



UNIVERSIDADE ESTADUAL DE CAMPINAS

Instituto de Biologia

I
Set

22

**BIOLOGIA DA REPRODUÇÃO DE *Trema micrantha* (L.)
BLUME (ULMACEAE)**

ROSELI BUZANELLI TORRES

Orientador: PROF. DR. GEORGE J. SHEPHERD

010 000

Este exemplar corresponde à redação final
definitiva para (a) candidato (a)
Rozanelli Torres
e aprovada pela Comissão Julgadora.

19/7/96

Tese apresentada ao Curso de
Biologia Vegetal, como parte
dos requisitos para a obtenção
do título de Doutor em Ciências.

Campinas

1996

T636b
28459/BC

UNIVERSIDADE
BIBLIOTECA CENTRAL

UNIDADE	BC		
N.º CHAMADA:	T/UNICAMP		
	T636b		
V. Ex.			
TEMPO BC/	28459		
PROC.	667/96		
C	<input type="checkbox"/>	D	<input checked="" type="checkbox"/>
PREÇO	8811,00		
DATA	04/09/96		
N.º CPD			

CM-0009157 8-3

FICHA CATALOGRÁFICA ELABORADA PELA
BIBLIOTECA CENTRAL DA UNICAMP

T636b

Torres, Roseli Buzanelli.
Biologia da reprodução de *Trema micrantha* (L.)
Blume (Ulmaceae) / Roseli Buzanelli Torres.
– Campinas, SP [s.n.], 1996.

Orientador: George John Shepherd.
Tese (doutorado) - Universidade Estadual de
Campinas. Instituto de Biologia.

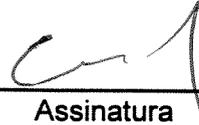
1. Reprodução. 2. Sucessão ecológica. 3. Árvore
angiosperma. I. Shepherd, George John. I. Universidade
Estadual de Campinas. Instituto de Biologia. III. Título.

LOCAL E DATA:

BANCA EXAMINADORA

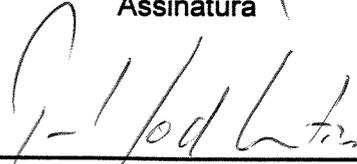
TITULARES

Prof. Dr. George J. Shepherd (orientador)



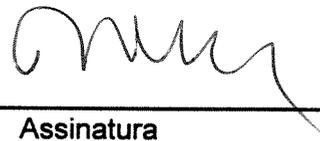
Assinatura

Prof. Dr. Paulo Soderro Martins



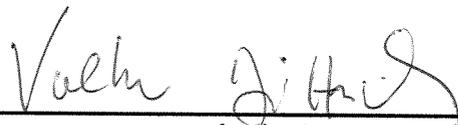
Assinatura

Prof. Dr. Paulo Y. Kageyama



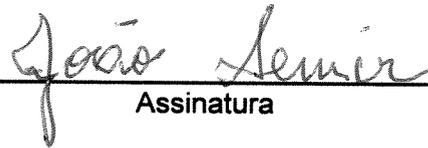
Assinatura

Prof. Dr. Volker Bittrich



Assinatura

Prof. Dr. João Semir



Assinatura

SUPLENTES

Profa. Dra. Marlies Sazima

Assinatura

Prof. Dr. Paulo Eugênio de Oliveira

Assinatura

A vida inventa! A gente principia as coisas, no não saber por que, e desde aí perde o poder de continuação -

- porque a vida é mutirão de todos, por todos remexida e temperada.

João Guimarães Rosa
"Grande Sertão - Veredas"

AGRADECIMENTOS

Ao Prof. Dr. George J. Shepherd pela orientação, pelas sugestões valiosas, pela paciência, o bom humor e a amizade;

Aos Profs. Drs. Paulo Sodero Martins, Volker Bittrich e João Semir pelas contribuições durante a análise prévia da tese;

À Profa. Dra. Marlies Sazima pelo entusiasmo com o trabalho, sugestões e amizade;

À Dra. Violeta Nagai e à Ms. Ana Maria Futino pelas análises estatísticas, paciência e amizade;

À Dra. Cecília A. P. Maglio pela ajuda e boa vontade na análise dos grãos de pólen;

À Wilma Correa Ferraz, que contribuiu decisivamente para que muitos dos dados aqui apresentados tenham sido coletados;

Ao Antônio Geremias e Pedro Allé, também pela ajuda nos trabalhos de campo;

À Denise Sayuri Ysa pela ajuda fundamental nos testes de germinação das sementes, pelo capricho, paciência e simpatia;

À Ana Maria M. Costa e Neuza D. Tizziani pela ajuda na conferência dos dados de campo;

À Fundação José Pedro de Oliveira pelas facilidades e apoio durante os trabalhos de campo na mata Santa Genebra, especialmente aos guardas da Reserva;

Aos coordenadores da Comissão de Pós-Graduação em Biologia Vegetal do IB/Unicamp, à Josênia e à Sílvia;

Ao Instituto Agrônomo de Campinas, IAC, por todas as facilidades concedidas, pelo apoio e estímulo, particularmente à Diretoria Científica, na pessoa do Dr. Heitor Cantarella;

Aos colegas da Seção de Botânica Econômica, Dra. Sigríd L. Jung-Mendaçolli, Ms. Luis C. Bernacci, Ms. Rachel B. Q. Voltan, Antonieta M.B.V. Silva, Anunciata G. Broleze, José F. de Sousa, Maria José Cotrin, Neide O. Yoshioka e Moacir Moisés Filho, pela convivência destes anos e pelo apoio;

Finalmente, à minha família muito querida e aos especialmente prezados amigos, pela alegria de compartilharem a minha vida (e este trabalho!).

ÍNDICE GERAL

RESUMO.....
ABSTRACT.....
INTRODUÇÃO.....
I. SISTEMAS REPRODUTIVOS.....
1. <i>Ocorrência da dioícia</i>
2. <i>Evolução da dioícia</i>
3. <i>Controle genético da dioícia</i>
4. <i>Modificação da expressão sexual</i>
II. ASPECTOS TAXONÔMICOS DE <i>TREMA MICRANTHA</i>	1
III. ASPECTOS ECOLÓGICOS DE <i>T. MICRANTHA</i>	1
OBJETIVOS.....	2
MATERIAIS E MÉTODOS.....	2
I. AS ÁREAS DE ESTUDO.....	2
II. PADRÕES SEXUAIS.....	2
1. <i>Expressão sexual em indivíduos e nas populações de <u>T. micrantha</u></i>	2
2. <i>Distribuição temporal e espacial das árvores na mata Santa Elisa</i>	2
3. <i>Amostragem de outras populações de <u>T. micrantha</u></i>	2
III. DADOS CLIMÁTICOS.....	2
IV. SISTEMA DE POLINIZAÇÃO.....	2
1. <i>Viabilidade dos grãos de pólen e número médio por flor</i>	2
V. CRUZAMENTOS CONTROLADOS.....	2
1. <i>Polinização manual e espontânea</i>	2
2. <i>Desenvolvimento do tubo polínico</i>	2
3. <i>Tempo de formação dos frutos e viabilidade das sementes</i>	2
VI. GERMINAÇÃO DAS SEMENTES.....	2
1. <i>Efeito de diferentes tratamentos</i>	2
2. <i>Efeito de diferentes temperaturas</i>	3
3. <i>Efeito da categoria sexual, do tratamento e da maturidade</i>	3
VII. TAMANHO INICIAL E CRESCIMENTO DAS ÁRVORES.....	3
VIII. SISTEMAS REPRODUTIVOS EM OUTRAS ESPÉCIES DE ULMACEAE.....	3

RESULTADOS.....	1
I. PADRÕES SEXUAIS.....	1
1. <i>Expressão sexual em indivíduos e nas populações de <u>T. micrantha</u></i>	1
2. <i>Distribuição temporal e espacial das árvores na mata Santa Elisa</i>	4
3. <i>Amostragem de outras populações de <u>T. micrantha</u></i>	4
II. DADOS CLIMÁTICOS PARA A REGIÃO DE CAMPINAS.....	5
III - SISTEMA DE POLINIZAÇÃO.....	5
1. <i>Viabilidade dos grãos de pólen e número médio por flor</i>	5
IV. CRUZAMENTOS CONTROLADOS.....	5
1. <i>Polinização manual e espontânea</i>	5
2. <i>Desenvolvimento do tubo polínico</i>	5
3. <i>Tempo de formação dos frutos e viabilidade das sementes</i>	5
V. GERMINAÇÃO DAS SEMENTES.....	5
1. <i>Efeito de diferentes tratamentos</i>	5
2. <i>Efeito de diferentes temperaturas</i>	6
3. <i>Efeito da categoria sexual, do tratamento e da maturidade</i>	6
VI. TAMANHO INICIAL E CRESCIMENTO MÉDIO DAS ÁRVORES.....	6
VII. SISTEMAS REPRODUTIVOS EM OUTRAS ESPÉCIES DE ULMACEAE.....	6
DISCUSSÃO.....	7
I. PADRÕES SEXUAIS.....	7
1. <i>Expressão sexual em indivíduos e nas populações de <u>T. micrantha</u></i>	7
2. <i>As proporções dos fenótipos sexuais</i>	8
3. <i>Fenologia da floração dos fenótipos sexuais de <u>T. micrantha</u></i>	9
4. <i>Distribuição temporal e espacial das árvores na mata Santa Elisa</i>	9
5. <i>Amostragem de outras populações de <u>T. micrantha</u></i>	9
II. SISTEMA DE POLINIZAÇÃO.....	9
III. CRUZAMENTOS CONTROLADOS.....	10
IV. GERMINAÇÃO DAS SEMENTES.....	10
1. <i>Efeito de diferentes tratamentos</i>	10
2. <i>Efeito de diferentes temperaturas</i>	10
3. <i>Efeito da categoria sexual, do tratamento e da maturidade</i>	11
V. TAMANHO INICIAL E CRESCIMENTO MÉDIO DAS ÁRVORES.....	11
VI. SISTEMAS REPRODUTIVOS EM OUTRAS ESPÉCIES DE ULMACEAE.....	11
CONCLUSÕES.....	11
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	12

ÍNDICE DAS FIGURAS

FIGURA 1 - A. Ramo de <i>T. micrantha</i> com inflorescências femininas. B. Detalhe mostrando flores femininas com estigmas receptivos.....	33
FIGURA 2 - A. Ramo de <i>T. micrantha</i> com inflorescência masculina. B. Detalhe de flores masculinas, evidenciando as anteras abertas e o pistilódio.....	33
FIGURA 3 - Produção de flores pela árvore feminina de <i>T. micrantha</i> da população da mata Santa Genebra (Campinas, SP).....	35
FIGURA 4 - Produção de flores por árvore hermafrodita críptica de <i>T. micrantha</i> da população da mata Santa Genebra (Campinas, SP).....	35
FIGURA 5 - Produção de flores por árvore hermafrodita críptica de <i>T. micrantha</i> da população da mata Santa Genebra (Campinas, SP).....	36
FIGURA 6 - Produção de flores por árvore hermafrodita críptica de <i>T. micrantha</i> da população da mata Santa Genebra (Campinas, SP).....	36
FIGURA 7 - Produção de flores por árvore hermafrodita críptica de <i>T. micrantha</i> da população da mata Santa Genebra (Campinas, SP).....	37
FIGURA 8 - Produção de flores por árvore hermafrodita críptica de <i>T. micrantha</i> da população da mata Santa Genebra (Campinas, SP).....	37
FIGURA 9 - Produção de flores por árvore hermafrodita críptica de <i>T. micrantha</i> da população da mata Santa Genebra (Campinas, SP).....	38
FIGURA 10 - Produção de flores pela árvore masculina preferencial de <i>T. micrantha</i> da população da mata Santa Genebra (Campinas, SP).....	38
FIGURA 11 - Produção de flores por árvore feminina preferencial de <i>T. micrantha</i> da população da mata Santa Elisa (Campinas, SP).....	39
FIGURA 12 - Produção de flores por árvore hermafrodita críptica de <i>T. micrantha</i> da população da mata Santa Elisa (Campinas, SP).....	40
FIGURA 13 - Produção de flores por árvore hermafrodita críptica de <i>T. micrantha</i> da população da mata Santa Elisa (Campinas, SP).....	40
FIGURA 14 - Produção de flores por árvore hermafrodita oscilante de <i>T. micrantha</i> da população da mata Santa Elisa (Campinas, SP).....	41
FIGURA 15 - Produção de flores pela árvore masculina preferencial de <i>T. micrantha</i> da população da mata Santa Elisa (Campinas, SP).....	41
FIGURA 16 - Porcentagem acumulada da produção de flores femininas pelas plantas femininas e pela feminina preferencial de <i>T. micrantha</i> , na população da mata Santa Genebra (Campinas, SP).....	43

- FIGURA 17 - *Porcentagem acumulada da produção de flores masculinas pelas plantas hermafroditas crípticas e masculina preferencial de T. micrantha da população da mata Santa Genebra (Campinas, SP)*..... 43
- FIGURA 18 - *Porcentagem acumulada da produçã de flores femininas pelas plantas femininas e pelas femininas preferenciais de T. micrantha da população da mata Santa Elisa (Campinas, SP)*..... 45
- FIGURA 19 - *Porcentagem acumulada da produção de flores masculinas pelas plantas hermafroditas crípticas e masculina preferencial de T. micrantha da população da mata Santa Elisa (Campinas, SP)*..... 45
- FIGURA 20 - *Proporção relativa de flores femininas, masculinas e hermafroditas de T. micrantha nas populações das matas Santa Genebra e Santa Elisa (Campinas, SP)*..... 46
- FIGURA 21 - *Distribuição espacial e produção de flores pelas árvores de T. micrantha da população da mata Santa Elisa (Campinas, SP) - Junho de 1991*..... 47
- FIGURA 22 - *Distribuição espacial e produção de flores pelas árvores de T. micrantha da população da mata Santa Elisa (Campinas, SP) - Setembro de 1991*..... 47
- FIGURA 23 - *Distribuição espacial e produção de flores pelas árvores de T. micrantha da população da mata Santa Elisa (Campinas, SP) - Dezembro de 1991*..... 48
- FIGURA 24 - *Distribuição espacial e produção de flores pelas árvores de T. micrantha da população da mata Santa Elisa (Campinas, SP) - Fevereiro de 1992*..... 48
- FIGURA 25- *Análise de material de herbário de T. micrantha. Categorias sexuais: 0=apenas flores femininas, 1=flores femininas predominantes, 2=flores femininas e masculinas em igual proporção, 3=flores masculinas predominantes e 4=apenas flores masculinas*..... 49
- FIGURA 26 - *Frequência de chuvas (número de dias) e insolação (total de horas/mes) para a região de Campinas (SP), no período de setembro de 1986 a fevereiro de 1992*..... 51
- FIGURA 27 - *Temperaturas máximas e mínimas (°C), durante o período de setembro de 1986 a fevereiro de 1992, na região de Campinas (SP)*..... 52
- FIGURA 28 - *Grãos de pólen germinando em estigma de planta feminina constante de T. micrantha, 24h após a polinização manual (Mata Santa Elisa - Campinas, SP). Aumento aproximado = 271X*..... 57
- FIGURA 29 - *Tubo polínico atingindo a micrópila cerca de 30h após a auto-polinização manual em planta hermafrodita críptica de T. micrantha (Mata Santa Elisa - Campinas, SP). Aumento aproximado = 651X*..... 57

- FIGURA 30 - *Porcentagem acumulada de germinação das sementes de T. micrantha sob diferentes tratamentos (Mata Santa Elisa - Campinas, SP). Temperaturas alternadas de 20°C (16h) e 30°C (8h).*..... 59
- FIGURA 31 - *Porcentagem acumulada de germinação das sementes de T. micrantha sob diferentes temperaturas (Mata Santa Elisa - Campinas, SP ; V=sementes verdes; M=sementes maduras).*..... 60
- FIGURA 32 - *Porcentagem acumulada de germinação das sementes de plantas femininas constantes e hermafroditas crípticas de T. micrantha, tratadas com hipoclorito. Temperaturas alternadas de 20°-30°C (Mata Santa Elisa - Campinas - SP)...* 62
- FIGURA 33 - *Porcentagem acumulada de germinação das sementes das plantas femininas constantes e hermafroditas crípticas de T. micrantha, em tratamento com ácido sulfúrico durante 15' e temperaturas alternadas de 20°-30°C (Mata Santa Elisa - Campinas, SP)* 63
- FIGURA 34 - *Altura média (m) inicial e respectivos intervalos de confiança (95% de probabilidade) das árvores de T. micrantha. SG=mata Santa Genebra, SE=mata Santa Elisa, FC=plantas femininas constantes, HO=plantas hermafroditas crípticas.* 66
- FIGURA 35 - *Perímetro médio (cm) inicial e respectivos intervalos de confiança (95% de probabilidade) das árvores de T. micrantha. SG=Santa Genebra, SE=Santa Elisa, FC=feminina constante, HO=hermafrodita críptica.* 67
- FIGURA 36 - *Crescimento médio (m) em altura e respectivos intervalos de confiança (95% de probabilidade) das árvores de T. micrantha. SG=mata Santa Genebra, SE=mata Santa Elisa, FC=feminina constante, HO=hermafrodita críptica.....* 67
- FIGURA 37 - *Crescimento médio (cm) em perímetro e respectivos intervalos de confiança (95% de probabilidade) das árvores de T. micrantha. SG=mata Santa Genebra, SE=mata Santa Elisa, FC=feminina constante, HO=hermafrodita críptica.* 68

ÍNDICE DAS TABELAS

TABELA 1 - <i>Proporção de plantas femininas, feminina preferencial, hermafroditas crípticas e masculina preferencial de <u>I. micrantha</u>, na população da mata Santa Genebra (Campinas, SP).</i>	42
TABELA 2 - <i>Proporção de plantas femininas, femininas preferenciais, hermafroditas crípticas e masculina preferencial de <u>I. micrantha</u>, na população da mata Santa Elisa (Campinas, SP).</i>	44
TABELA 3 - <i>Normais climatológicas de temperatura do ar (° C) para a região de Campinas (SP), no período de 1961 a 1990.</i>	50
TABELA 4 - <i>Normais climatológicas de vento, chuvas, umidade e insolação, para a região de Campinas, no período de 1961 a 1990.</i>	51
TABELA 5 - <i>Cálculo do balanço hídrico (cad = 125mm), para a região de Campinas, no período de 1961 a 1990.</i>	52
TABELA 6 - <i>Número e porcentagem de grãos de pólen viáveis em plantas hermafroditas crípticas e na masculina preferencial (árvore 27) de <u>I. micrantha</u>, em carmim acético 1,2% (Mata Santa Elisa - Campinas, SP).</i>	54
TABELA 7 - <i>Número de grãos de pólen em flores de <u>I. micrantha</u>, em agosto e setembro de 1992 (Mata Santa Elisa - Campinas, SP).</i>	54
TABELA 8 - <i>Número e porcentagem de frutos desenvolvidos em polinizações controladas em plantas femininas de <u>I. micrantha</u> (Mata Santa Elisa - Campinas, SP).</i>	55
TABELA 9 - <i>Número e porcentagem de formação de frutos de auto-polinização manual em planta hermafrodita críptica de <u>I. micrantha</u> (Mata Santa Elisa - Campinas, SP).</i> ..	55
TABELA 10 - <i>Número e porcentagem de frutos formados em polinizações espontâneas de <u>I. micrantha</u> (Mata Santa Elisa - Campinas, SP).</i>	56
TABELA 11 - <i>Número e porcentagem de formação de frutos em ramos ensacados de plantas femininas constantes de <u>I. micrantha</u> (Mata Santa Elisa - Campinas, SP).</i>	56
TABELA 12 - <i>Período de desenvolvimento dos frutos (dias) de <u>I. micrantha</u>, em polinização artificial e manual (Mata Santa Elisa - Campinas, SP).</i>	58
TABELA 13 - <i>Porcentagem de frutos com sementes viáveis de <u>I. micrantha</u> (Mata Santa Elisa - Campinas, SP); n = 100 frutos, para cada planta amostrada.</i>	58
TABELA 14 - <i>Teste unilateral de Dunnet para as médias de porcentagem de germinação das sementes de <u>I. micrantha</u> sob diferentes tratamentos.</i>	60
TABELA 15 - <i>Teste de Tukey para as médias de porcentagem de germinação das sementes de <u>I. micrantha</u> sob diferentes tratamentos de temperatura.</i>	61

TABELA 16 - Teste de Tukey para as médias de germinação de sementes dos frutos verdes de <i>T. micrantha</i> , em diferentes temperaturas.....	61
TABELA 17 - Teste de Tukey para as médias de germinação das sementes dos frutos maduros de <i>T. micrantha</i> em diferentes temperaturas.	62
TABELA 18 - Análise de variância, empregando o teste F, para a germinação de sementes de <i>T. micrantha</i>	63
TABELA 19 - Teste de Tukey para as médias de germinação das sementes dos frutos verdes, intermediários e maduros de <i>T. micrantha</i> , em tratamento com hipoclorito. ...	64
TABELA 20 - Teste de Tukey para as médias de germinação das sementes dos frutos verdes, intermediários e maduros de <i>T. micrantha</i> , em tratamento com ácido sulfúrico.	65
TABELA 21 - Teste t para as porcentagens de germinação das sementes das plantas femininas de <i>T. micrantha</i> , em tratamento com ácido sulfúrico e hipoclorito...	65
TABELA 22 - Teste t para as porcentagens de germinação de sementes das plantas hermafroditas cripticas de <i>T. micrantha</i> , em tratamento com ácido sulfúrico e hipoclorito.	65
TABELA 23 - Número e porcentagem de plantas marcadas de <i>T. micrantha</i> que sobreviveram durante o período de estudo. (Matas Santa Genebra e Santa Elisa - Campinas, SP.....	69
TABELA 24 - Listagem de sistemas reprodutivos de espécies de <i>Ulmaceae</i> nativas do continente americano. Informações baseadas em levantamento bibliográfico. ...	70

RESUMO

Trema micrantha (L.) Blume (Ulmaceae) é uma árvore pioneira, que se distribui desde o sul dos Estados Unidos da América até a Argentina. Ocorre com frequência nas fases iniciais da sucessão secundária das áreas desflorestadas do estado de São Paulo, geralmente em populações agregadas. Foram estudados vários aspectos da biologia da reprodução desta espécie, em duas populações naturais no município de Campinas (SP, Brasil) - uma na Reserva Municipal da Mata Santa Genebra (22° 49' 45" S e 47° 06' 33" W) e a outra, na mata Santa Elisa (22° 55' S e 47° 05' W). Foram feitas amostragens mensais da produção de flores de 27 árvores da mata Santa Genebra, durante 36 meses consecutivos. Na mata Santa Elisa foram acompanhadas 36 árvores e a amostragem mensal foi realizada durante 12 meses. Nesta última população também foram feitos testes para se verificar o modo de reprodução e coletas de sementes para testes de germinação.

Observou-se que *T. micrantha* produz três tipos de flores: femininas, masculinas e hermafroditas, estas protogínicas, raras e esporádicas. Embora morfologicamente hermafroditas, várias destas flores eram funcionalmente masculinas, pois o ovário não continha óvulo. O acompanhamento da produção de flores permitiu identificar quatro fenótipos sexuais nas duas populações: 1) plantas femininas constantes, que só produzem flores femininas; 2) plantas femininas preferenciais, que produzem flores femininas e, às vezes, também flores masculinas em pequena proporção; 3) plantas masculinas preferenciais, que produzem flores masculinas e, de vez em quando, também flores femininas em taxas pequenas e 4) plantas hermafroditas crípticas, que iniciam a estação reprodutiva como masculinas ou monóicas e depois passam a preferencial ou totalmente femininas. As flores hermafroditas geralmente ocorrem nestas plantas hermafroditas crípticas. A proporção relativa dos quatro morfos sexuais foi equivalente nas duas populações, ou seja, as plantas femininas constantes constituíram 53 a 60% dos indivíduos e as hermafroditas crípticas, cerca de 36%. As plantas masculinas ou femininas preferenciais foram raras, com apenas um ou dois indivíduos de cada categoria, em cada uma das populações estudadas. A mudança sexual das plantas hermafroditas crípticas ocorreu geralmente no início da primavera (outubro), porém de forma assincrônica. Não foi possível estabelecer correlações claras entre os fatores climáticos e a expressão sexual das plantas hermafroditas crípticas, mas as temperaturas mínimas mostraram certa correlação com a mudança sexual observada nestas plantas. O exame de material herborizado mostrou um padrão de produção de flores masculinas e femininas ao longo do ano que é semelhante ao observado nas populações naturais

estudadas, indicando que este comportamento reprodutivo pode ser característico da espécie como um todo. Não foram observadas diferenças significativas no tamanho inicial, na taxa de crescimento ou na sobrevivência entre as plantas femininas constantes e as hermafroditas crípticas.

As observações de campo sugerem que a espécie seja anemófila, uma condição comum entre as Ulmaceae. A análise dos grãos de pólen indicaram alta viabilidade (> 79,7%) e grande produção de grãos por flor (ca. de 110.800). Os testes de cruzamento indicaram que *T. micrantha* é uma espécie xenógama facultativa, podendo se reproduzir através de fecundação cruzada nas plantas femininas constantes ou de auto-fecundação, nas plantas hermafroditas crípticas durante a sua fase monóica. Também houve evidência de que pode ocorrer agamosperma, porém em proporção muito baixa, sendo necessários mais testes para a sua confirmação. Os testes com as sementes indicaram que a porcentagem de germinação é maior para as sementes dos frutos maduros (em relação às dos frutos verdes totalmente desenvolvidos), em tratamento de embebição em água destilada e sob temperaturas alternadas. Também observou-se que as sementes provenientes das plantas femininas constantes germinaram significativamente mais do que as das hermafroditas crípticas. São necessários mais testes, para se verificar se estes resultados são devidos à viabilidade ou à dormência diferencial das sementes das duas formas sexuais. Levantamento bibliográfico sobre o sistema de reprodução de outras espécies da família, para as regiões tropical e subtropical do continente americano, indicou que a andromonoiccia é a condição predominante, principalmente entre os gêneros com o maior número de espécies.

Os resultados obtidos para *T. micrantha* são inéditos para espécies arbóreas neotropicais e de difícil comparação, devido à falta de trabalhos que abordem a sexualidade das plantas de forma quantitativa. Outra dificuldade adicional é a falta de uma terminologia uniforme que descreva estes fenômenos. É recomendável, portanto, um esforço para se uniformizar a terminologia e a metodologia de coleta de dados, em estudos de longo prazo e em populações naturais, pois é provável que o tipo de variação da expressão sexual observada neste estudo seja mais comum do que geralmente se reconhece.

ABSTRACT

Trema micrantha (L.) Blume (Ulmaceae) is a pioneering tree species with a distribution area extending from the southern United States to Argentina. It is frequent in the initial phases of secondary succession in deforested areas in São Paulo state, usually in densely crowded populations. Various aspects of the reproductive biology of this species were studied in two natural populations in the municipality of Campinas (SP, Brazil) - one in the Reserva Municipal da Mata de Santa Genebra (22°49'45"S and 47°06'33"W) and the other in the Mata Santa Elisa (22°55'S and 47°05'W). Monthly samples of flower production were taken from 27 trees at Santa Genebra during 36 consecutive months. At Santa Elisa, 36 trees were accompanied by monthly sampling for a 12 month period. This population was also used for tests of the breeding system and collection of seeds for germination experiments.

It was observed that *T. micrantha* produces three types of flowers - female, male and hermaphrodite, with the latter protogynous, rare and sporadic in occurrence. Although morphologically hermaphrodite, many of these flowers are functionally male since they lack ovules in their ovaries. Analysis of flower production suggests the presence of four sexual phenotypes in both populations : 1) constant females, which only produce female flowers; 2) preferential females which produce female flowers and, from time to time, a small proportion of male flowers; 3) preferential males which produce male flowers and, from time to time, female flowers in small proportions; 4) cryptic hermaphrodites which begin the reproductive season as males or monoecious plants and later become totally or preferentially female. Hermaphrodite flowers generally occur on the cryptic hermaphrodite plants. The relative proportions of the four morphs were very similar in the two populations with constant females accounting for 53-60% of the individuals and cryptic hermaphrodites around 36%. Preferential males and females were rare, with only one or two individuals in each category in each of the populations. The change in sexual expression in the cryptic hermaphrodites generally began in spring (October), but was asynchronous. It was not possible to establish a clear correlation between climatic factors and sexual expression in the cryptic hermaphrodites, although minimum temperature showed some correlation. Examination of herbarium material showed a similar pattern of sex expression during the year and suggests that the pattern observed in the Campinas populations may be typical for the species as a whole. No significant differences were detected in initial size, growth rate or survival between constant females and cryptic hermaphrodites.

Field observations suggest that the species is anemophilous, a common condition in the Ulmaceae. Observations of pollen grains showed high viability (> 79%) and abundant

production of pollen (approx. 110,800 grains per male flower). Crossing experiments suggest that *T. micrantha* plants are facultatively outcrossed, with obligatory outcrossing in the constant females and possible selfing in the cryptic hermaphrodites, at least in their monoecious phase. There was also some evidence for occurrence of agamospermy, but if this does occur, it is only at low frequency, and needs to be confirmed. Germination tests indicate a higher germination rate for mature seeds (as opposed to fully developed but green fruits), pre-imbibition in distilled water and alternating temperatures. Seeds from constant females showed significantly higher germination rates than those from cryptic hermaphrodites. More tests are necessary to determine whether this was due to different viability rates or to differences in dormancy between the two morphs. A survey of data from the literature showed that andromonoecy was the predominant condition reported for the majority of the species of Ulmaceae occurring in the tropical and subtropical regions of the Americas, especially in the genera with larger numbers of species.

The data obtained for *T. micrantha* suggest a system which has not previously been reported for neotropical tree species and, indeed, appears to be very rare with only a few similar cases reported in the literature. The results are, however, very difficult to compare with other studies because of the lack of investigations which treat sexual expression in plants quantitatively. The absence of an adequate terminology to describe these more complex systems of sex expression is an additional difficulty. It is recommended, therefore, that an attempt should be made to standardize terminology and methodology for data collection together with an increase in longer term studies of natural populations, since it is likely that the type of variation in sex expression observed in this study is more common than is generally recognized.

INTRODUÇÃO

Na região de Campinas, a mata da Reserva Municipal de Santa Genebra é um dos poucos remanescentes de vegetação nativa que possui uma área total expressiva, cerca de 251ha. Em julho de 1981 a mata foi doada ao Município e depois, cercada com alambrado. Devido aos cuidados que recebe e ao próprio termo de doação, que não permite o acesso indiscriminado de visitantes e que destina a mata para atividades culturais e de pesquisa, vários trabalhos científicos, alguns de longo prazo, vêm sendo desenvolvidos na Reserva.

Em setembro de 1981, um incêndio de grandes proporções queimou cerca de 10ha da mata. Nesta área, aproximadamente quatro meses depois da ocorrência do fogo, foi iniciado o estudo da sucessão secundária, que se prolongou até 1987. Desde o início da regeneração da vegetação na clareira formada, *Trema micrantha* (L.) Blume (Ulmaceae), originada a partir de sementes, foi a espécie arbórea que exerceu forte dominância na comunidade. Seis anos após o incêndio, *T. micrantha* ainda era a espécie com o maior valor do índice do valor de importância.

Em setembro de 1985, algumas destas árvores de *T. micrantha* foram marcadas para uma avaliação preliminar do seu sistema de reprodução. Observou-se, então, que as plantas podiam produzir três tipos de flores: femininas, masculinas e hermafroditas. Nas primeiras amostragens, a distribuição das flores nas árvores indicava uma condição aparentemente dióica para a espécie e as observações no campo sugeriam que os sexos pareciam estar distribuídos de uma forma não aleatória na clareira. Estas primeiras constatações levaram à hipótese da separação ecológica dos sexos, pois *T. micrantha* é uma espécie pioneria, com grande demanda de luz direta para poder crescer. A hipótese era de que as plantas femininas tenderiam a ocupar a borda da clareira e as masculinas estariam distribuídas mais para o interior. No entanto, as observações realizadas periodicamente mostraram um padrão complexo de sexualidade, onde parte da população se mantinha sempre feminina, enquanto outras plantas mudavam de sexo. Estas plantas que mostravam alteração da sua sexualidade podiam passar de uma condição de masculinidade até a feminilização completa, através de uma fase monóica.

Após três anos de amostragens mensais da produção de flores pelas árvores de *T. micrantha*, como a população já se encontrava no final do seu ciclo de vida, o mesmo estudo foi iniciado em outra população, constituída por indivíduos jovens, na mata Santa Elisa, também em Campinas. Os resultados obtidos para as árvores da mata Santa Elisa confirmaram o incomum padrão de determinação sexual previamente encontrado para a população da mata Santa Genebra.

No presente estudo procurou-se interpretar os resultados obtidos nas duas populações no contexto da evolução da dioiccia nas angiospermas e também considerando-se o provável valor adaptativo de uma determinação sexual flexível para uma espécie tipicamente pioneira, com ampla distribuição geográfica, como é o caso de *T. micrantha*.

I. SISTEMAS REPRODUTIVOS

As plantas podem se reproduzir de duas maneiras básicas: de forma vegetativa, por estolões, cormos, bulbos, ou através da semente, cujo embrião geralmente é o resultado da fusão do óvulo com o gameta do grão de pólen. Algumas plantas podem se reproduzir exclusivamente através de sementes, enquanto outras, exclusivamente de forma vegetativa ou podem empregar os dois métodos de reprodução. Estas duas formas básicas de reprodução têm valores adaptativos diversos, conforme as diferentes circunstâncias. Quanto às sementes produzidas apomiticamente, sem fertilização, estas podem ser vistas como um tipo de propagação vegetativa que amplia o genótipo parental. De certo modo, a reprodução sexual e a assexual competem pelos mesmos recursos e o equilíbrio entre elas depende de vários fatores, como as condições do solo, luz e temperatura e a competição entre vizinhos. De um modo geral, o balanço se desvia para a reprodução vegetativa em ambientes ou em anos desfavoráveis. Quando as condições ambientais são mais favoráveis ou quando a densidade da população aumenta, este balanço tende em direção à reprodução sexual. Uma vez que grande parte das plantas, e mesmo a vasta maioria dos animais, se reproduz sexualmente, assume-se que a formação de genótipos recombinantes deve ser seletivamente vantajosa, pois aumenta a variabilidade genética. Estes genótipos recombinantes teriam vantagem pois os fatores ambientais, como chuva, herbívoros, patógenos, polinizadores, dispersores de sementes, interação com outras plantas, são variáveis e imprevisíveis (FENNER 1987, LEVIN 1989, SOLBRIG 1976).

As plantas exibem uma variedade muito maior de condições sexuais que os animais, pois podem produzir diferentes órgãos sexuais em inúmeras flores ou inflorescências, num dado período (LLOYD 1982). Nas Angiospermas existe uma grande diversidade de estados sexuais, desde a ocorrência de formas sexuais discretas, como as espécies dióicas ou monóicas, até a ocorrência de uma variação quantitativa, em que as plantas individuais variam no grau de feminilidade ou masculinidade. Existe também grande variedade de sistemas de reprodução sexual, que vão desde a auto-fecundação obrigatória, associada à auto-compatibilidade, até a fecundação cruzada, associada à auto-incompatibilidade. Darwin, em 1877, foi o primeiro pesquisador a interpretar de modo compreensível a diversidade de

sistemas sexuais nas plantas (BAWA & BEACH 1981). O trabalho de Darwin considerou algumas das categorias propostas por Linnaeus em seu sistema de classificação de 1737, no qual, pela primeira vez, considerava-se que as flores tinham sexo. No sistema de Linnaeus, as plantas eram classificadas de acordo com o número, o grau de fusão e o tamanho dos estames e o número de estiletos do gineceu. Algumas das categorias taxonômicas propostas por Linnaeus são ainda hoje aceitas (CRONQUIST 1988, LAWRENCE 1969), como espécies hermafroditas, monóicas, dióicas e polígamas (ginodióicas, androdióicas e trióicas). O próprio Linnaeus admitia que o seu sistema era artificial e o maior problema com a sua classificação é que, na verdade, existe uma gradação na sexualidade quando consideramos diferentes níveis morfológicos. Existem até mesmo plantas que mudam de sexo. A terminologia morfológica utilizada pelos taxonomistas e ecologistas é, em consequência, tipológica, qualitativa e com limites arbitrários, não descrevendo adequadamente os padrões sexuais das plantas, nem seu sexo efetivo (BAWA & BEACH 1981, COX 1988, LLOYD 1980b, MEAGHER 1988).

Na verdade, existe um contínuo morfológico, fisiológico e evolutivo entre os extremos representados pelo hermafroditismo e a dioicia e várias populações naturais apresentam características intermediárias, sendo difícil classificá-las em sistemas estanques. Mais do que uma medida morfológica, a sexualidade nas plantas é uma medida genética e fisiológica e deve ser estudada sob o ponto de vista quantitativo e populacional (COX 1988, ROSS 1982). A sexualidade nas Angiospermae pode ser medida numa escala contínua, entre os extremos de plantas exclusivamente femininas às exclusivamente masculinas (LLOYD 1980a, LLOYD & BAWA 1984).

Para se compreender o valor adaptativo e a evolução dos sistemas reprodutivos é importante conhecer e integrar os vários aspectos da biologia das espécies, como o sistema sexual, o mecanismo de polinização, de dispersão dos frutos e germinação das sementes, a estratégia de ocupação do ambiente, a distribuição da variabilidade genética nas populações.

1. Ocorrência da dioicia

A dioicia é um sistema de reprodução muito comum nas Gymnospermae e geralmente caracteriza níveis taxonômicos altos, como ordem e família. Mas nas Angiospermae cerca de 90% das 300.000 espécies estimadas são hermafroditas e a dioicia é um sistema sexual raro, mas que tem uma distribuição ampla, ocorrendo em famílias não relacionadas taxonomicamente (GOTTSBERGER 1990, GRANT 1975, THOMSON & BARRETT 1981). A primeira estimativa sobre a quantidade de espécies dióicas na flora mundial foi feita por Yampolsky & Yampolsky em 1922 (ANDERSON 1984, BAKER & COX 1984, FRANKEL &

GALUN 1977). Considerando a ocorrência de 51 ordens nas angiospermas, Yampolsky & Yampolsky calcularam que em 37 destas ordens ocorria pelo menos uma espécie dióica. Aqueles autores também estimaram que apenas cerca de 4% das espécies de dicotiledôneas e 3% das monocotiledôneas eram dióicas. Estes valores, no entanto, devem ser considerados como uma sub-estimativa, uma vez que na época tinha-se pouca informação sobre a região tropical, que abriga dois terços das angiospermas do mundo. Mesmo para a flora das regiões temperadas, a porcentagem de espécies dióicas tem sido subestimada. Calcula-se que a dioicia ocorra em aproximadamente 140 famílias e que 1.350 gêneros de angiospermas contenham espécies dióicas (BAWA 1984, CRUDEN & LLOYD 1995, GIVNISH 1982, KAY & STEVENS 1986, RENNER & FEIL 1993, STEINER 1988). Em 1982, LLOYD estimou que aproximadamente 10% das espécies de angiospermas são dióicas.

RENNER & RICKLEFS (1995) calcularam que um número menor de gêneros de angiospermas contém pelo menos uma espécie dióica, ou seja, 959, equivalentes a cerca de 7%, e que a dioicia ocorre em aproximadamente 14.620 espécies, ou 6% de um total estimado de 240.000 espécies. Aqueles autores também estimaram que a dioicia é mais comum entre os gêneros de dicotiledôneas, cerca de 8,2%, que entre as monocotiledôneas, com aproximadamente 5,1%. Em seu estudo, RENNER & RICKLEFS (1995) também encontraram que as famílias que contêm o maior número de espécies dióicas pertencem às classes mais primitivas de CRONQUIST (1988), o que sugere um forte componente filogenético.

Observa-se, portanto, que existe discordância entre os pesquisadores sobre as estimativas de ocorrência da dioicia, devido às diferentes abordagens e metodologias empregadas nos vários estudos e também aos diferentes sistemas de classificação utilizados na delimitação dos gêneros e famílias. Naturalmente, o cálculo preciso sobre o número de espécies de angiospermas dióicas na flora mundial é bastante difícil de ser feito, mas estes estudos fornecem estimativas a partir das quais é possível pesquisar e discutir a ocorrência da dioicia e das forças seletivas que favorecem a sua evolução.

Geralmente a dioicia é uma condição pouco freqüente na maioria das comunidades. Em algumas floras insulares do Pacífico, no entanto, a dioicia pode atingir altas proporções, como nas ilhas do arquipélago do Havá e na Nova Zelândia, com aproximadamente 27% de espécies dióicas (GRANT 1975). Estudos posteriores mostraram que, em geral, para a mesma latitude a porcentagem de dioicia nas ilhas não difere da porcentagem das floras continentais conhecidas (BAKER & COX 1984). Nas ilhas do arquipélago de Galápagos, por exemplo, as espécies endêmicas pertencem a gêneros que, no continente, também têm espécies dióicas (McMULLEN 1987). Além disso, existe uma forte correlação positiva entre o nível da dioicia nas ilhas com a sua altitude máxima e sua proximidade ao equador. Uma provável explicação para esta correlação altitude-dioicia é que a altitude pode ser considerada como um indicador

de maior diversidade potencial de ambientes nestes locais (BAKER & COX 1984). As floras com maior proporção de espécies arbustivas e arbóreas tendem a ter uma porcentagem maior de dioicia, pois também existe uma correlação positiva parcial entre a dioicia e o hábito lenhoso (BAWA 1980, BAKER & COX 1984). Para RENNERT & RICKLEFS (1995), no entanto, a porcentagem de espécies dióicas numa flora reflete mais o nível de dioicia das famílias que ocorrem na área do que forças seletivas locais que possam estar favorecendo a ocorrência ou a evolução deste sistema de reprodução. Para aqueles autores, no nível de gênero e de família, a dioicia também está fortemente correlacionada com o hábito escandente, seja a espécie lenhosa ou herbácea.

A quantidade de espécies dióicas numa flora, entretanto, é difícil de ser estimada, pois embora o sexo da flor possa ser determinado morfológicamente, a confirmação da segregação dos sexos em plantas distintas necessita de estudos e experimentos detalhados e cuidadosos no campo. Estes estudos são particularmente importantes nas espécies dióicas entomófilas, em que as flores femininas e masculinas devem atrair os mesmos polinizadores, sendo, geralmente, muito semelhantes na morfologia (ANDERSON 1984, BAKER & COX 1984, CONDON & GILBERT 1988, NG 1983).

Os estudos em floras tropicais mostram que a dioicia é tão comum quanto nas regiões temperadas e pode ocorrer em taxas variáveis, conforme a comunidade. Por exemplo, na ilha de Barro Colorado, que até 1914, antes da construção do canal do Panamá, era parte integrante do continente, ocorrem 9% de espécies dióicas (CROAT 1979). Numa floresta de altitude na Venezuela, SOBREVILA & ARROYO (1982) observaram 31% de dioicia entre as árvores. Por sua vez, BAWA et al. (1985a) encontraram, em uma floresta úmida da Costa Rica, 21,9% de espécies dióicas, que eram pioneiras e arbóreas. Entretanto, se consideravam o total das árvores estudadas, esta taxa era igual a 23,1%. Em uma comunidade esclerófito de montanha no Chile, ARROYO & USLAR (1993) observaram 9% de dioicia e notaram também que a proporção variava com o hábito das espécies, aumentando quando a longevidade das plantas era maior. OLIVEIRA (1994) observou que em comunidades de cerrado a porcentagem de dioicia pode variar de 6% a 26% para as diferentes fisionomias.

2. Evolução da dioicia

Desde o trabalho de DARWIN (1877), a ocorrência e a evolução da dioicia tem recebido muita atenção, constituindo-se em tema de inúmeros estudos. A dioicia é um dos sistemas reprodutivos dimórficos mais pesquisados, tanto nas comunidades tropicais como

nas de clima temperado e ártico. Evidências comparativas sugerem que a dioiccia nas angiospermas teria evoluído repetidas vezes, em grupos diferentes, a partir de um ancestral hermafrodita ou monóico (BAWA 1984, CHARLESWORTH & CHARLESWORTH 1978, COX 1988, IBARRA-MANRÍQUEZ & OYAMA 1992, ROSS 1982).

Como uma consequência óbvia da separação dos sexos é o favorecimento da fecundação cruzada, esta tem sido invocada, desde há muito tempo, como a mais importante das forças seletivas favorecendo a evolução da dioiccia. A fecundação cruzada que ocorre nas plantas femininas, promovida pela separação das funções parentais, aumenta a variabilidade genética da progênie, aumentando a sua aptidão (BAWA & BEACH 1981, THOMSON & BRUNET 1990). Na década de 1970, modelos de genética de populações foram propostos para explicitar os vários caminhos possíveis de evolução da dioiccia, diretamente a partir do hermafroditismo ou via androdioiccia, ginodioiccia, monoiccia ou heterostilia. Nestes modelos, a principal força seletiva em jogo seria a seleção contra a auto-polinização e a auto-fecundação (CHARLESWORTH & CHARLESWORTH 1978, CRUDEN 1988, DARWIN 1877, JONG et al. 1993, ROSS 1982, THOMSON & BARRETT 1981). A partir da década de 1980, novas hipóteses foram propostas, geralmente constituídas de duas partes: uma correlação e um mecanismo. As correlações sugerem que os taxa dióicos geralmente são perenes, têm frutos carnosos, hábito lenhoso, flores pequenas e inconspícuas, polinização por pequenos insetos, ocorrem em ambientes insulares ou são heterostílicos. Os mecanismos, por sua vez, estão associados aos fatores ecológicos que favoreceriam a separação dos sexos e são interpretados no contexto dos modelos teóricos da seleção sexual e da teoria da alocação sexual. Segundo a teoria da alocação sexual, a competição por recursos do ambiente entre os sexos levaria à segregação espacial das plantas femininas e masculinas (BAKER & COX 1984, BAWA 1982, 1994, BAWA & BEACH 1981, BEACH 1981, CONN et al. 1980, BIERZYCHUDEK & ECKHART 1988, DARWIN 1877, GIVNISH 1982, IBARRA-MANRÍQUEZ & OYAMA 1992, LLOYD & WEBB 1977, MEAGHER 1984, RENNER & FEIL 1993, STEINER 1988, WILLSON 1982).

As discussões sobre as forças seletivas que estariam atuando na evolução da dioiccia têm se estendido até a década atual, incorporando as novas informações. No geral, poucas das antigas e das mais recentes hipóteses sobre a evolução da dioiccia foram rejeitadas nos debates da década de 1990, provavelmente porque é muito difícil testá-las no campo, em populações naturais. Embora as correlações não sejam a melhor ferramenta para se entender a evolução da dioiccia, são um ponto de partida. Mas não se deve perder de vista que diferentes características ecológicas podem estar positivamente correlacionadas entre si e interações aparentes, a partir de análises de caracteres simples, podem ser enganosas (STEINER 1988, THOMSON & BRUNET 1990). RENNER & RICKLEFS (1995), por exemplo,

encontraram que, no nível de família, a dioícia freqüentemente evolui a partir da monoícia e também está correlacionada à anemofilia e ao hábito escandente, quando analisaram o grau de associação da dioícia com características como a monoícia, distribuição geográfica, polinização abiótica ou biótica, frutos carnosos, dispersão biótica ou abiótica dos frutos e forma de crescimento,

Uma vez que a dioícia parece ter evoluído por caminhos diferentes, as correlações podem ser melhor entendidas se pensarmos na dioícia como várias “dioícias”, cada qual com seu próprio conjunto de caracteres. Um exemplo desta situação é a presença de gêneros dióicos, na flora do Cabo (África do Sul), com diferentes combinações de caracteres em proporções semelhantes, como polinização anemófila/entomófila, hábito lenhoso/herbáceo, fruto seco/carnoso. Assim, a dioícia aparentemente pode se desenvolver sob diferentes conjuntos de características, que podem variar entre as floras (STEINER 1988, THOMSON & BRUNET 1990).

A evolução da dioícia é um tema que tem recebido muita atenção dos teóricos mas, como anteriormente comentado, é bastante difícil de ser documentada no campo (MAYER 1990). Alguns estudos reúnem evidências da evolução da dioícia através de diferentes caminhos, como em *Passiflora incarnata*, Passifloraceae (MAY & SPEARS 1988), onde ocorre andromonoícia e auto-incompatibilidade e a espécie é de fecundação cruzada obrigatória. Em *Saurauia veraguensis*, Dilleniaceae (HABER & BAWA 1984), a espécie é morfológicamente androdioica, mas funcionalmente, dióica. Embora a androdioícia seja bastante rara nas Angiospermas (CHARLESWORTH & CHARLESWORTH 1978), representa possivelmente o estágio intermediário de evolução da dioícia em *S. veraguensis* e ocorre também em outra espécie do gênero, em *Tetracera* e em espécies de *Solanum* (Solanaceae), que possuem um sistema semelhante ao de *S. veraguensis* (HABER & BAWA 1984).

A evolução da dioícia a partir da ginodioícia foi primeiramente sugerida por Darwin em 1877. A ginodioícia é considerada uma condição pouco comum nas angiospermas, ocorrendo em aproximadamente 7% das espécies, mas é um sistema de reprodução mais comum que a androdioícia. Existem espécies dióicas, como *Silene alba* e *S. dioica* (Caryophyllaceae), que são taxonomicamente próximas de espécies ginodióicas, como *S. vulgaris* (BAWA & BEACH 1981, CRUDEN & LLOYD 1995, CHARLESWORTH & CHARLESWORTH 1978, LLOYD 1982). Em espécies de *Wikstroemia* (Thymelaeaceae), a evolução da dioícia se deu provavelmente a partir do hermafroditismo, via ginodioícia. No arquipélago do Havaí ocorrem 12 espécies de *Wikstroemia* que são funcionalmente dióicas, com poucos indivíduos verdadeiramente hermafroditas. Todas as outras espécies que se distribuem fora do arquipélago, um total aproximado de 68, são hermafroditas, com exceção de uma única

espécie da Nova Caledônia, que também é dióica (MAYER 1990, MAYER & CHARLESWORTH 1992).

Segundo ROSS (1978), há duas formas de ginodioicia - uma instável, que representaria um passo intermediário para a dioicia - e outra estável. A ginodioicia estável estaria associada a altas taxas de auto-fecundação e mecanismos complexos de herança genética, envolvendo sistemas digênicos, com algum efeito citoplasmático. Um exemplo de ginodioicia estável ocorre em *Plantago lanceolata* (Plantaginaceae).

Sabe-se, hoje em dia, que a herança de um único gene para a esterilidade masculina pode ser encontrado em espécies ginodióicas e seu papel na evolução da dioicia é evidenciado por estudos de determinação genética da sexualidade em várias espécies (CHARLESWORTH & CHARLESWORTH 1978).

3. Controle genético da dioicia

Existem três tipos básicos de controle genético da estrutura sexual das plantas: 1) genes que controlam a expressão masculina, 2) genes que controlam a expressão feminina e 3) genes que modificam a expressão sexual. Para a morfogênese dos estames e carpelos são necessários muito provavelmente um grande número de genes. Nas plantas hermafroditas estes genes existem e são funcionais, operando em locais específicos, durante um período determinado. A ausência destes genes ou a supressão da sua expressão resulta na falta de uma das formas ou funções da flor (FRANKEL & GALUN 1977, MEAGHER 1988).

As evidências comparativas sugerem que a dioicia tem evoluído a partir de ancestrais hermafroditas ou monóicos. Assim, pelo menos duas mutações estariam envolvidas, uma afetando a produção dos óvulos e a outra, a produção de pólen (CHARLESWORTH & CHARLESWORTH 1978).

FRANKEL & GALUN (1977) sugerem dois modelos que permitiriam a manutenção do dimorfismo das espécies dióicas: 1) as plantas femininas não teriam os genes para os estames e as masculinas não teriam os genes dos carpelos; 2) as plantas femininas teriam todos os genes, mas somente os que controlam a formação dos carpelos são expressos e as plantas masculinas teriam todos os genes, mas apenas os dos estames são funcionais. Para *Cannabis sativa* (Cannabaceae) e *Spinacea oleraceae* (Chenopodiaceae), espécies dióicas, é relatada a ocorrência de cromossomos sexuais X e Y. *Cannabis sativa* tem 20 cromossomos e as plantas XX são femininas, as XY são masculinas e existe ainda um gene S^m que produz inflorescências masculinas nas plantas femininas (CHAILAKHYAN 1979).

