

**Universidade Estadual de Campinas
Instituto de Biologia**



Estudos sobre a Biologia Reprodutiva de Espécies de Melastomataceae de Cerrado em Itirapina, SP

Renato Goldenberg

Este exemplar corresponde à redação final da tese defendida pelo (a) candidato (a) <u>Renato Goldenberg</u> <u>C</u> <u>30</u> e aprovada pela Comissão Julgadora. <u>08</u> <u>94</u>

**Dissertação apresentada ao
Instituto de Biologia da
Universidade de Campinas,
para obtenção do título de
Mestre em Ciências
Biológicas, área de Biologia
Vegetal**

Orientador: Prof. Dr. George John Shepherd

Campinas

1994





Pode não ter sido Macarrãologia, mas começou com Agronomia, Zootecnia, até chegar na Botânica. O fato é que eles nunca deixaram de me apoiar, e é por isso que, com muito amor, eu dedico este trabalho aos meus pais, Paulete e Tobias.

Agradecimentos

Como não poderia deixar de ser, fico muito agradecido ao George, meu orientador, pela incrível oportunidade e experiência que foi trabalhar ao seu lado, quer seja no campo (quantas vespas, atolagens e outros quase-desastres passamos juntos), laboratório, computador ou, principalmente, no bate papo na sua sala. Agradeço também pelas belas fotos, de sua autoria;

Agradeço aos professores João Semir, Paulo Eugênio Oliveira e Paulo Soderó Martins pelas sugestões propostas durante a pré-banca e, aos dois primeiros pela honra proporcionada pela sua presença na banca;

Aos Profs. João Semir e Ângela B. Martins pelos toques, identificações, e por me ajudarem a entender o que é *Miconia*;

À Profa. Eliana F. Martins pela ajuda com os cromossomos;

Aos demais professores do Depto. de Botânica pela amizade e ensinamentos: Gabrielli, Hermógenes, Marlies, Fernando, Flávio, Luísa, Joly, Kikyo, Ana, Maria do Carmo e Volker;

Ao Cláudio Müller, à Ana Odete e à Julie, pela leitura crítica e paciente das primeiras versões deste trabalho, e por sua grande amizade;

À Enéida, Tamashiro e Luís "Prince Charles" pela ajuda no campo;

À Teresa Sposito, pela amizade e ajuda com o SYSTAT;

À Andrea Franco, pelo mapa de Itirapina;

Ao Paulo Guimarães, Gladys Melo e ao Wesley Silva por me adiantarem dados ainda não publicados;

Agradecimento especial à Yara e à paciência da Yara, que lavou pelo menos 1000 lâminas de pólen;

Ao Mauro Luís e ao Sérgio, da FOTOPRINT, pelas cópias coloridas;

Aos amigos (se eu esquecer de alguém por favor me desculpe) Ingrid, Alan, (Z)Ângela, Ângela (Pum); Patrícia, Matê, João Carlos, João Renato, Carmem, Júlio, Ary, Isabella, Dio, Paulinho (7802), Paulinho (das Formigas), Syra, Inara, Maristela, Andrea (Franco), Andrea (Spina), Andrea (do Pira), o Pira, à Lú e ao Emerson, Neguinho e Palma, Pedroni e Sra., Renata e João, Sandro e Márcia, ao Ricardo R. Rodrigues, ao pessoal de Londrina (Chico, Lúcia, Pimenta, Edmilson, Waldemar, Moacyr, Duca, Rubens e Ana); à Mônica, Gil, Maurício, Jerry, Dudi e Sandra, ao Rafael (meu irmão), à Andrea (minha irmã) e à Andrea (que está lá longe);

Ao Instituto Florestal por permitir a realização deste trabalho na reserva; além de ceder as acomodações na estação experimental. Um agradecimento especial ao pessoal de Itirapina: Onório, Helena, Clóvis, Porcel, Tico e Celso;

Por fim, agradeço à CAPES, pela concessão da bolsa de mestrado e à FAEP - UNICAMP, por financiar parte deste trabalho, através do auxílio nº 445/93, convênio 519.292, durante o período 93/94.

Conteúdo

Lista de Figuras.....	i
Lista de Tabelas.....	iii
1. Resumo	1
2. Summary	3
3. Introdução	5
4. Material e Métodos	10
4.1. Área de Estudo	10
4.2. Procedimentos de Campo	11
4.3. Procedimentos de Laboratório	15
5. Resultados e Discussão	17
5.1. As Espécies Estudadas	17
5.1.1. <i>L. lacunosa</i>	18
5.1.2. <i>M. albicans</i>	21
5.1.3. <i>M. fallax</i>	24
5.1.4. <i>M. langsdorffii</i>	27
5.1.5. <i>M. ligustroides</i>	30
5.1.6. <i>M. minutiflora</i>	33
5.1.7. <i>M. pepericarpa</i>	35
5.1.8. <i>M. pohliana</i>	38
5.1.9. <i>M. rubiginosa</i>	40
5.1.10. <i>M. stenostachya</i>	42
5.1.11. <i>T. stenocarpa</i>	45
5.2. Considerações Finais	53
5.2.1. Resumo das Características das Espécies Estudadas	53
5.2.2. Fenologia	55
5.2.3. Fertilidade de Pólen	60
5.2.4. Sistemas Reprodutivos	64
5.2.5. Variação Morfológica em Melastomataceae Agamospérmicas e possíveis implicações taxonômicas	74
6. Conclusões	78
7. Referências Bibliográficas.....	80

Lista de Figuras

- FIGURA.1** - Localização de Itirapina no Estado de São Paulo e localização das áreas estudadas no município 12
- FIGURA.2** - Localização das áreas estudadas no município de Itirapina 12
- FIGURA.3** - **A - B:** *Leandra lacunosa* Cogn., A - inflorescência; B - detalhe da flor; **C - F:** *Miconia albicans* (Sw.) Triana, C e D - inflorescências de indivíduos diferentes, mostrando a variação morfológica encontrada nesta espécie, E - detalhe da flor, F - frutos maduros (verdes) e imaturos (avermelhados); **G - H:** *Miconia langsдорffii* Cogn, G - inflorescência, H - trecho do estilete 40hs após auto-polinização, mostrando a interrupção no crescimento dos tubos polínicos ainda no seu terço superior (microscopia de fluorescência) 48
- FIGURA.4** - **A - C:** *Miconia ligustroides* (DC.) Naud., A - inflorescência, B - detalhe das flores, C - detalhe dos frutos; **D - E:** *Miconia minutiflora* (Bonpl.) DC., D - inflorescência, E - detalhe das flores; **F - G:** *Miconia rubiginosa* (Bonpl.) DC., F - inflorescência, G - detalhe da flor 49
- FIGURA.5** - **A - C:** *Miconia pepericarpa* (Mart.) DC., A - inflorescências, B - detalhe da flor, C - trecho do estilete 40hs após auto-polinização, mostrando a interrupção no crescimento dos tubos polínicos ainda próximo à região estigmática; **D - F:** *Miconia pohliana* Cogn., D - detalhe da flor, E - frutos, F - inflorescência 50
- FIGURA.6** - **A - B:** *Miconia stenostachya* Schr. & Mart. ex DC., A - inflorescência, B - detalhe das flores; **C - D:** *Miconia fallax* DC., C - inflorescência, D - detalhe das flores; **E - G:** *Tibouchina stenocarpa* (Schr. & Mart. ex DC.) Cogn., E - detalhe da flor, F - inflorescência, G - fruto 51
- FIGURA.7** - **A:** *Miconia stenostachya* Schr. & Mart. ex DC, detalhe da célula-mãe do megásporo em metáfase I, mostrando os cromossomos (microscopia ótica, coloração com carmim-acético, objetiva 40X + 2X); **B e C:** *M.stenostachya*, célula-mãe do megásporo em Anáfase I, mostrando um cromossomo retardatário (respectivamente 100X + 2X e 100X + 1,6X); **D:** *M.stenostachya*, célula-mãe do megásporo em Anáfase II, apresentando "pontes" em ambas as divisões (objetiva 100X + 1,6X); **E:** *M.stenostachya*, lâmina com grãos de pólen (objetiva 40X); **F:** *Miconia fallax* DC, célula-mãe do megásporo em metáfase I, mostrando os cromossomos; **G:** *M.fallax*, tétrade com micronúcleo; **H:** fotografia mostrando um indivíduo de *M.fallax* (à esquerda) ao lado de outro de *M.stenostachya*, na "Graúna", em Itirapina 52

FIGURA.8 - Temperatura e precipitação médias da Estação Experimental de Itirapina, durante o decênio 1958/1968 (adaptado de GIANNOTTI, 1988)	57
FIGURA.9 - Distribuição dos períodos de floração das espécies estudadas, entre abril/1992 e abril/1994	57
FIGURA.10 - Distribuição dos períodos de frutificação das espécies estudadas, entre abril/1992 e abril/1994	59
FIGURA.11 - Gráfico comparativo da fertilidade de pólen das espécies estudadas.....	61
FIGURA.12 - Série de gráficos mostrando a proporção po tribo de espécies de Melastomataceae agamospérmicas, auto-compatíveis e auto-incompatíveis	66

Lista de Tabelas

TABELA.1 - Lista das espécies estudadas e local de ocorrência nas duas áreas de estudo, com suas respectivas abreviações e número de indivíduos investigados em cada área	18
TABELA.2 - Fertilidade de pólen de <i>Leandra lacunosa</i>	19
TABELA.3 - Resultados das polinizações controladas em <i>L. lacunosa</i>	20
TABELA.4 - Análise de variância para os resultados das polinizações controladas realizadas com <i>L. lacunosa</i> , em 1992.....	20
TABELA.5 - Análise de variância para os resultados das polinizações controladas realizadas com <i>L. lacunosa</i> , em 1993.....	21
TABELA.6 - Resultados das polinizações controladas para <i>Miconia albicans</i>	23
TABELA.7 - Análise de variância para os resultados das polinizações controladas realizadas com <i>M. albicans</i> , em 1992.....	23
TABELA.8 - Análise de variância para os resultados das polinizações controladas realizadas com <i>M. albicans</i> , em 1993.....	24
TABELA.9 - Fertilidade de pólen de <i>Miconia fallax</i>	25
TABELA.10 - Resultados das polinizações controladas em <i>M. fallax</i>	25
TABELA.11 - Análise de variância para os resultados das polinizações controladas realizadas com <i>M. fallax</i> , em 1993	26
TABELA.12 - Fertilidade de pólen de <i>Miconia langsdorffii</i>	28
TABELA.13 - Resultados das polinizações controladas em <i>M. langsdorffii</i>	29
TABELA.14 - Fertilidade de pólen de <i>Miconia ligustroides</i>	31
TABELA.15 - Resultados das polinizações controladas para <i>M. ligustroides</i>	31
TABELA.16 - Análise de variância para os resultados das polinizações controladas realizadas com <i>M. ligustroides</i> , em 1992	32
TABELA.17 - Análise de variância para os resultados das polinizações controladas realizadas com <i>M. ligustroides</i> , em 1993	32

TABELA.18 - Fertilidade de pólen de <i>Miconia minutiflora</i>	34
TABELA.19 - Resultados das polinizações controladas para <i>M. minutiflora</i>	35
TABELA.20 - Análise de variância para os resultados das polinizações controladas realizadas com <i>M.minutiflora</i> , em 1993	35
TABELA.21 - Fertilidade de pólen de <i>Miconia pepericarpa</i>	37
TABELA.22 - Resultados das polinizações controladas para <i>M. pepericarpa</i>	37
TABELA.23 - Fertilidade de pólen de <i>Miconia pohliana</i>	39
TABELA.24 - Resultados das polinizações controladas para <i>M. pohliana</i>	39
TABELA.25 - Análise de variância para os resultados das polinizações controladas realizadas com <i>M. pohliana</i> , em 1993	39
TABELA.26 - Fertilidade de pólen de <i>Miconia rubiginosa</i>	41
TABELA.27 - Resultados das polinizações controladas para <i>M. rubiginosa</i>	41
TABELA.28 - Análise de variância para os resultados das polinizações controladas realizadas com <i>M.rubiginosa</i> , em 1992	42
TABELA.29 - Análise de variância para os resultados das polinizações controladas realizadas com <i>M.rubiginosa</i> , em 1993	42
TABELA.30 - Fertilidade de pólen de <i>Miconia stenostachya</i>	43
TABELA.31 - Resultados das polinizações controladas para <i>Miconia stenostachya</i>	44
TABELA.32 - Análise de variância para os resultados das polinizações controladas realizadas com <i>M.stenostachya</i> , em 1993	44
TABELA.33 - Fertilidade de pólen de <i>Tibouchina stenocarpa</i>	47
TABELA.34 - Resultados das polinizações controladas para <i>T. stenocarpa</i>	47
TABELA.35 - Análise de variância para os resultados das polinizações controladas realizadas com <i>T.stenocarpa</i> , em 1993	47

TABELA.36 - Resumo das características das espécies estudadas (Parte I): posição taxonômica; habitat; porte; dimensões do hipanto, pétalas e tecas; viabilidade de pólen e informações acerca dos sistemas reprodutivos (via de reprodução, presença de auto-incompatibilidade e possibilidade de ocorrência de auto-polinização espontânea)	53
TABELA.37 - Resumo das características das espécies estudadas (Parte II): cor das pétalas e estames; presença de néctar nas flores; tipo de floração; síndrome de dispersão e cor dos frutos	54
TABELA.38 - Fertilidade de pólen (média \pm desvio padrão) das espécies de Melastomataceae estudadas em Itirapina	61
TABELA.39 - Espécies estudadas dentre os gêneros de Melastomataceae e seus respectivos sistemas reprodutivos	65
TABELA.40 - Espécies de Melastomataceae agamospérmicas segundo a literatura, e seus respectivos hábitos e habitats (adaptado e aumentado de RENNER, 1989)	68
TABELA.41 - Números cromossômicos de algumas espécies de Melastomataceae, Tribo Miconieae	71

1. Resumo

Neste trabalho foram estudados alguns aspectos acerca da biologia reprodutiva de 11 espécies de Melastomataceae de cerrado, ocorrentes em duas áreas no município de Itirapina, SP: *Leandra lacunosa* Cogn., *Miconia albicans* (Sw.) Triana, *M. fallax* DC., *M. langsdorffii* Cogn., *M. ligustroides* (DC.) Naud., *M. minutiflora* (Bonpl.) DC., *M. pepericarpa* Mart. ex DC., *M. pohliana* Cogn., *M. rubiginosa* (Bonpl.) DC., *M. stenostachya* Schr. & Mart. ex DC. e *Tibouchina stenocarpa* (Schr. & Mart. ex DC.) Cogn.

Os estudos se basearam no acompanhamento da fenologia de floração e frutificação, na análise da fertilidade de pólen - através de coloração com Carmim-Acético - e nos resultados de polinizações controladas. Também foram efetuados, para algumas espécies, estudos citológicos e análise do crescimento do tubo polínico.

Das onze espécies, sete apresentaram produção de frutos agamospérmicos: *L. lacunosa*, *M. albicans*, *M. fallax*, *M. ligustroides*, *M. pohliana*, *M. rubiginosa* e *M. stenostachya*. Os frutos de todas estas espécies, exceto *M. pohliana*, que não foi testada, continham sementes viáveis.

Entre as quatro espécies que não apresentaram agamospermia, *M. langsdorffii* e *M. pepericarpa* se mostraram xenógamas obrigatórias. Nestes casos, o crescimento do tubo polínico cessou no terço superior de estilete, que provavelmente apresenta um sistema gametofítico de auto-incompatibilidade. *Miconia minutiflora* não apresentou reação de auto-incompatibilidade, da mesma forma que *T. stenocarpa*. No entanto, *M. minutiflora* apresentou auto-polinização espontânea, o que não ocorreu com *T. stenocarpa*.

Quanto à fertilidade de pólen, duas das espécies sexuadas, *T. stenocarpa* e *M. pepericarpa* apresentaram em média mais que 80% de grãos viáveis. As outras duas, *M. langsdorffii* e *M. minutiflora*, apresentaram médias próximas a 60%. Todas as espécies agamospérmicas apresentaram médias inferiores a 40% de grãos viáveis, sendo que *M. albicans* apresentou pólen completamente estéril. No entanto, as médias obtidas para *M. langsdorffii* e *M. minutiflora* não diferiram estatisticamente das obtidas para *M. fallax*, *L. lacunosa* e *M. rubiginosa*, ou seja, nem sempre pode ser feita uma inferência sobre a presença de agamospermia a partir apenas da análise de fertilidade de pólen. A enorme variação encontrada para estas espécies, tanto entre indivíduos como entre botões dentro de um único indivíduo, como ocorreu principalmente com *M. langsdorffii*, sugere que existam diferentes níveis de esterilidade dentro de uma população, e que em muitos casos esta esterilidade possa ser devida a algum fator ambiental. As coletas de material para análise de fertilidade de pólen devem, portanto, se basear em um número de indivíduos suficiente para abranger toda esta variação.

Apesar das dificuldades encontradas durante a análise da meiose, os estudos citológicos efetuados para *M. fallax* e *M. stenostachya* demonstraram que ambas apresentam irregularidades meióticas. Para estas espécies, e talvez para as demais espécies agamospérmicas, a baixa fertilidade de pólen possa também ser de caráter genético.

Os dados acerca da fenologia destas espécies não nos permitem distinguir padrões claros de escalonamento ou agrupamento na floração ou frutificação. Foi encontrada ainda grande variação quanto às estratégias de floração, desde a floração maciça ("multiple bang") de *M. albicans*, *M. ligustroides*, *M. minutiflora*, *M. rubiginosa* e *M. stenostachya*, até florações mais estendidas ("cornucópia") de *L. lacunosa*, *M. fallax*, *M. langsdorffii*, *M. pepericarpa* e *T. stenocarpa*.

As sete espécies agamospérmicas encontradas neste trabalho pertencem à tribo Miconieae, assim como cerca de 85% de todas Melastomataceae agamospérmicas encontradas na literatura. Estas espécies se distribuem por diversas formações tropicais, o que nos faz crer que a presença de agamospermia depende mais do componente filogenético (e consequentemente taxonômico) do que o ambiental ou hábito. A apomixia parece ser pouco comum em outras taxa de cerrado que não pertençam a determinados grupos, como Melastomataceae e Poaceae.

2. Summary

This study was set up to investigate some aspects of the reproductive biology of 11 species of Melastomataceae growing in cerrado vegetation, in Itirapina, SP, Brazil. These were: *Leandra lacunosa* Cogn., *Miconia albicans* (Sw.) Triana, *M. fallax* DC., *M. langsdorffii* Cogn., *M. ligustroides* (DC.) Naud., *M. minutiflora* (Bonpl.) DC., *M. pepericarpa* Mart. ex DC., *M. pohliana* Cogn., *M. rubiginosa* (Bonpl.) DC., *M. stenostachya* Schr. & Mart. ex DC. e *Tibouchina stenocarpa* (Schr. & Mart. ex DC.) Cogn.

Each species was studied using standard pollination techniques and pollen-grain staining procedures. Flower and fruit phenology were followed for about 2 years. For some species pollen tube growth was observed, and an attempt was made to analyze meiosis and other cytological aspects in two species.

Seven species produced apomictic fruits: *L. lacunosa*, *M. albicans*, *M. fallax*, *M. ligustroides*, *M. pohliana*, *M. rubiginosa* e *M. stenostachya*. All of them produced viable seeds, except for *M. pohliana*, which was not tested.

Within the four non-apomictic species, *M. langsdorffii* and *M. pepericarpa* appear to be obligatory xenogamous. In these cases, pollen tube growth halted in the upper part of the style in self-pollinations, suggesting a gametophytic incompatibility system. *Miconia minutiflora* appear to be self-compatible, as is *T. stenocarpa*. Nevertheless, the former presented automatic self-pollination mechanisms, while the latter did not.

Two of the sexual species, *T. stenocarpa* and *M. pepericarpa*, presented pollen-grain fertility means up to 80%. The other two, *M. langsdorffii* and *M. minutiflora*, revealed means close to 60%. All the agamospermous species showed means of under 40% fertile grains, while *M. albicans* presented completely sterile pollen. In spite of that, the means obtained for *M. langsdorffii* and *M. minutiflora* did not differ statistically from those obtained for some agamospermous species like *L. lacunosa*, *M. fallax* and *M. rubiginosa*. This means that it is not always possible to deduce the existence of agamospermy from pollen fertility evidence, although a high degree of sterility is almost always accompanied by agamospermy. Besides, for some species an enormous variation between individuals in the population, and between flowers in the same individual was found. It suggests that different levels of sterility may coexist inside a population, and sometimes this sterility may be due to some environmental factor, i.e., in *M. langsdorffii*. Thus, any pollen fertility analysis must be based on thorough sampling, which includes several individuals and different flowers in the same individual.

In spite of the difficulties found during meiosis observations for *M. fallax* and *M. stenostachya*, the cytological studies showed that both species regularly

produce meiotic imperfections. For these species, and perhaps for other apomicts, the low pollen fertility may be a result of these meiotic problems.

The phenological data seem not to show any clear pattern of clustering or displacement, in both flower and fruit production. The flowering strategies varied from "multiple bang" in *M. albicans*, *M. ligustroides*, *M. minutiflora*, *M. rubiginosa* and *M. stenostachya* to "cornucopia" in *L. lacunosa*, *M. fallax*, *M. langsdorffii*, *M. pepericarpa* and *T. stenocarpa*.

The seven apomictic species are members of the tribe Miconieae, as are almost 85% of the reported agamospermous Melastomataceae. These species are scattered throughout a great diversity of tropical habitats, which lead us to believe that the occurrence of apomixis in this group is due to phylogenetic (and therefor taxonomic) constraint, rather than environmental or habit factors. It seems that apomixis is a rare phenomenon in the cerrado flora, in species which do not belong to Melastomataceae and Poaceae.

3. Introdução

Melastomataceae é uma família composta por cerca de 116 gêneros e 4.200 - 4.500 espécies distribuídas pelas regiões tropicais do globo (RENNER, 1993), sendo especialmente abundantes no Brasil. No Neotrópico está representada por cerca de 3.000 espécies, em 106 gêneros (RENNER, 1989). Destas, cerca de 1.000 pertencem ao gênero *Miconia* Ruiz & Pavon. A importância desta família não se exprime apenas através do grande número de espécies, mas também por sua abrangência, compondo, com destaque, a flora das mais diversas formações vegetais, como florestas úmidas, florestas mesófilas, campos rupestres e cerrados.

Algumas características morfológicas marcantes e raramente ausentes tornam esta família facilmente reconhecível, tais como filotaxia oposta, folhas inteiras, sem estípulas e em geral curvinérveas, flores perfeitas, completas, cíclicas, perigínicas a hipogínicas, com estames freqüentemente diplostêmones, livres, de deiscência geralmente poricida e frutos capsulares ou baciformes, com sementes diminutas (BARROSO, 1984).

Apesar dos limites externos da família estarem razoavelmente bem definidos (RENNER, 1993), a taxonomia nos níveis inferiores permanece extremamente confusa. Isto talvez se deva aos limites genéricos e específicos, que não são bem estabelecidos, ao grande número de espécies e ao pequeno número de trabalhos feitos a seu respeito. Estes problemas tornam-se críticos em alguns grupos, como na tribo Miconieae Cogn., com cerca de 2.200 espécies, onde, após o trabalho pioneiro de COGNIAUX (1886-1888), pouco foi acrescentado. Neste grupo, não só os limites específicos, como também os genéricos são imprecisos - como acontece na circunscrição de *Miconia*, *Leandra*, *Clidemia* e *Ossaea* (JUDD, 1989).

O trabalho de COGNIAUX (1886-1888) utilizou com destaque um caráter que influencia, de sobremaneira, a biologia reprodutiva de Melastomataceae: a morfologia das anteras. Muitas espécies apresentam estames modificados ou apêndices estaminais relacionados com a adaptação destes taxa à melitofilia.

A maior parte das espécies desta família oferece aos polinizadores apenas pólen como recurso, e este só é removido das anteras poricidas através de movimentos vibratórios efetuados por algumas espécies de abelhas. Ao modo de polinização associado à esta síndrome - relacionado sempre com abelhas - dá-se o nome de polinização vibrátil ("buzz polination", de acordo com FAEGRI & VAN DER PIJL, 1979 e BUCHMANN, 1983). Outras espécies de Melastomataceae, que oferecem néctar como recurso, podem ser polinizadas por abelhas, morcegos, pássaros e roedores (RENNER, 1989). Não existem registros de espécies polinizadas por moscas.

O sistema reprodutivo predominante na família é o xenógamo (RENNER, 1989), favorecido pela separação espacial entre o estigma e o pólen nas flores, e pela necessidade de manipulação das anteras por parte de vetores para liberar este pólen. Segundo a mesma autora, a existência de mecanismos de auto-incompatibilidade genética é relativamente comum neste grupo.

Os trabalhos que se referem à biologia reprodutiva de espécies de Melastomataceae (RENNER, 1989; BORGES, 1991) têm mostrado com relativa frequência a ocorrência de casos de agamospermia na família. A agamospermia é um fenômeno pelo qual uma planta é capaz de produzir sementes e embriões sem que antes houvesse fusão de gametas e formação de zigoto.

Uma das primeiras revisões realizadas sobre o tema foi o trabalho de GUSTAFFSON (1946, 1947a e 1947b), que descreveu casos então conhecidos e estabeleceu a terminologia empregada até hoje sobre o assunto. Seguindo a mesma linha, NOGLER (1984) detalhou os diversos mecanismos de produção de embriões que ocorrem nas espécies agamospérmicas. Segundo o mesmo autor, a **embrionia adventícia** se dá quando o embrião se desenvolve diretamente a partir de uma célula somática do óvulo. Quando o embrião se origina a partir de um saco embrionário não reduzido, ou seja, quando não ocorre meiose ou esta é incompleta, acontece a **apomixia gametofítica**. No último caso, o saco embrionário pode se originar a partir de célula arquesporial - **diplosporia** - ou a partir de célula somática - **aposporia**.

Uma planta pode ser obrigatoriamente ou facultativamente agamospérmica, quando apresentar produção residual de embriões sexuais (ASKER, 1984). Em muitos casos onde este fenômeno ocorre a polinização é completamente dispensável, enquanto que em outros ela é necessária (pseudogamia), mesmo que não esteja diretamente relacionada com a formação do embrião (GRANT, 1981).

Da mesma forma que em processos de propagação vegetativa, uma progênie resultante de reprodução por agamospermia deve apresentar genótipo idêntico ao da planta mãe. Talvez por este motivo muitos autores reuniram estes dois processos, agamospermia e propagação vegetativa, sob uma única denominação: **apomixia** (RADFORD et al., 1974). Os trabalhos mais recentes (NOGLER, 1984; KELLOG, 1990; MOGIE, 1992) consideram a propagação vegetativa como sendo mais uma forma de crescimento do que propriamente de reprodução, e portanto excluem este tipo de mecanismo do conceito de apomixia. O presente trabalho seguirá a linha proposta por NOGLER (1984), que trata os dois termos - **agamospermia** e **apomixia** - indistintamente, e os separa completamente de **propagação vegetativa**.

Apesar da grande quantidade de informações sobre o assunto, muito se discute sobre os motivos e os meios pelos quais algumas espécies desenvolvem mecanismos de reprodução assexuada (MOGIE, 1992). Frequentemente esta discussão vem à tiracolo de outra, supostamente antagônica: a evolução da reprodução sexuada. Afinal, por que estas plantas produzem clones idênticos uns aos outros, quando existem tantas "vantagens" conferidas pela variabilidade genética proveniente da reprodução sexuada? Por outro lado, se uma planta

possui reprodução assexuada, e pode transmitir a capacidade de se reproduzir assexuadamente a toda sua progênie - assexuada ou sexuada - por que o fenômeno não se espalha a ponto de deslocar a reprodução sexuada a um segundo plano?

GHISELIN (1988), em analogia a um modelo econômico de mercado, diz que "em um mercado saturado é lucrativo diversificar", aludindo à reprodução sexuada. Por outro lado, em mercados menos saturados é lucrativo manter intocados produtos de sucesso. Portanto as formas com reprodução assexuada seriam mais comuns em ambientes menos saturados. Esta teoria explicaria, em parte, porque a apomixia é encontrada com maior frequência entre espécies pioneiras, geralmente herbáceas, do que em espécies arbóreas de "climax", ao menos em ambientes de clima temperado. Explicaria também os padrões de distribuição geográfica e de diversidade genotípica apresentadas por alguns grupos de espécies herbáceas (BIERZICHUDEK, 1987), onde populações ou espécies agamospérmicas ocupariam ambientes mais recentes - ou em maiores latitudes, maiores altitudes, locais mais perturbados - do que seus parentes sexuados.

À parte deste tipo de consideração, tem-se verificado que a agamospermia ocorre, com frequência, associada a organismos híbridos e poliplóides. Ela atuaria como um escape desenvolvido por estas populações híbridas, pouco ou não férteis, permitindo a fixação e a reprodução de genótipos vantajosos (RICHARDS, 1986). A reprodução assexuada seria responsável, paradoxalmente, pela manutenção de genótipos altamente heterozigóticos, representados por populações híbridas.

Paralelamente, verificou-se que a maioria das espécies agamospérmicas, e também suas populações, apresentam variabilidade genética (ELLSTRAND & ROOSE, 1987) e, conseqüentemente, variabilidade morfológica muito extensa. Embora estes aspectos não estejam ainda muito claros, as fontes desta variação podem estar relacionadas com mutações, recombinações (possível em parte das espécies diplospóricas, como *Taraxacum* spp, de acordo com RICHARDS, 1986), origem múltipla dos clones ou, principalmente, eventos isolados de reprodução. De fato são minoria os casos em que as espécies, se não as populações, invariavelmente se reproduzem assexuadamente (de WET & STALKER, 1974). E quando ocorre um evento de reprodução sexuada envolvendo estes híbridos, quer seja com parentais ou com outros híbridos, gera-se uma enorme variabilidade.

Esta relação acaba por construir entidades quiméricas, os **complexos agâmicos** (GRANT, 1981), formadas por populações sexuadas, intermediadas por um conjunto de populações apomíticas, híbridas, cujo tratamento taxonômico, em muitos casos, é quase impossível, dependendo do tipo de variação morfológica encontrada. A variação fenotípica pode mudar com o tempo, de acordo com o equilíbrio entre as reproduções sexuada e assexuada (CAMPBELL & DICKINSON, 1990).

Todas as evidências obtidas sobre os complexos agâmicos se baseiam em populações que habitam a zona temperada. A despeito da proposição de

KAUR et al. (1978) de que "a apomixia deve ser largamente disseminada entre árvores da floresta tropical úmida primária", ainda pouco foi estudado acerca deste fenômeno na flora de ecossistemas tropicais. Além das Dipterocarpaceae estudadas por KAUR et al. (1978) e de citações de casos esparsos, na maioria das vezes referentes à espécies de Melastomataceae, existem trabalhos mais detalhados com Clusiaceae (HA et al. 1988), Poaceae (SAVIDAN, 1985) e Bombacaceae (BAKER, 1960; DUNCAN, 1970; OLIVEIRA et al., 1992).

Em relação aos cerrados, informações não só sobre apomixia, mas também sobre sistemas reprodutivos e biologia reprodutiva como um todo, são ainda incipientes. Trabalhos recentes (SARMIENTO & MONASTERIO, 1983; OLIVEIRA, 1991) vêm mudando os conceitos relacionados à reprodução destas plantas que, acreditava-se (GOODLAND & FERRI, 1979), se daria predominantemente através de propagação vegetativa. É fato que esta ocorra em vários taxa, e que seja importante para um aumento na longevidade dos indivíduos, impedindo flutuações populacionais atribuídas, por exemplo, ao fogo (HENRIQUES, 1993). Mas é fato também que existe reprodução através de sementes, e as espécies de cerrado fazem uso delas para sua dispersão.

De forma semelhante à outros ecossistemas tropicais, entre as espécies arbustivo/arbóreas de cerrado parece predominar a xenogamia, em detrimento à autogamia (OLIVEIRA, 1991). O sistema de polinização predominante envolve flores não especializadas, polinizadas por pequenos insetos (vespas, moscas e abelhas), enquanto que a síndrome de dispersão mais freqüente é a zoocórica (OLIVEIRA, 1991). Aparentemente, existe uma diferenciação entre grupos de espécies com estratégias fenológicas distintas (SARMIENTO & MONASTERIO, 1983; MANTOVANI & MARTINS, 1988 e OLIVEIRA, 1991). De um modo geral, os eventos fenológicos se distribuem por todo o ano, embora a floração se concentre levemente no início do período chuvoso, e a frutificação seja um pouco mais intensa ao longo da estação chuvosa.

