

## Ocorrência de apomixia e partenocarpia em algumas espécies subtropicais de Asteraceae

JONAS S. WERPACHOWSKI<sup>1</sup>, ISABELA G. VARASSIN<sup>2</sup> e RENATO GOLDENBERG<sup>1,3</sup>

(recebido: 06 de junho de 2003; aceito: 17 de junho 2004)

**ABSTRACT** – (The occurrence of apomixis and parthenocarpy in some subtropical Asteraceae). The breeding systems of 22 species of Asteraceae were studied in Curitiba, Paraná, southern Brazil, in order to investigate the occurrence of spontaneous apomixis in subtropical representatives of this family. Controlled pollination experiments indicated seven species presenting fruits in the apomixis treatment (*Calea hispida*, *Taraxacum officinale*, *Baccharis cylindrica*, *B. dracunculifolia*, *Chromolaena ivaefolia*, *Trixis verbasciformis*, and *Vernonia discolor*), but only the first two with viable seeds. The remaining 15 species did not show fruits in the apomixis treatment: *Bidens pilosa*, *B. tinctoria*, *Campovassouria cruciata*, *Chromolaena laevigata*, *Erechtites valerianaefolia*, *Hypochoeris radicata*, *H. tweediei*, *Lactuca scariola*, *Mutisia coccinea*, *Senecio brasiliensis*, *Sonchus oleraceus*, *Sphagneticola trilobata*, *Vernonia platensis* and *V. flexuosa* showed spontaneous self-pollination, but in highly variable levels. *Perezia cubataensis* was the only species that did not show spontaneous self-pollination. Pollen viability tests showed very low proportion of sterile grains for all species, except for *T. officinale* and *C. ivaefolia*. The relatively small frequency of spontaneous apomixis in this sample of subtropical Asteraceae is remarkable, as it is the parthenocarpy (production and maintenance of seedless fruits) found in five species.

Key words - apomixis, Asteraceae, breeding systems, parthenocarpy

**RESUMO** – (Ocorrência de apomixia e partenocarpia em algumas espécies subtropicais de Asteraceae). Neste trabalho foram estudados os sistemas reprodutivos de 22 espécies de Asteraceae ocorrentes na região de Curitiba, PR, tendo em vista investigar a ocorrência de apomixia em representantes subtropicais desta família. Testes de campo mostraram sete espécies produzindo frutos nos tratamentos de apomixia (*Calea hispida*, *Taraxacum officinale*, *Baccharis cylindrica*, *B. dracunculifolia*, *Chromolaena ivaefolia*, *Trixis verbasciformis* e *Vernonia discolor*), mas apenas as duas primeiras com sementes viáveis. As demais 15 espécies não produziram frutos nos tratamentos de apomixia: *Bidens pilosa*, *B. tinctoria*, *Campovassouria cruciata*, *Chromolaena laevigata*, *Erechtites valerianaefolia*, *Hypochoeris radicata*, *H. tweediei*, *Lactuca scariola*, *Mutisia coccinea*, *Senecio brasiliensis*, *Sonchus oleraceus*, *Sphagneticola trilobata*, *Vernonia platensis* e *V. flexuosa* apresentaram frutos formados em tratamentos de autopolinização espontânea, em níveis extremamente variáveis. *Perezia cubataensis* foi a única espécie que não apresentou autopolinização espontânea. Testes de viabilidade de pólen mostraram esterilidade muito baixa em todas as espécies (inclusive cinco apomíticas), à exceção de *T. officinale* e *C. ivaefolia*. A frequência relativamente baixa de casos de apomixia entre Asteraceae de clima subtropical é notável, assim como a partenocarpia (produção e desenvolvimento de frutos sem sementes) encontrada em cinco das espécies estudadas.

Palavras-chave - apomixia, Asteraceae, partenocarpia, sistemas reprodutivos

### Introdução

Asteraceae ou Compositae é uma família de Angiospermas que compreende cerca de 1.100 gêneros, com aproximadamente 25.000 espécies de ampla distribuição, bem representadas em regiões tropicais, subtropicais e temperadas (Heywood 1993).