Uma vez que é muito baixa a probabilidade de ocorrência de duas mutações simultâneas, uma afetando a expressão masculina e a outra, a expressão feminina, a

diferenciação sexual da espécie pode ser incompleta. Assim, na evolução da dioícia a partir do hermafroditismo observaríamos espécies com populações onde ocorrem tipos intermediários, contendo indivíduos hermafroditas e macho-estéreis (ginodioícia) ou fêmeas-estéreis (androdioícia). Situações intermediárias entre o hermafroditismo e a dioícia completa também podem ser observadas quando da ocorrência de flores masculinas em plantas femininas e vice-versa, ou algum grau de hermafroditismo em espécies consideradas dióicas. Nas espécies em que a dioícia ainda não está claramente estabelecida, a expressão sexual é, acima de tudo, um evento quantitativo (CHARLESWORTH & CHARLESWORTH 1978, FRANKEL & GALUN 1977, ROSS 1982).

A esterilidade masculina nas populações de espécies ginodióicas pode ter duas causas: 1) efeitos citoplasmáticos, onde a herança se dá através da mãe, cuja progênie é também feminina (embora existam genes nucleares que restauram a função masculina) e 2) genes nucleares, em que a herança é mendeliana. Estes dois padrões de herança geralmente não são mecanismos simples e unifatoriais (MEAGHER 1988, WILLSON 1983).

4. Modificação da expressão sexual

Os animais e as plantas que podem mudar de sexo ao longo de suas vidas têm uma distribuição geográfica e taxonômica ampla, mas se constituem numa minoria entre os organismos sexuados. As esponjas, os cnidários, poliquetas, moluscos, crustáceos, equinodermas, os peixes, as briófitas e as fanerógamas são organismos que contêm espécies cujos indivíduos podem mudar de sexo. Geralmente a mudança sexual é vista como se ocorresse uma única vez na vida do indivíduo, mas a maioria das plantas que podem mudar de sexo o fazem várias vezes (CRUDEN & LLOYD 1995, POLICANSKY 1982, SCHLESSMAN 1991).

Nas plantas, a expressão sexual é o resultado da interação entre fatores hereditários, que determinam o potencial a ser manifestado, e as condições ambientais, que influenciam fortemente esta expressão. A inconstância do estado sexual em plantas é bem documentada para vários taxa das Angiospermae descritos como dióicos, subdióicos ou hermafroditas. Mais de 50 espécies em 25 famílias mostram plantas que funcionam como masculinas um certo período e depois passam a ter função feminina ou produzem uma descendência hermafrodita (FRANKEL & GALUN 1977, FREEMAN et al. 1980).

Existem basicamente duas hipóteses para explicar a modificação sexual: a hipótese da vantagem do tamanho, formulada por Ghiselin em 1969 (LLOYD & BAWA 1984, SCHLESSMAN 1988), para explicar o hermafroditismo sequencial nos animais. Nesta hipótese, a aptidão de um indivíduo que "assume" o sexo mais vantajoso para o seu estado é maior do que a de outro indivíduo que mantém o mesmo sexo a vida toda, pois a eficiência reprodutiva pode variar com a idade ou o tamanho. A outra hipótese é a de CHARNOV & BULL (1977) e FREEMAN et al. (1980) do ambiente em mosaico. Neste modelo, se a expressão sexual estiver relacionada ao recursos disponíveis, será vantajoso que o sexo flutue em sincronia com as variáveis ambientais.

Vários fatores endógenos e ambientais são capazes de alterar a expressão sexual de plantas individuais que normalmente só exibem um sexo. Estes fatores podem ser: idade, injúria, doenças, intensidade luminosa, comprimento do dia, temperatura, fertilidade do solo, umidade disponível no solo, química do ar, hormônios vegetais, radiação, quantidade de frutos produzidos na estação anterior (FRANKEL & GALUN 1977, FREEMAN et al. 1980, 1984).

Aparentemente, a mudança na regulação sexual pode acontecer em várias das etapas da ontogenia da planta. Por exemplo, baixas temperaturas logo no início podem reverter os "machos genéticos" em plantas com fenótipo feminino. Baixas temperaturas numa fase posterior podem mudar a expressão sexual dos botões individuais, transformando uma planta dióica em monóica e, numa fase ainda mais tardia, pode induzir a ocorrência de flores bissexuais (FRANKEL & GALUN 1977).

As respostas aos fatores ambientais que predispõem as plantas, cuja expressão sexual é flexível, preferencialmente em direção à feminilidade ou à masculinidade dependem das espécies ou do estado fisiológico da planta. De um modo geral, o estresse ambiental, como baixa fertilidade ou pouca umidade do solo, temperaturas extremas e baixa luminosidade, predispõem as plantas à masculinidade (FREEMAN et al. 1980).

A diminuição da intensidade luminosa ou do comprimento do dia podem também promover a feminilização. As baixas temperaturas igualmente podem induzir a feminilidade, como nas espécies dióicas perenes *Cannabis sativa* e *Carica papaya* (Caricaceae). Em termos gerais, embora faltem informações, as árvores parecem ter um comportamento semelhante ao das espécies anuais agrônômicas, que mostram forte tendência à feminilização em temperaturas mais baixas (FRANKEL & GALUN 1977).

Estresse hídrico, alagamento, calor e salinidade influenciam os níveis hormonais endógenos das plantas, podendo modificar sua expressão sexual. Em espécies monóicas e dióicas, por exemplo, a auxina e o etileno podem promover a feminilização, mas em plantas hermafroditas podem não ter efeito algum. Geralmente, mas não de modo universal, as giberelinas favorecem a expressão masculina. As citoquininas também têm um papel na

expressão sexual, mas seus efeitos são mais variáveis que os das auxinas ou giberelinas. Por exemplo, os níveis endógenos de citoquininas são mais elevados nas plantas masculinas de *Mercurialis annua* (Euphorbiaceae), mesmo quando não estão florescendo. Quando florescem, esta diferença se torna ainda maior (FRANKEL & GALUN 1977, FREEMAN et al. 1980, MEAGHER 1988). Em *Cannabis sativa*, por exemplo, a aplicação de auxinas, que normalmente são sintetizadas nas raízes, aumenta a formação de flores femininas, enquanto a aplicação de giberelinas, sintetizadas nas folhas, eleva a formação de flores masculinas (CHAILAKHYAN 1979).

Um sistema flexível de expressão sexual seria favorecido pela seleção natural quando a aptidão do indivíduo é fortemente influenciada pelo ambiente e quando este não tem controle sobre o local onde vai se desenvolver. Este sistema também seria particularmente vantajoso em ambientes que variam muito de um ano para o outro, como os desertos, ou nos quais as manchas favoráveis estão distribuídas de modo aleatório. Nestas circunstâncias, os genes que levam ao controle ambiental da sexualidade seriam favorecidos sobre os genes que controlam a expressão sexual estritamente genética (CHARNOV & BULL 1977, FREEMAN et al. 1980, 1984). Em espécies monóicas, existem *loci* que mudam o balanço da expressão sexual, o que inclui os efeitos de esterilidade feminina ou masculina e "decisões" que implicam no desenvolvimento de flores femininas ou masculinas (MEAGHER 1988).

Em espécies dióicas alguns indivíduos mudam de sexo de uma estação reprodutiva para a outra ou as plantas femininas e as masculinas tendem a ocupar ambientes diferentes, com os indivíduos masculinos tendendo a segregar para as áreas mais estressantes. Por exemplo, em *Cycnoches* spp. e *Catasetum* spp. (Orchidaceae), as plantas dos locais mais iluminados ou as de maior tamanho são femininas e as dos ambientes mais sombreados, masculinas (CHARNOV & BULL 1977, FREEMAN et al. 1980, 1984). Em *Arisaema triphyllum* (Araceae), uma erva perene, a mudança sexual está relacionada ao tamanho da planta. Abaixo de um tamanho mínimo, a planta feminina se torna masculina ou assexuada (BIERZYCHUDEK 1982, POLICANSKY 1981). Também em espécies de *Gurania* e *Psiguria* (CONDON & GILBERT 1988) e em *Apodanthera undulata* (DELESALLE 1989), todas pertencentes às Cucurbitaceae, a sexualidade está correlacionada positivamente ao tamanho e abaixo de um diâmetro mínimo a planta só produz flores masculinas. As espécies de *Gurania* e *Psiguria* foram descritas como dióicas mas são, na verdade, monóicas (CONDON & GILBERT 1988). De um modo geral, nas plantas que têm uma sexualidade flexível a determinação do seu sexo está relacionada ao seu vigor, ao seu tamanho ou à idade (BIERZYCHUDEK & ECKHART 1988).

Em populações tetraplóides de *Atriplex canescens* (Chenopodiaceae), uma parte dos indivíduos é sexualmente constante e indiferente às flutuações ambientais. Aproximadamente

20% dos indivíduos de *A. canescens* e de outras espécies do gênero podem alterar seu estado sexual de uma estação para a outra. Na maioria dos casos, as plantas mudam de uma condição unissexual para monóica, mas alterações completas foram observadas em todas as espécies (FREEMAN et al. 1984). Já em *Passiflora incarnata* (Passifloraceae), uma espécie andromonóica, são os níveis de recursos totais da planta, ou a remoção da folha adjacente à flor, que influenciam a expressão sexual. Assim como em *Aesculus pavia* (Hippocastanaceae), *Aralia hispida* (Araliaceae) e *Leptospermum scoparium* (Myrtaceae), as flores masculinas aumentam relativamente para o final da floração. Uma hipótese para explicar este comportamento é a de que haveria uma diminuição dos recursos gerais da planta devido aos investimentos durante o início e a metade da fase reprodutiva (BARRETT 1984, MAY & SPEARS 1988, SPEARS & MAY 1988).

Em *Thymelaea hirsuta* (Thymelaeaceae) ocorre uma pleiogamia complexa, tendo-se observado em duas populações do sul da França, a ocorrência de quatro categorias de plantas, ou seja: femininas, masculinas e dois tipos de hermafroditas monóicos seqüenciais. As plantas hermafroditas são dicógamas e podem produzir inicialmente flores femininas e depois masculinas (protogínicas) ou primeiro produzem flores masculinas e depois, femininas (protândricas). As plantas masculinas e femininas são estáveis, mas todos os quatro morfos sexuais produzem sementes. Nas plantas masculinas, várias vezes foi observada a ocorrência de flores morfologicamente hermafroditas, mas que produziam uma quantidade muito pequena de frutos, indicando que a maioria não tem ovário funcional. Como apenas a forma feminina é quase sempre unissexual, a espécie poderia ser descrita como ginodióica, embora esta categoria não descreva plenamente a sua complexa determinação sexual, pois os indivíduos hermafroditas são, na verdade, monóicos seqüenciais (DENELLE et al. 1987, DOMMÉE et al. 1990, 1995).

II. ASPECTOS TAXONÔMICOS DE *Trema micrantha*

A família Ulmaceae (Urticales) foi definida por Mirbel em 1815 e compreende atualmente 15 a 18 gêneros e 150 a 200 espécies, distribuídas amplamente nas regiões temperadas e tropicais. A maior diversidade de espécies é encontrada nas regiões temperadas do hemisfério norte. As espécies de Ulmaceae são geralmente arbustivas ou arbóreas, raramente lianas, e podem ser encontradas desde o nível do mar até a 2.000m de altitude, tanto em florestas primárias quanto em formações secundárias (MIQUEL 1853, SOEPADMO 1977, TODZIA 1993).

As flores podem ser uni-ou bissexuais, mas *Trema*, *Parasponia* e *Celtis* possuem flores pistiladas, estaminadas e hermafroditas, estas em geral funcionalmente imperfeitas (TODZIA 1993). A estrutura das flores e das inflorescências, a quantidade de grãos de pólen produzida, a estrutura do estigma e a ausência de néctar sugerem polinização anemófila para a maioria das Ulmaceae. A biologia da reprodução das espécies da família é pouco conhecida. *Celtis iguanaea* é predominantemente alógama, mas também pode ocorrer auto-fecundação ou apomixia (ARRUDA & SAZIMA 1988). Em *Ulmus* ocorre auto-fecundação e protoginia e protandria nas espécies dicógamas (Hans 1981 apud TODZIA 1993).

CRONQUIST (1981) e TODZIA (1993) reconhecem duas subfamílias - Ulmoideae, mais primitiva, e Celtidoideae, à qual pertence o gênero *Trema*. OGINUMA et al. (1990), no entanto, consideram as duas subfamílias como famílias distintas (Celtidaceae e Ulmaceae) e que Celtidaceae estaria mais próxima de Moraceae que de Ulmaceae, de acordo com Grudzinskaya (1967 apud CRONQUIST 1981).

Trema Lour. é constituído por 10 a 15 (SOEPADMO 1977) ou 10 a 55 (TODZIA 1993) espécies de árvores ou arbustos monóicos, dióicos ou polígamos, distribuídos nas regiões tropicais e subtropicais. É um gênero homogêneo, muito próximo de *Parasponia*, que ocorre na Polinésia e Melanésia, e de *Celtis*, também com distribuição tropical e subtropical.

O número de taxa no gênero é provavelmente superestimado, devido à dificuldade de delimitação das espécies. Quase todas as espécies do gênero são plantas pioneiras com ampla distribuição geográfica, apresentando, deste modo, grande variabilidade fenotípica e vários sinônimos (TODZIA 1993, VÁZQUEZ-YANES 1980). Na Malásia, por exemplo, estão publicados 20 a 25 epítetos, mas são reconhecidas apenas quatro espécies (SOEPADMO 1977). Este autor considera a ocorrência de 6 a 7 espécies na Ásia, 3 a 4 espécies na África, ou apenas uma única, *T. guineensis* ou *T. orientalis*, e 4 a 5 espécies nas Américas, que se distribuem do sul da Flórida até o norte da Argentina. No Brasil, ocorre, provavelmente, uma única espécie, *Trema micrantha* (L.) Blume (CARAUTA 1974, MIQUEL 1853, NEVLING, Jr. 1960).

T. micrantha é uma árvore que pode atingir até 29m de altura e possui folhas alternas, dísticas, pecioladas, estipuladas, oval-lanceoladas, com ápice atenuado, base assimétrica, margem serrada, venação triplinérvea na base, escabras na face superior e vilosas na inferior. Apresenta três tipos de flores, femininas, masculinas e hermafroditas, e o fruto é uma drupa, disperso por diferentes espécies de pássaros.

T. micrantha geralmente é citada na literatura como monóica (BAWA et al. 1985a, 1985b, BULLOCK 1985, CROAT 1979, NEVLING, Jr. 1960, SOBREVILA & ARROYO 1982, TOMLINSON 1974), às vezes, como uma espécie dióica (IBARRA-MANRÍQUEZ & OYAMA 1992). Isto se deve, provavelmente, à raridade das suas flores hermafroditas, às épocas

diferentes em que as observações de campo foram feitas e ao fato da espécie ter uma determinação sexual complexa, como será visto adiante, neste trabalho. TOMLINSON (1974) já chamava a atenção para a ocorrência de uma dioícia superficial e para a necessidade de estudos mais detalhados.

O número cromossômico básico para *Trema* é $n=10$. BAWA (1973) registrou $n=10$ para *T. micrantha*, mas ocorre poliploidia no gênero, com *T. orientalis* podendo apresentar $2n=40+1B$ (BEDI et al. 1985) ou $2n=ca.120$ (OGINUMA et al. 1990). *T. amboinensis* apresenta $n=10, 80$ (Mehra 1976 apud GOLDBLATT 1981).

T. micrantha tem uma série de usos potenciais. A casca da árvore tem propriedades adstringentes e fornece fibra forte, útil na fabricação de cordas, tecidos rústicos e cestos. Sua madeira é clara e macia, pouco útil na marcenaria, mas dando ótima lenha e pasta química ou alvejada para a fabricação de celulose. O papel obtido a partir da pasta da sua celulose é resistente e de ótima qualidade e mesmo a porção mais interna da casca, constituída basicamente pelo floema, pode ser utilizada na fabricação de papel artesanal. O carvão também é de muito boa qualidade e serve para a fabricação de pólvora. Pode ser utilizada na alimentação animal, pois possui altos teores de cálcio e proteína bruta. No entanto, as espécies malasianas contêm glicosídeos e podem ser venenosas quando consumidas em grande quantidade pelos animais. Além dos bovinos, os equinos, as ovelhas e os coelhos aceitam bem suas folhas. Como suas flores atraem insetos, é adequada para plantio nas proximidades de apiários (ANDRADE et al. 1978, FERREIRA et al. 1976, 1977, PETERS et al. 1987, SOEPADMO 1977).

É conhecida no Brasil por diversos nomes populares: cambará, candiuva, coatidiba, crindiuva, curumi-caá, curindiba, grandiuva, gurindiva, orindiúba, pau-de-pólvora, seriuva, taleira, urundiuba (ANDRADE et al. 1978, CARAUTA 1974, FERREIRA et al. 1977).

III. ASPECTOS ECOLÓGICOS DE *Trema micrantha*

Uma das generalizações mais antigas e mais amplamente aceitas em ecologia vegetal é a do conjunto de caracteres usados para diferenciar as espécies do início e do final da sucessão secundária (HUSTON & SMITH 1987). As árvores da floresta tropical diferem entre si em inúmeras características, mas podem ser agrupadas basicamente em duas classes, de acordo com a sua estratégia de vida: espécies pioneiras e não-pioneiras ou clímax (WHITMORE 1989, 1991b). Os "temperamentos" das árvores tropicais, no entanto, não são categorias simples, vinculadas somente às demandas de luz ou ao tamanho das clareiras,

mas são o resultado de estratégias complexas, adaptadas ao desenvolvimento da clareira (OLDEMAN & DIJK 1991). O "status" sucessional da maioria das árvores não é bem conhecido, pois faltam estudos autoecológicos. *Trema micrantha* é uma destas espécies sabidamente colonizadora de clareiras e apresenta várias das características típicas das plantas pioneiras.

As árvores que dependem das clareiras durante todo o seu ciclo de vida são chamadas pioneiras (BROKAW 1987, BUDOWSKI 1963, 1965, 1966, SWAINE & WHITMORE 1988, WHITMORE 1991a, b), heliófilas ou intolerantes à sombra (WHITMORE op. cit.), especialistas de clareiras grandes (DENSLOW 1980), jogadoras perseverantes (OLDEMAN & DIJK 1991), nômades (Steenis 1958, apud OLDEMAN & DIJK 1991), cicatriciais (Mangenot 1958, apud OLDEMAN & DIJK op. cit.) ou árvores-ervas (Comer 1952, apud OLDEMAN & DIJK op. cit.).

As clareiras das matas favoreceram a evolução e a diversificação de um conjunto de espécies que não ocorre no seu subosque, que têm comportamento nômade e que formam uma vegetação cicatricial. Alguns autores consideram que as espécies pioneiras evoluíram em ambientes secos, ripários ou rochosos. Embora os distúrbios na floresta tropical ocorram com frequência, independentemente das atividades humanas, considera-se que, nos últimos 10 a 15.000 anos houve uma grande expansão das espécies pioneiras devido à agricultura nômade, ao fogo e à criação de animais. Estes eventos foram de tal grandeza que, atualmente, existem enormes regiões e mesmo países inteiros onde é difícil encontrar zonas com vegetação primária. O aumento da magnitude, da frequência e da persistência dos distúrbios provavelmente tem contribuído para a variabilidade fenotípica e genotípica das espécies pioneiras (BUDOWSKI 1965, EWEL 1980, GÓMEZ-POMPA 1971, GÓMEZ-POMPA & VÁZQUEZ-YANES 1985, HOLTHUIJZEN & BOERBOOM 1982, VÁZQUEZ-YANES & OROZCO-SEGOVIA 1994, VÁZQUEZ-YANES & SMITH 1982, WHITMORE 1978).

Em geral, para cada local existe um pequeno número de espécies pioneiras (VÁZQUEZ-YANES 1980). Pesquisadores que estudam a floresta tropical e a sua dinâmica de regeneração enumeram uma série de características comuns a estas espécies, em todo o cinturão de florestas tropicais do mundo (ALVAREZ-BUYLLA & MARTÍNEZ-RAMOS 1990, BAZZAZ 1991, BROKAW 1985, BROKAW & SCHEINER 1989, BUDOWSKI 1963, 1965, 1966, 1970, DAWKINS 1965, DENSLOW 1980, 1985, EWEL 1980, GÓMEZ-POMPA & VÁZQUEZ-YANES 1985, HOWE & SMALLWOOD 1982, HUSTON & SMITH 1987, JANZEN & VÁZQUEZ-YANES 1991, OLDEMAN & DIJK 1991, VÁZQUEZ-YANES 1980, VÁZQUEZ-YANES & OROZCO-SEGOVIA 1987a, VÁZQUEZ-YANES & GUEVARA-SADA 1985, VÁZQUEZ-YANES & SMITH 1982, WHITMORE 1978, 1989, 1991a, 1991b):

- possuem geralmente uma distribuição geográfica ampla e alta plasticidade fenotípica;
- só sobrevivem e crescem em plena luz, durante todo o seu ciclo de vida;

- colonizam clareiras grandes (pelo menos com 150 a 200m²) e recém-formadas, a partir do banco de sementes do solo;

- crescem rapidamente em altura, geralmente produzindo uma estrutura vegetativa de baixo valor energético, de pouca densidade e sem sílica. Investem pouco no lenho, que geralmente é claro e frágil e susceptível ao ataque de fungos e outros parasitas, quando seu crescimento cessa, no final do seu ciclo de vida;

- geralmente têm um ciclo de vida curto, de até, no máximo, 30 a 40 anos, mas algumas espécies podem viver mais, permanecendo na floresta madura como emergentes;

- produzem folhas continuamente, com altas taxas de reposição. O aparato fotossintético é eficiente, funcionando apenas sob irradiação solar direta, pouco adaptado à luz difusa e às baixas intensidades. Apresentam altas taxas de fotossíntese, respiração, transpiração, condutâncias e de conteúdo de nitrogênio;

- geralmente contêm poucos produtos tóxicos, apresentando alta susceptibilidade a herbívoros e patógenos. A associação com micorrizas é facultativa para algumas espécies, o que provavelmente permite o crescimento da plântula em solos pobres. Os cotilédones das plântulas são geralmente fotossintetizantes, pois as sementes são pequenas, com poucas reservas;

- os mecanismos de polinização são pouco conhecidos, mas geralmente envolvem polinizadores generalistas. A anemofilia é, em geral, rara nas espécies tropicais. A fecundação é cruzada e tendem a ser auto-incompatíveis. Espécies dióicas são comuns, como no gênero **Cecropia**;

- o esforço reprodutivo é muito grande, produzindo quantidades maciças de sementes pequenas, dispersas pelo vento ou por uma variedade de animais, através de longas distâncias. Florescem precoce e continuamente ao longo do ano;

- o conteúdo de água das sementes é menor que o das outras espécies da mata e sobrevivem mais tempo à dessecação e ao armazenamento. Apresentam longevidade potencial grande, de até vários anos, e são resistentes ao ataque de micro-organismos, embora a maioria das espécies tropicais tenha sementes com baixa ou nenhuma dormência. São geralmente fotossensíveis, com os mecanismos de germinação mediados pelo fitocromo. A germinação também é aumentada pelas flutuações de temperatura e altas concentrações de nutrientes, mas geralmente diminui com o aumento da radiação vermelho-longo, característica do subosque. Algumas sementes, no entanto, podem germinar no escuro.

Geralmente não existe uma correlação estreita entre as categorias taxonômicas e as características ecológicas (SWAINE & WHITMORE 1988). Mas as espécies de **Trema**, desde o início deste século, são citadas na literatura como tipicamente pioneiras, tanto na Malásia quanto na África e nas Américas. Segundo NEVLING, Jr. (1960) e SOEPADMO (1977) estas

espécies crescem rápida e gregariamente, em ambientes recém-abertos, em vários tipos de solo, desde o nível do mar até a 2.000m de altitude.

Na Malásia, todas as quatro espécies reconhecidas, *T. cannabina*, *T. orientalis*, *T. tomentosa* e *T. angustifolia*, de porte arbustivo-arbóreo, são plantas pioneiras, geralmente com ciclo de vida curto, de 5 a 7 anos, e que morrem rapidamente quando sombreadas por outras pioneiras mais agressivas e de ciclo de vida mais longo. Por esta razão, as espécies de *Trema* só muito raramente são encontradas em florestas secundárias mais velhas (Brown 1919, apud KENOYER 1929, SOEPADMO 1977). *T. guineensis*, na África, também é uma espécie cicatricial e geralmente a população não ultrapassa 6 anos. Indivíduos isolados, no entanto, podem atingir maior longevidade, talvez mais de 10 anos. Suas sementes apresentam dormência e permanecem no solo por longos períodos (ALEXANDRE 1978, 1982, LEHTO & GRACE 1994).

Na Ilha de Barro Colorado, no Panamá, KENOYER (1929) já citava *T. micrantha* como uma das cinco espécies pioneiras mais comuns em amostras de solo da floresta antiga. BROKAW (1987) observou que o recrutamento das populações ocorreu durante o primeiro ano após a formação das clareiras. Após 9 anos, *T. micrantha* só sobreviveu nas maiores clareiras, com pelo menos 376m² de área, com a maioria dos indivíduos nas maiores classes de diâmetro. Várias espécies de pássaros foram observadas alimentando-se de suas drupas. Na Costa Rica, é uma das espécies mais comuns em clareiras em altitudes de até 1.650m (MURRAY 1988). *Trema micrantha* também esteve entre as espécies pioneiras mais comuns, quando se estudou a chuva de sementes em Los Tuxtlas, México (GUEVARA & LABORDE 1993).

Em Campinas (SP), estudos de sucessão secundária na mata de Santa Genebra, após a ocorrência de fogo, mostraram que 11 meses após a abertura da clareira, *T. micrantha* era a espécie de maior abundância, com forte dominância na comunidade (CASTELLANI & STUBBLEBINE 1993). A espécie estabeleceu-se na área através de sementes, florescendo após 6 meses e frutificando em torno de um ano. Três anos depois continuava sendo a espécie dominante, apresentando os maiores valores do índice do valor de importância. Seis anos após o distúrbio, embora ainda dominante, já se observava um certo declínio na sua população e na sua importância (MATTHES 1992). *T. micrantha* pode ser caracterizada pela sua estratégia de vida como uma espécie tipicamente pioneira, ocorrendo desde o início da regeneração das clareiras. Assim como outras heliófilas, tem grande importância na cicatrização das áreas deflorestadas. Devido às mudanças micro-ambientais que promove, também favorece o estabelecimento de outras espécies.

As espécies pioneiras promovem a transferência dos nutrientes livres do solo para a comunidade biótica, melhoram a estrutura edáfica, pela produção de matéria orgânica,

modificam o micro-clima, reduzindo a flutuação térmica e aumentando a umidade relativa da atmosfera. Devido à associação facultativa com micorrizas suas plântulas conseguem crescer em solos pobres, onde outras espécies não se estabelecem (GÓMEZ-POMPA & VÁZQUEZ-YANES 1985, VÁZQUEZ-YANES & GUEVARA-SADA 1985). É provável que espécies africanas de *Trema* possam fixar nitrogênio, em simbiose com *Rhizobium*, enriquecendo o solo (Wildeman 1925 apud AKKERMANS et al. 1978). Uma floresta secundária dominada por *Musanga cecropioides* com 14 anos de idade imobiliza tantos nutrientes quanto uma comunidade de 50 anos. O solo em uma comunidade dominada por *Trema orientalis* se enriquece em fosfatos solúveis. Numa floresta dominada por *Cecropia*, após 6 a 14 anos, a taxa de produção de folheto é semelhante à de áreas com floresta madura, no Panamá e na Guatemala (VÁZQUEZ-YANES 1980).

OBJETIVOS

O objetivo deste trabalho é estudar a biologia da reprodução de *T. micrantha*, que é uma espécie muito comum na regeneração natural das áreas deflorestadas do estado de São Paulo, procurando-se responder às seguintes questões:

- quais os tipos florais que ocorrem na espécie e qual é a frequência das diferentes flores nos indivíduos e nas populações? Como a frequência relativa destas flores varia nos indivíduos e nas populações ao longo do ano?

- duas populações diferentes, uma no final do ciclo de vida e outra no início, têm comportamento reprodutivo semelhante?

- a variação sexual que se observa em alguns indivíduos das populações é influenciada pela sazonalidade do clima da região?

- existem evidências de que o padrão de determinação sexual encontrado nas populações estudadas em Campinas é comum à espécie como um todo?

- seu sistema de polinização é o mesmo que predomina nas outras espécies da família? Qual o nível de produção dos grãos de pólen?

- qual o sistema de reprodução da espécie - ocorre auto-compatibilidade ou auto-incompatibilidade?

- em quanto tempo os frutos são formados e qual a taxa de viabilidade e de germinação das sementes formadas?

- o vigor das árvores, estimado como tamanho inicial e crescimento médio, está relacionado com a sua determinação sexual? Ocorre mortalidade diferencial entre os fenótipos sexuais?

MATERIAIS E MÉTODOS

I. AS ÁREAS DE ESTUDO

As populações de *T. micrantha* foram estudadas em clareiras de origem antrópica em dois fragmentos florestais nativos, no município de Campinas, estado de São Paulo. A primeira população foi estudada na Reserva Municipal da mata Santa Genebra, a 22°49'45"S e 47°06'33"W, e a segunda população, na mata Santa Elisa, no Centro Experimental do Instituto Agrônomo de Campinas (IAC), a 22°55'S e 47°05'W. Estas matas estão distantes entre si cerca de 12km.

As duas formações caracterizam-se como subtropicais perenifólias, com árvores decíduas, segundo HUECK (1972). O clima da região de Campinas é do tipo Cwa de Köppen, ou seja, tropical de altitude, com inverno seco e verão quente e chuvoso. A temperatura média no mês mais quente é superior a 22°C e no mês mais frio, inferior a 18°C. As temperaturas médias mais elevadas ocorrem nos meses de janeiro e fevereiro e a média mensal mais baixa, no mês de julho. O total anual médio de precipitação é de cerca de 1.371mm, de acordo com os registros diários dos últimos cem anos da Seção de Climatologia do IAC. O regime pluviométrico tem duas estações distintas: uma mais chuvosa, de outubro a março, e a outra mais seca, de abril a setembro (MELLO et al. 1994).

O relevo da região é de colinas amplas e a altitude varia em torno de 600m. Segundo análise da Seção de Pedologia do IAC, o solo da área estudada na mata Santa Genebra é classificado como Latossolo Roxo Eutrófico, A moderado, textura argilosa. O solo da mata Santa Elisa é um Latossolo vermelho escuro, textura argilosa.

A mata Santa Genebra tem 251,7ha de área total e a clareira onde a população de *T. micrantha* foi estudada, aproximadamente 10ha. Os indivíduos marcados tinham cerca de 5 anos de idade, no início deste estudo. Informações mais detalhadas sobre a mata podem ser obtidas nos trabalhos de CASTELLANI & STUBBLEBINE (1993) e de MATTHES (1992), que estudaram o processo de sucessão secundária na clareira onde ocorreu o fogo.

A mata Santa Elisa tem uma área total de aproximadamente 10ha e, devido à proximidade a conjuntos habitacionais densamente povoados e à falta de medidas de proteção, encontrava-se bastante degradada. O dossel era descontínuo, atingindo 15-20m de altura, com algumas árvores emergentes como o jequitibá-vermelho (*Cariniana legalis*, Lecythidaceae), a paineira (*Chorisia speciosa*, Bombacaceae) e a peroba (*Aspidosperma polyneuron*, Apocynaceae). Observava-se na época do estudo uma grande quantidade de lianas e de capim-colonião (*Panicum maximum*, Poaceae) em vários trechos.

Os incêndios mais recentes na mata Santa Elisa ocorreram em 1983, novembro de 1985 e setembro de 1988, num trecho com aproximadamente 3,6ha, onde sobreviveram apenas algumas árvores de grande porte. Na borda da mata, em 1989 e 1990, foram feitos plantios de espécies nativas e o corte sistemático do capim-colonião, para que as mudas plantadas e as de origem natural pudessem se desenvolver. A população de *T. micrantha* desta mata constituiu-se, deste modo, de mudas plantadas, de origem variada, e de indivíduos que surgiram espontaneamente após o último incêndio. As árvores tinham, aproximadamente, dois anos de idade no início deste trabalho.

II. PADRÕES SEXUAIS

1. Expressão sexual em indivíduos e nas populações de *T. micrantha*

O estudo da população da Santa Genebra teve início em setembro de 1986 e terminou em fevereiro de 1990, perfazendo 36 meses de coleta de dados. Foram marcados e plaqueados 85 indivíduos, na borda e na área mais interna da clareira. Na mata Santa Elisa foram marcados e plaqueados 37 indivíduos. O estudo da proporção de flores teve início em junho de 1991 e terminou em maio de 1992, perfazendo 12 meses de coleta de dados.

A avaliação da proporção das flores femininas, masculinas e hermafroditas foi feita coletando-se, sempre que possível, cinco ramos de cada quadrante da copa, em diferentes alturas, mensalmente. As inflorescências eram, então, colocadas em vidros com álcool 70% e, com auxílio de um microscópio estereoscópico, examinavam-se 100 flores ao acaso, anotando-se a proporção de cada tipo de flor. Na análise dos dados foram consideradas apenas as árvores para as quais havia pelo menos 12 meses de observações, nas duas populações. Em função da proporção das flores femininas, masculinas e hermafroditas e da sua variação ao longo da estação reprodutiva, foram estabelecidas quatro categorias sexuais para as árvores amostradas. Para cada uma das duas categorias sexuais mais frequentes, "femininas" e "hermafroditas crípticas", que em conjunto englobaram pelo menos 90% das plantas marcadas nas duas populações, foi analisada a produção acumulada de flores femininas e masculinas. A produção relativa mensal dos três tipos de flores foi calculada para as duas populações, para todas as plantas consideradas na análise.

2. Distribuição temporal e espacial das árvores na mata Santa Elisa

Na mata da Santa Elisa todas as plantas amostradas foram mapeadas no campo, com auxílio de trenas e bússola. Os dados foram plotados através do programa Systat 5 e cada planta teve representada a sua produção mensal de flores femininas e masculinas. Foram incluídas todas as árvores plaqueadas, mesmo aquelas para as quais não se pôde obter dados durante doze meses consecutivos e que, por este motivo, não entraram na análise da determinação sexual.

3. Amostragem de outras populações de *T. micrantha*

Procurou-se analisar plantas de outras populações de *T. micrantha*, para se verificar se há evidências de que o padrão de determinação sexual encontrado nas populações de Campinas pode ser comum à espécie, considerando-se uma área de distribuição mais ampla.

Para tanto foram estudados materiais herborizados, tendo sido examinadas um total de 144 exsicatas de *T. micrantha* dos seguintes herbários: Instituto Agrônomo de Campinas (IAC), Universidade Estadual de Campinas (UEC), Universidade de São Paulo (SPF) e Instituto de Botânica de São Paulo (SP). Estes materiais eram de diversos estados do Brasil e inclusive de países limítrofes. No entanto, mais de 50% eram exemplares coletados em municípios do estado de São Paulo.

Anotaram-se os respectivos números de herbário, localidade e data da coleta. As exsicatas foram observadas com o auxílio de um microcópio estereoscópico e foram estabelecidas cinco categorias, de acordo com a abundância relativa das flores femininas e masculinas. As flores hermafroditas, além de raras, são difíceis de serem observadas no material herborizado e, por estes motivos, não foram consideradas na análise. As categorias foram as seguintes:

- 0 = ocorrência somente de flores femininas;
- 1 = ocorrência predominante de flores femininas, mas com algumas flores masculinas;
- 2 = ocorrência de flores femininas e masculinas em igual proporção;
- 3 = ocorrência predominante de flores masculinas, mas com algumas femininas;
- 4 = ocorrência somente de flores masculinas;

III. DADOS CLIMÁTICOS

Os dados climáticos foram extraídos de MELLO et al. (1994), que caracterizaram o regime pluvial e térmico da região de Campinas, com base na análise das séries mensais e anuais dos totais pluviométricos, números de dias de chuva e temperaturas médias dos últimos cem anos.

IV. SISTEMA DE POLINIZAÇÃO

As observações sobre o sistema de polinização em *T. micrantha* foram feitas ao longo das coletas mensais, para determinação da sexualidade das árvores. Foram observados a abertura das anteras, o período de exposição dos estigmas e visitas de insetos.

1. Viabilidade dos grãos de pólen e número médio por flor

O estudo da viabilidade dos grãos de pólen foi feito com material fresco, corado com carmim acético 1,2%. Para cada flor foram avaliados 10 campos/lâmina e, em cada campo, contados 100 grãos de pólen, com auxílio de um microscópio ótico.

A avaliação do número de grãos de pólen por flor foi feita macerando-se as cinco anteras frescas de uma flor, em 1ml de água. A seguir o material foi homogeneizado manualmente e colocado em hemocitômetro. A contagem foi feita com auxílio de microscópio ótico e o número de grãos de pólen, calculado segundo a fórmula abaixo:

$$\frac{\text{n}^{\circ} \text{ de grãos}}{8} \times \text{diluição} \times 10^4$$

V. CRUZAMENTOS CONTROLADOS

1. Polinização manual e espontânea

Os cruzamentos controlados foram realizados em plantas marcadas da população da mata Santa Elisa. Para testar a ocorrência de agamospermia, foram retiradas das inflorescências as flores já abertas, ou seja, quando os ramos do estigma estavam se desenrolando ou já totalmente expandidos. A seguir, as flores restantes foram contadas e o ramo, ensacado com saco de papel manteiga branco. O acompanhamento foi semanal.

Nos experimentos de fecundação cruzada e de auto-fecundação, as flores femininas já abertas ou em ântese também foram retiradas antes do ensacamento. Os grãos de pólen foram coletados de flores em início de ântese, em placa de Petri, e colocados nos estigmas com auxílio de um pincel fino. No caso da auto-fecundação, as flores masculinas foram coletadas em ramos que não estavam ensacados, da mesma planta. O acompanhamento das flores polinizadas foi feito semanalmente. Após o início do desenvolvimento dos frutos, não havendo mais flores para polinizar na inflorescência, o saco de papel era retirado e o ramo, etiquetado.

A observação da porcentagem de frutos formados em polinização espontânea foi realizada etiquetando-se as inflorescências, contando-se o número de flores femininas e acompanhando semanalmente seu desenvolvimento. Foram considerados totalmente desenvolvidos os frutos com aproximadamente 0,5cm de diâmetro, verde-escuros e maduros, os frutos vermelhos. No caso das flores ensacadas para testar a possível ocorrência de agamospermia, alguns dos frutos formados foram coletados e examinados sob microscópio estereoscópico, para se verificar se as sementes estavam íntegras.

2. Desenvolvimento do tubo polínico

A observação do crescimento do tubo polínico foi feita em intervalos de 6h, 12h, 24h, 36h e 72h, após a polinização no campo. No laboratório seguiu-se a metodologia de fluorescência com azul de anilina de MARTIN (1959). Foi utilizado FAA 50% para a fixação e, para amolecer os tecidos, NaOH 9N durante 40 minutos, a 60°C constantes. Em seguida o material foi lavado três vezes em água destilada, corado com azul de anilina e observado em microscópio de fluorescência.

3. Tempo de formação dos frutos e viabilidade das sementes

As árvores de *T. micrantha* atraem várias espécies de pássaros que se alimentam dos seus frutos, mesmo quando ainda estão verdes. Assim, a taxa de remoção ou predação destes frutos é muito alta e foi muito difícil acompanhar o desenvolvimento completo da maioria das flores marcadas. Por este motivo foram distinguidas, ao longo do trabalho de campo, duas ou três fases de desenvolvimento dos frutos - frutos verdes totalmente desenvolvidos, intermediários e maduros. Para se observar o tempo de formação dos frutos foram marcados vários ramos, acompanhando-se a flor aberta até que estivesse formado o fruto verde totalmente desenvolvido (com cerca de 0,5cm de diâmetro) ou maduro, quando possível. Foram observados também os frutos que se desenvolveram a partir das flores polinizadas manualmente.

Para a análise da viabilidade das sementes foram coletados 100 frutos ao acaso, de cinco plantas - duas pertencentes à categoria de "hermafroditas crípticas" e três, "femininas". Verificou-se, com o auxílio de um microscópio estereoscópico, se as sementes apresentavam os cotilédones e se estavam morfológicamente íntegras. Quando estavam íntegras foram consideradas viáveis.

VI. GERMINAÇÃO DAS SEMENTES

Em todos os testes de germinação, o pericarpo sempre foi retirado previamente e o substrato sempre continha fungicida ("captan"). Os frutos totalmente desenvolvidos foram separados visualmente em três categorias - verdes; intermediários, quando apresentavam manchas avermelhadas, e maduros, quando totalmente vermelhos. A germinação das sementes foi acompanhada semanalmente, em todos os testes realizados. Nas análises estatísticas, os dados foram transformados em arco-seno \sqrt{p} , onde "p" é a proporção de germinação obtida.

1. Efeito de diferentes tratamentos

Foram testados os seguintes tratamentos para induzir a germinação: embebição em água destilada durante 24h e ácido sulfúrico concentrado durante diferentes períodos de tempo - 3min, 5min, 10min, 15min, 20min e 25min. Após o tratamento com ácido sulfúrico, as

sementes foram lavadas em água corrente durante 10 minutos, ficavam em embebição mais 10 minutos e, em seguida, lavadas novamente com hipoclorito comercial a 0,2%. As sementes-controle também foram lavadas com o hipoclorito comercial 0,2%. As sementes foram deixadas durante 4,5 meses em um germinador com temperatura alternada de 20°C, durante 16h, e 30°C, durante 8h, com luz difusa. Foram feitas duas repetições de 50 sementes cada uma. Foi aplicado o teste unilateral de Dunnet para as médias das porcentagens de germinação dos diferentes tratamentos, contrastando-as com a da testemunha. Os tratamentos foram considerados significativamente diferentes da testemunha ao nível de 5% (STEEL & TORRIE 1980).

2. Efeito de diferentes temperaturas

Para testar a melhor temperatura para a germinação - 20°C constantes, 20°-30°C alternados e 32°C constantes - foram utilizadas sementes de frutos verdes e maduros. Após a retirada do pericarpo, as sementes foram lavadas com hipoclorito 0,2% e deixadas no germinador durante sete meses. Para as sementes dos frutos verdes, em todas as temperaturas, e as dos maduros a 20°C constantes, foram feitas quatro repetições de 100. Para as sementes dos frutos maduros a 20°-30°C alternados e 32°C constantes, foram feitas quatro repetições de 50 sementes, em função da sua disponibilidade. Foi aplicado o teste de Tukey para as médias das porcentagens de germinação do conjunto das sementes nos diferentes tratamentos. O mesmo teste foi aplicado para as sementes dos frutos verdes e maduros nos três tratamentos e o nível de significância considerado, em todos os testes, foi igual a 1% (GOMES 1976, STEEL & TORRIE 1980).

3. Efeito da categoria sexual, do tratamento e da maturidade

Para testar as sementes das plantas femininas e das hermafroditas crípticas, as sementes receberam dois tratamentos diferentes - lavagem com hipoclorito a 0,2% ou banho em ácido sulfúrico concentrado durante 15min. Após o tratamento com ácido sulfúrico, as sementes ficaram 10min em água corrente e 10min em embebição. As sementes foram deixadas germinando durante 5 meses, em temperatura alternada de 20°-30°C. Foram feitas duas repetições de 100, para as sementes dos frutos verdes, intermediários e maduros. Para as sementes dos frutos intermediários das plantas hermafroditas crípticas tratadas com ácido sulfúrico, só foi possível testar 50 sementes. Para as médias de porcentagem de germinação

foi aplicado o teste unilateral de Dunnett e o teste F de análise de variância, considerando as variáveis “sexo”, “tratamento” e “maturidade”. Foram também aplicados o teste de Tukey para o fator “maturidade”, dentro dos dois tratamentos (ácido sulfúrico e hipoclorito) e o teste “t” para o contraste “tratamento” dentro de “sexo”. Foi considerada significativa a probabilidade < 0,01 ou <0,05 (STEEL & TORRIE 1980).

VII. TAMANHO INICIAL E CRESCIMENTO DAS ÁRVORES

Cada árvore marcada, nas duas populações, teve seu perímetro medido e sua altura estimada no início e no final da análise da proporção de flores, para se ter uma avaliação do tamanho inicial e do crescimento das plantas. O perímetro foi medido com uma fita métrica, a 1,30m de altura do solo, e a altura, estimada por comparação com a tesoura de poda alta, cujo tamanho era conhecido. Para as duas populações foi calculado o crescimento anual em altura (m) e em perímetro (cm). Como um dos objetivos foi comparar o tamanho inicial e o crescimento das árvores, foram consideradas apenas as plantas para as quais se pode obter também o seu tamanho final. Desde modo, na mata Santa Genebra foram analisadas 25 plantas “femininas” e 13 “hermafroditas crípticas”. Nas outras duas categorias, “feminina preferencial” e “masculina preferencial” havia apenas uma planta de cada. Na mata Santa Elisa foram consideradas 16 árvores “femininas” e 11 “hermafroditas crípticas”. Nesta população havia duas plantas “femininas preferenciais” e uma “masculina preferencial”. Foram calculadas as médias do tamanho inicial e do crescimento, com seus respectivos intervalos de confiança (com 95% de probabilidade) e coeficientes de variação (GOMES 1976).

Com base no número de árvores marcadas inicialmente e nas que puderam ser acompanhadas até o final das observações, foi calculada a porcentagem das plantas que sobreviveram no período de estudo e a sua respectiva categoria sexual.

VIII. SISTEMAS REPRODUTIVOS EM OUTRAS ESPÉCIES DE ULMACEAE

Para se verificar em que medida o sistema de reprodução de *T. micrantha* pode ser comum a outras espécies da família, foi realizado um breve levantamento bibliográfico, que incluiu trabalhos de caráter puramente taxonômico e estudos de reprodução na comunidade. Este estudo foi limitado às espécies das regiões tropicais e sub-tropicais do continente americano.

RESULTADOS

I. PADRÕES SEXUAIS

1. Expressão sexual em indivíduos e nas populações de *T. micrantha*

Na mata Santa Genebra foram marcadas no início do trabalho de campo 85 árvores. Para a análise dos dados consideraram-se apenas as plantas observadas durante pelo menos 12 meses. Assim, foram estudadas 50 plantas, ou seja, 58,8% das que foram inicialmente marcadas. Na mata Santa Elisa foram marcadas 37 árvores. Destas, apenas uma morreu e outras cinco foram excluídas das análises por terem menos que 12 meses de observações. Das 31 plantas consideradas, uma não floresceu durante todo o período de estudo e, por este motivo, temos informações sobre 30 árvores, ou seja, cerca de 81% das plantas marcadas inicialmente.

O início da estação reprodutiva ocorre geralmente entre os meses de agosto e setembro que correspondem, na região, ao final do inverno e começo da primavera. Em geral a maioria das plantas pára de florescer entre abril e junho, durante o outono e parte do inverno, especialmente se o clima estiver muito seco. As árvores não iniciam ou terminam a floração de forma totalmente sincrônica.

As flores de *T. micrantha* são agrupadas em inflorescências axilares e como os ramos têm crescimento contínuo, ficam dispostas na axila das folhas jovens, na periferia da copa. À medida em que os ramos crescem, novas flores são formadas e os frutos vão se localizando mais internamente na copa. As flores são pequenas e o perianto é composto por cinco sépalas, esverdeadas e reduzidas; não apresentam néctar ou odor perceptível. Observou-se nas duas populações que as árvores podem produzir três tipos de flores - femininas, masculinas e hermafroditas. As inflorescências femininas ou predominantemente femininas são mais laxas que as masculinas. As flores femininas têm um ovário súpero, séssil, 1-ocular, com um óvulo pêndulo, anátropo e estiletos bífidos, plumosos, que ficam totalmente expostos acima do nível do perianto, durante um longo período. As flores femininas não têm estaminódios (Figuras 1A e 1B). As inflorescências masculinas ou predominantemente masculinas são mais congestionadas que as femininas e geralmente contêm um número maior de flores. As flores masculinas apresentam um pistilódio reduzido e sem óvulo e cinco anteras, com aberturas longitudinais e deiscência explosiva (Figuras 2A e 2B). As flores hermafroditas têm o ovário e os 5 estames, são protogínicas e raras. Observando-se estas flores mais cuidadosamente, com auxílio de um microscópio estereoscópico, notou-se que geralmente o

ovário não continha óvulo e que, portanto, apenas morfologicamente as flores eram hermafroditas. As flores "hermafroditas" ocorrem geralmente na inflorescência masculina, mas às vezes também na feminina.

Figura 1 - A. Ramo de *T. micrantha* com inflorescências femininas. **B.** Detalhe mostrando flores femininas com estigmas receptivos.

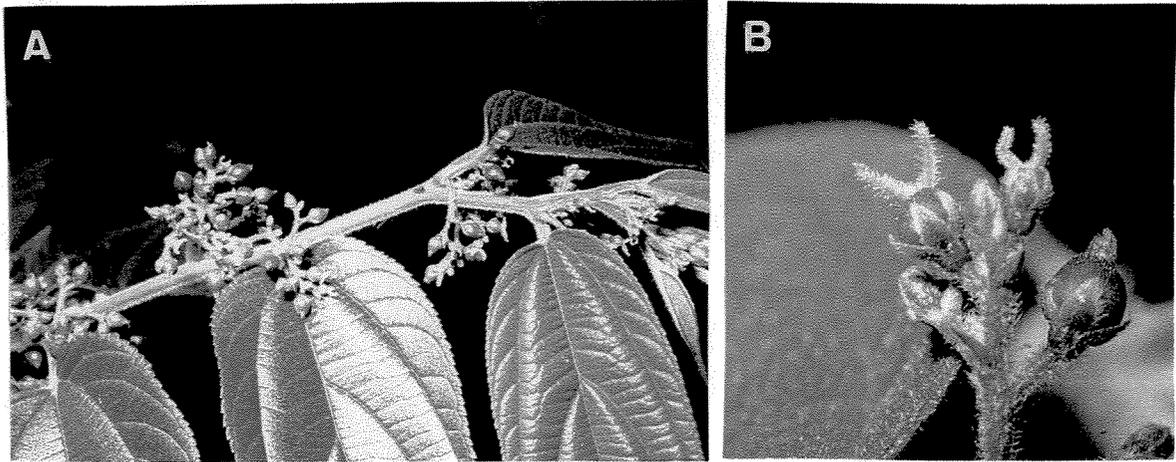


Figura 2 - A. Ramo de *T. micrantha* com inflorescência masculina. **B.** Detalhe de flores masculinas, evidenciando as anteras abertas e o pistilódio.



No nível dos indivíduos observou-se que a produção dos três tipos de flores era variável. Ou seja, algumas árvores produziam apenas flores femininas ou flores femininas predominantemente, mas com alguns episódios de produção de flores masculinas. Outras árvores podiam produzir flores femininas e masculinas, começando a estação reprodutiva

como exclusivamente masculinas ou como monóicas, passando depois a total ou a preferencialmente femininas. As flores femininas e masculinas ocorrem na mesma inflorescência, quando a planta está mudando de sexo.

As flores "hermafroditas" ocorreram especialmente nas plantas que mudaram de sexo, porém de forma esporádica e em pequenas proporções, geralmente em torno de 1-2%. Nas 50 árvores da mata Santa Genebra, durante todo o período de observação, foram contadas 332 flores deste tipo. Observou-se que 217 delas não tinham óvulo no ovário. As flores hermafroditas aparentemente perfeitas foram em número de 115, ou seja, cerca de 35% do total observado. Na população da mata Santa Elisa foram observadas em apenas uma planta, também em pequena proporção. As flores "hermafroditas" são protogínicas, observando-se os estigmas totalmente expandidos, enquanto as anteras ainda se encontravam fechadas, com os filetes curvados para o centro da flor. Como a maior parte das flores "hermafroditas" não possui óvulo, são, na verdade, funcionalmente masculinas.