O presente trabalho envolve a inter-relação de três temas: o estudo da biologia reprodutiva, a família Melastomataceae e o bioma Cerrado. Pretende-se aqui reunir dados de biologia reprodutiva de Melastomataceae de cerrado, em Itirapina, SP, e também compará-los aos dados já existentes para outras famílias de cerrados, e aos dados existentes sobre Melastomataceae de outras formações vegetais.

Um aspecto que será tratado de forma especial refere-se à agamospermia. Até que ponto este fenômeno é comum em espécies de cerrado, pertencentes ou não à família Melastomataceae? Se for, seria em maior ou menor grau do que em outras formações vegetais? Qual a influência da agamospermia na taxonomia de Melastomataceae? Este tipo de mecanismo seria o responsável pelas dificuldades encontradas nos estudos taxonômicos sobre esta família ou, sob outro enfoque, será que esta habilidade desenvolvida por suas espécies não seria a responsável pela riqueza de formas encontrada, e pelo sucesso obtido em ambientes tão diversos? Até que ponto existem semelhanças entre os casos melhor estudados de apomixia - em Asteraceae, Rosaceae e Poaceae - e as tão pouco estudadas Melastomataceae? São

perguntas que foram feitas constantemente durante todo o desenrolar deste trabalho, desde a condução dos experimentos de campo e de laboratório até a sua redação.

Outras perguntas acabaram por estimular algumas análises complementares: em Melastomataceae existe relação entre agamospermia e poliploidia ou hibridação? Seriam estas as responsáveis pelos altos níveis de esterilidade de pólen encontrados para estas espécies? Até que ponto existe uma relação entre agamospermia e fertilidade de pólen?

Este trabalho não possui um caráter definitivo, ou seja, não existe a pretensão de se responder a todas perguntas acima listadas. Existe sim a proposta de se levantar informações que possam formar um corpo de dados suficiente para sugerir linhas de raciocínio ou futuras pesquisas sobre um tema que está muito longe de ser claramente compreendido.

4. Material e Métodos

Este trabalho foi desenvolvido durante o período compreendido entre Março de 1992 e Março de 1994, tendo sido conduzido, em sua fase de campo, no Município de Itirapina, SP. A fase de laboratório foi conduzido no Laboratório de Biossistemática, Depto. de Botânica da UNICAMP, Campinas, SP.

4.1. Área de Estudo

O município de Itirapina situa-se a 22°15' de latitude sul e 47°49' de longitude Oeste (GIANNOTTI, 1988), na região central do estado (Fig.1), onde se encontra a Depressão Paleozóica (LEMOS, 1960), cujo relevo é caracterizado pela presença de colinas tabuliformes com vertentes suavizadas, a uma altitude entre 550 e 700m, e por pequenos alinhamentos de "cuestas" esparsas, formadas tanto por arenitos quanto por basalto. Itirapina encontra-se a cerca de 760m de altitude, sobre solos originados a partir de Arenito - Formação Botucatu - tipicamente profundos, pobres sob o ponto de vista químico, e com pequena capacidade de retenção de água (LEMOS, 1960). O tipo de solo encontrado em ambas as áreas é o Latosol Vermelho - fase arenosa (GIANNOTTI, 1988).

O clima pode ser caracterizado como Cwa, pela classificação de Köppen (GIANNOTTI, 1988), que representa clima tropical de altitude com inverno seco e verão quente e chuvoso. A temperatura média anual da região é de 19.7°C, sendo que o mês mais frio (Julho) apresenta temperatura média de 16.2°C, e o mês mais quente (Fevereiro) apresenta temperatura média de 22.3°C. A precipitação média anual no município é de 1.425mm, concentrada na estação chuvosa (1.199mm), que se estende entre outubro e março. O balanço hídrico feito para a Estação Experimental de Itirapina registrou uma deficiência hídrica de 23 mm, entre junho e setembro (GIANNOTTI, 1988).

Atualmente, pouco resta da vegetação natural da região. Tanto os cerrados quanto as florestas vêm sendo paulatinamente destruídos, desde o começo do século, pelo avanço da atividade agropecuária, que iniciou com o cultivo do café, substituído por reflorestamentos de *Pinus* sp e *Eucalyptus* sp, pela cultura de cana-de-açúcar, por pomares de cítricos e por pastagens. Mesmo assim, em Itirapina e em alguns municípios vizinhos, como Brotas e Corumbataí, ainda podem ser encontradas algumas das últimas áreas remanescentes de cerrados do Estado de São Paulo. Muitas destas áreas encontram-se extremamente perturbadas, por ação de fogo ou pela introdução de gado. Algumas áreas são formações secundárias, provavelmente abandonadas devido à pobreza do solo.

Para este estudo foram utilizadas duas áreas (Fig.2). A primeira, denominada "Pedregulho", se localiza na Estação Experimental do Instituto Florestal, que possui cerca de 6.500 ha totais, onde se mesclam cerca de 2.000 ha de florestas implantadas e 4.500 ha de vegetação natural, formadas por diversas fisionomias de cerrado, por brejos e matas ciliares (GIANNOTTI, 1988). Na área em questão, a vegetação consiste em um gradiente de cerrado *sensu stricto* e cerradão, com uma transição para mata ciliar.

A segunda área, conhecida como Graúna, se encontra fora da Estação Experimental. Possui uma vegetação aberta e com estrato herbáceo bem desenvolvido. São característicos desta área sinais de fogo (provavelmente em 1991) e a presença esparsa de capim-gordura (*Melinis minutiflora* Beauv.), denotando forte perturbação.

4.2. Procedimentos de Campo

4.2.1. Fenologia

A fenologia foi acompanhada tendo em vista a análise da distribuição dos eventos de floração e frutificação das espécies durante o ano. Para cada espécie foram marcados ao menos 10 indivíduos, exceção feita à *M. pohliana*, com apenas três. As florações foram registradas quando no mínimo metade dos indivíduos marcados possuíam flores abertas, e as frutificações quando a mesma proporção de indivíduos possuía frutos maduros.

Complementando o estudo da fenologia, cada espécie foi enquadrada em uma das categorias propostas por GENTRY (1974). Este autor definiu padrões de florescimento para Bignoniaceae centro-americanas, baseados na sua intensidade e duração. Uma floração maciça e fortemente sincronizada, concentrada em um pico de 1 a 4 dias, é considerada como um "big-bang". Caso aconteçam dois ou mais picos bem distintos, ocorre um "multiple-bang". Se a proporção de flores abertas por dia não for tão grande, e a floração se distribua por um período mais longo (até um mês, por exemplo), está caracterizada uma cornucópia. Florações com duração mais longa caracterizam o tipo "steady-state".

4.1.2. Polinizações Controladas

As polinizações controladas foram realizadas através de cinco tratamentos, embasados em RADFORD et al. (1974), DAFNI (1992) e KEARNS & INOUE (1993):

A. Controle: As flores ou inflorescências são apenas marcadas, sem ser ensacadas, e têm seu desenvolvimento acompanhado;

B. Agamospermia: O mais comumente proposto consiste na emasculação dos botões em pré-antese (RADFORD et al., 1974), que são

FIGURA.1 - Localização de Itirapina no Estado de São Paulo

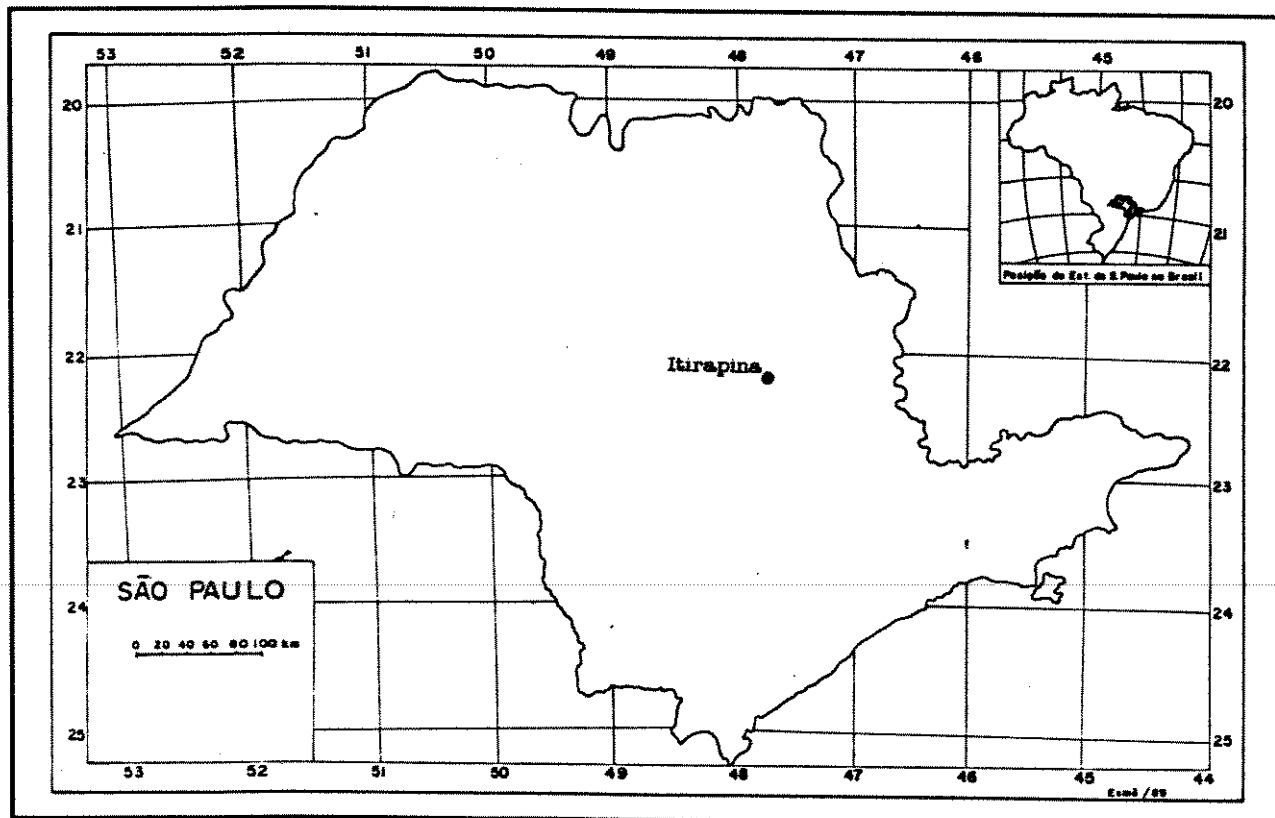
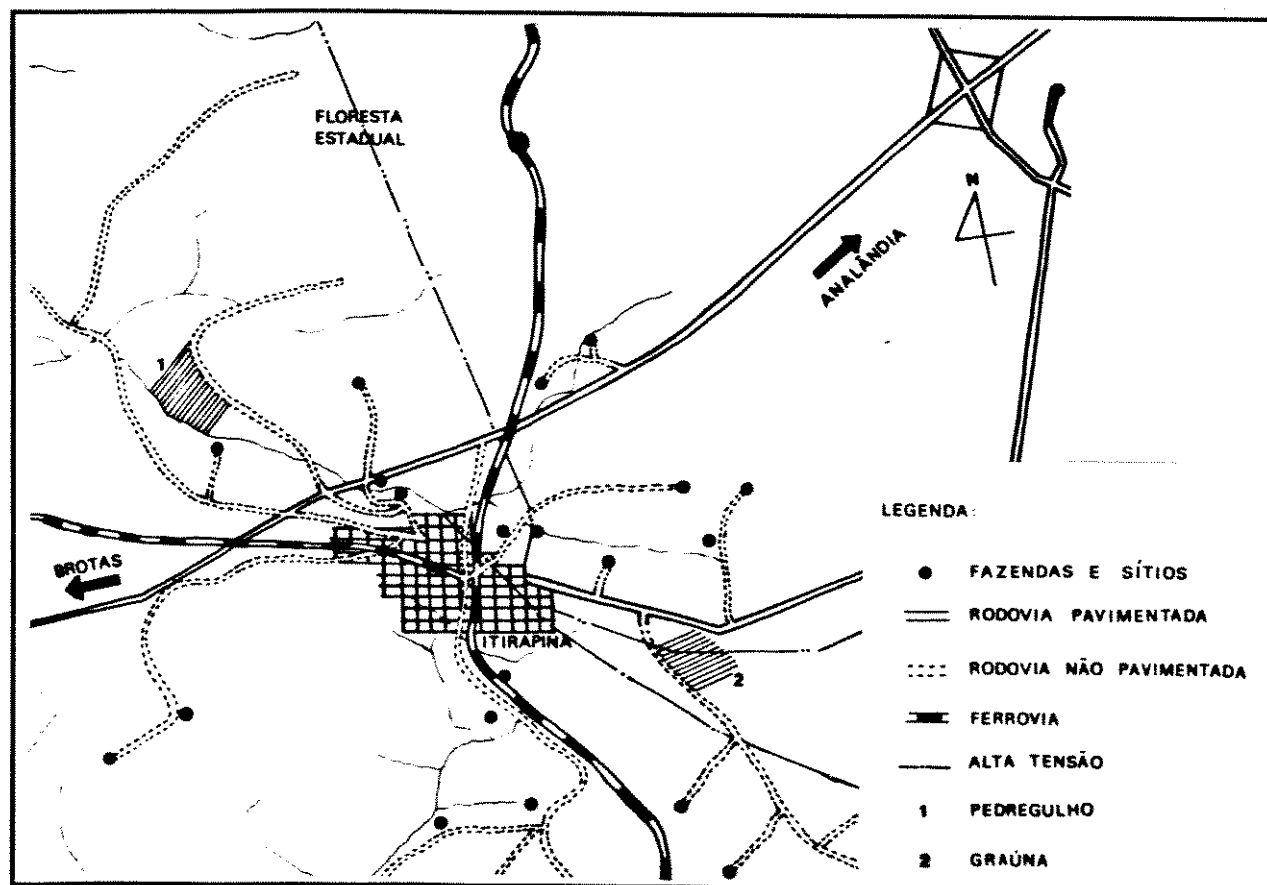


FIGURA.2 - Localização áreas estudadas no município de Itirapina



posteriormente isolados¹. Devido à dificuldade em se emascular flores tão pequenas, para estas espécies foi adaptada a metodologia utilizada nos estudos de algumas Asteraceae, como *Taraxacum* spp (RICHARDS, 1986) nos quais os botões florais têm o topo do estilete removido, juntamente com a região estigmática. Em alguns casos os grãos de pólen podem eventualmente germinar na região do corte do estilete (M. C. E. Amaral, comunicação pessoal). Por este motivo, para cada espécie foram emasculadas algumas flores neste tratamento, com o intuito de se aferir os resultados obtidos. De qualquer forma, todas as flores foram mantidas isoladas por meio de sacos de papel, evitando o contato com vetores de pólen;

C. Polinização Cruzada: Flores de inflorescências previamente isoladas foram polinizadas manualmente com pólen proveniente de outros indivíduos da mesma espécie. Novamente aqui os botões não foram emasculados, em virtude de seu tamanho. Existe a possibilidade, portanto, de haver mistura de pólen entre aquele proveniente da polinização e o presente nas próprias anteras da flor testada;

D. Auto-Polinização : Flores de inflorescências previamente isoladas são polinizadas com pólen proveniente de outras flores do mesmo indivíduo. Para este trabalho não foi feita distinção entre **Autogamia** (transferência de pólen da mesma flor) e **Geitonogamia** (transferência de pólen de outra flor, mas do mesmo indivíduo), visto que, sob o ponto de vista genético são eventos similares (RICHARDS, 1986);

E. Auto-Polinização Espontânea: As inflorescências são apenas isoladas, sendo os botões mantidos intactos.

Esta metodologia pode ser interpretada como uma série de perguntas (cada um dos tratamentos) que estão sendo feitas às plantas (KEARNS & INOUE, 1993). A resposta ao tratamento **B** indica se há produção de frutos e sementes por via assexuada. Caso a resposta a **B** seja negativa e, por outro lado, as sementes estiverem sendo produzidas por via sexuada, a comparação entre **C** e **D** indicaria a existência de algum mecanismo de auto-incompatibilidade. Não ocorrendo este tipo de fenômeno, ou seja, há produção de frutos no tratamento **D**, o ponto a ser esclarecido por **E** seria se a planta está apta a ser auto-polinizada espontaneamente, ou se necessita de algum vetor para fazê-lo.

O controle (tratamento **A**) atua como referência em relação aos demais tratamentos e como "controle de qualidade" de todo o trabalho. Caso os índices apresentados por **A** se mostrem inferiores aos apresentados por **C** (e se supondo a produção de **B**, **D** e **E** nula), conclui-se que a disponibilidade de pólen está limitando a produção de frutos e sementes na espécie. Por outro lado, se **A** apresentar maior proporção de frutos formados do que **C**, pode estar havendo alguma falha na condução do experimento.

¹ - Em todos os tratamentos, o isolamento das inflorescências foi feito envolvendo-as com sacos de papel, presos com pedaços de arame extrudado.

O número de indivíduos utilizados nas polinizações controladas variou de acordo com a disponibilidade de plantas férteis nas áreas. No mínimo 5 indivíduos foram estudados por espécie (RADFORD et al., 1974), à exceção de *Miconia pohliana* e *M. langsдорffii*, das quais foram encontrados, respectivamente, 3 e 4 indivíduos. As plantas escolhidas deveriam dispor de número suficiente de inflorescências para suportar todos os tratamentos, como recomenda DAFNI (1992).

O número de flores utilizadas em cada tratamento variou para cada espécie, em virtude principalmente do número de flores abertas por inflorescência em determinado período. Houve sempre uma tendência no sentido de se trabalhar com inflorescências, e não com flores isoladas (BORGES, 1991), a fim de se evitar um dano muito severo à planta, o que poderia interferir nos resultados. Assim sendo, para *Leandra lacunosa* e *Miconia langsдорffii* o número de flores por inflorescência variou entre 3 e 20, e por tratamento entre 10 e 40, em cada indivíduo. Para *M. rubiginosa* e *M. ligustroides*, o número de flores por inflorescência, no segundo ano, variou entre cerca de 40 e 60 flores, sendo cerca de 80 a 100 o número de flores utilizadas por tratamento em cada indivíduo. Uma única exceção se deu quanto a *Tibouchina stenocarpa*, para a qual foram utilizadas flores isoladas ou inflorescências com até 4 flores, para um total de 10 a 30 flores por tratamento. Estes números parecem suficientes, lembrando que RADFORD et al. (1974) sugerem um número de 25 flores por espécie, por tratamento.

Os resultados foram considerados positivos quando houve a formação de frutos com sementes (BORGES, 1991). As espécies que apresentam frutos bacáceos tiveram os mesmos monitorados até pouco antes de amadurecerem, ou seja entre 45 e 60 dias, dependendo da espécie. *Tibouchina stenocarpa*, com frutos capsulares, teve os mesmos monitorados por cerca de 60 dias.

Visando detectar diferenças entre os tratamentos foi efetuada análise de variância "two way", sem repetições (SOKAL & ROHLF, 1981). Os valores percentuais de produção de frutos por indivíduo e por tratamento, transformados em arco-seno, foram tratados como blocos ao acaso, admitindo que não há interação entre as duas fontes. Os cálculos foram feitos em computador, no módulo MGLH do programa SYSTAT (WILKINSON, 1990).

4.2.3. Observações complementares

Para cada espécie foi elaborada uma breve descrição morfológica, restrita às inflorescências, flores e frutos. Foram medidos os comprimentos do hipanto, pétalas, tecas e estilete, e registradas as cores das pétalas, estames e frutos. Outros aspectos, como a produção de néctar e odor, ou presença de glândulas nos estames, foram anotados quando presentes.

Foi efetuado um acompanhamento das visitas por parte de abelhas e outros insetos às flores, sem contudo ter sido feita qualquer tipo de quantificação e identificação dos animais.

Para cada espécie foi coletado e prensado material reprodutivo, posteriormente depositado como testemunha no herbário "Universidade Estadual de Campinas" (UEC). As exsicatas estão registradas sob os números 64624 (*M. albicans*); 64625, 64626 e 64627 (*M. fallax*); 62787 e 62777 (*M. langsдорffii*); 62783 (*M. ligustroides*); 62786 (*M. minutiflora*); 62780 e 62776 (*M. pepericarpa*); 62778 (*M. pohliana*); 62781 (*M. rubiginosa*); 64623, 64620 e 64622 (*M. stenostachya*); 62784 e 64629 (*L. lacunosa*) e 62788 (*T. stenocarpa*).

4.3. Procedimentos de Laboratório

4.3.1. Fertilidade de pólen

Além de controlar os resultados das polinizações controladas, a fertilidade de pólen foi investigada visando principalmente as espécies agamospérmicas. Estas raramente apresentam esterilidade masculina total, mas costumam apresentar problemas na produção de gametas masculinos, relacionados principalmente às dificuldades durante a meiose (RICHARDS, 1986). Sendo assim, deve ser esperada uma redução na fertilidade do pólen produzido por indivíduos agamospérmicos (BERRY et al., 1991; BORGES, 1991).

Para se avaliar a fertilidade de pólen podem ser utilizadas quatro modalidades técnicas (HESLOP-HARRISON et al., 1984), em ordem decrescente de precisão: testes de germinação, método fluorocromático, atividade enzimática e técnicas de coloração. Neste trabalho, apesar de serem as menos precisas, foram utilizadas técnicas de coloração, visto que são as mais simples e baratas, além de serem as únicas que permitem a utilização de material fixado. Este tipo de técnica permite, portanto, análises em grande escala, além de simplificar consideravelmente o trabalho de campo.

O material utilizado foi fixado, ainda no campo, em FAA 70%. As lâminas foram confeccionadas esmagando-se as anteras sobre uma gota de corante, geralmente Carmim-Acético (RADFORD et al, 1974) ou, quando havia dúvida, o corante de Alexander (ALEXANDER, 1980).

Para cada espécie, antes que fossem efetuadas as contagens, era feita uma comparação entre o pólen proveniente de cada um dos dois verticilos de estames. Caso fosse constatada alguma diferença na fertilidade, como se sugere para algumas Melastomataceae (cf. RENNER, 1989), estes seriam contados em separado.

As lâminas foram confeccionadas utilizando-se as anteras de cinco botões florais por indivíduo, em um mínimo de 9 indivíduos, exceção feita à *M. pohliana*, com 3 indivíduos. Para cada lâmina foram contados, em microscópio óptico, pelo menos 100 grãos. Da proporção entre grãos viáveis e não viáveis - não coloridos ou mal-formados - calculou-se a percentagem de grãos viáveis em relação à soma, em cada indivíduo.

Afim de se comparar os valores obtidos entre as espécies, foi feita análise de variância (ANOVA e Teste de Tukey), a partir dos dados transformados em arco-seno (SOKAL & ROHLF, 1981)

4.3.2. Citologia

Para algumas espécies foram feitos estudos sobre citologia, com dois objetivos principais: primeiro, efetuar contagens do número de cromossomos, durante a meiose, tendo em vista verificar a o seu nível de ploidia; segundo, identificar a origem da baixa fertilidade do pólen, procurando células com irregularidades meióticas.

Em ambos os casos o material coletado foi fixado em solução Carnoy modificada (SOLT & WURDACK, 1980), composta por clorofórmio, álcool etílico e ácido acético, na proporção de 6:3:1 e depois estocado em álcool 70, sob refrigeração. As lâminas foram confeccionadas com anteras removidas de botões florais em diferentes estágios de desenvolvimento. Estas foram esmagadas em Carmim-Acético e o seu conteúdo analisado em microscópio óptico, com objetiva de imersão.

4.3.3. Crescimento do Tubo Polínico

A análise do crescimento do tubo polínico foi feita em microscópio de fluorescência, segundo o método de MARTIN (1959), a partir de material coletado em diferentes horários após polinização, para *Miconia langsdorffii*, *M. pepericarpa* e *Tibouchina stenocarpa*. Este tipo de análise permite diagnosticar o sítio de incompatibilidade no gineceu, caso a espécie apresente este tipo de reação.

4.3.4. Germinação das sementes

Foi efetuado um teste de germinação das sementes provenientes de frutos formados no tratamentos **A** (controle) e **B** (agamospermia), visando apenas **confirmar** os casos de agamospermia. Ou seja, foi verificado se os frutos agamospérmicos continham sementes capazes de germinar.

As sementes, removidas dos frutos, foram acondicionadas sobre papel de filtro umedecido, em recipientes plásticos (Gerbox) mantidos, em temperatura ambiente, no laboratório. Em alguns casos, quando havia infestação por parte de fungos, foi adicionada uma solução de "Micostatin", para evitar o seu desenvolvimento.

5. Resultados e Discussão

Esta seção foi subdividida em dois compartimentos. No primeiro serão apresentados as espécies estudadas e os resultados da fenologia, das polinizações cruzadas, da análise da fertilidade de pólen e dados complementares para cada espécie. No segundo compartimento serão reunidos e comparados os dados de todas as espécies, quando serão discutidos em separado a fenologia, viabilidade de pólen, sistemas reprodutivos e, por fim, serão discutidos aspectos sobre a variação morfológica em espécies de Melastomataceae agamospérmicas e possíveis implicações taxonômicas.

5.1. As espécies estudadas

Neste trabalho foram estudadas onze espécies de Melastomataceae (Tabela.1). Sete espécies ocorrem tanto no Pedregulho quanto na Graúna: *Leandra lacunosa*, *Miconia albicans*, *M. fallax*, *M. ligustroides*, *M. rubiginosa*, *M. stenostachya* e *Tibouchina stenocarpa*. Três espécies - *M. langsdorffii*, *M. minutiflora* e *M. pepericarpa* - ocorrem exclusivamente no Pedregulho e uma espécie - *M. pohliana* - ocorre apenas na Graúna.

Dentre as 8 espécies de Melastomataceae citadas por GIANNOTTI (1988) para a região, apenas uma - *L. lancifolia* Cogn. - não foi localizada. Outra espécie - *M. paulensis* Naud. - foi identificada neste trabalho como *M. pepericarpa*.

Outras espécies podem ainda ser encontradas na região de Itirapina: *Acisanthera* sp, em beira de estrada, *Miconia chamissois* Naud., *M. pseudo-nervosa* Cogn. e *M. theaezans* (Bonpl.) DC. em áreas brejosas. *Miconia chartacea* Triana e *M. sellowiana* Naud. apesar de habitarem área de cerrado, não foram incluídas neste estudo, por terem sido tardiamente localizadas. Além destas, cerca de 70 espécies de Melastomataceae podem ser encontradas em levantamentos envolvendo cerrados de outras regiões, incluindo matas de galeria e interfaces com caatinga e floresta amazônica (A.A.J.F. Castro, inédito). A amostragem deste trabalho abrange, portanto, cerca de 15% do total de espécies de Melastomataceae que ocorrem nos cerrados.

Vale aqui ressaltar que, dada a heterogeneidade apresentada pela flora de cerrado (RATTER & DARGIE, 1992), os dados obtidos por este trabalho não necessariamente refletem um padrão comum a todas as áreas de cerrado. Refletem sim uma situação particular encontrada em Itirapina, uma área marginal do território ocupado pelo cerrado, com condições e flora específicas à região.

A identificação de parte das espécies estudadas se mostrou bastante complicada. A separação entre *M. fallax* e *M. stenostachya* é duvidosa, enquanto que parte do material observado em herbário de *M. ligustroides* está identificado como *M. candolleana*. Da mesma forma, *M. pohliana* pode ser encontrada com o nome de *M. leucocarpa* ou *M. burchelli* - espécie distinta que ocorre no DF - e *M. pepericarpa* pode ser encontrada como *M. paulensis*. A identificação de *T. stenocarpa* foi efetuada com base em trabalho recente (GUIMARÃES, 1992). As dificuldades encontradas para a identificação das espécies de *Miconia* motivaram a elaboração de um levantamento do gênero para o Estado de São Paulo, em conjunto com os professores A. B. Martins, J. Semir e E. Martins, do Depto de Botânica, UNICAMP.

TABELA.1 - Lista das espécies estudadas e local de ocorrência nas duas áreas de estudo, com suas respectivas abreviações e número de indivíduos investigados em cada área. Os números entre parênteses representam o nº de indivíduos utilizados para as polinizações controladas e nº de indivíduos coletados para fertilidade de pólen, respectivamente

Espécies estudadas	Abrev.	Nº indivíduos	
		G ¹	P
<i>Leandra lacunosa</i> Cogn.	Llc	—	(12,18)
<i>Miconia albicans</i> (Sw.) Triana	Mal	(9,15)	(9,15)
<i>Miconia fallax</i> DC.	Mfa	(5,10)	—
<i>Miconia langsdorffii</i> Cogn.	Mln	—	(4,9)
<i>Miconia ligustroides</i> (DC.) Naud.	Mli	(2,2)	(9,13)
<i>Miconia minutiflora</i> (Bonpl.) DC.	Mmn	—	(8,13)
<i>Miconia pepericarpa</i> Mart. ex DC.	Mpp	—	(7,9)
<i>Miconia pohliana</i> Cogn.	Mph	(3,3)	—
<i>Miconia rubiginosa</i> (Bonpl.) DC.	Mru	(2,2)	(10,12)
<i>Miconia stenostachya</i> Schr. & Mart. ex DC.	Mst	(5,5)	(2,5)
<i>Tibouchina stenocarpa</i> (Schr. & Mart ex DC.) Cogn.	Tb	—	(8,10)

¹ - G: Graúna; P: Pedregulho

5.1.1. *Leandra lacunosa* Cogn.

Esta espécie possui panículas com ca. 20 cm de comprimento, piramidais, com um número aproximado de 300 flores. As flores são sésseis, com hipanto de ca. 0.5 cm; as pétalas são brancas, triangulares a quase lineares, com ca. 0.5 cm; os estames são lilases, levemente desiguais, com tecas de ca. 0.3 cm e poro apical pequeno; o ovário é 3-locular, adnato ao hipanto até a metade de seu comprimento, com estilete filiforme, arqueado, truncado no ápice. Os frutos são esféricos a alongados, cobertos por indumento esparsos e com coloração atro-purpúrea, possuindo cerca de 30 sementes (Fig.3A e 3B).

Arbusto de até 2m de altura, ocorre em campos e cerrados de M.Gerais e S.Paulo. Na região de estudo, *Leandra lacunosa* ocorre em abundância no Pedregulho, e com menor frequência na Graúna, apresentando, nestas populações, grande variação morfológica. O florescimento se dá por um longo

período, entre o final de abril e meados de outubro. MANTOVANI (1983) registrou, em Mogi-Guaçu, o florescimento entre maio e outubro. Cada planta costuma apresentar um número relativamente pequeno de flores abertas por dia, durante cerca de três meses e há forte assincronia entre os indivíduos. Pela classificação de GENTRY (1974), esta espécie se enquadraria em um meio termo entre as categorias "cornucópia" e "steady state".

Da mesma forma que para todas as demais espécies, as flores de *L. lacunosa* podem ser enquadradas como flores de "um dia" (PRIMACK, 1985a). Estas não apresentam odor perceptível e abrem entre 8 e 10 hs. da manhã, aparentemente após exposição ao sol. Ao final do dia, o estilete já se encontra deslocado em oposição ao conjunto de estames, distância esta que aumenta no dia seguinte. Visitas por parte de abelhas foram constatadas, em pequeno número, apenas durante o segundo ano de estudo. Foram observadas abelhas pequenas, que efetuavam o movimento característico da polinização vibrátil ("buzz pollination", BUCHMANN, 1983).

A frutificação ocorreu entre os meses de outubro e março. Os frutos atropúreos se encaixam em um quadro de síndrome ornitocórica.

Foi constatada uma enorme variação na fertilidade pólen entre os indivíduos estudados (Tabela.2). Llc20 e Llc22, em 1993, apresentaram menos do que 1% de grãos viáveis, enquanto que Llc8, em 1992, apresentou 60.3%. A maioria dos indivíduos (17 entre 22) apresentou entre cerca de 30 e 55% de grãos viáveis.

TABELA.2 - Fertilidade de pólen de *Leandra lacunosa*; Total: número total de grãos contados; Viáveis: número de grãos viáveis; %V: percentagem de grãos viáveis para cada indivíduo. Todos os indivíduos estudados, em ambos os anos, ocorrem no Pedregulho.

Indivíduo	1992			1993		
	Total	Viáveis	%V	Total	Viáveis	%V
Llc1	632	281	44.5	528	223	42.2
Llc2	449	208	46.3	---	---	---
Llc3	563	280	49.7	---	---	---
Llc4	559	309	55.3	---	---	---
Llc5	590	310	52.5	563	240	42.6
Llc6	519	236	45.5	533	166	31.1
Llc7	547	237	43.3	540	224	41.5
Llc8	572	345	60.3	---	---	---
Llc10	---	---	---	530	175	33.0
Llc11	---	---	---	540	257	47.6
Llc12	---	---	---	602	66	11.0
Llc13	---	---	---	543	222	40.9
Llc14	---	---	---	539	256	47.5
Llc17	---	---	---	542	280	51.7
Llc19	---	---	---	541	263	48.6
Llc20	---	---	---	504	4	0.8
Llc21	---	---	---	544	44	8.1
Llc22	---	---	---	501	1	0.2
totais	4431	2206	49.8	7550	2421	32.1

Os resultados das polinizações controladas (Tabela.3) demonstram que, para *L. lacunosa*, existe produção de frutos por via agamospérmica. Não foi constatada diferença significativa entre os tratamentos ou entre os indivíduos, em ambos os anos em que foram estudados (Tabelas 4 e 5). Mesmo não havendo diferença entre os tratamentos, não é possível se assegurar que estes indivíduos são obrigatoriamente agamospérmicos, visto que, aparentemente, existe produção de pólen viável. Esta espécie foi citada como agamospérmica por SARAIVA (1994).

