



Universidade Federal de Goiás  
Instituto de Ciências Biológicas  
Programa de Pós-Graduação em  
Biodiversidade Vegetal



JOÃO PAULO RAIMUNDO BORGES

**FLUXO DE PÓLEN HETEROESPECÍFICO ENTRE ESPÉCIES  
SINCRONOPÁTRICAS DE *PSYCHOTRIA* L. (RUBIACEAE)**

Dissertação apresentada à Universidade Federal  
de Goiás, como parte das exigências à obtenção  
do título de Mestre em Biodiversidade Vegetal.

**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

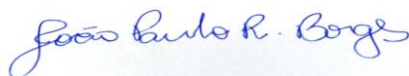
Nome completo do autor: João Paulo Raimundo Borges

Título do trabalho: Fluxo de pólen heteroespecífico entre espécies sincronopátricas de *Psychotria* L. (Rubiaceae)

### 3. Informações de acesso ao documento:

Concorda com a liberação total do documento  SIM       NÃO<sup>1</sup>

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



Data: 30 / 05 / 2017

Assinatura do (a) autor (a)

---

<sup>i</sup> 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.

JOÃO PAULO RAIMUNDO BORGES

**FLUXO DE PÓLEN HETEROESPECÍFICO ENTRE ESPÉCIES  
SINCRONOPÁTRICAS DE *PSYCHOTRIA* L. (RUBIACEAE)**

Dissertação apresentada à Universidade Federal de Goiás, como parte das exigências à obtenção do título de Mestre em Biodiversidade Vegetal.

**Linha de Pesquisa:** Biologia Reprodutiva de Plantas.

**Orientadora:** Dr<sup>a</sup> Edivani V. Franceschinelli

**Co-orientador:** Dr. Hélder N. Consolaro

**Goiânia**  
**2017**

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

Raimundo Borges, João Paulo

Fluxo de pólen heteroespecífico entre espécies sincronopátricas de *Psychotria L.* (Rubiaceae) [manuscrito] / João Paulo Raimundo Borges. - 2017.

XLVI, 46 f.

Orientador: Profa. Dra. Edivani Vilaron Franceschinelli; co orientadora Dra. Hélder Nagai Consolaro.

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

Bibliografia.

Inclui gráfico, lista de figuras, lista de tabelas.

1. *Psychotria L.* 2. brevestilo. I. Vilaron Franceschinelli, Edivani, orient. II. Título.

CDU 57

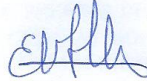


SERVIÇO PÚBLICO FEDERAL  
UNIVERSIDADE FEDERAL DE GOIÁS  
INSTITUTO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS  
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BIODIVERSIDADE VEGETAL

ATA DA SESSÃO PÚBLICA DE DEFESA DE DISSERTAÇÃO  
DE Nº 052

**ATA DA REUNIÃO DA BANCA EXAMINADORA DA DEFESA DE DISSERTAÇÃO EM NÍVEL DE MESTRADO.** – Aos trinta dias do mês de março do ano de dois mil e dezessete (30/03/2017), às 15h00min horas, reuniram-se os componentes da Banca Examinadora: Profa. Dra. Edivani Villaron Franceschinelli – orientadora; Prof. Dr. Walter Santos de Araújo e Prof. Dr. Daniel Paiva Silva para, sob a presidência da primeira examinadora, e em sessão pública realizada no Anfiteatro do ICB II da UFG, procederem à avaliação da defesa de Dissertação intitulada **“FLUXO DE POLÉN HETEROESPECÍFICO EM ESPÉCIES SINCRONOPÁTRICAS DE *Psychotrias L. (Rubiaceae).*”** em nível de mestrado, área de concentração em Botânica, de autoria de **JOÃO PAULO RAIMUNDO BORGES**, discente do Programa de Pós-Graduação em Biodiversidade Vegetal da Universidade Federal de Goiás. A sessão foi aberta pela presidente da Banca Examinadora, Profa. Dra. Edivani Villaron Franceschinelli que fez a apresentação formal dos membros da banca. A palavra a seguir foi concedida ao autor da dissertação que, em 40 minutos procedeu à apresentação de seu trabalho. Terminada a apresentação, cada membro da banca arguiu o examinado, 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 de Goiás. A conclusão do curso dar-se-á quando da entrega na secretaria do PPGBV da versão definitiva da dissertação, com as

34 devidas correções, em trinta dias a contar da data da defesa. Cumpridas as formalidades de pauta,  
35 às 17 horas e 15 min, a presidência da mesa encerrou esta sessão de defesa de  
36 Dissertação de Mestrado e para constar eu, Gleizilene Braz Pereira dos Santos, assistente  
37 administrativa do PPGBV lavrei a presente Ata, que após lida e aprovada, será assinada pelos  
38 membros da Banca Examinadora em três vias de igual teor.

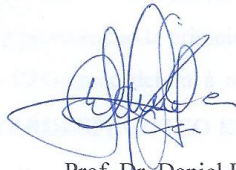
39  
40 

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

45  
46  
47 

48 Prof. Dr. Walter Santos de Araújo

49 UNIMONTES/MG

50  
51  
52  
53  
54  
55  
56  
57 

58 Prof. Dr. Daniel Paiva Silva  
59 IFG/GO

60  
61  
62  
63  
64

**Aos meus pais (Divino e Neila) por  
tantas razões e pela maior das  
emoções: o amor.**

## AGRADECIMENTOS

A professora Edivani V. Franceschinelli pelos ensinamentos, apoio, dedicação e paciência no decorrer desses dois anos de estudo, sem seu auxílio nada seria possível. Gratidão!

Ao professor Hélder N. Consolaro pela ajuda durante a realização desse trabalho.

Agradeço profundamente a ajuda da minha mãe Neila e meu pai Divino, vocês foram meu ponto de apoio durante toda minha vida. Serei eternamente grato. **AMO VCS!**

A minha irmã Luana, aos meus sobrinhos Vinicius e Vivian (razões do meu viver), ao meu cunhado Adriano.

Ao João Paulo Rocha Ribeiro pelo incentivo e paciência antes e durante o mestrado. Tudo que nos traz boas lembranças é porque valeu a pena ser vivido. Obrigado!

A Indiara Nunes Mesquita e Tamara Poliana Teixeira, companheiras de mestrado, amigas de vida, irmãs de alma. Com vocês a minha caminhada se tornou mais leve. Gratidão por todos os momentos vividos e conhecimentos trocados.

A Camila Silva (lasquinha de palito) agregada do BIOREP pelos momentos de descontração e estudos.

Ao pessoal do laboratório de Biologia Reprodutiva de plantas da UFG: Edivani, Tamara, Indiara, Saturnina, Flaviana, Greyce, Marcos, Geise, pela troca de conhecimento, apoio e momentos de descontração.

A minha turma de mestrado: Danielle, Rayna, Priscila, Elifaete, Beryl, Camila, Tamara, Indiara, Thiago, Rogerio, Ilvan e Gabriel (Que Deus te dê um bom descanso). Obrigado pessoal!

Aos professores do Programa em Biodiversidade Vegetal. Obrigado pelo conhecimento compartilhado.

A todos os professores que passaram por minha vida acadêmica, começando lá pela tia Aparecida do meu primeiro ano na Escola Municipal Castro Alves, aos professores da Escola Estadual Dona Clotilde Costa, aos professores do Colégio

Estadual Professor Jamil Sáfy, aos professores da Universidade Estadual de Goiás e aos professores da Universidade Federal de Goiás, por terem dedicado suas vidas ao ensino. Meu respeito e gratidão.

Aos professores da Disciplina “Fundamentos e Fronteiras em Biologia da Polinização” na qual tive os primeiros contatos com o programa R que foi de extrema importância no meu trabalho.

Ao Leonardo, doutorando do Programa de Pós-Graduação em Ecologia da UFG, pela ajuda no entendimento do programa R.

Ao José Neiva Neto pela parceria em campo.

Ao Marco pela ajuda em campo.

A Universidade Federal de Goiás – Campus de Catalão pela utilização do laboratório de Biologia Reprodutiva.

A Universidade Federal de Goiás.

Ao Programa de Biodiversidade Vegetal.

A CAPES pelo apoio financeiro.

## SUMÁRIO

<b>LISTA DE FIGURAS.....</b>	<b>viii</b>
<b>RESUMO.....</b>	<b>x</b>
<b>ABSTRACT.....</b>	<b>xi</b>
<b>1.0. REVISÃO DE LITERATURA.....</b>	<b>01</b>
<b>2.0. REFERÊNCIAS.....</b>	<b>08</b>
<b>3.0 INTRODUÇÃO.....</b>	<b>14</b>
<b>4. METODOLOGIA.....</b>	<b>17</b>
4.1. Área de estudo e espécies estudadas.....	17
4.2. Fenologia e sincronia de floração.....	17
4.3. Visitas interespecíficas.....	18
4.4. Hercogamia recíproca intra e interespecífica.....	18
<b>5. RESULTADOS.....</b>	<b>19</b>
<b>6. DISCUSSÃO.....</b>	<b>21</b>
<b>7. REFERÊNCIAS.....</b>	<b>26</b>
<b>FIGURAS.....</b>	<b>29</b>

## LISTA DE FIGURAS

**Figura 1:** Fenologia reprodutiva baseada no número total de flores abertas das três espécies de *Psychotria* L.....14

**Figura 2:** Média + erro padrão de recurso (microlitro e concentração) produzido por espécie e morfotipo floral. *Psychotria* [Interagentes: PP= *P. prunifolia* morfo longistilo; PHB= *P. hoffmannseggiana* morfo brevistilo; PHL *P. hoffmannseggiana* morfo longistilo; PNB= *P. nitidula* morfo brevistilo; PNL= *P. nitidula* morfo longistilo].....15