As espécies desta família apresentam flores assentadas sobre um receptáculo comum (*sensu* Barroso 1991) cercado por brácteas, formando

inflorescências denominadas capítulos (Barroso 1991). A morfologia do androceu e do gineceu é muito característica, e resulta na apresentação secundária de pólen no estilete (Yeo 1993): durante a antese, o estilete (ainda com os dois ramos estigmáticos fechados) passa por dentro do tubo dos estames carregando consigo os grãos de pólen. Geralmente, na fase inicial, não há contato entre o pólen e estigma em uma mesma flor, visto que a região estigmática fica encerrada pelos ramos estigmáticos fechados. Aliada à deposição secundária de pólen no estilete, a ocorrência aparentemente freqüente de mecanismos de auto-incompatibilidade homomórfica esporofítica (Nettancourt 1977, Lane 1996) faz com que a xenogamia seja predominante nesta família mas, de fato, poucas espécies têm sido rigorosamente estudadas. A maioria das espécies de Asteraceae é

1. Universidade Federal do Paraná, Departamento de Botânica, Caixa Postal 19031, 81531-990 Curitiba, PR, Brasil.
2. Universidade Tuiuti do Paraná. Rua Marcelino Champagnat 505, 80040-200 Curitiba, PR, Brasil.
3. Autor para correspondência: rgolden@ufpr.br

polinizada por insetos (notadamente abelhas e borboletas), mas há casos de polinização por beija-flores e por vento (Lane 1996).

Também parece ser bastante comum a ocorrência de apomixia (ou agamospermia) na família. A apomixia consiste na produção de sementes sem que antes ocorra polinização (Richards 1997), e não está associada à partenocarpia, que é a produção de frutos sem sementes (Verdú & García-Fayos 1998), como ocorre em várias espécies cultivadas (Zohary 1984).

Em Asteraceae aparentemente ocorre apenas a apomixia gametofítica, sendo mais freqüente a diplosporia, quando há formação de saco embrionário a partir de célula arqueosporial, e mais rara a aposporia, quando há formação de saco embrionário a partir de célula somática (Richards 1997, Nogler 1984). A apomixia freqüentemente está associada à poliploidia e origem de espécies a partir de hibridações (Nijs & Menken 1996), o que por sua vez traz como conseqüência uma baixa fertilidade de grãos de pólen (Stebbins 1950, Mogie 1992). Outro fenômeno que pode ocorrer de forma associada principalmente à aposporia é a pseudogamia, quando é necessária a polinização para que seja formado o fruto, mesmo que o embrião tenha origem assexuada. O controle genético da apomixia é um assunto que vem sendo discutido recentemente, tendo em vista, principalmente, a incorporação da ocorrência deste fenômeno em populações de espécies com importância agrônômica (Vielle-Calzada *et al.* 1996, Spillane *et al.* 2001).

Não menos do que 75% dos registros de apomixia em todas as Angiospermas pertencem às famílias Asteraceae, Poaceae e Rosaceae, e a maioria dos casos bem estudados de apomixia se refere a espécies herbáceas perenes, pioneiras, de clima temperado e com ampla distribuição (Richards 1997). Aparentemente, as espécies agamospérmicas tropicais diferem das de clima temperado quanto aos mecanismos empregados na reprodução assexuada: enquanto que as primeiras costumam apresentar embriões adventícia, nas demais são mais freqüentes mecanismos como aposporia e diplosporia (Baker *et al.* 1982). Entre espécies tropicais, a apomixia foi encontrada em Poaceae (Carneiro & Dusi 2002), Dipterocarpaceae (Kaur *et al.* 1978), Melastomataceae (Renner 1989, Goldenberg & Shepherd 1998), Bombacaceae (Oliveira *et al.* 1992), Clusiaceae (Ha *et al.* 1988), Erythroxylaceae (Berry *et al.* 1991), além de Amaryllidaceae, Anacardiaceae, Araceae, Cactaceae, Euphorbiaceae, Gentianaceae, Myrtaceae e Orchidaceae (Nygren 1954). Várias espécies de cerrado apresentam poliembrião, que pode

estar relacionada à apomixia (Salomão & Allem 2001). Sobre Asteraceae tropicais pouco se estudou (Richards 1997).

Neste trabalho foi investigada, através de testes de campo e de laboratório, a ocorrência de apomixia e partenocarpia em espécies de Asteraceae que ocorrem no município de Curitiba, Paraná.

## Material e métodos

Este estudo foi conduzido entre agosto de 2001 e maio de 2002 nas áreas de campo ou vegetação ruderal e margem de floresta dentro do campus Centro Politécnico da UFPR e em um fragmento de Floresta Ombrófila Mista no bairro de Santa Felicidade, ambos em Curitiba, PR.

Exsicatas das espécies estudadas estão depositadas no herbário UPCB, do Departamento de Botânica da UFPR (tabela 1)

Os testes de campo foram conduzidos utilizando-se capítulos como unidade amostral, devido à dificuldade de se trabalhar com flores isoladas em Asteraceae. Sempre que possível, foram investigados 10 indivíduos para cada espécie, com um capítulo por tratamento em cada indivíduo. Em alguns casos foi feita mais de uma repetição de cada tratamento no mesmo indivíduo e, em uma espécie arbórea [*Vernonia discolor* (Spreng.) Less.], os tratamentos foram feitos em apenas dois indivíduos com ramos suficientemente baixos. O número de capítulos investigados por tratamento foi menor que 10 para *Chromolaena ivaefolia* (L.) King & Robinson (6 capítulos), *Taraxacum officinale* Weber (9), *Trixis verbasciformis* Less. (6), *Vernonia discolor* (5) e, em um caso extremo, *Mutisia coccinea* St.-Hil. (2).

