



UNIVERSIDADE FEDERAL DE GOIÁS
INSTITUTO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS
PROGRAMA DE PÓS GRADUAÇÃO
EM BIODIVERSIDADE VEGETAL



INDIARA NUNES MESQUITA FERREIRA

***SIMAROUBA AMARA* AUBL. (SIMAROUBACEAE): ESTUDO DA
BIOLOGIA REPRODUTIVA E SUAS VARIAÇÕES FENOTÍPICAS
EM ÁREAS DISTINTAS DO CERRADO DO BRASIL CENTRAL**

Goiânia, 2017

TERMO DE CIÊNCIA E DE AUTORIZAÇÃO PARA DISPONIBILIZAR AS TESES E DISSERTAÇÕES ELETRÔNICAS NA BIBLIOTECA DIGITAL DA UFG

Na qualidade de titular dos direitos de autor, autorizo a Universidade Federal de Goiás (UFG) a disponibilizar, gratuitamente, por meio da Biblioteca Digital de Teses e Dissertações (BDTD/UFG), regulamentada pela Resolução CEPEC nº 832/2007, sem ressarcimento dos direitos autorais, de acordo com a Lei nº 9610/98, o documento conforme permissões assinaladas abaixo, para fins de leitura, impressão e/ou *download*, a título de divulgação da produção científica brasileira, a partir desta data.

1. Identificação do material bibliográfico: ☒ **Dissertação** ☐ **Tese**

2. Identificação da Tese ou Dissertação

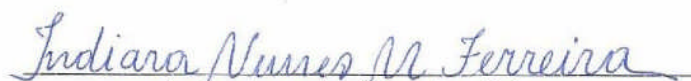
Nome completo do autor: INDIARA NUNES MESQUITA FERREIRA

Título do trabalho: *SIMAROUBA AMARA* AUBL. (SIMAROUBACEAE): ESTUDO DA BIOLOGIA REPRODUTIVA E SUAS VARIAÇÕES FENOTÍPICAS EM ÁREAS DISTINTAS DO CERRADO DO BRASIL CENTRAL

3. Informações de acesso ao documento:

Concorda com a liberação total do documento ☒ **SIM** ☐ **NÃO**¹

Havendo concordância com a disponibilização eletrônica, torna-se imprescindível o envio do(s) arquivo(s) em formato digital PDF da tese ou dissertação.


Assinatura do (a) autor (a)

Data: 18 / 04 / 17

¹ Neste caso o documento será embargado por até um ano a partir da data de defesa. A extensão deste prazo suscita justificativa junto à coordenação do curso. Os dados do documento não serão disponibilizados durante o período de embargo.

INDIARA NUNES MESQUITA FERREIRA

***SIMAROUBA AMARA* AUBL. (SIMAROUBACEAE): ESTUDO DA
BIOLOGIA REPRODUTIVA E SUAS VARIAÇÕES FENOTÍPICAS
EM ÁREAS DISTINTAS DO CERRADO DO BRASIL CENTRAL**

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Biodiversidade Vegetal do Instituto de Ciências Biológicas da Universidade Federal de Goiás, como requisito para obtenção do título de Mestre em Biodiversidade Vegetal.

Orientadora: Prof^a. Dr^a. Edivani V. Franceschinelli

Coorientador: Prof. Daniel Paiva Silva

Goiânia, 2017

Ficha de identificação da obra elaborada pelo autor, através do
Programa de Geração Automática do Sistema de Bibliotecas da UFG.

FERREIRA, INDIARA

SIMAROUBA AMARA AUBL. (SIMAROUBACEAE): ESTUDO DA
BIOLOGIA REPRODUTIVA E SUAS VARIAÇÕES FENOTÍPICAS EM
ÁREAS DISTINTAS DO CERRADO DO BRASIL CENTRAL

[manuscrito] / INDIARA FERREIRA, EDIVANI FRANCESCHINELLI,
DANIEL SILVA. - 2017.

90 f.

Orientador: Profa. Dra. EDIVANI VILLARON
FRANCESCHINELLI; co-orientadora Dra. DANIEL PAIVA SILVA.

Dissertação (Mestrado) - Universidade Federal de Goiás, Instituto
de Ciências Biológicas (ICB), Programa de Pós-Graduação em
Biodiversidade Vegetal, Goiânia, 2017.

Bibliografia.

Inclui fotografias, gráfico, tabelas.

1. Dioícia . 2. Sucesso reprodutivo. 3. Cerrado. 4. Floresta
Semidecídua. I. FRANCESCHINELLI, EDIVANI. II. SILVA, DANIEL. III.
VILLARON FRANCESCHINELLI, EDIVANI , orient. IV. PAIVA SILVA,
DANIEL, co-orient. V. Título.

CDU 581.16

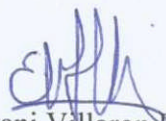


SERVIÇO PÚBLICO FEDERAL
UNIVERSIDADE FEDERAL DE GOIÁS
INSTITUTO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BIODIVERSIDADE VEGETAL

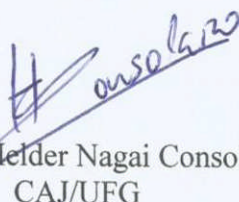
**ATA DA SESSÃO PÚBLICA DE DEFESA DE DISSERTAÇÃO
DE Nº 048**

ATA DA REUNIÃO DA BANCA EXAMINADORA DA DEFESA DE DISSERTAÇÃO EM NÍVEL DE MESTRADO. – Aos vinte e três dias do mês de março do ano de dois mil e dezessete (23/03/2017), às 09h00min horas, reuniram-se os componentes da Banca Examinadora: Profa. Dra. Edivani Villaron Franceschinelli – orientador; Prof. Dr. Helder Nagai Consolaro e Prof. Dr. Carlos de Melo e Silva Neto para, sob a presidência da primeira, e em sessão pública realizada no Anfiteatro do ICB I da UFG, procederem à avaliação da defesa de Dissertação intitulada **“SIMAROUBA AMARA AUBL. (SIMAROUBACEAE) : ESTUDO DA BIOLOGIA REPRODUTIVA E SUAS VARIAÇÕES FENOTÍPICAS EM ÁREAS DISTINTAS DO CERRADO DO BRASIL CENTRAL.”** em nível de mestrado, área de concentração em Botânica, de autoria de **INDIARA NUNES MESQUITA FERREIRA**, discente do Programa de Pós-Graduação em Biodiversidade Vegetal da Universidade Federal de Goiás. A sessão foi aberta pelo presidente da Banca Examinadora Profa. Dra. Edivani Villaron Franceschinelli que fez a apresentação formal dos membros da banca. A palavra a seguir foi concedida à autora da dissertação que, em 40 minutos procedeu à apresentação de seu trabalho. Terminada a apresentação, cada membro da banca arguiu a examinada, tendo-se adotado o sistema de diálogo sequencial. Terminada a fase de arguição, procedeu-se à avaliação da defesa. Tendo-se em vista o que consta na Resolução nº 1283/2014 do Conselho de Ensino, Pesquisa, Extensão e Cultura (CEPEC), que regulamenta o Programa de Pós-Graduação em Biodiversidade Vegetal, a Dissertação foi aprovada por unanimidade, considerando-se integralmente cumprido este requisito para fins de obtenção do título de MESTRE EM BIODIVERSIDADE VEGETAL, na área de concentração em Botânica pela Universidade Federal

34 de Goiás. A conclusão do curso dar-se-á quando da entrega na secretaria do PPGBV da versão
35 definitiva da dissertação, com as devidas correções, em trinta dias a contar da data da defesa.
36 Cumpridas as formalidades de pauta, às 12 horas e 30 min, a presidência da mesa
37 encerrou esta sessão de defesa de Dissertação de Mestrado e para constar eu, Gleizilene Braz
38 Pereira dos Santos, assistente administrativa do PPGBV lavrei a presente Ata, que após lida e
39 aprovada, será assinada pelos membros da Banca Examinadora em três vias de igual teor.



40
41
42
43 Profa. Dra. Edivani Villaron Franceschinelli
44 Presidente da Banca
45 ICB/UFG
46
47



48
49
50 Prof. Dr. Helder Nagai Consolaro
51 CAJ/UFG
52



53
54
55
56
57
58
59 Prof. Dr. Carlos de Melo e Silva Neto
60 IFG/GO
61
62
63
64
65

***“ Mas, renova-se a esperança
Nova aurora a cada dia
E há que se cuidar do broto
Pra que a vida nos dê
Flor, flor e fruto ... ”***

Canção do Estudante
(Milton Nascimento)

DEDICATÓRIA

À minha família:

Meu esposo: **Joel**

Minhas filhas: **Sofia e Ester Viena**

Meus irmãos: **Pedro Jr, Lucia e Ana Tereza**

Meus sobrinhos: **Renato, Alexandre e Gabriel**

Pelo apoio e paciência que sempre tiveram comigo, **amo vocês!**

AGRADECIMENTOS

Primeiramente, agradeço a Deus pela vida e pela incessante vontade de aprender!

A Deus, novamente, pelas maravilhas do Cerrado!

À Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) pela concessão da bolsa de mestrado.

À Universidade Federal de Goiás por ter me fornecido uma estrutura pra que eu realizasse essa pesquisa.

À minha orientadora, Dra. Edivani Villaron Franceschinelli por todos os ensinamentos, correções e momentos divertidos, porém sábios no campo! Meus sinceros agradecimentos!

Ao meu coorientador, Dr. Daniel Silva Paiva por todas as cobranças e contribuições neste trabalho, foram muito valiosos!

Ao meu querido professor Jales T. Chaves Filho por ter me apresentado o mundo da Botânica!

Aos amigos que conquistei e me conquistaram durante essa caminhada do Mestrado, em especial a Tâmara Poliana e ao Joao Paulo, companheiros fieis! Sem vocês teria sido bem mais difícil e não teria tido a mesma graça!

A todos os meus amigos, especialmente, os biólogos: Rafael Nunes, Camila Najole, Sarah Amado, Camila Akemi, Randerson e Fausto! Obrigada pela amizade de vocês !

Aos colegas do mestrado, em especial ao nosso querido colega Gabriel Hirata, que embora não esteja mais conosco, sua presença alegre sempre será lembrada com muito carinho.

À minha grande amiga e incentivadora Ilza.

À querida Rosa Malena por suas constantes orações !

À Gleice, secretária do programa, sempre alegre e disposta a nos ajudar!

Aos colegas de laboratório: Flaviana, Marco, Saturnina, Carlos, Léo, Grayce, Raysa e Geisa!

Aos funcionários da Secretaria do Meio Ambiente e dos Recursos Hídricos de Goiás (SECIMA), em especial ao Caio César e aos Srs. José Francisco e João Damasceno, obrigada por todo apoio!

Aos proprietários e funcionários das Fazenda Vagafogo, da Pousada Cavaleiro dos Pirineus e da Cachoeira da Usina!

À banca de qualificação e de defesa final: Dr. Helder, Dr. Daniel, Dr. Carlos e Dra. Edivani, por me cederem o tempo de vocês e colaborarem com um momento tão importante!

À professora Viviane Ferro pela identificação das mariposas.

Aos colegas Carlos, Léo e Flaviana pela identificação das abelhas.

A todos aqueles que de alguma forma contribuíram com a elaboração e construção desse trabalho!

SUMÁRIO

RESUMO.....	9
ABSTRACT	10
INTRODUÇÃO GERAL	11
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	15

REFERENCIAL TEÓRICO: ASPECTOS DA BIOLOGIA REPRODUTIVA EM PLANTAS DIÓICAS	21
---	-----------

INTRODUÇÃO.....	21
-----------------	----

Fenologia e características florais.....	22
Polinização e dispersão de sementes	24
Razão sexual	25
Alocação de Recursos.....	26
Sistema Reprodutivo	26
Considerações finais	29

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	31
----------------------------------	----

CAPÍTULO 1. BIOLOGIA REPRODUTIVA DE <i>SIMAROUBA AMARA</i> AUBL. (SIMAROUBACEAE) EM FLORESTA SEMIDECÍDUA DO BRASIL CENTRAL.....	40
--	-----------

RESUMO	40
--------------	----

ABSTRACT	41
----------------	----

INTRODUÇÃO.....	42
-----------------	----

MATERIAL E MÉTODOS.....	44
-------------------------	----

Área de estudo	44
Fenologia reprodutiva.....	44
Biologia floral.....	45
Visitantes florais	45
Sistema Reprodutivo	46
Sistema sexual – razão e dimorfismo sexual	47
Análises estatísticas	47

RESULTADOS	48
------------------	----

Caracterização da espécie.....	48
Fenologia reprodutiva.....	48
Biologia floral.....	48
Visitantes florais	49

Sistema Reprodutivo	50
Sistema sexual	50
DISCUSSÃO.....	51
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	59
TABELAS E FIGURAS.....	69
Tabela 1. Produção de frutos em % (número de frutos/número de flores) nos tratamentos de polinização cruzada, apomixia e controle em <i>S. amara</i> (Floresta Semidecídua – Pirenópolis GO 2015).	69
Tabela 2. Viabilidade do pólen de <i>S. amara</i> com o método de coloração por carmim acético a 2% em diferentes horários (Floresta Semidecídua – Pirenópolis Go 2015).	69
Figura 1. Aspectos da biologia reprodutiva de <i>S. amara</i> no Santuário de vida ecológica Vagafofo, Pirenópolis Go, 2015. 1a: Árvore de <i>S. amara</i> com ca de 14m. 1b: flores dispostas em panícula; 1c: flor estaminada; 1d: flor pistilada; 1e,1f: Frutos verdes e maduros de <i>S. amara</i>	70
Figura 2. Fenologia reprodutiva de <i>S. amara</i> nos períodos de julho a outubro de 2015 em Floresta Semidecídua do Santuário Ecológico de Vida Silvestre Vagafofo, Pirenópolis Go.	70
Figura 3. Tamanho médio das sementes nos tratamentos de apomixia e polinização cruzada de <i>S. amara</i> em Floresta Semidecídua – Pirenópolis Go, 2015 ($t_{64,3} = 1.8675$, $p = 0.06$).	71
CAPÍTULO 2. VARIAÇÕES NA BIOLOGIA REPRODUTIVA DE <i>SIMAROUBA AMARA</i> AUBL. (SIMAROUBACEAE) EM AMBIENTE DE FLORESTA SEMIDECÍDUA E CERRADO <i>SENSU STRICTO</i>.....	72
RESUMO	72
ABSTRACT	73
INTRODUÇÃO.....	73
MATERIAL E MÉTODOS.....	75
Área de estudo	75
Propagação vegetativa e tamanho da planta	76
Sucesso reprodutivo e razão sexual	76
Análises Estatísticas	77
RESULTADOS	77
DISCUSSÃO	78

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	82
TABELAS E FIGURAS.....	87
Tabela 1. Taxa de produtividade de frutos de <i>S. amara</i> em diferentes ambientes (Floresta Semidecídua e cerrado <i>sensu stricto</i> , Pirenópolis Go, 2016). Grau de liberdade; SQ: Soma de quadrados; QM: Quadrados Médios; F: valor estatística F; p: p-valor.	87
Tabela 2. Resultados da Razão Sexual dos indivíduos Femininos e Masculinos de <i>S. amara</i> em ambientes de Floresta Semidecidual (1 e 2) e cerrado <i>sensu stricto</i> (Cerrado 1 e 2) 2106. F: feminino, M: masculino; X^2 : qui-quadrado; p: p-valor. ...	87
Tabela 3. Resultados da Biologia reprodutiva assexuada (rebrotas) de <i>S. amara</i> em diferentes ambientes (Florestas Semidecíduas e cerrado <i>sensu stricto</i> , Pirenópolis Go, 2016). Graus de liberdade; SQ: Soma de quadrados; QM: Quadrados Médios; F: valor estatística F; p: p-valor.	88
Tabela 4. Resultado do diâmetro à altura do peito (DAP 1,30m) dos indivíduos de <i>S. amara</i> em diferentes ambientes (Florestas Semidecíduas e cerrado <i>sensu stricto</i> , Pirenópolis Go, 2016).	88
Figura 01. Quantidade mensurada de rebrotas de <i>S. amara</i> em diferentes ambientes (Florestas Semidecíduas e cerrado <i>sensu stricto</i> , Pirenópolis Go, 2016). ($F_{1,40} = 7.742$, $p = 0.008$).	89
Figura 02. População de <i>S. amara</i> em ambiente de Floresta Semidecídua (Foto A) e cerrado <i>sensu stricto</i> (Foto B), Pirenópolis Go, 2016.	89
Figura 03. Rebrotas de <i>S. amara</i> em ambiente de Floresta Semidecídua (Foto A) e cerrado <i>sensu stricto</i> (Foto B). Pirenópolis Go, 2016.	90

RESUMO

Simarouba amara Aubl. é uma espécie dióica pertencente a família Simaroubaceae. Sua ocorrência é registrada desde as Matas Úmidas da Costa Rica na América Central até a região Centro-Oeste e Sudeste do Brasil. É uma espécie arbórea que pode atingir até 35 m de altura nas Matas de Terra Firme da Amazônia, onde sua ocorrência pode ser muito comum. A maioria dos estudos sobre a espécie se reporta aos aspectos farmacológicos inerentes aos seus compostos metabólicos. Há também outras abordagens sobre a qualidade de suas mudas, replantio em áreas degradadas, fenologia e o uso comercial da madeira. No entanto, estudos sobre a sua biologia reprodutiva são escassos. Sabe-se que seu sistema sexual é dióico, o que faz com que sua reprodução sexuada dependa de vetores que promovam o fluxo de pólen entre os indivíduos de sexos distintos, porém seu sistema de polinização também ainda é desconhecido. Estudos sugerem que em sua ampla distribuição, a espécie apresenta variações fenotípicas de acordo com o seu ambiente de ocorrência. O Cerrado é composto por um mosaico de vegetações submetidas às diferenças de clima, relevo e solo, fatores esses que podem favorecer a expressão da plasticidade fenotípica em algumas espécies. Nesse sentido, objetivou-se nessa dissertação conhecer em um primeiro momento a biologia reprodutiva de *S. amara*, envolvendo aspectos da biologia floral, fenologia, sistema sexual e reprodutivo, bem como os polinizadores. Além disso, procurou-se investigar se as populações da espécie apresentam variações adaptativas e ecológicas no seu sistema morfológico e reprodutivo em ambientes distintos do Cerrado como a mata e o cerrado *sensu stricto*. Para tanto, a dissertação foi estruturada em dois capítulos: no primeiro, foi abordada a biologia reprodutiva de *Simarouba amara* Aubl. (Simaroubaceae) em Floresta Semidecídua do Brasil Central. No segundo capítulo: variações na biologia reprodutiva de *Simarouba amara* Aubl. (Simaroubaceae) em ambiente de Floresta Semidecídua e cerrado *sensu stricto*.

Palavras-chaves: Simaroubaceae; Dioicia; Sucesso reprodutivo; Cerrado; Floresta Semidecídua.

ABSTRACT

Simarouba amara Aubl. is a dioecious species belonging to the family Simaroubaceae. Its occurrence is recorded from the wetlands of Costa Rica in Central America to the Center-West region of Brazil. It can reach up to 35 m high in the Amazonia Forest, where its occurrence may be very common. The great majority of the studies on the species refer to the pharmacological aspects inherent to the metabolic compounds present in the species of the family Simaroubaceae. There are also other approaches on their application in reforestation of degraded areas, and the commercial use of wood. However, studies on their reproductive biology are scarce. It is known that its sexual system is dioecious, which makes it depends on vectors to promote the flow of pollen between the individuals of different sexes. However, its system of pollination is still unknown. Studies suggest that in its wide distribution, the species presents phenotypic variations according to its environment of occurrence. The Cerrado is composed of a mosaic of vegetation submitted to differences in climate, relief and soil, which may favor the expression of phenotypic plasticity in some species. In this sense, the aim of this dissertation was initially to investigate the reproductive biology of *S. amara*, involving aspects of floral biology, phenology, sexual and pollination system. In addition, we sought to investigate whether the species presents phenotypic variations in its morphology and reproductive system in distinct environments of the Cerrado, such as forest and cerrado *sensu stricto*. Therefore, the dissertation was structured in two chapters: in the first, the reproductive biology of *Simarouba amara* Aubl. (Simaroubaceae) was investigated in Semideciduous Forest of Central Brazil. In the second chapter, the variations in the reproductive biology of *Simarouba amara* Aubl. (Simaroubaceae) was analysed in the environment of Semideciduous Forest and cerrado *sensu stricto*.

Keywords: Simaroubaceae; Dioecy; Reproductive success; Cerrado; Semideciduous Forest.

INTRODUÇÃO GERAL

O estudo da biologia reprodutiva de plantas abrange aspectos relativos à biologia floral, aos mecanismos de polinização e sistemas de reprodução. A interação de animais no processo de polinização assume importância fundamental para as espécies vegetais que não são exclusivamente autógamas ou não se reproduzem somente através de gemas vegetativas (Pleasants 1983). O comportamento e a eficiência dos polinizadores estão diretamente associados ao padrão e à morfologia da flor (Dafni 1992). Segundo Bawa (1979), apesar da existência das adaptações florais contra a autogamia, como a hercogamia e a dicogamia, a prevalência de sistemas de auto-incompatibilidade em espécies arbóreas tropicais indica que as barreiras para a autofertilização são principalmente genéticas, e não morfológicas. Além disso, algumas adaptações morfológicas da flor para evitar a autogamia, muitas vezes, não podem evitar a polinização entre indivíduos aparentados ou a auto-polinização. Contudo, o entendimento básico sobre a biologia floral é um pré-requisito nos estudos relacionados à polinização de uma determinada espécie de planta.

A flor é um órgão que possui várias estruturas complexas e adaptadas à reprodução sexuada. Cada parte da flor tem um papel especial em um ou mais eventos durante a produção ou dispersão dos gametas (Endress, 1994). A maioria das espécies de plantas possui flores hermafroditas. Todavia, cerca de 5-6% das espécies de angiospermas conhecidas tem flores masculinas e femininas em plantas separadas (Renner 2014). Este tipo de sistema sexual é denominado dioicia (Bawa 1980, Gurevitch 2006). Em algumas comunidades de plantas, como as de regiões tropicais, esta percentagem pode ser maior (Bawa 1980). No Cerrado, por exemplo, já foi encontrado este tipo de sistema sexual em 30% das espécies arbóreas (Oliveira 1996).

A polinização obrigatória entre indivíduos diferentes tem sido considerada como a principal força seletiva responsável pela evolução de dioicia (Lloyd 1984; Thomson & Barrett 1981; Charlesworth 1985) sendo que a polinização cruzada conduzida através desta especialização sexual evitaria os efeitos deletérios da endogamia (Darwin 1877). No entanto, a separação da função sexual entre indivíduos diferentes traz desvantagens uma vez que metade da população não produz descendentes. A colonização de novas

áreas requer a ocorrência de indivíduos masculinos e femininos, relativamente, próximos para produzirem descendentes (Darwin 1877). Isto pode levar a uma limitação da distribuição geográfica destas espécies. Estes fatores indicam porque a evolução da dioicia é tão difícil de ser entendida. Além disso, há poucas observações de campo sobre o sistema sexual em populações naturais que evidenciem quais são os atributos eco-morfológicos que favorecem a dioicia (Renner 2014).

Simarouba amara Aubl. é uma planta dióica (Hardesty *et al.* 2005) pertencente à família Simaroubaceae que é composta por aproximadamente 32 gêneros e 200 espécies, entre arbustos e árvores, distribuídas em todas as regiões tropicais e subtropicais do planeta (Almeida *et al.* 2007). No Brasil, as plantas da família Simaroubaceae são representadas pelos gêneros *Quassia* e *Picrolemma* na região Amazônica; *Castela* e *Picrasma* no sul do país e *Simaba* e *Simarouba* que encontram-se presentes em quase todas as regiões brasileiras (Hall *et al.* 1983; Almeida *et al.* 2007).

