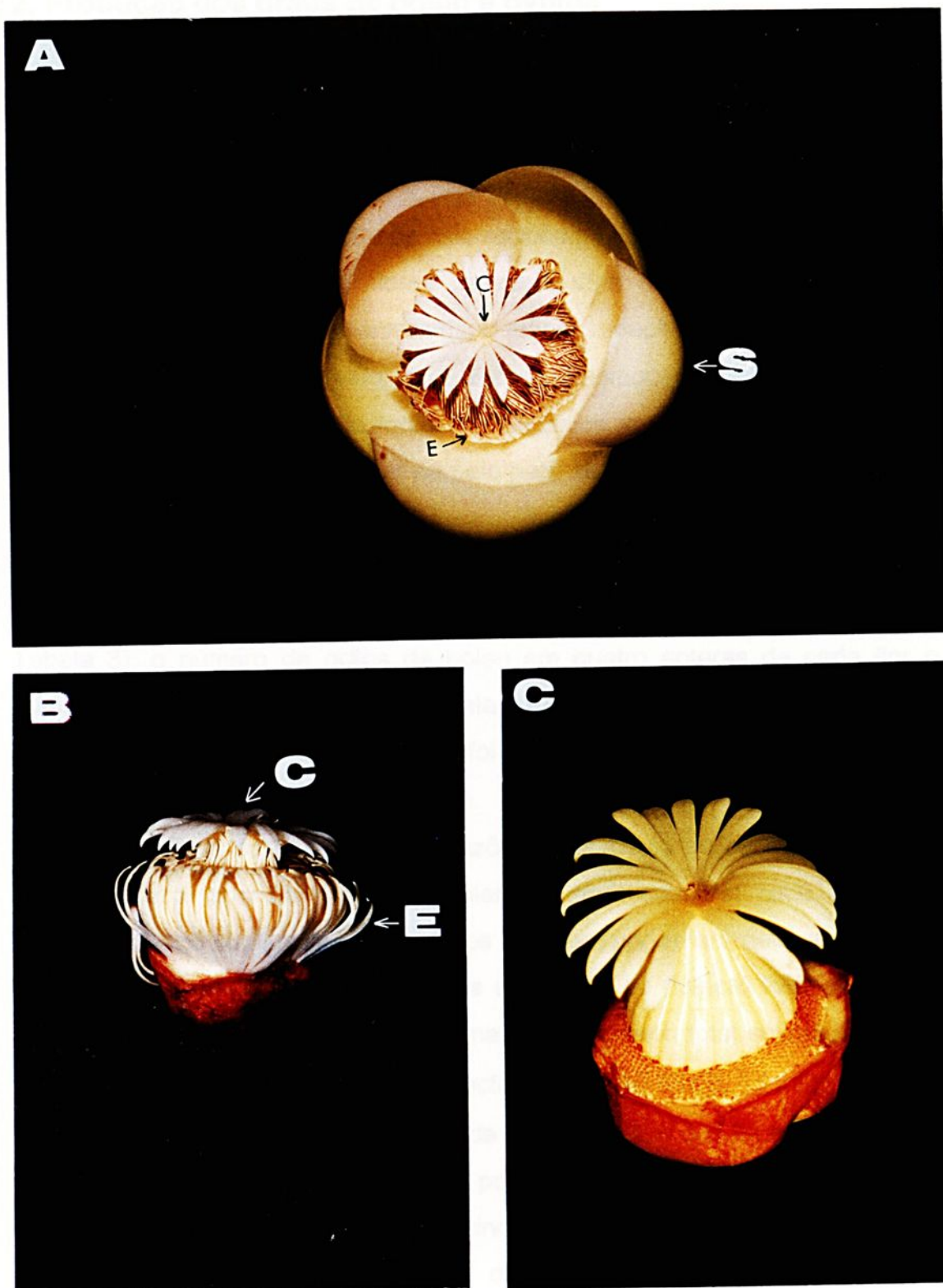


Figura 6. Estruturas florais de *Dillenia indica*. (A) externamente sépalas, estames e carpelos centrais (20 mm), (B) estames e carpelos centrais (1,5 cm), (C) carpelos (2,0 cm).

2. Produção dos grãos de pólen e óvulos

A. Xylopia aromatica

A Tabela 7 mostra os valores médios e erros padrões do número de óvulos por carpelo, em 10 flores de cada uma das cinco plantas. Em *X. aromatica*, os valores apresentaram pequena variação em cada planta, bem como entre as plantas. Os valores de F para a homogeneidade das médias das 10 flores de cada planta não foram significativos em *X. aromatica*, obtendo-se valores médios de 5,9 óvulos por carpelo para as plantas 1, 3, 4 e 5 e média de 6,0 óvulos para a planta 2.

Os dados da Tabela 8 correspondem a contagem do número de anteras em 10 flores de cada uma das cinco plantas (também mostrado na Tabela 3), o número de grãos de pólen em quatro anteras de cada flor e o número total de óvulos por flor (Tabela 3). Em *X. aromatica*, o maior número médio dos grãos de pólen por antera foi 56,1 (planta 5) e o menor 43,0 (planta 4). O valor de $F_{(4,45)}$ não foi significativo.

Para se determinar as razões pólen/óvulo de cada planta utilizou-se: o número total de grãos de pólen no androceu, estimado a partir da multiplicação do número médio de grãos de pólen por antera pelo número médio de anteras por flor, obtendo-se valores estimados do número total de grãos de pólen por flor. Em *X. aromatica* a estimativa do número total estimado de grãos de pólen das plantas 1 a 5 foram respectivamente, 16.433,5, 17.552,6, 17.009,5, 13.287,0 e 17.587,4. O número médio de óvulos por flor que foi estimado através da multiplicação do número de óvulos por carpelo pelo número de carpelos por flor, em 10 flores de cada uma das cinco plantas. Foram divididos os valores estimados do número total de grãos de pólen pelo número total de óvulos contados por flor (Tabela 8). Estes dados mostram que a razão pólen/óvulo para *X. aromatica* é, em média, cerca de 97,69 grãos de pólen para cada óvulo.



B. Dillenia indica

O número de óvulos por carpelo (Tabela 7) apresentou variações significativas para *D. indica*. Os valores de **F** mostraram heterogeneidade das médias em todas as plantas estudadas, significativas no nível de 1%. No entanto, o valor de **F** para a média das médias entre as plantas não mostrou ser significativo, com valores extremos nas plantas 1 (72,9) e 2 (62,2).

Os dados da Tabela 8 correspondem à contagem do número de anteras em 10 flores (também mostrado na Tabela 3), o número de grãos de pólen em quatro anteras de cada flor e o número total de óvulos por flor (Tabela 3). Em *D. indica*, o maior número médio de grãos de pólen por antera foi 31.278 (planta 5) e o menor 28.711 (planta 2), sendo o valor de $F_{(4,45)}$ não significativo.

A estimativa do número total de grãos de pólen para as cinco plantas de *D. indica* foram respectivamente, 21.543.922, 20.482.427, 21.664.018, 22.197.317 e 21.988.437, sendo que são produzidos em média cerca de 15.790 grãos de pólen por óvulo.

Uma característica diferenciada nesta espécie foi a presença de 20 estames maiores próximos ao gineceu. Se considerarmos estes estames com relevante papel na polinização, devemos então considerar, de modo diferenciado, a razão pólen/óvulo, que em média foi 445, 08.

Tabela 7. Médias e erros padrões ($\bar{X} \pm SE$) do número de óvulos por carpelo, em 10 flores, de cinco plantas; onde **N** é o número de carpelos por flor (**F** para homogeneidade das médias; **: $P < 0,01$).

		Planta 1		Planta 2		Planta 3		Planta 4		Planta 5	
		$(\bar{X} \pm SE)$		$(\bar{X} \pm SE)$		$(\bar{X} \pm SE)$		$(\bar{X} \pm SE)$		$(\bar{X} \pm SE)$	
Flores	N	N		N		N		N		N	
<i>Xylopia aromatica</i>											
1	26	6,0 ± 0,1	32	6,1 ± 0,1	25	6,0 ± 0,0	26	6,0 ± 0,0	26	6,0 ± 0,0	
2	26	6,2 ± 0,1	33	5,9 ± 0,1	25	6,0 ± 0,0	26	5,9 ± 0,0	25	6,0 ± 0,0	
3	26	6,0 ± 0,1	35	6,0 ± 0,1	23	6,0 ± 0,0	23	6,0 ± 0,1	27	6,0 ± 0,0	
4	28	5,9 ± 0,2	32	6,0 ± 0,1	26	5,9 ± 0,1	24	6,0 ± 0,0	28	5,9 ± 0,1	
5	30	6,0 ± 0,1	32	5,9 ± 0,0	27	5,9 ± 0,1	30	5,9 ± 0,0	30	6,0 ± 0,0	
6	36	5,8 ± 0,2	32	5,8 ± 0,0	30	6,0 ± 0,0	30	5,9 ± 0,0	32	6,0 ± 0,0	
7	28	5,9 ± 0,2	26	6,0 ± 0,1	30	5,9 ± 0,1	32	6,0 ± 0,1	30	6,0 ± 0,1	
8	32	6,0 ± 0,1	28	6,0 ± 0,1	32	5,9 ± 0,1	29	5,9 ± 0,1	30	5,9 ± 0,1	
9	31	6,0 ± 0,2	36	6,0 ± 0,1	30	6,0 ± 0,1	26	6,0 ± 0,0	27	6,0 ± 0,1	
10	35	6,0 ± 0,2	30	6,0 ± 0,1	28	5,8 ± 0,1	26	6,0 ± 0,1	28	5,9 ± 0,0	
F		0,28		0,78		1,12		0,30		0,69	
$\bar{X}$		5,9 ± 0,03		6,0 ± 0,02		5,9 ± 0,02		5,9 ± 0,01		5,9 ± 0,01	
F (4;45)						0,48					
<i>Dillenia indica</i>											
1	21	68,3 ± 1,0	19	73,1 ± 1,1	19	73,2 ± 1,8	21	60,9 ± 0,7	20	70,3 ± 1,8	
2	19	74,1 ± 0,8	18	75,7 ± 1,2	18	77,4 ± 1,1	19	70,0 ± 1,4	19	73,0 ± 1,5	
3	19	70,2 ± 2,2	19	63,7 ± 1,4	19	62,9 ± 1,0	19	76,6 ± 1,4	19	72,3 ± 1,4	
4	19	69,8 ± 2,9	19	75,1 ± 1,3	19	61,1 ± 1,5	20	71,9 ± 1,4	20	64,2 ± 1,6	
5	17	77,6 ± 1,3	20	69,4 ± 1,3	20	71,7 ± 1,5	21	66,0 ± 1,3	17	75,1 ± 1,5	
6	21	71,8 ± 0,9	19	72,3 ± 1,7	19	61,4 ± 1,2	22	70,8 ± 1,5	20	67,8 ± 1,6	
7	22	69,2 ± 1,1	22	55,9 ± 0,9	22	68,1 ± 1,5	21	62,8 ± 1,2	18	79,8 ± 0,8	
8	17	77,2 ± 1,4	22	60,1 ± 1,8	22	69,1 ± 1,5	18	74,6 ± 1,5	18	82,8 ± 1,0	
9	20	78,6 ± 1,3	19	79,3 ± 0,8	19	69,5 ± 1,6	19	71,7 ± 1,7	21	62,7 ± 1,0	
10	19	72,4 ± 1,0	21	68,3 ± 1,7	21	60,1 ± 0,8	20	63,6 ± 1,5	19	79,4 ± 1,3	
F		6,09**		29,27**		16,90**		14,51**		23,09**	
$\bar{X}$		72,9 ± 1,2		62,2 ± 6,7		67,4 ± 1,9		68,8 ± 1,7		72,7 ± 2,1	
F (4;45)						1,69					

Tabela 8. Médias e erros padrões ($\bar{X} \pm SE$) do número de anteras por flor, grãos de pólen por antera, óvulos por flor e razão pólen/óvulos, em cinco plantas; onde N_1 é o número total de flores estudadas e N_2 é o número de anteras estudadas por flor (F para homogeneidade das médias; **: $P < 0,01$).

Planta		Anteras			Pólen			Óvulo	Pólen/
		$(\bar{X} \pm SE)$			$(\bar{X} \pm SE)$			$(\bar{X} \pm SE)$	óvulo
	N_1			N_2			N_1		
<i>Xylopia aromatica</i>									
1	10	308,9 $\pm$ 5,9	4	53,2 $\pm$ 1,1	10	176,5 $\pm$ 6,5	93,3		
2	10	314,0 $\pm$ 8,2	4	55,9 $\pm$ 1,0	10	190,0 $\pm$ 5,9	92,4		
3	10	312,1 $\pm$ 10,8	4	54,5 $\pm$ 0,9	10	166,5 $\pm$ 4,6	102,2		
4	10	309,0 $\pm$ 10,2	4	43,0 $\pm$ 1,6	10	161,0 $\pm$ 5,0	82,4		
5	10	313,5 $\pm$ 7,1	4	56,1 $\pm$ 1,3	10	169,9 $\pm$ 4,0	103,5		
F (4;45)		0,08		0,91		4,43**			
<i>Dillenia indica</i>									
1	10	707,1 $\pm$ 10,1	2	30468 $\pm$ 640	10	1359,9 $\pm$ 26,2	15842,3		
2	10	713,4 $\pm$ 11,4	2	28711 $\pm$ 139	10	1358,1 $\pm$ 27,9	15081,6		
3	10	709,9 $\pm$ 11,3	2	30517 $\pm$ 282	10	1364,8 $\pm$ 28,3	15873,4		
4	10	714,5 $\pm$ 11,9	2	31067 $\pm$ 1208	10	1377,1 $\pm$ 27,3	16118,9		
5	10	703,0 $\pm$ 11,3	2	31278 $\pm$ 304	10	1372,9 $\pm$ 29,5	16016,0		
F (4;45)		0,18		2,48		0,09			

3. Polinização

A. Xylopia aromatica

Nas flores de *X. aromatica* foram encontrados em abundância trips, insetos pertencentes à família Thripidae (Thysanoptera) e ocasionalmente besouros da família Nitidulidae, com aparência e tamanho semelhantes aos trips. Estes insetos devem atuar como polinizadores, uma vez que ambos carregam grãos de pólen aderidos em seu corpo e circulam sobre o gineceu. O tamanho pequeno destes insetos permite sua entrada na câmara de polinização, através de três orifícios que ocorrem entre as três pétalas internas. Nenhuma estrutura semelhante a nectários foi observada, nem sinais de depredação floral, o que indica o grão de pólen como a única recompensa. Supõe-se que os atrativos florais sejam a coloração vinho e branco em conjunto com o leve odor adocicado do perianto.

B. Dillenia indica

Durante a antese de *D. indica* foram observados, principalmente no período da manhã, insetos *Trigona spinipes* (abelhas Irapuá) que movimentavam-se sobre a flor, transportando grãos de pólen. As abelhas visitavam os estames menores, coletando e transportando os grãos de pólen em suas patas. As abelhas também encostavam as partes superiores do corpo no ápice dos estames maiores, dispostos em torno do gineceu, e que são levemente recurvados, desta forma, recebendo pólen nas suas costas que é transferido para os estigmas localizados no ápice do estilete, que também são levemente recurvados.

D. indica não apresenta nectários ou estruturas secretoras semelhantes, a recompensa dos visitantes seriam os grãos de pólen. A coloração amarelo clara do androceu e gineceu, bem como o odor adocicado da flor, provavelmente está associado à atração dos insetos.



4. Autopolinização e autocompatibilidade

A. Xylopia aromatica

Para se determinar a ocorrência de mecanismos de autopolinização, avaliou-se a estrutura floral e realizou-se o isolamento das flores para observação de produção ou não de sementes.

O resultado do teste de autocompatibilidade em 100 flores ensacadas e polinizadas manualmente foi totalmente negativo para a formação de frutos.

Em *X. aromatica* o resultado do teste para autopolinização espontânea em 100 flores isoladas por ensacamento, também foi plenamente negativo para a formação de frutos, o que seria esperado, considerando a auto-incompatibilidade da espécie. Este resultado é corroborado com o exame da estrutura floral, pois constatou-se que a receptividade dos estigmas de uma flor precede o período de liberação dos seus grãos de pólen, o que determina a flor como sendo protogínica.

B. Dillenia indica

Os resultados dos testes de autocompatibilidade estão na Tabela 9. Das 100 flores polinizadas (20 flores de cinco plantas), 68% (68 flores) resultaram na formação de frutos, o que indica *D. indica* ser autocompatível.

O teste de autopolinização espontâneo em 100 flores ensacadas demonstrou que não ocorreu formação de frutos. Este resultado foi corroborado com o exame da estrutura floral, pois os estigmas localizam-se acima e afastados das anteras.



Tabela 9. Percentagem de produção de frutos em polinização experimental, sendo N1 o número total de flores polinizadas e N2 o número total de frutos formados, em cinco plantas de *Dillenia indica*.

Planta	N1	N2	%
1	20	12	60
2	20	16	80
3	20	14	70
4	20	14	70
5	20	12	60
Total	100	68	68

5. Produção de flores e frutos, carpelos e folículos, óvulos e sementes

A. Xylopiia aromatica

As médias e erros padrões do número de flores (flores mais cicatrizes de flores podadas) e de frutos, bem como, a razão fruto/flor obtidos de 22 ramos por planta tomados ao acaso e em polinização livre estão na Tabela 10.

Em *X. aromatica*, o menor valor para o número de flores foi o da planta 1 (3,14) e o maior foi o da planta 5 (7,40). O valor de $F_{(4,105)}$ aponta heterogeneidade das médias, significativas ao nível de 1%. O menor número de frutos foi o da planta 2 (0,59) e o maior foi o da planta 3 (1,54), com valor de F significativo no nível de 5%.

Para a razão fruto/flor a planta 2 produziu o menor número de frutos a partir das flores formadas (14,18%) e a planta 3 (52,31%) o maior. O valor de F indicou diferenças significativas entre as médias no nível de 1%. Observando-se estes valores, constatou-se que em média 69,47% das flores produzidas nas cinco plantas não resultaram em frutos. Os valores do teste t de Student apontam diferenças altamente significativas entre as médias de flores e frutos.

O teste de Tukey para diferenças entre as médias das variáveis significativas de *X. aromatica* mostra as seguintes distribuições:

Número médio de flores por ramo ($W: 0,05 = 2,8$)

3,14	3,18	3,72	6,45	7,40
------	------	------	------	------

Número médio de frutos por ramo ($W: 0,05 = 1,1$)

0,59	0,68	1,00	1,41	1,54
------	------	------	------	------

Razão fruto/flor ($W: 0,05 = 27,9$)



14,18	22,78	31,21	32,39	52,31
-------	-------	-------	-------	-------

A análise através do teste de Tukey mostra que ocorreram 50% de diferenças significativas entre os valores do número de flores, não indicando diferenças entre as médias do número de frutos, e indicou 20% de diferenças para a razão fruto/flor nesta população. Dentre as médias para o número de flores nos ramos, as plantas 1 e 2 diferem das plantas 4 e 5 e a planta 3 difere da planta 5; para as médias de frutos não ocorrem diferenças; para razão fruto/flor as plantas 1 e 2 diferem apenas da planta 5.

Foram realizadas análises de correlação (Tabela 11) entre o número de flores e frutos, cujos valores de r positivos para *X. aromatica*, mostraram ser significativos para as plantas 2 e 5, no nível de 5%, e no nível de 1% para a planta 4. Foi realizada análise de regressão linear simples entre o número de flores e o número de frutos para as plantas com diferenças significativas (2, 4 e 5). Os valores das equações de regressão e de F para significância de b , foram respectivamente: $y = 0,193 + 0,061 x$, $F = 4,45$, $P < 0,05$; $y = 0,141 + 0,359 x$, $F = 30,67$, $P < 0,01$; $y = 0,420 + 0,134 x$, $F = 5,33$, $P < 0,05$. Os valores indicaram que o número de frutos foi significativamente dependente do número de flores produzidas nos ramos destas plantas. Os gráficos de dispersão destas correlações com as retas ajustadas estão na Figura 7, para as três plantas. Observando-se os gráficos, verificou-se que alguns pontos se afastavam dos demais; assim, algumas das correlações foram refeitas, excluindo-se, apenas o ponto número um nas plantas 2, 4 e 5. Em consequência, os valores de r diminuíram ($r = 0,314$, $t = 0,94$; $r = 0,750$, $t = 3,22$, $P < 0,05$; $r = 0,373$, $t = 1,14$), ou seja, deixaram de ser significativos os valores das plantas 2 e 5, enquanto que na planta 4 passou a ser significativo, apenas no nível de 5%. As correlações entre flores e razão fruto/flor mostraram valores negativos, menos para a planta 4, porém, não significativos, exceto para a planta 1, no nível de 5%. No entanto, refazendo esta análise, após excluir um ponto mais discrepante, o valor de r deixou de ser significativo ($r = 0,312$, $t = 0,93$). Assim, a razão fruto/flor não foi

significativamente correlacionada ao número de flores.

A Figura 8 mostra as comparações entre as médias do número de carpelos por flor, folículos com sementes por fruto, óvulos por flor e sementes por fruto, em cinco plantas, 10 flores e 10 frutos por planta. As médias das médias destas variáveis para a população foram, respectivamente: 29,0; 6,9; 172,8; 18,8.

A Tabela 12 mostra o desempenho reprodutivo de *X. aromatica*. Das 526 flores marcadas, 109 (20,7%) produziram frutos. Dos 15.252 carpelos envolvidos, 760,8 (4,98%) originaram folículos, e dos 91.218,9 óvulos, 2.107,4 (2,3%) produziram sementes.

B. Dillenia indica

Na Tabela 10 estão as médias e erros padrões do número de flores (flores mais cicatrizes de flores podadas), frutos e a razão fruto/flor obtidos de 22 ramos por planta tomados ao acaso e em polinização livre.

Em *D. indica*, apenas uma flor se forma em cada ramo produtivo, sendo que a maioria dos ramos de uma planta não é produtiva. O menor valor de fruto por ramo produtivo foi para a planta 2 (0,81) e o maior foi para a planta 3 (0,95); sendo que as diferenças entre as cinco plantas não foram significativas.

A razão fruto/flor em *D. indica* foi caracterizada por valores altos, variando de 81,82 (plantas 2 e 4) a 95,45 (planta 3). O valor de F não indicou diferenças significativas entre as médias. Observando-se estes valores, constatou-se que apenas em média 12,7% das flores produzidas não resultaram em frutos.

As análises de correlação entre os números de flores e frutos estão na Tabela 11. Em *D. indica*, os valores de r foram todos negativos e não significativos, tanto para correlação entre flores e frutos, como para flores e razão fruto/flor.

A Figura 8 mostra as comparações entre as médias do número de carpelos por flor, folículos com sementes por fruto, óvulos por flor e sementes por fruto, em cinco plantas, 10 flores por planta. As médias das médias destas



variáveis para *D. indica* foram, respectivamente: 19,7; 19,4; 1366,4; 201,5.

A Tabela 12 mostra o desempenho reprodutivo de *D. indica*. Das 110 flores marcadas, 96 (87,2%) produziram frutos. Dos 2.167 carpelos envolvidos, 1.858,5 (85,76%) originaram folículos, e dos 147.854,4 óvulos, 19.012,4 (12,8%) produziram sementes.



Tabela 10. Médias e erros padrões ($\bar{X} \pm SE$) do número total de flores e frutos iniciados por ramos em uma estação reprodutiva, em 22 ramos produtivos, para cinco plantas, e da razão fruto/flor em percentagem (F para homogeneidade das médias, t para diferenças entre médias; *: $P < 0,05$; **: $P < 0,01$).

Planta	Flor ($\bar{X} \pm SE$)	Frutos ($\bar{X} \pm SE$)	t20	Fruto/flor ($\bar{X} \pm SE$)
<i>Xylopia aromatica</i>				
1	$3,14 \pm 0,43$	$0,68 \pm 0,12$	5,46**	$32,39 \pm 7,86$
2	$6,45 \pm 0,99$	$0,59 \pm 0,14$	5,91**	$14,18 \pm 5,21$
3	$3,72 \pm 0,59$	$1,54 \pm 0,48$	2,85**	$52,31 \pm 9,92$
4	$3,18 \pm 0,40$	$1,00 \pm 0,19$	4,91**	$31,21 \pm 6,09$
5	$7,40 \pm 0,89$	$1,41 \pm 0,26$	6,44**	$22,78 \pm 5,39$
F _(4,105)	8,21**	2,44*		3,97**
<i>Dillenia indica</i>				
1	—	$0,86 \pm 0,07$	—	$86,36 \pm 7,49$
2	—	$0,81 \pm 0,08$	—	$81,82 \pm 8,42$
3	—	$0,95 \pm 0,05$	—	$95,45 \pm 4,55$
4	—	$0,82 \pm 0,08$	—	$81,82 \pm 8,42$
5	—	$0,91 \pm 0,06$	—	$90,91 \pm 6,27$
F _(4,105)	—	0,22	—	0,68

Tabela 11. Análises de correlação entre número de flores e número de frutos iniciados por ramo em ramos produtivos, em cinco plantas (t para significância de r ; *: $P < 0,05$).

Planta	Flores vs frutos		Flores vs fruto/flor	
	r	t_{20}	r	t_{20}
<i>Xylopia aromatica</i>				
1	0,081	0,36	- 0,468	2,36*
2	0,427	2,11*	- 0,309	1,45
3	0,320	1,51	- 0,327	1,55
4	0,778	5,54**	0,013	0,06
5	0,459	2,31*	- 0,275	1,28
<i>Dillenia indica</i>				
1	- 0,087	0,38	- 0,087	0,39
2	- 0,103	0,46	- 0,103	0,46
3	- 0,048	0,21	- 0,048	0,21
4	- 0,103	0,46	- 0,103	0,46
5	- 0,069	0,31	- 0,069	0,31

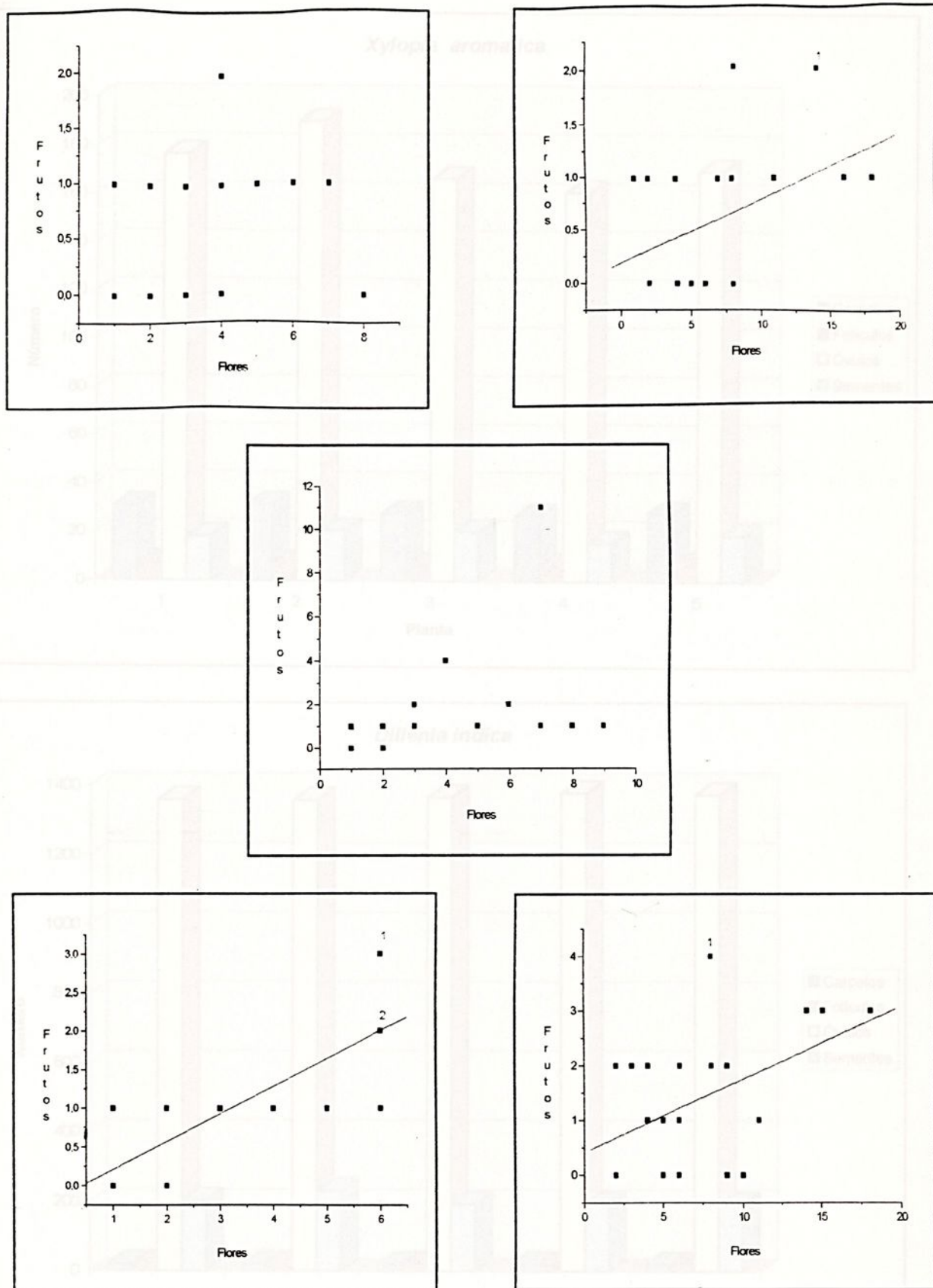


Figura 7. Gráficos de dispersão e retas de regressão entre o número de flores e frutos em 22 ramos de cada uma de cinco plantas de *Xylopia aromatica* (1 e 2: pontos que mais se afastaram dos demais).

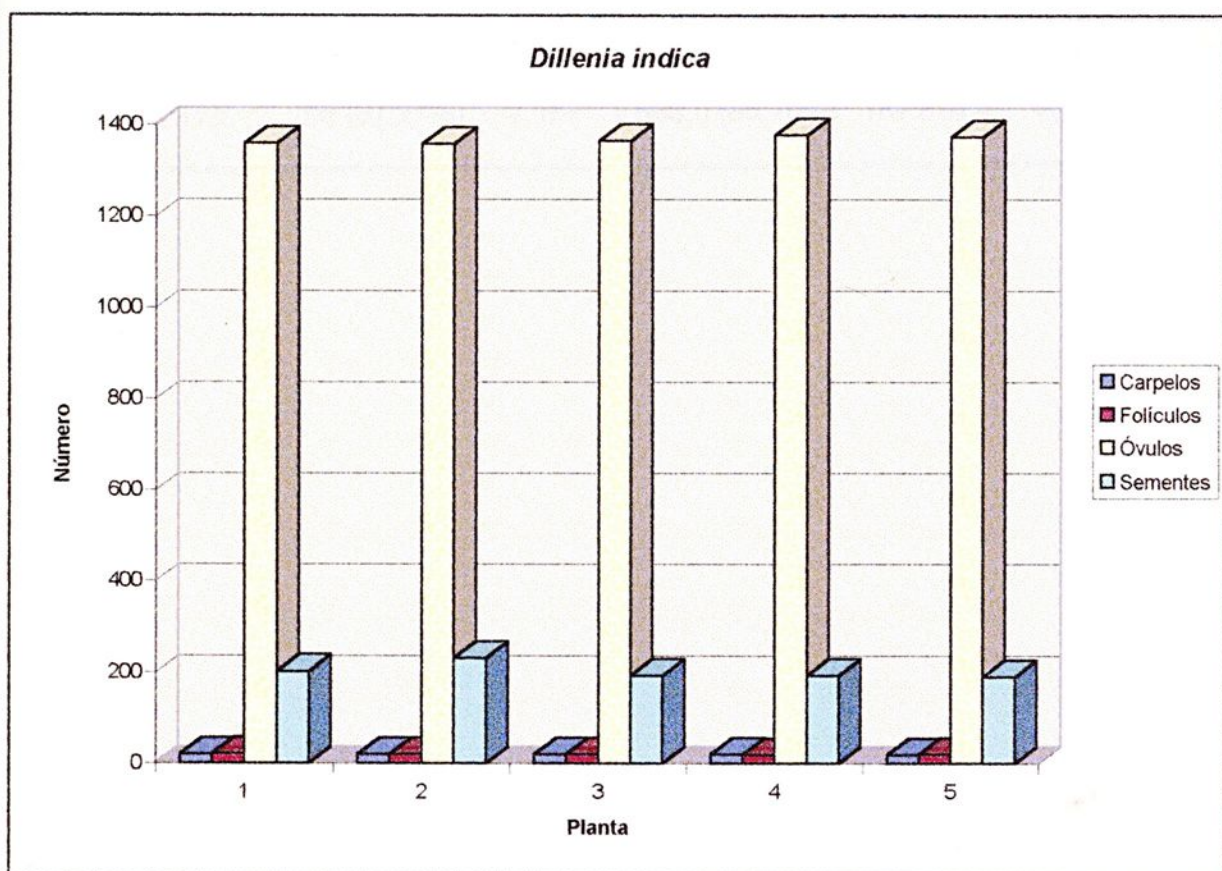
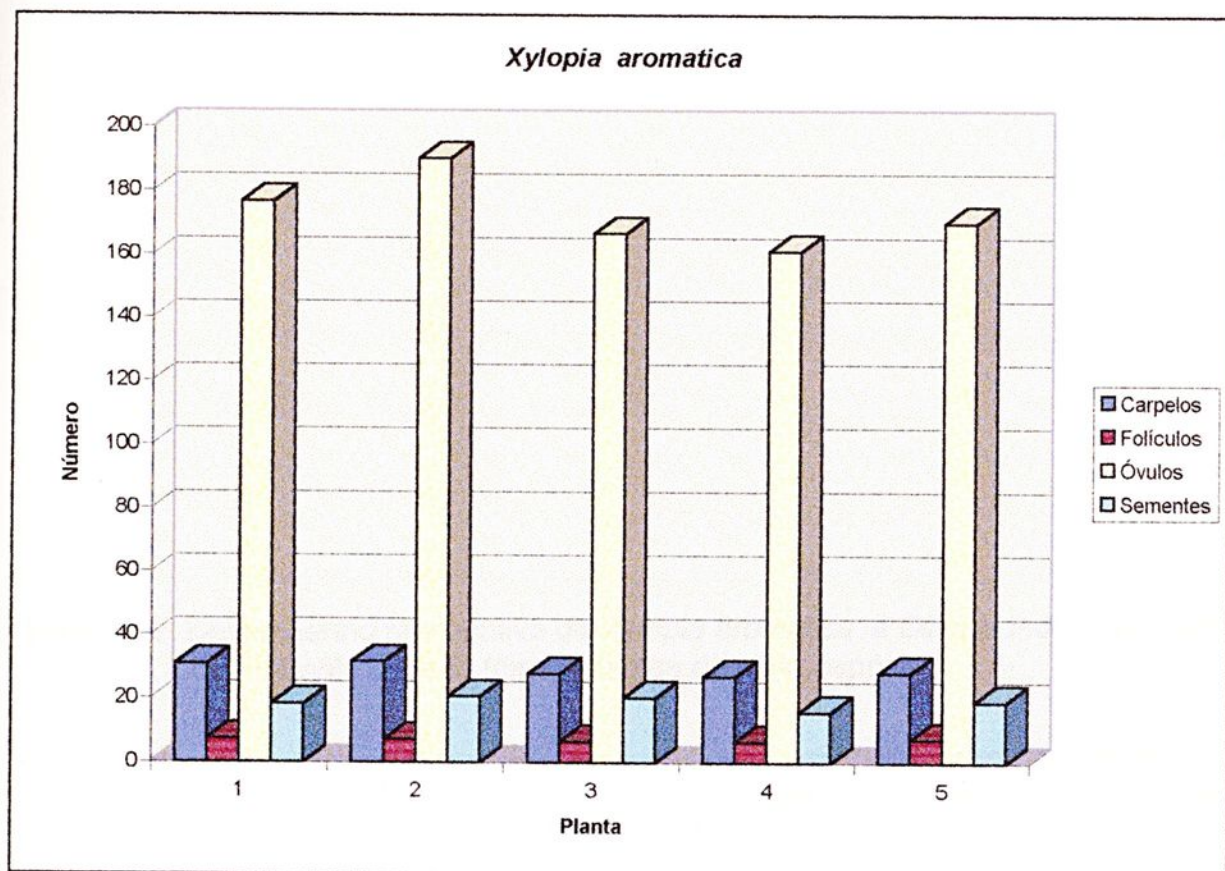


Figura 8. Número médio de carpelos por flor, folículos com semente por fruto, óvulos por flor e sementes por fruto em cinco plantas.

Tabela 12. Desempenho reprodutivo de *Xylopia aromatica* e *Dillenia indica* ao nível da flor, carpelo e óvulo (cinco plantas de cada espécie).

	Flores marcadas	Frutos iniciados	Carpelos nas flores	Foliculos com sementes nos frutos	Óvulos nas flores	Sementes nos frutos
<i>X. aromatica</i>						
	526	109 (20,72%)	15.254	760,8 (4,98%)	91.218,9	2.107,4 (2,3%)
<i>D. indica</i>	110	96 (87,27%)	2.167	1.858,5 (85,76%)	147.854,4	19.012,4 (12,8%)

6. Morfologia, morfometria e comportamento do fruto

A. Xylopia aromatica

Em *X. aromatica* os frutos do tipo multifolicular (Figura 9 A e B), localizam-se ao longo do ramo. Os folículos são subcarnosos, deiscentes, de cor verde externamente e internamente avermelhado. Quando abertos, os folículos expõem a face interna vermelha que contrasta com as sementes pretas.

A Tabela 13 mostra as médias e erros padrões do comprimento e do peso dos frutos, número de folículos com e sem sementes e número total de folículos. Em *X. aromatica* os valores médios para comprimento do fruto, em milímetros, variou de 27,2 (planta 5) e 32,0 (planta 4); o peso, em gramas, de 5,0 (planta 1) e 7,3 (planta 2); o número de folículos com sementes de 6,5 (planta 3) e 7,4 (planta 5); o número de folículos sem sementes de 20,3 (planta 4) e 24,4 (planta 2) e o número total de folículos de 26,9 (planta 4) e 31,5 (planta 2). Os valores de $F_{(4,45)}$ apontam homogeneidade das médias das cinco plantas para todas as variáveis estudadas, com exceção do número total de folículos que apresentou diferenças significativas no nível de 1%. O teste de Tukey para as diferenças entre as médias desta variável, mostra a seguinte distribuição ($W:0,05=3,7$):

26,9	27,8	28,2	29,8	31,5
------	------	------	------	------

O teste de Tukey mostra que ocorreram 10% de diferenças significativas entre os valores do número total de folículos para *X. aromatica*, a planta 1 diferindo da planta 5.

Em *X. aromatica*, as análises de correlação (Tabela 14) entre o número de folículos versus o comprimento do fruto não foram significativas; entre

o número de folículos versus o peso dos frutos as correlações foram positivas e significativas ao nível de 1% para as plantas 1 e 2 e de 5% para a planta 4. As equações de regressão linear simples desta variável, bem como os valores de F para significância de b estão na Tabela 15; os gráficos de dispersão com as retas ajustadas estão na Figura 10. As análises indicaram que o peso do fruto foi significativamente dependente do número de folículos com sementes, inclusive após refazer-se algumas correlações excluindo-se o ponto número um que mais se afastava dos demais nas plantas 3, 4 e 5; o valor de r aumentou na planta 3, ao nível de significância de 1% ($r=0,886$, $t=5,40$, $P<0,01$); na planta 4, permaneceu significativo a 5% ($r=0,700$, $t=2,78$, $P<0,05$) e apenas na planta 5 permaneceu não significativo ($r=0,554$, $t=1,88$).

As análises de correlação entre o comprimento e o peso dos frutos foram positivas, exceto para a planta 4, e significativas no nível de 5% apenas para as plantas 1 e 3. No entanto, refazendo-se estas correlações, eliminando-se o ponto que mais se afastava dos demais, as correlações deixaram de ser significativas (respectivamente: $r=0,555$, $t=1,89$ e $r=0,391$, $t=1,20$).

As análises de correlação entre o número total de folículos versus o comprimento e o número de folículos com sementes estão na Tabela 16. Das 10 análises realizadas em *X. aromatica*, seis foram negativas e não significativas, apenas uma correlação positiva foi significativa no nível de 5%. No entanto, refazendo esta correlação após excluir-se um ponto que mais se afastava dos demais, o valor de r deixou de ser significativo ($r=0,445$, $t=1,41$; $P>0,05$).

B. Dillenia indica

Em *D. indica*, os frutos são globosos e bastante grandes (Figura 11 A). Somente um fruto é produzido por ramo, em posição terminal. Os frutos múltiplos conservam as espessas sépalas verdes e fibrosas que circundam os folículos agregados e dispostos circularmente na região central. O fruto novo é verde, adquirindo a coloração amarelo-dourada ao amadurecer. Os frutos não se abrem para dispersar as sementes, mas caem da árvore e degradam-se lentamente, formando estruturas secas e disformes (Figura 11 B).

Os valores médios para o comprimento médio do fruto (Tabela 13), variou entre 100,0 mm (planta 4) e 106,5 mm (planta 3); o peso variou entre 694,3 g (planta 4) e 936,5 g (planta 1); o número de folículos com sementes variou entre 18,7 (planta 4) e 20,5 (planta 1); o número de folículos sem sementes variou entre 2,2 (planta 4) e 2,4 (planta 2); o número total de folículos entre 21,4 (planta 4) e 23,0 (planta 2). Os valores de $F_{(4;45)}$ apontam heterogeneidade das médias para comprimento do fruto e o número total de folículos no nível de significância de 5% e peso do fruto no nível de 1%. Estas variáveis foram submetidas ao teste de Tukey para diferenças entre médias e apresentaram as seguintes distribuições:

Comprimento do fruto (W: 0,05 = 6,2)

100,0	101,7	102,7	104,7	106,5
_____			_____	

Peso do fruto (W: 0,05 = 69,9)

648,3	733,1	768,1	847,5	936,5
_____		_____		

Número total de folículos (W: 0,05 = 1,9)

21,4	21,7	22,3	23,0	23,1

O teste de Tukey mostra que ocorreram 10% de diferenças significativas para o comprimento do fruto, 60% para o peso e nenhuma diferença significativa para o número total de folículos em *D. indica*. Dentre as médias para comprimento do fruto a planta 1 difere da planta 5; e para peso do

fruto, a planta 1 difere das plantas 3, 4 e 5, a planta 2 difere das plantas 4 e 5, e a planta 3 da planta 5.