**Figura 3.** Grafo representando a estimativa do fluxo de pólen heteroespecífico e partilha de polinizadores entre as espécies de *Psychotria* – primeiro dia de experimento. Barras superiores representam doação de pó fluorescente e as inferiores o recebimento [Interagentes: PP= *P. prunifolia* morfo longistilo; PHB= *P. hoffmannseggiana* morfo brevistilo; PHL *P. hoffmannseggiana* morfo longistilo; PNB= *P. nitidula* morfo brevistilo; PNL= *P. nitidula* morfo longistilo].....16

**Figura 4.** Grafo representando a estimativa do fluxo de pólen heteroespecífico entre as espécies de *Psychotria* – segundo dia de experimento. Barras superiores representam doação de pó fluorescente e as inferiores o recebimento [Interagentes: PP= *P. prunifolia* morfo longistilo; PHB= *P. hoffmannseggiana* morfo brevistilo; PHL *P. hoffmannseggiana* morfo longistilo; PNB= *P. nitidula* morfo brevistilo; PNL= *P. nitidula* morfo longistilo].....17

**Figura 5:** Grafo representando a estimativa do fluxo de pólen heteroespecífico entre as espécies de *Psychotria* – terceiro dia de experimento. Barras superiores representam doação de pó fluorescente e as inferiores o recebimento [Interagentes: PP= *P. prunifolia* morfo longistilo; PHB= *P. hoffmannseggiana* morfo brevistilo; PHL *P. hoffmannseggiana* morfo longistilo; PNB= *P. nitidula* morfo brevistilo; PNL= *P. nitidula* morfo longistilo].....18

**Figura 6.** Grafo representando a estimativa do fluxo de pólen heteroespecífico, para os três dias de experimentos, entre as espécies de *Psychotria*. Barras superiores representam doação de pó fluorescente e as inferiores o recebimento [Interagentes: PP= *P. prunifolia* morfo longistilo; PHB= *P. hoffmannseggiana* morfo brevistilo; PHL *P. hoffmannseggiana* morfo longistilo; PNB= *P. nitidula* morfo brevistilo; PNL= *P. nitidula* morfo longistilo].....19

**Tabela 1.** Reciprocidade entre estames e pistilos de forma intra e interespecífica em espécies de sincronopátricas de *Psychotria* no Parque Municipal Setor Santa Cruz, Catalão, Goiás. [Interagentes: PP= *P. prunifolia* morfo longistilo; PHB= *P. hoffmannseggiana* morfo brevistilo; PHL *P. hoffmannseggiana* morfo longistilo; PNB= *P. nitidula* morfo brevistilo; PNL= *P. nitidula* morfo longistilo].....20

## RESUMO

Diversas espécies de *Psychotria* L. são comuns nos sub-bosques das matas semidecíduais da região Centro-Oeste do Brasil. Muitas vezes estas espécies ocorrem em simpatria e apresentam sobreposição em seus períodos de floração. Estudos recentes revelaram a ocorrência de partilha de polinizadores entre espécies sincronopátricas dentro do gênero *Psychotria*, havendo uma variação nessa partilha de acordo com as espécies envolvidas. No presente estudo, foi averiguado se ocorre a troca de pólen heteroespecífico entre três espécies simpátricas (*Psychotria prunifolia*, *Psychotria nitidula* e *Psychotria hoffmannseggiana*) e qual é a intensidade deste fluxo em comparação com o fluxo intraespecífico intra e intermorfos. A sincronia floral e a produção de néctar entre essas espécies também foram verificadas para se confirmar a possibilidade de troca de pólen interespecíficos neste sistema. A coleta de dados ocorreu durante os meses de novembro e dezembro de 2015, em uma mata semidecidual no Parque Municipal Setor Santa Cruz, município de Catalão, GO. Os dados coletados foram fenologia floral, produção de néctar, reciprocidade entre os órgãos reprodutivos e taxa de fluxo de pó fluorescente entre as espécies e seus morfotipos florais. Nossos dados mostraram que os picos de floração foram sincrônicos entre as espécies de *Psychotria*, com diferença significativa na produção de néctar entre as espécies, sendo maior e com renovação após a primeira retirada para *P. nitidula*, porém com maior concentração de açúcar em *P. prunifolia*. Em relação a reciprocidade intraespecífica e interespecífica, não houve desvio do esperado para espécies distílicas, sendo a reciprocidade maior entre os órgãos reprodutivos da mesma espécie do que entre órgãos reprodutivos de espécies diferentes. Comparando o fluxo de pó fluorescente, notou-se que *P. prunifolia* apresentou maior taxa de visitas exclusivas, enquanto *P. nitidula* apresentou mais visitas ilegítimas, principalmente para seu morfo brevistilo que promoveu maior doação de pó fluorescente heteroespecífico. Já *P. hoffmannseggiana* apresentou uma baixa intensidade de doação e recebimento de pó fluorescente, sendo todas de forma interespecífica. Portanto, para as espécies distílicas do estudo, houve maior fluxo de pó fluorescente de forma ilegítima que legítima.

**Palavras-chave:** *Psychotria* L., Polimorfismo, brevistilo, hercogamia, monomorfismo.

## ABSTRACT

Several species of *Psychotria* L. are common in the understore of semideciduous forests of the Center-West region of Brazil. Often these species occur in sympatry and present overlap in their flowering periods. Recent studies have revealed the occurrence of pollinators sharing among synchronopatric species within the genus *Psychotria*, with a variation in this sharing according to the interacting species. In the present study, it was investigated whether the exchange of heterospecific pollen occurs between sympatric species and what the intensity of this flow is in comparison with the intraspecific flow. The floral synchrony and nectar production among these sympatric species of *Psychotria* were also verified to confirm the possibility of interspecific pollen exchange in this system. The data collection took place during the months of November and December of 2015, in a semideciduous forest in the Municipal Park Setor Santa Cruz, municipality of Catalão, GO. The collected data were: floral phenology, nectar production, reciprocity between anthers and stigma, and rate of fluorescent powder flow between species and their floral morphotypes. Our data showed that the flowering peaks were synchronous among *Psychotria* species, with a significant difference in the nectar production between the species, being larger and renewable after the first removal for *P. nitidula*, but with higher sugar concentration in *P. prunifolia*. In relation to reciprocity intraspecific and interspecific, there was no deviation from that expected for distal species, with the reciprocity being greater between the reproductive organs of the same species than between the reproductive organs of different species. Comparing the fluorescent powder flow, it was observed that *P. prunifolia* presented a higher rate of exclusive visits, while *P. nitidula* presented more illegitimate visits, mainly for its thrum morph, which promoted greater donation of heterospecific fluorescent powder. *P. hoffmannseggiana* presented low intensity of donation and reception of fluorescent powder, being all of them interspecific. Therefore, there was a greater illegitimate fluorescent powder flow among the study species than legitimate.

Keywords: *Psychotria* L., Polymorphism, thrum, morph, herkogamy, monomorphism.

## 1. REVISÃO DE LITERATURA

A família Rubiaceae engloba 637 gêneros e aproximadamente 10.700 espécies, classificadas em quatro subfamílias (Cinchonoideae, Ixoroideae, Antirheoideae e Rubioideae) e 44 tribos, essencialmente tropicais (Robbrecht 1988). Diversos gêneros são endêmicos da região neotropical, que apresenta cerca de 4.555 espécies (Andersson 1992). Sua ampla distribuição e abundância nas florestas tropicais (Gentry & Emmons 1987) faz com que a mesma exerça uma grande influência na diversidade da vegetação dessas regiões (Lopes & Buzato 2005). Rubiaceae concentra o maior número de espécies heterostílicas, que é a presença de dois ou três morfotipos florais em uma mesma espécie, entre as famílias de Angiospermas que apresentam este tipo de polimorfismo floral (Barret 1992), sendo o gênero *Psychotria* L. considerado tipicamente distílico (Robbrecht 1988) e qualquer variação em seu sistema reprodutivo é tratada como uma variação evolutiva da distílica (Hamilton 1990).

O gênero *Psychotria* L. apresenta uma ampla divergência filogenética, sendo muitas de suas espécies filogeneticamente próximas a algumas espécies do gênero *Palicourea* (Bremmer 2009); constituindo-se, portanto em um grupo parafilético, divididos nos subgêneros *Psychotria* e *Heteropsychotria* (Nepokroeff et al. 1999). *Psychotria* constitui um dos maiores gêneros dentro das Angiospermas (Hamilton 1989; Nepokroeff et al., 1999) e o maior da família Rubiaceae, sendo representado mundialmente por cerca de 1.650 espécies (Almeida & Alves 2000), das quais 376 espécies são encontradas no bioma Cerrado (Mendonça et al., 2008), destas aproximadamente 40% apresentam sistema reprodutivo distílico (Consolaro 2008).

Suas espécies são encontradas em sub-bosque de áreas florestadas em regiões

tropicais e são geralmente pequenas árvores e arbustos (Lopes & Buzato 2005). Muitas espécies de *Psychotria* têm traços florais semelhantes e floresce na mesma época do ano (Hamilton 1990; Sakai & Wright 2008). Tais espécies exercem um relevante papel ecológico disponibilizando recursos florais, néctar e pólen, aos seus polinizadores (Hernández-Ramírez 2012) e frutos aos dispersores de sementes (Almeida et al., 2006).

Várias espécies deste gênero podem coexistir em uma mesma área de floresta tropical, fornecendo uma ótima oportunidade de examinar as correlações entre seus sistemas de polinização e outros fatores ecológicos envolvidos na reprodução destas espécies (Sakai & Wright 2008; Mesquita-Neto et al., 2015). Espécies de *Psychotria* apresentam flores pequenas polinizadas por abelhas, moscas e mariposas. Entretanto, mostram inflorescências derivadas de várias linhagens neotropicais como os gêneros *Cephaelis*, *Palicourea* e *Rudgea*, que apresentam características que se associam com a polinização por aves (Hamilton 1990).