Simarouba amara ocorre em Mata de terra firme na Amazônia, e, provavelmente, tenha chegado ao Cerrado por meio de matas de galeria (Raw & Ray 1985; Franceschinelli *et al.* 1999). Alguns autores sugerem que a existência de similaridades florísticas de espécies estão associadas aos cursos d'água que se distribuem desde a floresta Amazônica até a Atlântica, cruzando o Cerrado (Oliveira Filho & Ratter 1995; Walter 1995; Silva Jr. *et al.* 1997). Além disso, o fato de espécies típicas do Cerrado encontrarem-se distribuídas em diferentes biomas é justificado devido às grandes alterações climáticas e geomorfológicas que teriam causado expansões e retrações das florestas úmidas e secas da América do Sul (Bigarella *et al.* 1975; Ribeiro & Walter 2008).

A grande maioria dos estudos sobre a espécie *S. amara* são reportados à área medicinal devido às propriedades farmacológicas de seu caule, folha e fruto. Trabalhos relatam o isolamento de quassinoides, alcaloides, triterpenos, esteroides e compostos fenólicos de diferentes partes da planta (Polonsky *et al.* 1976; Lassak *et al.* 1977; Grosvenor *et al.* 2006; Govindaraju *et al.* 2009). Os quassinoides, por sua vez, pertencem a um grupo de substâncias exclusivos da família Simaroubaceae, sendo utilizados como marcadores taxonômicos (Saraiva & Pinto 2006; Almeida *et al.* 2007; Alves *et al.* 2014). Além do mais, essas substâncias são atribuídas à atividades antimaláricas e antitumorais (O'Neill *et al.* 1988). Na medicina popular brasileira e de

vários países das Américas Central e do Sul, há relatos do uso da espécie no tratamento de parasitas intestinais, diarreia, anemia e febre (Costa *et al.* 2006; Alves *et al.* 2015).

Outros estudos inerentes a espécie apontam para o valor econômico de sua madeira por ser utilizada na área de construção civil e naval (Souza 1997), na confecção de instrumentos musicais (Marques *et al.* 2006) e produção de papeis e móveis (Rodriguez Von Platen *et al.* 2000). Ademais, estudos sobre a produção de mudas e fenologia da espécie na região amazônica também foram desenvolvidos (Pinto *et al.* 2005; Azevedo *et al.* 2010). Em área de mineradora, *S. amara* foi sugerida para a restauração de áreas degradadas (Neri *et al.* 2011). Dessa forma, *S. amara* tem despertado interesse em diferentes áreas da pesquisa científica.

Contudo, trabalhos sobre a biologia reprodutiva e polinização de *S. amara* ainda são escassos ou inexistentes. Sabe-se que suas flores são unissexuais, relativamente pequenas e dispostas em grandes panículas (Franceschinelli 1999). Estudos realizados em ambientes de mata (Macedo & Maués 2001), relatam que essas flores são polinizadas através do vento, embora haja registros de trabalhos que sugerem a polinização do tipo entomófila para a espécie (Bawa *et al.* 1994; Hardesty *et al.* 2005). Macedo & Maués (2001) informam ainda que a abertura floral ocorre no final da tarde, sugerindo que a antese da flor desta espécie possa ser noturna. Desta forma, ainda pouco se sabe sobre a reprodução e o sistema de polinização e sexual de *S. amara*. Possivelmente, estes sistemas e estratégias reprodutivas podem ser diferentes entre ambientes de mata e cerrado, o que faz necessário a geração de estudos mais aprofundados que venham a contribuir para o conhecimento da biologia reprodutiva da espécie.

Estudos sugerem que dependendo do ambiente, *S. amara* demonstra certa plasticidade em relação à sua altura. Em regiões de florestas densas, como a Amazônica, a espécie apresenta-se como árvore atingindo até 35m (Hardesty *et al.* 2005). Em cerradão e em matas do Bioma Cerrado, a espécie atinge entre 5 e 15m, respectivamente (Franceschinelli, com.pess.). Além de variar em altura, esta espécie parece variar também sua estratégia reprodutiva conforme o ambiente onde ocorre. Observamos que em regiões de mata, *S. amara* possui um porte arbóreo alto e, aparentemente, produz poucas rebrotas. Contudo, em ambiente de cerrado, a reprodução vegetativa é bastante comum. Desta forma, além da produção de sementes, *S. amara*

também se reproduz pela emissão de caules proveniente do xilopódio (Raw & Hay 1985).

Segundo Hoffman (1998), a reprodução vegetativa é vantajosa em detrimento à sexuada no Cerrado. Isso se deve ao fato de que, além do custo da reprodução vegetativa ser menor do que o da sexuada, a prole provinda da reprodução vegetativa atinge tamanhos maiores mais rápido e são mais resistentes ao estresse ambiental (Hoffman 1998). Esse tipo de reprodução é mais comum em áreas queimadas de Cerrado do que em áreas protegidas, tornando uma importante estratégia de regeneração das plantas atingidas pelo fogo (Hoffman 1998, Felfili *et al.* 2008b).

Para tanto, ressaltando a importância da espécie e a escassez de dados relacionados ao estudo da sua biologia reprodutiva, bem como o ambiente heterogêneo em que se encontra, essa dissertação foi dividida em dois capítulos. O capítulo I apresenta o estudo da biologia reprodutiva de *S. amara* considerando aspectos como biologia floral, fenologia, polinização, sistemas reprodutivos e sexual em uma área de Floresta Semidecidual da cidade de Pirenópolis, Goiás. O capítulo II apresenta o estudo das variações fenotípicas no sistema morfológico e reprodutivo de *S. amara* nos diferentes ambientes de sua ocorrência no Cerrado: Floresta Semidecidual e Cerrado *sensu stricto*, no mesmo município.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Almeida, M. M. B.; Arriaga, A. M. C.; Santos, A. K. L.; Lemos, T. L. G.; Braz-Filho, R.; Vieira, I. J. C. 2007. Ocorrência e atividade biológica de quassinóides da última década. *Química Nova*, 30, 935-951.
- Alves, I. A. B. S.; Miranda, H. M.; Soares, L. A. L.; Randau, K. P. 2014 Simaroubaceae Family: botany, chemical composition and biological activities. *Revista Brasileira de Farmacognosia*, v. 24, n. 3, p. 481-501.
- Alves, B. S.; Andreza, I.; Miranda, H.M.; Barbosa, A. P.; Randau, K. P.; Soares, L.; Alberto, L. 2015. Desenvolvimento e validação de metodologia analítica por espectrofotometria no visível para quantificação de taninos totais na casca do caule de *Simarouba amara* Aubl. *Revista Árvore*, vol.39, 37-47.
- Azevedo, I. M. G.; Alencar, R. M.; Barbosa, A. P.; Almeida, N. O. 2010. Estudo do crescimento e qualidade de mudas de marupá (*Simarouba amara* Aubl.) em viveiro. *Acta Amazônica* Vol. 40 (1) 157 -164.
- Bawa, K.S. 1979. Breeding systems of trees in a tropical wet forest. *New Zealand Journal of Botany* 17: 521-524.
- Bawa, K. S. 1980a. Evolution of dioecy in flowering plants. *Annual Review of Ecology and Systematics* 11:15-39.
- Bawa, K. S. 1980b. Mimicry of male by female flowers and intrasexual competition for pollinators in *Jacaratia dolichaula* (D. Smith) Woodson (Caricaceae). *Evolution* 34:467-474.
- Bawa, K. S. 1994. Pollinators of tropical dioecious angiosperms: a reassessment? No, not yet. *American Journal of Botany* 81 (4): 456-460.
- Bigarella, J. J.; Andrade-Lima, D.; Riehs, P. J. 1975. Considerações a respeito das mudanças paleoambientais na distribuição de algumas espécies vegetais e animais do Brasil. *Anais Academia Brasileira de Ciências*, v.47, 411-464.
- Charlesworth, B. and Charlesworth, D. 1978. A Model for the Evolution of Dioecy and Gynodioecy. Source: *The American Naturalist*, Vol. 112, No. 988 pp 975-997.

- Charlesworth, D. 1985. Distribution of dioecy and self-incompatibility in angiosperms. In: Greenwood PJ, Slatkin M (eds), *Evolution – Essays in Honour of John Maynard Smith*, Cambridge University Press: Cambridge, pp 237–268.
- Costa, L. C. B.; Rocha, E. A.; Silva, L. A. M.; Jardim, J. G.; Silva, D. C.; Gaião, L. O.; Moreira, R. C. T. 2006. Levantamento preliminar das espécies vegetais com potencial econômico no Parque Municipal da Boa Esperança, Ilhéus, Bahia, Brasil. *Acta Farmacêutica Bonaerense*, 25:184-91.
- Dafni, A. 1992. *Pollination ecology – a practical approach*. Oxford University Press, Oxford.
- Darwin, C. R. 1877. *The different forms of flowers on plants of the same species*. Murray, London. 352p.
- Endress, P. K. 1994. *Diversity and evolutionary biology of tropical flowers*. Cambridge University. 420p.
- Franceschinelli, E. V.; Yamoto, K.; Shepherd, G. J. 1999. Distinctions among three *Simarouba* species. American Society of Plant Taxonomists. *Systematic Botany*, vol. 23, n.4 (Oct.-Dec., 1988), pp. 479-488.
- Felfili, M. J.; Fagg, C. W.; Pinto, J. R. R. 2008b. Recuperação de áreas degradadas no Cerrado com espécies nativas do bioma e de uso múltiplo para formação de corredores ecológicos e uso sustentável na reserva legal. In: Felfili, J, M.; Sampaio, J. C.; Correia, C. R. M. A. *Bases para Recuperação de Áreas Degradadas na bacia do São Francisco*. 1ª Edição, Brasília-CRAD: Centro de Referência em Conservação da Natureza e Recuperação de Áreas Degradadas, pp. 17-26.
- Freeman, D. C., Doust, J. L., El-Keblawi, A., Miglia, K. J. & McArthur, E. D. 1997. Sexual specialization and inbreeding avoidance in the evolution of dioecy. *The Botanical Review* 63:65-92.
- Govindaraju, K.; Darukeshwara, J.; Srivastava, A. K. 2009. Studies on protein characteristics and toxic constituents of *Simarouba glauca* oilseed meal. *Food and Chemical Toxicology*, v.47, n.6, pp.1327-1332.

- Grosvenor, N. J.; Mascoll, K.; Mclean, S.; Reynolds, W. F.; Tinto, W. F. 2006. Tirucallane, apotirucallane, and octanorapotirucallane triterpenes of *Simarouba amara*. *Journal National Production*, v. 69, n.6, pp. 1315-1318.
- Gurevitch, J., Scheiner, S. M., Fox. 2009. *Ecologia Vegetal*. 2a ed. Artmed Editora, Porto Alegre, 592p.
- Hall, I. L.; Lee, K. H.; Imakura, Y.; Okano, M.; Johnson, A. 1983. Antiinflammatory agents III. Structure-activity relationships of brusatol and related quassinoids. *Journal of Pharmaceutical Sciences*, 72, 1282-1284.
- Hardesty, B. D.; Dick., Kremer, C. W.; Hubbell, A. S. 2005. Bermingham Spatial genetic structure of *Simarouba amara* Aubl. (Simaroubaceae), a dioecious, animal-dispersed Neotropical tree, on Barro Colorado Island, Panama. *Heredity Nature*, vol. 95, 290–297.
- Hoffmann, W. A. 1998. Post-burn reproduction of woody plants in a neotropical savanna: the relative importance of sexual and vegetative reproduction. *Journal of Applied Ecology* 35: 422-433.
- INSTITUTO BRASILEIRO DE GEOGRAFIA E ESTATÍSTICA – IBGE.
Disponível:[<http://www.cidades.ibge.gov.br/painel/historico.php?lang=&codmun=521730&search=||info%EF3ricos:-hist%F3rico>] . Acessado em 05/08/ 2015.
- Lassak, E. V.; Polonsky, J.; Jacquemin, H. 1977. 5-Hydroxy-canthin-6-one from *Simarouba amara*. *Phytochemistry*, v.16, p.1126-1127.
- Lloyd, D. G. 1982. Selection of combined versus separate sexes in seed plants. *Amer. Nat.*120: 571–585.
- Lloyd, D. G. 1984. Gender allocations in outcrossing cosexual plants. In: Dirzo R, Sarukhan J. (eds), *Perspectives on Plant Population Ecology*. Sinauer: Sunderland Mass, pp 277–300.
- Macedo, A. C. B.; Maués, M. M. 2001. Insetos polinizadores e biologia reprodutiva de duas espécies florestais amazônicas: Cumaru (*Dipteryx odorata* (Aubl) Wild. Leguminosae) e Marupá (*Simarouba amara* Aubl. Simaroubaceae) In: Congresso

- Nacional De Botânica, 52.; Reunião Nordestina De Botânica, 24., 2001, João Pessoa. Resumos. João Pessoa: Sociedade Botânica do Brasil: Universidade Federal da Paraíba. Embrapa Amazônia Oriental CPATU.
- Marques, A. R.; Fernandes, G. W.; Reis, I. A. & Assunção, R. M. 2002. Distribution of adult male and female *Baccharis concinna* (Asteraceae) in the rupestrian fields of Serra do Cipó, Brazil. *Plant Biology* 4: 94-103.
- Marques, M. H. B.; Martins, V. A.; Souza, M. R.; Marcus, V. S. A. 2006. Efeito da secagem nas propriedades acústicas da madeira de marupá (*Simarouba amara* Aubl.). *Floresta & Ambiente*, 12: 57-64.
- Maués, M. M. & Couturier, G. 2002. Biologia floral e fenologia reprodutiva do camu-camu (*Mirciaria dúbia* (H.B.K.) McVaugh, Myrtaceae) no Estado do Pará, *Rev.Bras.Bot.* 25(4):441-448.
- Neri, A. V.; Soares, M. P.; Meira Neto, J.A.A.; Dias, L.E. 2011. Espécies de Cerrado com potencial para Recuperação De Áreas Degradadas Por Mineração De Ouro, Paracatu-Mg. *Revista Árvore*, Viçosa-MG, v.35, n.4, p.907-918.
- Oliveira, P. E. 1996. Dioecy in the Cerrado vegetation of Central Brazil. *Flora* 191: 235-243.
- Oliveira Filho, A. T.; Ratter, J. A. 1995. A study of the origin of central brazilian forests by the analysis of plant species distribution patterns. *Edinburgh Journal of Botany*, v.52, n.2, 141-194.
- O'Neill, M. J.; Bray, D. H.; Boardman, P.; Wright, C. W.; Phillipson, J.D.; Warhurst, D.C.; Gupta, M.P.; Correya, M.; Solis, P. Plants as sources of antimalarial drugs, part 6: activities of *Simarouba amara* fruts. *Journal of Ethnopharmacology*, v. 22, p. 183-190, 1988.
- Ortiz, P. L.; Arista, M. & Talavera, S. 2002. Sex ratio and reproductive effort in the dioecious *Juniperus communis* subsp. *alpina* (Suter) Celak. (Cupressaceae) along an altitudinal gradient. *Annals of Botany* 89: 205-211.
- Pleasants, J. M. 1983. Structure of plant and pollinator communities. In: Machado, I.C.S.; Sazima, M. Biologia floral de espécies de Caatinga no município de Alagoinha PE. Universidade de Campinas, 1990, Tese de doutorado, 245p.

- Pinto, A. M.; Ribeiro, R. J.; Alencar, J. C.; Barbosa, A. P. 2005. Fenologia de *Simarouba amara* Aubl. na reserva florestal Adolpho Ducke, Manaus, AM. *Acta Amazônica*. V. 35(3) 347-352.
- Polonsky, J.; Varon, Z.; Jacquemin, H.; Pettit, G. R. 1978. The isolation and structure of 13,18-dehydroglauucarubinone a new antineoplastic quassinoid from *Simarouba amara*. *Experientia*, v.34, n.9, p.1122-1123.
- Ranieri, B. D.; Negreiros, D.; Lana, T. C.; Pezzini, F. F. ; Fernandes, G. F. 2012. Fenologia reprodutiva, sazonalidade e germinação de *Kielmeyera regalis* Saddi (Clusiaceae), espécie endêmica dos campos rupestres da Cadeia do Espinhaço, Brasil. *Acta Botanica Brasilica* 26(3): 632-641.
- Raw, A. & Hay, J. 1985. Fire and other factors affecting a population of *Simarouba amara* in "cerradão" near Brasília, Brazil. *Revista Brasileira de Botânica* 8:101-107.
- Renner, S. S. 2014. The relative and absolute frequencies of angiosperm sexual systems: dioecy, monoecy, gynodioecy, and an up-dated online database. *American Journal of Botany* 101 (10): 1588-1596.
- Ribeiro, J. F. & Walter, B.M.T. 2008. Fitofisionomias do bioma Cerrado. In *Cerrado: ecologia e flora* (S.M. Sano, S.P. Almeida & J.F. Ribeiro, eds.). Embrapa-CPAC, Planaltina, p.151-212.
- Rodriguez Von Platen, H.; Geistlinger, J.; Berlyn, G.; Kahl, G.; Weising, K. 2000. Characterization of novel microsatellite loci isolated from the tropical dioecious tree *Simarouba amara*. *Mol Ecol Primer Notes* 9: 498–500.
- Saraiva, R. C. G.; Pinto, A. C. 2006. Triterpenos e alcaloide tipo cantinona dos galhos de *Simaba polyphylla*(Cavalcante) W. W. Thomas (Simaroubaceae). *Quimica Nova*, v.29, n.2, p.264-268.
- Silva Júnior, M. C.; Silva, P. E. N.; Felfili, J. M. 1997. A composição florística das matas de Galeria no Brasil Central. Boletim do Herbário Ezechias Paulo Heringer.
- Souza, M. H. 1997. *Madeiras tropicais brasileiras*. IBAMA/LPF, Brasília, 152p.

Thomson, J. D. & Barrett, S. C. H. 1981. Selection for outcrossing, sexual selection and the evolution of dioecy in plants. *American Naturalist* , 118 , 443-449.

Walter, B. M. T. 1995. Distribuição espacial de espécies perenes em uma mata de galeria inundável no Distrito Federal: florística e fitossociologia. Brasília: UnB, 200p. Tese Mestrado.

REFERENCIAL TEÓRICO

ASPECTOS DA BIOLOGIA REPRODUTIVA EM PLANTAS DIÓICAS

INTRODUÇÃO

A dioicia é um sistema sexual caracterizado pela separação completa das funções sexuais das flores em indivíduos produtores de flores, exclusivamente, masculinas ou femininas (Freeman *et al.* 1997, Tanurdzic & Banks 2004). Está distribuído em grupos filogeneticamente distintos (Bawa *et al.* 1985a) e ocorre, aproximadamente, em 6 % das angiospermas (Renner 2014). No Brasil, plantas com esse sistema sexual possuem expressiva representação em ambientes do Cerrado (Oliveira 1996), Restinga e Mata Atlântica (Matallana *et al.* 2005). A separação dos sexos nesse tipo de sistema sexual demanda a reprodução cruzada entre indivíduos diferentes e pode trazer vantagens genéticas para a população (Charlesworth & Charlesworth 1978) ou melhorar a aptidão reprodutiva dos indivíduos (Bawa 1980a), embora por outro lado, gere uma dependência total dessas plantas em relação aos polinizadores (Oliveira & Maruyama 2014). Como consequência desta separação sexual, flores masculinas e femininas apresentam características sexuais secundárias, como diferenças de tamanho e atratividade, as quais são consideradas estratégias adaptativas que possibilitam o fluxo direcional de pólen aos estigmas coespecíficos (Grant 1995).

A dioicia evoluiu, provavelmente, várias vezes dentro das angiospermas, tendo a redução de endogamia e a especialização sexual, como alguns dos principais fatores responsáveis pela evolução deste sistema reprodutivo (Bawa 1980; Freeman *et al.* 1997). Há autores que defendem a hipótese de que esta evolução ocorreu em função da seleção sexual visando a otimização da alocação de recursos para a reprodução (Givnish 1982; Cruden 1988; Willson 1994). Nesse caso, os indivíduos masculinos atuariam na produção e dispersão do pólen, aumentando a quantidade de grãos de pólen e os femininos investiriam na produção de frutos, otimizando a qualidade de suas sementes (Janzen 1977; Bawa 1980; Lloyd 1982).

Em florestas tropicais, muitas espécies arbóreas dióicas apresentam floração em massa e são visitadas por pequenos insetos generalistas em florestas tropicais (Bawa

1980, 1994). Tal afirmação é conhecida como “hipótese de Bawa”, na qual a associação ecológica com insetos generalistas teria influenciado a evolução da dioicéia em diferentes grupos de árvores. Segundo Bawa (1980), insetos generalistas são menos eficientes na troca de pólen entre indivíduos diferentes e podem causar uma autopolinização extensiva (Beach 1981). No entanto, para outros autores, em florestas tropicais, proporcionalmente, poucas espécies dióicas lenhosas possuem insetos generalistas (Renner & Feil 1993; Kress & Beach 1994; Ramalho 2004).

Diante de várias premissas que envolvem esse sistema sexual, o objetivo deste trabalho é destacar os principais aspectos que envolvem a biologia reprodutiva das plantas dióicas baseando-se em diversas literaturas. Para tal, foram abordadas características florais e fenológicas da polinização, da dispersão de sementes, da alocação de recursos, da razão sexual, do sistema reprodutivo e da evolução do sistema sexual das espécies dióicas.

Fenologia e características florais

A fenologia é o estudo da ocorrência de eventos biológicos repetitivos e das causas de sua ocorrência em relação às forças seletivas bióticas e abióticas, bem como da sua inter-relação entre as fases caracterizadas por estes eventos, dentro de uma mesma ou de várias espécies (Lieth 1974). Estudos fenológicos envolvem diferentes eventos do ciclo de vida das plantas, como florescimento, frutificação, brotamento e germinação. Dentre essas, a fenologia da floração possui grande influência ecológica e evolutiva no sistema de polinização em plantas (Bawa *et al.*, 2003; Bolmögren *et al.*, 2003).

Alguns atributos fenológicos podem afetar o sucesso reprodutivo da espécie (Rathcke & Lacey 1985), como a sincronia da floração e a data do seu início (Primack 1980). O sincronismo floral em nível individual causa um aumento na atração de visitantes florais (Augspurger 1980, 1983), porém resulta em baixo movimento do pólen inter-planta e, conseqüentemente, afeta o sucesso reprodutivo desse indivíduo (Primack 1980).

Por outro lado, florescer em conjunto com os coespecíficos eleva a probabilidade de se reproduzir com sucesso. Isto pode ocorrer por pressões seletivas sobre a

disponibilidade de parceiros reprodutivos, o que é muito comum em espécies dióicas ou autoincompatíveis (Rocca & Sazima 2006). Considerando que é comum em espécies dióicas os indivíduos masculinos iniciarem a floração um pouco antes das femininas, pequenas diferenças entre os indivíduos no tempo de apresentação das flores também podem promover o fluxo de pólen entre os mesmos (Bawa 1980b; Stephenson 1982). Provavelmente, seria uma estratégia da planta dióica masculina para garantir que os agentes polinizadores reconheçam as flores da espécie como potencial fonte de recursos, visitando assim as femininas, devido as semelhanças morfológicas comuns entre estas flores (Lloyd & Webb 1977). Desta forma, a separação temporal entre os sexos quanto ao início e a duração do período de floração pode ser vista como uma adaptação das plantas aos polinizadores (Bawa 1980b).

