

UNIVERSIDADE ESTADUAL DE CAMPINAS

INSTITUTO DE BIOLOGIA



CARINA LIMA DA SILVEIRA

“Características Vegetativas e Reprodutivas das Plantas e Fatores Abióticos do Meio e suas Relações com a Alocação de Biomassa Floral e a Seleção Sexual em Angiospermas”

Este exemplar corresponde a redação final da tese defendida pelo(a) candidato (a) <u>Carina Lima da Silveira</u> <u>Marlies Sazima</u> e aprovada pela Comissão Julgadora.
--

Tese apresentada ao Instituto de
Biologia para obtenção do Título de
Doutor em Ecologia.

Orientadora: Prof^a. Dra. Marlies Sazima

Campinas, 2010.

**FICHA CATALOGRÁFICA ELABORADA PELA
BIBLIOTECA DO INSTITUTO DE BIOLOGIA - UNICAMP**

Silveira, Carina Lima da

Si39c Características vegetativas e reprodutivas das plantas e fatores abióticos do meio e suas relações com a alocação de biomassa floral e a seleção sexual em angiospermas / Carina Lima da Silveira. – Campinas, SP: [s.n.], 2010.

Orientadora: Marlies Sazima.

Tese (doutorado) – Universidade Estadual de Campinas, Instituto de Biologia.

1. Alometria. 2. Angiosperma – Reprodução. 3. Polinização. I. Sazima, Marlies. II. Universidade Estadual de Campinas. Instituto de Biologia. III. Título.

Título em inglês: Vegetative and reproductive characteristics of plants and abiotic factors of the environment and their relations with floral biomass allocation and sexual selection in angiosperms.

Palavras-chave em inglês: Allometry; Angiosperm – Reproduction; Pollination.

Área de concentração: Ecologia.

Titulação: Doutora em Ecologia.

Banca examinadora: Marlies Sazima, Márcia Alexandra Rocca de Andrade, Kayna Agostini, Leandro Freitas, Sérgio Furtado dos Reis.

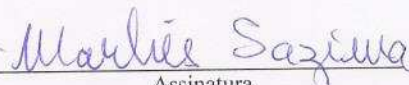
Data da defesa: 20/08/2010.

Programa de Pós-Graduação: Ecologia.

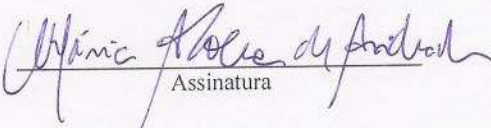
Campinas, 20 de agosto de 2010.

BANCA EXAMINADORA

Prof(a). Dr(a). Marlies Sazima (Orientadora)


Assinatura

Profa. Dra. Márcia Alexandra Rocca de Andrade


Assinatura

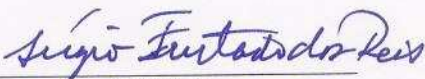
Prof. Dr . André Victor Lucci Freitas

Assinatura

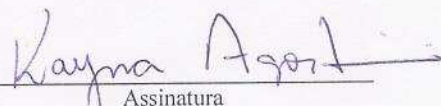
Prof. Dr . Leandro Freitas


Assinatura

Prof. Dr. Sergio Furtado dos Reis


Assinatura

Profa. Dra. Kayna Agostini


Assinatura

Prof. Dr . Rafael Silva Oliveira

Assinatura

Prof. Dr . Paulo Inácio de Knecht López de Prado

Assinatura

*Dedico este trabalho ao meu
marido, Flávio J. Soares Jr., meu
grande amor.*

AGRADECIMENTOS

Agradeço, e dedico este trabalho, ao meu amor, meu marido, meu apoio, meu amado Flávio. Sem você nada disso seria possível. Tua atenção, teu amor, tua dedicação são inigualáveis e insuperáveis. De “mateiro” a psicólogo de urgência, esta tese é para ti. Como é bom te amar e sentir o teu amor. Obrigada por sempre estares ao meu lado.

Agradeço aos meus pais, Glades e Álvaro, que me deram a vida, me educaram e me possibilitaram aventurar-me por este mundo, com o intuito de vencer e crescer em “estatura, sabedoria e graça”. Obrigada pelo carinho, palavras de consolo, estímulo e, principalmente, pelo amor incondicional. A saudade foi imensa e dolorida, mas valeu à pena. Amo vocês sempre. Que Deus cubra vocês de bênçãos e alegrias.

Do fundo do meu coração, agradeço à minha orientadora Marlies Sazima, todo o aprendizado que estes anos me proporcionaram ao lado dela. Contigo aprendi sobre como ser uma profissional e uma pessoa melhor. Teus incentivos e empurrões foram essenciais para que este trabalho fosse realizado. Jamais esquecerei as nossas lutas e as nossas vitórias. Estas, sim, ficarão guardadas em meu coração! Por seres excepcionalmente verdadeira, permaneci aqui.

Com alegria, agradeço aos meus irmãos Silvio e Cáthia por sempre encontrarem uma forma de me tranquilizar e me dar incentivo para continuar. Ao meu irmão, junto com as minhas sobrinhas Bruna, Nathália e Manuella, agradeço por me proporcionarem experimentar a fraternidade e o amor incondicional por minhas princesas. À Tatiana, que sempre se manteve estimulando meu trabalho. À minha irmã, junto com meu cunhado Santo e com as minhas sobrinhas, Carolina e Isabella, agradeço por sempre acolherem, a mim e ao meu marido, com ótimos momentos de tranquilidade e alegria.

Aos meus queridos sogros, Graça e Flávio, às minhas amadas cunhadas, Letícia e Livia, ao Anderson e à minha sobrinha do coração, Laura, agradeço por me acolherem em suas vidas e em suas casas. Nada paga o que fizeram e fazem por mim. Vocês só acrescentam em minha vida. São a família que Deus me presenteou ao escolher o Flávio para partilhar a minha vida. E eu não poderia ter escolhido melhor. Que Deus abençoe todos vocês.

Agradeço aos meus tios Heloísa e Hélio e às minhas primas, Alessandra e Cristina, junto com meus queridos primos “adquiridos”, Lincoln e Sidnei, pelo carinho e apoio nos bons e nos nem tão bons momentos deste período que estive longe. Vocês são parte de mim. Obrigada pelo apoio incondicional.

Às meninas, Carol (manoca), Julice, Maíra, Carol Scultori, Márcia, Irede e Elis, que dividiram suas vidas, seus dramas, suas alegrias, suas teses e tantas outras situações do dia-a-dia em nossa república, obrigada por me trazerem conforto, alegria e conhecimentos em engenharia, junto com o pessoal da pós em engenharia de alimentos, a galera mais alegre e simpática da Unicamp! Em especial, à minha querida madrinha Carol (manoca), pela amizade moldada pouco a pouco na confiança, que se tornou um grande presente de Deus. Obrigada por todo o apoio e carinho.

Aos queridos amigos, heranças do tempo do mestrado na Unisinos, Mônica e Guilherme, que me “seguiram” até a Unicamp, realizaram mestrados exemplares, foram para o doutorado em Cornell, mas sempre se mantiveram presentes, amigos e guardados em meu coração. Obrigada por todos os empurrões e sorrisos!

Agradeço, aqui, aos anjos que Deus colocou em minha vida, em 2008, e me proporcionaram reviver um dos meus grandes amores: a dança. À família Advance, minha eterna gratidão por terem sido compreensíveis às minhas ausências e desarmonias.

Trabalhar com vocês ajudou uma nova Carina a agir e crescer. Obrigada Andréa, Claudia, Aline, Fernanda, Rodrigo, Claudinha, Tia Nininha, por me acolherem como filha, amiga e irmã. Vocês são incríveis!

Aos “irmãos”, por parte da Marlies, Beth, Rubem, Kayna, Carol, Mardiori e Carla, obrigada pelos momentos de conversa, de risadas, de aulas ministradas. É muito bom partilhar com vocês o fato de termos a Marlies como mãe científica!!!! À querida Iara, do laboratório de biossistemática, pela constante disponibilidade e dedicação. Obrigada pelos “n” socorros!

Ao professor André Victor Lucci Freitas, pelo constante, incondicional e irretocável apoio desde o meu primeiro instante na pós-graduação, se mostrando solícito e compreensivo quando mais foi preciso.

Ao professor Flávio Antônio Mães dos Santos, por sempre buscar recursos físicos e financeiros para que eu pudesse desenvolver meu trabalho com tranquilidade. Obrigada pelas conversas agradáveis e liberdade de trabalho.

Aos professores Fernando Martins e Jorge Tamashiro, pelo auxílio nas identificações das espécies, pelas conversas antológicas e momentos de descontração em meio às leituras e produções científicas.

Aos institutos florestais de São Paulo (IF) e de Minas Gerais (IEF), pelas autorizações de trabalho nas áreas da Reserva Ecológica de Itirapina e no Parque Estadual do Ibitipoca, sem as quais, seria impossível a realização da coleta de dados nas áreas de Cerrado e Campo Rupestre. Ao Sr. Walter, por permitir a coleta da área de Mata Atlântica fosse realizada em sua propriedade, em São Francisco Xavier.

À Red LatinoAmericana de Botânica, pela bolsa de participação no Simpósio “Ciencias Vegetales para el Desarrollo de América Latina”, na Cidade da Guatemala, em

setembro de 2008, como palestrante, possibilitando uma troca de conhecimento única com grandes pesquisadores da América Latina e EUA.

A CAPES/CPU, pela oportunidade de realizar uma missão de pesquisa no laboratório do prof. Dr. Leonardo Galetto, na Universidade Nacional de Córdoba, Córdoba, Argentina, onde pude mostrar meu trabalho e aprender sobre as técnicas e trabalhos desenvolvidos na Argentina, na área de interação planta – polinizador. Agradeço, principalmente, à querida Julia Astegiano, por me acolher em sua casa e tornar a estadia mais que agradável. Espero poder retribuir! ¡A todas las chicas del laboratorio, gracias por todo!

Aos membros da pré-banca e banca, Prof. Dr. Leandro Freitas, Profa. Dra. Márcia Alexandre Rocca de Andrade, Prof. Dr. Sérgio Reis e a Profa. Dra. Kayna Agostini, por terem aceitado participar deste trabalho e pelas valiosas críticas e observações, que me auxiliaram na elaboração desta versão final.

Por fim, porém mais do que importante e fundamental, agradeço à Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES), pelos primeiros seis meses de bolsa de estudos e à Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo (FAPESP), pela bolsa de doutorado (#05/51667-9) no restante do período e pelo auxílio à pesquisa (#2005/01428-8), concedidos para a plena realização desta tese.

Árvores

Eu sei que nunca chegarei a ler poema mais encantador como uma árvore deve ser.

Árvore cuja boca sedenta tem na raiz o pé,

Que nasce do seio da terra, fluindo em fê.

Uma árvore que ora a Deus sempre que amanhece,

De braços levantados em frondosa prece.

Uma árvore que pode usar no verão,

Um ninho de tordos nas madeixas que fia.

Em cuja cobertura a neve tem adormecido,

E que intimamente com a chuva tem crescido.

Poemas são feitos por tolos como eu,

Mas só Deus pode fazer uma árvore.

Trees

I think I shall never see a poem as lovely as a tree.

A tree whose hungry mouth is prest,

Against the earth's sweet flowing breast,

A tree that looks at God all day.

A tree that may in Summer wear,

A nest of robins in her hair.

Upon whose bosom snow has lain,

Who intimately lives with rain.

Poems are made by fool like me,

But only God can make a tree.

Joyce Kilmer
(1886-1918)

Índice

Resumo	1
Abstract	2
Introdução Geral	3
Referências Bibliográficas	6
Ilustração – Diferentes estratégias reprodutivas apresentadas pelas angiospermas	9

Capítulo I

Mata Atlântica, Cerrado e Campo Rupestre: uma breve revisão e caracterização das áreas de estudo..... 10

Resumo	11
Abstract	12
Introdução.....	13
Mata Atlântica.....	14
Cerrado	19
Campo Rupestre.....	22
Referências Bibliográficas	28

Capítulo II

Características Vegetativas e Reprodutivas das plantas e fatores abióticos e suas influências na alocação de biomassa floral e angiospermas de três biomas tropicais..... 34

Resumo	35
Abstract	36
Introdução.....	37
Metodologia	39
Resultados e Discussão	43
Referências Bibliográficas	51

Capítulo III

A evolução da biomassa floral e a seleção sexual em angiospermas tropicais e extra- tropicais	58
Resumo	59
Abstract	60
Introdução.....	61
Metodologia	63
Resultados e Discussão	66
Referências Bibliográficas	71

Capítulo IV

A evolução da biomassa floral e a seleção sexual em angiospermas tropicais e extratropicais	77
Resumo	78
Abstract	79
Introdução.....	80
Metodologia	82
Resultados e Discussão	83
Referências Bibliográficas	90

Capítulo V

Relações entre filogenia e as características vegetativas e reprodutivas na modulação da alocação de biomassa em angiospermas	96
Resumo	97
Abstract	98
Introdução.....	99
Metodologia	101
Resultados.....	104
Discussão	107
Referências Bibliográficas	113

Considerações Finais.....	121
----------------------------------	------------

Anexos

Características vegetativas	124
Características reprodutivas	128
Fatores abióticos	131
Biomassa floral	134

RESUMO

As plantas são organismos sésseis que estão à mercê do estresse ambiental. As flores são estruturas fundamentais na evolução das angiospermas, pois através delas ocorre a reprodução sexuada. Para isto, as flores exibem estratégias que auxiliam a planta a obter melhor sucesso reprodutivo. Animais visitam flores em busca de recursos, no entanto, ao transportar grãos de pólen entre os indivíduos da mesma espécie vegetal, atuam como mediadores no processo de seleção sexual, importante força na evolução floral. Fatores ecológicos que afetam a relação entre plantas e polinizadores podem influenciar a evolução das estratégias reprodutivas das espécies. Fatores abióticos, a distribuição espacial, o tamanho populacional e a história de vida das plantas podem modificar a abundância e a distribuição dos recursos para os polinizadores, alterando padrões de transporte de pólen, fluxo gênico e pressões seletivas responsáveis pela evolução floral. Este trabalho busca compreender a diversidade das estratégias reprodutivas em diferentes formações vegetais tropicais, a modulação por características vegetativas e reprodutivas das plantas e abióticas do meio na alocação de recursos como, também, verificar a existência de consistência biogeográfica dos padrões alométricos em relação às estratégias reprodutivas das plantas. O estudo foi realizado em áreas de vegetação tropical, sendo uma área de Floresta Atlântica, uma área de Cerrado, ambas no estado de São Paulo e uma área de Campo Rupestre, no estado de Minas Gerais, permitindo a comparação da variação da biomassa floral entre as três formações vegetais e entre angiospermas tropicais com particularidades morfológicas relacionadas às áreas de coleta e dados bibliográficos de espécies extra-tropicais. A riqueza de formas vegetais e de ambientes nas regiões tropicais atua na modulação da interação entre plantas e polinizadores, influenciando na variação da biomassa floral e nas características vegetativas e reprodutivas das espécies. As alometrias positivas e a isometria encontradas nas floras tropicais e extra-tropicais em relação ao crescimento da biomassa floral apontam para a presença e desenvolvimento de características sexuais secundárias como importantes ferramentas na permanência e sucesso da reprodução cruzada. Características vegetativas e reprodutivas influenciam na variação interespecífica da biomassa floral e que a função masculina da flor teria forte impacto na evolução das características florais, independentemente da ligação filogenética entre as angiospermas, ressaltando a necessidade de teorias que permitam uma síntese destas relações.