Aparentemente não há diferença na germinação de sementes provenientes de frutos de diferentes tratamentos.

TABELA.3 - Resultados das polinizações controladas em *Leandra lacunosa*; A: controle; B: agamospermia; C: polinização cruzada; D:auto-polinização; E: auto-polinização espontânea; n: número de flores testadas; %FF: percentagem de frutos formados para o tratamento. Todos os indivíduos estudados, em ambos os anos, ocorrem no Pedregulho.

1992	A		B		E	
indivíduo	n	%FF	n	%FF	n	%FF
Llc4	15	93.3	18	72.2	9	33.3
Llc5	15	73.3	10	80.0	19	57.9
Llc6	15	73.3	18	94.4	14	78.6
Llc7	15	60.0	19	52.6	16	50.0
Llc8	15	80.0	8	100.0	16	87.5
totais	75	76.0	73	76.7	74	63.5

1993	A		B		C		D		E	
indivíduo	n	%FF	n	%FF	n	%FF	n	%FF	n	%FF
Llc1	18	83.3	14	64.3	14	78.6	9	100.0	13	84.6
Llc7	49	77.6	14	85.7	10	80.0	10	70.0	13	61.5
Llc10	35	94.3	43	93.0	16	93.8	14	92.9	63	92.1
Llc12	34	29.4	41	26.8	---	---	---	---	27	55.6
Llc19	24	87.5	13	100.0	11	90.9	10	80.0	15	100.0
Llc20	53	83.0	42	61.9	18	100.0	18	77.8	27	70.4
Llc21	40	75.0	48	75.0	44	100.0	44	88.6	47	95.7
Llc22	42	90.5	30	76.7	32	59.4	47	83.0	44	75.0
totais	295	77.6	245	69.4	145	86.2	152	84.9	249	81.9

TABELA 4 - Análise de variância, com blocos ao acaso, para os resultados das polinizações controladas realizadas com *L. lacunosa*, em 1992¹, transformados em arco-seno.

Fonte	SS ²	df	MS	F-r	P
Tratamentos	0.273	2	0.136	2.261	0.167 ns
Indivíduos	0.650	4	0.162	2.691	0.109 ns
Erro	0.483	8	0.060		

¹ Número de indivíduos = 5; tratamentos A (controle), B (agamospermia) e E (auto-espontânea);

² SS: soma dos quadrados; df: graus de liberdade; MS: quadrado médio; F-r: razão de F; P: probabilidade; ns: não significativo a p<5%.

TABELA 5 - Análise de variância, com blocos ao acaso, para os resultados das polinizações controladas realizadas com *L. lacunosa*, em 1993¹, transformados em arco-seno.

Fonte	SS ²	df	MS	F-r	P
Tratamentos	0.093	4	0.023	0.317	0.202 ns
Indivíduos	0.690	6	0.115	1.560	0.864 ns
Erro	1.769	24	0.074		

¹ Número de indivíduos = 7 (excluída Llc12); tratamentos A (controle), B (agamospermia) C (polinização cruzada), D (auto-polinização) e E (auto-espontânea);

² SS: soma dos quadrados; df: graus de liberdade; MS: quadrado médio; F-r: razão de F; P: probabilidade; ns: não significativo a $p < 5\%$.

5.1.2. *Miconia albicans* (Sw.) Triana

Esta espécie possui panículas com ca. 15 cm de comprimento, "secundifloras", cilíndricas a levemente cônicas, com um número aproximado de 200 flores. As flores são sésseis, com hipanto levemente sulcado, com ca. 0.2 cm; as pétalas são brancas, com ca. 0.3 cm; os estames são brancos, delicados, levemente desiguais, com tecas de ca. 0.3 cm e poro ventral pequeno; o ovário é 3-locular, adnato ao hipanto até metade de seu comprimento, com estilete abruptamente alargado, truncado no ápice. Os frutos são globosos, com coloração verde-jade quando maduros, possuindo cerca de 25 sementes (Figs 3C, 3D, 3E, 3F).

Arbusto de até 3m de altura, *Miconia albicans* ocorre desde o Sul do México e Antilhas até o Paraguai e Brasil (WURDACK, 1973). Existem populações ocorrendo em vegetação litorânea, ao menos no Estado de São Paulo (obs. pess.). Espécie muito abundante nos cerrados, tem a capacidade de acumular Alumínio em suas folhas (HARIDASAN, et al., 1986) e, curiosamente, suas plântulas não se desenvolvem em solos que apresentem baixos teores deste elemento (Haridasan, com. pess.). Também é necessária ao seu recrutamento boa quantidade de luz (MIYANISHI & KELLMAN, 1986), sendo favorecida, neste aspecto, pela limpeza provocada por queimadas. HENRIQUES (1993) cita *M. albicans* como uma das espécies de cerrado que apresenta reprodução vegetativa, ou seja, em um indivíduo "76.9% dos caules se originaram por via vegetativa", distantes até 15 cm entre si. Como não foram constatadas estruturas especializadas na propagação a distâncias maiores, como estolões ou raízes gemíferas, fica a impressão de que a "reprodução vegetativa", nos termos em que foi proposta, seja um mecanismo relacionado mais com um aumento na longevidade dos indivíduos e evitando grandes flutuações populacionais, do que propriamente um mecanismo relacionado com reprodução ou propagação.

Miconia albicans ocorre em abundância em ambas as áreas estudadas, apresentando, nestas populações, uma variação morfológica muito grande

(GOLDENBERG & SHEPHERD, 1992). O florescimento se dá entre os meses de setembro e novembro, com dois ou três picos que coincidem com períodos chuvosos ("multiple bang", segundo as categorias propostas por GENTRY, 1974). Indivíduos isolados costumam produzir flores em pequeno número durante quase o ano todo, notadamente entre março/abril. MANTOVANI (1983) registrou a floração desta espécie, em Mogi-Guaçu, somente durante o mês de abril (fato confirmado em excursão ao local, em maio/1992).

As flores, completamente brancas e sem odor aparente, abrem ao nascer do sol e permanecem com os estames reflexos (não agrupados). Não foi observada uma visita sequer por parte de abelhas ou outros insetos.

A frutificação ocorreu entre os meses de novembro e março e, novamente, durante quase todo o ano é possível encontrar-se frutos desta espécie de forma esparsa. Segundo MAGNUSSON & SANAIOTTI (1987), que estudaram *M. albicans* em formações campestres na Amazônia, esta espécie é dispersa por roedores. No entanto, em Itirapina, ao menos 2 espécies de pássaros consomem seus frutos (W. Silva, inédito).

Não foi encontrado um único grão de pólen viável entre os 40 indivíduos analisados, incluindo todos os utilizados nas polinizações controladas. Também foram analisados materiais herborizados desta espécie, procedentes de outras localidades, após reidratação em água fervente. Em alguns casos foi encontrada uma pequena proporção de grãos aparentemente perfeitos, em coletas provenientes de localidades mais ao norte do país, como Amazonas, Pará e Mato Grosso, e em parte das coletas de Minas Gerais e São Paulo. Dentre as coletas efetuadas em São Paulo e depositadas no Herbário UEC, somente aquelas provenientes de Cajuru e Botucatu apresentavam um pequeno número de grãos bem formados, enquanto que as provenientes de Itirapina, Mogi-Guaçu e Mogi-Mirim apresentavam apenas grãos deformados e vazios.

Quanto às polinizações controladas (Tabela.6), foram suprimidos os tratamentos C e D, visto que não foi encontrado pólen viável. Todos indivíduos testados produziram frutos por via agamospérmica, com sementes viáveis. Este estudo confirma RENNERT (1989), que cita esta espécie como sendo agamospérmica. Aparentemente não há diferença na germinação de sementes provenientes de frutos de diferentes tratamentos.

As análises de variância (Tabelas 7 e 8) mostram que há diferença significativa na produção de frutos entre indivíduos, mas não há diferença entre os tratamentos, nas duas áreas estudadas. Estas plantas poderiam, portanto, ser consideradas como sendo obrigatoriamente agamospérmicas, hipótese que seria reforçada pela ausência de pólen viável, ao menos durante estes dois anos.

TABELA.6 - Resultados das polinizações controladas para *Miconia albicans*; A: controle; B: agamospermia; E: auto-polinização espontânea; n: número de flores testadas; %FF: percentagem de frutos formados no tratamento. Todos os indivíduos estudados em 1992 ocorrem na Graúna, enquanto que os estudados em 1993 ocorrem no Pedregulho.

1992	A		B		E	
indivíduo	n	%FF	n	%FF	n	%FF
Mal1	20	50.0	62	29.0	112	24.1
Mal2	20	70.0	81	58.0	80	65.0
Mal3	30	0.0	77	15.6	51	0.0
Mal4	30	26.7	90	21.1	118	12.7
Mal5	20	0.0	38	13.2	89	15.7
Mal6	53	64.2	53	88.7	44	90.9
Mal7	46	87.0	30	53.3	769	89.5
Mal8	107	71.0	35	60.0	66	83.3
Mal9	22	86.4	14	78.6	34	85.3
totais	348	57.8	480	40.8	670	32.2

1993	A		B		E	
indivíduo	n	%FF	n	%FF	n	%FF
Mal21	35	88.6	34	94.1	34	64.7
Mal22	40	22.5	---	---	40	30.0
Mal23	35	85.7	35	80.0	35	100.0
Mal24	35	85.7	35	74.3	---	---
Mal25	40	75.0	---	---	40	95.0
Mal26	40	60.0	40	95.0	40	50.0
Mal27	40	72.5	40	95.0	40	95.0
Mal28	40	15.0	40	22.5	40	5.0
Mal29	40	75.0	40	67.5	40	75.0
totais	345	63.5	264	75	309	63.8

TABELA 7 - Análise de variância, com blocos ao acaso, para os resultados das polinizações controladas realizadas com *M. albicans*, em 1992¹, transformados em arco-seno.

Fonte	SS ²	df	MS	F-r	P
Tratamentos	0.017	2	0.009	0.233	0.795 ns
Indivíduos	3.255	8	0.407	11.152	0.000 ³
Erro	0.584	16	0.036		

¹ Número de indivíduos = 9; tratamentos A (controle), B (agamospermia) e E (auto-espontânea);

² SS: soma dos quadrados; df: graus de liberdade; MS: quadrado médio; F-r: razão de F; P: probabilidade; ns: não significativo a p<5%;

³ Significativo a p<1%.

TABELA 8 - Análise de variância, com blocos ao acaso, para os resultados das polinizações controladas realizadas com *M. albicans*, em 1993¹, transformados em arco-seno.

Fonte	SS ²	df	MS	F-r	P
Tratamentos	0.095	2	0.048	0.636	0.550 ns
Indivíduos	2.098	5	0.420	5.593	0.010 ³
Erro	0.750	10	0.075		

¹ Número de indivíduos = 6 (excluídas Mal22, Mal24 e Mal25); tratamentos A (controle), B (agamospermia) e E (auto-espontânea);

² SS: soma dos quadrados; df: graus de liberdade; MS: quadrado médio; F-r: razão de F; P: probabilidade; ns: não significativo a $p < 5\%$;

³ Significativo a $p = 1\%$.

5.1.3. *Miconia fallax* DC

Esta espécie é extremamente semelhante à *M. stenostachya*, principalmente em termos de morfologia dos caracteres reprodutivos, dela diferindo principalmente pelas características vegetativas, por apresentar flores ligeiramente maiores e pela abertura mais gradual das mesmas. Possui panículas com ca. 15 cm de comprimento, "secundifloras", cilíndricas a levemente cônicas, com um número aproximado de 200 flores. As flores são sésseis, com hipanto de ca. 0.5 cm; as pétalas são brancas, com ca. 0.4 cm e margem glanduloso-ciliada; os estames são amarelos, levemente desiguais, com tecas de 0.4-0.5 cm e poro ventral, pequeno; o ovário é 3-locular, adnato ao hipanto até a metade de seu comprimento, com estilete arqueado, levemente alargado no ápice. Os frutos são esféricos, de coloração atro-violácea, possuindo cerca de 30 sementes (Fig.6C e 6D).

Arbusto de até 2m de altura, ocorre em savanas e cerrados, desde a Venezuela e Guianas até a região Sudeste do Brasil (WURDACK,1973). Em Itirapina, *Miconia fallax* ocorre nas duas áreas estudadas, apresentando pequena variação morfológica. O florescimento se dá entre os meses de setembro e outubro, podendo se estender até novembro. Foram observados picos de floração, mas esta espécie tem como característica uma abertura gradual de suas flores, o que a incluiria na categoria "cornucópia" de GENTRY (1974).

As flores exalam um leve odor diferente das demais, nem doce, nem acre, e abrem entre 8 e 9 hs da manhã, permanecendo com os estames agrupados em um feixe disposto em oposição ao estilete. Os estames passam por um processo de mudança de coloração, passando de amarelos a alaranjados já no segundo dia, até vermelhos a vináceos nos dias subsequentes (ver discussão em *M. stenostachya*, seção 5.1.10). Não foram observados visitas por parte de possíveis visitantes.

A frutificação ocorreu entre o final de novembro e início de fevereiro. Os frutos maduros podem ser dispersos por roedores, de acordo com MAGNUSSON & SANAIOTTI (1987).

A fertilidade de pólen variou entre 2.7 e 65.0% de grãos viáveis, respectivamente para Mfa6 e Mfa2 (Tabela.9). Dos 10 indivíduos coletados, 7 apresentaram entre 20 e 60% de grãos viáveis.

Quanto às polinizações controladas (Tabela.10), todos os indivíduos de *M. fallax* estudados parecem apresentar frutos formados a partir de via assexuada. A análise de variância (Tabela.11), que exclui os dados de Mfa3, mostra que não há diferença estatística entre os indivíduos ou entre os tratamentos. Esta espécie é citada por SARAIVA (1994) como sendo agamospérmica.

Apesar de não haver sido formalmente testado, o número de sementes dos frutos produzidos em B parece ser menor do que em A. As sementes provenientes de todos os tratamentos germinaram normalmente.

TABELA.9 - Fertilidade de pólen de *Miconia fallax*; Total: número total de grãos contados; Viáveis: número de grãos viáveis; %Viáveis: percentagem de grãos viáveis para cada indivíduo. Todos os indivíduos foram estudados em 1993 e ocorrem no Pedregulho.

Indivíduos	Total	Viáveis	%Viáveis
Mfa1	520	326	62.7
Mfa2	514	334	65.0
Mfa3	525	242	46.1
Mfa4	529	303	57.3
Mfa5	527	251	47.6
Mfa6	523	14	2.7
Mfa7	530	127	24.0
Mfa8	515	218	42.3
Mfa9	526	136	25.6
Mfa10	527	118	22.4
totais	5236	2069	39.5

TABELA.10 - Resultados das polinizações controladas em *Miconia fallax*; A: controle; B: agamospermia; E: auto-polinização espontânea; n: número de flores testadas; %FF: percentagem de frutos formados para o tratamento. Todos os indivíduos estudados ocorrem no Pedregulho.

1993	A		B		E	
indivíduos	n	%FF	n	%FF	n	%FF
Mfa1	37	16.2	73	56.2	37	45.9
Mfa2	43	37.2	31	12.9	32	65.6
Mfa3	28	3.6	66	87.9	---	---
Mfa4	46	21.7	65	9.2	38	0.0
Mfa5	32	9.4	31	51.6	47	42.6
totais	186	19.4	266	47.0	154	37.7

TABELA 11 – Análise de variância, com blocos ao acaso, para os resultados das polinizações controladas realizadas com *M. fallax*, em 1993¹, transformados em arco-seno.

Fonte	SS ²	df	MS	F-r	P
Tratamentos	0.077	2	0.039	0.703	0.532 ns
Indivíduos	0.194	3	0.065	1.175	0.395 ns
Erro	0.330	6	0.055		

¹ Número de indivíduos = 4 (excluída Mfa 3); tratamentos A (controle), B (agamospermia) e E (auto-espontânea);

² SS: soma dos quadrados; df: graus de liberdade; MS: quadrado médio; F-r: razão de F; P: probabilidade; ns: não significativo a $p < 5\%$.

Foi feita uma tentativa no sentido de se contar os cromossomos de um indivíduo da população estudada de *Miconia fallax*. Esta tentativa esbarrou em dificuldades relacionadas com o pequeno tamanho e problemas na coloração dos mesmos. A variação no tamanho das estruturas observadas nos fez suspeitar que parte das estruturas – as menores, indicadas na Fig. 7F – se tratavam de cromossomos monovalentes, enquanto as outras, maiores, seriam bivalentes, o que dificultou ainda mais as contagens. Entre as 6 células analisadas, três pareciam apresentar 15 cromossomos, enquanto que as demais pareciam apresentar, respectivamente, 14, 16 e 18 cromossomos, sempre com grande variação quanto ao seu tamanho. Como o número base aceito para a tribo é $n=17$ (ALMEDA & CHUANG, 1992), é possível que a população analisada possua número semelhante.

Irregularidades meióticas foram constatadas por meio da presença de pontes e de cromossomos retardatários, provavelmente univalentes que não apresentam homologia, durante a anáfase I das células analisadas.

As pontes indicariam a formação de cromossomos dicêntricos, após a ocorrência de inversões em trechos de alguns cromossomos, seguidas por "crossing over". Associada às inversões está também a formação de fragmentos acêntricos. Estes fragmentos provavelmente se perdem, visto que não têm capacidade de movimento na anáfase (SWANSON et al, 1981). A quebra dos cromossomos dicêntricos, assim como a perda de acêntricos, usualmente resulta na produção de complementos (gametas) deficientes ou inviáveis (DYER, 1979).

Estas alterações meióticas, além de poderem explicar a baixa fertilidade de pólen, também podem sugerir a hipótese de uma origem híbrida do indivíduo ou espécie.

A relação entre estas irregularidades meióticas e a diminuição na fertilidade do pólen pode ser confirmada pela formação de tétrades com micronúcleos (RICHARDS, 1986). Em *M. fallax* (Fig.7G), um botão floral analisado apresentou 20% das tétrades contendo um quinto núcleo, geralmente rudimentar. Os micronúcleos se formam provavelmente em torno de material cromossômico que não migra para os núcleos das células resultantes da divisão. Como consequência, a falta de material genético em parte dos núcleos

determina a esterilidade dos gametas. Estes aspectos serão discutidos também para *M. stenostachya* (seção 5.1.10) e na seção 5.2.3.

5.1.4. *Miconia langsdorffii* Cogn.

Esta espécie possui panículas pequenas, com ca. 10 cm de comprimento, piramidais, com pequeno número de flores, aproximadamente 50. As flores são pediceladas, com hipanto de ca. 0.4 cm e dentes externos do cálice longos, com ca. 0.2 cm; as pétalas são brancas, com ca. 0.7 cm; os estames são amarelos, levemente desiguais, com tecas de ca. 0.4 - 0.5 cm e poro pequeno, apical, e com tricomas glandulares no conectivo, próximo à base da teca; o ovário é 3-locular, livre do hipanto na totalidade do seu comprimento, com estilete flexuoso e truncado no ápice. Os frutos são esféricos, atro-purpúreos, possuindo cerca de 15 sementes (Fig.4G).

Arbusto de até 3m de altura, ocorre em campos ou cerrados e até florestas em S.Paulo, M.Gerais (COGNIAUX, 1886-1888) e Paraná. Nas áreas estudadas, *Miconia langsdorffii* ocorre apenas no Pedregulho, com um número limitado de indivíduos e com pequena variação morfológica entre si. O florescimento se dá entre o final de outubro e início de dezembro, sendo possível encontrar alguns indivíduos com flores isoladas durante os meses de outubro, dezembro, janeiro e fevereiro. MANTOVANI (1983) registrou a floração desta espécie, em Mogi-Guaçu, durante o mês de novembro. O número de flores abertas por indivíduo é pequeno, se comparado às outras espécies, e relativamente constante ao longo da floração, caracterizando o evento do tipo "cornucópia" (GENTRY, 1974).

As flores, aparentemente sem cheiro, abrem ao amanhecer. Ao final da tarde o estilete se desloca em oposição ao conjunto de anteras, distância esta que aumenta no dia seguinte. Boa parte das flores, na maioria dos indivíduos, apresentavam estames levemente atrofiados, que permaneciam encobertos pelas pétalas, talvez pela ação de larvas de "tripes" (Insecta, Ordem Thysanoptera) freqüentemente encontradas no seu interior. Foram observadas poucas visitas, por parte de 3 espécies de abelhas (duas médias e uma grande), somente às flores com estames normais.

O número de frutos apresentados durante os dois anos em que as plantas foram acompanhadas foi muito pequeno, tanto que foi difícil definir um período de frutificação claro, principalmente em 1993 (referentes à florada de 1992). Ainda que incipiente, em 1994 foi observada uma pequena oferta de frutos durante janeiro e fevereiro. Os frutos atro-purpúreos se encaixam em um quadro de síndrome ornitocórica.

A fertilidade do pólen desta espécie (Tabela.12) apresentou dados intrigantes, que variaram desde 0.1% de grãos viáveis (Mln2, em 1992) até 97.4% (Mln23), com vários níveis intermediários. Em alguns casos (Mln1 em 1993; Mln2 e Mln3 nos dois anos), o pólen, além de apresentar fertilidade mais baixa que os demais indivíduos, foi produzido em menor quantidade. A exceção

foi Mln25, que produziu grande quantidade de pólen com fertilidade baixíssima (7.9% de grãos viáveis). Por outro lado, Mln1 (em 1992), Mln5, Mln21 e Mln23 apresentaram pólen com níveis altos de fertilidade (84.8%; 88.1%; 83.9% e 97.4%, respectivamente) e produzido em grandes quantidades. Os indivíduos que apresentaram níveis intermediários de fertilidade (Mln22, com 68.2% e Mln24, com 59.4%) continham alguns botões com alta proporção de grãos viáveis ao lado de botões com baixíssima proporção de grãos viáveis SARAIVA (1994) encontrou pólen totalmente estéril, em uma população de *M. langsdorffii* em Corumbataí, município vizinho a Itirapina. Como o autor não cita o número de indivíduos ou mesmo de flores analisados, fica impossível comparar os seus dados com os aqui obtidos.

O fato de alguns indivíduos apresentarem lado a lado flores com alta e baixa fertilidade de pólen nos leva a crer que existe relação entre a fertilidade de pólen e a qualidade da flor. Como foram analisados botões, e não flores, não era possível separar as flores sadias das que não o eram. De qualquer forma, antes de ser traçada alguma conclusão seria necessário investigar se há realmente uma infestação por parte de insetos, e se há uma relação entre estes insetos e as flores danificadas, paralelamente a uma coleta mais abundante de material visando os testes de pólen.

A intensidade da infestação poderia talvez explicar a variação verificada na fertilidade do pólen entre os indivíduos desta espécie, mas não deve ser descartada a possibilidade de haver um gradiente de fertilidade dentro desta população, ou entre populações, se levarmos em conta os dados de fertilidade de pólen de SARAIVA (1994).

Existe uma possibilidade deste ser um caso de ginomonoiccia funcional, apesar de que as flores com anteras mal-formadas provavelmente não são visitadas pelos polinizadores, visto que não produzem quase pólen.

TABELA.12 - Fertilidade de pólen de *Miconia langsdorffii*; Total: número total de grãos contados; Viáveis: número de grãos viáveis; %V: percentagem de grãos viáveis para cada tratamento. Todos os indivíduos estudados, em ambos os anos, ocorrem no Pedregulho.

Indivíduo	1992			1993		
	Total	Viáveis	%V	Total	Viáveis	%V
Mln1	460	390	84.8	323	180	55.7
Mln2	300	1	0.01	321	28	8.7
Mln3	367	171	46.6	188	35	18.6
Mln5	---	---	---	553	487	88.1
Mln21	---	---	---	558	468	83.9
Mln22	---	---	---	573	391	68.2
Mln23	---	---	---	567	552	97.4
Mln24	---	---	---	360	214	59.4
Mln25	---	---	---	532	42	7.9
totais	1127	562	49.9	3975	2397	60.3

Quanto às polinizações controladas (Tabela.13), os quatro indivíduos analisados não apresentaram formação de frutos via agamospermia. Tampouco foram produzidos frutos quando se testou auto-polinização e auto-polinização espontânea. Para o tratamento C (polinização cruzada) a proporção de frutos formados foi grande, variando entre 47.4% (Mln24) e 89.5% (Mln21), sempre maior que para o controle (0% de frutos formados em Mln22, Mln24 e Mln25; 17.2% em Mln21). Aparentemente não há relação entre a formação de frutos e a fertilidade de pólen: Mln25 apresentou 88.9% de frutos formados no tratamento C, enquanto que apenas 7.9% do seu pólen fértil.

Estes dados são conflitantes em relação aos obtidos por SARAIVA (1994), que obteve 43.8% de frutos formados a partir de flores emasculadas, o que indicaria a presença de agamospermia. Como não foi efetuado controle, e como novamente o autor não deixa claro quantos indivíduos foram investigados, as possíveis comparações ficam prejudicadas.

A análise do crescimento de tubo polínico mostrou que há uma interrupção no crescimento dos mesmos no terço superior do estilete, quando há auto-polinização (Fig.4H). Para as polinizações cruzadas não nos foi possível observar a entrada do tubo no óvulo, mas foi constatado o crescimento do mesmo pelo menos até o ápice do ovário, em 40 hs.

Os dados indicam que *M. langsdorffii* deve ser xenógama obrigatória, apresentando reação de auto-incompatibilidade no estilete, provavelmente gametofítica (GIBBS, 1990).

Um fato que nos chama a atenção é a baixa produção de frutos no controle, que reflete uma situação encontrada para toda a população, como já mencionado, e que nos faz retornar à discussão sobre as flores mal-formadas. Estas aparentemente possuem gineceu fértil, e não formam frutos provavelmente porque não são polinizadas. A auto-incompatibilidade, o baixo número de indivíduos e o relativo isolamento em que se encontram, dada a distância que os separa, também podem estar comprometendo a formação dos frutos desta espécie, no presente momento.

TABELA.13 - Resultados das polinizações controladas em *Miconia langsdorffii*; A: controle; B: agamospermia; C: polinização cruzada; D: auto-polinização; E auto-polinização espontânea; n: número de flores testadas; %FF: percentagem de frutos formados para cada tratamento. Todos os indivíduos estudados, em ambos os anos, ocorrem no Pedregulho.

1993	A		B		C		D		E	
indivíduos	n	%FF	n	%FF	n	%FF	n	%FF	n	%FF
Mln1	42	7.1	---	---	---	---	---	---	---	---
Mln2	30	20.0	---	---	---	---	---	---	---	---
Mln21	29	17.2	22	0.0	19	89.5	19	0.0	22	0.0
Mln22	22	0.0	---	---	9	66.7	20	0.0	---	---
Mln24	24	0.0	22	0.0	19	47.4	18	0.0	15	0.0
Mln25	21	0.0	23	0.0	18	88.9	16	0.0	12	0.0
totais	168	8.3	67	0.0	65	73.8	73	0.0	49	0.0

5.1.5. *Miconia ligustroides* Naud.

Esta espécie possui panículas com ca. 15 cm de comprimento, densas, piramidais, com um número aproximado de 400 flores. As flores são pediceladas, com hipanto de ca. 0.3 cm; as pétalas são brancas (rosadas nos botões), com ca. 0.2 cm; os estames são brancos, delicados, levemente desiguais, com tecas de ca. 0.2 cm e poro amplo, ventral; o ovário é 3-locular, adnato ao hipanto em toda sua extensão, com estilete levemente alargado e truncado no ápice. Os frutos são esféricos, atro-violáceos, possuindo cerca de 20 sementes (Fig.4A, 4B e 4C).

Arbusto ou árvore de até 4m de altura, ocorre em campos, cerrados até florestas de S.Paulo, Rio de Janeiro, M. Gerais, Bahia, Goiás e M.Grosso. Em Itirapina, *Miconia ligustroides* ocorre com frequência em ambas as áreas de estudo, apresentando dois grupos com morfologias distintas, quanto a características vegetativas. O primeiro possui pecíolo muito curto, e base da folha largamente arredondada e não revoluta, ao passo que o segundo grupo, que ocorre nas áreas de transição cerrado/mata ciliar no Pedregulho, possui pecíolo mais distinto e base da folha revoluta.

A floração se dá entre os meses de novembro e dezembro, com dois ou três picos distintos ("multiple bang"), e grande sincronia entre os indivíduos. As flores, com odor muito forte e adocicado, abrem ao nascer do sol, permanecendo com as anteras reflexas, não agrupadas. Foram observados muito poucas visitas por parte de insetos (abelhas pequenas), tendo em vista o enorme número de flores produzido.

A frutificação se estende por entre fevereiro e meados de junho. Os frutos atro-violáceos se encaixam em um quadro de síndrome ornitocórica.

A fertilidade de pólen se mostrou baixa, variando entre 0.8 e 36.1% de grãos viáveis (Tabela.14). A maioria dos indivíduos investigados (12 entre um total de 16) apresentaram flores com cerca de 15 a 25% de grãos de pólen viáveis.

Quanto às polinizações controladas (Tab.15), todos os indivíduos produziram frutos por via agamospérmica. Esta espécie foi citada por SARAIVA (1994) como sendo agamospérmica.

As análises de variância mostram que, em 1992 (Tabela.16), não houve diferença estatística entre os tratamentos, mas houve entre indivíduos. De fato, os dois indivíduos da Graúna produziram uma proporção menor de frutos do que as plantas do Pedregulho.

Os indivíduos investigados em 1993 (Tabela.17), diferentes dos estudados em 1992, à exceção de Mli1, não apresentaram diferenças entre si. Foi detectada, no entanto, diferença significativa entre os tratamentos. A produção de frutos no tratamento B (agamospemia) foi menor do que nos demais tratamentos, para os indivíduos Mli25, Mli27 e Mli32. Vale salientar que, para estas plantas, os valores obtidos para o controle e para o tratamento E (auto-espontânea) foram muito semelhantes. Os demais indivíduos aparentemente não apresentaram diferenças expressivas entre tratamentos.

TABELA.10 - Fertilidade de pólen para *Miconia ligustroides*; Total: número total de grãos contados; Viáveis: número de grãos viáveis; %V percentagem de grãos viáveis para cada indivíduo. Os indivíduos Mli2 e Mli3 ocorrem na Graúna, enquanto que todos os demais, em ambos os anos, ocorrem no Pedregulho;

Indivíduo	1992			1993		
	Total	Viáveis	%V	Total	Viáveis	%V
Mli1	581	210	36.1	537	102	19.0
Mli2	578	201	34.8	---	---	---
Mli3	573	139	24.3	---	---	---
Mli22	---	---	---	539	133	24.7
Mli23	---	---	---	523	134	25.6
Mli24	---	---	---	523	46	8.9
Mli25	---	---	---	525	96	18.3
Mli26	---	---	---	527	80	15.2
Mli27	---	---	---	536	103	19.2
Mli28	---	---	---	545	105	19.3
Mli29	---	---	---	500	4	0.8
Mli30	---	---	---	536	106	19.8
Mli32	---	---	---	568	95	16.7
Mli2	586	134	22.7	---	---	---
Mli3	562	84	14.9	---	---	---
totais	2880	768	26.7	5859	1004	17.1

TABELA.15 - Resultados das polinizações controladas para *Miconia ligustroides*; A: controle; B agamospermia; C: polinização cruzada; D: auto-polinização; E: auto-polinização espontânea; n: número de flores testadas; %FF: percentagem de frutos formados para o tratamento. Os indivíduos Mli2 e Mli3 ocorrem na Graúna, enquanto que todos os demais, em ambos os anos, ocorrem no Pedregulho;

1992	A		B		C		D		E	
indivíduo	n	%FF	n	%FF	n	%FF	n	%FF	n	%FF
Mli1	61	88.5	43	95.3	45	91.1	122	65.6	119	74.8
Mli2	54	98.1	---	---	52	94.2	69	94.2	112	94.6
Mli3	94	93.6	46	76.1	70	91.4	70	100.0	96	86.5
Mli2	93	55.9	78	61.5	89	66.3	121	52.1	139	73.4
Mli3	41	17.1	27	22.2	---	---	39	46.1	46	52.2
totais	343	74.1	194	67.0	256	83.2	421	70.3	512	78.9

1993	A		B		E	
indivíduo	n	%FF	n	%FF	n	%FF
Mli1	98	83.7	127	71.7	36	100.0
Mli24	59	79.7	26	69.2	---	---
Mli25	100	95.0	100	45.0	50	84.0
Mli26	62	98.4	94	95.7	47	77.0
Mli27	100	93.0	100	15.0	54	98.1
Mli28	64	90.6	87	85.1	67	100.0
Mli32	102	94.1	100	4.0	50	96.0
totais	585	90.9	634	53.2	304	92.8

Estes dados nos permitem supor que uma parcela dos indivíduos possa apresentar algum nível de reprodução sexuada, ou necessita de polinização para permitir a produção de frutos. É possível que a transferência de pólen, neste caso, seja autógama espontânea.

