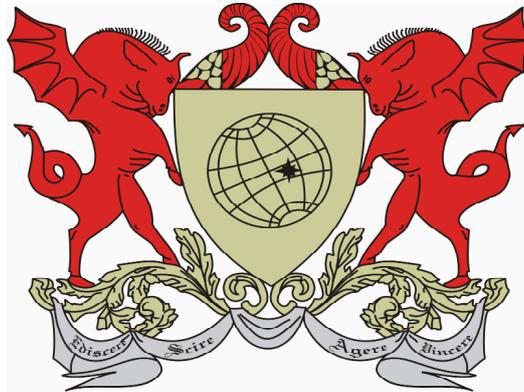


BIOLOGIA REPRODUTIVA EM ANGIOSPERMAS: SÍNDROMES FLORAIS, POLINIZAÇÃO E SISTEMAS REPRODUTIVOS SEXUADOS



Milene Faria Vieira
Rúbia Santos Fonseca



Universidade Federal de Viçosa

Reitora

Nilda de Fátima Ferreira Soares

Vice-Reitor

Demetrius David da Silva

Conselho Editorial

Andréa Patrícia Gomes

João Batista Mota

José Benedito Pinho

José Luiz Braga

Tereza Angélica Bartolomeu



Diretor
Frederico Vieira Passos

Coordenadoria de
Educação Aberta e a Distância

**Ficha catalográfica preparada pela Seção de Catalogação e
Classificação da Biblioteca Central da UFV**

V658b 2014	<p>Vieira, Milene Faria, 1959- Biologia reprodutiva em angiospermas : síndromes florais, polinizações e sistemas reprodutivos sexuados [Recurso eletrônico] / Milene Faria Vieira, Rúbia Santos Fonseca. – Viçosa, MG : Ed. UFV, 2014. 24 p. : il. color. ePUB. - (ISSN 2179-1732 ; n. 26)</p> <p>Referências bibliográficas: p. 33-34</p> <p>1. Ecologia florestal. 2. Biologia floral. 3. Floresta estacional semidecidual. 4. Recursos florais I. Fonseca, Rúbia Santos, 1984-. II. Universidade Federal de Viçosa. Reitoria. Coordenadoria de Educação Aberta e a Distância. III. Título.</p> <p>CDD 22. ed. 577.3</p>
---------------	--

SUMÁRIO

APRESENTAÇÃO	
I. INTRODUÇÃO	8
II. MORFOLOGIA FLORAL	9
III. ATRIBUTOS FLORAIS VERSUS POLINIZADORES	11
IV. SEXO DAS FLORES E DAS PLANTAS	23
V. POLINIZAÇÃO E SISTEMAS REPRODUTIVOS	28
VI. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	33

APRESENTAÇÃO

A morfologia das flores em angiospermas é comumente utilizada como fonte de caracteres taxonômicos para identificar famílias, gêneros e espécies. Entretanto, para as plantas, as peculiaridades da morfologia de cada flor são a garantia do seu sucesso reprodutivo sexuado. Para nós, saber interpretar essas peculiaridades permite visualizar o verdadeiro significado dos atributos florais. Os estudos que envolvem estratégias e mecanismos relacionados à reprodução sexuada das plantas estão inseridos na área denominada Biologia Reprodutiva.

Os estudos em Biologia Reprodutiva no Brasil iniciaram-se em 1960, bem mais tarde que os realizados por pesquisadores pioneiros estrangeiros, como o botânico alemão Rudolph Jacob Camerarius (1665-1721) e o naturalista britânico Charles Darwin (1809-1882). Esse aparente descaso por parte dos pesquisadores brasileiros talvez tenha sido consequência do nosso histórico agrônomo, pois só as plantas cultivadas (e muitas delas exóticas) tinham prioridade nas pesquisas. Tal visão persiste até os dias atuais, mas felizmente com menos força. As espécies nativas têm tido “a sua vez”, à medida que as informações sobre elas são divulgadas, incluindo seus valores na medicina, na indústria, etc.

Ao longo dos quase 60 anos de estudos em Biologia Reprodutiva com espécies da flora brasileira, foram realizadas descobertas inéditas sobre o modo de reprodução sexuada em representantes de diferentes famílias. Entretanto, devido à grande diversidade da flora, há muito para se fazer. Soma-se à carência de estudos, a de pesquisadores que se especializaram nessa área, se comparados àqueles de outras áreas da Botânica. O reflexo desse panorama é a escassez de textos, na literatura brasileira, com informações básicas sobre o assunto. Ainda hoje, a maior parte dos livros disponíveis está na língua inglesa e são exemplificados com espécies da flora de outras regiões, em especial de clima temperado.

Desde 1960, sabe-se que a flora tropical é predominantemente zoófila, ou seja, polinizada por animais. Estes, em razão da mobilidade, cobrem a distância entre plantas de uma mesma espécie realizando o fluxo gênico, por meio da polinização cruzada. O conhecimento desse mecanismo de polinização é essencial para o manejo de espécies vegetais tropicais, pois as plantas não são indivíduos autossustentáveis. A maioria delas, em especial as arbóreas, depende de polinizadores para completar o seu ciclo reprodutivo sexuado, que é a produção de frutos e sementes. Portanto, o mutualismo entre as flores e os seus polinizadores deve ser considerado em ações que visem conservar as espécies e comunidades vegetais.

Para contribuir com a área da Biologia Reprodutiva no Brasil, desenvolvemos este material didático, que fornece informações básicas aos alunos da graduação e pós-graduação. Para a ilustração das flores, foram utilizadas plantas nativas de Floresta Estacional Semidecidual (Mata do Paraíso, Viçosa, Zona da Mata de Minas Gerais) e as comumente encontradas em jardins.

Após a leitura deste material, esperamos que o aluno consiga dimensionar a complexidade dos elos entre plantas e seus polinizadores, enxergar as suas belezas e - quem sabe - possa ser estimulado o suficiente para atuar profissionalmente como biólogo da polinização. Aqui não serão abordados outros elos, que são as plantas e os seus dispersores, porque esse assunto é outra história. Por falar em história, concluímos esta apresentação com um conto, que expressa, de forma lúdica, a interdependência entre as plantas e os seus polinizadores, que garante o futuro das nossas matas.

MILENE FARIA **VIEIRA**
RÚBIA SANTOS **FONSECA**

EU, ABELHA, ABELHUDA? – UMA ESTÓRIA REAL

POR MILENE FARIA VIEIRA

Tenho que me apresentar, pois poucos me conhecem e sabem onde moro. Vivo em matas tropicais, ou melhor, no que sobrou delas. Fico triste ao pensar no futuro dos meus filhos, netos, bisnetos... Parece que exagerei, não é? Não, não! A minha morada diminui a cada dia, para dar lugar às vontades dos homens, que nunca estão satisfeitos com o que já têm.

Só de pensar nessas coisas, acabo esquecendo de me apresentar. Sou um inseto, chamado abelha, mas não sou muito conhecida. Tenho muitas primas abelhas que são mais conhecidas. É o caso da prima africana, abelha melífera, que produz o mel. Ela é mais conhecida, embora não seja uma abelha brasileira, como eu! Por isso, resolvi me apresentar e mostrar o meu serviço diário, que não é produzir mel, mas ajudar a produzir vários tipos de frutos e sementes de plantas das nossas matas. Assim, conservo a minha morada e ofereço comida aos meus vizinhos, pássaros e macacos, em forma de saborosos frutos.

Como vocês sabem as plantas não andam e nem voam como nós, abelhas. Por isso, elas precisam de ajuda para produzir seus frutos e sementes. Eu sou um desses ajudantes. Além de mim, outras abelhas, beija-flores, borboletas, moscas, besouros e morcegos também ajudam, mas cada um escolhe as plantas de que mais gosta.

Na verdade essa ajuda é mútua, pois as plantas também nos ajudam. Elas florescem e suas flores nos fornecem água com açúcar, o néctar, que eu adoro! Outras flores não fornecem o néctar, mas nelas podemos coletar o pólen, que corresponde para nós ao bife de vocês!

Eu sou uma abelha que, além do néctar e pólen, coleta resina em algumas plantas, também produzida em flores. Sabiam disso? Posso dizer que sou sofisticada: uso a resina para vedar as paredes de minha casa.

Sobre essas andanças pelas flores, tenho mais um segredinho para contar. O meu marido não vai gostar, mas vou contar. Quando ele quer me agradar, ele busca em algumas flores o seu perfume e o usa para me conquistar. Somos, além de sofisticados, exigentes também. Afinal, dependemos das flores, de diferentes plantas, para nos fornecer quatro tipos de recursos: o néctar e o pólen, que nos alimentam; a resina, que nos protege, e o perfume, que nos deixa apaixonados!

E o que dou em troca às plantas? Não sou egoísta e, como já disse, é uma relação mútua. Eu busco recursos e, ao mesmo tempo, faço, durante meu voo entre as flores, o que as plantas imóveis não podem fazer: a polinização, ou seja, transporto grãos de pólen das anteras para o estigma das flores. Desse modo, nascem os frutos e as sementes. Faço, portanto, o serviço da polinização e sou um agente polinizador.

Mas vocês podem me perguntar: como sei quais são as plantas que estão precisando do meu serviço? Elas me enviam sinais visuais e olfativos por meio de flores coloridas e perfumadas. Não é assim que vocês veem e sentem as flores? Pois é, todo esse luxo é produzido para mim. Sou mesmo sofisticada!

Ainda não disse o meu nome. Sempre me perco em pensamentos, que já não são apenas sobre os meus serviços diários, mas em como manter esses serviços se minha morada diminui a cada dia. Às vezes, quando acordo e vou visitar as flores, das várias plantas floridas do dia, sou surpreendida com uma delas no chão, derrubada, com as flores murchas e sem odor. Sinto uma profunda tristeza por saber que não produzirão mais frutos e sementes! Estou sempre perdendo amigos! Fico sem rumo e sem saber o porquê dessa maldade, mas tenho que continuar a trabalhar...

Por causa das minhas sofisticações, a mata onde moro tem que estar cheia de plantas. À medida que ela é destruída e alterada, fica mais difícil conseguir o que preciso para me manter e a minha família. Já vi muitos vizinhos irem embora por falta de casa ou de alimentos.

Vocês sabiam que existe o verbo *abelhudar*? Pode-se considerar um elogio para nós abelhas! Mas não é. *Abelhudar* significa intrometer-se em algo que não nos diz respeito ou, resumindo, portar-se como abelhudo. E eu pergunto: quem é o abelhudo?

Ah! O meu nome? Vocês me chamam de *Eufriesea* - escrito assim mesmo, em itálico. Meu nome completo? *Eufriesea violacea*. É assim que poucos me conhecem.

INTRODUÇÃO

As flores são estruturas reprodutivas sexuadas das angiospermas, pois produzem gametas masculino e/ou feminino. A fusão dos gametas (**singamia**) resulta na produção de frutos e sementes, que dão origem a uma nova geração de plantas.

As flores são produzidas no período da floração, que varia de acordo com cada espécie.

A morfologia e a biologia das flores estão diretamente relacionadas aos seus mecanismos de polinização e reprodução.

Para esclarecer a diversidade de mecanismos, é necessário conhecer: a morfologia floral; os atributos florais e polinizadores; sexo das flores e das plantas; os tipos de polinização e os de sistemas reprodutivos. Cada um desses itens será abordado a seguir.