Considerando-se a proporção das flores masculinas, femininas e "hermafroditas" e a sua variação ao longo da estação reprodutiva, nas duas populações, foram estabelecidas quatro categorias sexuais: (1) plantas femininas, que só produziram flores femininas durante todo o período de observação; (2) plantas femininas preferenciais, que produziram flores femininas, mas também flores masculinas, eventualmente e em pequena porcentagem; (3) plantas hermafroditas crípticas, que iniciaram a estação reprodutiva produzindo flores masculinas predominante ou exclusivamente e depois passaram a produzir flores femininas e (4) plantas masculinas preferenciais, que produziram quase que somente flores masculinas, mas também podiam produzir esporadicamente flores femininas em pequena proporção. O termo "hermafroditas crípticas", aqui utilizado, se baseia em CRUDEN & LLOYD (1995), que se referem desta maneira às plantas que mudam de sexo e nas quais seu caráter hermafrodita se encontra "encoberto". As plantas hermafroditas crípticas de *T. micrantha* mudam a sua expressão sexual ao longo da mesma estação reprodutiva. Estes indivíduos podem começar a floração como exclusivamente masculinos, passando depois a totalmente femininos, através de uma fase monóica. Ou podem iniciar o período reprodutivo como monóicos, com flores masculinas predominantes, e depois passarem a produzir flores femininas predominantes. A mesma planta pode iniciar a floração como masculina em um ano e no ano seguinte, como monóica.

A seguir, estão ilustrados alguns exemplos destas categorias sexuais das árvores da mata Santa Genebra. Na Figura 3 está representada a árvore feminina preferencial, podendo-se observar que uma única vez esta planta produziu flores masculinas. Nas Figuras 4 a 9 estão ilustradas algumas das plantas hermafroditas crípticas. Nota-se que cada indivíduo comporta-se de modo particular, dentro do padrão geral de alternância sexual. Na Figura 10

temos a planta masculina preferencial, que apresentou alguns episódios de produção de flores femininas, sempre inferiores a 10%. As árvores femininas não estão representadas, pois a porcentagem de produção de flores femininas foi sempre constante e igual a 100%.

Figura 3 - Produção de flores pela árvore feminina preferencial de *T. micrantha* da população da mata Santa Genebra (Campinas, SP). Em negro, as flores femininas e as masculinas em hachurado.

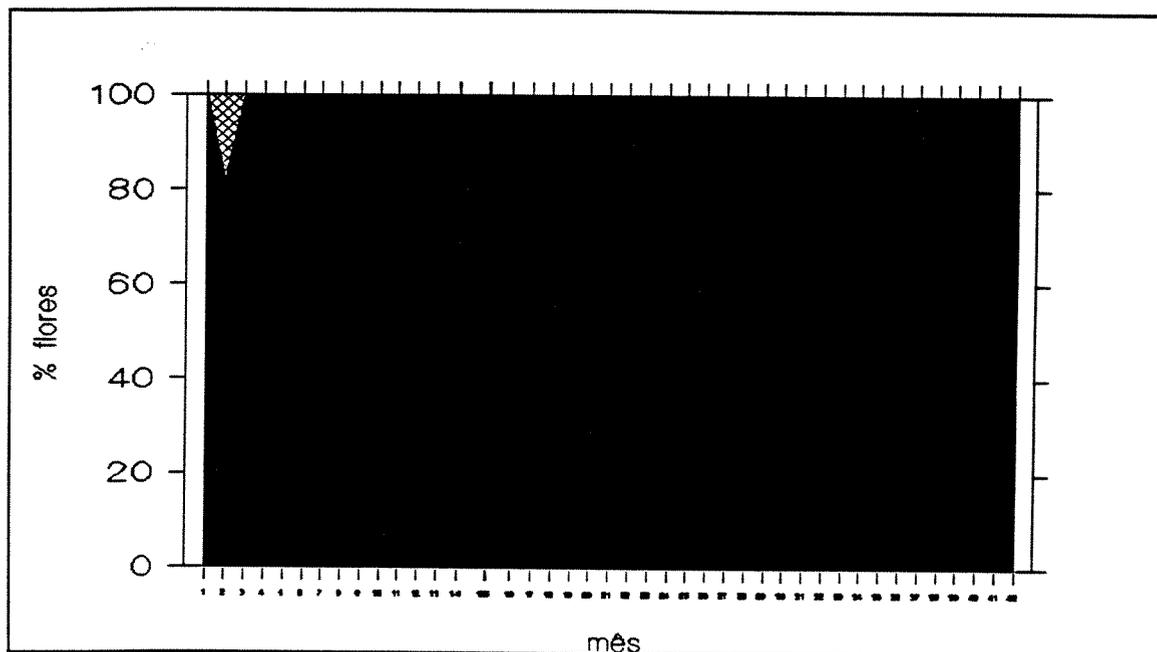


Figura 4 - Produção de flores por árvore hermafrodita críptica de *T. micrantha* da população da mata Santa Genebra (Campinas, SP). Em negro, as flores femininas, as masculinas em hachurado e as "hermafroditas" em branco.

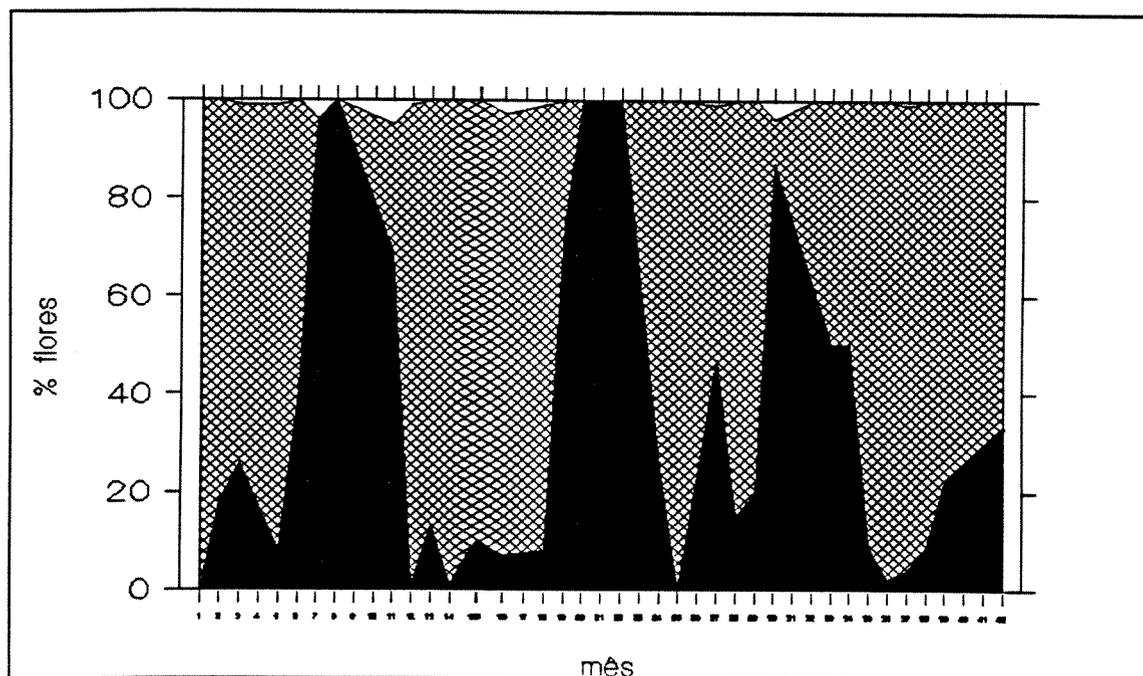


Figura 5 - Produção de flores por árvore hermafrodita críptica de *T. micrantha* da população da mata Santa Genebra (Campinas, SP). Em negro, as flores femininas, as masculinas em hachurado e as "hermafroditas" em branco.

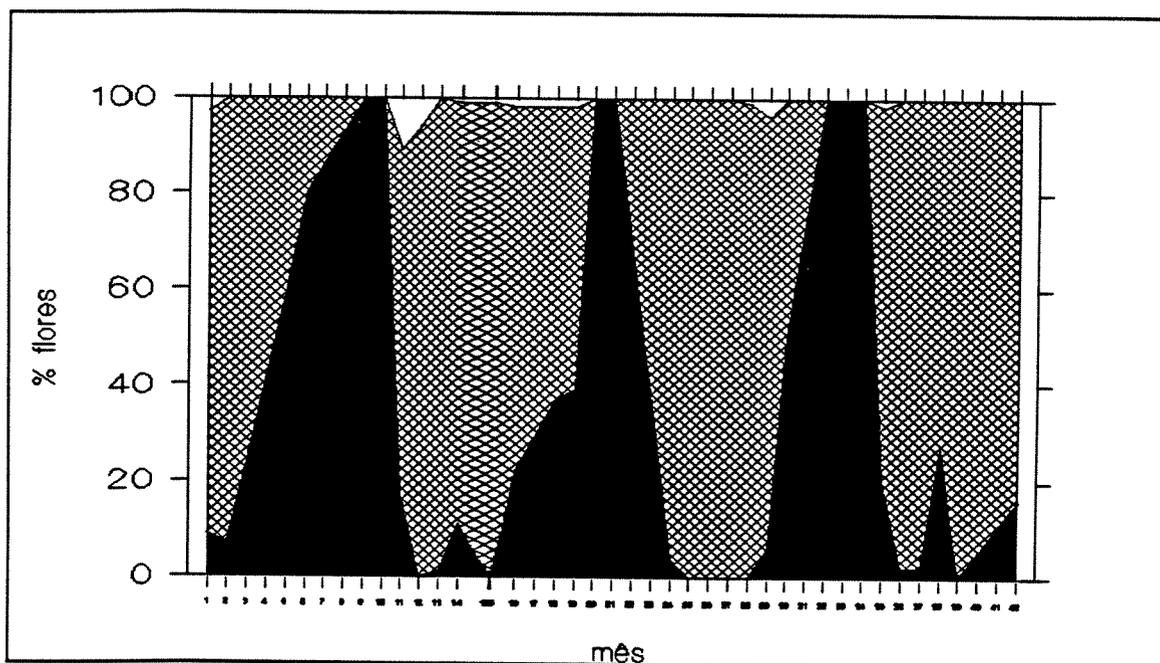


Figura 6 - Produção de flores por árvore hermafrodita críptica de *T. micrantha* da população da mata Santa Genebra (Campinas, SP). Em negro, as flores femininas, as masculinas em hachurado e as "hermafroditas" em branco.

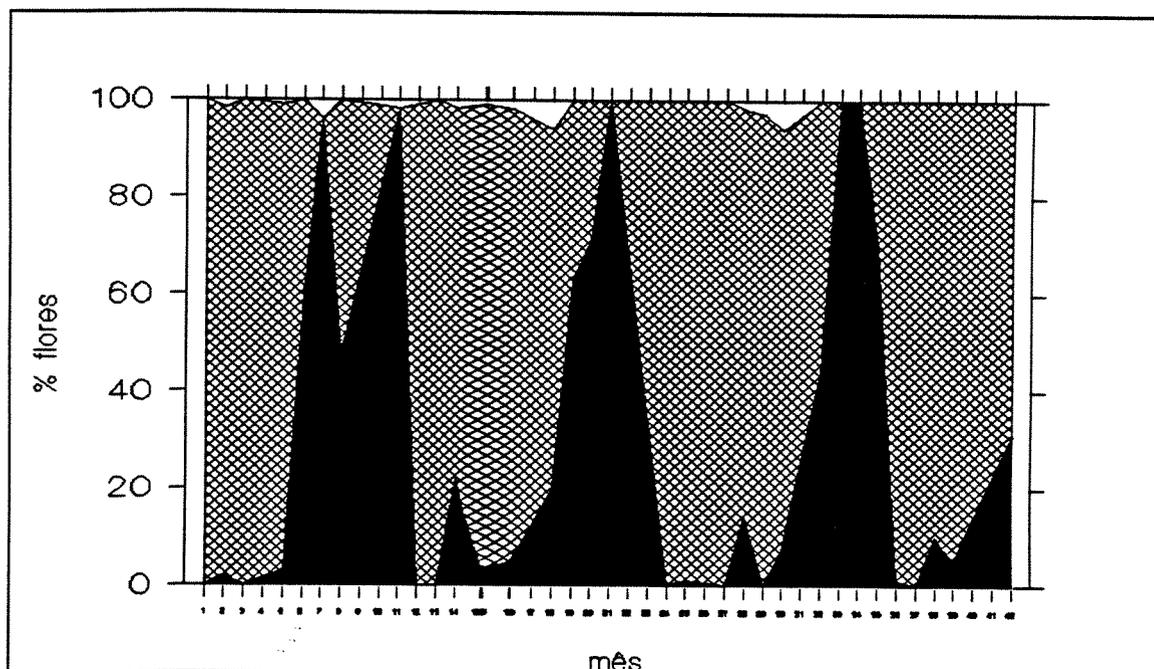


Figura 7 - Produção de flores por árvore hermafrodita críptica de *T. micrantha* da população da mata Santa Genebra (Campinas, SP). Em negro, as flores femininas, as masculinas em hachurado e as "hermafroditas" em branco.

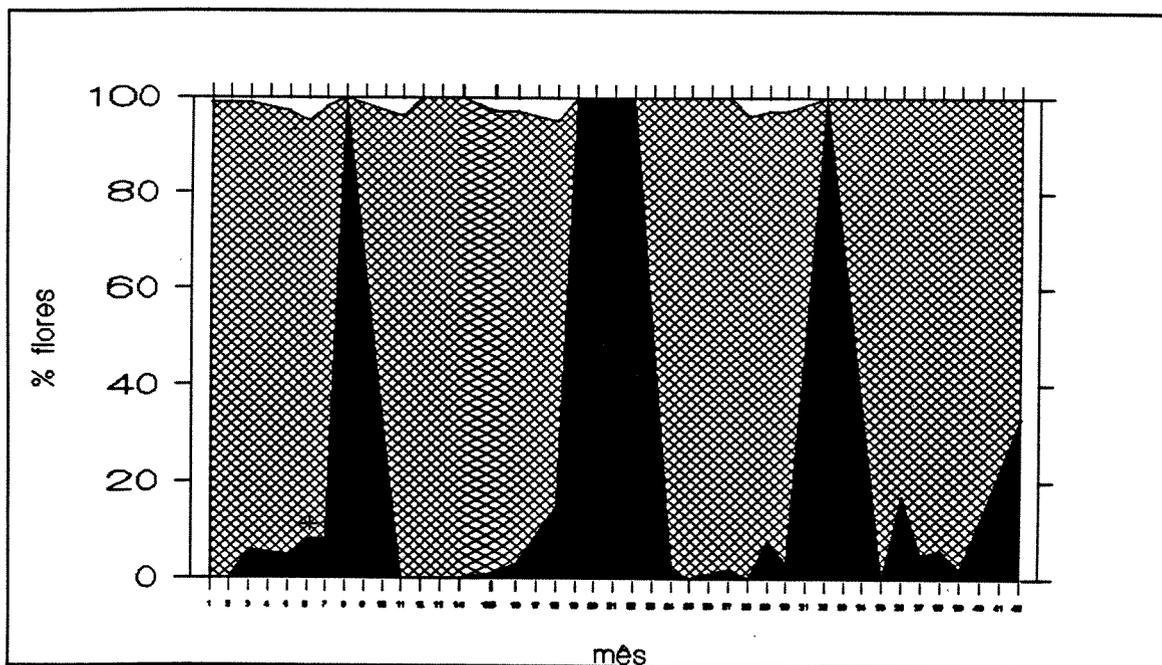


Figura 8 - Produção de flores por árvore hermafrodita críptica de *T. micrantha* da população da mata Santa Genebra (Campinas, SP). Em negro, as flores femininas, as masculinas em hachurado e as "hermafroditas" em branco.

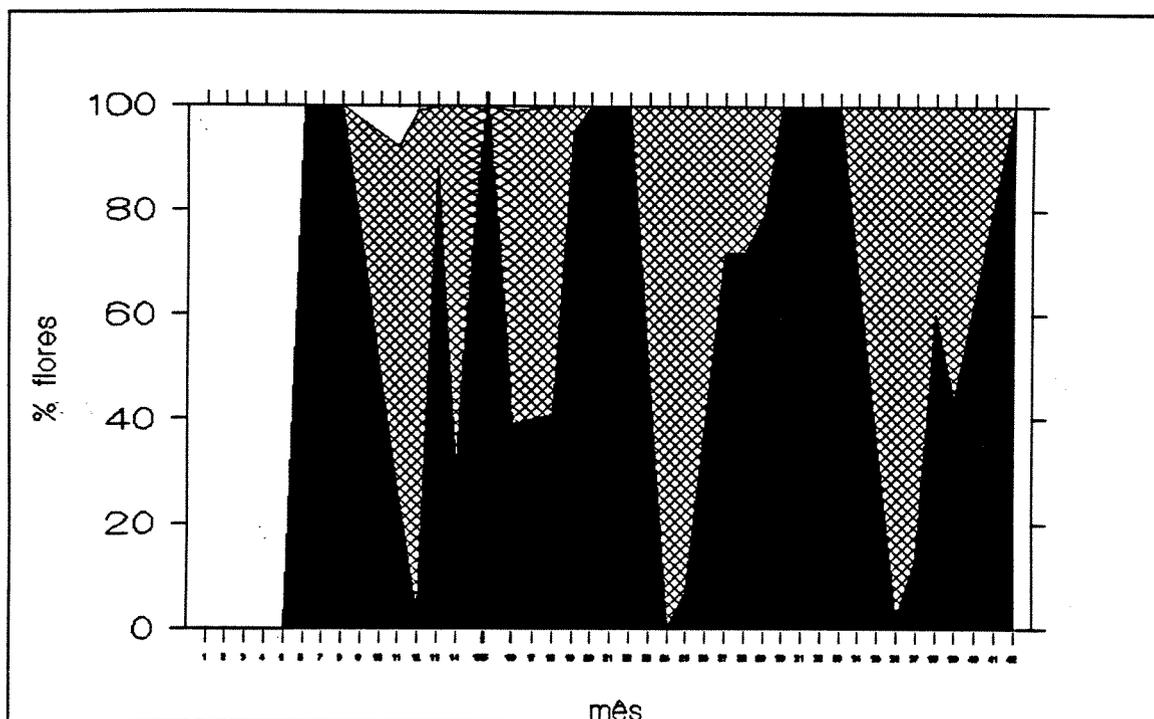


Figura 9 - Produção de flores por árvore hermafrodita críptica de *T. micrantha* da população da mata Santa Genebra (Campinas, SP). Em negro, as flores femininas, as masculinas em hachurado e as "hermafroditas" em branco.

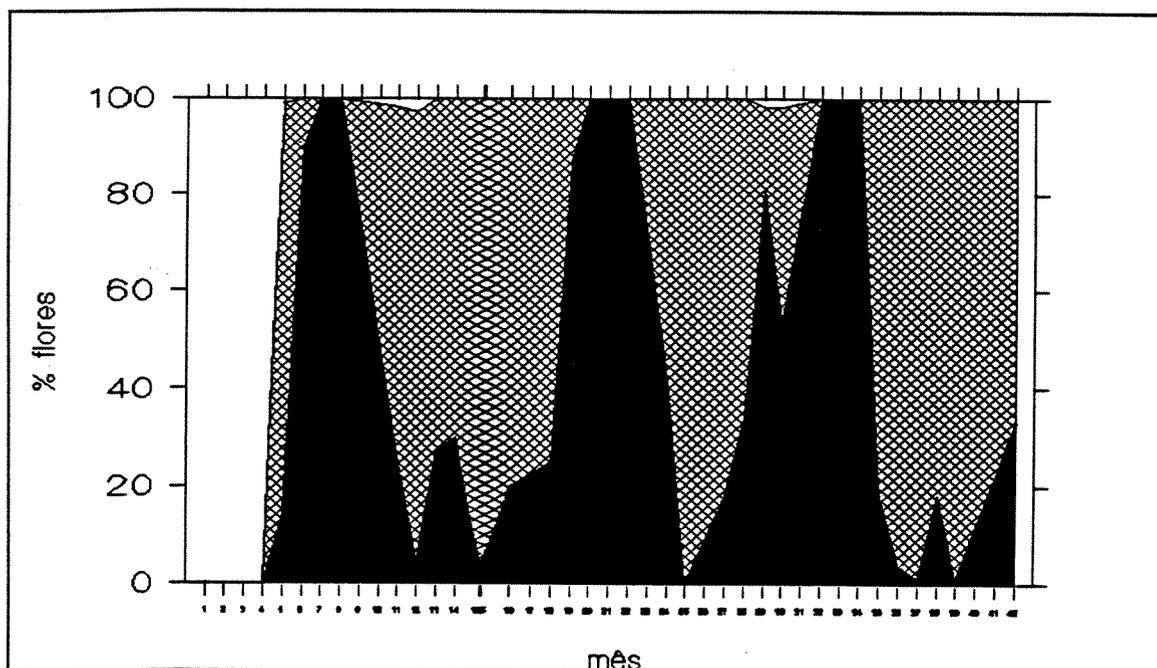
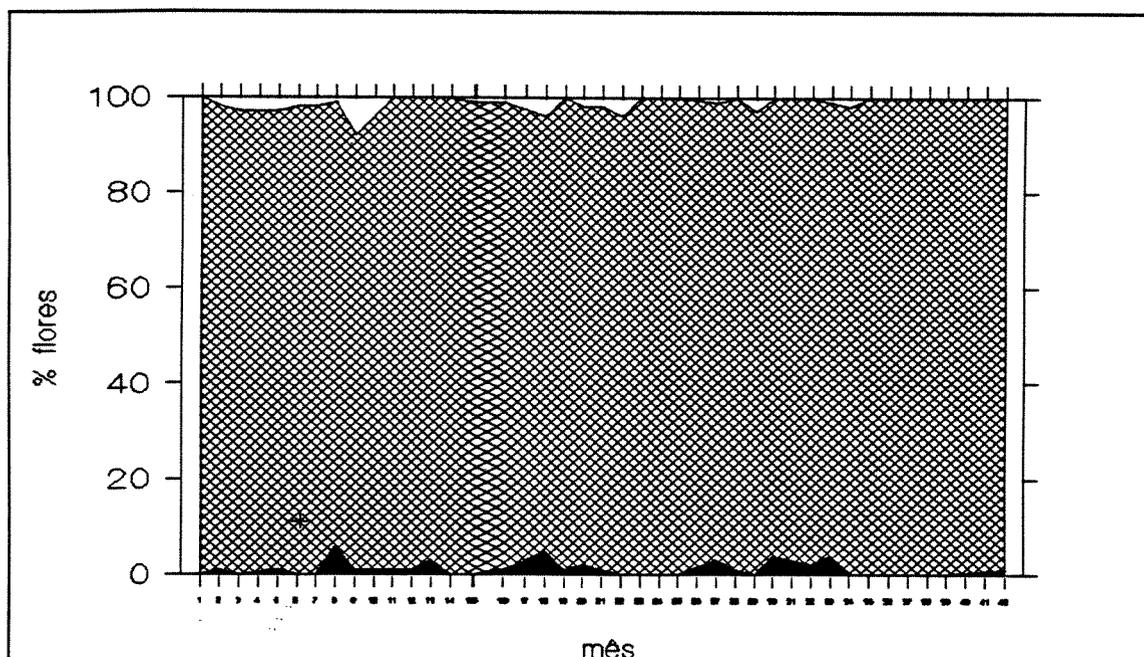


Figura 10 - Produção de flores pela árvore masculina preferencial de *T. micrantha* da população da mata Santa Genebra (Campinas, SP). Em negro, as flores femininas, as masculinas em hachurado e as "hermafroditas" em branco.



Na mata Santa Elisa foram observados os mesmos quatro fenótipos sexuais encontrados na população da mata Santa Genebra. A seguir estão ilustrados alguns exemplos destas categorias sexuais. Na Figura 11 está representada uma das árvores femininas preferenciais, cujo episódio de produção de flores masculinas atingiu 24% em dezembro de 1992. Entre julho e outubro a árvore não floresceu. Nas Figuras 12 a 14, estão representadas as plantas hermafroditas crípticas. Pode-se observar que a proporção de flores femininas e masculinas varia entre as árvores, como já notado na população da mata Santa Genebra. Na Figura 15, temos a planta masculina preferencial, que apresentou alguns episódios de produção de flores femininas, um dos quais atingiu cerca de 60%.

Figura 11 - Produção de flores por árvore feminina preferencial de *T. micrantha* da população da mata Santa Elisa (Campinas, SP). Em negro, as flores femininas e as masculinas em hachurado.

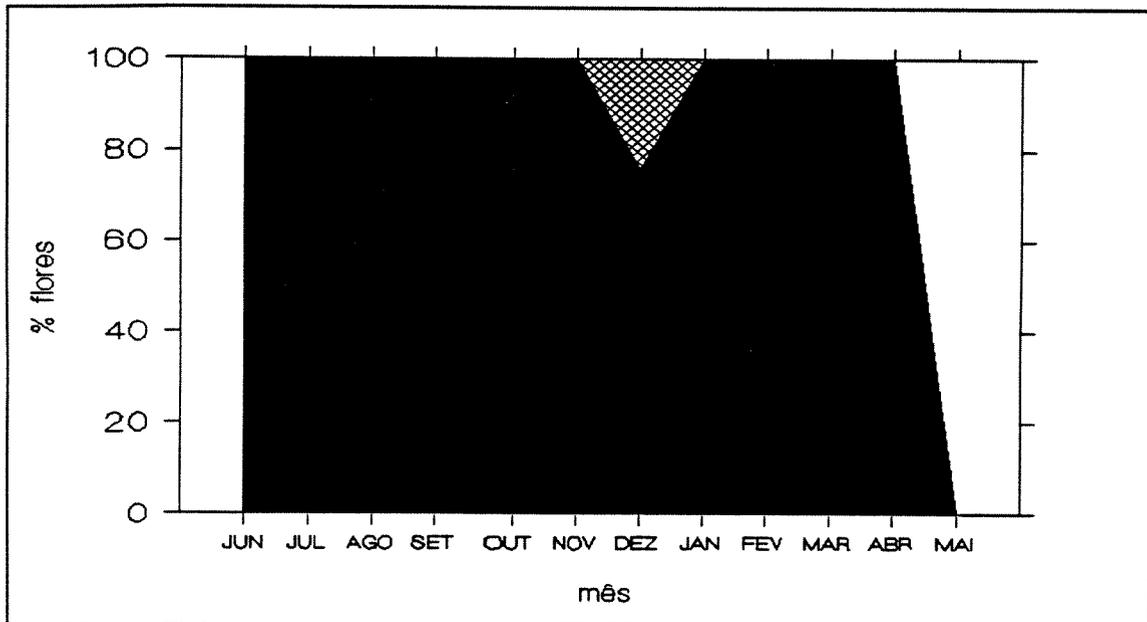


Figura 12 - Produção de flores por árvore hermafrodita críptica de *T. micrantha* da população da mata Santa Elisa (Campinas, SP). Em negro, as flores femininas e as masculinas em hachurado.

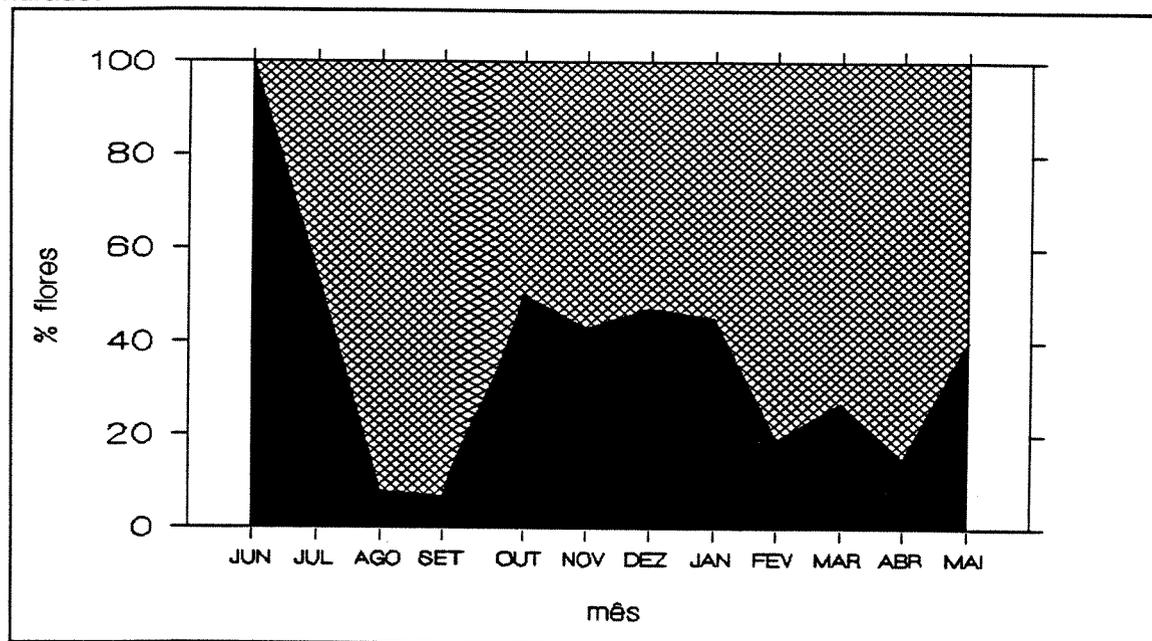


Figura 13 - Produção de flores por árvore hermafrodita críptica de *T. micrantha* da população da mata Santa Elisa (Campinas, SP). Em negro, as flores femininas, as masculinas em hachurado e as "hermfroditas" em branco.

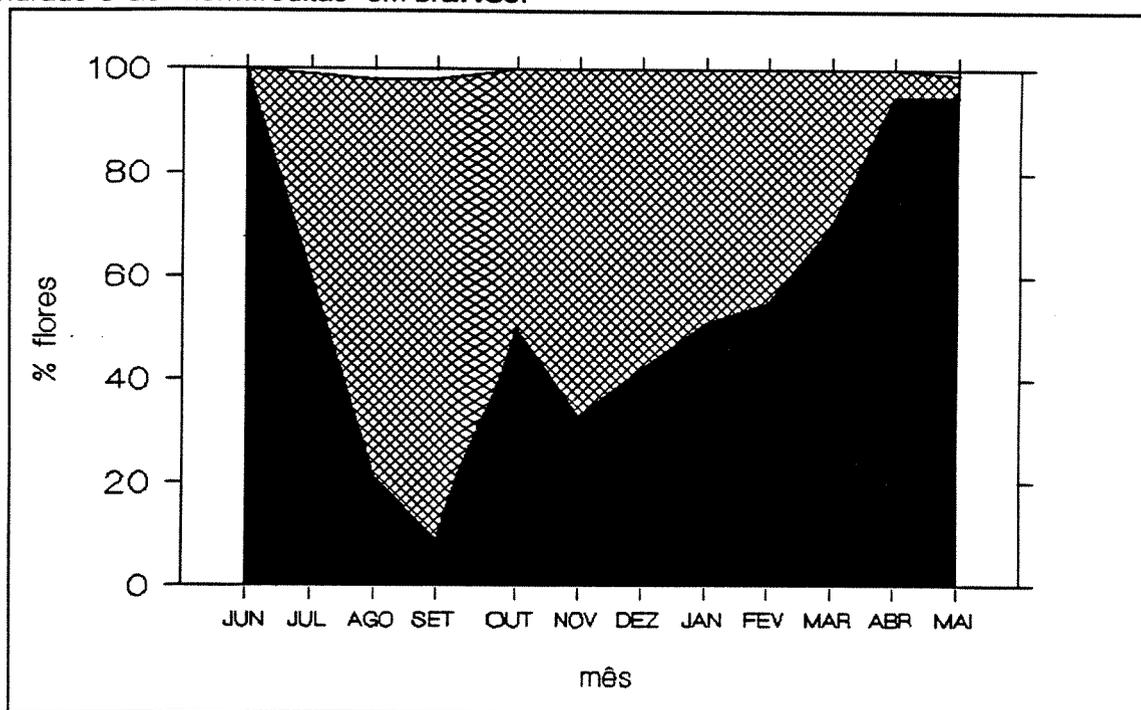


Figura 14 - Produção de flores por árvore hermafrodita oscilante de *T. micrantha* da população da mata Santa Elisa (Campinas, SP). Em negro, as flores femininas e as masculinas em hachurado.

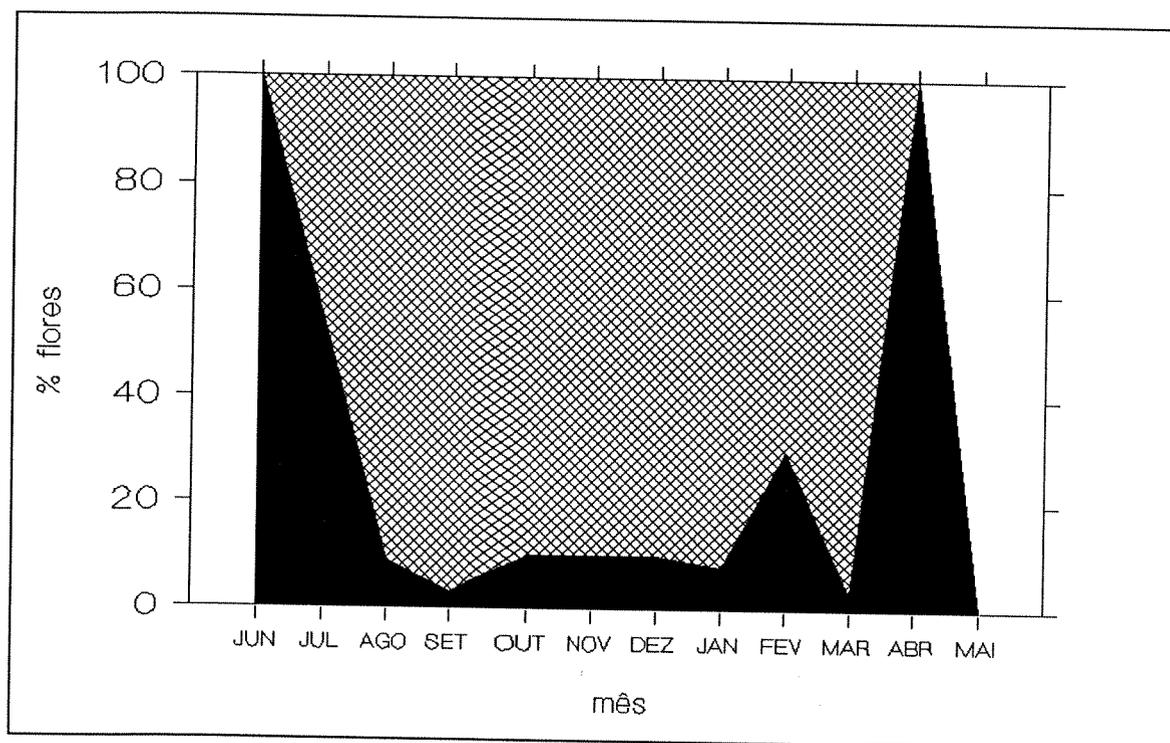
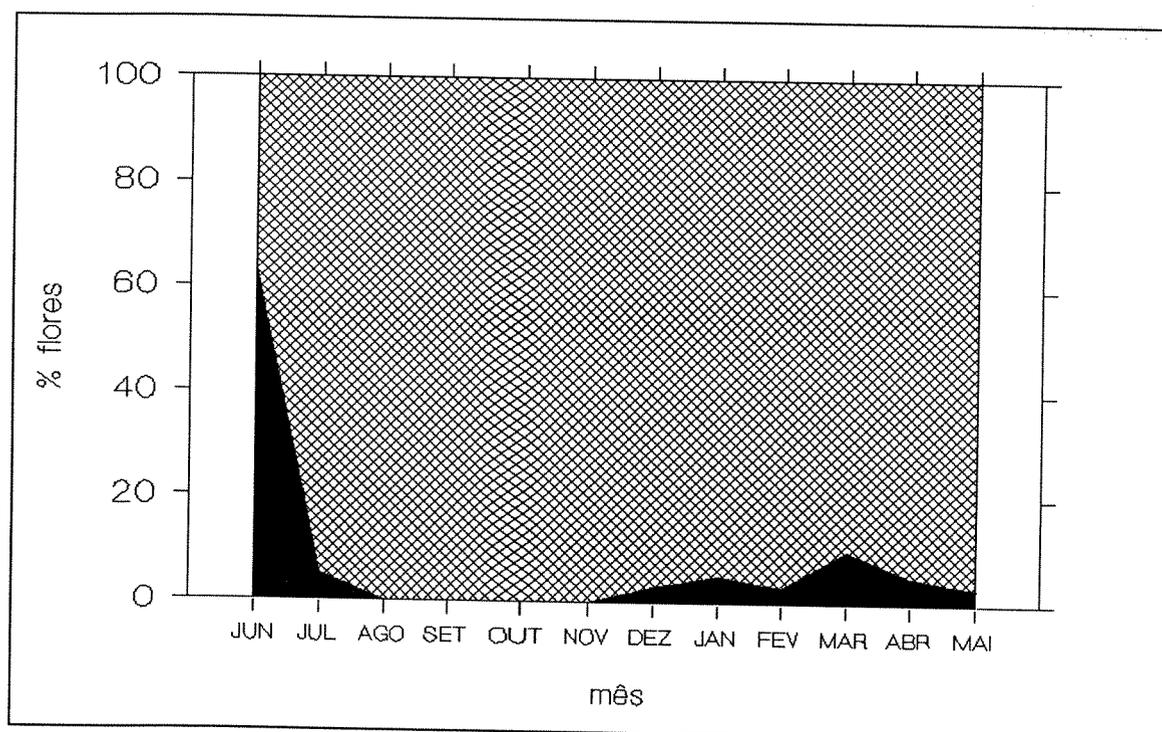


Figura 15 - Produção de flores pela árvore masculina preferencial de *T. micrantha* da população da mata Santa Elisa (Campinas, SP). Em negro, as flores femininas e as masculinas em hachurado.



Os quatro fenótipos ou categorias sexuais descritos acima foram observados nas duas populações estudadas. A distribuição destas categorias sexuais na população da mata Santa Genebra está discriminada abaixo, na Tabela 1:

Tabela 1 - Proporção de plantas femininas, feminina preferencial, hermafroditas crípticas e masculina preferencial de *T. micrantha*, na população da mata Santa Genebra (Campinas, SP).

Categorias	Nº. de plantas	Porcentagem
Femininas constantes	30	60%
Feminina preferencial	1	2%
Hermafrod.crípticas	18	36%
Mascul. preferencial	1	2%
Total	50	100%

Observa-se que as plantas femininas compõem mais da metade da população amostrada. Foi encontrada uma única planta feminina preferencial, que produziu flores masculinas uma única vez (outubro de 1986), em 32 meses de observações, numa proporção que atingiu 18% (Figura 3). As plantas femininas geralmente não produzem flores "hermafroditas", assim como a feminina preferencial. Apenas uma árvore feminina, das 30 observadas, produziu uma flor "hermafrodita", uma única vez (dezembro de 1988), em 21 meses de observações.

As árvores hermafroditas crípticas podem produzir 100% de flores masculinas até 100% de flores femininas e não mostram um padrão constante de variação de uma estação reprodutiva para outra. As flores "hermafroditas" ocorrem especialmente nestas plantas. Das 18 plantas hermafroditas crípticas, 17 produziram, esporadicamente, flores "hermafroditas".

Na planta masculina preferencial a produção de flores masculinas foi sempre maior que 90%. Esta planta também produziu flores "hermafroditas", numa proporção de até 8%, além das flores femininas, cujo máximo atingiu 6% (Figura 10).

A porcentagem acumulada da floração feminina, nas plantas femininas e na feminina preferencial da mata Santa Genebra, está representada na Figura 16. A porcentagem acumulada da floração masculina, das plantas hermafroditas crípticas e da masculina preferencial está representada na Figura 17.

Figura 16 - Porcentagem acumulada da produção de flores femininas pelas plantas femininas e pela feminina preferencial de *T. micrantha*, na população da mata Santa Genebra (Campinas, SP).

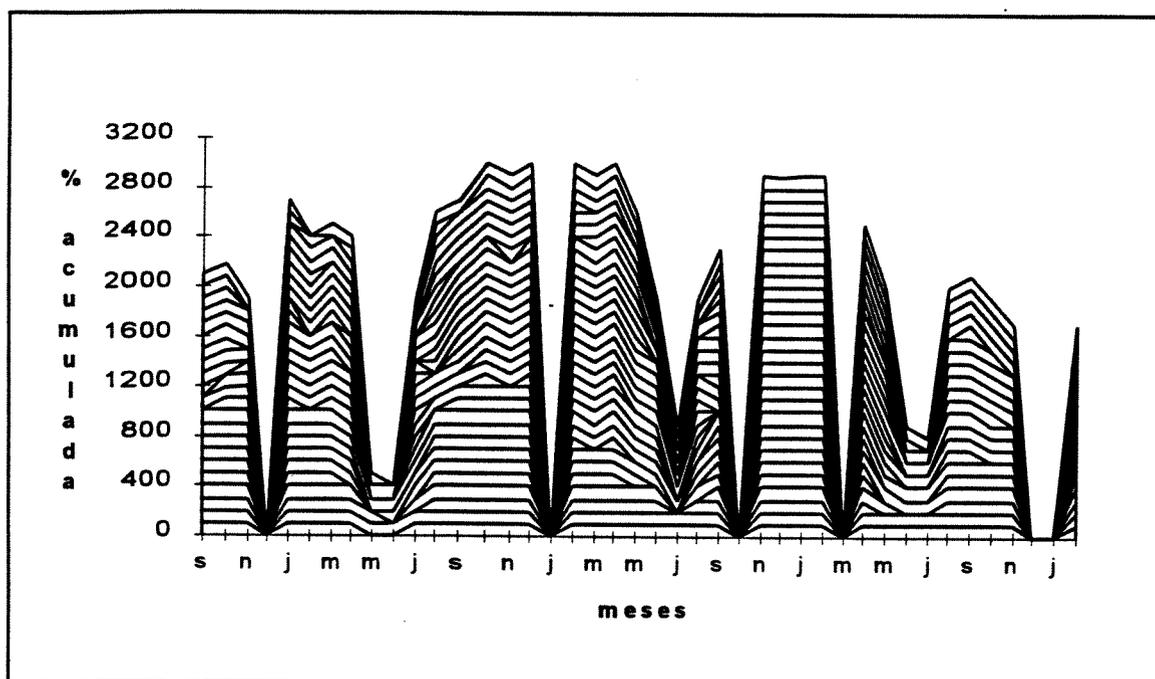
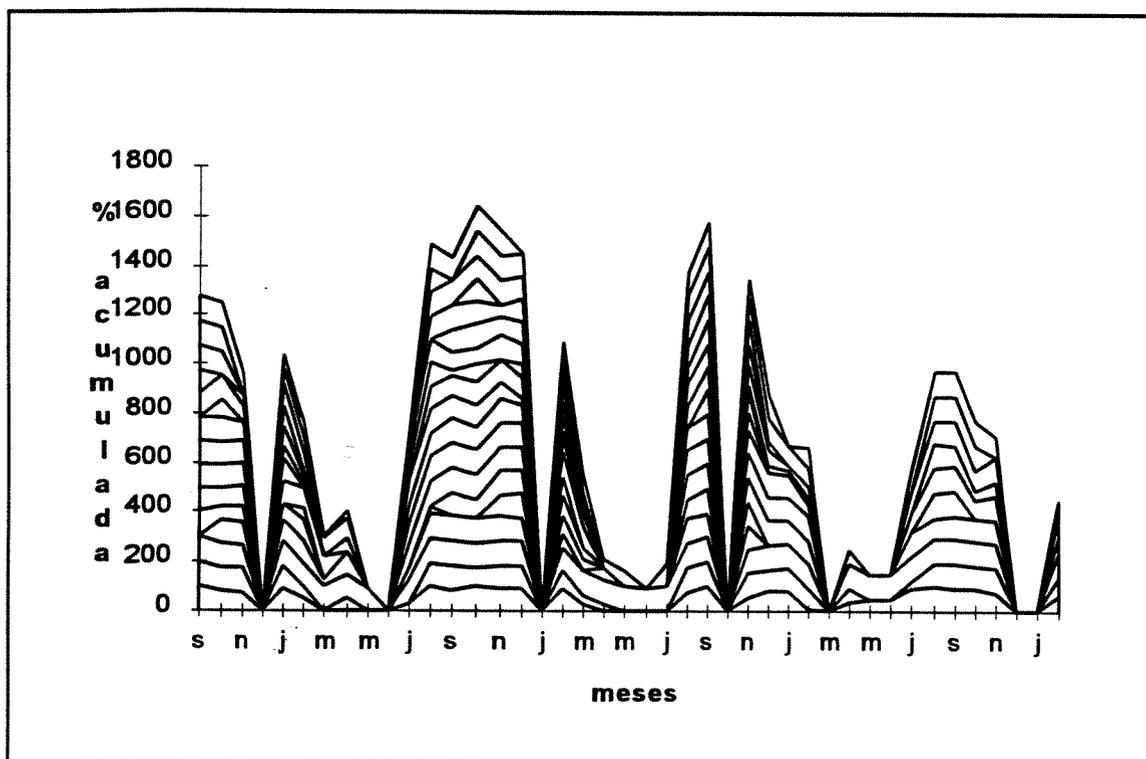


Figura 17 - Porcentagem acumulada da produção de flores masculinas pelas plantas hermafroditas crípticas e masculina preferencial de *T. micrantha* da população da mata Santa Genebra (Campinas, SP).



As porcentagens relativas das quatro categorias sexuais também encontradas na população da mata Santa Elisa estão discriminadas na Tabela 2.

Tabela 2 - Proporção de plantas femininas, femininas preferenciais, hermafroditas crípticas e masculina preferencial de *T. micrantha*, na população da mata Santa Elisa (Campinas, SP)

Categorias	Nº. de plantas	Porcentagem
Femininas	16	53,4%
Femin. preferenciais	2	6,7%
Hermafrod. crípticas	11	36,6%
Mascul. preferencial	1	3,3%
Total	30	100%

Nota-se que também nesta população as plantas femininas correspondem a mais da metade dos indivíduos. Duas árvores se comportaram como femininas preferenciais e cada uma delas apresentou um único episódio de produção de flores masculinas, que atingiu 7% (novembro de 1991) e 24% (dezembro de 1991 - Figura 11). Nenhuma destas plantas produziu flores "hermafroditas".

Como na população da mata Santa Genebra, também aqui as plantas hermafroditas crípticas têm uma proporção muito variável de flores femininas e masculinas. Podem iniciar a estação reprodutiva produzindo 100% de flores masculinas e depois passarem a totalmente femininas ou produzirem flores femininas desde o início, numa condição monóica, e depois se tornarem femininas. As flores "hermafroditas" foram observadas em uma única planta hermafrodita críptica, numa taxa muito baixa (1-2% - Figura 13), nos meses de agosto e setembro de 1991 e em maio de 1992. Na árvore masculina preferencial a produção de flores masculinas variou de 95-100%, com um único episódio (junho de 1991) de produção de flores femininas, que atingiu 63% (Figura 15).

A porcentagem acumulada da floração feminina, nas plantas femininas e preferenciais da mata Santa Elisa, está representada na Figura 18. A porcentagem acumulada da floração masculina, das plantas hermafroditas crípticas e da masculina preferencial está representada na Figura 19.

Figura 18 - Porcentagem acumulada da produção de flores femininas pelas plantas femininas e pelas femininas preferenciais de *T. micrantha* da população da mata Santa Elisa (Campinas, SP).

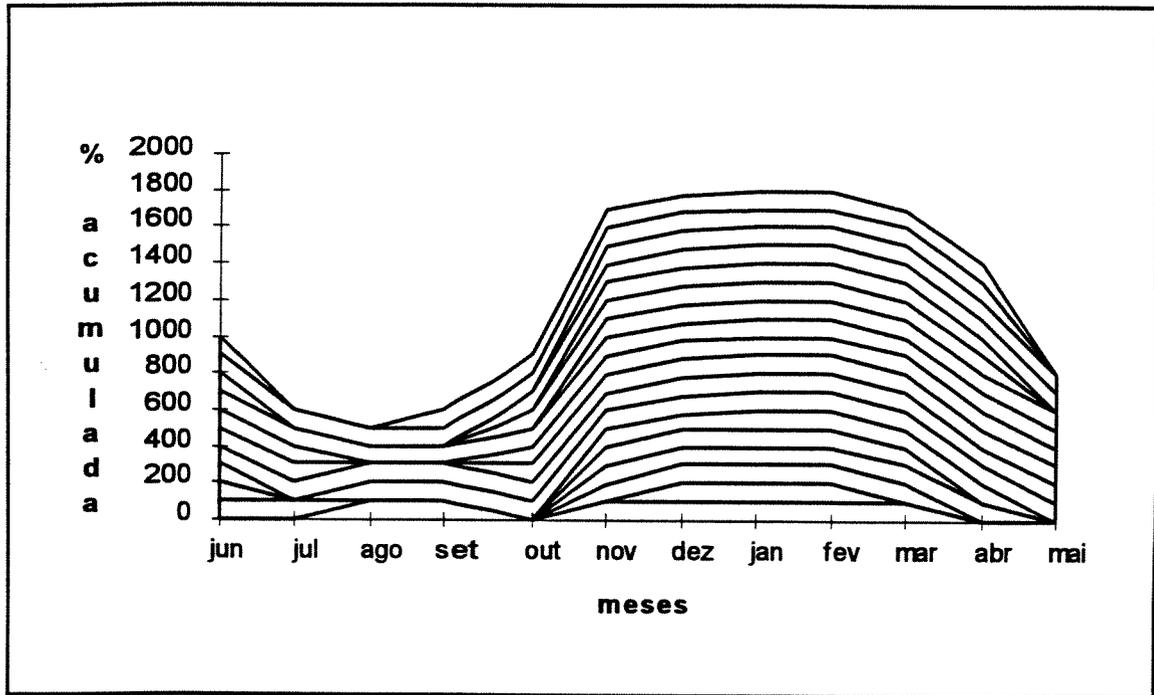
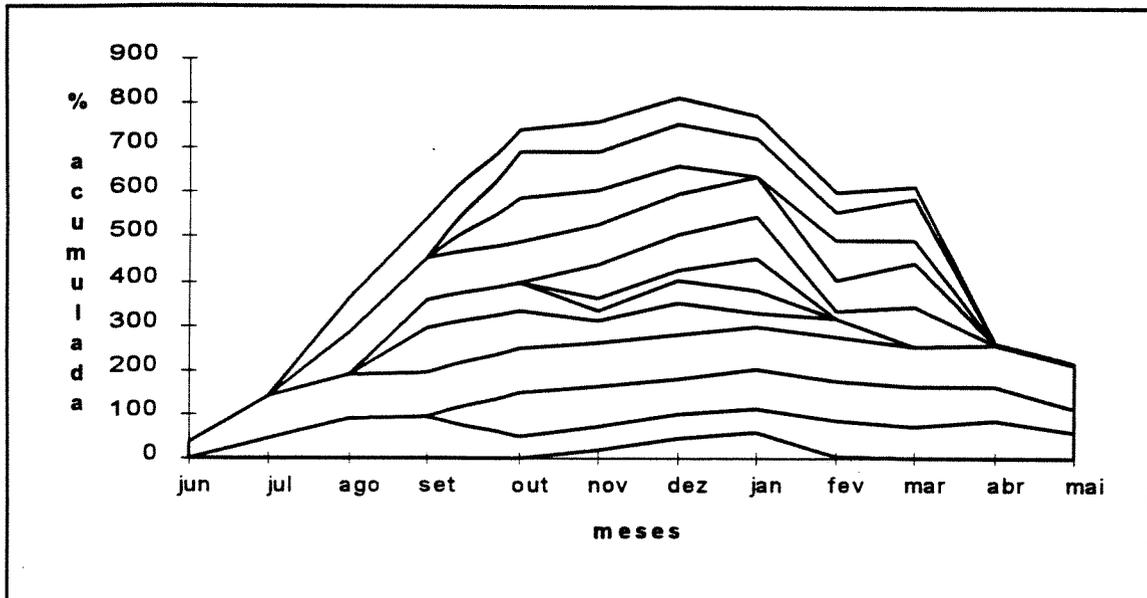
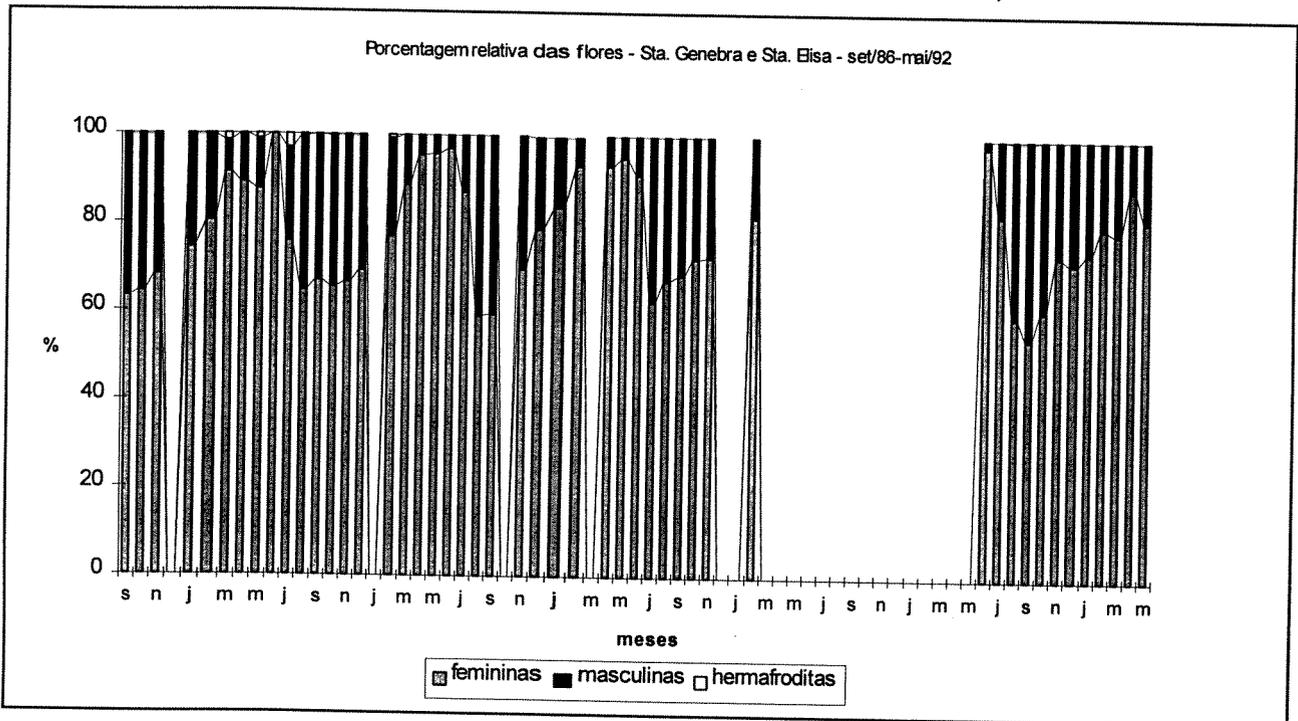


Figura 19 - Porcentagem acumulada da produção de flores masculinas pelas plantas hermafroditas crípticas e masculina preferencial de *T. micrantha* da população da mata Santa Elisa (Campinas, SP).