As características morfológicas florais das espécies dióicas podem determinar o modo de polinização biótica ou abiótica (Freeman *et al.* 1997). Quando distintas entre as flores masculinas e femininas, essas características podem também melhorar o seu potencial reprodutivo, principalmente em espécies polinizadas pelo vento e água. No entanto, algumas vezes a manutenção de formas florais similares entre os dois sexos pode também ser vantajosa em plantas zoófilas (Bawa 1980b, Charleworth 1991, Freeman *et al.* 1997). Essas características são vistas como estratégias adaptativas para aumentar o fluxo de pólen entre flores masculinas e femininas, uma vez que o polinizador não as distingue, aumentando assim a eficiência reprodutiva da espécie (Lloyd & Webb 1977).

Aparentemente, há um padrão definido de floração nessas plantas, como exemplo, as plantas masculinas que apresentam maior número de flores por inflorescência ou por indivíduo (“display”) (Lloyd & Webb 1977; Opler & Bawa 1978). Nesse sentido, o sucesso reprodutivo masculino em plantas zoófilas depende da capacidade dos indivíduos de atrair um maior número de polinizadores capazes de transportar com eficiência os grãos de pólen até as flores femininas (Lloyd & Webb 1977). Considerando que as espécies dioicas possuem polinizadores pequenos e pouco especializados, conforme afirma Bawa (1980), uma grande quantidade de pólen deve ser produzida com a grande produção de flores masculinas, tornando as plantas masculinas mais atrativas e aumentando a quantidade de grãos de pólen no sistema de polinização da espécie (Waughton & Ramsey 1998).

Polinização e dispersão de sementes

Com os sexos separados em plantas diferentes, toda polinização resulta em fluxo gênico entre indivíduos (Oliveira & Maruyama 2014). Nesse caso, mesmo polinizadores relativamente generalistas poderiam efetuar polinizações entre indivíduos e esta possibilidade de utilizar vetores não especializados seria um dos principais motores para a evolução da dioicia (Bawa 1980; Charlesworth 1993).

Estudos realizados em floresta tropical demonstraram associações frequentes entre árvores com florada em massa e pequenos insetos generalistas (Bawa 1980, 1990, 1994; Ramalho 2004), sendo constatado que 62% das espécies polinizadas por eles são dióicas (Bawa *et al.* 1985). Além disso, parece haver uma relação entre a entomofilia e zoofilia no nível de família, como por exemplo em Loranthaceae, já que dentre todas as espécies dióicas, as mesmas são entomófilas, enquanto que dentre as espécies hermafroditas, as mesmas são polinizadas por pássaros (Bawa 1980, 1994). Em Simaroubaceae, na Costa Rica, há quatro gêneros com espécies dióicas que são entomófilas, enquanto que em *Quassia amara* Aubl., hermafrodita, a polinização é realizada por beija-flores (Bawa 1980). No Brasil, o único gênero dióico é o *Simarouba*, que no Cerrado tem as flores da espécie *Simarouba amara* Aubl. e *Simarouba versicolor* A. St. – Hill polinizadas por mariposa (Indiara Ferreira e Raysa Cavalcante – dados não publicados). Por outro lado, há controvérsias que sugerem que as árvores tropicais não são polinizadas por um amplo espectro de diversos táxons animais, já que em cerca de 36 de 40 espécies, um único gênero de insetos é o único ou principal polinizador (Renner & Feil 1993). Contudo, apesar de discordarem nesse ponto, os referidos autores concordam que a grande maioria dos polinizadores das plantas dióicas é zoófila (Bawa 1980; Renner & Feil 1993).

Em regiões temperadas, muitas espécies dióicas são polinizadas pelo vento (Frankel & Galun 1977; Bawa 1980), porém em florestas tropicais esse tipo de polinização é rara nas espécies dióicas estudadas (Bawa & Opler 1975). Em termos de número de espécies, a dioicia é mais comum em florestas tropicais (Renner & Feil 1993). As floras tropicais possuem uma grande proporção de espécies arbóreas e a alta incidência da dioicia nessas floras pode estar associada entre o hábito perene e a correlação entre dioicia e frutos carnosos (Bawa 1980).

Os frutos carnosos produzidos por essas plantas dióicas são dispersos por animais como os pássaros e primatas (Givnish 1980; Hardesty *et al.* 2005). Dessa forma, as plantas dióicas podem colonizar áreas distantes, devido ao longo percurso que os pássaros conduzem as sementes (Carlquist 1974). Estudos realizados em ilhas do Hawai e da Nova Zelândia atribuíram o grande número de espécies dióicas nesses habitats aos agentes dispersores das sementes desses frutos (Bawa 1980). De fato, evidências indicam que a distribuição tropical da dioicia está positivamente correlacionada a esse tipo dispersão (Vamosi & Vamosi 2004).

Razão sexual

A razão sexual em plantas dióicas, geralmente, apresenta 1:1, e suas plantas apresentam um padrão agregado no espaço (Bawa & Opler 1975; Opler & Bawa 1978). No entanto, tal informação não se aplica às espécies instáveis que mudam de sexo e são conhecidas como lábeis. As que não apresentam labilidade sexual evoluíram do hermafroditismo via ginodioicia e fatores genéticos estão envolvidos nesta evolução (Freeman *et al.* 1997). Já em espécies dióicas lábeis, há indivíduos que são capazes de mudar de sexo entre estações reprodutivas, devido a influências ambientais, como a espécie *Trema micrantha* (L.) Blume (Ulmaceae) (Freeman & McArthur 1984; Torres 1996). Essa alteração sexual pode também acontecer em função da idade como quando indivíduos mais novos, que produzem flores masculinas, começam a produzir flores femininas (Freeman *et al.* 1980a, Ackerly *et al.* 1990) e em ambos os sexos (Clay 1993) quando alcançam idade mais avançada.

Há que se considerar também o ambiente em que as plantas vivem, como o Cerrado, onde várias espécies se reproduzem vegetativamente. Estudos desenvolvidos nesse ambiente relatam que a proporção do sexo nas populações estudadas não diferiu de 1:1 (Carmo & Franceschinelli 2002; Lenzi & Orth 2004). Entretanto, outros autores sugerem alteração na razão sexual de planta dióica devido à reprodução vegetativa apresentada pela espécie (Amorim & Oliveira 2006). Ainda considerando o ambiente, em épocas secas foi relatado o favorecimento de indivíduos femininos de *Thymus serpyllum* L. (Lloyd & Webb 1977) e em condições de solo pobre, rochoso, com vegetação rasteira, houve maior preponderância de indivíduos masculinos sobre os femininos. Outro aspecto a ser destacado é que em determinadas espécies dióicas pode

haver um maior índice de mortalidade de um determinado sexo podendo alterar a proporção esperada: 1:1 (Putwain & Happer 1972; Lloyd & Webb 1977).

Alocação de Recursos

Em muitas plantas lenhosas dióicas, os indivíduos femininos investem, proporcionalmente, mais em reprodução do que os masculinos, de modo que enquanto os indivíduos femininos direcionam sua energia para a produção de flores e frutos, os masculinos se restringem somente à produção de flores (Lloyd & Webb 1977; Willson 1983). Neste sentido, se os indivíduos femininos alocam mais recursos em sua reprodução, conseqüentemente, esses indivíduos devem dispendir menos energia em seu crescimento e manutenção (Harper & Ogden 1970). Como resultado, os indivíduos femininos dióicos devem apresentar menor taxa de crescimento, ter baixa taxa de sobrevivência ou exibir algum outro custo devido seu alto gasto na produção de frutos e sementes (Gross & Soule 1981).

Alguns autores ainda complementam que o alto custo feminino despendido da reprodução também deve incorrer em florescimento tardio e baixa frequência desse florescimento (Bullock *et al.* 1981; Jing & Coley 1990; Ataroff & Schwarzkopf 1992; Thomas & LaFrankie 1993). Estudos com plantas lenhosas demonstram que os indivíduos masculinos de algumas espécies dióicas cresceram mais rápido que os indivíduos femininos, enquanto que em outras espécies, os indivíduos femininos cresceram mais rápido (Grant & Milton 1979; Jing & Coley 1990). Contudo, em alguns casos não são encontradas diferenças entre os sexos (Milton & Grant 1980; Sakai & Burris 1985). Todavia, há que se considerar a divisão no dispêndio de energia entre os indivíduos dióicos, podendo ser um possível fator na evolução deste sistema sexual (Darwin 1877).

Sistema Reprodutivo

A reprodução sexuada em plantas exclusivamente dióicas é dependente de vetores bióticos e/ou abióticos para que os grãos de pólen sejam transportados até os estigmas das flores femininas (Oliveira & Maruyama 2014). Entretanto, quando há falha nesse sistema, a reprodução assexuada é a alternativa que garante o sucesso reprodutivo

dessas espécies (Richards 1986). Não por acaso, a apomixia foi descrita pela primeira vez no século XIX para uma espécie dióica, *Alchornia ilicifolia*, Euphorbiaceae (Baker 1983; Oliveira & Maruyama 2014).

No Cerrado, onde a frequência de plantas dióicas foi registrada em torno de 15% (Oliveira 1996, Oliveira & Gibbs 2000), há evidências de que o sistema reprodutivo sexuado não é exclusivo para algumas espécies dióicas que se reproduzem pela formação de frutos apomíticos (Piratelli *et al.* 1998; Lenza & Oliveira 2005, 2006; Pessoa *et al.* 2013). Além da apomixia, a propagação vegetativa é outra forma de reprodução assexuada registrada em plantas dióicas que habitam esse mesmo ambiente (Raw & Hay 1985; Oliveira 1996; Piratelli *et al.* 1998). Já em áreas de restinga, próximas a Floresta de Mata Atlântica, o registro de plantas dióicas foi de 14%. No entanto, a propagação vegetativa é um dos fatores relacionados ao alto índice de plantas lenhosas dióicas (35%) presentes nessa flora (Matallana *et al.* 2005).

Evolução da Dioícia

Apesar da existência de vários trabalhos sobre a evolução da dioícia em plantas, o consenso e o entendimento acerca das forças evolutivas que teriam promovido o aparecimento deste sistema sexual ainda não é muito claro. Para alguns autores, a ampla distribuição da dioícia entre grupos filogeneticamente distintos tem dificultado a criação de um modelo geral sobre os principais fatores que levaram à sua evolução (Bawa *et al.* 1985a; Ibarra-Manriquez & Oyama 1992).

Uma das hipóteses para a evolução deste sistema possui cunho genético, já que, com a separação dos sexos, os riscos da autopolinização seriam diminuídos e isso impediria a depressão endogâmica dentro da população (Lloyd 1982; Sakai *et al.* 1989). Outra hipótese ressalta que a evolução da dioícia ocorre em função da seleção sexual em relação aos aspectos reprodutivos (Darwin 1877; Freeman *et al.* 1980; Willson 1982). Com a especialização dos sexos, a alocação de recursos destinados à reprodução, seriam direcionados à uma única função: masculina ou feminina. Nesse sentido, enquanto os indivíduos masculinos investiriam seus recursos na produção e dispersão do pólen, os femininos investiriam na produção de frutos e sementes. Isto ocorre quando uma destas funções é muito dispendiosa para a planta, de tal forma a diminuir seu sucesso reprodutivo por falta de recursos (Freeman *et al.* 1997).

Entre as angiospermas, o hermafroditismo é considerado uma condição primitiva e a dioícia derivada (Bawa 1980a; Richards 1986; Freeman *et al.* 1997), sendo raro o caminho inverso na evolução destes sistemas sexuais. A evolução do hermafroditismo para a dioícia pode ter seguido vários caminhos até a completa separação dos sexos, podendo ter evoluído diretamente do hermafroditismo ou via ginoícia, androícia e monoícia, sendo que em alguns pode ter sido via heterostilia (Bawa 1980; Charlesworth 1991). Esse sistema teria evoluído, independentemente, várias vezes na história das angiospermas e só foi possível devido às diversas pressões evolutivas pelos diferentes ancestrais comuns das espécies conhecidas atualmente (Mitchell & Diggle 2005). Em populações hermafroditas, a evolução ocorreu devido a presença de pelo menos duas mutações, uma mutação causadora de esterilidade masculina, promovendo o surgimento de plantas femininas e outra nova mutação causando esterilidade feminina tornando possível o aparecimento de plantas do sexo masculino (Charlesworth & Charlesworth 1998).

A presença de genes que causam a esterilidade masculina e feminina em plantas hermafroditas é bastante comum (Ross 1976). No entanto, é improvável a ocorrência simultânea das duas mutações para o estabelecimento da dioícia. Assim, a dioícia a partir do hermafroditismo, deve ter envolvido tipos intermediários na população proporcionando a presença de hermafroditas, juntamente, com plantas masculinas e plantas femininas estéreis em uma mesma população (subdioícia) (Charlesworth & Charlesworth 1991).

Vários modelos têm sido propostos para explicar a evolução da dioícia do hermafroditismo via ginodioícia (Lloyd, 1976; Ross 1970, 1976, 1978). Como exemplo, quando um gene mutante masculino estéril se espalha em uma população porque seus portadores produzem mais sementes que as plantas hermafroditas (Lewis 1942). Nesse caso, a ginodioícia é considerada um estágio na evolução das plantas dióicas (Carlquist 1974), embora ela possa estar em uma condição estável e não evoluir para a dioícia (Darwin 1877). Outro caminho evolutivo seria o estabelecimento da dioícia via androícia, sendo considerado um passo intermediário, da mesma maneira como ocorre a ginodioícia. Entretanto, nesse caso uma nova mutação nas plantas hermafroditas da mesma população causaria esterilidade feminina tornando possível o aparecimento de plantas do sexo masculino (Bawa 1980).

A evolução da dioícia poderia ocorrer via monoícia, em uma única rota onde flores masculinas e flores femininas já coexistem em uma única planta, bastando apenas a ocorrência de mutações causando a esterilidade masculina e feminina em plantas diferentes (Karasawa *et al.* 2005). Assim seria necessária uma série de mutações alterando as proporções de flores masculinas e femininas nas plantas até que cada um dos sexos estivesse alocado em plantas separadas (Charlesworth 1991; Charlesworth & Charlesworth 1998).

A evolução da dioícia via distília, pode ter se dado pela ocorrência de mutações que suprimiram as funções masculinas em algumas plantas, e femininas em outras, dando origem a plantas de sexos separados. Em plantas dióicas que evoluíram de plantas distílicas, as flores masculinas são derivadas do morfo brevistilo, enquanto as femininas são derivadas do morfo longistilo (Beach & Bawa 1980). Dessa forma, a evolução está, provavelmente, associada às mudanças no sistema de polinização das populações com a interrupção do fluxo de pólen complementar entre os indivíduos que pode ocorrer de duas formas: promovendo o fluxo entre estames e pistilos longos, e eliminando a utilidade e a funcionalidade de estames e pistilos curtos (Beach & Bawa 1980).

Além dos fatores já comentados que envolvem a evolução da dioícia, a vantagem do cruzamento de material genético tem merecido bastante atenção, uma vez que a separação dos sexos pode resultar no uso mais eficiente de recursos em plantas dióicas do que em plantas hermafroditas (Bawa 1980). A evolução da dioícia também poderia aumentar a quantidade do fluxo de pólen de uma planta para outra. As plantas masculinas devem produzir e dispersar mais pólen que uma hermafrodita, alguns de seus pólenes devem cair nos estigmas de outra planta, promovendo a reprodução cruzada e o sucesso reprodutivo de suas populações (Bawa & Opler 1975). Dessa forma, bastariam poucas visitas por parte do polinizador para polinizar uma grande quantidade de flores (Bawa 1980).

Considerações finais

Os aspectos da biologia reprodutiva em plantas dióicas demonstram que a floração masculina pode se adiantar em relação à feminina, porém, em alguns casos há

sincronia na floração de ambos. Alguns autores consideram que suas flores são pouco especializadas, pequenas, claras e inconspícuas e são visitadas por insetos, tendo seus frutos carnosos e dispersos por animais. O padrão de distribuição é agregado e fatores ambientais podem influenciar no sexo destas plantas. É evidente também a diferenciação na alocação de recursos de acordo com o sexo das plantas, enquanto o sexo masculino possui um alto investimento na produção de flores, o feminino investe mais na produção de frutos. A reprodução sexuada é dependente de polinização biótica e/ou abiótica, no entanto algumas espécies se reproduzem assexuadamente minimizando os efeitos do baixo sucesso reprodutivo. Quanto à evolução deste sistema sexual, muitos dados ainda precisam ser esclarecidos. Todos os caminhos e hipóteses apresentam particularidades genéticas e também ecológicas que podem ser utilizadas para elucidar a evolução deste sistema sexual que é bem estabelecido em alguns grupos de plantas. No entanto, a ampla distribuição da dioicia entre grupos filogeneticamente distintos tem dificultado a criação de um modelo geral sobre os principais fatores que levaram à sua evolução. Mais estudos com este tema devem ser realizados para ampliar a amostragem das espécies dióicas, contribuindo com mais subsídios para que seja melhor compreendida a evolução da dioicia nas plantas.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Araujo, D. S. D. 2000. Análise florística e fitogeográfica das restingas do estado do Rio de Janeiro. Ph.D. Dissertação, Departamento de Ecologia, Universidade Federal do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro, Brasil.
- Arroyo, M.T.K.; Squeo, F. 1990. Relationships between plant breeding systems and pollination. *In*: Kawano S, ed. Biological approaches and evolutionary trends in plants. London: *Academic Press*, 205–227.
- Ackerly, D. D.; Rankin-De-Merona, J.M. & Rodrigues W.A. 1990. Tree densities and sex ratios in breeding populations of dioecious Central Amazonian Myristicaceae. *Journal of Tropical Ecology* 6:239-248.
- Amorim, F.W.; Oliveira, P.E. 2006. Estrutura sexual e ecologia reprodutiva de *Amaioua guianensis* Aubl. (Rubiaceae), uma espécie dióica de formações florestais de Cerrado. *Revista Brasil. Bot.* V.29, n.3, p.353-362.
- Ataroff, M. & Schwarzkopf, M. 1992. Leaf production, reproductive patterns, field germination and seedling survival in *Chamaedorea bartlingiana*, a dioecious understory palm. *Oecologia*, 92, 250-256.
- Augspurger, C. K. 1980. Mass-flowering of a tropical shrub (*Hybanthus prunifolius*); influence of pollination attraction and movement. *Evolution* 34:475-488.
- Augspurger, C. K. 1983. Phenology, flowering synchrony, and fruit set of six neotropical shrubs. *Biotropica* 15:257-267.
- Baker, H. G. 1983. An outline of the history of the anthecology, or pollination biology. Pp. 3-32. *In*: Franklin-Tong, V.E. (ed.) Self-incompatibility in flowering plants: evolution, diversity, and mechanisms. Berlin, *Springer*, 314pp.
- Baker, H. G.; Cox, P. A. 1984. Further thoughts on dioecism and islands. *Ann. Mo. Bot. Gard.* 71:244-253
- Bawa, K. S. 1980. Evolution of dioecy in flowering plants. *Annual Review of Ecology and Systematics* 11: 15-39.

- Bawa, K. S. 1980a. Evolution of dioecy in flowering plants. *Annual Review of Ecology and Systematics* 11:15-39.
- Bawa, K. S. 1980b. Mimicry of male by female flowers and intrasexual competition for pollinators in *Jacaratia dolichaula* (D. Smith Woodson (Caricaceae). *Evolution* 34:467-474.
- Bawa, K. S. 1994. Pollinators of tropical dioecious angiosperms: a reassessment? No, not yet. *Am J Bot* 81: 456-460.
- Bawa, K.S.; Perry, D. R. & Beach, J. H. 1985a. Reproductive biology of tropical lowland rain forest trees. In Sexual systems and incompatibility mechanisms. *Am. J. Bot.* 72:331-345.
- Bawa, K. S.; Opler, P. A. 1975, Dioecism in tropical forest trees. *Evolution*, 329: 167-179.
- Bawa, K. S.; Kang, H.; Grayum, M. H. 2003. Relationships among time, frequency, and duration of flowering in tropical rain forest trees. *American Journal of Botany* 90:877-887.
- Baker, H. G. 1959. Reproductive methods as factors in speciation in flowering plants. Cold Spring Harbor Symp. *Quant. Biol.* 24:177-191.
- Beach, J. H. 1981. Pollinator foraging and the evolution of dioecia. *Am Nat* 118: 572-577.
- Bolmgren K.; Eriksson; O.; Linder, H. P. 2003. Contrasting flowering phenology and species richness in abiotically and biotically pollinated angiosperms. *Evolution* 57: 2001-2011.
- Bullock, S. H.; Beach, J. H. & Bawa, K. S. 1983. Episodic flowering and sexual dimorphism in *Guarea rhopalocarpa* in a Costa Rican rain forest. *Ecology* 64:851-861.
- Carlquist, S. 1974. Island Biology. NY: *Columbia Univ. Press.* 660p.

- Carmo, M. R.; Franceschinelli, E.V. 2002. Polinização e biologia floral de *Clusia arrudae* Planchon & Triana (Clusiaceae) na Serra da Calçada, município de Brumadinho, MG. *Brazilian Journal of Botany*. V.25, n.3, p.351-360.
- Clay, K. 1993. Size-dependent gender change in green dragon (*Arisaema dracontium*; Araceae). *Am. J. Bot.* 80:769-777.
- Charlesworth, B.; Charlesworth, D. 1978. A Model for the Evolution of Dioecy and Gynodioecy. Source: *The American Naturalist*, Vol. 112, No. 988 (Nov. - Dec., 1978), pp. 975-997.
- Charlesworth, B.; Charlesworth, D. 1979. Population genetics of partial male-sterility and the evolution of monoecy and dioecy. *Heredity* 41:137-154.
- Charlesworth, B. 1991. The evolution of sex chromosomes. *Science* 251:1030-1033.
- Charlesworth, D. 2002. Plant sex determination and sex chromosomes. *Heredity*, 88, 94-101.
- Charnov, E. L., Maynard Smith; J.; Bull, J.J.1976. Why be an hermaphrodite? *Nature* 263:125-126.
- Cruden, R. W. 1988. Temporal dioecism, systematic breadth, associated traits and temporal patterns. *Acta bot. bras.* 15(2): 167-175.
- Darwin, C. 1877. The different forms of flowers on plants of the same species London: *John Murray*. 352p.
- Frankiel, R.; Galun, E. 1977. Pollination Mechanisms. Reproduction and Plant Breeding. NY: *Springer*. 281p.
- Freeman, D. C.; Harper, K. T. & Charnov, E. L. 1980a. Sex change in plants; old and new observations and hypotheses. *Oecologia* 42:222-232.
- Freeman, D. C.; McArthur, E. D. 1984. The relative influence of mortality, non flowering and sex change. *Bot. Gaz.* 145:385-394.

- Freeman, D. C.; Doust, J. L.; El-Keblawi, A.; Miglia, K. J. & McArthur, E. D. 1997. Sexual specialization and inbreeding avoidance in the evolution of dioecy. *Bot. Rev.* 63:65-92.
- Gentry, A. H. 1974. Flowering phenology and diversity in Tropical Bignoniaceae. *Biotropica* 6: 64-68.
- Givnish, T. J. 1980. Ecological constraints on the evolution of breeding systems in seed plants: dioecy and dispersal in gymnosperms. *Evolution* 34 : 959 -972.
- Givnish, T. J. 1982. Outcrossing versus ecological constraints in the evolution of dioecy. *The American Naturalist* 119: 849-865.
- Grant, M. C. & Milton, J. B. 1979. Elevational gradients in adult sex ratios and sexual differentiation in vegetative growth rates in *Populus tremuloides* Michx. *Evolution*, 33, 914-918.
- Grant, V. 1995. Sexual selection in plants: pros and cons. *Proceedings of the National of Sciences of the United States of America* 92: 1247-1250.
- Gross, L. K.; Soule, J. D. 1981. Differences in biomass allocation to reproductive and vegetative structures of male and female plants of a dioecious, perennial herb, *Silene alba* (Miller) Krause. *American Journal of Botany*, Vol 68, n.6 (Jul. 1981), 801-807.
- Hardesty, B. D.; Dick C. W., Kremer, A.; Hubbel, S.; Bermingham, E. 2005. Spatial genetic structure of *Simarouba amara* Aubl. (Simaroubaceae), a dioecious, animal-dispersed Neotropical tree, on Barro Colorado Island, Panama. *Heredity* 95, 290–297.
- Harper, J. L.; Ogden, J. 1970. The reproductive strategy of higher plants. I. The concept of strategy with special reference to *Senecio vulgaris* L. *J. Ecol.* 58:681-698.
- Ibarra-Manriquez, G. & Oyama, K. 1992. Ecological correlates of reproductive traits of Mexican rain forest trees. *Am. J. Bot.* 79:383-394.