ABSTRACT

Plants are sessile organisms exposed to the effects of environmental stress. The flowers are fundamental structures in the evolution of angiosperms, because through them is sexual reproduction. For this, the flowers exhibit strategies that help the plant to achieve better reproductive success. Animals visit flowers in search of resources, however, to carry pollen between individuals of the same plant species, act as mediators in the process of sexual selection, major force in floral evolution. Ecological factors affecting the relationship between plants and pollinators may influence the evolution of reproductive strategies of species. Abiotic factors, spatial distribution, population size and life history of plants can modify the abundance and distribution of resources for pollinators by changing patterns of pollen transfer, gene flow and selective pressures responsible for floral evolution. This work seeks to understand the diversity of reproductive strategies in different tropical vegetation types, the modulated vegetative and reproductive features of plants and the abiotic environment in resource allocation as well, check for consistency biogeographical of allometric patterns in reproductive strategies in relation to plants. The study was conducted in areas of tropical vegetation, with an area of Atlantic Rain Forest, an area of Savannah, both in the state of Sao Paulo and an area of *Campo Rupestre*, in the state of Minas Gerais, allowing the comparison of variation among floral biomass the three vegetation types and between tropical angiosperm morphological peculiarities related to the areas of collection and bibliographic data of extra-tropical species. The richness of plant forms and environments in tropical acts in modulating the interaction between plants and pollinators, influencing the variation of biomass in the floral and vegetative and reproductive characteristics of species. The positive allometry and isometry floras found in tropical and extra-tropical growth over the floral biomass indicate the presence and development of secondary sexual characteristics as important tools in the permanence and success of cross-breeding. Vegetative and reproductive characteristics influence the interspecific variation of floral biomass and that the function of male flowers have a strong impact on the evolution of floral traits, regardless of the phylogenetic connection between the angiosperms, highlighting the need for theories that allow a synthesis of these relationships.

INTRODUÇÃO GERAL

As plantas são organismos sésseis que estão sujeitas ao estresse dos ambientes. O sucesso adaptativo da planta depende da sua flexibilidade morfo-fisiológica em relação ao estresse e em como adquirir e manejar os recursos. No processo de reprodução o que é melhor: produzir muitas flores pequenas ou poucas flores grandes? Possuir maior ou menor razão pólen/óvulo? Investir mais em corola ou em óvulos?

As flores são estruturas chave na evolução das angiospermas (Kay, 1987; Dafni, 1992; Menzel e Shmida, 1993; Judd et al., 1999); pois é por seu intermédio que ocorre a reprodução sexuada. Para isto, as flores exibem estratégias que as auxiliam a alcançar melhor sucesso reprodutivo. Podemos dizer que, se existem aproximadamente, 250.000 espécies de angiospermas, existe também, igual número de estratégias reprodutivas.

Estas estratégias são um conjunto de características morfológicas, fisiológicas e genéticas, de modo que o processo reprodutivo seja realizado de forma eficaz. Essas estratégias nada mais são do que o reflexo do investimento alocado em reprodução e “escolhas” realizadas pela planta. O tamanho da flor, o diâmetro, o volume, o peso seco, número de flores ou *display* floral, a presença ou ausência de estruturas reprodutivas, o comprimento dessas estruturas, a forma e a cor da corola, a disposição espacial das estruturas, o número de grãos de pólen, de óvulos, de carpelos e o número e funcionalidade de anteras, bem como o tamanho e a cor do cálice, a presença ou ausência de estruturas auxiliares como brácteas, nectários florais, são alguns exemplos de características morfológicas a serem consideradas na classificação de estratégias reprodutivas em angiospermas.

O objetivo final de uma flor, desde a mais diminuta até as maiores, é a produção de sementes e a oportunidade de perpetuação de sua progênie. Diante da grande diversidade de

estratégias reprodutivas, torna-se sensato acreditar que cada espécie necessita e usufrui de uma estratégia distinta para cumprir este objetivo.

Todo este processo evolutivo que envolve características fisiológicas, genéticas e morfológicas é afetado tanto por estruturas vegetativas da própria planta, como por fatores ecológicos e abióticos mediante a interação das plantas com seus polinizadores (Futuyma e Slatkin, 1983).

Oportunamente, animais visitam flores em busca de recursos, energéticos ou não, enquanto que as plantas dependem dos polinizadores para o transporte de seus grãos de pólen e efetivação de parte do processo reprodutivo (Andersson, 1994). No entanto, ao transportar grãos de pólen entre os indivíduos da mesma espécie vegetal, os polinizadores atuam como mediadores no processo de seleção sexual, importante força na evolução floral e na variação interespecífica das estratégias reprodutivas das angiospermas.

Para os polinizadores, flores de grande biomassa podem representar maior quantidade e, por vezes, qualidade dos recursos. Para as plantas, os polinizadores devem ser eficientes no processo de retirada, transporte e deposição dos grãos de pólen em outras flores da mesma espécie. Como diferentes espécies de plantas utilizam polinizadores semelhantes, levados por pressão evolutiva resultante da interação permanente entre planta e polinizador, algumas vezes resultam em estratégias florais semelhantes e os polinizadores desenvolvem características morfológicas em resposta a esta interação. Estas características, tanto das plantas como dos polinizadores, serviram de base para a criação da teoria do que se derivou as síndromes de polinização (Faegri e van der Pijl, 1979).

Fatores ecológicos e abióticos como a distribuição espacial, o tamanho populacional e a história de vida das plantas, afetam a relação entre plantas e polinizadores e podem modificar a abundância e a distribuição dos recursos para os polinizadores. Dessa forma,

alteram padrões de transporte de pólen, fluxo gênico e pressões seletivas responsáveis pela evolução floral e das estratégias reprodutivas das espécies. A diversidade de angiospermas nos trópicos é alta quando comparada com de outras regiões e é refletida na grande diversidade floral e de polinizadores.

A seleção sexual é importante força na evolução das plantas (Willson, 1990; 1994), modificando as características vegetativas e reprodutivas das plantas através de dois mecanismos principais: a competição entre machos e a escolha da fêmea (Darwin, 1871). A pressão de seleção sexual em uma espécie pode influenciar na alocação diferencial de energia e de nutrientes nas funções feminina e masculina da flor (Willson, 1979; 1994; Anderson, 1994).

A biomassa floral é uma importante variável que nos permite comparar o investimento relativo, medido em carbono, das diferentes estratégias florais. Enquanto algumas plantas efetivam a reprodução sexuada através de flores extremamente diminutas, outras espécies alocam grande quantidade de carbono na confecção de flores grandes e vistosas.

Estudos desenvolvidos com alocação de recursos ajudam na compreensão dos processos evolutivos atuantes nas funções reprodutivas das plantas (Lovett Doust e Lovett Doust, 1988; Charlesworth e Morgan, 1991). Em particular, métodos alométricos têm se mostrado eficientes na detecção de padrões evolutivos em plantas (Huxley, 1932; Niklas, 1993; Ganade e Westoby, 1999).

Com este trabalho busca-se compreender a diversidade das estratégias reprodutivas em formações vegetais tropicais, a modulação por características vegetativas e reprodutivas das plantas e abióticas na relação entre flores e polinizadores, como também verificar a

consistência biogeográfica dos padrões alométricos em relação às estratégias reprodutivas das plantas.

O primeiro capítulo desta tese apresenta breve descrição das três áreas de estudo selecionadas para o desenvolvimento de parte do trabalho. As áreas escolhidas para a coleta das espécies tropicais abrangem dois biomas brasileiros: Mata Atlântica e Cerrado, sendo que neste último, os estudos se concentraram nas fisionomias de Cerrado *Sensu Stricto* e de Campo Rupestre.

A diversificação dos locais de coleta tem como intuito fortalecer as possíveis evidências da influência abiótica e biótica, intrínseca de cada fitofisionomia, na alocação de recursos para a reprodução das angiospermas, independente da composição florística da comunidade vegetal a que pertençam.

No segundo capítulo, com o intuito de descrever a variação interespecífica da biomassa floral em um conjunto de angiospermas tropicais, será abordada a relação de características vegetativas (p. ex. biomassa foliar, peso seco foliar, área específica da folha, altura da planta, hábito, número de flores), reprodutivas (p. ex. diâmetro da corola, forma da flor, número de flores, cor da corola) e fatores abióticos (p. ex. luminosidade, umidade, fitofisionomia e fertilidade do solo), com a alocação de recursos em biomassa floral e suas influências no processo reprodutivo das plantas.

Dando continuidade aos estudos de alocação de recursos em biomassa floral e das estratégias reprodutivas desenvolvidas pelas angiospermas, o terceiro capítulo mostra se a alocação de biomassa em estruturas florais é dependente ou não da biomassa total alocada na flor. Porém de uma forma mais específica, abrangendo caracteres sexuais primários e secundários das flores de angiospermas tropicais.

Com caráter comparativo, o quarto capítulo ilustra e completa de forma mais abrangente os resultados do terceiro capítulo adicionando dados relacionados a angiospermas extra-tropicais. Com este conjunto de dados pode-se testar se existe ou não consistência biogeográfica dos padrões alométricos em relação à alocação de biomassa nas diversas estruturas florais – primárias e secundárias, bem como a dependência da alocação em relação à biomassa total da flor.

O quinto capítulo, com o intuito de reunir e resumir as inferências apresentadas na tese como um todo, abrangerá de forma comparativa e evolutiva a dependência filogenética de características vegetativas, reprodutivas da planta e fatores abióticos e suas influências na alocação de biomassa floral em um grupo de angiospermas extra-tropicais. Pelo fato de todos os organismos serem dependentes filogeneticamente uns dos outros, estudos utilizando métodos de regressão filogenética vêm esclarecer inferências evolutivas presentes na natureza.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ANDERSSON, M. 1994. *Sexual selection in Plants*. In: M. Andersson. Sexual selection. Princeton University Press, Princeton, New Jersey, 1994.
- CHARLESWORTH, D E M. T. MORGAN. 1991. Allocation of resources to sex functions in flowering plants. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B* 91-102.
- DAFNI A. 1992. Rewards in flowers. In: Dafni A, Rickwood D, Hames BD, Eds. *The Practical Approach Series*. Oxford: Oxford University Press.
- DARWIN C. 1871. *The descent of man and selection in relation to Sex*. 1st ed. Murray, London.

- FAEGRI, K. E L. VAN DER PIJL. 1979. *The Principles of Pollination Ecology* 3rd ed., Oxford: Pergamon Press.
- FUTUYMA, D. J E M. SLATKIN, 1983. *Coevolution*. Massachusetts: Sinauer Associates Inc.
- GANADE, G. E M. WESTOBY. 1999. Seed mass and the evolution of early seedling etiolation. *American Naturalist* 154 (4):469-480.
- HUXLEY, J. S. 1932. Problems of relative Growth. The Johns Hopkins University Press, New York. 276p.
- JUDD, W.S., C. S. CAMPBELL E E. A. KELLOG. 1999. *Plant Systematics: a phylogenetics approach*. Sunderland: Sinauer Associates. 464p.
- KAY, Q. O. N. 1987. The comparative ecology of flowering. *New Phytologist* 106: 265-281.
- LOVETT DOUST, J. E L. LOVETT DOUST. 1988. *Plant Reproductive Ecology – Patterns and Strategies*. Oxford University Press, New York.
- MENZEL, R. E A. SHMIDDA. 1993. The ecology of flowers colours and the natural colour vision of insect pollinators: The Israel flora as a study case. *Biological Review*. 68: 81-120
- NIKLAS, K. J. 1993. The allometry of plant reproductive biomass and stem diameter. *American Journal of Botany* 80(4): 461-467.
- WILLSON, M. F. 1979. Sexual selection in plants. *American Naturalist* 113: 777-790.
- WILLSON, M. F. 1990. Sexual selection in plants and animals. *Trends in Ecology and Evolution* 5: 210: 214.
- WILLSON, M. F. 1994. Sexual selection in plants: perspective and overview. *The American Naturalist* 144 (suppl.): S13 – S39.



Capítulo I

Mata Atlântica, Cerrado e Campo Rupestre: uma breve revisão e caracterização das áreas de estudo

RESUMO

O território brasileiro reúne diversas formações vegetais que são caracterizadas por combinações entre a flora e uma grande variedade de fatores ambientais, determinando as diferenças entre os domínios brasileiros. Dois dos mais extensos biomas no sudeste do Brasil, o Cerrado e a Floresta Atlântica, são bem delineados dentro dos diversos sistemas de classificação da vegetação brasileira. Foram escolhidos estes três biomas brasileiros com o intuito de evidenciar a morfologia vegetal diferenciada entre as localidades, como resposta às variações ambientais. Considera-se Domínio de Mata Atlântica, a área coberta por um mosaico de formações florestais e ecossistemas associados, sujeitos à influência do Oceano Atlântico, sendo considerado o centro de diversidade e de endemismo para várias famílias e gêneros de plantas vasculares. Os trechos de Floresta Atlântica percorridos para a coleta de dados estão todos no Distrito de São Francisco Xavier, município de São José dos Campos, São Paulo. O cerrado é o segundo maior bioma brasileiro e constitui importante sítio de biodiversidade global. Considerando-se que o cerrado (*s.l.*) é constituído por fisionomias savânicas, sua maior riqueza florística pode se encontrar na flora herbáceo-subarbusiva. A Estação Ecológica de Itirapina, visitada neste estudo, localiza-se no município de Itirapina, São Paulo. A área de campo rupestre encontra-se no Parque Estadual do Ibitipoca, situado nos municípios de Lima Duarte e Santa Rita do Ibitipoca, sudeste de Minas Gerais. A área é protegida pelo estado de Minas Gerais desde 1965, sob a responsabilidade do Instituto Estadual de Florestas (IEF) e foi transformada em Parque em 1973. Tendo em vista a diversidade dos biomas, é proposto o estudo da evolução das estratégias reprodutivas e seu comportamento em ambientes tropicais com históricos e características biogeográficas diferentes.