Os tratamentos utilizados nos testes de campo foram os seguintes: 1. apomixia: o ápice do capítulo foi cortado antes da antese das flores, de forma que se eliminassem as anteras e os estigmas, para se impedir a autopolinização (Richards 1997). Esses capítulos foram protegidos com sacos de papel para definitivamente impossibilitar a polinização cruzada sobre a cicatriz deixada pelo corte do estilete. Para aferição desse tratamento, em algumas espécies, foram emasculados alguns capítulos que não foram ensacados, para verificar como os capítulos emasculados se comportavam sem os sacos de papel. 2. autopolinização espontânea: o capítulo foi envolvido em sacos de papel antes da antese, para se verificar a ocorrência de autopolinização espontânea. 3. controle: os capítulos foram marcados para se verificar a produção natural de frutos.

Para as espécies do gênero *Baccharis* o tratamento 1 (apomixia) não foi realizado, pois as espécies deste gênero são dióicas. Neste caso, o tratamento 2 (autopolinização espontânea), ensacando capítulos de flores pistiladas, foi idêntico ao tratamento 1.

Cada capítulo em cada tratamento teve seus frutos contados e, para comparar os resultados obtidos nos diversos

Tabela 1. Média de frutos formados por capítulos nos diferentes tratamentos, viabilidade de grãos de pólen e hábito das espécies. Em todos os tratamentos n = 10 capítulos, exceto *T. officinale* (n = 9), *Trixis verbasciformis* (n = 6), *Vernonia discolor* e *Vernonia flexuosa* (n = 5), *Mutisia coccinea* (n = 1). \*- tratamento não realizado; DM - testes de diferenças entre medianas Mann-Whitney para *B. cylindrica* e *B. dracunculifolia* e Kruskal-Wallis para as demais espécies; Tratamento 1. - tratamento de apomixia; Tratamento 2. - autopolinização espontânea; Tratamento 3. - controle; %PV - porcentagem de grãos de pólen viáveis, NTP - número total de grãos de pólen contados. N. UPCB - Número do registro no herbário UPCB.

Table 1. Fruit set by heads (mean) in each treatment, pollen viability and habit in each species. In all treatments n=10 heads, except by *T. officinale* (n = 9), *Trixis verbasciformis* (n = 6), *Vernonia discolor* and *Vernonia flexuosa* (n = 5), *Mutisia coccinea* (n = 1). \*- not performed; DM - Mann-Whitney tests among medians for *B. cylindrica* and *B. dracunculifolia* and Kruskal-Wallis for other species; Tratamento 1. - apomixis treatment; Tratamento 2. - spontaneous self-pollination; Tratamento 3. - control; %PV - pollen viability, NTP - number of pollen grains analyzed. N. UPCB - Registration number at the UPCB herbarium.