- Janzen, D. H. 1967. Synchronization of sexual reproduction of trees within the dry season in Central America. *Evolution* 21: 620-637.
- Janzen, D. H. 1977. A note on optimal mate selection by plants. *The American Naturalist* 111: 365- 371.
- Jing, S. W. & Coley, P. D. 1990. Dioecy and herbivory: the effect of growth rate on plant defense in *Acer negundo*. *Oikos*, 58, 369-377.
- Kress, J. W.; Beach, J. H. 1994. Flowering plant reproductive systems, p.161-182. In McDade L A, Bawa K S, Hespenheide H A, Harstshorn G S La Selva: ecology and natural history of a neotropical rain forest. *University of Chicago Press*, Chicago, 493p.
- Karasawa, M. M. G; Oliveira, G. C. X.; Veasey, E.A.; Vencovsky, R. 2005. Evolução das plantas terrestres e de sua forma de reprodução. ESALQ/USP, Piracicaba, 86p.
- Lenza, E. & Oliveira, P. E. 2005. Biologia reprodutiva de *Tapirira guianensis* Aubl. (Anarcadinaceae), uma espécie dióica em mata de galeria do Triângulo Mineiro, Brasil. *Revista Brasileira de Botânica* 28 : 180-190.
- Lenza, E. & Oliveira, P. E. 2006. Biologia reprodutiva e fenologia de *Virola sebifera* Aubl. (Myristicaceae) em mata mesofítica de Uberlândia, MG, Brasil. *Revista Brasileira de Botânica* 29: 443-451.
- Lenzi, M.; Orth, A. I. 2004. Fenologia reprodutiva, morfologia e biologia floral de *Schinus terebinthifolius* Raddi (Anacardiaceae), em restinga da Ilha de Santa Catarina, Brasil. *Biotemas*, vol.17 (2): 67-89.
- Lewis, D. 1942. The evolution of sex in flowering plants. *Biol Rev.* 17:46-67.
- Lieth, H. 1974. Purpose of a phenology book. In: Phenology and seasonality modeling (Lieth, H., eds). *Springer*, Berlin, Deutchland, p.3-19.
- Lloyd, D. G. 1976. The transmission of genes via pollen and ovules in gynodioecious angiosperms. *Theor. Popul. biol.* 9:299-316.

- Lloyd, D. G, Webb C J. 1977. Secondary sex characters in plants. *The botanical review*, 43: (2).
- Lloyd, D. G. 1979. Some reproductive factors affecting the selection of self-fertilization in plants. *Am. Nat.* 113:67-79.
- Lloyd, D. G. 1982. Selection of combined versus separate sexes in seed plants. *The American Naturalist* 120: 571-585.
- Matallana, G.; Wendt, T.; Araujo, D.S.D. & Scarano, F. 2005. High abundance of dioecious plants in a tropical coastal vegetation. *American Journal of Botany* 92: 1513-1519.
- Milton, J. B. & Grant, M. C. 1980. Observations on the ecology of *Populus tremuloides*, in the Colorado Front range. *American Journal of Botany*, 67, 202-209.
- Mitchell, C. & Diggle, P. 2005. The evolution of unisexual flowers: morpho- logical and functional convergence results form diverse developmental transitions. *American Journal of Botany* 92: 1068-1076.
- Oliveira, P. E. 1996. Dioecy in the cerrado vegetation of central Brazil. *Flora* 191:235-243.
- Oliveira, P. E. & Gibbs, P.E. 2000. Reproductive biology of wood plants in a cerrado community of central Brazil. *Flora* 195:311-329.
- Oliveira, P. E.; Maruyama, P. K. 2014. Sistemas Reprodutivos *in*: Biologia da Polinização, Rio de Janeiro: Projeto Cultural, 527 p.
- Opler, P. A.; Bawa, K. S. 1978. Sex ratios in tropical forest trees. *Evolution*, 32: 812-821.
- Pessoa, S. P. M.; Moraes, J. Q.; Silva, C. A. 2013. Apomixia facultative em *Smilax fluminensis* Steud. (Smilacaceae), espécie dióica de fragmentos florestais, Centro Oeste do Brasil. *Revista Árvore*, vol. 37, p.1025-1035.

- Piratelli, A. J.; Pina-Rodrigues, E. C. M.; Gandara, E. B.; Costa, L. G. S. 1998. Biologia da polinização de *Jacaratia spinosa* (AUBL) ADC. (Caricaceae) em mata residual do sudeste brasileiro. *Revista Brasileira de Biologia*, 58 (94): 671-679.
- Primack, R. B. 1980. Phenological variation within natural populations: flowering in New Zealand montane shrubs. *J.Ecol.* 68:849-862.
- Putwain, P. D. & Happer, J. L. 1972. Studies in the dynamics of plant populations. *J.Ecology.*, 60: 113-129.
- Ramalho, M. 2004. Stingless bees and mass flowering trees in the canopy of Atlantic Forest: a tight relationship. *Acta Bot Bras* 18: 37-47.
- Rathcke, B. J.; Lacey, E. P. 1985. Phenological patterns of terrestrial plants. *Annual Review Ecology and Systematics* 16: 179-214.
- Raw, A. & Hay, J. 1985. Fire and other factors affecting a population of *Simarouba amara* in "cerradão" near Brasília, Brazil. *Revista Brasileira de Botânica* 8:101-107.
- Regal, P. J. 1977. Ecology and evolution of flowering plant dominance. *Science* 196:622-629.
- Renner, S. S. & Feil, J. P. 1993. Pollinators of tropical dioecious angiosperms. *American Journal of Botany* 81: 1100-1107.
- Renner, S. S. 2014. The Relative And Absolute Frequencies Of Angiosperm Sexual Systems: Dioecy, Monoecy, Gynodioecy, And An Updated Online Database. *American Journal of Botany* 101(10): 1588-1596.
- Richards, A. J. 1986. Plant Breeding Systems. London. George Allen & Unwin. 529p.
- Rocca, M. A. & Sazima, M. 2006. The dioecious, sphingophilous species *Citharexylum myrianthum* (Verbenaceae): pollination and visitor diversity. *Flora*, 201, 440-450.
- Ross, M. D. 1970. Evolution of dioecy from gynodioecy. *Evolution* 24:827-828.

- Ross, M. D, Weir B S. 1976. Maintenance of males and females in hermaphroditic populations and the evolution of dioecy. *Evolution* 30:425-441.
- Ross, M. D. 1978. The evolution of gynodioecy and subdioecy. *Evolution* 32:174-188.
- Ross, M. D. 1980. The evolution and decay of overdominance during the evolution of gynodioecy, subdioecy, and dioecy. *Am. Nat.* 114: In press.
- Sakai, A. K. & Burris, T. A. 1985. Growth in male and female aspen clones: a twenty-five-year longitudinal study. *Ecology*, 66, 1921-1927.
- Sakai, A. K.; Caroly, K. & Weller, S. G. 1989. Inbreeding depression in *Schiedea globosa* and *Schiedea salicaria* (Caryophyllaceae), subdioecious and gynodioecious Hawaiian (USA) species. *Am. J.Bot.* 76:437-444.
- Tanurdzic, M. & Banks, J. A. 2004. Sex-determining mechanisms in land plants. *The Plant Cell* 16: 61-71.
- Thomas, S. C. & LaFrankie, J. V. 1993. Sex, size, and inter year variation in flowering among dioecious trees of the Malayan rain forest. *Ecology*, 74, 1529-1537.
- Torres, R. B. 1996. Biologia da reprodução de *Trema micrantha* (L.) Blume (Ulmaceae). Campinas, Universidade Estadual de Campinas, Tese (doutorado).
- Rottemberg A. 1998. Sex ratio and gender stability in the dioecious plants of Israel. *Bot. J. Linn. Soc.* 128:137-148.
- Stephenson, A. G. 1982. When does outcrossing occur in a mass-flowering plant? *Evolution* 36:762-767.
- Vamosi, C. J.; Vamosi, S. M. 2004. The role of diversification in causing the correlates of dioecy. *Evolution* 58: 723-731.
- Waghton, G. & Ramsey, M. 1998. Floral display, pollinator visitation and reproductive success in the dioecious perennial herb *Wurmbea dioica* (Liliaceae). *Oecologia* 115:93-101.

- Willson, M. F. 1982. Sexual selection and dicliny in angiosperms. *Am. Nat.* 119:579-583.
- Willson, M. F. 1983. Plant Reproductive Ecology. Wiley- Interscience, New York.
- Willson, M. F. 1994. Sexual selection in plants: perspectives and overview. *The American Naturalist* 144:13-39.

**CAPÍTULO 1. BIOLOGIA REPRODUTIVA DE *SIMAROUNA AMARA* AUBL.
(SIMAROUNACEAE) EM FLORESTA SEMIDECÍDUA DO BRASIL
CENTRAL**

RESUMO

Biologia reprodutiva de *Simarouna amara* Aubl. (Simaroubaceae) em Floresta Semidecídua do Brasil Central. A biologia reprodutiva de *Simarouna amara* Aubl. foi investigada verificando aspectos como: biologia floral, fenologia, sistema sexual, sistema de reprodução sexuada e assexuada, bem como a sua interação com os polinizadores. O estudo foi desenvolvido em uma área de Floresta Semidecídua em Pirenópolis Goiás (Santuário de Vida Silvestre Vagafogo; 15°49'00'S, 48°59'30'W). Os resultados mostraram que *S. amara* é dióica e que os indivíduos da população estudada não mudaram de sexo, demonstrando a estabilidade no sistema sexual. Além disso, as demais características apresentadas foram condizentes à dioicia, como o dimorfismo sexual, razão sexual (1:1) e presença de flores pequenas, inconspícuas e abundantes. A floração mostrou-se anual, com o pico floral no mês de agosto. Os indivíduos masculinos antecederam sua floração e produziram dez vezes mais flores que os femininos, além de apresentarem pétalas maiores, demonstrando assim maior display floral. Características condizentes à síndrome da falenofilia também foram observadas, como: flores pálidas e sem guias de néctar, antese noturna, visita de mariposas, presença de odor e oferta de néctar (concentração > 50% em indivíduos masculinos e femininos). Contudo, foi também visualizada a germinação de grãos de pólen, transportados pelo vento, nos estigmas de flores femininas. *Simarouna amara* apresentou reprodução sexuada e assexuada. Houve formação de frutos dos experimentos de polinização cruzada manual (42,64%) e controle (7,97%). Houve também formação de frutos apomíticos (1,41%), que quando comparados aos frutos de polinização cruzada, não apresentaram diferença no peso e tamanho, sugerindo a viabilidade dessas sementes. Foi ainda observada a reprodução vegetativa em alguns indivíduos, característica comum em plantas que habitam o Cerrado. O baixo índice de sucesso reprodutivo (7,97% na produção de frutos – grupo controle-) apresentado pelas populações estudadas em ambiente de Cerrado sugere ineficiência nos sistemas de polinização, que pode, em parte, ser compensada pelas

demais estratégias reprodutivas apresentadas pela espécie, como a apomixia facultativa e a reprodução vegetativa.

Palavras-chave: Dioícia; Cerrado; Polinização por mariposa, Simaroubaceae.

ABSTRACT

Reproductive Biology of *Simarouba amara* Aubl. (Simaroubaceae) in Semideciduous Forest of Central Brazil. The reproductive biology of *Simarouba amara* Aubl. was investigated verifying aspects such as: floral biology, phenology, sexual system, sexual and asexual reproduction system, as well as its interaction with the pollinators. The study was carried out in a Semideciduous Forest area in Pirenópolis Goiás (Vagafogo Wildlife Sanctuary, 15 ° 49'00'S, 48 ° 59'30"W). The results showed that *S. amara* is dioecious and that the individuals in the study population did not change their sex, demonstrating the stability of the sexual system. In addition, the other characteristics presented were consistent with the dioecia, such as sexual dimorphism, sex ratio (1:1) and presence of small, inconspicuous and abundant flowers. The flowering showed annual, with the floral peak in the month of august. The male individuals preceded their flowering and produced ten times more flowers than the female ones, in addition to presenting larger petals, thus demonstrating a larger floral display. Characteristics consistent with the falenofilia syndrome were also observed, such as: pale flowers and without nectar guides, opening at night, visits of moths, presence of odor and supply of nectar (concentration > 50% in males and females). However, it was also visualized the germination of pollen grains, carried by the wind, in the stigmas of female flowers. *Simarouba amara* presented sexual and asexual reproduction. There was fruit formation of the experiments of manual cross pollination (42.64%) and control (7.97%). There was also formation of apomictic fruits (1.41%), which when compared to the fruits of cross-pollination did not present differences in weight and size, suggesting the viability of these seeds. Vegetative reproduction was observed in some individuals, a common feature in plants that inhabit the Cerrado. The low reproductive success rate (7.97% in fruit production - control group) presented by the populations studied in a Cerrado environment suggests inefficiency in the pollination systems, which can be partially compensated by the other reproductive

strategies presented by the species, such as voluntary apomixis and vegetative reproduction.

Key words: Dioecy; Cerrado; Moth Pollination, Simaroubaceae.

INTRODUÇÃO

Nas angiospermas, a grande maioria das plantas possui flores hermafroditas, no entanto, cerca de 5-6% das espécies conhecidas são dióicas (Renner 2014). Apesar da estabilidade sexual em muitas famílias, há espécies dióicas cujos indivíduos são capazes de mudar de sexo entre as estações reprodutivas (Freeman *et al.* 1984). A inconstância do estado sexual em plantas é bem documentada para vários táxons das angiospermas descritos como dióicos, subdióicos ou hermafroditas, sendo que mais de 50 espécies em 25 famílias mostram plantas que funcionam como masculinas um certo período e depois passam a ter função feminina ou produzem uma descendência hermafrodita (Frankel & Galun 1977, Freeman *et al.* 1980). Em *Trema micrantha* (L.) Blume (Ulmaceae), por exemplo, a mudança sexual pode ocorrer em todos os indivíduos e de uma estação reprodutiva para a outra (Torres 1996).

A dioicia possui ampla distribuição entre grupos, filogeneticamente, distintos (Bawa *et al.* 1985a) e tem sido estudada por ser considerada um fator seletivo com a função de evitar a endogamia (Baker 1984). Neste sistema sexual, as flores são unissexuais, geralmente pequenas, claras e pouco especializadas (Bawa & Opler 1975; Bawa 1980a), além de indivíduos masculinos produzirem mais flores que os femininos (Lloyd & Webb 1977, Bawa 1980b). Esse dimorfismo sexual é interpretado como uma das consequências da seleção sexual para aumentar o “display” sexual dos indivíduos e promover o sucesso reprodutivo masculino (Bawa & Opler 1975, Bawa 1980b).

O gênero *Simarouba* Aubl. possui seis espécies, sendo todas dióicas (Franceschinelli & Yamamoto 1993; Franceschinelli 1999). Pertence à família Simaroubaceae que é composta por, aproximadamente, 32 gêneros e 200 espécies, entre arbustos e árvores, distribuídas em todas as regiões tropicais e subtropicais do planeta (Almeida *et al.* 2007). No Brasil, a família está representada pelos gêneros *Quassia* L. e *Picrolemma* Hook. F., na região Amazônica, *Castela* Turpin e *Picrasma* Blume, no sul

do país e *Simaba* Aubl. e *Simarouba* Aubl. em quase todas as regiões brasileiras (Almeida *et al.* 2007). Dentre estes gêneros, o único dióico, verdadeiramente, é o *Simarouba*, porém o gênero *Simaba* também apresenta sinais de diclinia, nas espécies da secção *Tenuiflorae*.

Simarouba amara Aubl. tem ampla distribuição geográfica, ocorrendo desde as Matas Úmidas da Costa Rica na América Central até região Centro-Oeste e Sudeste do Brasil. É uma espécie arbórea que pode atingir até 35 m de altura nas Matas de Terra Firme da Amazônia, onde sua ocorrência pode ser muito comum. Estas árvores habitam também o Cerrado, em seu extremo meridional de distribuição geográfica (Raw & Hay 1985; Franceschinelli *et al.* 1999). A importância de *S. amara* tem sido reportada sob vários aspectos farmacológicos, comerciais e ecológicos. Recomenda-se o uso de sua madeira na área de construção civil e naval (Souza 1997), na área medicinal (Costa *et al.* 2006), na confecção de instrumentos musicais (Marques *et al.* 2006) e ainda nos replantios em ambientes perturbados por ações de mineradoras (Neri *et al.* 2011).

As flores de *S. amara* são unissexuais, pequenas e dispostas em grandes inflorescências paniculadas (Franceschinelli 1999). Segundo estudos realizados na Amazônia, a polinização dessas flores se dá pelo vento (Macedo & Maués 2001), embora outros autores tenham sugerido a polinização entomófila para a espécie (Bawa *et al.* 1994; Hardesty *et al.* 2005). Além disso, em ambientes de cerrado a reprodução vegetativa parece ser bastante comum (Raw & Hay 1985). Contudo, dados sobre o sistema reprodutivo de *S. amara* ainda são escassos e/ou pouco conclusivos. Não é conhecido, por exemplo, se o sistema sexual desta espécie pode variar em diferentes áreas da sua distribuição. Algumas espécies apresentam variações do sistema reprodutivo em áreas mais isoladas ou nos extremos de suas distribuições geográficas (Barret 1996, Oliveira *et al.* 2016). Em espécie dióica é possível encontrar uma variação na razão sexual entre plantas masculinas e femininas, o que leva a uma diminuição na produção de frutos e sementes, podendo ser compensada pela reprodução assexuada.

Assim, o objetivo deste trabalho foi ampliar os conhecimentos a respeito da biologia reprodutiva e o sistema de polinização de *S. amara* em ambiente de Floresta Semidecídua na região Centro-Oeste do Brasil, respondendo as seguintes questões: (1) Qual a razão sexual entre os indivíduos masculinos e femininos na população amostrada? Há estabilidade sexual na população estudada? (2) Qual é o padrão

fenológico apresentado pela espécie? (3) Quem são os polinizadores desta espécie? (4) Qual é a eficiência reprodutiva da espécie na área? (5) Há produção de sementes através da agamospermia?

MATERIAL E MÉTODOS

Área de estudo

O presente estudo foi desenvolvido entre os períodos de julho a outubro de 2015 e julho a outubro de 2016 no Santuário de Vida Silvestre Vagafogo, situado no Município de Pirenópolis, Goiás (15°49'00'' S, 48°59'30''W), com altitude média de 750m acima do nível do mar e caracterizada como fragmento de Floresta Estacional Semidecidual (IBGE, 2015). A Fazenda Vagafogo localiza-se cerca de 15km de Pirenópolis, Goiás, possui 46 hectares, dos quais 17,76 hectares constituem uma Unidade de Conservação da categoria Reserva Particular do Patrimônio Natural - RPPN, denominada Santuário de Vida Silvestre Vagafogo (FUNATURA, 1990). O clima é classificado como Aw, segundo Köppen (1948) e a temperatura média anual no município de Pirenópolis é de 22,3° C, variando de 19° C a 31° C com precipitação média anual de 1800 mm e um período de estiagem que ocorre anualmente de maio a outubro (INMET, 2015).

Fenologia reprodutiva

As análises fenológicas de *S. amara* foram realizadas em 20 indivíduos (dez masculinos e dez femininos), marcados aleatoriamente e identificados em época de floração. As observações foram semanais no período reprodutivo da espécie. As fenofases observadas foram: produção de botões florais, flores e frutos. Cada fenofase foi quantificada pela atribuição de pontos que designaram um valor aproximado de sua intensidade (Fournier 1974). Essa é uma análise semiquantitativa da classificação fenológica, estimada em percentual aproximado de floração e frutificação seguindo uma escala de zero a quatro: 0 = ausência da fenofase reprodutiva; 1 = presença da fenofase entre 1% e 25%; 2 = presença da fenofase entre 26% e 50%; 3 = presença da fenofase entre 51% e 75%; e, 4 = presença da fenofase entre 76% e 100%. A partir dos valores

obtidos em campo, foi calculada a percentagem de intensidade de cada fenofase através da seguinte fórmula:

$$\% \text{ de Fournier} = \frac{\Sigma \text{ Fournier} \times 100}{4 \times N}$$

onde: Σ Fournier é a somatória das categorias de Fournier dos indivíduos, a qual é dividida pelo valor máximo de Fournier que pode ser alcançado por todos os indivíduos (N) na amostra (Fournier, 1974; Martin-Gajardo & Morellato, 2003).

Biologia floral

Os horários da abertura floral, da liberação dos grãos de pólen e do odor foram observados em dez plantas masculinas e dez femininas. Para verificação do odor, foram isoladas dez flores em pré-antese dentro de frascos de vidro (Kearns & Inouye 1993). O volume de néctar foi mensurado com o auxílio de microseringa graduada de 10 μ L, e a concentração de solutos, com refratômetro de bolso (Kearns & Inouye 1993). Devido ao volume reduzido de produção do néctar, foram necessárias dez flores femininas e seis flores masculinas, coletadas de dez e seis indivíduos diferentes, respectivamente, para se atingir uma quantidade próxima a 10 μ L. Essa coleta deu-se por volta de 22:30h, quando já havia um volume maior de néctar acumulado no interior das flores. Feito isso, o néctar coletado foi utilizado para medir a concentração de seus solutos com o uso de refratômetro. A receptividade estigmática foi avaliada no campo, adicionando-se algumas gotas da solução de H₂O₂ a 3% (Kearns & Inouye 1993) no estigma das flores, sendo que o borbulhamento nestes estigmas com H₂O₂ era um indicativo de receptividade das flores. Foram analisados botões fechados (n=10), botões em pré-antese (n=10), flores abertas na manhã seguinte da abertura floral (n=10) e flores coletadas no período da tarde seguinte a abertura floral, com estigmas levemente escurecidos (n=10).

Visitantes florais

As observações dos visitantes florais foram feitas em diferentes horários do dia e também da noite em dois dias de cada semana durante todo o pico de floração, totalizando 40 horas. Foram observados o comportamento e o horário de maior

concentração dos visitantes florais, procedendo-se a coleta de alguns com o auxílio de rede entomológica. Os insetos capturados foram acondicionados em câmaras mortíferas contendo algodão embebido com acetato de etila. No laboratório, os seus corpos foram analisados com o auxílio de microscópio estereoscópico para a verificação da presença de grãos de pólen. Os grãos de pólen encontrados foram comparados com os grãos de pólen das flores de *S. amara* e, em seguida, os insetos foram transferidos para frascos etiquetados contendo informações sobre o local, data, e horário de coleta, além do sexo da planta. Os insetos foram identificados e depositados na Coleção Entomológica do Laboratório de Biologia Reprodutiva Vegetal da Universidade Federal de Goiás.