Em *D. indica*, as análises de correlação entre o número de folículos versus o comprimento do fruto e entre o comprimento e o peso do fruto foram todas não significativas (Tabela 14); para o número de folículos versus o peso do fruto todas as correlações foram positivas e significativas no nível de 5% apenas para as plantas 2 e 5. As análises de correlação e as equações de regressão linear simples para esta variável, nestas plantas, bem como os valores de **F** para significância de **b** (Tabela 15), foram refeitas, excluindo-se um ponto que mais se afastava dos demais, assim, os valores de *r* diminuíram na planta 2 ($r=0,647$, $t=2,49$, $P<0,05$) e deixou de ser significativo na planta 5 ($r=0,575$, $t=1,99$).

As análises de correlação entre o número total de folículos versus o comprimento e o número de folículos com sementes estão na Tabela 16. Das 10 análises realizadas apenas uma foi negativa, mas não significativa, as demais foram positivas, sendo que, quatro foram significativas no nível de 1%, referente ao número total de folículos e número de folículos com sementes. Apenas na planta 4 a correlação foi baixa, porém refazendo-se esta análise, após excluir-se o ponto que mais se afastava dos demais, o valor de *r* também passou a ser significativo no nível de 5% ($r=0,738$, $t=3,09$). A análise de regressão linear simples desta última variável indicou que o número de folículos com sementes é dependente do número total de folículos. As equações das regressões com os valores de **F** para significância de **b** foram as seguintes: $y = 1,56 + 0,820 x$, $F = 56,86$, $P<0,01$ (planta 1); $y = -2,80 + 1,00 x$, $F = 110,00$, $P<0,01$ (planta 2); $y = -2,53 + 0,983 x$, $F = 156,46$, $P<0,01$ (planta 3); $y = -4,28 + 1,07 x$, $F = 122,50$, $P<0,01$ (planta 5). Os gráficos de dispersão destas correlações estão na Figura 12, bem como as retas ajustadas.





Figura 9. Frutos de *Xylopia aromatica*. (A) fruto multifollicular (33 mm de comprimento),
(B) folículo aberto (20 mm de comprimento).

Tabela 13. Médias e erros padrões ($\bar{X} \pm SE$) do comprimento (mm), peso (g), número de folículos com e sem sementes e número total de folículos por fruto em 10 frutos de cinco plantas (F para homogeneidade das médias; *: $P < 0,05$; **: $P < 0,01$).

Planta	Comprimento ($\bar{X} \pm SE$)	Peso ($\bar{X} \pm SE$)	Número de folículos		
			com sementes ($\bar{X} \pm SE$)	sem sementes ($\bar{X} \pm SE$)	total ($\bar{X} \pm SE$)
<i>Xylopia aromatica</i>					
1	27,5 $\pm$ 2,1	5,0 $\pm$ 1,1	7,3 $\pm$ 1,7	22,5 $\pm$ 2,2	29,8 $\pm$ 1,2
2	31,0 $\pm$ 1,6	7,3 $\pm$ 1,0	7,1 $\pm$ 0,8	24,4 $\pm$ 1,0	31,5 $\pm$ 0,9
3	30,5 $\pm$ 1,6	6,7 $\pm$ 0,8	6,5 $\pm$ 1,0	21,3 $\pm$ 1,4	27,8 $\pm$ 0,8
4	32,0 $\pm$ 1,1	6,2 $\pm$ 0,7	6,6 $\pm$ 1,5	20,3 $\pm$ 2,1	26,9 $\pm$ 0,8
5	27,2 $\pm$ 3,1	6,8 $\pm$ 1,0	7,4 $\pm$ 1,1	20,8 $\pm$ 0,9	28,2 $\pm$ 0,7
F _(4,45)	1,11	0,88	0,10	1,01	4,01**
<i>Dillenia indica</i>					
1	104,7 $\pm$ 1,8	936,5 $\pm$ 10,5	20,5 $\pm$ 0,4	2,3 $\pm$ 0,2	23,1 $\pm$ 0,4
2	102,7 $\pm$ 1,5	768,1 $\pm$ 15,9	20,2 $\pm$ 0,5	2,4 $\pm$ 0,2	23,0 $\pm$ 0,5
3	106,5 $\pm$ 1,6	847,5 $\pm$ 17,9	19,4 $\pm$ 0,4	2,3 $\pm$ 0,2	22,3 $\pm$ 0,4
4	100,0 $\pm$ 1,3	694,3 $\pm$ 23,2	18,7 $\pm$ 0,5	2,2 $\pm$ 0,1	21,4 $\pm$ 0,3
5	101,7 $\pm$ 1,6	733,1 $\pm$ 15,5	19,0 $\pm$ 0,6	2,3 $\pm$ 0,2	21,7 $\pm$ 0,5
F _(4,45)	2,72*	32,01**	2,37	0,22	2,71*

Tabela 14. Correlações entre o número de folículos com semente, comprimento (mm) e o peso (g) dos frutos, em 10 frutos, em cinco plantas (t para significância de r; *: $P < 0,05$; **: $P < 0,01$).

Planta	Número de folículos vs				Comprimento vs peso	
	Comprimento		Peso		r	t8
	r	t8	r	t8		
<i>Xylopia aromatica</i>						
1	0,427	1,33	0,902	5,91**	0,728	3,00*
2	0,328	0,98	0,781	3,50**	0,621	2,24
3	0,017	0,05	0,568	1,95	0,670	2,55*
4	- 0,348	1,05	0,684	2,65*	- 0,304	0,90
5	0,087	0,25	0,611	2,18	0,515	1,70
<i>Dillenia indica</i>						
1	0,305	0,91	0,112	0,31	0,543	1,83
2	0,009	0,07	0,712	2,87*	0,246	0,72
3	0,122	0,35	0,497	1,64	0,071	0,20
4	0,255	0,74	0,584	2,03	0,241	0,70
5	0,401	1,24	0,655	2,45*	0,183	0,53

Tabela 15. Regressões entre número de folículos com sementes e o peso (g) por fruto, em cinco plantas (F para inclinação da reta; *: $P < 0,05$; **: $P < 0,01$).

Planta	Número de folículos vs peso do fruto	
	Equação	F
<i>Xylopia aromatica</i>		
1	$y = 0,70 + 1,44x$	34,94**
2	$y = 2,49 + 0,63x$	12,51**
4	$y = 1,81 + 1,36x$	7,03*
<i>Dillenia indica</i>		
2	$y = 2,61 + 0,02x$	8,21*
5	$y = 0,55 + 0,03x$	6,02*

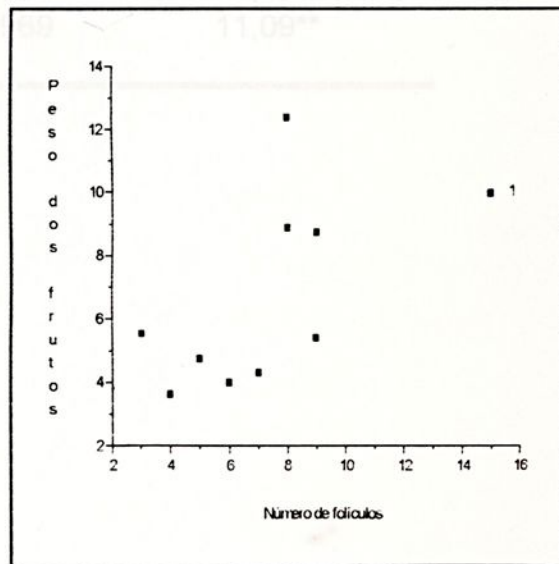
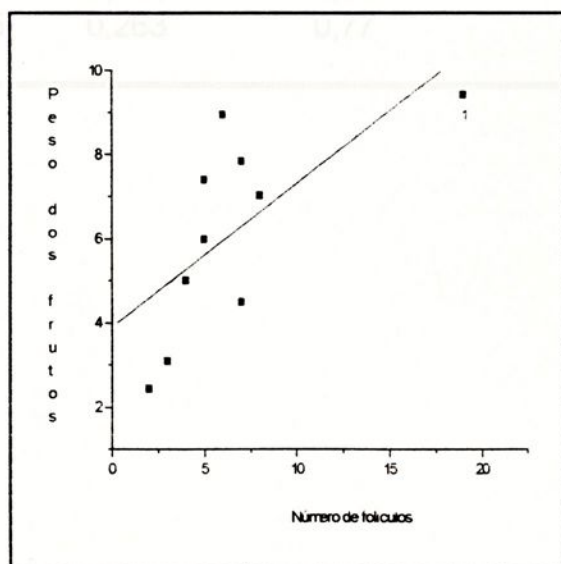
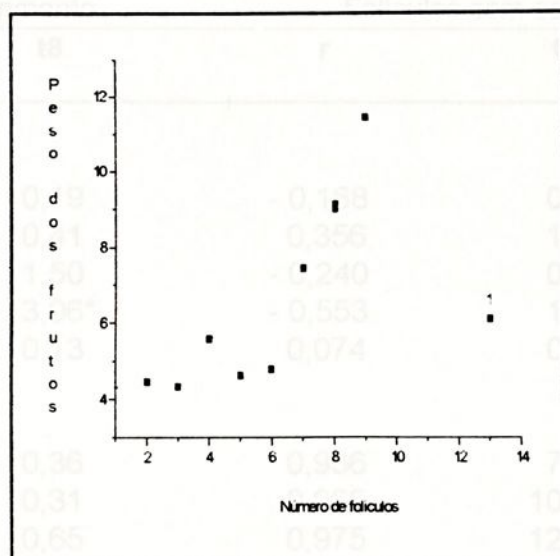
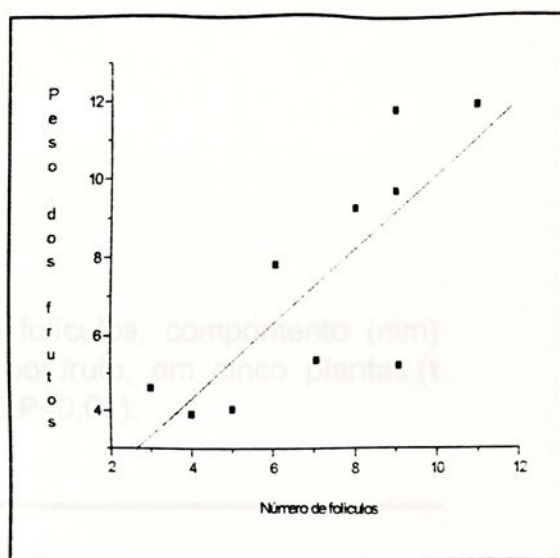
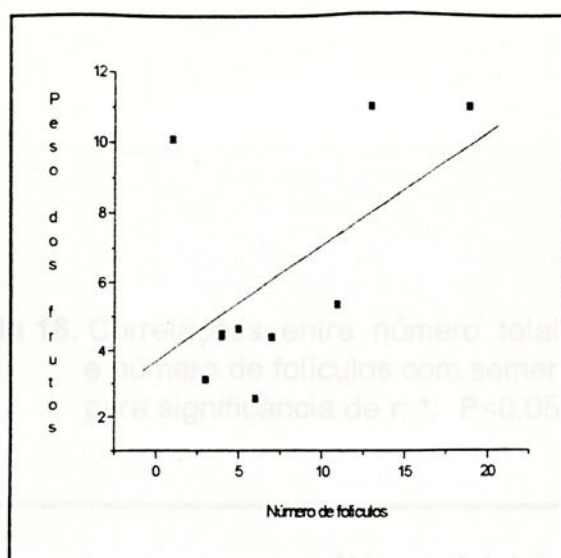
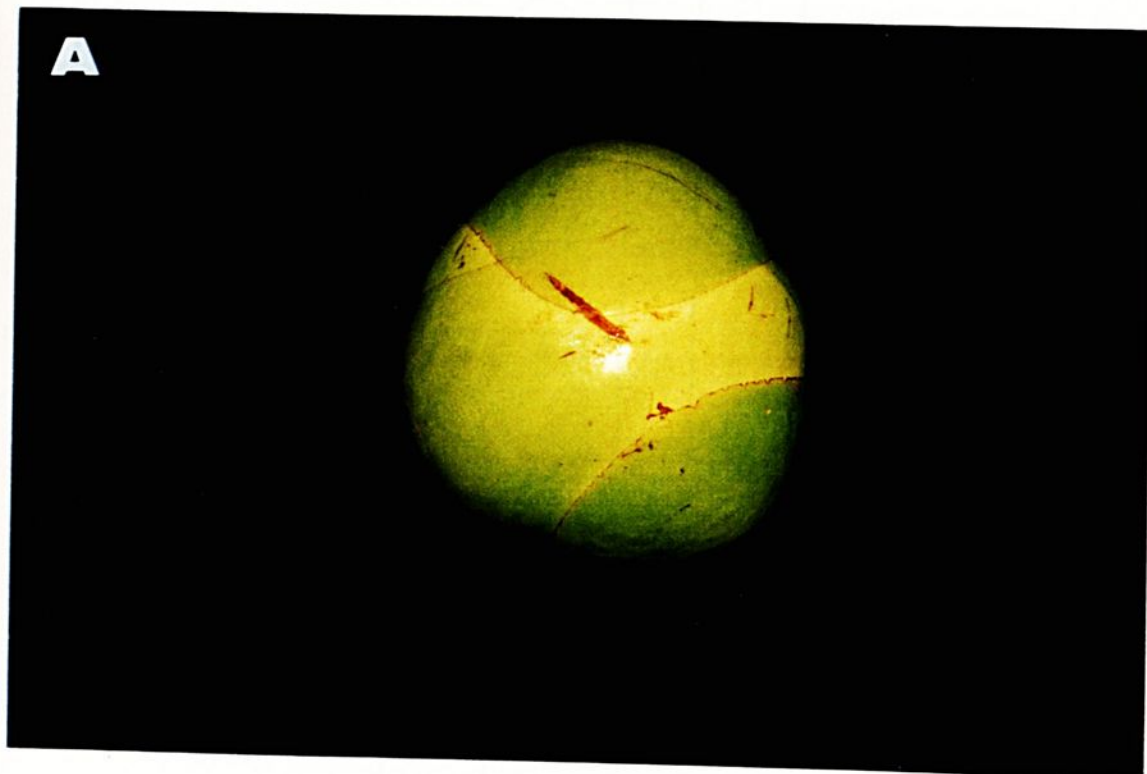


Figura 10. Gráficos de dispersão e retas de regressão entre número de folículos com semente e peso dos frutos (g) para 10 frutos de cada uma de cinco plantas de *Xylopia aromatica* (1: ponto que mais se afastou dos demais).

Tabela 16. Correlações entre número total de folículos, comprimento (mm) e número de folículos com sementes por fruto, em cinco plantas (t para significância de r; *: $P < 0,05$; **: $P < 0,01$).

Planta	Número total de folículos vs			
	Comprimento		Folículos com sementes	
	r	t8	r	t8
<i>Xylopia aromatica</i>				
1	0,067	0,19	- 0,168	0,48
2	- 0,144	0,41	0,356	1,08
3	- 0,469	1,50	- 0,240	0,70
4	0,734	3,06*	- 0,553	1,88
5	- 0,047	0,13	0,074	0,21
<i>Dillenia indica</i>				
1	0,127	0,36	0,936	7,52**
2	0,109	0,31	0,966	10,57**
3	0,224	0,65	0,975	12,41**
4	- 0,388	1,59	0,139	0,40
5	0,263	0,77	0,969	11,09**



B



Figura 11. Frutos de *Dillenia indica*. (A) fruto maduro (90 mm), (B) fruto seco (70 mm).

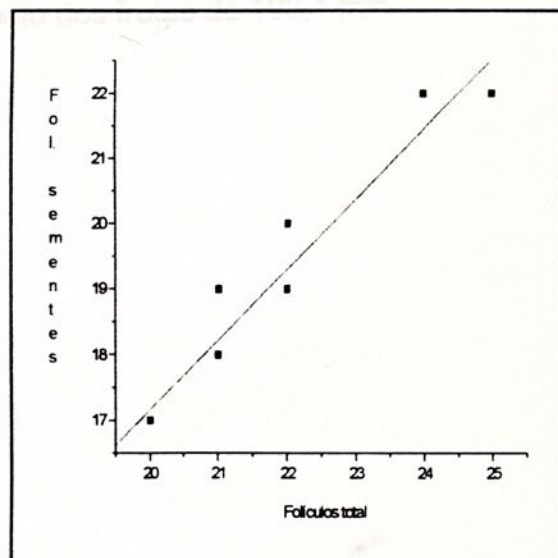
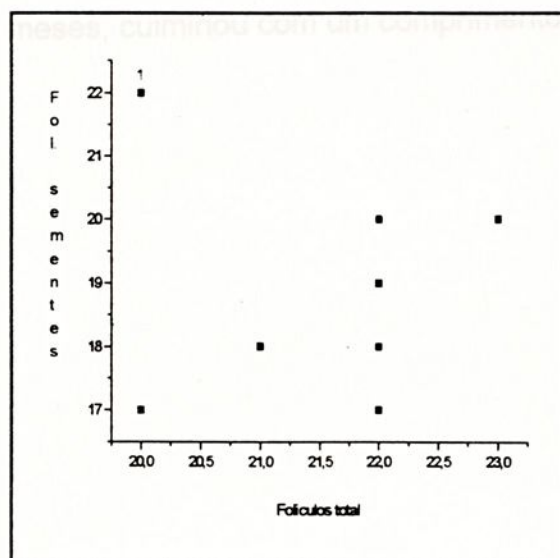
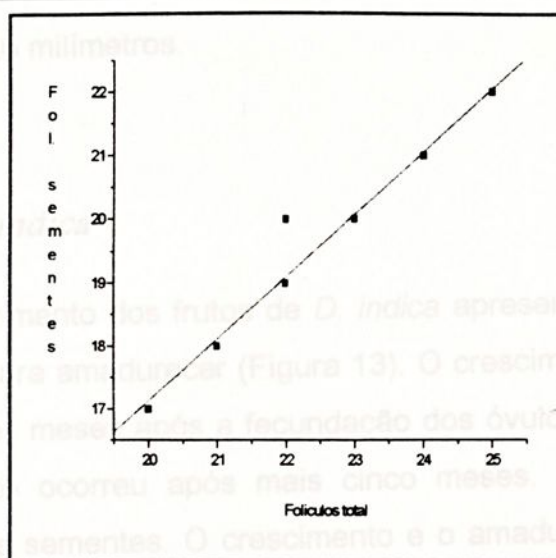
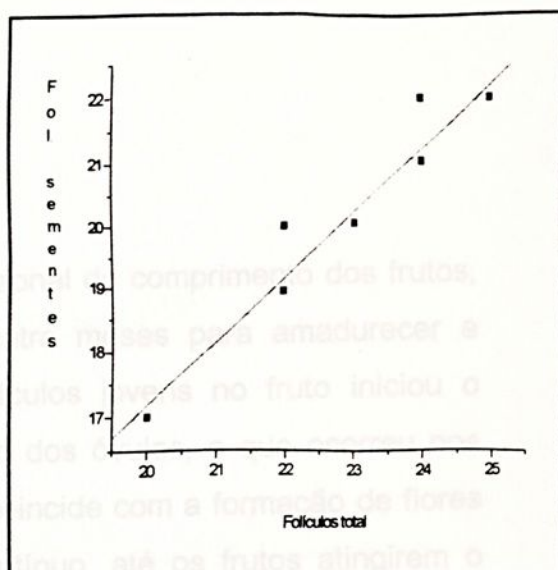
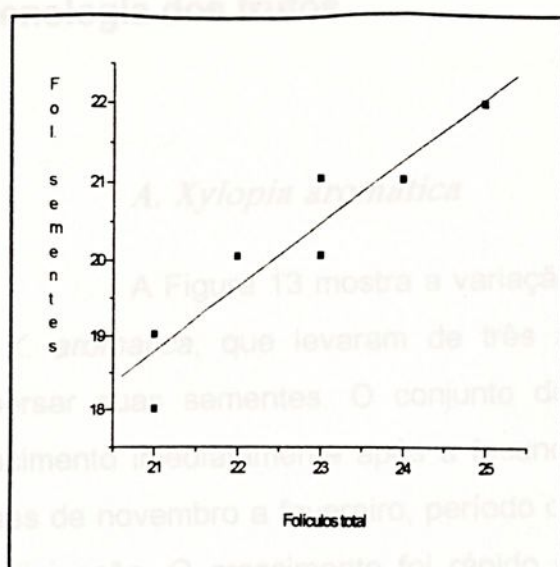


Figura 12. Gráficos de dispersão e retas de regressão entre número de folículos total e o número de folículos com sementes em 10 frutos de cada uma de cinco plantas de *Dillenia indica* (1: ponto que mais se afastou dos demais).

7. Fenologia dos frutos

A. Xylopia aromatica

A Figura 13 mostra a variação sazonal do comprimento dos frutos, em *X. aromatica*, que levaram de três a quatro meses para amadurecer e dispersar suas sementes. O conjunto de folículos jovens no fruto iniciou o crescimento imediatamente após a fecundação dos óvulos, o que ocorreu nos meses de novembro a fevereiro, período que coincide com a formação de flores e polinização. O crescimento foi rápido e contínuo, até os frutos atingirem o comprimento médio de 29,6 milímetros.

B. Dillenia indica

O desenvolvimento dos frutos de *D. indica* apresentou um período de cerca de oito meses para amadurecer (Figura 13). O crescimento máximo foi atingido nos primeiros três meses após a fecundação dos óvulos; no entanto, o amadurecimento completo ocorreu após mais cinco meses. Os frutos desta espécie não liberam suas sementes. O crescimento e o amadurecimento, após oito meses, culminou com um comprimento médio dos frutos de 103,1 mm.



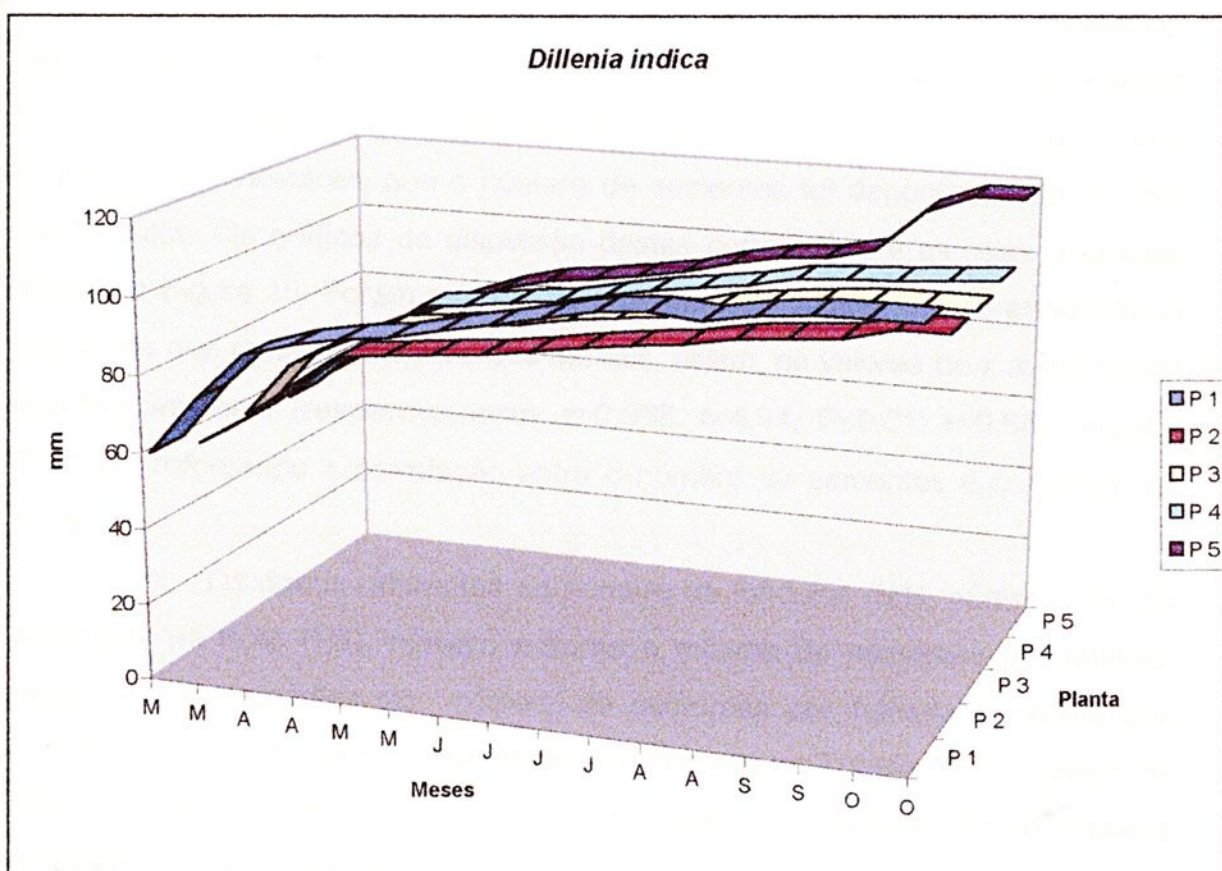
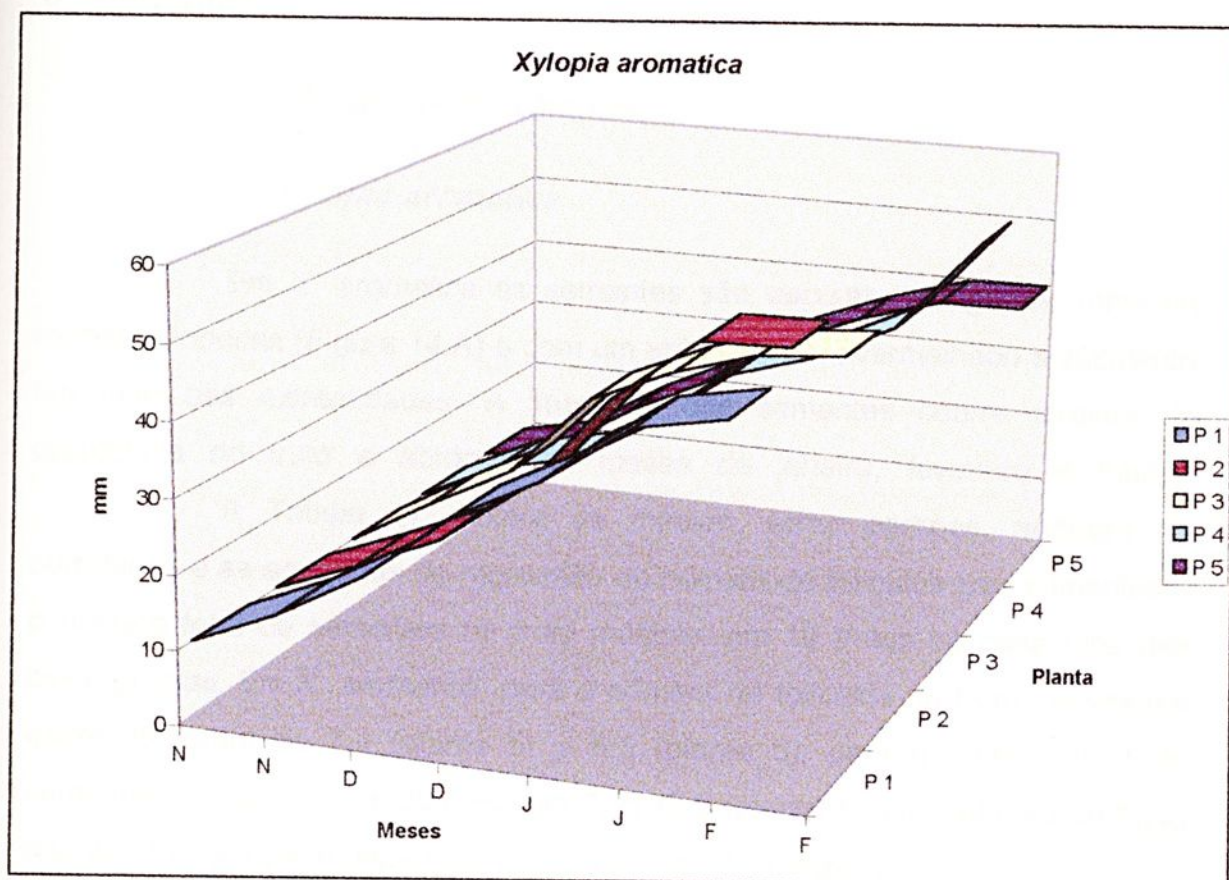


Figura 13. Variação sazonal do comprimento dos frutos (mm), em cinco plantas.

8. Sementes

8.1. Produção de sementes

A. Xylopia aromatica

Em *X. aromatica* as sementes são escuras, alongadas, mais ou menos cilíndricas (Figura 14 A) e com um arilo marrom avermelhado e succulento em uma das extremidades. A liberação das sementes ocorre através da deiscência do fruto e abrange os meses de janeiro, fevereiro e março.

A Tabela 17 mostra as médias, erros padrões, análises de correlação e as equações de regressão do número de folículos com sementes e o número total de sementes no fruto múltiplo, em 10 frutos de cada uma das cinco plantas. Em *X. aromatica*, para o número de folículos no fruto, os valores extremos foram de 7,4 (planta 5) a 6,5 (planta 3); para o número total de sementes no fruto, foram 20,6 (planta 2) a 15,9 (planta 4), com valores de $F_{(4;45)}$ apontando homogeneidade para as médias das duas variáveis.

Todas as análises de correlação apontaram valores de r positivos em *X. aromatica*, significativos para a planta 1, no nível de 1% e para as plantas 2 e 4, no nível de 5%. A análise de regressão linear simples, com valores de b significativos, indicaram que o número de sementes foi dependente do número de folículos. Os gráficos de dispersão destas correlações e as retas ajustadas estão na Figura 15. Foram refeitas as análises das plantas 3 e 5, excluindo-se um ponto que mais se afastava dos demais, assim, os valores de r aumentaram significativamente (respectivamente: $r=0,868$, $t=4,94$, $P<0,01$; $r=0,658$, $t=2,47$, $P<0,05$), reforçando a correlação entre o número de sementes e o número de folículos.

Os dados referentes ao número de folículos (N1), número total de sementes no fruto (N2), número máximo e mínimo de sementes por folículo, média e erros padrões do número de sementes por folículo, e média das médias, nos 10 frutos em *X. aromatica* encontram-se na Tabela 18. O número de folículos com sementes e o número de sementes nestes folículos foram bastante variáveis, entre as plantas. Para o número de folículos com sementes, o menor

valor foi de 2 e o maior foi de 19; para o número total de sementes no fruto, o menor valor foi de 2 e o maior de 58, e o número máximo de sementes por folículo foi 7 e o mínimo 1. Os valores de F apontam diferenças significativas entre as médias do número de sementes por folículo no nível de significância de 1%, com exceção da planta 1 ($F_{(6,64)} = 2,99$) com significância ao nível de 5%. As médias de médias das cinco plantas foram pouco variáveis, com extremos de 2,3 e 3,2 sementes por folículo.

A Figura 16 mostra as distribuições das percentagens médias do número de folículos contendo de uma a sete sementes em 10 frutos de cada uma das cinco plantas de *X. aromatica*. A maioria dos folículos de *X. aromatica* contém entre uma e quatro sementes, sendo que 18% dos folículos apresentaram uma semente, 15% duas sementes, 17% três sementes e 10% quatro sementes. Ocorreram diferenças significativas no nível de 1% para as frequências médias entre o número de sementes no folículo das cinco plantas [$F_{(5,24)} = 10,48$; $P < 0,01$].

B. Dillenia indica

Em *D. indica*, as sementes são escuras, achatadas, mais ou menos arredondadas (Figura 14 B) e sem arilo; no entanto, são bastante pilosas. Não ocorre a liberação das sementes, pois os frutos são indeiscentes, caindo intactos e se decompondo lentamente. A queda dos frutos ocorre nos meses de setembro, outubro e novembro.

Os valores extremos para o número de folículos e o número total de sementes no fruto (Tabela 17) foram respectivamente: 20,5 (planta 1) e 18,7 (planta 4); 230,6 (planta 2) e 189,2 (planta 5). Os valores de $F_{(4,45)}$ apontaram homogeneidade das médias das duas variáveis.

Todas as análises de correlação apontaram valores de r positivos, significativos para a planta 2, no nível de 5% e para as plantas 4 e 5, no nível de 1%. A análise de regressão linear simples, cujos valores de F para significância de b foram significativos, indica que o número de sementes no fruto foi dependente do número de folículos. Os gráficos de dispersão destas correlações

e as retas ajustadas estão na Figura 17. Foram refeitas as análises das plantas 1 e 3, excluindo-se um ponto que mais se afastava dos demais; assim, os valores de r aumentaram significativamente (respectivamente: $r=0,758$, $t=3,30$, $P<0,05$; $r=0,796$, $t=3,72$, $P<0,01$; $r=0,669$, $t=2,54$, $P<0,05$).

Os dados sobre o número de folículos (N1), o número total de sementes no fruto (N2), o número máximo e mínimo de sementes por folículo e as médias e erros padrões de sementes por folículo e médias das médias, nos 10 frutos, encontram-se na Tabela 19. O número de folículos nos frutos e de sementes nestes folículos foram bastante variáveis. Os valores mínimos e máximos para as variáveis, foram respectivamente: o número de folículos com sementes, 17 e 23, o número total de sementes no fruto, 139 e 333, o número de sementes por folículo 3 e 22. Os valores de F apontam diferenças significativas entre as médias para o número de sementes por folículo nos 10 frutos, em todas as plantas, no nível de significância de 1%. As médias de médias apontaram valores de 9,9 sementes por folículo nas plantas 1, 3 e 5; 11,1 sementes na planta 2 e 10,3 sementes na planta 4.

A Figura 16 mostra as distribuições das percentagens médias para o número de folículos contendo de uma a 22 sementes, em *D. indica*. A figura mostra que a maioria dos folículos desenvolveu de oito a 13 sementes, sendo que 26% dos folículos apresentaram 8 sementes, 15% com 9, 40% com 10, 18% com 11, 29% com 12 e 12% com 13. O valor de $F_{(21;88)} = 37,89$; $P<0,0$ apontou diferenças significativas no nível de 1% para as freqüências médias de número de sementes nos folículos.

8.2. Peso de sementes

A. Xylopiia aromatica

A Figura 18 apresenta as distribuições do peso médio das sementes individuais de cinco plantas, considerando o número de sementes por folículo, ou seja, o peso de sementes únicas no folículo, de sementes duplas e assim sucessivamente.



Em *X. aromatica*, os valores médios do peso de sementes, de acordo com o número de sementes no folículo (1 a 6 sementes), foram sucessivamente: 0,024g ($F_{(4;89)} = 1,33$; $P > 0,05$); 0,029g ($F_{(4;145)} = 0,55$; $P > 0,05$); 0,029g ($F_{(4;257)} = 1,57$; $P > 0,05$); 0,027g ($F_{(4;191)} = 0,45$; $P > 0,05$); 0,028g ($F_{(4;136)} = 0,76$; $P > 0,05$); 0,029g ($F_{(4;49)} = 5,41$; $P < 0,01$). Portanto, não ocorreram diferenças significativas entre as plantas, exceto para peso de sementes em folículos que continham seis sementes. O valor de $F_{(5;24)}$ para média das médias de peso de sementes, independente do número de sementes no folículo, também não foi significativo.

Foram realizadas análises de correlação entre o peso médio de sementes e número médio de sementes por folículo (Tabela 20). Em *X. aromatica*, os valores de r foram todos negativos, com exceção da planta 2. No entanto, os valores de t não apontaram significância das diferenças, com a única exceção da planta 3 que apresentou valor de F significativo no nível de 5%. Para esta planta foi realizada análise de regressão entre as duas variáveis, o valor de F para significância de b foi $y = 0,036 - 0,002x$, $F = 3,40$, $P < 0,05$. Porém, quando a correlação referente a planta 3 foi refeita, excluindo-se um ponto que mais se afastava dos demais, o valor de r diminuiu, deixando de ser significativo ($r = 0,571$; $t = 1,96$; $P > 0,05$).

B. Dillenia indica

A Figura 18 mostra que em *D. indica*, os valores médios do peso de sementes, que mais se destacaram, de acordo com o número de sementes no folículo, foram de 5 a 15 sementes que seguem sucessivamente: 0,029g ($F_{(4;47)} = 0,33$; $P > 0,05$); 0,043g ($F_{(4;80)} = 2,47$; $P > 0,05$); 0,031g ($F_{(4;382)} = 4,27$; $P < 0,01$); 0,027g ($F_{(4;152)} = 1,27$; $P > 0,05$); 0,027g ($F_{(4;1011)} = 1,01$; $P > 0,05$); 0,028g ($F_{(4;669)} = 1,74$; $P > 0,05$); 0,031g ($F_{(4;1968)} = 0,88$; $P > 0,05$); 0,030g ($F_{(4;962)} = 1,05$; $P > 0,05$); 0,029g ($F_{(4;1725)} = 0,88$; $P > 0,05$); 0,031g ($F_{(4;775)} = 0,60$; $P > 0,05$); 0,029g ($F_{(4;445)} = 1,41$; $P > 0,05$). O valor de $F_{(10;44)}$ para média das médias de peso de sementes, independente do número de sementes no folículo, também não foi significativo,

indicando não ocorrer diferenças significativas de pesos no conjunto.

As análises de correlação entre o peso médio de sementes e número médio de sementes por folículo estão na Tabela 20. Em *D. indica*, os valores de r foram todos não significativos, indicando que o número de sementes por folículo e o peso destas sementes são características não correlacionadas.

8.3. Germinabilidade das sementes

A. Xylopia aromatica

A porcentagem de germinação desta espécie foi nula quando foram colocadas 100 sementes em vermiculite, em condições ambientais, em três anos consecutivos, com sementes armazenadas por períodos de um e dois anos.

Observou-se que as sementes ao redor da planta mãe não produziram plântulas. Não foi constatado o acúmulo de sementes, nem germinação destas próximas a planta mãe, contudo, foram observadas plantas jovens não cultivadas e espalhadas em campo, estabelecidas mais ou menos distantes das plantas adultas.

B. Dillenia indica

Em *D. indica*, espécie introduzida, obteve-se germinação de 12% das sementes colocadas para germinar em vermiculite. A germinação ocorreu em apenas uma das três baterias, sendo esta bateria composta de sementes armazenadas por um ano. No horto florestal de São José do Rio Preto (SP) obtém-se mudas a partir de sementes germinadas em terra. Não foram observadas plântulas embaixo das árvores estudadas.



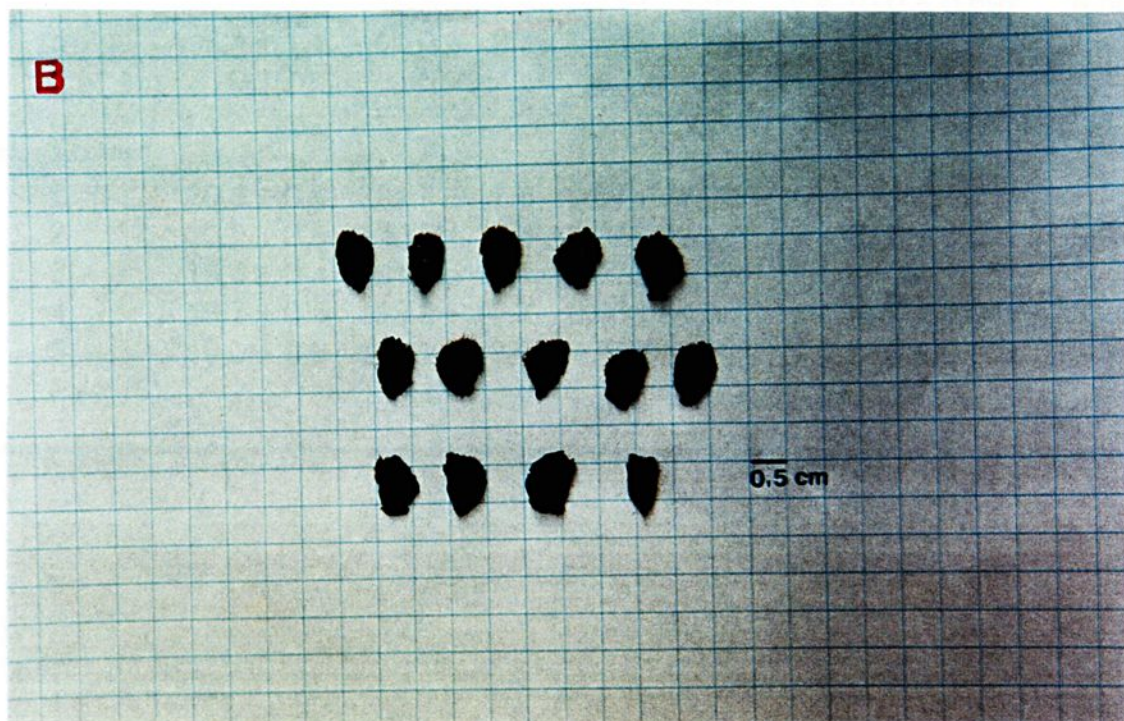
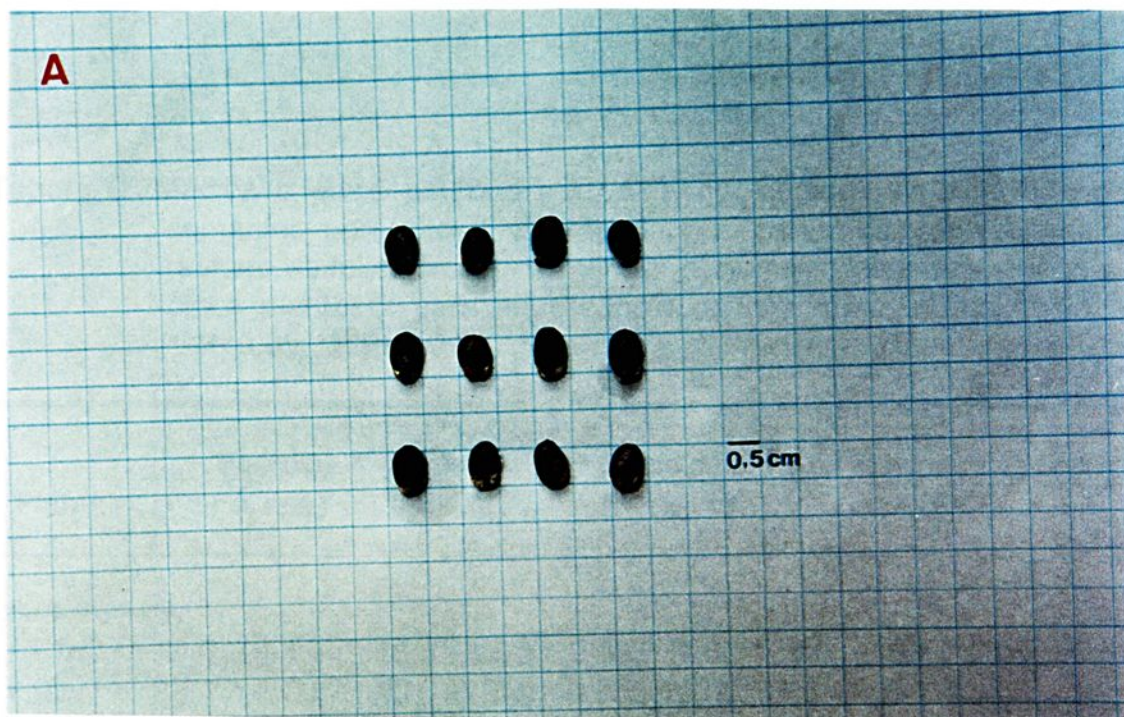


Figura 14. Sementes de (A) *Xylopia aromatica* (8 mm), (B) *Dillenia indica* (8 mm).