Espécies	Hábito	Tratamento 1	Tratamento 2	Tratamento 3	DM	%PV	NTP	N. UPCB
<b>Apomíticas ou Partenocárpicas</b>								
<i>Baccharis cylindrica</i> (Less.) DC.	Arbustiva	*	60,9±8,7	51,8±8,3	21,00, p < 0,05	94,7	1078	46.614
<i>Baccharis dracunculifolia</i> DC.	Arbustiva	*	39,3±22,1	55,3±32,1	31,00, p > 0,05	95,1	1164	23.116
<i>Calea hispida</i> (DC.) Baker	Herbácea	22,3±8,7	30,3±11,8	33,8±4,2	8,44, p < 0,05	94,5	3129	11.936
<i>Chromolaena ivaefolia</i> (L.) King & Robinson	Herbácea	19,5±4,6	20,5±2,1	22,8±1,5	3,63 p > 0,05	56,8	595	46.611
<i>Taraxacum officinale</i> Weber	Herbácea	227,8±46,5	202,1±35,4	205,7±46,9	2,82, p > 0,05	0	0	46.600
<i>Trixis verbasciformis</i> Less.	Herbácea	5,8±5,7	5,7±6,2	9,8±1,5	0,95, p > 0,05	97,8	557	46.599
<i>Vernonia discolor</i> (Spreng.) Less.	Arbórea	7,2±3,1	10,2±0,8	10,2±0,8	4,10, p > 0,05	94,7	1047	46.598
<b>Não apomíticas</b>								
<i>Bidens pilosa</i> L.	Herbácea	0	36,3±12,2	49,4±7,3	22,93, p < 0,005	94,8	1039	23.246
<i>Bidens tinctoria</i> Baill.	Herbácea	0	26,3±32,2	100,5±34,0	22,73 p < 0,005	88,6	1115	33.614
<i>Campovassouria cruciata</i> (DC.) King & Robinson	Arbustiva	0	6±2,3	7,5±0,97	21,51, p < 0,005	94,5	1021	46.613
<i>Chromolaena laevigata</i> (Lam.) King & Robinson	Arbustiva	0	0,2±0,4	20,5±3,1	25,05 p < 0,005	91,9	3139	18.480
<i>Erechtites valerianaefolia</i> DC.	Herbácea	0	23,2±23,5	46,8±10,6	17,72, p < 0,005	93,6	1047	46.609
<i>Hypochoeris radicata</i> L.	Herbácea	0	0,8±2,5	126,9±64,8	26,02, p < 0,005	89,5	1101	46.608
<i>Hypochoeris tweediei</i> (Hook. & Arn.) Cabrera	Herbácea	0	117,8±27,5	129,4±34,9	20,19, p < 0,005	90,4	1098	46.607
<i>Lactuca scariola</i> L.	Herbácea	0	10,2±3,6	12,8±4,9	21,08, p < 0,005	68,6	1170	46.606
<i>Mutisia coccinea</i> St.-Hill.	Escandente	0	60	64	*	89,9	109	5.789
<i>Perezia cubataensis</i> Less.	Herbácea	0	0	10,9±0,6	27,99, p < 0,005	94,9	1092	46.605
<i>Senecio brasiliensis</i> Less.	Arbustiva	0	7,8±15,9	20,5±12,7	14,92, p < 0,005	92,7	1103	46.604
<i>Sonchus oleraceus</i> L.	Herbácea	0	53,3±57,1	118,6±29,9	18,54, p < 0,005	87,4	1060	46.602
<i>Sphagneticola trilobata</i> (L.) Pruski	Herbácea	0	0,8±2,5	33,7±11,2	26,03 p < 0,005	83,0	1038	37.376
<i>Vernonia flexuosa</i> Sims	Herbácea	0	8,2±9,5	22±3,7	11,38, p < 0,005	93,6	1535	46.597
<i>Vernonia platensis</i> (Spreng.) Less.	Herbácea	0	3,8±5,3	21,7±6,2	24,04 p < 0,005	97,2	3083	46.596

tratamentos, foi empregado o teste de diferenças entre medianas de Kruskal-Wallis. O teste de Mann-Whitney foi empregado nas espécies de *Baccharis*, onde foram realizados apenas dois tratamentos (Zar 1996).

Para cada espécie foi investigada também a viabilidade de pólen em ao menos cinco indivíduos. Cada indivíduo investigado teve um capítulo coletado no início da exposição das flores e fixado em FAA 70%. Para cada capítulo foi

analisado um botão floral, para o qual foi confeccionada uma lâmina amassando-se as anteras em uma gota de carmin-acético. A contagem dos grãos de pólen foi realizada em microscópio ótico, sempre que possível com ao menos 100 grãos por lâmina, sendo que em alguns casos o número de grãos de pólen contados foi próximo de 300. Desses grãos de pólen contados foram calculadas as proporções de grãos viáveis em relação ao total. Para *Vernonia discolor* a contagem

de grãos de pólen foi feita nos dois indivíduos estudados e em mais oito indivíduos que se encontravam próximos do local de estudo desta espécie.

Os frutos formados em cada tratamento foram acondicionados em sacos de papel, identificados e colocados em geladeira para posterior contagem e teste de germinação das sementes. Esse teste foi feito em placas de Petri contendo papel filtro úmido, sob condições de luz e temperatura ambientes. Em cada placa foram colocados 11 frutos provenientes sempre de um mesmo capítulo. De forma complementar, foram dissecados 10 frutos por tratamento para averiguação da presença de sementes bem-formadas.

As espécies estudadas foram agrupadas em subfamílias e tribos segundo Barroso (1991), Heywood (1993) e Bremer (1994) e formas de vida (herbáceas, arbustivas, arbóreas e escandentes) para se buscar relações com a apomixia.

## Resultados

Das 22 espécies analisadas, sete apresentaram frutos formados nos tratamentos de apomixia: *Baccharis cylindrica* (Less.) DC., *B. dracunculifolia* DC., *Calea hispida* (DC.) Baker, *Chromolaena ivaefolia* (L.) King & Robinson, *Taraxacum officinale* Weber, *Trixis verbasciformis* Less. e *Vernonia discolor* (Spreng) Less. (tabela 1). Para as cinco primeiras espécies não foi encontrada diferença significativa entre os tratamentos. Em *B. cylindrica* o número de frutos formados por capítulo no tratamento de apomixia foi significativamente maior do que no controle, enquanto que em *C. hispida* o número de frutos formados nos tratamentos de apomixia e autopolinização espontânea foram significativamente menores que no controle. Dentre as sete espécies apomíticas apenas *T. officinale* e *C. hispida* apresentaram sementes que germinaram em todos os tratamentos (tabela 2). As demais cinco espécies não tiveram frutos com sementes germinadas em qualquer um dos tratamentos, uma vez que seus frutos não apresentaram sementes formadas nos diversos tratamentos.

