

Biologia reprodutiva de *Psychotria poeppigiana* Mull. Arg. (Rubiaceae) em mata de galeria¹

Christiano Peres Coelho^{2,3} e Ana Angélica Almeida Barbosa²

Recebido em 25/11/2002. Aceito em 10/12/2003

RESUMO – (Biologia reprodutiva de *Psychotria poeppigiana* Mull. Arg. (Rubiaceae) em mata de galeria). *Psychotria* L. (Rubiaceae) é o gênero com mais espécies heterostílicas dentre as Angiospermas. O objetivo deste trabalho é descrever a biologia floral, fenologia, o sistema reprodutivo e os polinizadores de *Psychotria poeppigiana* Müll. Arg. As inflorescências são capitadas terminais, com brácteas vermelhas e flores amarelas apresentando dois morfos distintos: brevistiladas e longistiladas, caracterizadas por flores hermafroditas com diferentes comprimentos de estiletos e posicionamento oposto das anteras (hercogamia recíproca). Encontrou-se diferenças no tamanho das anteras, dos grãos de pólen e da superfície estigmática entre os morfotipos. Polinizações controladas mostraram que os morfotipos apresentam auto-incompatibilidade e intramorfo-incompatibilidade ao nível do estigma e do estilete. Os visitantes são pequenas vespas, abelhas, borboletas e beija-flores, que visitam as flores com maior frequência no início da manhã. De acordo com a frequência e eficiência no comportamento de transportar os grãos de pólen entre os morfos florais, o principal polinizador foi o beija-flor *Thalurania furcata*. O néctar é produzido em pequena quantidade (máximo de 8µl) e durante a abertura das flores, que ocorre entre 5 e 7h. A espécie forma agrupamentos devido à existência de reprodução vegetativa.

Palavras-chave: *Psychotria*, distílica, auto-incompatibilidade, polinização, mata de galeria

ABSTRACT – (Reproductive biology of *Psychotria poeppigiana* Mull. Arg. (Rubiaceae) in gallery forest). *Psychotria* L. (Rubiaceae) is the genus with the most heterostylous species in the angiosperms. The objective of this study is to describe floral biology, phenology, reproductive system, and pollinators of *Psychotria poeppigiana* Müll. Arg. The terminal inflorescences are capitate with red bracts and yellow flowers, and presented two different morphs: pin and thrum, characterized by hermaphroditic flowers with different lengths of styles and opposed position of the anthers (reciprocal herkogamy). Dimorphism was also observed in the size of anthers, pollen grains and stigmatic surfaces. Controlled pollination revealed self-incompatibility and intramorph-incompatibility at the level of stigma and style. Wasps, butterflies and hummingbirds visited the flowers, especially in early morning. According to the frequency of visits and an efficient transport of pollen between floral morphs, the hummingbird *Thalurania furcata* was the main pollinator. Little nectar (max. 8µl) was produced during the opening of the flowers (5:00-7:00h). Because of vegetative reproduction the species forms clumps.

Key words: *Psychotria*, distyly, self-incompatible, pollination, gallery forest

Introdução

Rubiaceae compreende espécies arbóreas e arbustivas que ocorrem em vários estratos de florestas tropicais (Burger & Taylor 1993). É a família que apresenta o maior número de espécies distílicas (416), possuindo mais espécies distílicas do que todas as outras famílias reunidas (Ganders 1979; Baker 1958; Barrett 1992). O gênero *Psychotria* é comumente representado por arbustos, pequenas árvores, ervas e raramente por epífitas. É um gênero pantropical e subtropical, encontrado nos dois hemisférios. É comum no sub-bosque de matas tropicais (Taylor 1996; Hamilton 1990). Apresenta aproximadamente 2.000

espécies, sendo o maior gênero da tribo Psychotrieae e da família Rubiaceae, e o maior gênero de espécies lenhosas (Davis *et al.* 2001). 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).

Heterostilia é um polimorfismo floral geneticamente controlado, que pode apresentar dois ou três morfos que diferem quanto ao tamanho do estilete e dos estames, apresentando hercogamia recíproca (Kohn & Barrett 1992). Este polimorfismo está ligado

¹ Parte da Dissertação de Mestrado do primeiro Autor. Bolsista FAPEMIG/CAPES

² Ecologia e Conservação de Recursos Naturais, Universidade Federal de Uberlândia, Instituto de Biologia, C. Postal 593, CEP 38400-902, Uberlândia, MG, Brasil

³ Autor para correspondência: cpcbio@hotmail.com

a um sistema dialélico de auto-incompatibilidade esporofítica, onde somente cruzamentos intermorfos produzem frutos e sementes viáveis (Barrett & Richards 1990). A distília apresenta flores com estiletos longos e estames curtos, chamadas de longistiladas, e flores com estilete curto e estames longos, chamadas de brevistiladas. Outros dimorfismos têm sido identificados em espécies distílicas, como o tamanho e a quantidade de grãos de pólen, superfície estigmática, papilas estigmáticas (Hamilton 1990; Lloyd & Webb 1992). As flores longistilas possuem estigma exserto, o que facilita a deposição de pólen (Ganders 1979). Isso pode influenciar o fluxo de pólen entre os morfos, apresentando um morfo com função predominantemente masculina, e outro com função predominantemente feminina, acarretando conflito reprodutivo dentro da população, evidenciado por diferenças na fecundidade entre os morfos (Richards 1986; Barrett & Shore 1987; Contreras & Ornelas 1999). Populações que apresentam flores longistiladas com maior fecundidade estão associadas à especialização dos polinizadores e podem estar passando por um processo de mudanças na biologia da polinização, levando a dioécia funcional (Lloyd 1979; Barrett & Richards 1990; Paillet *et al.* 1998). Diferenças na eficiência do polinizador e a conseqüente limitação de pólen para um dos morfos diminuem sua fecundidade (Eckert & Barrett 1994; Arroyo & Dafni 1995). Estas diferenças têm sido sugeridas como resultado da variação da quantidade e qualidade das visitas e do contato com anteras e estigma nos diferentes morfos.