Tabela 17. Médias e erros padrões ($\bar{X} \pm SE$) do número de folículos e de sementes por fruto e valores de r e retas de regressões entre número de folículos com sementes e número total de sementes, em cinco plantas (t para significância de r ; F para inclinação da reta; *: $P < 0,05$; **: $P < 0,01$).

Planta	Folículos ($\bar{X} \pm SE$)	Sementes ($\bar{X} \pm SE$)	Número de folículos vs número de sementes				
			r	t8	Equação	F	
<i>Xylopia aromatica</i>							
1	7,3 ± 1,7	18,3 ± 5,3	0,936	7,52**	y = 2,6 + 2,86x	56,51**	
2	7,1 ± 0,8	20,6 ± 3,9	0,733	3,05*	y = 4,6 + 3,56x	9,31*	
3	6,5 ± 1,0	20,2 ± 2,4	0,467	1,49	—	—	
4	6,6 ± 1,5	15,9 ± 1,9	0,718	2,91*	y = 10,0 + 0,89x	8,50*	
5	7,4 ± 1,1	19,0 ± 2,7	0,562	1,92	—	—	
F (4;45)	0,10	0,29	—	—	—	—	
<i>Dillenia indica</i>							
1	20,5 ± 0,4	201,7 ± 7,8	0,576	2,00	—	—	
2	20,2 ± 0,5	230,6 ± 22,4	0,745	3,16*	y = 16,3 + 0,02x	9,99*	
3	19,4 ± 0,4	191,9 ± 11,1	0,575	1,99	—	—	
4	18,7 ± 0,5	193,2 ± 10,7	0,863	4,83**	y = 10,7 + 0,04x	23,28**	
5	19,0 ± 0,6	189,2 ± 13,7	0,779	3,51**	y = 12,6 + 0,03x	12,37**	
F (4;45)	2,37	1,46	—	—	—	—	

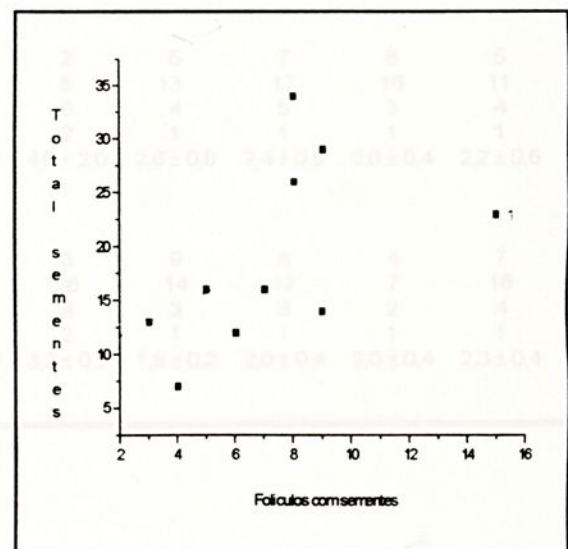
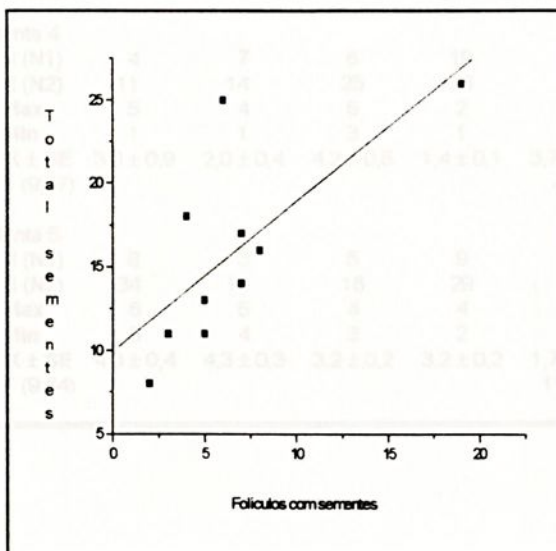
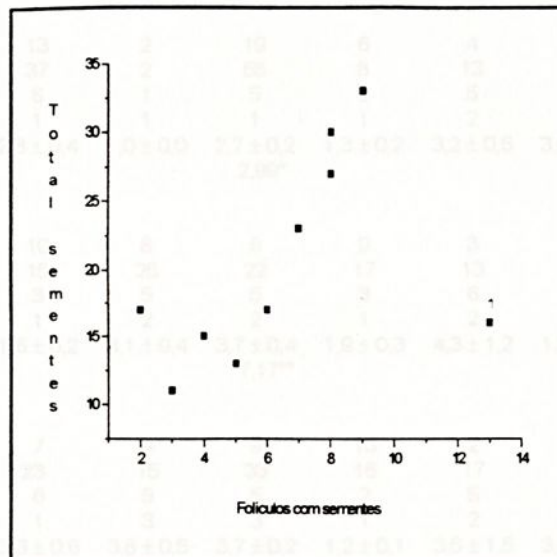
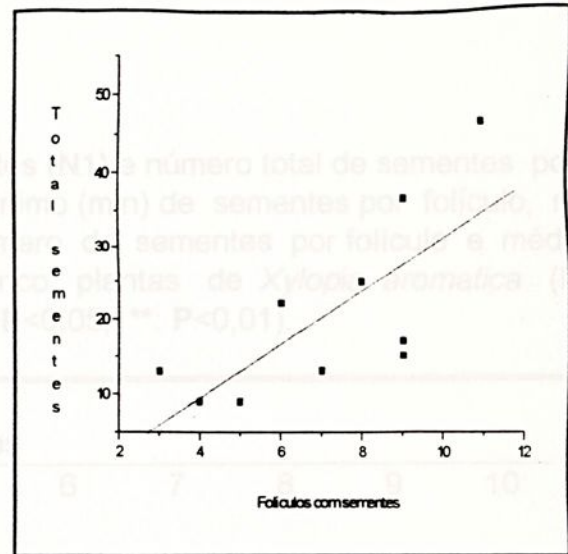
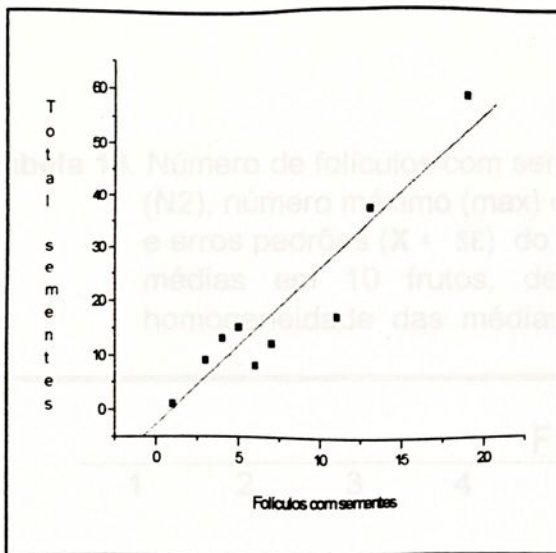


Figura 15. Gráficos de dispersão e retas de regressão entre número de folículos com sementes e número total de sementes em 10 frutos de cada uma de cinco plantas de *Xylopia aromatica* (1: ponto que mais se afastou dos demais).

Tabela 18. Número de folículos com sementes (N1) e número total de sementes por fruto (N2), número máximo (max) e mínimo (min) de sementes por folículo, médias e erros padrões ($\bar{X} \pm SE$) do número de sementes por folículo e média das médias em 10 frutos, de cinco plantas de *Xylopia aromatica* (F para homogeneidade das médias *: $P < 0,05$; **: $P < 0,01$).

	Frutos										$\bar{X}$
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	
Planta 1											
N (N1)	3	11	13	2	19	6	4	5	7	4	
N (N2)	9	17	37	2	58	8	13	15	12	13	
Max	4	3	6	1	5	2	5	5	3	5	
Min	2	1	1	1	1	1	2	1	1	2	
$\bar{X} \pm SE$	3,0 $\pm$ 0,6	1,5 $\pm$ 0,3	2,8 $\pm$ 0,4	1,0 $\pm$ 0,0	2,7 $\pm$ 0,2	1,3 $\pm$ 0,2	3,2 $\pm$ 0,6	3,0 $\pm$ 0,8	1,7 $\pm$ 0,4	3,2 $\pm$ 0,6	2,3 $\pm$ 0,3
F (9;64)					2,99*						
Planta 2											
N (N1)	9	11	10	8	6	9	3	7	4	5	
N (N2)	36	47	15	25	22	17	13	13	9	9	
Max	6	7	3	5	5	3	6	3	5	3	
Min	2	2	1	2	2	1	2	1	1	1	
$\bar{X} \pm SE$	4,0 $\pm$ 0,4	4,3 $\pm$ 0,4	1,6 $\pm$ 0,2	3,1 $\pm$ 0,4	3,7 $\pm$ 0,4	1,9 $\pm$ 0,3	4,3 $\pm$ 1,2	1,9 $\pm$ 0,4	2,2 $\pm$ 0,9	2,0 $\pm$ 0,3	2,9 $\pm$ 0,3
F (9;62)					7,17**						
Planta 3											
N (N1)	8	8	7	4	9	13	2	3	5	6	
N (N2)	30	27	23	15	33	16	17	11	13	17	
Max	5	6	6	5	5	2	5	4	5	5	
Min	2	1	1	3	3	1	2	3	1	1	
$\bar{X} \pm SE$	3,7 $\pm$ 0,3	3,4 $\pm$ 0,7	3,3 $\pm$ 0,6	3,8 $\pm$ 0,5	3,7 $\pm$ 0,2	1,2 $\pm$ 0,1	3,5 $\pm$ 1,5	3,7 $\pm$ 0,3	2,6 $\pm$ 0,7	2,8 $\pm$ 0,5	3,2 $\pm$ 0,2
F (9;55)					4,21**						
Planta 4											
N (N1)	4	7	6	19	4	2	5	7	8	5	
N (N2)	11	14	25	26	18	8	13	17	16	11	
Max	5	4	6	2	5	6	4	5	3	4	
Min	1	1	3	1	3	2	1	1	1	1	
$\bar{X} \pm SE$	3,0 $\pm$ 0,9	2,0 $\pm$ 0,4	4,2 $\pm$ 0,5	1,4 $\pm$ 0,1	3,7 $\pm$ 0,5	4,0 $\pm$ 2,0	2,6 $\pm$ 0,6	2,4 $\pm$ 0,6	2,0 $\pm$ 0,4	2,2 $\pm$ 0,6	2,7 $\pm$ 0,3
F (9;57)					4,51**						
Planta 5											
N (N1)	8	3	5	9	15	8	9	6	4	7	
N (N2)	34	13	16	29	23	26	14	12	7	16	
Max	6	5	4	4	3	4	3	3	2	4	
Min	3	4	3	2	1	2	1	1	1	1	
$\bar{X} \pm SE$	4,3 $\pm$ 0,4	4,3 $\pm$ 0,3	3,2 $\pm$ 0,2	3,2 $\pm$ 0,2	1,7 $\pm$ 0,2	3,2 $\pm$ 0,2	1,6 $\pm$ 0,2	2,0 $\pm$ 0,4	2,0 $\pm$ 0,4	2,3 $\pm$ 0,4	2,7 $\pm$ 0,3
F (9;64)					11,06**						

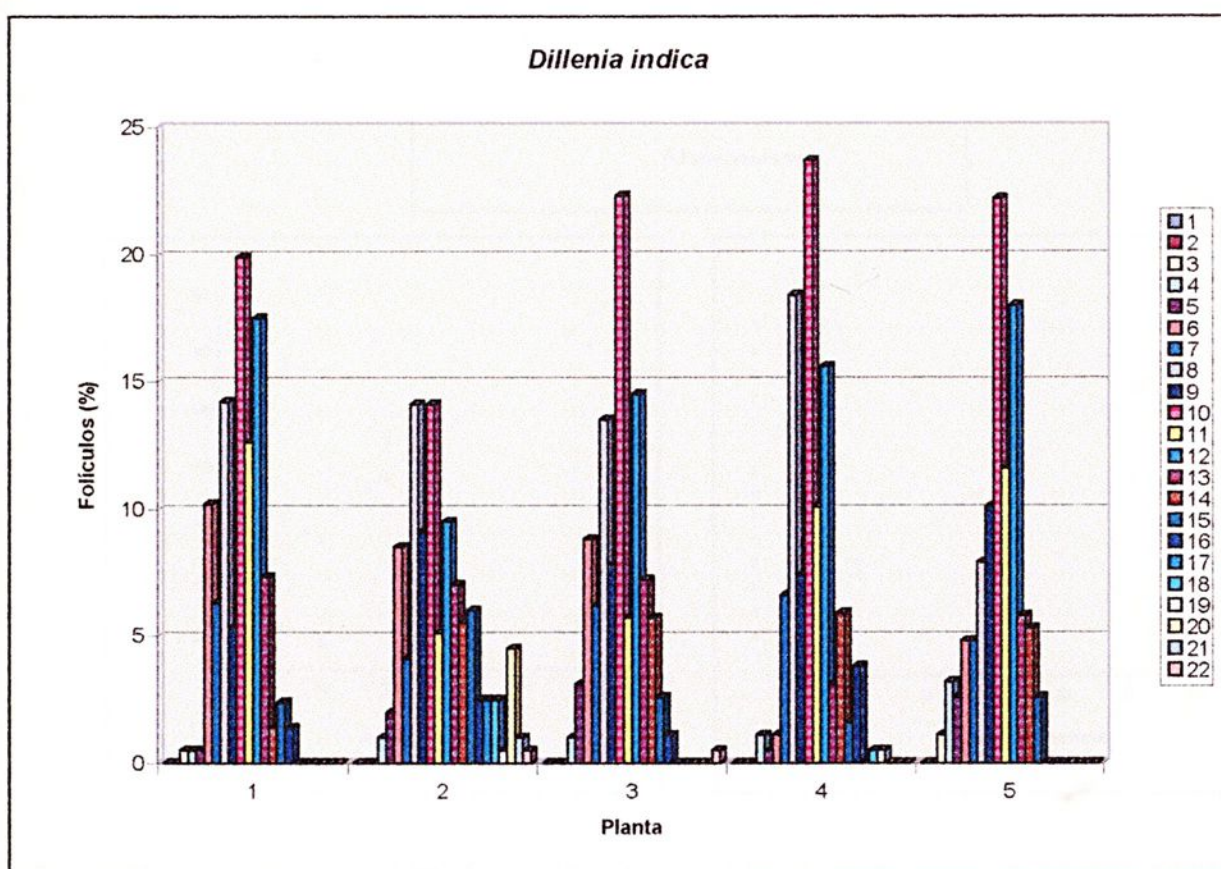
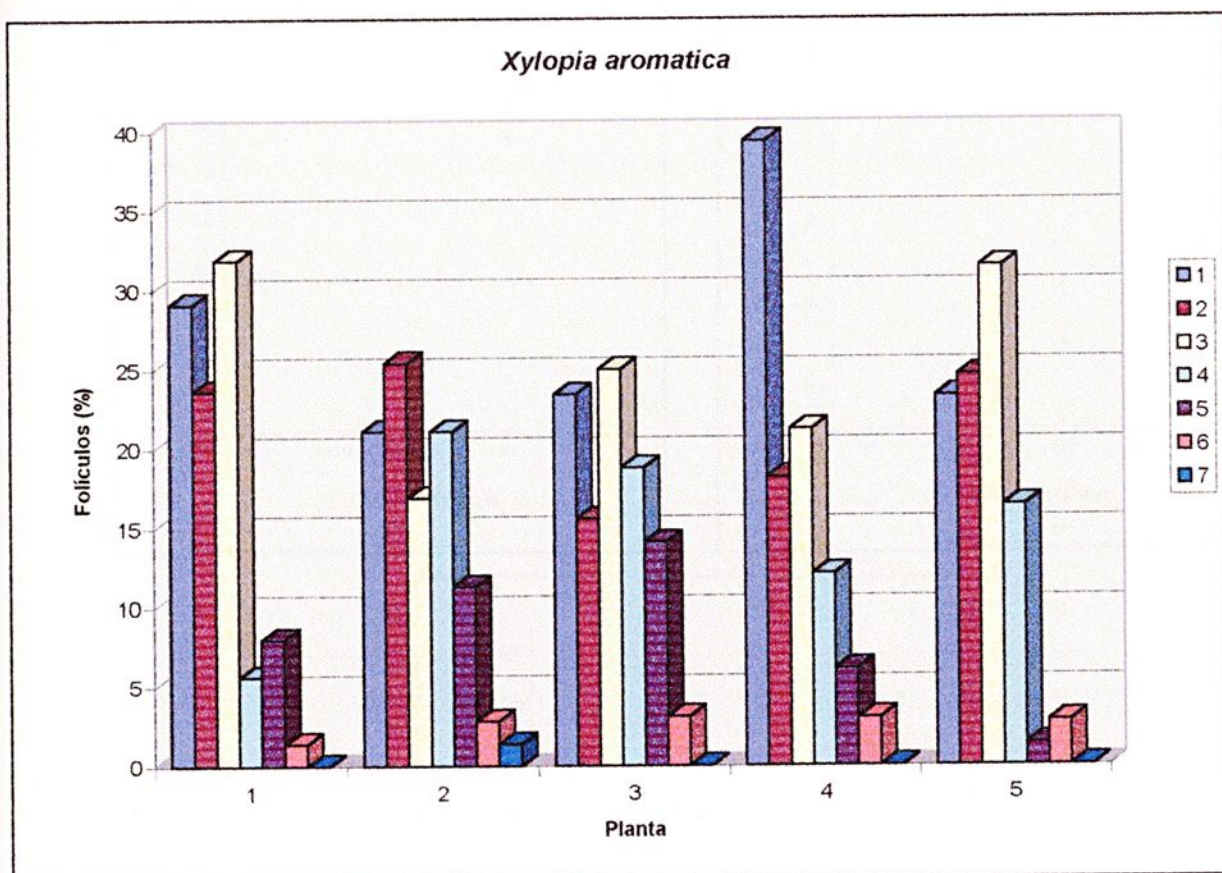


Figura 16. Frequências percentuais de folículos com número variável de sementes (1 a 22), em cinco plantas.

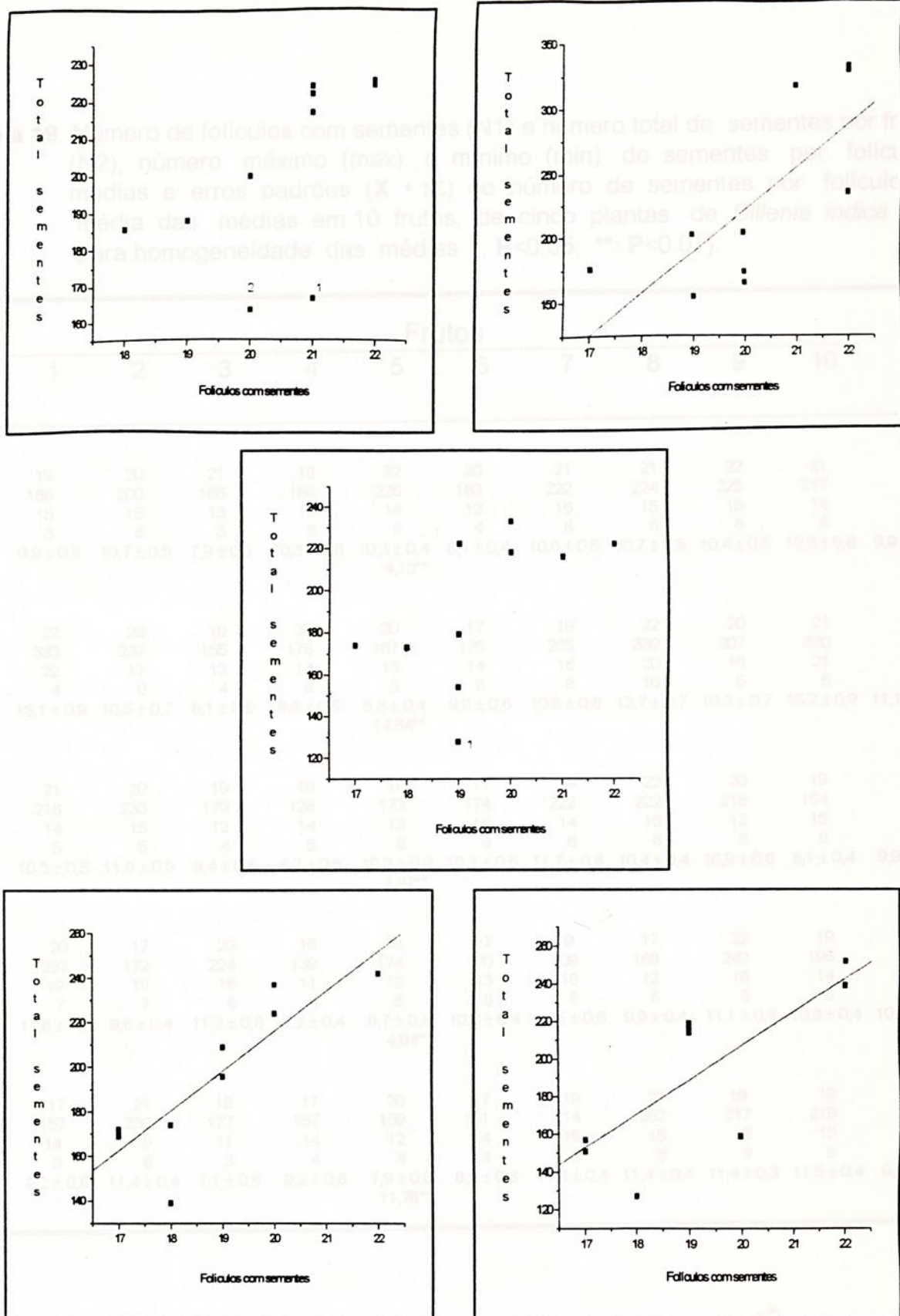


Figura 17. Gráficos de dispersão e retas de regressão de número de folículos com sementes e sementes total em 10 frutos de cada uma de cinco plantas de *Dillenia indica* (1 e 2: pontos que mais se afastaram dos demais).

Tabela 19. Número de folículos com sementes (N1) e número total de sementes por fruto (N2), número máximo (max) e mínimo (min) de sementes por folículo, médias e erros padrões ($\bar{X} \pm SE$) do número de sementes por folículo e média das médias em 10 frutos, de cinco plantas de *Dillenia indica* (F para homogeneidade das médias *: $P < 0.05$; **: $P < 0.01$).

	Frutos										$\bar{X}$
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	
Planta 1											
N (N1)	19	20	21	18	22	20	21	21	22	21	
N (N2)	188	200	166	186	226	163	222	224	225	217	
Max	15	15	13	15	14	12	16	15	15	16	
Min	3	6	3	6	6	4	6	6	6	6	
$\bar{X} \pm SE$	9,9±0,6	10,7±0,5	7,9±0,5	10,3±0,6	10,3±0,4	8,1±0,4	10,6±0,5	10,7±0,5	10,4±0,5	10,3±0,6	9,9±0,3
F (9;195)					4,13**						
Planta 2											
N (N1)	22	23	19	20	20	17	19	22	20	21	
N (N2)	333	237	155	176	167	176	205	330	207	320	
Max	22	17	13	14	13	14	16	20	16	21	
Min	4	6	4	6	5	6	8	10	5	6	
$\bar{X} \pm SE$	15,1±0,9	10,5±0,7	8,1±0,6	8,8±0,5	8,3±0,4	9,8±0,6	10,8±0,6	13,7±0,7	10,3±0,7	15,2±0,9	11,1±0,8
F (9;193)					14,84**						
Planta 3											
N (N1)	21	20	19	19	18	17	19	22	20	19	
N (N2)	216	233	179	128	173	174	222	222	218	154	
Max	14	15	12	14	13	16	14	15	12	15	
Min	5	5	4	5	6	6	6	6	6	6	
$\bar{X} \pm SE$	10,3±0,5	11,6±0,5	9,4±0,5	6,7±0,5	10,2±0,9	10,2±0,6	11,7±0,6	10,4±0,4	10,9±0,6	8,1±0,4	9,9±0,5
F (9;184)					7,47**						
Planta 4											
N (N1)	20	17	20	18	18	17	19	17	22	19	
N (N2)	237	172	224	139	174	170	209	168	242	196	
Max	19	12	16	11	12	13	18	12	16	14	
Min	7	7	6	4	6	8	8	8	5	8	
$\bar{X} \pm SE$	11,8±0,7	9,6±0,4	11,2±0,6	7,7±0,4	9,7±0,4	10,0±0,4	11,5±0,6	9,9±0,4	11,1±0,6	10,3±0,4	10,3±0,4
F (9;177)					4,94**						
Planta 5											
N (N1)	17	21	18	17	20	17	19	22	19	19	
N (N2)	157	239	127	157	159	151	214	252	217	219	
Max	14	15	11	14	12	14	15	15	15	15	
Min	3	8	3	4	4	4	9	8	9	8	
$\bar{X} \pm SE$	9,2±0,6	11,4±0,4	7,1±0,6	9,2±0,6	7,9±0,5	8,9±0,6	11,3±0,4	11,4±0,4	11,4±0,3	11,5±0,4	9,9±0,5
F (9;179)					11,78**						

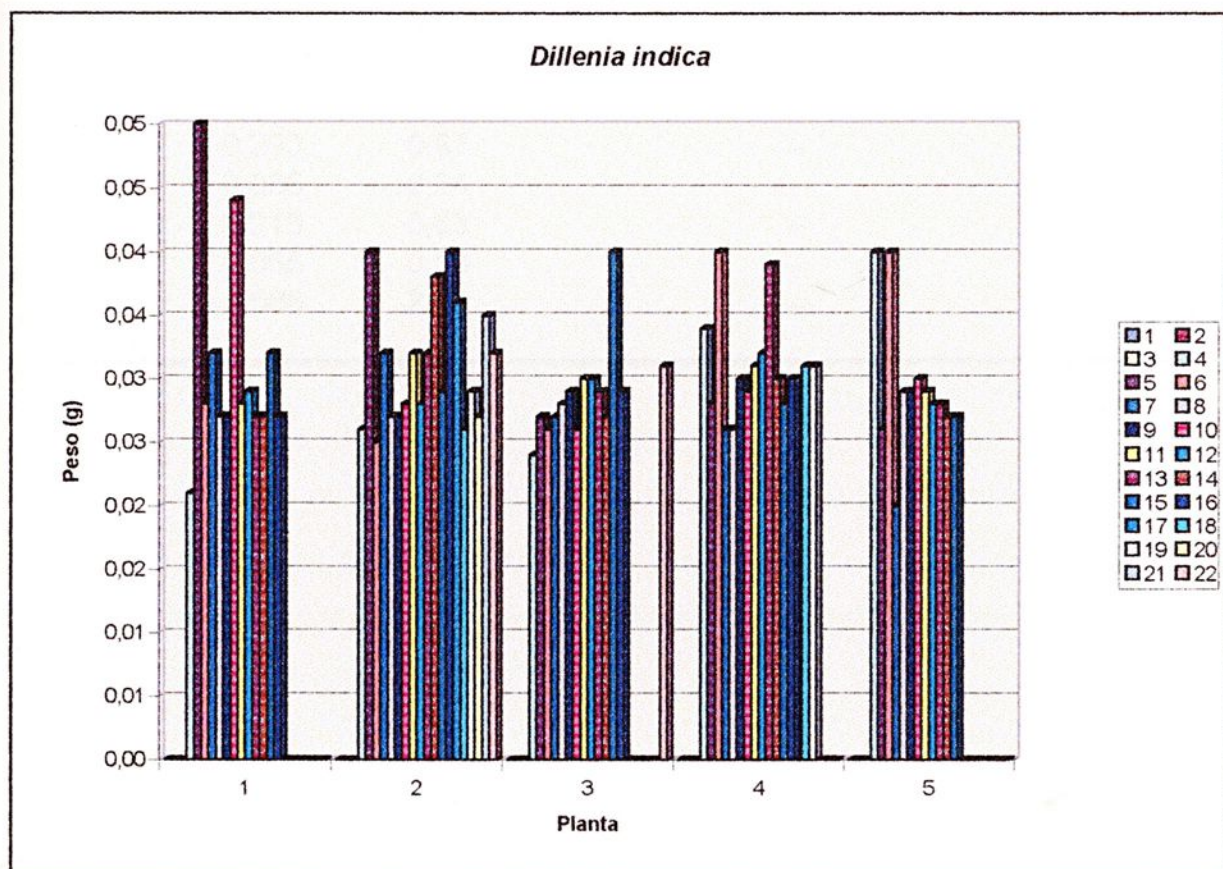
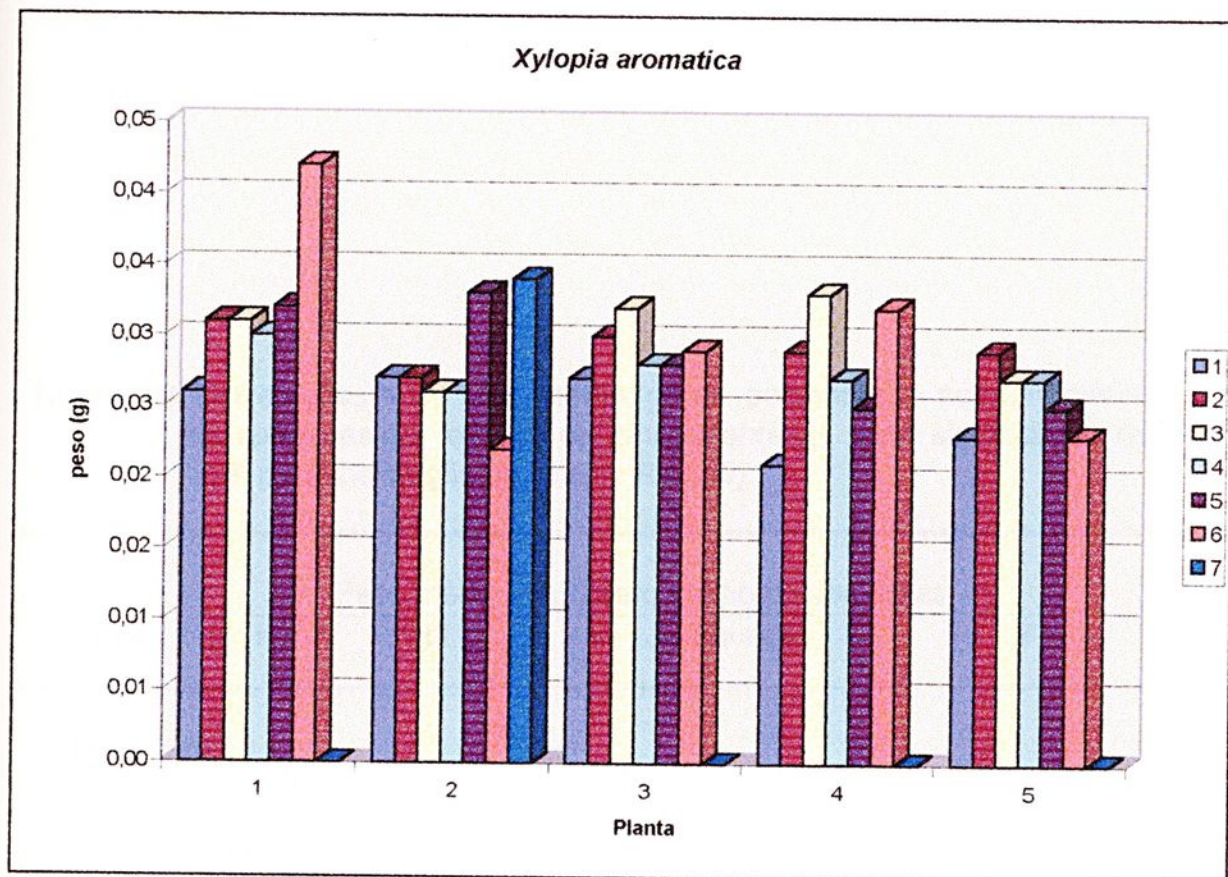


Figura 18. Peso médio individual (g) de sementes em folículos com número variável de sementes (1 a 22), em cinco plantas.

Tabela 20. Correlações entre peso médio (g) de sementes e número médio de sementes por folículo, em cinco plantas (*t* para significância de *r*; *F* para inclinação da reta; *: $P < 0,05$).

Planta	Peso médio vs número médio de sementes			
	r	t8	Equação	F
<i>Xylopia aromatica</i>				
1	- 0,483	1,56	—	—
2	0,128	0,36	—	—
3	- 0,678	2,61*	y = 0,036 - 0,002x	3,40*
4	- 0,011	0,03		
5	- 0,133	0,38		
<i>Dillenia indica</i>				
1	0,293	0,87	—	—
2	0,086	0,24	—	—
3	0,218	0,63	—	—
4	0,065	0,18	—	—
5	- 0,586	2,04	—	—

9. Fenologia das estruturas vegetativas e reprodutivas

A. Xylopia aromatica

A Figura 19 mostra a variação sazonal durante 12 meses de observação do ano de 1996, referente ao número de gemas em ramos marcados. Em *X. aromatica* o número de gemas permaneceu estável nos meses de dezembro a março, surgindo as primeiras gemas novas, nos meses de abril a junho, com pico de gemas novas nos meses de julho a setembro. As últimas gemas novas foram observadas nos meses de outubro a dezembro. As médias e erros padrões do número de gemas, ao longo deste período, nas cinco plantas, estão na Tabela 21. A análise de variância para a homogeneidade das médias indicou diferenças significativas entre as plantas [$F_{(4;45)} = 3,80$; $P < 0,05$]. O teste de Tukey apontou 20% de diferenças significativas entre os valores médios e que a planta 1 difere das plantas 4 e 5.

(W: 0,05 = 2,2)

1,01	1,82	2,23	3,36	3,55
------	------	------	------	------

A Figura 20 mostra a variação do número de folhas nos ramos marcados. Em *X. aromatica* o número de folhas aumentou nos meses de dezembro a fevereiro, permaneceu estável nos meses de abril a junho e voltou a aumentar nos meses de julho a setembro. Uma pequena desfoliação ocorreu nos meses de outubro e novembro. As médias e erros padrões do número de folhas ao longo deste período nas cinco plantas, estão na Tabela 21; o valor de $F_{(4;45)}$ não apontou diferenças significativas entre as plantas.

A Figura 21 mostra a variação do número de ramos novos laterais. Em *X. aromatica* o número de ramos novos permaneceu estável nos meses de dezembro a abril, surgindo os primeiros ramos novos no mês de abril,

coincidindo com a formação de novas folhas. As médias e erros padrões do número de ramos novos, ao longo deste período, nas cinco plantas, estão na Tabela 21. O valor de $F_{(4;45)}$ apontou diferenças significativas no nível de 5% entre as plantas. O teste de Tukey apontou 10% de diferenças significativas entre os valores médios e que a planta 1 e 2 diferem da planta 5.

(W: 0,05 = 0,8)

0,22	0,44	0,60	0,70	1,31
------	------	------	------	------

A Figura 22 mostra a variação do comprimento dos ramos. Em *X. aromatica* o comprimento dos ramos permanece estável nos meses de dezembro a junho. A partir deste mês, o ramo voltou a crescer gradativamente nos meses de julho a dezembro, período que coincidiu com a formação de folhas e ramos novos. As médias e erros padrões do comprimento dos ramos nas cinco plantas estão na Tabela 21; o valor de $F_{(4;45)}$ não apontou diferenças significativas entre as plantas.

A Figura 23 mostra a variação do número de botões florais. Em *X. aromatica* o número de botões nos ramos permanece estável nos meses de dezembro a junho e os primeiros botões surgiram em julho com pico de produção no final de setembro e outubro, diminuindo em seguida. Em algumas plantas ocorreu a formação de alguns botões nos meses de dezembro a fevereiro. As médias e erros padrões do número de botões nas cinco plantas estão na Tabela 21; o valor de $F_{(4;45)}$ não apontou diferenças significativas entre as plantas.

A Figura 24 mostra a variação do número de flores no período estudado. Em *X. aromatica*, um comportamento semelhante ao observado em botões, com pequena floração nos meses de dezembro a março e a floração principal, com grande quantidade de flores em agosto a outubro. As médias e erros padrões do número de flores nas cinco plantas estão na Tabela 21; o valor de $F_{(4;45)}$ não apontou diferenças significativas entre as plantas.

A Figura 25 mostra a variação do número de frutos nos ramos. Em

X. aromatica o pico de formação de frutos ocorreu nos meses de setembro a dezembro, sendo encontrada uma pequena quantidade nos meses de janeiro a abril. Desta forma, a dispersão das sementes iniciou-se no mês de novembro. As médias e erros padrões do número de frutos nas cinco plantas estão na Tabela 21; o valor de $F_{(4,45)}$ não apontou diferenças significativas entre as plantas.

As correlações referentes a algumas variáveis entre as estruturas vegetativas e reprodutivas dos ramos estão na Tabela 22.

Em *X. aromatica*, todas as associações referentes ao número de folhas e botões foram positivas, exceto para a planta 5; no entanto, apenas a correlação referente a planta 3 foi significativa no nível de 5%. Excluindo-se um ponto que mais se afastava dos demais, a correlação refeita deixou de apresentar valor de r significativo ($r = 0,554$; $t = 1,88$; $P > 0,05$). Correlações positivas ocorreram entre o número de folhas e gemas, significativas no nível de 1% nas plantas 2, 3 e 4 e no nível de 5% para a planta 1. Refazendo-se as correlações das plantas 1 e 5, após eliminar-se um ponto que mais se afastava dos demais, não ocorreram modificações com relação ao nível de significância ($r = 0,696$; $t = 2,74$; $P < 0,05$ e $r = 0,536$; $t = 1,79$; $P > 0,05$), indicando associação entre estas duas variáveis. A Figura 26 mostra os gráficos de dispersão com as retas ajustadas e os valores das equações de regressão linear simples, calculados para as correlações significativas, bem como, os valores de F para significância de b foram, respectivamente: planta 1: $y = -0,690 + 0,094 x$, $F = 5,58$, $P < 0,05$; planta 2: $y = -0,330 + 0,182 x$, $F = 11,19$, $P < 0,01$; planta 3: $y = -0,290 + 0,146 x$, $F = 16,48$, $P < 0,01$; planta 4: $y = 0,050 + 0,130 x$, $F = 12,81$, $P < 0,01$.

Correlações positivas ocorreram entre o número de folhas e ramos novos; no entanto, foram significativas no nível de 1% apenas as da planta 5 e a 5% as das plantas 1, 2 e 3. Refazendo-se as análises para as plantas 1 a 4, após eliminar-se um ponto que mais se afastava dos demais, o valor de r deixou de ser significativo para planta 1 ($r = 0,569$; $t = 1,96$), permaneceu significativo ao nível de 5% para a planta 2 ($r = 0,703$; $t = 2,79$), passou a ser significativo no nível de 1% para a planta 3 ($r = 0,879$; $t = 5,21$) e passou a ser significativo a 5% na planta 4 ($r = 0,676$; $t = 2,59$), também indicando associação entre estas

duas variáveis. A Figura 27 mostra os gráficos de dispersão com as retas ajustadas e os valores das equações de regressão linear simples das correlações significativas. Os valores de F para significância de b foram respectivamente: planta 1: $y = -0,121 + 0,013 x$, $F = 6,24$, $P < 0,05$; planta 2: $y = -0,777 + 0,059 x$, $F = 6,12$, $P < 0,05$; planta 3: $y = -0,190 + 0,060 x$, $F = 10,28$, $P < 0,05$; planta 4 (sem o ponto número 1): $y = -0,090 + 0,026 x$, $F = 6,61$, $P < 0,05$; planta 5: $y = -0,256 + 0,028 x$, $F = 14,03$, $P < 0,01$.