As populações estudadas das demais espécies não apresentaram frutos formados no tratamento de apomixia. Destas, *Bidens pilosa* L., *Campovassouria cruciata* (DC.) King & Robinson, *Hypochoeris tweediei* (Hook & Arn.) Cabrera, *Lactuca scariola* L., *Mutisia coccinea* St.-Hill. e *Erechtites valerianaefolia* DC. mostraram elevada proporção de frutos formados no tratamento de autopolinização espontânea, com valores maiores do que 50% daqueles obtidos para o controle (tabela 1). As populações de *Bidens tinctoria*, *Sonchus oleraceus*, *Senecio*

Tabela 2. Número de sementes germinadas (n = 11) e número de frutos com sementes bem-formadas (n = 10) a partir dos frutos provenientes dos tratamentos nas espécies apomíticas ou partenocárpicas. Tratamentos: Trat.1. - apomixia; Trat.2. - autopolinização espontânea; Trat.3. - controle. \* - os resultados obtidos para o tratamento de autopolinização espontânea equivalem ao de apomixia, visto que os capítulos são unissexuados.

Tabela 2. Number of germinated seeds (n = 11) and number of fruits with developed seeds (n = 10) in each treatment for apomictic or parthenocarpic species only. Treatments: Trat.1. - apomixis; Trat.2. - spontaneous self-pollination; Trat.3. - control. \* - the results obtained for spontaneous self-pollination actually represent the results for apomixis, since these species present unisexual heads.

Espécie	Trat.1	Trat.2	Trat.3
<i>Baccharis cylindrica</i>	-	0/0*	0/2
<i>Baccharis dracunculifolia</i>	-	0/0*	0/0
<i>Calea hispida</i>	3/6	1/6	1/7
<i>Chromolaena ivaefolia</i>	0/0	0/0	0/0
<i>Taraxacum officinale</i>	6/10	6/10	8/9
<i>Trixis verbasciformis</i>	0/0	0/0	0/0
<i>Vernonia discolor</i>	0/0	0/0	0/0

*brasiliensis* Less. e *Vernonia flexuosa* Sims apresentaram proporções mais baixas (entre 25 e 50%) enquanto que *Chromolaena laevigata*, *Hypochoeris radicata* L., *Sphagneticola trilobata* (L.) Pruski, *Vernonia platensis* (Spreng.) Less. apresentaram valores inferiores a 25% daqueles obtidos para o controle. *Perezia cubataensis* Less. foi a única espécie que absolutamente não produziu frutos no tratamento de autopolinização espontânea (tabela 1).

Com relação à viabilidade de pólen, *T. officinale* foi a única espécie onde não foram encontrados grãos viáveis. *L. scariola* apresentou 68,6% de grãos viáveis e *C. ivaefolia* apresentou 56,8%, um pouco abaixo das demais espécies, todas com valores acima de 80% (tabela 1).

As espécies estudadas pertencem às duas subfamílias e a sete das 17 tribos de Asteraceae (segundo Bremer 1994, tabela 3). A apomixia foi encontrada em duas destas sete tribos (Lactuceae e Heliantheae; tabela 3).

## Discussão

*Taraxacum officinale* e *Calea hispida* são confirmadamente apomíticas, visto que produziram

Tabela 3. Distribuição das espécies estudadas e de gêneros com espécies citadas como apomíticas (com \*) por Nygren (1954) ou Carman (1997) por subfamílias e tribos de Asteraceae.

Tabela 3. Distribution of studied species and genera with species cited by Nygren (1954) or Carman (1997) as apomictic (with \*) by subfamilies and tribes of Asteraceae.