Sistema Reprodutivo

Foram realizados experimentos de polinização cruzada manual, apomixia, polinização aberta e um teste para averiguar a existência ou não da polinização pelo vento. Cada procedimento foi realizado em um mínimo de 30 flores por tratamento que foram identificadas com o uso de linha colorida junto ao pedicelo de cada flor que foram ensacadas em fase de pré-antese. Nos experimentos de polinização cruzada manual e apomixia, foram utilizados sacos de tecido de organza, medindo 10x10x14cm, suficientemente fechados a fim de impedir a entrada de visitantes, porém ventilados para não interferir no desenvolvimento das flores e frutos. No tratamento de polinização pelo vento foram utilizados sacos de tecido com micro-perfurações (filó) também medindo 10x10x14cm que permitia a passagem (entrada) de grãos de pólen, mas impedia a visita de insetos. Para esse experimento, os sacos foram colocados na pré-antese das flores femininas e retirados no dia seguinte. Na polinização cruzada, o pólen da antera da flor masculina foi transportado para o estigma de flores femininas. Para verificar a ocorrência ou não de apomixia, as flores foram ensacadas em período de pré-antese e mantidas desta forma até a maturação dos frutos. Para verificar a polinização em condições naturais (polinização aberta), as flores contadas em pré-antese foram marcadas com uma linha colorida junto ao pedúnculo da inflorescência e tiveram livre acesso aos visitantes florais. A produção de frutos dos experimentos de polinização aberta e polinização cruzada manual foi comparada para verificação da eficiência reprodutiva (ER):

$$ER = \frac{N^{\circ} \text{ frutos produzidos}}{(N^{\circ} \text{ de flores} \times 5)} \times 100$$

O tamanho e a massa das sementes dos frutos produzidos nos experimentos de apomixia e polinização cruzada manual foram medidos, pesados e comparados entre si. A coleta dos frutos provenientes dos experimentos foi feita após cerca de dois meses do início dos experimentos, quando os mesmos encontravam-se em processo de amadurecimento.

Sistema sexual – razão e dimorfismo sexual

A razão sexual foi determinada pelo número de indivíduos masculinos e femininos que encontravam-se reprodutivos. O padrão sexual foi avaliado durante o período reprodutivo dos anos de 2015 e 2016 para observar se as plantas permaneceram dioicas e com o mesmo sexo. Com o intuito de analisar o investimento das plantas masculinas em relação às femininas, foi contado o número de flores de quatro ramos em cinco indivíduos masculinos e cinco femininos. Também foi feita uma análise morfométrica das pétalas de flores masculinas e femininas em 100 flores (50 flores masculinas e 50 flores femininas) de cinco plantas de cada sexo. Esses dados foram obtidos por meio da medida das cinco pétalas de cada flor utilizando um paquímetro digital com precisão de 0,01mm.

A fertilidade masculina foi estimada através da análise da viabilidade do pólen. Foram coletadas 05 flores em cinco indivíduos e fixadas em formol, ácido acético e ácido etílico (FAA 50%) e após 24h transferidas para álcool 70%. As lâminas foram preparadas pela técnica de coloração dos grãos de pólen com carmim acético a 2%. Todos os grãos de pólen presentes na lâmina foram visualizados no microscópio óptico no aumento de 10x e contados com o auxílio de um contador manual.

Análises estatísticas

Foi utilizado o teste t para verificar se houve diferença na média de produção de flores, na média do tamanho das pétalas masculinas e femininas e também no tamanho e peso das sementes dos frutos produzidos por polinização cruzada e apomixia. Para constatar a razão (1:1) dos indivíduos masculinos e femininos foi realizado o teste χ^2 utilizando o programa R (R Development Core Team 2017).

RESULTADOS

Caracterização da espécie

Simarouba amara Aubl. é uma planta dióica, de porte arbóreo e apresenta flores unissexuais, amarelo esverdeadas, pétalas elípticas com ápice agudo-atenuado e base truncada, dispostas em panículas terminais ou axilares. Suas flores são actinomorfas, pentâmeras, gamossépalas e dialipétalas. As flores femininas apresentam ovário súpero, pentacarpelar, dialicarpelar, com a presença de ginóforo nectarífero e dez estames rudimentares compostos por filetes pilosos e anteras reduzidas não funcionais. O estilete é ginobásico e o estigma pentalobado. As flores masculinas também apresentam ginóforo nectarífero com carpelos reduzidos e são diplostêmones com filetes apresentando apêndiclos pilosos em suas bases. As anteras são basefixas com deiscência longitudinal. Os frutos são do tipo drupas, com a produção de até cinco folículos independentes, medindo de 0,3 a 1,5cm com coloração bem escura, próxima ao preto, e levam em torno de 50 dias para a sua maturação (Fig.1).

Fenologia reprodutiva

Os indivíduos apresentaram botões florais no final do mês de julho e as primeiras flores no início de agosto, coincidindo com a época de estiagem (Fig.2). O período de maior intensidade da floração deu-se no mês de agosto, decrescendo ao longo do mês de setembro. A floração não foi simultânea no seu início, pois parte dos indivíduos masculinos floresceram anteriormente aos femininos. No entanto, ao longo dessa fenofase houve simultaneidade até o final da estação reprodutiva. No início de agosto, foi observada a produção de alguns frutos, com pico máximo na segunda quinzena de setembro. Já a maturação destes, deu-se no final do mês de setembro estendendo-se até outubro.

Biologia floral

As flores pistiladas e estaminadas abriram-se no final da tarde, entre 17:30h e 21h. No entanto, foi observado que em dias muito quentes a abertura floral ocorreu a partir

das 16:30h. Ambas permaneceram abertas por cerca de dois dias, porém na manhã do primeiro dia após a abertura floral (cerca de 16-18hs após a abertura floral), não havia mais grãos de pólen nas flores masculinas e os sinais de senescência, com o escurecimento das partes reprodutivas, ocorreu cerca de 20hs após a antese da flor.

Os botões florais fechados, bem como as flores em pré-antese e com 12 horas apresentaram estigma com aspecto claro e brilhante e borbulharam na solução de H₂O₂ a 3%, indicando estarem receptíveis. Ao contrário, os estigmas que já se encontravam levemente escurecidos e não borbulharam como aqueles na tarde do dia seguinte a abertura floral (20 horas). O pólen encontrou-se disponível somente quando os botões começaram a abrir-se por volta das 17:30h. No início da noite, já foi possível notar a presença de néctar, mas somente através do brilho que o mesmo apresentava nos ginóforos das flores masculinas e femininas. A concentração do néctar encontrado nas flores de *S. amara* em indivíduos femininos foi de 59%, enquanto que em indivíduos masculinos foi de 55%. Além do néctar das flores, houve produção de néctar extrafloral (>80%) durante todo o dia em bractéolas das inflorescências, as quais eram visitadas por formigas durante todo o período reprodutivo da planta. As flores de *S. amara* produziram odor suave e só foi possível senti-lo no início da noite, quando as flores estavam em processo de antese.

Visitantes florais

Por volta de 17:00h, havia visitantes florais nos indivíduos masculinos, embora o pólen só estivesse disponível um pouco mais tarde, por volta de 17:30h. Esses visitantes eram todos da classe Insecta, a maioria abelhas da família Apidae como as abelhas dos gêneros *Trigona* sp., *Apis mellifera*, *Melipona rufiventris*, *Frieseomelitta* sp. e vespas (Vespidae). Além disso, alguns poucos exemplares da ordem Diptera visitaram várias inflorescências e, também, várias flores na mesma inflorescência. Logo que o dia escureceu, esses visitantes se dispersaram, embora tenha havido raras visitas de algumas vespas também em flores femininas. Todos esses insetos apresentaram o comportamento pilhador, pois a visita deles nas flores femininas foi raramente observada. Durante a noite, entre 18 e 23h, foi observada a visita de lepidópteros da família Noctuidae e Uraniidae, tanto em flores masculinas quanto em flores femininas. Suas visitas foram esporádicas, com pico de visita entre 21 e 22h. Entretanto, em todas as mariposas (n=6) coletadas da família Noctuidae, tanto em plantas femininas

quanto em masculinas, foram encontrados grãos de pólen na parte ventral dos seus corpos, principalmente nas antenas e probóscides. No início das manhãs, quando em condições de pouco vento e muita luminosidade, observou-se a presença de muitos visitantes, como as abelhas jataí (*Tetragonisca angustula* Latreille, 1811) que visitaram os nectários extraflorais das plantas masculinas, enquanto vespas e abelhas *Trigona* visitaram flores masculinas para coleta de pólen e raramente as flores femininas. O pico de visitantes foi entre 8:00 e 9:30h da manhã. Elas carregaram quase todo o restante do pólen produzido no dia anterior e, por volta das 13:00h, havia poucos grãos de pólen nas flores. Algumas borboletas (Lepidoptera) também foram observadas, mas em baixa frequência em flores de ambos os sexos.

Sistema Reprodutivo

Em *S. amara* (n=10), as flores (n=106) submetidas aos tratamentos de polinização cruzada apresentaram índice de formação e maturação de frutos de 42,64%. Quanto ao experimento de polinização natural, foram formados 706 frutos (7,97%) a partir das 1771 flores. Entretanto, somente 383 (4,32%) desses frutos chegaram a maturação. Para o experimento de apomixia, de 1626 flores analisadas, apenas 115 frutos (1,41%) foram formados e 51 (0,71%) chegaram a maturação (Tabela 1). Os frutos formados do tratamento de apomixia tiveram suas sementes medidas e pesadas e comparadas às sementes dos frutos produzidos no experimento de polinização cruzada. O tamanho das sementes dos frutos apomíticos não foi menor que o tamanho das sementes dos frutos produzidos por polinização cruzada ($t_{64,3} = 1.8675$, $p = 0.06$; Fig.3) e tampouco houve diferença entre o peso das mesmas ($t_{76,19}=0.694$; $p=0.488$). No experimento de polinização pelo vento, foi possível verificar a presença e germinação de 33 grãos de pólen nos estigmas de oito de 57 flores ensacadas, comprovando que o pólen chega através do vento até as flores femininas, mesmo que em pequena quantidade. Contudo não foi observada a produção de frutos pela anemofilia. Além de apresentar reprodução assexuada por apomixia, foi verificado que alguns indivíduos de *S. amara* apresentam rebrotas por meio de suas raízes gemíferas especialmente em populações do cerrado senso estrito (ver capítulo 2).

Sistema sexual

Os indivíduos masculinos de *S. amara* possuem maior “display” floral, produzindo mais flores por inflorescência. O número médio de flores masculinas foi

mais do que dez vezes que o de flores femininas (médias de flores femininas: 329.2; média de flores masculinas: 4048.3; $t_8 = -2.5342$, $p = 0.035$). Além disso, em média, as pétalas das flores masculinas foram 6% maiores que as das flores femininas (média das pétalas femininas 4.578; média das pétalas masculinas 4.875: $t_{98} = -4.807$; $p < 0.001$).

Quanto à viabilidade polínica, os grãos de pólen coletados nos horários entre 18:30h e 20:30h do mesmo dia da antese tiveram seus citoplasmas corados com carmim acético e foram considerados viáveis (Tabela 2). No dia seguinte à antese, no período de 10:30h e 13:00h, os grãos de pólen, ainda continuavam viáveis. Houve formação de frutos provenientes de polinização cruzada manual no horário de 10:30h. Entretanto, esses frutos formados apresentaram imperfeições nas suas formas e texturas.

Dentro da população estudada, a proporção de plantas femininas ($n=16$) e masculinas ($n=13$) floridas durante o período de estudos foi de 1:1 ($\chi^2 = 0,31$; $p=0,58$) com altura média de 12 a 25m. Os indivíduos mantiveram-se estáveis no biênio 2016-2017, não havendo alteração no sexo dos mesmos.

DISCUSSÃO

Em espécies dióicas tropicais é comum a presença de flores pequenas, inconspícuas e com morfologia pouco especializada (Bawa & Opler 1975, Bawa 1980a), assim como as características apresentadas pelas flores de *S. amara*. Além dessas características, essas flores apresentam estruturas não funcionais rudimentares em ambos os sexos, apesar de serem funcionalmente dióicas. A manutenção desses órgãos rudimentares sugere que a separação dos sexos é um fenômeno relativamente recente, podendo ter se originado do hermafroditismo (Richards 1996). Entretanto, mesmo podendo ser recente, há que se considerar a estabilidade sexual de *S. amara* no Cerrado, visto que as plantas masculinas e femininas apresentaram razão sexual 1:1 nas populações estudadas e não apresentaram alteração sexual no biênio 2016-2017 e nem mesmo foi observada a produção de frutos em indivíduos masculinos. Resultados condizentes foram encontrados em outros estudos desenvolvidos com plantas dióicas (Lenza & Oliveira 2005; Amorim & Oliveira 2006; Franceschinelli *et al.* 2015).

O padrão de floração em *S. amara* é classificado por Newstrom *et al.* (1994) como sazonal e anual, padrão também registrado em outras espécies arbóreas do Cerrado (Freitas & Oliveira 2002; Gama *et al.* 2011). A fase plena de floração de *S. amara* em ambiente de Cerrado acontece no período de estiagem (agosto), enquanto que na região amazônica, local comum da espécie, a plena floração ocorre no mês de dezembro, no início da estação chuvosa (Pinto *et al.* 2005). A floração ocorrida no período de estiagem do Centro Oeste pode favorecer a liberação das sementes dos frutos no início da estação úmida, período considerado mais propício para a germinação das sementes e estabelecimento das plântulas em espécies de Cerrado (Batalha & Mantovani 2000; Oliveira 2008; Silveira *et al.* 2015).

Em plantas dióicas, é comum os indivíduos masculinos florescerem antes das plantas femininas. Entretanto, quando os indivíduos florescem, simultaneamente, em uma população, pode haver a atração de um maior número de visitantes florais, aumentando o transporte de pólen entre plantas (Augspurger 1981). Em *S. amara*, a separação temporal entre os sexos é breve e não deve acarretar prejuízos ao sistema de polinização da mesma. Na verdade, a precoce floração dos indivíduos masculinos em *S. amara* deve permitir em um primeiro momento a atração inicial dos polinizadores e o reconhecimento das flores desta espécie como importantes doadoras de recurso (néctar). Os grãos de pólen disponibilizados devem ser posteriormente entregues às femininas devido às semelhanças morfológicas comuns entre flores de sexos distintos (Lloyd & Webb 1977; Lenza & Oliveira 2006, Franceschinelli *et al.* 2015). Desta forma, após alguns dias, quando ocorre a abertura das flores femininas em *S. amara*, a sincronia entre as flores de sexos diferentes poderá propiciar maior fluxo de pólen entre as mesmas.

Contudo, conseguimos mostrar que as flores masculinas de *S. amara* são maiores que as femininas e são também produzidas em maior número. As plantas masculinas de espécies dióicas normalmente produzem mais flores por indivíduo do que as femininas (Opler & Bawa 1978, Freeman *et al.*, 1997). Isto já foi verificado também em espécies dióicas do Cerrado (Oliveira, 1996, Amorim & Oliveira 2006). Esse maior “display” floral possui papel importante no aumento da aptidão dos indivíduos para atrair os agentes polinizadores e dispersar maior quantidade de pólen (Bawa 1980a), permitindo o seu transporte direcional de indivíduos masculinos para femininos (Beach 1981). Em

S. amara, as flores masculinas apresentaram também pétalas maiores conforme já verificado em outras espécies dióicas, inclusive de Cerrado (Amorim *et al.* 2011).

Em espécies de polinização biótica, o perianto serve para atrair polinizadores, e os ganhos alcançados através da alocação diferencial em estruturas de atração podem diferir entre os sexos. Flores masculinas maiores podem ocorrer quando a função masculina investe mais na atração do polinizador do que a feminina e este ganho confere maior sucesso reprodutivo masculino que feminino (Delph *et al.* 1996). Nesse caso, o sucesso reprodutivo masculino estaria condicionado à alta produção de flores e liberação de pólen (Lloyd & Webb 1977), enquanto que em indivíduos femininos alocaria recursos visando a garantia na produção e maturação dos frutos (Freeman *et al.* 1997). A produção de frutos e sementes é energeticamente muito dispendiosa, principalmente, quando produzem frutos carnosos e sementes grandes (Bawa 1980). Também acredita-se que o alto custo feminino despendido da reprodução possa incorrer em florescimento tardio (Jing & Coley 1990; Ataroff & Schwarzkopf 1992; Cipollini & Whigham 1994) e baixa frequência desse florescimento (Bullock & Bawa 1981; Thomas & La Frankie 1993), como observado para *S. amara*.

Nos trópicos, a dioicia está associada à atração de grande diversidade de insetos generalistas e pouco especializados (Bawa & Opler 1975; Bawa 1980a; Beach 1981), como algumas espécies de abelhas e mariposas. As mariposas foram os principais polinizadores de *S. amara*, demonstrando assim um sistema de polinização mais especializado. As mariposas são consideradas o principal grupo de polinizadores noturnos (Callum *et al.* 2015). Dentre as famílias de mariposas, Noctuidae é a que contém o maior número de indivíduos e espécies nos ambientes de Cerrado (Camargo 2004). Essas mariposas, possivelmente, são atraídas pelo odor exalado durante a antese floral no final da tarde, conforme acontece na espécie em estudo. Em flores noturnas polinizadas por mariposas, o perfume floral parece ser o atrativo mais importante a longa distância. A curta distância os visitantes podem encontrar este recurso pelo contraste entre o escuro do ambiente e o branco da flor (Faegry & Van der Pijl 1979). Estudos desenvolvidos no Cerrado mostram que algumas espécies lenhosas tiveram suas flores polinizadas por mariposas (Noctuidae), embora para outras espécies, as mariposas apresentaram comportamento oportunista (Piratelli *et al.* 1998; Oliveira & Gibbs 2000). No entanto, apesar do sistema de polinização por mariposas ser um dos mais comuns em florestas tropicais, é também pouco estudado (Bawa 1990).

O néctar produzido por flores fanelófilas e esfingófilas é a principal fonte de alimento para as mariposas, sendo essencial na fase adulta e reprodutiva desses insetos (Proctor 1996). As flores de *S. amara* apresentaram néctar concentrado, embora produzido em pequena quantidade, característica presente em flores falenófilas (Silberbauer-Gottsberger & Gottsberger 1988). No entanto, o pequeno volume de néctar e a semelhança da morfologia floral entre flores de sexos distintos em *S. amara* pode facilitar a polinização cruzada, pois favorece o movimento dos polinizadores para muitas flores, inclusive de outras plantas (Navarro 1999).

A maioria das espécies de plantas possui características morfológicas e fisiológicas que atraem alguns grupos de visitantes florais, em detrimento de outro (Rech *et al.* 2014). Nesse sentido, as características apresentadas pela espécie em estudo, como a antese noturna da flor, produção de odor, volume reduzido de néctar, flores pálidas (Faegri & Van der Pijl 1979), além das visitas de mariposas em flores de ambos os sexos, sugerem a síndrome da falenofilia para *S. amara*. Estas características, entretanto, não limitam a visita de outros insetos como as abelhas, vespas, dípteros e borboletas que, com exceção dessa última, estão em busca do pólen e por isto visitam quase que exclusivamente somente plantas masculinas e não efetuam a polinização de *S. amara*.

As abelhas são consideradas importantes agentes polinizadores, com papel fundamental na manutenção da biodiversidade e na composição florística (Potts *et al.* 2010; Imperatriz-Fonseca *et al.* 2012). Entretanto, no presente estudo, apresentaram comportamento pilhador, não promovendo o fluxo de pólen entre os indivíduos, comportamento observado também por outros autores (Mendes *et al.* 2011; Alves-dos-Santos *et al.* 2015). O tempo de visita desses insetos em flores masculinas esteve relacionado à disposição da oferta de pólen que se limitou no final das tardes e início das manhãs do dia seguinte das anteses das flores masculinas.

Além dos visitantes e polinizadores já mencionados, as formigas podem contribuir com o sucesso reprodutivo de *S. amara*. Isto normalmente acontece quando a presença das formigas diminui a predação das flores devido seu comportamento antagonista contra herbívoros e, conseqüentemente, resulta em uma maior taxa de formação de frutos (Izzo & Petini Benelli 2011). Foi comum a presença de formigas nos nectários de bractéolas em *S. amara* no período de floração e frutificação e, possivelmente,

esteve relacionada, igualmente, a proteção da flor contra herbívoros. Em *Amaioua guianensis* Aubl. foi observado comportamento similar das formigas nas inflorescências e sugerido que as formigas podem proteger os frutos durante a sua formação contra os herbívoros (Amorim & Oliveira 2006).

Alterações na biologia floral de *S. amara* em relação ao horário de sua antese foram verificadas em dias mais quentes, o que pode comprometer o sucesso reprodutivo da espécie, expondo os grãos de pólen à pilhagem por um período maior do que nos dias de temperaturas mais amenas, diminuindo assim o sucesso reprodutivo da espécie. Além disso, embora o conhecimento sobre esse assunto seja ainda limitado (Walther *et al.* 2002), as mudanças climáticas provocam desencontros espaciais e temporais entre os polinizadores e as plantas por eles visitadas, devido a mudanças diferenciais nas áreas de distribuição e na fenologia das espécies que se interagem (Memmott *et al.* 2007; Polce *et al.* 2014). Estudos complementares devem ser feitos pra confirmar essa hipótese, considerando que outros trabalhos já sugerem que alterações na fenologia e no sucesso reprodutivo de plantas podem ocorrer devido às mudanças climáticas (Asthon *et al.* 1988; Gitay *et al.* 2002; Kelly & Sork 2002; Rubim *et al.* 2010).

Quanto ao sistema reprodutivo de *S. amara*, a espécie mostrou possuir os modos de reprodução sexuada e assexuada. A primeira forma implica na dependência de vetores externos bióticos ou abióticos que promovam o transporte de pólen (Oliveira & Maruyama 2014), considerando que a espécie é dióica. Entretanto, os resultados mostraram baixo percentual na produção de frutos em condições de polinização natural, o que sugere a ineficiência no serviço de polinização, provavelmente, devido a baixa frequência de visitas por parte das mariposas. Segundo Ashman *et al.* (2004), a limitação polínica é resultado da quantidade e qualidade inadequada de pólen depositado no estigma e pode ser decorrente de serviço inadequado (*e.g.* poucas visitas e/ou deposição de pouco pólen por visita) e deposição de pólen incompatível no estigma.

Em áreas abertas do Cerrado, alguns fatores são citados como limitantes na eficiência dos polinizadores, tais como: a seca sazonal, as altas temperaturas e a distância entre as espécies (Oliveira 1996). O último fator não condiz com este estudo já que os indivíduos encontram-se próximos uns dos outros, embora os outros fatores possam estar de acordo. Os dados observados na formação de frutos (7,97%) em *S.*

amara provenientes de polinização natural foram comparáveis aos encontrados a espécie dióica como *Virola sebifera*, 5,8% (Lenza & Oliveira 2006), embora tenham sido diferentes de *Tapirira guianensis* (23,5%) (Lenza & Oliveira 2005), *Cabralea canjerana* subsp. *polytricha* (32%) (Fuzeto *et al.* 2001), sendo todas espécies dioicas. Quando comparada à produção de frutos por polinização cruzada, os resultados da espécie hermafrodita *Byrsonima* Rich (46,6%) e da espécie dióica *Jacaratia spinosa* Aubl. (40%) também se comparam aos resultados de *S. amara* (42,64%) (Mendes *et al.* 2011; Piratelli *et al.* 1998). A baixa eficiência reprodutiva de *S. amara* é, provavelmente, devida a baixa taxa de visita dos polinizadores às suas flores. Contudo, outras espécies dióica de Cerrado também polinizadas por mariposa, como *Cabralea canjerana* subsp. *polytricha* (Franceschinelli, comunicação pessoal) e *Amaioua guianensis* Aubl (Amorim & Oliveira, 2006) apresentam eficiência reprodutiva maior que *S. amara*. Esta baixa eficiência reprodutiva pode estar ligada ao extremo de distribuição da espécie ou ainda a estratégia reprodutiva de baixa produção de sementes por flores, já que a taxa de germinação dessas sementes parece ser muito alta, conforme visualizamos na área de estudo.