Todas as correlações referentes ao número de folhas e o comprimento do ramo foram positivas, sendo significativas no nível de 1% apenas na planta 3 e de 5% nas plantas 1 e 4. Refazendo-se as correlações das plantas 1, 2, 4, e 5, o nível de significância não mudou nas plantas 1 e 2 ($r = 0,739$; $t = 2,85$; $P < 0,05$ e $r = 0,545$; $t = 1,84$; $P > 0,05$) e aumentou para as plantas 4 e 5 ($r = 0,845$; $t = 4,47$; $P < 0,01$ e $r = 0,602$; $t = 2,13$; $P < 0,05$), indicando associação entre o número de folhas e o comprimento dos ramos. A Figura 28 mostra os gráficos de dispersão com as retas ajustadas e os valores das equações de regressão linear simples. Os valores de F para significância de b , calculados para as correlações significativas, foram respectivamente: planta 1: $y = 1,950 + 0,448 x$, $F = 6,89$, $P < 0,05$; planta 3: $y = -9,810 + 0,815 x$, $F = 15,45$, $P < 0,01$; planta 4: $y = 11,500 + 0,036 x$, $F = 6,84$, $P < 0,01$.

Correlações positivas e não significativas ocorreram entre o comprimento dos ramos e o número de ramos novos, com exceção da planta 1 que apresentou correlação significativa no nível de 5%. Esta associação aumentou para o nível de significância de 1% ($r = 0,837$; $t = 4,33$), quando a correlação foi refeita, excluindo-se um ponto que mais se afastava dos demais.

As demais correlações entre estruturas vegetativas e reprodutivas dos ramos estão na Tabela 23.

Em *X. aromatica* a maioria das associações referentes ao comprimento dos ramos e o número de botões foram não significativas. Correlações positivas ocorreram entre o número de gemas e o número de ramos novos, no entanto apenas uma foi significativa no nível de 5% (planta 3), mas, refazendo-se a correlação, após excluir-se um ponto que mais se afastava dos demais, o valor de r deixou de ser significativo ($r = 0,417$; $t = 1,30$; $P > 0,05$),

indicando não ocorrer associação entre as duas variáveis. Todas as correlações referentes ao número de gemas e o número de botões foram positivas, no entanto, significativas no nível de 1%, somente as das plantas 1 e 3. Refazendo-se todas as correlações, o valor de t para significância r permaneceu significativo somente na planta 1 ($r = 0,777$; $t = 3,49$; $P < 0,01$), deixou de ser significativo na planta 3 ($r = 0,586$; $t = 2,04$; $P > 0,05$) e permaneceu não significativo nas plantas 2, 4, e 5 ($r = 0,606$; $t = 2,15$, $r = 0,502$; $t = 1,13$ e $r = 0,596$; $t = 2,09$; $P > 0,05$). Estes resultados indicam ausência de associação entre o número de gemas e de botões nos ramos. A Figura 29 mostra os gráficos de dispersão com as retas ajustadas e os valores das equações de regressão linear simples. Os valores de F para significância de b , calculados para as correlações significativas, foram respectivamente: planta 1: $y = -0,021 + 0,812 x$, $F = 18,00$, $P < 0,01$; planta 3: $y = -0,366 + 0,721 x$, $F = 12,39$, $P < 0,01$.

Quanto ao número de ramos novos e o número de botões, apenas a planta 3 apresentou correlação negativa; significativa no nível de 1%; mas, após a exclusão de um ponto que mais se afastava dos demais, o valor de r deixou de ser significativo ($r = 0,438$; $t = 1,38$), reforçando a falta de associação entre as duas variáveis.

A representação linear do padrão de alocação dos recursos divididos entre reprodução, crescimento e manutenção no ano de 1996 está ilustrada na Figura 30. O comportamento sazonal de *X. aromatica* mostrou períodos bem definidos para os eventos reprodutivos e vegetativos.

Em *X. aromatica*, nos meses de março a junho, ocorreu exclusivamente desenvolvimento vegetativo (aumento do número de folhas, de ramos novos e crescimento dos ramos já existentes) com uma acentuada sobreposição de eventos vegetativos e reprodutivos (botões, flores e frutos) nos meses de julho a fevereiro, ocorrendo, porém, antes do início deste período, leve desfoliação em algumas plantas. O período reprodutivo completo, que compreende desde a emissão dos primeiros botões florais até a liberação das sementes durou aproximadamente 6 meses. Outra característica marcante dessa espécie foi uma grande sobreposição de eventos fenológicos relacionados à reprodução. Assim, nos meses de dezembro, janeiro e fevereiro, pôde-se

observar, em um mesmo indivíduo, botões florais, flores abertas e frutos em desenvolvimento ou totalmente desenvolvidos.

Na Figura 30 podemos constatar um comportamento temporal idêntico de todos os indivíduos desta espécie; assim, a floração, a frutificação e a dispersão das sementes ocorrem ao mesmo tempo em todos os indivíduos estudados da população.

B. Dillenia indica

Em *D. indica*, as gemas novas surgem de janeiro a outubro e variam em número (Figura 19). As médias e erros padrões do número de gemas, ao longo deste período, nas cinco plantas, estão na Tabela 21. O valor de $F_{(4;45)} = 8,34$; $P < 0,01$, apontou diferenças significativas no nível de 1% entre as plantas. O teste de Tukey apontou 40% de diferenças significativas entre os valores médios e que as plantas 1 e 2 diferem das plantas 4 e 5.

(W: 0,05 = 0,3)

0,20	0,40	0,50	0,58	0,77
------	------	------	------	------

O número de folhas por ramo, em *D. indica*, ficou estável durante os meses de janeiro e fevereiro (Figura 20) e aumentou nos meses de março a julho. Ocorreu desfoliamento severo nos meses de agosto a novembro. As médias e erros padrões do número de folhas, ao longo deste período, nas cinco plantas, estão na Tabela 21; o valor de $F_{(4;45)}$, não apontou diferenças significativas entre as plantas.

Com relação ao número de ramos novos laterais, em *D. indica*, verificou-se que ficou estável durante os meses de janeiro a junho (Figura 21), surgindo ramos novos em apenas duas plantas nos meses de julho e setembro, período que coincidiu com a perda de massa foliar. As médias e erros padrões do número de ramos novos ao longo deste período, nas cinco plantas, estão na



Tabela 21; o valor de $F_{(4;45)}$ não apontou diferenças significativas.

O comprimento dos ramos em *D. indica* ficou estável no mês de janeiro, crescendo lentamente ao longo dos meses de fevereiro a dezembro (Figura 22), coincidindo com a formação de ramos novos. As médias e erros padrões do comprimento dos ramos nas cinco plantas estão na Tabela 21; o valor de $F_{(4;45)}$ também não apontou diferenças significativas entre as plantas.

A Figura 23 mostra a variação do número de botões florais. A formação dos botões permaneceu estável nos meses de março a dezembro, quando novos botões surgiram em maior número. Os botões novos foram iniciados até janeiro, a partir de então reduziram em número devido a floração. As médias e erros padrões do número de botões nas cinco plantas estão na Tabela 21; o valor de $F_{(4;45)}$, também não apontou diferenças significativas entre as plantas.

A Figura 24 mostra a variação do número de flores no período estudado. Em *D. indica* o pico de floração ocorreu nos meses de janeiro e fevereiro, podendo-se observar um pequeno número de flores no mês de março (Figura 24). As médias e erros padrões do comprimento dos ramos nas cinco plantas estão na Tabela 21; o valor de $F_{(4;45)}$, também não apontou diferenças significativas entre as plantas.

A Figura 25 mostra a variação do número de frutos nos ramos. Em *D. indica*, o período de formação dos primeiros frutos até a queda de todos os frutos ocorreu nos meses de janeiro a novembro (Figura 25). As médias e erros padrões nas cinco plantas estão na Tabela 21; o valor de $F_{(4;45)}$, também não apontou diferenças significativas entre as plantas.

Em *D. indica* todas as associações referentes ao número de folhas e botões, ao número de folhas e gemas, e ao número de folhas e ramos novos não foram significativas (Tabela 22). Todas as correlações referentes ao número de folhas e comprimento do ramo foram positivas, sendo significativas no nível de 1% nas plantas 1, 2, 4 e 5. Refazendo-se as correlações das plantas 1 a 5, o valor de t para significância de r diminuiu para as plantas 1 e 4, deixando de ser significativo ($r = 0,487$; $t = 1,58$ e $r = 0,420$; $t = 1,31$), não modificou os níveis de significância nas plantas 2, 3 e 5 ($r = 0,351$; $t = 1,06$; $r = 0,273$; $t = 0,80$ e $r =$

0,778; $t = 3,50$; $P < 0,01$), indicando não ocorrerem associações entre o número de folhas e comprimento dos ramos. A Figura 31 mostra os gráficos de dispersão com as retas ajustadas. Os valores de F para significância de b , calculados para as correlações significativas, bem como os valores das equações de regressão linear simples, foram: planta 1: $y = 1,260 + 1,350 x$, $F = 23,81$, $P < 0,01$; planta 4: $y = 4,010 + 1,370 x$, $F = 17,87$, $P < 0,01$; planta 5: $y = 2,820 + 1,390 x$, $F = 67,86$, $P < 0,01$. As correlações entre o comprimento dos ramos e o número de ramos laterais novos foram não significativas.

As demais correlações entre as estruturas vegetativas e reprodutivas dos ramos estão na Tabela 23. Em *D. indica*, a maioria das correlações entre as estruturas vegetativas e as reprodutivas dos ramos foram não significativas. Uma correlação positiva e significativa no nível de 5% ocorreu entre os números de gemas e ramos novos (planta 3). No entanto, refazendo-se esta correlação, após a exclusão de um ponto que mais se afastou dos demais, o valor de r diminuiu deixando de ser significativo ($r = 0,219$; $t = 0,63$), indicando que não há associação entre as duas variáveis. Correlações entre o número de ramos novos e o número de botões foram significativas, apenas para a planta 5. Refazendo-se estas correlações, após a exclusão de um ponto que mais se afastou dos demais, o valor de r diminuiu, também deixando de ser significativo ($r = 0,428$; $t = 1,34$).

A representação linear do padrão de alocação dos recursos divididos entre reprodução, crescimento e manutenção no ano de 1996 está ilustrada na Figura 30. *D. indica*, apresenta variações e mostra eventos vegetativos e reprodutivos ocorrendo simultaneamente.

Observou-se período distinto para formação de botões no mês de dezembro e crescimento vegetativo nos meses de novembro e dezembro; porém, os demais eventos vegetativos e reprodutivos aconteceram simultaneamente. Assim, botões, flores e frutos foram observados nos meses de dezembro e janeiro; flores e crescimento vegetativo em janeiro e fevereiro, frutos nos meses de fevereiro a outubro, intercalando-se a períodos de crescimento vegetativo, que não foram simultâneos entre as plantas. O crescimento vegetativo cessou nos meses de julho e agosto, período que coincide com o outono e inverno,

estendendo-se aos meses de outubro e novembro em algumas plantas, quando ocorreu desfoliação severa das plantas, deixando-as com pequena quantidade de massa foliar. Entretanto, os frutos continuam nas plantas, completando o seu amadurecimento e somente após a abscisão dos frutos, as plantas voltam a ter copa bastante frondosa. Assim, em *D. indica*, o período reprodutivo completo durou aproximadamente doze meses, desde a emissão dos primeiros botões florais até a maturação dos frutos.

Na Figura 30 podemos constatar um comportamento temporal idêntico de todos os indivíduos da população estudada. Assim, por exemplo, a floração de *D. indica* ocorre ao mesmo tempo (janeiro e fevereiro) em todos os indivíduos.

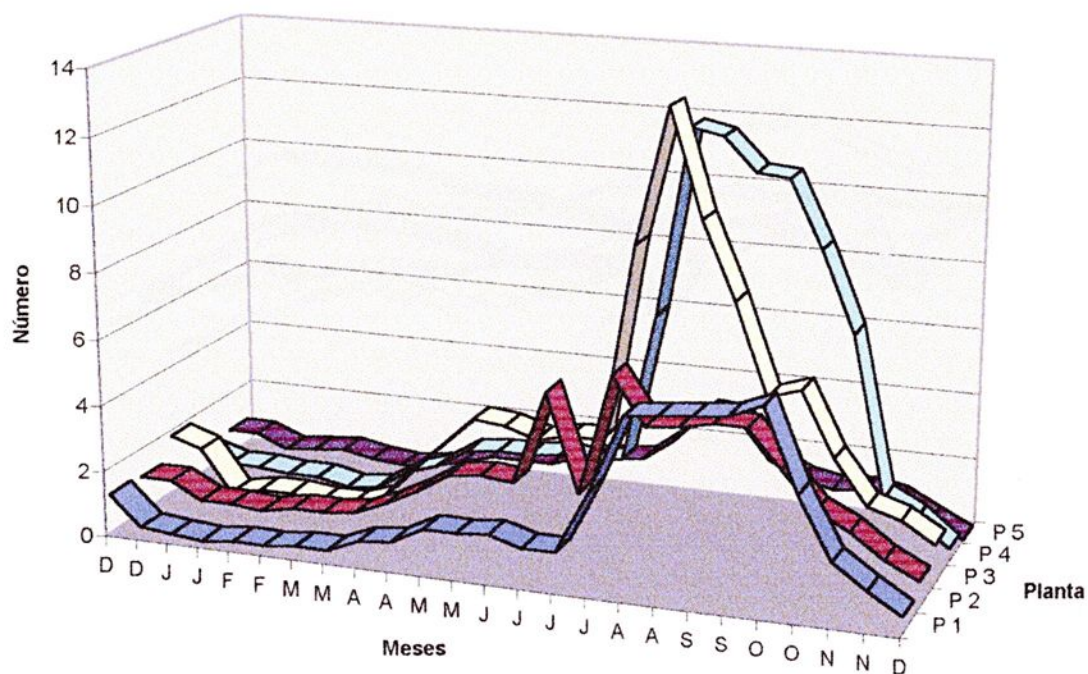
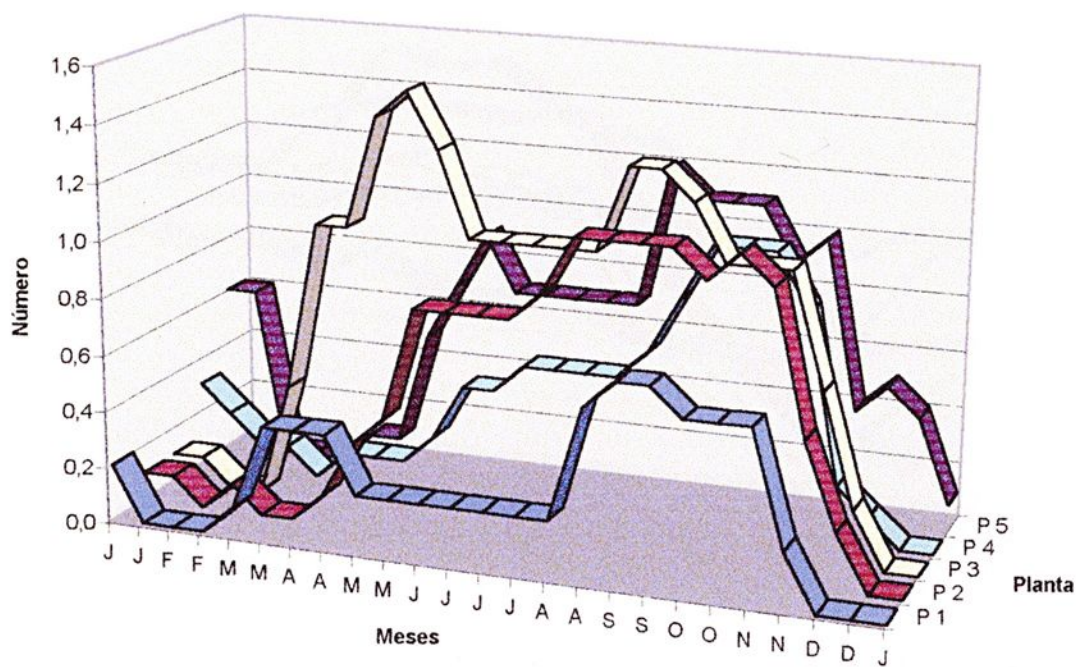
Xylopia aromatica*Dillenia indica*

Figura 19. Variação sazonal do número de gemas em cinco plantas.

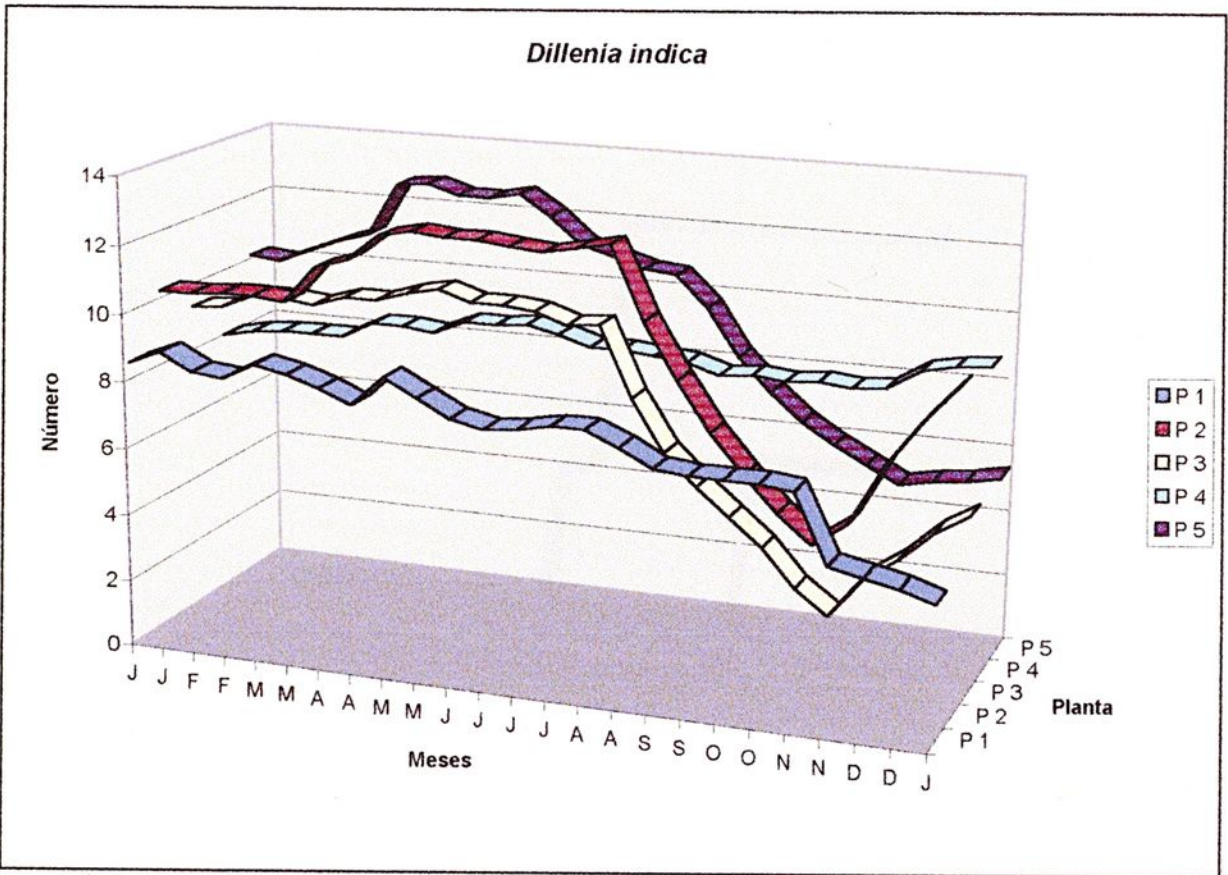
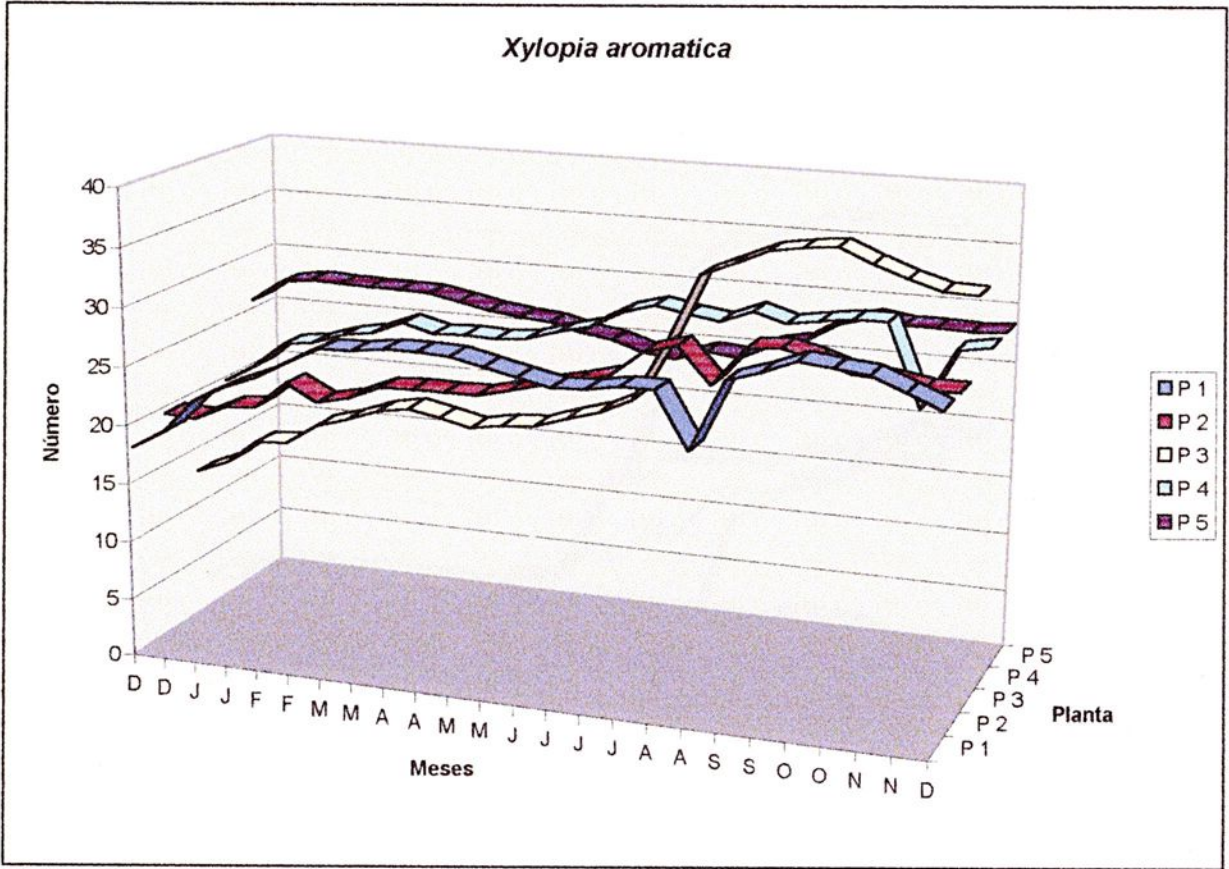


Figura 20. Variação sazonal do número de folhas em cinco plantas.

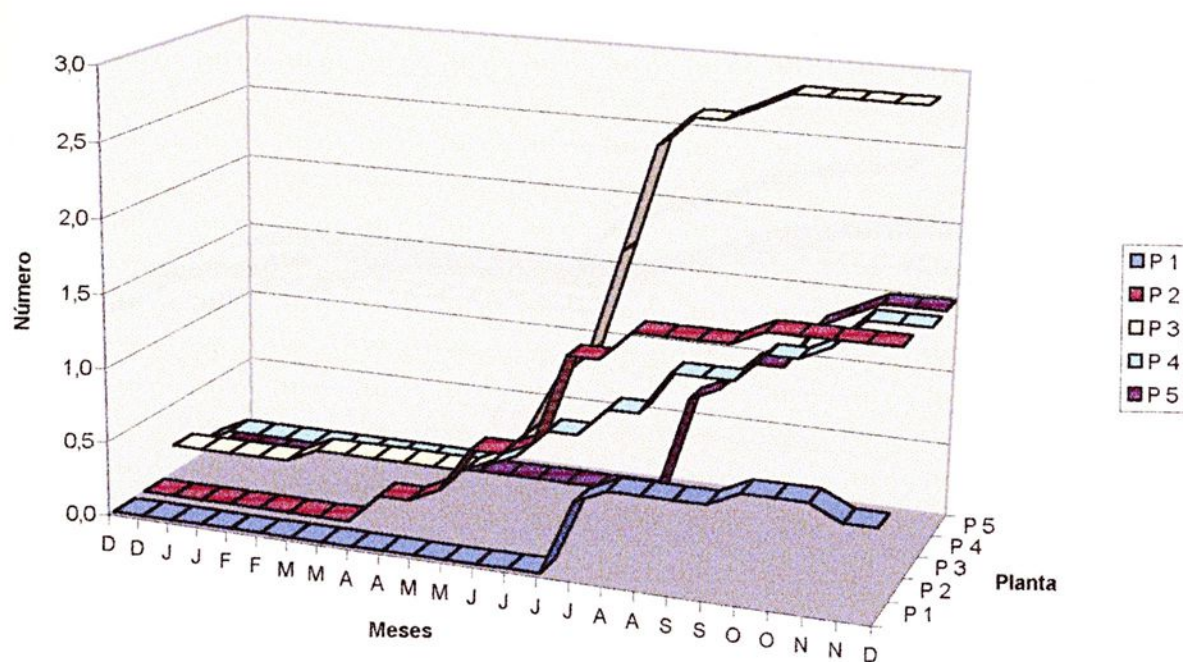
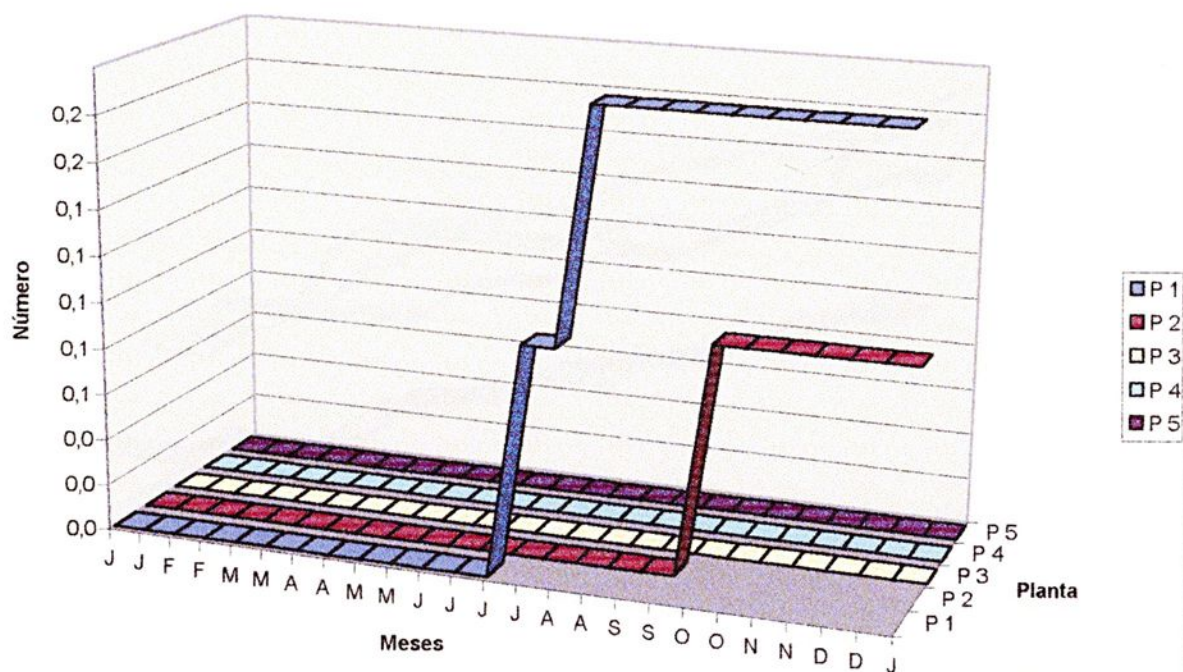
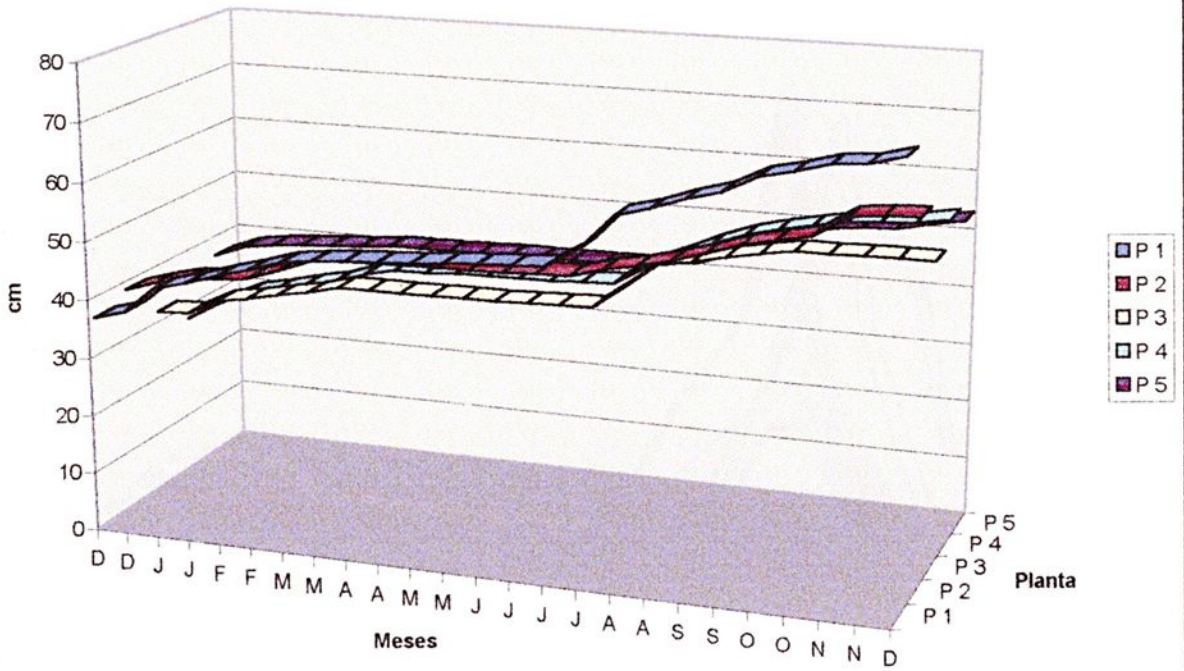
Xylopia aromatica*Dillenia indica*

Figura 21. Variação sazonal do número de ramos novos laterais em cinco plantas.

Xylopia aromatica



Dillenia indica

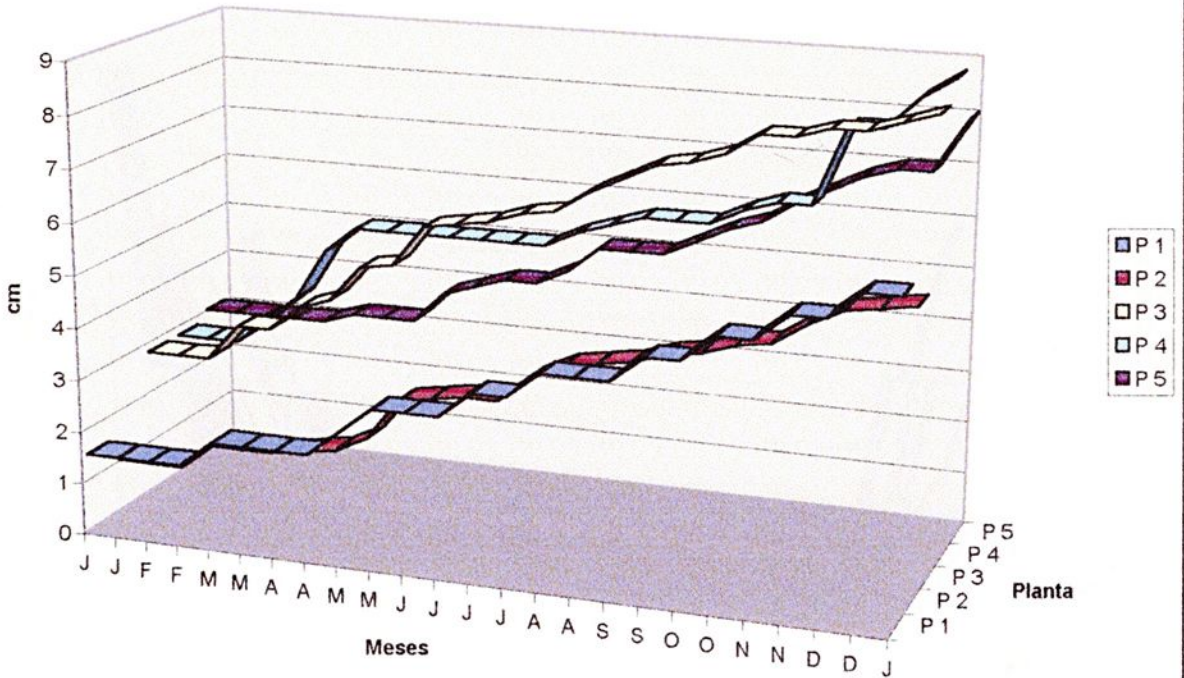


Figura 22. Variação sazonal do comprimento do ramo em cinco plantas.

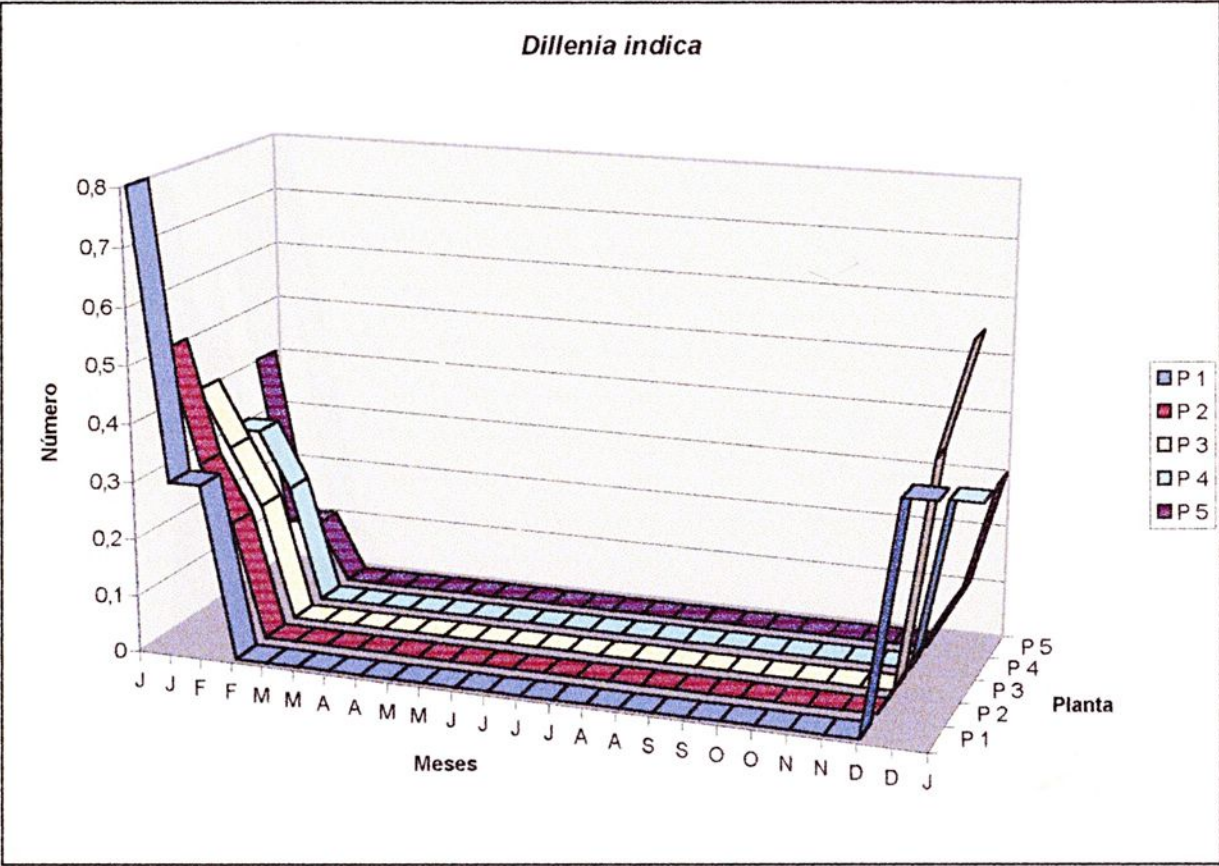
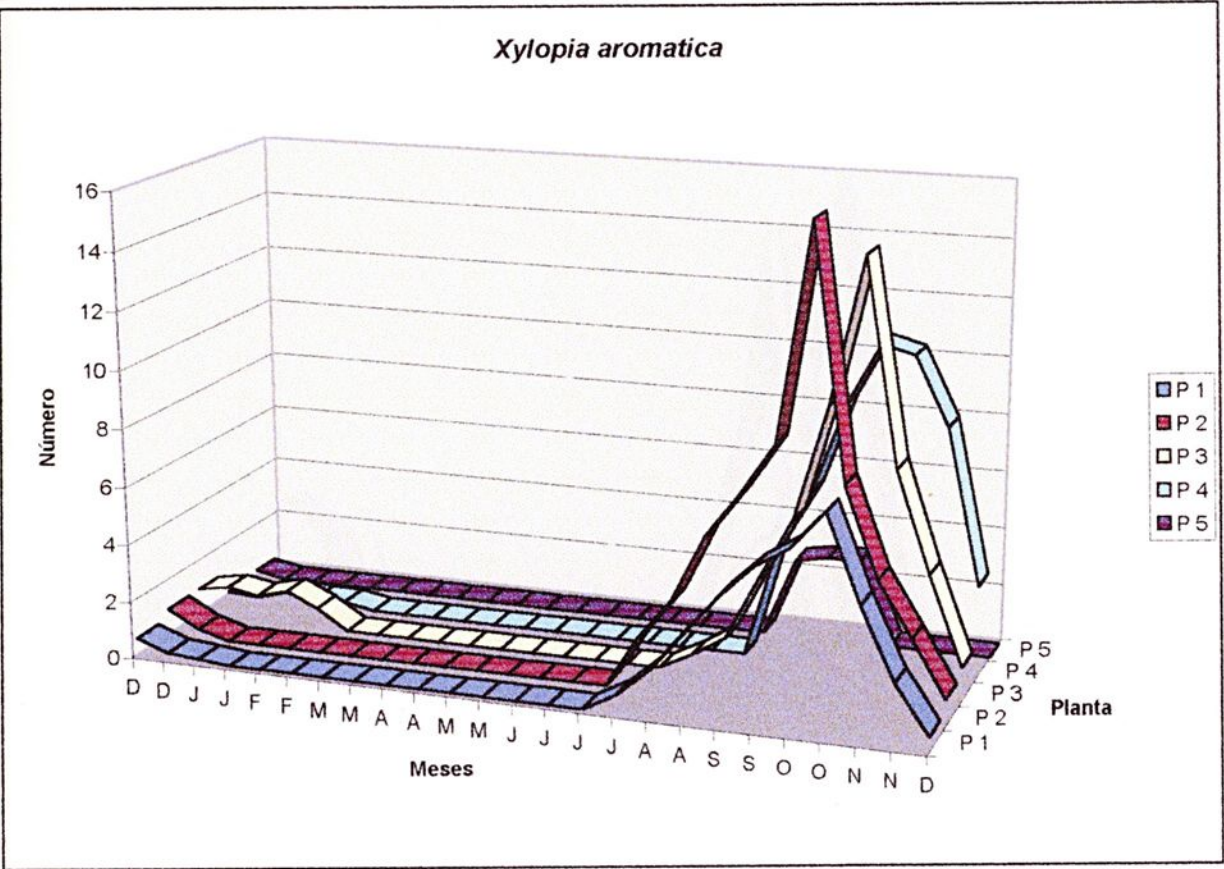


Figura 23. Variação sazonal do número de botões em cinco plantas.