O dimorfismo do estigma é uma característica que reduz o fluxo de pólen assimétrico entre os morfos, e pode equilibrar a razão entre morfos, onde flores brevistiladas possuem superfície estigmática maior que a de flores longistiladas, compensando a deposição desigual de pólen (Ree 1997). Outra explicação para esse dimorfismo estigmático é que flores longistiladas com estigma grande impediriam a entrada do polinizador na corola e, conseqüentemente, o transporte de pólen desses morfos (C. Westerkamp, comunicação pessoal).

A proporção entre o número de indivíduos com flores brevistiladas e longistiladas, de acordo com o tipo de herança exibida, também pode influenciar muito o processo reprodutivo da população. Essa razão geralmente é de 1:1 (isopleτία) (Ganders 1979), mas devido a um fluxo assimétrico de pólen, afetando o sucesso reprodutivo, ou causando variações de sistemas heterostílicos, essa razão pode sofrer desvios, como é o caso de populações monomórficas (Hamilton 1990). Esses desvios na razão entre os morfos são

muitas vezes causados pela presença de autocompatibilidade na população (Ganders 1979), e/ou elevada taxa de reprodução vegetativa (Sobrevila *et al.* 1983).

O objetivo deste trabalho é descrever a fenologia, a biologia floral, o sistema reprodutivo e a polinização de *Psychotria poeppigiana* Mull Arg., em uma população do sub-bosque de mata de galeria.

Material e métodos

O estudo foi realizado em um fragmento (7,78ha) de mata de galeria da Fazenda Marileuza, Uberlândia, Minas Gerais, (18°52'S; 48°14'W). O local de estudo apresenta solo bastante encharcado durante todo o ano, circundado por pastagens.

Para os estudos fenológicos foram marcados 15 indivíduos adultos de cada morfo, em 15 agrupamentos diferentes de *Psychotria poeppigiana*, que se distanciavam cerca de 30m. Estes foram visitados quinzenalmente, de junho/2000 a maio/2001. Foram registradas cinco fenofases: brotação, emissão de botões, floração, frutificação e caducifolia. Considerou-se o início de floração como o período de abertura das primeiras flores, e o de frutificação como o período compreendido entre a fecundação e a maturação dos frutos. Cada fenofase foi classificada por valores de intensidade de 0 a 3, considerando a percentagem de ramos e inflorescências presentes em cada indivíduo: 0 indica ausência da fenofase; 1 baixa intensidade da fenofase (0 a 20%); 2 média intensidade da fenofase (21 a 60%); e 3 alta intensidade da fenofase (61 a 100%) (Fournier 1974).

Em cada flor, foram tomadas medidas do comprimento do estilete (desde a base da corola, até o ponto de separação dos lobos estigmáticos), do comprimento dos filetes (desde a base da corola, até o ponto de inserção da antera), da superfície do estigma, do comprimento da antera, do diâmetro da abertura da corola, e do comprimento da flor (desde a base da corola até o ponto de separação das pétalas), além do registro do número de pétalas e estames. Durante a floração foi registrado o número de flores abertas por dia, por inflorescência.

Para a determinação do diâmetro e da quantidade de grãos de pólen, foram coletados dez botões em pré-antese de cada morfo, de 20 indivíduos diferentes. O diâmetro dos grãos de pólen foi medido em microscópio. O número de grãos de pólen presentes em cada antera e a proporção de grãos viáveis e inviáveis foram verificados macerando uma antera de cada botão, sobre lâmina, em uma gota de glicerina e

solução de carmim acético. Com auxílio de um contador manual foi determinado o número total de grãos de pólen por antera e por flor, além da proporção de viáveis (com citoplasma) e inviáveis (sem citoplasma) (Kearns & Inouye 1993). Os óvulos foram contados abrindo-se o ovário, e com auxílio de estereoscópio contou-se os óvulos de 40 flores. Foi calculada a proporção entre o número de grãos de pólen e óvulos (razão P:O) (Cruden 1977), procurando encontrar relação com o sistema reprodutivo apresentado pela população.

Os dados florais que envolveram medidas de tamanho, volume e concentração foram analisados estatisticamente através do teste U de Mann Whitney.

Por meio de observações diretas foram registrados a coloração das flores, o desenvolvimento, a variabilidade e a longevidade das flores e de suas partes, a presença de odor, a apresentação do néctar e os períodos de exposição de pólen e de receptividade estigmática. Registrou-se também a coloração das inflorescências e o número de flores presentes.

O horário de abertura e a longevidade da flor foram definidos após a marcação de 15 botões de cada morfo em pré-antese, em 30 indivíduos e com observações que se iniciaram a partir das 5h. Foram coletadas inflorescências em pré-antese, mantidas em água e observadas em laboratório. O início da separação das pétalas foi considerado como o horário de abertura da flor; longevidade floral foi considerada como o período compreendido desde o momento de abertura até a fase em que esta flor perdia seu brilho e adquiria coloração escura, não estando mais receptiva.

Para a observação da receptividade estigmática foram estudadas 30 flores em pré-antese, 15 de cada morfo, onde o estigma foi acompanhado até a separação dos lobos estigmáticos, que indica o início da receptividade; o fim da receptividade foi detectado com água oxigenada 3% (Kearns & Inouye 1993).

Para registro do volume de néctar, foram ensacadas 30 flores de cada morfo em pré-antese e, ao final da tarde do dia seguinte (ca. 17h), o néctar era totalmente retirado, com auxílio de capilares (10µl). A concentração média em equivalentes de sacarose desse néctar foi medida em 30 flores de cada morfo, com o auxílio de refratômetro manual (Atto, WYT-32ATC) (Kearns & Inouye 1993).