MORFOLOGIA FLORAL

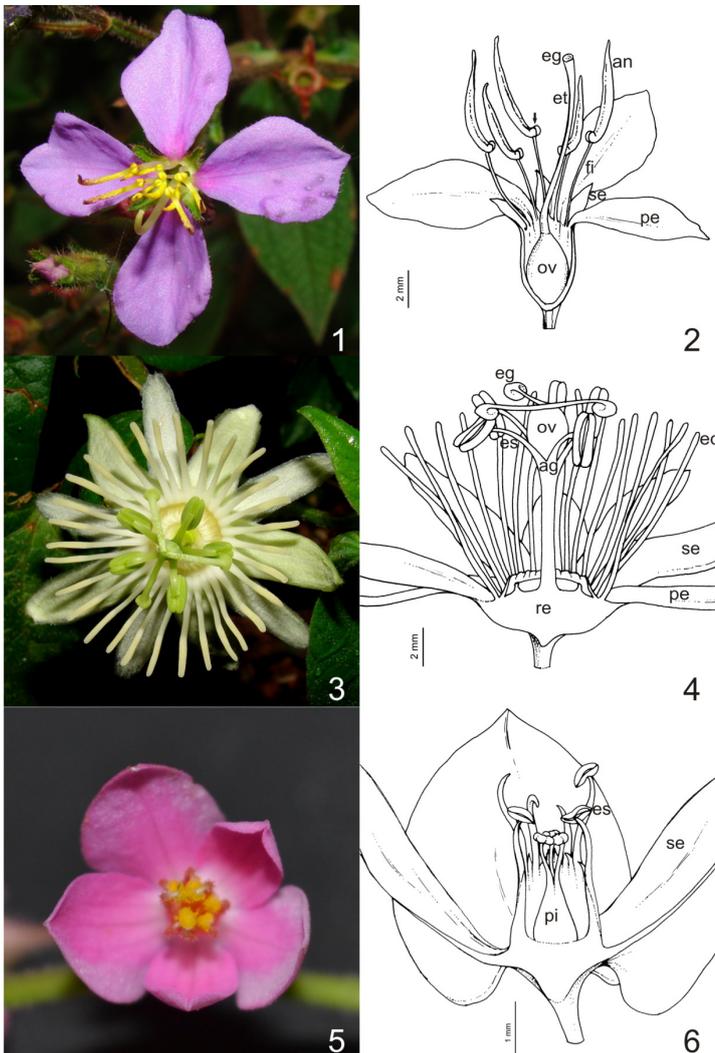
A flor é considerada completa quando tem cálice, corola, androceu, gineceu (Figuras 1-2).

Esses conjuntos são denominados verticilos florais e, comumente, ficam dispostos em círculos concêntricos sobre um receptáculo (Figura 4).

A maioria das angiospermas apresenta flores completas (Figuras 1-4); nas flores incompletas um (Figuras 5-6) ou mais verticilos podem faltar.

O **cálice** é o primeiro verticilo da flor (ocupa o círculo mais externo), constituído por elementos denominados sépalas. A **corola**, o próximo verticilo, é constituída por elementos denominados pétalas. Cálice e corola, em conjunto, formam o perianto, ou seja, órgãos estéreis que se localizam ao redor (peri) da flor (anthos). A flor propriamente dita, portanto, é composta pelo **androceu**, órgão masculino, e/ou pelo **gineceu**, órgão feminino.

O **perianto** pode apresentar seus elementos livres (dialissépalo ou dialipétalo) ou unidos entre si (gamossépalo ou gamopétalo). **Corola gamopétala** tende a apresentar um tubo floral (curto ou longo), que confere à flor um efeito de profundidade, e os órgãos sexuais podem localizar-se dentro desse tubo (Figuras 32-33, 40). **Corola dialipétala** comumente não confere à flor o efeito de profundidade e ela apresenta-se rasa (Figuras 3-4, 46). Outra característica da corola é a sua simetria: actinomorfa (simetria radial, Figuras 1,3) ou zigomorfa (simetria bilateral, Figuras 27,40).



Figuras 1-6. Flores. 1-2. *Tibouchina cerastifolia* Cogn. (Melastomataceae). 1. Flor completa em vista frontal. 2. Corte longitudinal da flor: observe o filete, conectivo apendiculado (seta) e antera, que formam o estame; e o ovário, estilete e estigma, que formam o pistilo. 3-4. *Passiflora capsularis* L. (Passifloraceae). 3. Flor completa em vista frontal. 4. Corte longitudinal da flor: observe os elementos da coroa; o androceu e gineceu sobre uma coluna denominada androginóforo; e o pistilo com três estigmas, três estiletes e o ovário. 5-6. *Antigonum leptopus* Hook. & Arn. (Polygonaceae). 5. Flor incompleta, pela ausência da corola, em vista frontal. 6. Corte longitudinal da flor (**ag**: androginóforo, **an**: antera, **ec**: elemento da coroa, **eg**: estigma, **es**: estame, **et**: estilete, **fi**: filete, **ov**: ovário, **pe**: pétala, **pi**: pistilo, **re**: receptáculo, **se**: sépala).

A **corona**, encontrada em poucas famílias de angiospermas, é o terceiro verticilo localizado entre a corola e o androceu (Fig. 3-4). É constituída por elementos da corona (Figuras 4, 14).

O **androceu** é comumente o terceiro verticilo (na ausência da corona), constituído por estames. Cada **estame** é formado pelo filete, conectivo, nem sempre aparente, e antera (Figuras 1-2), onde se formam os grãos de pólen. A **antera** é constituída, comumente, por duas tecas. As tecas abrem-se por fendas longitudinais, poros apicais (Figura 47) ou valvas, para a liberação do pólen, que contém os gametas masculinos. Nas flores com androceu, o número de estames varia de um a muitos (Figura 46). Em algumas flores há estame não-funcional (não produz pólen ou produz pólen malformado, Duarte-Silva et al., 2010), denominado de estaminódio.

O **gineceu** é o último verticilo (comumente o quarto, na ausência da corona), constituído por carpelos representados por um (Figuras 2, 4, 6) ou vários pistilos. Cada pistilo tem ovário, dentro do qual se encontram os óvulos, estilete e estigma (Figura 2). Os óvulos contêm o saco embrionário e encontram-se ligados ao ovário pela placenta. O estilete comumente posiciona-se sobre o ovário (estilete terminal) e o estigma, local onde são depositados os grãos de pólen (na ocasião da polinização), pode ser único (Figura 2) ou em número variável, mais comumente, dois ou três (Figuras 3-4) - nesse último caso, a flor apresenta mais de uma área receptiva de pólen.

Na flor polinizada e fecundada, o ovário resulta em fruto e os óvulos em sementes. Em algumas flores pode ser observado pistilo não-funcional (não produz fruto, Silva et al., 2008) denominado pistilódio (Figura 65).

As flores com um pistilo dispõem de um carpelo (unicarpelar) ou mais de um carpelo e, nesse caso, o gineceu é gamocarpelar (carpelos fundidos em um único pistilo). Essas flores produzem um fruto. As flores com mais de um pistilo são dialicarpelares (carpelos livres entre si) e, conseqüentemente, cada pistilo tem um carpelo. Essas flores produzem mais de um fruto, que na maturidade podem permanecer livres entre si ou, durante o processo de frutificação, unir-se em uma única estrutura.

ATRIBUTOS FLORAIS VERSUS POLINIZADORES

Diferentemente dos animais, as plantas não se movimentam. Assim, a troca de genes entre as flores, de uma mesma espécie, é realizada por polinizadores bióticos (zoofilia) ou abióticos (vento ou água). Nas regiões tropicais predomina a polinização biótica (detalhes em Vieira et al., 2012a) e a diversidade de atributos florais e de animais polinizadores é inimaginável para muitos.

Essa diversidade é possível, pois, ao longo da evolução, se desenvolveram adaptações mutualísticas, envolvendo as flores e seus polinizadores. Assim, certos atributos florais estão comumente associados à atração de determinados polinizadores.

O conjunto de atributos florais comuns a determinado grupo de polinizadores (por exemplo, abelhas ou beija-flores) é denominado síndrome floral ou de polinização (Faegri & van der Pijl, 1979, Tabela 1).

Para identificar a síndrome de polinização, é necessário analisar, além dos atributos florais, as características morfológicas e comportamentais dos polinizadores.

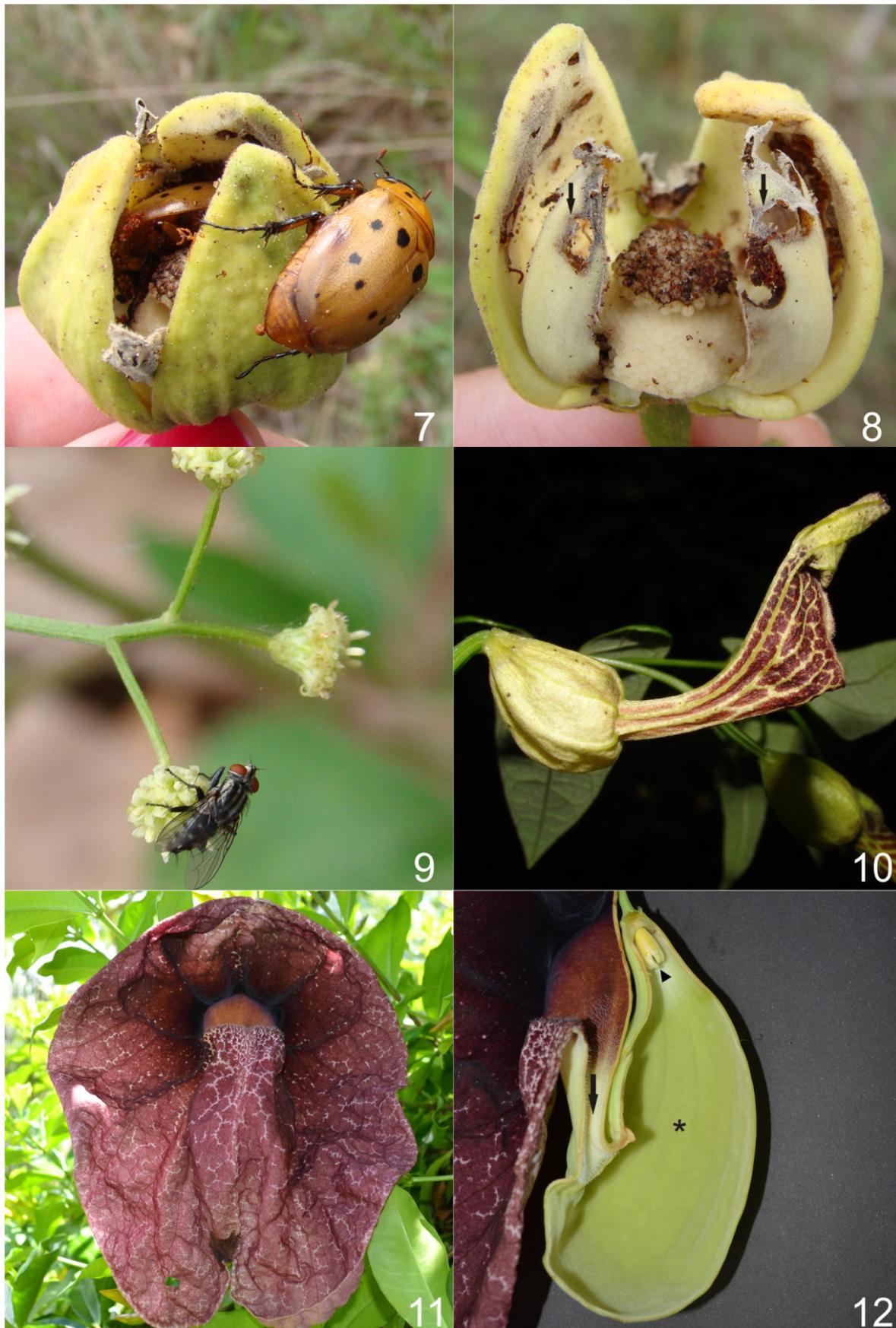
Os principais grupos de polinizadores (Tabela 1) nos trópicos são os insetos - besouros (síndrome da cantarofilia, Figuras 7-8), moscas (miiofilia, Figura 9, ou sapromiiofilia, Figuras 10-12), vespas (Vieira & Shepherd, 1999) e abelhas (melitofilia, Figuras 13-18), borboletas (psicofilia, Figuras 19-24), mariposas noturnas (falenofilia, Figura 25) e os esfingídeos (esfingofilia, Figuras 26-29) - e os vertebrados: beija-flores (ornitofilia, Figuras 30-35), morcegos (mamíferos voadores; quiropterofilia, Figuras 36-37) e, mais raramente, diversos outros mamíferos não voadores.