A co-existência de mecanismos de reprodução sexuada e assexuada dentro de um mesmo indivíduo ou população parece ser normal, como já foi discutido anteriormente. Casos que reúnem reprodução assexuada e reprodução sexuada autogâmica podem ser encontrados na literatura, como em *Poa* (Poaceae, KELLOG, 1987) e para *Crataegus* e *Amelanchier* (Rosaceae, CAMPBELL & DICKINSON, 1990).

No presente estudo, a única espécie que apresentou predominância de auto-polinização espontânea foi *M. minutiflora* (seção 5.1.6). Curiosamente esta espécie, ao lado de *M. rubiginosa*, parece ser, das espécies estudadas neste trabalho, a mais próxima de *M. ligustroides* (COGNIAUX, 1886/1888).

Aparentemente não há diferença na germinação de sementes provenientes de frutos de diferentes tratamentos.

TABELA 16 - Análise de variância, com blocos ao acaso, para os resultados das polinizações controladas realizadas com *M. ligustroides*, em 1992¹, transformados em arco-seno.

Fonte	SS ²	df	MS	F-r	P
Tratamentos	0.018	4	0.005	0.072	0.989 ns
Indivíduos	0.649	2	0.325	5.160	0.036 ³
Erro	0.503	8	0.063		

¹ Número de indivíduos = 3 (excluídas Mli2 e Mli3); tratamentos A (controle), B (agamospermia) C (polinização cruzada), D (auto-polinização) e E (auto-espontânea);

² SS: soma dos quadrados; df: graus de liberdade; MS: quadrado médio; F-r: razão de F; P: probabilidade; ns: não significativo a p<5%;

³ Significativo a 1%<p<5%.

TABELA 17 - Análise de variância, com blocos ao acaso, para os resultados das polinizações controladas realizadas com *M. ligustroides*, em 1993¹, transformados em arco-seno.

Fonte	SS ²	df	MS	F-r	P
Tratamentos	1.528	2	0.764	5.907	0.02 ³
Indivíduos	0.415	5	0.083	0.642	0.674 ns
Erro	1.293	10	0.129		

¹ Número de indivíduos = 6 (excluída Mli24); tratamentos A (controle), B (agamospermia) e E (auto-espontânea);

² SS: soma dos quadrados; df: graus de liberdade; MS: quadrado médio; F-r: razão de F; P: probabilidade; ns: não significativo a p<5%;

³ Significativo a 1%<p<5%.

5.1.6. *Miconia minutiflora* (Bonpl.) DC

Esta espécie possui panículas com ca. 20 cm de comprimento, densas, piramidais, com um número aproximado de 700 flores. As flores são pediceladas, com hipanto de ca. 0.2 cm; as pétalas são brancas (rosadas nos botões), com ca. 0.2 cm; os estames são brancos, delicados, levemente desiguais, com tecas de ca. 0.3 cm e poro amplo, ventral; o ovário é 3-locular, adnato ao hipanto até a metade de seu comprimento, com estilete clavado e truncado no ápice. Os frutos são esféricos, atro-violáceos, possuindo cerca de 20 sementes (Fig.4D e 4E).

Arbusto ou árvore de até 9m de altura, ocorre desde a Venezuela e Guianas até o Sudeste do Brasil (WURDACK, 1973), sendo mais comum em vegetação secundária do que em cerrados. Em Itirapina, *M. minutiflora* ocorre apenas no Pedregulho, em grande quantidade, ao longo dos carreadores e trechos em que a vegetação foi perturbada. As populações são uniformes, apresentando pequena variação morfológica. Floresce entre fevereiro e início de março, através de dois ou três picos fortemente sincronizados, quando se forma uma enorme quantidade de flores, caracterizando um "multiple bang" (GENTRY, 1974).

As flores, que exalam forte odor adocicado muito semelhante ao de *M. ligustroides* e de *M. rubiginosa*, abrem ao nascer do sol e permanecem com as anteras reflexas, não agrupadas. Apenas uma espécie de abelha pequena, além de *Apis*, foi observada visitando-as.

Curiosamente, MORI & PIPOLY (1984) constataram a produção de néctar por parte das flores, o que não foi percebido nem por RENNER (1989), nem por este trabalho. A região estigmática das flores dos indivíduos de *M. minutiflora* e *M. ligutroides* (Fig. 4B) estudados em Itirapina produz uma gota de exudado que pode ter alguma relação com a polinização, o que pode ter levado MORI & PIPOLY (1984) a considerar esta secreção como sendo néctar. A produção de néctar por espécies de Melastomataceae é pouco comum (STEIN & TOBE, 1989), sendo que para *Miconia* não há nenhum caso confirmado (RENNER, 1989).

A frutificação se deu entre os meses de maio e outubro. Os frutos se encaixam em um quadro de síndrome ornitocórica. Em Itirapina, pelo menos cinco espécies de pássaros consomem os frutos de *M. minutiflora* (W. Silva, inédito).

A fertilidade de pólen não se mostrou muito alta (Tabela.18), variando entre 42.5% (Mmn5) e 93.2% (Mmn13) de grãos viáveis. Entre os 13 indivíduos estudados, 10 apresentaram entre cerca de 42 e 60% de viabilidade.

As polinizações controladas mostram que, à exceção de Mmn5, não há produção expressiva de frutos por via assexuada (Tabela.19). O indivíduo em questão produziu um número considerável de frutos (22.5%) para o tratamento "agamospermia", todos estes pertencentes a uma mesma inflorescência. Uma explicação plausível para este fato seria um acidente, ou falha no momento em que foram decapitados os estiletes. Não deve ser descartada a hipótese que

TABELA.18 - Fertilidade de pólen de *Miconia minutiflora*; Total: número total de grãos contados; Viáveis: número de grãos viáveis; %V: percentagem de grãos viáveis para cada indivíduo. Todos os indivíduos estudados, em ambos os anos, ocorrem no Pedregulho;

Indivíduos	1992			1993		
	Total	Viáveis		Total	Viáveis	%V
Mmn1	---	---	---	507	258	50.6
Mmn2	---	---	---	506	256	50.6
Mmn3	---	---	---	508	236	46.5
Mmn4	---	---	---	504	263	52.2
Mmn5	---	---	---	503	214	42.5
Mmn6	---	---	---	514	280	54.5
Mmn7	---	---	---	509	276	54.2
Mmn8	---	---	---	523	315	60.2
Mmn9	---	---	---	508	280	55.1
Mmn10	---	---	---	514	289	56.2
Mmn11	608	417	68.6	---	---	---
Mmn12	889	664	74.7	---	---	---
Mmn13	575	536	93.2	---	---	---
totais	2072	1617	78.0	5096	2667	52.3

haja algum nível de apomixia na população, hipótese esta reforçada pela baixa fertilidade de pólen observada. RENNER (1989) cita esta espécie como sendo agamospérmica, ao menos em uma população amazônica.

Os demais indivíduos produziram frutos em todos os tratamentos, sugerindo que devam ser auto-compatíveis, e que provavelmente ocorra auto-polinização automática. Caso ocorra pseudogamia, não foi possível detectá-la através da metodologia utilizada.

A análise de variância, excluindo o tratamento B, mostra que existe diferença significativa tanto entre indivíduos quanto entre tratamentos. No último caso, a proporção de frutos formados por auto-polinização espontânea pelos indivíduos Mmn7, Mmn8 e Mmn9 decaiu em relação aos demais tratamentos.

No gênero *Miconia* há um caso relatado de auto-polinização espontânea, referente à *M. sintenisii* (DENT-ACOSTA & BRECKON, 1991). Como será visto para *M. pepericarpa*, e como provavelmente ocorre em outras espécies com anteras poricidas, delgadas e com poros amplos, talvez não seja necessária a vibração das anteras por parte de abelhas para se remover o pólen.

As abelhas que visitam as flores de *M. latecrenata* - pertencente à *Miconia* sect. *Chaenantha*, cujas anteras possuem deiscência rimosa - apenas caminham pelas inflorescências, não efetuando movimentos vibratórios (observação pessoal). Apenas o contato com as anteras é suficiente para liberar o pólen e, da mesma forma que em *M. minutiflora* e *M. pepericarpa*, um movimento brusco da inflorescência é suficiente para fazê-lo.

Em *M. minutiflora*, talvez a simples ação do vento seja capaz de liberar o pólen, possibilitando a auto-polinização.

As divergências aparentes entre os três trabalhos realizados com esta espécie (MORI & PIPOLY, 1984; RENNER, 1989 e o presente) sugerem que poderia haver problema com a identificação destes materiais, ou então existiria uma plasticidade enorme entre as populações desta espécie.

TABELA.19 - Resultados das polinizações controladas em *Miconia minutiflora*; A: controle; B: agamospermia; C: polinização cruzada; D: auto-polinização; E auto-polinização espontânea; n: número de flores testadas; %FF: percentagem de frutos formados para cada tratamento. ¹ - Todos os indivíduos estudados, em ambos os anos, ocorrem no Pedregulho;

1993	A		B		C		D		E	
indivíduos	n	%FF	n	%FF	n	%FF	n	%FF	n	%FF
Mmn1	128	68.8	150	0.7	153	75.2	176	65.9	147	63.3
Mmn2	150	74.7	146	0.0	179	95.6	156	79.5	91	70.3
Mmn3	92	93.0	185	1.1	173	94.8	133	92.5	169	89.3
Mmn5	142	46.5	142	22.5	242	76.9	177	81.9	157	71.3
Mmn6	62	77.4	156	0.0	18	94.0	97	91.8	46	80.4
Mmn7	111	88.3	54	0.0	86	98.8	96	87.5	76	9.2
Mmn8	48	97.9	151	2.6	26	100	19	100	89	56.2
Mmn9	64	82.8	113	0.9	26	87.4	32	81.3	174	37.9
totais	797	74.9	1097	3.3	903	87.4	886	81.9	949	61.1

TABELA 20 - Análise de variância, com blocos ao acaso, para os resultados das polinizações controladas realizadas com *M. minutiflora*, em 1993¹, transformados em arco-seno.

Fonte	SS ²	df	MS	F-r	P
Tratamentos	1.181	3	0.394	7.434	0.001 ³
Indivíduos	0.993	7	0.142	2.677	0.038 ⁴
Erro	1.112	21	0.053		

¹ Número de indivíduos = 8; tratamentos A (controle), C (polinização cruzada), D (auto-polinização) e E (auto-espontânea);

² SS: soma dos quadrados; df: graus de liberdade; MS: quadrado médio; F-r: razão de F; P: probabilidade;

³ Significativo a $p < 1\%$;

⁴ Significativo a $1\% < p < 5\%$.

5.1.7. *Miconia pepericarpa* Mart. ex DC.

Esta espécie possui panículas de glomérulos, alongadas, com ca. 10 cm de comprimento e pêndulas, com as cerca de 300 flores congestionadas nos ápices dos seus ramos. As flores são sésseis e muito pequenas, com hipanto de ca. 0.1 cm; as pétalas são de coloração creme, com ca. 0.1 cm; os estames são de cor creme, delicados, iguais, com tecas de ca. 0.1 cm e poro amplo, ventral; o ovário é 3-locular, adnato ao hipanto até a metade do seu comprimento, com estilete curto, truncado no ápice. Os frutos são esféricos, azul-claros. Dentre as espécies estudadas que produzem frutos bacáceos, esta é a única que apresenta um número pequeno de sementes - de 1 a 3 - por fruto (Fig.5A e 5B).

Arbusto ou árvore de até 5m de altura, ocorre em alguns cerrados nos estados de S.Paulo, M.Gerais, Goiás e Bahia, podendo ser encontrada em formações de maior altitude (COGNIAUX, 1886-1888). Em Itirapina, *M. pepericarpa* ocorre apenas no Pedregulho, em boa quantidade, apresentando pequena variação morfológica. Floresce entre novembro e início de dezembro, com razoável sincronia. O padrão de florescimento apresentado por esta espécie se encontra próximo à categoria "cornucópia" (GENTRY, 1974), apesar do número enorme de flores produzido diariamente.

As flores, que exalam um forte e desagradável odor acre, abrem até cerca de 9 hs da manhã, permanecendo com as anteras reflexas, não agrupadas. Algumas destas flores apresentavam ao abrir um líquido viscoso e extremamente doce, que aparentemente se trata de néctar (necessita confirmação, ver *M. minutiflora*, seção 5.1.6). POMBAL (1994), observou que as flores de *Metrodorea nigra* (Rutaceae), polinizadas por moscas, produzem um líquido viscoso que faz com que o pólen seja aderido ao corpo destes animais.

O número de insetos visitando as plantas é enorme, pertencendo a pelo menos 3 espécies de abelhas pequenas (além de *Apis*) e 4 espécies de dípteros (moscas), além de himenópteros (vespas e formigas) e hemípteros (percevejos). Esta espécie parece dispensar a "buzz polination", visto que apenas o contato com as anteras, sem vibração, já é capaz de liberar o pólen.

A presença de um néctar viscoso, bem como o odor exalado pelas flores e a possibilidade de se dispensar a polinização vibrátil sugerem que *M. pepericarpa* possa ser polinizada principalmente por moscas.

A frutificação ocorreu entre meados de março e final de junho, sendo mais fraca em 1992, quando foi oferecido menor número de frutos do que em 1993. Os frutos de coloração azul-clara são consumidos, em Itirapina, por pelo menos 4 espécies de pássaros (W. Silva, inédito).

A fertilidade do pólen desta espécie foi a maior observada entre as do gênero *Miconia* (Tabela.21), variando entre 42.4% (Mpp1 em 1992) e 96.0% (Mpp25). Entre as 9 plantas estudadas, 8 apresentaram mais do que 80% de grãos viáveis em ao menos um dos anos. É interessante notar que se Mpp1 produziu pólen com 42.4% de viabilidade em 1992, no ano seguinte produziu com 88.8%. Esta diferença se repetiu para Mpp2 (70.2% em 1992 e 82.1% em 1993) e Mpp4 (55.3% em 1993 e 95.7% em 1992). Parece que muitas vezes a limitação para produção de pólen fértil é de caráter ambiental, podendo variar entre diferentes anos e também, possivelmente, dentro de uma mesma temporada.

As polinizações controladas (Tabela.22), indicam ausência de agamospermia e a existência de alguma barreira impedindo a auto-polinização, visto que não foram produzidos frutos para os tratamentos B e E, e muito poucos para D. As flores destes tratamentos, mesmo sem se desenvolverem, demoram cerca de um mês para caírem. A proporção de frutos formados no tratamento C (pol.cruzada) foi sempre maior do que a do controle, que em alguns casos foi muito baixa, chegando a 0% em Mpp1 e Mpp4, em 1992.

TABELA.21 - Fertilidade de pólen de *Miconia pepericarpa*; Total: número total de grãos contados; Viáveis: número de grãos viáveis; %V: percentagem de grãos viáveis. Todos os indivíduos estudados, em ambos os anos, ocorrem no Pedregulho;

Indivíduos	1992			1993		
	Total	Viáveis	%V	Total	Viáveis	%V
Mpp1	575	244	42.4	537	477	88.8
Mpp2	371	262	70.6	532	437	82.1
Mpp3	565	531	93.9	567	488	86.1
Mpp4	581	556	95.7	550	304	55.3
Mpp21	---	---	---	568	503	88.6
Mpp23	---	---	---	566	427	75.4
Mpp24	---	---	---	576	541	93.9
Mpp25	---	---	---	550	528	96.0
Mpp26	---	---	---	559	525	93.9
totais	2092	1593	76.1	5005	4230	84.5

TABELA.22 - Resultados das polinizações controladas em *Miconia pepericarpa*; A: controle; B: agamospermia; C: polinização cruzada; D: auto-polinização; E: auto-polinização espontânea; n: número de flores testadas; %FF: percentagem de frutos formados em cada tratamento. Todos os indivíduos estudados, em ambos os anos, ocorrem no Pedregulho.

1992	A		B		C		D		E	
indivíduos	n	%FF	n	%FF	n	%FF	n	%FF	n	%FF
Mpp1	20	0.0	41	0.0	35	57.1	34	2.9	22	0.0
Mpp2	33	3.0	19	0.0	18	55.6	16	0.0	10	0.0
pp3	28	21.4	11	0.0	28	53.6	25	0.0	36	0.0
Mpp4	66	0.0	39	0.0	45	51.1	51	0.0	85	0.0
totais	147	4.8	110	0.0	126	54.0	126	0.8	153	0.0

1993	A		B		C		D		E	
indivíduo	n	%FF	n	%FF	n	%FF	n	%FF	n	%FF
Mpp1	108	34.3	34	0.0	135	71.9	149	0.0	54	0.0
Mpp3	226	13.3	59	0.0	95	60.0	89	0.0	56	0.0
Mpp21	106	33.0	27	0.0	43	53.5	41	0.0	21	0.0
Mpp22	64	57.8	13	0.0	10	90.0	5	0.0	20	0.0
Mpp24	165	17.6	55	0.0	151	66.2	91	0.0	79	0.0
totais	669	25.1	188	0.0	434	65.9	375	0.0	230	0.0

A baixa produção relativa de frutos neste caso pode ser determinada pelo número excessivo de flores que, congestionadas nos ramos, não dariam espaço suficiente ao desenvolvimento de todos os frutos. Neste caso, além do limite imposto pela capacidade da planta em suportar um número excessivo de frutos, pode ser que haja também um limite com relação à ação dos polinizadores.

A análise de crescimento do tubo polínico mostrou uma reação de auto-incompatibilidade provavelmente gametofítica (Fig.5C), semelhante à de *M. langsdoeffii*. Novamente, quando foi feita auto-polinização, houve interrupção do crescimento dos tubos logo no terço superior do estilete. Para polinizações

cruzadas, os tubos alcançaram ao menos o ápice do ovário, em 40 hs. Não foi possível se verificar a entrada dos tubos nos óvulos.

5.1.8. *Miconia pohliana* Cogn.

Esta espécie apresenta panículas com ca. 10 cm de comprimento, "secundifloras", piramidais, com ramos muito curtos, comportando cerca de 50 flores. As flores são sésseis, com hipanto medindo ca. 0.4 cm; as pétalas são brancas, com ca. 0.2 cm; os estames são brancos, delicados e levemente desiguais, com tecas de ca. 0.2 cm; o ovário é 3-locular, adnato ao hipanto até a metade de seu comprimento, com estilete abruptamente alargado no ápice. Os frutos esféricos, de coloração azul-clara, possuem cerca de 20 sementes (Fig.5D, 5E e 5F).

Arbusto ou árvore de até 5m de altura, ocorre nos cerrados de São Paulo, Minas Gerais e Goiás, de forma pouco freqüente. Também é capaz de acumular Alumínio em seus órgãos (HARIDASAN et al., 1986) e apresenta reprodução vegetativa (HENRIQUES, 1993), da mesma forma que *M. albicans*. Em Itirapina *Miconia pohliana* ocorre apenas na Graúna, em pequenos grupos de indivíduos, morfologicamente indistintos. Os estudos acerca desta espécie foram limitados pelo baixo número de indivíduos encontrados (3) até julho/1993, quando foram encontradas mais plantas. Estes três indivíduos floresceram de forma significativa apenas em 1993, entre meados de abril e meados de julho, em três ou quatro picos bem espaçados. O período de florescimento pode ter se estendido (cerca de 4 meses) por ocorrer em plena estação seca, mas o tipo de florescimento pode ser enquadrado ainda no "multiple bang" de GENTRY (1974). As flores completamente brancas não têm odor perceptível e abrem ao nascer do sol, permanecendo com os estames dispostos de forma reflexa, não agrupada. Muitos botões não chegam a abrir, mas produzem frutos. Também para esta espécie não foram observados visitantes.

Os frutos maduros foram encontrados apenas entre setembro e outubro, produto do último pico de florescimento. Os frutos das flores abertas anteriormente, inclua-se aí as utilizadas nas polinizações controladas, se desenvolveram normalmente mas, talvez novamente devido à estiagem, não amadureceram e finalmente secaram. Em Itirapina, os frutos de *M. pohliana* são consumidos por três espécies de pássaros (W. Silva, inédito).

A fertilidade do pólen de *M. pohliana* se mostrou extremamente baixa (Tabela.23). Foram analisados botões dos três indivíduos, coletados nos meses de maio e agosto. Mph2 apresentou em agosto a maior percentagem de grãos viáveis encontrada: 2.4% do total (12 grãos em 510 analisados). Em maio o mesmo indivíduo não apresentou pólen viável.

Para as polinizações controladas não foram efetuados os tratamentos C e D, devido à baixa viabilidade de pólen (Tabela.24). Os três indivíduos apresentaram formação de frutos por via agamospérmica, tanto em abril quanto em junho. A análise de variância (Tabela.25) mostra que não houve diferença significativa na produção de frutos entre indivíduos ou entre tratamentos.

Deve ser salientado que os frutos formados em ambos os testes não completaram seu desenvolvimento e, portanto, não foi verificada a germinação das sementes.

TABELA.23 - Fertilidade de pólen de *Miconia pohliana*; Total: número total de grãos contados; Viáveis: número de grãos viáveis; %V: percentagem de grãos viáveis para cada indivíduo. Todos os indivíduos estudados ocorrem na Graúna.

Indivíduo	Mai/93			Ago/93		
	Total	Viáveis	%V	Total	Viáveis	%V
Mph1	516	2	0.3	500	4	0.8
Mph2	510	0	0.0	510	12	2.4
Mph3	525	4	0.8	500	5	1.0
totais	1551	6	0.4	1510	21	1.4

TABELA.24 - Resultados das polinizações controladas para *Miconia pohliana* Cogn.; A: controle; B: agamospermia; E: auto-polinização espontânea; n: número de flores testadas; %FF: percentagem de frutos formados no tratamento. Todos os indivíduos estudados ocorrem na Graúna; os asteriscos indicam as polinizações efetuadas em Junho/93, enquanto que as demais foram conduzidas em Abril/93;

1993	A		B		E	
indivíduos	n	%FF	n	%FF	n	%FF
Mph1	51	45.1	31	45.2	46	50.0
Mph2	39	28.2	43	69.8	61	39.3
Mph1*	26	46.1	34	50.0	16	37.5
Mph2*	64	35.9	19	15.8	18	27.8
Mph3*	45	33.3	34	38.2	30	36.7
totais	225	37.3	161	47.8	171	40.3

TABELA 25 - Análise de variância, com blocos ao acaso, para os resultados das polinizações controladas realizadas com *M. pohliana*, em 1993¹, transformados em arco-seno.

Fonte	SS ²	df	MS	F-r	P
Tratamentos	0.017	2	0.009	0.476	0.638 ns
Indivíduos	0.108	4	0.027	1.470	0.297 ns
Erro	0.147	8	0.018		

¹ Número de indivíduos = 5; tratamentos A (controle), B (agamospermia) e E (auto-espontânea);

² SS: soma dos quadrados; df: graus de liberdade; MS: quadrado médio; F-r: razão de F; P: probabilidade; ns: não significativo a p<5%.

5.1.9. *Miconia rubiginosa* (Bonpl.) DC.

Esta espécie possui panículas com ca. 20 cm de comprimento, densas, piramidais, com um número aproximado de 700 flores. As flores são pediceladas, com hipanto de ca. 0.3 cm; as pétalas são brancas, com ca. 0.2 cm; os estames são brancos, delicados, levemente desiguais, com tecas de ca. 0.3 cm e poro amplo, ventral; o ovário é 3-locular, adnato ao hipanto até a metade do seu comprimento, com estilete levemente alargado e truncado no ápice. Os frutos são esféricos, atro-violáceos, possuindo cerca de 20 sementes (Fig. 4F e 4G).

Arbusto ou árvore de até 6m de altura, ocorre nas savanas e cerrados, desde a América Central e Antilhas até o Sudeste do Brasil (COGNIAUX, 1886-1888). *Miconia rubiginosa* é bastante comum em ambas as áreas estudadas, apresentando variação morfológica muito pequena. O florescimento se deu em novembro, em 1992, e entre final de outubro e início de dezembro, em 1993. O florescimento é maciço, fortemente sincronizado e dividido em três picos ("multiple bang"). MANTOVANI (1983) registrou a floração desta espécie para janeiro, em Mogi-Guaçu.

As flores, com odor semelhante às de *M. ligustroides* e de *M. minutiflora*, usualmente abrem ao nascer do dia. Foram observadas algumas visitas por parte de 3 espécies de abelhas (uma grande, uma média e outra pequena), mas em número muito pequeno em face da enorme quantidade de flores oferecidas.

A frutificação se deu entre os meses de fevereiro e julho. Em Itirapina os frutos de *M. rubiginosa* são consumidos por 11 espécies de pássaros (W. Silva, inédito).

A fertilidade de pólen variou entre 4.8 e 57.4% de grãos viáveis, para Mrugr1 e Mru14, respectivamente (Tabela.26). Entre os 16 indivíduos estudados, 11 apresentaram entre 47.4 e 57.4% de grãos viáveis. Todos os demais apresentaram menos de 15% de viabilidade.

Quanto às polinizações controladas (Tabela.27), todos indivíduos de *M. rubiginosa* apresentaram formação de frutos por via assexuada. As análises de variância, excluindo os indivíduos Mru21 e Mru22, mostram que não houve diferença significativa entre tratamentos, tanto em 1992 quanto em 1993. Em ambos os anos houve diferença significativa entre os indivíduos, quanto à proporção de frutos formados. Em 1992 os indivíduos da Graúna produziram menos frutos do que os do Pedregulho, da mesma forma que *M. ligustroides*. Esta espécie foi citada por SARAIVA (1994) como sendo agamospérmica.

Aparentemente não há diferença na germinação de sementes provenientes tratamentos. Algumas sementes apresentaram poliembrião. A presença de poliembrião pode indicar, por si só, a presença de agamospermia (RICHARDS, 1986),

TABELA.26 - Fertilidade de pólen de *Miconia rubiginosa*; Total: número total de grãos contados; Viáveis: número de grãos viáveis; %V: percentagem de grãos viáveis para cada indivíduo. Os indivíduos Mrugr1 e Mrugr2 ocorrem na Graúna, enquanto que todos os demais, em ambos os anos, ocorrem no Pedregulho;

Indivíduo	1992			1993		
	Total	Viáveis	%V	Total	Viáveis	%V
Mru1	578	274	47.4	558	266	47.7
Mru2	606	328	54.1	533	260	48.8
Mru3	---	---	---	539	296	54.9
Mru11	---	---	---	547	291	53.2
Mru12	---	---	---	553	295	53.3
Mru13	---	---	---	570	302	53.0
Mru14	---	---	---	535	307	57.4
Mru15	---	---	---	554	307	55.4
Mru21	---	---	---	516	36	7.0
Mru22	---	---	---	534	64	12.0
Mru23	---	---	---	529	263	49.7
Mru24	---	---	---	541	50	9.2
Mrugr1	600	29	4.8	---	---	---
Mrugr2	624	45	7.2	---	---	---
totais	2408	676	28.1	6509	2737	42.0

TABELA.27 - Resultados das polinizações controladas em *Miconia rubiginosa*; A: controle; B: agamospermia; C: polinização cruzada; D: auto-polinização; E: auto-polinização espontânea; n: número de flores testadas; %FF: percentagem de frutos formados para cada tratamento. Os indivíduos Mrugr1 e Mrugr2 ocorrem na Graúna, enquanto que todos os demais, em ambos os anos, ocorrem no Pedregulho;

1992	A		B		C		D		E	
indivíduo	n	%FF	n	%FF	n	%FF	n	%FF	n	%FF
Mrugr1	31	16.1	26	34.6	23	56.5	34	67.6	18	22.2
Mrugr2	77	31.2	25	32.0	7	28.6	6	66.7	84	27.4
Mru1	123	97.6	104	89.4	150	96.7	158	94.3	48	97.9
Mru2	90	67.8	133	83.5	116	94.8	148	93.9	142	88.0
Mru3	102	99.0	68	94.1	93	80.6	59	98.3	33	100.0
Totais	423	73.5	356	80.1	389	88.7	405	92.1	345	71.4

1993	A		B		E	
indivíduo	n	%FF	n	%FF	n	%FF
Mru1	80	97.5	80	98.8	40	95.0
Mru2	80	97.5	80	97.5	40	97.5
Mru3	40	40.0	80	91.3	40	85.0
Mru11	80	98.8	74	97.3	40	95.0
Mru12	80	92.5	80	85.0	42	95.2
Mru13	80	72.5	80	93.8	40	82.5
Mru14	80	97.5	80	96.3	42	95.2
Mru15	90	94.4	80	97.5	40	90.0
Mru21	200	72.5	181	43.1	---	---
Mru22	145	44.8	117	20.5	---	---
totais	955	79.2	932	75.3	324	92.0

TABELA 28 - Análise de variância, com blocos ao acaso, para os resultados das polinizações controladas realizadas com *M. rubiginosa*, em 1992¹, transformados em arco-seno.

Fonte	SS ²	df	MS	F-r	P
Tratamentos	0.230	4	0.057	1.510	0.246 ns
Indivíduos	4.134	4	1.034	27.163	0.000 ³
Erro	0.609	16	0.038		

¹ Número de indivíduos = 5; tratamentos A (controle), B (agamospermia) C (polinização cruzada), D (auto-polinização) e E (auto-espontânea);

² SS: soma dos quadrados; df: graus de liberdade; MS: quadrado médio; F-r: razão de F; P: probabilidade; ns: não significativo a p<5%;

³ Significativo a p<1%.

TABELA 29 - Análise de variância, com blocos ao acaso, para os resultados das polinizações controladas realizadas com *M. rubiginosa*, em 1993¹, transformados em arco-seno.

Fonte	SS ²	df	MS	F-r	P
Tratamentos	0.068	2	0.034	1.160	0.342 ns
Indivíduos	0.687	7	0.098	3.333	0.026 ³
Erro	0.412	14	0.029		

¹ Número de indivíduos = 8 (excluídas Mru21 e Mru22); tratamentos A (controle), B (agamospermia) e E (auto-espontânea);

² SS: soma dos quadrados; df: graus de liberdade; MS: quadrado médio; F-r: razão de F; P: probabilidade; ns: não significativo a p<5%;

³ Significativo a 1%<p<5%.

5.1.10. *Miconia stenostachya* Schr. & Mart. ex DC

Esta espécie possui panículas com ca. 15 cm de comprimento, "secundifloras", cilíndricas a levemente cônicas, com um número aproximado de 200 flores. As flores são sésseis, com hipanto de ca. 0.3 cm; as pétalas são brancas, com ca. 0.4 cm e margem glanduloso-ciliada; os estames são amarelos, levemente desiguais, com tecas de 0.3-0.4 cm e poro ventral, pequeno; o ovário é 3-locular, adnato ao hipanto até a metade de seu comprimento, com estilete arqueado, levemente alargado no ápice. Os frutos são esféricos, de coloração atro-violácea, possuindo cerca de 30 sementes (Fig.6A e 6B).

Arbusto de até 2m de altura, ocorre desde o Sul do México até Brasil e Bolívia, em formações savânicas (WURDACK, 1973) e também em formações litorâneas (BAUMGRATZ & SILVA, 1986/1988). Em Itirapina *M. stenostachya* ocorre em abundância na Graúna e em menor número no Pedregulho, apresentando uma variação morfológica muito grande. O florescimento se deu entre setembro e novembro em 1992, e entre setembro e outubro em 1993, através de dois ou três picos muito distintos ("multiple bang", na classificação de GENTRY, 1974). Como em *M. albicans*, alguns indivíduos produzem flores fora desta época, em número reduzido. Talvez por este motivo MANTOVANI (1983) registrou a floração de *M. stenostachya* no período entre Agosto e Março.

As flores são muito semelhantes às de *M. fallax* no que se refere à coloração e odor (seção 5.1.3), bem como horário de abertura e mudança de cor dos estames. Segundo BAUMGRATZ & SILVA (1986/1988), esta mudança parece estar relacionada a processos fisiológicos, sem conexão aparente com a polinização ou fecundação. As flores podem ser enquadradas como flores de "um dia", visto que, aparentemente, no segundo dia estas já não são funcionais em relação aos visitantes, dada a distância entre o estilete inclinado e as anteras reflexas (BAUMGRATZ & SILVA, 1986/1988). De modo contrário ao trabalho citado, não foi observada nenhuma visita por parte de abelhas ou outros possíveis vetores de pólen, apesar da floração expressiva.