O sistema reprodutivo de *P. poeppigiana* foi estudado através de polinizações manuais realizadas em 149 flores de dez indivíduos de cada morfo, totalizando 298 flores de 20 indivíduos. Foram realizados tratamentos de autopolinização, autopolinização espontânea, apomixia (retirada das anteras na

fase de botão, mantendo a flor ensacada) e polinização cruzada (intramorfo ou ilegítima - entre flores de indivíduos diferentes, mas do mesmo morfo; e intermorfo ou legítima - entre flores de indivíduos de morfos diferentes). Outras flores foram ainda marcadas como controle, para avaliar a eficiência da polinização natural. O desenvolvimento dos frutos até a maturação foi considerado como sucesso de polinização em todos os tratamentos.

Foi observado o crescimento de tubos polínicos em 40 pistilos polinizados manualmente, sendo 13 de polinizações cruzadas legítimas (seis brevistiladas e sete longistiladas), 13 de polinizações cruzadas ilegítimas (seis brevistiladas e sete longistiladas) e 14 de autopolinizações (sete de cada morfo), sendo estes pistilos de 25 indivíduos, e coletados em intervalos de 8, 12 e 24 horas após a polinização. Esses pistilos foram submetidos à técnica de coloração de Martin (1959) e observados em microscopia de epifluorescência para verificar o crescimento dos tubos polínicos e identificar possíveis barreiras de incompatibilidade.

Através de escavações no solo avaliando o sistema radicular, verificou-se o crescimento vegetativo e o desenvolvimento de indivíduos clonais, uma vez que a espécie forma agrupamentos de indivíduos no local de estudo.

Percorrendo 10 transectos transversais de 200×2m, distanciados 10m entre si, foram anotados o número de indivíduos e o morfotipo floral a que pertenciam, para determinar a proporção de cada morfo na população.

Foram realizadas observações de visita e coletas dos visitantes florais em diferentes momentos durante o período de floração, entre 6 e 18h, totalizando 35h no período da manhã e 25h à tarde. Registrou-se o comportamento dos visitantes, bem como o modo de exploração do recurso nas flores. Cada toque do visitante em uma flor foi considerado como visita, sendo possível registrar o número de visitas por intervalo de tempo. Insetos visitantes foram coletados para identificação. Beija-flores foram identificados diretamente no campo e por meio de fotografias, utilizando chaves de Grantsau (1989).

Resultados

Fenologia - *Psychotria poeppigiana* apresentou floração extensa, de junho a janeiro (Fig. 1). A frutificação foi de outubro a março (Fig. 1). Os frutos amadureceram após 2,5 meses da polinização da flor e apresentaram geralmente duas sementes. A brotação

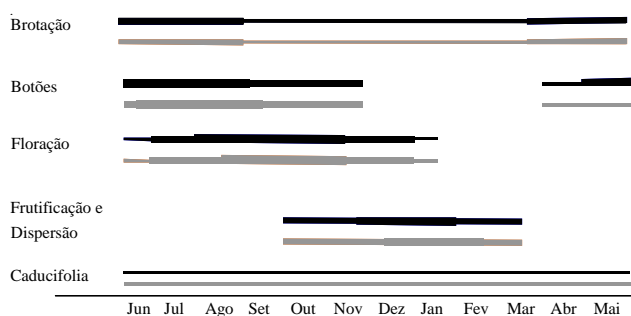


Figura 1. Fenograma de *Psychotria poeppigiana* Mull. Arg. (Rubiaceae) na mata de galeria (Fazenda Marileuza, Uberlândia, Minas Gerais). Indivíduos longistilados = barras escuras e indivíduos brevistilados = barras claras. Largura da barra indica intensidade da fenofase (baixa = 0 a 30%, média = 31 a 60% e alta = 61 a 100% de intensidade da fenofase).

ocorreu durante todo o ano, sendo mais intensa de março a agosto (Fig. 1). A emissão de folhas se dava a partir da ponta dos ramos, principalmente daqueles que não possuíam inflorescências, ou quando estas eram abortadas ou sofriam abscisão. A queda de folhas velhas ocorreu durante todo o ano (Fig. 1).

Biologia Floral - As flores de *P. poeppigiana* são dispostas em inflorescências terminais capitadas (Fig. 2A e 2E) emitidas entre um par de folhas. Essas inflorescências possuem de duas a seis brácteas vermelhas de tamanhos diferentes. A flor é séssil com a corola simpétala (Fig. 2B e 2F) de coloração amarela. Possuem dois morfos (Fig. 2C e 2G). O nectário é epígino, em forma de disco na base do tubo da corola.