O conjunto dos dados para as duas populações está representado na Figura 20, onde podemos observar a porcentagem relativa de flores femininas, masculinas e "hermafroditas" produzidas pelas plantas da mata Santa Genebra (setembro de 1986 a fevereiro de 1990) e da Santa Elisa (junho de 1991 a maio de 1992).

Figura 20 - Proporção relativa de flores femininas, masculinas e hermafroditas de *T. micrantha* nas populações das matas Santa Genebra e Santa Elisa (Campinas, SP).



Pode-se notar que a porcentagem relativa das flores masculinas geralmente diminui a partir de outubro (1986, 1988, 1991), às vezes em novembro (1987) ou em agosto (1989) e que o padrão observado na população da mata Santa Elisa é semelhante ao encontrado na mata Santa Genebra.

2. Distribuição temporal e espacial das árvores na mata Santa Elisa

O mapeamento das 36 árvores que foram amostradas na população da mata Santa Elisa está representado nas Figuras 21 a 24, juntamente com a sua produção mensal de flores femininas e masculinas. Estão representadas nas figuras apenas as árvores em floração e, em negro, a porcentagem relativa de flores masculinas para cada planta. Nas figuras estão

representadas também as árvores para as quais não havia 12 meses de observações contínuas e que, por esta razão, não entraram na análise da determinação sexual.

Figura 21 - Distribuição espacial e produção de flores pelas árvores de *T. micrantha* da população da mata Santa Elisa (Campinas, SP) - Junho de 1991.

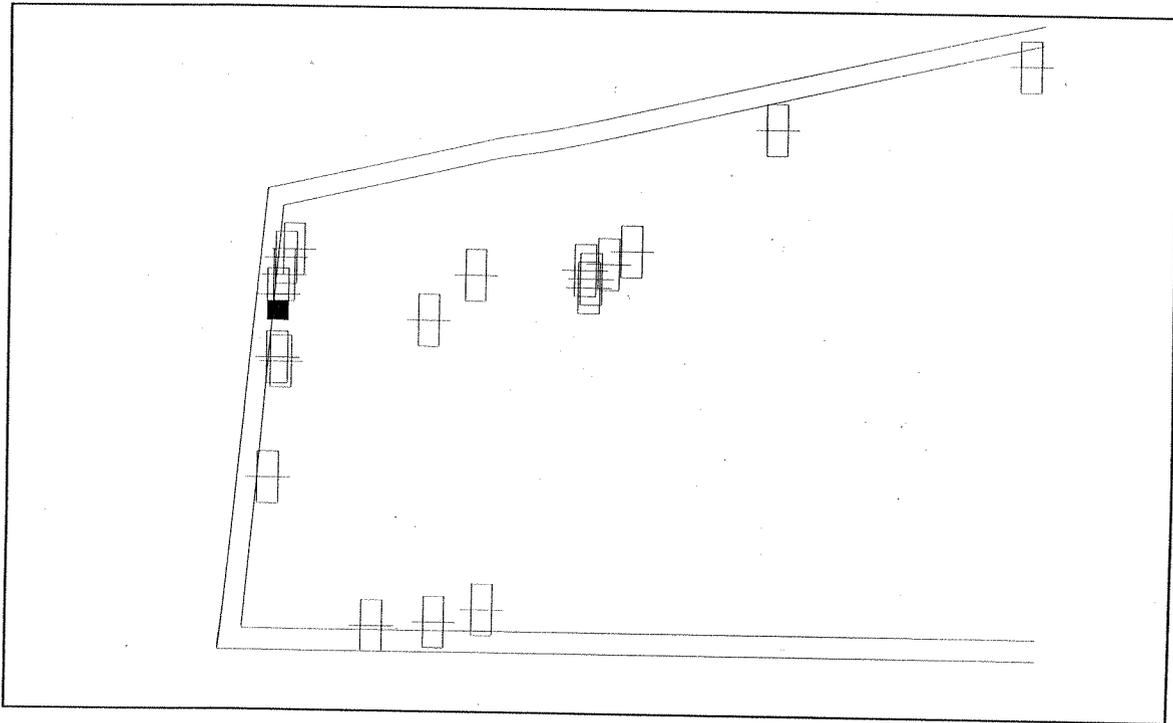


Figura 22 - Distribuição espacial e produção de flores pelas árvores de *T. micrantha* da população da mata Santa Elisa (Campinas, SP) - Setembro de 1991.

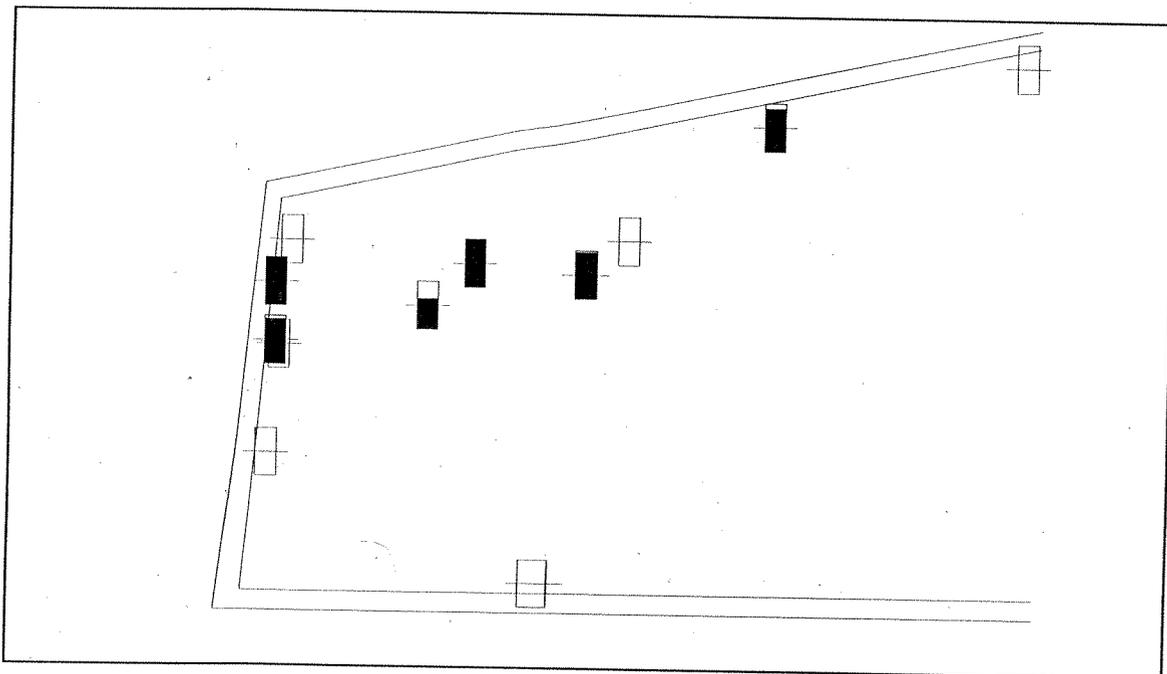


Figura 23 - Distribuição espacial e produção de flores pelas árvores de *T. micrantha* da população da mata Santa Elisa (Campinas, SP) - Dezembro de 1991.

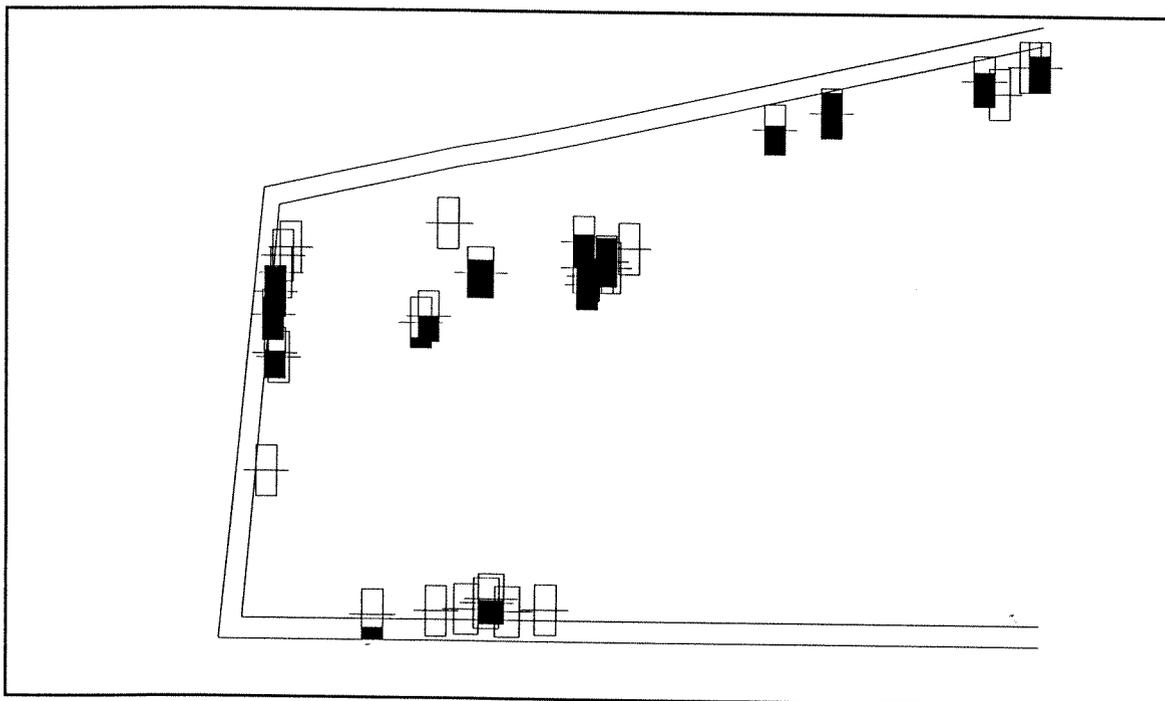
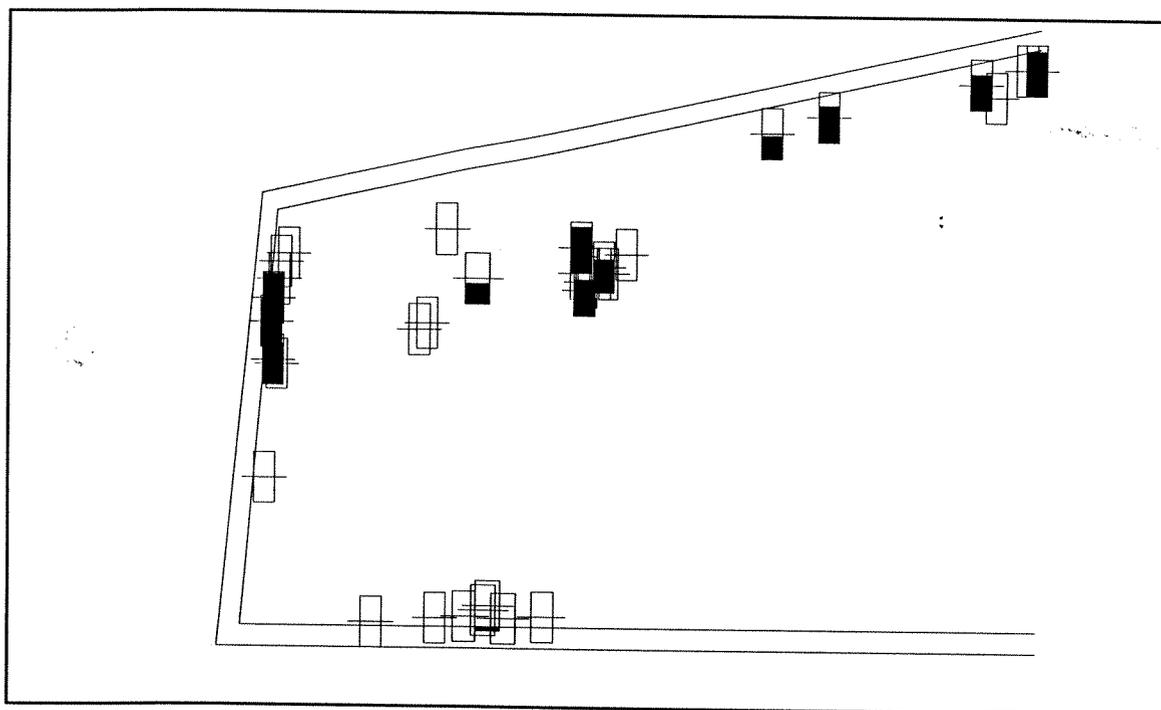


Figura 24 - Distribuição espacial e produção de flores pelas árvores de *T. micrantha* da população da mata Santa Elisa (Campinas, SP) - Fevereiro de 1992.



Observa-se na Figura 21, correspondente ao mês de junho, que apenas a planta masculina preferencial estava produzindo flores estaminadas, numa porcentagem igual a 40%. Todas as outras árvores em floração estavam produzindo apenas flores femininas.

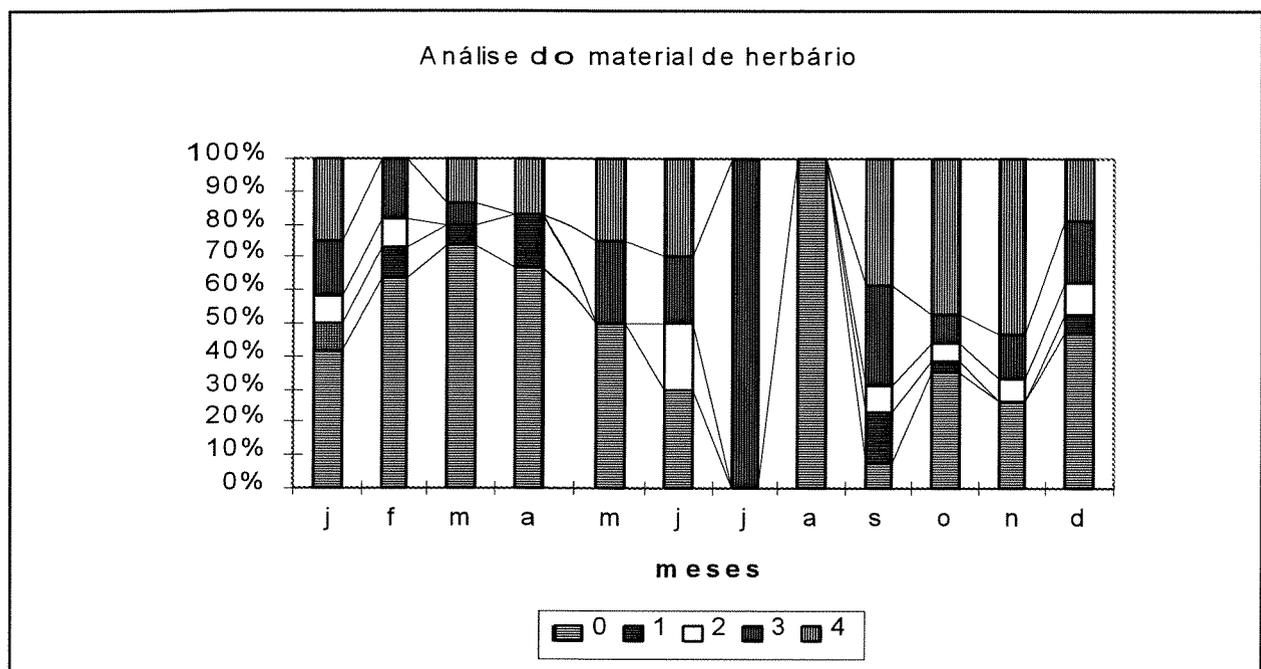
3. Amostragem de outras populações de *T. micrantha*

Os resultados da análise do material de herbário estão representados na Figura 25. Pode-se observar um padrão de variação na produção de flores femininas e masculinas semelhante ao encontrado nas populações das matas Santa Genebra e Santa Elisa.

Cerca de 26% do material analisado foi coletado entre os meses de janeiro e março, mas a maior parte, aproximadamente 58%, foi coletada entre setembro e dezembro.

Nota-se que a proporção relativa de flores masculinas (que correspondem mais estreitamente às categorias 2, 3 e 4) oscila ao longo do ano, sendo maior em setembro e depois diminuindo significativamente a partir de dezembro. No mês de julho um único material foi encontrado com flor (flores masculinas predominantes, categoria 3) e em agosto, apenas dois materiais (apenas flores femininas, categoria 0).

Figura 25- Análise de material de herbário de *T. micrantha*. Categorias sexuais: 0=apenas flores femininas, 1=flores femininas predominantes, 2=flores femininas e masculinas em igual proporção, 3=flores masculinas predominantes e 4=apenas flores masculinas.



II. DADOS CLIMÁTICOS PARA A REGIÃO DE CAMPINAS

Campinas é um local de clima quente, com temperatura média anual em torno de 20,3°C. As temperaturas médias anuais tendem a um aumento de aproximadamente 0,014°C, dentro da tendência secular de aumento da temperatura na região (MELLO et al. 1994).

O verão e o inverno são as estações com comportamento extremos: o verão é quente e chuvoso, com totais pluviométricos altos (em média 675,4mm) e temperatura média também alta (22,7°C). O inverno tem como principal característica a irregularidade das chuvas, cuja média é de cerca de 117,8mm, e temperatura em torno de 17,4°C. Aproximadamente 50% dos dias do verão são chuvosos, enquanto no inverno esta porcentagem é de apenas 14%. Julho e agosto são os meses com maior insolação média diária, pois a nebulosidade é pequena a maior parte do tempo, conforme dados da Seção de Climatologia Agrícola do Instituto Agrônomo de Campinas (Tabelas 3, 4 e 5, Figuras 26 e 27). A primavera é a segunda estação mais chuvosa, depois do verão, com 341,8mm de chuvas em média. O outono tem uma distribuição dos totais pluviométricos e do número de dias altamente irregular. A velocidade média do vento aumenta a partir de julho (2m/s), sendo de 2,5-2,7m/s entre setembro e novembro (Tabela 4) (MELLO et al. 1994).

Tabela 3 - Normais climatológicas de temperatura do ar (° C) para a região de Campinas (SP), no período de 1961 a 1990

Mes	Média comp.	Média max/min	Média máxima	Máxima absol.	Média mínima	Mínima absol.
Jan	23,0	24,0	29,2	35,5	18,9	12,6
Fev	23,3	24,4	29,7	35,1	19,1	13,6
Mar	22,9	23,9	29,3	34,4	18,5	10,6
Abr	21,0	22,0	27,5	32,9	16,5	3,8
Mai	18,7	19,7	25,3	30,8	14,0	0,2
Jun	17,3	18,3	24,3	30,0	12,3	1,0
Jul	17,3	18,2	24,5	31,1	11,9	0,2
Ago	18,9	19,8	26,5	35,0	13,2	0,6
Set	20,3	21,1	27,4	37,8	14,9	5,4
Out	21,3	22,2	28,1	37,0	16,3	9,0
Nov	22,1	23,0	28,6	37,8	17,3	10,0
Dez	22,5	23,4	28,4	35,0	18,3	11,6
Ano	20,7	21,7	27,4	37,8	15,9	0,2

Figura 26 - Frequência de chuvas (número de dias) e insolação (total de horas/mes) para a região de Campinas (SP), no período de setembro de 1986 a fevereiro de 1992.

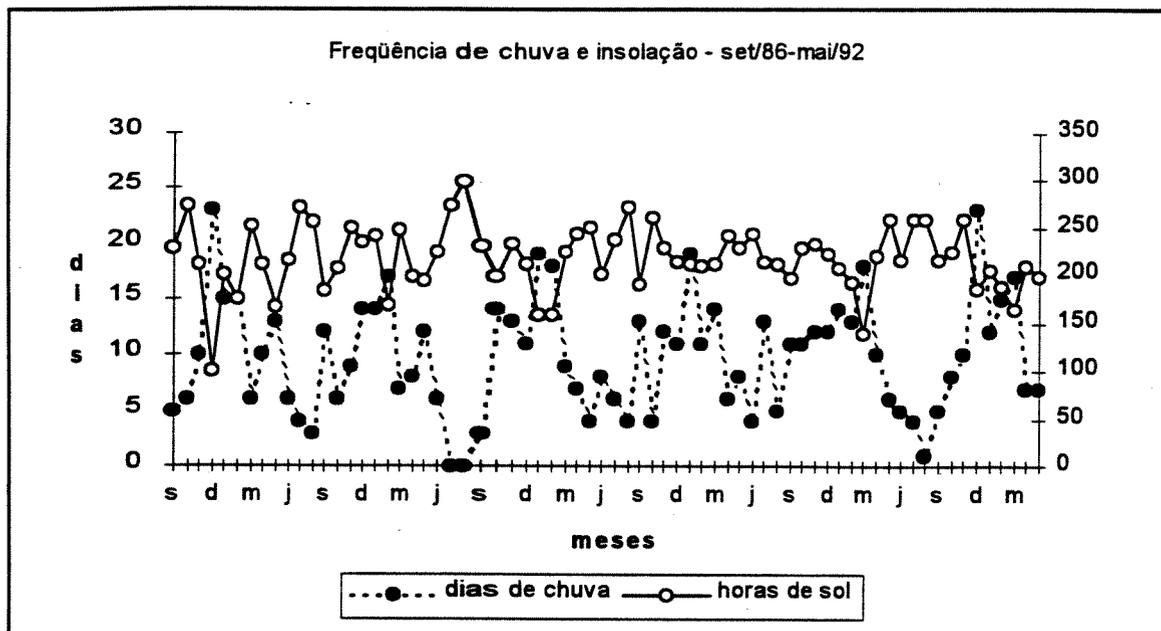


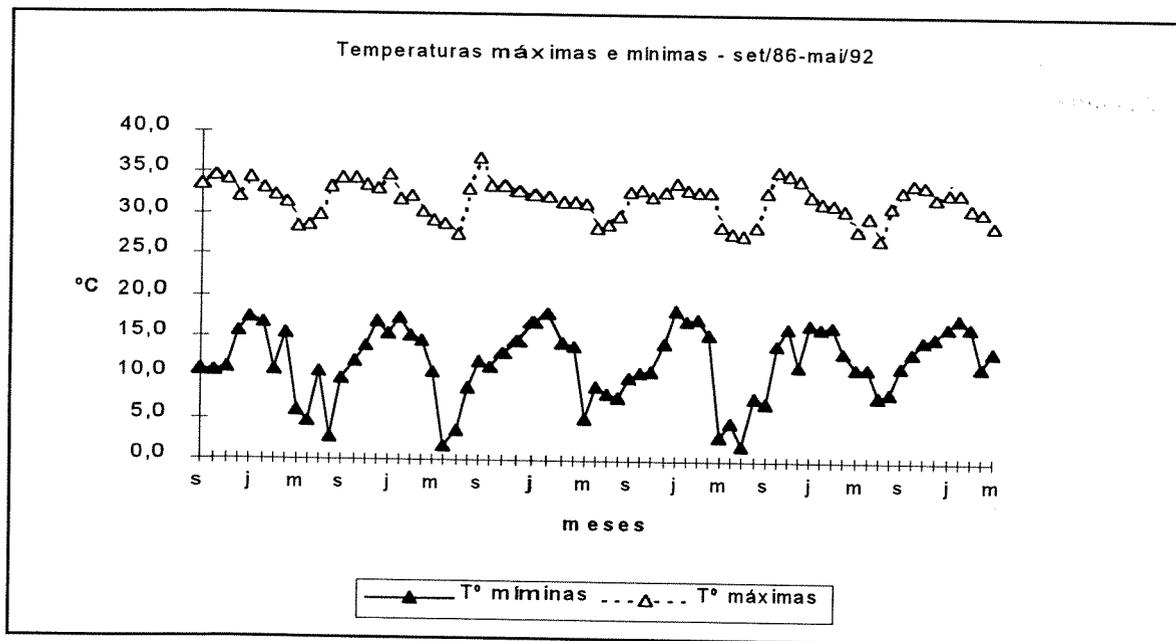
Tabela 4 - Normais climatológicas de vento, chuvas, umidade e insolação, para a região de Campinas, no período de 1961 a 1990.

Mes	Vento veloc. média (m/s)	Precipitação pluviométrica			Umidade relativa média (%)	Insolação média mensal (h)
		Total (mm)	Dias (nº)	Queda máxima diária		
Jan	1,7	240,2	16,2	138,2	77,0	203,1
Fev	1,6	190,9	13,5	104,2	76,9	194,4
Mar	1,7	147,3	11,2	108,3	76,1	221,9
Abr	1,9	71,0	6,4	65,6	74,8	233,9
Mai	1,5	65,1	6,0	66,5	74,1	231,1
Jun	1,4	48,7	5,0	74,4	72,5	222,1
Jul	2,0	36,8	4,2	65,0	68,0	248,0
Ago	2,2	37,4	4,3	46,1	64,6	247,0
Set	2,7	65,6	7,3	52,3	65,5	209,2
Out	2,7	123,6	10,1	106,1	69,2	220,2
Nov	2,5	137,5	11,4	71,0	70,8	220,0
Dez	2,1	217,1	16,1	82,2	76,2	191,7
Ano	2,0	1381,2	111,7	138,2	72,1	220,2

Tabela 5 - Cálculo do balanço hídrico (cad = 125mm), para a região de Campinas, no período de 1961 a 1990.

Mes	T°	Eto	Prec.	Saldo	NegAc	Armaz	ETr	Déficit	Exc.
Jan	24	121,3	240,2	118,9	0	125	121,3	0	118,9
Fev	24,4	109,7	190,7	81,2	0	125	109,7	0	81,2
Mar	23,9	109,8	147,3	37,5	0	125	109,8	0	37,5
Abr	22	81,9	71	-10,9	10,9	114,6	81,4	0,5	0
Mai	19,6	60,7	65,1	4,4	6,2	118,9	60,7	0	0
Jun	18,3	50	48,7	-1,3	7,5	117,7	49,9	0,1	0
Jul	18,2	48,3	36,8	-11,5	19,1	107,3	47,2	1,2	0
Ago	19,8	64	37,4	-26,6	45,7	86,7	58	6	0
Set	21	75,5	65,6	-9,9	55,5	80,2	72,2	3,3	0
Out	22,1	93,4	123,6	30,2	15,6	110,3	93,4	0	0
Nov	22,9	103,4	137,5	34,1	0	125	103,4	0	19,5
Dez	23,4	115,2	217,1	101,9	0	125	115,2	0	101,9
ano	21,6	1033,2	1381,2				1022,2	11	359

Figura 27 - Temperaturas máximas e mínimas (°C), durante o período de setembro de 1986 a fevereiro de 1992, na região de Campinas (SP).



III - SISTEMA DE POLINIZAÇÃO

As flores de *T. micrantha* possuem diversas características associadas à síndrome da anemofilia, tais como a sua disposição na periferia da copa; a ausência de atrativos para os polinizadores, como cor, néctar ou odor; perianto reduzido; estigmas longos e plumosos que ficam expostos acima do nível das sépalas e especializados na captura dos grãos de pólen; abertura explosiva das anteras, concomitante com a sua exposição acima do nível do perianto, resultando no lançamento ativo do pólen na atmosfera; grãos de pólen numerosos, pequenos e secos (Figuras 1 e 2). Estas características do pólen auxiliam na flutuação e na dispersão isolada de cada grão (FAEGRI & PIJL 1979, PROCTOR et al. 1996).

Nas flores masculinas abertas, as anteras se abrem uma de cada vez. Após todas as cinco anteras se abrirem, a flor cai. A abertura das anteras é explosiva e ocorre da seguinte maneira: no botão os filetes se encontram curvados para o centro da flor, de modo que a face ventral das anteras toca a base dos filetes. A rápida expansão do filete expõe a antera e, ao mesmo tempo, promove a súbita abertura das fendas longitudinais, arremessando os grãos de pólen para a atmosfera. Em geral, as anteras ficam vazias e o pólen que às vezes resta pode ser ainda “varrido” pelo vento, uma vez que as fendas se abrem de modo amplo, expondo as paredes internas das anteras (Figura 2B). Os grãos de pólen são pequenos e secos e, como será visto adiante, são produzidos em abundância e possuem alta viabilidade (Tabelas 6 e 7). Nas flores “hermafroditas” ocorre protoginia e o pólen somente é liberado, como descrito acima, após o ovário estar bem desenvolvido, mesmo quando não há óvulo no ovário.

Embora não tenham sido realizados testes experimentais, o conjunto das características do sistema de polinização, associado à distribuição agregada das populações de *T. micrantha*, indicam que a espécie se encaixa na síndrome da anemofilia, como outras espécies da família.

1. Viabilidade dos grãos de pólen e número médio por flor

Os resultados da análise da viabilidade dos grãos de pólen e a contagem do número médio de grãos por flor estão discriminados nas Tabelas 6 e 7.

Pode-se observar que a viabilidade do pólen é alta, pelo menos 80%, e não difere significativamente entre as plantas hermafroditas crípticas e a masculina preferencial. A média

de grãos por flor, cerca de 110.000, também representa uma taxa alta de produção de pólen pelas flores, podendo variar entre ca. de 88.000 a ca. de 135.000 grãos (Tabela 7).

Tabela 6 - Número e porcentagem de grãos de pólen viáveis em plantas hermafroditas crípticas e na masculina preferencial (árvore 27) de *T. micrantha*, corados com carmim acético 1,2% (Mata Santa Elisa - Campinas, SP).

Árvore	Ago/92		Mar/93	
	n	%	n	n
25	1.835	98	-	-
8	300	95,6	-	-
27	1.000	96,8	1.000	79,7
32	-	-	200	95
34	-	-	1.000	85,1
37	-	-	1.000	82,8

Tabela 7 - Número de grãos de pólen em flores de *T. micrantha*, em agosto e setembro de 1992 (Mata Santa Elisa - Campinas, SP).

Flor	1	2	3	4	5	6	7	8	9
Grãos (n)	135000	155833	118750	88750	88750	109583	104167	93333	103542
Nº médio/flor = 110.856									

IV. CRUZAMENTOS CONTROLADOS

1. Polinização manual e espontânea

Os resultados das polinizações manuais e dos ensacamentos dos ramos (flores sem polinização) estão discriminados a seguir, nas Tabelas 8 a 11. No caso da polinização manual das plantas femininas (Tabela 8), observa-se que a porcentagem de formação de frutos resultantes da fecundação cruzada é bastante variável e, em média, atinge 39,2%, quando se considera o estágio de fruto totalmente desenvolvido. Quando consideramos até o estágio de fruto maduro, esta taxa é um pouco menor (26,3%), pois a maioria das flores polinizadas não pôde ser acompanhada até esta fase.

Tabela 8 - Número e porcentagem de frutos desenvolvidos em polinizações controladas em plantas femininas de *T. micrantha* (Mata Santa Elisa - Campinas, SP).

	Flores polinizadas (n)	Frutos desenv. (n)	%	Frutos maduros (n)	%
	50	36	72	-	-
	173	58	33,5	-	-
	48	12	25	-	-
	35	6	17,1	-	-
	25	8	32	-	-
	7	7	100	2	28,6
	36	17	47,2	12	33,3
	14	8	57,1	1	7,1
Total	388	152	39,2	15	26,3*

*Considerados nos cálculos apenas o número de flores polinizadas onde se obteve resultado até fruto maduro.

A proporção de frutos formados em auto-polinizações também é variável, mas quando menos flores são polinizadas o sucesso é maior (Tabela 9). Como no caso das polinizações manuais das plantas femininas, o sucesso na formação dos frutos pode chegar a 100% quando poucas flores são manipuladas.

Tabela 9 - Número e porcentagem de formação de frutos de auto-polinização manual em planta hermafrodita críptica de *T. micrantha* (Mata Santa Elisa - Campinas, SP).

Ano	Nº de flores polin.	Nº de frutos desenv.	Nº de frutos maduros	%
1992	19	18	18	94,7
1993	47	36	15	32
Total	66	54	33	50

Pode-se observar que a porcentagem de frutos formados em polinizações artificiais, promovendo a auto-fecundação ou a fecundação cruzada, é maior do que em polinização espontânea, cujos resultados estão discriminados nas Tabela 10.

Tabela 10 - Número e porcentagem de frutos formados em polinizações espontâneas de *T. micrantha* (Mata Santa Elisa - Campinas, SP).

Flores	(n)	Frutos desenvolv. (n)	%	Frutos maduros (n)	%
14		6	42,8	-	-
10		9	90	-	-
11		10	90,9	-	-
16		11	68,7	-	-
9		2	22,2	-	-
5		1	20	-	-
13		6	46,1	3	23,1
187		33	17,6	4	2,2
143		8	5,6	-	-
145		28	19,3	14	9,6
16		6	37,5	-	-
21		3	14,3	-	-
15		5	33,3	-	-
17		0	0	-	-
20		3	15	-	-
17		3	17,6	-	-
11		1	9,1	-	-
Total	670	135	20,1	21	6,1*

*Considerados nos cálculos apenas o número de flores marcadas (345) que se desenvolveram até fruto maduro.

A porcentagem de frutos formados em ramos ensacados, evitando-se a polinização, é pequena e indica que pode ocorrer agamospermia em *T. micrantha*, conforme os resultados da Tabela 11. Seis dos treze frutos formados foram coletados e examinados com auxílio de um microscópio estereoscópico e as sementes estavam íntegras, sendo consideradas, por este motivo, viáveis.

Tabela 11 - Número e porcentagem de formação de frutos em ramos ensacados de plantas femininas de *T. micrantha* (Mata Santa Elisa - Campinas, SP).

	Flores (n)	Frutos desenv. (n)	%
	140	8	5,7
	10	1	10
	80	2	2,5
	58	1	1,7
	10	1	10
Total	298	13	4,4

2. Desenvolvimento do tubo polínico

Depois de 24h da polinização manual, pôde-se observar os grãos de pólen germinando maciçamente nos estigmas das flores das plantas femininas e hermafroditas crípticas (Figura 28). O tubo polínico atingindo a micrópila do óvulo foi observado cerca de 30h após a polinização (Figura 29). Devido à massa formada pelos tecidos do ovário e à fluorescência destes tecidos, foi muito difícil visualizar o tubo polínico se desenvolvendo ao longo da micrópila.

Figura 28 - Grãos de pólen germinando em estigma de planta feminina de *T. micrantha*, 24h após a polinização manual (Mata Santa Elisa - Campinas, SP). Aumento aproximado = 271X.

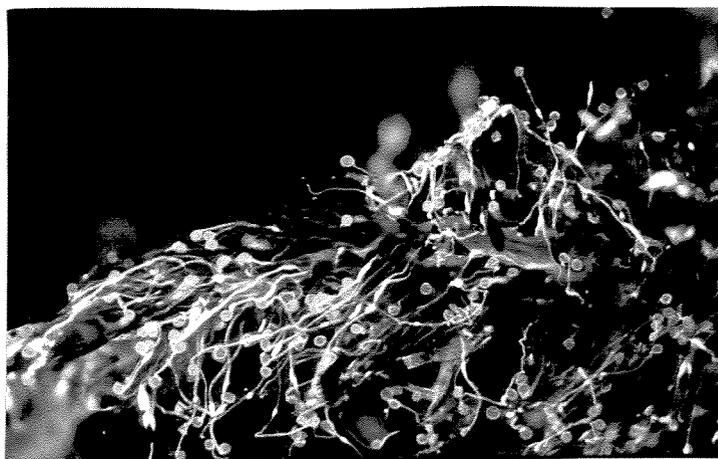
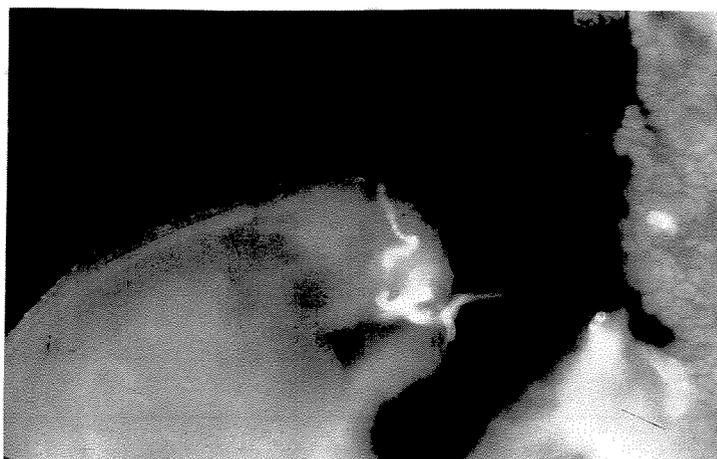


Figura 29 - Tubo polínico atingindo a micrópila cerca de 30h após a auto-polinização manual em planta hermafrodita críptica de *T. micrantha* (Mata Santa Elisa - Campinas, SP). Aumento aproximado = 651X.



3. Tempo de formação dos frutos e viabilidade das sementes

Os frutos apresentaram um período de desenvolvimento, da flor até fruto maduro, de cerca de 100 dias, em polinização artificial ou espontânea, conforme pode-se verificar na Tabela 12, abaixo. Muitas flores foram marcadas inicialmente, mas poucas puderam ser acompanhadas até o estágio de fruto verde ou maduro.

Tabela 12 - Período de desenvolvimento dos frutos (dias) de *T. micrantha*, em polinização artificial e manual (Mata Santa Elisa - Campinas, SP. (X=média)

	Polinização manual	Ramos ensacados	Polin. espontânea
Flor » fruto verde	X = 60,5 n = 2	X = 47,6 n = 3	X = 74,5 n = 6
Fr. verde » maduro	X = 38,5 n = 2	-	X = 29 n = 1
Flor » fruto maduro	X = 99 n = 2	-	X = 106 n = 1

Embora um grande número de flores tenha sido marcado inicialmente, poucas puderam ser acompanhadas até o estágio de fruto maduro, devido à intensa remoção por formigas e pássaros. Grande quantidade de frutos maduros foram observados apenas no início do verão (dezembro-janeiro) e os frutos verdes, praticamente o ano todo.

Em frutos coletados ao acaso na população de *T. micrantha* da mata Santa Elisa, a porcentagem de sementes totalmente desenvolvidas e aparentemente viáveis foi sempre maior do que 80%, em plantas femininas e hermafroditas crípticas (Tabela 13). Em uma planta feminina foram coletados seis frutos formados sem polinização (ramo ensacado), cujas sementes estavam morfológicamente íntegras e foram consideradas viáveis, como comentado anteriormente.

Tabela 13 - Porcentagem de frutos com sementes viáveis de *T. micrantha* (Mata Santa Elisa - Campinas, SP); n = 100 frutos, para cada planta amostrada.

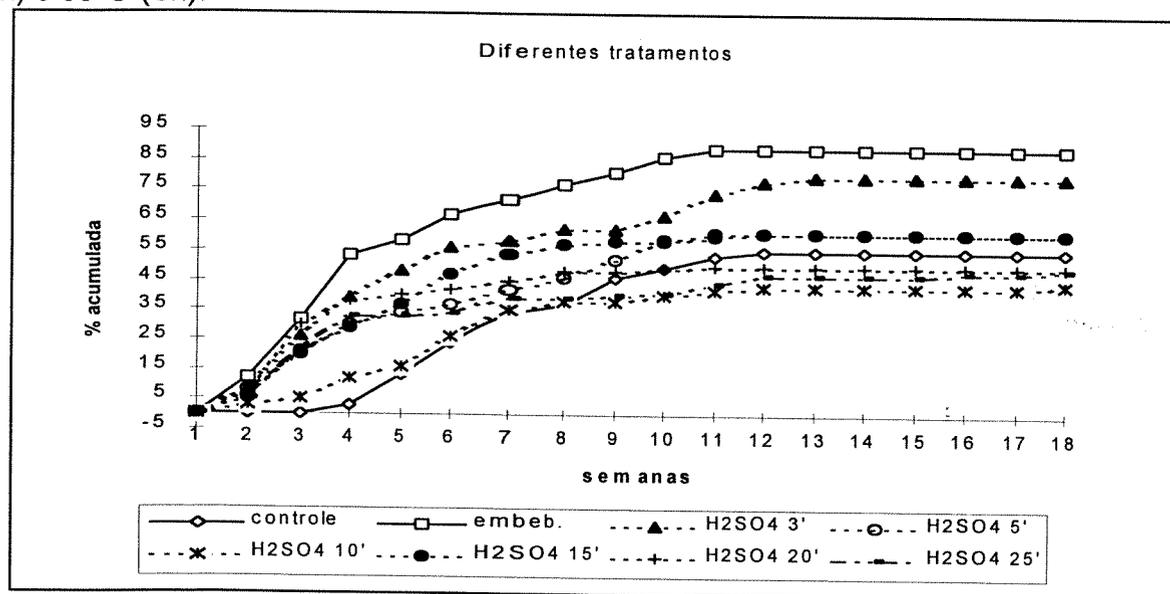
Árvore	Viabilidade (%)
P25 (herm. crip.)	89
P32 (herm. crip.)	99
P2 (fem. const.)	83
P24 (fem. const.)	93
P31 (fem. const.)	82

V. GERMINAÇÃO DAS SEMENTES

1. Efeito de diferentes tratamentos

Os resultados do teste de germinação das sementes sob diferentes tratamentos estão representados na Figura 30. As sementes-controle começam a germinar somente a partir da quarta semana após o início do experimento, atingindo pouco mais de 50% até o final do experimento (4,5 meses). Em todos os tratamentos, a germinação se inicia a partir da segunda semana após a semeadura, estendendo-se até a 11^a. semana. A maior porcentagem de germinação ocorreu no tratamento com água destilada (91,1%).

Figura 30 - Porcentagem acumulada de germinação das sementes de *T. micrantha* sob diferentes tratamentos (Mata Santa Elisa - Campinas, SP). Temperaturas alternadas de 20°C (16h) e 30°C (8h).



No teste unilateral de Dunnett para as médias de germinação dos tratamentos (Tabela 14), observa-se que a embebição em água destilada difere significativamente de todos os outros tratamentos, ao nível de 5%. Os diferentes tempos de ácido sulfúrico não diferem significativamente entre si, nem do controle. As diferenças entre os tempos de 10 e 15 minutos, não significativas, podem ser devidas ao fato de haver somente duas repetições de 50 sementes cada.

Tabela 14 - Teste unilateral de Dunnet para as médias de porcentagem de germinação das sementes de *T. micrantha* sob diferentes tratamentos.

Tratamento	Repetições	Médias	Médias orig.	5%
Testemunha	2	47,9	55,1	
Água destil.	2	72,7	91,1	**
H ₂ SO ₄ 3min	2	63,5	80,2	ns
H ₂ SO ₄ 5min	2	51,5	61,3	ns
H ₂ SO ₄ 15min	2	51,5	61,3	ns
H ₂ SO ₄ 20min	2	45	50	ns
H ₂ SO ₄ 25min	2	43,3	47	ns
H ₂ SO ₄ 10min	2	41,5	44	ns

** tratamentos que diferem da testemunha

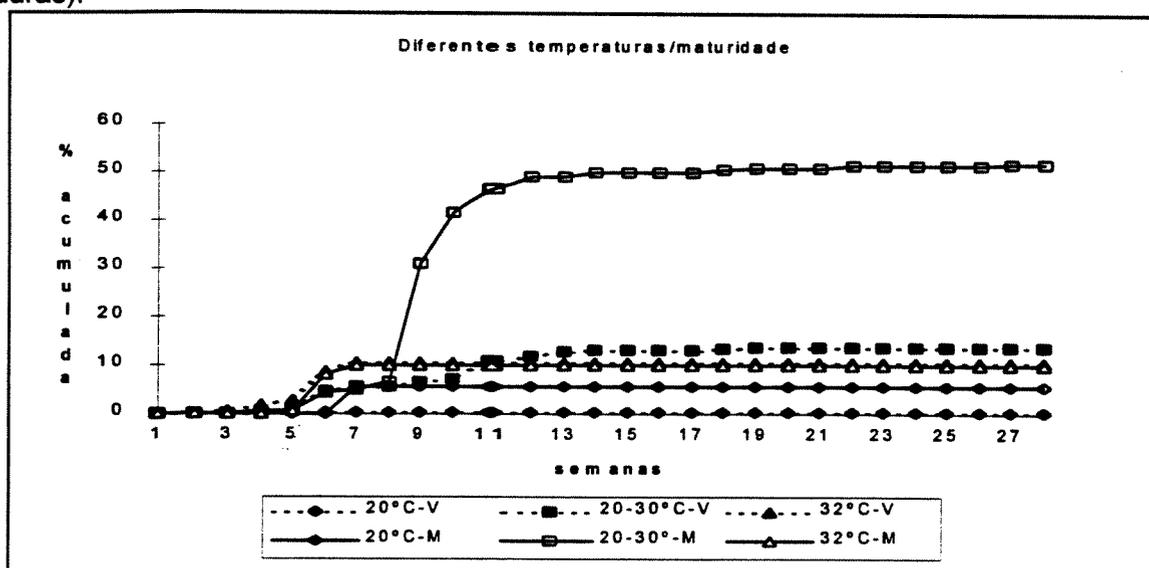
ns = tratamentos que não diferem da testemunha

D.M.S. 5% = 21,3

2. Efeito de diferentes temperaturas

Os resultados do teste de diferentes temperaturas encontram-se na Figura 31. O teste de Tukey para as médias de germinação indica que os tratamentos diferem entre si, ao nível de 1% de significância. As temperaturas alternadas de 20°-30°C promovem uma germinação significativamente maior que os outros dois tratamentos. A 20°C constantes a germinação é significativamente menor (Tabela 15).

Figura 31 - Porcentagem acumulada de germinação das sementes de *T. micrantha* sob diferentes temperaturas (Mata Santa Elisa - Campinas, SP ; V=sementes verdes; M=sementes maduras).



As sementes dos frutos verdes a 20°C e 32°C constantes iniciaram a germinação a partir da terceira semana após a sementeira. As sementes dos frutos maduros a temperaturas alternadas de 20-30°C iniciaram a germinação durante a quarta semana e atingiram taxas maiores de germinação. As sementes dos frutos verdes a 20-30°C alternados e as dos frutos maduros a 32°C só começam a germinação a partir da quinta semana. As sementes dos frutos maduros a 20°C somente germinaram a partir da sétima semana.

Tabela 15 - Teste de Tukey para as médias de porcentagem de germinação das sementes de *T. micrantha* sob diferentes tratamentos de temperatura.

Tratamento	Repetições	Médias corrigidas	Médias originais	
20°-30°C	8	34	31,2	A
32°C	8	17,8	9,3	B
20°C	8	7,4	1,7	C

Médias seguidas por letras distintas diferem entre si ao nível de significância indicado.
D.M.S. 1% = 9,6

Quando consideramos o grau de maturidade, as sementes dos frutos verdes apresentam uma porcentagem de germinação a 20°C que é significativamente menor (0,06%) do que a 32°C ou a 20°-30°C alternados. Estes dois últimos tratamentos não apresentam diferenças significativas entre si (Tabela 16).

Tabela 16 - Teste de Tukey para as médias de germinação de sementes dos frutos verdes de *T. micrantha*, em diferentes temperaturas.

Tratamento	Repetições	Médias corrigidas	Médias originais	
20°-30°C	4	21,7	13,7	A
32°C	4	19,1	10,7	A
20°C	4	1,4	0,06	B

Médias seguidas por letras distintas diferem entre si ao nível de significância indicado.
D.M.S. 1% = 13,5

Quando consideramos as sementes dos frutos maduros, a porcentagem de germinação é significativamente maior a 20°-30°C alternados do que a 20°C ou a 32°C constantes (Tabela 17).

Tabela 17 - Teste de Tukey para as médias de germinação das sementes dos frutos maduros de *T. micrantha* em diferentes temperaturas..

Tratamento	Repetições	Médias corrigidas	Médias originais
20°-30°C	4	46,2	52 A
32°C	4	16,5	8 B
20°C	4	13,3	5,3 B

Médias seguidas por letras distintas diferem entre si ao nível de significância indicado.
D.M.S. 1% = 13,5

3. Efeito da categoria sexual, do tratamento e da maturidade

Os resultados dos testes da germinação das sementes provenientes das plantas femininas e das hermafroditas crípticas estão representados nas Figuras 32 e 33.

Figura 32 - Porcentagem acumulada de germinação das sementes de plantas femininas e hermafroditas crípticas de *T. micrantha*, tratadas com hipoclorito. Temperaturas alternadas de 20°-30°C (Mata Santa Elisa - Campinas - SP).