Rubiaceae concentra o maior número de espécies heterostílicas entre as famílias de Angiospermas que apresentam este tipo de polimorfismo floral (Barret 1992), sendo o gênero *Psychotria* L. considerado tipicamente distílico (Robbrecht 1988) e qualquer variação em seu sistema reprodutivo é tratada como uma variação evolutiva da distilia (Hamilton 1990). Controlada geneticamente e apresenta dimorfismo floral caracterizado por dois morfotipos, sendo eles o brevistilo que apresenta o estilete com comprimento menor que o dos estames e o longistilo que apresenta o estilete com comprimento maior que o dos estames (Ganders 1979; Barrett 1992). Ocorre em plantas hermafroditas que coexistem em uma população (Castro & Araújo 2004; Virillo et al. 2007; Fonseca et al 2008; Maruyama et al., 2010). Espécies distílicas são adequadas para estudos de dispersão de pólen (Feinsinger & Busby 1987; Stone 1995; Lau & Bosque 2003),

devido ao fato de que se é esperado que a altura dos elementos florais de cada um dos níveis favoreça a dispersão direcional ou intermorfo de grãos de pólen das anteras de um morfo para os estigmas do outro (Ganders 1979; Stone 1995; Barrett et al., 1998).

A distília é considerada uma característica primitiva dentro das Angiospermas (Hamilton 1990; Sakai & Wright 2008), tendo surgido aproximadamente 28 vezes de forma independente dentro do grupo (Arroyo & Barret 2000). Geralmente espécies distílicas são incompatíveis para polinizações entre morfotipos semelhantes (polinização ilegítima), necessitando, portanto de animais que atuem de forma efetiva para promover o fluxo de pólen entre os morfos brevistilo e longistilo (polinização legítima). A polinização legítima em espécies distílicas é facilitada, pois ocorre uma deposição de pólen em partes distintas do corpo do polinizador que corresponde com a altura da posição do estigma do morfo oposto (Lloyd & Webb 1992; Ornelas et al. 2004; Massinga et al. 2005).

Então, entre espécies distílicas é comum o posicionamento recíproco entre os elementos florais (estigmas e anteras), definido como hercogamia recíproca, entre anteras e estigmas de morfos distintos, promovendo assim, a troca de pólen direcional durante o processo de polinização cruzada legítima (Barret & Richards 1990). Algumas espécies podem não apresentar uma hercogamia recíproca perfeita, havendo uma variação no comprimento dos estiletos e estames de indivíduos com morfotipos diferentes (Coelho & Barbosa 2004). Pesquisadores têm relatado em seus estudos que determinadas populações de *Psychotria* não apresentam hercogamia perfeita (e.g., Coelho & Barbosa 2004; Fonseca et al. 2008). Esse fato não tem afetado significativamente o sucesso reprodutivo dessas espécies, uma vez que, mesmo

existindo tal variação no posicionamento recíproco das anteras e estigmas, o fluxo de pólen direcional é grande, fazendo com que haja um maior número de cruzamentos legítimos (Favre & McDade 2001; Castro & Araújo 2004; Teixeira & Machado 2004). Todavia, com o aumento na separação entre estigma e antera de morfos diferentes pode resultar em uma redução do sucesso reprodutivo de espécies distílicas (Dai & Galloway 2011).

Espécies distílicas, normalmente apresentam isopleτία, ou seja, proporção entre os morfotipos florais de 1:1 para determinada população vegetal (Coelho & Barbosa 2004; Virilo et al. 2007; Fonseca et al. 2008; Silva & Vieira 2013), fato importante para o sucesso reprodutivo dessas espécies, uma vez que, os dois morfos podem contribuir de forma equilibrada no fluxo de pólen (Barret 1992; Silva & Vieira 2013). No entanto, ao contrário do esperado, alguns estudos têm relatado a ocorrência de proporção desigual entre os morfos (anisopleτία) de *Psychotria* (Consolaro et al., 2011; Rodrigues 2013). Ocorrência que pode ser gerada pela alta taxa de propagação vegetativa de indivíduos de um dos morfos, fragmentação de habitat, diminuição na eficiência dos polinizadores, entre outros (Sobrevila et al., 1983).

É esperado que espécies distílicas apresentem diferenças no diâmetro dos grãos de pólen entre os morfos, como observado em *P. barbiflora* DC (Teixeira & Machado 2004), *P. ipecacuanha* (Brot.) Stokes (Rossi et al. 2005), *P. sessilis*, *P. conjugens* e *P. hastisepala* (Silva & Vieira 2013) que possuem grãos de pólen maiores nas flores brevistilas quando comparado com os grãos de pólen das flores longistilas. Essa diferença é importante durante a fecundação das flores longistilas, tendo em vista que sendo o grão de pólen maior terá mais reserva energética necessária para promover o

crescimento do tubo polínico ao longo do estilete longistilo, que por ser maior, requer mais energia oriunda do grão de pólen (Ganders 1979).

Grãos de pólen maiores podem ser os responsáveis por anteras maiores nos morfos brevistilos de *Psychotria* como sugerido por Pereira et al., (2006) que ao estudar *Psychotria marcgravii* e *Psychotria nuda* relatou diferença significativa no tamanho das anteras dos dois morfos. Essa diferença sugere que a produção de grãos de pólen para os morfos longistilos seja maior, já que possuem menor diâmetro (Ganders 1979), porém o inverso tem sido registrado para algumas espécies de *Psychotria* onde a produção de grãos de pólen é maior nas plantas brevistilas (Teixeira & Machado 2004). Outros dimorfismos entre os dois morfos têm sido relatados para o gênero, por exemplo, comprimento maior da corola para o morfo brevistilo (Rossi et al. 2005, Fonseca et al. 2008), lobos estigmáticos com dimensões diferentes (Rossi et al. 2005; Pereira et al. 2006; Santos et al. 2008), sendo esperado maior área estigmática para o morfo longistilo (Ganders 1979). No entanto, há relatos de superfícies estigmáticas maiores no morfo brevistilo, como em *Psychotria nervosa* (Hernández-Ramírez 2012), em contraste a trabalhos que demonstram não haver diferenças nos comprimentos entre as partes florais entre os morfos brevistilos e longistilos de espécies de *Psychotria* (Virillo et al. 2007).

Em relação ao sucesso reprodutivo espécies distílicas podem apresentar variação na frutificação entre os morfos e entre ambientes estudados para a mesma espécie. Em *Psychotria barbiflora* a produção de frutos foi maior para o morfo brevistilo em populações de Mata Atlântica (Teixeira & Machado 2004), enquanto que para populações de Cerrado a produção de frutos foi maior em indivíduos longistilo (Monteiro et al. 1991). No entanto, são comuns as produções de frutos serem maiores

para o morfo brevistilo (Teixeira & Machado 2004; Silva & Vieira 2013), o que pode ser explicado pelo fato do estigma de flores longistilas receberem mais pólen ilegítimo, uma vez que este está acima do tubo da corola, deixando-o mais exposto aos diversos tipos de polinizadores (Ganders 1979), gerando assim a oclusão da região estigmática, o que irá dificultar o crescimento do tubo polínico dos grãos de pólen legítimos (ver Silva & Vieira 2013).

Quando se estuda distília, a grande maioria dos trabalhos retratam casos de distília típica como relatado para a população de *Psychotria tenuinervis* estudada por Virillo et al. (2007) em área de Mata Atlântica no estado de Sergipe. Porém, casos atípicos de distília têm sido relatados para determinadas populações de *Psychotria*, uma vez que, apenas um dos morfotipos florais, monomorfismo, tem sido registrado para espécies conhecidamente distílicas (Pereira et al. 2006; Rodrigues & Consolaro 2013; Rodrigues 2013). Em *Psychotria goyasensis*, por exemplo, foi encontrado somente o morfotipo longistilo para uma população do sudoeste goiano (Rodrigues & Consolaro 2013).

A quebra da distília está relacionada a rompimento do supergene responsável pela expressão dos morfos florais e sistema reprodutivo (Barret 1992), originando assim, na maioria das vezes, morfos atípicos ou variantes que são normalmente atribuídos a fatores ecológicos que interferem no fluxo de pólen legítimo (Barret & Richards 1990). Estudos de filogenia molecular têm demonstrado que espécies com distília atípica com presença de apenas um dos morfotipos florais, perderam de forma independente sua heterostília (Sakai & Whright 2008). Esses desvios na razão entre os morfos são muitas vezes causados pela ocorrência de reprodução assexuada,

característica para o grupo, favorecendo assim, o aumento de determinado morfo (Coelho & Barbosa 2004). Outro fator importante é presença de autocompatibilidade intramorfos nas populações monomórficas (Ganders 1979). Sendo que a autocompatibilidade é frequentemente relatada para as espécies de *Psychotria* que apresentam monomorfismo floral, podendo esse ser um caráter facilitador para a reprodução das mesmas (Rodrigues 2013), gerando uma oportunidade para a reprodução intramorfos (Husband & Barret 1922).

As variações na distília registradas em *Psychotria* permitem a compreensão de processos evolutivos em espécies distílicas (Ganders 1979, Barret 1988). O estudo das variações na distília como a transição do polimorfismo para o monomorfismo, juntamente com os caracteres distílicos que são mantidos e/ou perdidos, constituem um modelo evolutivo que permite estudar o sistema reprodutivo e a incompatibilidade para o grupo (Barret 1992). Para elucidar as questões acerca das variações da distília em *Psychotria* é necessário entender se essas variações estão ocorrendo localmente, por efeitos bióticos ou abióticos na reprodução das espécies ou se são estratégias reprodutivas de espécies distílicas em geral (Rodrigues 2013).

## **2. REFERÊNCIAS**

ALMEIDA LM, ALVES MA. 2000. Fenologia de *Psychotria Nuda* e *P. Brasiliensis* (Rubiaceae) em uma área de floresta atlântica no sudeste do Brasil. *Acta bot. bras.* 14(3): 335-346.

ALMEIDA EM, COSTA PF, BUCKERIDGE MS. 2006. Potential bird dispersers of *Psychotria* in a area of Atlantic Forest on Ilha Grande, RJ, southeastern Brazil: A

biochemical analysis of the fruits. *Brazilian Journal of Biology*, v.66, n.1A, p.1-8.