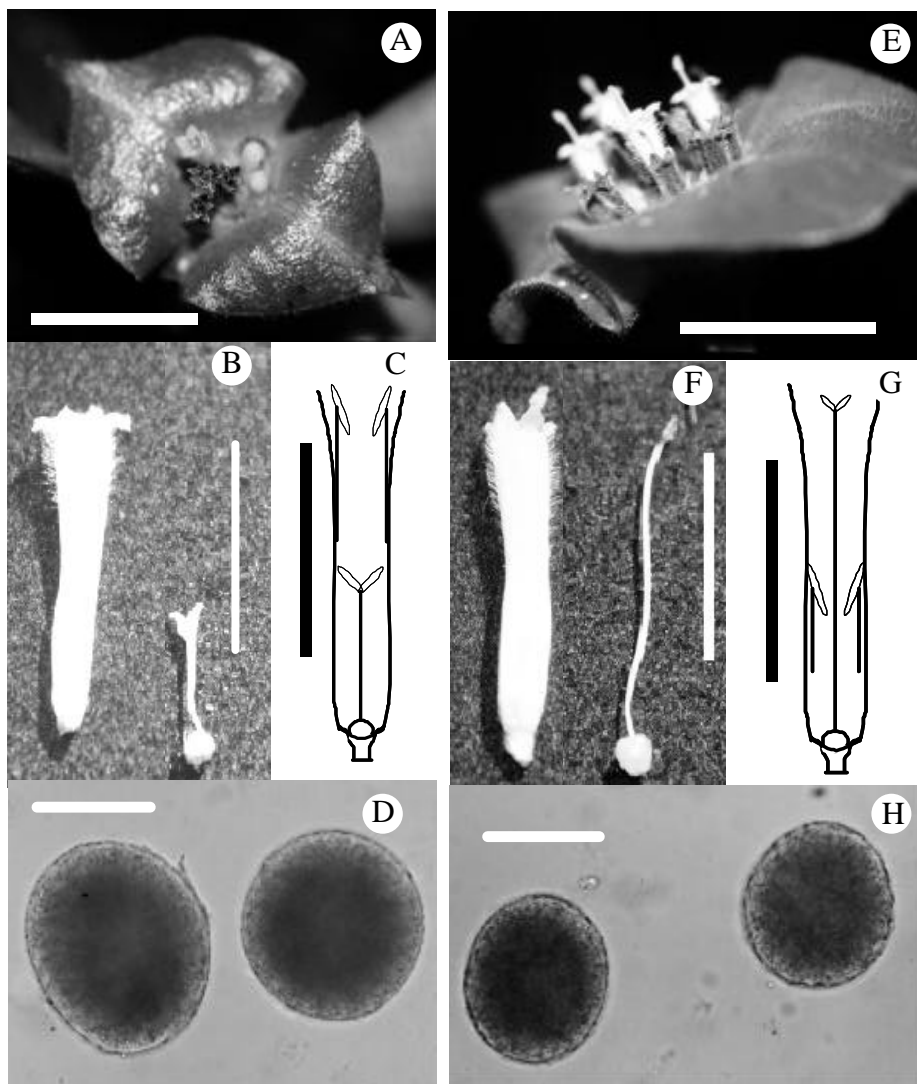


Figura 2. Morfotipos florais de *Psychotria poeppigiana* Mull. Arg. (Rubiaceae) em mata de galeria (Fazenda Marileuza, Uberlândia, Minas Gerais). A. Inflorescência de indivíduo brevistílico - barra 5cm. B. Detalhe da flor e pistilo de indivíduo brevistílico - barra 1cm. C. Esquema de flor brevistílica em corte longitudinal - barra 1cm. D. Grãos de pólen de indivíduo brevistílico - barra 50 μ m. E. Inflorescência de indivíduo longistílico - barra 2,5cm. F. Detalhe da flor e pistilo de indivíduo longistílico - barra 1cm. G. Esquema de flor longistílica em corte longitudinal - barra cm. H. Grãos de pólen de indivíduo longistílico - barra 50 μ m.

Não foi detectado odor nas flores. O androceu é composto geralmente por cinco estames férteis, dialistêmones e epipétalos. Os filetes são amarelados glabros, fundidos no tubo da corola, insertos e alternipétalos em ambos os morfos. As anteras são dorsifixas, bitecas, e possuem deiscência longitudinal. Houve diferença significativa de tamanho das estruturas florais entre os morfos (Tab. 1). O tamanho dos grãos de pólen e a quantidade de grãos por flor foram significativamente diferentes entre os morfos (Tab. 1, Fig. 2D e 2H). A viabilidade dos grãos de pólen foi alta (96 %) em ambos os morfotipos. O ovário ínfero é bilocular com um óvulo basifixo em cada lóculo. O estilete e o estigma são amarelados. O estigma é bifido, apresentando comprimento significativamente diferente entre os morfos (Tab. 1).

A abertura das flores ocorreu no início do amanhecer, entre 6h e 7h30, e após esse período todas as flores já estavam abertas. O estigma está receptivo logo após a abertura, e permanece receptivo durante toda a vida da flor. O pólen estava disponível em alguns botões em pré-antese. A duração da flor foi de aproximadamente 24h. A produção de néctar iniciava antes da abertura. As flores brevistiladas apresentaram volume de $5,38 \pm 1,26 \mu\text{l}$ ($n=30$), e concentração de $23,80 \pm 1,80\%$ ($n=30$); as flores longistiladas apresentaram volume de $5,97 \pm 1,71 \mu\text{l}$ ($n=30$), e concentração de $24,97 \pm 2,65\%$ ($n=30$). Não houve diferença significativa entre os morfotipos (Mann-Whitney $P < 0,05$). Foram observadas sete flores, dos dois morfos no mesmo horário, que não possuíam néctar acumulado. No início do desenvolvimento, os frutos são brancos, cônicos (inversos), ficando azuis quando maduros, com $25,3 \pm 4,87 \text{mm}$ ($n=30$) compr., percen-

tagem de água de aproximadamente 91% e concentração em equivalentes de sacarose de 5% ($n=30$) em média.

Sistema reprodutivo - Foram observados 168 indivíduos de *P. poeppigiana* destes, 81 (48,21%) indivíduos apresentaram flores brevistiladas e 87 (51,79%) flores longistiladas. *Psychotria poeppigiana* formou maior proporção de frutos em polinizações intermorfos e em polinizações naturais, do que nas autopolinizações e em polinizações cruzadas intramorfo (ilegítimas) (Tab. 2). O crescimento completo dos tubos polínicos ocorreu em polinizações cruzadas legítimas (Fig. 3B e 3C), onde, após 12h, os tubos já haviam penetrado o ovário. As autopolinizações e as polinizações cruzadas ilegítimas apresentaram incompatibilidade ao nível do estigma e do estilete (Fig. 3A e 3D). Não houve diferença no crescimento dos tubos polínicos em pistilos autopolinizados e intramorfos polinizados, coletados com 8, 12 e 24h após a polinização.