Subfamília/Tribo	Apomíticas	Não Apomíticas
<b>LATUCOIDEAE</b>		
Mutisieae	<i>Gerbera*</i>	<i>Mutisia coccinea</i> , <i>Perezia cubataensis</i> , <i>Trixis verbasciformis</i>
Cardueae	<i>Carthamus*</i>	-
Lactuceae	<i>Cichorium*</i> , <i>Crepis*</i> , <i>Hieracium*</i> , <i>Picris*</i> , <i>Chondrilla*</i> , <i>Taraxacum officinale*</i>	<i>Hypochoeris radicata</i> , <i>H. tweediei</i> , <i>Lactuca scariola</i> , <i>Sonchus oleraceus</i>
Vernonieae	-	<i>Vernonia discolor</i> , <i>V. flexuosa</i> , <i>V. platensis</i>
Arctoteae	<i>Centaurea*</i>	-
Inuleae	<i>Blumea*</i>	-
<b>ASTEROIDEAE</b>		
Gnaphalieae	<i>Antennaria*</i> , <i>Leontopodium*</i>	-
Astereae	<i>Aster*</i> , <i>Bellis*</i> , <i>Bidens*</i> , <i>Brachycome*</i> , <i>Erigeron*</i> , <i>Grindelia*</i> , <i>Haplopappus*</i> , <i>Solidago*</i>	<i>Baccharis cylindrica</i> , <i>B. dracunculifolia</i>
Anthemideae	<i>Artemisia*</i> , <i>Leucanthemum*</i>	-
Senecioneae	-	<i>Erechtites valerianaefolia</i> , <i>Senecio brasiliensis</i>
Heliantheae	<i>Arnica*</i> , <i>Helianthus*</i> , <i>Rudbeckia*</i> , <i>Parthenium*</i> , <i>Coreopsis*</i> , <i>Tridax*</i> , <i>Calea hispida</i>	<i>Bidens pilosa</i> , <i>B. tinctoria</i> , <i>Sphagneticola trilobata</i>
Eupatorieae	<i>Eupatorium*</i>	<i>Campovassouria cruciata</i> , <i>Chromolaena ivaefolia</i> , <i>C. laevigata</i>

frutos nos tratamentos de apomixia com sementes que germinaram efetivamente nos testes. As duas espécies de *Baccharis* (*B. cylindrica* e *B. dracunculifolia*), *Vernonia discolor*, *Chromolaena ivaefolia* e *Trixis verbasciformis* apresentam frutos partenocárpicos bem formados, e destituídos de sementes. O fato de *C. hispida* produzir menos frutos no tratamento de apomixia do que no controle pode indicar que esta população seja apomítica facultativa, ou seja, apresenta reprodução sexuada paralelamente à assexuada. Aparentemente, não há citação prévia de ocorrência de apomixia ou partenocarpia para os gêneros *Baccharis*, *Calea*, *Chromolaena*, *Trixis* e *Vernonia*.

Com exceção de *P. cubataensis*, todas as demais espécies produziram frutos no tratamento de autopolinização espontânea, em diferentes níveis. Nessas espécies, provavelmente algum pólen removido das anteras pelos ramos estigmáticos fechados se deposita sobre uma região receptiva, promovendo a autopolinização. Para cada espécie, a baixa ou alta proporção de frutos formados por autopolinização espontânea pode ser influenciada (1) pela própria morfologia da flor (quantidade de pólen que é depositado

na região receptiva do estigma na própria flor); (2) pela presença de mecanismo de auto-incompatibilidade; (3) pelo fato de algumas inflorescências não suportarem o isolamento através dos sacos de papel utilizados para isolá-las dos polinizadores (muitas inflorescências desenvolveram fungos). De qualquer forma, é interessante notar que algumas espécies aparentemente necessitam mais da ação de vetores de pólen do que outras, embora a maioria seja capaz de produzir ainda que poucos frutos na ausência de polinizadores.

Os testes de diferença entre medianas empregados mostraram que não existe diferença significativa entre os tratamentos para *Baccharis dracunculifolia*, *Taraxacum officinale*, *Trixis verbasciformis* e *Vernonia discolor*. Com exceção de *B. dracunculifolia*, essas espécies tiveram um número menor de repetições para cada tratamento, indicando que a diferença não significativa entre os tratamentos pode ter ocorrido devido ao baixo número de repetições.

A metodologia utilizada neste estudo não permite a detecção de apomixia quando esta ocorre atrelada à pseudogamia. É possível que alguma das espécies citadas acima - para as quais não foi detectada apomixia

- seja apomítica e pseudogâmica. No entanto, a pseudogamia é mais comum em espécies onde ocorre a aposporia (Richards 1997), que não é o caso da maioria das Asteraceae, onde predomina a diplosporia (Carman 1997).

Para *Taraxacum officinale* não houve produção de grãos de pólen viáveis, confirmando informações de que espécies apomíticas podem apresentar variabilidade no tamanho (Nijs & Menken 1996) e baixa viabilidade de grãos de pólen (Richards 1997). Por outro lado, a mesma relação não foi encontrada em *Calea hispida*, que apresentou proporção de grãos de pólen viáveis superior a 90%.