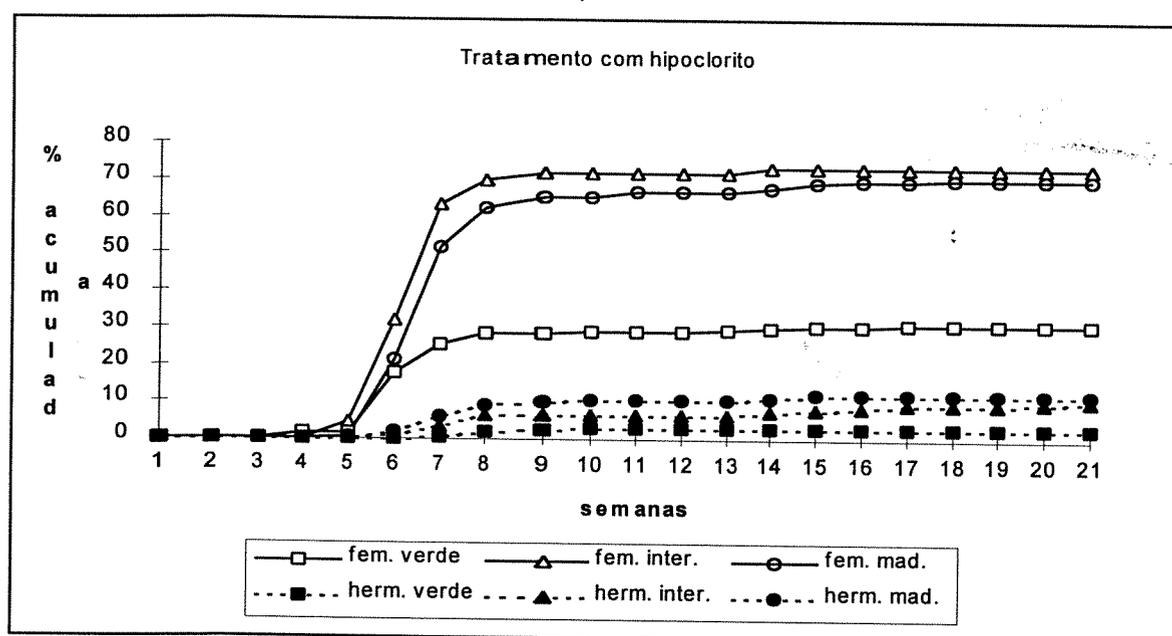
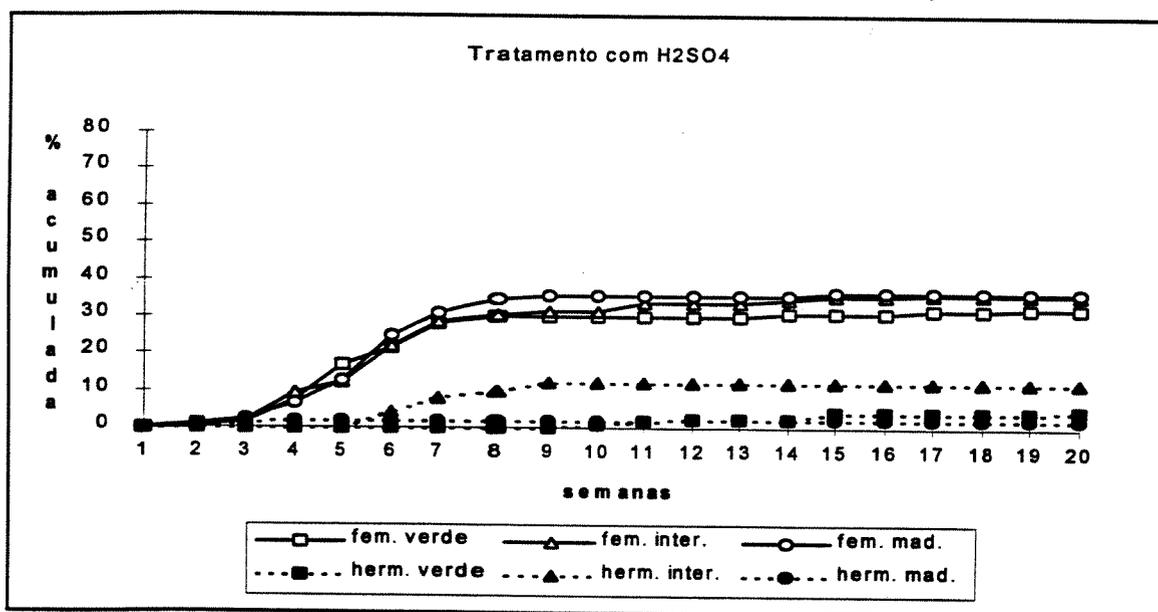


Figura 33 - Porcentagem acumulada de germinação das sementes das plantas femininas e hermafroditas crípticas de *T. micrantha*, em tratamento com ácido sulfúrico durante 15' e temperaturas alternadas de 20°-30°C (Mata Santa Elisa - Campinas, SP).



A análise de variância considerando o sexo da planta-mãe, o tratamento e o grau de maturidade do fruto mostra que estas três variáveis, consideradas separadamente, apresentam diferenças significativas. A maior causa de variação pode ser atribuída ao sexo da planta-mãe, mas também são significativos os tratamentos e o grau de maturidade dos frutos. (Tabela 18). Quando consideramos a interação entre estas três variáveis, as diferenças continuam significativas e estão mais identificáveis nas Tabelas 19 a 22.

Tabela 18 - Análise de variância, empregando o teste F, para a germinação de sementes de *T. micrantha*.

Causas da variação	G.L.	S.Q.	Q.M.	Valor de F	Probab.>F
Sexo	1	4872	4872	124,9	0,00001
Tratamento	1	392,9	392,9	10,1	0,008
Maturidade	2	550,2	275,1	7,1	0,009
Sexo*Tratamento	1	222	222	5,7	0,03
Sexo*Maturidade	2	92,3	46,2	1,2	0,34
Tratam.*Maturid.	2	332,5	161,2	4,1	0,04
Se.*Trat.*Matur.	2	131,1	65,6	1,7	0,23
Resíduo	12	468,2	39		
Total	23	7051,2			

Média geral=29,1

Coefficiente de variação=21,5%

No tratamento com hipoclorito (Figura 32) as sementes dos frutos verdes das plantas femininas iniciam a germinação a partir da quarta semana após a semeadura e as dos frutos intermediários e as maduros, a partir da quinta semana. As sementes das plantas hermafroditas crípticas iniciam a germinação a partir da quinta semana (sementes dos frutos intermediários), sexta semana (frutos maduros) e sétima semana (frutos verdes). Neste tratamento as sementes dos frutos maduros e intermediários das plantas femininas atingiram cerca de 70% de germinação e as dos frutos verdes, cerca de 30%. As sementes das plantas hermafroditas crípticas atingiram valores significativamente menores, em torno de 10% para as dos frutos maduros e intermediários e de 3% para as dos frutos verdes. O teste de Tukey para as médias de maturidade, no tratamento com hipoclorito, mostram que as sementes dos frutos verdes têm uma porcentagem de germinação significativamente menor (Tabela 19).

Tabela 19 - Teste de Tukey para as médias de germinação das sementes dos frutos verdes, intermediários e maduros de *T. micrantha*, em tratamento com hipoclorito.

Maturidade	Repetições	Médias corrigidas	Médias originais
Maduros	4	38,9	39,4 A
Intermediários	4	38,8	39,3 A
Verdes	4	21,6	13,5 B

Médias seguidas por letras distintas diferem entre si ao nível de significância indicado.
D.M.S. 1% = 15,8

No tratamento com ácido sulfúrico (Figura 33), as sementes dos frutos verdes e maduros das plantas femininas iniciaram a germinação a partir da segunda semana após a semeadura. As sementes dos frutos intermediários, a partir da terceira semana. As sementes dos frutos maduros das plantas hermafroditas crípticas germinaram a partir da terceira semana, as dos frutos intermediários a partir da sexta semana e as dos verdes, na décima semana.

Neste tratamento as sementes das plantas femininas, nas três categorias, mostraram uma porcentagem de germinação em torno de 30%, significativamente maior do que as das plantas hermafroditas crípticas. O grau de maturidade, neste tratamento, não representou diferença significativa (Tabela 20).

Tabela 20 - Teste de Tukey para as médias de germinação das sementes dos frutos verdes, intermediários e maduros de *T. micrantha*, em tratamento com ácido sulfúrico.

Maturidade	Repetições	Médias corrigidas	Médias originais	
Intermediários	4	28,6	22,9	A
Verdes	4	23,3	15,7	A
Maduros	4	23,1	15,4	A

Médias seguidas por letras distintas diferem entre si ao nível de significância indicado.
D.M.S. 1% = 15,8

O teste t mostra que os tratamentos diferem significativamente no caso das sementes provenientes das plantas femininas, cujas médias de germinação variaram entre 50,4% (com hipoclorito) e 36,2% (com ácido sulfúrico) (Tabela 21). Para as sementes das plantas hermafroditas crípticas, os tratamentos não mostraram diferenças significativas e as médias de germinação foram bem menores, entre 7,4% (com hipoclorito) e 5,7% (com ácido sulfúrico) (Tabela 22).

Tabela 21 - Teste t para as porcentagens de germinação das sementes das plantas femininas de *T. micrantha*, em tratamento com ácido sulfúrico e hipoclorito.

Nº contraste	Valor	Variância	t calculado	Prob.>t
1	14,2	13	3,9	0,002
Tratamento	Repetições	Médias	Médias orig.	
Ácido sulfúrico.	6	36,2	34,9	
Hipoclorito	6	50,4	59,3	

Tabela 22 - Teste t para as porcentagens de germinação de sementes das plantas hermafroditas crípticas de *T. micrantha*, em tratamento com ácido sulfúrico e hipoclorito.

Nº contraste	Valor	Variância	t calculado	Prob.>t
1	2	13	0,56	0,59
Tratamento	Repetições	Médias	Médias orig.	
Ácido sulfúrico	6	13,8	5,7	
Hipoclorito	6	15,8	7,4	

VI. TAMANHO INICIAL E CRESCIMENTO MÉDIO DAS ÁRVORES

O tamanho médio inicial das árvores, nas matas Santa Genebra e Santa Elisa, e a média de crescimento, com seus respectivos intervalos de confiança (a 95% de probabilidade) estão representados nas Figuras 34 a 37.

Estão representados apenas os indivíduos femininos e hermafroditas crípticos, pois nas categorias de feminino e masculino preferenciais temos somente uma, no máximo duas plantas. Observa-se que as médias de altura e perímetro diferem entre as árvores femininas e hermafroditas crípticas na população da mata Santa Genebra, mas não na mata Santa Elisa. Os coeficientes de variação foram altos, entre 28,5%-36,3% para as plantas da mata Santa Genebra e entre 24,1%-74,1% para as da mata Santa Elisa, para as medidas de altura e de perímetro.

Figura 34 - Altura média (m) inicial e respectivos intervalos de confiança (95% de probabilidade) das árvores de *T. micrantha*. SG=mata Santa Genebra, SE=mata Santa Elisa, FC=plantas femininas, HO=plantas hermafroditas crípticas.

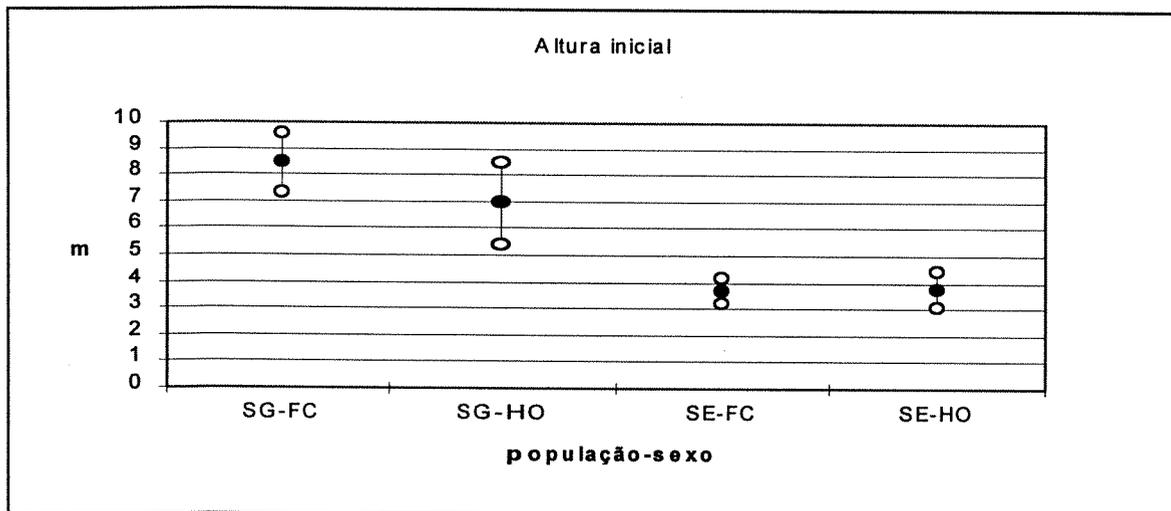


Figura 35 - Perímetro médio (cm) inicial e respectivos intervalos de confiança (95% de probabilidade) das árvores de *T. micrantha*. SG=Santa Genebra, SE=Santa Elisa, FC=feminina, HO=hermafrodita críptica.

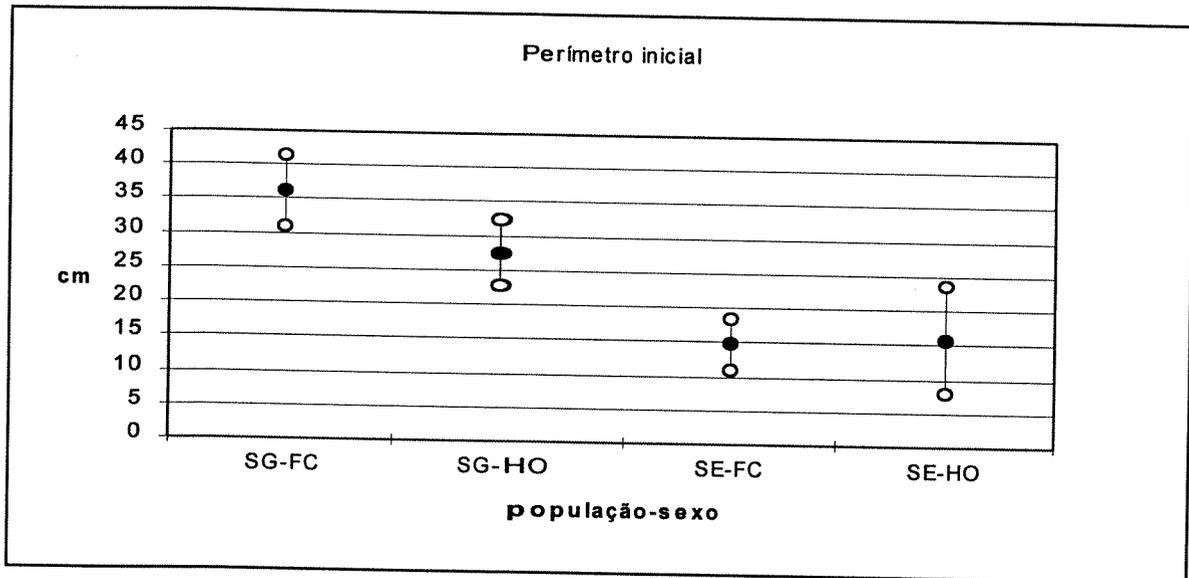
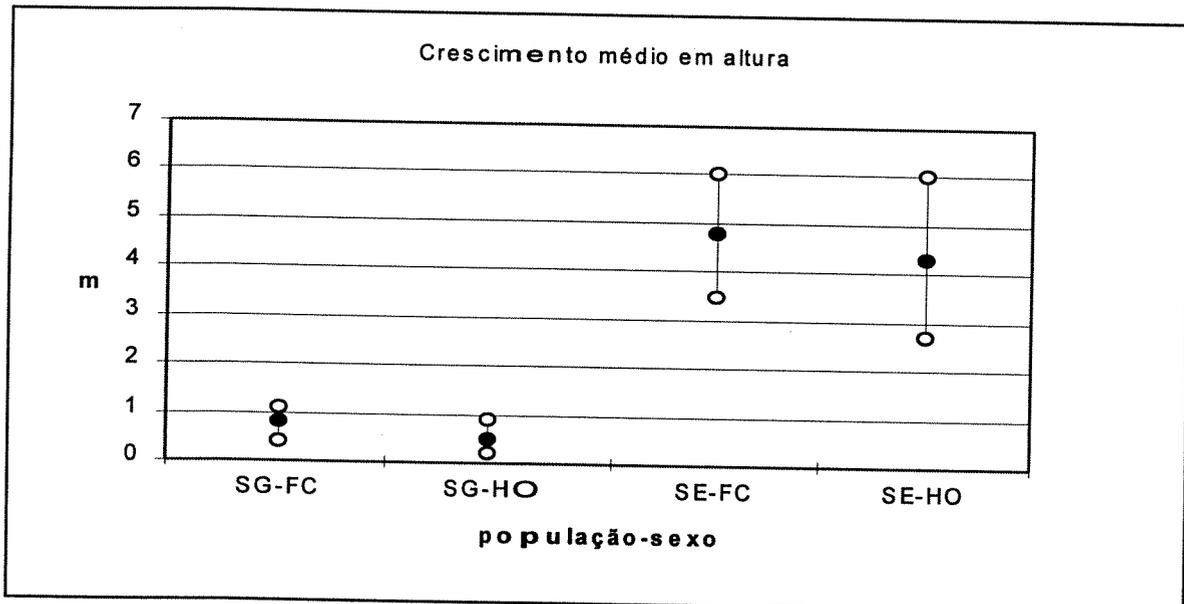


Figura 36 - Crescimento médio (m) em altura e respectivos intervalos de confiança (95% de probabilidade) das árvores de *T. micrantha*. SG=mata Santa Genebra, SE=mata Santa Elisa, FC=feminina, HO=hermafrodita críptica.

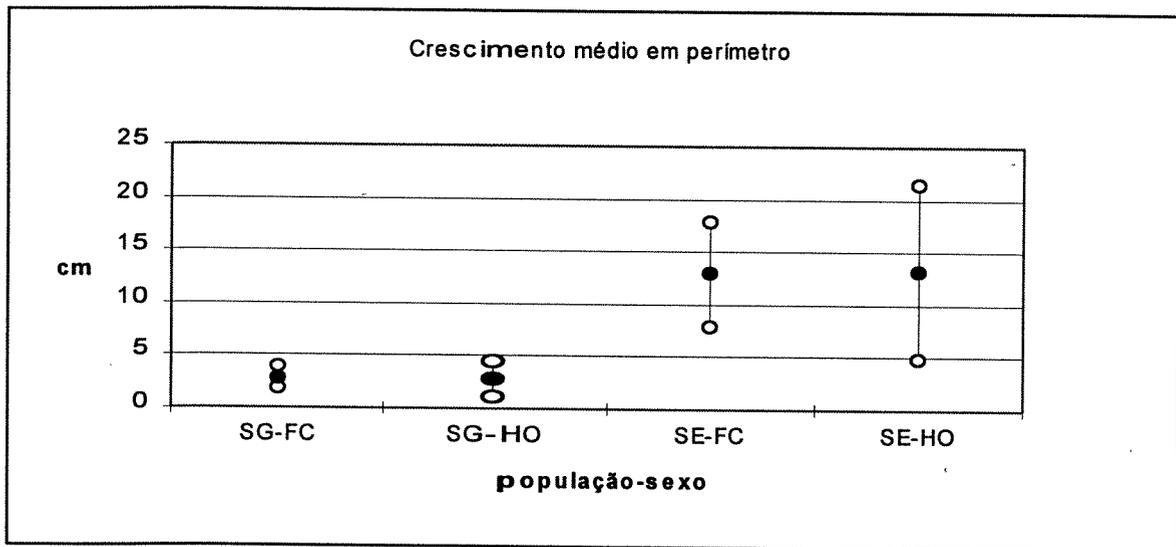


A altura e o perímetro iniciais da planta feminina preferencial da mata Santa Genebra foram iguais a 4m e 12,5cm e da masculina preferencial, 4,5m e 26cm, respectivamente. As duas plantas femininas preferenciais da mata Santa Elisa tiveram uma média de 3,2m de

altura e 9cm de perímetro, no início do estudo. A planta masculina preferencial obteve altura inicial de 5m e perímetro igual a 24cm.

O crescimento médio anual das plantas femininas e hermafroditas crípticas não diferiu, com 95% de probabilidade, nas duas populações, quando se considera a altura (Figura 36) ou o perímetro (Figura 37). Os coeficientes de variação foram muito altos para a população da mata Santa Genebra (89,9%-103,3%) e também para as plantas da mata Santa Elisa (47,7-94,7%).

Figura 37 - Crescimento médio (cm) em perímetro e respectivos intervalos de confiança (95% de probabilidade) das árvores de *T. micrantha*. SG=mata Santa Genebra, SE=mata Santa Elisa, FC=feminina, HO=hermafrodita críptica.



Na mata Santa Genebra, a planta feminina preferencial cresceu, anualmente, 4,5cm em perímetro, mas manteve a mesma altura. A árvore masculina preferencial cresceu 1,2cm em perímetro e 0,4m em altura, ao ano. Na mata Santa Elisa, as duas plantas femininas preferenciais cresceram, em média, 3,3cm em perímetro e 1,6m em altura. O indivíduo masculino preferencial, 3m em altura e 22cm em perímetro.

Na Tabela 23, estão assinalados o número de plantas inicialmente marcado nas duas populações e o número que pôde ser acompanhado até o final do trabalho.

Tabela 23 - Número e porcentagem de plantas marcadas de *T. micrantha* que sobreviveram durante o período de estudo. (Matas Santa Genebra e Santa Elisa - Campinas, SP).

	Início	1º Ano		2º Ano		3º Ano	
		n	%	n	%	n	%
Sta. Genebra	85	50	58,8	46	54,1	27*	31,8
Sta. Elisa	37	36	97,3				

* uma planta não entrou na análise de determinação sexual

Observa-se que na mata Santa Genebra, das 85 plantas inicialmente marcadas, apenas 27 sobreviveram ao final do terceiro ano de estudo. Por outro lado, na população da mata Santa Elisa apenas um indivíduo, que estava em local sombreado, morreu.

Considerando as 26 plantas que sobreviveram na mata Santa Genebra e para as quais foi possível obter pelos menos 12 meses de observações, observa-se que 16 árvores eram femininas (61,6% das sobreviventes) e 8 árvores eram hermafroditas crípticas (30,8% do total). As plantas feminina e masculina preferenciais também sobreviveram até o final do estudo, representando cada categoria cerca de 9% do total de sobreviventes.

VII. SISTEMAS REPRODUTIVOS EM OUTRAS ESPÉCIES DE ULMACEAE

Com base em levantamento bibliográfico, estão discriminados na Tabela 24 os sistemas reprodutivos de outras espécies da família Ulmaceae nativas das regiões tropicais e subtropicais das Américas. Quase não existem informações sobre os sistemas de polinização destas espécies.

Pode-se observar que para algumas espécies o sistema reprodutivo não é conhecido, como em *Ampelocera macphersonii*, enquanto para outras existem dúvidas ou mais de uma interpretação como, por exemplo, em *A. hottlei*, *A. ruizii*, *Phyllostylon brasiliense* e, naturalmente, *Trema micrantha*.

Tabela 24 - Listagem de sistemas reprodutivos de espécies de Ulmaceae nativas do continente americano. Informações baseadas em levantamento bibliográfico.

Espécie	Sistema reprodutivo	Referência
Subfamília Celtidoideae		
<i>Ampelocera albertiae</i>	funcional/ andromonóica	TODZIA 1989
<i>A. cubensis</i>	hermafrodita	TODZIA 1989
<i>A. edentula</i>	andromonóica	TODZIA 1989, KILLEEN et al. 1993
<i>A. glabra</i>	andromonóica	TODZIA 1989
<i>A. hottlei</i>	funcional/ andromonóica	TODZIA 1989
	hermafrodita	IBARRA-MANRÍQUEZ & OYAMA 1992
	hermafrodita ?	NEVLING Jr. 1960, BAWA et al. 1985a
<i>A. longissima</i>	andromonóica	TODZIA 1989
<i>A. macrocarpa</i>	funcional/ andromonóica	TODZIA 1989
<i>A. macphersonii</i>	?	TODZIA 1989
<i>A. ruizii</i>	andromonóica ?	TODZIA 1989
	andromonóica	KILLEEN et al. 1993
<i>Celtis caudata</i>	polígamo-monóica	BULLOCK 1985
<i>C. chichape</i>	andromonóica	ROMANCZUK & MARTÍNEZ 1978
<i>C. iguanaea</i>	monóica	CROAT 1979
	andromonóica	NEVLING Jr. 1960, ARRUDA & SAZIMA 1988, ROMANCZUK & MARTÍNEZ 1978
	polígamo-monóica	BULLOCK 1985
<i>C. laevigata</i>	monóica	TOMLINSON 1974
<i>C. pallida</i>	andromonóica	ROMANCZUK & MARTÍNEZ 1978
<i>C. pubescens</i>	andromonóica	ROMANCZUK & MARTÍNEZ 1978
<i>C. schippii</i>	monóica	BAWA et al. 1985a
<i>C. spinosa</i>	hermafrodita	ROMANCZUK & MARTÍNEZ 1978
<i>C. tala</i>	andromonóica	ROMANCZUK & MARTÍNEZ 1978
<i>Lozanella enantiophylla</i>	dióica	KILLEEN et al. 1993, NEVLING Jr. 1960
<i>L. permollis</i>	dióica	KILLEEN et al. 1993
<i>Trema lamarckiana</i> (?)	superficialmente dióica	TOMLINSON 1974
<i>T. micrantha</i>	monóica	BAWA et al. 1985a, 1985b, BULLOCK 1985, CROAT 1979, NEVLING Jr. 1960
	superficialmente dióica	TOMLINSON 1974
	dióica	IBARRA-MANRÍQUEZ & OYAMA 1992
Subfamília Ulmoideae		
<i>Phyllostylon brasiliense</i>	hermafrodita	BULLOCK 1985
	andromonóica	TODZIA 1992
<i>P. rhamnoides</i>	andromonóica	TODZIA 1992
<i>Ulmus mexicana</i>	hermafrodita	NEVLING Jr. 1960

DISCUSSÃO

I. PADRÕES SEXUAIS

1. Expressão sexual em indivíduos e nas populações de *T. micrantha*

O recrutamento de *T. micrantha* ocorre através das sementes e apenas durante o primeiro ano após a formação da clareira (BROKAW 1987, CASTELLANI & STUBBLEBINE 1993). Possivelmente por ser muito susceptível à competição com outras pioneiras, *T. micrantha* coloniza rapidamente as clareiras (BROKAW 1987), assim como outras espécies pioneiras do gênero, como *T. guineensis* (ALEXANDRE 1978) e *T. orientalis* (SWAINE & HALL 1983). Na mata Santa Genebra, em Campinas, a população aqui estudada se estabeleceu desde o início da sucessão secundária, passando a exercer forte dominância 11 meses após a ocorrência do incêndio (CASTELLANI & STUBBLEBINE 1993). Esta dominância se estendeu nos seis anos seguintes da sucessão, mas após este período a população já se encontrava em declínio (MATTHES 1992).

Ao mesmo tempo em que investe no crescimento vegetativo, *T. micrantha* também investe intensivamente na produção de flores e frutos. Na população da mata Santa Genebra, CASTELLANI & STUBBLEBINE (1993) observaram *T. micrantha* em floração praticamente o ano todo. Com um ano, no máximo, as plantas já apresentavam frutos verdes. *T. micrantha* floresce quase o ano todo na região, com exceção de um ou dois meses no final do outono ou início do inverno.

A sexualidade de uma espécie pode variar conforme o nível de organização morfológica considerada - se o nível da flor individual, se o do conjunto das flores produzidas por uma planta ou se considerarmos os diferentes indivíduos de uma população. Esta plasticidade sexual, inerente às plantas, é uma consequência do seu crescimento aberto, onde o aumento do tamanho é resultado do acréscimo de novos módulos e da expansão das partes já formadas (COX 1988).

Nas duas populações de *T. micrantha* estudadas foram encontrados três tipos de flores - femininas, masculinas e "hermafroditas". Para COX (1988), existem várias pressões seletivas que podem favorecer o desenvolvimento de flores dimórficas numa espécie, como diferentes fenologias de floração e frutificação, em resposta ao comportamento dos polinizadores ou dispersores. Nas espécies anemófilas, por exemplo, as exigências

aerodinâmicas de dispersão e captura de pólen podem ser diferentes. A ocorrência de flores dimórficas pode se tornar uma estratégia evolutivamente estável em níveis de maior complexidade, como a inflorescência ou até mesmo o indivíduo.

Nas duas populações de *T. micrantha*, as flores “hermafroditas” ocorreram de forma esporádica e em pequenas proporções, principalmente nos indivíduos hermafroditas crípticos, e geralmente eram funcionalmente masculinas. Na população da mata Santa Genebra a maioria das flores “hermafroditas” (cerca de 65%) não tinha óvulos. Estes resultados indicam que pode estar ocorrendo um processo de esterilidade feminina nas flores “hermafroditas”.

As flores “hermafroditas” também ocorreram em uma planta feminina e na masculina preferencial (Figura 10), na população da mata Santa Genebra. No caso da planta feminina, que é constante em sua produção exclusiva de flores femininas, foi observada uma única ocorrência, em 21 meses de amostragem. Estes resultados sugerem que possivelmente todas as plantas podem produzir flores “hermafroditas”, mas o fazem em taxas tão pequenas que somente às vezes são detectadas. As observações esporádicas de ocorrência das flores “hermafroditas” também podem ser atribuídas ao método de análise da produção das flores, que se constituiu na amostragem de 20 ramos da copa toda. Certamente que a análise de todas as flores produzidas por cada árvore, mensalmente, é tecnicamente inviável, mas este tipo de limitação metodológica pode ser responsável pela baixa frequência observada das flores “hermafroditas” nas árvores da população da mata Santa Elisa.

Devido à sua baixa ocorrência e ao fato de que menos da metade destas flores “hermafroditas” contém óvulo, podemos também interpretar que se constituem numa forma de expressão sexual vestigial, que está desaparecendo na espécie. E que são uma indicação de que o sistema sexual de *T. micrantha* deriva de uma condição hermafrodita.

Em espécies dióicas as inflorescências femininas ou masculinas ocasionalmente podem conter flores hermafroditas, como em *Aralia nudicaulis* (Araliaceae, BARRETT 1984), mas esta variação na expressão sexual dos indivíduos é uma condição rara na espécie. Várias espécies dióicas, como *Bursera graveolens*, *B. simaruba* (Burseraceae), *Simarouba glauca* (Simaroubaceae) e *Coccoloba* spp. (Polygonaceae), mostraram plantas que produziam mais de um tipo de flor. Por exemplo, algumas plantas tinham tanto flores estaminadas como pistiladas ou mesmo hermafroditas, que podiam formar frutos. A proporção destas plantas que produziam mais de um tipo de flor variou entre as populações (BAWA 1974). Destes resultados podemos deduzir que, potencialmente, estas plantas podem produzir flores hermafroditas, mas não o fazem, produzindo preferencialmente flores díclinas. Em *Cucumis sativus* (Cucurbitaceae) a determinação sexual também é complexa (FRANKEL & GALUN 1977) e o botão floral é embriologicamente hermafrodita, mas a planta geralmente só produz flores unissexuais.

As flores “hermafroditas” de *T. micrantha* são protogínicas. Como nas flores a seqüência de desenvolvimento é centrípeta, a tendência é que se produza protândria, que é mais comum que a protoginia (BAWA & BEACH 1981, WALLER 1988). Deve-se observar, porém, que as espécies com polinização abiótica, como a anemofilia, tendem a ser protogínicas no nível da flor, mas não no do indivíduo (BERTIN & NEWMAN 1993, CRUDEN 1988, LLOYD & WEBB 1986). A protoginia é mais comum nas espécies monóicas e pode ser considerada como um mecanismo eficiente de promoção da fecundação cruzada, pois favorece a chegada de pólen de outras flores (WALLER 1988). No entanto, BERTIN & NEWMAN (1993) encontraram que as espécies androdioicas é que mostraram alguma tendência à protoginia, mas estes dados se referem a apenas três espécies. Em outras categorias sexuais, como o hermafroditismo, a ginodioicia, ginomonoicia, andromonoicia, trioicia, heterostilia e mesmo na monoicia, as espécies tendem a ter flores protândricas. Em espécies dióicas geralmente as flores masculinas se abrem antes, mas em *Aralia nudicaulis* (Araliaceae) são as flores femininas que se abrem antes (BARRETT 1984) e em *Plantago lanceolata*, que é uma espécie ginodioica, as flores hermafroditas são protogínicas (ROSS 1978). Em *Celtis iguanaea* (Ulmaceae), espécie andromonóica, as flores hermafroditas são protogínicas, como em *T. micrantha*. No entanto, ao contrário de *T. micrantha*, estas flores tendem a ser funcionalmente femininas, pois a maioria das anteras não se abre e a viabilidade do grão de pólen é menor que nas flores masculinas (ARRUDA & SAZIMA 1988).

Autores como LLOYD & WEBB (1986) e BERTIN & NEWMAN (1993) consideram que outras pressões seletivas, além do aumento da fecundação cruzada, podem atuar na evolução dos mecanismos que separam temporal ou espacialmente as funções parentais. Estas pressões podem ser tão importantes como a seleção para a fecundação cruzada, como, por exemplo, evitar que a liberação do pólen pelas anteras interfira na sua captura pelos estigmas. Ou a sincronização da dispersão do pólen com a receptividade dos estigmas nos diferentes tipos de flores das espécies díclinas. BERTIN & NEWMAN (1993) também observaram que a protoginia é mais comum nas espécies auto-compatíveis que nas auto-incompatíveis e concordam com LLOYD & WEBB (1986) que a pressão para diminuir a auto-fecundação possa ser uma força seletiva mais importante na evolução da protoginia que da protândria. Por outro lado, a dicogamia também pode se constituir num resquício filogenético em espécies nas quais outros mecanismos de fecundação cruzada se desenvolveram posteriormente (FAEGRI & PIJL 1979).

Quanto aos morfos sexuais de *T. micrantha*, além das duas categorias sexuais básicas, plantas femininas e hermafroditas crípticas, outros dois fenótipos foram observados, em proporção baixa nas duas populações: plantas femininas e masculinas preferenciais, que produziram flores femininas ou masculinas na maioria das observações, respectivamente.

Esta produção de flores femininas ou masculinas geralmente era maior que 80%. As árvores femininas preferenciais apresentaram um único episódio de produção de flores masculinas, nas duas populações estudadas, que atingiu até cerca de 20% (Figuras 3 e 11). No caso da planta da mata Santa Genebra, este único episódio ocorreu em outubro, quando o número de flores masculinas tende a ser maior na população. Mas na mata Santa Elisa, este episódio ocorreu em dezembro, quando a tendência geral na população é a de aumentar a proporção de flores femininas. Na outra árvore feminina preferencial da mata Santa Elisa, que também apresentou apenas um episódio de produção de flores masculinas, esta ocorrência se deu em novembro, numa proporção de apenas 7%.

É possível que, a exemplo das árvores femininas preferenciais, as femininas também possam produzir flores masculinas, embora estas flores não tenham sido amostradas. É possível que a ocorrência de flores masculinas seja realmente tão baixa e esporádica que muito dificilmente são detectadas nas amostragens periódicas.

A planta masculina preferencial da mata Santa Genebra apresentou vários episódios de produção de flores femininas e “hermafroditas” (Figura 10), mas em pequena proporção, cerca de 5%. A planta masculina preferencial da mata Santa Elisa também apresentou vários episódios de produção de flores femininas, mas não de flores “hermafroditas”. Em junho, a proporção de flores femininas atingiu 63%, acompanhando a tendência geral de feminilização da população (Figura 15), mas as outras ocorrências de flores femininas não ultrapassaram 10% do total das flores produzidas.

As árvores hermafroditas crípticas mostraram um comportamento bem mais flexível e variado, podendo iniciar a estação reprodutiva como unissexuais ou como monóicas, mudando suave ou abruptamente para femininas. Quase todas as plantas hermafroditas crípticas da mata Santa Genebra produziram flores “hermafroditas” em pequena proporção (Figuras 4 a 9). As árvores hermafroditas crípticas da mata Santa Elisa mostraram o mesmo padrão das plantas da mata Santa Genebra, mas as flores “hermafroditas” foram observadas somente em um indivíduo (Figuras 12 a 14). Se considerarmos que não podemos descartar totalmente a possibilidade de ocorrência de flores masculinas e “hermafroditas” nas plantas femininas (embora as flores masculinas não tenham sido amostradas, como comentado anteriormente), talvez devido a limitações metodológicas, podemos supor que todas as árvores de *T. micrantha* podem produzir, potencialmente, os três tipos de flores.

É muito difícil, se não impossível, classificar *T. micrantha* em um dos sistemas de reprodução existentes. Não se pode considerá-la como uma espécie ginodióica no sentido estrito, uma vez que as plantas hermafroditas crípticas produzem os três tipos de flores e mudam de sexo periodicamente. Mesmo em plantas femininas, que são basicamente constantes em sua expressão sexual, pode eventualmente ocorrer flores “hermafroditas”. A

ginodioicia foi definida por DARWIN em 1877 e é aplicável às espécies onde existem dois tipos de plantas, uma que produz flores femininas e outra que produz flores hermafroditas. Esta não é a situação observada nas populações de *T. micrantha*, onde as plantas hermafroditas crípticas podem ser consideradas trimonóicas, uma vez que produzem os três tipos de flores. Além disso, a proporção relativa destas flores varia periodicamente e a maioria das flores “hermafroditas” são, na verdade, funcionalmente masculinas. No entanto, como as plantas macho-estéreis se comportam de forma mais constante e uniforme, a espécie está sendo considerada, neste trabalho, como ginodióica num sentido amplo.

A natureza sexual das plantas, embora seja um fenômeno quantitativo, geralmente é descrita em termos morfológicos. As categorias que tradicionalmente descrevem a sexualidade das plantas são tratadas como se fossem claramente distintas umas das outras, o que na verdade não ocorre. Por exemplo, entre o hermafroditismo, a ginodioicia e a dioicia existe um contínuo de formas e não categorias estanques. Além disso, a descrição morfológica se baseia na análise da forma, mais do que na função das estruturas reprodutivas. Assim, mesmo em plantas hermafroditas ou monóicas, o investimento em pólen ou em óvulos pode ser diferente ao longo do tempo (POLICANSKY 1982). O entendimento dos padrões de sexualidade tem sido dificultado pelo uso de uma terminologia confusa, muitas vezes limitada a grupos taxonômicos específicos, e agravado pelo fato de que botânicos e zoólogos utilizam termos diferentes para descrever padrões similares (CRUDEN & LLOYD 1995, POLICANSKY 1982, WAGNER, Jr. 1975).

Vários autores (BAWA & BEACH 1981, COX 1988, LLOYD & BAWA 1984, MEAGHER 1988, POLICANSKY 1982, ROSS 1982, WAGNER, Jr. 1975), têm chamado a atenção para o fato de que as categorias puramente morfológicas apresentam inúmeras limitações quando precisamos descrever a sexualidade das plantas. Além disso, os termos disponíveis às vezes não permitem que se descrevam combinações de características morfológicas, funcionais e/ou temporais, especialmente nos casos em que o fenótipo muda em resposta às condições ambientais (CRUDEN & LLOYD 1995). LLOYD & BAWA (1984) introduziram o termo “difasia” para a mudança sexual nas plantas, mas nem todos os autores a utilizam (SCHLESSMAN 1991). Para denominar as plantas que mudam de sexo mais de uma vez, BIERZYCHUDEK & ECKHART (1988) usam o termo “hermafroditas seqüenciais”, tomado emprestado dos zoólogos. Por outro lado, FREEMAN et al. (1984) e PENDLETON et al. (1992) consideram as plantas de *Atriplex canescens* que mudam de sexo como hermafroditas, tenham elas um comportamento monóico, sexualmente flexível, ou produzam flores hermafroditas. O termo proposto por CRUDEN & LLOYD (1995) para as plantas que mudam de sexo, nas quais a sua natureza hermafrodita está “oculta”, parece-nos o mais adequado e abrangente para descrever o comportamento observado em alguns dos indivíduos de *T. micrantha*.

De um modo geral, os organismos que mudam de sexo regularmente têm crescimento indeterminado, tanto entre os animais como entre as plantas. Nas angiospermas, existem várias espécies ginodióicas ou subdióicas nas quais as plantas femininas são estritamente macho-estéreis e as plantas masculinas exibem diferentes graus de esterilidade feminina, dificultando uma separação clara entre os morfos. Em várias populações de espécies dióicas as plantas não são estritamente unissexuais. As plantas podem exibir uma proporção de flores do sexo oposto e esta inconstância é mais comum entre as plantas masculinas do que entre as femininas. Espécies dióicas que evoluíram de ancestrais monóicos podem exibir um pequeno nível de inconstância, como em *Cotula* (Compositae). Em algumas espécies ginodióicas a produção de frutos pelas plantas macho-férteis pode variar tanto quanto a produção das femininas ou ser significativamente menor (LLOYD 1974a, LLOYD & BAWA 1984).

O padrão de determinação sexual encontrado para *T. micrantha* é inédito para espécies arbóreas neotropicais. Em geral a mudança sexual pode ocorrer em todos os indivíduos e de uma estação reprodutiva para a outra, não durante o mesmo ano. Normalmente a mudança sexual é influenciada pelos níveis de recursos da própria planta ou do ambiente. Poucas espécies têm estudos de longo prazo e em várias populações, como *Thymelaea hirsuta* (Thymelaeaceae; DENELLE et al. 1987, DOMMÉE et al. 1984, 1990, 1995, SHALTOUT & EL-KEBLAWY 1992) e *Atriplex canescens* (Chenopodiaceae; FREEMAN et al. 1984, McARTHUR & FREEMAN 1982, McARTHUR et al. 1992).

Thymelaea hirsuta é um arbusto perene que ocorre na costa européia e africana do mar Mediterrâneo e os estudos enumeram a ocorrência de seis morfos sexuais (DOMMÉE et al. 1984) ou sete (SHALTOUT & EL-KEBLAWY 1992) ou, ainda, quatro (DOMMÉE et al. 1990, 1995). Os quatro fenótipos sexuais identificados por DOMMÉE et al. (1990, 1995) são os seguintes: indivíduos monóicos protogínicos, monóicos protândricos, femininos e masculinos. A mudança de sexo dos indivíduos monóicos ocorre em aproximadamente um mês e eles podem iniciar a estação reprodutiva como masculinos e passarem a femininos, ou serem femininos e mudarem para masculinos. Em outros indivíduos monóicos a sucessão das fases pode se modificar de um ano para o outro (DENELLE et al. 1987). DOMMÉE et al. (1995) consideram que ocorre heterodicogamia e uma dioícia temporal na espécie. As plantas femininas e protândricas produzem mais frutos do que as masculinas e protogínicas, indicando forte tendência a um dimorfismo entre as quatro categorias sexuais (DOMMÉE et al. 1990). A proporção sexual da progênie, resultante de polinizações abertas, indica que a determinação genética é influenciada por fatores citoplasmáticos. O nível de fertilidade feminina, por outro lado, indica que a população é quase funcionalmente dióica (DOMMÉE et al. 1995). Aqueles autores consideram que o polimorfismo sexual de *T. hirsuta*, observado em

populações da França e do Egito, tem provavelmente uma base genética e não é devido à idade, ao tamanho das plantas ou a variações ambientais. A mudança sexual em *T. hirsuta* está correlacionada às variações climáticas e ocorre no final do mês de janeiro. As temperaturas da primavera e do verão podem ter um papel determinante na morfogênese das unidades de crescimento e sobre a duração relativa das fases sexuais.

Atriplex canescens é um arbusto perene e anemófilo, nativo das regiões semi-áridas do oeste da América do Norte. O sistema sexual da espécie varia de dióico a trióico, de acordo com o nível de ploidia. As populações diplóides são primariamente dióicas ($n = 9$), enquanto as tetraplóides, que são mais comuns, e as populações com outros níveis de ploidia, são trióicas e sexualmente flexíveis. O nível de ploidia pode variar de $2n$ a $12n$ (PENDLETON et al. 1992). Em populações tetraplóides de *A. canescens* estudadas por FREEMAN et al. (1984), cerca de 20% dos indivíduos da população pode mudar de sexo de uma estação para a outra. Destes, cerca de 5% podem mudar de exclusivamente pistilados para predominantemente estaminados, ou vice-versa, numa condição monóica. A mudança sexual nesta espécie ocorre em resposta a três fatores ambientais estressantes: inverno muito frio, seca ou produção de muitos frutos na estação anterior. As plantas femininas também podem mudar de sexo, inclusive mudam mais facilmente sob estresse do que os machos. A maior parte das plantas variam de femininas para monóicas ou de masculinas para monóicas. Em 10 anos de observações, ocorreram dois episódios de estresse hídrico e de temperatura, em que as plantas mudaram significativamente mais em direção à masculinidade do que à feminilidade. Segundo PENDLETON et al. (1992), ocorrem três fenótipos sexuais nas populações tetraplóides: plantas femininas, masculinas e hermafroditas, que mudam de sexo. As flores são unissexuais, mas flores hermafroditas foram observadas em alguns indivíduos. Experimentos de transplante de clones dos fenótipos sexuais para ambientes diferentes indicaram que a mudança sexual está confinada a genótipos específicos, não estando sob controle ambiental exclusivo (McARTHUR & FREEMAN 1982, McARTHUR et al. 1992).

Os padrões de modificação sexual nas plantas são variados e complexos e é importante distinguir entre ajuste e "escolha sexual". Somente uma descrição quantitativa do sexo pode esclarecer os diferentes padrões de mudança sexual (LLOYD & BAWA 1984). FREEMAN et al. (1984) propõem que mudanças na sexualidade inferiores a 20% podem ser consideradas apenas como inconstância sexual. Quando a alteração ocorre numa faixa entre 20-80%, pode-se considerar a planta como monóica, mas quando ocorre em mais de 80% das flores, a planta mudou sua expressão sexual inicial. Esta mudança da expressão sexual inicial ocorre nas plantas hermafroditas crípticas de *T. micrantha*, nas duas populações estudadas. Várias espécies de *Atriplex* contêm indivíduos que mudam de sexo, geralmente de uma condição unissexual para monóica (FREEMAN et al. 1984), mas também foram observadas

mudanças completas. É interessante observar que as Chenopodiaceae são uma família cujos membros são geralmente halófitos (HEYWOOD 1985), adaptados a viver em ambientes com altas porcentagens de sais inorgânicos. Estes ambientes podem ser considerados estressantes e geralmente estão associados a condições áridas. McARTHUR et al. (1992) observaram que além das espécies lenhosas de *Atriplex*, outras Chenopodiaceae, como a herbácea *Spinacia oleracea*, têm sistemas de reprodução pouco comuns, que provavelmente são adaptativos.

Ao contrário do observado nas espécies de *Atriplex*, em *T. micrantha* os indivíduos hermafroditas crípticos mudam de sexo durante a mesma estação reprodutiva e sempre de uma condição exclusivamente masculina ou monóica, com predomínio de flores masculinas, para monóica predominantemente feminina até exclusivamente feminina. Ao contrário também de *Thymelaea hirsuta*, *T. micrantha* não pode ser considerada uma espécie temporalmente dióica (CRUDEN 1988), pois as plantas hermafroditas crípticas não têm um comportamento sincrônico. Ou seja, não começam produzindo apenas flores masculinas desde o início da estação reprodutiva. Várias plantas são monóicas (ou mesmo trióicas), embora o nível de produção de flores femininas possa ser pequeno (Figuras 4, 8, 9, 12, 13, 14).

POLICANSKY (1982) observou que não é possível elaborar um conjunto uniforme de características que possa agrupar todos os diferentes organismos, vegetais e animais, que mudam de sexo. Para aquele autor, é provável que padrões gerais não possam ser encontrados. É possível que os pesquisadores somente poderão elaborar regras que se aplicam apenas aos taxa que eles particularmente estudam. Embora as teorias existentes possam predizer com bastante precisão, em casos específicos, o momento, a direção ou a amplitude da mudança sexual, elas não explicam porque alguns organismos mudam de sexo, enquanto outros, taxonomicamente próximos, não o fazem. As respostas à questão de porque mais organismos não mudam de sexo provavelmente serão variadas e aplicáveis apenas para pequenos grupos. Em *Acer rubrum* (Aceraceae), por exemplo, PRIMACK & McCALL (1986) encontraram cinco fenótipos sexuais: plantas femininas constantes, femininas inconstantes, masculinas constantes, masculinas inconstantes e plantas variáveis, que podiam mudar dramaticamente de sexo de um ano para o outro. Aparentemente, as plantas cuja sexualidade era inconstante tinham uma aptidão média menor que os outros morfos sexuais constantes. Para aqueles autores, estas observações representam um exemplo de um processo de desenvolvimento mal canalizado.

Quanto à época em que as plantas hermafroditas crípticas de *T. micrantha* mudam de sexo, sabe-se que os climas tropicais mostram padrões anuais previsíveis e as chuvas, a insolação e a temperatura são variáveis correlacionadas. A análise dos dados fenológicos mostra que nas florestas tropicais, assim como nas temperadas, ocorre uma primavera,

embora não ocorra um inverno. Assim, a maioria das espécies brota e floresce a partir de agosto-setembro, no hemisfério sul. Dentre os fatores que podem moldar a fenologia das espécies lenhosas tropicais, os que parecem mais importantes são a irradiação e o estresse hídrico (SCHAIK et al. 1993).

Na região de Campinas, as árvores de *T. micrantha* começam a florescer no final do inverno, atingindo seu máximo durante a primavera e o verão, períodos do ano caracterizados pela frequência das chuvas, aumento da temperatura e da velocidade do vento (Figuras 16-19, 26-27, Tabelas 3-5). Segundo SCHAIK et al. (1993), nas florestas sob climas sazonais a floração tende a começar no final do período seco ou no começo da estação chuvosa. Um dos aspectos relevantes das condições ambientais e particularmente importante para a polinização da espécie, que é anemófila, é o aumento da velocidade do vento que ocorre a partir de julho (Tabela 4). Vários autores (SCHAIK et al. 1993) argumentam que as espécies anemófilas florescem no período do ano em que as condições do vento são mais favoráveis para a polinização.

A mudança sexual das plantas hermafroditas crípticas começou a ocorrer geralmente a partir de outubro, podendo adiantar-se um pouco (agosto de 1989) ou atrasar-se (novembro de 1987) (Figura 20). Os primórdios das flores do início da estação reprodutiva, inclusive das masculinas, foram formados durante o inverno, que é seco e frio. As chuvas começam a diminuir sensivelmente e passam a ter uma distribuição irregular no outono (MELLO et al. 1994). Além da precipitação pluviométrica, vão diminuindo a temperatura, que atinge uma média de 17,4°C no inverno, o fotoperíodo e a velocidade média do vento, que pode chegar a 1,4m/s em junho (Tabela 4). É difícil, no entanto, estabelecer uma relação clara ou direta entre o comportamento observado e as variáveis ambientais, mesmo se consideramos que a quantidade de chuva, a insolação e as temperaturas mínimas devem influenciar não somente a expressão sexual, como também o crescimento vegetativo das árvores. Observa-se nas Figuras 26 e 27 que a frequência das chuvas, a insolação e as temperaturas máximas não apresentam um padrão cíclico bem definido. Já as temperaturas mínimas mostram um padrão um pouco mais claro. Quando comparamos a variação destes fatores, no período estudado, com o comportamento de determinação sexual das árvores de *T. micrantha*, nas duas populações, não é possível estabelecer correspondências claras, embora a variação das temperaturas mínimas pareça correlacionada às mudanças de sexo das plantas hermafroditas crípticas. No outono, quando se inicia o período seco e frio, a maioria das plantas pára de florescer, provavelmente porque diminui a taxa de crescimento dos ramos, onde as flores são formadas continuamente.

As condições climáticas e variáveis do ambiente físico, como grau de umidade, pH ou disponibilidade de fósforo, podem alterar a expressão do fenótipo sexual ou a proporção

sexual em espécies dióicas, subdióicas ou monóicas. Existem observações neste sentido para espécies de *Acer* (Aceraceae), *Fraxinus* (Oleaceae), *Arisaema* (Araceae), *Atriplex*, *Spinacia*, *Sarcobatus* (Chenopodiaceae), *Thalictrum* (Ranunculaceae), *Ficus*, *Trophis* (Moraceae), *Pistacia* (Anacardiaceae), *Populus*, *Salix* (Salicaceae), *Potentilla* (Rosaceae), *Simmondsia* (Simmondsiaceae), *Mercurialis* (Euphorbiaceae), *Silene* (Caryophyllaceae), *Juniperus* (Cupressaceae), *Quercus* (Fagaceae) e *Pinus* (Pinaceae) (FREEMAN & VITALE 1985, FREEMAN et al. 1981, McARTHUR & FREEMAN 1982).

De um modo geral, mas não universal, as condições favoráveis para o crescimento, como temperaturas amenas, grande intensidade luminosa e fertilidade do solo, favorecem a expressão sexual feminina, enquanto condições mais adversas estão associadas à expressão masculina. Estas observações estão de acordo com a generalização de que o custo da sexualidade feminina é mais alto do que a masculina, devido aos gastos adicionais com a produção das sementes e dos frutos. Vários fatores ambientais, como condições climáticas e disponibilidade de nutrientes, influenciam o metabolismo dos hormônios de crescimento, que estão associados com a expressão sexual (MEAGHER 1988). Mesmo em briófitas e em pteridófitas pode-se observar que se as condições ambientais não favorecem o crescimento do gametófito, aumenta a taxa de masculinidade (CRUDEN & LLOYD 1995).