Em cerca de 40 escavações realizadas em indivíduos de diferentes morfos, encontrou-se 80% deles que apresentaram reprodução vegetativa. A espécie apresentou caule decumbente que, em contato com o substrato, emite raízes adventícias nos nós do caule. Este caule decumbente, que une os indivíduos, após determinado período de tempo se decompõe e isola um novo indivíduo clone.

Polinização - Foram observadas quatro espécies de visitantes nas flores de *P. poeppigiana*: borboleta (1 sp.), abelha (1 sp.) e beija-flores (2 sp.). O beija-flor *Thalurania furcata* (Fig. 4A) foi o principal visitante de *P. poeppigiana*, sendo observado desde o início da floração, até próximo ao fim. Suas visitas foram

Tabela 1. Dados florais de *Psychotria poeppigiana* Mull. Arg. (Rubiaceae) em mata de galeria (Fazenda Marileuza, Uberlândia, Minas Gerais).

Estruturas	Morfotipos					
	Brevistilada			Longistilada		
	x	dp	(N)	x	dp	(N)
Comprimento da flor (mm)	16,50 ±	2,05	(40)	16,10 ±	1,59	(40)
Comprimento da antera (mm) ^a	2,92 ±	0,23	(40)	3,09 ±	0,28	(40)
Comprimento do filete (mm) ^a	14,48 ±	1,92	(40)	9,99 ±	1,09	(40)
Comprimento do estigma (mm) ^a	2,63 ±	0,41	(40)	1,79 ±	0,26	(40)
Comprimento do estilete (mm) ^a	6,48 ±	1,22	(40)	14,97 ±	1,84	(40)
Grãos de pólen por flor ^a	2.190 ±	219,14	(10)	3.480 ±	359,11	(10)
Grãos viáveis (%)	96,6 ±	1,14	(10)	95,2 ±	1,92	(10)
Razão pólen/óvulo ^a	1.095 ±	109,57	(10)	1.740 ±	179,55	(10)
Diâmetro grão de pólen (μm) ^a	83,46 ±	4,03	(30)	63,18 ±	2,90	(30)

^a Diferença entre flores brevistiladas e longistiladas foi significativa ($p < 0,05$), Mann-Whitney

Tabela 2. Experimento de polinizações controladas em flores de *Psychotria poeppigiana* Mull. Arg. (Rubiaceae) em mata de galeria (Fazenda Marileuza, Uberlândia, Minas Gerais).

Tratamento	Morfotipos		Sucesso reprodutivo (%)	
	Brevistilas	Longistilas	Brev	Long
	Fruto/flor	Fruto/flor		
Polinização cruzada legítima	16/21	16/19	76,2	84,2
Polinização cruzada ilegítima	2/18	1/20	11,11	5
Autopolinização manual	1/17	2/15	5,88	13,33
Autopolinização espontânea	2/31	1/30	6,4	3,3
Apomixia	0/21	0/27	0	0
Controle	37/41	33/38	90,2	86,8

mais intensas no período da manhã (Tab. 3), com intervalos de 90 minutos entre as visitas. No período da tarde, as visitas ocorreram em intervalos de até 150 minutos. Os indivíduos machos de *T. furcata* não foram observados. Fêmeas de *T. furcata* chegavam do mesmo lado da planta e visitavam as flores em seqüência similar à da visita anterior. O pólen é depositado em seu bico durante as visitas. O beija-flor

Phaetornis pretrei também visitou flores de *P. poeppigiana*, mas com freqüência inferior. Foi observado que o pólen aderiu na extremidade do bico desta espécie. Foram registradas duas interações agonísticas interespecíficas entre os beija-flores *T. furcata* e *P. pretrei*, quando se coincidiam nas flores. Nessas ocasiões, a espécie *T. furcata* demonstrou agressividade expulsando o indivíduo da espécie