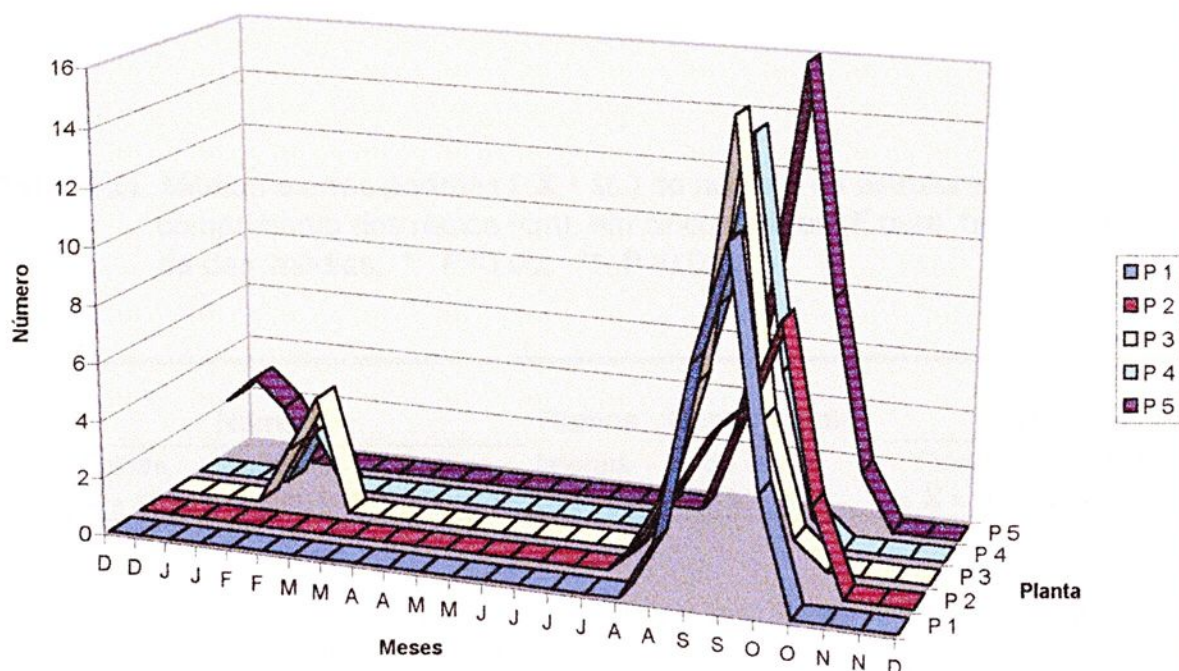
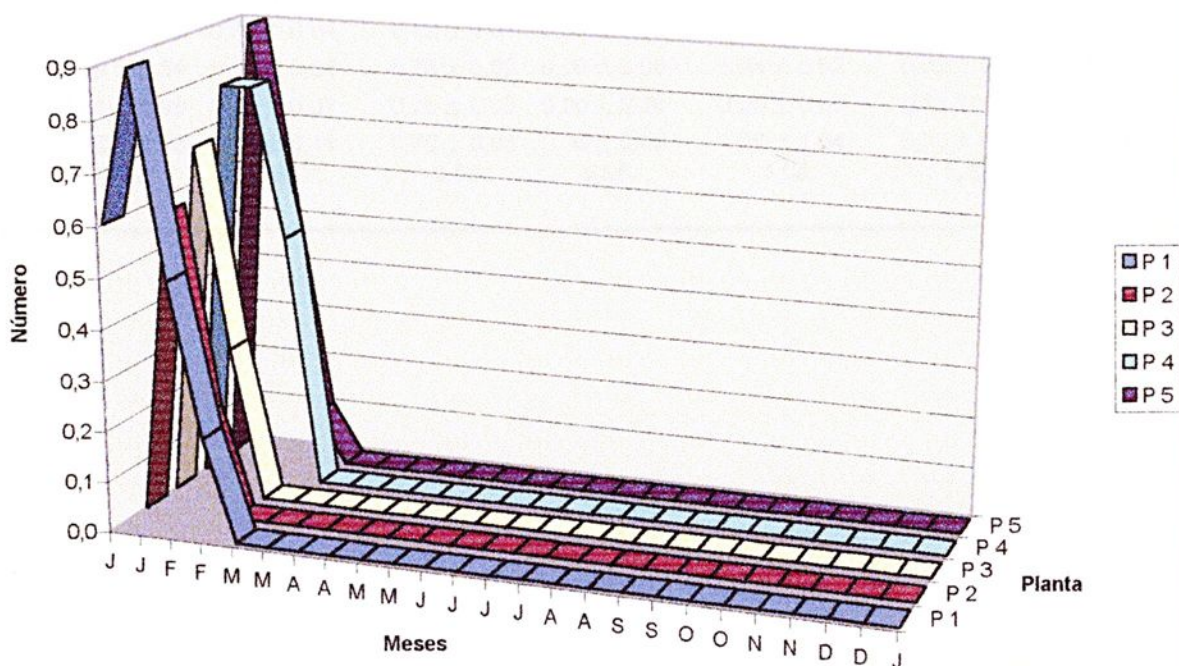
Xylopiia aromatica*Dillenia indica*

Figura 24. Variação sazonal do número de flores em cinco plantas.

Tabela 21. Médias e erros padrões ($\bar{X} \pm SE$) do número de estruturas por ramo e comprimento dos ramos (cm), em cinco plantas (F para homogeneidade das médias; *: $P < 0,05$; **: $P < 0,01$).

Planta	Número			Ramos laterais ($\bar{X} \pm SE$)	Comprimento do ramo ($\bar{X} \pm SE$)	Número	
	Folhas ($\bar{X} \pm SE$)	Gemas ($\bar{X} \pm SE$)	Botões ($\bar{X} \pm SE$)			Flores ($\bar{X} \pm SE$)	Frutos ($\bar{X} \pm SE$)
<i>Xylopia aromatica</i>							
1	26,69 ± 3,26	1,82 ± 0,47	11,46 ± 0,46	0,22 ± 0,06	55,18 ± 4,95	12,80 ± 0,18	3,32 ± 0,06
2	25,08 ± 2,12	2,23 ± 0,50	10,12 ± 0,94	0,70 ± 0,19	51,19 ± 2,54	11,60 ± 0,45	4,01 ± 0,28
3	25,01 ± 4,71	3,36 ± 0,83	10,06 ± 0,77	1,31 ± 0,37	42,71 ± 4,69	5,60 ± 0,27	3,11 ± 0,26
4	26,96 ± 2,96	3,55 ± 0,49	10,16 ± 0,60	0,60 ± 0,15	43,24 ± 5,64	10,40 ± 0,39	6,48 ± 0,15
5	24,70 ± 3,50	1,01 ± 0,26	9,37 ± 0,16	0,44 ± 0,12	44,58 ± 4,21	14,40 ± 0,27	4,88 ± 0,09
F (4;45)	0,09	3,80*	1,38	3,80*	1,49	1,21	2,05
<i>Dillenia indica</i>							
1	7,14 ± 1,13	0,20 ± 0,07	0,88 ± 0,02	0,09 ± 0,06	4,35 ± 0,73	0,83 ± 0,05	0,79 ± 0,04
2	10,56 ± 1,35	0,50 ± 0,04	0,72 ± 0,01	0,03 ± 0,03	4,51 ± 3,97	0,88 ± 0,06	0,72 ± 0,06
3	8,09 ± 0,64	0,77 ± 0,04	0,76 ± 0,02	0,00 ± 0,00	5,44 ± 0,62	0,80 ± 0,06	0,72 ± 0,07
4	8,51 ± 0,99	0,40 ± 0,07	0,76 ± 0,02	0,00 ± 0,00	3,28 ± 0,60	0,81 ± 0,06	0,72 ± 0,07
5	10,12 ± 1,53	0,58 ± 0,11	0,70 ± 0,02	0,00 ± 0,00	5,28 ± 1,04	0,70 ± 0,05	0,70 ± 0,03
F (4;45)	1,52	8,34**	0,98	0,00	1,05	2,32	0,91

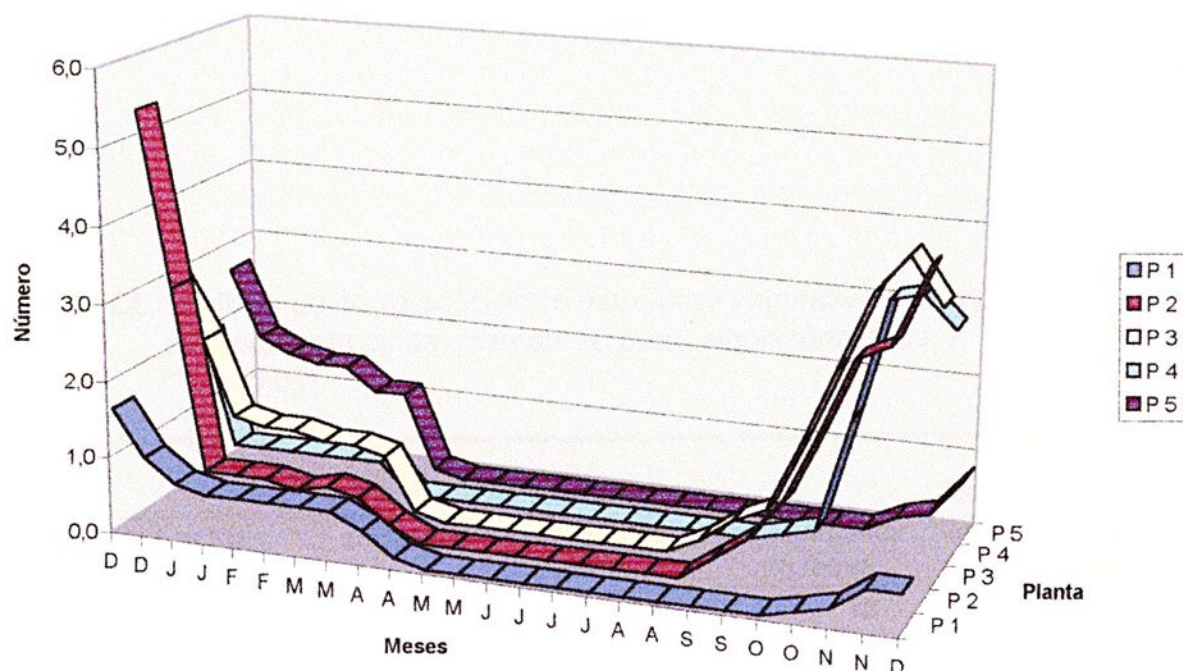
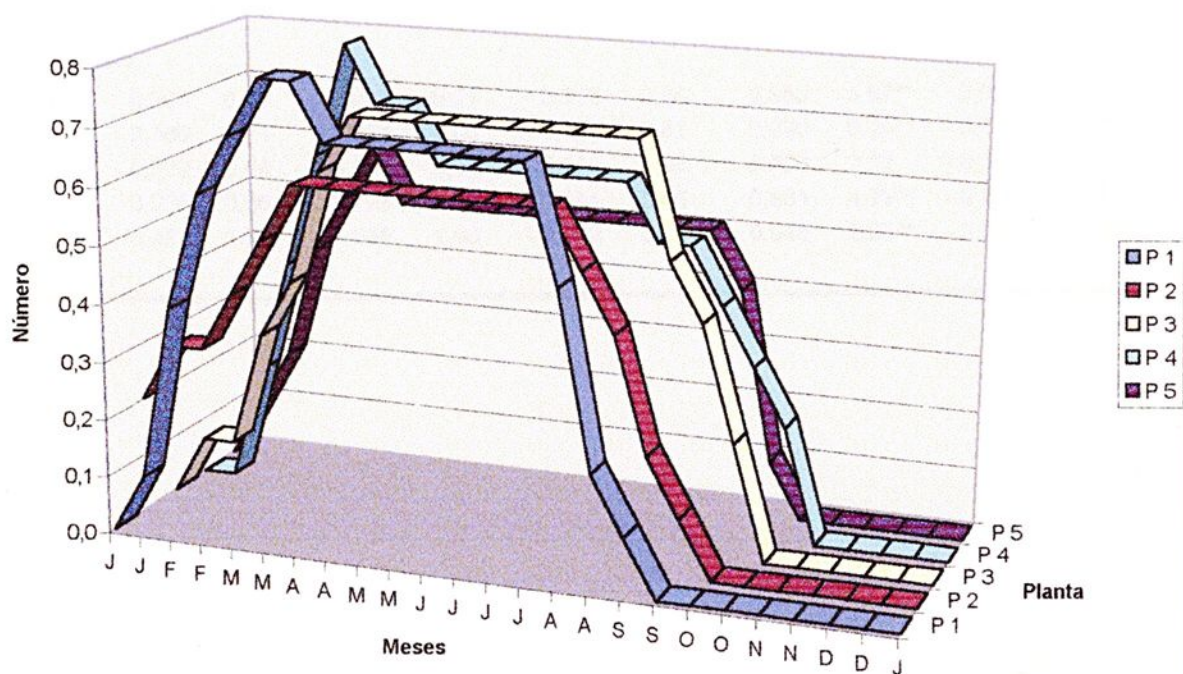
Xylopiia aromatica*Dillenia indica*

Figura 25. Variação sazonal do número de frutos em cinco plantas.

Tabela 22. Análises de correlação entre estruturas vegetativas e reprodutivas por ramo, em cinco plantas (t para significância de r; *: $P < 0,05$; **: $P < 0,01$).

Planta	Número de folhas vs								Comprimento vs nº ramos novos laterais	
	nº botões		nº gemas		nº ramos novos laterais		comprimento do ramo			
	r	t8	r	t8	r	t8	r	t8	r	t8
<i>Xylopiá aromática</i>										
1	0,331	0,74	0,641	2,36*	0,662	2,48*	0,680	2,62*	0,731	3,03*
2	0,559	1,91	0,764	3,35**	0,658	2,47*	0,066	0,18	0,074	0,21
3	0,751	3,21*	0,820	4,05**	0,750	3,21*	0,812	3,93**	0,062	0,18
4	0,490	1,59	0,785	3,58**	0,496	1,61	0,679	2,57*	0,179	0,51
5	- 0,285	0,84	0,453	1,44	0,798	3,74**	0,428	1,33	0,541	1,82
<i>Dillenia indica</i>										
1	- 0,284	0,84	0,003	0,01	- 0,213	0,54	0,865	4,87**	0,028	0,08
2	- 0,366	1,11	- 0,334	1,00	- 0,384	0,81	0,920	6,26**	- 0,117	0,33
3	- 0,222	0,64	0,100	0,30	- 0,174	0,46	0,600	2,12	- 0,181	0,52
4	- 0,226	0,66	0,728	3,00	0,274	0,66	0,831	4,23**	- 0,096	0,27
5	- 0,462	1,50	0,555	1,90	- 0,292	0,70	0,946	8,25**	- 0,334	1,00

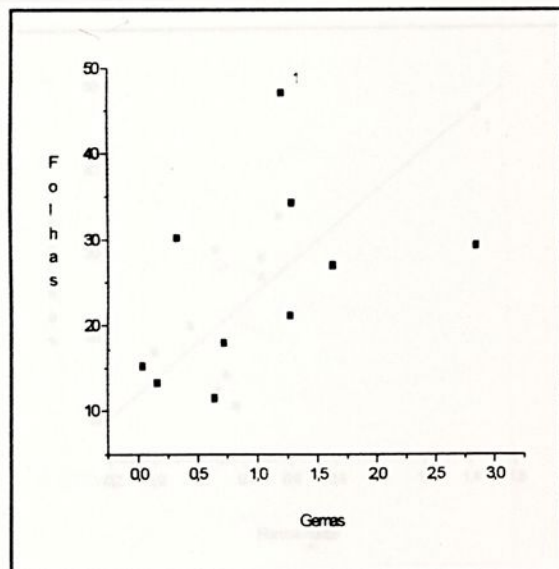
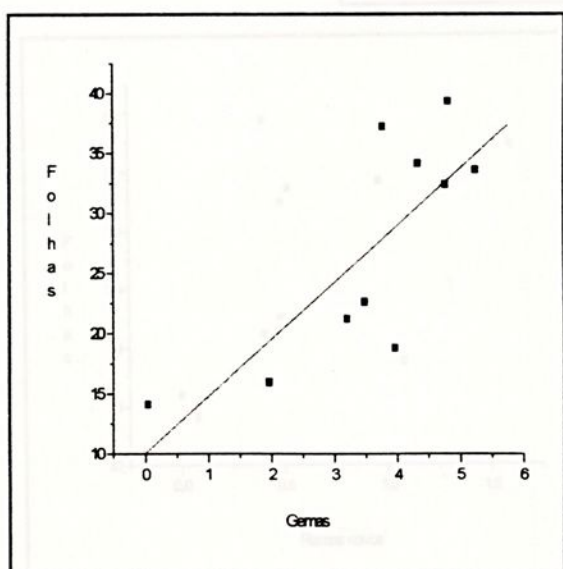
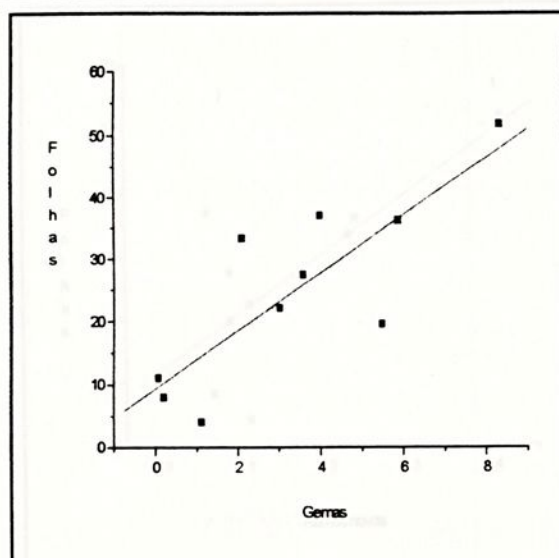
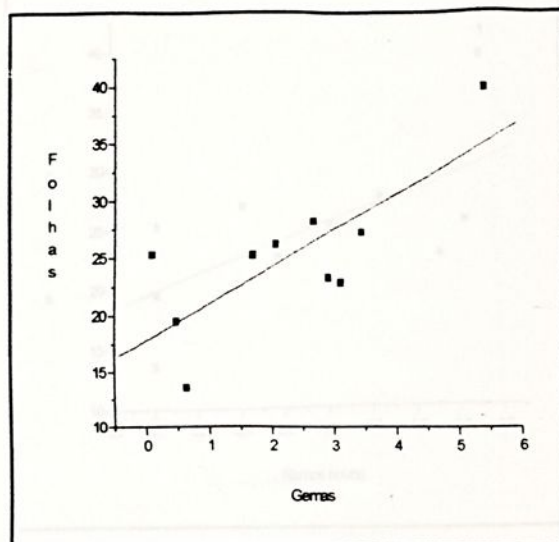
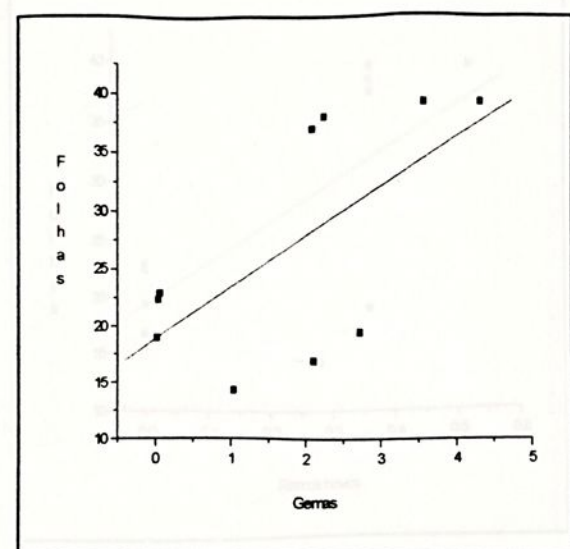


Figura 26. Gráficos de dispersão e retas de regressão entre número de gemas e folhas em 10 ramos de cada uma de cinco plantas de *Xylopia aromatica* (1: ponto que mais se afastou dos demais).

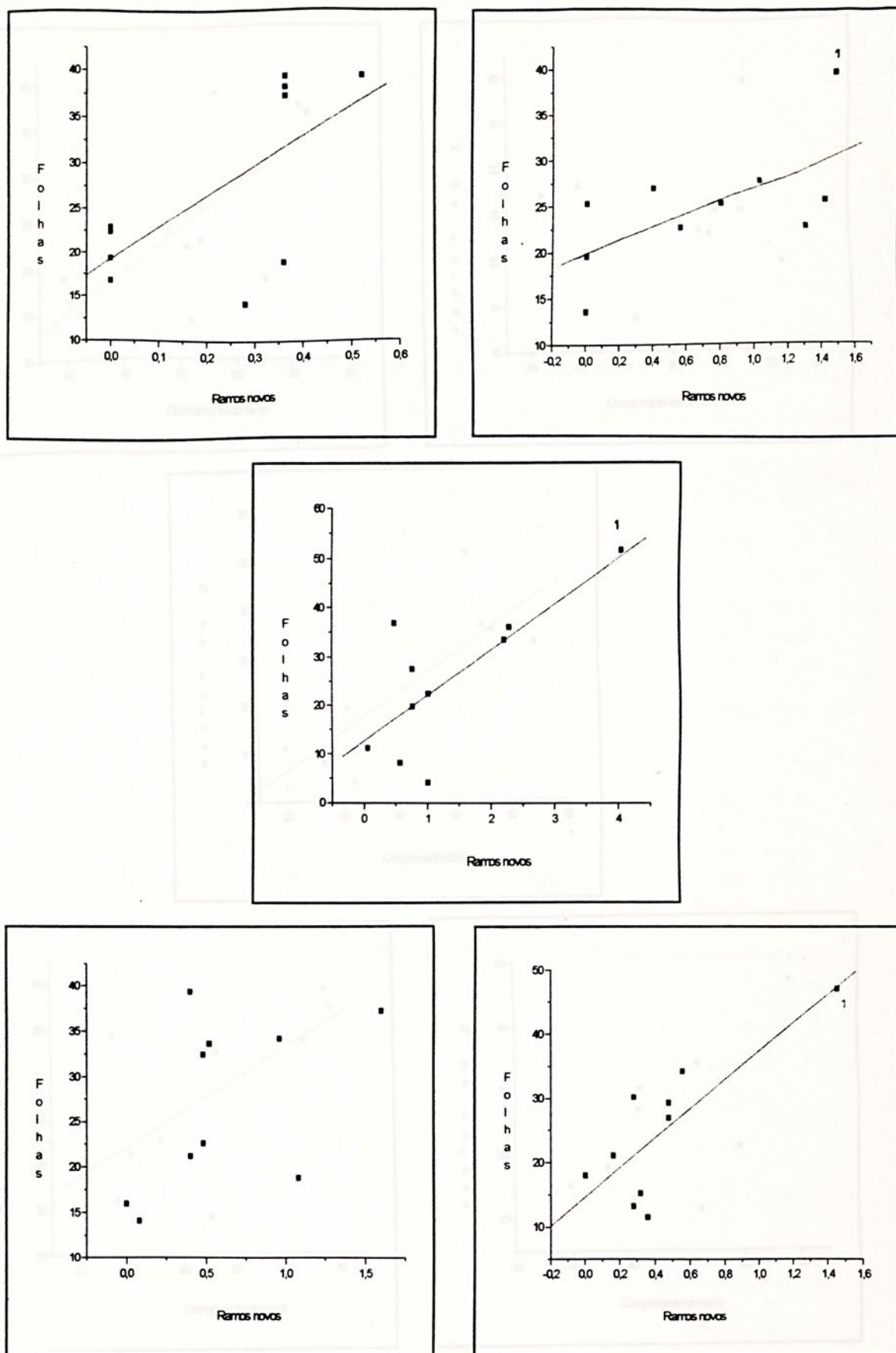


Figura 27. Gráficos de dispersão e retas de regressão entre número de ramos novos e folhas em 10 ramos de cada uma de cinco plantas de *Xylopia aromatica* (1: ponto que mais se afastou dos demais).

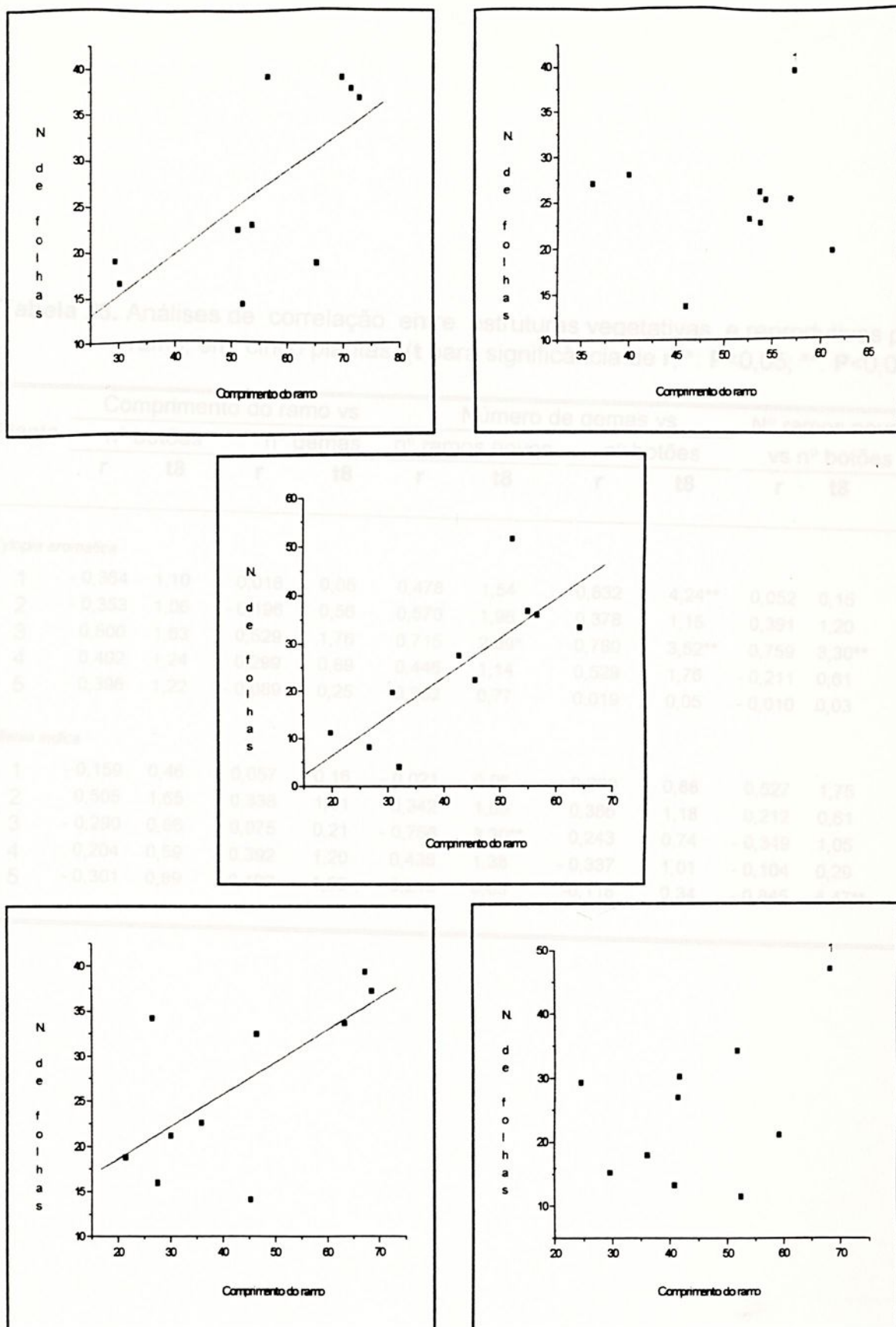


Figura 28. Gráficos e retas de regressão entre comprimento dos ramos e número de folhas em 10 ramos de cada uma de cinco plantas de *Xylopia aromatica* (1: ponto que mais se afastou dos demais).

Tabela 23. Análises de correlação entre estruturas vegetativas e reprodutivas por ramo, em cinco plantas (*t* para significância de *r*; *: $P < 0,05$; **: $P < 0,01$).

Planta	Comprimento do ramo vs				Número de gemas vs				Nº ramos novos	
	nº botões		nº gemas		nº ramos novos		nº botões		vs nº botões	
	<i>r</i>	<i>t</i> ₈	<i>r</i>	<i>t</i> ₈	<i>r</i>	<i>t</i> ₈	<i>r</i>	<i>t</i> ₈	<i>r</i>	<i>t</i> ₈
<i>Xylopia aromatica</i>										
1	- 0,364	1,10	0,018	0,05	0,478	1,54	0,832	4,24**	0,052	0,15
2	- 0,353	1,06	- 0,196	0,56	0,570	1,96	0,378	1,15	0,391	1,20
3	0,500	1,63	0,529	1,76	0,715	2,89*	0,780	3,52**	0,759	3,30**
4	0,402	1,24	0,299	0,89	0,446	1,14	0,528	1,76	- 0,211	0,61
5	0,396	1,22	- 0,089	0,25	0,262	0,77	0,019	0,05	- 0,010	0,03
<i>Dillenia indica</i>										
1	- 0,159	0,46	0,057	0,16	- 0,021	0,06	- 0,299	0,88	0,527	1,75
2	0,505	1,65	0,338	1,01	0,342	1,03	0,386	1,18	0,212	0,61
3	- 0,290	0,86	0,075	0,21	- 0,756	3,30**	0,243	0,74	- 0,349	1,05
4	0,204	0,59	0,392	1,20	0,438	1,38	- 0,337	1,01	- 0,104	0,29
5	- 0,301	0,89	0,492	1,59	- 0,218	0,63	- 0,118	0,34	- 0,845	4,47**

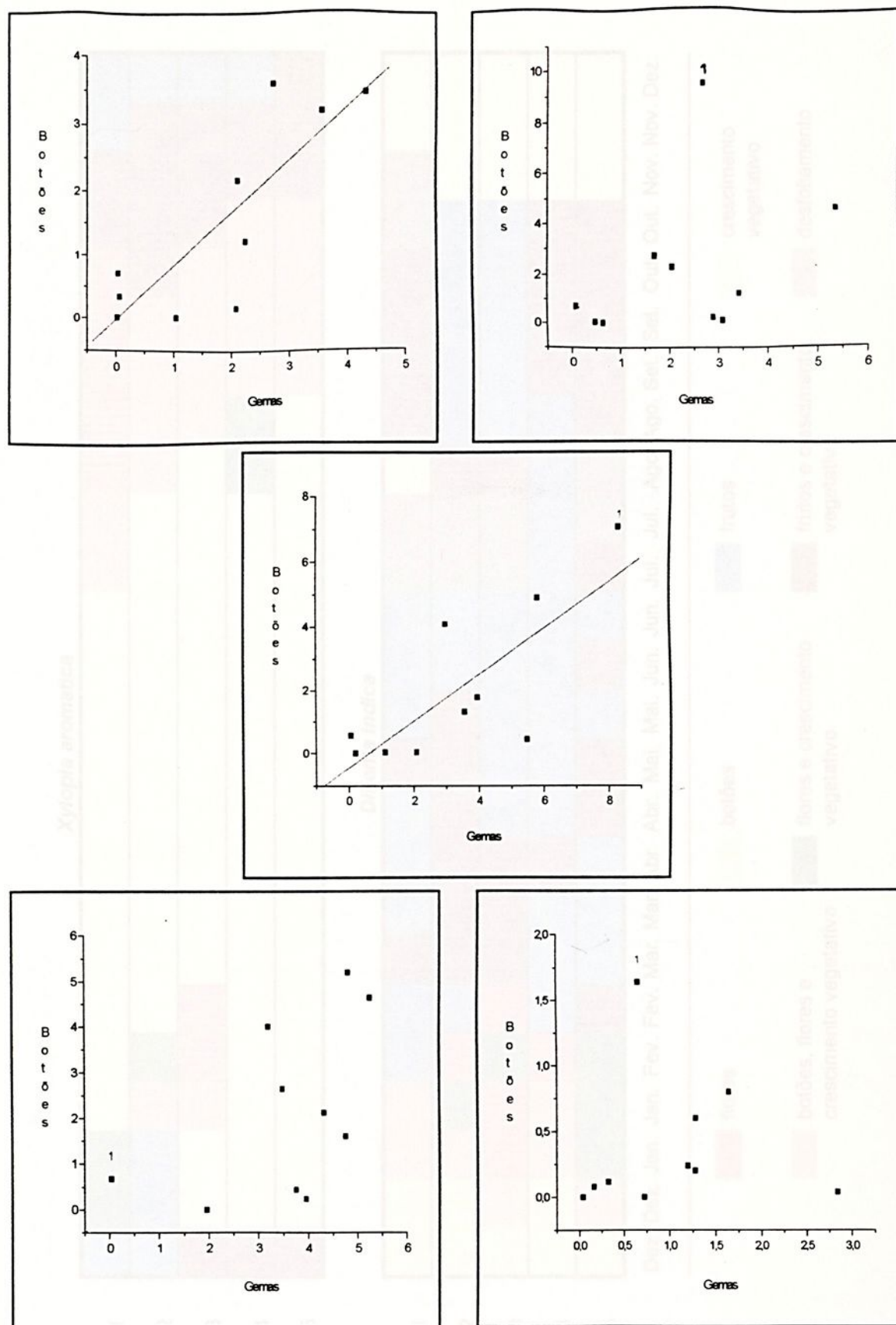


Figura 29. Gráficos de dispersão e retas de regressão entre número de gemas e botões em 10 ramos de cada uma de cinco plantas de *Xylopia aromatica* (1: ponto que mais se afastou dos demais).

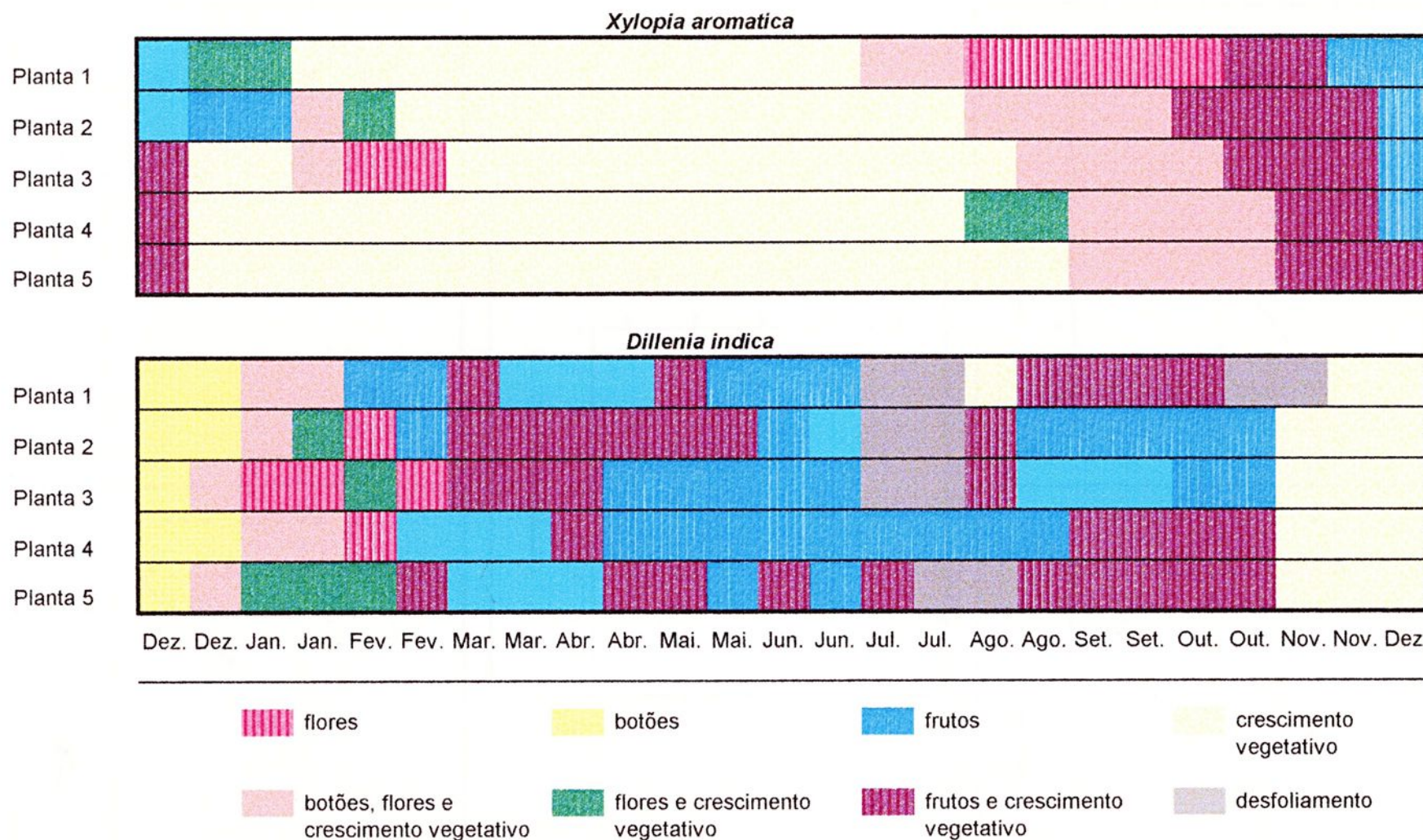


Figura 30. Representação gráfica do desenvolvimento vegetativo e reprodutivo em cinco plantas de *X. aromatica* e *D. indica*.

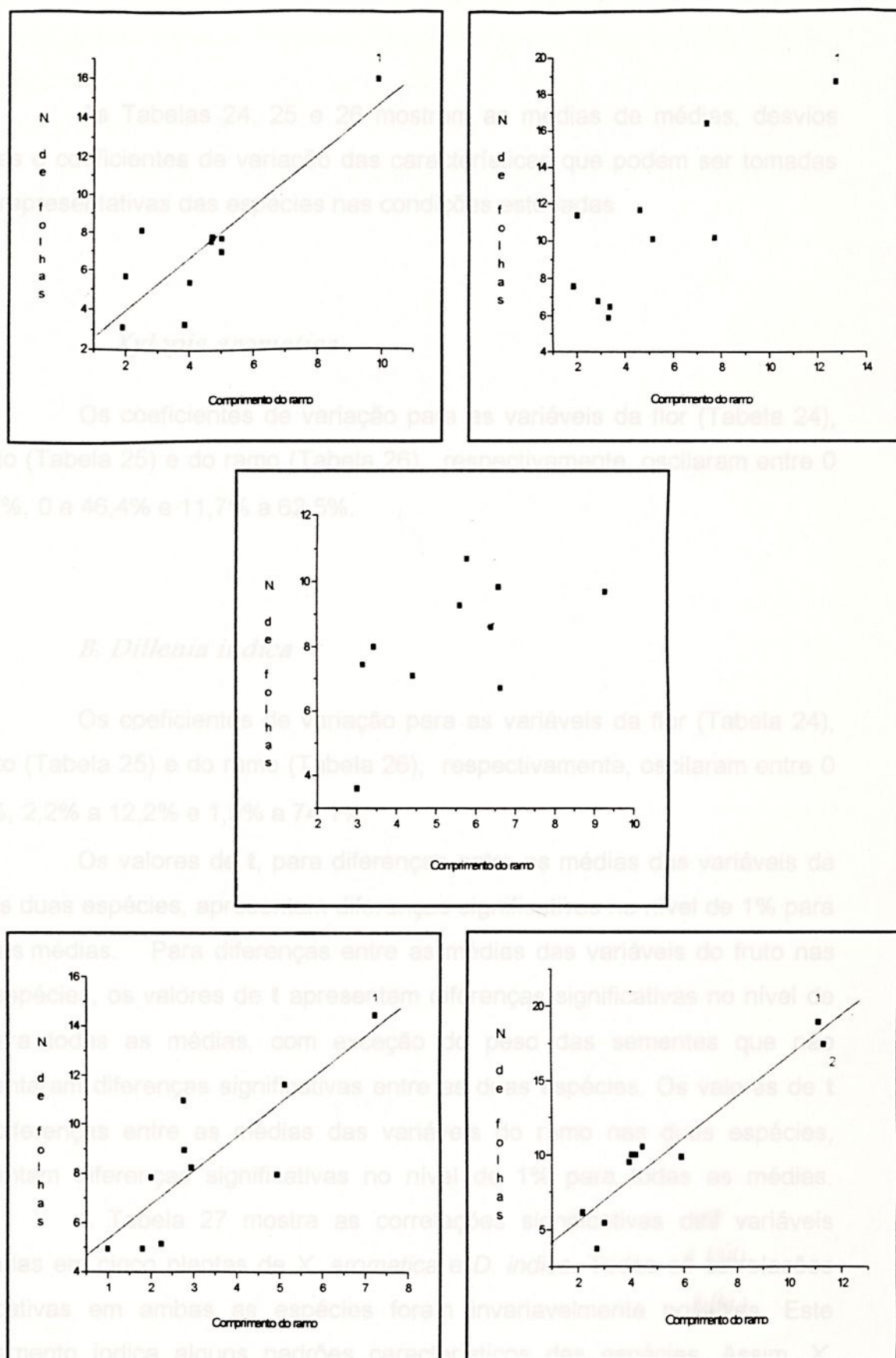
10. Caracterização das variáveis de *Xylopia aromatica* e *Dillenia indica*

Figura 31. Gráficos de dispersão e retas de regressão entre comprimento do ramo e número de folhas em 10 ramos de cada uma de cinco plantas de *Dillenia indica* (1 e 2 : pontos que mais se afastaram dos demais).

10. Caracterização das variáveis de *Xylopia aromatica* e *Dillenia indica*

As Tabelas 24, 25 e 26 mostram as médias de médias, desvios padrões e coeficientes de variação das características que podem ser tomadas como representativas das espécies nas condições estudadas.

A. Xylopia aromatica

Os coeficientes de variação para as variáveis da flor (Tabela 24), do fruto (Tabela 25) e do ramo (Tabela 26), respectivamente, oscilaram entre 0 a 10,4%, 0 a 46,4% e 11,7% a 62,5%.

B. Dillenia indica

Os coeficientes de variação para as variáveis da flor (Tabela 24), do fruto (Tabela 25) e do ramo (Tabela 26), respectivamente, oscilaram entre 0 a 8,6%, 2,2% a 12,2% e 1,9% a 74,1%.

Os valores de *t*, para diferenças entre as médias das variáveis da flor nas duas espécies, apresentam diferenças significativas no nível de 1% para todas as médias. Para diferenças entre as médias das variáveis do fruto nas duas espécies, os valores de *t* apresentam diferenças significativas no nível de 1% para todas as médias, com exceção do peso das sementes que não apresentaram diferenças significativas entre as duas espécies. Os valores de *t* para diferenças entre as médias das variáveis do ramo nas duas espécies, apresentam diferenças significativas no nível de 1% para todas as médias.

A Tabela 27 mostra as correlações significativas das variáveis estudadas em cinco plantas de *X. aromatica* e *D. indica*. Todas as correlações significativas em ambas as espécies foram invariavelmente positivas. Este levantamento indica alguns padrões característicos das espécies. Assim, *X.*



aromatica apresenta correlação entre o número de carpelos e de óvulos na flor, entre o número de folículos com sementes e o peso do fruto, entre o número de folhas e de gemas, entre o número de folhas e de ramos novos e entre o número de folhas e comprimento dos ramos. Em *D. indica*, a única correlação significativa encontrada foi entre o número total de folículos e o número de folículos com semente, justamente a única correlação não significativa em *X. aromatica*.



Tabela 24. Médias de médias, erros padrões ($\bar{X} \pm SE$) e coeficientes de variação das variáveis, estudadas em flores de *Xylopia aromatica* e *Dillenia indica*: (t para diferenças entre médias; *: $P < 0,05$; **: $P < 0,01$).