O fotoperíodo pode influenciar a expressão sexual das plantas e geralmente os dias longos promovem a masculinidade, enquanto os dias curtos, a feminilidade (MEAGHER 1988). Espécies dióicas perenes, como *Cannabis sativa* e *Carica papaya* (Caricaceae), e espécies anuais agrônômicas mostram forte tendência à feminilidade em temperaturas mais baixas. Em *Olea europaea* (Oleaceae), uma espécie andromonóica, períodos insuficientes de frio durante a época da indução floral fazem com que flores masculinas com ovário rudimentar sejam predominantes (FRANKEL & GALUN 1977). Por outro lado, em *Atriplex canescens* (McARTHUR 1977) e em *Cycas circinalis* (Cycadaceae, Menninger 1967 apud FREEMAN et al. 1980), o frio induz à masculinização das flores femininas.

As plantas que podem expressar a sua sexualidade em resposta ao balanço dos reguladores de crescimento, que por sua vez são influenciados pelas condições ambientais, devem ter uma vantagem seletiva. Assim, os padrões de sexualidade associados com reguladores de crescimento específicos podem ser o resultado de uma vantagem seletiva de ser fêmea ou macho sob certas circunstâncias ambientais (MEAGHER 1988). São conhecidas mais de 50 espécies dióicas em que os indivíduos podem mudar de sexo ou produzir uma descendência hermafrodita ou monóica. Estes casos dão apoio à hipótese de que a expressão sexual flexível tem certo valor adaptativo para as plantas, pelo menos em algumas situações (FREEMAN et al. 1980). Na região de Campinas, a primavera e o verão são as estações do ano com as condições climáticas mais favoráveis ao crescimento e, portanto, à função

feminina. É durante este período que as plantas hermafroditas crípticas mudam de sexo e vão se tornando femininas.

Embora não tenham sido realizadas análises detalhadas, não há evidências de campo de que a mudança sexual observada em parte dos indivíduos de *T. micrantha* esteja relacionada a fatores edáficos ou nutricionais, pois as duas áreas pertencem ao grupo dos Latossolos e são, no aspecto macroscópico, homogêneas. O modelo do ambiente em mosaico pode ajudar a explicar variações inter-populacionais nas taxas sexuais de espécies dimórficas que têm indivíduos hermafroditas crípticos, mas é irrelevante para a dinâmica sexual das espécies perenes que mudam de sexo freqüentemente. Plantas em locais favoráveis podem expressar a fase feminina mais cedo e mais freqüentemente do que as que estão em locais menos favoráveis. Mas escalas temporais e espaciais de manchas que são necessárias para que uma certa planta mude seqüencialmente de sexo são pouco prováveis de ocorrer (SCHLESSMAN 1988).

WILLIAMS & THOMAS (1970) propuseram que a capacidade de armazenamento de nutrientes, que é influenciada pelo tamanho da planta ou pelas condições ambientais, modula a expressão sexual em *Elaeis guineensis* (Arecaceae). As condições que favorecem o crescimento das plantas, como umidade adequada, solo fértil, alta luminosidade, favorecem também a expressão feminina e aumentam a sua duração. Outras espécies, como *Catasetum* spp., *Cycnoches* spp., *Arisaema triphyllum*, *Gurania* spp., *Psiguria* spp., *Apodanthera undulata* também mostram este tipo de efeito, onde a expressão feminina ou masculina é modulada pelo vigor da planta ou pelo estresse ambiental (BIERZYCHUDEK 1982, CONDON & GILBERT 1988, DELESALLE 1989, FREEMAN et al. 1980, 1984, POLICANSKY 1981). Em *Attalea funifera* (Arecaceae), a piaçava, o principal fator que modula a expressão sexual parece ser a quantidade de luz disponível, pois na floresta de restinga as plantas maiores, que alcançam o dossel, passam a produzir inflorescências femininas. As palmeiras também podem produzir inflorescências femininas mesmo quando menores, se estiverem em locais abertos (VOEKS 1988).

Em *T. micrantha* não há evidências de que a mudança de sexo em parte dos indivíduos da população possa estar relacionada ao vigor, considerado aqui como tamanho e crescimento médio em diâmetro e altura ou como sobrevivência, pois as plantas femininas e as hermafroditas crípticas não mostraram diferenças significativas nestes parâmetros, como será visto adiante. Também não há evidências de correlação entre as plantas que mudam de sexo e o ambiente preferencial, uma vez que as árvores estavam distribuídas de forma aleatória na borda e mais para o interior da clareira (Figuras 21 a 24). A mudança sexual acompanha a sazonalidade do clima da região, na qual o inverno e o verão são as estações com comportamento extremo (MELLO et al. 1994), embora não tenha se conseguido

visualizar correlações claras entre as variáveis climáticas e a mudança de sexo, como comentado anteriormente. Além disso, apenas as plantas hermafroditas crípticas mudam dramaticamente a sua sexualidade, enquanto os outros fenótipos são mais estáveis.

A inconstância do estado sexual nas angiospermas está documentada para vários taxa descritos como dióicos, subdióicos ou mesmo hermafroditas. Mais de 50 espécies em 25 famílias têm plantas que funcionam como masculinas num certo período e depois passam a ter função feminina ou produzem uma descendência hermafrodita (FRANKEL & GALUN 1977, FREEMAN et al. 1980). Nas gimnospermas, como *Juniperus* spp. (Pinaceae), ocorre mudança sexual nas espécies dióicas ou monóicas, de um ano para outro (VASEK 1966). Mesmo nas briófitas e nas pteridófitas também pode ocorrer mudança no fenótipo sexual, ou hermafroditismo críptico (CRUDEN & LLOYD 1995).

Um sistema flexível de determinação sexual seria particularmente vantajoso em ambientes com grande variação de um ano para outro, como os desertos. Ou ambientes em que as manchas favoráveis para a germinação das sementes e estabelecimento das plântulas são imprevisíveis (FREEMAN et al. 1980). Assim, a determinação instável do sexo, que não ocorre no momento da concepção, mas sob a influência do ambiente, seria favoravelmente selecionada quando a aptidão do indivíduo é fortemente determinada pelo ambiente (CHARNOV & BULL 1977). Em *Ocotea tenera* (Lauraceae), a distribuição dos indivíduos femininos e masculinos não é aleatória e o vizinho mais próximo tende a ser do sexo oposto. A expressão sexual, considerada como produção de frutos, variou entre os anos, para poucas árvores (41,1%). Esta associação negativa espacial entre os sexos leva a supor que as plantas têm mecanismos para detectar o sexo do vizinho mais próximo e também a capacidade de alterar o seu próprio (WHEELWRIGHT & BRUNEAU 1992). Este comportamento de *O. tenera* pode ser compreendido como decorrente de um efeito social, em que o sucesso reprodutivo de um indivíduo depende do sexo dos seus vizinhos. Segundo FREEMAN et al. (1980) este tipo de efeito é bem documentado para as plantas inferiores. McARTHUR et al. (1992) consideram que, uma vez que os indivíduos que mudam de sexo em *Atriplex canescens* são geneticamente diferentes dos que têm sexualidade constante, estas plantas têm uma vantagem adaptativa em certos ambientes.

As evidências de sexualidade difásica ou de heterodicogamia em populações naturais são poucas. Alguns relatos de ocorrência de duas fases são considerados inconclusivos, enquanto outros derivam de observações de espécies submetidas a condições experimentais. Na maioria dos casos em que foi descrita a ocorrência de indivíduos que mostram diferentes estados sexuais ou que produzem uma descendência hermafrodita, na verdade há apenas evidências de variação sexual. A maioria dos dados publicados sobre populações naturais são equivocados, pois não foram coletados tendo como base um conceito quantitativo da

sexualidade das plantas. Os estudos futuros devem incorporar o conceito de que o sexo pode variar dentro e entre os indivíduos, mesmo quando as plantas são geneticamente predispostas para a feminilidade ou para a masculinidade. Deve ser abandonada a noção de que os estados masculino, feminino e bissexual sempre representam fases distintas. Assim, os dados quantitativos sobre a expressão sexual das plantas devem ser coletados ao longo de várias estações reprodutivas. (SCHLESSMAN 1988).

Estudos realizados com populações naturais mostram a ocorrência de duas fases sexuais em *Arisaema triphyllum*, *A. japonica* e outras espécies do gênero (Araceae); *Gurania* e *Psiguria* (Cucurbitaceae) e *Panax trifolium* (Araliaceae). Em *Elaeis guineensis* (Arecaceae) e nas orquídeas da sub-tribo Catasetinae (*Cycnodes*, *Mormodes* e várias espécies de *Catasetum*) não existem estudos em populações naturais que comprovem mudança de sexo (SCHLESSMAN 1988).

Os trabalhos que evidenciam a ocorrência de escolha de fase, ou sexualidade bifásica ou hermafroditismo críptico são interpretados de formas diferentes pelos próprios autores e por pesquisadores como LLOYD & BAWA(1984), POLICANSKY (1982) ou SCHLESSMAN (1988). Assim, enquanto alguns autores consideram que ocorre hermafroditismo críptico, como HIBBS & FISHER (1979), McARTHUR (1977), FREEMAN et al. (1984), VASEK (1966) - outros argumentam que ocorreu apenas uma inconstância sexual. Na verdade, faltam análises quantitativas da determinação sexual das plantas em populações naturais. Estes estudos deveriam abranger um período de pelo menos três anos consecutivos em, no mínimo, duas populações. Como não existe uma uniformidade na metodologia de coleta de dados, é muito difícil encontrar trabalhos diferentes que descrevam os fenômenos de mudança de sexo empregando a mesma terminologia. Mesmo em estudos de longo prazo, como os de *Thymelaea hirsuta*, observa-se que os autores (DENELLE et al. 1987, DOMMÉE et al. 1984, 1990, 1995) vão evoluindo gradativamente na interpretação e na descrição dos resultados que obtiveram. Faltam, para a maioria dos trabalhos, uniformidade metodológica, conceitual e da terminologia a ser usada. Segundo Macior (1985 apud SCHLESSMAN 1988), na área da ecologia da reprodução vegetal e do estudo da modificação sexual nas plantas existe o risco da teoria proliferar na proporção inversa aos dados disponíveis.

2. As proporções dos fenótipos sexuais de *T. micrantha*

Em espécies ginodióicas, a frequência dos indivíduos femininos (ou macho-estéreis) mostra grande variação entre diferentes populações. As plantas femininas podem ser raras ou

mesmo inexistentes em algumas populações e geralmente as plantas “masculinas” ocorrem em maior proporção (DELPH 1990, WEBB 1992, WILLSON 1983). Em *Thymus vulgaris* (Labiatae), por exemplo, a proporção de plantas femininas pode variar de 5% a 95% em populações diferentes no sul da França (DOMMÉE et al. 1978). Duas populações de *Thymelaea hirsuta* estudadas por DENELLE et al. (1987) diferiram significativamente quanto à frequência das categorias sexuais. Em outras quatro populações analisadas por DOMMÉE et al. (1990), a frequência dos quatro morfos sexuais de *T. hirsuta* também foi significativamente diferente entre as populações. Em espécies em que a ginodioicia já se encontra estabelecida, como em *Plantago lanceolata* (Plantaginaceae), a proporção de plantas femininas em populações naturais pode variar de 0% até 70% (ROSS 1978).

Nas populações de *T. micrantha* das matas Santa Genebra e Santa Elisa, no entanto, os quatro fenótipos sexuais observados ocorreram em proporções equivalentes nas duas áreas. Ou seja, as plantas femininas compuseram mais de 50% dos indivíduos nas populações. Aproximadamente 36% das plantas eram hermafroditas crípticas e as outras duas categorias - feminina e masculinas preferenciais - ocorreram em proporções muito baixas, com apenas uma ou duas plantas amostradas (Tabelas 1 e 2).

LEWIS (1941) e Lloyd (1976 apud DELPH 1990) predizem, na teoria da proporção sexual para as espécies ginodióicas, que a frequência de plantas femininas tem uma correlação negativa significativa com a produção de frutos pelas plantas hermafroditas. Ou seja, quanto maior a produção de frutos pelas plantas hermafroditas, menor a proporção de plantas femininas na população. Se esta teoria estiver correta, os fatores que afetam a aptidão relativa das sementes das plantas hermafroditas também terão um efeito indireto na proporção sexual. Estes fatores pode ser, por exemplo, a depressão endogâmica, a atividade ou o tipo de polinizador, a quantidade de frutos produzidos pelas plantas hermafroditas, que pode ser muito variável e que pode estar relacionada ao vigor das plantas ou às condições ambientais.

Uma vez que não existem observações sobre a produção de sementes pelos morfos sexuais de *T. micrantha*, não é possível discutir em que medida este fator pode estar influenciando a proporção sexual observada. No entanto, como será visto adiante, foram encontradas diferenças significativas na porcentagem de germinação das sementes provenientes das plantas femininas e das hermafroditas crípticas. Mas uma hipótese para explicar a proporção maior de plantas femininas em populações de espécies dióicas ou subdióicas é a da “produção máxima de sementes” (McARTHUR & FREEMAN 1982), que seria otimizada pelo predomínio dos indivíduos femininos, desde que as condições de polinização sejam favoráveis. Para LLOYD (1974b), por outro lado, a predominância de plantas femininas em populações de espécies dimórficas pode ser explicada pela hipótese da diferenciação de cromossomos sexuais, mais do que pela hipótese de maximização da

produção de sementes. Em espécies dióicas de *Rumex* (Polygonaceae), *Silene* (Caryophyllaceae), *Humulus* (Cannabidaceae) e *Cannabis* ocorre predominância de plantas femininas e heteromorfismo sexual cromossômico. Ainda segundo LLOYD (1974a), em *Spinacia oleracea* e em *Mercurialis annua*, que não apresentam heteromorfismo de cromossomos sexuais, também não ocorre forte predominância de plantas femininas.

Para testar a hipótese de que as altas taxas de plantas femininas em populações de espécies dimórficas maximizam a produção total de sementes, Kaplan (1972 apud LLOYD 1974b) utilizou um modelo teórico para espécies anemófilas, cujas flores contêm um único óvulo. Neste modelo foi observado que a produção de sementes é maximizada com muitas plantas femininas, quando a população tem alta densidade. Mas quando a densidade é baixa, a produção de sementes é maximizada com uma proporção mais equilibrada entre os fenótipos.

Segundo LLOYD (1974a), para a maioria das espécies ginodióicas em que o padrão de herança nuclear é parcial ou totalmente conhecido, os machos são geralmente heterozigotos e segregam os dois sexos em auto-fecundação ou em fecundação cruzada. Poucas espécies ginodióicas exibem o modelo de herança genética em que as plantas femininas são heterozigotas e no qual o cruzamento de indivíduos hermafroditas somente produz hermafroditas. A predominância da herança na qual os machos são heterogaméticos, tanto nas espécies ginodióicas como nas dióicas, pode ser atribuída à habilidade que este sistema tem em regenerar o dimorfismo sexual quando as plantas femininas são perdidas. Mas FRANKEL & GALUN (1977) consideram que a maioria das espécies dióicas não apresenta heteromorfismo sexual cromossômico. Mesmo nos animais, onde a dioicia é de desenvolvimento evolutivo mais antigo do que nas angiospermas, classes inteiras não apresentam heteromorfismo sexual cromossômico. Nos pássaros, por exemplo, somente foi visto em 1973.

ROSS (1982) também considera que os genes da fertilidade aparentemente não estão organizados num sistema cromossômico XX/XY na maioria das espécies vegetais. Nos casos em que existe um cromossomo Y, os genes sexuais estão todos no mesmo cromossomo e se comportam como se estivessem completamente ligados. Se a seleção atuar no sentido de fixar a ligação dos genes sexuais, se esperaria que as espécies dióicas tivessem o mesmo número cromossômico que as espécies hermafroditas ou ginodióicas próximas. Mas se os genes sexuais que estão em cromossomos separados deveriam estar juntos, se esperariam fusões cêntricas, com uma diminuição do número cromossômico. Em espécies africanas dióicas de *Viscum* (Viscaceae) é comum a ocorrência de translocações heterozigóticas. Assim, translocações também poderiam estar envolvidas na evolução da dioicia, embora o

desenvolvimento total do complexo sistema de translocação não possa ser atribuído exclusivamente à dioícia (ROSS 1982).

BAWA (1973) observou $n=10$ em *T. micrantha*. Para uma planta coletada em São Roque (SP), também foram contados $n=10$ (C.A.P. MAGLIO com. pers.). No gênero *Trema* o número cromossômico pode variar de $n=10, 20, 60, 80$, com alguns trabalhos citando também a ocorrência de um cromossomo B (BEDI et al. 1981, 1985, BIR et al. 1984, KOUL et al. 1976, Mehra 1976 apud GOLDBLATT 1981, MEHRA & GILL 1974, OGINUMA et al. 1990).

Existem dois modelos genéticos básicos para explicar a manutenção dos indivíduos femininos nas populações ginodióicas: 1) quando a esterilidade masculina é controlada por genes nucleares, os indivíduos hermafroditas auto-compatíveis e auto-fecundáveis podem contribuir com três vezes mais genes que os femininos (LEWIS 1941, LEWIS & CROWE 1956). Quando os indivíduos hermafroditas são auto-incompatíveis, a vantagem sobre os femininos não é de 3:1, mas de 2:1. De qualquer modo, quando os cruzamentos são ao acaso, as plantas femininas deverão ter uma vantagem seletiva pelo menos duas vezes maior que as hermafroditas, sob a forma de maior fertilidade ou descendência mais apta. 2) Quando a feminilidade é controlada por genes citoplasmáticos e esta herança é maternal, as plantas femininas e as hermafroditas contribuem igualmente para a nova geração (COX 1988, MEAGHER 1988, WILLSON 1983). A vantagem do heterozigoto e a combinação de herança nuclear e citoplasmática para a determinação sexual se constituem em condições adicionais que podem facilitar a manutenção das plantas femininas (DELPH 1990).

Vários estudos têm mostrado que a fecundidade feminina geralmente é maior que a das plantas hermafroditas, como em *Rhus ovata* e *R. integrifolia* (Anacardiaceae, Young 1972 apud WILLSON 1983), *Hirschfeldia incana* (Cruciferae, Horovitz & Beiles 1980 apud WILLSON 1983), *Plantago lanceolata* (Plantaginaceae, KROHNE et al. 1980), *Thymus vulgaris* (Labiatae, ASSOUAD et al. 1978), *Carpodetus serratus* (Escalloniaceae, Shore 1978, apud WILLSON 1983). Nestas e em algumas outras espécies as plantas femininas produzem mais sementes que as hermafroditas. Mas em outras espécies ginodióicas, como *Glechoma hederacea* (Lamiaceae), não há evidências de um aumento na fecundidade feminina (WIDÉN & WIDÉN 1990).

A fecundidade feminina é definida como a proporção de óvulos que são fertilizados e se desenvolvem em sementes (VAN DAMME & VAN DELDEN 1984). Mas como este cálculo é muito difícil de ser feito, os pesquisadores costumam utilizar diferentes parâmetros para estimar a fecundidade feminina, como por exemplo a produção de sementes (KROHNE et al. 1980) ou o número de sementes em relação ao tamanho da espiga (VAN DAMME & VAN DELDEN 1984). Outro problema relativo à estimativa da fecundidade feminina é que são

comparadas espécies com diferentes sistemas de cruzamento, ou seja, espécies auto-compatíveis e auto-incompatíveis.

Em *Thymus vulgaris* existe uma correlação entre o ambiente e a porcentagem de plantas hermafroditas e femininas. Ou seja, condições estáveis favorecem as plantas hermafroditas e ambientes mais instáveis, as formas femininas. Esta correlação com o ambiente pode ser atribuída ao favorecimento da heterozigocidade em condições instáveis, uma vez que as plantas femininas só se reproduzem através de fecundação cruzada (DOMMÉE et al. 1978).

Em *T. micrantha*, no entanto, as duas populações estudadas não mostraram diferenças significativas com relação à porcentagem de plantas femininas. DOMMÉE et al. (1978) consideram que as altas taxas de plantas femininas nas populações de *Thymus vulgaris* podem estar associadas à herança nuclear e citoplasmática. Somente com o controle genético nuclear não seria possível alcançar mais que 50% de plantas femininas. Se se considerar que também ocorre herança citoplasmática para a esterilidade masculina, as plantas femininas podem ocorrer em proporções maiores. MEAGHER (1988), no entanto, considera que a ocorrência simultânea destes dois tipos de herança seria evolutivamente instável, pois nas plantas femininas com herança citoplasmática já estabelecida a ocorrência de esterilidade cromossômica para a função masculina diminuiria ainda mais sua aptidão.

Geralmente aceita-se que a ginodioicia pode ser um estágio evolutivo em direção à dioicia e assume-se que a esterilidade masculina é determinada por genes nucleares. No entanto, nas espécies ginodióicas melhor estudadas, a determinação é tanto nuclear como citoplasmática. Ou seja, o fenótipo sexual do indivíduo pode ser determinado por genes nucleares e citoplasmáticos (MAURICE et al. 1993), ao contrário do que supõe MEAGHER (1988). Para *Scandia geniculata* (Apiaceae), a análise da progênie resultante de polinizações abertas sugere que a herança para a determinação sexual é provavelmente simples e envolve um único locus nuclear, que seria recessivo para a feminilidade. As plantas masculinas seriam homozigotas dominantes ou heterozigotas e as femininas, homozigotas recessivas. No entanto, não se pode descartar totalmente a ocorrência de herança citoplasmática, o que conferiria ao modelo maior complexidade (WEBB 1992).

ROSS (1978) propõe dois tipos de ginodioicia - uma ginodioicia instável, que se constituiria num estágio intermediário na evolução da dioicia e outra, estável. A ginodioicia estável seria mantida nas populações através de diferenças nas características sexuais secundárias da fase adulta, como sobrevivência diferencial entre os sexos, produção de sementes ou massa das sementes produzidas (VAN DAMME & VAN DELDEN 1984). Várias espécies ginodióicas não mostram tendência de evoluir em direção a uma dioicia completa (ROSS 1978). Neste tipo de ginodioicia estável a herança genética seria nuclear e

citoplasmática. A impossibilidade de ligação entre os genes nucleares para a esterilidade feminina com os genes citoplasmáticos para a esterilidade masculina impediriam a evolução da condição dióica. Supõe-se que estes mecanismos de herança nuclear e citoplasmática respondam pelas altas porcentagens de plantas femininas em populações de *Thymus vulgaris* (DOMMÉE et al. 1978), mas segundo ASSOUD et al. (1978) esta frequência pode ser muito variável entre as populações. Por outro lado, quando a espécie ginodioica tende a evoluir em direção à dioica, a fertilidade feminina diminui nas plantas hermafroditas, mas não nas femininas (VAN DAMME & VAN DELDEN 1984).

Para RENNER & RICKLEFS (1995), no entanto, a dioica evolui mais comumente a partir da monoica, pois uma vez que algumas plantas passam a ter a habilidade morfológica ou fisiológica de suprimir a função feminina ou masculina em algumas flores, o próximo passo seria o ajuste da proporção sexual destas flores entre os indivíduos. Assim, a espécie poderia obter uma alocação de recursos ótima para as duas funções sexuais.

No modelo de evolução da dioica a partir de um ancestral hermafrodita, via ginodioica, de CHARLESWORTH & CHARLESWORTH (1978), em que atuam dois genes, um para a esterilidade masculina, dominante, e outro que modifica a produção de óvulos ou de pólen, recessivo, poderiam ser encontrados quatro tipos sexuais nas populações naturais: dois tipos de hermafroditas e dois tipos de fêmeas, um comum e o outro muito raro. Ou, então, plantas femininas, masculinas ou hermafroditas. Se o gene modificador for parcialmente dominante, a frequência dos diferentes tipos de plantas vai variar.

Estágios intermediários entre a ginodioica e a dioica completa são comuns. As populações segregando para um ou mais genes modificadores mostrariam grande variabilidade na fertilidade feminina e dos hermafroditas. Em todos os casos em que ocorre subdioica, as plantas femininas são relativamente mais constantes na sua expressão sexual e as plantas políferas - hermafroditas e masculinas - são mais variáveis. Mesmo quando as femininas são heterogaméticas, as plantas masculinas são mais variáveis (CHARLESWORTH & CHARLESWORTH 1978, ROSS 1982). As condições mais favoráveis para a evolução da dioica ocorrem quando há um alto nível de auto-fecundação e de depressão endogâmica. Neste caso, as plantas macho-estéreis (femininas) mostrariam um aumento na produção de óvulos, como consequência do efeito de compensação sugerido por Darwin. O aumento da produção dos óvulos não é essencial mas, neste caso, é necessária uma severa depressão endogâmica (CHARLESWORTH & CHARLESWORTH 1978).

As sementes produzidas pelas plantas hermafroditas crípticas de *T. micrantha*, como já mencionado, apresentam uma taxa de germinação significativamente menor que as das plantas femininas (Figuras 32 e 33, Tabelas 18, 21 e 22). É provável que a maioria ou quase todas as sementes das plantas hermafroditas crípticas resultem de auto-fecundação, pois o

pólen tende a se dispersar mais junto da própria fonte emissora e a espécie é auto-compatível (Tabela 9). É interessante observar que SOBREVILA & ARROYO (1982), com base nos seus resultados de polinizações artificiais também consideraram a espécie auto-compatível (e monóica).

Há vários dados que sugerem que as plantas femininas de populações ginodióicas geralmente têm uma produção de sementes maior que das plantas hermafroditas, como em *Thymus serpyllum* (Labiatae), em que as sementes das plantas femininas pesam quase o dobro das sementes das plantas hermafroditas (DARWIN 1877). Em *Leucopogon melaleuroides* (Epacridaceae) as plantas femininas produzem uma vez e meia mais frutos que as hermafroditas (McCluster 1962, apud CHARLESWORTH & CHARLESWORTH 1978). Estas diferenças, no entanto, podem estar refletindo mais uma evolução em direção à dioicia do que uma consequência direta, fisiológica, da esterilidade masculina. Deve-se considerar, também, que a maioria das estimativas de depressão endogâmica têm sido feitas com espécies de fecundação cruzada e os poucos dados disponíveis são indiretos (CHARLESWORTH & CHARLESWORTH 1978).

Na flora da Nova Zelândia, a evolução da dioicia a partir do hermafroditismo, via ginodioicia, tem sido freqüente. Supõe-se que esta evolução tenha se dado através de genes nucleares, como se imagina que tenha ocorrido em *Scandia geniculata* (Umbelliferae). Em *Hebe subalpina* e *H. strictissima* (Scrophulariaceae), as plantas masculinas são inconstantes e produzem alguns frutos, dependendo de fatores ambientais, como condições edáficas, e genéticos (WEBB & KELLY 1993). Outro exemplo de evolução da dioicia a partir do hermafroditismo ocorre nas espécies de *Wikstroemia* (Thymelaeaceae) do arquipélago do Havaí. Em *Wikstroemia* ocorrem duas formas de dioicia, uma críptica e a outra morfológica, e espécies hermafroditas. Na dioicia críptica, ou pseudo-hermafroditismo, as plantas são aparentemente hermafroditas, mas funcionalmente unissexuais. As plantas femininas unissexuais crípticas, por exemplo, produzem pólen não funcional. As espécies do arquipélago do Havaí são funcionalmente ou morfológicamente dióicas, às vezes hermafroditas, enquanto as espécies que ocorrem fora do arquipélago são hermafroditas. É provável que as espécies de *Wikstroemia* que inicialmente colonizaram o arquipélago eram hermafroditas e que a dioicia se desenvolveu *in situ*, mais de uma vez, possivelmente via ginodioicia (MAYER 1990, MAYER & CHARLESWORTH 1992). Em várias espécies ginodióicas podem ocorrer plantas hermafroditas que produzem igualmente pólen funcional e sementes, enquanto outras produzem pólen funcional e sementes em quantidade variável ou nem chegam a produzir sementes (LLOYD 1980a). Nas espécies ginodióicas de Apiaceae da Nova Zelândia, as populações têm dois tipos de plantas: as femininas, que são constantes, e as hermafroditas que são inconstantes e produzem flores masculinas e hermafroditas em taxas variáveis.

Experimentos em condições ambientais uniformes indicaram que a inconstância das plantas hermafroditas deve ter um grau acentuado de controle genético (WEBB 1992).

Nas espécies ginodióicas, a herança da sexualidade tem atraído muito interesse teórico, mas os dados experimentais são poucos devido, em parte, à complexidade dos sistemas estudados (WEBB 1992). Trabalhos realizados nas décadas de 1950 e 1960 interpretavam que a esterilidade masculina, resultando em plantas femininas, era controlada por genes nucleares. Mas os estudos mais recentes, da década de 1980, sugerem que estejam envolvidos genes nucleares e citoplasmáticos. A genética da esterilidade masculina está bem compreendida para várias espécies ginodióicas cultivadas, mas faltam informações para as espécies silvestres (CONNOR & CHARLESWORTH 1989).

É difícil se conjecturar modelos de herança genética para *T. micrantha*, pois ainda não foram realizados testes de progênie ou mesmo a análise da progênie dos morfos sexuais em polinizações abertas, como para *Thymelaea hirsuta* (DOMMÉE et al. 1995) ou *Scandia geniculata* (WEBB 1992) e *Cortaderia selloana* (Gramineae, CONNOR & CHARLESWORTH 1989), espécies ginodióicas.

Quando consideramos que *T. micrantha* ocorre em ambientes instáveis e imprevisíveis, altas taxas (maiores que 50%) de plantas femininas garantiriam uma progênie com grande variabilidade genética, resultante da fecundação cruzada. Para DOMMÉE et al. (1978) a seleção atua sobre várias das características associadas ao polimorfismo sexual, como a polinização, a produção de sementes, a aptidão e a sobrevivência. O processo é complexo, mas no caso de *Thymus vulgaris* os resultados parecem confirmar a hipótese de que sob condições ambientais instáveis a estratégia de fecundação cruzada é favorecida.

Uma vez que é possível que em *T. micrantha* todas as plantas possam produzir os três tipos de flores, femininas, masculinas e "hermafroditas", a sua expressão sexual poderia estar sendo modulada por genes supressores da expressão feminina e masculina. No caso das plantas hermafroditas crípticas, estes genes poderiam atuar periodicamente, ora suprimindo a expressão feminina total ou parcialmente e, depois, a expressão masculina quando, então, as plantas se tornam totalmente femininas. Pode-se supor um sistema de reprodução em que ocorrem duas formas de controle genético - um que produz indivíduos sexualmente fixos e outro, plantas sexualmente variáveis.

OPLER & BAWA (1978) argumentam que nas espécies dióicas em que a proporção sexual é desviada da unidade, além do aspecto genético da determinação sexual, deve-se considerar também a existência de uma base ecológica para as taxas observadas. Para *Coccoloba caracasana* (Polygonaceae), por exemplo, aqueles autores observaram que nas populações jovens, em clareiras recém-abertas, havia uma proporção muito alta de plantas pistiladas, enquanto em populações da floresta madura a taxa entre os sexos era menos

desviada. A diferença de porcentagem entre os sexos, nas duas condições comparadas, foi estatisticamente significativa. Este não parece ser o caso de *T. micrantha*, que apesar da sua grande distribuição geográfica e dos vários ambientes que pode ocupar, somente sobrevive em condições de clareira, a pleno sol.

Outro fator que também pode ser responsável, nas espécies dióicas, por proporções desviadas de plantas femininas e masculinas é a ocorrência de apomixia (OPLER & BAWA 1978). Em *T. micrantha* observou-se cerca de 4,4% de frutos formados sem polinização (Tabela 11). Esta proporção é baixa e não se pode descartar a possibilidade de contaminação. No entanto, no caso de ocorrer apomixia, mesmo que em baixas proporções, devido à grande quantidade de frutos que são produzidos pelas árvores, esta poderia influenciar a proporção das categorias sexuais observadas nas populações, particularmente no caso das plantas femininas. A apomixia, caso ocorra, se constituiria em uma estratégia reprodutiva importante quando as plantas hermafroditas crípticas estão femininas e a produção de pólen na população é pequena (Figura 21). LEVIN (1989) argumenta que a agamospermia tem algumas vantagens, como formar uma semente que pode ser dispersa e que ainda pode ter uma grande dormência potencial; copiar um genótipo bem sucedido e evitar “gastos” de recursos com a função masculina.

Para MEAGHER (1988) as bases genéticas da determinação sexual são muito diversas, abrangendo desde genes nucleares específicos e efeitos citoplasmáticos até a diferenciação de cromossomos sexuais. A ligação entre a determinação genética do sexo e o fenótipo sexual ainda está por ser elucidada. Mesmo efeitos específicos de certos genes, como os da esterilidade masculina, são distintos em diferentes espécies e têm sido atribuídos a mecanismos bioquímicos particulares.

Algumas perguntas ainda continuam esperando resposta: 1) que condições induzem as plantas a mudar de sexo? 2) a mudança sexual aumenta a aptidão do indivíduo? 3) através de quais mecanismos as plantas mudam de sexo?

3. Fenologia da floração dos fenótipos sexuais de *T. micrantha*

A porcentagem acumulada de floração das plantas femininas e femininas preferenciais é cerca de duas vezes maior que a das árvores hermafroditas crípticas e masculina preferencial (Figuras 16 a 19). Esta diferença no número de flores, no entanto, pode ser facilmente compensada pela grande quantidade de grãos de pólen produzido pelas flores masculinas (Tabela 7). Os picos de floração acumulada das plantas femininas e feminina

preferencial da mata Santa Genebra são parcialmente correspondentes aos das árvores hermafroditas crípticas e masculina preferencial. O mesmo padrão ocorre na população da mata Santa Elisa (Figuras 18 e 19). Se considerássemos também as flores femininas produzidas pelas plantas hermafroditas crípticas, a porcentagem acumulada de flores femininas na população seria ainda maior, principalmente entre janeiro e março, mas o padrão das curvas é basicamente o mesmo. Observa-se que a curva da floração acumulada das plantas hermafroditas crípticas e masculina preferencial cresce mais abruptamente, a partir de julho-agosto, do que a curva das árvores femininas e preferenciais. Parte da diferença observada na floração acumulada das plantas femininas e femininas preferenciais em relação às hermafroditas crípticas e masculina preferencial pode ser atribuída à predominância das árvores femininas nas populações, onde correspondem a mais de 50% dos indivíduos (Tabelas 1 e 2).

Nas espécies dimórficas é comum observar-se uma diferença no investimento reprodutivo dos morfos sexuais e a hipótese da seleção sexual prediz que as plantas masculinas seriam em número maior e produziriam mais flores, durante um período de floração maior, que as plantas femininas (GUITIÁN 1995). BULLOCK & BAWA (1981), por exemplo, observaram que em *Jacaratia dolichaula* (Caricaceae) as plantas masculinas aumentaram constantemente a proporção de árvores em flor antes do pico da floração, enquanto as plantas femininas só aumentaram abruptamente um pouco antes. No auge da florada, 95% das plantas masculinas estavam em flor, enquanto as femininas atingiram somente 78%. As plantas femininas eram relativamente sincrônicas, enquanto as masculinas tinham uma floração assincrônica e prolongada. A assincronia da floração feminina e masculina é difícil de ser interpretada e pode simplesmente ser uma consequência do longo período de floração. No caso de *J. dolichaula*, que é uma espécie entomófila, o florescimento das plantas masculinas antes pode ser interpretado como o resultado de competição intra-sexual. Assim, os machos mais visitados pelos polinizadores teriam mais vantagem reprodutiva disseminando mais pólen. No entanto, não há evidências diretas para esta hipótese. Esta hipótese também pode ser invocada para se tentar explicar os resultados obtidos com *T. micrantha*. Embora seja uma espécie anemófila, diferentemente de *J. dolichaula*, os indivíduos hermafroditas crípticos de *T. micrantha* que dispersarem pólen mais cedo também poderão ter uma vantagem seletiva, fecundando as flores femininas disponíveis. Esta vantagem seria particularmente importante para as plantas que mudam de sexo e que vão deixando de produzir flores masculinas ao longo da estação reprodutiva.

Também pode-se considerar, ainda segundo a hipótese da seleção sexual, que devido aos custos mais altos da função feminina, em relação à produção de pólen, as plantas masculinas sofreriam menos restrições em sua estratégia reprodutiva, podendo, por exemplo,

florescer antes das femininas (WEBB 1992). Em *Atriplex canescens*, as populações poliplóides exibem três morfos sexuais e as plantas masculinas florescem com uma frequência e intensidade maior que as femininas (PENDLETON et al. 1992).

4. Distribuição temporal e espacial das árvores na mata Santa Elisa

Nas Figuras 21 a 24 observa-se que as árvores de *T. micrantha* distribuem-se aleatoriamente na borda e um pouco mais para o interior da clareira. As plantas hermafroditas crípticas vão gradativamente se tornando mais femininas a partir de outubro e as árvores que ainda continuam produzindo pólen provavelmente conseguem polinizar as plantas da borda, principalmente as árvores mais próximas. Em junho, quando é a única árvore produzindo flores masculinas (Figura 21), o indivíduo predominantemente masculino teria uma vantagem seletiva, pois apenas seus genes estariam sendo passados, via fecundação cruzada, para a progênie. Segundo TONSOR (1985), nas espécies anemófilas geralmente assume-se que o fluxo do pólen é igual ao fluxo gênico.

Estas observações sugerem que o sistema observado em *T. micrantha* deveria ser instável, pois qualquer mutação favorecendo a produção de flores masculinas durante o período de predominância das flores femininas deveria fazê-lo evoluir rapidamente na direção de uma dioicéia completa. Apesar disso, porém, indivíduos masculinos estáveis são muito raros e observações de outras populações (ver a próxima seção) sugerem que esta situação é comum em diversas populações, em diferentes pontos da América do Sul.

Não deve ser esquecido que, mesmo numa taxa pequena (Tabela 11), as plantas femininas possivelmente conseguem produzir sementes agamospérmicas que são, pelo menos no nível morfológico, aparentemente viáveis. Na época em que a maioria das plantas está produzindo quase que somente flores femininas, os frutos resultantes poderiam ser também, pelo menos em parte, apomíticos. A apomixia é vantajosa em condições em que há polinização insuficiente, devido à limitação de polinizadores (BIERZYCHUDECK 1987) ou de pólen, como pode ser o caso de *T. micrantha*. A apomixia facultativa também pode se constituir num fator que diminui algumas das desvantagens das estratégias reprodutivas dimórficas, como a maior dificuldade de colonizar ilhas (COX 1988). Sem dúvida é discutível se realmente ocorre agamospermia em *T. micrantha*, uma vez que a taxa de frutos formados é pequena, em média cerca de 4,4%. Além disso, não se pode descartar totalmente a possibilidade de contaminação com pólen disperso no ar, uma vez que as plantas têm uma

distribuição agregada. No entanto, dado o número muito grande de flores que as árvores produzem, a possível ocorrência de agamospermia, mesmo que em pequena proporção, pode contribuir para a produção global de sementes e com a regeneração das populações da espécie.

5. Amostragem de outras populações de *T. micrantha*

A análise do material de herbário, que se constituiu numa amostragem totalmente aleatória, embora seja relativamente pequena, mostrou um padrão de produção de flores femininas e masculinas ao longo do ano que reforça a hipótese de que a determinação sexual observada nas populações de Campinas pode se constituir num comportamento da espécie (Figura 25). Observa-se que a partir de dezembro-janeiro, a proporção de material na categoria "0" (somente flores femininas) vai aumentando gradativamente, passando de 40% para 60% em fevereiro e 70% em março. Já a partir de setembro até novembro, aumenta a porcentagem de materiais nas categorias "3" e "4" (flores masculinas em maior proporção ou exclusivas).

Nas coletas botânicas para fins de levantamento florístico e inclusão do material em herbário, geralmente apenas um ou dois exemplares são coletados na população. O fato de que possa se observar, numa amostragem deste tipo, um padrão de produção de flores semelhante ao das populações aqui estudadas reforça a hipótese de que este comportamento pode se estender à espécie como um todo. O padrão pôde ser detectado pois a frequência relativa de indivíduos femininos é provavelmente maior de dezembro até abril. Como estas plantas "femininas" eram mais freqüentes, a probabilidade de que fossem coletadas numa amostragem de cunho taxonômico era maior. Deve-se considerar também que quase 60% destes materiais foram coletados entre setembro e dezembro, a maior parte em outubro (23,6%), quando a produção de flores masculinas ainda é alta nas populações. No período entre janeiro e março, quando a maioria das plantas está produzindo apenas flores femininas, foram coletados cerca de 30% dos materiais.

Um exemplo encontrado na literatura sobre o valor deste tipo de análise é o de VASEK (1966), que realizou uma contagem da produção de cones em material de herbário, tabulando a expressão sexual em três espécies de *Juniperus* (Pinaceae) e observou o mesmo padrão geral levantado no campo. WEITZMAN (1987) observou que as espécies de *Freziera* (Theaceae) possuem plantas ginodióicas que são, na verdade, funcionalmente dióicas. A

análise de material de herbário mostrou que a representação das plantas femininas é muito maior que a das masculinas. Este fato confirma as observações em populações naturais, nas quais a proporção sexual é fortemente desviada, com predomínio de plantas pistiladas, uma condição rara entre as árvores tropicais dióicas.

Além deste levantamento de materiais de herbário, outra evidência de que o padrão observado nas populações de Campinas de *T. micrantha* também ocorre em outras localidades pode ser obtida no trabalho de TOMLINSON (1974). Estudando espécies tropicais nativas do sul da Flórida (Estados Unidos), aquele autor observou, numa análise apenas morfológica, que *T. micrantha* apresentava uma dioicia superficial. Observou também que havia predomínio de um tipo de flor num certo período e que algumas árvores pareciam produzir mais frutos que outras.

Levantamentos extensivos sobre a sexualidade as árvores da floresta tropical úmida, como os sintetizados em BAWA (1992) são importantes para confirmar a ampla ocorrência de fecundação cruzada nestas espécies. No entanto, devido à sua inevitável simplificação, acabam por encobrir sistemas de reprodução mais complexos, como o observado, por exemplo, em *T. micrantha*. Em quase todos os levantamentos deste tipo realizados na região neotropical, *T. micrantha* foi considerada um espécie monóica, o que se constitui num equívoco. Outro aspecto a ser observado nestes levantamentos é que maioria geralmente menciona apenas a dioicia entre os sistemas sexuais dimórficos. Praticamente não existem dados sobre a ocorrência de ginodioicia, provavelmente pela dificuldade de classificar os diferentes estados sexuais que podem ocorrer nas espécies e de se averiguar, como ressaltado por CROAT (1979), as estruturas sexuais que são realmente funcionais. Mesmo em levantamentos em que a ginodioicia e a androdioica são consideradas, como em BULLOCK (1985), *T. micrantha* é tida como uma espécie monóica.

II. SISTEMA DE POLINIZAÇÃO

A disseminação abiótica dos gametas é uma condição ancestral nas plantas vasculares, mas nas angiospermas a polinização abiótica, particularmente a anemofilia, é considerada uma condição derivada da zoofilia, que teria evoluído independentemente em diferentes famílias, como as Gramineae, Cyperaceae e Asteraceae (COX 1991, HONIG et al. 1992, HOWE & WESTLEY 1989, LEWIS 1986, WHITEHEAD 1969).

Tradicionalmente, a anemofilia tem sido encarada como um processo ineficiente, que envolve um grande desperdício, pois depende da produção maciça de pólen e do acaso para a polinização (Darwin 1876 apud COX 1991, FAEGRI & PIJL 1979, WHITEHEAD 1969). No entanto, a diversidade taxonômica e a abundância ecológica da anemofilia desafiam a crença de que se constitua num mecanismo ineficiente de polinização. A ocorrência repetida de várias características morfológicas em taxas fileticamente divergentes e distantes pode ser interpretada como uma evidência de uma evolução convergente, na qual a principal força seletiva atua no nível aerodinâmico (HONIG et al. 1992, NIKLAS 1985). Em uma população natural de *Staberoha banksii*, HONIG et al. (1992) encontraram, em média, 5,19 microgametófitos por óvulo, valor maior do que o obtido para espécies entomófilas. Estes autores também observaram que plantas femininas a 13m de distância do macho mais próximo não mostraram declínio significativo na produção de sementes, sugerindo que há uma grande mistura do pólen do ar e que o fluxo gênico é potencialmente alto.

Outra hipótese tradicional que vem sendo modificada é a de que a anemofilia seria pouco freqüente nas regiões tropicais úmidas, devido principalmente à grande diversidade de espécies e à sua baixa densidade na comunidade (REGAL 1982, WHITEHEAD 1969). Mesmo nas condições do subosque, que se pode supor inadequadas para uma boa circulação atmosférica, existem espécies anemófilas, como a dióica *Trophis involucrata* (Moraceae; BAWA & CRISP 1980). Em uma floresta de altitude na Jamaica, onde ocorre grande nebulosidade, alta umidade relativa e ventos suaves, várias espécies arbóreas são anemófilas (TANNER 1982). Estudando a morfologia das flores, BULLOCK (1994) observou que entre as árvores tropicais dióicas da flora da Estação de Biologia Chamela, no México, 19 espécies eram anemófilas. Encontrou que a maioria destas espécies é decídua e que florescem antes que as folhas novas tenham se expandido totalmente ou quando as folhas estão caindo. Observou igualmente que havia mais espécies anemófilas na área, se considerasse outras formas de vida, como as trepadeiras, e outros sistemas de reprodução, como a monoícia. Com relação à distribuição das espécies, BULLOCK (1994) observou que a média da distância entre os adultos mais próximos era muito variável, mas pequena, e que não diferia significativamente entre as espécies com diferentes síndromes de polinização.

Geralmente associa-se a polinização por pequenos insetos generalistas à dioícia, mas na flora do Cabo as espécies dióicas são predominantemente anemófilas, mesmo quando se excluem as Restionaceae, cujas espécies são todas anemófilas (STEINER 1988). A anemofilia é também muito freqüente nas floras insulares, como nas ilhas do arquipélago do Havaí, em comunidades de sucessão inicial ou nas espécies com distribuição agregada (LEWIS 1986, NIKLAS 1985, OPLER et al. 1980, REGAL 1982, WHITEHEAD 1969).

Trema micrantha cresce continuamente e as flores ficam dispostas nas extremidades dos ramos. Esta disposição das flores na periferia da copa é característica das espécies anemófilas (FAEGRI & PIJL 1979, WALLER 1988). Também a morfologia das flores femininas, masculinas e mesmo das “hermafroditas” é típica das espécies anemófilas, assim como a abertura explosiva das anteras e o longo período de exposição dos estigmas. Os filamentos das anteras são reflexos no estágio de botão e, quando da abertura da flor, a tensão elástica é liberada e os grãos de pólen são violentamente ejetados no ar. Este mecanismo também ocorre em algumas Urticaceae (NIKLAS 1985). A distribuição agregada da espécie, comum nas áreas de clareiras, também é considerada outra característica associada à anemofilia. Em *T. micrantha* a inflorescência masculina é mais congesta que a feminina, assim como observado por BULLOCK (1994) em 18 das 19 espécies anemófilas estudadas por ele na Estação Biológica Chamela. Esta diferença deve estar associada às exigências aerodinâmicas diferentes para a liberação e a captura do grão de pólen (COX 1988).

Nas duas populações estudadas de *T. micrantha* foram observados vários insetos visitando suas flores, como abelhas, vespas, dípteros e lepidópteros. BAWA et al. (1985b) consideraram que *T. micrantha* é polinizada por diversas espécies de pequenos insetos, com base em observações diretas no campo. No entanto, a presença de insetos visitando as flores, não é uma evidência do seu papel polinizador. Mesmo espécies efetivamente anemófilas podem produzir néctar que atrai vários insetos, entre eles vespas predadoras, que protegem a planta contra a herbivoria. As abelhas sociais exploram maciçamente o pólen de espécies anemófilas, mas não atuam necessariamente como polinizadoras (BULLOCK 1994). Em *Celtis iguanaea*, ARRUDA & SAZIMA (1988) observaram abelhas e dípteros visitando as flores, mas a espécie é anemófila.

Alguns autores consideram, por outro lado, que as plantas não estariam fixadas em síndromes particulares de polinização (LEWIS 1986, HOWE & WESTLEY 1989). HOWE & WESTLEY (1989) consideram que a polinização por diferentes agentes pode ser adaptativa e, em termos evolutivos, as síndromes flexíveis podem ser uma garantia contra a falha de um agente polinizador específico. Citam como exemplo as gramíneas e o carvalho que são geralmente anemófilos, mas entre os quais existem algumas espécies que atraem insetos, indicando que é possível a dispersão de pólen através destes animais. Algumas espécies em Scrophulariaceae, Ericaceae, Primulaceae, Plantaginaceae, por exemplo, usam tanto vetores entomófilos como o vento para a dispersão do pólen (COX 1991, PROCTOR et al. 1996). Em *Acrocomia aculeata* (Arecaceae), a macaúba, a polinização é feita basicamente por besouros, mas a anemofilia ocorre como um sistema secundário (SCARIOT et al. 1991).

Nas espécies anemófilas, em geral a maior parte do pólen existente no ar se dispersa próximo à planta emissora, mas uma pequena quantidade consegue atingir grandes distâncias (COX 1991). Quantidades significativas de pólen de *Notophagus* (Fagaceae) foram observadas a mais de 5.000km de distância da fonte emissora (Hafsten 1960 apud PROCTOR et al. 1996). Para as espécies arbóreas anemófilas, a distância média de dispersão do pólen está entre algumas dezenas a poucas centenas de metros da fonte emissora (PROCTOR et al. 1996). Quanto a *Trema* sp., Grabandt (1980 apud LEWIS 1986) observou, em levantamento de chuva polínica na Cordilheira Oriental da Colômbia, que a espécie era uma das que dispersava pólen através da atmosfera, aparecendo em dois de um total de 15 transectos analisados.

Outra característica das espécies anemófilas é a alta taxa pólen/óvulo, que estaria relacionada com a natureza probabilística da polinização pelo vento (FAEGRI & PIJL 1979, NIKLAS 1985). Uma maneira de comparar o nível de produção de pólen das plantas anemófilas com relação às zoófilas, consiste em se calcular o número de grãos de pólen por óvulo. Mas nas flores unissexuais, que são comuns nas plantas anemófilas, este cálculo é muito difícil (FAEGRI & PIJL 1979). No caso de *T. micrantha*, estes cálculos são particularmente complicados, pois as plantas poliníferas mudam de sexo, passando para preferencial ou exclusivamente femininas. Por outro lado, as inflorescências masculinas contêm um número maior de flores e são mais congestionadas (Figuras 1 e 2), como já mencionado. Apesar de não ser possível um cálculo preciso para efeitos de comparação, o número de grãos produzidos por cada flor masculina de *T. micrantha* é muito grande - mais de 110.000 (Tabela 7). Em *Celtis iguanaea*, outra Ulmaceae anemófila, a razão pólen/óvulo foi igual a cerca de 21.600:1 (ARRUDA & SAZIMA 1988). Nas coníferas atuais podemos encontrar taxas da ordem de 10^6 :1 (NIKLAS 1985).

Além da grande quantidade de grãos de pólen produzidos por cada flor de *T. micrantha*, este apresenta altas taxas de viabilidade, quando corados com carmim acético (Tabela 6). SOEPADMO (1977) relata até 80% de esterilidade ou desenvolvimento incompleto dos grãos de pólen de várias espécies de *Trema*, *Celtis* e *Holoptelea* da Malásia. No entanto, além de serem viáveis quando observados em carmim acético, nos cruzamentos controlados realizados na população de *T. micrantha* da mata Santa Elisa observou-se que praticamente todos os grãos de pólen colocados sobre os ramos estigmáticos germinaram, tanto nas polinizações cruzadas como nas auto-polinizações (Figuras 28 e 29). Em *Celtis iguanaea*, ARRUDA & SAZIMA (1988) encontraram taxas variáveis entre os indivíduos, desde 59,4% de viabilidade média para o pólen das flores hermafroditas, até 72% para o das flores masculinas. Na população da mata Santa Elisa, a porcentagem de viabilidade dos grãos de pólen de *T.*

micrantha foi, no mínimo, igual a 79,7% e não mostrou diferença significativa entre as plantas hermafroditas crípticas e a masculina preferencial.