A frutificação se deu entre meados de novembro e início de fevereiro. Em Itirapina foram observadas 6 espécies de pássaros se alimentando dos frutos de *M. stenostachya* (W. Silva, inédito). BAUMGRATZ & SILVA (1986/1988), ao observar a pequena produção de frutos formados em uma população desta espécie, sugerem que haveria um limite fisiológico que impediria a produção de um maior número de frutos por estas plantas. Este fato não foi observado para as populações de *M. stenostachya* de Itirapina, que produziram frutos em grande quantidade e distribuídos por todas inflorescências. De modo análogo, LEVEY (1990) constatou que *Miconia centrodesma* frutifica maciçamente por um curto período (cerca de 1 ou 2 meses) quando habita o subosque de floresta pluvial, enquanto que quando habita clareiras oferece frutos em menor quantidade, por um período mais longo, de até cerca de 6 meses. Portanto, o ritmo da produção de frutos nestas espécies parece estar mais relacionado com as condições ambientais apresentadas pelos locais onde foram estudadas do que com limitações fisiológicas específicas.

A fertilidade do pólen de *M. stenostachya* se mostrou muito baixa, variando entre os 1.1% de grãos viáveis para Mst11 e 19.4% para Mst4 (Tabela.30).

TABELA.30 - Fertilidade de pólen de *Miconia stenostachya*; Total: número total de grãos contados; Viáveis: número de grãos viáveis; %Viáveis: percentagem de grãos viáveis para cada indivíduo. Os indivíduos Mst1 a Mst5 ocorrem na Graúna, enquanto que Mst6 a Mst11 ocorrem no Pedregulho;

Indivíduos	Total	Viáveis	%Viáveis
Mst1	516	92	17.8
Mst2	531	101	19.0
Mst3	520	70	13.5
Mst4	516	100	19.4
Mst5	518	44	8.5
Mst6	535	45	8.4
Mst7	537	79	14.7
Mst9	521	58	11.1
Mst10	523	62	11.9
Mst11	558	6	1.1
totais	5275	657	12.5

Os resultados das polinizações controladas (Tabela.31), mostram que houve produção significativa de frutos por via assexuada, confirmando BAUMGRATZ & SILVA (1986/1988), RENNER (1989) e SARAIVA (1994), que já haviam relatado a presença de agamospermia para espécie. A análise de variância não detectou diferenças significativas, tanto entre indivíduos quanto entre tratamentos (Tabela.32).

Novamente os frutos produzidos no tratamento B (agamospermia) aparentemente continham um número menor de sementes do que os produzidos em A. As sementes de ambas germinaram normalmente, mas não foi constatada poliembrião, encontrada por BAUMGRATZ & SILVA (1986/1988).

TABELA.31 - Resultados das polinizações controladas para *Miconia stenostachya*; A: controle; B: agamospermia; E: auto-polinização espontânea; n: número de flores testadas; %FF: percentagem de frutos formados no tratamento. Os indivíduos Mst1 a Mst5 ocorrem na Graúna, enquanto que Mst6 a Mst11 ocorrem no Pedregulho.

1993	A		B		E	
indivíduo	n	%FF	n	%FF	n	%FF
Mst1	54	98.1	52	90.3	63	77.8
Mst2	52	48.1	45	22.2	40	70.0
Mst3	47	87.2	28	92.9	36	86.1
Mst4	80	91.3	98	84.7	51	98.0
Mst5	34	55.9	43	100.0	36	75.0
Mst11	28	57.1	14	85.7	25	80.0
Mst12	33	69.7	43	81.4	32	93.8
totais	328	76.2	323	79.3	283	83.0

TABELA 32 - Análise de variância, com blocos ao acaso, para os resultados das polinizações controladas realizadas com *M. stenostachya*, em 1993¹, transformados em arco-seno.

Fonte	SS ²	df	MS	F-r	P
Tratamentos	0.100	2	0.050	0.627	0.551 ns
Indivíduos	0.959	6	0.160	1.996	0.145 ns
Erro	0.960	12	0.080		

¹ Número de indivíduos = 7; tratamentos A (controle), B (agamospermia) e E (auto-espontânea);

² SS: soma dos quadrados; df: graus de liberdade; MS: quadrado médio; F-r: razão de F; P: probabilidade; ns: não significativo a p<5%.

As dificuldades encontradas durante a contagem dos cromossomos para esta espécie foram semelhantes às encontradas para *M. fallax*. Foi constatada uma grande variação no tamanho dos cromossomos, não sendo muito clara a distinção entre monovalentes e bivalentes (Fig.7A). Entre as 7 células analisadas, 3 pareceram apresentar 26 cromossomos, 2 pareceram apresentar 27, enquanto que as demais apresentaram, respectivamente, 24 e 29 cromossomos.

Assumindo que o número cromossômico deste indivíduo seja algo em torno de $n=26$ ($2n=52$), existe a possibilidade do mesmo ter se originado a partir de um triplóide ($3X=51$), formado através da hibridação entre um diplóide ($n=17$; $2x=34$) e um tetraplóide ($4X=68$).

Irregularidades meióticas foram constatadas por meio da presença de fragmentos, ou talvez cromossomos inteiros, entre os dois núcleos em divisão durante a Anáfase I (Figs.7B e 7C), e pela presença de pontes durante a Anáfase II das células analisadas (Fig.7D).

A presença das pontes entre núcleos durante a segunda divisão da meiose, quando separam-se as cromátides, não é muito comum. Seria de se esperar que este tipo de fenômeno ocorresse durante a primeira divisão, quando são separados os cromossomos homólogos (como o que provavelmente ocorre com *M. fallax*, seção 5.1.3). No entanto, segundo o modelo teórico proposto por BURNHAM (1962), existe a possibilidade de ocorrer esta configuração na Anáfase II, caso haja uma inversão paracêntrica seguida de dois "crossings", o primeiro no segmento intersticial (trecho compreendido entre os centrômeros e a "alça" formada pela inversão) e o segundo dentro da "alça". Este modelo prevê, ainda, a formação de fragmentos acêntricos durante a primeira divisão meiótica, que se perdem por não apresentarem capacidade de movimento na anáfase (SWANSON et al, 1981). Os fragmentos observados na Anáfase I podem, portanto, ser referentes a fragmentos acêntricos, produto de inversões, ou cromossomos monovalentes, retardatários.

Da mesma forma que em *M. fallax*, em *M. stenostachya* as alterações meióticas, além de poderem explicar a baixa fertilidade de pólen, também podem sugerir a hipótese de uma origem híbrida do indivíduo ou espécie.

Em *M. stenostachya* também foi constatada a presença de micronúcleos em 7% das tétrades contadas, em apenas um botão. As irregularidades meióticas, e a conseqüente formação dos micronúcleos, podem estar relacionadas à baixa fertilidade de pólen encontrada para esta espécie (Fig.7E).

Curiosamente, a proporção de tétrades contendo micronúcleos em *M. stenostachya* foi menor do que em *M. fallax*, apesar desta espécie apresentar pólen menos fértil (1.1 - 19.4%, contra os 2.7 - 65.0% de *M. fallax*). Este fato pode ser explicado por uma variação individual (não foi quantificada a fertilidade de pólen destes dois indivíduos), ou porque a esterilidade pode ser resultado de alguma alteração nos cromossomos que não foi detectada nesta análise, e que não propicia a formação de micronúcleos.

5.1.11. *Tibouchina stenocarpa* (Schr. & Mart. ex DC) Cogn.

Esta espécie possui panículas com ca. 25 cm de comprimento, piramidais, com um número aproximado de 70 flores. As flores são pediceladas, com hipanto de ca. 1.0 cm e lacínias amplas, com ca. 0.6 cm; as pétalas são violetas, com a base branca, e possuem ca. 2.5 cm; os estames são arroxeados, falciformes, levemente desiguais, com tecas de ca. 1.1 a 1.3 cm e poro

pequeno, apical, e com filetes recobertos por tricomas; o ovário é 3-locular, adnato parcialmente ao hipanto por toda a extensão do seu comprimento, com estilete sigmóide, truncado no ápice. Os frutos são capsulares, com deiscência poricida, possuindo entre cerca de 1000 e 1500 sementes (Fig.6E, 6F e 6G).

Arbusto ou árvore, com porte variando entre 0.5 e 5m de altura, ocorre em cerrados desde o Pará e M.Grosso até a Região Sudeste (GUIMARÃES, 1992). Dentre as espécies aqui estudadas é a única que não pertence à tribo Miconieae, situando-se na tribo Melastomeae (sensu RENNERT, 1993). Em Itirapina ocorre apenas no Pedregulho, nos locais mais perturbados. Apresenta pequena variação morfológica, excetuando-se uma certa diversidade no porte das plantas. Floresce entre meados de janeiro e maio, de forma assincrônica, podendo ser enquadrada no padrão "cornucópia" de floração (GENTRY, 1974).

As flores abrem cerca de 7 hs. da manhã, já com oposição entre o estilete e o conjunto de anteras. Esta distância aumenta até o dia seguinte, quando as pétalas perdem a coloração violeta que possuíam ao abrir, passando a purpúreas até rosadas. O estigma parece permanecer receptivo desde a abertura das flores até o segundo dia. No terceiro e quarto dias as flores começam a perder as pétalas, estames e estiletes. As flores, muito grandes se comparadas com as de espécies de *Miconia* e *Leandra*, exalam um leve odor, não adocicado. Visitas por parte de pelo menos 3 espécies de abelhas grandes foram observadas com freqüência, apenas às flores abertas no dia. As visitas aparentemente são legítimas, visto que, após a passagem das abelhas, era visível a deposição de pólen no estigma e no estilete. Além das abelhas grandes, foram observadas também abelhas pequenas pilhando o pólen das anteras.

Tibouchina stenocarpa apresentou frutos maduros com sementes entre junho e outubro. Os frutos velhos, já sem sementes, permanecem na planta por muitas vezes até a temporada seguinte. Os frutos capsulares, característicos do gênero, têm suas sementes dispersas pelo vento (RENNERT, 1989).

A fertilidade de pólen (Tabela.33) variou entre 65.3% e 96.8% de grãos viáveis. Entre as 10 plantas investigadas, 7 apresentaram mais do que 90% de viabilidade, proporção que pode ser considerada alta.

Quanto às polinizações controladas (Tabela.34), não foram formados frutos nos tratamentos B - indicando ausência de agamospermia - e E, à exceção de uma única flor em Tb3 - indicando a provável ausência de autopolinização espontânea. A análise de variância mostra que não há diferença significativa entre os tratamentos A, C e D (Tabela.35), o que nos leva a concluir que esta população seja composta por indivíduos completamente auto-compatíveis. A análise mostra também que há diferença entre os indivíduos, provavelmente devida a uma menor proporção de frutos formados em Tb1 e Tb6. Dentre os 6 indivíduos analisados, Tb1 e Tb6 são justamente os que apresentaram menores níveis de fertilidade de pólen.

Estes dados são semelhantes aos obtidos para 3 espécies de *Tibouchina* de restinga em Maricá, RJ (M. C. B. Pinheiro, comunicação pessoal) e outra espécie em Ubatuba (P. J. F. Guimarães, comunicação pessoal).

Aparentemente estas espécies também não apresentam agamospermia nem mecanismos de auto-incompatibilidade.

TABELA.33 - Fertilidade de pólen de *Tibouchina stenocarpa*; Total: número total de grãos contados; Viáveis: número de grãos viáveis; %V: percentagem de grãos viáveis. Todos os indivíduos estudados ocorrem no Pedregulho.

1993	Total	Viáveis	%V
Tb1 ¹	546	423	77.5
Tb2	539	489	90.7
Tb3	539	522	96.8
Tb4	532	499	93.8
Tb5	517	479	92.6
Tb6	570	372	65.3
Tb7	517	467	90.3
Tb8	534	504	94.4
Tb9	539	360	66.8
Tb10	511	462	90.4
totais	5344	4577	85.6

TABELA.34 - Resultados das polinizações controladas para *Tibouchina stenocarpa*; A: controle; B: agamospermia; C: polinização cruzada; D: auto-polinização; E: auto-polinização espontânea; n: número de flores testadas; %FF: percentagem de frutos formados em cada tratamento. Todos os indivíduos estudados ocorrem no Pedregulho.

1993	A		B		C		D		E	
indivíduos	n	%FF	n	%FF	n	%FF	n	%FF	n	%FF
Tb1	10	20.0	10	0.0	13	46.2	14	0.0	11	0.0
Tb2	20	95.0	13	0.0	21	90.5	20	80.0	12	0.0
Tb3	22	81.8	17	0.0	20	90.0	19	89.5	12	8.3
Tb4	20	80.0	11	0.0	13	69.2	14	64.3	12	0.0
Tb5	20	80.0	15	0.0	19	84.2	20	80.0	12	0.0
Tb6	10	0.0	10	0.0	10	50.0	12	41.7	10	0.0
totais	102	69.6	76	0.0	96	76.0	99	63.6	69	1.4

TABELA 35 - Análise de variância, com blocos ao acaso, para os resultados das polinizações controladas realizadas com *T. stenocarpa*, em 1993¹, transformados em arco-seno.

Fonte	SS ²	df	MS	F-r	P
Tratamentos	0.081	2	0.041	1.384	0.295 ns
Indivíduos	2.176	5	0.435	14.847	0.000 ³
Erro	0.2293	10	0.029		

¹ Número de indivíduos = 6; tratamentos A (controle), C (polinização cruzada) e D (auto-polinização);

² SS: soma dos quadrados; df: graus de liberdade; MS: quadrado médio; F-r: razão de F; P: probabilidade; ns: não significativo a p<5%;

³ Significativo a p<1%.

FIGURA.3 - **A - B:** *Leandra lacunosa* Cogn., A - inflorescência; B - detalhe da flor;
C - F: *Miconia albicans* (Sw.) Triana, C e D - inflorescências de indivíduos diferentes, mostrando a variação morfológica encontrada nesta espécie, E - detalhe da flor, F - frutos maduros (verdes) e imaturos (avermelhados); **G - H:** *Miconia langsdoeffii* Cogn, G - inflorescência , H - trecho do estilete 40hs após auto-polinização, mostrando a interrupção no crescimento dos tubos polínicos ainda no seu terço superior (microscopia de fluorescência)

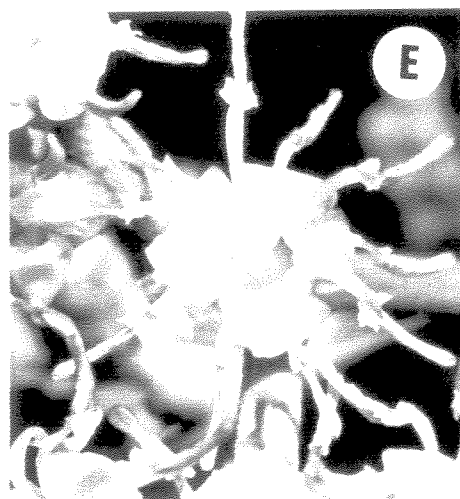
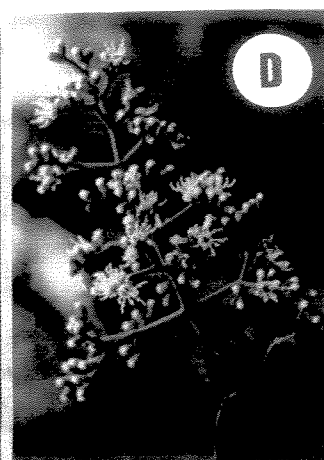
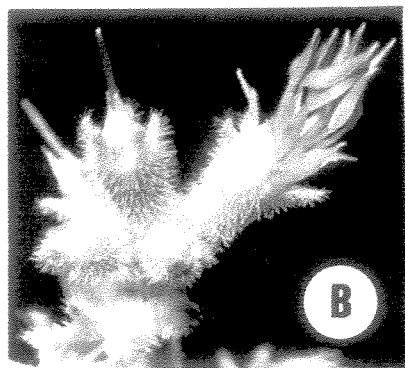


FIGURA.4 - **A - C:** *Miconia ligustroides* (DC.) Naud., A - inflorescência, B - detalhe das flores, C - detalhe dos frutos; **D - E:** *Miconia minutiflora* (Bonpl.) DC., D - inflorescência, E - detalhe das flores; **F - G:** *Miconia rubiginosa* (Bonpl.) DC., F - inflorescência, G - detalhe da flor

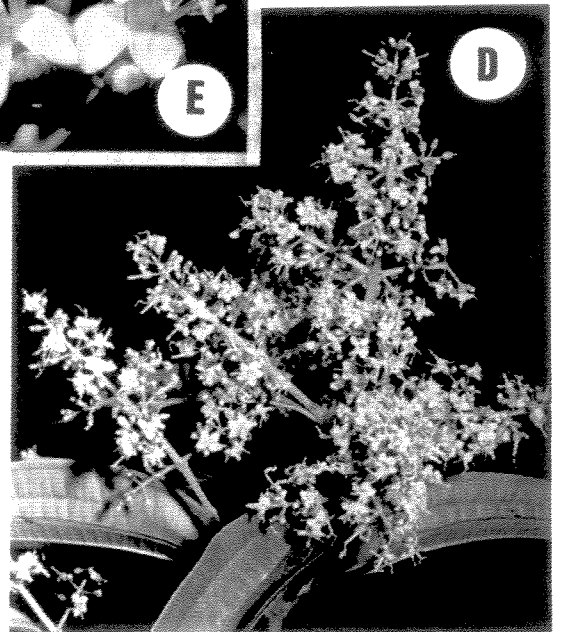
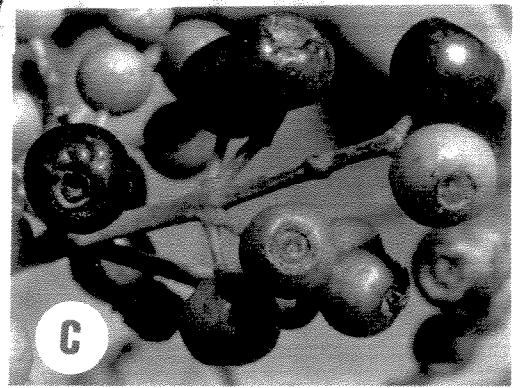
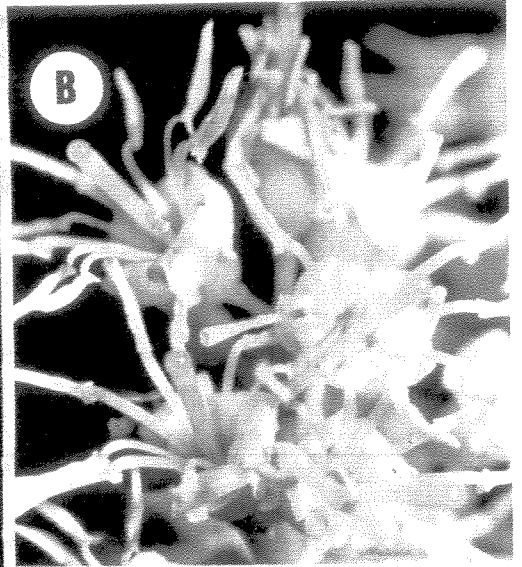


FIGURA.5 - **A - C:** *Miconia pepericarpa* (Mart.) DC., **A** - inflorescências, **B** - detalhe da flor, **C** - trecho do estilete 40hs após auto-polinização, mostrando a interrupção no crescimento dos tubos polínicos ainda próximo à região estigmática; **D - F:** *Miconia pohliana* Cogn., **D** - detalhe da flor, **E** - frutos, **F** - inflorescência

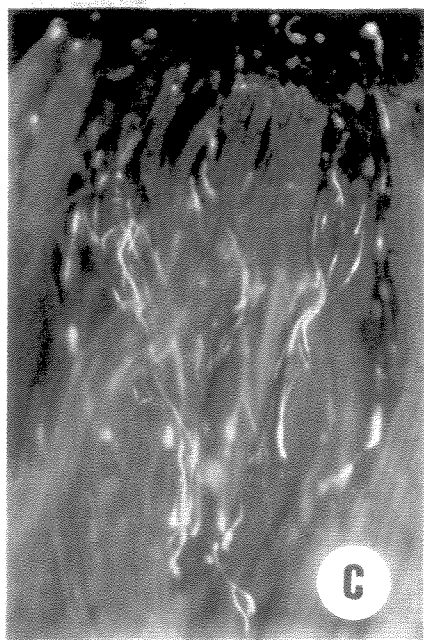
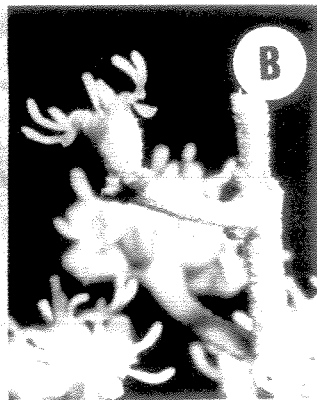
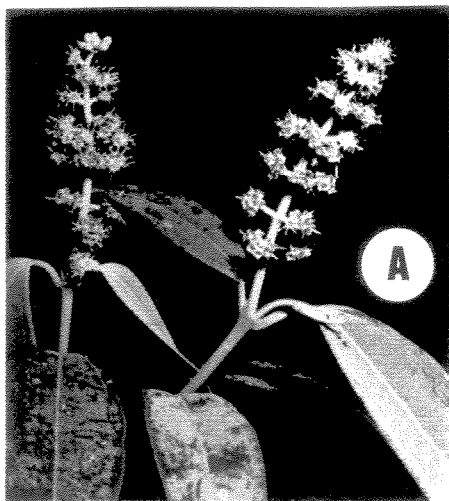


FIGURA.6 - **A - B:** *Miconia stenostachya* Schr. & Mart. ex DC., A - inflorescência, B - detalhe das flores; **C - D:** *Miconia fallax* DC., C - inflorescência, D - detalhe das flores; **E - G:** *Tibouchina stenocarpa* (Schr. & Mart. ex DC.) Cogn., E - detalhe da flor, F - inflorescência, G - fruto

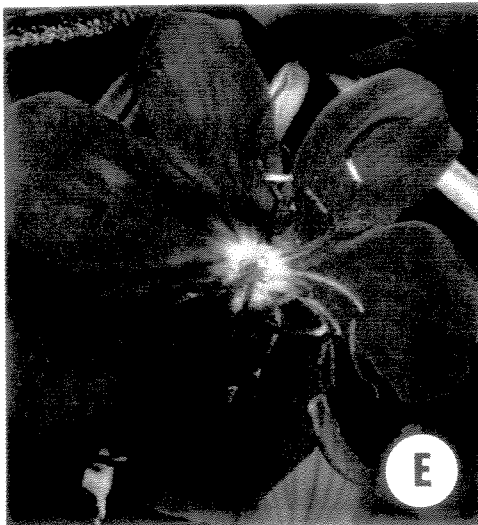
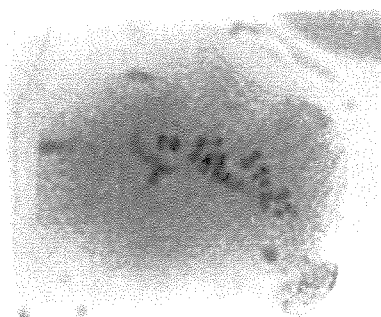
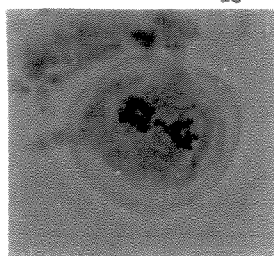
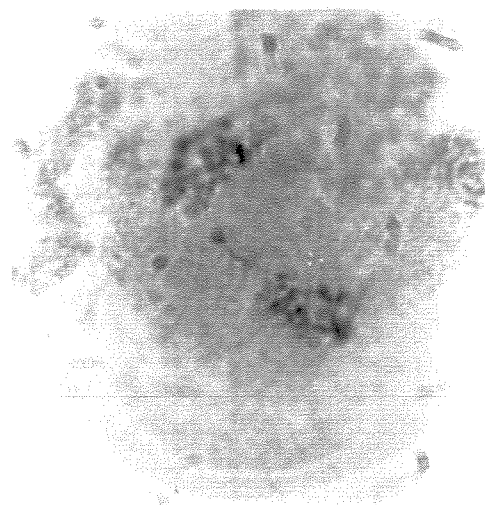
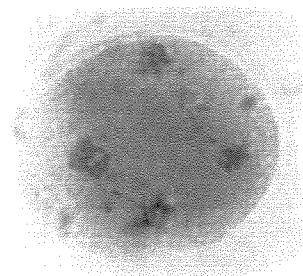
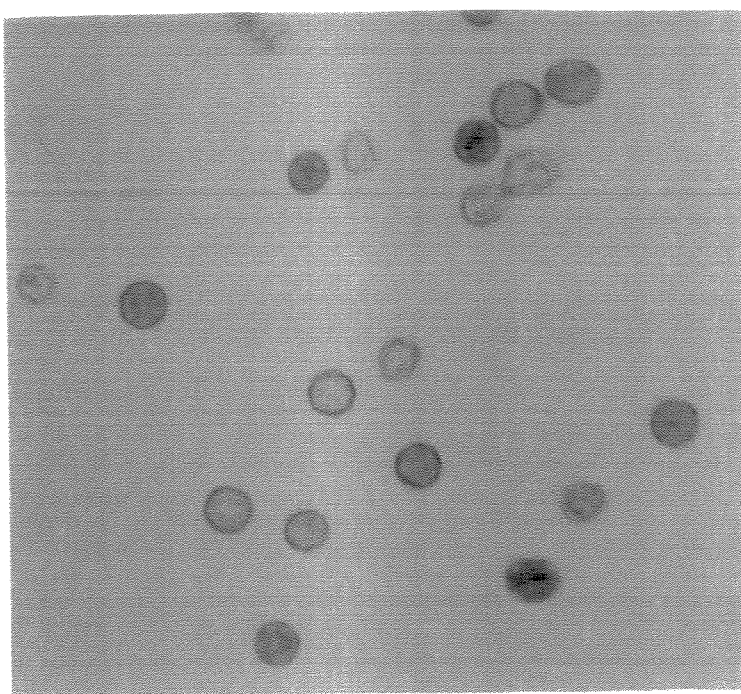
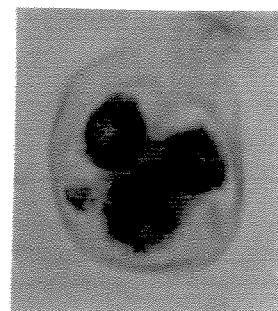
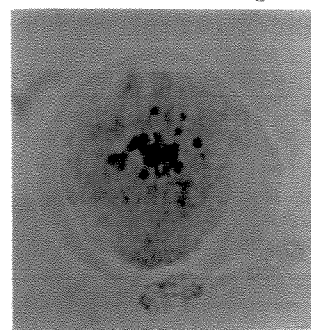


FIGURA.7 - **A:** *Miconia stenostachya* Schr. & Mart. ex DC, detalhe da célula-mãe do megásporo em metáfase I, mostrando os cromossomos (microscopia ótica, coloração com carmim-acético, objetiva 40X + 2X); **B e C:** *M.stenostachya*, célula-mãe do megásporo em Anáfase I, mostrando um cromossomo retardatário (respectivamente 100X + 2X e 100X + 1,6X); **D:** *M.stenostachya*, célula-mãe do megásporo em Anáfase II, apresentando "pontes" em ambas as divisões (objetiva 100X + 1,6X); **E:** *M.stenostachya*, lâmina com grãos de pólen (objetiva 40X); **F:** *Miconia fallax* DC, célula-mãe do megásporo em metáfase I, mostrando os cromossomos; **G:** *M.fallax*, tétrade com micronúcleo; **H:** fotografia mostrando um indivíduo de *M.fallax* (à esquerda) ao lado de outro de *M.stenostachya*, na "Graúna", em Itirapina

**a****b****c****d****f****e****h****g**

5.2. Considerações Finais

5.2.1. Resumo das características das espécies estudadas

As tabelas 36 e 37 reúnem os dados colhidos para as espécies estudadas neste trabalho.

TABELA 36 - Resumo das características das espécies estudadas (Parte I): posição taxonômica (nas tribos e, para *Miconia*, entre seções); habitat; porte; dimensões (comprimento) do hipanto (CH), pétalas (CP) e tecas (CT); viabilidade de pólen (mínima e máxima por espécie) e informações acerca dos sistemas reprodutivos (via de reprodução, presença de auto-incompatibilidade e possibilidade de ocorrência de auto-polinização espontânea)

Espécie	Posição taxonômica	Seção (<i>Miconia</i>)*	Habitat	Porte (m)	CH (cm)	CP (cm)	CT (cm)	Viab. pólen (% p/ indiv.)	Via de reprodução	Auto-incompat.	Auto-polin. espontânea
<i>L. lacunosa</i>	Tr. Miconieae	-	cerrado	0.5 - 2.0	0.5	0.5	0.3	0.8 - 60.3	assexuada (agamosperm.)	-	-
<i>M. albicans</i>	Tr. Miconieae	Miconia Seriatiflorae	cerrado	1.0 - 3.0	0.2	0.3	0.3	0	assexuada (agamosperm.)	-	-
<i>M. fallax</i>	Tr. Miconieae	Miconia Seriatiflorae	cerrado	1.0 - 2.0	0.5	0.4	0.4	2.7 - 65.0	assexuada (agamosperm.)	-	-
<i>M. langsdorffii</i>	Tr. Miconieae	Jucunda	cerrado, veg. secundária	1.0 - 3.0	0.4	0.7	0.4 - 0.5	0.01 - 97.4	sexuada	presente	-
<i>M. ligustroides</i>	Tr. Miconieae	Glossocentrum	cerrado	1.5 - 4.0	0.3	0.2	0.2	0.8 - 25.6	assexuada (agamosperm.)	-	-
<i>M. minutiflora</i>	Tr. Miconieae	Glossocentrum	veg. secundária	2.0 - 9.0	0.2	0.2	0.3	42.5 - 93.2	sexuada	ausente	aparentem. possível
<i>M. pepencarpa</i>	Tr. Miconieae	Glossocentrum	cerrado	1.5 - 5.0	0.1	0.1	0.1	42.4 - 96.0	sexuada	presente	-
<i>M. pohliana</i>	Tr. Miconieae	Miconia Paniculares	cerrado	2.0 - 5.0	0.4	0.2	0.2	0 - 2.4	assexuada (agamosperm.)	-	-
<i>M. rubiginosa</i>	Tr. Miconieae	Miconia Paniculares	cerrado	2.0 - 6.0	0.3	0.2	0.3	7.0 - 54.9	assexuada (agamosperm.)	-	-
<i>M. stenostachya</i>	Tr. Miconieae	Miconia Seriatiflorae	cerrado	0.5 - 2.0	0.3	0.4	0.3 - 0.4	1.1 - 19.4	assexuada (agamosperm.)	-	-
<i>T. stenocarpa</i>	Tr. Melastomeae	-	cerrado, veg. secundária	0.5 - 5.0	1.0	2.5	1.1 - 1.3	66.8 - 96.8	sexuada	ausente	aparentem. impossível

* - Posição taxonômica das espécies do gênero *Miconia* dentro das seções propostas por COGNIAUX (1886/1888).

TABELA 37 - Resumo das características das espécies estudadas (Parte II): cor das pétalas e estames; presença de néctar nas flores; tipo de floração; síndrome de dispersão e cor dos frutos

Espécie	Cor/ pétalas	Cor/ estames	Odor	Néctar	Tipo de floração ¹	Visitantes	Cor/ Frutos	Síndrome de dispersão
<i>L. lacunosa</i>	brancas	lilases	imperceptível	ausente	cornucópia	abelhas pequenas	atro- violáceos	zoocoria (aves)
<i>M. albicans</i>	brancas	brancos	imperceptível	ausente	"multiple bang"	não observados	verde-jade	zoocoria (roedores ²)
<i>M. fallax</i>	brancas	amarelos	leve, não doce	ausente	cornucópia	não observados	atro- violáceos	zoocoria (roedores ²)
<i>M. langsdorffii</i>	brancas	amarelos	leve, não doce	ausente	cornucópia	ab. pequenas e médias	atro- violáceos	zoocoria (aves)
<i>M. ligustroides</i>	brancas	brancos	forte, doce	ausente	"multiple bang"	abelhas pequenas	atro- violáceos	zoocoria (aves)
<i>M. minutiflora</i>	brancas	brancos	forte, doce	ausente	"multiple bang"	abelhas pequenas	atro- violáceos	zoocoria (aves)
<i>M. pepericarpa</i>	creme	creme	forte, acre	a confirmar	cornucópia	ab. pequenas e moscas	azul-claros	zoocoria (aves)
<i>M. pohliana</i>	brancas	brancos	imperceptível	ausente	"multiple bang"	não observados	azul-claros	zoocoria (aves)
<i>M. rubiginosa</i>	brancas	brancos	forte, doce	ausente	"multiple bang"	abelhas pequenas	atro- violáceos	zoocoria (aves)
<i>M. stenostachya</i>	brancas	amarelos	leve, não doce	ausente	"multiple bang"	não observados	atro- violáceos	zoocoria (aves)
<i>T. stenocarpa</i>	roxas	lilases	moderado, não doce	ausente	cornucópia	abelhas médias e grandes		anemocoria

¹ - Segundo GENTRY (1974), ver texto;

² - Segundo MAGNUSSON & SANAIOTTI (1987). Ver texto.