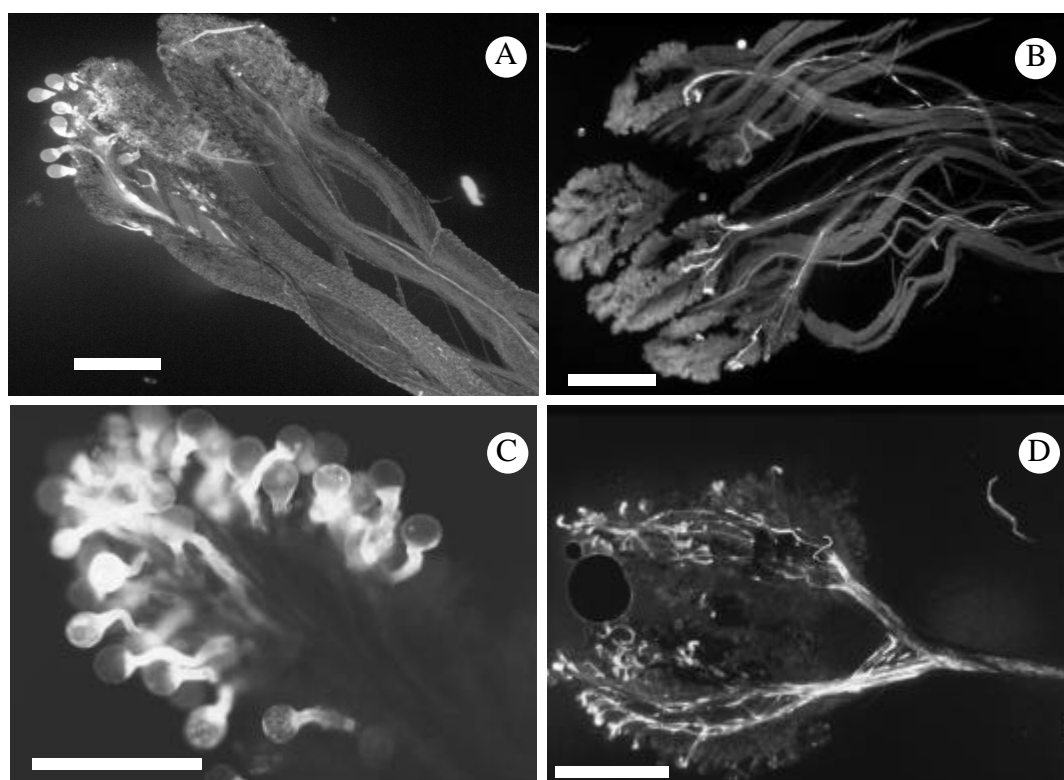


Figura 3. Crescimento de tubos polínicos em vários tratamentos de polinizações manuais em *Psychotria poeppigiana* Mull. Arg. (Rubiaceae) em mata de galeria (Fazenda Marileuza, Uberlândia, Minas Gerais). A. Tubos polínicos impedidos de germinarem no estigma e estilete após polinização cruzada ilegítima - flor longistilada - barra 1mm. B. Grãos de pólen no estigma e tubos polínicos desenvolvendo-se no estilete após polinização cruzada legítima - flor longistilada - barra 1mm. C. Grãos de pólen germinando e tubos polínicos impedidos de se desenvolverem no estilete após autopolinização - flor brevistilada - barra 1mm. D. Tubos polínicos crescendo no estigma e estilete após polinização cruzada legítima - flor brevistilada - barra 1mm. Em todos os tratamentos o material foi coletado 24h após a polinização.

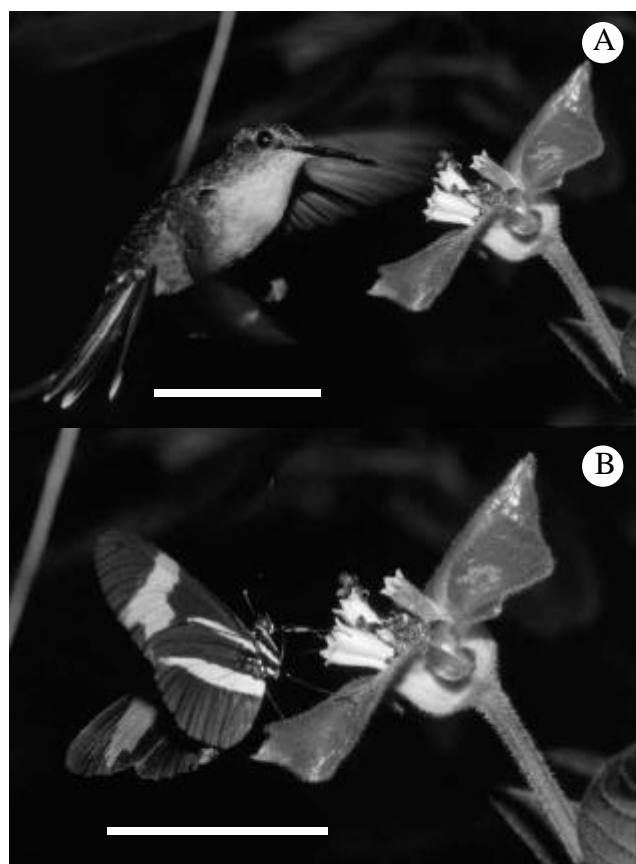


Figura 4. Visitantes de *Psychotria poeppigiana* (Rubiaceae) em mata de galeria (Fazenda Marileuza, Uberlândia, Minas Gerais). A. Fêmea de *Thalurania furcata* (Trochilidae) - barra 3cm. B. *Heliconius erato phylis* (Nymphalidae) - barra 3cm.

P. pretrei das flores. As duas espécies de beija-flores visitavam flores sem distinção de morfotipos. A borboleta *Heliconius erato phylis* (Nymphalidae) (Fig. 4B) foi menos freqüente que *T. furcata*. Suas visitas eram rápidas e ilegítimas, já que visitavam a mesma flor várias vezes sem se deslocar para outros indivíduos.

A espécie de abelha não foi determinada, pois foi observada somente uma vez. Não foi observado nenhum tipo de pilhador nas flores, embora várias

Tabela 3. Visitantes registrados em *Psychotria poeppigiana* Mull. Arg. e intensidade de visitas por intervalo de tempo (Fazenda Marileuza em Uberlândia, MG).

Horário	Beija-flores	Borboletas	Abelhas
6h - 9h	142	32	0
9h - 11h	92	38	11
11h - 13h	79	29	21
13h - 18h	63	22	33
Total	376	121	65

espécies de formigas percorriam as inflorescências. Algumas vezes as formigas entravam no tubo da corola, mas não foram consideradas visitantes florais, assim como um micro-himenóptero que foi observado uma vez.

Discussão

Psychotria poeppigiana, na área estudada, demonstrou possível padrão de floração anual, com duração longa (seis meses). Na Costa Rica esta espécie apresenta padrão de floração contínuo, semelhante ao reportado para outras espécies de Rubiaceae (Newstrom *et al.* 1994; Silva 1995; Grandisioli 1997; Martin-Gajardo 1999). O termo que melhor descreve o padrão de floração de *P. poeppigiana* no local de estudo é “floração extensiva”, caracterizado por Bawa & Beach (1983) para espécies com pequena produção diária individual de flores durante semanas ou meses, caracterizando longa floração. Outro padrão semelhante também comparável ao de *P. poeppigiana* seria o padrão intermediário, descrito por Augspurger (1983), onde a população apresenta muitas flores por longo período. Dez indivíduos apresentaram flores durante todo o ano. A maioria dos indivíduos apresentou sincronia no início e fim de cada fenofase, fato observado em outras espécies de *Psychotria* (Augspurger 1983; Grandisioli 1997).

As flores possuem distília, apresentando variação grande nas alturas de estiletos e anteras entre os indivíduos de mesmo morfotipo (Tab. 1), mostrando que a hercogamia recíproca não é perfeita.