ABSTRACT

The Brazilian territory comprises several vegetation types that are characterized by combinations of flora and a wide variety of environmental factors determining the differences between Brazilian domains. Two of the most extensive biomes in southeastern Brazil, the *Cerrado* and Atlantic Rain Forest, are well defined within the various classification systems of vegetation in Brazil. We selected these three biomes in order to highlight the plant morphology between different locations, in response to environmental changes. It is considered Atlantic Area, the area covered by a mosaic of forest and associated ecosystems, subject to the influence of the Atlantic Ocean and is considered the center of diversity and endemism for several families and genera of vascular plants. The stretches of Atlantic Forest covered for data collection are all in San Francisco Xavier, District of São José dos Campos, São Paulo. The *Cerrado* is the second largest biome in Brazil and a major site of global biodiversity. Considering that the *Cerrado* (sl) consists of savanna physiognomy, its highest number of species can be found in the herbaceous flora. The Ecological Station of Itirapina was visit in this study, located in Itirapina, São Paulo. The area of *Campo Rupestre* in Ibitipoca State Park, located in the municipalities of Lima Duarte and Santa Rita do Ibitipoca, southeastern Minas Gerais. The area is protected by the state of Minas Gerais since 1965, under the responsibility of the State Forestry Institute (IEF) and was transformed into a park in 1973. Given the diversity of biomes, it is proposed to study the evolution of reproductive strategies and behavior in tropical environments with different historical and biogeographical characteristics.

INTRODUÇÃO

O território brasileiro, em toda a sua extensão, reúne diversas formações vegetais que são caracterizadas por combinações entre a flora e uma grande variedade de fatores ambientais. O resultado desta diversidade de combinações é o que determina as diferenças entre os biomas brasileiros; que englobam desde formações campestres, de clima temperado, às formações florestais, de clima equatorial (Rizzini, 1963; 1979; Fernandes e Bezerra, 1990).

O sudeste do Brasil, em particular, tem todas as suas terras localizadas na Zona Tropical, apresentando-se como a região brasileira de maior diversificação climática, considerando o regime de temperatura, e a segunda maior diversificação, quanto à distribuição de umidade. Neste último caso, ficando atrás apenas da Região Nordeste (Nimer, 1977). Além da questão climática, o relevo do Sudeste, igualmente diverso pelos arqueamentos e falhamentos que originaram as escarpas dos alinhamentos orográficos do leste, intercalados e adjacentes aos planaltos e depressões (Moreira e Camelier, 1977), contribui para a distribuição da cobertura vegetal nesta parte do território nacional (Alonso, 1977).

A cobertura vegetal entre os quatro Estados que compõem o Sudeste, em resposta a variabilidade dos componentes físicos, exibe formações de caráter semi-árido até àquelas caracterizadas pelas condições de superumidade (Alonso, 1977). Contudo, mesmo diante de tamanha variação, é possível estabelecer uma área uniforme como uma unidade fundamental de um sistema ecológico maior (Walter, 1986). Nesta, influências meso ou microambientais, asseguram a variação dentro do sistema; porém, em uma escala menor àquela usada para definir os biomas.

Dois dos mais extensos biomas do sudeste do Brasil, em que as floras se distinguem em composição e estrutura, o Cerrado e a Floresta Atlântica, são bem delineados dentro dos diversos sistemas de classificação da vegetação brasileira. Carl Friedrich Phillip von Martius, com seu mapa anexado no volume XXI da Flora Brasiliensis, em 1858, ao estabelecer suas cinco regiões florísticas: Nayaides, Hamadryades, Oreades, Dryades e Napeias, incluía as Florestas Ombrófilas do Sul-Sudeste (Dryades), assim como os Cerrados do Sudeste, Centro-Oeste e Nordeste brasileiro (Oreades), no mapa de vegetação do Brasil (Veloso et al., 1991). Carlos Toledo Rizzini (1979), Fernandes e Bezerra (1990), Fernandes (1998), dentre muitos outros autores, são unânimes em afirmar que ambos os biomas, Cerrado e Floresta Atlântica, são resultados da ação combinada do clima, relevo, solo e tempo.

Mas, em se tratando de precisão quanto às suas origens e relações, dentro e entre esses biomas, espaços e opiniões divergentes ou centralizadoras, se fundamentam periodicamente. Tendo em vista estes aspectos, é proposto o estudo da evolução das estratégias reprodutivas e seu comportamento em ambientes tropicais com históricos e características biogeográficas diferentes, com diferentes respostas morfológicas e fisiológicas por parte das plantas.

Mata Atlântica

Há muito tempo que o conceito e as delimitações da “Mata” Atlântica extrapolaram o âmbito técnico e científico, atingindo a esfera política em todos os seus níveis hierárquicos: municipal, estadual e federal. Esta condição se instalou principalmente por

questões preservacionistas, na qual a política é novamente o regente, e pela falta de uma posição coesa por parte da comunidade técnico-científica.

Duas das clássicas definições de Floresta Atlântica exibem essa diversidade de opiniões. Rizzini (1963), que denomina essa formação de Floresta Pluvial Baixo-Montana e Montana, com distribuição pelas porções baixas e medianas dos relevos mais íngremes da costa oriental do Sudeste e Sul brasileiro (até 1800 m); além das Florestas Mesófilas Perenifólia, *Scrubs* Atlântico e succulento, e Campos Altimontanos; deixa transparecer uma concepção mais abrangente, incluindo formações campestres em meio a um Domínio Florestal. Ao passo que, Veloso et al. (1991) transcrevem a “Mata” Atlântica como parte da Região Florística do Sudeste sobre o Escudo Atlântico, relacionando as Florestas Ombrófilas (em detrimento ao termo Pluvial, conforme sugerido por Ellenberg e Mueller-Dombois, citados por Veloso et al., 1991) como fisionomias pormenorizadamente detalhadas das Florestas citadas por Rizzini; sem contudo, incluir formar florestais interioranas ou campestres.

Do ponto de vista político e, como consequência, do ponto de vista técnico, considera-se Domínio de Mata Atlântica, a área originalmente coberta por um mosaico de formações florestais e ecossistemas associados, sujeitos à influência do Oceano Atlântico. Esta concepção, descrita no Decreto Lei 750/93, extrapola os limites do bioma Mata Atlântica às formações florestais ombrófilas, ao incluir as florestas estacionais de algumas regiões mais interiores no continente (RBMA, 1999). Dentre àquelas contempladas com este novo status, estão as Florestas interioranas de Minas Gerais, São Paulo, Mato Grosso do Sul, Goiás, dentre aquelas de outros Estados.

O Decreto Lei 750/93 tem sido um foco de atrito entre diversos setores da comunidade direta e indiretamente interessada, o que conduziu o Ministério do Meio Ambiente (MMA) a proposição de uma minuta de Anteprojeto de Lei sobre a proteção e utilização da Mata Atlântica e outros tipos de vegetação associados. Este Anteprojeto de Lei condiciona a interpretação do Domínio Atlântico a uma forma diferente daquela dada pelo Decreto 750/93, estabelecendo, portanto, que a Mata Atlântica seja composta apenas pela Floresta Ombrófila Densa, nos seus limites definidos pelo Mapa de Vegetação do Brasil de 2004, na escala 1: 5.000.000 (IBGE,2004).

Independente das divergências sobre a Mata Atlântica, a mesma é considerada, de forma unânime, o centro de diversidade e de endemismo para várias famílias e gêneros de plantas vasculares. Além disso, os avanços nos levantamentos florísticos e fitossociológicos taxam cada vez mais, o Domínio Mata Atlântica como tendo um alto índice de diversidade; até mesmo, por esse ser um dos biomas cuja diversidade é melhor conhecida (Lewinsohn e Prado, 2002).

No estado de São Paulo cerca de 80% da Mata Atlântica desapareceu, segundo dados do Instituto de Botânica de São Paulo estando seus remanescentes localizados junto ao litoral e nas escarpas das Serras do Mar e Mantiqueira, e nas planícies litorâneas (RBMA, 1997). Uma dessas áreas de distribuição dos remanescentes da Mata Atlântica foi o centro do presente estudo.

Os trechos de Floresta Atlântica percorridos para a coleta de dados estão situados no Distrito de São Francisco Xavier (22°54'39''S e 45°57'16''W) (Figura 1), município de São José dos Campos, São Paulo. Estes trechos, que incluem fazendas como a São Luiz e a

Fazenda e Reserva Mandala, estão localizados na Serra dos Poncianos, parte do complexo de Serras da Província Mantiqueira, no citado município (Figura 2).

A propriedade Mandala, onde se concentraram as coletas, possui uma área destinada à fazenda de 297,3 hectares, eqüitativamente dividida entre pastos, fragmentos de capoeirões e extensas manchas de reflorestamento com *Pinus elliottii* Engelm., *Araucaria angustifolia* (Bert.) O. Ktze. e *Eucalyptus* spp. O espaço designado como reserva compreende aproximadamente 332 ha de vegetação florestal e campestre, que a exemplo da Fazenda São Luiz, se distribui de maneira heterogênea por um relevo irregular, marcado por encostas íngremes de substratos argilosos, com esporádicos afloramentos granítico-gnaisses. Esses afloramentos ocorrem, principalmente, nos trechos mais altos, acima de 1500 metros de altitude.

A Serra dos Poncianos, parte da região de Campos do Jordão, é um divisor de águas que abriga a micro-bacia hidrográfica do Rio Jaguari, cuja orientação de cursos d'água segue a direção do Rio Paraíba do Sul (Morelli, 2002).

Os registros meteorológicos mais próximos da vertente leste-sudeste da Serra dos Poncianos pertencem a Campos de Jordão e Monteiro Lobato. Nestas localidades, as médias de precipitação são de 1782,9 e 1758,5 mm/ano, respectivamente. O clima pode ser considerado Cwa (clima mesotérmico com uma estação seca coincidente com o inverno), segundo o sistema de classificação de Köppen (Lima e Silva 1999). A vegetação neste trecho paulista de serra, predominantemente florestal (Silva 1989; Morelli 2002), foi classificada por Veloso *et al.* (1991) como Ombrófila Densa Montana à Alto-Montana e, por Rizzini (1979), detalhando seu próprio sistema de classificação (Rizzini 1963), como Pluvial Montana.

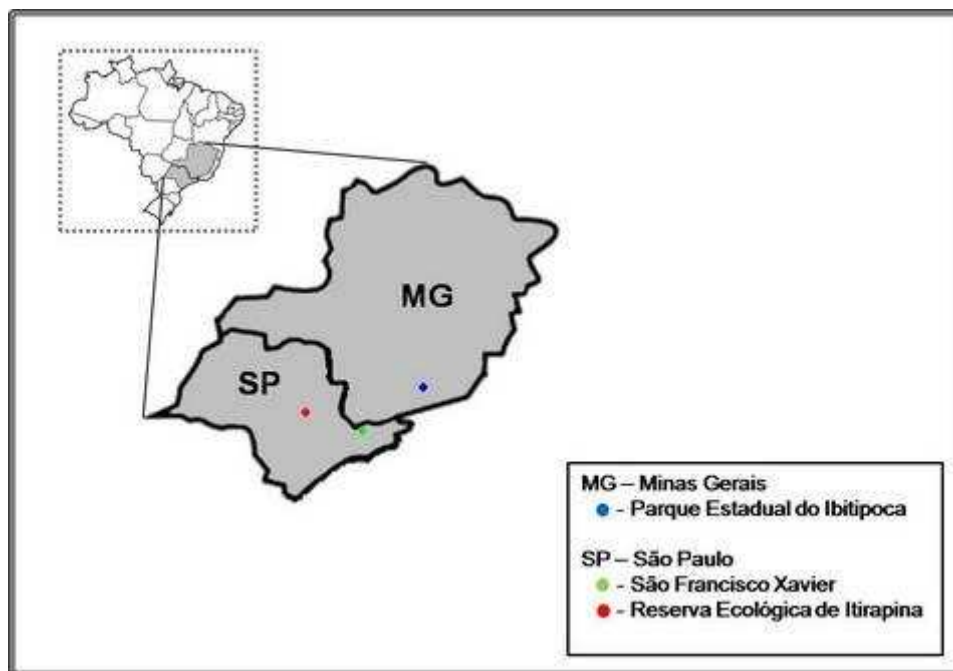


Figura 1: Mapa do Brasil, destacando os estados de São Paulo e Minas Gerais. Os pontos coloridos na parte destacada mostram a localização dos pontos de coleta utilizados no trabalho.

Do ponto de vista da conservação, é perceptível a influência do homem sobre a paisagem deste trecho de serra em São Francisco Xavier, nas numerosas estradas como também, nos extensos campos de pastagens, alguns mantidos por questões fundiárias e outros, abandonados (Morelli 2002). Desbastes da vegetação nativa, que ocorreram no passado, por questões atreladas às atividades agropastoris e pelo comércio de madeiras nobres, vê na especulação imobiliária o espelho atual de um passado de degradação da paisagem serrana.

Em abril de 2005, na Fazenda e Reserva Mandala, deu-se início à extração de *Pinnus elliottii* Engelm. e *Eucalyptus* sp., que deve se estender por um período superior a três anos.

Cerrado

O Cerrado é o segundo maior bioma brasileiro e constitui importante sítio de biodiversidade global (Ribeiro e Walter, 1998, Durigan et al., 2002). Entretanto, nos últimos 40 anos, mais de 50% do seu território foi ocupado e tratado por meio da introdução de gramíneas africanas e de uma moderna agricultura mecanizada, resultando em atividades agropastoris extensivas, uma intensa modificação da paisagem e uma área nativa remanescente igual a 34% daquela original (Klink e Machado, 2005, Durigan et al., 2007).

No estado de São Paulo, por sua vez, cuja ocupação do Cerrado é historicamente menor que a de outros estados como Minas Gerais e Goiás, a área original de 14% do território foi degradada a percentuais inferiores a 1% da cobertura primitiva. Estes remanescentes, comumente, apresentam-se na forma de fragmentos dispersos, associados a solos de baixa produtividade (fertilidade), especialmente junto da depressão periférica e no planalto ocidental paulista (Durigan et al. 1999, 2007).

Na concepção mais ampla, a vegetação do bioma Cerrado apresenta variações fisionômicas, estruturais e florísticas consideráveis, podendo assumir de formas florestais até as campestres (Coutinho 1978, Eiten 1983, 1992, Klink et al. 1993, Ribeiro e Walter 1998). Por essa característica, o Cerrado tem sido tratado como um complexo vegetacional (Rizzini 1979) composto por três fitofisionomias principais e distintas entre si: uma predominantemente arbórea e densa, onde as copas das árvores se tocam, formando um dossel tipicamente florestal; outra massivamente ocupada por uma flora herbácea, a exemplo das pradarias comuns às regiões temperadas; e uma intermediária, com presença equitativa entre as formas de vida herbáceas, arbustivas e arbóreas (Ribeiro e Walter 1998).

Esta última, denominada formação savânica, surge como uma vegetação de características intermediárias às florestais e campestres (Ribeiro e Walter 1998), e corresponde ao maior trecho de cerrado brasileiro, aproximadamente 60% (Silva et al. 2008).