Os estudos mais recentes indicam que a anemofilia, além de ser mais comum nos trópicos do que se imaginava anteriormente, também pode ser um mecanismo de polinização tão eficiente quanto a zoofilia. Para BULLOCK (1994), as condições meteorológicas favoráveis à anemofilia, nos trópicos, ocorrem em períodos grandes e previsíveis do ano e do dia. Por exemplo, as chuvas são menos prováveis, geralmente, entre 9:00 e 16:00h.

A capacidade de colonizar novos ambientes pode ser um mecanismo importante na evolução da anemofilia a partir de sistemas entomófilos. Nas Pandanaceae, por exemplo, as espécies de *Pandanus*, anemófilas e com apomixia facultativa, têm uma distribuição nas ilhas dos oceanos Pacífico e Índico maior que as espécies de gêneros próximos polinizadas por vertebrados, com *Freycinetia*, ou entomófilas, como *Sararanga* (COX 1991). As plantas que ocupam locais de baixa diversidade, especialmente onde os polinizadores são escassos, tendem a ser anemófilas (COX 1991, PROCTOR et al. 1996, WALLER 1988). Com relação a esta generalização deve-se observar, no entanto, que as floras de desertos geralmente têm grande incidência de espécies entomófilas. Provavelmente isto se deve ao fato de que as plantas crescem e florescem apenas depois da ocorrência de forte chuvas, quando, então, as condições não podem ser consideradas áridas e quando a atividade dos insetos é intensa (PROCTOR et al. 1996).

Uma vez que nas espécies anemófilas o pólen se distribui principalmente perto da planta emissora, a dioiccia, que geralmente está associada à anemofilia, é um sistema de reprodução que evitaria a auto-fecundação (WALLER 1988). Como os requerimentos aerodinâmicos para a captura e liberação dos grãos de pólen também são diferentes nas flores de espécies anemófilas, talvez este fato explique, pelo menos em parte, as correlações entre a anemofilia e os sistemas de reprodução dimórficos (COX 1988, 1991, PROCTOR et al. 1996).

Considerando-se o conjunto das características de *T. micrantha* citadas acima, podemos concluir que a espécie é basicamente anemófila. Por outro lado, o papel dos insetos que foram observados visitando as flores precisa ser melhor estudado, pois eventualmente podem ter alguma importância na polinização da espécie.

III. CRUZAMENTOS CONTROLADOS

Nas polinizações manuais observou-se que os grãos de pólen germinam intensamente, tanto nos estigmas das plantas femininas (fecundação cruzada - Figura 28) quanto nas hermafroditas crípticas (auto-fecundação). Também pôde-se observar o tubo polínico atingindo a micrópila (Figura 29), indicando que até esta fase a fecundação ocorre aparentemente sem problemas.

A porcentagem de frutos desenvolvidos na polinização manual das plantas femininas foi, em média, de 39,2% (Tabela 8). Se considerarmos a porcentagem de frutos que chegam a ficar maduros, a porcentagem cai para 26,3%. Estes resultados são superiores aos que se observam em polinização espontânea (Tabela 10), onde a formação de frutos maduros pode ser de apenas 5,8% das flores marcadas. ARRUDA & SAZIMA (1988) observaram que em *Celtis iguanaea*, 40-50% dos botões caem antes da ântese. Em *Trophis involucretra*, uma árvoreta dióica e anemófila, BAWA & CRISP (1980) encontraram cerca de 11,7% de formação de frutos em 299 flores-controle.

A maior porcentagem de formação de frutos nas polinizações manuais, tanto das plantas femininas como das hermafroditas crípticas (Tabela 9), em relação à polinização espontânea, pode ser atribuída ao aumento da eficiência da polinização manual, que garante a chegada de grãos de pólen no estigma. Outro fator a ser considerado é a proteção que o ensacamento dos ramos oferece contra os predadores, aumentando o número de flores que se desenvolvem até o estágio de fruto. ZIMMERMAN (1988) considera que a planta pode realocar os recursos das flores não polinizadas para as polinizadas manualmente, aumentando a produção das sementes. A baixa porcentagem de frutos que chegam a amadurecer é devida, muito provavelmente, ao fato de que os pássaros se alimentam dos frutos ainda verdes. RODRIGUES (1992) observou que, apesar das aves frugívoras terem preferência pelos frutos maduros, que geralmente são vermelhos ou púrpura, durante a estação seca na mata Santa Genebra, os frutos de *T. micrantha* eram comidos ainda verdes pelos pássaros.

Nas auto-polinizações manuais, a porcentagem de frutos maduros formados foi de 50%, maior do que nas polinizações cruzadas. Esta porcentagem maior pode ser devida, principalmente, ao menor número de flores polinizadas (Tabela 9). A polinização de um número menor de flores implica em menos manipulação do ramo e, como consequência, poucas flores caem. Plantas hermafroditas que ocorrem em espécies dióicas ou subdióicas são geralmente auto-compatíveis. A monoícia também está correlacionada à auto-compatibilidade, com poucas exceções, como *Hevea brasiliensis* (Euphorbiaceae) e

Spondias mombin (Anacardiaceae). Também em espécies ginodióicas as flores hermafroditas são geralmente auto-compatíveis (THOMSON & BARRETT 1981). Em *Buchloe dactyloides* (Poaceae), as formas monóicas da espécie, que é dióica, são auto-compatíveis (HUFF & WU 1992). Em *Silene vulgaris*, que apresenta indivíduos hermafroditas, ginomonóicos e femininos, ocorre auto-compatibilidade (DULBERGER & HOROVITZ 1984), assim como em *Hebe strictissima* (Scrophulariaceae), que é uma espécie ginodióica e na qual as plantas hermafroditas também são auto-compatíveis (DELPH 1990).

O conjunto dos resultados indica que a espécie pode se reproduzir tanto através de fecundação cruzada como de auto-fecundação. Ou seja, a espécie é xenógama facultativa (CRUDEN & LLOYD 1995) e a progênie pode resultar de auto-fertilização e da fertilização cruzada. SOBREVILA & ARROYO (1982), em polinizações controladas em flores de *T. micrantha* consideraram que a espécie é auto-compatível, mas os seus dados indicaram que também ocorre fecundação cruzada. Aquelas autoras, no entanto, consideraram a espécie como monóica. Segundo CRUDEN & LLOYD (1995), o balanço entre a auto-fecundação e a fecundação cruzada na angiospermas é uma função da atividade do polinizador, que pode ser afetada por condições climáticas, como frio e chuva, pelo pequeno tamanho da população ou pela sua baixa densidade. No caso de *T. micrantha* este balanço é mais uma função da mudança de sexo das plantas hermafroditas cripticas, uma vez que a espécie é basicamente anemófila e não depende de vetores bióticos para a polinização.

Uma das características importantes para as espécies pioneiras é ter flexibilidade em seus sistemas genéticos e de reprodução e não serem extremamente especializadas, principalmente na utilização dos recursos. As espécies pioneiras exibem diferentes sistemas reprodutivos, com combinações particulares de características. Mas muitas destas espécies que são claramente bem sucedidas como colonizadoras são também predominantemente auto-polinizadas (PARSONS 1983). A capacidade de auto-polinização é, portanto, considerada adaptativa nas espécies colonizadoras (CRUDEN 1988), como é o caso de *T. micrantha*. Segundo a "lei de Baker", os colonizadores de longa distância com maior chance de sucesso são auto-compatíveis, ou seja, hermafroditas, monóicos ou também apomíticos. Uma das vantagens da auto-compatibilidade é o aumento do sucesso da polinização, principalmente quando esta é imprevisível ou quando os polinizadores estão ausentes. Uma das pressões seletivas para manter a auto-compatibilidade pode ser a necessidade de produção de grandes quantidades de sementes. Para condições semelhantes de polinização e de produção de flores, uma espécie auto-compatível produzirá mais frutos que outra auto-incompatível (BAWA 1974). Nas espécies pioneiras, a seleção favorece os indivíduos que produzem descendentes mais rapidamente e em maior número (PARSONS 1983). De um modo geral, as espécies pioneiras tendem a ser auto-compatíveis, mas não existem dados

conclusivos sobre a proporção em que a auto-compatibilidade ocorre (OPLER et al. 1980), pois a taxa de auto-fecundação pode variar entre as populações. Em alguns casos, estas diferenças podem estar relacionadas a uma variável ambiental, que pode, por exemplo, interferir na produção de pólen (LEVIN 1989).

Segundo LEVIN (1989), algumas espécies anemófilas mostraram uma proporção de variação genética entre as populações menor que espécies zoófilas de fecundação mista ou cruzada. Este fato sugere que o nível de cruzamento entre diferentes populações pode ser maior nas espécies anemófilas. A diversidade alélica total pode ser maior nas espécies anemófilas de fecundação mista do que em espécies zoófilas com diferentes sistemas de fecundação e até mesmo do que nas espécies anemófilas de fecundação cruzada. Hamrick et al. (1995 apud PROCTOR et al. 1996) consideram que as espécies anemófilas têm taxas de fluxo gênico maiores que as espécies entomófilas, devido à distância de dispersão do pólen.

Nas espécies pioneiras as pressões de seleção pós-colonização, podem favorecer a evolução de um sistema de fecundação cruzada na progênie auto-compatível, para manter ou aumentar a variabilidade genética ou para evitar a depressão endogâmica (BAKER & COX 1984, THOMSON & BARRETT 1981, WILLSON 1982). Nas espécies arbóreas, a longevidade combinada às pressões bióticas, como competidores, predadores e patógenos, e às abióticas fazem com que a recombinação genética seja muito vantajosa (BAWA 1990b). Supõe-se que seja difícil a evolução de um sistema auto-compatível para auto-incompatível, devido à complexidade genética envolvida. Por esta razão, a dioicia seria um mecanismo mais eficiente para se obter fecundação cruzada do que o desenvolvimento de um sistema de auto-incompatibilidade num colonizador auto-compatível (MAYER 1990). Para JONG et al. (1993), no entanto, os custos para a função masculina são mais visíveis nas espécies auto-incompatíveis em que ocorre auto-polinização. Neste caso, a dioicia evoluiria mais provavelmente a partir de uma condição inicial de auto-incompatibilidade, também porque a auto-fecundação em vez de levar à depressão endogâmica poderia levar apenas à eliminação de alelos letais.

BAWA (1982), por outro lado, interpreta a ocorrência da dioicia em espécies pioneiras de um ponto de vista ecológico e, neste sentido, como uma consequência da possibilidade de dispersão dos seus frutos carnosos a longas distâncias, principalmente através dos pássaros. RENNER & RICKLEFS (1995) encontraram, para os gêneros dióicos em que havia informação suficiente, 65% de espécies com frutos zoocóricos. A dispersão a longa distância permitiria às espécies estabelecerem pequenas populações em ilhas verdadeiras ou "ilhas ambientais" (THOMSON & BARRETT 1981), onde posteriormente sofreriam seleção para a fecundação cruzada. Outro fator que facilitaria a evolução da dioicia, ainda segundo BAWA (1982), seria a polinização por pequenos insetos generalistas, hipótese que vem sendo parcialmente

contestada por alguns autores (BULLOCK 1994, RENNER & FEIL 1993). Deve-se notar que *T. micrantha*, que é uma espécie tipicamente pioneira, não se enquadra totalmente nas generalizações propostas por BAWA (op. cit.). Seus frutos, embora dispersos por várias espécies de pássaros, contêm uma única semente e a polinização é anemófila. Nossos resultados corroboram a hipótese de STEINER (1988) e de THOMSON & BRUNET (1990) de que a dioécia pode evoluir através da combinação de diferentes conjuntos de características biológicas.

Além de produzir frutos resultantes de auto-fecundação e de fecundação cruzada, *T. micrantha* possivelmente também pode produzir frutos apomíticos (Tabela 11). Espécies dióicas como *Jacaratia dolichaula* (BULLOCK & BAWA 1981), também apresentam apomixia. De um ponto de vista evolutivo, a apomixia pode ser vista como uma estratégia para ampliar o genótipo parental e não propriamente como uma forma de reprodução. A reprodução sexual favorece a progênie no longo prazo e a apomixia, a progênie imediata (SOLBRIG 1976). Em populações em que existem limitação de polinizadores, a possibilidade de produzir sementes apomiticamente é vantajosa, pois não apenas não é necessário existirem plantas masculinas, como também diminuem as limitações na produção de sementes. A vantagem de produzir sementes apomiticamente quando a polinização é imprevisível, garantindo a reprodução, pode superar as vantagens derivadas da variabilidade genética promovida pela reprodução sexual (BIERZYCHUDEK 1987). A possível ocorrência de apomixia em *T. micrantha* pode ser bastante vantajosa para a espécie, pois como as clareiras ocorrem de modo totalmente aleatório no tempo e no espaço, se apenas uma planta feminina conseguir se estabelecer, ainda assim poderá produzir descendência, mesmo se não existirem plantas hermafroditas crípticas ou masculinas preferenciais por perto.

ROMANCZUK & MARTÍNEZ (1978) sugerem a ocorrência de anormalidades meióticas em plantas de *Celtis* spp., devido à baixa porcentagem de pólen viável. Nestes casos, é provável que a apomixia seja o mecanismo de reprodução, como sugerido por Sax (1933 apud ROMANCZUK & MARTÍNEZ op. cit.) para *Celtis occidentalis*. ARRUDA & SAZIMA (1988) sugerem a ocorrência de apomixia em *C. iguanaea*, embora como um mecanismo não muito importante de reprodução. Seria muito importante averiguar se a proporção de apomixia em *T. micrantha* é igual nas plantas femininas e hermafroditas crípticas e se aumenta à medida em que as plantas hermafroditas crípticas tornam-se mais femininas.

A dioécia leva à fecundação cruzada, mas também reduz pela metade o tamanho efetivo da população de plantas que produzem sementes. Além disso, a segregação dos sexos em árvores femininas e masculinas separadas agrava os problemas de reprodução em espécies que têm populações pequenas e são esparsamente distribuídas (NG 1983). Nas espécies pioneiras de ciclo de vida curto, talvez estes constrangimentos limitem a evolução de

uma dioicia completa, como pode ser o caso de *T. micrantha*. Considerando estas limitações, a manutenção de indivíduos hermafroditas crípticos e a ocorrência de agamospermia nas plantas femininas ou preferenciais, seriam mecanismos eficientes de reprodução para uma espécie que depende de clareiras para a sua regeneração. Embora *T. micrantha* ocorra geralmente em populações agregadas, indivíduos isolados ou populações pequenas podem se estabelecer nas clareiras.

A dioicia não tem sido um impedimento para a colonização de ambientes insulares e uma das razões pode ser a de que a dioicia evoluiu a partir de colonizadores hermafroditas auto-compatíveis. Outra hipótese é a de que existem muitas espécies que são imperfeitamente dióicas, com flores hermafroditas auto-compatíveis, ou ginodióicas. São exemplos de ocorrência de uma dioicia "frouxa" *Freycinetia negrosensis* (Filipinas), *F. reineckei* (Samoa) e *F. strobilacea* (Indonésia), todas pertencentes às Pandanaceae, família considerada como um exemplo clássico de taxon dióico. Embora os níveis de bissexualidade possam ser baixos o suficiente para não aparecer nos materiais de herbário, podem ser um fator decisivo para a colonização de ilhas isoladas (BAKER & COX 1984). Em *Carica papaya*, quando uma árvore isolada forma uma flor hermafrodita, que pode ser auto-polinizada, as sementes dão origem a plantas dos dois sexos. Assim, através deste mecanismo, a condição dióica pode ser restabelecida na geração seguinte, a partir de uma única planta (BAKER & COX 1984).

No estudo de IBARRA-MANRÍQUEZ & OYAMA (1992), os sistemas sexuais das árvores não estiveram associados às características da classe sucessional que a espécie ocupa na floresta. BAWA et al. (1985a) não encontraram diferença significativa na incidência de dioicia entre as espécies pioneiras e as da fase "madura" da floresta. BULLOCK (1985) também não observou diferença na proporção dos sistemas sexuais entre vegetações nas quais o ambiente e a composição das espécies eram diferentes. Para BULLOCK (1985), os sistemas sexuais parecem estar mais relacionados às formas de vida, como por exemplo a correlação que se observa entre o hábito arbustivo e arbóreo e a dioicia, embora RENNERT & RICKLEFS (1995) tenham encontrado uma correlação maior com o hábito escandente, tanto para as espécies lenhosas como para as herbáceas.

É possível que realmente não exista correlação entre a classe sucessional de uma espécie e o seu sistema sexual. No entanto, as características do sistema de reprodução de *T. micrantha* certamente têm grande responsabilidade no seu sucesso como espécie pioneira, o que pode ser evidenciado pela sua ampla distribuição geográfica na região neotropical. A polinização anemófila confere à espécie autonomia com relação aos polinizadores, nas áreas de clareira. A espécie pode se reproduzir através da fecundação cruzada, o que confere variabilidade a sua progênie, ou de auto-fecundação, devido à existência de plantas que

mudam de sexo, o que garante a produção de sementes. É possível também que ocorra agamospermia, que permitiria que mesmo árvores femininas isoladas produzissem descendência. Como corolário, os frutos de *T. micrantha* são dispersos por várias espécies de pássaros, que provavelmente levam a maioria das sementes a grandes distâncias da população original, aumentando a chance de ocupação de novas clareiras.

Com relação ao desenvolvimento dos frutos de *T. micrantha*, observa-se que do estágio de flor ao de fruto maduro decorrem pouco mais de três meses (Tabela 12). O amadurecimento dos seus frutos, na região de Campinas, mostra um padrão que é comum aos frutos carnosos da comunidade tropical e coincide com a estação chuvosa e altas insolações, ou seja, no final da primavera e início do verão (Tabelas 3 a 5). Segundo TERBORG (1990), na comunidade tropical os frutos carnosos geralmente amadurecem na estação chuvosa, quando as altas taxas de insolação, associadas à umidade, podem promover a acumulação de carboidratos e lipídeos. Estas condições ambientais também podem favorecer o estabelecimento das plântulas das sementes que alcançarem uma clareira no momento da dispersão. A hipótese do melhor período para a germinação prediz que, nos climas com uma estação seca, as espécies frutificam no início da estação chuvosa (SCHAIK et al. 1993). Segundo RAICH & KHOON (1990), o sucesso na regeneração de uma espécie depende não apenas da germinação das sementes, mas também das condições adequadas para o crescimento das plântulas. O melhor período do ano para a germinação da semente vai influenciar os períodos de frutificação e floração, particularmente nos ambientes tropicais que têm uma estação seca pronunciada (PRIMACK 1987). Ou seja, no caso de *T. micrantha* as sementes dos frutos maduros dispersos no início do verão poderão germinar rapidamente ao encontrarem condições favoráveis de clareira. Como será visto adiante, embora as sementes de *T. micrantha* tenham uma dormência potencial grande, se houver condições adequadas de umidade, podem germinar duas semanas após a sementeira, em condições experimentais (Figura 30 e 33).

É interessante observar que em *Celtis iguanaea* os frutos demoram cerca de 2-3 semanas para serem formados, ao contrário de *T. micrantha*, cujo período de formação dos frutos é bem maior. *C. iguanaea* e *T. micrantha* são espécies taxonomicamente próximas, pertencendo ambas às Celtidoideae. Além da proximidade taxonômica, estas espécies têm um comportamento ecológico semelhante, mas estratégias diferentes de ocupação do ambiente. *C. iguanaea* esteve presente desde o início da regeneração da clareira da mata Santa Genebra (CASTELLANI & STUBBLEBINE 1993), mas a sua importância na área, medida como o índice do valor de importância, aumentou apenas quando a população de *T. micrantha* já se encontrava em declínio (MATTHES 1992). Os sistemas de reprodução das espécies também são diferentes e *C. iguanaea* é andromonóica (ARRUDA & SAZIMA 1988),

talvez tendendo à monoícia, pois nas flores hermafroditas a viabilidade do pólen é significativamente menor que nas flores masculinas. Para PARSONS (1983) os caracteres de história de vida das espécies variam conjuntamente e evoluem em resposta a várias pressões seletivas que interagem. Assim, diferentes combinações de características podem ser adaptativamente equivalentes em ambientes similares.

Celtis australis é uma espécie que ocorre na parte ocidental dos Himalaias, andromonóica como *C. iguanaea*, com flores hermafroditas protogínicas e funcionalmente femininas. *C. australis* tem fecundação cruzada e auto-fecundação e as anteras têm abertura explosiva, mas o autor (SHARMA 1994) não deixa claro que ocorre anemofilia. As diferenças entre *T. micrantha*, *C. iguanaea* e *C. australis* fazem lembrar a questão levantada por POLICANSKY (1982) sobre a nossa grande dificuldade ou inabilidade de distinguir *a priori* entre espécies próximas, que têm padrões de história de vida similares, mas onde algumas têm indivíduos que mudam de sexo e outras não.

Quanto à viabilidade das sementes de *T. micrantha*, considerando-se apenas o seu aspecto morfológico, a porcentagem foi alta, sempre maior que 80%, numa amostragem aleatória. As sementes pareceram viáveis nos frutos provenientes das plantas femininas e das hermafroditas crípticas (Tabela 13). Sementes de provável origem apomítica também aparentaram ser totalmente viáveis. SOEPADMO (1977) cita altas taxas de aborto de sementes nos gêneros malasianos de Ulmaceae, cujas razões são desconhecidas. Também são registradas altas porcentagens de esterilidade da semente em espécies pioneiras comuns, como *Commersonia bartramia* (Sterculiaceae) e *Vernonia arborea* (Asteraceae), na Malásia (NG 1983). A alta porcentagem de aborto de sementes em espécies de Ulmaceae da Malásia aparentemente não ocorre nas populações estudadas de *T. micrantha*.

IV. GERMINAÇÃO DAS SEMENTES

As sementes dispersam a progênie no tempo e no espaço e podem ser transportadas a longas distâncias. Podem permanecer dormentes por períodos variáveis de tempo, evitando as condições desfavoráveis do ambiente. As sementes têm, portanto, um papel crucial no ciclo de vida das angiospermas (SOLBRIG 1976). Para as espécies que ocupam ambientes abertos e instáveis, como as clareiras, a capacidade de produzir uma descendência numerosa é mais importante para a sua sobrevivência do que a habilidade de competir com as plantas vizinhas (FENNER 1987)

A maioria das espécies tropicais se regenera a partir de sementes e as condições ambientais predominantes na floresta, durante todo o ano, são favoráveis para a germinação. A germinação pode ser influenciada por uma série de fatores endógenos ou exógenos e, destes, os mais importantes são a temperatura, a luz e a umidade. As espécies pioneiras, que dependem das clareiras, cuja ocorrência é imprevisível no tempo e no espaço, geralmente apresentam uma dormência imposta pelo ambiente. Suas sementes possuem um sensor que indica a existência de condições particulares de luz ou de temperatura. O início de uma grande alternância de temperatura ou de variações na densidade e qualidade do fluxo de fótons, detectadas pelo fitocromo, são sinais de destruição da copa, desaparecimento da camada de folheto ou exumação das sementes devida a distúrbios no solo (RAICH & KHOON 1990, VÁZQUEZ-YANES & OROZCO-SEGOVIA 1990, 1993).

As espécies pioneiras têm uma estação reprodutiva longa e são geralmente zoocóricas. A dispersão promovida pelos animais, como os pássaros, promove uma ampla chuva de sementes na comunidade que favorece a colonização de ambientes efêmeros, como as clareiras (HOWE & SMALLWOOD 1982, MURRAY 1988, SNOW 1981). Provavelmente não existe uma coevolução entre os pássaros e as plantas, pois a relação ecológica entre as espécies é muito assimétrica e difusa e o conjunto de dispersores de uma planta pode variar muito, mesmo em pequenas distâncias. Além disso, frugívoros especializados tipicamente se alimentam de várias espécies em frutificação. Deve-se considerar, também, que um ajuste aparente pode ser totalmente fortuito, envolvendo animais e plantas que ocorrem juntos numa comunidade contemporânea, mas que não compartilham a mesma história evolutiva (HOWE & WESTLEY 1989, LIEBERMAN & LIEBERMAN 1986, MURRAY 1988, WHEELWRIGTH et al. 1984).

Os frutos das espécies do gênero *Trema* são os favoritos dos pássaros frugívoros em várias partes do mundo (SNOW 1981). Em VeraCruz, México, foram encontradas sementes viáveis de *T. micrantha* no tubo digestivo de 25 espécies de aves (Trejo-Perez 1976, apud VÁZQUEZ-YANES 1980). Em Monte Verde (Costa Rica), WHEELWRIGTH et al. (1984) observaram 17 espécies de pássaros, pertencentes a sete famílias, alimentando-se dos frutos de *T. micrantha*. Segundo etiqueta de material de herbário (UEC 15.208, Furnas, MG), foram identificados por E.O. Willis os seguintes pássaros alimentando-se dos frutos de *T. micrantha*: *Traupis sayaca* (Thraupidae), *Pitangus sulphuratus* e *Megarhynchus pitanga* (Tyrannidae). Em Aracruz (ES), ARGEL DE OLIVEIRA (com. pes.) observou 12 espécies visitando árvores de *T. micrantha*. Destas espécies, duas são predadoras de sementes e cinco podem ser consideradas dispersoras potenciais: *Elaenia flavogaster* (Tyrannidae), *Dacnis cayana* (Coerebidae), *Tangara cayana*, *Thraupis palmarum* (Thraupidae) e *Turdus amaurochalinus* (Turdidae). Na mata Santa Genebra, RODRIGUES (1992) observou que 16

espécies de pássaros se alimentavam dos frutos de *T. micrantha*. Na estação seca, quando os recursos oferecidos pelas plantas aos frugívoros são escassos, os pássaros comem até mesmo os frutos verdes de *T. micrantha*.

Considerando as informações de que as sementes de *T. micrantha* são dispersas por pássaros, foram testados diferentes tratamentos de escarificação, cujos resultados estão discutidos a seguir.

1. Efeito de diferentes tratamentos

Conforme os resultados mostrados na Tabela 14 e Figura 30, não foi observada diferença significativa entre os diferentes tempos de ácido sulfúrico e o controle. A embebição em água destilada durante 24h promoveu a maior taxa de germinação, 91,1%, diferindo significativamente dos outros tratamentos. Em todos os tratamentos a germinação se iniciou a partir da segunda semana após a sementeira e no controle, somente após a quarta semana. Em um ensaio experimental, FERREIRA et al. (1977) observaram a germinação de sementes de *T. micrantha* somente cinco meses após a sementeira. Os autores não esclarecem, no entanto, se houve ou não algum tipo de manipulação. Uma vez que após os tratamentos com ácido sulfúrico as sementes eram lavadas e deixadas em embebição durante um período total de 20min, provavelmente o aumento da umidade promovido por esta manipulação antecipou a germinação. No caso das sementes-controle, a manipulação foi menor, limitando-se à retirada da polpa do fruto e a germinação se iniciou somente a partir da quarta semana após a sementeira. Outro fator que pode estar antecipando a germinação e contribuindo para o aumento da taxa média de germinação seria a lavagem ou diluição de substâncias inibidoras. Em condições de laboratório, sementes de *T. guineensis* germinaram seis semanas depois da sementeira (COOMBE 1960). Nesta espécie as sementes são liberadas com um forte mecanismo endógeno de dormência, que só começa a desaparecer aproximadamente 10 meses depois (VÁZQUEZ-YANES 1977).

Estes resultados vêm de encontro à interpretação atual de que, nas espécies zoocóricas, os animais são importantes para a dispersão, mas geralmente não têm papel relevante na indução da germinação. LIEBERMAN & LIEBERMAN (1986), observaram que em mais de 70% de 12 espécies estudadas, a ingestão das sementes por frugívoros não teve efeitos sobre a porcentagem de germinação. E também que na maioria dos casos não influenciou no tempo para germinar. MURRAY (1988) também observou que sementes de espécies pioneiras, após passarem pelo tubo digestivo de aves não mostraram aumento de

germinação, mas germinaram um pouco antes, o que pode ser devido ao ganho em umidade (VÁZQUEZ-YANES & OROZCO-SEGOVIA 1994). HOWE & SMALLWOOD (1982) consideram que as sementes das espécies zoocóricas geralmente germinam sem manipulação e que a escarificação, se ocorre, é casual, na tentativa do animal digerí-la. A zoocoria não representaria, de um modo geral, um mecanismo coevoluído para aumentar a porcentagem de germinação das sementes.

2. Efeito de diferentes temperaturas

Outro fator ambiental relevante para a germinação das sementes é a temperatura. A alternância da temperatura, que pode ser maior que 10°C no solo nu da floresta, pode ter efeitos variados sobre as sementes: aumento da permeabilidade da casca, permitindo sua hidratação; atuação sobre as enzimas internas ou alteração da permeabilidade das células da membrana do embrião. A necessidade de alternância de temperatura pode se desenvolver com o tempo, em sementes naturalmente enterradas no solo e também pode modificar a taxa de Vermelho/Vermelho-longo ou o período de exposição requeridos para a germinação. Algumas espécies necessitam de temperaturas de 45°C para se tornar permeáveis, temperaturas estas que são facilmente atingidas no solo descoberto, num dia ensolarado (VÁZQUEZ-YANES & OROZCO-SEGOVIA 1990, 1993, 1994). *Ochroma pyramidale* (Bombacaceae; VÁZQUEZ-YANES 1974) e *Heliocarpus donnell-smithii* (Tiliaceae; VÁZQUEZ-YANES & OROZCO-SEGOVIA 1982) são espécies pioneiras cujas sementes necessitam de temperaturas altas ou alternadas para germinar. Em: *Urera caracasana* (Urticaceae; VÁZQUEZ-YANES & OROZCO-SEGOVIA 1987a), é o efeito sinérgico da temperatura e da luz que induz a germinação.

VÁZQUEZ-YANES (1980) encontrou sementes de *T. micrantha* e de *T. orientalis* e também de *T. guineensis* (VÁZQUEZ-YANES 1977) fotoblásticas. No entanto, em laboratório, MATTHES (1992) obteve altas porcentagens de germinação de sementes de *T. micrantha* da população da mata da Santa Genebra tanto no claro como no escuro. Em função dos resultados de MATTHES (1992), em nosso trabalho não foi testado o fotoblastismo das sementes, mas a sensibilidade a diferentes temperaturas. Observou-se que as sementes mostraram diferenças significativas na porcentagem de germinação com temperaturas alternadas de 20°C e 30°C (Tabela 15, Figura 31). Os resultados mostram também que as sementes dos frutos maduros são mais sensíveis à alternância da temperatura, germinando significativamente mais (Tabela 17). As sementes dos frutos verdes, por outro lado, são mais

sensíveis às baixas temperaturas, germinando significativamente menos a 20°C constantes (Tabela 16).

T. micrantha produz flores e frutos continuamente ao longo do ano, mas frutos maduros só são observados, na região, no início do verão (janeiro-fevereiro). Uma vez que os pássaros se alimentam dos frutos durante todo o ano, comendo até mesmo os verdes, e como as sementes destes frutos germinam, embora numa porcentagem baixa, pode-se supor que as sementes que não forem predadas pelos frugívoros poderão ser incorporadas ao banco de sementes do solo.

A constituição de um banco de sementes no solo é parte importante da estratégia de vida das espécies pioneiras. Assim, a produção abundante de sementes e mecanismos eficientes de dispersão e de controle da germinação ampliam sua disponibilidade no tempo e no espaço, aumentando a probabilidade de colonização das clareiras (DENSLOW 1985, VÁZQUEZ-YANES & OROZCO-SEGOVIA 1987b). Para várias espécies de *Trema* (VÁZQUEZ-YANES 1980), em diferentes localidades (Nigéria, Malásia, México, Panamá), foram encontradas sementes latentes no banco do solo. Na Costa do Marfim, ALEXANDRE (1978, 1982) observou sementes de *Trema guineensis* até a 5cm de profundidade do solo, com uma densidade média variando entre 300-3.000 sementes/m² e com dormência fotoblástica. A taxa de germinação foi estimada em 70% e experimentalmente a germinação ocorreu 11 dias após a semeadura, atingindo cerca de 80% até o 30º dia. Sementes de *T. micrantha* foram encontradas a até 10cm de profundidade no solo da floresta fechada (PUTZ 1983).

Pérez-Nasser (1985 apud VÁZQUEZ-YANES & OROZCO-SEGOVIA 1987a), estudando a viabilidade de sementes enterradas por períodos variáveis de tempo, encontrou os seguintes resultados para *T. micrantha*: aos 100 dias, as sementes tinham aproximadamente 90% de germinação, decrescendo após este período para cerca de 70% e com um novo pico de 90% após 1,2 ano. Após 1,9 ano de enterramento, a porcentagem de germinação ainda era maior do que 30%. As sementes eram fotoblásticas, com germinação nula no escuro. Experimentos com sementes enterradas de *Cecropia sciadophylla* e *C. obtusa* (Cecropiaceae; HOLTHUIJZEN & BOERBOOM 1982) mostraram taxas de viabilidade de 94-98%, após 5,1 anos e de 76-80%, após 4 anos. Nas Filipinas, após 6-6,5 anos de enterramento no solo, de um total de 26 espécies herbáceas estudadas, 13 ainda continuavam com suas sementes viáveis (Juliano 1940, apud HOLTHUIJZEN & BOERBOOM 1982). Moreno & Casasola (1976, apud HOLTHUIJZEN & BOERBOOM op. cit.) encontraram sementes viáveis de *Ochroma pyramidale* com 49 anos de armazenamento em condições artificiais de um museu.

A longevidade potencial das sementes pode, portanto, ser maior que um ano no solo (UHL & CLARK 1983) e sementes de espécies pioneiras enterradas por até 2,5 anos não mostraram diminuição significativa da sua viabilidade (MURRAY 1988). No entanto, ALVAREZ-BUYLLA & MARTÍNEZ-RAMOS (1990) estimaram uma taxa de renovação do banco de sementes do solo para *Cecropia obtusifolia*, em condições naturais, de pouco menos de dois anos, devido principalmente às altas taxas de predação. Modelos teóricos para *Cecropia obtusifolia* reforçam a conclusão baseada em dados empíricos de que a regeneração das espécies pioneiras depende mais da chuva anual de sementes que da sua acumulação no solo (ALVAREZ-BUYLLA & GARCÍA-BARRIOS 1991). Portanto, o aumento dos distúrbios de grande escala põem em risco a regeneração das espécies pioneiras que, mesmo sendo aptas a colonizar grandes clareiras, dependem de uma chuva constante de sementes para a manutenção do banco de sementes do solo.

3. Efeito da categoria sexual, do tratamento e da maturidade

Nos experimentos de germinação das sementes de *T. micrantha* observou-se que existe diferença significativa na porcentagem de germinação em relação às variáveis sexo da planta-mãe, grau de maturidade e tratamento. Existe também um efeito sinérgico entre o sexo da planta-mãe e o tratamento e entre o tratamento e o grau de maturidade do fruto (Tabela 18 e Figuras 32 e 33).

As sementes das plantas femininas, cuja porcentagem de germinação é significativamente maior do que a das plantas masculinas oscilantes, germinam mais quando são proveniente de frutos que estão amadurecendo e com o tratamento de hipoclorito. Nos testes de temperatura também observou-se que as sementes dos frutos verdes, embora possam germinar mesmo a 20°C constantes, o fazem significativamente menos do que as sementes dos frutos maduros ou que estão amadurecendo (Tabela 16). Dentre os vários mecanismos possíveis de dormência endógena (VÁZQUEZ-YANES & OROZCO-SEGOVIA 1990, 1993), pode-se supor a imaturidade do embrião ou a presença de ácido abscísico e/ou ausência de giberelina (que pode acelerar a germinação) nas sementes dos frutos verdes.

As diferenças observadas na porcentagem de germinação nos diferentes tratamentos pode ser devida ao efeito desinfetante do hipoclorito, diminuindo a contaminação por fungos (Tabelas 19 e 20). Segundo JANZEN & VÁZQUEZ-YANES (1991), nas regiões tropicais mais de 90% das árvores têm mais da metade das suas sementes mortas por animais e fungos no período compreendido entre a produção das sementes e a sua germinação.

Nas árvores tropicais as sementes produzidas sincronicamente numa população ou pelo mesmo indivíduo têm uma grande variabilidade na forma, tamanho, conteúdo de umidade, comportamento de dispersão, latência e germinação. Este heteromorfismo pode ter diferentes origens, desde uma determinação genética até variações micro-ambientais dentro da árvore, durante o período de desenvolvimento dos frutos (BAWA et al. 1990a, PUCHET & VÁZQUEZ-YANES 1987, VÁZQUEZ-YANES & OROZCO-SEGOVIA 1987a, 1993). A diferença observada na porcentagem de germinação das sementes provenientes das plantas femininas em relação às hermafroditas crípticas, em *T. micrantha*, é consistente e altamente significativa (Tabela 18) e provavelmente reflete mais do que o resultado de variações micro-ambientais. Esta diferença pode ser devida a características genéticas, que determinam, por exemplo, menor viabilidade ou maior dormência nas sementes das plantas hermafroditas crípticas. No caso de uma maior dormência, estas sementes poderiam integrar o banco do solo, pois as sementes das plantas hermafroditas crípticas só começam a germinar pelo menos depois da terceira semana após a sementeira (Figuras 32 e 33). Em simulações teóricas, MURRAY (1988), observou que o rendimento reprodutivo potencial aumenta muito com o aumento da dormência, especialmente num curto período de tempo, de pouco anos. A dormência pode ser interpretada como uma forma de dispersão no tempo, embora não substitua a dispersão efetiva. Por outro lado, no caso da abertura de uma clareira logo após a dispersão das sementes, as oriundas das plantas femininas germinariam logo, ocupando o ambiente primeiro ou com mais indivíduos. Assim, a espécie poderia dispor de dois "conjuntos" de sementes, um mais apto a formar o banco de sementes do solo (plantas hermafroditas crípticas) e o outro, mais adaptado a colonizar rapidamente as clareiras recém-abertas (plantas femininas).

Estes resultados também podem ser interpretados de um ponto de vista genético, pois em geral a maioria das espécies mostra depressão endogâmica e as sementes oriundas da auto-fecundação ou do cruzamento de indivíduos próximos têm sobrevivência ou vigor diminuídos, em relação produto de plantas não-relacionadas. Mas geralmente as espécies que são normalmente auto-compatíveis apresentam uma depressão endogâmica menor do que as de fecundação cruzada (LEVIN 1989).

A maioria dos modelos teóricos para explicar a evolução e a manutenção da ginodioiccia e da dioiccia se baseiam na maior fecundidade das plantas femininas, na depressão endogâmica e na heterose (WILLSON 1983). Nas espécies ginodióicas a contribuição relativa de genes para a geração seguinte pode ser diferente entre as plantas femininas e hermafroditas, pois enquanto as plantas femininas contribuem apenas através dos óvulos, as plantas hermafroditas contribuem via óvulos e via pólen. Assim, as plantas femininas deveriam ter uma produção de sementes ou uma fecundidade maior que as hermafroditas (KROHNE et

al. 1980). Vários estudos têm mostrado que nas espécies ginodióicas a fecundidade feminina geralmente é maior que a das plantas hermafroditas (COX 1988, WILLSON 1983). Em *Plantago lanceolata*, por exemplo, as plantas femininas produzem quase o dobro de sementes que os indivíduos hermafroditas, ao longo da estação reprodutiva (KROHNE et al. 1980). Em *Origanum vulgare* (Labiatae) as sementes produzidas pelas plantas hermafroditas apresentam 75% de viabilidade, enquanto as produzidas pelas plantas femininas têm 89% de viabilidade. Para compreender as proporções de plantas femininas de *Origanum vulgare* observadas em campo, supõe-se uma viabilidade reduzida ou uma letalidade completa de certos genótipos (LEWIS & CROWE 1956). Em *Thymus vulgaris* (ASSOUAD et al. 1978) as sementes das plantas femininas são produzidas em maior quantidade e têm uma taxa de germinação significativamente maior que as sementes das plantas hermafroditas. Mas outras características também podem estar envolvidas na maior aptidão dos indivíduos femininos, como o tamanho e o peso das plantas, a produção das sementes, a facilidade de polinização e o número médio de grãos de pólen retidos nos estigmas. Em *Thymelaea hirsuta*, embora a produção de sementes seja desigual entre os morfos sexuais, a porcentagem de germinação não foi significativamente diferente.

V. TAMANHO INICIAL E CRESCIMENTO MÉDIO DAS ÁRVORES

Nas espécies dimórficas podem ocorrer diferenças em características secundárias dos fenótipos sexuais. As características sexuais secundárias são aquelas diferenças observadas entre as plantas femininas e masculinas que não estão diretamente relacionadas à produção de gametas e à fertilização do zigoto, como a alocação de recursos, a taxa de crescimento ou de sobrevivência (GEBER 1995, LLOYD & WEBB 1977, PENDLETON et al. 1992). Estas características secundárias podem ser apenas uma consequência do desenvolvimento sexual, determinado geneticamente, não tendo um valor adaptativo, ou podem ter sido selecionadas como uma estratégia favorável para os diferentes sexos (GEBER 1995, LLOYD & WEBB 1977). Com relação à alocação de recursos, dois padrões básicos foram propostos: no primeiro, a planta só iniciaria o investimento em reprodução a partir de um certo limiar de recursos ou de tamanho. O segundo padrão prediz que a produção de frutos é feita às custas do investimento em crescimento. Por esta razão, as plantas que frutificam seriam menores que as plantas masculinas ou do as que não estão se reproduzindo. Uma produção grande de

frutos também pode acarretar uma diminuição do crescimento, da reprodução e da sobrevivência em anos subseqüentes (PENDLETON et al. 1992).

A teoria para a evolução da mudança sexual nas plantas se baseia na hipótese da vantagem do tamanho formulada por Ghiselin (1969 apud SCHLESSMAN 1988), que prediz que os indivíduos menores expressam o sexo que representa o menor custo. Em várias plantas a energia metabólica dispendida e os nutrientes minerais necessários para a produção dos óvulos, das sementes e dos frutos excedem o gasto com a produção de pólen. Em várias espécies dióicas a taxa de crescimento é diferente nas plantas femininas e masculinas - em alguns casos a planta feminina é maior, quando o investimento reprodutivo masculino tem que ser maior ou ser realizado antes, diminuindo a inversão em crescimento. Em outros casos, a planta masculina é maior, pois a feminina precisa investir mais na produção de frutos e sementes. Por exemplo, os órgãos de armazenamento em *Arisaema* spp., *Panax trifolium* e orquídeas da sub-tribo Catasetinae são maiores nas plantas femininas que nas masculinas (LLOYD & BAWA 1984, MEAGHER 1988, SCHLESSMAN 1988, 1991, WALLER 1988). Em *Elaeis guineensis* a fase feminina está correlacionada às condições ambientais que favorecem a acumulação de reservas fotossintéticas (WILLIAMS & THOMAS 1970). Em *Gurania* e *Psiguria* (Cucurbitaceae) a fase feminina é precedida pelo aumento em diâmetro do caule, mas não no aumento da biomassa total. Provavelmente o aumento do diâmetro permite que estas plantas, que têm o hábito de trepadeiras, alcancem posições mais favoráveis para a fotossíntese no dossel da floresta (CONDON & GILBERT 1988).

Em *T. micrantha*, o tamanho médio inicial, tanto em altura como em diâmetro, foi maior na população da mata Santa Genebra, pois os indivíduos eram mais velhos, tinham cerca de 5 anos de idade no início deste estudo. Na mata Santa Elisa, por outro lado, as plantas eram bem mais jovens com, no máximo, dois anos de idade, sendo naturalmente menores (Figuras 34 e 35). Pode-se observar na Tabela 23 que das 85 plantas marcadas no início do trabalho, na mata Santa Genebra, apenas 27 sobreviveram até o final, ou seja, apenas 31,8%. Por outro lado, na mata Santa Elisa das 37 árvores marcadas, apenas uma morreu, pois estava muito sombreada por outras plantas, mais no interior da mata.

Na população da mata Santa Genebra, as médias dos tamanhos iniciais diferiram (com 95% de confiança), para as medidas de altura e de perímetro, entre as plantas femininas e hermafroditas crípticas. Esta diferença, no entanto, pode ser atribuída às condições do ambiente, que era muito heterogêneo. Cinco anos após a ocorrência do incêndio que originou a clareira, a população de *T. micrantha* já estava em declínio (MATTHES 1992) e as trepadeiras eram muito abundantes, particularmente *Celtis iguanaea*, que é especialmente vigorosa e muitas vezes quebrava os ramos de *T. micrantha*. Algumas plantas de *T. micrantha* chegaram a quebrar e diminuir de tamanho devido ao peso das trepadeiras. Na

mata Santa Elisa, por outro lado, o ambiente era mais homogêneo, pois se encontrava no início da sucessão secundária e também porque era feito o controle periódico das plantas invasoras, principalmente o capim-colonião. Como os indivíduos desta população eram jovens e o ambiente mais homogêneo, a ausência de diferença significativa (com 95% de probabilidade) entre o tamanho das plantas femininas e hermafroditas crípticas é um dado que reflete melhor o vigor intrínseco das plantas. Observa-se que as médias da altura e perímetro das plantas hermafroditas crípticas apresentam um intervalo de confiança maior, que pode estar refletindo maior variabilidade. No entanto, as variáveis consideradas, nas duas categorias, apresentaram coeficientes de variação muito altos. Se considerarmos que o tamanho das plantas fornece uma estimativa de seu vigor, não há diferença significativa entre as plantas femininas e hermafroditas crípticas de *T. micrantha*. Quando observamos o crescimento médio em altura ou perímetro (Figuras 36 e 37) também não há diferença significativa. A maior taxa de crescimento das plantas da mata Santa Elisa, em relação às da mata Santa Genebra, é esperada, pois é uma população jovem, que ainda está se estabelecendo na área (Tabela 23). Os resultados indicam, portanto, que a hipótese da vantagem do tamanho aparentemente não se aplica a *T. micrantha* e que não existe um limiar fisiológico, determinado pelos custos da maternidade, para a fase feminina. Em *Thymelaea hirsuta*, que apresenta quatro morfos sexuais, DOMMÉE et al. (1990) observaram que o tamanho da planta e o seu sexo eram variáveis independentes, em três das quatro populações estudadas. Apenas numa população os indivíduos protândricos eram maiores. O crescimento das plantas também não esteve correlacionado ao seu sexo.

Aparentemente também não existe uma mortalidade ou sobrevivência diferencial entre as categorias sexuais. Na mata Santa Genebra as plantas femininas e hermafroditas crípticas sobreviveram em proporções (61,6% e 30,8%, respectivamente) semelhantes à sua frequência relativa na população (60% e 36% respectivamente, Tabela 1). Evidências de uma sobrevivência diferencial entre os sexos em espécies ginodioicas existem apenas para *Plantago lanceolata* (VAN DAMME & VAN DELDEN 1984). No caso de espécies nas quais a ginodioicia parece ser uma condição estável, a sua manutenção dependeria de algumas características secundárias da fase adulta, como a produção e a massa das sementes e a sobrevivência diferencial das plantas, em função do seu sexo, como em *P. lanceolata*.

Ao lado do investimento intensivo na reprodução, já ressaltado anteriormente, *T. micrantha* tem uma alta taxa de crescimento em altura. Em Juiz de Fora (MG), FERREIRA et al. (1977) observaram crescimento em altura de 5,1m/ano. Na ilha de Barro Colorado, indivíduos de *T. micrantha* cresceram até 7m/ano (BROKAW 1987). Taxas ainda maiores foram observadas por EWEL (1980), ou seja, 9m/ano, na península de Osa, na Costa Rica. CONDIT et al. (1993) também observaram que *T. micrantha* estava entre as espécies com os

maiores incrementos em diâmetro, numa floresta tropical úmida do Panamá, com uma grande taxa de crescimento inicial. Estas altas taxas de crescimento podem ser compreendidas como parte da estratégia da espécie na ocupação do ambiente e à sua intolerância ao sombreamento. Na Nigéria, por exemplo, outra espécie pioneira do gênero, *T. guineensis*, cresceu 7,2m/ano (Ross 1954, apud COOMBE 1960).

Nos dois anos iniciais da sucessão secundária na mata Santa Genebra, os indivíduos de *T. micrantha* cresceram mais de 3m/ano (CASTELLANI & STUBBLEBINE 1993). Já no final do seu ciclo de vida, nesta mesma população, *T. micrantha* apresentou taxas menores, mas ainda continuou crescendo. O rápido crescimento desta espécie, pode ser devido ao desenvolvimento prolongado e eficiente de áreas foliares novas e ao longo período de crescimento ativo, sem interrupções, que ocorre nos climas tropicais, a exemplo do que acontece com *T. guineensis* (COOMBE 1960).

BAZZAZ et al. (1979) observaram que nas espécies com flores e frutos verdes o suprimento total de carbono para a produção de sementes maduras, através da fotossíntese *in situ*, pode ser de até 64,5%, como em *Acer platanoides* (Aceraceae). Assim, em vários casos as flores verdes podem ser sinteticamente ativas, cobrindo a maior parte dos custos energéticos e de carbono das suas próprias estruturas e das sementes maduras. É um erro computar o custo reprodutivo como se ele fosse o produto exclusivo da fotossíntese das folhas. É provável que em *T. micrantha* as flores, com suas sépalas esverdeadas sejam fotossintetizantes, otimizando sua estratégia de espécie pioneira, que cresce rapidamente e ainda produz flores e frutos precoce e intensivamente.

VI. SISTEMAS REPRODUTIVOS EM OUTRAS ESPÉCIES DE ULMACEAE

Os gêneros citados para o continente americano (Tabela 24) pertencem às duas subfamílias das Ulmaceae - Celtidoideae (*Ampelocera*, *Celtis*, *Lozanella* e *Trema*) e Ulmoideae (*Phyllostylon* e *Ulmus*), de acordo com a classificação de TODZIA (1993).

A biologia da reprodução da maioria das espécies de Ulmaceae não é conhecida (TODZIA 1993). Das 25 espécies listadas na Tabela 24, a maioria é citada como andromonóica ou funcionalmente andromonóica e pertencem principalmente aos gêneros *Ampelocera* e *Celtis*, que contêm o maior número de espécies. Das nove espécies de *Celtis* da região da Malásia, oito também são andromonóicas e apenas uma é monóica (SOEPADMO 1977). Em *Lozanella* as duas espécies que ocorrem nas Américas são dióicas.

É interessante notar que algumas espécies estão sujeitas a mais de uma interpretação, como *Ampelocera hottlei*, citada como funcionalmente andromonóica (TODZIA 1989) e como hermafrodita (IBARRA-MANRÍQUEZ & OYAMA 1992). *Phyllostylon brasiliense* é considerado uma espécie hermafrodita por BULLOCK (1985) e andromonóica por TODZIA (1989). Esta divergência de opiniões pode ser conseqüência das abordagens diferentes dos trabalhos, uns de cunho taxonômico, que permitem uma análise mais detalhada das espécies, mas geralmente são restritos a material de herbário e consideram apenas o aspecto morfológico, e outros mais ecológicos, onde são estudados os sistemas reprodutivos de várias espécies da comunidade. Mas mesmo em trabalhos taxonômicos existem diferenças de interpretação, como para *A. ruizii* (KILLEEN et al. 1993, TODZIA 1989). Por outro lado, em trabalhos cuja abordagem é ecológica também existem resultados diferentes, como para *Celtis iguanaea* e *Trema micrantha*. Para *C. iguanaea* a informação mais correta é provavelmente a de que é uma espécie andromonóica, pois um dos trabalhos que chegam a esta conclusão é o de ARRUDA & SAZIMA (1988), baseado em estudos de campo de uma população e não apenas na análise de materiais de herbário. Para *T. micrantha*, por outro lado, o trabalho de TOMLINSON (1974) é o que contém a aproximação mais correta sobre o sistema reprodutivo da espécie, embora tenha sido um estudo de caráter amplo e com uma abordagem morfológica. É interessante notar que das quatro espécies de *Trema* citadas para a Malásia (SOEPADMO 1977), três são consideradas como polígamo-monóicas, e a outra espécie, como monóica. Para as quatro ou cinco espécies de *Trema* que ocorrem na região tropical e subtropical das Américas, existem informações apenas para *T. micrantha* e *T. lamarckiana*. O estudo de outras espécies de *Trema*, particularmente das que ocorrem nas ilhas da América Central, com certeza acrescentariam informações preciosas sobre a biologia da reprodução no gênero. *Ulmus mexicana* é mencionado como hermafrodita (NEVLING Jr. 1960), mas podem ocorrer flores imperfeitas (TODZIA 1993) nas espécies do gênero e *U. lanceaefolia*, da Malásia, tem flores hermafroditas que são funcionalmente masculinas ou femininas (SOEPADMO 1977).