A distribuição agregada apresentada pelos indivíduos de *P. poeppigiana*, devido à elevada taxa de reprodução vegetativa, pode ter papel importante no aumento do atrativo visual e concentração de recursos (Grandisioli 1997) para os agentes polinizadores, uma vez que ocorre concentração de flores em determinado local, formando “moitas”. Mesmo com essa elevada taxa de reprodução vegetativa, a população de *P. poeppigiana* estudada apresentou razão entre os morfos de 1:1. A produção de indivíduos por reprodução vegetativa poderia alterar à proporção esperada para uma população heterostílica, privilegiando um dos morfos que possui maior capacidade e oportunidade de instalação de novos clones (Grandisioli 1997), mas não é o que acontece com a população estudada, já que os dados indicam que *P. poeppigiana* apresenta morfos com sucesso reprodutivo bem semelhante (Tab. 1).

Os experimentos de polinização manual indicam que *P. poeppigiana* é preferencialmente xenógama, apresentando sistema de auto e intramorfo incompatibilidade. Resultados semelhantes como baixa formação de frutos em autopolinização e polinização cruzada ilegítima foram encontrados para outras espécies de Rubiaceae (Sobrevila *et al.* 1983; Lima 1986; Barrett & Shore 1987; Passos & Sazima 1995; Silva 1995; Grandisioli 1997). Estes autores sugerem que o sistema de incompatibilidade nestas espécies não é muito rigoroso, o que pode estar ocorrendo com a população de *P. poeppigiana*, devido a pressões diversas.

A transferência de pólen de anteras de longos filetes para estigmas de longos estiletes é favorecida devido à facilidade no contato por uma gama muito grande de visitantes, enquanto o contrário é dificultado muitas vezes pela morfologia floral (Pailler & Thompson 1997). Desta maneira, flores longistiladas podem ter sua fecundidade aumentada. Este fato não foi observado na população de *P. poeppigiana* estudada, pois não ocorreu diferença na proporção de frutos formados entre os morfos, indicando fluxo simétrico de pólen. A igual proporção de frutos formados entre os morfos e a presença desses morfos florais na área é possível devido ao comportamento dos polinizadores, que visitam flores indistintamente, comprovando a eficiência dos visitantes, principalmente o beija-flor *T. furcata*. Característica observada em muitos estudos para compensar a menor fecundidade de flores brevistiladas, é o dimorfismo no comprimento do estigma, onde as flores brevistiladas possuem estigmas bem maiores que flores longistiladas (Ree 1997), fato observado em *P. poeppigiana*.

A relação pólen/óvulo para os dois morfos de *P. poeppigiana* indica que a espécie é xenógama facultativa (cf. Cruden 1977), não concordando com o resultado obtido, mostrando que a razão pólen/óvulo poderia não estar relacionada ao sistema reprodutivo, embora em taxas mais baixas a espécie estudada formou frutos resultantes de autopolinização, frutos estes resultantes de processos não identificados.

A inibição do crescimento do tubo polínico em espécies distílicas, como demonstrado neste trabalho, é variável entre espécies e entre os morfos de uma mesma espécie (Gibbs 1986; Murray 1990). Na Costa Rica sete espécies de Rubiaceae mostraram diferentes locais de inibição do tubo polínico entre os morfos, enquanto duas espécies apresentaram o mesmo local

de inibição entre os morfos (Bawa & Beach 1983). Murray (1990) também encontrou o mesmo local de inibição entre os morfos de *Luculia gratissima* (Rubiaceae). Esta inibição geralmente ocorre ao nível estigmático, quando proveniente de auto cruzamento e cruzamento intra-mórfico (ilegítimo) em indivíduos brevistílicos. Em auto cruzamentos e cruzamentos ilegítimos em indivíduos longistilados, esta inibição ocorre em locais variados, sendo principalmente no estilete (Bawa & Beach 1983; Barros 1989; Passos & Sazima 1995; Silva 1995; Grandisioli 1997), como registrado para *P. poeppigiana*.

O gênero *Psychotria* possui linhagens derivadas dos gêneros *Cephaelis* e *Palicourea*, os quais apresentam características marcantes da síndrome de ornitofilia (Taylor 1996). As inflorescências terminais, antese diurna, ausência de odor, flores tubulares e padrão de coloração das inflorescências são características de *P. poeppigiana*, que concordam com as descritas para a síndrome de ornitofilia (Faegri & Pijl 1980). Por outro lado, a presença de grandes brácteas na inflorescência pode facilitar a visitação de borboletas, que utilizam as brácteas como plataforma de pouso e apoio durante a retirada de néctar.

Essas visitas de borboletas podem acarretar fluxo assimétrico de pólen, já que introduzindo a cabeça na entrada da corola de flores brevistiladas, elevada carga de pólen, de anteras altas, poderá aderir na cabeça desses insetos. Ao contrário, em sua probóscide a carga de pólen é bem menor quando essas visitas ocorrem em flores longistiladas, com anteras baixas. Conseqüentemente, a deposição de pólen sobre o estigma de flores longistiladas pode ser bem maior que em flores brevistiladas. A transferência de pólen de anteras altas para estigma alto é facilitada pelo contato de uma gama muito maior de visitantes com esses órgãos reprodutivos, enquanto o contrário é dificultado muitas vezes pela morfologia floral (Pailler & Thompson 1997). Esta possível dioícia funcional não foi observada no local de estudo, talvez devido à eficiência na visitação dos beija-flores, que poderiam neutralizar esse fluxo assimétrico de pólen.

Agradecimentos

A Paulo E.A.M. Oliveira, pelo auxílio e pela leitura crítica do manuscrito; a Kléber Del-Claro, pela identificação da espécie de borboleta; a Christian Westerkamp e a Peter E. Gibbs, pelas sugestões.