5.2.2. Fenologia

A fenologia pode ser definida como o estudo do "timing" dos eventos que acontecem durante o ciclo de vida das plantas, tais como florescimento, frutificação, brotamento, germinação (RATHCKE & LACEY, 1985). Este estudo pode ser feito em diferentes níveis, estabelecendo padrões para indivíduos, populações, espécies ou comunidades. Nas seções 5.1.1 a 5.1.11 foram traçados perfis das fenologias de floração e da frutificação para os indivíduos e populações das espécies estudadas neste trabalho. Na presente seção serão discutidos os padrões apresentados pelo conjunto de espécies de Melastomataceae nesta mesma área.

Este conjunto de espécies não pode ser considerado uma comunidade, e nem mesmo como uma "guilda" (nos termos propostos por OLIVEIRA, 1991) visto que algumas das espécies podem não compartilhar recursos entre si. *Miconia langsdorffii* e *M. pepericarpa*, por exemplo, não ocorrem na mesma área que *M. pohliana*. Por outro lado, *M. langsdorffii* e *M. pepericarpa* são provavelmente dispersas por pássaros, mas podem não compartilhar os insetos polinizadores, visto que a primeira deve ser polinizada por abelhas pequenas e médias, e a segunda por abelhas pequenas ou moscas. Em um caso extremo, é muito difícil comparar *T. stenocarpa* com as demais espécies, visto que esta possui síndromes de polinização e dispersão bastante diversas.

Deve-se lembrar ainda que estas espécies partilham recursos com outras Melastomataceae não incluídas neste trabalho, ou mesmo com espécies de outras famílias. No último caso, o melhor exemplo são as 4 espécies de Myrtaceae presentes na área, provavelmente também polinizadas por abelhas pequenas e dispersas por pássaros (PROENÇA, 1991).

Por fim, toda análise deve ser efetuada com cautela, visto que as áreas estudadas são pequenas, fortemente perturbadas e isoladas. Se incluirmos neste contexto o fato de Itirapina ser considerada área marginal do bioma cerrado (OLIVEIRA, 1991), possivelmente os padrões aqui discutidos não se repitam em outras áreas.

5.2.2.1. Fenologia da floração

Entre as 11 espécies estudadas, 9 florescem durante a estação chuvosa e 2 durante a estação seca (Fig.9). As duas últimas, *M. pohliana* e *L. lacunosa*, seriam enquadradas entre as plantas de floração tardia, segundo as classes propostas por SARMIENTO & MONASTERIO (1983). Entre as 9 primeiras, *M. minutiflora* e *T. stenocarpa* florescem na metade final da estação chuvosa, caracterizando uma floração atrasada, enquanto que as demais, florescendo na primeira metade desta estação, possuem uma floração precoce.

A distribuição dos períodos de floração destas espécies segue os padrões delineados por MANTOVANI & MARTINS (1988) e OLIVEIRA (1991) para comunidades de cerrado, respectivamente em Mogi-Guaçu (SP) e Brasília (DF). A floração se distribui por quase o ano todo, havendo uma certa

concentração entre o final da estação seca e o começo da chuvosa, entre outubro e dezembro (Fig.8).

Ainda na Fig.9 pode ser observada uma tendência pouco clara no sentido de um seqüenciamento na floração destas espécies. Caso forem excluídas *T. stenocarpa* e *M. pohliana*, durante o mês de janeiro e entre março e maio não há flores. Por outro lado há forte sobreposição entre setembro e final de dezembro.

Padrões seqüenciais de floração foram encontrados por BORGES (1991) e HILTY (1980) para espécies de Melastomataceae, respectivamente em floresta mesófila semi-decídua e floresta pluvial de altitude. No primeiro caso, visto tratar-se de apenas 4 espécies, foram observadas algumas lacunas durante o transcorrer do ano, períodos durante os quais não havia plantas em flor. No segundo caso, por outro lado, não foram observados períodos em que ao menos uma das 12 espécies estudadas não estivesse em flor.

Muito se discute sobre este padrão de escalonamento na floração de espécies correlatas dentro de uma mesma comunidade. As explicações mais usuais, e bastante discutíveis (PRIMACK, 1985b), se baseiam em: I - competição por polinizadores; II - correlação entre as fenologias de floração e frutificação; III - fisiologia.

Do ponto de vista da fauna de polinizadores, um possível padrão seqüencial aqui encontrado seria inconclusivo, visto que para boa parte das espécies sequer foram observados vetores. Entre os meses de maio e setembro, floresce apenas *L. lacunosa*, cujos indivíduos produzem poucas flores, e são pouco visitados. Entre setembro e final de outubro, além de *L. lacunosa*, florescem *M. albicans*, *M. fallax* e *M. stenostachya*, que aparentemente também não são visitadas. Este fato talvez se dê pela ausência de recursos, ou baixa atratividade das flores (BORGES, 1991). A apifauna do local, por sua vez, provavelmente se encontra empobrecida, visto que, além de perturbadas, as áreas estudadas são rodeadas por reflorestamentos de *Pinus* sp e *Eucalyptus* sp, que repelem estes animais. As colméias de *Apis mellifera*, introduzidas na área, também podem estar deslocando algumas espécies de abelhas nativas (CAMARGO & MAZUCATO, 1986).

Do ponto de vista das espécies estudadas, este padrão também não teria explicação, visto que a maioria das espécies é agamospérmica. Neste caso, talvez a presença dos vetores de pólen não seja necessária, e portanto a discussão em torno de uma possível "competição" por pólen não tenha sentido. Os padrões fenológicos apresentados para a floração seriam, portanto, reflexo de padrões desenvolvidos pelos ancestrais sexuais.

Restariam, para explicar um possível seqüenciamento, a hipótese da correlação entre as fenologias de floração e frutificação, na qual a última determinaria o padrão da primeira, e a hipótese fisiológica, segundo a qual as espécies apresentariam respostas diferentes às condições ambientais.

FIGURA.8 - Temperatura e precipitação médias da Estação Experimental de Itirapina, durante o decênio 1958/1968 (adaptado de GIANNOTTI, 1988)

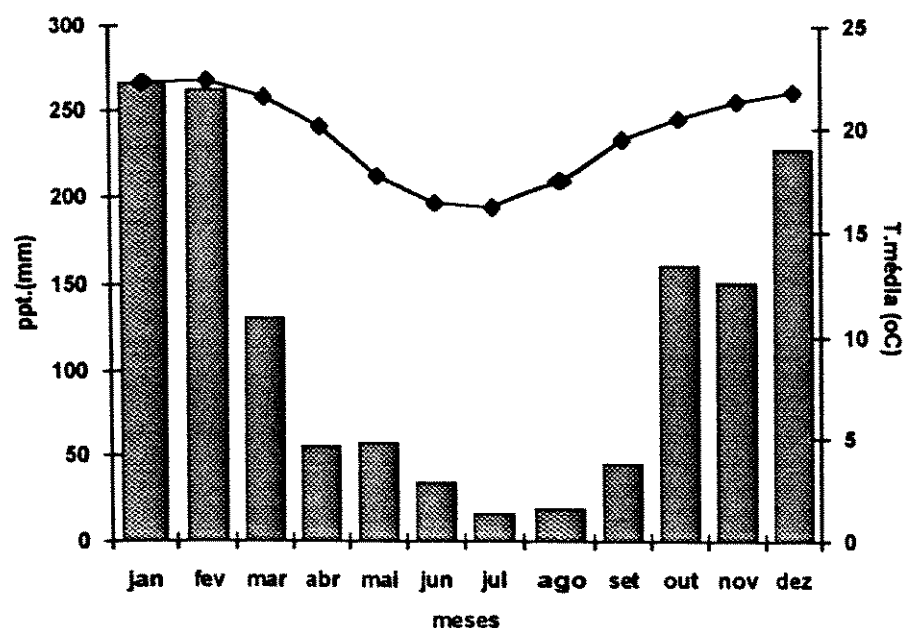
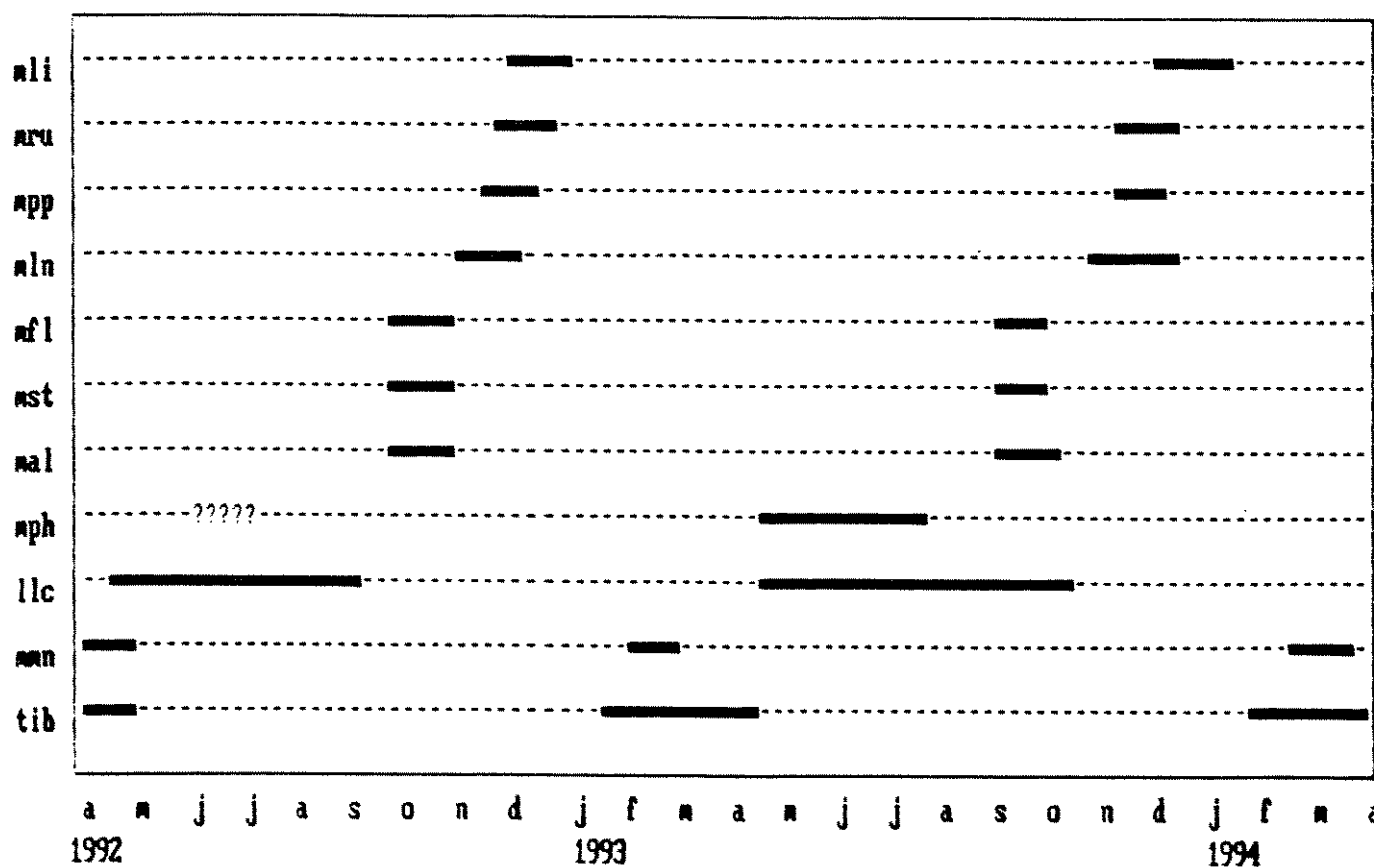


FIGURA.9 - Distribuição dos períodos de floração das espécies estudadas, entre abril/1992 e abril/1994



O fato deste trabalho não apresentar padrões claros de seqüenciamento, como os encontrados em outros trabalhos, pode ser explicado porque "a filogenia talvez não seja tão importante como força organizadora da fenologia de floração de espécies taxonomicamente relacionadas nos cerrados, como é sugerido para outras comunidades" (OLIVEIRA, 1991). Talvez estas espécies sejam tão distantes em termos de filogenia, que a comparação entre elas não tenha sentido, ao menos no que se refere à fenologia de floração.

Outra discussão que pode ser abordada se refere à sobreposição dos períodos de floração. Esta sobreposição poderia ocasionar, além de possíveis hibridações, uma redução na formação de sementes, ou frutos (RATHCKE & LACEY, 1985). Esta última hipótese não parece provável, no caso das espécies agamospérmicas. Estas mesmas espécies, caso apresentem reprodução sexuada facultativa - em se havendo eventualmente uma visita por parte de polinizadores - poderiam trocar pólen entre si. Ao menos é o caso de *M. albicans*, *M. fallax*, *M. stenostachya* e talvez *L. lacunosa*. Entre *M. ligustroides* e *M. rubiginosa* esta possibilidade é mais remota, visto que, apesar de florescerem à mesma época, os picos de floração sempre aconteceram em dias diferentes.

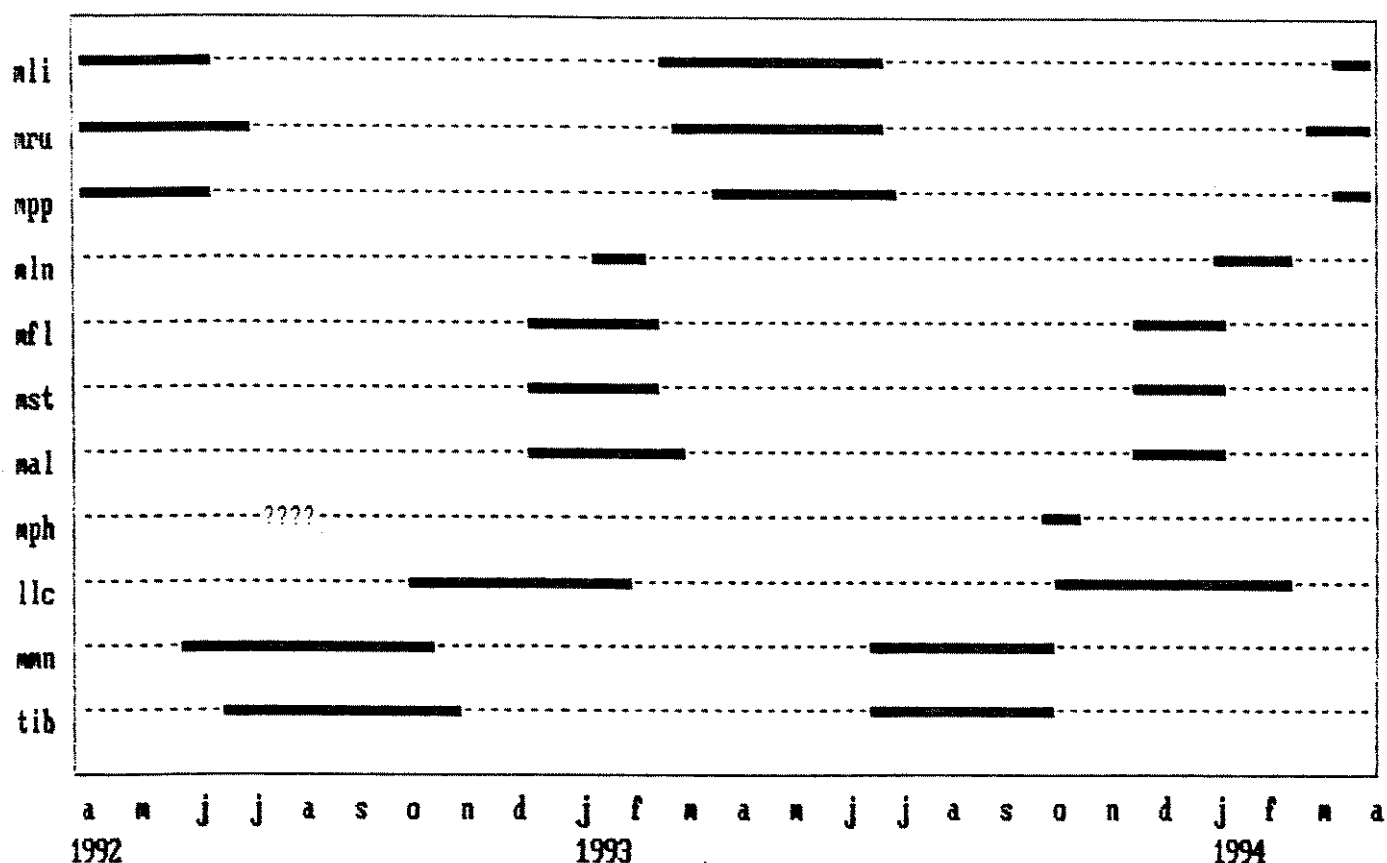
Quanto às espécies aparentemente sexuadas (*M. pepericarpa* e *M. langsdorffii*), não é impossível a transferência de pólen proveniente de outras espécies, visto que existe sobreposição das florações entre ambas e também *M. ligustroides* e *M. rubiginosa*. Vale lembrar que, ao menos no caso de *M. pepericarpa*, os vetores de pólen podem ser diferentes dos visitantes das demais. Quanto à hipótese de RATHCKE & LACEY (1985), retorna-se à discussão anterior: a baixa produção de frutos de ambas espécies pode ser consequência da ausência dos vetores, devido tanto a uma possível competição em relação aos animais, ou simplesmente devido à sua ausência, em local com fauna empobrecida.

Por fim, é interessante notar a variação na estratégia de floração das espécies estudadas, através das categorias propostas por GENTRY (1974). A maioria das espécies apresentou floração maciça, em picos bem definidos ("multiple bang"): *M. albicans*, *M. fallax*, *M. ligustroides*, *M. minutiflora*, *M. pohliana*, *M. rubiginosa*, e *M. stenostachya*. As demais apresentaram floração distribuída mais uniformemente ("cornucópia"), como *L. lacunosa*, *M. langsdorffii*, *M. pepericarpa* e *T. stenocarpa*. Ao que parece, principalmente para o primeiro grupo de espécies, períodos chuvosos exercem importante função na sincronização da floração (OPLER et al., 1976).

5.2.2.2. Fenologia da frutificação

A distribuição dos períodos de frutificação (oferta de frutos maduros) das espécies estudadas durante 2 anos pode ser analisada na Fig.10. A frutificação destas espécies aconteceu, em geral, por um período mais longo do que a floração. Como exemplo, *M. ligustroides* floresce em "multiple bang",

FIGURA.10 - Distribuição dos períodos de frutificação das espécies estudadas, entre abril/1992 e abril/1994



com picos concentrados em um mês, enquanto que oferece frutos por cerca de 5 meses, de modo análogo a uma "cornucópia", ou até a um "steady state²".

Se novamente forem excetuadas *M. pohliana*, por não ocorrer no Pedregulho, e *T. stenocarpa*, que apresenta sementes anemocóricas, podemos verificar uma tendência à seqüenciação da frutificação mais clara do que para a floração. Paralelamente à distribuição ao longo do ano, existe uma concentração de espécies frutificando entre meados da estação chuvosa e início da seca, em padrão semelhante ao encontrado por OLIVEIRA (1991), para espécies zoocóricas.

Existem três hipóteses que explicariam padrões fenológicos relacionados com a produção de frutos, de acordo com TERBORGH (1990):

I - Evitar a competição dos dispersores (SNOW, 1966), através de um escalonamento da frutificação, e conseqüente partilha de dispersores especializados;

II - Saciação dos predadores (JANZEN, 1969), proporcionada por um agrupamento da frutificação;

² - Estas categorias foram propostas por GENTRY (1974) para floração de Bignoniaceae. A analogia feita para frutificação de Melastomataceae é uma aproximação com fins comparativos.

III - Período ótimo para produção de frutos (GAUTIER-HION et al., 1985), quando há forte influência das condições ambientais.

As duas últimas hipóteses são mais adequadas, ao menos para os cerrados, às espécies do estrato herbáceo e às arbustivo-arbóreas anemocóricas.

A primeira hipótese foi formulada justamente com espécies do gênero *Miconia*, em floresta pluvial na Costa Rica (SNOW, 1966), embora GLEESON (1981), reanalisando estes dados, propõe que não há diferença entre os padrões encontrados e aqueles obtidos a partir de um modelo randômico. HILTY (1980) demonstrou um modelo semelhante ao de SNOW (1966), também para *Miconia*, em floresta de altitude, na Colômbia. STYLES & ROSSELLI (1993), propõem que, dada a relativa especialização de certas espécies de pássaros - Thraupidae e Pipridae - da Costa Rica ao consumo de frutos de Melastomataceae (Tribo Miconieae), existe a possibilidade destas espécies terem coevoluído, apesar deste tipo de relação entre planta vs. dispersores ser costumeiramente considerada como difusa.

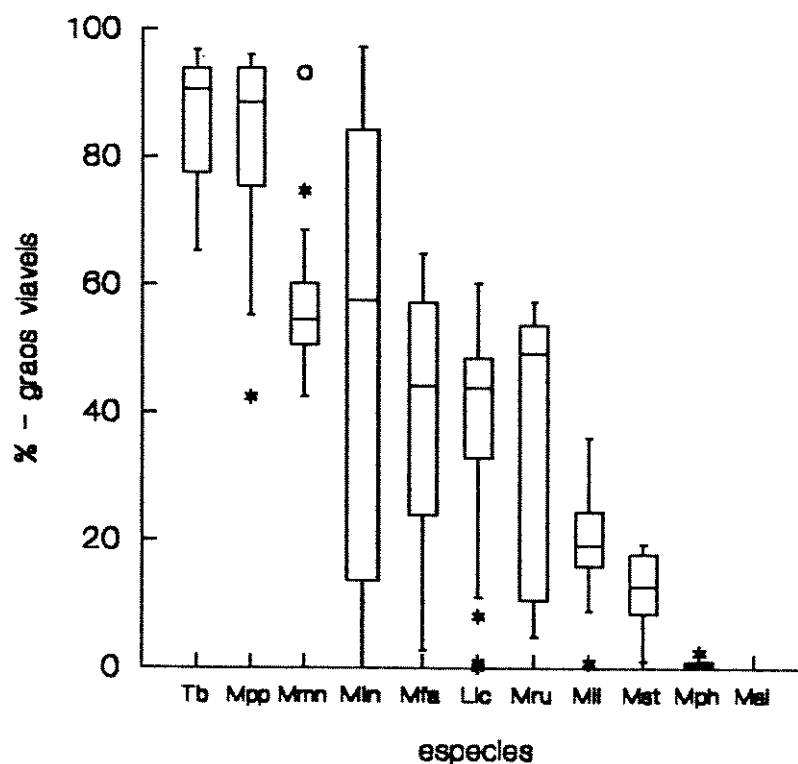
No caso de Itirapina, esta "especificidade" entre as Melastomataceae de frutos bacáceos e os seus respectivos dispersores - e, conseqüentemente, o padrão de escalonamento da frutificação - pode ser comprovada apenas através de estudo específico da sua dispersão, o que não é a intenção deste trabalho. Mesmo assim esta hipótese não deixa de ser interessante, apesar de permanecer a dúvida em relação à dispersão de *M. albicans* e *M. fallax*. Não está claro, ao nosso modo de ver, até que ponto a dispersão por roedores (MAGNUSSON & SANAIOTTI, 1987) pode ser considerada como secundária ou principal, visto que os frutos destas espécies são consumidos por pássaros.

O fato de haver uma maior proporção de espécies produzindo frutos durante a estação chuvosa, em contraponto à estação seca, poderia ser explicado pelo aumento na atividade dos animais durante este período (GOTTSBERGER & SILBERBAUER-GOTTSBERGER, 1983 apud OLIVEIRA, 1991).

5.2.3. Fertilidade de pólen

A variação encontrada, neste trabalho, para a viabilidade de pólen foi muito grande, tanto dentro de cada espécie, quanto entre as espécies. A Fig.11 mostra uma comparação entre os valores relativos às onze espécies estudadas. Cada traço horizontal, dentro dos retângulos, representa a mediana dos valores obtidos para cada indivíduo. Os retângulos representam os "quartis", ou seja, os níveis de viabilidade onde se encontra 25% da variação, acima e abaixo da mediana. As extremidades dos traços verticais indicam os extremos desta variação. Os asteriscos e o círculo representam "outliers", ou valores discrepantes.

FIGURA.11 - Gráfico comparativo da fertilidade de pólen das espécies estudadas (ver texto)

TABELA.38 - Fertilidade de pólen (média \pm desvio padrão) das espécies de Melastomataceae estudadas em Itirapina

Espécie	Fertilidade de Pólen*	N
<i>T. stenocarpa</i>	85.3 \pm 11.0 ***	10
<i>M. pepericarpa</i>	82.0 \pm 16.1 a	13
<i>M. minutiflora</i>	59.8 \pm 13.0 b	13
<i>M. langsdorffii</i>	58.0 \pm 33.5 b	12
<i>M. fallax</i>	39.5 \pm 19.2 bc	10
<i>L. lacunosa</i>	38.6 \pm 17.0 bc	22
<i>M. rubiginosa</i>	38.3 \pm 20.7 bc	16
<i>M. ligustroides</i>	20.3 \pm 8.3 cd	16
<i>M. stenostachya</i>	12.5 \pm 5.4 cd	10
<i>M. pohliana</i>	0.9 \pm 0.8 d	6
<i>M. albicans</i>	0.0	40

* - valores em percentagem;

** - valores seguidos por letras iguais não diferem significativamente entre si (ANOVA e Teste de Tukey; $P < 0.05$, $F = 25.146$, $GL = 9$, $N = 128$; valores transformados em arco-seno).

Podem ser reconhecidos, através deste gráfico, três grupos de espécies: *Tibouchina stenocarpa* e *Miconia pepericarpa* apresentam alta viabilidade de pólen, enquanto que *M. albicans* e *M. pohliana*, no outro extremo, apresentam baixíssima viabilidade de pólen (0% em *M. albicans*). As demais espécies apresentam níveis intermediários, um pouco inferiores para *M. ligustroides* e *M. stenostachya* do que em relação às demais.

Os valores médios para viabilidade de pólen são significativamente diferentes (ANOVA; $F=25.146$, $P<0.05$, $GL=9$; $N=128$). A análise de variância, através do teste de Tuckey (Tabela.38), revela que não há diferença significativa entre as médias dos valores obtidos para *T. stenocarpa* e *M. pepericarpa*, ambas sexuadas, e que estas diferem das demais. *Miconia minutiflora* e *M. langsdorffii* não diferem entre si, bem como de *M. rubiginosa*, *M. fallax* e *L. lacunosa*. Vale salientar que as duas primeiras são sexuadas, enquanto que as demais são agamospérmicas. *M. rubiginosa*, *M. fallax* e *L. lacunosa* não diferem de *M. ligustroides* e *M. stenostachya* (todas agamospérmicas), mas diferem de *M. pohliana*. Por fim, *M. ligustroides* e *M. stenostachya* não diferem significativamente de *M. pohliana*. *M. albicans* não entrou nesta análise por não apresentar variância (0% de viabilidade em todos os indivíduos).

Muitos trabalhos têm mostrado uma relação forte entre alta esterilidade de pólen e agamospermia (GRANT, 1981, e RICHARDS, 1986), ao menos para os casos onde não está envolvida pseudogamia. Dentre as espécies de Melastomataceae estudadas por BORGES (1991), *M. elegans* Cogn. e *M. theaezans* (Bonpl.) Cogn. - ambas sexuadas - apresentaram 70-95% de grãos viáveis, enquanto que *M. discolor* DC. e *L. australis* (Cham.) Cogn. - ambas agamospérmicas - apresentaram, respectivamente, 40-70% e cerca de 5% de grãos viáveis. *Clidemia ruddae*, agamospérmica, apresentou 16% de grãos viáveis (ALMEDA & CHUANG, 1992), enquanto que *M. stenostachya*, para BAUMGRATZ e SILVA (1986/1988), apresentou de 1-17% de viabilidade.

Das espécies indicadas como agamospérmica por SARAIVA (1994), *Leandra involucrata* apresentou 40% de grãos viáveis, enquanto que *M. fallax* apresentou 27%; *M. sellowiana* 23%; *M. rubiginosa* 8%; *M. ligustroides* 7%; *M. chartacea* 3% e *L. lacunosa*, *M. langsdorffii* e *M. stenostachya* apresentaram pólen totalmente estéril. Para as espécies comuns aos dois trabalhos, os valores citados se enquadram na variação obtida no presente trabalho, apesar de sempre se situarem entre os níveis mínimos aqui encontrados. Como o autor não especifica a metodologia de coleta empregada, ou seja, número de indivíduos ou de flores analisadas, não foi possível traçar uma comparação mais detalhada entre estes dados. Aparentemente, principalmente para *M. langsdorffii* (ver seção 5.1.4) e *L. lacunosa*, o autor tenha utilizado uma amostragem muito pequena, que não permitiu abranger uma possível variação como a encontrada para as populações de Itirapina.

Os resultados nos permitem concluir que, entre as Melastomataceae, existem algumas espécies que apresentam forte esterilidade masculina, e que esta esterilidade está relacionada com a presença de agamospermia. Entre

estas espécies podem ser citadas *L. australis* (BORGES, 1991), *M. albicans*, *M. pohliana*, *M. stenostachya* e *M. ligustroides*.

Em alguns casos, alguns indivíduos de espécies agamospérmicas podem apresentar níveis de viabilidade de pólen relativamente altos, ao lado de indivíduos com baixa fertilidade. Seria o caso de *M. discolor* (BORGES, 1991), *M. rubiginosa*, *M. fallax* e *L. lacunosa*. De qualquer forma, a fertilidade de pólen das Melastomataceae, tanto agamospérmicas quanto sexuais, abarca uma enorme variação, sendo aparentemente muito difícil estabelecer um padrão, ou um nível de fertilidade abaixo do qual possa ser estabelecida a presença de agamospermia.

Algumas das espécies ditas sexuadas podem apresentar pólen pouco fértil, como se nota em *M. minutiflora* e *M. langsdorffii*. Parte dos seus indivíduos, neste trabalho, apresentaram valores de fertilidade de pólen menores do que a média de algumas espécies agamospérmicas.

Outras espécies sexuadas, como *T. stenocarpa* e *M. pepericarpa*, além de *M. elegans* e *M. theaezans* (BORGES, 1991), podem apresentar indivíduos com 70 a 75% de grãos viáveis (até 45% em *M. pepericarpa*), níveis que ainda podem ser considerados baixos.

De qualquer forma fica claro, através dos dados obtidos, que as análises de fertilidade de pólen devem ser embasadas em material coletado de forma criteriosa, dada a variação que pode ser encontrada, tanto dentro de uma população como dentro do próprio indivíduo (como a exibida por *M. langsdorffii*, *M. rubiginosa*, *M. fallax* e *L. lacunosa*). Por coleta criteriosa entende-se aquela que abrange um número grande de botões, em um número igualmente grande de indivíduos - talvez até em mais de uma população - se possível em épocas diferentes, dentro de uma temporada e entre temporadas.

Enquanto que nas espécies sexuadas os baixos níveis de fertilidade de pólen podem ser creditados a algum efeito ambiental (ver *M. pepericarpa*, seção 5.1.7), para algumas das espécies agamospérmicas a esterilidade pode ter como origem principal alguma irregularidade durante a meiose (ver *M. fallax*, seção 5.1.3 e *M. stenostachya*, seção 5.1.10). Nos dois casos aqui relatados, as irregularidades meióticas poderiam indicar que estas espécies seriam de origem híbrida.

É de se esperar que, da mesma forma que *M. stenostachya* e *M. fallax*, outras espécies, como *M. albicans*, *M. pohliana* e *M. ligustroides*, e talvez *M. rubiginosa* e *L. lacunosa* apresentem fenômenos semelhantes, no que se refere à relação entre irregularidades meióticas e fertilidade de pólen. O pólen de todas estas espécies, de modo diferente das ditas sexuadas, apresentava razoável variação no tamanho e uma certa dificuldade na distinção entre grãos viáveis e não viáveis, o que pode ter nos levado a ocasionalmente superestimar a sua viabilidade. O corante, em muitos casos, penetrava nas células, que continham citoplasma, mas eram ligeiramente deformadas ou apresentavam coloração mais fraca.