É importante ressaltar que as síndromes florais são ferramentas que auxiliam na identificação de grupos de polinizadores.

A identidade taxonômica do(s) polinizador(es) depende de estudos realizados *in situ* (nas populações naturais das espécies estudadas) e da sua coleta (respeitando as leis vigentes) para a determinação da(s) espécie(s) por especialistas. Ressalta-se também que nem todos os visitantes florais atuam como polinizadores. Nesse caso, ao visitar a flor, o visitante não contata as anteras e/ou o estigma - comportamento esperado para que ocorra a polinização.

Polinizadores		Características florais					Síndromes
Grupo	Período de atividade	Antese	Da corola e outras	Cor	Odor	Recurso	
Besouros	Diurno ou noturno	Diurna ou noturna	Actinomorfa, com os órgãos sexuais expostos ou flores com câmara de polinização	Pálida, incluindo esverdeada, branca e creme	Suave ou forte à noite	Partes florais, incluindo corola e estames	Cantarofilia
Moscas	Diurno	Diurna	Actinomorfa, aberta e com os órgãos sexuais expostos ou flores armadilhas	Pálida, incluindo purpúrea	Suave ou forte (pútrido)	Néctar e pólen	Miiofilia/ Sapromiiofilia
Abelhas	Diurno	Diurna	Actinomorfa e aberta ou zigomorfa, tubulosa e com plataforma de pouso	Viva, incluindo amarela, azul e lilás (nunca vermelha)	Suave	Néctar, pólen, óleo, resina ou substâncias odoríferas	Melitofilia
Borboletas	Diurno	Diurna	Actinomorfa, corola longo-tubulosa e na posição ereta	Viva, incluindo vermelha	Suave	Néctar	Psicofilia
Mariposas	Noturno	Noturna	Actinomorfa, tubulosa (tubo muito longo) e na posição horizontal ou pendente, ou ainda flores longo-calcaradas	Pálida, incluindo branca e branco-esverdeada	Forte (adocicado)	Néctar	Falenofilia/ Esfingofilia
Beija-flores	Diurno	Diurna	Principalmente actinomorfa, tubulosa e na posição horizontal ou pendente	Viva, incluindo vermelha associada à amarela	Ausente	Néctar	Ornitofilia
Morcegos	Noturno	Noturna	Actinomorfa ou zigomorfa, flor grande, resistente, posicionada fora da folhagem	Pálida, principalmente branca	Forte (fruto em decomposição)	Néctar	Quiropterofilia
Outros mamíferos (marsupiais, ratos e macacos)	Diurno ou noturno	Diurna ou noturna	Flor grande e resistente	Variada	Variado	Néctar, pólen ou partes florais	-

Tabela 1: Polinizadores, seu período de atividade, características florais e nome das síndromes de polinização para cada grupo de polinizadores



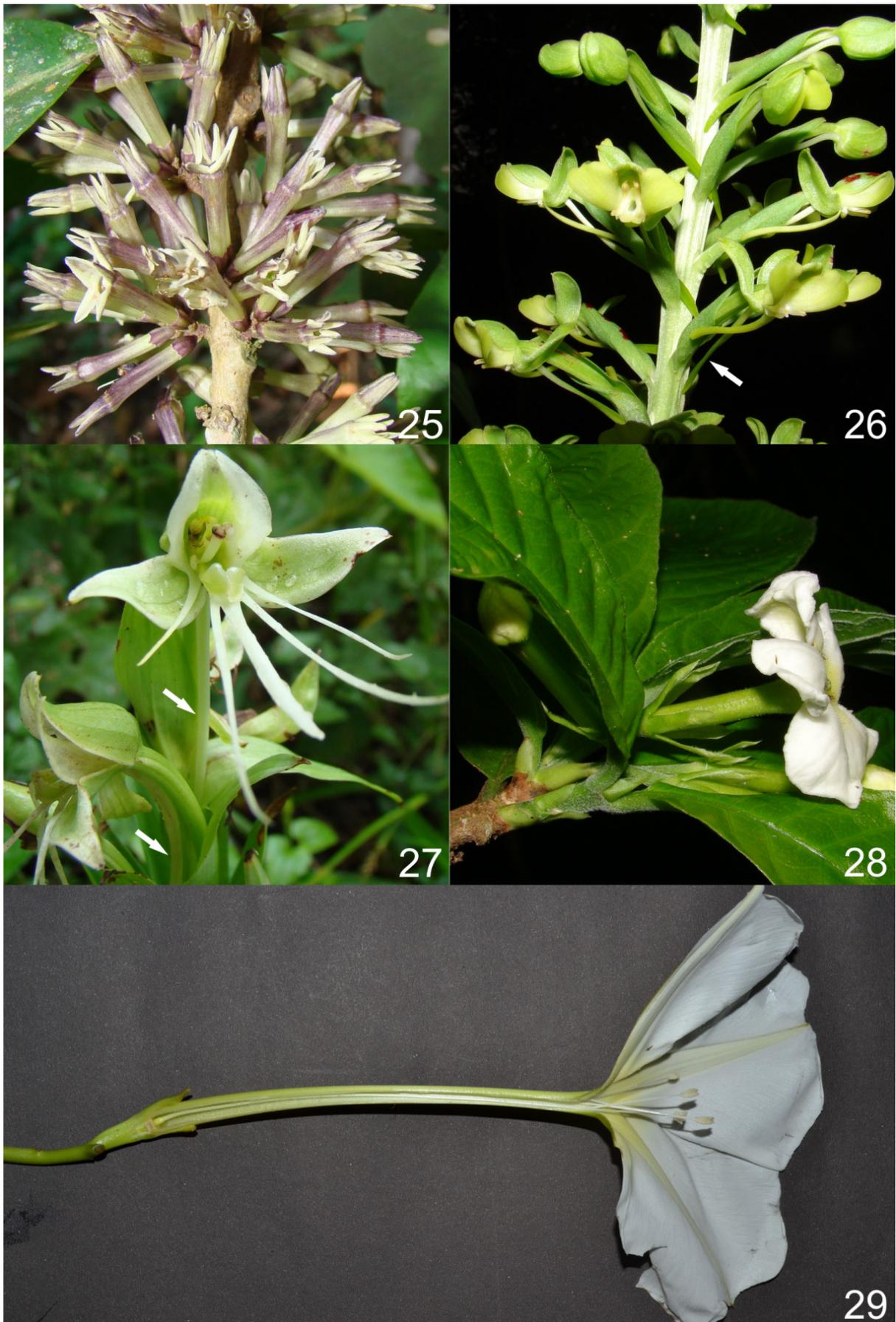
Figuras 7-12. Síndromes de polinização. 7-8. Cantarofilia. 7. Flor de *Annona* sp. (Annonaceae) visitada por besouros escaravelhos (*Cyclocephala* sp., Scarabaeidae). 8. Flor com pétala externa removida; observe porções das pétalas consumidas pelos besouros (seta). 9. Miiófilia. 9. Inflorescência de *Baccharis* sp. (Asteraceae) visitada por mosca. 10-12. Sapromiiofilia. 10. Flor armadilha de *Aristolochia* sp. (Aristolochiaceae) em vista lateral. 11. Flor armadilha de *Aristolochia gigantea* Mart. Zucc. em vista frontal. 12. Corte longitudinal da flor: observe o tubo (seta) que dá acesso ao utrículo (espaço interno da flor indicado pelo *) e aos órgãos sexuais (ponta da seta).



Figuras 13-18. Síndrome de polinização: melitofilia. 13. Flor de *Neomarica* sp. (Iridaceae). 14. Flor de *Passiflora amethystina* J. C. Mikan (Passifloraceae): observe elementos da coroa coloridos de branco, na porção basal, e de roxo, na porção restante. 15. Flores de *Ocimum* sp. (Lamiaceae) visitada pela abelha *Apis mellifera*. 16. Inflorescência de *Tilesia baccata* (L.) Pruski (Asteraceae) visitada por abelha com pólen depositado na corbícula (estrutura localizada no terceiro par de pernas). 17. Flores de *Ocidium pumilum* Lindl. (Orchidaceae) visitadas pela abelha *Tetrapteris* sp. 18. Flores de *Catasetum hookeri* Lindl: observe abelha euglossínea (seta) em voo defronte às flores. 13-15. Flores nectaríferas. 16. Flores néctar-poliníferas. 17. Flores-de-óleo. 18. Flores-de-perfume.



Figuras 19-24. Síndrome de polinização: psicofilia. 19. Inflorescências de *Lantana camara* L. (Verbenaceae). 20. Flores de *Stachytarpheta* sp. (Verbenaceae). 21. Flor de *Brunfelsia brasiliensis* (Spreng.) L. B. Sm. & Downs (Solanaceae). 22. Inflorescências de *Bidens segetum* Mart. ex Colla (Asteraceae). 23. Flor (vista frontal) e botão floral (vista lateral) de *Oeceoclades maculata* (Lindl.) Lindl. (Orchidaceae); no botão floral, observe o calcar (*). 24. Inflorescências de *Adenostemma brasilianum* (Pers.) Cass. visitadas por borboleta Nymphalidae: Ithomiinae (Cruz et al., 2012).



Figuras 25-29. Síndromes de polinização. 25. Falenofilia. Flores de *Cestrum schlechtendalii* G. Don (Solanaceae). 26-29. Esfingofilia. 26. Flores calcaradas (seta indicando o calcar) de *Habenaria petalodes* Lindl. (Orchidaceae). 27. Flores calcaradas (setas indicando o calcar) de *Habenaria macronectar* (Vell.) Hoehne (Orchidaceae). 28. Flor de *Randia ferox* (Cham. & Schltdl.) DC. (Rubiaceae). 29. Flor de *Ipomoea alba* L. (Convolvulaceae) cortada longitudinalmente.



Figuras 30-35. Síndrome de polinização: ornitofilia. 30. Inflorescência de *Justicia scheidweileri* V.A.W.Graham (Acanthaceae) com brácteas rosa e flores roxas. 31. Inflorescência de *Aechmea lamarchei* Mez (Bromeliaceae), com brácteas vermelhas e flores amarelas. 32. Flores de *Corymborkis flava* (Sw.) Kuntze (Orchidaceae). 33. Flores de *Palicourea marcgravi* A. St.-Hil. (Rubiaceae). 34. Flor de *Centropogon cornutus* (L.) Druce (Campanulaceae) 35. Inflorescência de *Mutisia speciosa* Aiton ex Hook. (Asteraceae) visitada por beija-flor.



Figuras 36-37. Síndrome de polinização: quiropterofilia. 36. Flor de *Luehea grandiflora* Mart. & Zucc. (Malvaceae). 37. Inflorescência de *Mabea fistulifera* Mart. (Euphorbiaceae), visitada por *Artibeus lituratus* (Vieira & Carvalho-Okano, 1996): as setas indicam os locais de deposição de pólen no corpo do morcego.