ANDERSSON L. 1992. A provisional checklist of neotropical Rubiaceae. *Scripta Botanica Belgica*, 1: 1-199.

BARRETT SCH, RICHARDS JH. 1990. Heterostyly in tropical plantas. *Memoirs of the New York Botanical Garden*, 55, 35-61.

BARRETT SCH. 1992. Heterostylous genetic polymorphisms: model systems for evolutionary analysis. Pp. 1-24. In: S.C.H. Barrett (ed.). Evolution and function of heterostyly. Monographs on Theoretical and Applied Genetics. *Springer-Verlag, Berlin*.

BARRETT SCH, COLE WW, HARDER LD. 1998. Experimental studies on the effects of floral design and display on plant mating. In Reproductive biology (S.J. Owens & P.J. Rudall, eds.). *Royal Botanical Gardens, Kew*, p.1-13.

BREMMER, B. A review of molecular phylogenetic studies of Rubiaceae 1. *Annals of Missouri Botanic Garden*, 96(1), 4-26.

CASTRO CC, ARAÚJO AC. 2004. Distyly and sequential pollinators of *Psychotria nuda* (Rubiaceae) in the atlantic rain forest, Brazil. *Plant Systematic Evolution* 244: 131-139.

COELHO CP, BARBOSA AA. 2003. Biologia reprodutiva de *Palicourea macrobotrys* Ruiz & Pavon (Rubiaceae): um possível caso de homostilia no gênero *Palicourea* Aubl. *Revista Brasileira de Botânica*, 26: 403-413.

DAY C, GALLOWAY LF. 2011. Do dichogamy and herkogamy reduce sexual interference in a self-incompatible species? *Functional Ecology*. 25:271-278.

FAIVRE AM, MCDADE LA. 2001. Population-level variation in the expression of heterostyly in three species of Rubiaceae: does reciprocal placement of anthers

and stigmas characterize heterostyly? *American Journal of Botany*. 88: 841-843.

FARIA RR, ARAÚJO AC. 2015. Fruit set of distylous *Psychotria carthagenensis* Jacq. (Rubiaceae) mediated by *Apis mellifera* (Apidae) and species of *Augochloropsis* (Halictidae). *Acta Botanica Brasilica*, 29(2): 278-281.

FEINSINGER P, BUSBY WH. 1987. Pollen carryover: experimental comparisons between morphs of *Palicourea lasiorrachis* (Rubiaceae), a distylous, birdpollinated, tropical treelet. *Oecologia*. 73:231-235.

Fonseca LCN, Almeida EM, Alves, MAS. 2008. Fenologia, morfologia floral e visitantes de *Psychotria brachypoda* (Müll. Arg.) Britton (Rubiaceae) em uma área de Floresta Atlântica, Sudeste do Brasil. *Acta bot. bras.*, 22(1): 63-69.

GANDERS FR. 1979. *The biology of heterostyly*. New Zealand Journal of Botany 17:607-635.

GENTRY AH, EMMONS LH. 1987. Geographical variation in fertility, phenology, and composition of the understory of neotropical forests. *Biotropica*. 19:216-227.

HAMILTON CW, 1990. Variations on a distylous theme in Mesoamerican *Psychotria* subgenus *Psychotria* (Rubiaceae). *Memoirs of the New York Botanical Garden*, 55:65-75.

HAMILTON CW. 1989. A revision of mesoamerican *Psychotria* subgenus *Psychotria* (Rubiaceae), part I: introduction and species 1-16. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 76:67-111.

HERNÁNDEZ-RAMÍREZ AM. 2012. Distyly, Floral Visitors, and Fructification in 2 Natural Populations of *Psychotria nervosa* (Rubiaceae). *ÉCOSCIENCE*, VOL. 19 (2).

HUSBAND BC, BARRET SCH. 1922. Pollinator visitation in populations in tristylous *Eichhornia paniculata* in northeastern Brasil. *Oecologia*. 89, 365-371.

- LAU, P. & BOSQUE, C. 2003. Pollen flow in the distylous *Palicourea fendleri* (Rubiaceae): an experimental test of the disassortative pollen flow hypothesis. *Oecologia* 135:593-600.
- LOPES LE, BUZATO S. 2005. Biologia reprodutiva de *Psychotria suterella* (Rubiaceae) e a abordagem de escalas ecológicas para a fenologia de floração e frutificação. *Revista Brasil. Bot.*, V.28, n.4, p.785-795, out.-dez.
- MENDONÇA, R.C.; FELFILI, J.M.; WALTER, B. M. T.; SILVA-JR, M.C.; REZENDE, A.V.; FILGUEIRAS, T.S.; NOGUEIRA, P. E.; FAGG, C. W. Flora vascular do cerrado: Checklist com 12.356 espécies. In: *Cerrado: ecologia e flora* (S.M. Sano, S.P. Almeida & J.F. Ribeiro, ed.). *Embrapa-CPAC*, Planaltina, p.417-1279. 2008.
- MESQUITA-NETO J.N. 2013. *Interação planta-polinizador em espécies sincronopáticas de Psychotria (Rubiaceae)*. Dissertação de Mestrado, Universidade Federal de Goiás, Goiânia, Goiás.
- MASSINGA PH, JOHNSON SD, HARDER LD. 2005. Heteromorphic incompatibility and efficiency of pollination in two distylous *Pentanisia* species (Rubiaceae). *Annals of Botany*, 95: 389-399.
- MONTEIRO R, NAKAJIMA JN, RIBEIRO JLS, Toledo JC. 1991. 1991. Morfologia e distribuição espacial das formas heterostílicas de *Psychotria barbiflora* DC. (Rubiaceae). *Naturalia*, v.16, n.2, p.137-146, 1991.
- MURAYAMA PK, AMORIM FW, OLIVEIRA PE. 2010. Night and day service: distyly and mixed pollination system in *Faramea cyanea* (Rubiaceae). *Flora Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants*, 205(12), 818-824.
- NEPOKROEFF M, BREMER B, SYTSMA, KJ. 1999. Reorganization of the genus

Psychotria and tribe *Psychotrieae* (Rubiaceae) inferred from ITS and rbcL sequence data. *Systematic Botany* 24:5-27.

ORNELAS JF, JIMÉNEZ L, GONZÁLEZ C, HERNANDEZ A. 2004. Reproductive ecology of distylous *Paulicorea padifolia* (Rubiaceae) in a tropical montane cloud forest. I. Hummingbirds' effectiveness as pollen vectors. *American Journal of Botany*, 91: 1052-1060.

PEREIRA ZV, VIEIRA MF, CARVALHO-OKANO RM. 2006. Fenologia da floração, morfologia floral e sistema de incompatibilidade em espécies distílicas de Rubiaceae em fragmento florestal do sudeste brasileiro. *Revista Brasil. Bot.*, V.29, n.3, p.471-480, jul-set.

ROBBRECHT E. 1988. Tropical woody Rubiaceae. *Opera Botanica Belgica* 1: 1-271

RODRIGUES EB, CONSOLARO H. 2013. Atypical distyly in *Psychotria goyazensis* Mull. Arg. (Rubiaceae), na intramorph self-compatible species. *Acta Botânica Brasilica* 27(1): 155-161.

RODRIGUES EB. 2013. *Ecologia reprodutiva de espécies de Psychotria L. em fragmentos de floresta estacional semidecidual*. Programa de pós-graduação em Ecologia e Conservação de Recursos Naturais. Mestrado.

ROSSI AAB, OLIVEIRA LO, VIEIRA MF. 2005. Distília e variação das características florais em populações naturais de *Psychotria ipecacuanha* (Brot.) Stokes (Rubiaceae). *Revista Brasil. Bot.*, V.28, n.2, p.285-294, abr.-jun.

Sakai S, Wright SJ, 2008. Reproductive ecology of 21 coexisting *Psychotria* species (Rubiaceae): When is heterostyly lost? *Biological Journal of the Linnean Society*, 93: 125–134.

Santos AO, Webber AC, Costa FRC. 2008. Biologia reprodutiva de *Psychotria*

*spectabilis* Steyrm. e *Palicourea cf. virens* (Poepp. & Endl.) Standl. (Rubiaceae) em ma floresta tropical úmida na região de Manaus, AM, Brasil. *Acta bot. bras.* 22(1): 275-285.

Silva CA, Vieira MF. 2013. Sucesso reprodutivo de espécies distílicas de *Psychotria* (Rubiaceae) em sub-bosque de floresta atlântica. *Revista Árvore*, Viçosa-MG, v.37, n.2, p.289-297.

STONE JL. 1995. Pollen donation patterns in a tropical distylous shrub (*Psychotria suerrensis*; Rubiaceae). *American Journal of Botany*, 82: 1390-1398.

TEIXEIRA LAG, MACHADO IC. 2004. Biologia da polinização e sistema reprodutivo de *Psychotria barbiflora* DC. (Rubiaceae). *Acta Botanica Brasilica*. 18: 853-862.

VIRILLO CB, RAMOS FN, CASTRO CC, SEMIR J. 2007. Floral biology and breeding system of *Psychotria tenuinervis* Muell. Arg. (Rubiaceae) in the Atlantic rain forest, SE Brazil. *Acta bot. bras.*, 21(4): 879-884.

## 1. INTRODUÇÃO

A polinização executada por animais contribui com a reprodução sexual de mais de 90% das espécies de Angiospermas (Kearns *et al.* 1998). A grande diversidade de angiospermas sugere que, em comparação com outros grupos de plantas, seus atributos promovem a diversificação, especiação, reduzem a vulnerabilidade à extinção, ou facilitam alguma combinação desses fatores (Endress 1994). A interação com os polinizadores proporciona as plantas uma maior eficiência na polinização cruzada, possibilitando novas combinações genéticas e potencializando o sucesso reprodutivo (Barrett 2010). Adaptações das flores a diferentes sistemas de polinização e elevado fluxo de pólen promovido pela polinização biótica podem influenciar as taxas de especiação e extinção (Ricklefs & Renner 1994). Vários autores têm enfatizado que a eficiente transferência de pólen a longa distância por animais garante a troca de pólen entre populações esparsas e reduz a probabilidade de extinção em tais populações (por exemplo, Regal 1977).