Além de vetores de polinização bióticos, a polinização pelo vento (abiótica) é considerada comum e importante (Proctor 1996), sendo o principal sistema de polinização presente em cerca de 10% das espécies de angiospermas (Friedman & Barret 2009a) e em até 13,6% em plantas do Cerrado (Silberbauer-Gottsberger & Gottsberger 1988). As plantas anemófilas, geralmente, apresentam características que permitem a maior eficácia do vento como agente transportador do pólen, como flores reduzidas e agrupadas em inflorescências, filetes dos estames longos e pendentes, mantidos longe das partes vegetativas, o que aumenta a aerodinâmica, grãos de pólen pulverulento, estigmas plumosos (Culley *et al.* 2002) e grande quantidade de pólen em tamanho reduzido (Friedman & Barret 2009 a). Os indivíduos de *S. amara* não apresentam flores com todas essas características condizentes à síndrome da anemofilia, ainda sim, grãos de pólen foram transportados pelo vento e germinaram nos estigmas das flores femininas, embora não tenha sido constatada a produção de frutos nos experimentos de polinização pelo vento.

Em situações quando o sistema de polinização é falho e resulta em baixa formação de frutos, a reprodução assexuada é uma alternativa (Richards 1997). Nas angiospermas, a reprodução assexuada ocorre principalmente pela apomixia e pela

propagação vegetativa (Silvertown 2008). Apesar de ter apresentado baixa taxa de formação de frutos apomíticos, a apomixia facultativa em *S. amara* é mais uma alternativa para que a espécie se perpetue e garanta a reprodução, principalmente em situações quando há deficiência nos serviços de polinização (Baker & Cox 1984; Richards 1997). Mudanças no sistema reprodutivo das espécies podem ser comuns nos extremos de distribuição das mesmas, onde os principais polinizadores podem não estar presentes e a diversidade genética dentro das populações pode ser menor, aumentando o cruzamento consanguíneo e rompendo estratégias de reprodução cruzada (Barrett *et al.* 1996). Como exemplo, a espécie *Eichhornia paniculata* (Spreng.) Solms. (Pontederiaceae) que apresenta diferenças em sua biologia floral e no seu sistema reprodutivo quando são comparadas as populações do Brasil e da ilha da Jamaica (Barret 1985). Dessa forma, as populações de plantas insulares podem apresentar menor diversidade e endogamia em relação às populações continentais devido à ineficiência do serviço de polinização (Barret *et al.* 1996).

Entre as famílias no grupo das angiospermas, algumas são citadas por possuírem espécies apomíticas como Asteraceae, Rosaceae, Poaceae (Richards 1997, Noyes 2007; Naumova 2008), Melastomataceae (Goldenberg & Shepherd 1998; Goldenberg & Varassin 2001), além de outras comuns no Cerrado brasileiro: Bignoniaceae (Costa *et al.* 2004; Sampaio 2010) e Malvaceae (Oliveira *et al.* 1992; Mendes-Rodrigues *et al.* 2005). Além dessas, na família Myristicaceae, a espécie *Virola sebifera* Aubl. apresentou dados similares aos encontrados neste estudo como a baixa taxa de formação e maturação (4,9% e 0,2 %) de frutos apomíticos (Lenza & Oliveira 2006).

O tamanho da semente é um fator importante, pois está relacionado positivamente à quantidade de reserva disponível ao embrião, ao sucesso da germinação, influenciando no tamanho das plântulas e na reprodução da espécie (Leishman *et al.* 2000). No presente estudo, o tamanho e peso das sementes provenientes da polinização cruzada foram comparados aos da apomixia e não apresentaram diferença, sugerindo a viabilidade de ambas. No entanto, estudos complementares de germinação e desenvolvimento das plântulas de *S. amara* são necessários para confirmar essa hipótese.

Além de apresentar frutos apomíticos, *S. amara* também reproduz de forma vegetativa por meio de rebrotas de suas raízes gemíferas. No Cerrado, cinquenta por

cento da vegetação herbácea e subarborescente apresenta órgão subterrâneo espessado, sugerindo a importância ecológica desse órgão (Mantovani & Martins 1988) em produzir novos indivíduos vegetativamente (propagação vegetativa) ou mesmo regenerar os já existentes através de rebrotamento (Borges 2000). Nesse mesmo ambiente, a reprodução vegetativa é vantajosa em detrimento à sexuada devido ao fato de além desse sistema apresentar menor custo, sua prole atinge tamanhos maiores de forma mais rápida e são resistentes ao estresse ambiental (Hoffman 1998), como o fogo. Portanto, as raízes gemíferas de *S. amara* são fundamentais para a sua sobrevivência, pois juntamente com outras plantas do Cerrado, suas raízes encontram-se conectadas ao sistema subterrâneo e protegidas da ação do fogo no solo, ao contrário das sementes (Rizzini 1965).

Os dados aqui apresentados demonstram que *S. amara* é uma espécie dióica, com várias características condizentes a esse sistema sexual, como flores pequenas, inconspícuas, indivíduos masculinos produzindo maior quantidade de flores e polinizada por insetos generalistas. No entanto, a população estudada apresentou baixo sucesso reprodutivo, o que sugere ineficiência nos sistemas de polinização e que pode ser, em parte, compensada pelas demais estratégias reprodutivas apresentadas pela espécie, como a apomixia facultativa e a reprodução vegetativa. Futuros estudos com esta espécie em demais localidades do Cerrado poderiam avaliar se tais características observadas se mantêm no bioma Cerrado ou mesmo na Amazônia.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Almeida, M. M. B.; Arriaga, A. M. C.; Santos, A. K. L.; Lemos, T. L. G.; Braz-Filho, R.; Vieira, I. J. C. 2007. Ocorrência e atividade biológica de quassinóides da última década. *Química Nova*, 30, p. 935-951.
- Alves dos Santos, I., Silva, C. I., Pinheiro, M., Keinert, A. M. P. 2016. Ecologia funcional da Polinização: Quando um visitante floral é um polinizador? *Rodriguésia*, v. 67 n.2
- Amorim, F. W.; Oliveira, P. E. 2006. Estrutura sexual e ecologia reprodutiva de *Amaioua guianensis* Aubl.(Rubiaceae), uma espécie dióica de formações florestais de cerrado. *Revista Brasileira de Botânica*, V.29, n.3, p.353-362.
- Ashman, T. L.; Knigh, T. M. Steet, J. A., Amarasekare, P. Burd, M., Campbell, D. R., Dudash, M. R., Johnston, M. O., Mazer, S. J., Mitchell, R. J., Morgan, M. T. & Wilson, W. G. 2004. Pollen limitation of plant reproduction: ecological and evolutionary causes and consequences. *Ecology* 85: 2408-2421.
- Asthor, P. S; Givnish, T. J. & Appanah, S. 1988. Staggered flowering in the Dipterocarpaceae: new insights into floral induction and the evolution of mast fruiting in the seasonal tropics. *American Naturalist* 132: 44-66.
- Ataroff, M. & Schwarzkopf, M. 1992. Leaf production, reproductive patterns, field germination and seedling survival in *Chamaedorea bartlingiana*, a dioecious understory palm. *Oecologia*, 92, 250-256.
- Augspurger, C. K. 1981. Reproductive synchrony of a tropical plant: experimental effects of pollinators and seed predators on *Hybanthus prunifolius* (Violaceae). *Ecology* 62:775-788.
- Baker, H. G. 1984. Some functions of dioecy in seed plants. *American Naturalist*, 124: 149-158.
- Baker, H. G.; Cox, A. P. 1984. Further thoughts on islands and dioecism. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 71: 244-253.

- Barrett, S. C. H. 1985. Floral trimorphism and monomorphism in continental and island populations of *Eichhornia paniculata* (Spreng.) Solms. (Pontederiaceae). *Biological Journal of the Linnean Society*, Vol. 25: 41-60.
- Barrett, S. C. H. 1996. The reproductive biology and genetics of island plants. *The Royal Society*, 351-733.
- Batalha, M. A. & Mantovani, W. 2000. Reproductive phenology patterns of cerrado plant species at the Pé-de- Gigante Reserve (Santa Rita do Passa Quatro, SP, Brazil): a comparison between the herbaceous and woody flora. *Revista Brasileira de Biologia* 60:129-145.
- Bawa, K.S. & Opler, P.A. 1975. Dioecism in tropical forest trees. *Evolution* 29:167-179.
- Bawa, K. S. 1980a. Evolution of dioecy in flowering plants. *Annual Review of Ecology and Systematics* 11:15-39.
- Bawa, K. S. 1980b. Mimicry of male by female flowers and intrasexual competition for pollinators in *Jacaratia dolichaula* (D. Smith) Woodson (Caricaceae). *Evolution* 34:467-474
- Bawa, K. S. Perry, D.R. & Beach, J. H. 1985a. Reproductive biology of tropical lowland rain forest trees. I. Sexual systems and incompatibility mechanisms. *American Journal of Botany* 72:346-356.
- Bawa, K. S. 1990. Plant Pollinator Interactions in Tropical Rain Forests. *Annual Review of Ecology and Systematics*, vol. 21, pp. 399-422.
- Bawa, K. S. 1994. Pollinators of tropical dioecious angiosperms: a reassessment? No, not yet. *American Journal of Botany* 81 (4): 456-460.
- Beach, J. H. 1981. Pollinator foraging and the evolution of dioecia. *Am Nat* 118: 572-577.
- Bullock, S. H.; Beach, J. H. & Bawa, K. S. 1981. Sexual dimorphism and the annual flowering pattern in *Jacaratia dolichaula* (D. Smith) Woodson (Caricaceae) in a Costa Rican rain forest. *Ecology*, 62, 1494-1504.

- Borges, H. B. N. 2000. Biologia reprodutiva e conservação do estrato lenhoso numa comunidade do cerrado. Ph.D. Thesis: Universidade Estadual de Campinas Brasil.
- Callum, J. M.; Pocock, M. J. O.; Fox, R.; Evans, D. M. 2015. Pollination by nocturnal Lepidoptera, and the effects of light pollution: a review. *Ecological Entomology*, v. 40: 187-198.
- Costa, M.E.; Sampaio, D.S.; Paoli, A. A. S. & Leite, S. C. A. L. 2004. Poliembriõnia e aspectos da embriogênese em *Tabebuia ochracea* (Cham.) Standley (Bignoniaceae). *Revista Brasileira de Botânica*, 27, 395-406.
- Costa, L. C. B.; Rocha, E. A.; Silva, L. A. M.; Jardim, J. G.; Silva, D. C.; Gaião, L. O.; Moreira, R. C. T. 2006. Levantamento preliminar das espécies vegetais com potencial econômico no Parque Municipal da Boa Esperança, Ilhéus, Bahia, Brasil. *Acta Farmacêutica Bonaerense*, 25:184-91.
- Camargo, A. J. A. Monitoramento da diversidade de mariposas (Lepidoptera) em áreas agrícolas. In: Cerrado: ecologia e caracterização. Planaltina, DF: Embrapa Cerrados; Brasília: 249p.
- Culley, T.; Weller, M. S. G. & Sakai, A. K. 2002. The evolution of wind pollination in angiosperms. *Trends in Ecology & Evolution*, 17, 361-369.
- Cipollini, L. M. Whigham, D. F. 1994. Sexual dimorphism and cost of reproduction in the dioecious shrub *Lindera benzoin* (Lauraceae). *American Journal of Botany* 81 (1): 65-75.
- Delph, L. F.; Galloway, L. F.; Stanton, M. L. 1996. Sexual dimorphism in flower size. *American Naturalist*. 148, 299–320.
- Endress, P. K. 1994. Diversity and evolutionary biology of tropical flowers. Cambridge University. 420p.
- Faegri, K. & Van der Pijl, L. 1979. Principles of pollination ecology. 3 ed. London, Pergamon Press.

- Franceschinelli, E.V.; Yamoto, K.; Shepherd, G. J. 1999. Distinctions among three *Simarouba* species. American Society of Plant Taxonomists. *Sistematic Botany*, vol. 23, n.4 (Oct.-Dec., 1988), 479-488.
- Franceschinelli, E.V.; Yamamoto, K. 1999. *Simaba docensis*, a new Brazilian species of Simaroubaceae. *Novon* 9: 345–348.
- Franceschinelli, E.V.; Carmo, R. M.; Silva Neto, C. M.; Mesquita Neto, J. N. 2015. Functional dioecy and moth pollination in *Cabralea canjerana* subsp. *canjerana* (Meliaceae). *Darwiniana*, vol.3(1):96-107.
- Frankel, R. & Galun, E. 1977. Pollination mechanisms, reproduction and plant breeding. *Springer-Verlag*, Berlim. 281p.
- Fuzeto, A. P., Barbosa, A.A.A. & Lomonaco, C. 2001. *Cabralea canjerana* subsp. *polytricha* (A. Juss.) Penn. (Meliaceae), uma espécie dióica. *Acta Botanica Brasilica* 15:167-175.
- Freeman, D. C.; Harper, K. T. & Charnov, E. L. 1980. Sex change in plants: old and new observations and new hypotheses. *Oecologia* (Berl.) 47:222-232.
- Freeman, D. C.; Doust, J. L.; El-Keblawi, A.; Miglia, K. J. & McArthur, E. D. 1997. Sexual specialization and inbreeding avoidance in the evolution of dioecy. *Botanical Review* 63: 65-92.
- Freitas, C. V. & Oliveira, P.A. 2002. Biologia reprodutiva de *Copaifera langsdorffii* Desf. (Leguminosae, Caesalpinoideae). *Revista Brasileira de Botânica* 63:311-321.
- Friedman, J. & Barrett, S.C. 2009a. Wind of change: new insights on the ecology and evolution of pollination and mating in wind-pollinated plants. *Annals of Botany*, 103, 1515-1527.
- Fournier, L. A. 1974. Un método cuantitativo para la medición de características fenológicas en árboles. *Turrialba* 24:422-423.
- Funatura. 1990. Plano de manejo: Santuário de Vida Silvestre da Fazenda Vagafogo, Pirenópolis - GO. Funatura. Brasília, DF. 76p.

- Gama, L. U; Barbosa, A. A. A.; Oliveira, P. E. A. M. 2011. Sistema sexual e biologia floral de *Pouteria ramiflora* e *P. torta* (Sapotaceae). *Revista Brasil. Bot.*, V.34, n.3, p.375-387, jul.-set. 2011.
- Gitay, H.; Suárez, A.; Watson, R.T. & Dokken, D. J. 2002. Climate change and biodiversity. Intergovernmental Panel on Climatic Change technical paper V. United Nations Environment Programme/World Meteorological Organization, Geneva.
- Goldenberg, R. & Shepherd, G. J. 1998. Studies on the reproductive biology of Melastomataceae in Cerrado vegetation. *Plant Syst. Evol.* 211:13-29.
- Goldenberg, R. & Varassin, I. G. 2001. Sistemas reprodutivos de espécies de Melastomataceae da Serra do Japi, Jundia., São Paulo, Brasil. *Revista Brasileira de Botânica*, 24, 283-288.
- Hardesty, B. D.; Dick, C. W.; Kremer, A.; Hubbell, S.; Bermingham, E. 2005. Spatial genetic structure of *Simarouba amara* Aubl. (Simaroubaceae), a dioecious, animal-dispersed Neotropical tree, on Barro Colorado Island, Panama. *Heredity Nature*, vol. 95, 290–297.
- Hoffmann, W. A. 1998. Post-burn reproduction of woody plants in a neotropical savanna: relative importance of sexual and vegetative reproduction. *Journal of Ecology* 35:422- 433.
- Imperatriz-Fonseca, V.L.; Canhos, D. A. L.; Alves, D. A.; Saraiva, S. M. 2012. Polinizadores no Brasil: Contribuição e Perspectivas para a Biodiversidade, Uso Sustentável, Conservação e Serviços Ambientais. Edusp SP 485p.
- INSTITUTO BRASILEIRO DE GEOGRAFIA E ESTATÍSTICA – IBGE. Disponível:<http://www.cidades.ibge.gov.br/painel/historico.php?lang=&codmun=521730&search=||infogr%E1ficos:-hist%F3rico>]. Acessado em 05/08/ 2015.
- INSTITUTO NACIONAL DE METEOROLOGIA – INMET. Normais Climatológicas. Disponível em [<http://www.inmet.gov.br>] Acessado em 05 de agosto de 2015.

- Izzo, T. J.; Petineli-Benelli, A. 2011. Relação entre diferente de formigas e a mirmecófita *Cordia nodosa* Lamarck (Boraginaceae) em áreas de mata ripária na Amazonia mato-grossense. *Acta Amazônica*, vol. 41(3)2011:355-360.
- Jing, S. W. & Coley, P. D. 1990. Dioecy and herbivory: the effect of growth rate on plant defense in *Acer negundo*. *Oikos*, 58, 369-377.
- Kearns, C. A.; Inouye, D. 1993. Techniques for pollinations biologists. Niwot, Colorado: University press of Colorado. 579p.
- Kelly, D. & Sork, V.L. 2002. Mast seeding in perennial plants?: Why, how, where? *Annual Review of Ecology and Systematics* 33: 427-447.
- Köppen, W. 1948. Climatologia: con un studio de los climas de la tierra. Mexico: Fondo de Cultura Econômica, 478p.
- Leishman, M. R. Wright, I. J., Moles, A. T. Westoby, M. 2000 in Seeds: The Ecology of Regeneration in Plant Communities, M. Ed. Fenner, 2nd edition (CAB International, Wallingford, UK), pp. 31– 57.
- Lenza, E. & Oliveira, P. E. 2005. Biologia reprodutiva de *Tapirira guianensis* Aubl. (Anarcadinaceae), uma espécie dióica em mata de galeria do Triangulo Mineiro, Brasil. *Revista Brasileira de Botânica* 28 : 180-190.
- Lenza, E. & Oliveira, P. E. 2006. Biologia reprodutiva e fenologia de *Virola sebifera* Aubl. (Myristicaceae) em mata mesofítica de Uberlândia, MG, Brasil. *Revista Brasileira de Botânica* 29: 443-451.
- Lloyd, D. G. & Webb, C. J. 1977. Secondary sex characters in plants. *The Botanical Review* 42:177-216.
- Macedo, A. C. B.; Maués, M. M. 2001. Insetos polinizadores e biologia reprodutiva de duas espécies florestais amazônicas: Cumaru (*Dipteryx odorata* (Aubl) Wild. Leguminosae) e Marupá (*Simarouba amara* Aubl. Simaroubaceae) In: Congresso Nacional de Botânica, 52.; Reunião Nordestina de Botânica, 24., 2001, João Pessoa. Resumos. João Pessoa: Sociedade Botânica do Brasil: Universidade Federal da Paraíba. Embrapa Amazônia Oriental CPATU.

- Mantovani, W., Martins, F. R., 1988. Variações fenológicas das espécies do cerrado da Reserva Biológica de Moji Guaçu, Estado de São Paulo. *Revista Brasileira de Botânica* 11, 101-112.
- Martin-Gajardo I. S.; Morellato, L. P. C. 2003. Fenologia de espécies de Rubiaceae do sub-bosque em floresta atlântica no sudeste do Brasil. *Revista Brasileira de Botânica* 26:299-309.
- Marques, M. H. B.; Martins, V. A.; Souza, M. R.; Marcus, V. S. A. 2006. Efeito da secagem nas propriedades acústicas da madeira de marupá (*Simarouba amara* Aubl.). *Floresta & Ambiente*, 12: 57-64.
- Mendes-Rodrigues, C.; Carmo-Oliveira, R.; Talavera, S.; Arista, M.; Ortiz, P. L. & Oliveira, P. E. 2005. Polyembryony and apomixis in *Eriotheca pubescens* (Malvaceae Bombacoideae). *Plant Biology*, 7, 533-540.
- Mendes, F. N.; Rêgo, M.M.C.; Albuquerque, P.M. 2011. Fenologia e biologia reprodutiva de duas espécies de *Byrsonima* Rich. (Malpighiaceae) em área de Cerrado no Nordeste do Brasil. *Biota Neotrop.* vol.11, n.4, pp. 113-115.
- Memmott, J.; Craze, P. G.; Waser, N. M.; Price, M. V. 2007. Global warming and the disruption of plant-pollinator interactions. *Ecology Letters*. 10. 710-717.
- Navarro, L. 1999. Pollination ecology and effect of néctar removal in *Macleania bullata* (Ericaceae). *Biotropica* 4:618-625.
- Neri, A. V.; Soares, M. P.; Meira Neto, J. A. A.; Dias, L. E. 2011. Espécies de Cerrado com potencial para Recuperação de Áreas Degradadas por Mineração de Ouro, Paracatu-Mg. *Revista Árvore*, Viçosa-MG, v.35, n.4, p.907-918.
- Newstrom, L. E.; Frankie, G. W.; Baker, H. G. 1994. A new classification for plant phenology based on flowering plants in lowland tropical rain forest trees at La Selva, Costa Rica. *Biotropica* 26: 141–159.
- Oliveira, P. E .A. M. & Moreira, A.G. 1992. Anemocoria em espécies de cerrado e mata de galeria de Brasília-DF. *Revista Brasileira de Botânica*, 15: 163-174.

- Oliveira, P. E.; Gibbs, P. E.; Barbosa, A. A. & Talavera, S. 1992. Contrasting breeding systems in two *Eriotheca* (Bombacaceae) species of the Brazilian Cerrados. *Plant Systematics and Evolution* 179: 207-219.
- Oliveira, P. E. 1996. Dioecy in the Cerrado vegetation of Central Brazil. *Flora* 191: 235-243.
- Oliveira, P. E.; Gibbs, P. E. 2000. Reproductive biology of woody plants in a Cerrado community of Central Brazil. *Flora*, 195, 311-329.
- Oliveira, P. E. 2008. Fenologia e biologia reprodutiva das espécies do Cerrado. In *Cerrado: Ecologia e Flora* (S. M. Sano, S. P. Almeida & J. F. Ribeiro, eds.). EMBRAPA CPAC, Brasília, vol.1, p.273-287.
- Oliveira, P. E.; Maruyama, P. K. 2014. Sistemas Reprodutivos. In: *Biologia da Polinização*, Rio de Janeiro: Projeto Cultural, 527 p.
- Oliveira, P. E.; Tomé, C. E. R.; Torezan-Slilingardi, H. M.; Doteri, S.; Gottsberger, I.S.; Gottsberger, G. 2016. Differential pollination modes between distant populations of *Unonopsis guatterioides* (Annonaceae) in Minas Gerais and Amazonas, Brazil. *Flora*, 2-9.
- Opler, P. A. & Bawa, K. S. 1978. Sex ratios in tropical forest trees. *Evolution* 32:812-821.
- Pinto, A. M.; Ribeiro, R.J.; Alencar, J.C.; Barbosa, A. P. 2005. Fenologia de *Simarouba amara* Aubl. na reserva florestal Adolpho Ducke, Manaus, AM. *Acta Amazônica*. V. 35(3) 347-352.
- Piratelli, A. J.; Piña –Rodrigues, F. C. M. Gandara, F. B., Santos, E. M. G.; Costa, L. G. S. 1998. Biologia da polinização de *Jacaratia spinosa* (Aubl.) Adc. (Cariaceae) em Mata residual do sudeste brasileiro. *Rev. Brasil. Biol* vol. 58 (4): 671-679.
- Polce, C., Garratt; M. P., Termansen, M; Ramirez-Villegas, J.; Challinor, A. J. Lappage; M. G. Boatman; N. D. Crowe; Endalew, A. M.; Potts, S. G.; Somerwill, K. E.; Biesmeijer, J. C. 2014. Climate-driven spatial mismatches between British orchads and their pollinators: Increased risks of pollination déficits. *Global Change Biology*, 20, 2815-2828.