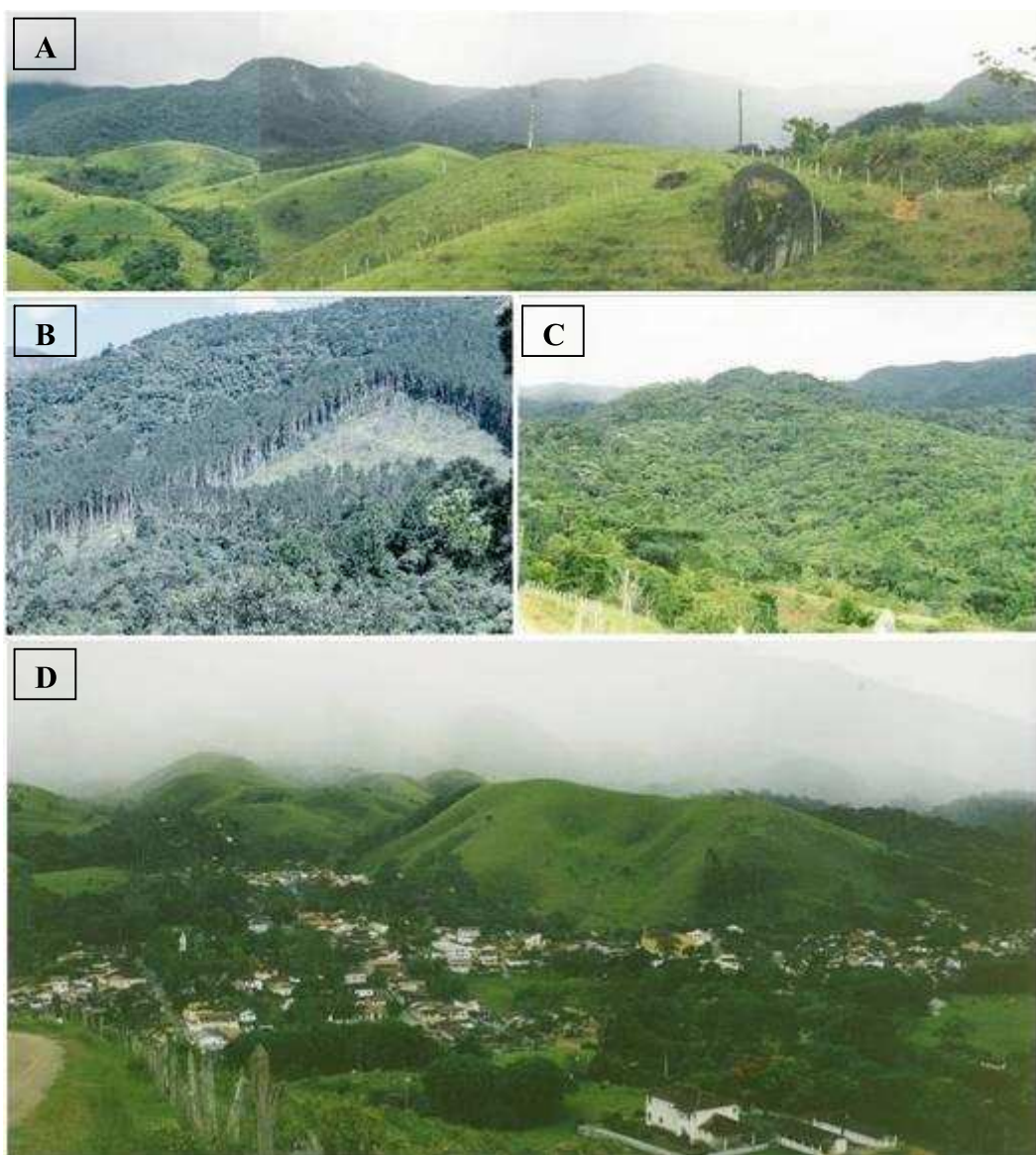


Figura 2: São Francisco Xavier (SFX), distrito de São José dos Campos, SP. A – Vista panorâmica da área de coleta, vegetação ao fundo; B – Detalhe de uma parte da área de extração de madeira; C – Detalhe de uma parte da área, utilizada para coleta; D – Vista geral da área urbana do Distrito de SFX, com a Serra dos Poncianos ao fundo.

Considerando-se, então, que o Cerrado *Stricto Sensu* é uma das quatro formas fisionômicas que compõem a formação savânica e, também, aquela com a mais ampla ocorrência, haverá de se compreender porque esta fitofisionomia é a que melhor reflete a concepção de cerrado (Fernandes e Bezerra 1990). Nesta, a maior riqueza florística é encontrada nos componentes não arbóreos, ou seja, na flora herbácea, subarbustiva e arbustiva (Castro et al. 1999). Estimativas dos estudos de Ratter et al. (1997), de Mendonça et al. (1998) e de Castro *et al.* (1999), sugeriram riquezas dessa flora em cerca de 2.000 a 5.000 espécies. Contudo, Walter (2006) trabalhando com 11.046 espécies expõe a falta de conhecimento acerca do real potencial florístico dessa formação esclerófila.

Adicionalmente, estudos sobre o componente herbáceo-subarbustivo indicam a ocorrência de grandes mudanças na sua composição entre diferentes fisionomias e regiões, demonstrando tratar-se de uma flora sensível a variações de clima, solo, intensidade de queimadas, entre outros fatores (Loefgren 1890, Mantovani e Martins 1993, Filgueiras 2002). Sendo assim, combinado a grande extensão territorial, o Cerrado ainda tem muito a revelar sobre seus sistemas e composições biológicas.

A Estação Ecológica de Itirapina localiza-se no município de Itirapina, estado de São Paulo (Figura 1), nas coordenadas 22°14'S e 47°49'W, a uma altitude aproximada de 760 metros. Segundo o sistema de classificação de Köppen, o clima regional é do tipo Cwa “mesotérmico com inverno seco e verão chuvoso” (Prado 1997). Durante o período de 1980 a 2001, as médias mensais das temperaturas mínimas e máximas registradas foram 17°C e 23,5°C. A precipitação anual média foi de 1.523 mm, com duas estações bem definidas: chuvosa de outubro a março (1.258 mm), e seca de abril a setembro (265 mm) (Dutra-Lutgens, 2000) (Figura 3).

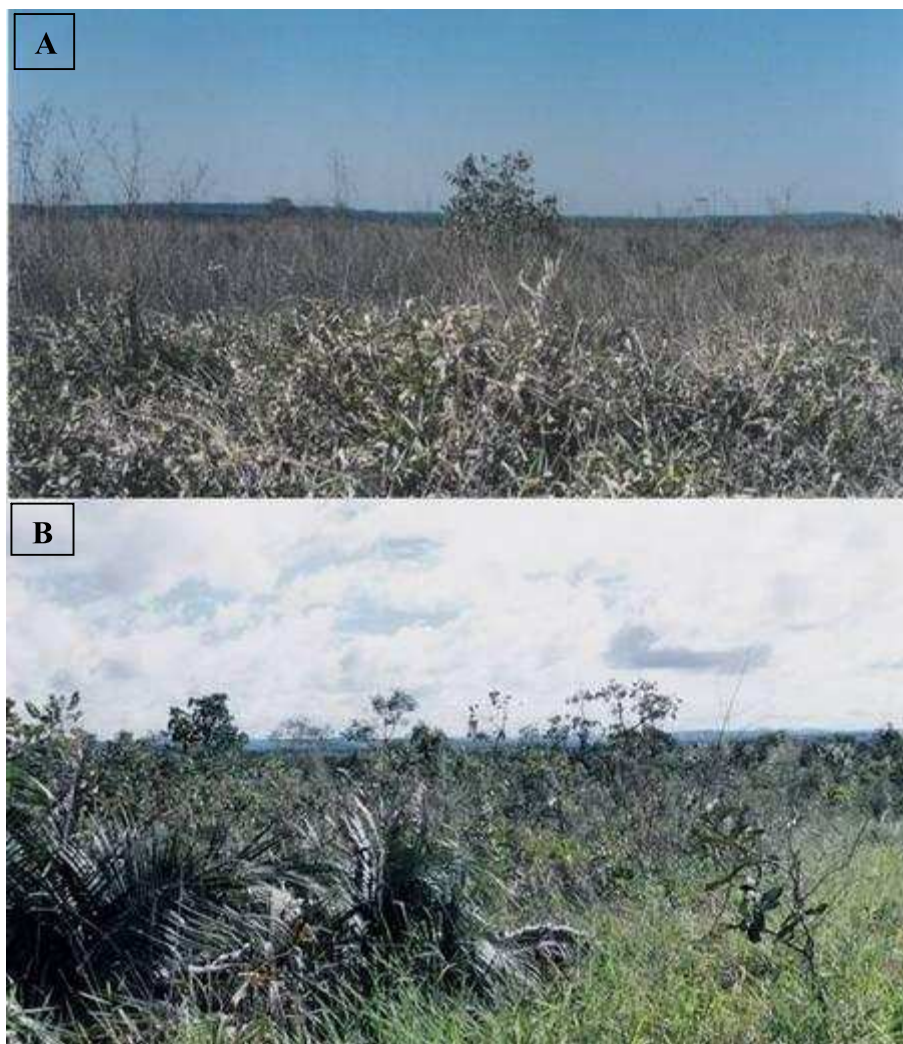


Figura 3: Reserva Ecológica de Itirapina, Itirapina, SP. A – Campo Limpo; B – Campo Sujo.

Campo Rupestre

O Campo Rupestre, entre divergências e concordâncias dos diversos autores que escrevem sobre a fitogeografia brasileira, se apresenta segundo Ribeiro e Walter (1998), como uma das três fitofisionomias campestres que definem o Cerrado Brasileiro: Campos Limpo e Sujo, e Campo Rupestre.

Os campos sobre afloramentos rochosos são comumente alvos de discussões e contradições, principalmente no que tange a nomenclatura a ser adotada. Uma das primeiras denominações a ser apresentada foi feita por Frederic Edward Clements, em 1902, em sua obra intitulada Sistema de Nomenclatura Fitogeográfica, cujos termos transcritos em Clements (1993), incluíam Campos Alpinos, adotado posteriormente por Mello-Barreto (1942) e Rizzini (1963). Outras denominações vieram a seguir, como Campos Rupestres, Campos Quartzíticos, Campos de Altitude e Campo Montano (Benites *et al.* 2003).

Dentre as denominações apresentadas até então, as citadas por Veloso (1991) e Semir (1991) merecem destaque por representarem, cada uma a sua forma, a complexidade dos sistemas florístico-ecológicos envolvidos: Refúgios Vegetacionais e Complexos Rupestres (sobre afloramentos de quartzito ou de granito), respectivamente.

O fato de tratar-se de uma formação vegetal que, ocasionalmente, se estabelece em meio aos mais diversos domínios fitogeográficos, além do domínio de Cerrado, trás respaldo a interpretação de ser, o Campo Rupestre, um refúgio que quase sempre se forma como uma disjunção florística. E, dado este padrão comportamental de área disjunta, a influência da vegetação matriz do seu entorno geralmente induz a uma organização complexa da vegetação, com particularidades florísticas a cada região de ocorrência, assim como, favorece altos endemismos taxonômicos.

A área de campo rupestre encontra-se no Parque Estadual do Ibitipoca, situado nos municípios de Lima Duarte e Santa Rita do Ibitipoca, sudeste de Minas Gerais, entre as coordenadas 21°40' - 21°44'S e 43°52' - 43°55'W, abrangendo 1488 ha da Serra do Ibitipoca (Figura 1). A área é protegida pelo estado de Minas Gerais desde 1965, sob a

responsabilidade do Instituto Estadual de Florestas (IEF) e foi transformada em Parque em 1973 pela lei nº 6126 de 4 de julho do referido ano (IEF e Brandt Meio Ambiente 1994).

De acordo com Feio (1990), o clima característico é o tropical de altitude, com verões amenos (Cwb de Köppen). O regime de precipitação apresenta ciclo bem definido, com verão chuvoso e inverno seco, sendo junho, julho e agosto os meses mais secos e novembro, dezembro e janeiro os mais chuvosos, com precipitações médias anuais de 1.395mm. Os registros da estação meteorológica localizada no parque mostram que a temperatura média mínima no verão é de 21,5 °C e a máxima, de 36 °C; no inverno, estas temperaturas são de 2°C, a média mínima, a 14,5 °C a média máxima.

Geomorfologicamente, a Serra do Ibitipoca, participa do complexo da Serra da Mantiqueira, cujo relevo é caracterizado por escarpas altas ou colinas com altitudes variáveis entre 1200 e 1800 metros (CETEC 1983). A Serra do Ibitipoca possui sua cota máxima a 1782 metros de altitude, no Pico do Ibitipoca ou Lombada. Sua rede de drenagem possui um padrão próximo ao de treliça, tendendo ao paralelo, enquanto o relevo circunvizinho é caracterizado por morros e colinas arredondadas e uma drenagem com padrão dendrítico a subdendrítico (Corrêa Neto et al. 1993).

O Parque Estadual do Ibitipoca (PEI) é limitado a leste pela Serra do Ibitipoca e a oeste pela Serra da Mantiqueira (Perez e Grossi 1986) (Figura 4). Na área do PEI podem-se distinguir quatro tipos básicos de formações vegetais (Andrade e Souza, 1995):

- Campo graminoso: que ocorre nos pontos mais elevados do Parque, com predomínio de gramíneas. Aparecem também agrupamentos de uma espécie de Melastomataceae *Chaetostoma inerme* Naudin crescendo em tufos.

- Campos rupestres: afloramentos rochosos quartzíticos aparecem em muitos locais do parque, sendo comum a presença de *Vellozia* aff. *caruncularis* Mart. ex Seub., *Barbacenia* sp. e muitas orquidáceas. Entre os arbustos, são comuns *Periandra mediterranea* Taub., *Campomanesia pubescens* O.Berg, *Tibouchina semidecandra* Cogn., *Trembleya parviflora* Cogn. e *Ocotea tristis* Mart. ex Nees.
- Campo com arbustos e arvoretas: arvoretas relativamente espaçadas e solo recoberto por gramíneas, sendo característica a abundância de *Vanillosmopsis erythropappa* Sch.Bip.
- Capões de Mata: acompanham os cursos d'água, formando pequenas matas de galeria. Esta mata estacional semidecidual montana apresenta abundância de epífitas como líquens, bromeliáceas, orquidáceas e piperáceas.

Considerando os quatro tipos e formações vegetais descritos, as formações campestres ocupam a maior percentagem da área do PEI. A predominância é compreensível, pois o parque se encontra em uma região serrana, formada por uma grossa camada quartzítica e com afloramentos rochosos (Perez e Grossi 1986).