Os atributos florais mais importantes para identificar os prováveis polinizadores e, conseqüentemente, a síndrome floral, são: a antese (período desde a abertura da flor até a sua senescência); características da corola (às vezes, do cálice); cor e odor, e o recurso (recompensa produzida pela flor e “oferecida” ao polinizador) (Tabela 1).

Esses atributos estão, respectivamente, associados: à biologia do polinizador (atividade diurna ou noturna versus antese diurna ou noturna); à reciprocidade entre forma e tamanho da corola e o tamanho, incluindo as dimensões do aparelho bucal, e comportamento de visita dos polinizadores; à atratividade das flores, e aos hábitos alimentares e/ou comportamentais de cada grupo de polinizador.

Alguns atributos são indicativos diretos do(s) grupo(s) de polinizador. A antese noturna, por exemplo, geralmente exclui todos os polinizadores com hábito diurno. A cor e o odor também são atributos que, comumente, se relacionam com o período de atividade dos polinizadores: a cor viva (vermelha, amarela ou lilás) é atrativo importante para os que apresentam atividade diurna (Figuras 13, 19, 31) e essa importância é substituída pelo odor para os que apresentam atividade noturna. Por isso, as flores com antese noturna, geralmente, são pálidas (brancas ou branco-esverdeadas; Fig. 28-29) e exalam odores fortes. A estrutura responsável pela produção de odor é denominada osmóforo. O verticilo floral que tem os osmóforos nem sempre é identificado pela análise direta da morfologia. Para identificá-lo, basta realizar um teste químico simples, que é mergulhar a flor em uma solução de vermelho-neutro e verificar as estruturas que apresentaram afinidade por esse corante (Dafni et al., 2005; Figuras 38-39).



Figuras 38-41. Atributos florais: odor, indicado pela localização do osmóforo, e cor. 38-39. Odor. 38. Flor de *Passiflora suberosa* L. (Passifloraceae): observe a coroa com elementos de cor verde. 39. A mesma flor, após teste com vermelho neutro, que demonstrou que a coroa tem osmóforos (verticilo responsável pela produção do odor). 40-41. Cor. 40. Flor melitófila de *Mendoncia puberula* Mart. (Acanthaceae): observe o local de pouso, caracterizado pela zigomorfia da corola, e guias de cor (riscas na corola de coloração avermelhada), que orientam visualmente o polinizador ao pousar e visitar a flor. 41. Inflorescência da ornitófila *Heliconia angusta* Vell. (Heliconiaceae): observe a combinação de cores entre as brácteas, vermelhas, e flores, amarelas.

Outros atributos:

- flor zigomorfa - com pétala(s) maior(es) que as demais que funciona como um local de pouso (plataforma de pouso) e guias de cor (Fig. 40) -, é exclusiva para as abelhas;
- ausência de odor e flores ou inflorescências com coloração vermelha e/ou amarela (Figura 41) é exclusiva para os beija-flores;
- flores com tubos estreitos e muito longos (Figura 29) ou longo-calcaradas (Figuras 27, 45) são exclusivos para os lepidópteros.

A produção de diferentes recursos florais, específicos para cada grupo de polinizadores (Tabela 1), mantém a constância e a fidelidade nas visitas. O local de contenção dos recursos é estratégico, pois, ao retirá-lo da flor, o polinizador deve contatar o androceu e o gineceu (não necessariamente nessa ordem), efetivando a polinização.

São recursos florais:

- **NÉCTAR:** o mais comum, pois a maioria dos polinizadores se alimenta dele. O néctar é produzido por nectários estruturados (Figuras 42), fáceis de serem visualizados na flor; ou não-estruturados, identificados por meio de métodos anatômicos e histoquímicos (Vieira et al., 2007). As flores nectaríferas tendem a apresentar morfologia floral tubular e com locais de acúmulo de néctar (por exemplo, câmaras nectaríferas, Figura 43; Tostes et al., 2003). Em algumas espécies, o néctar é produzido e acumulado em cálcres (expansões originadas no cálice ou na corola, em forma de chifre e internamente oca; no seu interior é produzido e acumulado o néctar; Figuras 23, 26-27, 44-45).

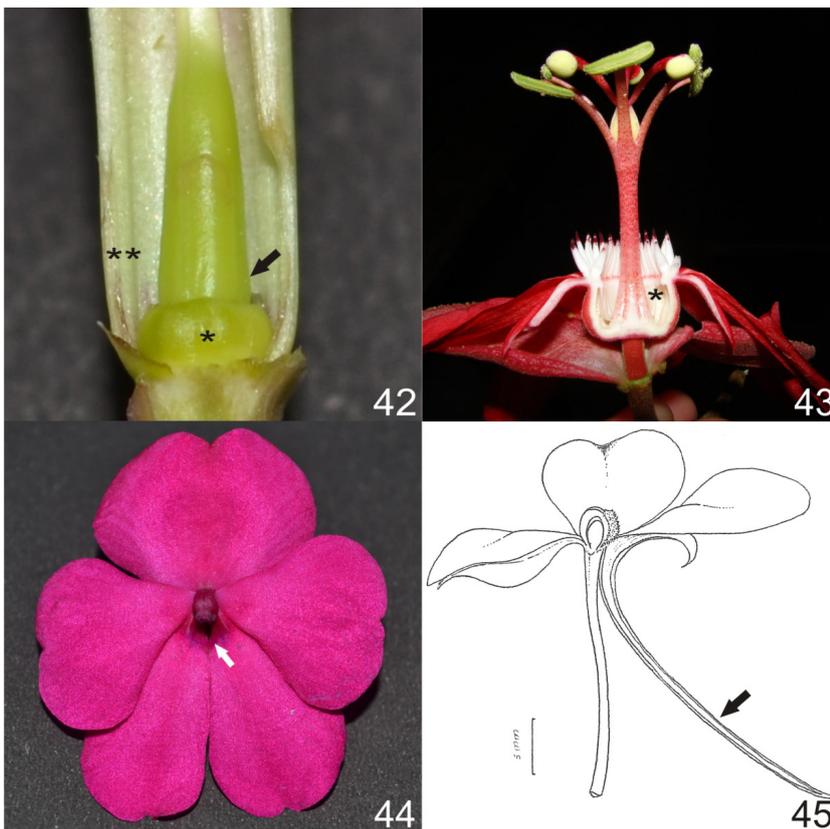
- **PÓLEN:** removido por moscas e por abelhas, mas outros polinizadores podem ingeri-lo de forma indireta, ao lamber o néctar na flor. As flores poliníferas são actinomorfas e tendem a apresentar muitos estames expostos (Fig. 46), pois o pólen, além de sua função reprodutiva (conter os gametas masculinos), é o recurso floral.

Outras flores poliníferas têm um número reduzido de estames e, nesse caso, as anteras são porcidas (Figura 47). Por isso, é necessária a vibração das anteras, realizada por algumas abelhas (polinização por vibração), para a saída dos grãos de pólen, pelos poros, e sua coleta.

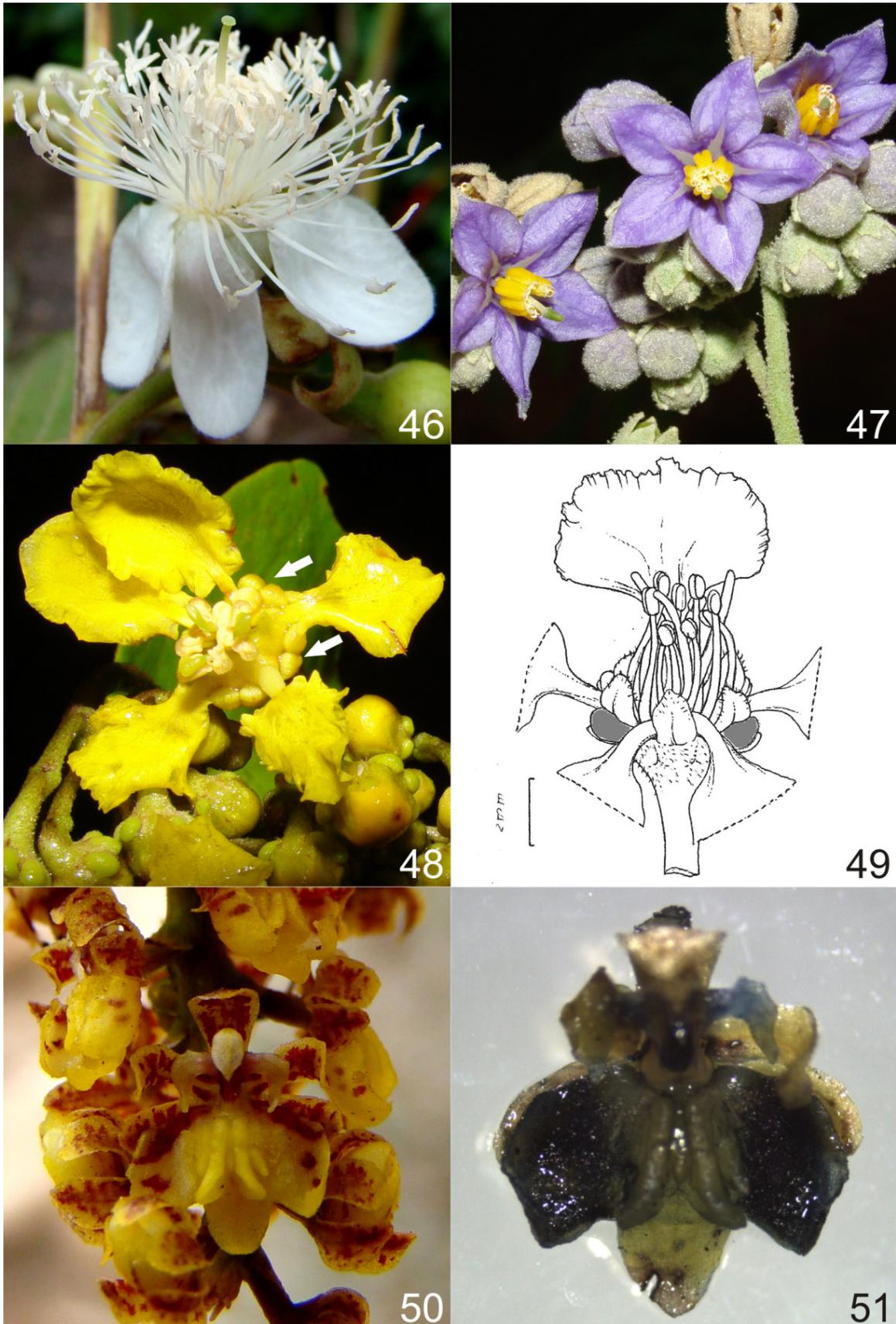
- **NÉCTAR E PÓLEN:** principalmente abelhas podem retirar néctar e pólen de algumas flores, simultaneamente (Vieira & Lima, 1997). Essas flores são denominadas néctar-poliníferas (Figura 16).

- **ÓLEO, RESINA E SUBSTÂNCIAS ODORÍFERAS:** recursos de uso restrito de alguns grupos de abelhas (Dressler, 1982; Armbruster, 1984; Alves-dos-Santos et al., 2007) e produzidos por algumas poucas espécies de plantas (Soares et al., 1989; Alves-dos-Santos et al., 2007; Calaça & Vieira, 2012). As flores que apresentam elaióforos produzem o óleo e são denominadas flores-de-óleo (Figura 17, 48-51); as que apresentam estruturas secretoras de resina, flores-de-resina (Figura 52-53); e as que apresentam osmóforos produzem substâncias odoríferas (nesse caso, terpenoides pouco voláteis que são coletados) e são denominadas flores-de-perfume (Figuras 18, 54-55). O óleo e a resina são coletados por fêmeas e as substâncias odoríferas por machos.