Flor	<i>Xylopia aromatica</i>		<i>Dillenia indica</i>		t
	($\bar{X} \pm SE$)	CV (%)	($\bar{X} \pm SE$)	CV (%)	
Dimensões					
Comprimento (mm)	40,22 ± 0,57	3,2	88,74 ± 0,18	0,4	81,2**
Peso fresco (g)	0,69 ± 0,02	6,0	76,16 ± 0,29	0,8	261,9**
Peso seco (g)	0,28 ± 0,02	2,0	6,83 ± 0,06	0,9	129,6**
Sépalas					
Número	3,0 ± 0,00	—	5,00 ± 0,00	—	70,7**
Comprimento (mm)	8,0 ± 0,00	—	67,16 ± 2,59	8,6	22,9**
Largura (mm)	—	—	67,57 ± 0,99	3,3	—
Pétalas					
Número	6,00 ± 0,00	—	5,00 ± 0,00	—	35,4**
Comprimento (mm)	31,14 ± 0,87	6,2	87,35 ± 0,62	1,6	52,5**
Largura (mm)	4,56 ± 0,09	4,7	51,16 ± 0,53	2,3	86,4**
Estames					
Número	311,50 ± 1,09	0,8	709,66 ± 2,15	0,7	165,3**
Comprimento (mm)	1,00 ± 0,00	—	20,28 ± 0,58	0,6	312,4**
Grãos de pólen					
Número por antera	52,54 ± 2,44	10,4	30408 ± 452	3,3	67,2**
Estimativa do número total por flor	16.823 ± 183	2,4	21.580.557 ± 298032	3,1	72,3**
Carpelos					
Número	29,00 ± 0,89	6,9	19,70 ± 0,22	2,5	10,1**
Óvulos					
Número por carpelo	5,98 ± 0,01	0,3	68,23 ± 2,15	7,0	29,0**
Número total por flor	172,78 ± 4,98	6,4	1.366,40 ± 3,80	0,6	195,2**
Pólen/óvulo	97,69 ± 3,06	7,0	15.786 ± 184	2,6	85,2**

Tabela 25. Médias de médias, erros padrões ($\bar{X} \pm SE$) e coeficientes de variação das variáveis estudadas em frutos de *Xylopia aromatica* e *Dillenia indica* (t para diferenças entre médias; *: $P < 0,05$; **: $P < 0,01$).

Fruto	<i>Xylopia aromatica</i>		<i>Dillenia indica</i>		t
	($\bar{X} \pm SE$)	CV (%)	($\bar{X} \pm SE$)	CV (%)	
Dimensões					
Comprimento (mm)	29,64 ± 0,97	7,3	103,12 ± 1,14	2,5	48,2**
Largura (mm)	8,00 ± 0,00	—	127,64 ± 3,10	5,4	50,8**
Peso (g)	6,18 ± 0,31	11,2	795,90 ± 43,30	12,2	18,9**
Número de folículos					
Total	28,84 ± 0,81	6,3	22,3 ± 0,34	3,4	7,4**
Com semente	6,98 ± 0,18	5,8	19,36 ± 0,46	5,4	24,9**
Número de sementes					
Por folículo	2,77 ± 0,13	10,7	10,23 ± 0,22	2,2	28,8**
Total	18,80 ± 0,83	9,9	201,46 ± 7,58	8,4	24,0**
Peso das sementes (g)	0,03 ± 0,001	6,7	0,03 ± 0,001	3,1	0,9
Razão fruto/flor (%)	30,57 ± 6,35	46,4	87,27 ± 2,65	6,8	8,2**

Tabela 26. Médias de médias, erros padrões ($\bar{X} \pm SE$) e coeficientes de variação das variáveis estudadas em ramos de *Xylopia aromatica* e *Dillenia indica* (t para diferenças entre médias; *: $P < 0,05$; **: $P < 0,01$).

Ramos	<i>Xylopia aromatica</i>		<i>Dillenia indica</i>		t
	($\bar{X} \pm SE$)	CV (%)	($\bar{X} \pm SE$)	CV (%)	
Número de flores	$10,96 \pm 0,04$	42,2	$0,80 \pm 0,06$	23,6	4,2**
Número de frutos	$4,36 \pm 0,18$	40,5	$0,73 \pm 0,03$	6,9	3,9**
Número de folhas	$25,87 \pm 1,74$	40,3	$8,86 \pm 0,53$	42,6	10,9**
Número de gemas	$2,54 \pm 0,27$	75,9	$0,50 \pm 0,45$	57,7	7,4**
Número de botões	$10,23 \pm 2,39$	51,4	$0,76 \pm 0,09$	40,1	4,3**
Número de ramos novos	$0,65 \pm 0,18$	62,5	$0,03 \pm 0,02$	74,1	3,4**
Comprimento do ramo (cm)	$47,38 \pm 2,47$	11,7	$4,57 \pm 0,30$	1,9	17,1**

Tabela 27. Correlações positivas e significativas, referente as variáveis estudadas em cinco plantas de *Xylopia aromatica* e *Dillenia indica*, onde **NS** é o nível de significância e **NP** o número de plantas que apresentaram a correlação.

	<i>Xylopia aromatica</i>		<i>Dillenia indica</i>	
	NS	NP	NS	NP
Número de carpelos vs número de óvulos	1 %	4	—	—
Número de flores vs número de frutos	5%	1	—	—
Número de folículos com sementes vs peso do fruto	1 % 5%	3 1	5% —	1 —
Número total de folículos vs número de folículos com semente	—	—	1 % 5%	4 1
Número de folhas vs número de gemas	1 % 5%	2 1	—	—
Número de folhas vs número de ramos novos	1 % 5%	2 2	—	—
Comprimento do ramo vs número de ramos novos	1 %	1	—	—
Número de folhas vs comprimento do ramo	1 % 5%	2 1	1 % —	2 —
Número de gemas vs número de botões	1 %	1	—	—

11. Análise de componentes principais (ACP)

Para identificar variações individuais que expliquem uma grande proporção das diferenças entre as espécies estudadas foi aplicada Análise de Componentes Principais (ACP). As variáveis utilizadas na análise foram as seguintes: para flores, o comprimento e o peso, o número e o comprimento das anteras, o número de grãos de pólen por antera, o número de carpelos, o número de óvulos por carpelo e a razão pólen/óvulo; para os frutos, o comprimento e o peso, o número total de folículos, o número de folículos com sementes, o número de sementes por folículo, o número total de sementes e o peso individual das sementes; para os ramos, o número de flores nos ramos, o número de frutos, o número de folhas, o número de gemas, o número de botões, o número de ramos laterais novos e o comprimento.

As médias das variáveis de flor, fruto e ramo, nas duas espécies, foram submetidas à ACP e os resultados são apresentados nas Figuras 32 a 36. Os diagramas foram divididos em quatro quadrantes, segundo os dois principais fatores de dependência, que explicam a maior porcentagem da distribuição. Cada fator de dependência pode ser estudado separadamente, se os valores das variáveis flor, fruto ou ramo de cada espécie forem projetados sobre os eixos ou vértices centrais. Os pontos localizados do lado direito e esquerdo da figura foram separados de acordo com a primeira componente e, aqueles localizados acima e abaixo do vértice central, distribuem-se de acordo com a segunda componente. As abreviações Xyl e Dil, significam *Xylopia aromatica* e *Dillenia indica*, respectivamente.

11.1. Flores

A matriz de correlação mostrou que 99,1% das variâncias de flores entre os indivíduos das duas espécies, são explicadas pela primeira componente principal, como pode ser visualizado na Tabela 28 e comprovada pela análise de



variância que confirma a diferença altamente significativa entre os valores médios desta componente ($F=5526,8$; $P<0,01$). A variável número de carpelos (Tabela 3) mostrou se contrapor às demais variáveis, sendo este fato responsável pela interpretação da primeira componente principal como um fator de forma da flor. Assim, eliminou-se a variável número de carpelos do conjunto de variáveis da flor e a análise foi refeita, verificando-se que a componente principal, entre as duas espécies, passa a ser um fator tamanho da flor e, neste caso, explica 99,8% da variação total.

Com a observação da Figura 32, onde constam todas as variáveis da flor, inclusive a variável número de carpelos, podemos constatar a separação das duas espécies pela primeira componente principal, fator forma, com comportamentos distintos entre as duas espécies. Na dimensão da segunda componente principal, observa-se menor variação entre os indivíduos da população de *D. indica* e maior entre os indivíduos de *X. aromatica*, que é explicada basicamente pela variabilidade do número de carpelos nesta espécie. A Figura 33, mostra a representação gráfica da ACP das variáveis da flor, após ser refeita excluindo-se o número de carpelos. Verificou-se, então, que a primeira componente principal passou a ser tamanho das flores, como pode ser observado no próprio material biológico, sendo que flores menores ocorrem em *X. aromatica* e maiores em *D. indica*. Verificou-se, também, que a população de *X. aromatica* passou a ser mais homogênea na dimensão da segunda componente principal, após a exclusão da variável número de carpelos.

11.2. Frutos

A matriz de correlação, entre as variáveis dos frutos, mostra que 84,8% das variações entre os indivíduos das duas espécies são explicadas pela primeira componente principal (Tabela 28), o que é demonstrado pela análise de variância, que confirma a diferença altamente significativa entre os valores médios das espécies nesta componente ($F=1455,3$; $P<0,01$). As variáveis número total de folículos (Tabela 13) e peso das sementes se contrapõem às demais variáveis do fruto, caracterizando uma variação com relação a forma. A



segunda componente principal, que explica 12,9% das diferenças, é também interpretada como fator forma, devido a variável peso da semente, por ser uma correlação forte ($-0,987$). A mesma constatação e o mesmo procedimento descrito em flores foram realizados para eliminação da variável número total de folículos do conjunto das variáveis dos frutos, porém, a primeira componente principal continuou sendo um fator forma, com o peso das sementes se contrapondo às demais variáveis. A observação do material biológico indica que os frutos de *X. aromatica* são compostos por folículos separados e alongados, enquanto que em *D. indica* formam uma única estrutura globosa. Com a observação da Figura 34, que corresponde a análise de todas as variáveis dos frutos, podemos constatar comportamentos distintos entre as duas espécies, que podem ser separadas totalmente pela primeira componente principal.

11.3. Ramos

Para as variáveis dos ramos, a análise de componentes principais mostra que 84,7% das variações entre os indivíduos das duas espécies é explicada pela primeira componente principal (Tabela 28). Isto é também mostrado pela análise de variância que confirma a diferença altamente significativa entre os valores médios das espécies nesta componente ($F=631,4$; $P<0,01$). Todas as variáveis apresentaram o mesmo comportamento, caracterizando um fator tamanho como componente principal, o que pode ser comprovado pela ocorrência em *X. aromatica* de ramos maiores em comparação aos de *D. indica*. Na dimensão da segunda componente principal, que explica apenas 10,5% das diferenças e representa fator forma, as variáveis número de gemas e de ramos laterais novos se contrapõem a variável número de flores nos ramos (Tabela 20).

Com a observação da Figura 35, podemos constatar comportamentos distintos das duas espécies, a população de *D. indica* é bastante homogênea na dimensão da segunda componente principal.



11.4. Flores, frutos e ramos

A análise de componentes principais também foi realizada entre todas as variáveis da flor, do fruto e do ramo, e mostrou que a proporção de 89,6% das diferenças entre as duas espécies é explicada pela primeira componente principal, que é uma componente de forma e separa as duas espécies (Tabela 29). A análise de variância confirma a diferença altamente significativa entre os valores desta componente ($F=6435,5$; $P<0,01$), onde as variáveis de ramos se contrapõem às de flor (com exceção do número de carpelos) e as de frutos (com exceção do número total de folículos e o peso das sementes). A Figura 36 mostra novamente os comportamentos distintos das duas espécies, separadas pela primeira componente principal.

Refazendo-se esta análise, após eliminar a variável número de carpelos da flor, o comportamento das demais variáveis não se alterou e a análise de componentes principais mantém-se sem modificações significativas.

Tabela 28. Análise de componentes principais com a proporção das diferenças entre as espécies estudadas (%) na dimensão da primeira e segunda componente principal; e os valores obtidos de cada variável das flores, frutos e ramos em *Xylopia aromatica* e *Dillenia indica*.

Variáveis	Primeira componente	Segunda componente
FLORES	99,1%	0,1%
Comprimento da flor	-0,354	-0,215
Peso da flor	-0,355	-0,119
Número de anteras	-0,355	-0,140
Comprimento das anteras	-0,355	-0,111
Número de grãos de pólen por antera	-0,355	-0,120
Número de carpelos	0,345	-0,934
Número de óvulos por carpelo	-0,354	-0,080
Razão pólen/óvulo	-0,355	-0,123
FLORES (sem número de carpelos)	99,8%	0,1%
Comprimento da flor	-0,378	0,260
Peso da flor	-0,378	0,156
Número de anteras	-0,378	0,322
Comprimento das anteras	-0,378	0,168
Número de grãos de pólen por antera	-0,378	-0,132
Número de óvulos por carpelo	-0,377	-0,833
Razão pólen/óvulo	-0,378	-0,044
FRUTOS	84,8%	12,9%
Comprimento do fruto	-0,409	-0,060
Peso do fruto	-0,406	-0,018
Número total de folículos	0,387	0,076
Número de folículos com sementes	-0,408	-0,021
Número de sementes por folículo	-0,407	-0,107
Número total de sementes	-0,407	-0,065
Peso das sementes	0,141	-0,987
RAMOS	84,7%	10,5%
Número de flores	-0,386	-0,506
Número de frutos	-0,379	-0,161
Número de folhas	-0,407	-0,086
Número de gemas	-0,354	0,501
Número de botões	-0,406	-0,090
Número de ramos laterais	-0,324	0,649
Comprimento do ramo	-0,400	-0,173

Tabela 29. Análise de componentes principais com a proporção das diferenças entre as espécies estudadas (%) na dimensão da primeira e segunda componente principal; e os valores obtidos em cada variável, quando consideradas em conjunto em *Xylopia aromatica* e *Dillenia indica*.

Variáveis	Primeira componente	Segunda componente
PROPORÇÃO	89,6%	6,0%
Comprimento da flor	-0,225	-0,020
Peso da flor	-0,225	-0,014
Número de anteras	-0,225	-0,018
Comprimento das anteras	-0,225	-0,014
Número de grãos de pólen por antera	-0,225	-0,009
Número de carpelos	0,217	0,100
Número de óvulos por carpelo	-0,224	0,006
Razão pólen/óvulo	-0,225	-0,010
Comprimento do fruto	-0,225	-0,035
Peso do fruto	-0,223	-0,003
Número total de folículos	0,211	0,088
Número de folículos com sementes	-0,224	0,013
Número de sementes por folículo	-0,224	-0,065
Número total de sementes	-0,224	-0,026
Peso das sementes	0,073	-0,751
Número de flores	0,207	0,265
Número de frutos	0,204	0,033
Número de folhas	0,223	0,036
Número de gemas	0,185	-0,289
Número de botões	0,224	0,066
Número de ramos	0,175	-0,488
Comprimento do ramo	0,222	0,109

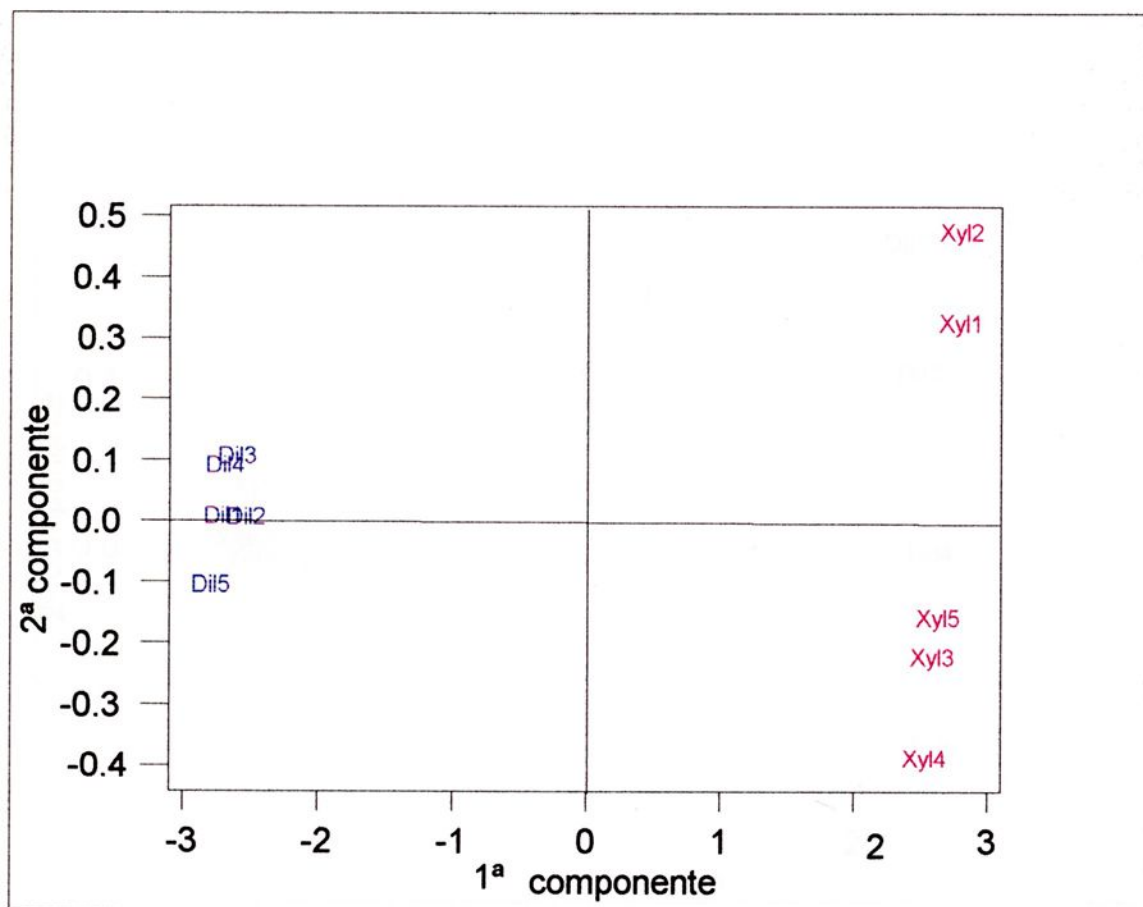


Figura 32. Análise de componentes principais das flores de *Xylopia aromatica* (Xyl) e *Dillenia indica* (Dil).

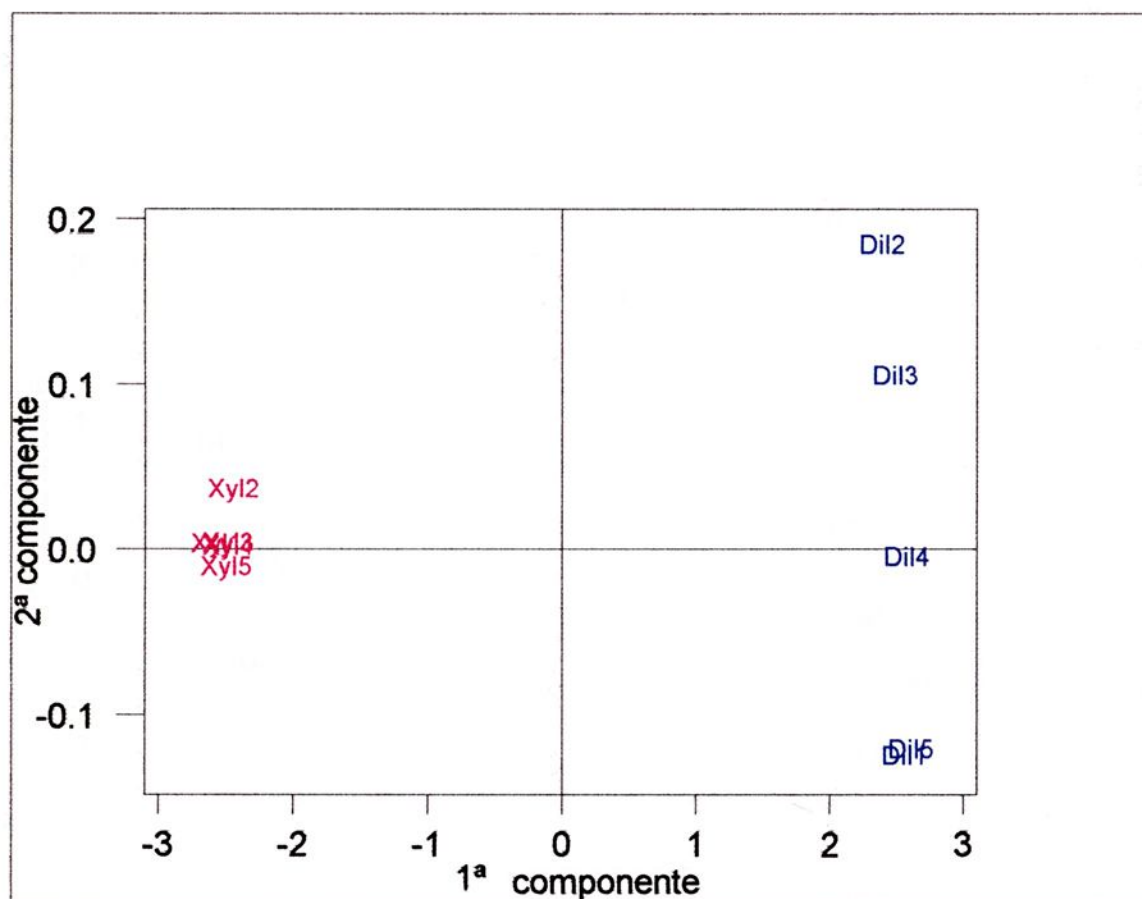


Figura 33. Análise de componentes principais das flores (sem número de carpelos) de *Xylopia aromatica* (Xyl) e *Dillenia indica* (Dil).

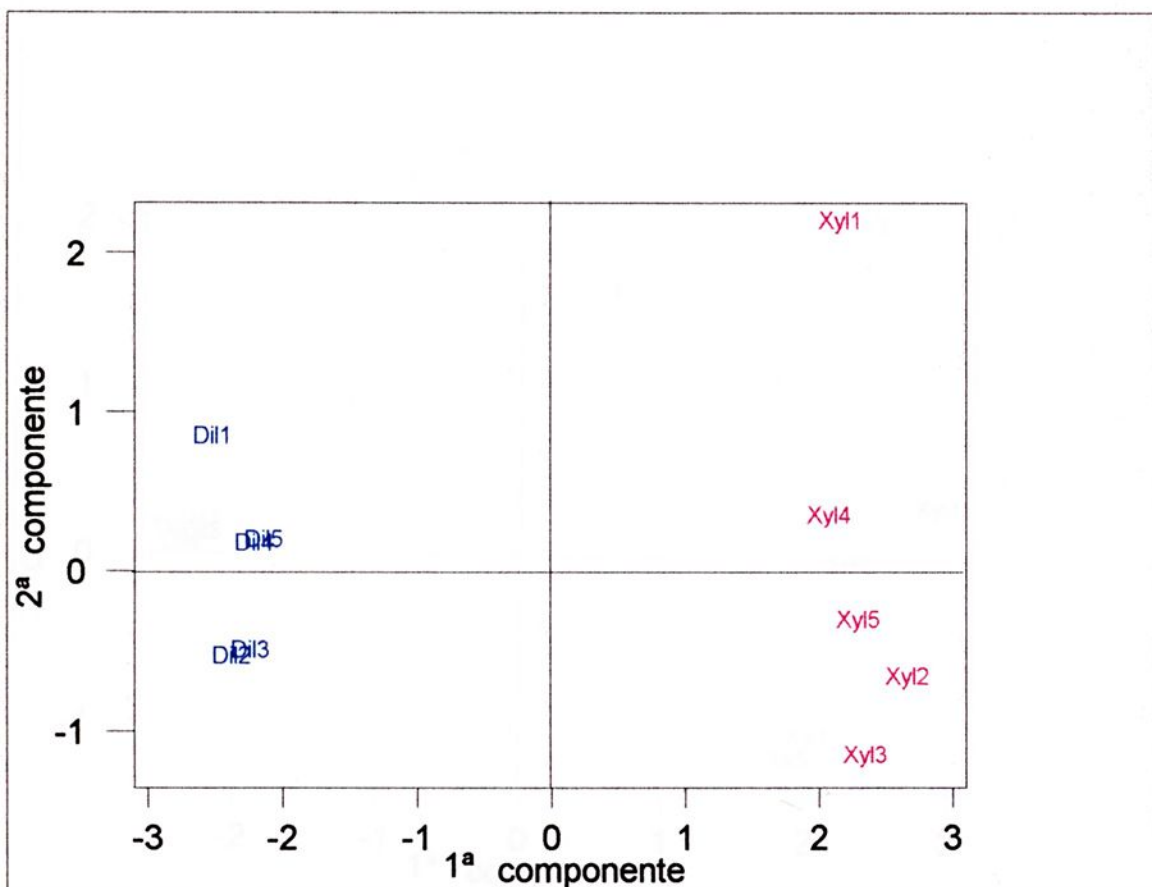


Figura 34. Análise de componentes principais dos frutos *Xylopia aromatica* (Xyl) e *Dillenia indica* (Dil).

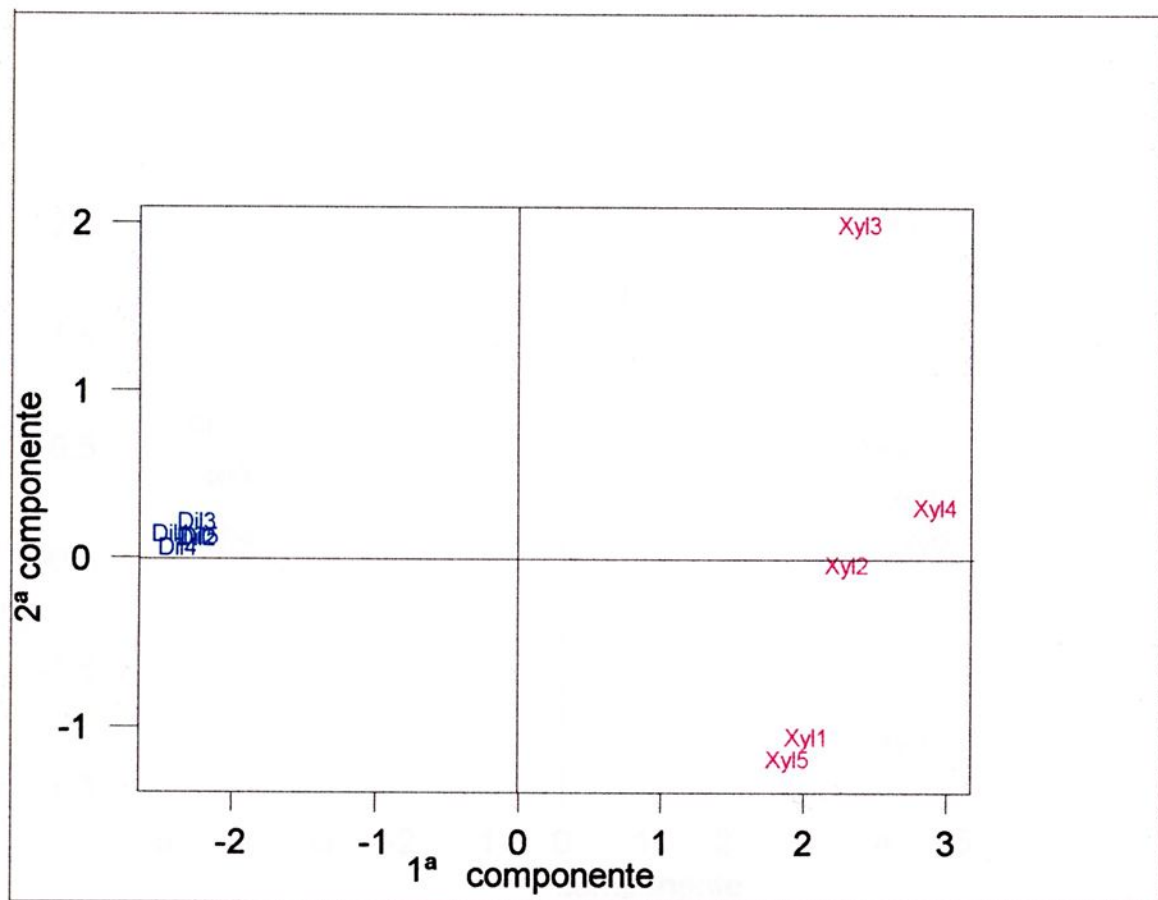


Figura 35. Análise de componentes principais dos ramos de *Xylopia aromatica* (Xyl) e *Dillenia indica* (Dil).

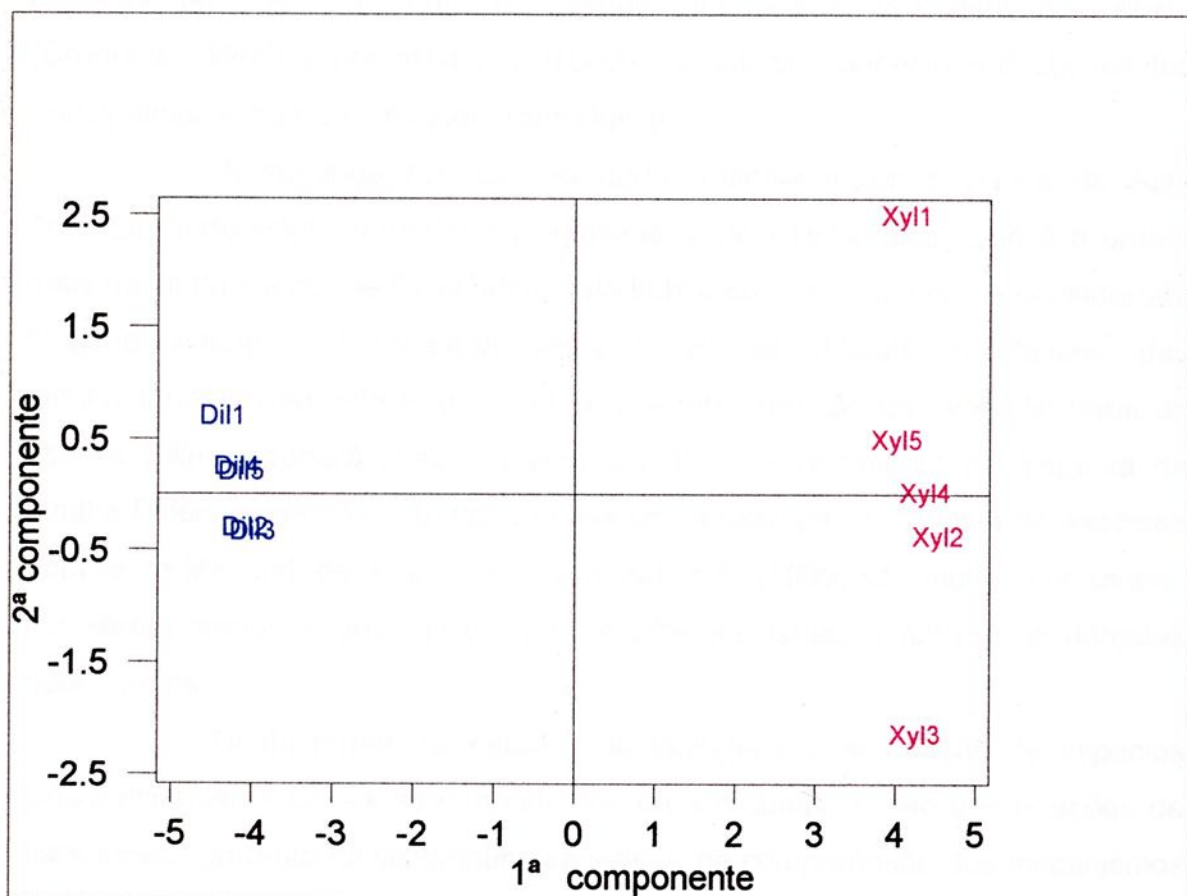


Figura 36. Análise de componentes principais do conjunto de variáveis de *Xylopia aromatica* (Xyl) e *Dillenia indica* (Dil).

IV. DISCUSSÃO E CONCLUSÕES

Neste estudo foram abordados aspectos da reprodução de duas espécies filogeneticamente basais, uma delas, *Xylopia aromatica*, nativa da América do Sul, pertencente à família Annonaceae, ordem Magnoliales, subclasse Magnoliidae, sendo esta considerada a mais primitiva de todas as classes de Angiospermas. O estudo dos membros da subclasse Magnoliidae é de especial interesse, pois as demais subclasses são derivadas desta (Cronquist, 1988) e por existirem aspectos ainda desconhecidos desta família, principalmente quanto à biologia reprodutiva.

A segunda espécie estudada, *Dillenia indica* é nativa da Ásia Tropical, pertencente à família Dilleniaceae, ordem Dilleniales. Esta é a ordem mais basal da subclasse Dilleniidae, esta subclasse, por sua vez, é considerada filogeneticamente intermediária entre todas as demais subclasses das dicotiledôneas. Segundo Endress (1997), a interpretação da evolução floral do gênero *Dillenia* poderá contribuir com o melhor entendimento da filogenia da família Dilleniaceae. Os estudos que avaliem a biologia reprodutiva de espécies nativas da Malásia, de acordo com Momose *et al.* (1998) são muito importantes, por serem menos freqüentes do que estudos de espécies nativas de florestas neotropicais.

Desta forma, os estudos da biologia de reprodução de espécies filogeneticamente basais são importantes para a compreensão das relações de parentesco, portanto na sistemática vegetal, e na compreensão dos mecanismos genéticos de evolução. Assim, o estudo das estimativas reprodutivas constitui a base para se entender o curso das mudanças evolutivas, como, por exemplo, a diversidade floral e a co-evolução de animais visitantes, contribuindo com o esclarecimento da sua origem (Campbell *et al.*, 1991).

Durante a evolução da flor podem ser verificadas certas tendências como a redução no número das partes florais, mudança de simetria para assimetria, disposição das partes florais de espiral para cíclica, partes em número cada vez mais definidos, partes independentes para partes fusionadas e flores bissexuadas para flores unissexuadas (Cronquist, 1988; Takhtajan, 1991;



Neal et al., 1998).

As flores de *X. aromatica* e *D. indica* são consideradas primitivas por apresentarem numerosos estames e carpelos, ausência de fusão das partes, simetria radial e flores bissexuadas. As duas espécies, porém, apresentam perianto diferenciado em cálice e corola e com segmentos em número definido e disposição cíclica das partes florais. Também, em *X. aromatica* a corola apresenta uma especialização na formação da câmara de polinização. Nesta espécie os numerosos estames são todos idênticos entre si, o que não ocorre em *D. indica*, pois os estames, também numerosos, apresentam uma diferenciação no tamanho, o que sugere uma possível especialização.

Os estames, em ambas as espécies estudadas, são semelhantes entre si, dispostos em ciclos, sem filete, laminares e com dois pares de sacos polínicos. O tipo primitivo de estame, geralmente é aceito como sendo laminar, sem diferenciação de filamento e antera e com dois pares de sacos polínicos sobre o tecido estéril (Cronquist, 1988; Endress & Hufford, 1989; Takhtajan, 1991, e outros). No entanto, uma posição contrária é defendida por Gottsberger (1974). Segundo este autor, o tipo primitivo de estame teria sido arredondado, unifacial e truncado com tecas terminais, como ocorre em *Drimys* (Winteraceae). De acordo com Gottsberger (1974), o tipo geralmente considerado como primitivo e encontrado em algumas Magnoliaceae, é na verdade, uma modificação para a proteção dos grãos de pólen em flores especializadas para a polinização por besouros. Carlquist (1969), também apresenta semelhante concepção. Porém, Endress & Hufford (1989) consideram que a posição terminal das tecas, como ocorre em Winteraceae, indica ser restrita a flores com filamento curto e com anteras densamente compactadas. Portanto, é provável que os estames de *X. aromatica* e *D. indica* teriam sofrido relativamente poucas modificações a partir da condição ancestral.

Tanto *X. aromatica* como *D. indica* apresentam gineceu apocárpico, formados por 25 a 30 carpelos, sendo todos idênticos entre si e contendo vários óvulos. O gineceu nas duas espécies diferem pelo fato dos carpelos de *X. aromatica* serem totalmente livres, enquanto que os de *D. indica* são soldados dorsalmente. Também, o estilete de *D. indica* apresenta-se largamente expandido, para formar uma lâmina que comporta o estigma no seu ápice, o que



sugere uma possível especialização.

Wyatt (1981) considerou que o número de óvulos por ovário é relativamente constante em plantas da mesma espécie, devido a seleção estabilizadora, e que a variação no número de óvulos no ovário deve ser menor do que a variação no número de sementes. Com os resultados da análise da morfometria floral, verificamos pouca variação no número de óvulos por carpelo, tanto em *X. aromatica* como em *D. indica* (Tabela 3).

Existe uma grande diversidade de opiniões sobre a posição da flor ou da inflorescência nas Angiospermas primitivas. Gottsberger (1974) comentou que a posição lateral das flores ou inflorescências é mais comum as Magnoliales do que a posição terminal e ocorre nos membros provavelmente mais primitivos. Por outro lado Takhtajan (1991) declara que entre as Angiospermas atuais, as flores solitárias terminais ou laterais, provavelmente representam inflorescências reduzidas e Cronquist (1988) ainda supôs ser razoável que cada flor primitivamente ocorreu na posição terminal do seu próprio ramo. Tanto em *X. aromatica* como em *D. indica* as flores são solitárias, porém as duas espécies diferem quanto à posição da flor no ramo, sendo lateral em *X. aromatica* e terminal em *D. indica*.

Desta forma, as flores de *X. aromatica* e *D. indica* apresentam um complexo de características primitivas e derivadas, porém com predominância de características relativamente primitivas.

As plantas ao contrário da maioria dos animais, não se movem para procurar comida, abrigo, ou para fins reprodutivo. A maioria das Angiospermas, entretanto, desenvolveram uma série de características florais que atraem insetos e outros animais, que transportam de forma direcionada os grãos de pólen contendo os gametas masculinos (Ram *et al.*, 1992). Em *X. aromatica* e *D. indica* a associação de aroma adocicado e a cor evidente, aparentemente seriam os atrativos florais, enquanto que a recompensa dos polinizadores seria os numerosos grãos de pólen, visto que, em ambas as espécies estudadas, as flores não possuem nectários ou estaminódios e não apresentam sinais de predação. Os grãos de pólen, portanto, seriam a única recompensa, o que está de acordo com a generalidade dos conceitos a respeito da polinização em plantas primitivas (Cronquist, 1988).



A relação planta-polinizador é uma associação de longa data em que as Angiospermas e insetos conviveram e evoluíram em conjunto devido à dependência mútua (Pellmyr *et al.*, 1990). Neste contexto, é importante destacar a relação planta-polinizador como exemplo das interações evolutivas.

Segundo Thien (1980), as flores das Angiospermas primitivas atuais exibem três modelos distintos de polinização por insetos: Diptera, Thyssanoptera e Coleoptera, pois são os três grupos de insetos representados nos fósseis do Cretáceo, sendo que a cantarofilia (polinização por besouros), segundo Gottsberger & Silberbawer-Gottsberger (1988) e Endress (1990), teria sido o mais freqüente. Porém, Lloyd & Wells (1992) e Endress (1993) sugeriram que moscas seriam os polinizadores mais antigos. No entanto, a opinião geral, de acordo com as observações atuais, destacam os besouros como o principal grupo de polinizadores das primeiras Angiospermas. De qualquer forma, sabe-se que os besouros não foram os únicos polinizadores (Bernhardt & Thien 1987; Gottsberger, 1988; Lloyd & Wells, 1992). Bernhardt & Thien (1987), em estudo de espécies de Magnoliales, destacaram os trips como polinizadores casuais das Angiospermas primitivas. Lewis (1973) e Mound & Marullo (1996) descrevem os trips como insetos portadores de asas e capazes de se movimentar entre as plantas próximas, o vento contribuindo com a dispersão destes pequenos insetos para plantas mais distantes.

Os trips são suficientemente pequenos (1 a 3 mm de comprimento) para passar pelos orifícios presentes na junção das pétalas internas que circundam a câmara de polinização das flores de *X. aromatica*. Desta maneira, as pétalas internas da flor servem como peneira, uma vez que insetos maiores são impedidos de entrarem na câmara de polinização. Porém, os trips não podem ser considerados polinizadores eficientes, pois poucos grãos de pólen aderem aos seus corpos pequenos e lisos. A ineficiência dos trips como polinizadores de *X. aromatica* é atestada pelo fato de que apenas 4,98% dos carpelos desenvolvem folículos e apenas 2,3% dos óvulos formam sementes (Tabela 12). A auto-incompatibilidade de *X. aromatica* também teria um papel na baixa produção de folículos e sementes, pois os carpelos necessariamente precisam ser polinizados por grãos de pólen de outra planta.

Craig *et al.* (1991) em estudos entomológicos de *X. aromatica*



realizados em Três Marias (MG), relataram que os botões são predados por besouros Curculionidae e onze espécies de formigas, causando danos nos botões florais em diferentes níveis de severidade. Gottsberger (1994) registrou grandes coleópteros de diversas famílias (Meloidae, Curculionidae e Chrysomelidae) como predadores de flores de *X. aromatica*, porém raramente atingindo a câmara de polinização. Observações no presente trabalho não indicaram nenhum dano floral provocado por insetos. Gottsberger também registrou a visita de pequenos besouros *Cillaeus* (Nitidulidae), semelhantes aos trips em tamanho e forma, que penetram na câmara de polinização, o que é concordante com as observações obtidas no presente trabalho, embora de esporádica ocorrência.

Gottsberger (1989 a, b) afirmou que a maioria das espécies da família Annonaceae são polinizadas exclusivamente por Coleoptera. Neste contexto é interessante a observação de trips como os principais polinizadores na população de *X. aromatica* deste estudo.

Bernhardt & Thien (1987) consideram que a visitação de abelhas é comum nos registros das Angiospermas primitivas. Os autores destacaram ainda, que abelhas primitivas (Hylacinae) polinizam flores de *Tasmania* spp., uma Winteraceae primitiva atual dióica, nativa da Nova Guiné. Porém, a eficiência desta abelha como polinizadora é questionável, uma vez que a recompensa são os grãos de pólen e conseqüentemente as flores femininas dificilmente seriam visitadas. Cronquist (1988) considera que nas Magnoliales as abelhas são de ocorrência rara e, quando ocorrem, a polinização é ineficiente. Thien (1974) observou abelhas produtoras de mel visitando flores de algumas espécies de *Magnolia*, porém também considerou-as como polinizadoras ineficientes. Todavia, Endress (1997) descreveu a atuação eficiente da abelha *Xylocopa* em algumas espécies de *Dillenia* (*D. alata*, *D. philippinensis*, *D. sufruticosa* e *D. indica*) e considera a disposição dos órgãos reprodutivos especializada à polinização por estes insetos. Segundo o autor, quando as abelhas visitam a flor para coletar grãos de pólen dos estames curtos, elas acabam esbarrando nos estames longos e recurvados com poros apicais, o que leva a deposição de grãos de pólen no dorso das abelhas. Em seguida, estes grãos de pólen são transferidos para os estigmas que estão localizados no



ápice dos estiletes expandidos e recurvados.