A área do parque apresenta-se em sua maior parte preservada, com expressiva diversidade da vegetação (cerrados de altitude, campos rupestres, matas), da fauna, das formas de relevo, dos solos e dos microclimas. Apesar da área do parque ter se mantido preservada por suas próprias características naturais e pelo fato de ser protegida pela legislação, vem sofrendo alguns impactos causados pela atividade turística excessiva em determinadas épocas do ano (Figura 5).

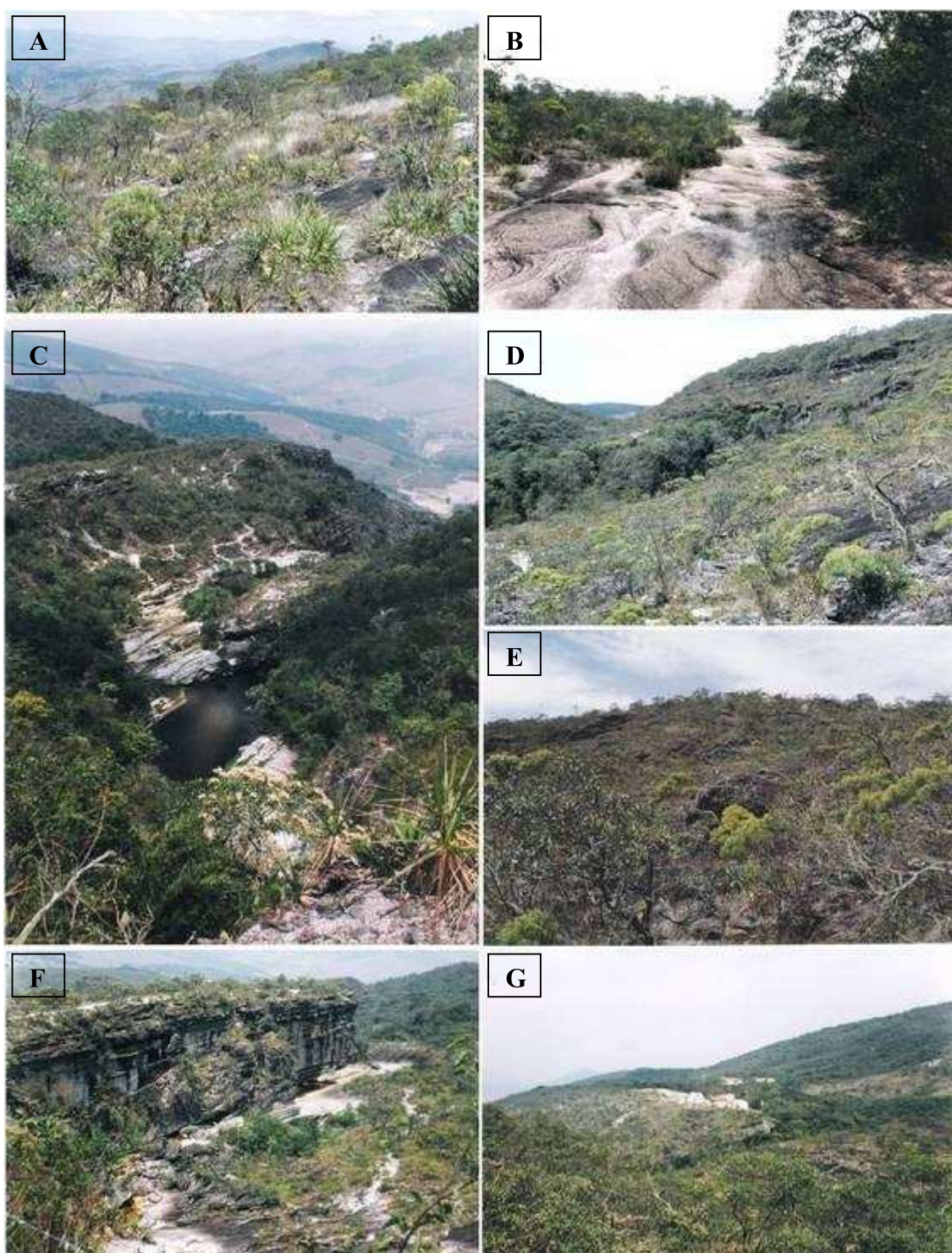


Figura 4: Parque Estadual do Ibitipoca, Conceição do Ibitipoca, MG. A – Detalhe de algumas ilhas de vegetação com predomínio de *Vellozia* sp. e *Laelia flava*; B – Detalhe de uma das trilhas do parque, ornamentada pela ação erosiva da água; C – Vista do Lago dos Macacos; D e E – Detalhes da vegetação com um dos vários capões de florestas ocorrentes no parque; F – Vista lateral da ponte de pedra; G – Vista da área da administração do parque.

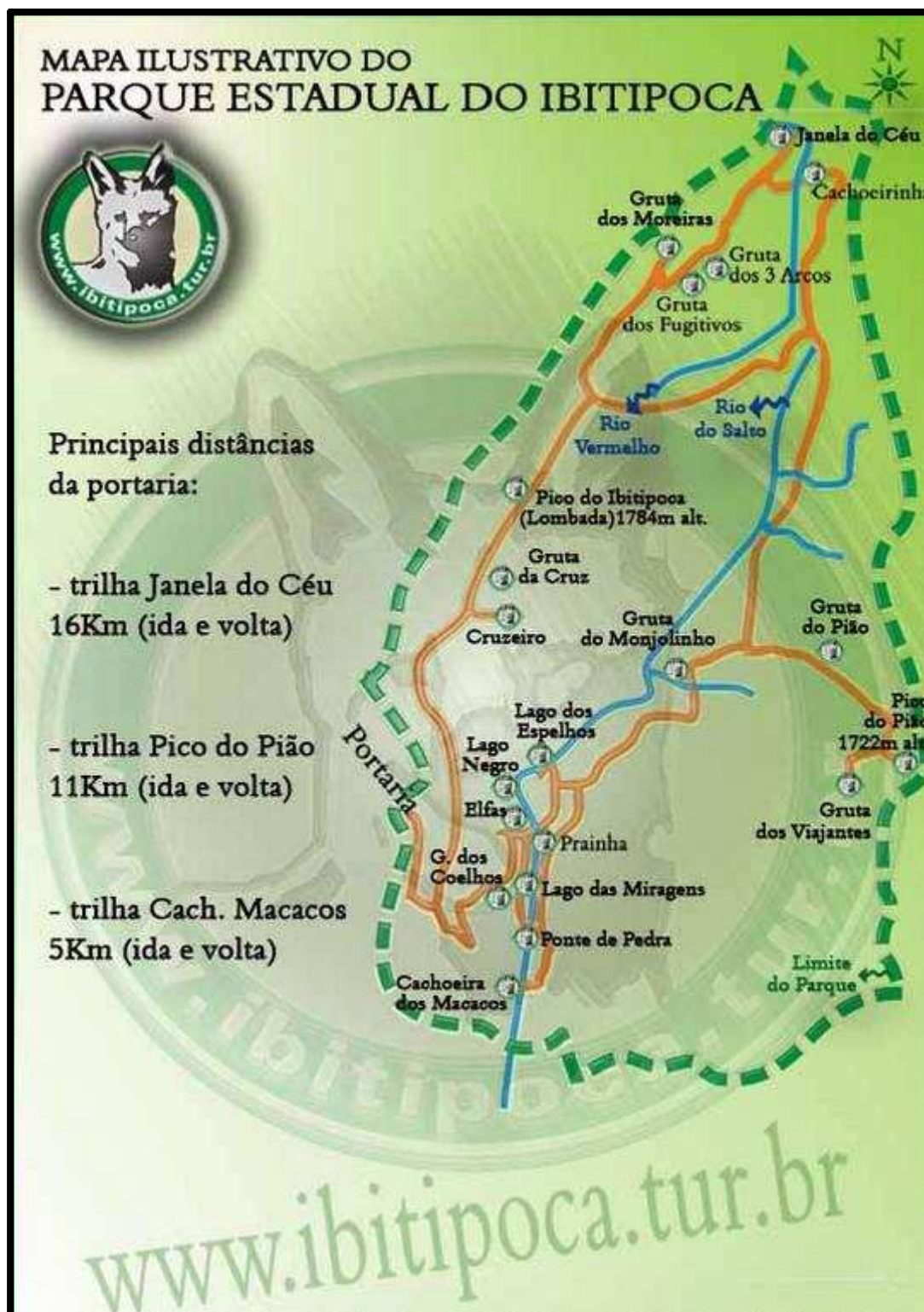


Figura 5: Mapa ilustrativo do Parque Estadual do Ibitipoca, fornecido pela administração do parque, evidenciando as trilhas e pontos turísticos.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ALONSO, M. T. A. 1977- Geografia do Brasil - Região Sudeste. IBGE - Rio de Janeiro. 667 p.
- ANDRADE, P. M. E H. C. SOUSA. 1995. Contribuição ao conhecimento da vegetação do Parque Estadual de Ibitipoca, Lima Duarte, Minas Gerais. *Revista Árvore*, 19: 249-261.
- BENITES, V. DE M.; A. N. CAIAFA; E. DE S. MENDONÇA; C. E. SCHAEFER E J. C. KER. 2003. Solos e vegetação nos complexos rupestres de altitude da Mantiqueira e do Espinhaço. *Revista Floresta e Ambiente*, 10 (1) : 76-85.
- CASTRO, A. A. J. F; F. R. MARTINS; J. Y. TAMASHIRO E G. J. SHEPHERD. 1999. How rich is flora of Brazilian cerrados? *Annals of Missouri Botanical Garden* , 86:192-224.
- CETEC. 1983. Centro Tecnológico de Minas Gerais. Diagnóstico ambiental do Estado de Minas Gerais. Belo Horizonte: Fundação Centro Tecnológico de Minas Gerais/CETEC. Série de Publicações Técnicas/SPT010. 158p.
- CLEMENTS, F. E. 1993. Sistema de Nomenclatura Fitogeográfica. Série Estudos e Contribuições – 11º. Editora Lidador, Rio de Janeiro. 62p.
- CONTI, J. B. 1975. Circulação secundária e efeito orográfico na gênese das chuvas na Região Lesnordeste Paulista. IGEOG/USP. São Paulo, 82p.
- CORRÊA NETO, A. V.; L. C. C. ANÍSIO E C. P. BRANDÃO. 1993. Um endocarste quartzítico da Serra do Ibitipoca, SE de Minas Gerais. Simpósio de Geologia de Minas Gerais, 7. *Anais do simpósio de geologia de Minas Gerais. Boletim SBG núcleo MG* 12: 83-86.
- COUTINHO, L. M. 1978. O conceito de cerrado. *Revista brasileira de Botânica*. (1) : 17-23.

- DEPARTAMENTO NACIONAL DE METEOROLOGIA. 1992. Normais climatológicas (1961 - 1990). *SPI - EMBRAPA*. Brasília, 85p.
- DIVISÃO DE PESQUISA E TEORIA/DEPARTAMENTO DE PLANEJAMENTO TERRITORIAL E URBANISMO/SECRETARIA DE PLANEJAMENTO E MEIO AMBIENTE. 2001. São José em dados: informações sobre a cidade de São José dos Campos. São José dos Campos, 57p.
- DURIGAN, G; M. C. BACIC; G. A. D. C. FRANCO E M. F. SIQUEIRA. 1999. Inventário florístico no cerrado da Estação Ecológica de Assis, SP. *Hoehnea*, 26 : 148 - 172.
- DURIGAN, G; D. L. L. NISHIKAWA; E. ROCHA; E. R. SILVEIRA; F. M. PULITANO; L. B. REGALADO; M. A. CARVALHAES; P. A. PARANAGUA E V. E. L. RANIERI. 2002. Caracterização de dois estratos de vegetação no município de Brotas, SP, Brasil. *Acta Botanica Brasilica*, 16: 251-262.
- DURIGAN, G; M. F. SIQUEIRA E G. A. F. C. FRANCO. 2007. Threats to the cerrado remnants of the state of São Paulo, Brazil. *Scientia Agricola*, 64 (4): 355-363.
- DUTRA-LUTGENS, H. 2000. Caracterização ambiental e subsídios para o manejo da zona de amortecimento da estação experimental e ecológica de Itirapina – SP. Tese de mestrado, Universidade Estadual Paulista, Rio Claro.
- EITEN, C. 1983. Classificação da vegetação do Brasil. Brasília: CNPq, 85p.
- EITEN, G. 1992. Natural Brazilian Vegetation Types and Their Causes. *An. Acad. Bras.* 64 (supl. 1): 35-65.
- FERNANDES, A. G. E P. BEZERRA. 1998. Fitogeografia brasileira. Fortaleza, editora multigraf, 340 p.

- FILGUEIRAS, T. S. 2002. Herbaceous plant communities. *In The Cerrados of Brazil: Ecology and natural history of a neotropical savanna* (P.S. Oliveira & J.R. Marquis, Eds.). Columbia University Press, New York, p.121-139.
- INSTITUTO BRASILEIRO DE GEOGRAFIA E ESTATÍSTICA (IBGE). 2004. *Mapas de Biomas e de Vegetação do Brasil*.
http://www.ibge.gov.br/home/presidencia/noticias/noticia_visualiza.php?id_noticia=169. Em 05/01/2010.
- KLINK, C. A.; A. G. MOREIRA E O. T. SOLBRIG. 1993. Ecological impact of agricultural development in the Brazilian cerrados. *In: The World's savanna: economic driving forces, ecological constraints and policy options for sustainable land use* (M.D. Young & O.T. Solbrig, Eds.). *Man and biosphere series*. Unesco/Parthenon, Paris, v.12, p 259-282.
- KLINK, C. A. E R. B. MACHADO. 2005. Conservation of the Brazilian Cerrado. *Conservation Biology*, 19 (3): 707-713.
- LEWINSOHN, T. M. E P. I. PRADO. 2002. Biodiversidade brasileira: síntese do estado atual do conhecimento. Editora Contexto, São Paulo.
- LIMA E SILVA, J. U. de. 1999. A dinâmica atmosférica e a distribuição das chuvas na Região “Oriental” Paulista. Tese (Doutorado) – Universidade Estadual Paulista, Instituto de Geociências e Ciências Exatas de Rio Claro. Rio Claro, 212p.
- LOEFGREN, A. 1890. Contribuição para a botânica paulista. Região Campestre. *Boletim da Comissão Geográfica e Geológica do Estado de São Paulo*, 5:3-51.
- MANTOVANI, W. E F. R. MARTINS. 1993. Florística do cerrado na reserva biológica de Moji Guaçu, SP. *Acta bot. Bras.* 7 (1) 33-60.