- **CORPOS-DE-ALIMENTAÇÃO:** tecidos nutritivos consumidos exclusivamente por besouros. Os corpos de alimentação localizam-se na porção basal de pétalas (Figuras 56-57). Detalhes em Gottsberger (1999).



Figuras 42-45. Recursos florais: néctar. 42. Nectário estruturado em forma de disco (*) na base do ovário (seta); para esse exemplo, utilizou-se a flor de *Podranea ricasoliana* (Tanfani) Sprague (Bignoniaceae) em corte longitudinal: observe, além do ovário, parte basal da corola (**). 43. Flor de *Passiflora speciosa* Gardner. (Passifloraceae) em corte longitudinal: observe a câmara nectarífera (*), formada pela fusão das sépalas, pétalas e elementos da corola. 44. Flor de *Impatiens walleriana* Hook. F. (Balsaminaceae), em vista frontal: a seta indica o orifício na corola que permite o acesso do polinizador, por meio do seu aparelho bucal, ao interior do calcar (observe figura 45). 45. A mesma flor em corte longitudinal: observe o calcar (seta).



Figuras 46-51. Recursos florais. 46-47. Pólen. 46. Flor de *Psidium guajava* L. (Myrtaceae): observe muitos estames expostos. 47. Flores de *Solanum granuloseprosum* Dunal (Solanaceae): observe as anteras poricidas. 48-51. Óleo. 48. Flor de *Stigmaphyllon acuminatum* A. Juss. (Malpighiaceae): observe os elaióforos (seta), localizados no cálice. 49. A mesma flor com quatro das cinco pétalas parcialmente removidas, destacando-se os seus elaióforos (preenchidos de cinza). 50. Flores de *Oncidium pumilum* Lindl. (Orchidaceae), uma delas em vista frontal. 51. A mesma flor após o teste com reagente NADI (David & Carde, 1964) para localização dos elaióforos, representados por tecidos enegrecidos (reação positiva ao reagente) no labelo (pétala maior).

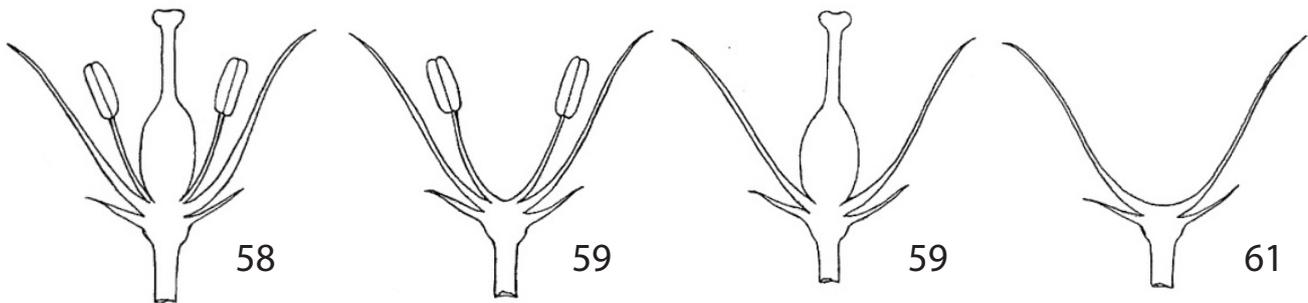


Figuras 52-57. Recursos florais. 52-53. Resina. 52. Flor de *Clusia* sp. (Clusiaceae): observe estaminódios produtores de resina (seta) e abelha Meliponina pousada na flor com resina depositada na corbícula. 53. Inflorescência de *Dalechampia* aff. *triphylla* Lam. (Euphorbiaceae): observe complexo glandular produtor de resina (seta). 54-55. Substâncias odoríferas. 54. Flor de *Catasetum cernuum* (Lindl.) Rchb. f. (Orchidaceae): os terpenóides são secretados pelo labelo (seta). 55. Flor de *Solanum latiflorum* Bohs (= *Cyphomandra calycina* Sendtn.): os terpenóides são secretados pelos conectivos (*). 56-57. Corpos de alimentação. 56. Flor de *Duguetia furfuracea* (A. St.-Hil.) Saff. (Annonaceae) em vista frontal. 57. A mesma flor, destacando-se os corpos de alimentação na porção basal das pétalas, coloridos de vermelho vivo (*).

SEXO DAS FLORES E DAS PLANTAS

O sexo das flores varia de acordo com a presença do androceu e/ou gineceu ou a ausência de ambos (Figura 58-61).

As flores são denominadas perfeitas ou bissexuais ou hermafroditas, quando têm androceu e gineceu funcionais (Figuras 58, 62-63) - essa condição é denominada de monoclinia. Na ausência ou esterilidade de um dos órgãos reprodutivos, as flores são unissexuais - condição denominada de diclinia. As flores são estaminadas ou unissexuais masculinas, quando têm apenas androceu funcional (Figuras 59, 64-65) e são pistiladas, carpelares ou unissexuais femininas, quando apresentam apenas gineceu funcional (Fig. 60). As flores são estéreis e neutras, quando têm, respectivamente, órgãos reprodutivos não-funcionais (estaminódios ou pistilódios) e apenas o perianto (Figura 61).



Figuras 58-61. Sexo de flores. 58. Flor perfeita ou hermafrodita. 59. Flor estaminada ou unissexual masculina. 60. Flor pistilada ou unissexual feminina. 61. Flor neutra.

As flores unissexuais, às vezes, apresentam órgãos reprodutivos não-funcionais do sexo oposto, ou seja, estaminódios ou pistilódios (Figura 65), que podem ser semelhantes aos órgãos férteis, em forma e tamanho. Nesses casos, a identificação do sexo floral é dificultada e necessita de estudos pertinentes.

A diversidade de morfos florais possibilita diferentes combinações que resultam em expressões sexuais distintas em espécies de angiospermas. Para interpretar as expressões, necessita-se de reconhecer o sexo das flores e dos indivíduos de cada espécie e, dependendo da expressão, de analisar um, dois, três ou mais de três indivíduos por espécie.

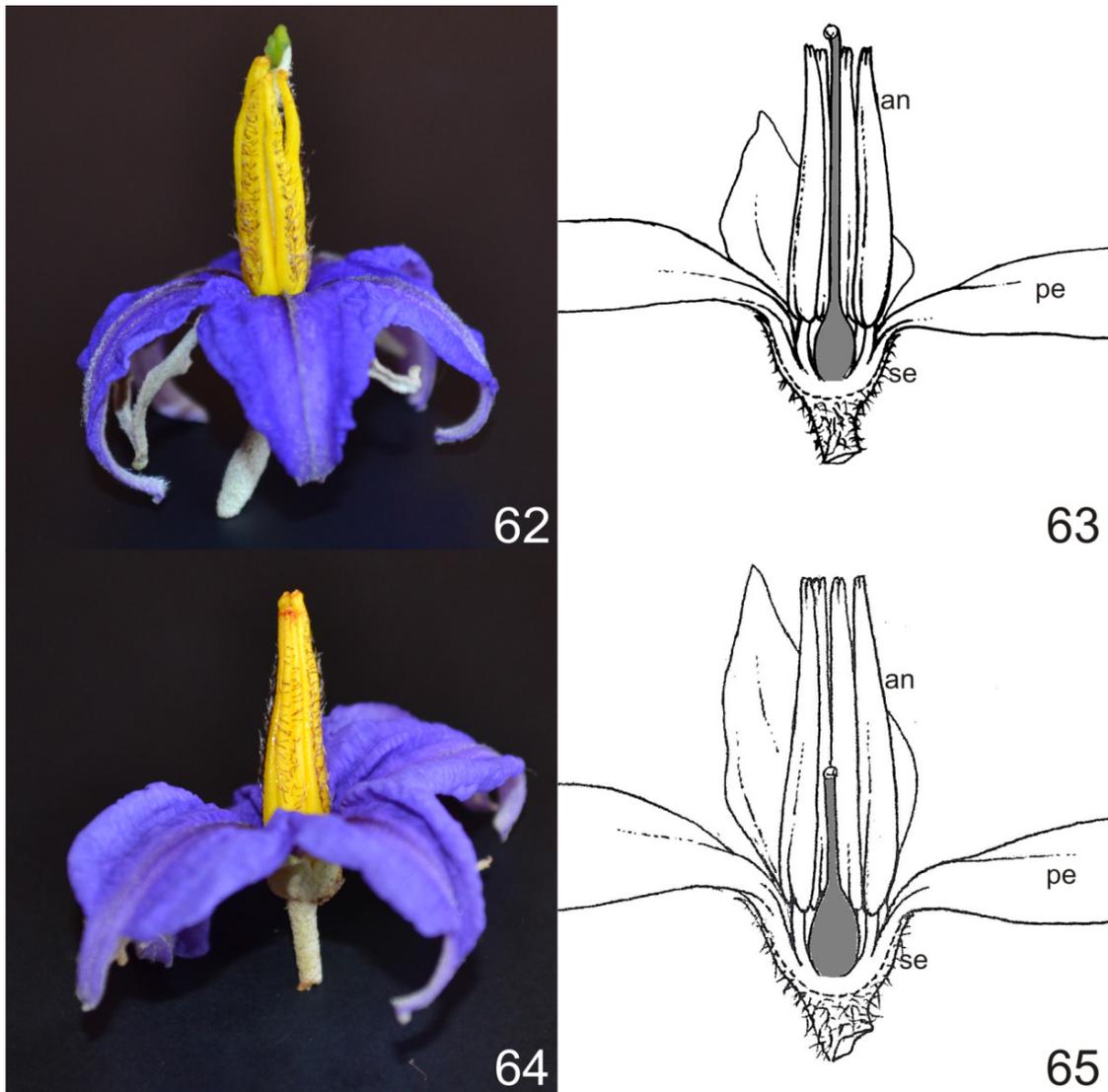
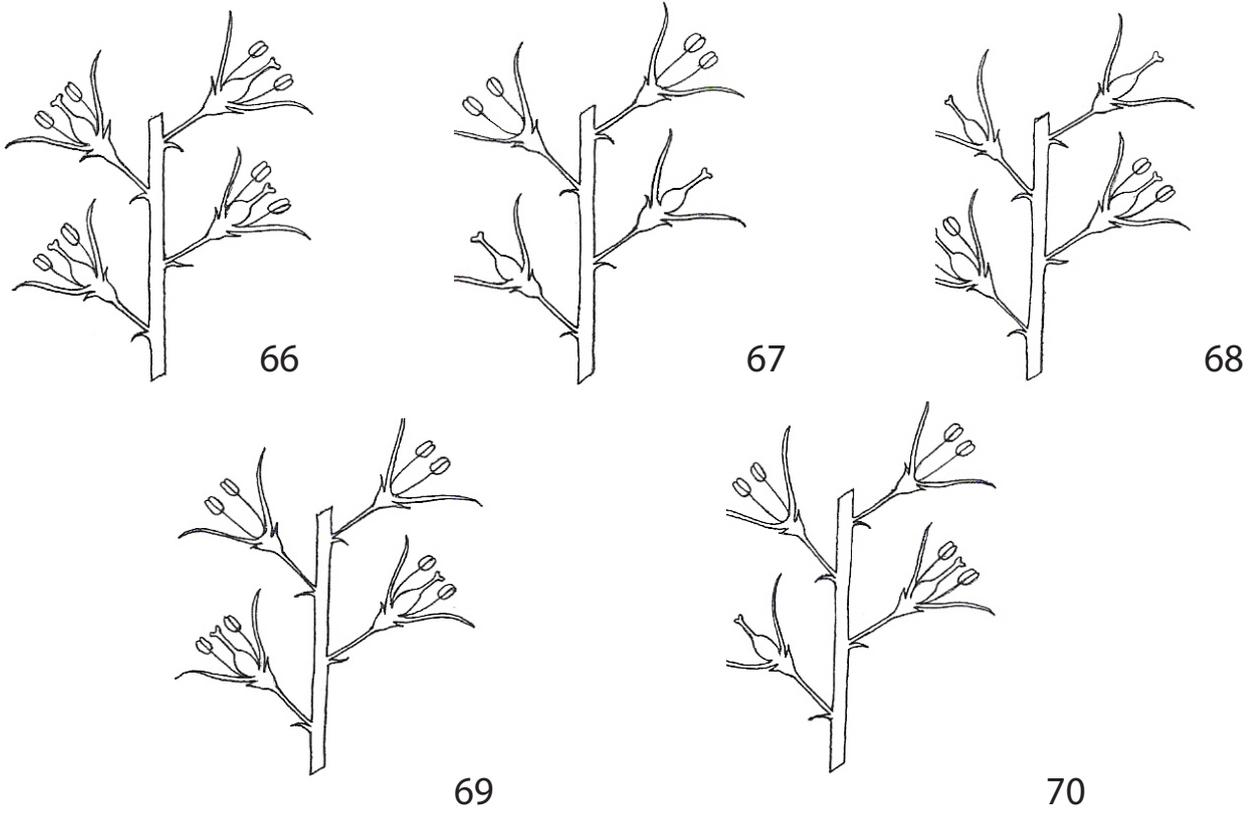