Descartando algumas visitas esporádicas e casuais por parte de besouros, em *D. indica* a abelha *Trigona spinipes* (Hymenoptera) foi o único visitante constatado que efetuava polinização. Estas abelhas são encontradas em grande número nas flores, movimentando-se constantemente durante longos períodos, durante os quais coletam grãos de pólen nas anteras curtas e fazem contato com sua região dorsal nos estames maiores e com os estigmas. *T. spinipes* claramente atua tanto na autopolinização como na polinização cruzada. A autopolinização seria eficaz, uma vez que foi constatada a autocompatibilidade e a maturação simultânea dos sexos em *D. indica*. A eficiência de *T. spinipes* como polinizador, associada à especialização dos órgãos reprodutivos da flor, é atestada pela elevada taxa de produção dos folículos a partir dos carpelos (85,76% - Tabela 12).

Janzen (1968) descreveu a destruição de partes florais ocasionada pelas abelhas *Trigona spinipes* em *Passiflora*. Entretanto, Snow (1982) relatou que estas abelhas somente coletam pólen e ocasionalmente esbarram nos estigmas enquanto se movimentam entre as anteras, contribuindo para a polinização. Foi constatado que nas flores de *D. indica*, *T. spinipes* não provoca danos, mas se limitam a saquear os estames curtos.

Existem citações de trabalhos antigos que relatam a polinização por besouros em *Hibbertia hypericoides* (Dilleniaceae), no entanto Hawkeswood (1989) é contrário a estes apontamentos, concluindo que o besouro é somente um visitante, não contribuindo para a polinização que é realizada por abelhas. Em *D. indica*, raras vezes observou-se a presença de besouros, limitando-se apenas ao papel de visitantes esporádicos.

Quanto à evolução dos polinizadores das flores de *D. indica*, podemos admitir que os ancestrais desta espécie foram possivelmente polinizados por besouros, mas certamente os representantes atuais exibem uma condição floral derivada e eficiente para a polinização por abelhas. Segundo Bernhardt (1984 e 1986), a especialização floral em *Hibbertia* (Dilleniaceae) inclui sua simetria e a disposição dos órgãos reprodutivos, fatores que contribuem para a eficiente polinização por abelhas. No entanto, danos ao perianto ocasionados por besouros são verificados. Em *D. indica* a



especialização envolve o tamanho e disposição dos estames, bem como a localização dos estigmas.

A investigação dos sistemas reprodutivos é de especial interesse para se entender a evolução dos grupos vegetais ao longo do tempo. É amplamente aceito que uma das causas para o sucesso das Angiospermas durante o período Cretáceo foi a origem e o estabelecimento de mecanismos eficientes que impedissem a autofecundação e promovessem a polinização cruzada (Whitehouse, 1950; De Nettancourt, 1977; Bell, 1995; Stebbins, 1950). A auto-incompatibilidade seria o principal destes mecanismos, sendo que a ocorrência é freqüente nas Angiospermas primitivas atuais (Thien, 1974 e 1980; Godley & Smith 1981; Thien *et al.*, 1983 e Lloyd & Wells, 1992).

O fenômeno da auto-incompatibilidade está bem representado no grupo mais basal de Angiospermas atuais. Endress (1990) registra 11 famílias de Magnoliidae que apresentam auto-incompatibilidade, enquanto que 13 são autocompatibilidade. Segundo Stebbins (1957) e De Nettancourt (1977), as famílias predominantemente autocompatíveis perderam a auto-incompatibilidade devido ao processo de colonização de novos ambientes. A perda da auto-incompatibilidade conferiria maior segurança de fecundação, bem como a propagação de biótipos menos variáveis. Exemplos de autocompatibilidade em Magnoliidae são encontradas em Winteraceae invasoras e em oito espécies testadas de *Annona* e *Rollinia* (Gottsberger 1989; Gottsberger *et al.*, 1980; Gottsberger 1988).

Okada (1990) afirmou ser a autopolinização espontânea um fenômeno comum na família Annonacea. Este autor relatou o caso de *Polyalthia littoralis*, em que as suas flores apresentam posição pendida e anteras densamente dispostas em torno do estigma, que recebem os grãos de pólen liberado das anteras pelo balançar das flores. Os testes de autopolinização espontânea em *X. aromatica* (Annonaceae) demonstrou sua não ocorrência ocasionado pela posição ereta das flores e a defazagem no tempo de maturação dos órgãos reprodutivos (protoginia).

Os testes de autopolinização manual demonstrou *X. aromatica* ser auto-incompatível, o que seria reforçada pela protoginia demonstrada. Segundo Baker *et al.* (1983) e Jordano (1993), a protoginia aumenta a freqüência de



fecundação cruzada e é de ocorrência freqüente nas espécies basais como as Magnoliidae, sendo geralmente associada à completa separação temporal das fases feminina e masculina.

Do ponto de vista da auto-incompatibilidade como condição primitiva e fundamental no estabelecimento das Angiospermas, podemos considerar que seria de ocorrência natural em espécies filogeneticamente basais. Desta forma, podemos supor que *X. aromatica* conservou a auto-incompatibilidade durante a sua evolução.

Neste contexto, é interessante constatar o fenômeno da autocompatibilidade em *D. indica* (Tabela 9), espécie também considerada primitiva. Assim, pode-se supor que os ancestrais desta espécie teriam sido auto-incompatíveis e que esta qualidade foi perdida durante a evolução. De Nettancourt (1977) apresentou quatro causas principais para a perda de auto-incompatibilidade: a) a fecundação cruzada seria essencial apenas na fase crucial do estabelecimento de uma espécie nova e, assim, quando superada esta fase, a perda de auto-incompatibilidade seria tolerada (Lewis & Crowe, 1958); b) a autocompatibilidade confere maior segurança reprodutiva sob condições em que a polinização se torna precária (Stebbins, 1957); c) a autocompatibilidade é adaptativa nos casos de dispersão de sementes isoladas a longas distâncias, pois possibilita a formação de nova geração, a partir de uma única planta (Baker, 1955) e d) em plantas colonizadoras, a autocompatibilidade facilita a propagação de um biótipo bem adaptado, por gerar progênie menos variável (Stebbins, 1950).

Cruden (1977) estabeleceu a razão pólen/óvulo visando caracterizar os sistemas de hibridização. Neste estudo, índices altos indicam xenogamia obrigatória e xenogamia facultativa, enquanto que índices médios e baixos, autogamia facultativa e obrigatória e cleistogamia, respectivamente. O autor propôs que a relação entre a quantidade de grãos de pólen e quantidade de óvulos produzidos seria um indicador do sistema reprodutivo presente em uma espécie.

Mione & Anderson (1992), indicam que em espécies auto-incompatíveis de *Solanum* a razão pólen/óvulo foi significativamente superior a das espécies autocompatíveis. Este resultado foi concordante com a afirmação



de Cruden (1973), de que espécies auto-incompatíveis e, portanto, de polinização cruzada, produzem maior quantidade de grãos de pólen por óvulo, quando comparadas com espécies relacionadas, porém autocompatíveis e autopolinizadas. Entretanto, nos estudos de Ramirez & Seres (1994) em 25 espécies de monocotiledôneas herbáceas de floresta tropical, as razões pólen/óvulo não foram estatisticamente diferentes entre espécies autocompatíveis e auto-incompatíveis e entre espécies autogâmicas e xenogâmicas.

De acordo com a tabela apresentada por Cruden (1977), a razão pólen/óvulo de 15.786,4 (Tabelas 8 e 24) determinada para a espécie *D. indica* seria bastante alta, especialmente por se tratar de uma espécie autocompatível. Ainda mais se compararmos com o índice de 97,69 referente a *X. aromatica*, uma espécie auto-incompatível. Segundo Preston (1986), a tabela de Cruden não pode ser um padrão único para a avaliação do sistema reprodutivo, por ter sido baseada em um número pequeno de espécies, com pouca afinidade entre si. Preston (1986) considerou que a razão pólen/óvulo só deve ser utilizada apenas quando existe um conjunto de informações confiáveis que permita uma interpretação mais correta.

Existem fortes razões biológicas para a alta razão pólen/óvulo observada em *D. indica*, pois pólen é evidentemente a única recompensa que a flor oferece aos seus polinizadores e a produção de pólen tem de ser suficientemente grande para atender as duas funções, polinização e recompensa. Outro fator a ser considerado é o fato da flor ser de um tipo aberto e pouco especializada, sem adaptações para atrair e se beneficiar dos polinizadores mais eficientes na transferência precisa de pólen, o que minimizaria o desperdício.

Pode ser que a alta produção de pólen demonstre que a autocompatibilidade de *D. indica* seja uma aquisição mais recente da espécie e os genes determinantes desta alta produção de grãos de pólen ainda não tenham sido eliminados. Certamente seus ancestrais não muito remotos teriam sido auto-incompatíveis, sendo beneficiados por uma elevada razão pólen/óvulo. Desta forma, podemos concluir que diferentes fatores podem estar influenciando a razão pólen/óvulo. Segundo Preston (1986), espécies com diferentes histórias



evolutivas podem ter diferentes índices, mesmo tendo sistemas reprodutivos semelhantes.

De qualquer forma, é interessante constatar em *X. aromatica* uma razão pólen/óvulo de 97,69, pois de acordo com Cruden (1977) não seria um valor bastante elevado, especialmente por se tratar de uma espécie auto-incompatível.

Vários autores documentaram o fato de que muitas plantas hermafroditas exibem baixos níveis de formação de frutos relativos à produção de flores (Stephenson, 1981, 1984; Sutherland & Delph, 1984; Sutherland, 1986a e 1986b; Coleman, 1992; Guitian, 1993; Pereira, 1994). Foi verificado, como acontece com a grande maioria das plantas hermafroditas, que a produção de frutos em *X. aromatica* foi notavelmente inferior em relação ao número de flores produzidas. Constatou-se que a população estudada apresentou perdas de aproximadamente 69,4% na produção, sendo que apenas 30,5% das flores produziu frutos maduros (Tabela 25).

As análises de correlação entre flores e frutos de *X. aromatica* (Tabela 11), não indicou correlações entre o número de flores e frutos, assim a produção maior de flores não garantiu a maior produção de frutos. Nestes casos, as plantas estariam investindo recursos na produção de flores que não resulta na formação de frutos. Mesmo assim, é geralmente aceito que a produção excessiva de flores é funcional, pois senão a seleção natural teria agido para a eliminação do excesso de produção de flores.

Stephenson (1980, 1981, 1984) e Stephenson & Winsor (1986) propuseram quatro possíveis explicações para justificar o excesso de flores. Segundo os autores, este excesso seria consequência de: a) limitação do polinizador; b) disponibilidade imprevisível de recursos; c) predação de sementes e a mortalidade de frutos; e, d) seleção para a qualidade de frutos e sementes, esta última sendo apoiada, também por Bawa e Webb (1984). Cohen & Dukas (1990) apontam a possibilidade de ocorrer desperdício de recursos investidos pela planta na produção de flores em excesso e propuseram um modelo matemático para quantificar o nível ideal de alocação de recursos gastos no processo reprodutivo.

Uma das hipóteses que visa atribuir função ao excesso de flores



propõe que estas serviriam para tornar a planta mais atraente aos seus polinizadores, o que resultaria em maiores taxas de fecundação (Willson & Rathcke, 1974; Willson & Price 1980; Stephenson, 1979; Willson & Shemske, 1980). Esta hipótese é pertinente apenas se a planta necessitar de polinizadores para a formação de frutos e se isto for limitado pela disponibilidade de pólen. Em *X. aromatica* a polinização das flores é dependente dos insetos, a organização floral, a auto-incompatibilidade e a protoginia indicam que os polinizadores são necessários na produção de frutos, porém seus polinizadores mostram-se ineficientes no transporte dos grãos de pólen.

Outra hipótese proposta por Ehrlén (1991) é que o excesso de flores constituiria uma reserva de ovários, caso ocorra mortalidade de flores durante a floração, assim, a planta conseguiria manter o padrão de produção de frutos pelas flores sobreviventes. Já Queller (1983), Sutherland & Delph (1984), Sutherland (1986 a, 1986 b, 1987) e Bertim & Sullivan (1988) consideraram que as flores em excesso, embora morfologicamente hermafroditas, funcionam puramente como doadoras de pólen. Esta afirmativa, segundo Guitian (1993) não foi confirmada experimentalmente. No entanto, Willson & Price (1977, 1980) e Stephenson (1979, 1981) concluíram que a produção de frutos poderia ser inferior em espécies que apresentam grande número de flores vistosas, pois o excesso seria destinado exclusivamente para a atração e recompensa de polinizadores.

Em *X. aromatica*, foi constatado uma baixa produção de frutos a partir de muitas flores vistosas produzidas (Tabela 12). Tal fato possivelmente esteja associado a dois fatores: a ineficiência dos polinizadores (trips) e a auto-incompatibilidade das flores. Considerando que mesmo sendo possível o deslocamento dos trips entre as plantas, parece pouco provável que isto aconteça com frequência, uma vez que existe abundância de alimento em uma única flor. Considerando-se a grande disponibilidade de alimento nas várias flores de uma única planta, admite-se que a movimentação entre plantas não deve ser tão necessária. A constatação de que poucos estigmas recebem grãos de pólen, pois apenas 4,98% dos carpelos formaram folículos (Tabela 12), também aponta para a ineficiência dos polinizadores, aliado ao fato de que a fecundação somente ocorreria se houvesse transporte de pólen entre diferentes



plantas.

Em *D. indica*, os resultados indicaram apenas um pequeno excesso de flores, pois cerca de 87% das flores produzidas pela planta formaram frutos maduros (Tabela 12), possivelmente em consequência do sistema de polinização mais eficiente, aliado à autocompatibilidade. Também, pode-se considerar que a formação de frutos nesta espécie exige um grande investimento por parte da planta mãe, uma vez que os frutos são grandes e a maturação envolve vários meses. Assim, os recursos disponíveis teriam de ser adequados para o número de flores e frutos produzidos.

As plantas utilizam-se de mecanismos que regulam o investimento energético durante o período reprodutivo. Os recursos alocados para a função reprodutiva da planta mãe são divididos entre o número e o peso de frutos e de sementes. Investigar os fatores que limitam a produção de frutos e sementes, entre a antese e a dispersão, e determinar se a abscisão de flores e frutos exerce alguma função no controle do número e qualidade da descendência, tem sido o propósito de vários estudos (Janzen, 1977; Stephenson, 1981).

Todos os carpelos de uma flor, tanto de *D. indica* como de *X. aromatica*, têm o mesmo potencial de formar folículos, que por sua vez apresentam o mesmo potencial para formar sementes, independentemente da posição dos carpelos na flor. Esta constatação tem dois significados: primeiro, todos os carpelos são igualmente férteis e, segundo, a atividade dos polinizadores é homeogênea em toda a flor.

Presumivelmente, os carpelos de um gineceu, tanto em *D. indica* como em *X. aromatica*, são igualmente supridos de nutrientes. Se igualdade de peso implica em igualdade de reservas e de desenvolvimento do embrião, as sementes destas espécies deveriam ser igualmente competitivas entre si, em relação a estes fatores, independentemente da posição do gineceu em que se originaram.

Janzen *et al.* (*apud* Bawa & Webb, 1984) argumentaram que a produção de frutos e sementes é limitada pelo polinizador e que a produção pode ser aumentada pela polinização manual, o que resultaria em realocação de recursos de outras partes da planta, podendo afetar outros componentes do valor adaptativo, tais como a sobrevivência e a fecundidade. Segundo



Stephenson (1981), a polinização manual também poderia esgotar as reservas armazenadas para uso na próxima floração ou ainda diminuir a produção de flores ou frutos durante o período de amadurecimento dos frutos assim produzidos (Bawa & Webb, 1984). No entanto, é geralmente aceito que a polinização manual pode resultar em um aumento na produção de frutos, porém ainda assim, os níveis de aborto de flores, frutos e sementes manteriam-se altos, mesmo não ocorrendo limitação de pólen.

Através da análise morfométrica da produção de sementes por folículo (Tabelas 17 e 18 e Figura 16), observou-se que a maioria dos folículos em *X. aromatica* produz de 1 a 4 sementes e em *D. indica* produz de 8 a 12 sementes. O maior número encontrado em *D. indica* aparenta ser resultado da atuação mais eficiente dos polinizadores aliada à autocompatibilidade.

Nas duas espécies estudadas, a produção de sementes foi muito inferior ao número de óvulos por flor (Figura 8), sendo que apenas 10,8% dos óvulos formaram sementes em *X. aromatica* e 14,7% em *D. indica*, o que demonstra baixas fecundidades, pois poucos óvulos culminam na formação de sementes. No entanto, vale ressaltar que o resultado final do processo reprodutivo mostrou-se suficiente, pois o número de sementes produzido é suficiente para perpetuar as espécies.

Uma baixa produção de sementes pode ser devido à ausência de polinizadores ou à transferência inadequada de pólen compatível (Bawa & Webb, 1984), à escassez de recursos suficientes para amadurecer as sementes iniciadas (Lee & Bazzaz, 1982) ou ainda, à qualidade e quantidade de pólen que atinge o estigma (Udovic & Aker, 1981; Byers, 1995). No caso de espécies auto-incompatíveis, a falta de pólen compatível pode ser considerada a causa da baixa produção de sementes (Aspinwall & Christian, 1992; Whisler & Snow, 1992). Em *X. aromatica* a auto-incompatibilidade e a ineficiência dos polinizadores na transferência de grãos de pólen entre plantas, sem dúvida contribuem com a baixa produção de sementes.

Bawa & Webb (1984) afirmaram que a limitação de recursos como um fator para explicar o aborto de sementes é difícil de ser determinado. Porém, consideram possível a competição por recursos dentro e entre os carpelos, bem como, as diferenças na qualidade e quantidade de pólen. Tanto em *X. aromatica*



quanto em *D. indica* não foram constatadas sementes iniciadas e posteriormente abortadas, mas encontrou-se muitas estruturas pequenas, semelhantes a óvulos, que foram consideradas como sendo óvulos não fecundados. Também observou-se que todas as sementes produzidas apresentaram tamanho e peso semelhantes, portanto podemos considerar que, tanto dentro do folículo como entre folículos, todas as sementes receberam os mesmos recursos em ambas as espécies.

Ramirez (1993), em estudo de custo reprodutivo entre plantas com diferentes formas de vida, determinou que o peso das sementes mostrou ser maior em plantas com hábito arbóreo quando comparado a espécies de hábito herbáceo perene ou anual. Em estudos comparativos o autor determinou que plantas de porte arbóreo e perene lenhosa, investem mais recursos na manutenção e menos na reprodução, culminando com a formação de menor número de sementes com maior peso individual. Em plantas perenes herbáceas ou anuais, o maior investimento tende a ser nas variáveis reprodutivas, formando maior número de sementes com menor peso.

Armstrong & Westoby (1993) consideraram mais vantajoso um maior número de sementes de menor tamanho, o que favorece maior possibilidade de dispersão ao acaso. Pode-se considerar o peso da semente como um fator determinante no processo de estabelecimento das plântulas, no entanto, este fator deixa de ter importância à medida que a planta se desenvolve e as reservas nutritivas da semente se esgotam, ficando então sujeitas à influência de outros fatores. Segundo Marshall (1986), o efeito do tamanho das sementes na aptidão da plântula é bastante complexo, pois não há correspondência linear entre o tamanho das sementes e qualidade da plântula. No entanto, o tamanho diferente das sementes pode representar diferenças fisiológicas que resultariam em adaptações para a germinação e estabelecimento da planta em diferentes microhábitat.

Em *X. aromatica* a produção e o peso das sementes mostraram padrão variável de sementes por folículo e o peso pouco variável (Tabela 25). Em *D. indica* ocorreu produção variável de sementes, porém maior por folículo, quando comparado à espécie anterior, mas o peso foi também pouco variável.

Constatamos que apesar das diferentes estratégias de produção de



sementes, o resultado final culminou com sementes de peso muito semelhante, tanto entre as duas espécies, quanto nas plantas que compõem as populações de uma espécie. Assim, pode-se considerar como resultado final do processo reprodutivo a formação de sementes com pesos bastante constantes em ambas as espécies, o que está de acordo com Harper *et al.* (1970). Estes autores sugeriram que o peso das sementes estivesse sujeito à seleção estabilizadora, assegurando a eficiência reprodutiva. Constatou-se em *X. aromatica* e em *D. indica* que o peso das sementes não foi correlacionado com o número de sementes produzidas, pois pesos muito semelhantes são encontrados tanto em folículos com poucas quanto em folículos com muitas sementes.

Joly (1987) atribuiu ao gênero *Xylopia* um período viável de germinação das sementes muito curto, o que dificultaria a obtenção de plântulas. A dormência de sementes é outro fator freqüentemente encontrado em muitas espécies de plantas, principalmente em plantas invasoras, o que contribuiria para a sobrevivência em condições desfavoráveis. Vários fatores contribuem para a dormência, tais como, inibidores químicos, barreiras físicas, como o endosperma ou a testa da semente ou o pericarpo do fruto, que limitam a respiração e a entrada de água, impedindo que o embrião se expanda. No entanto, a dormência pode ser interrompida com processos químicos naturais que podem ocorrer no tubo digestivo de agentes dispersores destas sementes. Pereira (1994) referiu-se à presença de mecanismos de dormência em estudos de sementes de *Michelia champaca* (Magnoliaceae), e relata que são ingeridas por pássaros; estudos posteriores realizados por Lombardi & Motta-Junior (1994), detectam elevada taxa de germinação em sementes desta espécie, após serem ingeridas por pássaros. Não há registros de dormência em sementes de *Xylopia*.

Em *X. aromatica* não foi conseguida a germinação de sementes em condições ambientais durante três anos consecutivos. Observou-se também que as sementes que caem embaixo da planta mãe não produzem plântulas. Porém, trata-se de uma espécie nativa, sendo observadas plantas jovens, de ocorrência natural, distribuídas pela área estudada mais ou menos distantes das plantas adultas.

Pires & Pires (1987) consideraram que a cor vermelha bastante



ressaltada do fruto aberto e da semente preta em *X. aromatica*, podem ser um fator de atração de agentes dispersores, como pássaros. Lorenzi (1992) afirmou que os frutos desta espécie são procurados por várias espécies de pássaros que consomem o arilo que envolve as suas sementes. Assim, as sementes desta espécie possivelmente precisam ser tratadas para que ocorra a germinação, apesar de que neste estudo não foi observado a presença de pássaros.

Em *D. indica* a germinação foi conseguida em uma única das três tentativas, porém apenas 12% das sementes germinaram. Em plantas cultivadas em locais abertos constatou-se a ausência de plantas jovens. *D. indica* é uma espécie exótica cultivada e, embora complete seu ciclo reprodutivo, não há indícios de ocorrência espontânea.

Silvertown (1981) concluiu que o tamanho da semente, a longevidade e a germinação ocorrem graças a diferentes estratégias, cujos padrões foram sendo adaptados ao longo da história de vida da planta. Neste contexto, também verificou-se estratégias diferenciadas para cada uma das espécies estudadas.

A análise de componentes principais (ACP) mostrou que as espécies *X. aromatica* e *D. indica* são bastante distintas, como seria esperado, pois são representantes de subclasses diferentes. As variáveis da flor diferenciou as espécies quanto ao fator tamanho, assim em *D. indica* as flores são maiores, mais pesadas e com maior número de estruturas (Tabela 24) comparando-se com *X. aromatica*. Para os frutos, as diferenças são explicadas pelo fator forma, sendo que em *D. indica* os frutos são globosos e em *X. aromatica* são alongados (Figuras 9 e 11). Quanto às variáveis dos ramos, as diferenças podem ser explicadas quanto ao fator tamanho, uma vez que em *X. aromatica* os ramos são mais longos e com maior investimento de estruturas que em *D. indica* (Tabela 26). Os indivíduos da população de *D. indica* são mais semelhantes entre si do que em *X. aromatica*, pois apresentam menor variação no conjunto das variáveis analisadas. *D. indica* apresentou maiores valores para as variáveis de flores e frutos e menores para ramos (Tabelas 24 e 25), quando comparados a *X. aromatica*.

Pereira (1994) estudou estas mesmas variáveis em *Michelia champaca*, também considerada uma espécie filogeneticamente basal.



Utilizando-se as variáveis obtidas por esta autora, foi possível realizar uma análise de componentes principais considerando *X. aromatica*, *D. indica* e *M. champaca*. Concluiu-se que as três espécies são distintas pelo fator forma das flores e o dos frutos, porém as variáveis da flor diferenciaram-se pelo fator tamanho quando eliminou-se a variável número de carpelos. As variáveis dos ramos diferenciaram-se pelo fator tamanho.

A população de *D. indica* mostrou ser menos variável que *X. aromatica* (Figuras 32 a 36), esta por sua vez é menos variável que *M. champaca*. Esta observação permite constatar o efeito fundador em *D. indica*, uma vez que se trata de um espécie exótica, possivelmente descendente de poucas plantas introduzidas no Brasil e assim com expressão genética pouco variável. Outro fator que atuaria na menor variabilidade é a autocompatibilidade. Porém, *M. champaca*, que apresenta maior variabilidade que *X. aromatica* também é como *D. indica*, espécie cultivada, introduzida e autocompatível.

Ferraz *et al.* (1999) destacaram que a fenologia de espécies de plantas arbóreas em regiões tropicais tem sido pouco estudada, fazendo-se necessário investir em estudos fenológicos, envolvendo espécies de diferentes grupos ecológicos, para que se possa conhecer os ciclos de crescimento e de reprodução como um todo. Os autores avaliaram que a fenologia da planta é regulada pelas características endógenas associadas às variações climáticas.

Segundo Willson (1983), os organismos tendem a reproduzir-se nos períodos de maior abundância de recursos. Rathcke & Lacey (1985) defenderam a hipótese de que a variação fenotípica do padrão de florescimento em populações naturais, reflete a ação de fatores ambientais heterogêneos, diferenças genotípicas ou plasticidade fenotípica. Porém, são necessários estudos para se determinar as causas destas variações.

Em duas espécies arbóreas filogeneticamente basais, *X. aromatica* e *D. indica*, foram analisadas a fenologia vegetativa e reprodutiva (Figura 30). Foi observado que em *X. aromatica* o desenvolvimento vegetativo ocorreu somente nos meses de março a junho, com uma acentuada sobreposição de eventos vegetativos e reprodutivos (botões, flores e frutos) nos meses de julho a fevereiro. Uma sobreposição de eventos fenológicos exclusivamente reprodutivos ocorreu nos meses de dezembro a fevereiro, apresentando no

mesmo indivíduo, botões florais, flores abertas e frutos em desenvolvimento ou totalmente desenvolvidos. Em *X. aromatica* o desenvolvimento exclusivamente vegetativo coincidiu com o período de diminuição do fotoperíodo, da temperatura e da pluviosidade. Os eventos exclusivamente reprodutivos coincidiram com o fotoperíodo longo, temperatura elevada e maior quantidade de chuva. Eventos tanto vegetativos como reprodutivos ocorreram nos demais períodos, o que está de acordo com Ferraz *et al.* (1999). Segundo estes autores a fenologia deve ser influenciada pela ação conjunta dos fatores climáticos, associados às característica inerentes das espécies.

Em *D. indica* a formação de botões ocorreu a partir do mês de dezembro e o desenvolvimento exclusivamente vegetativo nos meses de novembro e dezembro; porém, os demais eventos vegetativos e reprodutivos aconteceram simultaneamente. Assim, os botões, as flores e os frutos jovens foram observados a partir dos meses de dezembro e janeiro; as flores e o crescimento vegetativo em janeiro e fevereiro (Figura 30). A maturação dos frutos ocorreu nos meses de fevereiro a outubro, período coincidente com o crescimento vegetativo, porém não simultaneamente entre as plantas. Em *D. indica* o desenvolvimento vegetativo concentrou-se no início da época de chuva, temperatura alta e aumento do fotoperíodo, assim, antecipando o início do período reprodutivo que ocorre em condições ambientais semelhantes.

Constatou-se que em *X. aromatica* e *D. indica* ocorreu sobreposição no tempo, quanto à produção de botões, flores e frutos, porém com picos de floração em períodos específicos e diferentes. Sabe-se que mesmo entre espécies da mesma família e cultivadas no mesmo hábitat é possível verificar esta falta de sincronia. Okada (1990) relatou várias espécies de Annonaceae com diferentes padrões fenológicos de floração, algumas florescendo apenas uma única vez durante o ano, outras várias vezes e ainda outras florescendo durante o ano todo. O autor indica os diferentes padrões fenológicos de florescimento como sendo uma diversificação de respostas às diferentes condições ambientais (fatores abióticos) e considera que a interação com diferentes polinizadores (fatores ecológicos) favorece esta diversificação.

A sincronia intrapopulacional dos eventos reprodutivos e vegetativos verificada nas duas populações, tanto de *X. aromatica* quanto de *D.*



indica, possivelmente contribuiria com o melhor aproveitamento dos insetos polinizadores e dificultaria a possível transferência de pólen entre espécies relacionadas (Janzen, 1977).

É interessante ressaltar que outra espécie arbórea e igualmente considerada filogeneticamente basal, *Michelia champaca* (Pereira, 1994) também apresentou o período de florescimento coincidente com a estação chuvosa, com grande sobreposição dos eventos vegetativos e reprodutivos, bem como, sincronia intrapopulacional. No entanto, as três espécies diferem em seus picos de floração, caracterizando falta de sincronia interespecífica. O período de floração é bastante diferente entre *M. champaca* e *D. indica*, fato interessante quando considera-se que as duas espécies são visitadas por insetos da mesma espécie, *Trigona spinipes*. Esta falta de sincronia sugere, segundo Gottsberger (1994), um melhor aproveitamento do mesmo polinizador. Parece estar estabelecido que espécies polinizadas pelos mesmos insetos na mesma área não florescem ao mesmo tempo, minimizando a competição pelos polinizadores.

Alencar (1994) sugeriu que os padrões fenológicos seriam mais afetados pelas características intrínsecas às espécies (genéticas, fisiológicas e reprodutivas) e também pelos fatores ecológicos, tais como polinização, predação e competição, podendo atuar como força seletiva para a sazonalidade dos eventos reprodutivos nas plantas.

Os trabalhos de Gentry (1974) e Janzen (1980) relacionaram dois tipos de estratégia de floração. Em um primeiro tipo, a estratégia é da produção de grande quantidade de flores constituindo uma floração evidente, que ocorre durante um curto período de tempo e em sincronia com os demais indivíduos da população. A principal vantagem seria a atração de polinizadores não especializados que localizam a planta durante os percursos para a coleta de pólen e/ou néctar. Em um segundo tipo, há pequena produção diária de flores, tornando-se pouco evidente, sendo as flores produzidas aos poucos durante um longo período de tempo (geralmente um mês ou mais). Estas espécies dependem de animais para polinização, que têm "memória" adequada para permitir que voltem às mesmas plantas dia após dia. No presente estudo, foi observada a sincronização intraespecífica pronunciada e a grande produção de flores em determinado período, tanto em *X. aromatica* como em *D. indica*,



apresentando apenas um pico de floração, com a presença de flores por um longo período, aproximadamente três meses, distribuídas por toda a planta, sendo produzido simultaneamente em média 800 flores por planta de *X. aromatica* e 190 em *D. indica*. Neste pico, todas as plantas apresentam muitas flores (sincronização intraespecífica), que se abrem seqüencialmente. De acordo com o exposto por Gentry (1974) e Janzen (1980) as espécies *X. aromatica* e *D. indica* apresentariam estratégia fenológica para serem polinizadas por visitantes não especializados, o que estaria de acordo com os resultados deste estudo. Porém, em *D. indica* destacou-se que a organização floral e o comportamento dos polinizadores contribuem para a maior eficiência reprodutiva em comparação *X. aromatica*.

Foster (1992) afirmou que a época de frutificação das espécies é controlada pela época que apresenta as condições mais favoráveis para a germinação das sementes. A produção e a queda dos frutos no final da estação seca e início da úmida seria vantajosa para as sementes, sendo que existiria maior possibilidade de germinação e crescimento das plântulas devido à umidade, pois assim, as plântulas teriam toda a estação úmida para desenvolver o sistema radicular antes da próxima estação seca (Morellato & Leitão-Filho, 1990). *X. aromatica* apresentou frutos maduros nos meses de dezembro a fevereiro e sementes dispersadas nos meses de janeiro e fevereiro. Em *D. indica* a queda dos frutos maduros ocorreu no mês de outubro. Portanto, em ambas as espécies, a dispersão das sementes coincidiu com o início da época de chuva, temperaturas mais elevadas e aumento do fotoperíodo.

Em *X. aromatica* e *D. indica* o desenvolvimento dos frutos demonstraram comportamentos diferenciados, no que se refere ao tempo que levam para ter as sementes totalmente desenvolvidas, o que está associado a aspectos morfológicos dos frutos e das sementes.

Janzen (1980) reconheceu dois sistemas distintos de amadurecimento de frutos entre as árvores tropicais decíduas. O primeiro sistema é encontrado na maioria das árvores que florescem e rapidamente desenvolvem os frutos, resultando em sementes amadurecidas dentro de poucos meses. Geralmente nesta época, a árvore está desfolhada e alocando suas reservas para o amadurecimento dos frutos, que tornam-se rapidamente



disponíveis à dispersão das sementes. O segundo sistema consiste de espécies que atrasam o amadurecimento dos frutos em até um ano, após a floração. Dentro deste sistema existe, segundo este autor, uma dicotomia, um grupo de plantas com frutos que permanecem pequenos durante vários meses, maximizando seu tamanho apenas nos últimos meses do desenvolvimento. Enquanto isto, a árvore converte uma parte do seu produto fotossintético em reservas e a poda de frutos imaturos ocorre durante todo o período de frutos pequenos. Enquanto que em outro grupo, as plantas apresentam frutos plenamente desenvolvidos em tamanho logo depois da floração, mas não maduros, sendo verdes e fotossintetizantes, estes frutos contribuem para o orçamento energético global da árvore e o aborto de frutos ocorreria logo no início da sua formação.

As observações feitas neste trabalho, com relação ao amadurecimento dos frutos, mostraram estratégias diferenciadas entre as duas espécies estudadas. Os frutos de *X. aromatica* desenvolveram-se rapidamente e as sementes amadureceram num prazo bastante curto, sendo liberadas no final da estação chuvosa. Assim, *X. aromatica* se enquadra no primeiro sistema de Janzen. Os frutos de *D. indica*, permanecem na planta por vários meses até completarem o amadurecimento e a queda dos frutos coincidiu com o início do período úmido. Assim, *D. indica* se classifica na segunda dicotomia do segundo sistema de Janzen.

Os sistemas de amadurecimento dos frutos defendidos por Janzen (1980) mostram-se válidos para explicar o comportamento dos frutos em espécies filogeneticamente basais. Em outra espécie de planta primitiva, *Michelia champaca* (Pereira, 1994) o amadurecimento dos frutos jovens é interrompido no início do seu desenvolvimento e retomado após um ano quando o amadurecimento ocorre rapidamente. Portanto, enquadra-se, no grupo de espécies que atrasa a maturação dos frutos e se classifica na primeira dicotomia do segundo sistema de Janzen.

A estratégia de dispersão das sementes também foi distinta nas duas espécies. Em *X. aromatica* os folículos se abrem para liberar as sementes e os folículos abertos expõem sua parte interna de cor vermelho bastante vibrante que contrasta com as sementes de cor preta (Figura 14 A). Os folículos de *D.*



indica não se abrem para dispersar as sementes. O fruto intacto, protegido pelas sépalas grossas, cai da árvore e degrada-se lentamente formando uma estrutura seca e disforme que contém as sementes (Figura 14 B).

Pode-se considerar que os dados apresentados para *X. aromatica* contribuirão para o melhor entendimento da flor, do fruto e da semente desta espécie. Considera-se estes dados, também de valia para a taxonomia, visto que Koek-Noorman *et al.* (1990) e Kessler (1993) reconheceram dificuldades em se propor um novo sistema de classificação para as Annonaceae devido à falta de um estudo global, com ênfase na morfologia das estruturas florais, dos frutos e das sementes. Portanto, maiores informações poderão contribuir para a proposta de uma classificação mais natural para a família. Sobre *D. indica* desconhece-se qualquer estudo realizado no Brasil, especialmente sobre a sua biologia, possivelmente por se tratar de uma planta exótica. Desta forma, considera-se que o presente estudo contribuirá para o melhor entendimento do ciclo de vida desta espécie fora da sua área de dispersão natural.



V. RESUMO

Foram realizados estudos da biologia de reprodução e aspectos evolutivos de duas espécies de Angiospermas filogeneticamente basais. *Xylopia aromatica* (Annonaceae) é nativa dos cerrados dos estados de Minas Gerais, Goiás, São Paulo e Mato Grosso do Sul. *Dillenia indica* (Dilleniaceae) é nativa da Ásia e introduzida no Brasil, utilizada na arborização. A presente investigação teve como objetivo determinar os aspectos quantitativos e qualitativos das estruturas reprodutivas e vegetativas das duas espécies. A floração em *X. aromatica* e em *D. indica* ocorreu em um único período no ano que coincidiu com o início do fotoperíodo longo, temperatura elevada e maior quantidade de chuva. Os valores florais médios para *X. aromatica* foram: comprimento 40,2 mm; peso fresco 0,7 g; peso seco 0,2 g; 3,0 sépalas, com comprimento de 8,0 mm e fusionadas na lateral; 6,0 pétalas com 31,1 mm de comprimento e 4,6 mm de largura; estames com comprimento de 1,0 mm, androceu com 311,5 estames, produção de grãos de pólen 52,5 por antera, produção estimada por androceu 16.823,0; carpelos 29,0 por flor, óvulos 5,6 por carpelo, produção por óvulos 172,8 por gineceu. Os valores florais médios de *D. indica* foram: comprimento de 88,7 mm; peso fresco 76,2 g; peso seco 6,9; sépalas 5,0, com comprimento de 67,2 mm e largura de 67,6 mm; pétalas 5,0 com 87,4 mm de comprimento e 51,2 mm de largura; estames apresentando dois tamanhos distintos, os maiores 28,6 mm e os menores 20,3 mm de comprimento, androceu composto de 709,7 anteras, produção de grãos de pólen por antera 3.041,0, produção estimada de grãos de pólen por androceu 2.157.720,0; carpelos 19,7, óvulos em cada carpelo 68,2, produção estimada por óvulos 1.366,4. Em *X. aromatica* os polinizadores foram trips da família Thripidae (Thysanoptera). Em *D. indica* a polinização foi realizada por abelhas *Trigona spinipes* (Diptera). *X. aromatica* apresentou auto-incompatibilidade, associada à defasagem temporal na receptividade dos órgãos masculinos e femininos (protogenia), o que contribuiu com a polinização cruzada, enquanto que as plantas de *D. indica* mostraram autocompatibilidade e sincronia no amadurecimento dos órgãos da flor (homogamia). Ocorrem diferentes estratégias na alocação de recursos para o amadurecimento dos frutos. Em *X.*



aromatica, os frutos desenvolveram-se rapidamente, logo após a fecundação, sendo as sementes liberadas após três meses, enquanto que em *D. indica* os frutos só amadureceram dez meses após a polinização. A estratégia de proteção e liberação das sementes também mostrou-se ser diferente entre as espécies. Em *X. aromatica* os folículos são livres e dispersaram as sementes pela deiscência longitudinal, após o término da maturação dos frutos, enquanto que em *D. indica* os folículos não deiscentes são protegidos pelas sépalas persistentes e as sementes permaneceram no fruto fibroso, mesmo após a maturação e queda dos frutos. Os frutos de *X. aromatica* apresentaram em média: comprimento 29,6 mm; largura 8,0 mm; peso fresco 6,2 g; total de folículos 28,8, sendo que apenas 7,0 apresentam 2,8 sementes, perfazendo 18,8 sementes por fruto; peso das sementes 0,03 g. Os valores médios para os frutos em *D. indica* foram: comprimento 103,1 mm; largura 127,6 mm; peso fresco 795,9 g; total folículos 22,3, dos quais 19,4 apresentam 10,2 sementes, totalizando 201,5 sementes por fruto; peso das sementes 0,03 g. A razão fruto/flor em *X. aromatica* foi de 30,5%, índice bastante inferior quando comparado ao de *D. indica* (87,0%). Assim, *D. indica* mostrou-se mais eficiente no aproveitamento das flores produzidas, possivelmente devido a maior eficiência dos polinizadores associada à autocompatibilidade. Em geral, a produção de sementes por folículo, em *X. aromatica*, foi de 1 a 4 sementes, enquanto em *D. indica* foi de 8 a 12 sementes por folículo. No entanto, estes valores não variaram significativamente entre os indivíduos da população em cada uma das espécies, sugerindo um padrão estabelecido. A germinação não foi conseguida em *X. aromatica*, sob condições ambientais, em três anos consecutivos e em *D. indica* foi de 12% em uma de várias tentativas. A produção de sementes em polinização livre foi muito inferior ao número de óvulos formados nas flores. Em *X. aromatica*, 10,8% dos óvulos formaram sementes e, em *D. indica*, 14,7%. Os valores médios para as variáveis de ramos em *X. aromatica* foram: número de flores 11,0; número de frutos 4,4; número de folhas 25,9; número de gemas 2,5; número de botões 10,2; número de ramos novos 0,6 e crescimento do ramo principal 47,4 cm. Em *D. indica*: número de flores produzidas 0,8; número de frutos 0,7; número de folhas 8,9; número de gemas 0,5; número de botões 0,8; número de ramos novos 0,03 e crescimento do ramo principal 4,6 cm. A representação gráfica sazonal e linear de todas as



variáveis estudadas nos ramos e que reflete o padrão de alocação de recursos divididos entre reprodução, crescimento e manutenção entre as duas espécies, mostrou-se ter *X. aromatica* um comportamento sazonal com períodos bem definidos para os eventos reprodutivos e vegetativos, enquanto que, em *D. indica*, o padrão mostrou o crescimento vegetativo ocorrendo juntamente com o desenvolvimento de estruturas reprodutivas. O período reprodutivo em *D. indica* se prolongou por mais tempo, sendo que em *X. aromatica* o ciclo inicia-se e conclui-se mais rapidamente. Os eventos fenológicos ocorreram em sincronia entre os indivíduos da população em cada uma das espécies. Porém, as espécies apresentaram fenofases em períodos distintos, o que refletiu-se diferentes respostas adaptativas às pressões ambientais, ecológicas e genéticas. A razão pólen/óvulo de *X. aromatica* foi inferior à esperada em uma espécie auto-incompatível, enquanto que em *D. indica* foi superior à esperada para uma espécie autocompatível. A situação constatada em *D. indica* é parcialmente explicada pelo fato de que o polinizador é um inseto relativamente grande e se alimenta do pólen das anteras curtas, sendo que somente o pólen das anteras longas são destinados para a polinização. Em *X. aromatica* a baixa eficiência dos trips como polinizadores limita o aproveitamento do pólen produzido.