A maioria dos casos bem estudados de apomixia em Asteraceae se refere a espécies herbáceas perenes, pioneiras, de clima temperado e ampla distribuição (Bierzichudek 1987, Richards 1997). Ambas as espécies apomíticas encontradas neste trabalho são herbáceas perenes, sendo que *T. officinale* é uma planta européia, de clima temperado. Neste trabalho foram testadas uma espécie arbórea (*Vernonia discolor*) e espécies arbustivas (*Baccharis* spp.). A apomixia não foi detectada em várias espécies herbáceas notoriamente ruderais e com ampla distribuição, como *Bidens pilosa* e *Sonchus oleraceus*, onde seria esperada a ocorrência deste fenômeno.

Além das seis tribos representadas neste trabalho (Mutisieae, Lactuceae, Vernonieae, Astereae, Heliantheae, Eupatorieae), a apomixia foi encontrada também em espécies de mais cinco (Cardueae, Arctoteae, Inuleae, Gnaphalieae e Anthemideae; tabela 3), totalizando 11 das 17 tribos, nas duas subfamílias. A análise da distribuição da apomixia por subfamílias ou tribos sugere que a ocorrência de apomixia não está ligada a determinado grupo de Asteraceae, apesar de ocorrer com uma maior frequência entre os gêneros de Astereae e, em menor medida, entre os de Heliantheae e Lactuceae. Essa concentração de casos nestas três tribos pode ser indício de que a apomixia é realmente mais comum nessas tribos, mas pode, por outro lado, ser reflexo de uma amostragem mais intensa nesses grupos. A ocorrência de apomixia tanto em grupos basais, como Mutisieae, quanto em grupos mais derivados, como Astereae, Heliantheae e Eupatorieae (Bremer 1994), sugere que este fenômeno provavelmente ocorria em ancestrais de boa parte das Asteraceae. Infelizmente não há informação sobre representantes da tribo Barnadesioideae, que é o grupo irmão das demais 16 tribos.

A constatação de que apenas duas das espécies de Asteraceae estudadas neste trabalho podem

apresentar apomixia sugere que o fenômeno talvez não seja tão comum nas plantas da família, quando sob condições diferentes da maioria dos casos estudados.

Com relação à partenocarpia, frutos sem sementes são produzidos por várias espécies frutíferas domesticadas, como banana e figo. Em vários casos, a ausência de produção de sementes está relacionada à hibridações e poliploidia, sendo as populações mantidas ou propagadas por via vegetativa (Zohary 1984). Em populações naturais a partenocarpia geralmente é citada como efeito de problemas na polinização ou fertilização (Zangerl *et al.* 1991). No caso de frutos zoocóricos, maior produção de frutos, mesmo que por via partenocárpica, pode funcionar com um aumento na capacidade da planta em atrair dispersores (Fuentes 1995). Também existem trabalhos relacionando a partenocarpia com diminuição na predação de sementes por pássaros (Fuentes & Schupp 1998) e por insetos (Zangerl *et al.* 1991, Traveset 1993, Verdú & García-Fayos 1998). No caso das espécies estudadas neste trabalho, é possível que os frutos estejam sendo produzidos sem sementes devido a problemas na polinização ou fertilização, ou que esta produção expresse uma adaptação à diminuição da predação, já que estas espécies apresentam frutos anemocóricos. É interessante notar que os frutos partenocárpicos foram produzidos tanto nas inflorescências isoladas quanto nas utilizadas como controle, o que reforça a possibilidade destas plantas estarem com problemas na polinização ou fertilização.

Agradecimentos – O primeiro autor recebeu bolsa de iniciação científica (Pibic) do CNPq (2001/2002). Parte dos trabalhos foram conduzidos no Laboratório de Ecologia, Departamento de Botânica, Universidade Federal do Paraná. Agradecemos à Dra. Márcia M. Marques pelas sugestões dadas a este trabalho, ao Sr. Osmar S. Ribas pelas identificações e ao Dr. Peter Gibbs pelos comentários sobre a versão original.

### Referências bibliográficas

- BAKER, H.G., BAWA, K.S., FRANKIE, G.W. & OPLER, P.A. 1982. Reproductive biology of plants in tropical forests. *In* Tropical rain forest ecosystems - structure and function (F.B. Golley, ed.). Elsevier, Amsterdam, p.183-215.
- BARROSO, G. M. 1991. Sistemática de angiospermas do Brasil. Vol. 3. Imprensa Universitária da Universidade Federal de Viçosa, Viçosa.
- BERRY, P.E., TOBE, H. & GOMEZ, J.A. 1991. Agamospermy and loss of distyly in *Erythroxylum undulatum* from Northern Venezuela. *American Journal of Botany* 78:595-600.