Figura 62-65. Sexo de morfos florais em *Solanum lycocarpum* A. St.-Hil (Solanaceae). 62. Flor hermafrodita. 63. Flor hermafrodita em corte longitudinal: observe estigma acima das anteras e o pistilo em cinza. 64. Flor estaminada. 65. Flor estaminada em corte longitudinal: observe pistilódio (em cinza) dentro do tubo formado pelos estames (**an**: antera; **pe**: pétala; **se**: sépala).

Espécies que contam com apenas flores hermafroditas, em todos os seus indivíduos, são denominadas de hermafroditas (Fig. 66). As espécies com flores unissexuais podem apresentar os dois morfos florais num mesmo indivíduo, monoícia (Figuras 67, 75); ou cada morfo num indivíduo, dioícia (Figura 71).

Por isso, as espécies dioicas necessitam, para que ocorra a polinização, no mínimo, de dois indivíduos: um com flores estaminadas e outro com flores pistiladas. As flores unissexuais de espécies monoicas ou dioicas podem ser semelhantes entre si, representando um automimetismo (Figura 75), ou serem bastante diferentes entre si, em forma e tamanho.



Figuras 66-70. Expressões sexuais monomórficas. 66. Hermafroditismo. 67. Monoicía. 68. Ginomonocia. 69. Andromonocia. 70. poligamomonocia.

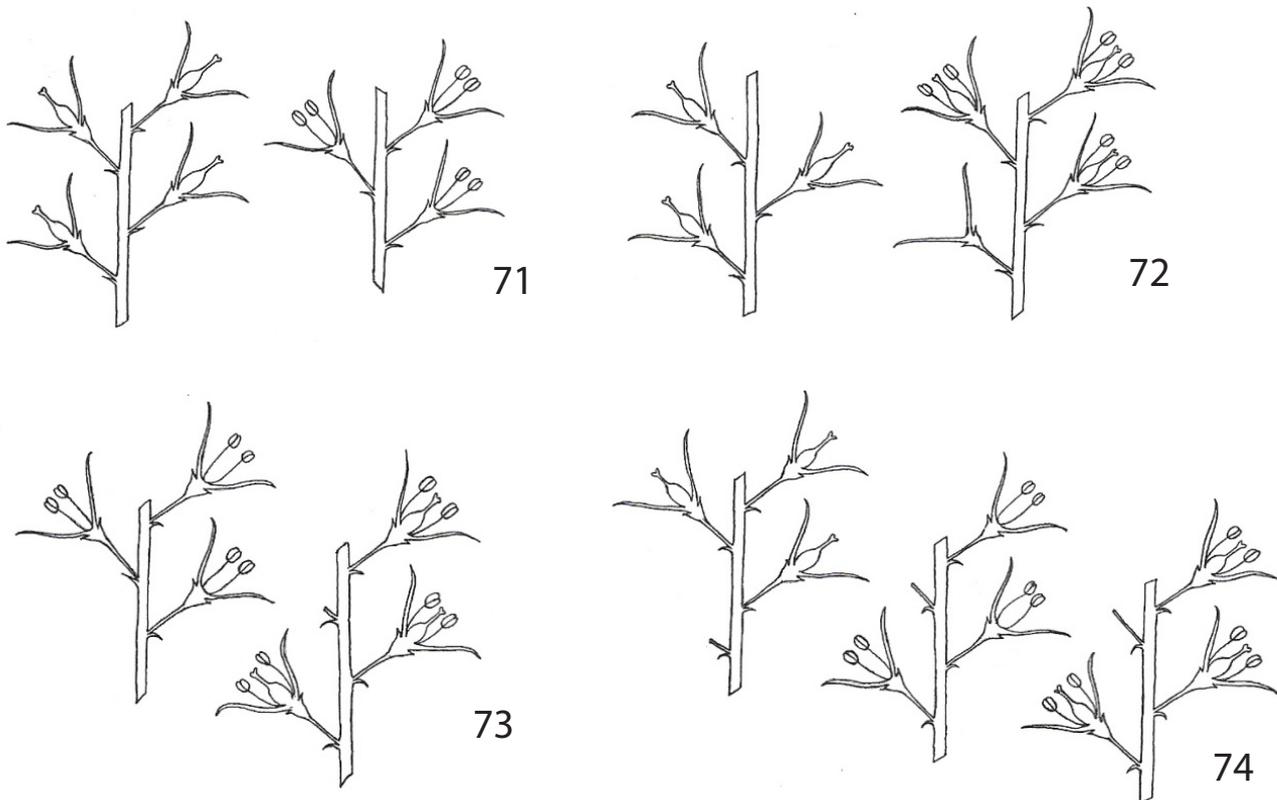


Fig. 71-74. Expressões sexuais dimórficas. 71. dioicía. 72. ginodioicía. 73. androdioicía. 74. trioicía.

Há espécies de angiospermas que apresentam, além de flores unissexuais, flores hermafroditas. São várias as possibilidades de combinações sexuais, que envolvem um ou mais indivíduos de determinada espécie.

Num mesmo indivíduo, a presença de flores pistiladas e hermafroditas caracteriza a ginomonoícia (Figura 68), e a presença de flores estaminadas e hermafroditas, a andromonoícia (Figuras 69, 76). Em dois indivíduos, um deles com flores pistiladas e o outro com hermafroditas caracterizam a ginodioícia (Figura 72), e um deles com flores estaminadas e o outro com flores hermafroditas, a androdioícia (Figura 73).



Figuras 75-76. Expressões sexuais monomórficas. 75. Monoícia em *Begonia maculata* Raddi (Begoniaceae); no mesmo indivíduo, flor estaminada (à esquerda) e pistilada (à direita), que se automimetizam. 76. Andromonoícia em *Solanum hexandrum* Vell. (Solanaceae); no mesmo indivíduo, flor estaminada (à esquerda) e hermafrodita (à direita).

A presença de todos os morfos florais num mesmo indivíduo ou em indivíduos distintos, de determinada espécie, é denominada de poligamia. Espécies poligamomonoicas ou trimonoicas apresentam flores estaminadas, pistiladas e hermafroditas num mesmo indivíduo (Figura 70). Espécies poligamodioicas apresentam um indivíduo com flores pistiladas e outro com flores estaminadas, mas um ou ambos os indivíduos também possuem algumas flores hermafroditas. O termo subdioícia refere-se às espécies que apresentam indivíduos masculinos, femininos e “fracamente” hermafroditas (têm flores hermafroditas e flores unissexuais, especialmente as estaminadas).

No caso de cada tipo floral pertencer a indivíduos distintos, denomina-se de trioícia, ou seja, um indivíduo tem flores estaminadas; outro, flores pistiladas, e um terceiro, flores hermafroditas (Figura 74).

Espécies tríóicas podem apresentar mais de um tipo de flor hermafrodita, cada um em indivíduo distinto; as flores hermafroditas diferem entre si morfológicamente ou por apresentarem quantidades e viabilidades de pólen diferentes (Silva et al., 2008). Por isso, para definir a expressão sexual dessas espécies, há necessidade de se analisar mais de três indivíduos, cada um com um morfo floral.

A expressão sexual, segundo Sakai & Weller (1999), é referida como monomórfica (Figuras 66-70), quando todos os indivíduos de determinada espécie, na população, apresentarem o(s) mesmo(s) morfo(s) floral(is), como observado nas espécies hermafroditas, monoicas, ginomonoicas, andromonoicas e poligamonoicas. É

referida como dimórfica, quando há dois ou mais morfos florais, em indivíduos distintos (Figuras 71-74), como observado nas espécies dioicas, ginodioicas, androdioicas, poligamodioicas, subdioicas e trióicas. As espécies com expressão sexual dimórfica, assim como as com expressão monomórfica, exceto as hermafroditas (> 70% das angiospermas), tendem a ser raras entre as angiospermas (Yampolsky & Yampolsky, 1922).

Espécies com expressões sexuais dimórficas são altamente dependentes de polinizadores para a manutenção dos seus morfos florais, na população. A proporção equilibrada entre os morfos é a desejada e a atuação eficiente do polinizador favorece esse equilíbrio. A ausência do polinizador, muitas vezes provocada pela destruição de habitats, pode alterar a proporção dos morfos florais, resultando na extinção de um deles e, em situações extremas, na extinção local da espécie.

POLINIZAÇÃO E SISTEMAS REPRODUTIVOS

Polinização é a transferência do pólen das anteras para o estigma. Essa transferência pode ocorrer em uma mesma flor, o que se denomina **autopolinização** (Figura 77). Na polinização cruzada, a transferência pode ocorrer entre flores de um mesmo indivíduo (Figura 78), o que se denomina **geitonogamia**; ou entre flores de indivíduos distintos (Figura 79) de uma mesma espécie, o que se denomina **xenogamia**.

A geitonogamia e a xenogamia são polinizações cruzadas, de acordo com Richards (1997), pois dependem de vetores de pólen, bióticos ou abióticos, para que ocorra a transferência do pólen de uma flor até o estigma de outra flor.

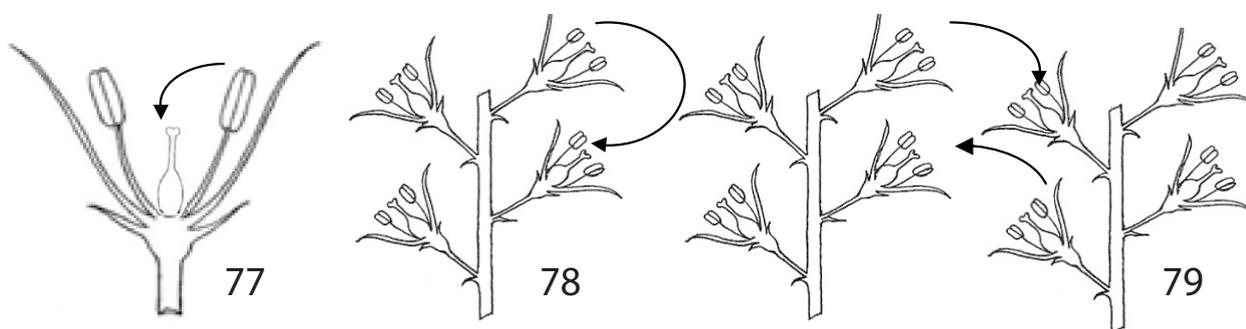


Figura 77-79. Tipos de polinização. 77. Autopolinização. 78-79. Polinizações cruzadas. 78. Geitonogamia. 79. Xenogamia: as setas indicam o percurso dos grãos de pólen.