No entanto, a eficiência da polinização pode diminuir quando as flores de diferentes espécies de plantas são visitadas pelas mesmas espécies de polinizadores em um curto intervalo de tempo, levando a um decréscimo da taxa de visitas às flores de cada espécie e aumentando a transferência de pólen heteroespecífico (TPH) (Waser 1978 a,b; Waser & Fugate 1986; Fishbein & Venable 1996). Isto pode reduzir a fertilidade devido à perda de pólen para estigmas heteroespecíficos, e ao bloqueio físico da superfície estigmática por pólen heteroespecífico (Waser & Fugate 1986; Fishbein & Venable 1996).

A recepção de pólen heteroespecífico em espécies simpátricas com floração

sincrônica pode ser evitada quando estas divergem quanto aos horários de liberação do pólen e/ou produção de néctar, reduzindo as visitas de polinizadores com potencial TPH e aumentando a pureza da carga polínica (Armbruster & Herzig 1984, Armbruster 1985, Stone *et al.* 1996). As espécies simpátricas de plantas podem variar temporalmente seus períodos de floração, entre estações ou mesmo no decorrer do dia, dessincronizando de alguma forma a oferta de recursos aos polinizadores e evitando assim a competição por seus serviços (Machado & Semir 2006). Em alguns casos, as espécies sincronopátricas apresentam flores especializadas e polinizadores específicos diferentes, outras apresentam diferenças nas guildas de polinizadores (Raine *et al.* 2007) ou constância floral de polinizadores compartilhados (Marques *et al.* 2007).

*Psychotria* é o maior gênero da família Rubiaceae, representado mundialmente por cerca de 1.650 espécies (Almeida & Alves 2000). Suas espécies são encontradas em sub-bosque de áreas florestadas em regiões tropicais e são geralmente pequenas árvores e arbustos (Lopes & Buzato 2005). Muitas espécies de *Psychotria* têm traços florais semelhantes e florescem na mesma época do ano (Hamilton 1990; Sakai & Wright 2008). Várias espécies deste gênero podem coexistir em uma floresta tropical, fornecendo uma oportunidade de examinar as correlações entre seus sistemas de polinização e outros fatores ecológicos envolvidos na reprodução destas espécies (Sakai & Whight 2008, Mesquita-Neto *et al.* 2015). Espécies de *Psychotria* apresentam flores pequenas polinizadas por abelhas, moscas e mariposas (Hamilton 1990).

O gênero *Psychotria* L. é considerado tipicamente distílico (Robbrecht 1988, Barret 1992) e qualquer variação em seu sistema reprodutivo é tratado como uma variação evolutiva da distilia (Hamilton 1990). Controlada geneticamente e apresenta dimorfismo floral caracterizado por dois morfotipos, sendo eles o brevistilo ou “thrun”

que apresenta o estilete com comprimento menor que o dos estames e o longistilo ou “pin” que apresenta o estilete com comprimento maior que o dos estames (Ganders 1979; Barrett 1992). Esses morfotipos geralmente ocorrem em plantas hermafroditas que coexistem na mesma população (Maruyama et al 2010, Fonseca et al 2008; Virillo et al 2007; Castro & Araújo 2004).

No presente estudo foram estudadas três espécies de *Psychotria* co-ocorrentes em um fragmento de Mata Semidecidual que apresenta duas estações bem definidas, uma seca e outra chuvosa. Estas espécies oferecem néctar como recompensa floral aos polinizadores, possuem distribuição agrupada com sobreposição de ocorrência e apresentam período de florescimento relativamente curto e simultâneo entre os meses de novembro a janeiro (Sá 2013, Mesquita-Neto 2013). Mesquita-Neto (2013) verificou, na mesma área de estudo, que algumas espécies de polinizadores visitam flores de mais de uma espécie de *Psychotria*. Isto pode facilitar a ocorrência de TPH entre estas espécies. Desta forma, o objetivo do presente estudo foi investigar a existência de TPH entre as espécies sincronopátricas de *Psychotria* que ocorrem na mesma área do estudo anterior de Mesquita-Neto (2013). Propomos aqui também averiguar a troca pólen entre e dentro dos morfos de cada espécie, uma vez que, o fluxo de pólen ilegítimo (pólen não oriundo do morfo oposto dentro de uma mesma espécie) pode ocasionar o entupimento da região estigmática e assim impedindo a deposição de pólen legítimo, interferindo negativamente no sucesso reprodutivo da espécie. Seguindo a hipótese de Darwin sobre a funcionalidade da distília, a principal hipótese desse trabalho é que o fluxo de pólen seja maior entre os morfos opostos de cada espécie do que entre morfos iguais. Sugerimos ainda que o fluxo de pólen entre morfos de espécies distintas seja menor, apesar da possibilidade de compartilhamento de polinizadores entre estas espécies,

conforme sugerido por Mesquita-Neto (2013).

### **3. MÉTODOS**

#### **3.1. Área de estudo e espécies estudadas**

Este estudo foi realizado no Parque Municipal Setor Santa Cruz (18°9'30"S e 47°55'30"W), um fragmento de Mata Semidecidual com cerca de 28 hectares, localizado em área urbana do município de Catalão, Goiás. Essa área foi escolhida, pois estudos anteriores mostraram que as espécies de *Psychotria* co-ocorrem nessa área e possuem um período de floração semelhante. O clima do estado de Goiás é do tipo AW de acordo com a classificação de Köppen apresentando duas estações climáticas bem definidas, uma seca e mais fria e outra chuvosa e quente. Na área de estudo, houve populações de três espécies de *Psychotria* com ocorrência sincronopátricas: *P. hoffmannseggiana* (Willd. ex Roem. & Schult.) Müll. Arg. e *P. nitidula* Cham. & Schldtl, *P. prunifolia* Steyerm. (Kunth). As espécies apresentaram distília típica com autoincompatibilidade, exceto para *P. prunifolia* que na área de estudo apresentando monomorfismo longistilo com autocompatibilidade.

Para o desenvolvimento dos experimentos deste projeto, uma parcela com dimensões de 40x40m onde todas as três espécies ocorrem em simpátria foi delimitada, sendo amostrados todos os indivíduos,

#### **3.2. Fenologia e sincronia de floração e produção de recursos florais**

Com o intuito de analisar a sincronia e densidade de floração das espécies em questão, 20 indivíduos de cada espécie presente na parcela delimitada foram marcados e todas suas flores foram contadas durante os meses de novembro e dezembro. A aferição

do número de flores foi realizada uma vez por semana. Com esses dados, foi calculado o número médio de flores por planta/dia e analisado a abundância e pico de floração de cada espécie a cada semana.

Para cada espécie estudada de *Psychotria*, foram ensacados 11 botões florais por morfotipo floral e observado a produção do néctar da abertura e a senescência floral. Através destes dados, foi verificado se as espécies de plantas estudadas diferem na produção do néctar ao longo do dia. A coleta de néctar e determinação de seu volume foi feita com uso de microcapilares graduados, em intervalos de 3 horas, durante todo o período de abertura das flores brevistila e longistila de cada espécie. A concentração de solutos no néctar (açúcares hidrossolúveis) foi determinada com o uso de refratômetro de bolso. Para verificar se houve diferença na produção de néctar entre os morfotipos florais de cada espécie e entre espécies e sua concentração de açúcar foi realizado o teste ANOVA (um fator) com o teste a posteriori de Tukey, foi adotado nível de significância de 0,05.

### **3.3. Visitas intra e interespecíficas e inter e intramorfos.**

Essas visitas foram averiguadas através da marcação das flores das três espécies com pó fluorescente. Para tanto, as anteras de 60 flores (sendo cinco flores de seis plantas brevistila e seis plantas longistila) das três espécies foram pinceladas com pó fluorescente, logo após sua antese, de cores diferentes para cada espécie e morfotipo floral. No final da tarde, com ajuda de uma lanterna de luz fluorescente, foram quantificadas as flores que apresentavam pó fluorescente oriundos de todas as plantas doadoras, sendo possível, assim, demonstrar a abundância de interação entre os morfos e espécies, essa análise foi realizada dentro da parcela de 40x40m.

As cores de pó fluorescente utilizadas foram: amarelo, azul, verde, vermelho e laranja para as espécies/morfotipos: *P. prunifolia*, *P. hoffmannseggiana* brevistilo, *P. hoffmannseggiana* longistilo, *P. nitidula* brevistilo e *P. nitidula* longistilo, respectivamente.

Os experimentos foram realizados entre os dias 16 e 21 de dezembro de 2015. Os grafos das matrizes foram gerados no pacote BIPARTITE (Dormann *et al.* 2009) do programa R 3.3.0.

### **3.3. Hercogamia reciproca intra e interespecífica**

O posicionamento recíproco intra e interespecífica foi calculada pelo Índice proposto por Sánchez *et al.* (2008), o qual se baseia na comparação da posição relativa dos órgãos sexuais (estigmas e anteras) de cada flor, de maneira que quanto mais próximo de zero, maior será a reciprocidade. A descrição completa do índice e o software para o desenvolvimento da análise estão disponíveis em <http://webs.uvigo.es/plantecology/software.es.html>.

## **5. RESULTADOS**

### **Sincronia floral**

As espécies de *Psychotria* apresentaram pico de floração sincrônico, exceto *P. hoffmannseggiana* que exibiu pico de floração um pouco posterior às demais e uma menor produção de flores durante o período de coleta de dados (Fig. 1). *P. nitidula* manteve uma alta produção de flores por um período maior que as outras duas espécies de *Psychotria* (Fig. 1).