Em alguns casos, pode ser importante a associação entre o sistema de reprodução e a posição taxonômica das espécies, como a ocorrência de agamospermia nas Melastomataceae (RAMÍREZ & BRITO 1990). Os dados da Tabela 24 sugerem que o sistema reprodutivo predominante nas espécies de Ulmaceae que ocorrem no continente americano é a andromonoiccia e poucos taxa são hermafroditas ou dióicos. As divergências de opinião dos diferentes autores, por outro lado, sugerem que são necessários estudos mais detalhados das espécies e que uma determinação complexa, como a observada em *T. micrantha*, poderá eventualmente ocorrer em outras espécies da família. Uma vez que pelo menos parte das

informações disponíveis (Tabela 24) precisam ser checadas, é difícil estabelecer uma seqüência evolutiva dos sistemas de reprodução das espécies da família.

Os levantamentos extensivos que analisam os sistemas de reprodução de várias espécies da comunidade são muito importantes, mas estão sujeitos, em consequência da sua abordagem, a inúmeros erros. Trabalhos desta natureza, como os de BULLOCK (1985) e de TOMLINSON (1974), no entanto, apesar de seu caráter extensivo, dão indicações preciosas sobre espécies que mereceriam estudos mais detalhados. Mas fenômenos como a mudança de sexo de alguns indivíduos da população, como os observados no presente trabalho em *T. micrantha*, por exemplo, somente podem ser detectados em estudos de longo prazo. Estudos de espécies individuais deveriam ter uniformidade metodológica, como o tipo de amostragem a ser feita, sua periodicidade e duração, a coleta de dados em pelo menos duas populações diferentes e a realização de testes sobre o sistema de cruzamento. Outros aspectos da biologia das espécies também devem ser levados em consideração, como o sistema de polinização, a dispersão dos frutos, a germinação das sementes e o estabelecimento das plântulas, a sua estratégia de ocupação do ambiente.

CONCLUSÕES

A maioria dos trabalhos sobre a reprodução das espécies ginodióicas e androdióicas discute os resultados numa perspectiva de evolução dos sistemas de reprodução do hermafroditismo, que é mais comum nas Angiospermae, em direção à dioicia, que é menos freqüente. Em geral, a principal força seletiva invocada é o aumento da fecundação cruzada, que garantiria maior variabilidade genética. No entanto, faltam considerações sobre outros aspectos da biologia das espécies e uma discussão de como o seu sistema reprodutivo pode ser adaptativo ou vantajoso, considerando-se a sua estratégia de vida de forma global. PRIMACK (1987) lembra que as três fases da reprodução - polinização das flores, dispersão dos frutos e estabelecimento das plântulas - são estreitamente ligadas e o estudo das características reprodutivas das espécies não deve ter um foco estreito, somente em uma das etapas. Com relação aos resultados obtidos para *T. micrantha* neste trabalho, podemos concluir que:

1. O complexo sistema de determinação sexual observado em *T. micrantha* é inédito para espécies arbóreas neotropicais. Quando comparado ao de outras espécies em que também existem plantas que mudam de sexo, não se observa uma equivalência completa das características dos fenótipos sexuais nem do seu comportamento.
2. Foram observados quatro fenótipos sexuais nas duas populações: plantas femininas, femininas preferenciais, hermafroditas crípticas e masculinas preferenciais. Os indivíduos hermafroditas crípticos mudam periodicamente de sexo, passando de uma condição exclusivamente masculina ou monóica para predominante ou exclusivamente feminina. Estas plantas também produzem flores hermafroditas e, por este motivo, podem ser consideradas como trimonóicas. A espécie foi considerada ginodióica num sentido amplo, uma vez que os indivíduos hermafroditas crípticos são trimonóicos, mas este tipo de classificação não descreve adequadamente sua determinação sexual.
3. As flores hermafroditas foram raras e ocorreram de forma esporádica. Estas flores são protogínicas, mas a maioria não continha óvulo, sendo, portanto, funcionalmente masculinas. Estes resultados sugerem que a determinação sexual em *T. micrantha* provavelmente deriva de uma condição hermafrodita.

4. Os quatro fenótipos sexuais ocorreram de forma equivalente nas duas populações, ou seja, as plantas femininas compuseram sempre mais de 50% dos indivíduos e as hermafroditas crípticas foram o segundo fenótipo sexual em importância. As árvores femininas e masculinas preferenciais foram raras, ocorrendo apenas um ou dois indivíduos de cada categoria. Não foram encontradas evidências de mortalidade ou sobrevivência diferencial entre as categorias sexuais e também não se aplicam a *T. micrantha* as hipóteses da vantagem do tamanho nem do ambiente em mosaico. Estes resultados indicam que o polimorfismo sexual observado tem provavelmente uma base genética e pode se constituir num sistema estável e muito vantajoso para uma espécie pioneira como *T. micrantha*.
5. A mudança sexual das plantas hermafroditas crípticas ocorre geralmente no início da primavera. Certamente os fatores ambientais modelam o comportamento da espécie, mas não foi possível estabelecer relações claras entre as variáveis climáticas, como chuva, insolação ou temperaturas máximas e mínimas, e o padrão de mudança do fenótipo sexual das plantas.
6. As observações de campo e as contagens do número de grãos de pólen indicam que *T. micrantha* é uma espécie anemófila, mas várias espécies de insetos foram observados visitando suas flores. Os resultados das polinizações controladas mostram que a espécie é xenógama facultativa e pode, portanto, se reproduzir através da fecundação cruzada - o que confere variabilidade genética à progênie - ou de auto-fecundação, devido à existência das plantas hermafroditas crípticas, e que garante a produção de sementes. Estas características reprodutivas, aliadas à dispersão dos frutos pelos pássaros, certamente conferem grande eficiência à sua estratégia de ocupação de clareiras, cuja ocorrência é imprevisível no tempo e no espaço. É possível que este sistema de reprodução, somado às outras características da biologia da espécie, como o rápido crescimento em altura, a produção contínua de flores, a intolerância ao sombreamento, constitua uma estratégia evolutivamente estável que, pelo menos atualmente, não tende a evoluir para uma dioécia completa. Há evidências, que necessitam de confirmação, de que pode ocorrer agamospermia na espécie, que certamente contribuiria para aumentar ainda mais seu sucesso como pioneira. É importante confirmar se realmente ocorre agamospermia e se a sua proporção aumenta à medida em que os indivíduos hermafroditas crípticos se tornam mais femininos.
7. No exame de exsiccatas de herbário, o padrão de produção de flores femininas e masculinas ao longo do ano é semelhante ao das populações naturais estudadas, constituindo-se numa forte evidência de que este comportamento reprodutivo pode ser característico da espécie.

8. Os frutos demoram cerca de três meses para amadurecer e são dispersos por várias espécies de pássaros. A porcentagem de germinação das sementes é maior quando os frutos estão maduros, em tratamento de embebição em água destilada e em temperaturas alternadas. As sementes oriundas das plantas femininas ou preferenciais têm uma taxa de germinação significativamente maior que as das plantas hermafroditas crípticas.
9. A diferença na porcentagem de germinação das sementes oriundas dos diferentes fenótipos sexuais pode ser interpretada de duas maneiras distintas. De um ponto de vista genético, se consideramos que *T. micrantha* é uma espécie ginodióica, num sentido amplo, pode estar ocorrendo uma esterilidade parcial na progênie das plantas hermafroditas crípticas, em decorrência da auto-fecundação. Por outro lado, de uma perspectiva ecológica, as sementes das plantas hermafroditas crípticas podem ter uma dormência maior e estariam mais aptas a compor o banco de sementes do solo. As sementes das plantas femininas e preferenciais, por outro lado, poderiam germinar logo após a dispersão, caso encontrem condições adequadas de clareira. Uma vez que as sementes são todas morfologicamente íntegras e aparentemente viáveis, são necessários testes de viabilidade em condições naturais, para se esclarecer se ocorre mortalidade ou dormência diferencial. É importante, também, se verificar o comportamento das sementes das plantas hermafroditas crípticas resultantes de fecundação cruzada.
10. O levantamento bibliográfico sobre os sistemas de reprodução de outras Ulmaceae do continente americano indicam que a andromonoiccia é predominante em *Celtis* e *Ampelocera*, que são os gêneros com o maior número de espécies. No entanto, estas informações são basicamente provenientes de trabalhos de caráter taxonômico ou então ecológico, nos quais muitas espécies são consideradas no levantamento. Praticamente quase não existem trabalhos de campo de longo prazo com as espécies. Por estes motivos, várias informações são contraditórias e necessitam ser revistas. Com relação as outras espécies de *Trema* do continente, há informações apenas para *T. lamarckiana*, que pode ter um sistema de reprodução semelhante ao de *T. micrantha*.
11. É difícil comparar os resultados obtidos com *T. micrantha* com os dados existentes na literatura, pois faltam análises quantitativas da determinação sexual das plantas em populações naturais. Assim, há necessidade de se uniformizar a metodologia de coleta de dados - com estudos periódicos e de longo prazo - e mesmo a terminologia a ser empregada na descrição dos fenômenos observados. Além disso, é necessário que se utilize um conceito quantitativo para a análise da sexualidade das plantas.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- AKKERMANS, A.D.L.; ABDULKADIR, S. & TRINICK, M.J. 1978. N₂-fixing root nodules in Ulmaceae: *Parasponia* or (and) *Trema* spp.? Plant Soil **49**:711-715.
- ALEXANDRE, D.-Y. 1978. Observations sur l'ecologie de *Trema guineensis* en basse Côte d'Ivoire. O.R.S.T.O.M., sér. Biol., **13(3)**:261-266.
- ALEXANDRE, D.-Y. 1982. Aspects de la régénération naturelle en forêt dense de Côte d'Ivoire. Candollea **37**:579-588.
- ALVAREZ-BUYLLA, E.R. & GARCÍA-BARRIOS, R. 1991. Seed and forest dynamics: a theoretical framework and an example from the Neotropics. Am. Nat. **137**:133-154.
- ALVAREZ-BUYLLA, E.R. & MARTÍNEZ-RAMOS, M. 1990. Seed bank versus seed rain in the regeneration of a tropical pioneer tree. Oecologia (Berl.) **84**:314-325.
- ANDERSON, G.J. 1984. The evolution of dioecy - introduction. Ann. Mo. Bot. Gard. **71**:243.
- ANDRADE, P. de; VIEIRA, P. de F.; ROSA, L.C. de A. & ANDRADE, A.T. de 1978. *Trema micrantha* Blume na alimentação animal. II - Degradação "in vitro" dos componentes da parede celular da periquiteira (*Trema micrantha* Blume), capim Aripuanã (*Leptochloa dominguensis* Trin.) e capim-elefante (*Pennis&um purpureum* Schum.) Acta Amazonica **8(2)**:133-138.
- ARROYO, M.T.K. & USLAR, P. 1993. Breeding systems in a temperate mediterranean-type climate montane sclerophyllous forest in Central Chile. Bot. J. Linn. Soc. **111**:83-102.
- ARRUDA, V.L.V. & SAZIMA, M. 1988. Polinização e reprodução de *Celtis iguanaea* (Jacq.) Sarg. (Ulmaceae), uma espécie anemófila. Rev. Bras. Bot. **11**:113-122.
- ASSOUAD, M.W.; DOMMÉE, B.; LUMAR&, R. & VALDEYRON, G. 1978. Reproductive capacities in the sexual forms of the gynodioecious species *Thymus vulgaris* L. Bot. J. Linn. Soc. **77**:29-39.
- BAKER, H.G. & COX, P.A. 1984. Further thoughts on dioecism and island. Ann. Mo. Bot. Gard. **71(1)**:244-253.

- BARRET, S.C.H. 1984. Variation in floral sexuality of diclinous *Aralia* (Araliaceae). Ann. Mo. Bot. Gard. **71**:278-288.
- BAWA, K.S. 1973. Chromosome number of tree species of a lowland tropical community. J. Arnold Arbor. Harv. Univ. **54**:422-434.
- BAWA, K.S. 1974. Breeding systems of tree species of a lowland tropical community. Evolution **28**:85-92.
- BAWA, K.S. 1980. Evolution of dioecy in flowering plants. Annu. Rev. Ecol. Syst. **11**:15-39
- BAWA, K.S. 1982. Outcrossing and the incidence of dioecism in island floras. Am. Nat. **119**(6):866-871.
- BAWA, K.S. 1984. The evolution of dioecy - concluding remarks. Ann. Mo. Bot. Gard. **71**(1):294-295.
- BAWA, K.S. 1990a. Plant-pollinator interactions, sexual systems and pollen flow - commentary. In: Bawa, K.S. & Hadley, M. (eds.). Reproductive ecology of tropical forest plants. Man and the biosphere series, vol. 7. UNESCO & The Parthenon Publishing Group, Paris. p. 65-68.
- BAWA, K.S. 1990b. Plant-pollinator interactions in tropical rain forest. Ann. Rev. Ecol. Syst. **21**:399-422.
- BAWA, K.S. 1992. Mating systems, genetic differentiation and speciation in tropical rain forest plants. Biotropica **24**(2b):250-255.
- BAWA, K.S. 1994. Pollinators of tropical dioecious Angiosperms: a reassessment? No, not yet. Am.J. Bot. **81**(4):456-460.
- BAWA, K.S. & BEACH, J. H. 1981. Evolution of sexual systems in flowering plants. Ann. Mo. Bot. Gard. **68**:254-274.
- BAWA, K.S. & CRISP, J.E. 1980. Wind-pollination in the under-storey of a rain forest in Costa Rica. Ecol. **68**:871-876.
- BAWA, K.S.; ASHTON, P.S. & NOR, S.M. 1990. Reproductive ecology of tropical forest plants: management issues. In: Bawa, K.S. & Hadley, M. (eds.). Reproductive ecology of tropical forest plants. Man and the biosphere series, vol. 7. UNESCO & The Parthenon Publishing Group, Paris. p. 3-13.

- BAWA, K.S.; PERRY, D.R. & BEACH, J.H. 1985a. Reproductive biology of tropical lowland rain forest trees. I. Sexual systems and incompatibility mechanisms. Am. J. Bot. **72**(3):331-345.
- BAWA, K.S.; BULLOCK, S.H.; PERRY, D.R.; COVILLE, R.E. & GRAYUM, M.H. 1985b. Reproductive biology of tropical lowland rain forest trees. II. Pollination systems. Am. J. Bot. **72**(3):346-356.
- BAZZAZ, F.A. 1991. Regeneration of tropical forests: physiological responses of pioneer and secondary species. In: Gómez-Pompa, A.; Whitmore, T.C. & Hadley, M. (eds.). Rain forest regeneration and management. Man and the biosphere series, vol. 6. UNESCO & The Parthenon Publishing Group, Paris. p. 91-118.
- BAZZAZ, F.A.; CARLSON, R.W. & HARPER, J.L. 1979. Contribution to reproductive effort by photosynthesis of flowers and fruits. Nature (Lond.) **279**:554-555.
- BEACH, J.H. 1981. Pollinator foraging and the evolution of dioecy. Am. Nat. **118**(4):572-577.
- BEDI, Y.S.; BIR, S.S. & GILL, B.S. 1981. Chromosome number reports LXXI. Taxon **30**(2):513.
- BEDI, Y.S.; GILL, B.S. & BIR, S.S. 1985. Cytological evolution in the wood taxa of Gamopetalae and Monochlamydeae. J. Cytol. Genet. **20**:162-203.
- BERTIN, R.I. & NEWMAN, C.M. 1993. Dichogamy in Angiosperms. Bot. Rev. **59**(2):112-152.
- BIERZYCHUDEK, P. 1982. The demography of Jack-in-the-pulpit, a forest perennial that changes sex. Ecol. Monog. **52**(4):335-351.
- BIERZYCHUDEK, P. 1987. Pollinators increase the cost of sex by avoiding female flowers. Ecology **68**(2):444-447.
- BIERZYCHUDEK, P. & ECKHART, V. 1988. Spatial segregation of the sexes of dioecious plants. Am. Nat. **132**(1):34-43.
- BIR, S.S.; GILL, B.S. & BEDI, Y.S. 1984. Cytological studies in some western Himalayan wood species. I. Gamopetalae and Monochlamydeae. In: Paliwal, G.S. (ed.), The vegetational wealth of the Himalayas. Puja Publishers, Delhi. p. 483-496.

- BROKAW, N.V.L. 1985. Treefalls, regrowth, and community structure in tropical forests. In: Pick&t, S.T.A. & White, P.S. (eds.). The ecology of natural disturbance and patch dynamics. Academic Press, Orlando. p. 53-69.
- BROKAW, N.V.L. 1987. Gap-phase regeneration of three pioneer tree species in a tropical forest. J. Ecol. **75**:9-19.9
- BROKAW, N.V.L. & SCHEINER, S.M. 1989. Species composition in gaps and structure of a tropical forest. Ecology **70** (3):538-541.
- BUDOWSKI, G. 1963. Forest succession in tropical lowlands. Turrialba **13**(1):42-44.
- BUDOWSKI, G. 1965. Distribution of tropical American rain forest species in the light of sucessional process. Turrialba **15**(1):40-42.
- BUDOWSKI, G. 1966. Los bosques de los trópicos húmedos de América. Turrialba **16**(3):278-285.
- BUDOWSKI, G. 1970. The distinction between old secondary and climax species in tropical central American lowland forests. Trop. Ecol. **11**(1):44-48.
- BULLOCK, S.H. 1985. Breeding systems in the flora of a tropical deciduous forest in Mexico. Biotropica **17**(4):287-301.
- BULLOCK, S.H. 1994. Wind pollination of neotropical dioecious trees. Biotropica **26**(2):172-179.
- BULLOCK, S.H. & BAWA, K.S. 1981. Sexual dimorphism and the annual flowering pattern in *Jacaratia dolichaula* (D. Smith) Woodson (Caricaceae) in a Costa Rican rain forest. Ecology **62**(6):1494-1504.
- CARAUTA, J.P.P. 1974. Índice das espécies de Ulmaceae do Brasil. Rodriguésia **27**(39):99-134.
- CASTELLANI, T.T. & STUBBLEBINE, W.H. 1993. Sucessão secundária inicial em mata tropical mesófila, após perturbação por fogo. Rev. Bras. Bot. **16**(2):181-203.
- CHAILAKHYAN, M. Kh. 1979. Genetic and hormonal regulation of growth, flowering, and sex expression in plants. Am. J. Bot. **66**(6):717-736.

- CHARLESWORTH, B. & CHARLESWORTH, D. 1978. A model for the evolution of dioecy and gynodioecy. Am. Nat. **112**(988):975-997.
- CHARNOV, E.L. & BULL, J. 1977. When is sex environmentally determined? Nature (Lond.) **266**:828-830.
- CONDIT, R.; HUBBELL, S.P. & FOSTER, R.B. 1993. Identifying fast-growing native trees from the Neotropics using data from a large, permanent census plot. For. Ecol. Manage. **62**:123-143.
- CONDON, M.A. & GILBERT, L.E. 1988. Sex expression of *Gurania* and *Psiguria* (Cucurbitaceae): neotropical vines that change sex. Am. J. Bot. **75** (6):875-884.
- CONN, J.S.; WENTWORTH, T.R. & BLUM, U. 1980. Patterns of dioecism in the flora of the Carolinas. Am. Midl. Nat. **103**(2):310-315.
- CONNOR, H.E. & CHARLESWORTH, D. 1989. Genetics of male-sterility in gynodioecious *Cortaderia* (Gramineae). Heredity **63**:373-382.
- COOMBE, D.E. 1960. An analysis of the growth of *Trema guineensis*. J. Ecol. **48**:219-231.
- COX, P.A. 1988. Monomorphic and dimorphic sexual strategies: a modular approach. In Lovett-Doust, J. & Lovett-Doust, L. (eds.), Plant reproductive ecology: patterns and strategies. Oxford University, New York. p. 80-97.
- COX, P.A. 1991. Abiotic pollination: an evolutionary escape for animal-pollinated angiosperms. Phil. Trans. R. Soc. Lond.B **333**:217-224.
- CROAT, T.B. 1979. The sexuality of the Barro Colorado Island flora (Panama). Phytologia **42**(4):319-348.
- CRONQUIST, A. 1981. An integrated system of classification of flowering plants. Columbia University Press, New York. 1262 p.
- CRONQUIST, A. 1988. The evolution and classification of flowering plants. The New York Botanical Garden. 555p.
- CRUDEN, R.W. 1988. Temporal dioecism: systematic breadth, associated traits, and temporal patterns. Bot. Gaz. **149**(1):1-15.

- CRUDEN, R.W. & LLOYD, R.M. 1995. Embryophytes have equivalent sexual phenotypes and breeding systems: why not a common terminology to describe them? Am. J. Bot. **82**(6):816-825.
- DARWIN, C. 1877. The different forms of flowers on plants of the same species. The University of Chicago Press, Chicago, 1986. Reprint, originally published: J. Murray, London. 352 p.
- DAWKINS, H.C. 1965. The time dimension of tropical forest trees. J. Ecol. **53**(3):837-838.
- DELESALLE, V.A. 1989. Year-to-year changes in phenotypic gender in a monoecious cucurbit, *Apodanthera undulata*. Am. J. Bot. **76**(1):30-39.
- DELPH, L.F. 1990. Sex ratio variation in the gynodioecious shrub *Hebe strictissima* (Scrophulariaceae). Evolution **44**(1):134-142.
- DENELLE, N.; DOMMÉE, B. & BOMPAR, J.L. 1987. Changements de sexe et polymorphisme sexuel chez *Thymelaea hirsuta* (L.) Endl. (Thymelaeaceae). C.R. Acad. Sc. Paris, t. 304, Série III, **15**:407-411.
- DENSLOW, J.S. 1980. Gap partitioning among tropical rain forest trees. Biotropica **12**(2) Suppl.:47-55.
- DENSLOW, J.S. 1985. Disturbance-mediated coexistence of species. In: Pickett, S.T.A. & White, P.S. (eds.). The ecology of natural disturbance and patch dynamics. Academic Press, Orlando. p. 307-323.
- DOMMÉE, B.; ASSOUD, M.W. & VALDEYRON, G. 1978. Natural selection and gynodioecy in *Thymus vulgaris* L. Bot. Linn. Soc. **77**:17-28.
- DOMMÉE, B.; BOMPAR, J.-L. & DENELLE, N. 1990. Sexual tetramorphism in *Thymelaea hirsuta* (Thymelaeaceae): evidence of the pathway from heterodichogamy to dioecy at the infraspecific level. Am. J. Bot. **77**(11):1449-1462.
- DOMMÉE, B.; DENELLE, N. & RIOUX, J.-A. 1984. Proportions des sexes dans deux populations françaises de *Thymelaea hirsuta* (L.) Endl. Bull. Soc. Bot. Fr. Lettres bot. **131**(3):201-205.

- DOMMÉE, B.; BIASCAMANO, A.; DENELLE, N.; BOMPAR, J.-L. & THOMPSON, J.D. 1995. Sexual tetra-morphism in *Thymelaea hirsuta* (Thymelaeaceae): morph ratios in open-pollinated progeny. Am. J. Bot. **82**(6):734-740.
- DULBERGER, R. & HOROVITZ, A. 1984. Gender polymorphism in flowers of *Silene vulgaris* (Moench) Garcke (Caryophyllaceae). Bot. J. Linn. Soc. **89**:101-117.
- EWEL, J. 1980. Tropical succession: manifold routes to maturity. Biotropica **12**(suppl.):2-7.
- FAEGRI, K. & PIJL, L. van der. 1979. The principles of pollination ecology. Pergamon Press, Oxford. 3rd revised edition. 244 p.
- FENNER, M. 1987. Seed ecology. Chapman and Hall, London. 151p.
- FERREIRA, M.B.; GOMES, V. & GAVILANES, M.L. 1977. Subsídios para o estudo de *Trema micrantha* (L.) Blume. In: Congresso Nacional de Botânica 26, Rio de Janeiro, 1975. Anais. Academia Brasileira de Ciências. p. 175-187.
- FERREIRA, M.B.; GOMES, V. & LOSADA, M. 1976. Subsídios para o estudo de *Trema micrantha* (L.) Blume. Cerrado **32**:30-34.
- FRANKEL, R. & GALUN, E. 1977. Pollination mechanisms, reproduction and plant breeding. Springer-Verlag, Berlim. 281 p.
- FREEMAN, D.C. & VITALE, J.J. 1985. The influence of environment on the sex ratio and fitness of spinach. Bot. Gaz. **146**(1):137-142.
- FREEMAN, D.C.; HARPER, K.T. & CHARNOV, E.L. 1980. Sex change in plants: old and new observations and new hypotheses. Oecologia (Berl.) **47**:222-232.
- FREEMAN, D.C.; McARTHUR, E.D. & HARPER, K.T. 1984. The adaptive significance of sexual lability in plants using *Atriplex canescens* as a principal example. Ann. Mo. Bot. Gard. **71**(1):265-277.
- FREEMAN, D.C.; McARTHUR, E.D.; HARPER, K.T. & BLAUER, A.C. 1981. Influence of environment on the floral sex ratio of monoicous plants. Evolution **35**(1):194-197.
- GEBER, M.A. 1995. Fitness effects of sexual dimorphism in plants. Trends Ecol. & Evol. **10**(6):222-223.

- GIVNISH, T.J. 1982. Outcrossing versus ecological constraints in the evolution of dioecy. Am. Nat. **119**(6):849-865.
- GOLDBLATT, P. 1981. (ed.). Index to plant chromosome number 1975-1978. Monographs in Systematics Botany. vol. 5, 553 p.
- GOMES, F.P. 1976. Curso de estatística experimental. 6ª. edição. Livraria Nobel, Piracicaba. 430 p.
- GÓMEZ-POMPA, A. 1971. Posible papel de la vegetación secundaria en la evolución de la flora tropical. Biotropica **3**(2):125-135.
- GÓMEZ-POMPA, A. & VÁZQUEZ-YANES, C. 1985. Estudios sobre la regeneración de las selvas en regiones calido-húmedas de México. In: Gómez-Pompa, A. & Del Amo, S.R. (eds.). Investigaciones sobre la regeneración de selvas altas en Veracruz, México. Tomo II. Instituto Nacional de Investigaciones sobre recursos bióticos. Editorial Alhambra Mexicana, México. p.1-25.
- GOTTSBERGER, G. 1990. Modes of reproduction and evolution of woody Angiosperms in tropical environments: introduction. Mem. New Y. Bot. Gard. **55**:1-4.
- GRANT, V. 1975. Genetics of flowering plants. Columbia University Press, New York. 514 p.
- GUEVARA, S. & LABORDE, J. 1993. Monitoring seed dispersal at isolated standing trees in tropical pastures: consequences for local species availability. Vegetatio **107/108**:319-338.
- GUITIÁN, J. 1995. Sex ratio, reproductive investment and flowering phenology in dioecious *Rhamnus alaternus* (Rhamnaceae). Nord. J. Bot. **15**(2):139-143.
- HABER, W.A. & BAWA, K.S. 1984. Evolution of dioecy in *Saurauia* (Dilleniaceae). Ann. Mo. Bot. Gard. **71**(1):289-293.
- HEYWOOD, V.H. 1985 (ed.). Flowering plants of the world. Croom Helm, London. 336 p.
- HIBBS, D.E. & FISCHER, B.C. 1979. Sexual and vegetative reproduction of striped maple (*Acer pensylvanicum* L.). Bull. Torrey Bot. Club **106**(3):222-227.
- HOLTHUIJZEN, A.M.A. & BOERBOOM, J.H.A. 1982. The *Cecropia* seed-bank in the Surinam lowland rain forest. Biotropica **14**(1):62-68.

- HONIG, M.A.; LINDER, H.P. & BOND, W.J. 1992. Efficacy of wind pollination: pollen load size and natural microgametophyte populations in wind-pollinated *Staberoha banksii* (Restionaceae). Am. J. Bot. 79(4):443-448.
- HOWE, H.F. & SMALLWOOD, J. 1982. Ecology of seed dispersal. Annu. Rev. Ecol. Syst. 13:201-228.
- HOWE, H.F. & WESTLEY, L.C. 1989. Ecology of pollination and seed dispersal. In Crawley, M.J. (ed.), Plant Ecology. Blackwell Scientific Publications, Oxford. p. 185-215.
- HUECK, K. 1972. As florestas da América do Sul - ecologia, composição e importância econômica. EDUSP & Editora Polígono S.A., São Paulo. 466 p..
- HUFF, D.R. & WU, L. 1992. Distribution and inheritance of inconstant sex forms in natural population of dioecious buffalograss (*Buchloe dactyloides*). Am. J. Bot. 79(2):207-215.
- HUSTON, M. & SMITH, T. 1987. Plant succession: life history and competition. Am. Nat. 130:168-198.
- IBARRA-MANRÍQUEZ, G. & OYAMA, K. 1992. Ecological correlates of reproductive traits of Mexican rain forest tree. Am. J. Bot. 79(4):383-394.
- JANZEN, D.H. & VÁZQUEZ-YANES, C. 1991. Aspects of tropical seed ecology of relevance to management of tropical forested wildlands. In: Gómez-Pompa, A.; Whitmore, T.C. & Hadley, M. (eds.). Rain forest regeneration and management. Man and the biosphere series, vol. 6. UNESCO & The Parthenon Publishing Group, Paris. 137-157.
- JONG, T.J. de; WASER, N.M. & KLINKHAMER, P.G.L. 1993. Geitonogamy: the neglected side of selfing. Trends Ecol. & Evol. 8(9):321-325.
- KAY, Q.O.N. & STEVENS, D.P. 1986. The frequency, distribution and reproductive biology of dioecious species in the native flora of Britain and Ireland. Bot. J. Linn. Soc. 92:39-64.
- KENOYER, L.A. 1929. General and successional ecology of the lower tropical rain-forest at Barro Colorado Island, Panama. Ecology 10(2):201-222.
- KILLEEN, T.J.; GARCÍA, E.E. & BECK, S.G. 1993. Guía de arboles de Bolivia. Herbario Nacional de Bolivia & Missouri Botanical Garden, La Paz. p. 791-797.

- KOUL, A.K.; WAKHLU, A.K. & KARIHALOO, J.L. 1976. Chromosome numbers of some flowering plants of Jamnu (Western Himalayas). II. Chromosome Information Service 20:32-33
- KROHNE, D.T.; BAKER, I. & BAKER, H.G. 1980. The maintenance of the gynodioecious breeding system in *Plantago lanceolata* L. Am. Midl. Nat. 103(2):269-279.
- LAWRENCE, G.H.M. 1969. Taxonomy of vascular plants. The MacMillan Company, New York. 823p.
- LEHTO, T. & GRACE, J. 1994. Carbon balance of tropical tree seedlings: a comparison of two species. New Phytol. 127:455-463.
- LEVIN, D.A. 1989. Breeding structure and genetic variation. In Crawley, M.J. (ed.), Plant Ecology. Blackwell Scientific Publications, Oxford. p. 217-251.
- LEWIS, D. 1941. Male sterility in natural populations of hermaphrodite plants - the equilibrium between females and hermaphrodites to be expected with different types of inheritance. New Phytol. 40(1):56-63.
- LEWIS, D. & CROWE, L.K. 1956. The genetics and evolution of gynodioecy. Evolution 10:115-125.
- LEWIS, W.H. 1986. Airborne pollen of the Neotropics - potential roles in pollination and pollinosis. Grana 25:75-83.
- LIEBERMAN, M. & LIEBERMAN, D. 1986. An experimental study of seed ingestion and germination in a plant-animal assemblage in Ghana. Trop. Ecol. 2:113-126.
- LLOYD, D.G. 1974a. Theoretical sex ratios of dioecious and gynodioecious angiosperms. Heredity 32(1):11-34.
- LLOYD, D.G. 1974b. Female-predominant sex ratios in Angiosperms. Heredity 32(1):35-44.
- LLOYD, D.G. 1980a. The distributions of gender in four angiosperm species illustrating two evolutionary pathways to dioecy. Evolution 34(1):123-134.
- LLOYD, D.G. 1980b. Sexual strategies in plants. III. A quantitative method for describing the gender of plants. N. Zealand J. Bot. 18:103-108.

- LLOYD, D.G. 1982. Selection of combined versus separate sexes in seed plants. Am. Nat. **120**:571-585.
- LLOYD, D.G. & BAWA, K.S. 1984. Modification of the gender of seed plants in varying conditions. Evol. Biol. **17**:255-338.
- LLOYD, D.G. & WEBB, C.J. 1977. Secondary sex characters in plants. Bot. Rev. **43**(2):177-216.
- LLOYD, D.G. & WEBB, C.J. 1986. The avoidance of interference between the presentation of pollen and stigmas in angiosperms, I. Dichogamy. N. Z. J. Bot. **24**:135-162.
- MARTIN, F. 1959. Staining and observing pollen tubes in the style by means of fluorescence. Stain Technol. **34**:125-128.
- MATTHES, L.A.F. 1992. Dinâmica da sucessão secundária em mata após a ocorrência de fogo - Santa Genebra - Campinas. São Paulo. Tese de doutorado. Instituto de Biologia, Universidade Estadual de Campinas, Campinas. 216 p.
- MAURICE, S.; CHARLESWORTH, D.; DESFEUX, C.; COUVET, D. & GOUYON, P.-H. 1993. The evolution of gender in hermaphrodites of gynodioecious populations with nucleocytoplasmic male-sterility. Proc. R. Soc. Lond. B Biol. Sci. **251**:253-261.
- MAY, P.G. & SPEARS, Jr., E.E. 1988. Andromonoecy and variation in phenotypic gender of *Passiflora incarnata* (Passifloraceae). Am. J. Bot. **75**(12):1830-1841.
- MAYER, S.S. 1990. The origin of dioecy in Hawaiian *Wikstroemia* (Thymelaeaceae). Mem. New Y. Bot. Gard. **55**:76-82.
- MAYER, S.S. & CHARLESWORTH, D. 1992. Genetic evidence for multiple origins of dioecy in the Hawaiian shrub *Wikstroemia* (Thymelaeaceae). Evolution **46**(1):207-215.
- McARTHUR, E.D. 1977. Environmentally induced changes of sex expression in *Atriplex canescens*. Heredity **38**:97-103.
- McARTHUR, E.D. & FREEMAN, D.C. 1982. Sex expression in *Atriplex canescens*: genetics and environment. Bot. Gaz. **143**:476-482.

- McARTHUR, E.D. & FREEMAN, D.C.; LUCKINBILL, L.S.; SANDERSON, S.C. & NOLLER, G.L. 1992. Are trioecy and sexual lability in *Atriplex canescens* genetically based?: evidence from clonal studies. Evolution 46(6):1708-1721.
- McMULLEN, C.K. 1987. Breeding systems of selected Galapagos islands angiosperms. Am. J. Bot. 74(11):1694-1705.
- MEAGHER, T.R. 1984. Sexual dimorphism and ecological differentiation of male and female plants. Ann. Mo. Bot. Gard. 71:254-264.
- MEAGHER, T.R. 1988. Sex determination in plants. In Lovett-Doust, J. & Lovett-Doust, L. (eds.), Plant reproductive ecology: patterns and strategies. Oxford University, New York. p. 125-138.
- MEHRA, P.N. & GILL, B.S. 1974. Cytological studies in Ulmaceae, Moraceae and Urticaceae. J. Arnold Arbor. Harv. Univ. 55:663-677.
- MELLO, M.H. de A.; PEDRO JÚNIOR, M.J.; ORTOLANI, A.A. & ALFONSI, R.R. 1994. Chuva e temperatura: cem anos de observações em Campinas. B. Técn. Inst. Agron. 154:1-48.
- MIQUEL, F.A.G. 1853. Chloranthaceae, Piperaceae, Urticineae. In MARTIUS, C.F.P. (ed.), Flora Brasiliensis. Lipsiae, Munique. v.4, pars 1, p. 171-172.
- MURRAY, K.G. 1988. Avian seed dispersal of three neotropical gap-dependent plants. Ecol. Monog. 58(4):271-298.
- NEVLING, Jr., L.I. 1960. Ulmaceae. In Woodson, Jr., R.E. & Schery, R.W.(eds.), Flora of Panamá. Ann. Mo. Bot. Gard. 47(2):105-113.
- NG, F.S.P. 1983. Ecological principles of tropical lowland rain forest conservation. In: Sutton, S.L.; Whitmore, T.C. & Chadwick, A.C. (eds.). Tropical rain forest: ecology and management. Special publication number 2 of the British Ecological Society. Blackwell Scientific Publications, Oxford. p. 359-375.
- NIKLAS, K.J. 1985. The aerodynamics of wind pollination. Bot. Rev. 51(3):328-386.
- OGINUMA, K.; RAVEN, P.H. & TOBE, H. 1990. Karyomorphology and relationships of Celtidaceae e Ulmaceae (Urticales). Bot. Mag. Tokyo 103:113-131.

- OLDEMAN, R.A.A. & DIJK, J. van. 1991. Diagnosis of the temperament of tropical rain forest trees. In: Gómez-Pompa, A.; Whitmore, T.C. & Hadley, M. (eds.). Rain forest regeneration and management. Man and the biosphere series, vol. 6. UNESCO & The Parthenon Publishing Group, Paris. p. 21-65.
- OLIVEIRA, P.E. 1994. Aspectos da reprodução de plantas de cerrado e conservação. Bol. Herb. Ezechias Paulo Heringer 1:34-45.
- OPLER, P.A. & BAWA, K.S. 1978. Sex ratios in tropical forest trees. Evolution 32(4):812-821.
- OPLER, P.A.; BAKER, H.G. & FRANKIE, G.W. 1980. Plant reproductive characteristics during secondary succession in neotropical lowland forest ecosystems. Biotropica 12(2) suppl.:40-46.
- PENDLETON, B.K.; FREEMAN, D.C.; McARTHUR, E.D. & PENDLETON, R.L. 1992. I. Life history features of three sexual morphs of *Atriplex canescens* (Chenopodiaceae) clones grown in a common garden. Am. J. Bot. 79(4):376-382.
- PARSONS, P.A. 1983. The evolutionary biology of colonizing species. Cambridge University Press, Cambridge. 262 p.
- PETERS, C.M.; ROSENTHAL, J. & URBINA, T. 1987. Otomi bark paper in Mexico: commercialization of a pre-hispanic technology. Econ. Bot. 41(3):423-432.
- POLICANSKY, D. 1981. Sex choice and the size advantage model in Jack-in-the-pulpit (*Arisaema triphyllum*). Proc. Nat. Acad. Sci. USA 78 (2):1306-1308.
- POLICANSKY, D. 1982. Sex change in plants and animals. Ann. Rev. Ecol. Syst. 13:471-495.
- PRIMACK, R.B. 1987. Relationships among flowers, fruits, and seeds. Ann. Rev. Ecol. Syst. 18:409-430.
- PRIMACK, R.B. & McCALL, C. 1986. Gender variation in a red maple population (*Acer rubrum*; Aceraceae): a seven-year study of a "polygamodioecious" species. Am. J. Bot. 73(9):1239-1248.
- PROCTOR, M.; YEO, P. & LACK, A. 1996. The natural history of pollination. Harper Collins Publishers, London. 479p.

- PUCHET, C.E. & VÁZQUEZ-YANES, C. 1987. Heteromorfismo criptico en las semillas recalcitrantes de tres especies arbóreas de la selva tropical húmeda de Veracruz, México. Phytologia 62(2):100-106.
- PUTZ, F.E. 1983. Treefall pits and mounds, buried seeds, and the importance of soil disturbance to pioneer trees on Barro Colorado Island, Panama. Ecology 64(5):1069-1074.
- RAICH, J.W. & KHOON, G.W. 1990. Effects of canopy openings on tree seed germination in a Malaysian dipterocarp forest. Trop. Ecol. 6:203-217.
- RAMÍREZ, N. & BRITO, Y. 1990. Reproductive biology of a tropical palm swamp community in the Venezuelan llanos. Am. J. Bot. 77(10):1260-1271.
- REGAL, P.J. 1982. Pollination by wind and animals: ecology of geographic patterns. Annu. Rev. Ecol. Syst. 13:497-524.
- RENNER, S.S. & FEIL, J.P. 1993. Pollinators of tropical dioecious Angiosperms. Am. J. Bot. 80(9):1100-1107.
- RENNER, S.S. & RICKLEFS, R.E. 1995. Dioecy and its correlates in the flowering plants. Am. J. Bot. 82(5):596-606.
- RODRIGUES, M.G. 1992. Sazonalidade na dieta de vertebrados frugívoros em uma floresta semi-decídua no Brasil. Dissertação de mestrado. Instituto de Biologia, Universidade Estadual de Campinas, Campinas.
- ROMANCZUK, M.C. & MARTÍNEZ, M.A. del P. 1978. Las especies del género *Celtis* (Ulmaceae) en la flora argentina. Darwiniana 21(2-4):541-577.
- ROSS, M.D. 1978. The evolution of gynodioecy and subdioecy. Evolution 32:174-188.
- ROSS, M.D. 1982. Five evolutionary pathways to subdioecy. Am. Nat. 119(3):297-318.
- SCARIOT, A.O.; LLERAS, E. & HAY, J.D. 1991. Reproductive biology of the palm *Acrocomia aculeata* in Central Brazil. Biotropica 23(1):12-22.
- SCHAIK, C.P. van; TERBORGH, J.W. & WRIGHT, S.J. 1993. The phenology of tropical forests: adaptive significance and consequences for primary consumers. Ann. Rev. Ecol. Syst. 24:353-377.

- SCHLESSMAN, M.A. 1988. Gender diphasy ("sex choice"). In Lovett-Doust, J. & Lovett-Doust, L. (eds.), Plant reproductive ecology: patterns and strategies. Oxford University, New York. p. 139-153.
- SCHLESSMAN, M.A. 1991. Size, gender, and sex change in dwarf ginseng, *Panax trifolium* (Araliaceae). Oecologia(Berl.) 87:588-595.
- SHALTOUT, K.H. & EL-KEBLAWY, A.A. 1992. Sex expression in Egyptian *Thymelaea hirsuta* (Thymelaeaceae) populations. Plant Syst. Evol. 181:133-141.
- SHARMA, S.S. 1994. Breeding system in *Celtis australis* Linn. Phytomorphology 44(3-4):231-234.
- SNOW, D.W. 1981. Tropical frugivorous birds and their food plants: a world survey. Biotropica 13(1):1-143.
- SOBREVILA, C. & ARROYO, M.T.K. 1982. Breeding systems in a montane tropical cloud forest in Venezuela. Plant Syst. Evol. 140:19-37.
- SOEPADMO, E. 1977. Ulmaceae. Flora Malesiana - Ser. I Spermatophyta 8:31-76.
- SOLBRIG, O.T. 1976. On the relative advantages of cross-and-self-fertilization. Ann. Mo. Bot. Gard. 63:262-276.
- SPEARS, Jr., E.E. & MAY, P.G. 1988. Effect of defoliation on gender expression and fruit set in *Passiflora incarnata*. Am. J. Bot. 75(12):1842-1847.
- STEEL, R.G.D. & TORRIE, J.H. 1980. Principles and procedures of Statistics. McGraw-Hill Book Co., New York. 2nd ed. 633p.
- STEINER, K.E. 1988. Dioecism and its correlates in the Cape Flora of South Africa. Am. J. Bot. 75(11):1742-1754.
- SWAINE, M.D. & HALL, J.B. 1983. Early succession on cleared forest land in Ghana. J. Ecol. 71:601-627.
- SWAINE, M.D. & WHITMORE, T.C. 1988. On the definition of ecological species groups in tropical rain forest. Vegetatio 75:81-86.
- TANNER, E.V.J. 1982. Species diversity and reproductive mechanisms in Jamaican trees. Biol. J. Linnean Soc. 18:263-278.

- TERBORGH, J. 1990. Seed and fruit dispersal - commentary. In: Bawa, K.S. & Hadley, M. (eds.). Reproductive ecology of tropical forest plants. Man and the Biosphere series, vol. 7. UNESCO & The Parthenon Publishing Group, Paris. p. 181-190.
- THOMSON, J.D. & BARRET, S.C.H. 1981. Selection for outcrossing, sexual selection, and the evolution of dioecy in plants. Am.Nat. 118(3):443-449.
- THOMSON, J.D. & BRUNET, J. 1990. Hypotheses for the evolution of dioecy in seed plants. Trends Ecol. & Evol. 5(1):11-16.
- TODZIA, C.A. 1989. A revision of *Ampelocera* (Ulmaceae). Ann. Mo. Bot. Gard. 76:1087-1102.
- TODZIA, C.A. 1992. A reevaluation of the genus *Phyllostylon* (Ulmaceae). Sida 15 (2):263-270.
- TODZIA, C.A. 1993. Ulmaceae. In: Kubitzki, K. (ed.). The families and genera of vascular plants. II. Flowering plants - Dicotyledons. Magnoliid, Hamamelid and Caryophyllid families. Springer-Verlag, Berlin. p. 603-611.
- TOMLINSON, P.B. 1974. Breeding mechanisms in trees native to tropical Florida - a morphological assessment. J. Arnold Arbor. Harv. Univ. 55:269-290.
- TONSOR, S.J. 1985. Leptokurtic pollen-flow, non-leptokurtic gene-flow in a wind-pollinated herb, *Plantago lanceolata* L. Oecologia (Berl.) 67:442-446.
- UHL, C. & CLARK, K. 1983. Seed ecology of selected Amazon basin successional species. Bot. Gaz. 144(3):419-425.
- VAN DAMME, J.M.M. & VAN DELDEN, W. 1984. Gynodioecy in *Plantago lanceolata* L. IV. Fitness components of sex types in different life cycle stages. Evolution 38(6):1326-1336.
- VASEK, F.C. 1966. The distribution and taxonomy of three western junipers. Brittonia 18:350-372.
- VÁZQUEZ-YANES, C. 1974. Studies on the germination of seeds of *Ochroma lagopus* Swartz. Turrialba 24(2):176-179.
- VÁZQUEZ-YANES, C. 1977. Germination of a pioneer tree (*Trema guineensis* Ficahlo) from Equatorial Africa. Turrialba 27(3):301-302.

- VÁZQUEZ-YANES, C. 1980. Notas sobre la autoecología de los árboles pioneros de rápido crecimiento de la selva tropical lluviosa. Trop. Ecol. 21(1):103-112.
- VÁZQUEZ-YANES, C. & GUEVARA-SADA, S. 1985. Caracterización de los grupos ecológicos de árboles de la selva húmeda. In: Gómez-Pompa, A. & Del Amo, S.R. (eds.). Investigaciones sobre la regeneración de selvas altas en Veracruz, México. Tomo II. Instituto Nacional de Investigaciones sobre recursos bióticos. Editorial Alhambra Mexicana, México. p. 67-78.
- VÁZQUEZ-YANES, C. & OROZCO-SEGOVIA, A. 1982. Seed germination of a tropical rain forest pioneer tree (*Heliocarpus donnell-smithii*) in response to diurnal fluctuation of temperature. Physiol. Plant. 56:295-298.
- VÁZQUEZ-YANES, C. & OROZCO-SEGOVIA, A. 1987a. Fisiología ecológica de semillas en la Estación de Biología Tropical "Los Tuxtlas", Veracruz, México. Rev. Biol. Trop. 35(Supl.1):85-96.
- VÁZQUEZ-YANES, C. & OROZCO-SEGOVIA, A. 1987b. Light gap detection by the photoblastic seeds of *Cecropia obtusifolia* and *Piper auritum*, two tropical rain forest trees. Biol. Plant. (Prague) 29:324-236.
- VÁZQUEZ-YANES, C. & OROZCO-SEGOVIA, A. 1990. Seed dormancy in the tropical rain forest. In: Bawa, K.S. & Hadley, M. (eds.). Reproductive ecology of tropical forest plants. Man and the Biosphere series, vol. 7. UNESCO & The Parthenon Publishing Group, Paris. p. 247-259.
- VÁZQUEZ-YANES, C. & OROZCO-SEGOVIA, A. 1993. Patterns of seed longevity and germination in the tropical rainforest. Annu. Rev. Ecol. Syst. 24:69-87.
- VÁZQUEZ-YANES, C. & OROZCO-SEGOVIA, A. 1994. Signals for seeds to sense and respond to gaps. In: Caldwell, M. & Pearcy, R. (eds.). Exploitation of environmental heterogeneity by plants: ecophysiological processes above and below ground. Academic Press, New York. p. 209-236.
- VÁZQUEZ-YANES, C. & SMITH, H. 1982. Phytochrome control of seed germination in the tropical rain forest pioneer trees *Cecropia obtusifolia* and *Piper auritum* and its ecological significance. New Phytol. 92:477-485.

- VOEKS, R.A. 1988. Changing sexual expression of a Brazilian rain forest palm (*Attalea funifera* Mart.). Biotropica 20(2):107-113.
- WAGNER, Jr., W.H. 1975. Sex and the Angiosperms - another proposition. Sida 6(2):63-66.
- WALLER, D.M. 1988. Plant morphology and reproduction. In Lovett-Doust, J. & Lovett-Doust, L. (eds.), Plant reproductive ecology: patterns and strategies. Oxford University, New York. p. 203-227.
- WEBB, C.J. 1992. Sex ratios from seed in six families of *Scandia geniculata* (Apiaceae). N. Zealand J. Bot. 30:401-404.
- WEBB, C.J. & KELLY, D. 1993. The reproductive biology of the New Zealand flora. Trends Ecol. & Evol. 8(12):442-447.
- WEITZMAN, A.L. 1987. Taxonomic studies in *Freziera* (Theaceae), with notes on reproductive biology. Arnold Arbor. Harv. Univ. 68:323-334.
- WHEELWRIGHT, N.T. & BRUNEAU, A. 1992. Population sex ratios and spatial distribution of *Ocotea tenera* (Lauraceae) trees in a tropical forest. J. Ecol. 80:425-432.
- WHEELWRIGHT, N.T.; HABER, W.A.; MURRAY, K.G. & GUINDON, C. 1984. Tropical fruit-eating birds and their food plants: a survey of a Costa Rican lower montane forest. Biotropica 16(3):173-192.
- WHITEHEAD, D.R. 1969. Wind pollination in the Angiosperms: evolutionary and environmental considerations. Evolution 23:28-35.
- WHITMORE, T.C. 1978. Gaps in the forest canopy. In: Tomlinson, P.B. & Zimmermann, M.H. Tropical trees as living systems. Cambridge University Press, Cambridge. p. 639-655.
- WHITMORE, T.C. 1989. Canopy gaps and the two major groups of forest trees. Ecology 70 (3):536-538.
- WHITMORE, T.C. 1991a. Tropical rain forest dynamics and its implications for management. In: Gómez-Pompa, A.; Whitmore, T.C. & Hadley, M. (eds.). Rain forest regeneration and management. Man and the Biosphere series, vol. 6. UNESCO & The Parthenon Publishing Group, Paris. p. 67-89.

- WHITMORE, T.C. 1991b. An introduction to tropical rain forests. Oxford University Press, Oxford. 226p.
- WIDÉN, B. & WIDÉN, M. 1990. Pollen limitation and distance-dependent fecundity in females of the clonal gynodioecious herb *Glechoma hederacea* (Lamiaceae). Oecologia (Berl.) 83:191-196.
- WILLIAMS, C.N. & THOMAS, R.L. 1970. Observations on sex differentiation in the oil palm, *Elaeis guineensis* L. Ann. Bot. (Lond.) 34:957-963.
- WILLSON, M.F. 1982. Sexual selection and dicliny in Angiosperms. Am. Nat. 119(4):579-583.
- WILLSON, M.F. 1983. Plant reproductive ecology. John Wiley & Sons, New York. 282 p.
- YOUNG, B.A.; SHERWOOD, R.T. & BASHAW, E.C. 1979. Cleared-pistil and thick-sectioning techniques for detecting aposporous apomix in grasses. Can. J. Bot. 57:1668-1672.
- ZIMMERMAN, M. 1988. Nectar production, flowering phenology, and strategies for pollination. In Lovett-Doust, J. & Lovett-Doust, L. (eds.), Plant reproductive ecology: patterns and strategies. Oxford University, New York. p. 139-153.