Neste ponto, seria prudente ressaltar a fragilidade da relação entre a viabilidade real dos grãos de pólen e a sua "colorabilidade" ("stainability" em

inglês), visto que a interpretação da "viabilidade" em um método de coloração é subjetiva. Como as dúvidas em certo ponto se tornaram insuportáveis, foi testado o método fluorocromático (DAFNI, 1992) que, segundo HESLOP-HARRISON et al. (1984), afere maior precisão do que os métodos de coloração simples, como o aqui utilizado. Novamente não foi observado um ponto que pudesse separar os grãos viáveis dos não viáveis. Aparentemente há, nestes casos, uma gradação na viabilidade do pólen (KEARNS & INOUE, 1993), ou seja, muitos grãos são viáveis, têm citoplasma e podem até germinar, mas possivelmente com limitações sérias para enfrentar a competição gametofítica.

5.2.4. Sistemas reprodutivos

O fato que mais chama a atenção sobre os dados obtidos é a presença de agamospermia em 7 espécies entre as 11 estudadas. Entre as espécies que não apresentaram reprodução assexuada³, 2 apresentaram auto-incompatibilidade, enquanto que as outras 2 não apresentaram este tipo de mecanismo, diferindo entre si, no entanto, quanto à possibilidade de autopolinização espontânea.

Estes dados confirmam uma tendência que já vem sendo verificada em trabalhos com sistemas reprodutivos de Melastomataceae de outras formações vegetais. Entre as 100 espécies investigadas (incluídas as estudadas neste trabalho), 39 são indicadas como agamospérmicas, e entre as espécies sexuadas, 39 são auto-compatíveis e 22 são auto-incompatíveis (Tab.39 e Fig.12).

Os casos de agamospermia se concentram visivelmente entre as espécies pertencentes à tribo Miconieae. Nesta, entre as 54 espécies investigadas, 34 (63.0%) são agamospérmicas. Miconieae apresenta, portanto, 87.2% do total de casos de agamospermia, até o momento encontrados em Melastomataceae, apesar de representar cerca de metade do número de espécies investigadas.

Os casos documentados de auto-incompatibilidade se concentram, por sua vez, nas tribos Miconieae e Rhexieae (12 e 8 espécies, entre as 22 encontradas, respectivamente 54.5 e 36.4% do total).

As demais tribos (Blakeeae, Melastomeae, Merianieae, Microlicieae e Sonerileae) reúnem 35 espécies estudadas, das quais apenas 4 são agamospérmicas e 2 são auto-incompatíveis. As demais 29 espécies foram citadas como sexuadas e auto-compatíveis.

É claro que as generalizações devem ser cautelosas, visto que foram estudadas apenas 100 espécies, dentre as cerca de 4.200-4.600 pertencentes à família Melastomataceae, mas esta distribuição parece ser coerente com uma

³ - Não deve ser descartada a possibilidade destas espécies apresentarem pseudogamia. A metodologia utilizada neste trabalho infelizmente não permite se detectar este tipo de fenômeno.

TABELA 39 - Espécies estudadas dentre as espécies dos gêneros de Melastomataceae e seus respectivos sistemas reprodutivos. Os números entre parênteses representam o número aproximado de espécies em cada gênero, segundo RENNER (1993). AG: presença de agamospermy; AI: auto-incompatibilidade; AC: auto-compatibilidade

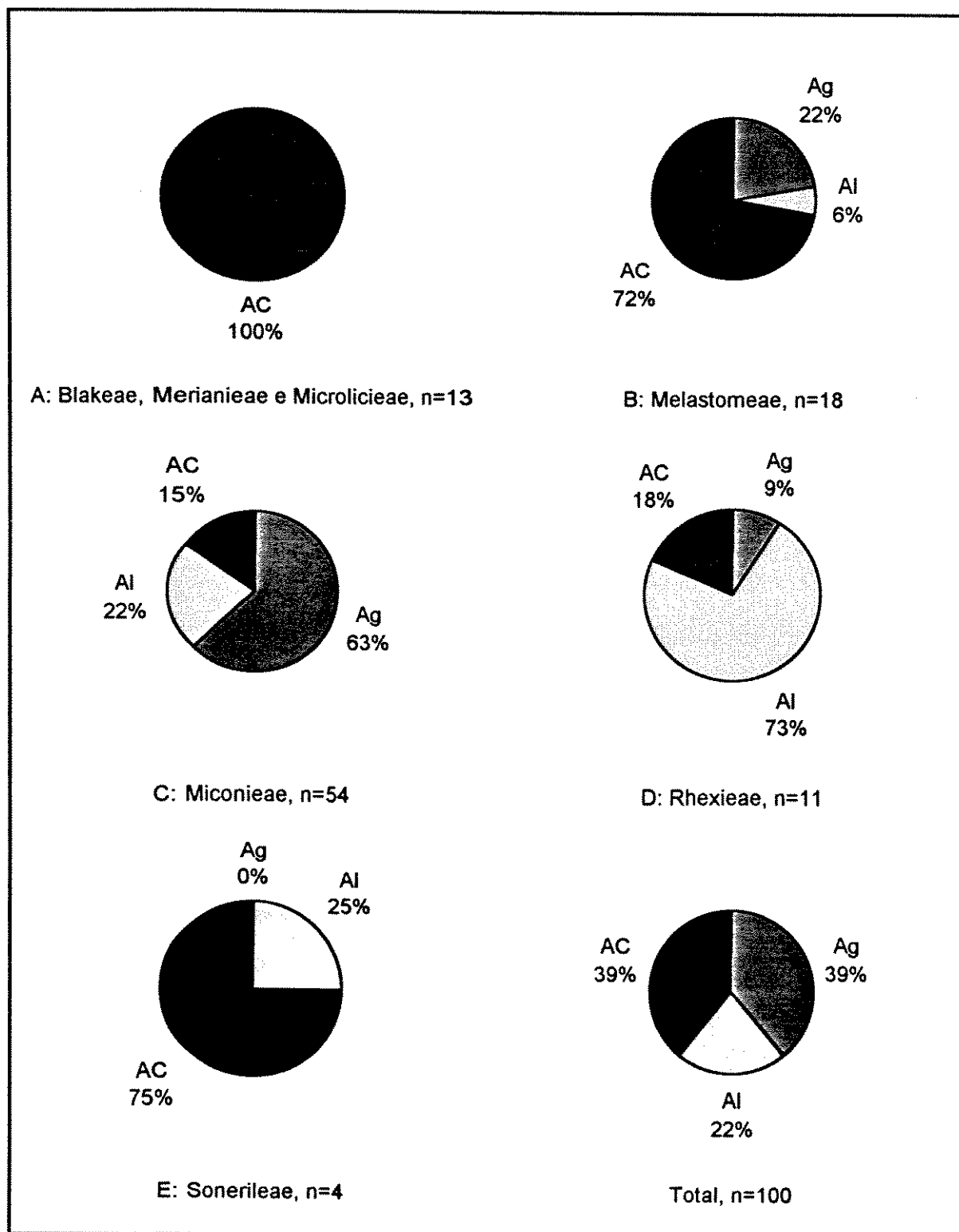
Gêneros	Espécies estudadas	Sistema reprodutivo			Referências ¹
		AG	AI	AC	
- Tr. Blakeeae ²					
<i>Blakea</i> (100)	5	-	-	5	12
<i>Topobea</i> (62)	2	-	-	2	12
- Tr. Melastomeae					
<i>Aciotis</i> (30)	1	1	-	-	16
<i>Macairea</i> (22)	1	1	-	-	16
<i>Marsetia</i> (27)	1	-	-	1	22
<i>Melastoma</i> (50)	1	-	-	1	9
<i>Monochaetum</i> (45)	6	-	-	6	2,6
<i>Nepsera</i> (1)	1	-	1	-	16
<i>Pterolepis</i> (14)	1 ³	1	-	-	13,22
<i>Sandemania</i> (1)	1	1	-	-	15
<i>Tibouchina</i> (240)	5	-	-	5	20,22,24
- Tr. Merianieae					
<i>Adelobotrys</i> (25)	1	-	-	1	16
<i>Graffenrieda</i> (44)	1	-	-	1	18
- Tr. Miconieae					
<i>Bellucia</i> (7)	3	-	3	-	14
<i>Calycogonium</i> (31)	1	-	-	1	17
<i>Clidemia</i> (120)	8	8	-	-	3,13,16,21
<i>Conostegia</i> (43)	1	-	1	-	12
<i>Henriettea</i> (12)	1	1	-	-	21
<i>Leandra</i> (175)	3	3	-	-	5,17,24
<i>Maieta</i> (3)	2	2	-	-	16
<i>Miconia</i> (1000)	32 ³	20	7	5	4,5,7,13,16,17,18,21,24
<i>Tococa</i> (54)	2	-	1	1	16
- Tr. Microlicieae					
<i>Rhynchanthera</i> (15)	3	-	-	3	10,16,22
<i>Trembleya</i> (11)	1	-	-	1	23
- Tr. Rhexieae					
<i>Rhexia</i> (13)	11 ³	1	8	2	8,11
- Tr. Sonerileae					
<i>Bertolonia</i> (18)	1	-	-	1	19
<i>Centradenia</i> (4)	3	-	1	2	1,6

¹ - Referências: 1: ALMEDA, 1977; 2: ALMEDA, 1978; 3: ALMEDA & CHUANG, 1992; 4: BAUMGRATZ & SILVA, 1986/88; 5: BORGES, 1991; 6: DARWIN, 1876 (apud RENNER, 1989); 7: DENT-ACOSTA & BRECKON, 1991; 8: ETHRIDGE & HERR, 1968 (apud RENNER, 1989); 9: GROSS, 1993; 10: GUIMARÃES et al., 1993; 11: KRAL & BOSTICK, 1969 (apud RENNER, 1989); 12: LUMER, 1982 (apud RENNER, 1989); 13: RAMIREZ & BRITO, 1990; 14: RENNER, 1986/1987; 15: RENNER, 1987; 16: RENNER, 1989; 17: SARAIVA, 1994; 18: SOBREVILA & ARROYO, 1982; 19: ZIEGLER, 1925 (apud RENNER, 1989); 20: P.J.F. GUIMARÃES, com. pess.; 21: G.F. MELO, com. pess.; 22: M.C.B. PINHEIRO, com. pess.; 23: J. SEMIR, com. pess.; 24: Originais;

² - Composição das tribos segundo RENNER (1993);

³ - Algumas espécies foram analisadas em mais de um trabalho, apresentando resultados diferentes. Quando um trabalho encontrou agamospermy e o outro não, para esta tabela prevaleceu a citação de agamospermy. É o caso de *Pterolepis glomerata*, *M. laevigata*, *M. langsdorffii*, *M. minutiflora* e *R. mariana*.

FIGURA.12 - Série de gráficos mostrando proporção de espécies agamospérmicas (Ag), auto-compatíveis (AC) e auto-incompatíveis (AI) por tribo em Melastomataceae. Fonte: Tabela.39



série de teorias propostas quanto ao surgimento de mecanismos de reprodução assexuada em Angiospermae.

Em primeiro lugar, parece ser válida a relação auto-incompatibilidade vs. apomixia. Os grupos taxonômicos onde ocorre agamospermia apresentam com frequência mecanismos de auto-incompatibilidade (RICHARDS, 1986), como pode estar ocorrendo em Miconieae, mesmo com dados ainda muito incipientes.

Outra constatação, como a apresentada por MOGIE (1992), é de que "alguns grupos taxonômicos parecem apresentar 'pré-adaptações' que permitem o desenvolvimento de embriões apomíticos". Não é à toa que 75% dos cerca de 300 casos de agamospermia encontrados na literatura se referem à espécies de Asteraceae, Rosaceae e Poaceae (RICHARDS, 1986). Dentre os grupos taxonômicos que apresentam este tipo de "predisposição" certamente podem ser incluídas as Melastomataceae, particularmente aquelas pertencentes à tribo Miconieae.

Curiosamente, em diferentes comunidades vegetais por toda a América tropical, a maioria dos casos de agamospermia documentados se restringiu à espécies de Melastomataceae. Em floresta úmida de altitude (SOBREVILA & ARROYO, 1982), foram encontradas 2 espécies apomíticas, as duas Melastomataceae; em "Morichales" (Mata de Galeria), RAMIREZ & BRITO (1990) encontraram 4 espécies apomíticas, destas 3 Melastomataceae. Em cerrados, OLIVEIRA (1991) encontrou 1 espécie agamospérmica, pertencente a Melastomataceae. Nos trabalhos de ARROYO & USLAR (1993, formação esclerófila mediterrânea), RUIZ & ARROYO (1978, floresta decídua secundária) não foi constatada agamospermia. MCMULLEN (1987, Ilhas Galápagos), apesar de apresentar dados que sugeririam a presença de agamospermia em boa parte de suas espécies, conclui que estas possuem sistemas reprodutivos "indefinidos". BAWA et al. (1985, floresta úmida de planície) e BULLOCK (1985, floresta decídua) não incluíram um tratamento que detectasse agamospermia entre os utilizados nas suas polinizações controladas.

Sendo assim, as Melastomataceae agamospérmicas se distribuem por vários ambientes, na América Tropical (Tabela.40). Entre as espécies listadas, 16 habitam savanas, 10 são encontradas em formações florestais, 7 ocupam locais com vegetação perturbada e 7 ocorrem em formações brejosas. São na maioria das vezes arbustos presentes no subosque de florestas - de altitude (Venezuela), atlântica, de planalto (SE do Brasil) ou amazônica - ou nas outras formações já citadas. Parte ainda são árvores ou arvoretas presentes em vegetação secundária.

Para RENNER (1989), a maioria das espécies estudadas é arbustiva, por serem estas mais acessíveis para trabalhos de polinização do que árvores altas. Realmente fica uma lacuna com relação às espécies arbóreas de dossel, presentes principalmente na Amazônia, além de espécies de campos rupestres. No entanto, dada a elevada amplitude no porte das espécies estudadas, e a variedade de ecossistemas em que são encontradas, não é um absurdo se propor que, provavelmente, o componente filogenético prevaleça sobre a variável ambiental e sobre o hábito das espécies, determinando a presença de

TABELA.40 - Espécies de Melastomataceae agamospérmicas segundo a literatura, e seus respectivos hábitos e habitats (adaptado e aumentado de RENNER, 1989).

Espécie	Ref. ¹	Hábito	Ambiente
-Tr. Melastomeae			
<i>Aciotis acuminifolia</i> (DC.) Triana	16	herbácea	subosque, floresta
<i>Macairea theresiae</i> Cogn.	16	arbusto	savanas amazônicas
<i>Pterolepis glomerata</i> (Rottb.) Miq.	13	herbácea	brejo
<i>Sandemanina hoehnei</i> (Cogn.) Wurdack	15	arbusto	savanas amazônicas
-Tr. Miconieae			
<i>Clidemia capitellata</i> (Bonpl.) D. Don	13, 16, 21	arbusto	savanas, veg. perturbada
<i>C. epibaterium</i> DC.	16	liana	subosque, floresta
<i>C. fendleri</i> Cogn.	18	arbusto	subosque, floresta
<i>C. hirta</i> (L.) D. Don	16, 21	arbusto	vegetação perturbada
<i>C. novemnervia</i> (DC.) Triana	16	arbusto	vegetação perturbada
<i>C. rubra</i> (Aubl.) Mart.	16	arbusto	savanas, veg. perturbada
<i>C. ruddae</i> Wurdack	3	?	?
<i>Clidemia</i> sp	21	?	?
<i>Henrietea succosa</i>	21	árvore	?
<i>Leandra australis</i> (Cham.) Cogn.	5	arbusto	subosque, mata de brejo
<i>L. involucrata</i> DC.	17	arbusto	savanas (cerrados)
<i>L. lacunosa</i> Cogn.	24	arbusto	savanas (cerrados)
* <i>Leandra</i> sp	-	arbusto	brejo
* <i>Leandra</i> sp	-	liana	mata de brejo
<i>Maieta guianensis</i> (Aubl.) DC.	16	arbusto	subosque, floresta
<i>M. poeppigii</i> Cogn.	16	arbusto	subosque, floresta
<i>Miconia alata</i> (Aubl.) DC.	16	arbusto	vegetação perturbada
<i>M. albicans</i> (Sw.) Triana	16, 24	arbusto	savanas (incl. cerrados)
<i>M. argyrophylla</i> DC.	16	arvoreta	floresta secundária
<i>M. campestris</i> (Benth.) Triana	16	arbusto	vegetação perturbada
<i>M. discolor</i> DC.	5	arbusto	subosque, mata de brejo
* <i>M. dodecandra</i> (Desr.) Cogn.	-	arvoreta	vegetação secundária
<i>M. egensis</i> Cogn.	16	arvoreta	floresta secundária
<i>M. fallax</i> DC.	24	arbusto	savanas (incl. cerrados)
* <i>M. ibaguensis</i> (Bonpl.) Triana	-	arbusto	savanas (cerrados)
<i>M. laevigata</i> (L.) DC.	7	?	?
<i>M. langsdorffii</i> Cogn.	17 ²	arbusto	savanas (cerrados)
<i>M. ligustroides</i> (DC) Naud.	24	arbusto	savanas (cerrados)
<i>M. minutiflora</i> (Bonpl.) DC.	16 ²	arvoreta	fl. secundária, veg. perturbada
<i>M. pohliana</i> Cogn.	21	arbusto	savanas (cerrados)
<i>M. prasina</i> (Sw) DC.	7, 16	arvoreta	floresta secundária
<i>M. regelli</i> Cogn.	16	arvoreta	floresta secundária
<i>M. rubiginosa</i> (Bonpl.) DC.	24	arbusto	savanas (incl. cerrados)
<i>M. sellowiana</i> (Cham.) Naud.	17	árvore	savanas (cerrados)
<i>M. spinulosa</i> Naud.	18	arbusto	subosque, floresta
<i>M. stenostachya</i> (Schr. & Mart. ex DC.)	4, 16, 24	arbusto	savanas (incl. cerrados)
<i>M. stephananthera</i>	13	arbusto	brejo
<i>M. tomentosa</i> (L.C. Rich.) D. Don ex DC.	16	arvoreta	vegetação perturbada
-Tr. Rhexieae			
<i>Rhexia mariana</i> L.	8	herbácea	brejo

¹ - Referências: ver TABELA.39;² - No presente estudo foi constatado que, ao menos para as populações de Itirapina, estas espécies não são agamospérmicas (ver texto);

* - Suspeita baseada em análise de viabilidade de pólen (obs. pess.), não incluídas na Tab.39.

agamospermia, ao menos em Melastomataceae de ecossistemas tropicais. Da mesma forma, em Dipterocarpaceae, família característica da floresta tropical no sudeste asiático, a agamospermia pode ser encontrada tanto em espécies emergentes quanto de dossel ou subosque (KAUR et al., 1978).

Vale salientar que a maioria dos casos bem estudados de agamospermia se refere a espécies herbáceas, pioneiras de clima temperado (RICHARDS, 1986). Por este motivo se propôs que a apomixia fosse mais comum em espécies que ocorressem sob estas condições, muito diferente das espécies aqui estudadas, em geral arbustos, com ciclo de vida mais longo. Aparentemente as espécies agamospérmicas tropicais diferem das de clima temperado também quanto aos mecanismos empregados na reprodução assexuada: enquanto que as primeiras costumam apresentar embrião adventícia, nas demais são importantes mecanismos como aposporia e diplosporia (BAKER et al., 1983). Neste último trabalho não estão incluídas as Melastomataceae.

A apomixia ocorre pelo menos em espécies de 30 gêneros de distribuição tropical, excetuando-se Poaceae (BAKER et al., 1983). Além de Melastomataceae, parecem apresentar casos de agamospermia com maior frequência as famílias Bombacaceae (BAKER, 1960; DUNCAN, 1970 e OLIVEIRA et al., 1992), Clusiaceae (MAGUIRE, 1976 e HA et al., 1988), Dipterocarpaceae (KAUR et al., 1978) e Poaceae (SAVIDAN, 1985). Também são citados casos em Amaryllidaceae, Anacardiaceae, Araceae, Cactaceae, Euphorbiaceae, Gentianaceae, Myrtaceae, Orchidaceae (NYGREN, 1954), Rutaceae (*Galipea jasminiflora*, PIEDADE & RANGA, 1993, além de *Citrus* sp), Erythroxylaceae (BERRY et al., 1991) e talvez Simaroubaceae (indicações de MEDEIROS, 1989). Boa parte das espécies agamospérmicas encontradas são cultivadas, como *Mangifera indica*, *Sizigium jambos*, *S. cuminii* (antigas *Eugenia jambos* e *E. cuminii*), *Garcinia mangostana*, *Lansium domesticum*, *Bombacopsis glabra* e *Saccharum officinarum* (NYGREN, 1954).

Especificamente para os cerrados, a única espécie não pertencente à Melastomataceae citada como agamospérmica é *Eriotheca pubescens* (Bombacaceae, OLIVEIRA et al., 1992). Talvez, contrariando KAUR et al. (1978), a apomixia não seja tão presente em espécies arbóreas de ecossistemas tropicais - ao menos quando seja procurada fora de Melastomataceae e dos outros grupos citados - embora o número de trabalhos com sistemas reprodutivos nestes ecossistemas seja ainda muito pequeno para confirmar tal conclusão.

Entre grupos taxonômicos próximos à Melastomataceae (sensu DAHLGREN & THORNE, 1984), o número de casos documentados de agamospermia é pequeno. Dentro de Myrtales, foi encontrada agamospermia em Onagraceae e Myrtaceae (NYGREN, 1954). Esta última oferece interessante possibilidade de comparação, visto que, da mesma forma que Melastomataceae, Myrtaceae é uma família grande, prontamente identificável, muito importante nos Neotrópicos e com problemas taxonômicos em profusão, a nível genérico e específico. Os quatro casos encontrados se referem à

espécies de *Eugenia* (Myrtoideae) da Ásia meridional (NYGREN, 1954), sendo que ao menos 2 são cultivadas (*E. jambos*, jambo e *E. cuminii*, jambolão). Nos Neotrópicos, justamente onde se encontra o maior número de espécies da sub-família Myrtoideae, não foi encontrada agamospermia, em 11 espécies investigadas (8 por PROENÇA, 1991; 2 por SOBREVILA & ARROYO, 1982 e 1 por RUIZ & ARROYO, 1978).

Em vários grupos de plantas (incluindo as Myrtaceae segundo RYE, 1979) existe uma forte relação entre apomixia e poliploidia (STEBBINS, 1971). Já em Melastomataceae, segundo RENNER (1989), não se pode assegurar que a poliploidia é mais freqüente em espécies fortemente agamospérmicas do que naquelas em que não ocorre agamospermia. No entanto, se restringirmos a análise às espécies da Tr. Miconieae, verificaremos que esta relação pode ser estabelecida. O número cromossômico mais freqüente nesta tribo é $n=17$, sendo por este motivo considerado o número básico (ALMEDA & CHUANG, 1992). Os mesmos autores sugerem que o número $n=23$ cromossomos encontrado em *Clidemia ruddae* - espécie aparentemente agamospérmica - tem como origem uma derivação poliplóide. Da mesma forma, outras espécies agamospérmicas apresentam número haplóide diferente de 17 (Tab.41), enquanto que as espécies sexuadas apresentam sempre o número básico de cromossomos. Exceções são feitas quanto a *C. capitellata* e *Maieta poeppigii*, espécies agamospérmicas cujas contagens indicam $n=17$.

Os dados obtidos neste trabalho para *M. fallax* e *M. stenostachya* (ver seções 5.1.3 e 5.1.10) indicam que, além da relação entre apomixia e poliploidia, pode haver uma relação entre apomixia e origem híbrida para estas espécies.

Contagens de cromossomos feitas para *M. albicans* e outras espécies de Melastomataceae (SOLT & WURDACK, 1980) mostraram que materiais provenientes de locais diferentes apresentavam números diferentes. Da mesma forma, outras espécies aparentemente apresentam comportamento reprodutivo diferenciado em localidades diferentes, como pode estar ocorrendo em *M. dodecandra*, *M. laevigata* e *M. minutiflora*. É possível que populações distantes de espécies com ampla distribuição possam apresentar níveis de ploidia diferentes, bem como níveis distintos de reprodução assexuada. Esta poderia ser uma explicação para as exceções apresentadas acima, visto que as contagens não foram feitas para as mesmas populações que foram investigadas quanto à reprodução.

Outra discussão se refere justamente à distribuição geográfica das espécies agamospérmicas. Estudos efetuados com espécies de clima temperado mostram que estas espécies freqüentemente possuem distribuições mais amplas do que as das espécies sexuais relacionadas (BIERZICHUDEK, 1987). Entre as espécies aqui estudadas, este padrão é claro para *M. albicans*, *M. fallax*, *M. stenostachya*, *M. rubiginosa*, que ocorrem desde a América Central até o SE do Brasil, e menos característica em relação a *L. lacunosa*, *M. ligustroides* e *M. pohliana*, restritas a áreas do Centro-Oeste e Sudeste do Brasil. Entre as espécies sexuadas, *M. langsdorffii* e *M. pepericarpa* possuem

TABELA.41 - Números cromossômicos para algumas espécies de Melastomataceae, Tribo Miconieae

Espécies	Nº Cromossômico ²
Espécies agamospérmicas¹	
<i>Clidemia capitellata</i>	n=17
<i>C. ruddae</i>	n=23
<i>Maieta guianensis</i>	2n=34
<i>M. poeppigii</i>	2n=46
<i>Miconia albicans</i>	2n=34 e 2n=48
<i>M. ibaguensis</i> ³	2n=62
<i>M. prasina</i>	2n=48-52
<i>M. rubiginosa</i>	2n=50
<i>M. spinulosa</i>	2n=46
Espécies não agamospérmicas	
<i>Miconia araguensis</i>	n=17
<i>M. calvescens</i> ⁴	2n=34
<i>M. ciliata</i>	n=17
<i>M. macrodron</i>	n=17
<i>M. theaezans</i>	n=17
<i>M. tuberculata</i>	n=17
Espécies com informações díspares⁵	
<i>Miconia dodecandra</i>	2n=68
<i>M. laevigata</i>	2n=48
<i>M. minutiflora</i>	n=17

¹ - Ver Tab.40;

² - Todas as contagens citadas foram obtidas por SOLT & WURDACK (1980), exceto *C. ruddae* (ALMEDA & CHUANG, 1992);

³ - Espécie supostamente agamospérmica, apresenta baixíssima viabilidade de pólen (observação pessoal);

⁴ - Espécie supostamente sexuada, apresenta fertilidade de pólen elevada (observação pessoal);

⁵ - *Miconia minutiflora* é citada como agamospérmica por RENNERT (1984 apud RENNERT, 1989), e neste trabalho como sexuada; *Miconia dodecandra* é citada por SOBREVILA & ARROYO (1982), mas em população em Mata Atlântica (não publicado) foi constatada fertilidade de pólen muito baixa; *Miconia laevigata* é citada como sexuada por RENNERT (1989) e como agamospérmica por DENT-ACOSTA & BRECKON, 1991).

distribuição mais restrita, enquanto que *M. minutiflora* tem distribuição semelhante à de *M. albicans* e outras. Como já foi dito, as espécies agamospérmicas de ampla distribuição aparentemente são compostas por populações com diferentes níveis de fertilidade, inversamente proporcionais aos de reprodução assexuada. Caso não haja erros de identificação, talvez *M. minutiflora* se encaixe neste padrão, visto que a população aqui estudada aparentemente é sexuada, enquanto que outra população, na Amazônia (RENNERT, 1989), é agamospérmica. Da mesma forma, *M. albicans*, *M. fallax*, *M. stenostachya* e *M. rubiginosa* poderiam apresentar populações sexuais, em algum lugar nos Neotrópicos.

As espécies agamospérmicas, geralmente herbáceas de clima temperado, tratadas por BIERZICHUDEK (1987), quando comparadas com suas parentes sexuadas, são encontradas em locais relativamente mais elevados, em maiores latitudes, ambientes xéricos e relativamente mais perturbados. Ainda se discute se este fato se dá devido a uma maior habilidade das agamospécies em colonizar novos ambientes, ou se uma possível competição alijaria as espécies sexuais destes ambientes. No caso de *Antennaria* (Asteraceae) da América do Norte, por exemplo, as espécies sexuais se encontram em regiões meridionais, enquanto que agamospécies relacionadas se tornam mais comuns em regiões setentrionais, como se seguissem o recuo das geleiras, desde o Pleistoceno (BAYER, 1990). Padrões semelhantes são encontrados para espécies poliplóides, em relação às suas parentes diplóides (STEBBINS, 1971).

No que se refere às espécies tropicais, a definição deste tipo de padrão não é possível, tanto para espécies apomíticas quanto para poliplóides. Apesar de trabalhos como os de PRANCE (1992) e GENTRY (1982) não está muito clara ainda a evolução das formações vegetais nos Neotrópicos. A inexistência de uma via de mão única, como o recuo das geleiras nas regiões próximas aos pólos, e as constantes expansões e contrações, quer seja de florestas, ou formações mais abertas não permitem traçar um caminho desde onde se originaram ou por onde passaram as espécies aqui estudadas. Vale notar que ao menos a poliploidia é tão ou mais comum em ecossistemas tropicais que em clima temperado, o que nos faz supor que, por aqui, a ocorrência deste tipo de fenômeno talvez não apresente padrões semelhantes aos encontrados nos casos clássicos.

Da mesma forma, os padrões de ocorrência de agamospermia em Melastomataceae, espécies arbustivas/arbóreas de clima tropical, talvez não sigam uma lógica semelhante às espécies herbáceas de clima temperado. Não existe uma teoria que explicaria porque o pólen de *M. albicans* de espécimes coletados mais ao norte tem maior viabilidade do que os de coletados mais ao sul, enquanto que *M. minutiflora* apresenta formas sexuadas em Itirapina, e assexuadas na Amazônia.

É difícil precisar até que ponto as espécies estudadas neste trabalho são obrigatoriamente agamospérmicas ou não. A agamospermia facultativa é constatada quando, além das sementes produzidas por via assexuada, existe uma produção residual de sementes via sexuada (ASKER, 1984). Deste modo, a agamospermia pode ser obrigatória em um indivíduo, e até mesmo em uma população, mas pode não o ser em todas as populações de uma espécie. A identidade destas populações obrigatoriamente assexuadas como entidades independentes e isoladas das demais já foi, e continua sendo, objeto de extensas discussões (de WET & STALKER, 1974; ASKER, 1979; RICHARDS, 1986). Em um único indivíduo pode inclusive ocorrer variação na proporção entre embriões produzidos por via sexuada e assexuada, em anos diferentes ou mesmo ao longo de uma temporada (GRANT, 1981).

À exceção de parte dos indivíduos de *M. ligustroides*, todas as populações agamospérmicas aqui estudadas não apresentaram diferenças significativas entre os tratamentos das polinizações controladas, ou seja, a produção de frutos via agamospermia é semelhante à produção de frutos quando há polinização. Este argumento nos permite inferir que estas plantas independem de mecanismos sexuais para reprodução, mas não exclui a possibilidade destas apresentarem algum nível de reprodução sexual, principalmente aquelas espécies que apresentam pólen fértil. Apenas as populações de *M. albicans* e talvez de *M. pohliana*, que apresentam pólen totalmente ou quase estéril, poderiam ser consideradas obrigatoriamente agamospérmicas, ainda que cautelosamente.

As dúvidas acerca deste assunto seriam resolvidas apenas através de trabalhos sobre estrutura genética de populações destas espécies, ou através de estudos anatômicos e embriológicos, visando uma melhor compreensão dos mecanismos envolvidos com a agamospermia em Melastomataceae, .

Sobre os mecanismos relacionados com a produção de embriões agamospérmicos, em Melastomataceae existem apenas os dados de BORGES (1991), para *Miconia discolor* e *Leandra australis*, em floresta mesófila semi-decídua. Na primeira espécie foi constatada a produção de embriões nucelares (embrionia adventícia) paralelamente a embriões "sexuais", mas nunca no mesmo óvulo. Já em *L. australis* não foram observados sacos embrionários "normais", e foi constatada a produção de embriões nucelares, além de embriões formados a partir de sacos embrionários não reduzidos (provavelmente diplospóricos, segundo a autora). A partir destes dados, a autora conclui que *M. discolor* seria facultativamente apomítica, enquanto que *L. australis* seria obrigatoriamente apomítica. Infelizmente, para o presente trabalho não foi possível realizarmos este tipo de estudo, e em face do antagonismo entre os dois casos precedentes, não seria correto extrapolar a nível genérico a situação encontrada por BORGES (1991) .

No que se refere à uma possível ligação entre agamospermia e síndromes florais, estratégias fenológicas ou determinadas características morfológicas, ao menos quanto às espécies estudadas neste trabalho não foi verificada relação plausível.