### **Produção de néctar**

Houve uma diferença significativa entre a produção de recurso entre as espécies de *Psychotria* estudadas (ANOVA:  $F=36,69$ ;  $P<0,05$ ), sendo que *P. nitidula* apresentou maior produção de néctar, seguida por *P. prunifolia* (Fig. 2). Para *P. hoffmannseggiana*, a produção foi mais baixa e sem renovação após a primeira coleta (Fig. 2A-B). A concentração do néctar também apresentou uma variação significativa para *P. nitidula* (ANOVA:  $F=19,06$ ,  $P<0,05$ ; Fig. 2D-F), enquanto *P. prunifolia* e *P. hoffmannseggiana* que não diferiram na concentração do néctar (ANOVA:  $F: 2,28$   $P>0,05$ , Fig. 2E e 2F).

A produção de néctar foi alta e contínua ao longo do dia em *P. nitidula*. Contudo, a produção de néctar mostrou diferença em sua produção por horário no morfo brevistilo de *P. nitidula* (ANOVA:  $F=5,47$ ,  $P<0,05$ , Fig. 2A-B), porém sem diferença em sua concentração ao longo do dia para os morfotipos breve e longistilo (ANOVA:  $F=1,48$ ;  $P>0,05$  e  $F=1,58$ ;  $P>0,05$ , Fig?, respectivamente).

### **Visitas intra e interespecíficas**

Em relação à intensidade de visitas intra e interespecífica de polinizadores ao longo dos dias de experimentos com pó fluorescente (Fig. 3), *P. prunifolia* manteve a maior frequência de doação e recebimento de pó fluorescente, tanto de forma intraespecífica como de forma interespecífica. Seguido por *P. nitidula*, que apresentou uma grande quantidade de compartilhamento de polinizadores tanto de forma legítima, doando pó fluorescente para o morfotipo oposto de sua própria espécie, como de forma ilegítima, doando pó fluorescente para seu morfotipo similar. Foi observado que, o morfotipo brevistilo de *P. nitidula* apresentou uma maior taxa de doação de pó fluorescente quando comparado com seu morfo oposto. Sendo que a maior parte dessas

interações ocorreu de forma ilegítima com os demais morfotipos florais das espécies de *Psychotria* em estudo. Quando se observa a taxa de recebimento de pó fluorescente em *P. nitidula* verifica-se que o morfo brevistilo foi o que recebeu maior quantidade de pó fluorescente tanto de forma legítima como ilegítima, sendo que as interações ilegítimas ocorreram tanto com seu morfo similar quanto com os morfos das espécies congênicas em estudo.

Durante os três dias de experimento, apenas *P. hoffmannseggiana* não apresentou todas as interações possíveis dentro da rede (Fig. 3). Entre as poucas interações verificadas para essa espécie, todas foram interespecíficas, ou seja, ela somente trocou pó fluorescente com suas congênicas e não houve troca legítima entre seus próprios morfotipos florais. *P. prunifolia* e *P. nitidula* apresentaram visitas intra e interespecífica. Porém, a maior intensidade de interações intermorfos e intraespecífica foi verificada em *P. prunifolia*. Enquanto que para os diferentes morfos de *P. nitidula*, a maior parte das interações foi ilegítima (Fig.3).

### **Hercogamia recíproca intra e interespecífica**

Assim como era esperado a reciprocidade foi maior entre os órgãos reprodutivos de uma mesma espécie (reciprocidade intraespecífica) que quando analisado entre os órgãos reprodutivos de espécies diferentes (reciprocidade interespecífica), onde *P. hoffmannseggiana* e *P. nitidula* apresentaram o menor índice de reciprocidade intraespecífica. Em relação à reciprocidade interespecífica, *P. nitidula* foi a espécie que apresentou os menores índices de reciprocidade com suas congênicas, onde *P. nitidula* morfo longistilo apresentou maior reciprocidade com *P. prunifolia* (Tabela 1).

## 6. DISCUSSÃO

As espécies de *Psychotria* apresentaram pico de floração semelhante, exceto para *P. hoffmannseggiana* que teve seu pico de floração logo após suas congêneras. No entanto, as três espécies apresentaram sobreposição em seus períodos de floração, o que é comum para espécies simpátricas de ambientes marcadamente sazonais (Ollerton 2003). *P. nitidula* foi a espécie que apresentou período de floração mais longo (Mesquita-Neto 2013), podendo assim oferecer recurso aos polinizadores por um maior período de tempo. A disponibilidade de recursos florais é de suma importância para a atração e manutenção de polinizadores em determinado local (Agostini *et al.* 2014). Neste contexto *P. nitidula* apresentou maior produção de néctar, porém com menor concentração de açúcar e foi a única a renovar significativamente tal recurso ao longo do dia; podendo, portanto, estar atuando como uma espécie facilitadora no processo de atração de polinizadores.

As três espécies de *Psychotria* apresentam morfologia floral semelhante (Coelho 2013, Sá 2013), o que somado à floração conjunta sobreposta leva a crer que seja uma estratégia ecológica e evolutiva para gerar uma maior atração local de polinizadores (Eaton *et al.* 2012), com uma consequente partilha de polinizadores entre as espécies. *P. prunifolia* foi a espécie que apresentou maior número de flores com partilha de pó fluorescente, intra e interespecífica, quando comparada com a partilha de pó fluorescente entre flores das duas outras espécies de *Psychotria*, o que pode ser explicado, por esta apresentar maior quantidade de recurso floral por área, uma vez que ela apresenta maior densidade de flores por m<sup>2</sup> (Mesquita-Neto 2013) e maior concentração de açúcar no néctar. A grande maioria das interações verificadas em *P. prunifolia* foi de forma intraespecífica. Isto pode ser explicado pela restrição

morfológica de suas flores que possuem maior tubo da corola entre as espécies estudadas, ocasionando um grande número de interações exclusivas (Mesquita-Neto 2013, Sá 2013).

Já *P. nitidula* interagiu mais vezes de forma interespecífica, tanto com sua própria espécie (doando e recebendo pó heteroespecífico), como com suas congêneras, demonstrando assim, que esta espécie interage mais com polinizadores partilhados. O polinizador mais frequente para a espécie é a abelha *Apis mellifera* (Mesquita-Neto 2013, Sá 2013) que é um polinizador super-generalista, fato que pode acarretar uma maior possibilidade de doação e recebimento de pólen heteroespecífico (Mesquita-Neto 2013), prejudicando a reprodução em comunidades de plantas diversas.

Houve uma diferença na abundância de interações de acordo com os morfotipos florais de *P. nitidula*, a qual apresentou maior número flores visitadas para o morfo brevistilo, que por sua vez apresentou uma maior doação de pó fluorescente de forma interespecífica. Porém, esse mesmo morfo apresentou maior taxa legítima de recebimento de pó fluorescente, ou seja, recebimento do morfo brevistilo. Isto corrobora com os dados de Furtado (2015) que ao estudar o efeito da distilia e o papel do polinizador na transferência de pólen em *P. nitidula*, encontrou mais grão de pólen coespecífico no estigma do morfo brevistilo do que no estigma de seu morfo oposto. A exposição do estigma acima da corola em flores do morfo longistilo pode ser uma explicação para essa maior deposição de pólen heteroespecífico (Ganders 1979). No entanto, *P. nitidula* possui uma troca de pólen intraespecífico eficiente, uma vez que a mesma apresenta um alto sucesso reprodutivo na região de estudo (Mesquita-Neto 2013, Sá 2013).

A menor intensidade de interações dentro da rede foi verificada em *P.*

*hoffmannseggiana* que apresentou apenas visitas interespecíficas, doando apenas pó fluorescente heteroespecífico. Nesta espécie, a taxa de recebimento de pó fluorescente foi maior que a taxa de doação. *Psychotria hoffmannseggiana* tem uma menor produção de flores por metro quadrado, gerando uma menor quantidade de total de néctar disponível aos polinizadores (Mesquita-Neto 2013). Outro fator é que poucas flores podem levar a um baixo número de visitas na espécie, pois os polinizadores podem preferir visitar as espécies com mais recursos. Esses fatores podem explicar a baixa quantidade de visitas observadas em suas flores. Contudo, foi verificado que essas visitas foram trazendo exclusivamente pó heteroespecífico. Nesse caso, o mecanismo é que os polinizadores generalistas, das outras *Psychotria*, acabam visitando esporadicamente a *P. hoffmannseggiana*. Assim, a planta ‘deve ter’ outro mecanismo reprodutivo local.

De acordo com a hipótese de Darwin (1877), a distília teria como função promover uma transferência mais especializada de grãos de pólen por meio de uma deposição direcionada no corpo do polinizador através da hercogamia recíproca entre os órgãos reprodutivos de morfos opostos, evitando assim a perda ou recebimento de pólen heteroespecífico. Portanto, seria de se esperar, que o fluxo de pó fluorescente no sistema do presente estudo fosse prioritariamente entre os distintos morfotipos florais de uma mesma espécie. Contudo, o fluxo de pó fluorescente ocorreu de forma mais intensa entre flores de diferentes espécies, exceto em *P. prunifolia* que apresentou alta taxa de fluxo de pó fluorescente entre flores de indivíduos da mesma espécie, corroborando com as expectativas. Isto pode ser explicado pelo fato desta espécie ser a mais comum na área estudada, por produzir maior quantidade de recurso por área e apresentar maior

tubo da corola que acarreta em polinizadores mais especializados como verificado por Mesquita-Neto (2013). Este autor, ao estudar a partilha de polinizadores entre espécies de *Psychotria* na mesma área do presente estudo, verificou que *P. prunifolia* é a espécie que possui a maior diversidade de polinizadores exclusivos, o que aumenta a chance de uma troca legítima de grãos de pólen como aqui observado. Além disso, *P. prunifolia* apresenta monomorfismo longistilo com autocompatibilidade na área de estudo, fato que atuaria aumento o sucesso reprodutivo da espécie (Oliveira 2008).