- MELLO BARRETO, H. L. 1942. Regiões Fitogeográficas de Minas Gerais. *Boletim do Departamento Geográfico de Minas Gerais* (4): 9-30.
- MENDONÇA, R., J. FELFILI, B. WALTER, J. C. SILVA JR., A. REZENDE, T. FILGUEIRAS E P. NOGUEIRA. 1998. Flora vascular do Cerrado. In: S. Sano & S. Almeida (Eds.). Cerrado. Ambiente e flora. pp. 288-556. Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária – Embrapa - Cerrados, Planaltina, Brasil.
- MOREIRA, A. A. N. E C. CAMELIER. 1977. *Relevo*. p. 1-10. In: Geografia do Brasil. Fundação IBGE. Rio de Janeiro, Vol.3.
- MORELLI, A. F. 2002. Identificação e transformação das unidades da paisagem no município de São José dos Campos (SP) de 1500 a 2000. Tese (Doutorado) - Universidade Estadual Paulista, Instituto de Geociências e Ciências Exatas de Rio Claro. Rio Claro, 408p.
- NIMER, E. 1977. Clima. IN: IBGE. Geografia do Brasil / Região Sudeste. v.3. Rio de Janeiro: FIBGE.
- PEREZ, R. C. E W. R. GROSSI. 1987. The quartzitic speleological district of the Parque Estadual do Ibitipoca, Minas Gerais, Brazil. International Congress of Speleology, 9. Proceedings of Congress of Speleology, 12-14.
- RATTER, J. A. J; F. RIBEIRO E S. BRIDGEWATER. 1997. The Brazilian Cerrado Vegetation and Threats to its Biodiversity. *Annals of Botany* 80: 223–230.
- RESERVA DA BIOSFERA DA MATA ATLÂNTICA / MAB / UNESCO. 1997. A Reserva da Biosfera da Mata Atlântica no Estado de São Paulo. Caderno nº5. Joaquim de Britto Costa Neto (Org.); José Pedro de Oliveira Costa (Ed.). *Série Cadernos da Reserva da Biosfera da Mata Atlântica*. Cetesb, São Paulo.

- RESERVA DA BIOSFERA DA MATA ATLÂNTICA / MAB / UNESCO. 1999. Mata Atlântica: Ciência, Conservação e Políticas. Workshop Científico sobre a Mata Atlântica. Caderno nº15. José Pedro de Oliveira Costa (Ed.). Série Cadernos da Reserva da Biosfera da Mata Atlântica. Cetesb, São Paulo.
- RIBEIRO, J. F. E B. M. T. WALTER. 1998. Fitofisionomias do bioma Cerrado. In: Cerrado: ambiente e flora. Ed. Sueli Matiko & Semíramis Pedrosa de Almeida – EMBRAPA. Planaltina, 3 : 89-152.
- RIZZINI, C. T. 1979. Tratado de fitogeografia do Brasil – aspectos sociológicos e florísticos. EDUSP. São Paulo, 374p.
- RIZZINI, C. T. 1963. Nota prévia sobre a divisão fitogeográfica (florístico-sociológica) do Brasil. Revista Brasileira de Geografia. Rio de Janeiro, separata (1): 3-64, 1963
- SEMR, J. 1991. Revisão Taxonômica de *Lychnophora* Mart. (Vernonieae: Compositae). Tese de Doutorado em Biologia Vegetal-UNICAMP, Campinas. 549p.
- SILVA, A. F. 1989. Composição florística e estrutura fitossociológica do estrato arbóreo da Reserva Florestal Professor Augusto Ruschi, São José dos Campos, SP. Tese (Doutorado) - Universidade Estadual de Campinas, Instituto de Biologia. Campinas, 162p.
- SILVA, G. B. S; G. M. BETIOL E E. E. SANO. 2008. Análise comparativa de quatro métodos de classificação supervisionada para a discriminação de fitofisionomias de Cerrado. *Geografia, Ensino e Pesquisa*, v. 12 (1): 3935-3947.
- VELOSO, H. P.; A. L. R. RANGEL FILHO E J. C. A. LIMA. 1991. Classificação da vegetação brasileira adaptada a um sistema universal. Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística. Rio de Janeiro, 123 p.

WALTER, H. 1986. Vegetação e Zonas Climáticas: Tratado de Ecologia Global. Editora Pedagógica e Universitária Ltda. – EPU. São Paulo.

WALTER, B. M. T. 2006. Fitofisionomias do bioma Cerrado: síntese terminológica e relações florísticas. Tese de doutorado, Universidade de Brasília, Brasília.

Capítulo II

Alocação de biomassa floral em angiospermas tropicais e suas relações com características vegetativas e reprodutivas das plantas e fatores abióticos do meio

RESUMO

As flores são os órgãos vegetais nos quais o processo de reprodução sexuada acontece nas angiospermas. A grande diversidade de formas, cores e tamanhos das flores encontradas atualmente, sugere que cada espécie dispõe de uma estratégia distinta para cumprir seu objetivo de gerar descendentes. Grande parte da variação interespecífica das estratégias reprodutivas das angiospermas pode ser explicada pela relação entre as plantas e seus polinizadores. Fatores ecológicos que afetam esta interação podem atuar como moduladores da evolução das estratégias reprodutivas das espécies. Este capítulo objetiva descrever a variação interespecífica da biomassa floral de um conjunto de 86 angiospermas pertencentes a três biomas tropicais: Cerrado, Mata Atlântica e Campo Rupestre, e averiguar como a biomassa floral está relacionada a características vegetativas e reprodutivas da espécie e aos fatores abióticos. Características vegetativas associadas a estruturas foliares foram relacionadas à biomassa floral, em que espécies com folhas de maior biomassa apresentam flores também maiores. Os resultados indicam que, à medida que a planta apresenta maior número de flores, estas tendem a apresentar biomassa floral menor, evidenciando uma troca ecológica entre o número de flores produzidas e o tamanho destas flores. Espécies com maior diâmetro da corola apresentaram maior alocação de recursos em biomassa floral, indicando que flores grandes não são cópias aumentadas de flores pequenas. Plantas com flores de corolas avermelhadas tendem a alocar mais biomassa em flor do que espécies com corolas com nuances mais claras, próximas a cor branca. Fatores abióticos não apresentaram relação significativa com a alocação de biomassa em flor. A riqueza de formas vegetais e de ambientes nas regiões tropicais assegura participação determinante na modulação da interação entre plantas e polinizadores, por conseguinte na variação da biomassa floral, como também influencia as características vegetativas e reprodutivas das espécies.

Palavras – chave: alocação de biomassa; biomassa floral; interação planta-polinizador.

ABSTRACT

Through the flowers there is the process of sexual reproduction in angiosperms. The great diversity of shapes, sizes and colors of flowers currently found in the nature, suggests that each species requires a singular strategy to produce offspring. Much of the interspecific variation of reproductive strategies in angiosperms can be explained by the relationship between plants and their pollinators. Ecological factors that affect this interaction may act as modulators of the evolution of reproductive strategies. This chapter aims to describe the interspecific variation in flower biomass of a number of angiosperms belonging to three tropical biomes: Cerrado, Mata Atlântica and Campo Rupestre, and find out how the flower biomass is related to vegetative and reproductive features of the species and of abiotic factors. Vegetative characteristics associated with some leaf structures were shown to be related to floral biomass, where species that have leaves with higher biomass tend to have bigger flowers. The results indicate that, as the plant has many flowers, they tend to have smaller floral biomass, showing an ecological tradeoff between the number of flowers produced and the size of these flowers. Species with larger corolla diameter showed greater allocation of resources in flower biomass, indicating that large flowers are not increased copies of small flowers. Plants with red corollas tend to allocate more biomass than species whose petals have lighter shades, e.g. whitish. Abiotic factors hadn't a relation with the allocation in floral biomass. The richness of plant forms and environments in tropical areas ensures determinant participation in modulating the interaction between plants and pollinators, therefore in the variation of floral biomass, but also influences the vegetative and reproductive features of the species.

Key-words: biomass allocation; flower biomass; plant-pollinators interaction

INTRODUÇÃO

Ao pensar em flores, nos vêm à mente toda a beleza dos padrões de cores, formas, odores e tamanhos que exibem. Porém as flores são mais do que simples adereços nas plantas, são estruturas fundamentais na ecologia e na evolução das angiospermas (Kay, 1987; Dafni, 1992a; Menzel & Shmida, 1993; Judd et al., 1999; Soltis et al., 2005). Através delas é que o processo de reprodução sexuada ocorre. Uma vez que as plantas são organismos sésseis e que estão à mercê do estresse ambiental, seu sucesso é dependente da flexibilidade ou plasticidade em relação ao estresse e ao modo de adquirir recursos.

A grande diversidade de formas, cores e tamanhos das flores encontradas atualmente (Joly, 1979; Cronquist, 1981; Bremer et al., 1996; Judd et al., 1999) sugere que cada espécie apresenta de uma estratégia distinta para cumprir seu objetivo de gerar descendentes. Como existem aproximadamente 250.000 espécies de angiospermas no mundo (Bremer et al., 1996; Shepherd, 1998), espera-se que o número de estratégias reprodutivas seja igualmente alto.

Grande parte da variação interespecífica das estratégias reprodutivas das angiospermas pode ser explicada pela relação entre as plantas e seus polinizadores. Por um lado, os polinizadores dependem das plantas como fonte de alimento e, por outro lado, as plantas dependem dos polinizadores para transporte de seus grãos de pólen (Andersson, 1994). Esta relação tem propiciado a evolução de numerosas adaptações morfológicas, fisiológicas e comportamentais, tanto da parte das plantas quanto dos polinizadores (Futuyma e Slatkin, 1983). A partir dos estudos das relações planta-polinizador é que foram propostas as síndromes de polinização, destacando a importância do papel dos polinizadores na evolução das estruturas florais (Faegri e van der Pijl, 1979; Campbell, 1985; Lane, 1996; Nassar et al., 1997; Mani e Saravanan, 1999; Lippok et al., 2000;

Slauson, 2000; Winsor et al., 2000; Yumoto, 2000) e das suas estratégias reprodutivas. Como diferentes espécies de plantas utilizam polinizadores semelhantes, por vezes, as estratégias florais são semelhantes (Faegri e van der Pijl, 1979). Numerosos estudos sobre ecologia da polinização têm ressaltado o importante papel dos polinizadores na evolução das estruturas florais (Campbell 1985; Ramsey, 1995; Lane, 1996; Nassar et al., 1997; Mani e Saravanan, 1999; Lippok et al., 2000; Slauson, 2000; Winsor et al., 2000; Yumoto, 2000; Sunnichan et al., 2004).

A biomassa floral, definida operacionalmente como a massa seca de uma flor, é uma importante variável que nos permite comparar o investimento relativo, medido em carbono, das diferentes estratégias reprodutivas florais. Algumas plantas efetivam a reprodução sexuada através de flores extremamente diminutas, enquanto que em outras espécies a reprodução ocorre por meio de flores grandes e vistosas. Padrões alométricos de variação da biomassa floral, apresentados em estudos com espécies de áreas temperadas (Cruden e Lyon, 1986) e subtropicais (Silveira, 2003), exibiram alto grau de generalidade e mostraram-se consistentes em suas relações, mesmo quando levado em consideração o sistema reprodutivo, a síndrome de polinização e a forma de vida das espécies. Isto sugere que a biomassa floral pode ser vista como um índice quantitativo de alta precisão na aferição do grau de reprodução cruzada apresentado pelas espécies (Silveira, 2003).

Contudo, a evolução de estratégias florais deve estar em sintonia também com outros aspectos da história de vida das plantas. De forma geral, fatores ecológicos que afetam a interação entre as flores e seus polinizadores podem atuar como moduladores da evolução das estratégias reprodutivas das espécies (Herrera, 1996). Dentre estes fatores, as

características vegetativas e reprodutivas das plantas e os fatores abióticos podem ser considerados os principais.

Características vegetativas, como a forma de vida e a longevidade da planta, têm influência direta no *display floral*, ou seja, no número de flores apresentado em determinado período e, conseqüentemente, podem modificar a estratégia reprodutiva das flores. Características reprodutivas, aparentemente independentes entre si, como cor e simetria da corola, odor, forma e tamanho da flor, podem ser selecionadas em conjunto pelos polinizadores (Faegri e van der Pijl, 1979). Fatores abióticos, ao controlar o tamanho e a distribuição populacional das plantas, podem modificar o número e a qualidade da visita pelos polinizadores, modulando a evolução das estratégias de atração e alterando os padrões de transporte de pólen, o fluxo gênico e as pressões seletivas responsáveis pela evolução floral (Niklas, 1994).

Este capítulo tem como objetivo descrever a variação interespecífica da biomassa floral de um conjunto de angiospermas pertencentes a três biomas tropicais e averiguar como a biomassa floral está relacionada a características vegetativas e reprodutivas das espécies e as condições locais.

METODOLOGIA

Áreas de coleta

Entre os meses de março de 2006 e junho de 2008, foram realizadas visitas durante as diferentes estações do ano às três áreas de estudo (ver cap. I), para reconhecimento, seleção e coleta das espécies. Estas regiões foram escolhidas por apresentarem contraste vegetacional e por abrangerem desde áreas secas até úmidas.

Metodologia de coleta de dados

Foram selecionadas cerca de 30 espécies por área de estudo, seguindo alguns critérios básicos. As espécies tinham que ser nativas da América do Sul e apresentar abundância igual ou superior a 10 indivíduos com flores completas. Além disto, assim como em trabalhos de cunho comparativo, a generalidade dos resultados é em grande parte determinada pelo número total de espécies consideradas e pela ampla representatividade filogenética das espécies escolhidas. Assim, as espécies foram selecionadas levando-se em conta a sua posição na filogenia das angiospermas (Chase et al., 1993; Bremer et al., 1996; Judd et al., 1999; Angiosperm Phylogeny Group, 1998), procurando maximizar o número de ordens e famílias amostradas, evitando-se amostrar mais de duas espécies por gênero e de repetir espécies entre as áreas estudadas.

Em campo, foram escolhidos 10 indivíduos em floração por espécie, mantendo-se espaçamento mínimo de 5 m entre indivíduos. De cada indivíduo foi coletada uma flor para a obtenção da biomassa floral, medida esta que se acredita refletir a variação interespecífica na intensidade de seleção sexual (Cruden e Lyon, 1985; Kay, 1987). Estas flores foram separadas em recipientes de vidro e levadas à estufa por 48 horas a 50°C. Após este período, todo material foi pesado em balança semi-analítica com precisão de 10^{-4} g ou superior.

Duas folhas maduras e sem danos por herbivoria foram coletadas de cada um dos 10 indivíduos por espécie. Uma foi utilizada para o cálculo da área foliar, (sendo digitalizada ainda fresca), da biomassa foliar e da área específica da folha (SLA – *Specific Leaf Area*). O SLA é a razão entre área e peso foliar e reflete o grau de pressão de herbivoria exercido sobre a espécie em sua história evolutiva (Westoby, 1998; Fonseca et al., 2000), sendo que

quanto menor é esta medida, maior é a longevidade foliar. A área foliar foi determinada com auxílio do programa “Scion Image Beta 3”, que calcula a área de folhas previamente digitalizadas. Em seguida, as folhas foram colocadas para secar em estufa a 50°C por no mínimo 48 horas. Após secas, as folhas foram pesadas em balança semi-analítica com precisão de 10^{-4} g ou superior (Silveira e Fonseca, 2003). A outra folha coletada foi utilizada para a obtenção do grau de dureza da folha, através da utilização de dinamômetros de 300g, 600g e 1000g. A dureza da folha também é um indicativo do grau de pressão de herbivoria exercido sobre a espécie em sua história evolutiva (Westoby, 1998; Fonseca et al., 2000).