Talvez exista uma relação entre a apomixia e síndrome de dispersão. Segundo P. E. M. Oliveira (comunicação pessoal), algumas espécies poderiam produzir frutos agamospérmicos para aumentar o "display" de frutos, a fim de atrair os dispersores. Esta relação seria característica de espécies ornitocóricas, visto que as aves, principalmente as espécies que se alimentam em bandos, procuram preferencialmente plantas carregadas de frutos para se alimentarem. Neste trabalho não foram encontradas evidências contra ou a favor desta hipótese.

5.2.5. Variação morfológica em Melastomataceae agamospérmicas e possíveis implicações taxonômicas

Como já foi citado na introdução e na seção 5.2.4, existem na literatura uma série de trabalhos mostrando a relação entre a apomixia e fenômenos como poliploidia e hibridação (STEBBINS, 1971; RICHARDS, 1986; ASKER, 1979 e 1984). A perpetuação de genótipos híbridos ou poliplóides, inteira ou parcialmente estéreis, e a formação dos ditos **complexos agâmicos**, são algumas das conseqüências dadas pela ocorrência deste trinômio hibridação X poliploidia X apomixia.

O tratamento taxonômico dado a cada caso, ou para cada complexo agâmico, pode variar de acordo com o tipo de variação morfológica, ou mesmo padrões geográficos apresentados. Estes padrões, por sua vez podem ser reflexo do tipo de mecanismo empregado pelas plantas para promover a reprodução assexuada.

O gênero *Taraxacum* (Asteraceae, ver RICHARDS, 1986), por exemplo, é formado por espécies diplóides "sexuais" e por grupos triplóides muitas vezes obrigatoriamente assexuados, diplospóricos. Segundo KELLOG (1990), foram descritos e nomeados cerca de 2000 destas "microespécies", que em muitos casos são morfológicamente discretas e seguem padrões geográficos coerentes.

Por outro lado, alguns gêneros de Poaceae (KELLOG, 1990), como *Paspalum*, *Panicum* ou *Poa* apresentam complexos nos quais há populações com níveis de ploidia diferentes, bem como agamospermia facultativa (aposporia), geralmente aliada à pseudogamia. Nestes complexos a variação encontrada é contínua, obscurecendo quaisquer linhagens discretas, e fazendo com que a divisão em subunidades taxonômicas não seja satisfatória. Por fim a autora conclui que cada um destes complexos deve ser considerado como sendo uma única espécie.

Talvez o exemplo que mais se aproxima às espécies aqui estudadas seja o de Rosaceae, subfam. Maloideae. Estão aí incluídos gêneros arbustivos, que habitam áreas perturbadas nas regiões temperadas, tais quais *Crataegus* e *Amelanchier* (CAMPBELL & DICKINSON, 1990), e ainda *Malus*, *Cotoneaster* e *Sorbus*. Estes gêneros apresentam complexos formados por populações diplóides sexuais e poliplóides assexuadas, apospóricas, não se sabe em que medida obrigatórias ou facultativas, e na maioria das vezes pseudogâmicas. A hibridação entre estas populações é bastante comum, fazendo com que em alguns casos, as "entidades agamospérmicas" ("apomicts" em inglês) tenham claramente origem polifilética. Estes grupos apresentam ainda diferentes padrões de variação morfológica: enquanto existem populações muito uniformes, provenientes provavelmente da multiplicação de apenas um indivíduo, existem outras populações mais velhas, com agamospermia facultativa, cujo padrão de variação se aproxima à de populações panmíticas.

Ainda segundo CAMPBELL & DICKINSON (1990), a "interpretação da diferenciação morfológica em plantas com reprodução uniparental é difícil

devido à problemas quanto à amostragem e ausência de dados sobre seu sistema reprodutivo".

De qualquer forma, a falta de consenso e a utilização de mais de "dois pesos e duas medidas" para se tratar destes problemas, mostram o quanto ainda é discutível o conceito de "espécie". Conseqüentemente, sua nomenclatura será extremamente confusa.

Voltando às Rosaceae, no caso de *Crataegus* foram descritos cerca de 1200 binômios, apenas na América do Norte, seguindo classificações baseadas em um conceito de espécie muito estrito. A taxonomia deste grupo se tornou a tal ponto indecifrável que levou VAN VALEN (1976, apud CAMPBELL & DICKINSON, 1990) a concluir que "não existem espécies de *Crataegus*".

Em Melastomataceae, mais precisamente na tribo Miconieae, os complexos agâmicos estão ainda em fase de diagnóstico. Não se conhecem as relações entre populações sexuadas e assexuadas, ou de que modo são formados estes complexos. Portanto não é possível ainda estabelecer qual o padrão de variação apresentado por estes grupos de espécies.

Este fato, aliado ao enorme contingente de formas - cerca de 1000 "espécies" apenas para *Miconia* - faz com que este grupo de plantas constitua um dos quebra-cabeças mais inextrincáveis e fascinantes dentre os existentes entre taxa vegetais. Outros gêneros, tais quais *Leandra*, *Clidemia* e *Ossaea* são tão complicados quanto *Miconia*, apesar do menor número espécies apresentadas.

Visualizando a história da taxonomia de *Miconia*, parece claro que o trabalho de COGNIAUX (1886-1888) - o mais completo feito até hoje - superestimou o número de espécies do gênero, mesmo que em escala bem menor do que o ocorrido com *Crataegus* (CAMPBELL & DICKINSON, 1990). Cogniaux provavelmente se baseou nas escassas coletas disponíveis na época, que pinçavam indivíduos isolados dentro de grupos que apresentam uma enorme variação morfológica e ampla distribuição geográfica.

Não é difícil de se encontrar exemplos em que coletas um pouco mais ricas demonstram que a variação encontrada para uma espécie acaba por abranger também a vizinha na chave analítica. São assim *M. macrothyrsa* e *M. cinerea*; *M. pileata* e *M. ciliata*; *M. theaezans* e *M. hirtella*; *M. prasina* e *M. pteropoda*. Caracteres morfológicos que em outros taxa separam claramente espécies distintas, como número de nervuras (1º exemplo), tipo de indumento (2º exemplo), presença de indumento (3º) ou de pecíolo alado (4º), neste caso representam apenas uma variação dentro de uma espécie. Segundo GOTTLIEB (1984), "diferenças em estrutura, forma ou presença vs. ausência são freqüentemente discretas, e parecem ser governadas por apenas um ou dois genes", como pode ser o caso das espécies citadas acima. Uma mudança em apenas um ou dois genes pode elevar o status de uma população, portanto, ao de espécie.

Dentro deste contexto talvez se encontrem duas das espécies estudadas neste trabalho, *Miconia fallax* e *M. stenostachya*. Como já foi destacado, estas espécies apresentam morfologia muito semelhante, principalmente no que se

refere à características reprodutivas. Diferem claramente quanto à características vegetativas: enquanto a primeira apresenta folhas sésseis, com base arredondada a cordada, a outra apresenta folhas com pecíolos distintos e base obtusa. Quanto a características reprodutivas, a distinção já não é tão clara. *Miconia fallax* possui flores um pouco maiores, mas é possível encontrar-se indivíduos de *M. stenostachya* com flores grandes, semelhantes às da outra espécie.

Ambas possuem ampla distribuição geográfica e ocorrem lado a lado, tanto em Itirapina (Fig.7H) quanto em outras áreas de cerrado. As duas espécies produzem sementes por via assexuada, mas produzem pólen aparentemente viável e florescem simultaneamente. Não é possível se precisar até que ponto sua reprodução é obrigatória ou facultativamente assexuada, e se há possibilidade de formação de "híbridos". Os níveis de ploidia parecem ser distintos: enquanto *M. fallax* provavelmente é diplóide ($n=17$, que é o número básico para a espécie), *M. stenostachya* pode ser um triplóide ($n=26$).

As evidências apontam para a existência de apenas uma espécie, com dois clones, formas agamospérmicas, ou ainda duas variedades, como proposto por WURDACK (1973). Não está claro se esta forma de tratamento taxonômico seria a mais correta, mas, de qualquer forma, uma decisão em relação à sinonimização ou manutenção do status destas espécies deve apenas ser tomada após uma análise aprofundada não só dos tipos, como também de maior volume de material, aproveitando-se do fato destas plantas estarem entre as espécies mais coletadas do gênero *Miconia*.

O caso de *M. albicans* difere do de *M. fallax* e *M. stenostachya*, visto que não existem problemas quanto à sua identificação. As populações desta espécie, no entanto, apresentam uma variação morfológica muito flagrante, apesar da ausência de reprodução sexuada, ao menos durante este estudo.

Vários estudos com espécies apomíticas mostram que espécies com recrutamento sexual raro ou ausente apresentam quase sempre populações multiclonais (MOGIE, 1985; ELLSTRAND & ROOSE, 1987; BIERZYCHUDEK, 1987; BAYER, 1990) que apresentam alguma variabilidade genética e morfológica.

Um exemplo pode ser encontrado em *Lemna minor*, uma espécie aquática que apresenta propagação vegetativa. VASSEUR et al. (1993) encontraram uma variação genética considerável dentro e entre populações desta espécie, apesar de não encontrarem uma flor sequer em dois anos de estudo. Os autores concluíram que a variabilidade provavelmente se mantém através de "raros eventos de reprodução sexuada, mutações e origem múltipla dos clones".

Talvez estas populações de *M. albicans* sejam completamente agamospérmicas, mantendo uma variabilidade genética originada em outras populações. Por outro lado em algum momento aconteceu ou pode acontecer algum episódio isolado de reprodução sexuada, responsável por um "boom" na variabilidade. Resta saber quando ou como ocorre este tipo de episódio: ou existem indivíduos férteis, não encontrados entre as populações, ou os

indivíduos que aqui se mostraram sexualmente estéreis o são apenas temporariamente. Por fim, não deve ser descartada a hipótese de haver cruzamento com outras espécies congêneras que apresentem pólen fértil, como *M. fallax* e *M. stenostachya*. Tal situação ocorre em *Taraxacum* spp (RICHARDS, 1986).

Entre as demais espécies agamospérmicas, *L. lacunosa* e *M. ligustroides* também apresentam populações com uma variação morfológica considerável, enquanto que *M. rubiginosa* e *M. pohliana* apresentam populações uniformes, com padrões semelhantes aos das espécies sexuadas.

6. Conclusões

Este trabalho nos permite concluir que:

- A agamospermia é um fenômeno que ocorre com frequência entre Melastomataceae de cerrado, ao menos entre as espécies pertencentes à tribo Miconieae;

- Entre as espécies da tribo Miconieae, aparentemente a agamospermia ocorre tanto em cerrado quanto em floresta amazônica, floresta mesófila do sudeste brasileiro ou áreas brejosas. Incluem-se aí espécies de subosque ou vegetação perturbada, em sua maioria arbustivas ou arbóreas de pequeno porte e lianas;

- A presença de agamospermia entre espécies de Melastomataceae aparentemente tem maior relação com sua filogenia, e consequentemente com a taxonomia, do que com aspectos adaptativos ou ambientais. A maioria dos casos documentados se referem à espécies da tribo Miconieae. Nas demais tribos este tipo de fenômeno parece ser pouco comum;

- Até onde o pequeno volume de informações obtidas até hoje nos permite concluir, a agamospermia aparentemente é um fenômeno pouco frequente entre a flora de cerrado, exceto quando se trata de certos grupos, como Melastomataceae e Poaceae;

- Os dados obtidos para as polinizações controladas não nos permitem afirmar se as espécies estudadas são facultativa ou obrigatoriamente apomíticas, embora na maioria das espécies agamospérmicas não foi constatada variação entre tratamentos. Os mesmos dados mostram que entre indivíduos existe uma variação significativa na produção de frutos. Os trabalhos com polinizações controladas devem, portanto, se embasar no maior número possível de indivíduos, ao menos em Melastomataceae. A comparação destes dados com os obtidos em outros trabalhos nos faz supor que exista uma variação no nível de reprodução sexuada destas espécies, se não dentro de uma população, ao menos entre suas diferentes populações;

- Ao menos para *M. fallax* e *M. stenostachya* existem evidências citológicas que nos permitem supor que, além da relação entre apomixia e poliploidia, pode existir conexão entre apomixia e origem híbrida destas espécies;

- Entre as Melastomataceae de cerrado provavelmente existe uma relação entre a fertilidade de pólen e a ocorrência de agamospermia. Espécies agamospérmicas apresentam sempre algum nível de esterilidade, em maior ou menor grau, provavelmente devido a ocorrência de irregularidades durante a meiose. No entanto, contagens individuais baixas podem ser encontradas para espécies consideradas sexuais, devido à algum efeito de caráter ambiental, ou mesmo genético. A utilização, portanto, deste tipo de análise como inferência à

presença de agamospermia deve ser cautelosa, visto que a magnitude da variação encontrada é muito grande, tanto entre indivíduos quanto entre as flores de uma mesma planta e entre anos diferentes. As coletas de botões ou flores para análise de pólen devem abarcar o maior número de indivíduos, e quando possível anos diferentes;

- Os dados acerca da fenologia destas espécies não nos permitem distinguir padrões claros de escalonamento ou agrupamento na floração ou frutificação. No caso das espécies agamospérmicas, os padrões de florescimento podem estar relacionados com a sua frutificação e/ou com padrões apresentados pelos antepassados sexuais. Quanto às estratégias de floração, foi encontrada grande variação, aparentemente independente da presença ou ausência de agamospermia. Algumas das espécies agamospérmicas, como *M.albicans*, *M.pohliana* e *M.stenostachya*, ainda mantêm florações maciças, mesmo que aparentemente não necessitem deste tipo de "display" para atrair polinizadores e, conseqüentemente, se reproduzirem.;

- Não está claro ainda se a baixa frequência de visitação por parte dos polinizadores se deve à pobreza da fauna local ou a algum aspecto relacionado às plantas, como limitação na quantidade de pólen oferecido por estas espécies;

- Provavelmente pelo fato de estar relacionada com poliploidia, e talvez com hibridações, a agamospermia está intimamente relacionada com a expressão e manutenção da enorme diversidade encontrada dentro deste grupo vegetal, não só em cerrados, como também em outras formações tropicais. O modo de reprodução representa um importante papel quanto à formação de populações e espécies, e conseqüentemente, sobre os padrões de variação morfológica apresentados por estas plantas. A agamospermia exerce, portanto, uma enorme influência sobre a Taxonomia de Melastomataceae, principalmente da tribo Miconieae.

7. Referências Bibliográficas

- Alexander, M. P. 1980. A versatile stain for pollen, fungi, yeast and bacteria. *Stain Technology* **55**:13-18.
- Almeda, F. 1977. Systematics of the neotropical genus *Centradenia* (Melastomataceae). *Journal of the Arnold Arboretum* **85**:73-108.
- . 1978. Systematics of the genus *Monochaetum* (Melastomataceae) in Mexico and Central America. *University of California Publications in Botany* **75**:1-134.
- , & T. I. Chuang. 1992. Chromosome numbers and their systematic significance in some mexican Melastomataceae. *Systematic Botany* **17**:583-593.
- Arroyo, M. T. K., & P. Uslar. 1993. Breeding systems in a temperate mediterranean-type climate montane sclerophyllous forest in central Chile. *Botanical Journal of the Linnean Society* **111**:83-102.
- Asker, S. 1979. Progress in apomixis research. *Hereditas* **91**:231-240.
- . 1984. Apomixis and Biosystematics. In W. F. Grant, editor. *Plant Biosystematics*. Academic Press, Toronto.
- Baker, H. G. 1960. Apomixis and polyembryony in *Pachira oleaginea* (Bombacaceae). *American Journal of Botany* **47**:296-302.
- , K. S. Bawa, G. W. Frankie, & P. A. Opler. 1983. Reproductive biology of plants in tropical forests. In F. B. Golley, editor. *Ecosystems of the World: Tropical Rain Forest Ecosystems - Structure and Function*. Volume 14A. Elsevier, Amsterdam.
- Barroso, G. M. 1984. *Sistemática de Angiospermas do Brasil*. Volume 2. Imprensa Universitária da Universidade Federal de Viçosa, Viçosa.
- Baumgratz, J. F. A., & N. M. F. Silva. 1986/1988. Ecologia da polinização e biologia da reprodução de *Miconia stenostachya* DC. (Melastomataceae). *Rodriguesia* **64/66**:11-23.

- Bawa, K. S., D. R. Perry, & J. H. Beach. 1985. Reproductive biology of tropical lowland rain forest trees. I. Sexual systems and incompatibility mechanisms. *American Journal of Botany* **72**:331-346.
- Bayer, R. J. 1990. Patterns of clonal diversity in the *Antennaria rosea* (Asteraceae) polyploid agamic complex. *American Journal of Botany* **77**:1313-1319.
- Berry, P. E., H. Tobe, & J. A. Gomez. 1991. Agamospermy and loss of distily in *Erythroxylum undulatum* from Northern Venezuela. *American Journal of Botany* **78**:595-600.
- Bierzychudek, P. 1987. Patterns in plant parthenogenesis. In S. C. Stearns, editor. *The evolution of sex and its consequences*. Birkhauser Verlag, Basel.
- Borges, H. B. N. 1991. Biologia reprodutiva de quatro espécies de Melastomataceae. Dissertação de Mestrado. UNICAMP, Campinas, SP.
- Buchmann, S. L. 1983. Buzz pollination in Angiosperms. In C. E. Jones & R. J. Little, editores. *Handbook of experimental pollination biology*. Van Nostrand Reinhold, New York.
- Bullock, S. H. 1985. Breeding systems in the flora of a tropical deciduous forest in Mexico. *Biotropica* **17**:297-301.
- Burnham, C. R. 1962. *Discussions in Citogenetics*. Burgess Publishing Company, Minneapolis.
- Camargo, J. M. F., & M. Mazucato. 1986. Inventário da apifauna e flora apícola de Ribeirão Preto, S.Paulo, Brasil. *Dusenía* **14**:55-87.
- Campbell, C. S., & T. A. Dickinson. 1990. Apomixis, patterns of morphological variation and species concept in subfam. Maloideae (Rosaceae). *Systematic Botany* **15**:124-135.
- Cogniaux, A. 1886-1888. Melastomataceae. Tribo VI. Miconieae. In C. F. P. Martius, A. G. Eichler & I. Urban, editores. *Flora Brasiliensis*. Volume XIV(IV). Monachii, Lipsiae.
- Dafni, A. 1992. *The practical approach series: Pollination Ecology*. IRL Press, Oxford.
- Dahlgren, R., & R. F. Thorne. 1984. The order Myrtales: circumscription, variation and relationships. *Annals of the Missouri Botanical Garden* **71**:633-699.

- Dent-Acosta, S. R., & G. J. Breckon. 1991. Reproductive biology of six species of Melastomataceae in Western Porto Rico. In First International Melastomataceae Symposium. Smithsonian Institution, Washington, DC.
- Duncan, E. J. 1970. Ovule and embryo ontogenesis in *Bombacopsis glabra* (Pasq.) A. Robyns. *Annals of Botany* 34:671-676.
- Dyer, A. F. 1979. Investigating Chromosomes. Edward Arnold, London.
- Ellstrand, N. C., & M. L. Roose. 1987. Patterns of genotypic diversity in clonal plant species. *American Journal of Botany* 74:27-39.
- Faegri, K., & L. Van Der Pijl. 1979. The Principles of Pollination Ecology. Pergamon Press, London.
- Gauthier-Hion, A., J. M. Duplantier, L. Emmons, F. Feer, P. Heckestweiler, A. Mounqazi, R. Quris, & C. Sourd. 1985. Coadaptation entre rythmes de frutification et frugivorie en forêt tropicale humide du Gabon: mythe ou réalité. *Revue D'Ecologie* 40:405-434.
- Gentry, A. H. 1974. Flowering phenology and diversity in tropical Bignoniaceae. *Biotropica* 6:64-68.
- . 1982. Neotropical floristic diversity: phytogeographical connections between Central and South America, pleistocene climatic fluctuations, or an accident of the andean orogeny? *Annals of the Missouri Botanical Garden* 69:557-593.
- Ghiselin, M. T. 1988. The evolution of sex: a history of competing points of view. In R. E. Michod & B. R. Levin, editores. The evolution of sex. Sinauer Associates Inc., Sunderland.
- Giannotti, E. 1988. Composição florística e estrutura fitossociológica da vegetação de cerrado e mata ciliar da Estação Experimental de Itirapina (SP). Dissertação de Mestrado. UNICAMP, Campinas, SP.
- Gibbs, P. 1990. Self-incompatibility in flowering plants: a neotropical perspective. *Revista Brasileira de Botânica* 13:125-136.
- Gleeson, S. K. 1981. Character displacement in flowering phenologies. *Oecologia* 51:294-295.
- Goldenberg, R., & G. J. Shepherd. 1993. Estrutura de uma população de *Miconia albicans* (Sw.) Triana (Melastomataceae) em Itirapina, SP. In

Resumos do "III Encontro de Pós-Graduação em Ciências Biológicas". UNICAMP, Campinas, SP.

- Goodland, R., & M. G. Ferri. 1979. *Ecologia do Cerrado*. EDUSP, São Paulo.
- Gottlieb, L.D. 1984. Genetics and morphological evolution in plants. *The American Naturalist* **123**:681-709.
- Grant, V. 1981. *Plant Speciation*. Columbia University Press, New York.
- Gross, C. L. 1993. The breeding system and pollinators of *Melastoma affine* (Melastomataceae), a pioneer shrub in Tropical Australia. *Biotropica* **25**:468-473.
- Guimarães, P. J. F. 1992. *Tibouchina* sect. *Pleroma* (D. Don) Cogn (Melastomataceae) no Estado de São Paulo. Dissertação de Mestrado. UNICAMP, Campinas, SP.
- , V. Stranghetti, & N. T. Ranga. 1993. Polinização e reprodução de *Rhynchanthera dichotoma* (Lam.) DC. (Melastomataceae). In *Anais do XX colóquio de incentivo à pesquisa*. UNESP, S.J. do Rio Preto.
- Gustaffsson, A. 1946. Apomixis in higher plants. Part I. The mechanism of apomixis. *Acta Universitatis Lundensis* **42**:1-66.
- , 1947a. Apomixis in higher plants. Part II. Causal aspects. *Acta Universitatis Lundensis* **43**:72-178.
- , 1947b. Apomixis in higher plants. Part III. Biotype and species formation. *Acta Universitatis Lundensis* **43**:183-349.
- Ha, C. O., V. E. Sands, E. Soepadmo, & K. Jong. 1988. Reproductive patterns of selected understorey trees in the Malaysian rain forest: the apomictic species. *Botanical Journal of the Linnean Society* **97**:317-331.
- Haridasan, M., T. I. Paviani, & I. Schiavini. 1986. Localization of aluminium in the leaves of some aluminium accumulating species. *Plant and Soil* **94**:435-437.
- Henriques, R. P. B. 1993. Organização e estrutura das comunidades vegetais de cerrado em um gradiente topográfico no Brasil Central. Tese de Doutorado. UNICAMP, Campinas, SP.

- Heslop-Harrison, J., Y. Heslop-Harrison, & K. R. Shivanna. 1984. The evaluation of pollen quality, and a further appraisal of the fluorchromatic (FCR) test procedure. *Theoretical and Applied Genetics* **67**:367-375.
- Hilty, S. L. 1980. Flowering and fruiting periodicity in a premontane rain forest. *Biotropica* **12**:292-306.
- Janzen, D. H. 1969. Seed-eaters versus seed size, number, toxicity and dispersal. *Evolution* **23**:1-27.
- Judd, W. S. 1989. Taxonomic studies in the Miconieae (Melastomataceae). III. Cladistic analysis of axillary-flowered taxa. *Annals of the Missouri Botanical Garden* **76**:476-495.
- Kaur, A., C. O. Ha, K. Jong, V. E. Sands, H. T. Chan, E. Soepadmo, & P. S. Ashton. 1978. Apomixis may be widespread among trees of the climax rain forest. *Nature* **271**:440-442.
- Kearns, C. A., & D. W. Inouye. 1993. Techniques for pollination biologists. University press of Colorado, Niwot.
- Kellog, E. A. 1987. Apomixis in the *Poa secunda* complex. *American Journal of Botany* **74**:1431-1437.
- . 1990. Variation and species limit in agamosperous grasses. *Systematic Botany* **15**:112-123.
- Lemos, R. C. C. 1960. Boletim do Serviço Nacional de Pesquisas Agronômicas, 12: Levantamento de reconhecimento dos solos do Estado de São Paulo. Centro Nacional de Pesquisas Agronômicas, Rio de Janeiro.
- Levey, D. S. 1990. Habitat-dependent fruiting behaviour of an understorey tree, *Miconia centrodesma*, and tropical treefall gaps as keystone habitats for frugivores in Costa Rica. *Journal of Tropical Ecology* **6**:409-420.
- Magnusson, W. E., & T. M. Sanaïotti. 1987. Dispersal of *Miconia* seeds by the rat *Bolomys lasiurus*. *Journal of Tropical Ecology* **3**:277-278.
- Maguire, B. 1976. Apomixis in the genus *Clusia* (Clusiaceae) - a preliminary report. *Taxon* **25**:241-244.
- Mantovani, W. 1983. Composição e similaridade florística, fenologia e espectro biológico do cerrado da Reserva Biológica de Mogi-Guaçu, SP. Dissertação de Mestrado. UNICAMP, Campinas, SP.

- , & F. R. Martins. 1988. Variações fenológicas das espécies do cerrado da Reserva Biológica de Mogi-Guaçu, Estado de São Paulo. *Revista Brasileira de Botânica* 11:101-112.
- Martin, F. N. 1959. Staining and observing pollen tubes in the style by means of fluorescence. *Stain Technology* 34:125-128.
- McMullen, C. K. 1987. Breeding Systems of selected Galapagos Islands Angiosperms. *American Journal of Botany* 74:1694-1705.
- Medeiros, J. D. 1989. Embriologia e desenvolvimento da semente em *Picramnia glazioviana* Eng. (Simaroubaceae - Picramnoideae). Dissertação de Mestrado. USP, São Paulo, SP.
- Miyanishi, K., & M. Kellman. 1986. The role of fire in recruitment of two neotropical savanna shrubs, *Miconia albicans* and *Clidemia sericea*. *Biotropica* 18:224-230.
- Mogie, M. 1985. Morphological, developmental and electrophoretic variation within and between obligately apomictic *Taraxacum* species. *Biological Journal of the Linnean Society* 24:207-216.
- . 1992. The evolution of asexual reproduction in plants. Chapman & Hall, London.
- Mori, S. A., & J. S. Pipoly. 1984. Observations on the Big Bang flowering of *Miconia minutiflora*. *Brittonia* 36:337-341.
- Nogler, G. A. 1984. Gametophytic Apomixis. In B. M. Johri, editor. *Embriology of Angiosperms*. Springer-Verlag, Berlin.
- Nygren, A. 1954. Apomixis in Angiosperms. Part II. *Botanical Review* 20:577-649.
- Oliveira, P. E. A. M. 1991. The pollination and reproductive biology of a cerrado woody community in Brazil. Doctor of Philosophy Thesis. University of St. Andrews.
- , P. E. Gibbs, A. A. Barbosa, & S. Talavera. 1992. Contrasting breeding systems in two *Eriotheca* (Bombacaceae) species of the Brazilian cerrados. *Plant Systematics and Evolution* 179:207-219.
- Opler, P. A., G. W. Frankie, & H. G. Baker. 1976. Rainfall as a factor in the release, timing and sinchronization of anthesis by tropical trees and shrubs. *Journal of Biogeography* 3:231-236.

- Piedade, L. H., & N. T. Ranga. 1993. Ecologia da polinização de *Galipea jasminiflora* Engler (Rutaceae). *Revista Brasileira de Botânica* **16**:151-158.
- Pombal, E. C. 1994. Biologia floral de duas espécies dicogâmicas, *Metrodorea nigra* e *M. stipularis* (Rutaceae), em Mata Semidecídua no Sudeste do Brasil. Dissertação de Mestrado. UNESP, Rio Claro, SP.
- Prance, G. T. 1982. A review of the phytogeographic evidences for Pleistocene climate changes in the Neotropics. *Annals of the Missouri Botanical Garden* **69**:594-624.
- Primack, R. B. 1985a. Longevity of individual flowers. *Annual Review of Ecology and Systematics* **16**:15-38.
- . 1985b. Patterns of flowering phenology in communities, populations, individuals and single flowers. In J. White, editor. *The population structure of vegetation*. W. Junk Publishers, Dordrecht.
- Proença, C. E. B. 1991. The reproductive biology and taxonomy of the Myrtaceae of the Distrito Federal (Brazil). Doctor of Philosophy Thesis. University of St. Andrews.
- Radford, A. E., W. C. Dickison, J. R. Massey, & C. R. Bell. 1974. *Vascular plant systematics*. Harper & Row Publishers, Inc., New York.
- Ramirez, N., & Y. Brito. 1990. Reproductive Biology of a tropical palm swamp community in the Venezuelan llanos. *American Journal of Botany* **77**.
- Ratter, J. A., & T. C. D. Dargie. 1992. An analysis of the floristic composition of 26 cerrado areas in Brazil. *Edinburgh Journal of Botany* **49**:235-250.
- Rathcke, B., & E. P. Lacey. 1985. Phenological patterns of terrestrial plants. *Annual Review of Ecology and Systematics* **16**:179-214.
- Renner, S. S. 1986-1987. Reproductive biology of *Bellucia* (Melastomataceae). *Acta Amazonica* **16-17**:197-208.
- . 1987. *Sandemanina Hoehnei* (Melastomataceae: Tibouchineae): taxonomy, distribution, and biology. *Brittonia* **39**:441-446.
- . 1989. A survey of reproductive biology in Neotropical Melastomataceae and Memecylaceae. *Annals of the Missouri Botanical Garden* **76**:496-518.

- , 1993. Phylogeny and classification of the Melastomataceae and Memecylaceae. *Nordic Journal of Botany* **13**:519-540.
- Richards, A. J. 1986. *Plant Breeding Systems*. Allen & Unwin, London.
- Ruiz, T. Z., & M. T. K. Arroyo. 1978. Plant reproductive ecology of a secondary deciduous tropical forest in Venezuela. *Biotropica* **3**:221-230.
- Rye, B. L. 1979. Chromosome number variation in the Myrtaceae and its taxonomic implications. *Australian Journal of Botany* **27**:547-575.
- Saraiva, L. C. 1994. *Biologia da reprodução de arbustos e árvores do cerrado em Corumbataí, Estado de S.Paulo*. Tese de Doutorado. UNESP, Rio Claro, SP.
- Sarmiento, G., & M. Monasterio. 1983. Life forms and phenology. In F. Bouliere, editor. *Ecosystems of the World: Tropical Savannas*. Elsevier, Amsterdam.
- Savidan, Y. H. 1985. Evolução em gramíneas tropicais com especial referência à apomixia. In M. L. R. Aguiar-Perecin, P. S. Martins & G. Bandel, editores. *Tópicos de Citogenética e Evolução de Plantas*. Sociedade Brasileira de Genética, Ribeirão Preto.
- Snow, D. W. 1966. A possible selection factor in the evolution of fruiting species in a tropical forest. *Oikos* **15**:274-281.
- Sobrevila, C., & M. T. K. Arroyo. 1982. Breeding systems in a montane tropical cloud forest in Venezuela. *Plant Systematics and Evolution* **140**:19-37.
- Sokal, R. R., & F. J. Rohlf. 1981. *Biometry*. Freeman, New York.
- Solt, M. L., & J. J. Wurdack. 1980. Chromosome number in Melastomataceae. *Phytologia* **47**:199-220.
- Stebbins, G. L. 1971. *Chromosomal Evolution in Higher Plants*. Edward Arnold, London.
- Stein, B. A., & H. Tobe. 1989. Floral nectaries in Melastomataceae and their systematic and evolutionary implications. *Annals of the Missouri Botanical Garden* **76**:519-531.
- Styles, F. G., & L. Rosselli. 1993. Consumption of fruits of Melastomataceae by birds: how diffuse is coevolution? *Vegetatio* **107/108**:57-74.

- Swanson, C. P., T. Merz, & W. J. Young. 1981. Cytogenetics. Prentice-Hall, Inc, New Jersey.
- Terborgh, J. 1990. Seed and fruit dispersal. In B. S. Bawa & M. Hadley, editores. Reproductive Ecology of Tropical Forest Plants. Volume 7. Parthenon, Carnforth.
- Vasseur, L., L. W. Aarsen, & T. Bennet. 1993. Allozymic variation in local apomitic populations of *Lemna minor* (Lemnaceae). American Journal of Botany 80:974-979.
- de Wet, J. M. J., & H. T. Stalker. 1974. Gametophytic apomixis and evolution in plants. Taxon 23:689-697.
- Wilkinson, L. 1990. SYSTAT: The System for Statisticians. Systat Inc., Evenson.
- Wurdack, J. J. 1973. Flora de Venezuela: Melastomataceae. Volume 8. Instituto Botanico, Caracas.