*Psychotria nitidula* apresentou menores índices de reciprocidade interespecífica (entre espécies) quando comparado aos índices de reciprocidade intraespecífica (entre os morfos da espécie). Mesmo assim, o fluxo de pó fluorescente foi maior entre esta e as duas outras espécies do estudo, enquanto que o fluxo de pó fluorescente foi menor entre os morfos da própria espécie. Isto nos leva a crer que a reciprocidade entre os órgãos reprodutivos das plantas longistilas e brevistilas dentro de cada espécie do sistema estudado não está atuando como fator determinante no fluxo de grãos de pólen unidirecional entre os morfos opostos de cada espécie, conforme sugerido na literatura sobre o assunto (Darwin 1877, Lloyd & Webb 1992). O fluxo de grão de pólen é influenciado pela disposição dos elementos florais e também pelo serviço de polinização. O serviço de polinização pode, por sua vez, atuar como um fator determinante no fluxo de pó fluorescente interespecífico em detrimento do intraespecífico, principalmente em espécies que mantem uma maior dependência com polinizadores partilhados quando comparado a dependência dessas espécies a polinizadores exclusivos com as demais espécies congênicas; como é o caso de *P. nitidula* mantém uma maior dependência com polinizadores compartilhados com as demais espécies que com polinizadores exclusivos (Mesquita-Neto 2013), promovendo

assim uma maior taxa de pólen ou pó fluorescente de forma interespecífica

Em contraste aos trabalhos de Baena-Díaz *et al.* (2012), Cesaro e Thompson (2004) que suportam a previsão para a funcionalidade da heterostilia, ao contrário do observado no presente estudo. Mesmo com maior proximidade nos índices de hercogamia recíproca dentro de cada espécie quando comparado o mesmo índice entre as espécies congênicas, o fluxo de pó fluorescente interespecífico foi maior. No entanto, como o presente trabalho foi realizado em uma única população não seria possível afirmar que a hercogamia recíproca não esteja influenciando o fluxo de grão de pólen de forma precisa; sendo, portanto, necessários estudos com outras populações para influir as causas dessa alta taxa de fluxo de pó fluorescente heteroespecífico entre espécies e mesmo entre morfos iguais de uma mesma espécie. Além disso, há uma alta taxa de visita da abelha exótica generalista *Apis mellifera* nas flores das espécies estudadas. Este polinizador é o mais compartilhado entre as espécies deste estudo (Mesquita-Neto 2013). Sendo esta abelha exótica e altamente generalista, pode estar interferindo no fluxo de pólen entre as espécies congênicas de *Psychotria* aqui estudadas. Estudos futuros devem ser desenvolvidos para checar esta hipótese.

## 8. REFERÊNCIAS

- ALMEIDA, E.M.; ALVES, M.A. 2000. Fenologia de *Psychotria nuda* e *P. brasiliensis* (Rubiaceae) em uma área de Floresta Atlântica no sudeste do Brasil. *Acta Botânica Brasílica*, 14: 335-346.
- ARMBRUSTER, W.S.; HERZIG, L.A. 1984. Partitioning and sharing of pollinators by four sympatric species of *Delechia* (Euphorbiaceae) in Panama. *Ann Missouri Bot Gardens*, 71: 1-16.
- ARMBRUSTER, W.S. 1985. Patterns of character divergence and the evolution of reproductive ecotypes in *Delechia scandens* (Euphorbiaceae). *Evolution* 39:733-752.
- AGOSTINI, K.; LOPES, A. V.; MACHADO, I. C. 2014. *Recursos florais*. p. 129-150. In: Rech, A. R. Agostini, K. Oliveira, P. E. Machado, I. C. *Biologia da polinização*. Rio de Janeiro: Projeto Cultural. 527 p.
- BARRET, S.C.H. 1992. *Heterostylous genetic polymorphisms: model system for evolutionary analysis*. In: Barret S.C.H. (ed). *Evolution and function of heterostyly*. Springer, Wien New York, pp. 1-24.
- BARRETT S.C.H. 2010. Darwin's legacy: the forms, function and sexual diversity of lowers. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Ser. B*. 365: 351–368.
- BAENA-DÍAZ, F.; FORNONI J.; SOSENSKI P.; MOLINA-FREANER F.E.; WELLER S.G.; PÉREZ-ISHIWARA R.; DOMINGUEZ C.A. 2012. Changes in reciprocal herkogamy during the tristylous transition in *Oxalis* alpine increase efficiency in pollen transfer. *Journal of Evolutionary Biology*, 28: 574-583.
- CESARO A.C.; THOMPSON J.D. 2004. Darwin's cross-promotion hypothesis and the evolution of stylar polymorphism. *Ecology Letters* 7: 1209-1215.
- Coelho, C.P. 2013. *Sistema reprodutivo, distília e graus de reciprocidade em Rubiaceae arbustivas do sub-bosque de formações florestais do cerrado*. Universidade Federal de Uberlândia. Uberlândia, Minas Gerais.
- DARWIN C. The Different Forms of Flowers on Plants of the Same Species. *John Murray*, London. 1877.
- DORMANN, C.F., FRUND, J., BLUTHGEN, N. & GRUBER, B. 2009. Indices, graphs

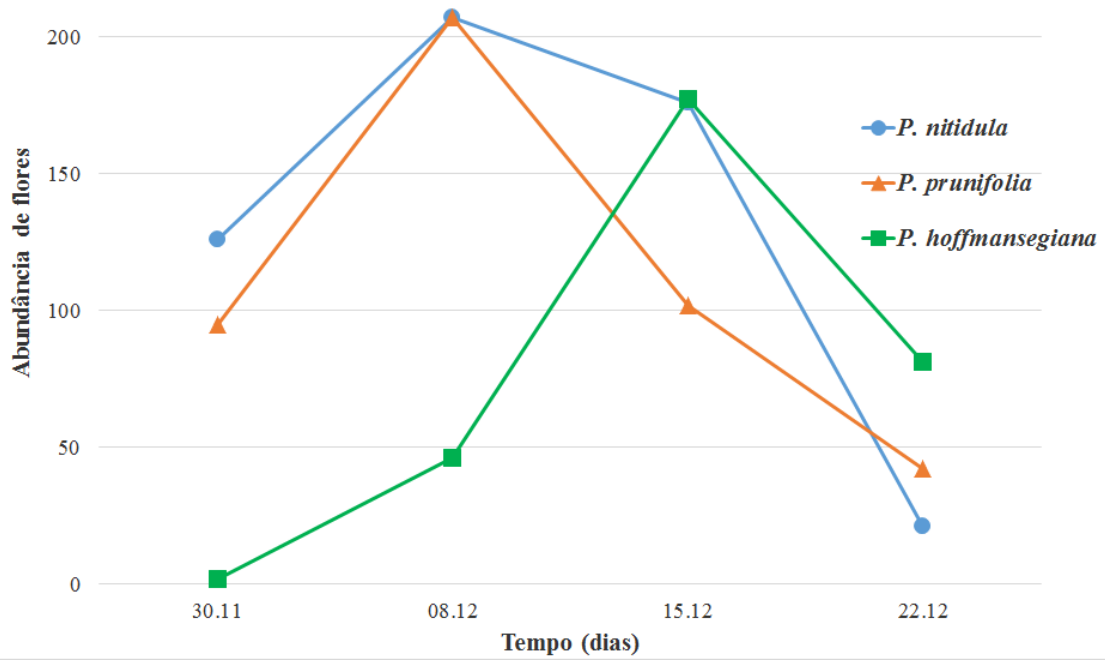
- and null models: analyzing bipartite ecological networks. *The Open Ecology Journal*, 2, 7-24.
- EATON, D.A.R.; FENSTER, C.B.; HEREFORD, J.; J.; HUANG, S-Q.; REE, R.H. 2012. Flora diversity and community structure in *Pediculares* (Orobanchaceae). *Ecology*, 93, 182-194.
- FISHBEIN M., VENABLE D.L. 1996. Diversity and temporal change in the effective pollinators of *Asclepias tuberosa*. *Ecology* 77: 1061–1073.
- FURTADO, M. T. 2015. *A funcionalidade da distília em Psychotria nitidula Cham. & Schildt. (Rubiaceae): o papel do polinizador na transferência de pólen*. Dissertação de Mestrado. Universidade de Brasília, Brasília, Brasil.
- GANDERS, F.R. 1979. The biology of heterostyly. *New Zealand Journal of Botany* 17:607-635.
- HAMILTON, C.W. 1990. Variation on a distylous Theme in Mesoamerican *Psychotria* subgenus *Psychotria* (Rubiaceae). *Memoirs of the New York Botanical Garden* 55: 62-75.
- KEARNS, C. A.; INOUE, D. W.; WASER, N. M. Endangered mutualisms: the conservation of plant-pollinator interactions. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics, Palo Alto*, v. 29, p. 83–112, 1998.
- LLOYD, D.G. & WEBB, C.J. 1992. The selection of heterostyly. In: S. C. H. Barrett (eds.) *Evolution and function of heterostyly*. Springer Verlag. New York. p. 179-207.
- LOPES, L.E. & BUZATO, S. 2005. Biologia reprodutiva de *Psychotria suterella* Muell. Arg. (Rubiaceae) e a abordagem de escalas ecológicas para a fenologia de floração e frutificação. *Revista Brasileira de Botânica* 28: 785-795.
- MACHADO, C.G; SEMIR, J. 2006. Fenologia da floração e biologia floral de bromeliáceas ornitófilas de uma área da Mata Atlântica do Sudeste brasileiro. *Revista Brasileira de Botânica*, 29, 163-174.
- MARQUES, I., ROSSELLO-GRAELL, A., DRAPER, D. & IRIONDO, J.M. 2007. Pollination patterns limit hybridization between two sympatric species of *Narcissus* (Amaryllidaceae). *American Journal of Botany*, 94, 1352–13.
- MESQUITA-NETO, J.N. 2013. *Interação planta-polinizador em espécies sincronopátricas de Psychotria (Rubiaceae)*. Dissertação de Mestrado,

Universidade Federal de Goiás, Goiânia, Goiás.