O material coletado no Parque Estadual do Ibitipoca, MG, foi tratado nos laboratórios do Departamento de Botânica da Universidade Federal de Juiz de Fora, pois este material é muito sensível e pode se tornar inviável se não for tratado em curto espaço de tempo. O material coletado em São Francisco Xavier e em Itirapina foi tratado no laboratório de Biossistemática, do departamento de Biologia Vegetal da Unicamp.

Características estudadas

Para cada uma das espécies selecionadas, foram obtidas informações que permitiram agrupá-las quanto a algumas de suas características reprodutivas, vegetativas e abióticas. Com o intuito de verificar as influências das características reprodutivas na evolução das estratégias florais, foram selecionadas para serem analisadas, a cor (branco, amarelo, lilás e vermelho) e a forma da flor (disco, tubo e labiada), estimativa do número de flores por indivíduo (utilizando as categorias ≤ 4 , ≤ 16 , ≤ 64 , ≤ 256 , ≤ 1024 , ≤ 4096 , ≤ 16384) e diâmetro da corola (em centímetros, com auxílio de paquímetro). Da mesma maneira, para investigar as influências dos caracteres vegetativos, os indivíduos foram

ainda caracterizados quanto à forma de vida (erva, arbusto, árvore e trepadeira), estimativa da altura máxima média da espécie (em metros), estimativa do número de folhas por indivíduo (estimativa nas categorias: ≤ 64 , ≤ 1024 , ≤ 16384), área foliar (em milímetros), biomassa seca da folha (em gramas), área específica da folha (SLA) e dureza da folha (em gramas). Para investigar as influências do meio abiótico na evolução das estratégias florais, foi escolhido o tipo de formação vegetal (categorizando as suas diferentes fisionomias – campo rupestre, cerrado e mata atlântica), a umidade (próximo ou distante de ambiente aquático) e a luminosidade (através de observação de campo) (Silveira e Fonseca, 2003).

Análise estatística dos dados

A distribuição de frequência da variação interespecífica da biomassa floral foi testada através do teste de Kolmogorov-Smirnov, que esclarece se a distribuição da frequência é normal, log-normal ou aleatória.

Para determinar como características vegetativas, reprodutivas, abióticas e a razão pólen-óvulo estão associadas à biomassa da flor foram utilizados testes de ANOVA para as variáveis categóricas (seguidos do teste *a posteriori* de Tukey) e regressões lineares para as variáveis contínuas. Foi determinado, também, para cada conjunto de características abióticas, vegetativas e reprodutivas, o modelo mínimo adequado, através de modelos lineares generalizados utilizando a opção “deleção”, considerando significativas apenas as características com probabilidade menor que 0,05 (Sokal e Rohlf 1981; Silveira e Fonseca, 2003), a fim de determinar quais características foram realmente importantes na variação interespecífica da biomassa floral, evitando características correlacionadas. Em todas as análises estatísticas, os valores de biomassa sofreram transformações logarítmicas ($\log_{10}$) e foi utilizado o programa estatístico Systat version 10.

RESULTADOS E DISCUSSÃO

Foram coletadas 86 espécies de angiospermas, pertencentes a mais de 25 famílias e 40 gêneros. Estas 86 espécies estão distribuídas em 30 espécies coletadas na área de Campo Rupestre, 32 espécies coletadas na áreas de Cerrado e 24 espécies coletadas na área de mata atlântica.

A biomassa floral das espécies abrangeu desde flores diminutas de *Miconia chamissois* pesando 0.0014g até flores grandes de *Duguetia furfuracea*, pesando 0.4314g. A distribuição de frequência mostrou-se a log-normal, com média de 0.0169g e desvio padrão de 0.620g (Kolmogorov-Smirnov, $D_{\max} = 0,280$, $P = 0.923$; Figura 1).

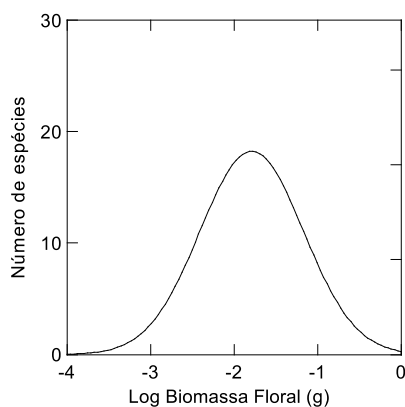


Figura 1 – Distribuição, Log_{10} , da biomassa para 86 espécies de angiospermas das três áreas de estudo.

Algumas características vegetativas associadas a estruturas foliares mostraram-se relacionadas à biomassa floral (Tabela 1). Espécies que possuem folhas com maior biomassa tendem a apresentar flores com biomassa maior do que as flores de espécies que possuem biomassa foliar menor (Figura 2A). Maior peso foliar pode ser indicativo de menor palatabilidade para os herbívoros, sendo mais uma barreira das plantas contra o ataque destes inimigos naturais, e uma estratégia para aumentar seu crescimento e estabilidade (Fonseca, 1993; Westoby, 1998).

Esta relação positiva também foi encontrada com folhas mais duras (Figura 2B). Isto é, espécies com maior dureza foliar apresentaram maior biomassa floral do que espécies que possuíam menor dureza foliar. Dureza foliar é uma das maiores defesas mecânicas contra herbívoros nas plantas. Folhas de espécies tropicais são mais duras que as de espécies temperadas (Graça e Cressa, 2010). Outro resultado encontrado é o de que plantas com folhas maiores em sua área apresentam flores maiores (Figura 2C).

Este resultado, junto com a relação da biomassa floral com a biomassa foliar e a área foliar, ainda permanece um indicativo de que dentre as espécies estudadas, evolutivamente, as que apresentam maior biomassa floral sofreram maior pressão de herbivoria e estão investindo mais recursos em características reprodutivas para atração de polinizadores e aumentar o fluxo gênico, do que espécies pouco herbivoradas. Espécies de menor porte e com menor ciclo de vida, em geral, exibiriam grande área específica da folha, com baixa longevidade (Ackerly e Reich, 1999). Em *Sanguinaria canadensis* Bennett et al.(2009) encontrou uma relação negativa entre o investimento na reprodução e o tamanho da folha. Em suma, neste trabalho, plantas com folhas maiores e mais duras tendem a apresentar flores maiores e com maior biomassa.

A altura máxima da planta, apesar de ter apresentado relação marginalmente significativa, apresenta tendência para influenciar, de forma negativa, na alocação de recursos na biomassa floral, ao passo que o número de folhas, a área específica da folha (SLA) e a forma de vida não apresentaram relação significativa.

Dentre as características reprodutivas, o número de flores, o diâmetro da corola e a cor da flor mostraram-se significativamente correlacionadas com a biomassa floral (Tabela 2). A relação com o número de flores mostra que à medida que a planta apresenta maior

número de flores, estas tendem a apresentar biomassa floral menor (Figura 3A). Isto indica que há uma troca ecológica (*trade off*) entre o número de flores produzidas e o tamanho destas flores, talvez impulsionada por igual quantidade de recurso disponível para a produção de flores.

Tabela 1- Regressão linear da relação entre a biomassa floral e as características vegetativas de 86 espécies de angiospermas do estudo. Tipo – categórica (Cat.) e contínua (Cont.); g.l. – graus de liberdade; α - coeficiente linear; β – coeficiente angular; EP – erro padrão; r^2 – coeficiente de determinação; F – teste estatístico; P – probabilidade;

Características Vegetativas	Tipo	g.l.	α	β (EP)	R^2	F	P
Altura máxima	Cont.	1,83	-1,811	-0,298(0,160)	0,040	3,451	0,067*
Forma de vida	Cat.	3,81	---	---	0,049	1,396	0,250
Número de folhas	Cont.	1,78	-1,833	0,008(0,072)	0,001	0,012	0,915
Biomassa foliar	Cont.	1,82	-1,563	0,225(0,091)	0,069	6,121	0,015
Área foliar	Cont.	1,82	-2,361	0,191(0,099)	0,045	3,716	0,058
SLA	Cont.	1,77	-0,065	-0,447(0,272)	0,034	2,700	0,104
Dureza foliar	Cont.	1,82	-2,855	0,484(0,197)	0,059	5,160	0,026

*resultado marginalmente significativo.

Os resultados também mostraram que espécies com maior diâmetro da corola apresentam maior alocação de recursos em biomassa floral (Figura 4). Este resultado indica que flores grandes não são cópias aumentadas de flores pequenas, há sim maior investimento de biomassa nestas flores. Em relação à cor da corola, os resultados mostram que plantas com corolas avermelhadas tendem a alocar mais biomassa na flor do que espécies com corolas que tendem à cor branca (Figura 3B).

Estes dois resultados sugerem que há forte pressão dos polinizadores na evolução de características florais ligadas à reprodução cruzada, em que com características como flores com maiores diâmetros da corola e com cores que tendem ao vermelho são os principais

fatores que definem suas síndromes de polinização, relacionado nestes casos a animais que percorrem grandes distâncias e necessitam visualizar sua fonte recursos (Faegri e van der Pijl, 1979; Soltis et al., 2005; Cooley et al. 2008; Schlumpberger et al. 2009).

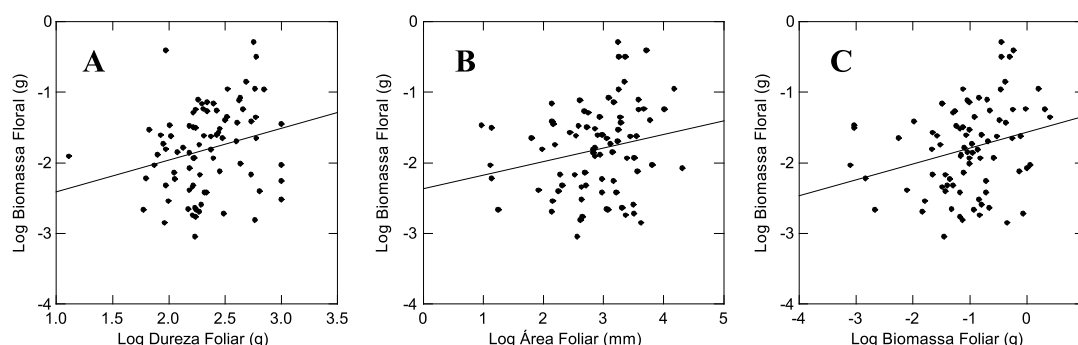


Figura 2 – Relações entre a biomassa floral e características vegetativas que se mostraram significativas para as 86 espécies de angiospermas do estudo. (A) Dureza Foliar; (B) Área foliar; (C) Biomassa foliar.

Tabela 2 - Relação entre a biomassa floral e as características reprodutivas para 86 espécies de angiospermas do estudo. Tipo – categórica (Cat.) e contínua (Cont.); g.l. – graus de liberdade; α - coeficiente linear; β – coeficiente de regressão; EP – erro padrão; r^2 – coeficiente de determinação; F – teste estatístico; P – probabilidade.

Características reprodutivas	Tipo	g.l.	α	β (EP)	r^2	F	P
Número de flores	Cont.	1,83	-1,485	-0,139(0,066)	0,051	4,446	0,038
Diâmetro da corola	Cont.	1,83	-3,460	1,347(0,159)	0,463	71,487	<0,001
Cor da corola	Cat.	3,81	---	---	0,101	3,030	0,034
Forma da flor	Cat.	1,72	---	---	0,056	2,444	0,093

Dentre as características abióticas do meio, a luminosidade foi a única característica que mostrou alguma tendência a possuir uma relação com a alocação de recursos em biomassa floral (Tabela 3). Os resultados, apesar de apenas marginalmente significativos, mostraram que há uma tendência de espécies de áreas com maior intensidade de luz a

apresentar maior alocação de recursos em biomassa floral do que espécies de áreas com pouca luminosidade. Este resultado evidencia uma possível correlação direta entre bioma e grau de luminosidade, pois é reconhecido pela fisionomia de cada bioma, as diferenças em relação ao número de árvores por metro quadrado e pela porcentagem de sombreamento apresentada em cada área. Outra evidência seria a de uma relação, ou correlação, mais forte entre características abióticas e as características vegetativas das plantas, o que acarretaria em uma relação indireta com as características reprodutivas da planta e com a biomassa floral, mais precisamente. Gotsch et al. (2010) relata a ocorrência de diferenças significantes na alocação de biomassa vegetativa e na área específica da folha em relação a disponibilidade de água no solo de áreas de savana.

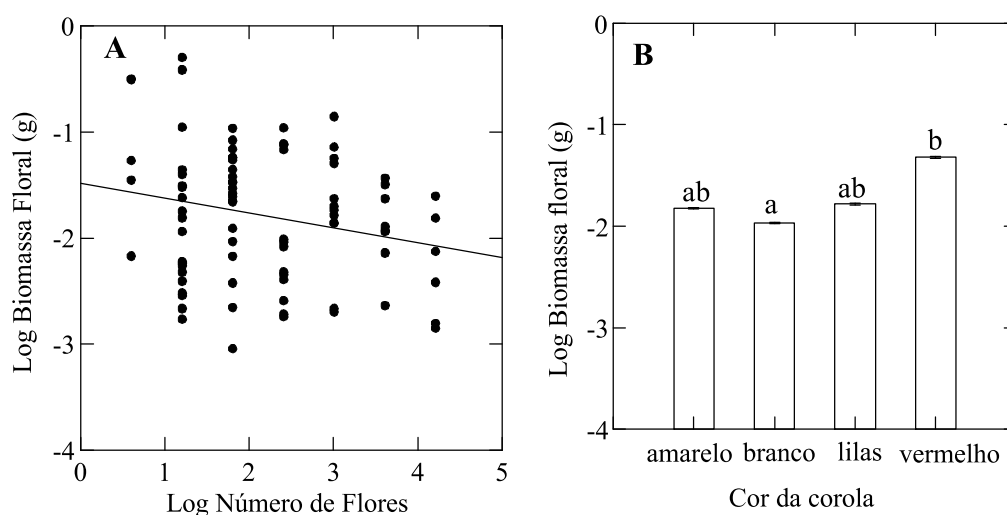


Figura 3 – Relação entre a biomassa floral e outras duas características reprodutivas que se mostraram significativas para as 86 espécies de angiospermas do estudo. (A) Número de Flores; (B) Cor da flor. As letras acima das barras mostram os resultados do teste de contraste de Tukey, em que letras iguais indicam que não há diferença entre as variáveis.