A polinização ocorre na ocasião da antese floral, período que envolve, além de outros eventos florais, a abertura da flor, produção de recursos florais, liberação dos grãos de pólen e receptividade do estigma. O pólen depositado sobre o estigma receptivo e compatível tem as condições necessárias para que ocorra a sua aderência, germinação e o desenvolvimento inicial dos tubos polínicos. Após a polinização, os tubos crescem ao longo de todo o estilete, envolvidos ou imersos em um tecido especial, denominado tecido transmissor (Vieira et al., 2012b), até alcançarem o ovário e a micrópila dos óvulos, ocasião em que ocorre a fecundação, resultando na produção de frutos e sementes.

a) Autopolinização

A autopolinização só é possível de ocorrer em flores hermafroditas, ou seja, que possuem androceu e gineceu. Além disso, esses verticilos reprodutivos, em especial as anteras e o estigma, devem posicionar-se próximos entre si, possibilitando a deposição do autopólen no estigma, sem a interferência de vetores de pólen. Nesse caso, diz-se que a autopolinização é espontânea. Visitantes florais também podem ocasionalmente transferir o pólen entre anteras e estigma de uma mesma flor e, nesse caso, a autopolinização é devido ao comportamento de visita do polinizador.

As espécies que predominantemente se autopolinizam espontaneamente — as **autógamas** - apresentam algumas vantagens adaptativas em relação às que predominantemente apresentam polinização cruzada, as **alógamas**. Essas vantagens são: a independência por polinizadores para que ocorra a frutificação e a manutenção de genótipos altamente adaptados em seu hábitat. O custo dessa adaptação é a perda da variabilidade genética, que resulta na baixa tolerância às modificações no ambiente onde vivem.

A autogamia está associada à autocompatibilidade – a aceitação do autopólen. Nas espécies autógamas, esse mecanismo está relacionado à perda de alelos deletérios, que resulta em perda da depressão endogâmica.

Esse conjunto de atributos reprodutivos favorece essas espécies (Tabela 2), pois muitas são ervas de ciclo de vida curto que habitam áreas alteradas, como os pastos em regeneração e os pequenos fragmentos das diferentes formações vegetacionais brasileiras, comuns nos dias atuais. Plantas invasoras, por exemplo, são comumente autógamas, assim como as plantas cultivadas (por exemplo, feijão e soja). Nesses casos, a independência por polinizadores é essencial para, respectivamente, a manutenção da população em área altamente alterada, inclusive em relação à disponibilidade de prováveis polinizadores, e a colheita garantida de uma grande safra.

Devido à independência por polinizadores, as flores das espécies autógamas comumente não apresentam atributos associados à sua atratividade e, geralmente, não produzem recursos florais. Nelas há menor disponibilidade de pólen, que resulta em baixa relação pólen/óvulo por flor (Cruden, 1977, Tabela 2), mas a frutificação e a produção de sementes são elevadas.

Características	Autógamas	Alógamas
Compatibilidade	Autocompatível	Autocompatível/ Autoincompatível
Tamanho das flores	Pequeno	Grande
Recurso floral	Ausente/ Presente	Presente
Maturação do androceu e gineceu	Simultânea	Simultânea/ Épocas distintas
Sucesso reprodutivo*	Elevado	Médio a baixo
Relação pólen/óvulo	Baixa	Elevada
Hábito	Herbáceo	Lenhoso
Ciclo de vida	Curto	Longo
Ambiente	Alterado	Conservado

* O número de flores que se tornam frutos ou de óvulo que se tornam sementes.

Tabela 2: Características gerais observadas em espécies autógamas e alógamas

Dentre as espécies autógamas, as cleistógamas são os exemplos mais extremos. São plantas que apresentam um dimorfismo floral típico: flores casmógamas e cleistógamas. As flores **casmógamas** são as “normais”, que se abrem, expondo os seus órgãos reprodutivos aos polinizadores e, portanto, são aptas à polinização cruzada (alogamia). As flores **cleistógamas** são aquelas reduzidas, que não se abrem, e se autopolinizam (autogamia).

A redução do tamanho das flores cleistógamas é drástica. Podem medir alguns poucos milímetros e, por isso, são difíceis de serem visualizadas; não têm cores chamativas e não produzem recursos florais. As casmógamas, por outro lado, são flores que medem alguns centímetros, com corola colorida e produzem recursos florais (Lima et al., 2005).

Espécies cleistógamas podem apresentar em um mesmo indivíduo os dois morfos florais. Em condições climáticas desfavoráveis, como baixa disponibilidade hídrica, a produção de flores cleistógamas é intensificada, pois representa um menor gasto energético para as plantas (Culley & Klooster, 2007). Por outro lado, em condições favoráveis há maior produção das flores casmógamas. Essa estratégia reprodutiva mista (alogamia e autogamia) possibilita uma produção contínua de frutos com sementes viáveis (Lima et al., 2006), e não elimina o fluxo gênico, mantido pela produção periódica das flores casmógamas.

b) Polinização Cruzada

A **geitonogamia**, embora identificada como um tipo de polinização cruzada, devido à dependência de polinizador para a transferência do pólen entre flores, produz uma prole geneticamente semelhante à das plantas autógamas, pois os gametas, masculino e feminino, provêm da mesma planta. Portanto, a polinização cruzada “verdadeira” é a xenogamia (Richards, 1997).

A xenogamia ocorre em flores casmógamas e é fundamental para a manutenção do conjunto gênico da população de determinada espécie vegetal. Para garantir a frutificação, as espécies xenógamas apresentam atributos florais associados aos diferentes grupos de polinizadores (Tabela 1).

Por isso, a perda de polinizadores tem sido uma preocupação, especialmente para as espécies que possuem expressões sexuais dimórficas (por exemplo, dioicas, Figura 71). A ausência de polinizadores pode resultar na alteração da expressão sexual de determinada população, devido à supressão dos indivíduos portadores de um morfo floral, ou ainda na extinção local da espécie, pela ausência de frutificação e, conseqüentemente, de indivíduos jovens para a regeneração.

A xenogamia é predominante em espécies lenhosas, com ciclo de vida longo, como as árvores das florestas tropicais. Outras características dessas espécies encontram-se na Tabela 2.

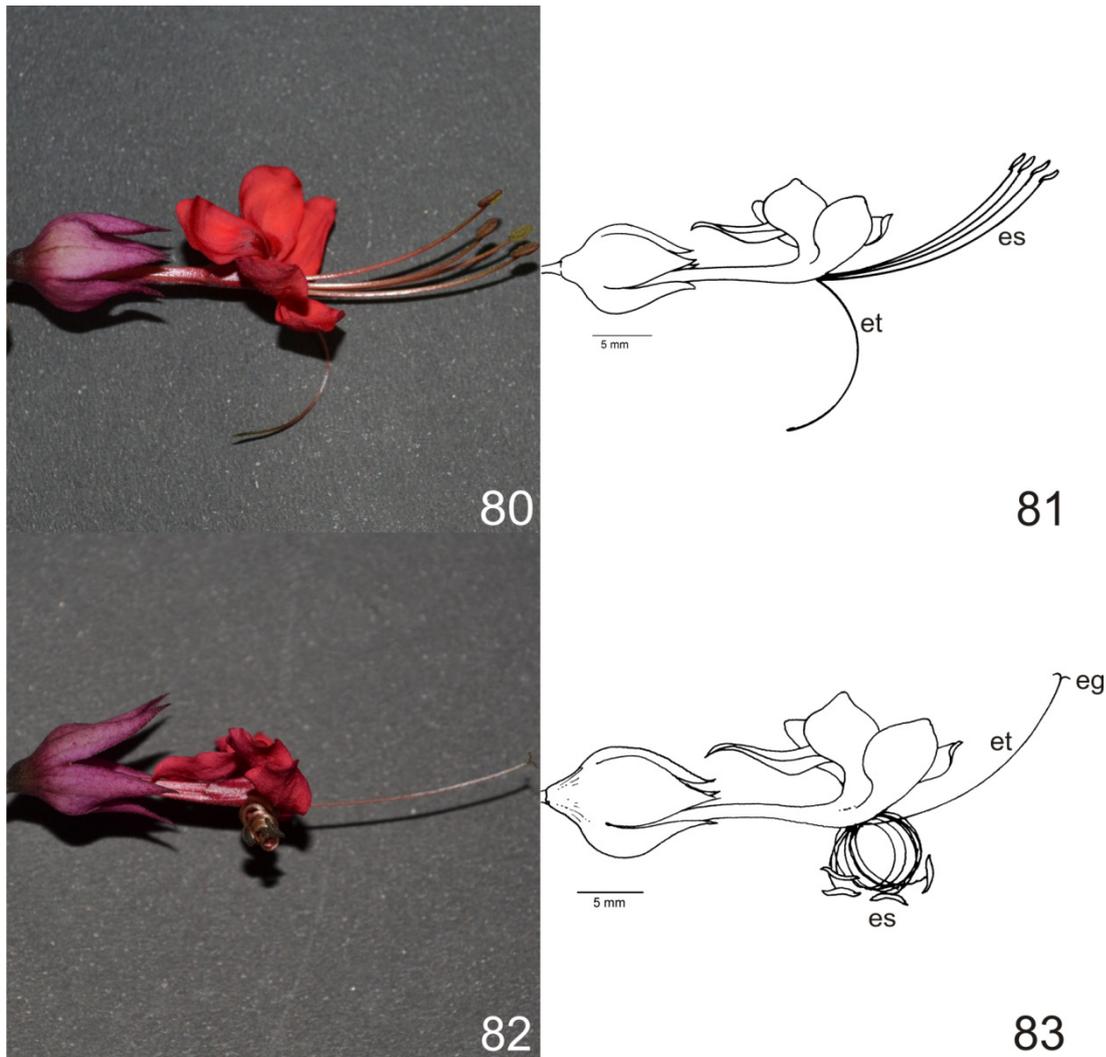
Nas flores unissexuais, a polinização cruzada é obrigatória. Nas flores hermafroditas, a polinização cruzada pode ser obrigatória (em espécies autoincompatíveis) ou favorecida por algumas estratégias reprodutivas que evitam a autopolinização, mencionadas a seguir:

- **HERCOGAMIA:** barreira física na flor, ou seja, androceu e gineceu posicionados de modo que a autopolinização espontânea não ocorre (Figuras 80-83). A hercogamia mais comumente observada é o posicionamento do estigma acima das anteras na flor (Figura 36, 55). Nesse caso, além de impedir a autopolinização, essa estratégia evita a deposição acidental do autopólen pelo polinizador, que, ao visitar a flor, contata inicialmente o estigma, depositando, neste momento, o pólen removido de outra flor.

- **DICOGAMIA:** amadurecimento do androceu e gineceu em épocas diferentes. Se o androceu amadurece (liberação do pólen) antes de o estigma apresentar-se receptivo, a dicogamia é protândrica (Figuras 80-83); ao contrário, é protogínica. A protoginia é considerada mais eficiente no favorecimento da polinização cruzada que a protandria (Endress, 1994).

A protandria é obrigatória em flores com a apresentação secundária de pólen (Yeo, 1993). Essa apresentação é resultante de uma deiscência precoce das anteras (no botão floral) e posterior transferência dos grãos de pólen das anteras para outras estruturas florais, como para o estilete. Nesse caso, o estilete funciona como um falso estame, apresentando o pólen aos polinizadores.