VI. SUMMARY

Studies were done on the reproduction of two phylogenetically basic species of angiosperms. *Xylopia aromatica* (Annonaceae) is native to scrublands of Minas Gerais, Goiás, São Paulo and Mato Grosso do Sul states. *Dillenia indica* (Dilleniaceae) is native to Asia and introduced in Brazil where it is used in arborization of streets. This investigation had as its aim the determination of quantitative and qualitative aspects of reproductive and vegetative structures of both species. Flowering in *X. aromatica* and in *D. indica* occurred in only one period of the year which coincided with the beginning of the long photoperiod, high temperatures and increased rain fall. *X. aromatica* medium flower values were: length, 40.2 mm; net weight, 0.7g; gross weight, 2.0 g; sepals 3.0, 8.0 mm in length and fused laterally; petals 6.0, 31.1 mm in length and 4.6 mm in width; stamens 1.0 mm in length, stamens per androecium 311.5, pollen production 52.5 grains per anther; estimated pollen production per androecium 16,823.0 grains; carpels 29.0, 5.6 ovules per carpel and 172.8 ovules per gynoecium. *D. indica* medium flower values were: length, 88.7 mm; net weight, 76.2 g; gross weight, 6.9; sepals 5.0, 67.2 mm in length and 67.6 mm in width; petals 5.0, 87.4 mm in length and 51.2 mm in width; stamens of two sizes, 28.6 mm and 20.3 mm in length, stamens per androecium 709.7, pollen production 3,041.0 grains per anther; estimated pollen production per androecium 2,157,720.0 grains; carpels 19.7, 68.2 ovules per carpel and estimated ovule production per gynoecium 1,366.4. The only effective pollinators of *X. aromatica* were thrips (Thripidae - Thysanopta). Access to the pollination chamber excluded insects of larger sizes. *D. indica* was pollinated by *Trigona spinipes* (Apidae - Diptera). The bees fed on pollen from the short anthers and were contaminated dorsally by pollen from the long anthers which was transferred to the stigmas. Also, in *X. aromatica* pollen was the only pollinator reward. *X. aromatica* showed self-incompatibility associated with protogyny, while *D. indica* showed self-compatibility and homogamy. Different strategies occur in resource allocation for fruit maturation. In *X. aromatica* fruits develop rapidly following fertilization, and seeds are released after three months. In *D. indica* fruits are mature only 10 months after pollination. The strategy of seed protection and



release also differ. In *X. aromatica* the follicles are free and release the seeds by longitudinal dehiscence at maturation. In *D. indica* the non-dehiscent follicles are protected by thick, persistent sepals, and the seeds remain in the fibrous fruit, even after fruit maturation and fall. *X. aromatica* average fruit values were: length, 29.6 mm; width, 8.0 mm; net weight, 6.2 g; follicles 28.8, 7.0 with 2.8 seeds each, seed weight, 0.03 g. Average values for *D. indica* fruits were: length, 103.1 mm; width, 127.6 mm; net weight, 795.6 g; follicles 22.3, 19.4 with 10.2 seeds each; seed weight, 0.03 g. The fruit/flower ratio in *X. aromatica* was 30.5%, much inferior to the 87.0% ratio of *D. indica*. Thus, *D. indica* showed to be more efficient in the utilization flowers produced, possibly because of great pollinator efficiency associated with self-compatibility. In general seed production per follicle in *X. aromatica* was 1 to 4, while in *D. indica* it was 8 to 12 per follicle. However, these values did not vary significantly among individuals of the populations of the species. Seed weight in both species varied little. Germination was not obtained in *X. aromatica* under environmental conditions during three consecutive years. In *D. indica* the germination rate of 12% was obtained in one of several attempts. Seed production with free pollination was very inferior to the number of ovules in the flowers. In *X. aromatica*, 10.8% of the ovules produced seeds and in *D. indica*, 14.7%. The average branch values in *X. aromatica* were: flowers, 11.0; fruits, 4.4; leaves, 25.9; leaf buds, 2.5; flower buds, 10.2; new branches, 0.6 and main branch growth, 47.4 cm. In *D. indica* the branch values were: flowers, 0.8; fruits, 0.7; leaves, 8.9; leaf buds, 0.5; flower buds, 0.8; new branches, 0.03 and main branch growth, 4.6 cm. The seasonal and linear graphic representations of all branch variables studied reflect the allocation pattern of resources distribution among reproduction, growth and maintenance. *X. aromatica* showed a seasonal behaviour and well-defined periods for reproductive and vegetative events, while *D. indica* showed vegetative growth occurring together with the development of reproductive structures. In addition the *D. indica* reproductive period is longer than that of *X. aromatica*. The phenological events are synchronized among individuals of the populations in both species. However, the species showed distinct phenophases, which reflect different adaptative responses to environmental, ecological and genetic pressures.



VII. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ALENCAR, J. C. Fenologia de cinco espécies arbóreas tropicais de Sapotaceae, correlacionada a variáveis climáticas na Reserva Ducke, Manaus. **Acta Amazônica**, v. 24, p. 161-182, 1994.
- ALFONSO, D., COLMAN-SAIZARBITORIA, T., ZHAO, G. X., SHI, G., YE, Q. SCHWEDLER, J. T., MCLAUGHLIN, J. L. Aromin and aromicin, two new bioactive annonaceous acetogenins, possessing an unusual bis-THF ring structure, from *Xylopia aromatica* (Annonaceae). **Tetrahedron**, v. 52 (12), p. 4215-4224, 1996.
- ARMSTRONG, D. P., WESTOBY, M. Seedlings from large seeds tolerate defoliation better: a test using phylogenetically independent contrasts. **Ecology**, v. 74 (4), p. 1092-1100, 1993.
- ASPINWALL, N., CHRISTIAN, T. Pollination biology, seed production, and population structure in queen-of-the prairie, *Filipendula rubra* (Rosaceae) at botkin fen, Missouri. **Am. J. Bot.**, v. 79, p. 488-494, 1992.
- AYMARD, G. C. Dilleniaceae novae neotropical. I. Dos nuevas especies y una nueva subespecie de *Dolicarpus* de la Guayana Venezolana. **Ann. Jardin Bot. Madrid**, v.49 (2), p. 195-200, 1992.
- BAKER, H. G. Self-compatibility and establishment after long - distance dispersal. **Evolution**, v. 9, p. 347-348, 1955.
- BAKER, A., SHORE, J. S. Pollen competition in *Turnera ulmifolia* (Turneraceae) **Am. J. Bot.**, v. 82, p.717-725, 1995.
- BAKER, H. G., BAWA, K.S., FRANKIE, G. W. OPLER, P. A., GOLLEY, F. B. **Breeding systems in Tropical rain florest ecosystems structure and function**. Amsterdam: Elsevier, 1983. 426 p.
- BARROSO, G. M., GUIMARÃES, E. F., ICHASO, C. L. F., COSTA, C. G., PEIXOTO, A. L. **Sistemática de angiospermas do Brasil**. São Paulo: EDUSP, 1978. 255 p.
- BARROSO, G. M., MORIM, M. P., ICHASO, C. L. F., COSTA, C. G., PEIXOTO, A. L. **Frutos e semente. Morfologia aplicada a sistemática de dicotiledôneas**. Viçosa: Editora UFV, 1999. 443 p.



- BAWA, K. S. Breeding systems of tree species of a lowland tropical community. **Evolution**, v 28, p. 85-92, 1974.
- BAWA, K. S., BEACH, J. H. Evolution of sexual systems in flowering plants. **Ann. Mo. Bot. Gard.**, v.68, p.254-274, 1981.
- BAWA, K. S., WEBB, C.J. Flower, fruit and seed abortion in tropical forest trees: implications for the evolution of paternal and maternal reproductive patterns. **Am. J. Bot.**, v. 71(5), p. 736-751, 1984.
- BELL, G. On the function of flowers. **Proc. R. Soc. Lond.**, v. 224, p.223-265, 1985.
- BELL, P. R. Incompatibility in flowering plants: adaptation of an ancient response. **Plant Cell**, v. 7, p. 5-16, 1995.
- BERNHARDT, P. The pollination biology of *Hibbertia stricta* (Dilleniaceae). **Pl. Syst. Evol.**, v. 147, p. 267-277, 1984.
- BERNHARDT, P. Bee-pollination in *Hibbertia fasciculata* (Dilleniaceae). **Pl. Syst. Evol.**, v. 152, p. 231-241, 1986.
- BERNHARDT, P., THIEN, L. B. Self-isolation and insect pollination in the primitive Angiosperms: new evaluations of older hypotheses. **Pl. Syst. Evol.**, v. 156, p. 159-176, 1987.
- BERRY, P. E., JOHNSON, D. M. A new species of *Xylopia* (Annonaceae) from southern Venezuela. **Novon**, v. 3, p.99-101, 1993.
- BERTIN, R. I., SULLIVAN, M. Pollen interference and cryptic self-fertility in *Campsis radicans*. **Am. J. Bot.**, v. 75, p. 1140-1147, 1988.
- BERTIN, R. I., NEWMAN, C. M. Dichogamy in Angiosperms. **Bot. Rev.**, v. 59 (2), p. 112-145, 1992.
- BLACK, J. N. The influence of seed size and depth of sowing on pre-emergence and early vegetative growth of subterranean clover (*Trifolium subterraneum* L.). **Aust. J. Agric. Res.**, v. 7, p. 98-109, 1956.
- BLACK, J. N. Seed size as a factor in the growth of subterranean clover (*Trifolium subterraneum* L.). **Aust. J. Agric. Res.**, v. 8, p. 335 - 351, 1957 a.
- BLACK, J. N. The early vegetative growth of three strains of subterranean clover



- (*Trifolium subterraneum* L.) in relation to size of seed. **Aust. J. Agric. Res.**, v. 8, p. 1-14, 1957 b.
- BLACK, J. N. Competition between plants of different initial seed sizes in swards of subterranean clover (*Trifolium subterraneum* L.) with particular reference to leaf area and the light microclimate. **Austr. J. Agric. Research**, v. 9, p. 299 - 318, 1958.
- BLEASDALE, J. K. A. **Fisiologia vegetal**. São Paulo: EDUSP. 1973. 176 p.
- BOOKMAN, S. S. Costs and benefits of flower abscission and fruit abortion in *Asclepias speciosa*. **Ecology**, v. 64, p. 264-273, 1983.
- BROYLES, S. B., WYATT, R. The consequences of self-pollination in *Asclepias exaltata*, a self-incompatible milkweed. **Am. J. Bot.**, v. 80, p. 41-44, 1993.
- BYERS, D. L. Pollen quantity and quality as explanation for low seed set in small population exemplified by *Eupatorium* (Asteraceae). **Am. J. Bot.**, v. 82, p. 1000-1006, 1995.
- CAMPBELL, D. R., WASER, N. M., PRICE, M. V., LYNCH, E. A., MICHELL, R. Components of phenotypic selection: pollen export and flower corolla width in *Ipomopsis aggregata*. **Evolution**, v. 45 (6), p. 1458-1467, 1991.
- CARLQUIST, S. Toward an acceptable evolutionary interpretation of floral anatomy. **Phytomorphology**, v. 19, p. 332-362, 1969.
- CHARLESWORTH, D. Why do plants produce so many more ovules than seeds? **Nature**, v. 338, p. 21-22, 1989.
- COHEN, D., DUKAS, R. The optimal number of female flowers and the fruits-to-flowers ratio in plants under pollination and resource limitation. **Am. Nat.**, v. 135, p. 218-241, 1990.
- COLEMAN, M. T. A. **Caracteres reprodutivos de quatro espécies de *Crotalaria***. São José do Rio Preto, 1992. 166 p. Tese (Doutorado em Ciências Biológicas) - Instituto de Biociências, Letras e Ciências Exatas, Universidade Estadual Paulista.
- COLMAN - SAIZARBITORIA, T., GU, Z. M., MACLAUGHLIN, J. L. Two new bioactive monotetrahydrofuran annonaceous acetogenins from the bark of *Xylopia aromatica*. **J. Nat. Prod. (Lloydia)**, v. 57 (12), p.1661-1669, 1994.
- COLMAN - SAIZARBITORIA, T., GU, Z. M., ZHAO, G. X., ZENG, L.,

- KOZLOWSKI, J. F., MACLAUGHLIN, J. L. Venezenin: A new bioactive annonaceous acetogenin from the bark of *Xylopia aromatica*. **J. Nat. Prod.**, v. 58 (4), p. 532-539, 1995.
- COOMBE, B. G. The development of fleshy fruits. **Ann. Rev. Plant Physiol.**, v. 27, p. 507-528, 1976.
- CRAIG, T. P., ARAÚJO, L. M., ITAMI, J. K., FERNANDES, G. W. Development of the insect community centered on a leaf-bud gall formed by a weevil (Coleoptera, Curculionidae) on *Xylopia aromatica* (Annonaceae). **Rev. Bras. Entomol.**, v. 35 (2), p. 311-317, 1991.
- CRANE, P. R., DILCHER, D. L. *Lesqueria*: an early angiosperm fruiting axis from the mid-cretaceous. **Ann. Mo. Bot. Gard.**, v. 71, p. 384-402, 1984.
- CRANE, P. R., FRIIS, E. M., PEDERSEN, K. R. Lower Cretaceous angiosperm flowers: fossil evidence on early radiation of dicotyledons. **Science**, v. 165, p. 232-234, 1989.
- CRANE, P. R., FRIIS, E. M., PEDERSEN, K. R. Reproductive structure and function in Cretaceous Chloranthaceae. **Pl. Syst. Evol.**, v. 165, p. 211-226, 1989.
- CREPET, W. L. Advanced (constant) insect pollination mechanisms: pattern of evolution and implications vis-à-vis angiosperm diversity. **Ann. Mo. Bot. Gard.**, v. 71, p. 607-630, 1984.
- CREPET, W. L., NIXON, K. C., FRIIS, E. M., FREUDENSTEIN, J. V. Oldest fossil flowers of hamamelidaceous affinity, from the Late Cretaceous of New Jersey. **Proc. Natl. Acad. Sci.**, v. 89, p. 8986-8989, 1992.
- CRONQUIST, A. **The evolution and classification of flowering plants**. New York: Botanic Garden, 1988. 555 p.
- CRUDEN, R. W. Reproductive biology of weedy and cultivated *Mirabilis* (Nyctaginaceae). **Am. J. Bot.**, v. 60, p. 802-809, 1973.
- CRUDEN, R. W. Pollen-ovule ratio: a conservative indication of breeding systems in flowering plants. **Evolution**, v. 31, p. 32-46, 1977.
- CRUDEN, R. W., MILLER-WARD, S. Pollen-ovule ratio, pollen size and the ratio of stigmatic area to the pollen-bearing area of the pollinator: an hypothesis. **Evolution**, v. 35, p. 964-974, 1981.

- DARRAH, W. **Principles of paleobotany**. New York: Ronald Press, 1960. 295 p.
- DE NETTACOURT, D. **Incompatibility in Angiosperms**. Berlin: Springer. 1977. 230 p.
- DIAS, M. C. **Estudos taxonômicos do gênero *Xylopia* L. (Annonaceae) no Brasil extra-Amazônico**. Campinas, 1988. 187 p. Dissertação (Mestrado em taxonomia vegetal), Universidade de Campinas.
- DOBZHANSKY, T. **Genética do processo evolutivo**. Rio de Janeiro: Editora Polígono, 1970. 453 p.
- DOLAN, R. W. The effect of seed size and maternal source on individual size in a population of *Ludwigia leptocarpa* (Onagraceae). **Am. J. Bot.**, v. 71, p. 1302-1307, 1984.
- DOUST, J. L. Floral sex ratio in andromonoecious umbelliferae. **New Phytol.**, v. 85, p. 265-273, 1980.
- DOUST, J. L., HARPER, J. L. The resource costs of gender and maternal support in a andromonoecious umbellifer *Smyrniolobos olustrum* L. **New Phytol.**, v. 85, p. 251-264, 1980.
- DOYLE, J. A. Origin of Angiosperms. **Ann. Rev. Ecol. Syst.**, v. 9, p. 365-392. 1978.
- DOYLE, J. A., DONOGHUE, M. J. Seed plant phylogeny and the origin of Angiosperms: an experimental cladistic approach. **Bot. Rev.**, v. 52 (4), p. 321-431, 1986.
- DUMAS, P., MAILLETTE L. Rapport des sexes, effort et surces de preproduction ches *Rubus chamaemorus*, plante herbacée vivace dioique de distribution subarctique. **Can. J. Bot.**, v. 65, p. 2628 - 2639, 1987.
- EHRLÉN, J. Why do plants produce surplus flowers ? A reserve-ovary model. **Am. Nat.**, v. 138, p. 918-933, 1991.
- ENDRESS, P. K. Evolution of reproductive structures and functions in primitive angiosperms (Magnoliidae). **Mem. New York Bot. Gard.**, v. 55, p. 5-34, 1990.
- ENDRESS, P. K. Relationships between floral organization, architecture, and pollination mode in *Dillenia* (Dilleniaceae). **Pl. Syst. Evol.**, v. 206, p. 99 -



118, 1997.

ENDRESS, P. K. Floral structure and evolution of primitive Angiosperms: recent advances. **Pl. Syst. Evol.**, v. 192, p. 79-97, 1993.

ENDRESS, P. K., HUFFORD, L. The diversity of stamen structures and dehiscence patterns among Magnolidae. **Bot. J. Linnean Soc.**, v. 100, p. 45-85, 1989.

FAEGRI, K., VAN DER PIJL, L. **The principles of pollination ecology**. New York: Pergamon Press. 1971. 291 p.

FERRAZ, D. K., ARTES, R., MANTOVANI, W., MAGALHÃES, L. M. Fenologia de árvores em fragmento de mata em São Paulo, S. P. **Rev. Bras. Biol.**, v. 59 (2), p. 305-317, 1999.

FIGUEIREDO, P. S., PEREIRA, M. F. A. Germinação de sementes imaturas de *Phaseolus vulgaris*: envolvimento de ABA. **Rev. Bras. Bot.**, v. 14, p. 83-88, 1991.

FOSTER, R. B. Ciclo estacional de caída de frutos en la isla de Barro Colorado. In: LEIGH, E. G., RAND, A. S., Windsor, D. M. (Ed.). **Ecologia de un bosque tropical**, Balboa: Smithsonian Tropical Research Intitute, 1992. p. 219-241.

FRIEDMAN, W. E. Double fertilization in *Ephedra*, a nonflowering seed plant: its bearing on the origin of angiosperms. **Science**, v. 247, p. 951-954, 1990.

FRIEDMAN, W. E. Evidence of a pre-angiosperm origin of endosperm: implications for the evolution of flowering plantas. **Science**, v. 255, p. 336 - 339, 1992.

FRIIS, E. M. Preliminary report of upper cretaceous angiosperm reproductive organs from sweden and their level of organization. **Ann. Mo. Bot. Gard.**, v. 71, p. 403-418, 1984.

FRIIS, E. M., ENDRESS, P. K. Origin and evolution or angiosperm flowers. **Adv. Bot. Res.**, v. 17, p. 99-162, 1990.

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

GODLEY, E. J., SMITH, D. H. Breeding systems in New Zealand plants.

- V. *Pseudowintera colorata* (Winteraceae). **New Zealand J. Bot.**, v. 19, p. 151-156, 1981.
- GOTTSBERGER, G. The structure and function of the primitive Angiosperm flower: a discussion. **Acta Bot. Neerl.**, v. 23 (4), p. 461-471, 1974.
- GOTTSBERGER, G. The reproductive biology of primitive Angiosperms. **Taxon**, v. 37 (3), p. 630-643, 1988.
- GOTTSBERGER, G. Beetle pollination and flowering rhythm of *Annona* spp. (Annonaceae) in Brazil. **Pl. Syst. Evol.**, v. 167, p. 165-187, 1989.
- GOTTSBERGER, G. Comments on flower evolution and beetle pollination in the genera *Annona* and *Rollinia* (Annonaceae). **Pl. Syst. Evol.**, v. 167, p. 189-194, 1989.
- GOTTSBERGER, G. As anonáceas do cerrado e a sua polinização. **Rev. Bras. Biol.**, v. 54 (3), p. 391-402, 1994.
- GOTTSBERGER, G., SILBERBAUR-GOTTSBERGER, I., EHRENDORFER, F. Reproductive biology in the primitive relic angiosperm *Drimys brasiliensis* (Winteraceae). **Pl. Syst. Evol.**, v. 135, p. 11-39, 1980.
- GOTTSBERGER, G., SILBERBAUR - GOTTSBERGER, I. Pollination strategies of *Annona* species from the cerrado vegetation in Brazil. **Lagascalia**, v. 15, p. 665-672, 1988.
- GRANT, V. The protection of the ovules in flowering plants. **Evolution**, v. 4, p. 179-201, 1950.
- GRANT, V. The fertilization of flowers. **Sci. Am.**, v. 12, p. 1-6, 1951.
- GUITIAN, J. Why *Prunus mahaleb* (Rosaceae) produces more flowers than fruits ? **Am. J. Bot.**, v. 80 (11), p. 1305-1309, 1993.
- GUITIAN, J. Selective fruit abortion in *Prunus mahaleb* (Rosaceae). **Am. J. Bot.**, v. 81 (12), p. 1555-1558, 1994.
- HARDER, L. D. Effects of nectar concentration and flower depth on flower handling efficiency of bumble bees. **Oecologia**, v. 69, p. 309-315, 1986.
- HARDER, L. D., THOMSON, J. D., CRUZAN, M. B., UNNASCH, R. S. Sexual reproduction and variation in floral morphology in an ephemeral vernal lily, *Erythronium americanum*. **Oecologia**, v. 67, p. 286-291, 1985.
- HARPER, J. L., LOVELL, P. H., MOORE, K. G. The shapes and sizes of seeds.



- Ann. Rev. Ecol. Syst.**, v. 1, p. 327-356, 1970.
- HAWKESWOOD, T. J. Notes on *Diphucephala affinis* (Coleoptera: Scarabaeidae) associated with flowers of *Hibbertia* and *Acacia* in Westers, Australia. **Pl. Syst. Evol.**, v. 168, p. 1-5, 1989.
- HICKEY, L. J., DOYLE, J. A. Early cretaceous fossil evidence for angiosperm evolution. **Bot. Rev.**, v. 43, p. 3-94, 1977.
- JANZEN, D. H. Reproductive behavior in the Passifloraceae and some of its pollinators in Central America. **Behaviour**, v. 32, p. 33-48, 1968.
- JANZEN, D. H. A note on optimal mate selection by plants. **Am. Nat.**, v. 111, p. 978, 1977.
- JANZEN, D. H. **Ecologia vegetal nos tropicos**. São Paulo: E.P.U., EDUSP. 1980. 79 p.
- JOLY, A. B. **Botânica: introdução à taxonomia vegetal**. São Paulo: Ed. Nacional. 1987. 777 p.
- JORDANO, P. Pollination biology of *Prunus mahaleb* L.: deferred consequences of gender variation for fecundity and seed size. **Biol. J. Linn. Soc.**, v. 50, p. 65-84, 1993.
- KELLY, D. Seeds per fruit as a function of fruits per plant in depauperate annuals and biennials. **New Phytol.**, v. 96, p. 103-114, 1984.
- KESSLER, P. J. A. **Annonaceae. In the families and genera of vascular plants. Flowering plants; Dicotyledons**. Berlin: Springer-Verlag. 1993. 128 p.
- KOEK-NOORMAN, J., WESTRA, L. Y. T., MAAS, P. J. M. Studys in Annonaceae. XIII. The role of morphological characters in subsequent classifications of Annonaceae: a comparative survey. **Taxon**, v. 39, p.16 - 32, 1990.
- LAWRENCE, G. H. M. **Taxonomy of vascular plants**. New York: Macmillan, 1958. 823 p.
- LEE, T. D., BAZZAZ, F. A. Regulation of fruit and seed production in an annual legume, *Cassia fasciculata*. **Ecology**, v. 62 (5), p. 1363-1373, 1982.
- LEMEN, C. Allocation of reproductive effort to the male and female strategies in wind-pollinated plants. **Oecologia**, v. 45, p. 156-159, 1980.



- LEWIS, T. **Thrips**: their biology, ecology and economic importance. New York: Academic Press Longon. 1973. 349 p.
- LEWIS, D., CROWE, C. K. Unilateral incompatibility in flowering plants. **Heredity**, v. 12, p. 233-256, 1958.
- LITTLE, E. L., WADSWORTH, F.H. **Common trees of Puerto Rico and Virgin Islands**. Florest Sevice U. S. Dep. of Agriculture. 1964. 548 p.
- LLOYD, D.G. Sexual strategies in plants. I. An hypothesis of serial adjustment of maternal investment during one reproductive session. **New Phytol.**, v. 86, p. 69-79, 1980 a.
- LLOYD, D. G. Sexual strategies in plants. III. A quantitative method for describing the gender of plants. **New Zealand J. Bot.**, v. 18, p. 103-108, 1980 b.
- LLOYD, D.G. Selection of offspring size at independence and other size versus number strategies. **Am. Nat.**, v. 129 (6), p. 800-817, 1987.
- LLOYD, D. G., WEBB, C. J. The avoidance of interference between the presentation of pollen and stigmas in Angiosperms. I. Dichogamy. **New Zealand J. Bot.**, v. 24, p. 135-162, 1986.
- LLOYD, D.G., WEBB, C. J., PRIMACK, R. B. Sexual strategies in plants. II. Data on the temporal regulation of maternal investment. **New Phytol.**, v. 86, p. 81-92, 1980.
- LLOYD, D.G., WELLS, M. S. Reproductive biology of a primitive Angiosperm, *Pseudowintera colorata* (Winteraceae), and the evolution of pollination systems in the Anthophyta. **Pl. Syst. Evol.**, v. 181, p. 77-95, 1992.
- LOMBARDI, J. A., MOTTA-JUNIOR, J. C. Seeds of the champak, *Michelia champaca* L. (Magnoliaceae), as a food source for Brazilian birds. **Ci. Cult.**, v. 45 (6), p. 408-409, 1994.
- LORENZI, H. **Árvores brasileiras**: Manual de identificação e cultivo de plantas arbóreas nativas do Brasil. São Paulo: Plantarum, 1992. 352 p.
- MALUF, A. M., MARTINS, P. S. Distribuição fracionária de energia em *Amaranthus hybridus* L. e *A. viridis* L. **Rev. Bras. Biol.**, v. 50 (2), p. 425 - 432, 1990.
- MALUF, A. M., MARTINS, P. S. Habilidade competitiva de plântulas de



- Amaranthus hybridus* L. e *A. viridis* L. **Rev. Bras. Biol.**, v. 13, p. 113-118, 1990.
- MARSHALL, D. L. Effect of size on seedling success in three species of *Sesbania* (Fabaceae). **Am. J. Bot.**, v. 73, p. 457-465, 1986.
- MAZER, S. J., SNOU A. A., STANTON, M. L. Fertilization dynamics and parental effects upon fruit development in *Raphanus raphanistrum* consequences for seed size variation. **Am. J. Bot.**, v. 73 (4), p. 500-511, 1986.
- MIONE, T., ANDERSON, G. J. Pollen-ovule ratio and breeding system evolution in *Solanum* section *Basarthus* (Solanaceae). **Am. J. Bot.**, v. 79, p. 279-287, 1992.
- MOMOSE, K., YUMOTO, T., NAGAMITSU, T., KATO, M., NAGAMASU, H., SAKAI, S., HARRISON, R. D., ITIOKA, T., HAMID, A. A., INOUE, T. Pollination biology in a lowland dipterocarp forest in Sarawak, Malaysia. I. **Am. J. Bot.**, v. 85 (10), p. 1477-1501, 1998.
- MORELLATO, L. P. C., LEITÃO-FILHO, H. F. Estratégias fenológicas de espécies arbóreas em floresta mesófila na serra do Japi, Jundiaí, São Paulo. **Rev. Bras. Biol.**, v. 50 (1), p. 163-173, 1990.
- MORGAN, M. Fruit to flower ratios and trade-offs in size and number. **Evol. Ecol.**, v. 7, p. 219-232, 1993.
- MOUND, L. A., MARULLO, R. **The thrips of central and south America: an introduction (Insecta: Thysanoptera)**. New York: Associated Publishers, 1996. 201 p.
- MULCAHY, D. L. The rise of the Angiosperms: A genecological fator. **Science**, v. 206, p. 20-23, 1979.
- MULLER, J. Fossil pollen records of extant angiosperms. **Bot. Rev.**, v. 47, p. 1-142, 1981.
- MULLER, J. Significance of fossil pollen for angiosperm history. **Ann. Mo. Bot. Gard.**, v. 71, p. 419-443, 1984.
- NEAL, P. R., DAFNI, A., GIURFA, M. Floral symmetry and its role in plant-pollinator systems: terminology, distribution, and hypotheses. **Ann. Rev. Ecol. Syst.**, v. 29, p. 345-373, 1998.



- OKADA, H. Reproductive biology of *Polyalthia littoralis* (Annonaceae). **Pl. Syst. Evol.**, v. 170, p. 237-245, 1990.
- PASUMARTY, S. V., MATSUMARA, T., HIGUCHI, S., YAMADA, T. Causes of low seed set in white clover (*Trifolium repens* L.). **Grass and Forage Sci.**, v. 48, p. 79-83, 1993.
- PELLMYR, O., THIEN, L. B., BERGSTROM, G., GROTH, I. Pollination of New Caledonian Winteraceae: opportunistic shifts or parallel radiation with their pollinator ? **Pl. Syst. Evol.**, v. 173, p. 143-157, 1990.
- PERCIVAL, M. **Floral biology**. New York: Pergamon Press, 1969. 243 p.
- PEREIRA, I. A. **Biologia reprodutiva de *Michelia champaca* L. (Magnoliaceae)**. São José do Rio Preto, 1994. 134 p. Dissertação (Mestrado em Ciências Biológicas) - Instituto de Biociências, Letras e Ciências Exatas, Universidade Estadual Paulista.
- PIJL, L. VAN DER Ecological aspects of flower evolution. I. Phyletic evolution. **Evolution**, v. 14, p. 403-416, 1960.
- PIRES, I.E, PIRES, C. A. Caracterização do sistema reprodutivo da "pimenteira" (*Xylopia* sp). In: Congresso Brasileiro de sementes. Gramado, v. 5, p. 124 (Resumo), 1987.
- PRESTON, R. E. Pollen-ovule ration in the Cruciferae. **Am. J. Bot.**, v. 73 (12), p. 1732-1740, 1986.
- QUELLER, D. C. Sexual seletion in a hermaphroditic plant. **Nature**, v. 305, p. 706-707, 1983.
- RAM, E. E. **Biologia vegetal**. New York: Guanabara Koogan, 1992. 727 p.
- RAMIREZ, N. Produccion y costo de frutos y semillas entre formas de vida. **Biotropica**, v. 25 (1), p. 46-60, 1993.
- RAMIREZ, N., SERES, A. Plant reproductive biology of herbaceous monocots in a Venezuelan tropical cloud forest. **Pl. Syst. Evol.**, v. 190, p. 129-142, 1994.
- RATHCKE, B., LACEY. Phenological patterns of terrestrial plants. **Ann. Rev. Ecol. Syst.**, v. 16, p. 179-214, 1985.
- REGAL, P. J. Ecology and Evolution of flowering plant dominance. **Science**, v. 196, p. 622-629, 1977.

- REIS, M. S., MARTINS, P. S. Caracterização morfológica do fruto de espécies de *Stylosanthes* e controle da produção mensal de sementes. **Rev. Ceres**, v. 36 (206), p. 336-347, 1989.
- RICHARDS, A. J. **Plant breeding systems**. London: George Allen & Unwin, 1986. p. 529.
- ROCHA, O. J., STEPHENSON, A. Effect of ovule position on seed production, seed weight, and progeny performance in *Phaseolus coccineus* L. (Leguminosae). **Am. J. Bot.**, v. 77 (10), p. 1320-1329, 1990.
- RUAN, Y. L. Fruit set, young fruit and leaf growth of *Citrus unshiu* in relation to assimilate supply. **Sci. Hortic.**, v. 3, p. 99-107, 1993.
- SALISBURY, E. Seed size and mass in relation to environment. **Proc. R. Soc. Lond.**, v. 186, p. 83-88, 1974.
- SAVOLAINEN O., KARKKAINEN, K., HARJU, A., NIKKANEN, T., RUSANEN, M. Fertility variation in *Pinus sylvestris*: a test of sexual allocation theory. **Am. J. Bot.**, v. 80 (9), p. 1016-1020, 1993.
- SCHAAL, B. A. Reproductive capacity and seed size in *Lupinus texensis*. **Am. J. Bot.**, v. 67, p. 703-709, 1980.
- SCHATZ, G. E. A new *Xylopia* (Annonaceae) from Panama. **Novon**, v. 3, p.475-477, 1993.
- SILANDER, J. A. Density-dependent control of reproductive success in *Cassia biflora*. **Biotropica**, v. 10 (4), p. 292-296, 1978.
- SILVERTOWN, J. W. Seed size, life span, and germination date as coadapted features of plant life history. **Am. Nat.**, v. 118, p. 860-864, 1981.
- SNOW, A. A. Pollination intensity and potential seed set in *Passiflora vitifolia*. **Oecologia**, v. 55, p. 231-237, 1982.
- STANTON, M. L. Seed variation in wild radish: effect of seed size on components of seedling and adult fitness. **Ecology**, v. 65 (4), p. 1105-1112, 1984.
- STEBBINS, G. L. **Variation and evolution in plants**. New York: Columbia University Press. 1950. 397 p.
- STEBBINS, G. L. Self-fertilization and population variability in the higher plants. **Am. Nat.**, v. 91, p.337-354, 1957.



- STEBBINS, G. L. Adaptive radiation of reproductive characteristics in Angiosperm. I. Pollination mechanisms. **Annu. Rev. Ecol. Syst.**, v. 1, p. 307-326, 1970.
- STEBBINS, G. L. Adaptive radiation of reproductive characteristics in Angiosperms. II. Seeds and seedlings. **Annu. Rev. Ecol. Syst.**, v. 2, p. 237-260, 1971.
- STEPHENSON, A. G. An evolutionary examination of the floral display of *Catalpa speciosa* (Bignoniaceae). **Evolution**, v. 33, p. 1200-1209, 1979.
- STEPHENSON, A. G. Fruit set, herbivory, fruit reduction, and the fruiting strategy of *Catalpa speciosa* (Bignoniaceae). **Ecology**, v. 61, p. 57-64, 1980.
- STEPHENSON, A. G. Flower and fruit abortion: proximate causes and ultimate functions. **Ann. Rev. Ecol. Syst.**, v. 12, p. 253-279, 1981.
- STEPHENSON, A. G. The regulation of maternal investment in an indeterminate flowering plant (*Lotus corniculatus*). **Ecology**, v. 65 (1), p. 113-121, 1984.
- STEPHENSON, A. G., WINSOR, J. A. *Lotus corniculatus* regulates offspring quality through selective fruit abortion. **Evolution**, v. 40, p. 453-458, 1986.
- SUTHERLAND, S., DELPH, L. F. On the importance of male fitness in plants: patterns of fruit-set. **Ecology**, v. 65 (4), p. 1093-1104, 1984.
- SUTHERLAND, S. Floral sex ratio, fruit-set, and resource allocation in plants. **Ecology**, v. 67 (4), p. 991-1001, 1986 a.
- SUTHERLAND, S. Patterns of fruit-set: what controls fruit - flower ratio in plants ? **Evolution**, v. 40 (1), p. 117-128, 1986 b.
- SUTHERLAND, S. Why hermaphroditic plants produce many more flowers than fruits: experimental tests with *Agave mckelveyana*. **Evolution**, v. 41, p. 750-759, 1987.
- THAKHTAJAN, A. L. Outline of the classification of flowering plants (Magnoliophyta). **Bot. Rev.**, v. 46, p. 225-359. 1980.
- TAKHTAJAN, A. **Evolutionary trends in flowering plants**. New York: Columbia University Press. 1991. 241 p.
- THIEN, L. B. Floral biology of Magnolia. **Am. J. Bot.**, v. 61 (10), p. 1037-1045,



1974.

- THIEN, L. B. Patterns of pollination in the primitive Angiosperm. **Biotropica**, v. 12 (1), p. 1-13, 1980.
- THIEN, L. B., WHITE, D. A., YATSU, L. Y. The reproductive biology of a relict-illicium *Floridanum ellis*. **Am. J. Bot.**, v. 70 (5), p. 719-729, 1983.
- THOMAS, R. L. The influence of seed weight on seedling vigour in *Lolium perene*. **Ann. Bot.**, v. 30, p. 11-121, 1966.
- TAYLOR, D. W., HICKEY, L. J. An aptian plant with attached leaves and flowers: implications for angiosperm origin. **Science**, v. 247, p. 702-704, 1990.
- TAYLOR, D.W., HICKEY, L. J. Phylogenetic evidence for the herbaceous origin of angiosperms. **Pl. Syst. Evol.**, v. 180, p. 137-156. 1992.
- TWANLEY, B. E. Seed size and seedling vigor in birdsfood trefoil. **Can. J. Pl. Sci.**, v. 47, p. 603-609, 1967.
- UDOVIC, D. Determinants of fruit set in *Yucca whipplei*: reproductive expenditure vs. pollinator availability. **Oecologia**, v. 48, p. 389-399, 1981.
- UDOVIC, D., AKER, C. Fruit abortion and the regulation of fruit number in *Yucca whippley*. **Oecologia**, v. 49, p. 245-248, 1981.
- VEASEY, E. A., MARTINS, P. S. Caracterização morfológica do fruto e da semente de *Desmodium desv*. **Rev. Bras. Bot.**, v. 12, p. 49-55, 1989.
- VERNIERI, P., TAGLIASACCHI, A. M., FORINO, L., LANFRANCHI, A., LORENZI, R., AVANZI, S. Absciscic acid levels and cell structure in single seed tissues of shedding affected fruits of *Malus domestica* Borkh. **J. Pl. Phy.**, v. 140, p. 699-706, 1992.
- WALKER, J. W., DOYLE, J. A. The bases of angiosperm phylogeny: palynology **Ann. Mo. Bot. Gard.**, v. 62, p. 664-723, 1975.
- WALKER, J. W., BRENNER, J. G., WALKER, A. G. Winteraceous pollen in the lower Cretaceous of Israel: Early evidence of a Magnolialean Angiosperm family. **Science**, v. 220, p. 1273-1275, 1983.
- WEBB, C. J. Breeding system and seed set in *Euonymus europaeus* (Celastraceae). **Pl. Syst. Evol.**, v. 132, p. 299-303, 1979.
- WILLSON, M. F. **Plant reproductive ecology**. New York: Wiley - Interscience,



1983. 328p.

- WILLSON, M. F., RATHKE. Adaptive design of the floral display in *Asclepias syriaca* L. **Am. Midl. Nat.**, v. 92, p. 47-57, 1974.
- WILLSON, M. F., PRICE, P. W. The evolution of inflorescence size in *Asclepias* (Asclepiadaceae). **Evolution**, v. 31, p. 495-511, 1977.
- WILLSON, M. F., PRICE, P.W. Resource limitation of fruit and seed production in some *Asclepias* species. **Can. J. Bot.**, v. 58, p. 2229-2233, 1980.
- WILLSON, M. F., SCHEMSKE, D. W. Pollinator limitation, fruit production, and floral display in Pawpaw (*Asimina triloba*). **Bull. Torrey Bot. Club**, v.107(3), p. 401-408, 1980.
- WILLSON M. F., WHELAN, C. J. The evolution of fruit color in fleshy-fruited plants. **Am. Nat.**, v. 136 (6), p. 790-809, 1990.
- WHISLER, S. L., SNOW, A. A. Potential for the loss of self-incompatibility in pollen-limited populations of mayapple (*Podophyllum peltatum*). **Am. J. Bot.**, v. 79, p. 1273-1278, 1992.
- WHITEHOUSE, H. L. H. Multiple-allelomorphy in compatibility of pollen and style in the evolution of Angiosperms. **Annals Bot.** v. 14, p.198-216, 1950.
- WILLEMSTEIN, S. C. **An evolutionary basis for pollination biology**. Leiden. 1987. 256 p.
- WYATT, R. The reproductive biology of *Asclepias tuberosa*: I. Flower number, arrangement and fruit-set. **New Phytol.**, v. 85, p. 119-131, 1980.
- WYATT, R. Components of reproductive output in five tropical legumes. **Bull. Torrey Bot. Club**, v. 108 (1), p. 67-75, 1981.



VIII. APÊNDICE

Preparo dos reagentes e das drogas usadas nas técnicas descritas:

AZUL DE ALGODÃO-LACTOFENOL

500 mg de azul de algodão

100 ml de Lactofenol (solução B)

Lactofenol - solução B

20 g de fenol cristalizado

20 g de ácido láctico

40 g de glicerina

20 ml de água destilada

Uso: na coloração de grãos de pólen

SOLUÇÃO DE HERR (4,5 POR PESO)

1 parte de fenol

1 parte de cloral hidratado

1 parte de óleo de cravo

1 parte de ácido láctico

0,5 parte de xilol

Uso: na clarificação de anteras