Referências bibliográficas

- Augspurger, C.K. 1983. Phenology, flowering synchrony, and fruit set of six neotropical shrubs. **Biotropica** **15**(4): 257-267.
- Baker, H.G. 1958. Studies in the reproductive biology of West African Rubiaceae. **Journal of the West African Science Association** **4**: 9-24.
- Barrett, S.C.H. 1992. **Evolution and function of heterostyly**. Springer-Verlag, Berlin.
- Barrett, S.C.H. & Richards, J.H. 1990. Heterostyly in tropical plants. **Memoirs of New York Botanical Garden** **55**: 35-61.
- Barrett, S.C.H. & Shore, J.S. 1987. Variation and evolution of breeding systems in *Turnera ulmifolia* L. complex (Turneraceae). **Evolution** **41**: 340-354.
- Barros, M.A.G. 1989. **Studies on the pollination biology and breeding systems of some genera with sympatric species in the Brazilian Cerrados**. PhD thesis, University of St. Andrews, Scotland. UK.
- Bawa, K.S. & Beach, J.H. 1983. Self-incompatibility systems in the Rubiaceae of a tropical lowland wet forest. **American Journal of Botany** **70**: 1281-1288.
- Burger, W.C. & Taylor, C.M. 1993. Flora costaricensis. **Fieldiana** **33**: 1-333.
- Contreras, P.S. & Ornelas, J.F. 1999. Reproductive conflicts of *Palicourea padifolia* (Rubiaceae) a distylous shrub of a tropical cloud forest in Mexico. **Plant Systematics and Evolution** **219**: 225-241.
- Cruden, R.W. 1977. Pollen-ovule ratios: a conservative indicator of breeding systems in flowering plants. **Evolution** **31**: 32-46.
- Davis, A.P.; Bridson, D.; Jarvis, C. & Govaerts, R. 2001. The typification and characterization of genus *Psychotria* L. (Rubiaceae). **Botanical Journal of the Linnean Society** **135**: 35-42.
- Faegri, K. & Pijl, L. van der. 1980. **The principles of pollination ecology**. Pergamon Press, Oxford.
- Fournier, L. 1974. Un método cuantitativo para la medición de características fenológicas en árboles. **Turrialba** **24**(4): 422-423.
- Ganders, F.R. 1979. The biology of heterostyly. **New Zealand Journal of Botany** **17**: 607-35.
- Gibbs, P.E. 1986. Do homomorphic and heteromorphic self-incompatibility systems have the same sporophytic mechanism? **Plant Systematics and Evolution** **154**: 285-323.
- Grandisioli, E.A.C. 1997. **Biologia Reprodutiva e Estrutura da População de *Psychotria suterella* Muell. Arg. (Rubiaceae) em um fragmento de Mata secundária em São Paulo (SP)**. Dissertação de Mestrado. Universidade de São Paulo.
- Grantsau, R. 1989. **Os beija-flores do Brasil**. Expressão e Cultura, Rio de Janeiro.
- 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. & Inouye, D.W. 1993. **Techniques for pollination biologists**. University Press of Colorado, Niwot.
- Kohn, J.R. & Barrett, S.C.H. 1992. Experimental studies on the functional significance of heterostyly. **Evolution** **46**(1): 43-55.
- Lima, H.A. 1986. **Contribuição ao estudo da biologia floral, da fenologia e do sistema de reprodução de *Psychotria leiocarpa* Cam. et Schl. (Rubiaceae)**. Dissertação de Mestrado. Rio de Janeiro, Universidade Federal do Rio de Janeiro.
- Lloyd, D.G. & Webb, C.J. 1992. The evolution of heterostyly. In: S.C.H. Barrett (ed.). **Evolution and Function of Heterostyly**. Springer Verlag.
- Martin, F.N. 1959. Staining and observing pollen tubes in the style by means of fluorescence. **Stain Technology** **34**: 125-128.
- Martin-Gajardo, I.S. 1999. **Padrões fenológicos de Rubiaceae no sub-bosque de Floresta Atlântica**. Dissertação de Mestrado. Universidade Estadual Paulista.
- Murray, B.G. 1990. Heterostyly and pollen-tube interactions in *Luculia gratissima* (Rubiaceae). **Annals of Botany** **65**: 691-698.
- Newstrom, L.E.; Frankie, G.W. & Baker, H.G. 1994. A new classification for plant phenology based on flowering patterns in lowland tropical rain forest trees in La Selva, Costa Rica. **Biotropica** **26**(2): 141-159.
- Pailler, T.; Humeau, L. & Figier, J. 1998. Reproductive trait variation in the functionally dioecious and morphologically heterostylous island endemic *Chassalia corallioides* (Rubiaceae). **Biological Journal of the Linnean Society** **64**: 297-313.
- Passos, L. & Sazima, M. 1995. Reproductive biology of the distylous *Manettia luteo-rubra* (Rubiaceae). **Botanic Acta** **108**: 309-313.
- Ree, R.H. 1997. Pollen flow, fecundity and the adaptive significance of heterostyly in *Palicourea padifolia* (Rubiaceae). **Biotropica** **29**(3): 298-308.
- Richards, A.J. 1986. **Plant breeding systems**. Allen & Unwin, London.
- Silva, A.P. 1995. **Biologia Reprodutiva e Polinização de *Palicourea rigida* H.B.K. (Rubiaceae)**. Dissertação de Mestrado. Universidade de Brasília.
- Sobrevila, C.; Ramirez, N. & Enrech, N.X. 1983. Reproductive biology of *Palicourea fendleri* and *P. petiolaris* (Rubiaceae) heterostylous shrubs of a tropical cloud forest in Venezuela. **Biotropica** **15**: 161-169.
- Taylor, C.M. 1996. Overview of Psychotrieae (Rubiaceae) in the Neotropics. **Opera Botanica Belgica** **7**: 261-270.