- Potts, S. G.; Biesmeijer, J. C.; Kremen, C.; Neumann, P., Schweiger, O. & Kunin, W. Global Pollinator Declines: Trends, Impacts and Drivers. 2010. *Trends in Ecology & Evolution*, 25(6): 345-353.
- Proctor, M., Yeo, P. & Lack, A. 1996. The natural history of pollination. The Bath Press, London. 479p.
- R DEVELOPMENT CORE TEAM, 2017. R: *A language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. Available at: <http://www.R-project.org>.
- Raw, A. & Hay, J. 1985. Fire and other factors affecting a population of *Simarouba amara* in "cerradão" near Brasília, Brazil. *Revista Brasileira de Botânica* 8:101-107.
- Rech, A. R. Avila Jr, R. S.; Schlindwein, C. 2014. Síndromes de polinização: especialização e generalização. In: *Biologia da Polinização*, Rio de Janeiro: Projeto Cultural, 527 p.
- Renner, S. S. 2014. The relative and absolute frequencies of angiosperm sexual systems: dioecy, monoecy, gynodioecy, and an up-dated online database. *American Journal of Botany* 101 (10): 1588-1596.
- Richards, A. J. 1997. Plant breeding system . 2nd ed. London, Garland Science, 529pp.
- Rizzini, C. T. 1965. Estudos experimentais sobre o xilopódio e outros órgãos tuberosos de plantas do cerrado. *Anais da Academia Brasileira de Ciências* 37:87-113.
- Rottemberg A. 1998. Sex ratio and gender stability in the dioecious plants of Israel. *Botanical Journal of the Linnean Society*.128:137-148.
- Rubim, P.; Morelato, Nascimento, H. E. M. E.; Morelato, L. P. C. 2010. Variações interanuais na fenologia de uma comunidade arbórea de floresta semidecídua no sudeste do Brasil. *Acta Botanica Brasilica*. 24(3): 756-764.
- Sampaio, D. S. 2010. Biologia reprodutiva de espécies de Bignoniaceae ocorrentes no cerrado e variações no sistema de autoincompatibilidade. Tese de Doutorado. Universidade Federal de Uberlândia, MG.

- Silveira, F. A. O.; Santos, J. C.; Franceschinelli, E. V.; Morellato, L. P. C.; Fernandes, G. W. 2015. Costs and benefits of reproducing under unfavorable conditions: an integrated view of ecological and physiological constraints in a cerrado shrub. *Plant Ecol.* V.216: 963-974.
- Silberbauer-Gottsberger, I.; Gottsberger, G. 1988. A polinização das plantas do Cerrado. *Rev. Brasil. Biol.* 48:651–663.
- Silvertown, J. 2008. The evolutionary maintenance of sexual reproduction; evidence from ecological distribution of asexual reproduction in clonal plants. *International Journal of Plant Sciences*, 169, 157-168.
- Thomas, S. C. & La Frankie, J. V. 1993. Sex, size, and inter year variation in flowering among dioecious trees of the Malayan rain forest. *Ecology*, 74, 1529-1537.
- Torres, R. B. 1996. Biologia da reprodução de *Trema micrantha* (L.) Blume (Ulmaceae). Campinas, Universidade Estadual de Campinas, Tese (doutorado).
- Souza, M. H. 1997. Madeiras tropicais brasileiras. IBAMA/LPF, Brasília, 152p.
- Walther, G.; Post, E., Convey, P.; Menzel, A. Parmesan.; Beebee, T. J. C., Fromentin, J. M.; Guldberg, O. H.; Bairlein, F. 2002. Ecological responses to recent climate change. *Nature*, 416, 389-395.

TABELAS E FIGURAS

Tabela 1. Produção de frutos em % (número de frutos/número de flores) nos tratamentos de polinização cruzada, apomixia e controle em *S. amara* (Floresta Semidecídua – Pirenópolis GO 2015).

Tratamento	Nº de Flores	Nº Frutos (%)
Polinização Cruzada	106	42,64
Apomixia	1626	1,41
Controle (sem tratamento)	1771	7,97

Tabela 2. Viabilidade do pólen de *S. amara* com o método de coloração por carmim acético a 2% em diferentes horários (Floresta Semidecídua – Pirenópolis Go 2015).

Horário	Flores (n)	Pólen (n)	Viabilidade (%)
18:30h	25	380	91
20:30h	25	261	88
10:30h	25	197	85
13:00h	25	214	85



Figura 1. Aspectos da biologia reprodutiva de *S. amara* no Santuário de vida ecológica Vagafogo, Pirenópolis Go, 2015. 1a: Árvore de *S. amara* com ca de 14m. 1b: flores dispostas em panícula; 1c: flor estaminada; 1d: flor pistilada; 1e,1f: Frutos verdes e maduros de *S. amara*.

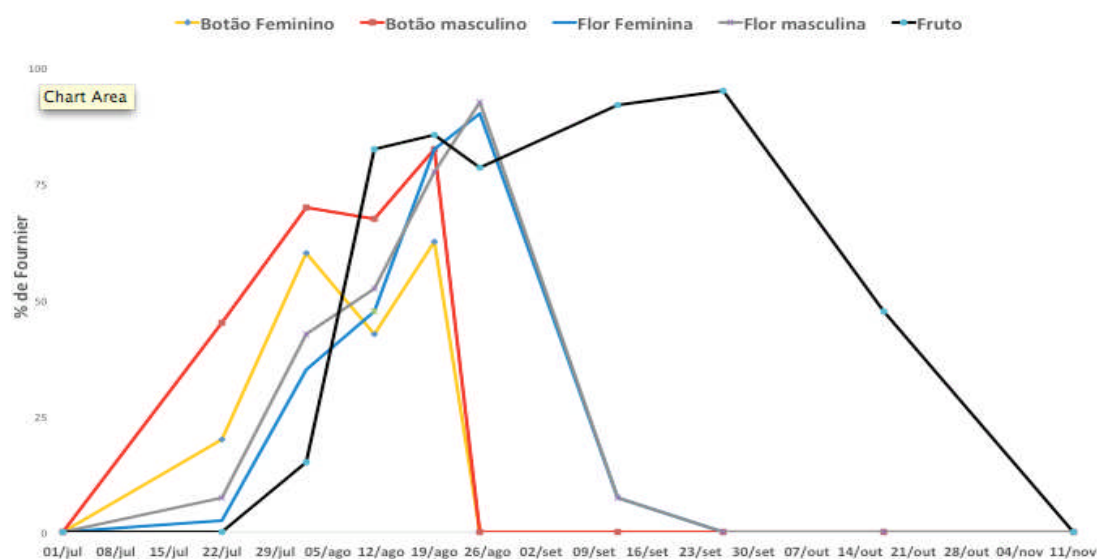


Figura 2. Fenologia reprodutiva de *S. amara* nos períodos de julho a outubro de 2015 em Floresta Semidecídua do Santuário Ecológico de Vida Silvestre Vagafogo, Pirenópolis Go.

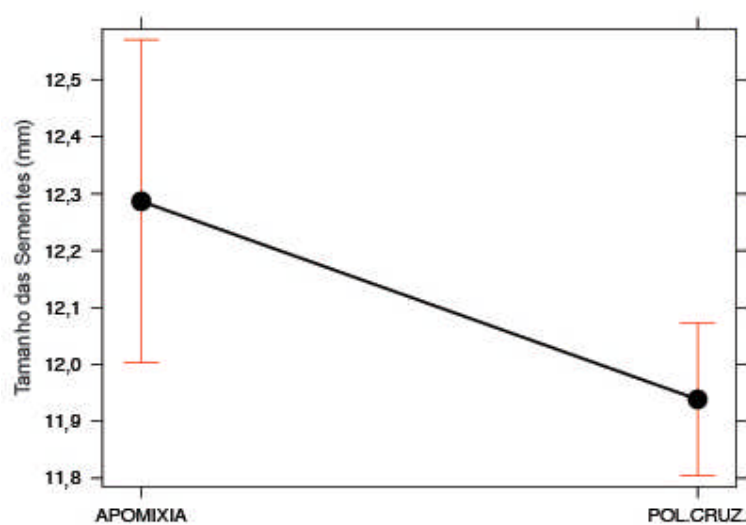


Figura 3. Tamanho médio das sementes nos tratamentos de apomixia e polinização cruzada de *S. amara* em Floresta Semidecídua – Pirenópolis Go, 2015 ($t_{64.3} = 1.8675$, $p = 0.06$).

CAPÍTULO 2. VARIAÇÕES NA BIOLOGIA REPRODUTIVA DE *SIMAROUBA AMARA* AUBL. (SIMAROUBACEAE) EM AMBIENTE DE FLORESTA SEMIDECÍDUA E CERRADO *SENSU STRICTO*

RESUMO

Variações na biologia reprodutiva de *Simarouba amara* Aubl. (Simaroubaceae) em ambiente de Floresta Semidecídua e cerrado *sensu stricto*. (Simaroubaceae) no ambiente de Floresta Semidecidual e cerrado *sensu stricto*. O Cerrado é composto por um mosaico de vegetação que estão submetidos às diferenças de clima, relevo e solo. Esta heterogeneidade nas condições ambientais pode favorecer a expressão da plasticidade fenotípica em algumas espécies. *Simarouba amara* Aubl. (Simaroubaceae) é uma espécie dióica que ocorre no Cerrado, sendo mais comum na floresta amazônica. Esta espécie pode apresentar variações de tamanho e número de rebrotas dependendo do ambiente onde elas crescem. O objetivo deste estudo foi investigar a variação do tamanho da planta e do sucesso reprodutivo em áreas do Cerrado (*sensu stricto*) e florestas. Para isso, foram investigados a produção de frutos e o número de rebrotas, bem como variáveis morfológicas como altura e DAP (diâmetro da altura do peito - 1,30 m) em áreas de floresta e cerrado. Os dados obtidos mostraram que o sistema sexual dióico da espécie em estudo possui um padrão de distribuição de razão sexual 1:1 em ambas as áreas. A produção de frutos de *S. amara* foi semelhante em ambos os ambientes amostrados. Entretanto, os dados morfológicos (DBH e altura) diferiram. Além disso, a espécie apresentou maior número de rebrotas no cerrado do que na floresta. Os dados obtidos neste trabalho sugerem que a interação de *S. amara* com os distintos fatores ambientais propiciaram uma resposta adaptativa, como o desenvolvimento de raízes gemíferas. Consequentemente, essas raízes possibilitaram à espécie sobreviver e reproduzir em condições adversas e distintas de outros locais comuns de sua ocorrência, ampliando dessa forma a sua distribuição geográfica.

Palavras chave: Dioicia, Cerrado, Plasticidade fenotípica, Simaroubaceae

ABSTRACT

Variations in the reproductive biology of *Simarouba amara* Aubl. (Simaroubaceae) in the environment of Semideciduous Forest and cerrado *sensu stricto*. Cerrado is composed of a mosaic of vegetation that is subject to climate, relief and soil differences. This heterogeneity in environmental conditions may favor the expression of phenotypic plasticity in some species. *Simarouba amara* Aubl. (Simaroubaceae) is a dioecious tree species occurring in the Cerrado, but being more common in Amazonian forest. This plant may present variations in size and number of sprout depending on the environment where they grow. The objective of this study was to investigate the variation in plant size and reproductive success in areas of Cerrado (*sensu stricto*) and forest. Therefore, their fruit set and number of sprout, as well as morphological variables such as height and DBH (diameter of breast height -1.30 m) were investigated in forest and cerrado areas. The data obtained showed that the dioecious sexual system of the species under study has a distribution pattern of 1: 1 sex ratio in both areas. The fruit set of *S. amara* was similar in both sampled environments. However, the morphological data (DBH and height) differed. In addition, the species showed a higher number of sprouts in cerrado than in forest. The data obtained in this work suggest that the interaction of *S. amara* with the different environmental factors provided an adaptive response, such as a stronger development of their gemiferous roots. Consequently, these roots allowed the species to survive and reproduce under adverse and distinct conditions from other common sites of its occurrence, thus increasing its geographical distribution.

Key words: Dioecy, Cerrado, Phenotypic plasticity, Simaroubaceae

INTRODUÇÃO

A vegetação do Cerrado apresenta fisionomias que englobam formações florestais, savânicas e campestres que variam em função de três aspectos do substrato: a fertilidade e o teor de alumínio, a profundidade do solo e o grau de saturação hídrica das camadas superficiais e subsuperficiais do solo (Ribeiro & Walter 2008). Neste contexto, vale ressaltar a Floresta Semidecídua, um tipo de formação florestal que possui solo nutrido por suas folhas caducifólias no período de seca e também o cerrado *sensu*

stricto, formação savânica, com árvores e arbustos tortuosos, solo ácido e carente de nutrientes essenciais (Ribeiro & Walter 2008).

As plantas apresentam grande capacidade de resposta às variações ambientais que influenciam a sua fisiologia e morfologia. O fenótipo expresso por um dado genótipo depende, em algum grau, do seu ambiente e essa capacidade de um organismo responder aos fatores ambientais alterando o seu fenótipo é denominada plasticidade fenotípica (Silverthorn & Charlesworth 2001). Nesse sentido, a grande variedade de fitofisionomias do Cerrado pode favorecer a expressão da plasticidade fenotípica de algumas espécies em resposta à heterogeneidade das condições ambientais (Saiki *et al.* 2008). Em *Plathymenia reticulata* Benth (Fabaceae – Mimosoidae), por exemplo, as variações na morfologia das sementes e frutos são atribuídas às diferenças nos habitats por promoverem variações fenotípicas (Lemos Filho *et al.* 2008).

Em ambientes savânicos, a ocorrência de eventos reprodutivos e a determinação sexual de indivíduos de algumas espécies dióicas podem sofrer interferências em virtude de condições ambientais restritivas como: 1) altas temperaturas, 2) períodos com baixa disponibilidade de água, 3) solos muito pobres e 4) queimadas (Sarmiento 1985, Freeman *et al.* 1997, Marques *et al.* 2002; Ortiz *et al.* 2002, Ranieri *et al.* 2012). Além disso, o ambiente pode alterar a expressão sexual de algumas plantas. Por exemplo, indivíduos do gênero *Cychoche* e *Catasetum* (Orchidaceae) que apresentam plantas mais altas e femininas onde há maior disponibilidade de luz e nutrientes, enquanto plantas menores e masculinas, em geral, ocorrem onde há limitação desses recursos (Charnov & Bull 1977; Solomon 1985).

Simarouba amara Aubl. é uma planta dióica, polinizada por insetos e frutos dispersos por vertebrados (Hardesty *et al.* 2005). Possui ampla distribuição, desde o Costa Rica na América Central ao Brasil, onde ocorre em, praticamente, todo o território, com registros na Mata Atlântica, Amazônia, Cerrado e Caatinga, tendo o estado de Minas Gerais como seu extremo Sul de distribuição (Pirani 1987; Franceschinelli 1999; Pirani & Thomas 2013).

A espécie apresenta plasticidade conforme o seu ambiente de ocorrência. Em floresta de dossel e terra firme como a amazônica, *S. amara* atinge aproximadamente 35m de altura (Hardesty *et al.* 2005) com floração no início da estação chuvosa (Pinto *et*

al. 2005). No entanto, em formações florestais e savânicas do Cerrado, a sua altura varia entre 25 e 5m respectivamente, com floração no período de estiagem. Além disso, a espécie parece variar também a sua estratégia reprodutiva. Em formações florestais, o seu porte é arbóreo alto e, aparentemente, produz poucas rebrotas, enquanto que em ambiente savânico de cerrado, as árvores parecem ser menores, além da reprodução vegetativa ser bastante comum (Raw & Hay 1985). Esse tipo de resposta funcional/estrutural é ecológica e evolutivamente importante, pois maximiza a produção de sementes aos indivíduos, possibilitando que ocorram e se reproduzam em distintos habitats, consequentemente, ampliando suas possibilidades de distribuição geográfica (Sultan, 1995; 2000).

Apesar da importância evolutiva e ecológica dos estudos que avaliem a relação da plasticidade com o sucesso reprodutivo de plantas em seus ambientes, a variação no sistema reprodutivo de espécies que ocorrem em ambientes distintos é pouco estudada. Neste sentido, propomos investigar as variações da estratégia reprodutiva de *S. amara* em ambientes de cerrado *sensu stricto* e Floresta Semidecidual com o intuito de responder às seguintes perguntas: (1) Há diferença na quantidade produzida de rebrotas de acordo com o ambiente? (2) O diâmetro à altura do peito (DAP 1,30 m) dos indivíduos do cerrado se difere dos encontrados na mata? (3) Há diferença na taxa de produção de frutos de acordo com a fitofisionomia? (4) Qual é o padrão da razão sexual das populações estudadas?

MATERIAL E MÉTODOS

Área de estudo

A presente pesquisa foi desenvolvida na cidade de Pirenópolis, Goiás, no período de julho de 2016 a fevereiro de 2017 onde foram escolhidas quatro áreas: duas áreas de cerrado *sensu stricto*, onde uma situa-se no Parque Estadual da Serra dos Pirineus (15° 47'48" S, 48° 50'36" W; 15° 48'6" S 48°51'32" W) e a outra encontra-se na Cachoeira da Usina (15° 50'23"S 48°55'46"W). Entre as duas áreas florestais amostradas, uma situa-se na região de Floresta Estacional Semidecídua no Santuário de Vida Silvestre Vagafogo (15°49'00" S, 48°59'30" W; 15°50'19" S, 48°58'19" W) e a outra na

Reserva Florestal da Pousada Cavaleiro dos Pirineus (15°50'8'' S, 48°57'3'' W). A primeira fitofisionomia compreende o cerrado *sensu stricto* que ocorre, predominantemente, em latossolos e neossolos quartzarênicos e sobre afloramentos rochosos (Moura *et al.* 2007). É caracterizada pela presença dos estratos arbustivo, subarbustivo e herbáceo, com predominância do arbóreo-arbustiva, cobertura arbórea de 20 a 50% e altura média da vegetação de 3 a 6m (Ribeiro & Walter 2008). A Floresta Semidecidual, segunda fitofisionomia, compreende uma formação florestal caracterizada pela perda parcial de folhas (20 a 50%) durante a estação seca e cobertura arbórea de 70 a 95% na estação chuvosa. Ocorre em solos mais úmidos e ricos em nutrientes, geralmente, associadas às matas de galeria, com árvores eretas entre 15 e 25m. (Ribeiro & Walter 1998).

Propagação vegetativa e tamanho da planta

A ocorrência de reprodução assexuada na espécie, via propagação vegetativa, foi verificada em dez indivíduos de cada área. Para tanto, os indivíduos foram escolhidos de forma arbitrária, sempre respeitando uma distância, minimamente, de 20 metros um do outro. Após a seleção dos indivíduos, a quantidade de rebrotas foi mensurada considerando-se um raio de 5m em torno da planta mãe. A planta mãe foi considerada o indivíduo mais alto e que já havia se reproduzido de forma sexuada.

Com o intuito de se avaliar a variação na altura e o diâmetro à altura do peito (DAP 1,30 m), os indivíduos selecionados (n=10 de cada área) tiveram suas alturas e DAP medidos, considerando-se somente aqueles com $DAP \geq 0,25$ cm e altura ≥ 3 m. Também foi verificado se em ambientes de floresta os indivíduos investem mais em crescimento vegetativo enquanto no cerrado investem mais nas rebrotas.

Sucesso reprodutivo e razão sexual

Foram marcadas, no mínimo, 30 flores em cada um de três eixos florais por indivíduo (n=5) localizados no meio de cada inflorescência. Após a formação dos frutos produzidos, os mesmos foram quantificados e comparados à quantidade de frutos produzidos nas demais áreas e ambientes.

A razão sexual foi determinada pela quantidade de indivíduos masculinos e femininos que se encontravam em fase reprodutiva nas áreas amostradas.

Análises Estatísticas

Para avaliar se o tipo de fitofisionomia e o DAP interferiam sobre a quantidade de frutos produzidos por indivíduos de *S. amara* foi utilizada uma ANCOVA (Análise de Covariância), em que a quantidade de frutos produzidos (variável contínua) foi utilizada como a variável resposta, enquanto DAP (variável contínua) e a fitofisionomia (variável categórica) foram utilizadas como as variáveis preditoras. Para o experimento de mensuração das rebrotas em diferentes ambientes, foi feito um modelo linear generalizado. Nesta análise, a variável quantidade de rebrotas foi utilizada como variável resposta (contínua), enquanto que fitofisionomia (variável categórica) e DAP (variável contínua) foram utilizadas como as variáveis preditoras. Os pressupostos de normalidade dos dados e homogeneidade de variâncias foram seguidos, sendo que as variáveis preditoras foram transformadas em escala log+1 quando necessário, para adequação aos pressupostos dos testes. Em ambas as análises, a variável DAP foi transformada para a escala log+1. Para constatar a razão (1:1) dos indivíduos masculinos e femininos, foi realizado o teste qui-quadrado (χ^2) utilizando o programa R (R Development Core Team, 2017). Foi feito um teste t, com variâncias separadas, para analisar se havia diferença entre o DAP dos indivíduos localizados em diferentes ambientes.

RESULTADOS

Não houve efeito significativo de nenhuma das duas variáveis preditoras (Fitofisionomia ou DAP) sobre a quantidade de frutos de *S. amara* em áreas de Floresta e cerrado *sensu stricto* (Tabela 1). Adicionalmente, todas as populações estudadas apresentaram razão sexual de 1:1 (Tabela 2). No entanto, houve efeito significativo sobre a quantidade de rebrotas observadas em indivíduos de Floresta e cerrado de *S. amara* (Tabela 3; Figura 1; Figura 3).

Em relação ao DAP, os resultados mostraram diferença entre plantas de Floresta e do cerrado ($t_{\text{var. sep.}}=2.569$; g.l: 29.970; $p=0.015$). Enquanto as plantas da Floresta

apresentaram DAP médio de $0,918 \pm 0.608$ cm (média $\pm$ desvio padrão), o DAP de plantas do cerrado foi, aproximadamente, 40% menor (0.575 ± 0.221) (Tabela 4; Figura 2).

DISCUSSÃO

Simarouba amara apresenta potencial plástico que engloba um conjunto de características importantes variando em aspectos morfológicos, fenológicos e reprodutivo. Enquanto na região amazônica, a espécie alcança porte alto em torno de 35 m (Hardesty *et al.* 2005), nas áreas estudadas de cerrado, a espécie atinge no máximo 8 m. Resultados similares com os do cerrado também foram encontrados em Minas Gerais (Pirani 1987). Já em Floresta semidecídua do Bioma Cerrado, a espécie pode atingir até 25 m comparando-se às populações da mesma espécie situadas na Mata Atlântica (Raw & Ray 1985). As árvores do Cerrado são menores que as da Amazônia, provavelmente, devido ao longo período de seca em que são expostas (Raw & Ray 1985). Contudo, outros fatores podem interferir no crescimento dessas plantas, como a baixa fertilidade e acidez do solo do cerrado (Ribeiro & Walter 2008).

Em relação aos estudos fenológicos, a espécie também apresenta diferenças fenotípicas quando se comparam os biomas Cerrado e Amazônia. O período de floração de *S. amara* no Cerrado amostrado abrange os meses de julho a setembro, com formação de frutos de agosto a outubro. Entretanto, para as populações savânicas da Serra do Cipó (MG), o período de floração compreende os meses de abril a junho, com formação de frutos de maio a outubro (Pirani 1987). Em matas de terra firme da Amazônia é reportado o período de floração para novembro e dezembro e produção de frutos em fevereiro e março (Pinto *et al.* 2005). Embora a floração aconteça em períodos diferentes, a dispersão dos frutos para os referidos ambientes coincide com o período chuvoso, o que contribui para a germinação das sementes e crescimento das plântulas (Batalha & Mantovani 2000; Oliveira 2008).