- BIERZICHUDEK, P. 1987. Patterns in plant parthenogenesis. *In* The evolution of sex and its consequences (S.C. Stearns, ed.). Birkhäuser, Basel, p.197-216.
- BREMER, K. 1994. Asteraceae: Cladistics and classification. Timber Press, Portland.
- CARMAN, J.G. 1997. Asynchronous expression of duplicate genes in angiosperms may cause apomixis, bispority, tetraspority, and polyembryony. *Biological Journal of the Linnean Society* 61:51-94.
- CARNEIRO, V.T.C. & DUSI, D.M.A. 2002. Apomixia. *Biotecnologia Ciência e Desenvolvimento* 25:36-42.
- FUENTES, M. 1995. The effect of unripe fruits on ripe fruit removal by birds in *Pistacia terebinthus*: flag or handicap? *Oecologia* 101:55-58.
- FUENTES, M. & SCHUPP, E.W. 1998. Empty seeds reduce seed predation by birds in *Juniperus osteosperma*. *Evolutionary Ecology* 12:823-827.
- GOLDENBERG, R. & SHEPHERD, G.J. 1998. Studies on the reproductive biology of Melastomataceae in "cerrado" vegetation. *Plant Systematics and Evolution* 211:13-29.
- HA, C.O., SANDS, V.E., SOEPADMO, E. & JONG, K. 1988. Reproductive patterns of selected understorey trees in the Malaysian rain forest: the apomictic species. *Botanical Journal of the Linnean Society* 97:317-331.
- HEYWOOD, V.H. 1993. Flowering plants of the world. Batsford, London.
- KAUR, A., HA, C.O., JONG, K., SANDS, V.E., CHAN, H.T., SOEPADMO, E. & ASHTON, P.S. 1978. Apomixis may be widespread among trees of the climax rain forest. *Nature* 271:440-442.
- LANE, M.A. 1996. Pollination biology of Compositae. *In* Compositae: Biology and utilization (P.D.S. Caligari & D.J.N. Hind, eds.). Royal Botanic Gardens, Kew, p.61-80.
- MOGIE, M. 1992. The evolution of asexual reproduction in plants. Chapman & Hall, London.
- NETTANCOURT, D. 1977. Incompatibility in Angiosperms. Springer-Verlag, Berlin.
- NIJS, H.C.M. den & MENKEN, S.B.J. 1996. Relations between breeding system, ploidy level, and taxonomy in some advanced sections of *Taraxacum*. *In* Compositae: Systematics (H.D.N. Hind & H.J. Beentje, eds.). Royal Botanic Gardens, Kew, p.665-677.
- NOGLER, G.A. 1984. Gametophytic Apomixis. *In* Embryology of Angiosperms (B.M. Johri, ed.). Springer-Verlag, Berlin, p.475-518.
- NYGREN, A. 1954. Apomixis in Angiosperms. Part II. *Botanical Review* 20:577-649.
- OLIVEIRA, P.E.A.M., 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.
- RENNER, S.S. 1989. A survey of reproductive biology in Neotropical Melastomataceae and Memecylaceae. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 76:496-518.
- RICHARDS, A.J. 1997. Plant breeding systems. Chapman & Hall, Londres.
- SALOMÃO, A.N. & ALLEM, A.C. 2001. Polyembryony in angiospermous trees of the Brazilian Cerrado and Caatinga vegetation. *Acta Botanica Brasilica* 15:369-378.
- SPILLANE, C., VIELLE-CALZADA, J.P. & GROSSNIKLAUS, U. 2001. APO2001: A sexy apomixier in Como. *Plant Cell* 13:1480-1491.
- STEBBINS, G.L. 1950. Variation and evolution in plants. Columbia University Press, New York.
- TRAVESET, A. 1993. Deceptive fruits reduce insect seed predation in *Pistachia terebinthus* L. *Evolutionary Ecology* 7:357-361.
- VERDÚ, M. & GARCÍA-FAYOS, P. 1998. Ecological causes, function, and evolution of abortion and parthenocarpy in *Pistacia lentiscus* (Anacardiaceae). *Canadian Journal of Botany* 76:134-141.
- VIELLE-CALZADA, J.P., CRANE, C.F. & STELLY, D.M. 1996. Apomixis - The asexual revolution. *Science* 274:1322-1323.
- YEO, P.F. 1993. Secondary pollen presentation. *Plant Systematics and Evolution Supplement* 6:1-268.
- ZANGERL, A.R., BEREMBAUM, M.R. & NITAO, J.K. 1991. Parthenocarpic fruits in wild parsnip: decoy defense against a specialist herbivore. *Evolutionary Ecology* 5:136-145.
- ZAR, J.H. 1996. Biostatistical Analysis. Prentice & Hall, New Jersey.
- ZOHARY, D. 1984. Modes of evolution in plants under domestication. *In* Plant Biosystematics (W.F. Grant, ed.). Academic Press, Toronto, p.579-586.