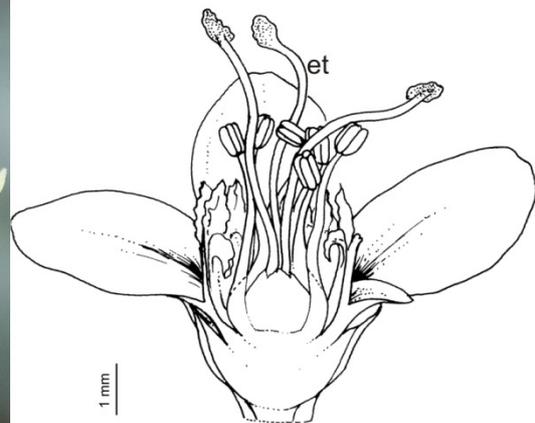
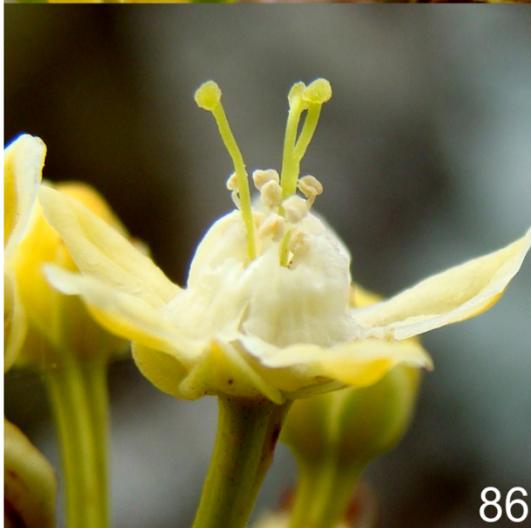
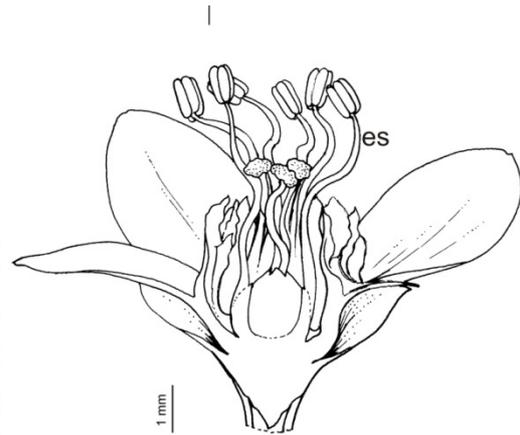
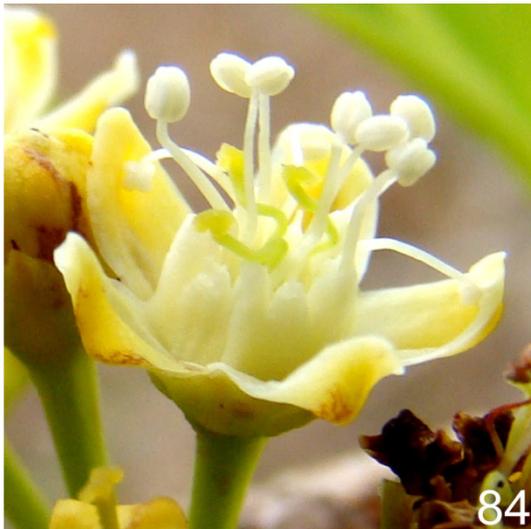
- **HERCOGAMIA E DICOGAMIA:** em algumas flores, essas duas estratégias podem ocorrer simultaneamente. Portanto, há isolamento físico e temporal na flor, o que impede a autopolinização (Figuras 80-83).



Figuras 80-83. Hercogamia e dicogamia protândrica em *Clerodendron* sp. (Lamiaceae). 80-81. Flor em fase estaminada, com anteras posicionadas defronte à corola e estilete/estigmas reflexos. 82-83. Flor em fase pistilada, com filetes retraídos (enrolados em espiral) e estigmas na posição inicial das anteras (**eg**: estigma, **es**: estames, **et**: estilete).

- AUTOINCOMPATIBILIDADE: barreira genética que envolve a habilidade da planta em reconhecer e rejeitar o próprio pólen e permitir a fecundação apenas com o pólen de outro indivíduo. A autoincompatibilidade ocorre em milhares de espécies (Endress, 1994), incluindo as heterostílicas.

Espécies heterostílicas são caracterizadas pela presença de dois (distílica, Figuras 84-87) ou três (tristílica) morfos florais (Barret, 2002); cada indivíduo da população tem apenas um morfo floral. O sistema de incompatibilidade das heterostílicas impede ou reduz a autofecundação intramorfos. Com isso, apenas as polinizações legítimas (transferência do pólen entre indivíduos com morfos florais distintos, realizada por polinizadores) resulta em frutificação.



Figuras 84-87. Heterostilia distílica em *Erythroxylum* sp. (Erythroxylaceae). 84-85. Flor brevistila: observe três estiletos curtos localizados abaixo dos estames. 86-87. Flor longistila: observe três estiletos longos localizados acima dos estames (**es**: estames, **et**: estilete).

- **ENANTIOMORFIA:** ocorrência de dois morfos florais assimétricos - um morfo é a cópia especular do outro. A enantiomorfia mais comum é a orientação do estilete para lados opostos (direita ou esquerda) em cada morfo floral, denominada enantiostilia. Em espécies enantiostílicas, os dois morfos florais podem ocorrer em um mesmo indivíduo (enantiostilia monomórfica) ou em indivíduos distintos (enantiostilia dimórfica) (Barret, 2002).

O posicionamento do estigma e das anteras em flores enantiostílicas impossibilita a autopolinização e, por isso, ocorre também a hercogamia. A polinização cruzada entre os morfos, nesse caso, é favorecida pelo contato da antera e do estigma de cada morfo floral em locais distintos no corpo do polinizador.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

Alves-dos-Santos I, Machado IC, Gaglianone MC (2007) História natural das abelhas coletoras de óleo. *Oecologia Brasileira* **11**, 544-557.

Armbruster WS (1984) The role of resin in angiosperm pollination: ecological and chemical considerations. *American Journal of Botany* **71**, 1149-1160.

Barrett SCH (2002) The evolution of plant sexual diversity. *Nature* **3**, 274-284.

Calça PSST, Vieira MF (2012) Biologia do pseudanto de *Dalechampia* aff. *triphyllo* Lam. (Euphorbiaceae) e sua polinização por abelhas (Apidae, Meliponina). *Revista Brasileira de Biociências* **10**, 303-308.

Cruden RW (1977) Pollen-ovule ratios: a conservative indicator of breeding systems in flowering plants. *Evolution* **31**, 32-46.

Cruz KC, Lelis SM, Godinho MAS, Fonseca RS, Ferreira PSF, Vieira MF (2012) Species richness of anthophilous butterflies (Lepidoptera, Rhopalocera) of an Atlantic Forest fragment in southeastern Brazil. *Revista Ceres* **59**, 571-579.

Culley TM, Klooster MR (2007) The cleistogamous breeding system: a review of its frequency, evolution, and ecology in angiosperms. *Botanical Review* **73**, 1-30.

Dafni A, Kevan PG, Husbans BC (2005) 'Practical pollination biology'. (Enviroquest: Cambridge)

David R, Carde JP (1964) Coloration differentielle des inclusions lipidique et terpeniques des pseudophylles du Pin maritime au moyen du reactif Nadi. *Comptes Rendus Hebdomadaires des Séances de l' Academie des Sciences Paris. Série D* **258**, 1338-1340.

Dressler RL (1982) Biology of the orchid bees (Euglossini). *Annual Review of Ecology and Systematic* **13**, 373-394.

Duarte-Silva E, Vieira MF, Bittencourt Jr. NS, Garcia FCP (2010) Polimorfismo floral em *Valeriana scandens* L. (Valerianaceae). *Acta Botanica Brasilica* **24**, 871-876.

Endress PK (1994) 'Diversity and evolutionary biology of tropical flowers'. (Cambridge University Press: Cambridge)

Faegri K, van der Pijl L (1979) 'The principles of pollination ecology'. (Pergamon Press: Oxford)

Gottsberger G (1999) Pollination and evolution in neotropical Annonaceae. *Plant Species Biology* **14**, 143-152.

Lima NAS, Vieira MF (2006) Fenologia de floração e sistema reprodutivo de três espécies de *Ruellia* (Acanthaceae) em fragmento florestal de Viçosa, Sudeste brasileiro. *Revista Brasileira de Botânica* **29**, 681-687.

Lima NAS, Vieira MF, Carvalho-Okano RM, Azevedo AA (2005) Cleistogamia em *Ruellia menthoides* (Nees) Hiern e *R. brevifolia* (Pohl) C. Ezcurra (Acanthaceae) em fragmento florestal do Sudeste brasileiro. *Acta Botanica Brasilica* **19**, 443-449.

Richards A (1997) 'Plant breeding systems'. (Chapman & Hall: London)

Sakai AK, Weller SG (1999) Gender and sexual dimorphism in flowering plants: a review of terminology,

biogeographic patterns, ecological correlates, and phylogenetic approaches. In: 'Gender and sexual dimorphism in flowering plants'. Geber MA, Dawson TE, Delph LF (eds.). Springer-Verlag: Berlin. p.1-31.

Silva CA, Oliva MA, Vieira MF, Fernandes GW (2008) Trioecy in *Coccoloba cereifera* Schwacke (Polygonaceae), a narrow endemic and threatened tropical species. *Brazilian Archives of Biology and Technology* **51**, 1003-1010.

Soares AA, Campos LAdeO, Vieira MF, Melo GAR (1989) Relações entre *Euglossa (Euglossella) mandibularis* Friese, 1899 (Hymenoptera, Apidae, Euglossini) e *Cyphomandra calycina* (Solanaceae). *Ciência e Cultura* **41**, 903-905.

Tostes RB, Vieira MF, Campos LAO (2003) Polinização de *Peltastes peltatus* (Vell.) Woodson (Apocynoideae, Apocynaceae) por abelhas euglossíneas. In: 'Apoidea Neotropica: Homenagem aos 90 anos de Jesus Santiago Moure'. Melo GAR, Alves-dos-Santos I (eds.). Editora UNESC: Criciúma. p.297-302.

Vieira MF, Carvalho-Okano RM (1996) Pollination biology of *Mabea fistulifera* (Euphorbiaceae) in Southeastern Brazil. *Biotropica* **28**, 61-68.

Vieira MF, Andrade MRS, Bittencourt Jr. NS, Carvalho-Okano RM (2007) Flowering phenology, nectary structure and breeding system in *Corymborkis flava* (Spiranthes: Orchidaceae), a terrestrial orchid from a Neotropical forest. *Australian Journal of Botany* **55**, 635-642.

Vieira MF, Fonseca RS, Araujo LM (2012a) Floração, polinização e sistemas reprodutivos em florestas tropicais. In: 'Ecologia de florestas tropicais do Brasil'. Martins SV (org.). 2 ed. Editora UFV: Viçosa. p.53-83.

Vieira MF, Fonseca RS, Shepherd GJ (2012b) Morfologia floral e mecanismos de polinização em espécies de *Oxypetalum* R. Br. (Apocynaceae, Asclepiadoideae). *Revista Brasileira de Biociências* **10**, 314-321.

Vieira MF, Lima NAS (1997) Pollination of *Echinodorus grandiflorus* (Alismataceae). *Aquatic Botany* **58**, 89-98.

Vieira MF, Shepherd GJ (1999) Pollinators of *Oxypetalum* (Asclepiadaceae) in Southeastern Brazil. *Revista Brasileira de Biologia* **59**, 693-704.

Yampolsky C, Yampolsky H (1922) Distribution of sex forms in the phanerogamic flora. *Bibliotheca Genetica* **3**, 1-62.

Yeo PF (1993) Secondary pollen presentation, Form, function and evolution. *Plant Systematics and Evolution*, **Suppl. 6**, 1-268.