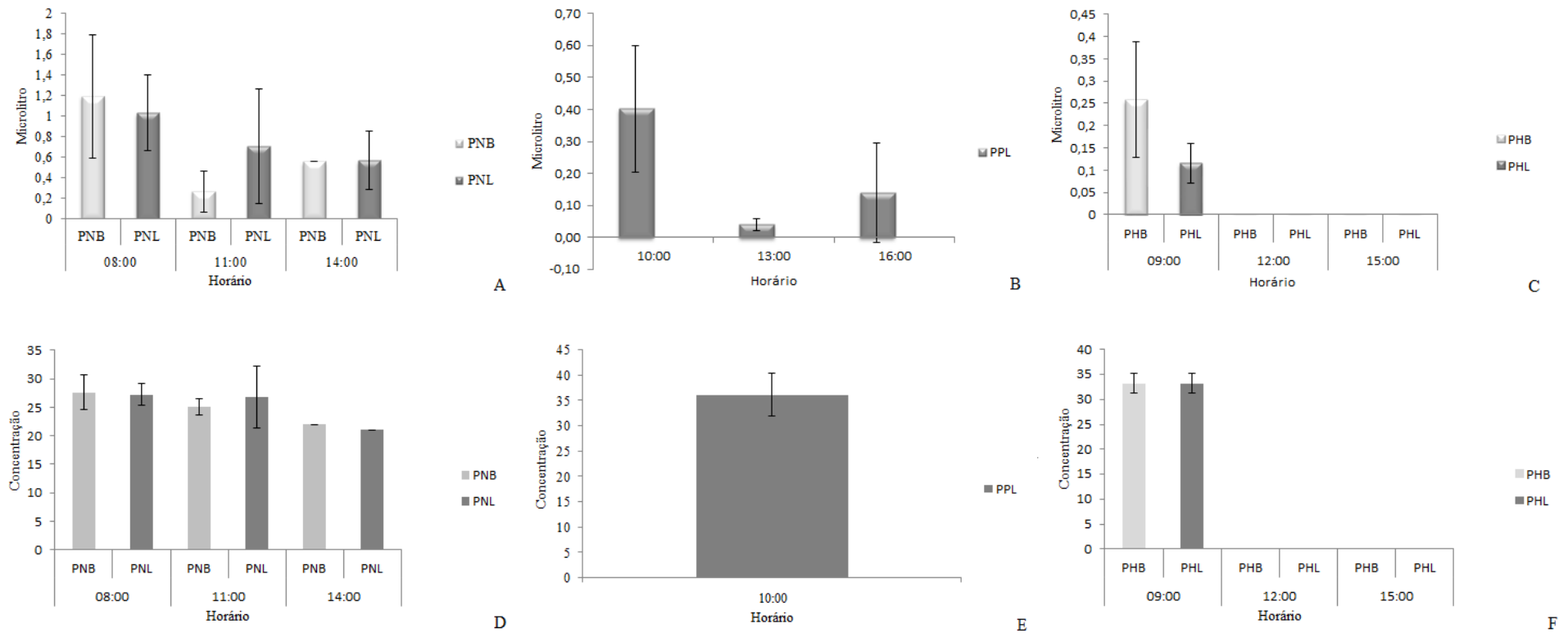
- OLIVEIRA, A.S. (2008) *Fenologia e Biologia Reprodutiva de cinco espécies de Psychotria L.(Rubiaceae), em um remanescente florestal urbano, Araguari, MG*. Ph.D. dissertation, Universidade Estadual de Campinas, Campinas, SP.
- OLLERTON J., JOHNSON S.D., CRANMER L., KELLER S. 2003. The pollination ecology of an assemblage of grassland asclepiads in South Africa. *Ann. Bot.* 92: 807-834.
- PETER K. ENDRESS: Diversity and evolutionary biology of tropical flowers. *Cambridge Tropical Biology Series*. Cambridge University Press, 1994
- RAINE, N.E., PIERSON, A.S., STONE, G.N. 2007. Plant-pollinator interactions in a Mexican Acacia community. *Arthropod-Plant Interactions*, 1, 101-117.
- REGAL, P. J. 1977. Ecology and evolution of flowering plant dominance. *Science* 196: 622-629.
- RICKLEFS R.E., RENNER S.S. 1994. Species richness within families of flowering plants. *Evolution* 48: 1619–1636.
- SÁ, T.F.F. 2013. *Sistema distílico e biologia reprodutiva de cinco espécies de Psychotria L. (Rubiaceae) em dois fragmentos do Sudeste Goiano*. Dissertação de Mestrado. Universidade Federal de Goiás, Goiânia, Goiás.
- SAKAI S., WRIGHT S.J. 2008. Reproductive ecology of 21 coexisting *Psychotria* species (Rubiaceae): when is heterostyly lost? *Biological Journal of the Linnean Society* 93: 125-134.
- SÁNCHEZ, J.M.; FERRERO, V.; NAVARRO, L. A new approach to the quantification of degree of reciprocity in distylous (sensu lato) plant populations. *Annals of Botany* 102: 463-472. 2008.
- STONE, G.N., WILLMER, P.G. & NEE, S. 1996. Daily Partitioning of Pollinators in an Acacia Community. *Proceedings of the Royal Society*, 263, 1389-1393.
- WASER, N.M; FUGATE, M.L. 1986. Pollen precedence and stigma closure: a mechanism of competition for pollination between *Delphinium nelsonii* and *Ipomopsis agregata*. *Oecologia* (Berlin) 70: 573-577.
- WASER, N.M. 1978a. Competition for hummingbird pollination and sequential flowering in Colorado wild flowers. *Ecology* 59: 934-944.
- WASER, N.M. 1978b. Interspecific pollen transfer and competition between co-

occurring plant species. *Oecologia* 36: 223–236.

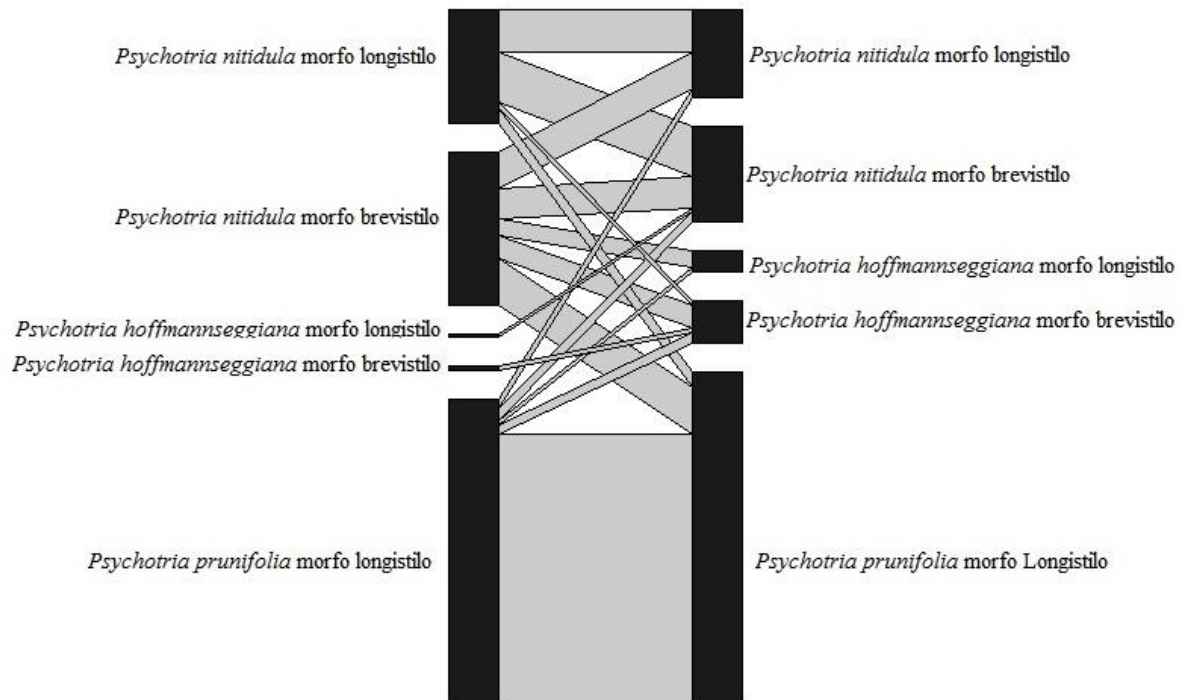
**Figuras:**



**Figura 1:** Fenologia reprodutiva baseada no número total de flores abertas das três espécies de *Psychotria* L..



**Figura 2:** Média + erro padrão de recurso (quantidade de néctar e concentração de açúcar) floral produzido por espécie e morfotipo floral. *Psychotria* [Interagentes: PPL= *P. prunifolia* morfo longistilo; PHB= *P. hoffmannseggiana* morfo brevistilo; PHL *P. hoffmannseggiana* morfo longistilo; PNB= *P. nitidula* morfo brevistilo; PNL= *P. nitidula* morfo longistilo].



**Figura 3:** Grafo representando a estimativa do fluxo de pólen heteroespecífico, para os três dias de experimentos, entre as espécies de *Psychotria*. Barras da esquerda representam doação de pó fluorescente e as da direita o recebimento e o tamanho da barra indica a amplitude das interações.

**Tabela 1:** Reciprocidade entre estames e pistilos de forma intra e interespecífica em espécies de sincronopátricas de *Psychotria* no Parque Municipal Setor Santa Cruz, Catalão, Goiás. Quanto mais próximo de zero, maior é a reciprocidade. [Interagentes: PP= *P. prunifolia* morfo longistilo; PHB= *P. hoffmannseggiana* morfo brevistilo; PHL= *P. hoffmannseggiana* morfo longistilo; PNB= *P. nitidula* morfo brevistilo; PNL= *P. nitidula* morfo longistilo].

		Estame				
		PHL	PHB	PNL	PNB	PP
Pistilo	PP	1.16	0.95	0.69	0.14	-
	PHL	-	0.27	0.14	0.72	0.60
	PHB	0.08	-	0.54	1.01	0.92
	PNL	1.17	0.88	-	0.16	0.88
	PNB	0.48	0.25	0.08	-	0.43