Em ambientes savânicos, alguns fatores ambientais restritivos como a baixa disponibilidade de água, solos muito pobres e queimadas podem interferir na ocorrência de eventos reprodutivos e até mesmo na determinação sexual de algumas espécies dióicas (Sarmiento 1985, Freeman *et al.* 1997, Marques *et al.* 2002; Ortiz *et al.* 2002).

Em *S. amara*, tais condições não influenciaram na determinação sexual dos seus indivíduos que se mantiveram estáveis durante o período estudado. Esses resultados se diferem da espécie *Trema micrantha* (L.) Blume (Ulmaceae), em que variações ambientais, em área de mata secundária, favoreceram a mudança sexual de uma estação reprodutiva pra a outra (Torres 1996). Nesse sentido, o que poderia explicar os resultados encontrados nesse trabalho, seria que além de apresentar estabilidade no seu sistema sexual, *S. amara* encontra-se adaptada aos distintos ambientes de ocorrência no Cerrado amostrados neste estudo.

Em formações florestais e savânicas do Cerrado, onde a dioicia está presente em cerca de 30% das espécies arbóreas (Oliveira 1996), as populações de *S. amara* estudadas apresentaram razão de 1:1 entre indivíduos masculinos e femininos (Bawa 1980; Carmo & Franceschinelli 2002; Amorim *et al.* 2011). Contudo, em espécies dióicas tropicais, algumas populações apresentaram maior frequência de indivíduos masculinos, diferindo dos resultados aqui apresentados (Pirani, 1987; Oliveira 1996; Lenza & Oliveira 2006). Para outros estudos, indivíduos masculinos e femininos habitam microhabitats diferentes, interferindo no padrão da razão sexual de uma população dióica. Os femininos, por requererem maior esforço reprodutivo na produção de frutos, habitam solos mais nutritivos e com maior disponibilidade de água (Lloyd & Webb 1977; Meagher 1980, 1984). Todavia, isto não foi verificado para *S. amara* já que suas populações são agregadas e indivíduos de ambos os sexos compartilham ambientes muito próximos e semelhantes. Outros fatores também foram reportados na alteração da frequência sexual dos indivíduos dióicos, como por exemplo a propagação vegetativa e a presença de indivíduos em fase vegetativa no momento da quantificação (Amorim & Oliveira 2006). Ambos fatores foram encontrados para *S. amara*, embora, não tenham influenciado na razão sexual das populações desta espécie (padrão 1:1).

Os resultados desse trabalho apontam uma maior produção de rebrotas para as populações de cerrado que as de Floresta semidecidual. Os indivíduos de Floresta também apresentam porte mais alto e maior diâmetro do caule em relação aos de cerrado. Dessa forma, os indivíduos da Floresta possuem maior investimento no crescimento vegetativo, provavelmente, em busca de luz, por competirem com outras plantas do mesmo porte, enquanto que os de cerrado investem na reprodução assexuada, uma alternativa pra se propagar em ambiente estressante (Hoffman 1998).

O rebrotamento das plantas através do sistema subterrâneo está associado a perturbações, geralmente, pela consequente perda da parte aérea após a ação do fogo, corte, seca ou herbivoria (James 1984). Em *S. amara*, estudos sugerem que as rebrotas oriundas de suas raízes podem surgir após estímulos traumáticos na estrutura das árvores como a presença do fogo em ambientes de cerradão (Rizzini & Heringer 1966; Raw & Hay 1985). Todavia, apesar do estímulo na produção de rebrotas, o fogo limita a distribuição espacial de indivíduos de *S. amara*, visto que, somente rebrotas acima de três metros sobrevivem às queimadas (Raw & Hay 1985). Estudo realizado em cerradão sugere que as raízes de *S. amara* podem ser profundas, o que permite maior proximidade ao lençol freático, diminuindo, portanto, os impactos causados pelo período extenso de seca (Raw & Ray 1985). Nesse sentido, a abundância de indivíduos de *S. amara* nas vegetações estudadas do Cerrado pode ser justificada pelo fato da espécie se reproduzir de maneira vegetativa, superando a dependência de vetores bióticos e abióticos (Baker & Cox 1984). Contudo, *S. amara* apresentou taxas semelhantes de produção de frutos em ambos os tipos de ambientes. Isto indica que a espécie se reproduz sexualmente de maneira semelhante tanto em Floresta semidecidual quanto em cerrado *sensu stricto*. Fatores sazonais, tais como temperatura, pluviosidade e comprimento do dia não influenciaram as estratégias de floração e frutificação da espécie em estudo (Gentry, 1974; Bolmgren *et al.*, 2003). Tais resultados contrapõem àqueles encontrados para *Aechmea lindenii* (E. Morren) Baker var. *lindinii*, em que o investimento reprodutivo se mostrou diferente em áreas com alta e baixa incidência de luz (Lenzi & Orth 2006). A produção e biomassa dos frutos das espécies *Miconia fallax* DC. (Melastomataceae) e *Matayba guianensis* Aubl. (Sapindaceae) (Lomônaco & Reis 2007) também foram diferentes em ambientes de Cerrado *sensu stricto* e cerradão. Para os indivíduos de *Senna velutina* (Vogel) H.S. Inwin & Barneby houve resposta plástica na expressão de suas estruturas reprodutivas em ambientes distintos de Cerrado (Saiki *et al.* 2008).

Estudos sobre a biologia reprodutiva e a polinização de espécies arbóreas no Cerrado são comuns (Silberbauer-Gottsberger & Gottsberger 1988; Mantovani & Martins 1988; Oliveira *et al.* 1992; Oliveira 1996, 2008; Saraiva *et al.* 1996; Oliveira & Gibbs 1994, 2000; Ranieri *et al.* 2012), entretanto, trabalhos que avaliem as variações reprodutivas de uma mesma espécie em ambientes diferentes são escassos (Frazee & Marquis 1994; Vogler *et al.* 1999; Lenzi *et al.* 20; Lomônaco & Reis 2007).

Os processos reprodutivos das plantas são determinantes na composição e na estrutura das comunidades vegetais (Bawa, 1990; Oliveira & Gibbs, 2000). Nesse sentido, os dados obtidos neste trabalho sugerem que a interação de *S. amara* com os fatores ambientais de locais distintos do Cerrado propiciaram uma resposta adaptativa aos mesmos, promovendo uma maior produção de rebrotas através de suas raízes gemíferas. Consequentemente, essas raízes possibilitaram à espécie uma boa adaptação a condições adversas e distintas dos outros locais comuns de sua ocorrência, ampliando dessa forma a sua distribuição geográfica.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Amorim F.W., Oliveira P.E. 2006. Estrutura sexual e ecologia reprodutiva de *Amaioua guianensis* Aubl. (Rubiaceae), uma espécie dióica de formações florestais de Cerrado. *Revista Brasileira de Botânica*. V.29, n.3, p.353-362.
- Baker, H.G.P.A.; Cox. 1984. 253 *Further thoughts on islands and dioecism*. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 71: 244 - 253.
- Batalha, M.A. & Mantovani, W. 2000. Reproductive phenology patterns of cerrado plant species at the Pé-de- Gigante Reserve (Santa Rita do Passa Quatro, SP, Brazil): a comparison between the herbaceous and woody flora. *Revista Brasileira de Biologia* 60:129-145.
- Bawa, K.S., 1990. Interações planta-polinizador em florestas tropicais. *Ann. Rev. Ecol. Syst*, 21: 399-422.
- Cardoso, G.; Lomônaco, C. 2003. Variações fenotípicas e potencial plástico de *Eugenia calycina* Cambess.(Myrtaceae) em uma área de transição cerrado-vereda. *Revista Brasileira de Botânica*.V.26, n.1, 131-140.
- Charnov, E. L. & Bull, J. 1977. When is sex environmentally determined? *Nature* (Lond.) 266:828-830.
- Fuzeto, A.P. & Lomônaco, C. 2000. Potencial plástico de *Cabralea canjerana* subsp. *polytricha* (Adr. Juss.) Penn. (Meliaceae) e seu papel na formação de ecótipos em área de cerrado e vereda, Uberlândia, MG. *Revista Brasileira de Botânica* 23:169-176.
- Frazee, J. E.; Marquis, R. J. 1994. Environmental contribution to floral trait variation in *Chamaecrista fasciculata* (Fabaceae: Caesalpinoideae). *American Journal of Botany* 81: 206–215.
- Freeman, D.C., Doust, J.L., El-Keblawi, A., Miglia, K.J. & Mcarthur, E.D. 1997. Sexual specialization and inbreeding avoidance in the evolution of dioecy. *The Botanical Review* 63:65-92.

- Gentry, A. H. 1974. Flowering phenology and diversity in tropical Bignoniaceae. *Biotropica* 6: 64-68.
- Hardesty, B. D.; Dick C. W.; Kremer, A.; Hubbel, S. and Bermingham, E. 2005. Spatial genetic structure of *Simarouba amara* Aubl. (Simaroubaceae), a dioecious, animal-dispersed Neotropical tree, on Barro Colorado Island, Panama. *Heredity* 95, 290–297.
- Hoffmann, W. A. 1998. Post-burn reproduction of woody plants in a neotropical savanna: the relative importance of sexual and vegetative reproduction. *Journal of Applied Ecology* 35: 422-433.
- James, S. 1984. Lignotubers and burls-their structure, function and ecological significance in Mediterranean ecosystems. *The Botanical Review* 50 (3): 225-266.
- Lenzi, M.; Matos, J. Z.; Orth, A. I. 2006. Variação morfológica e reprodutiva de *Aechmea lindenii* (E.Morren) Baker var. *lindenii* (Bromeliaceae). *Acta Botanica Brasilica*. 20(2):487-500.
- Lemos Filho, J.P.; Goulart, M.F. Lovato, M.B. 2008. Populational approach in ecophysiological studies: the case of *Plathymenia reticulata*, a tree from Cerrado and Atlantic Forest. *Brazilian Journal Plant Physiology*. Vol.20 n.3.
- Lomônaco, C; Reis, N.S. 2007. Produção de frutos e sementes em *Miconia fallax* DC. (Melastomataceae) e *Matayba guianensis* Aubl. (Sapindaceae) em duas áreas de Cerrado no Triângulo Mineiro. *Revista Bioogia Neotropical*. 4 (1): 13-20.
- Lloyd, D. G. and Webb, C. J. 1977. Secondary sex characters in plants. *The Botanical Review* 43, 177-216.
- Mantovani, W., Martins, F.R., 1988. Variações fenológicas das espécies do cerrado da Reserva Biológica de Moji Guaçu, Estado de São Paulo. *Revista Brasileira de Botânica* 11, 101-112.
- Marques, A.R.; Fernandes, G.W.; Reis, I.A. & Assunção, R.M. 2002. Distribution of adult male and female *Baccharis concinna* (Asteraceae) in the rupestrian fields of Serra do Cipó, Brazil. *Plant Biology* 4: 94-103.

- Meagher, T. R. 1980. Population biology of *Chamaelirium luteum* a dioecious lily. In. Spatial distribution of males and females. *Evolution* 34,1127 -1137.
- Meagher, T. R. 1984. Sexual dimorphism and ecological differentiation of male and female plants. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 71, 254-269.
- Moura, I. O.; Gomes-Klein V. L, Felfili, J. M.; Ferreira, H. D. 2007. Fitossociologia de cerrado *sensu stricto* em afloramentos rochosos no Parque Estadual dos Pireneus, Pirenópolis, Goiás. *Revista Brasileira de Biociências* 5:399-401.
- Nimer, E. & A. M. P. M. Brandão.1989. Balanço hídrico e clima da região dos cerrados. IBGE, Rio de Janeiro, 128p.
- Oliveira, P.E. 1996. Dioecy in the Cerrado vegetation of Central Brazil. *Flora* 191: 235-243.
- Oliveira, P. E.; Barbosa, A. A. & Talavera, S. 1992. Contrasting breeding systems in two *Eriotheca* (Bombacaceae) species of the Brazilian cerrados. *Plant Systematics and Evolution*. 179:207-219.
- Oliveira, P. E.; Gibbs, P. E. 1994. Pollination biology and breeding systems of six *Vochysia* species (Vochysiaceae) in Central Brazil. *Journal of Tropical Ecology*, vol 10, n.4, 509-522.
- Oliveira, P. E.; Gibbs, P. E. 2000. Reproductive biology of woody plants in a Cerrado community of Central Brazil. *Flora*, 195, 311-329.
- Oliveira, P. E. 2008. Fenologia e biologia reprodutiva das espécies do Cerrado. In Cerrado: Ecologia e Flora. EMBRAPA CPAC, Brasília, vol.1, p.273-287.
- Ortiz, P. L.; Arista, M. & Talavera, S. 2002. Sex ratio and reproductive effort in the dioecious *Juniperus communis* subsp. *alpina* (Suter) Celak. (Cupressaceae) along an altitudinal gradient. *Annals of Botany* 89: 205-211.
- Pinto, A. M.; Ribeiro, R. J.; Alencar, J. C.; Barbosa, A. P. 2005. Fenologia de *Simarouba amara* Aubl. na reserva florestal Adolpho Ducke, Manaus, AM. *Acta Amazônica*. V. 35(3) 347-352.

- Pirani, J. R. 1987. Flora da Serra do Cipó, Minas Gerais: Simaroubaceae. *Boletim de Botânica da Universidade de São Paulo*, 9: 219-226.
- Pirani, J. R. & Thomas, W. W. 2013. Simaroubaceae. *In*: Lista de espécies da Flora do Brasil. Jardim Botânico do Rio de Janeiro. Disponível em <<http://floradobrasil.org>>.
- Ranieri, B. D.; Negreiros, D.; Lana, T. C.; Pezzini, F. F. ; Fernandes, G. F. 2012. Fenologia reprodutiva, sazonalidade e germinação de *Kielmeyera regalis* Saddi (Clusiaceae), espécie endêmica dos campos rupestres da Cadeia do Espinhaço, Brasil. *Acta Botanica Brasilica* 26(3): 632-641.
- Raw, A. & Hay, J. 1985. Fire and other factors affecting a population of *Simarouba amara* in "cerradão" near Brasília, Brazil. *Revista Brasileira de Botânica* 8:101-107.
- Ribeiro, J. F. & Walter, B. M. T. 2008. Fitofisionomias do bioma Cerrado. *In Cerrado: ecologia e flora*. Embrapa-CPAC, Planaltina, p.151-212.
- Rizzini, C. T. & Heringer, E. P. 1962. Studies on the underground organs of trees and shrubs from some southern Brazilian savannas. *Anais da Academia Brasileira de Ciências* 34(2): 235-247.
- Saiki, P. T. O.; Silva, B.; Lomônaco, C. 2008. Expressão de caracteres reprodutivos e vegetativos de *Senna velutina* (Vogel) H. S. Irwin & Barneby (Leguminosae, Caesalpinioideae) em dois ambientes distintos de Cerrado *Revista Brasileira de Botânica*, V.31, n.2, p. 363-369.
- Sarmiento, G.; Goldstein, G.; Meinzer, F. 1985. Adaptive strategies of wood species in neotropical savannas. *Biology Review*. 60:315-355.
- Silberbauer-Gottsberger I., Gottsberger G. 1988. A polinização das plantas do Cerrado. *Revista Brasileira de Biologia*. 48:651-663.
- Silvertown, J. & Charlesworth D. 2001. Introduction to plant biology. Blackwell Publishing 4th ed. 337p.

- Solomon, B. P. 1985. Environmentally influenced changes in sex expression in an andromonoecious plant. *Ecology*. 66(4), pp. 1321-1332.
- Sultan, S. 1995. Phenotypic plasticity and plant adaptation. *Acta Botanica Neerlandica*, v. 44, p. 363-383.
- Sultan, S. 2000. Phenotypic plasticity for plant development, function and life history. *Trends in Plant Science*, v.5, p. 537-542.
- Vogler, D. W.; Peretz, S.; Stephenson, A. G. 1999. Floral plasticity in an Iteroparous plant: the Interactive effects of genotype, environment, and ontogeny in *Campanula rapunculoides* (Campanulaceae) *American Journal of Botany* 86(4): 482–494. 1999.

TABELAS E FIGURAS

Tabela 1. Taxa de produtividade de frutos de *S. amara* em diferentes ambientes (Floresta Semidecídua e cerrado *sensu stricto*, Pirenópolis Go, 2016). Grau de liberdade; SQ: Soma de quadrados; QM: Quadrados Médios; F: valor estatística F; p: p-valor.

	Grau de liberdade	log- SQ	log- QM	log -F	log-p
Intercepto	1	0,180354	0,180354	1,402830	0,244711
Fitofisionomia	1	0,268574	0,268574	2,089027	0,157791
DAP log	1	0,056877	0,056877	0,442402	0,510588
Fitofisionomia* DAP log	1	0,461583	0,461583	3,590284	0,066908
Erro	33	4,242623	0,128564		
Total	36	5,407167			

Tabela 2. Resultados da Razão Sexual dos indivíduos Femininos e Masculinos de *S. amara* em ambientes de Floresta Semidecidual (1 e 2) e cerrado *sensu stricto* (Cerrado 1 e 2) 2106. F: feminino, M: masculino; X^2 : qui-quadrado; p: p-valor.

Área	Indivíduo	Razão Sexual F:M	X^2	p
Floresta semidecídua 1	Feminino	16:13	0,31	0,58
	Masculino			
Floresta semidecídua 2	Feminino	17:15	0,12	0,72
	Masculino			
Cerrado 1	Feminino	41:42	0,01	0,91
	Masculino			
Cerrado 2	Feminino	27:18	1,80	0,18
	Masculino			

Tabela 3. Resultados da Biologia reprodutiva assexuada (rebrotas) de *S. amara* em diferentes ambientes (Florestas Semidecíduas e cerrado *sensu stricto*, Pirenópolis Go, 2016). Graus de liberdade; SQ: Soma de quadrados; QM: Quadrados Médios; F: valor estatística F; p: p-valor.

	Grau de liberdade	Quant. log- SQ	Quant. log- QM	Quant. log -F	Quant. log-p
Intercepto	1	51.53471	51.53471	76.56724	0.000000
Fitofisionomia	1	5.21122	5.21122	7.74253	0.008192
DAP log	1	0.61366	0.61366	0.91174	0.345390
Fitofisionomia*	1	0.00612	0.00612	0.00909	0.924524
DAP log					
Erro	40	26.92259	0.67306		
Total	43	81.45794			

Tabela 4. Resultado do diâmetro à altura do peito (DAP 1,30m) dos indivíduos de *S. amara* em diferentes ambientes (Florestas Semidecíduas e cerrado *sensu stricto*, Pirenópolis Go, 2016).

	Média-Floresta Semidecídua	Média-Cerrado	T separ. – var. est.	df	p	Desvio Padrão Floresta semidecídua	Desvio Padrão Cerrado
DAP (cm)	0.918750	0.575000	2.569213	29.97390	0.015412	0.608871	0.221561

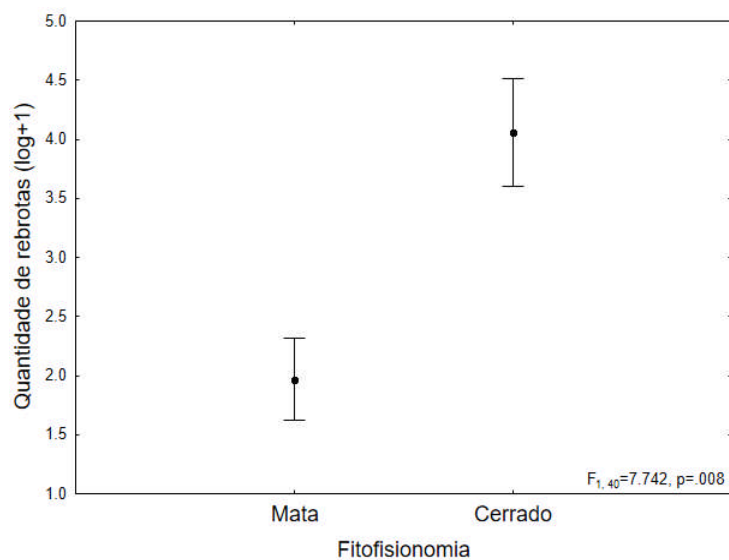


Figura 01. Quantidade mensurada de rebrotas de *S. amara* em diferentes ambientes (Florestas Semidecíduas e cerrado *sensu stricto*, Pirenópolis Go, 2016). ($F_{1,40} = 7.742$, $p= 0.008$).

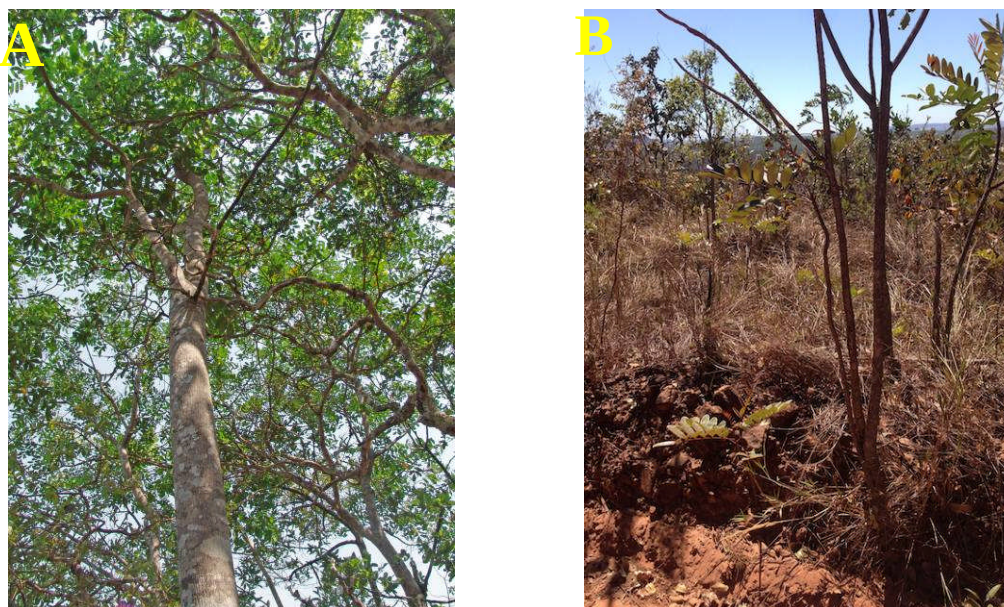


Figura 02. População de *S. amara* em ambiente de Floresta Semidecídua (Foto A) e cerrado *sensu stricto* (Foto B), Pirenópolis Go, 2016.

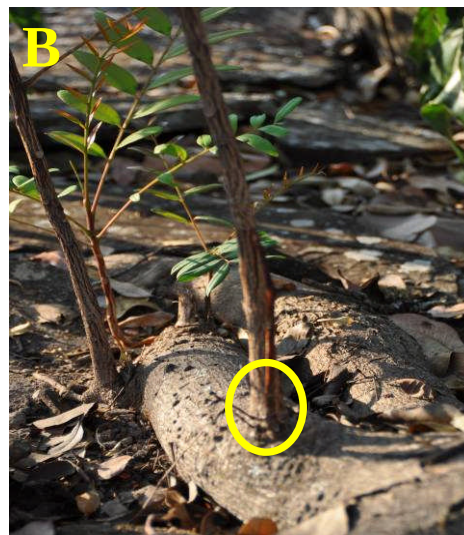


Figura 03. Rebrotas de *S. amara* em ambiente de Floresta Semidecídua (Foto A) e cerrado *sensu stricto* (Foto B). Pirenópolis Go, 2016.