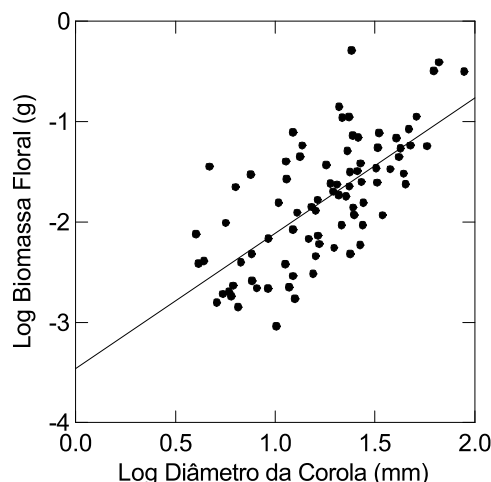


Figura 4 – Relação entre a biomassa floral e o diâmetro da corola (mm), que se mostrou significativa, para 86 espécies de angiospermas do estudo.

O modelo mínimo adequado para cada conjunto de características e para as características como um todo foi estabelecido. Quando a análise foi rodada para cada conjunto de características, os modelos selecionados foram: Características vegetativas – Biomassa foliar; Características reprodutivas – Cor da corola, Forma da flor e Diâmetro da corola; Características abióticas – nenhuma das características.

Quando rodada a análise para todas as características juntas, o modelo mínimo adequado de características selecionado foi: cor da corola, forma da flor, forma de vida da planta, luminosidade, diâmetro da corola e dureza foliar, sendo estas características responsáveis por mais de 81% da variação de alocação de recursos em biomassa floral e abrangem todos os níveis morfológicos e fisiológicos das espécies no processo reprodutivo. Percebe-se que algumas características que aparecem no modelo mínimo adequado não se mostraram significativamente relacionadas com a alocação de biomassa floral quando analisadas separadamente.

A forma de vida, a forma da flor e a luminosidade apareceram neste resultado, possivelmente, por serem altamente correlacionadas com outras características do conjunto como um todo. Ao serem correlacionadas com outras características do conjunto e por apresentarem uma influência na alocação de biomassa floral, mesmo que pequena, ganham força na análise pelo somatório das relações. Isto revela uma relação indireta destas características com a alocação de biomassa floral.

As diversas estratégias reprodutivas das angiospermas exigem investimentos diferenciados em carbono. Investir em uma flor grande pode ser garantia de maior abundância, riqueza e visita de polinizadores, como também o tamanho e a distância de vôo percorrida (Opler, 1983; Dafni, 1992; Andersson, 1994). Do ponto de vista dos polinizadores, flores maiores representam maior quantidade e, talvez, qualidade de recursos alimentares. Flores grandes tendem a produzir maior volume de néctar (Opler, 1983) e maior quantidade de açúcares (Cruden et al., 1983), além de oferecerem aminoácidos, lipídios e vitaminas (Baker e Baker, 1983) e alta quantidade de grãos de pólen (Cruden, 2000) que representam à base protéica da dieta de muitos polinizadores.

Tabela 3 - Relação entre a biomassa floral e as características abióticas do meio para 86 espécies de angiospermas do estudo. Tipo – categórica (Cat.); g.l. – graus de liberdade; r^2 – coeficiente de determinação; F – teste estatístico; P – probabilidade.

Características abióticas do meio	Tipo	g.l.	r^2	F	P
Luminosidade	Cat.	2,82	0,064	2,789	0,067
Água	Cat.	2,82	0,011	0,453	0,638
Biomass	Cat.	2,82	0,047	2,000	0,142

*resultado marginalmente significativo.

Flores e folhas apresentam funções ecológicas completamente diferentes. Enquanto a função primordial de uma folha é produzir energia para a planta, a de uma flor é assegurar a reprodução das plantas. Se o investimento em cada um destes órgãos é otimizado em relação à função que desempenham, espera-se que não haja relação entre a quantidade de recursos alocados para confecção de uma folha e de uma flor (Silveira e Fonseca, 2003; Ruiz-R et al. 2008). No entanto, pode-se verificar que algumas características foliares estão correlacionadas com a alocação de recursos em biomassa floral (Thiele et al., 2009).

A existência de uma relação entre características vegetativas e reprodutivas foi verificada em outros estudos (Weiner et al., 2009), como no de Midley e Bond (1989) que descreveram uma relação interespecífica positiva entre o tamanho da folha e o tamanho da inflorescência para diversas espécies de *Rehmania* (Asteraceae), *Osmitopsis* (Asteraceae), *Protea* (Proteaceae) e *Staavia* (Bruniaceae), talvez por haver uma relação alométrica entre características vegetativas e reprodutivas. A existência desta relação implicaria em pressões seletivas impostas à estratégia foliar, poderia refletir em modificações morfológicas na flor e vice-versa (Silveira e Fonseca, 2003; Thomas et al. 2008).

A competição entre plantas por polinizadores é umas das forças seletivas responsáveis pelas mais variadas adaptações florais superficiais, como cor e odor, e mais profundas como, número e forma das partes florais (Faegri e van der Pijl, 1979; Campbel, 1985; Howe e Westley, 1988; Moller e Eriksson, 1995; Morin, 1999; Mani e Saravanan, 1999; Winsor et al., 2000; Spaethe et al. 2007). Os resultados indicam que uma das estratégias utilizadas pelas espécies do estudo para maior sucesso reprodutivo, mediante a atração de um polinizador mais eficiente e que percorra maior distância de voo, é a

alocação de recursos em várias flores de pequena biomassa, formando um maior display floral.

A grande diversidade de angiospermas nos trópicos, quando comparada com outras regiões, é diretamente relacionada à grande diversidade de formas florais e, por sua vez, à grande diversidade de polinizadores (Endress, 1994). Sendo assim, se a relação entre polinizadores e flores for a principal causa da variedade morfológica de ambos e das estratégias florais existentes, espera-se que em plantas de áreas tropicais haja maior variação de estratégias reprodutivas e que as flores tenham maior biomassa floral e maior variação interespecífica de biomassa floral do que em plantas de áreas temperadas. A riqueza de formas vegetais e de ambientes nas regiões tropicais assegura participação determinante na modulação da interação entre plantas e polinizadores, por conseguinte na variação da biomassa floral, como também influencia as características vegetativas e reprodutivas das espécies.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ACKERLY, D.D. AND P.B. REICH. 1999. Convergence and correlations among leaf size and function in seed plants: a comparative test using independent contrasts. *American Journal of Botany* 86 (9): 1272-1281.
- ANDERSSON, M. 1994. Sexual selection in plants. *In* A. Malte [ed.], Sexual selection. Princeton: Princeton University Press, NY, USA.
- ANGIOSPERM PHYLOGENY GROUP. 1998. An ordinal classification for the families of flowering plants. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 85: 531-553.

- BAKER, H.G. AND L. BAKER. 1983. A brief historical review of chemistry of floral nectar. *In* Bentley, B. and T. Elias [ed.] The biology of nectarines, 126-152. New York: Columbia University Press.
- BERNETT, C. C., A. LAEMMERTZAL E L. L. ROCKWOOD. 2009. Reduction in reproductive output and leaf size in *Sanguinaria canadensis* as a cost of reproduction. *Journal of the Torrey Botanical Society*, 136 (4): 457-464.
- BREMER, K., B. BREMER AND M. THULIN. 1996. Introduction to Phylogeny and Systematics of Flowering Plants. 2nd eds. Compendium. Uppsala: Uppsala University.
- CAMPBELL, D.R. 1985. Pollinator sharing and seed set of *Stellaria pulbera*: Competition for pollination. *Ecology* 66(2): 544-553.
- CHASE, M.W., E. D. SOLTIS, R. G. OLISMTEAD, D. MORGAN, D. H. LES, B. D. MISHLER, M. R. DUVAL, R. A. PRICE, H. G. HILLS, Y. QIU, K. A. KRON, J. H. RETTIG, E. CONTI, J. F. PALMER, J. R. MANHART, K. J. SYTSMA, H. J. MICHAELS, W. J. KRESS, K. G. KAROL, W. D. CLARK, M. HEDRÉN, B. S. GAUT, R. K. JANSEN, K. KIM, C. F. WIMPEE, J. F. SMITH, G. R. FURNIER, S. H. STRAUSS, Q. XIANG, G. M. PLUNKETT, P. S. SOLTIS, S. M. SWENSEN, S. E. WILLIAMS, P. A. GADEK, C. J. QUINN, L. E. EGUIART, E. GOLENBERG, G. H. LEARN, S. W. GRAHAM, S. C. H. BARRETT, S. DAYANANDAN, V. A. ALBERT. 1993. Phylogenetics of seed plants: an analysis of nucleotide sequences from the plastid gene *rbcL*. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 80: 528-580.
- COOLEY, A. M., G. CARVALLO E J. H. WILLIS. 2008. Is floral diversification associated with pollinator divergence? Flower shape, flower colour and pollinator preference in *Chilean mimulus*. *Annals of Botany* 101: 641-650.

- CRONQUIST, A. 1981. An integrated system of classification of flowering plants. The New York Botanical Garden, New York, New York, USA.
- CRUDEN, R. W. AND D. L. LYON. 1985. Patterns of biomass allocation to male and female functions in plants with different mating systems. *Oecologia* 66: 299-306.
- CRUDEN, R.W., S. M. HERMANN AND S. PETERSON. 1983. Patterns of nectar production and plant-pollinator. *In* Bentley, B. and T, Elias [ed.] The biology of nectarines, 80-125. New York: Columbia University Press.
- CRUDEN, R.W. 2000. Pollen grains: Why so many? *Plant Systematics and Evolution* 222: 143-165.
- DAFNI, A. 1992. Advertisement in flowers. *In*: Dafni, A., D. Rickwood and B. D. Hames. [Eds.] The Practical Approach Series. Oxford: Oxford University Press.
- ENDRESS, P. K. 1994. Diversity and Evolutionary Biology of Tropical Flowers. 1st ed. Cambridge University Press.
- FAEGRI, K. AND L. VAN DER PIJL. 1979. The Principles of Pollination Ecology 3rd ed., Oxford: Pergamon Press.
- FONSECA, C. R. 1994. Herbivory and the long-lived leaves of an Amazonian ant-tree. *Journal of Ecology*, v. 82, p. 833-842.
- FONSECA, C. R., J. M. OVERTON, N. COLLINS AND M. WESTOBY. 2000. Shifts in trait-combinations along rainfall and phosphorous gradients. *Journal of Ecology* 81: 964-977.

- FUTUYMA, D.J. AND M. SLATKIN. 1983. *Coevolution*. Massachusetts: Sinauer Associates Inc.
- GOTSCH, S. G., E. L. GEIGER, A. C. FRANCO, G. GOLDSTEIN, F. C. MEINZER E W. A. HOFFMANN. 2010. Allocation to leaf area and sapwood area affects water relations of co-occurring savanna and forest trees. *Oecologia* 163: 291-301.
- GRAÇA, M. A. S. E C. CRESSA. 2010. Leaf quality of some tropical and temperate tree species as food source for stream shredders. *International Review of Hidrobiology* 95 (1): 27-41
- HERRERA, C. M. 1996. Floral Traits and Plant Adaptation to Insect Pollinators: A Devil's Advocate Approach. p. 65-87. *In* Lloyd, D. G. and C. H. S. Barret [eds]. *Floral Biology: Studies on Floral Evolution in Animal-Pollinated Plants*. Chapman & Hall, NY.
- HOWE, H.F. AND L. C. WESTLEY. 1988. *Ecological relationships of plants and Animal*. Oxford: Oxford University Press.
- JOLY, A. B. 1979. *Botânica: Introdução à taxonomia vegetal*. Companhia Editorial Nacional, 5ed. São Paulo. 777p.
- JUDD, W.S., C. S. CAMPBELL AND E. A. KELLOGG. 1999. *Plant Systematics: a phylogenetics approach*. Sunderland: Sinauer Associates.
- KAY, Q. O. N. 1987. The comparative ecology of flowering. *New Phytologist* 106: 265-281.
- LANE, M. A. 1996. Pollination biology of compositae. *In* *Proceedings of the International Compositae Conference*, Kew. 2: 61-80.

- LIPPOK, B., A. A. GARDINE, P. S. WILLIAMSON AND S. S. RENNER. 2000. Pollinator by flies, bees and beetles of *Nuphar ozarkana* and *N. advena* (Nymphaeaceae). *American Journal of Botany* 87(6): 898-902.
- MANI, M. S. AND J. M. SARAVANAN. 1999. *Pollination Ecology and Evolution in Compositae (ASTERACEAE)*. Science Publishers. Inc.
- MENZEL, R. AND A. SHMIDDA. 1993. The ecology of flowers colours and the natural colour vision of insect pollinators: The Israel flora as a study case. *Biological Review*. 68: 81-120
- MIDGLEY, J. AND W. BOND. 1989. Leaf size and inflorescence size may be allometrically related traits. *Oecologia* 78: 427-429.
- MOLLER, A. P. AND M. ERIKSSON. 1995. Pollinator preference for symmetrical flowers and sexual selection in plants. *Oikos* 73: 15-22.
- MORIN, P. J. 1999. *Community Ecology*. Massachusetts: Blackwell Science.
- NASSAR, J. M., N. RAMIREZ AND O. LINARES. 1997. Comparative pollination biology of Venezuelan columnar cacti and the role of nectar-feeding bats in their sexual reproduction. *American Journal of Botany* 84(7): 918-927.
- NIKLAS, K. J. 1994. *Plant Allometry: The Scaling of Form and Process*. The University of Chicago.
- OPLER, P. A. 1983. Nectar production in a Tropical Ecosystem. In Bentley, B. and T. Elias [ed.] *The biology of nectarines*, 30-79. New York: Columbia University Press.

- RAMSEY, M. 1995. Ant pollination of the perennial herb *Blandfordia grandiflora* (Liliaceae). *Oikos* 74: 265-272.
- RUIZ-R, D. WARD E D. SALTZ. 2008. Leaf compensatory growth as a tolerance strategy to resist an herbivory in *Pancratiun sickenberbergeri*. *Plant Ecology* 198:19-26.
- SCHLUMPBERGER, B. O., A. A. COCUCCHI, M. MORÉ, A. N. SÉRSIC e R. A. RAGUSO. Extreme variation in floral characters and its consequences for pollinator attraction among populations of an Andean cactus. *Annals of Botany* 103: 1489-1500.
- SHEPERD, G. J. 1998. Estudo da diversidade de espécies de Spermatophyta (Fanerógamas) do Estado de São Paulo, Brasil: Síntese do conhecimento final do século XX. 2. Fungos macroscópicos e plantas. São Paulo: FAPESP. 79p. p. 63-76.
- SILVEIRA, C. L. E C. R. S. FONSECA. 2003. A biomassa floral de angiospermas sul-americanas e suas relações com características vegetativas, reprodutivas e abióticas. *In* VI Congresso de Ecologia do Brasil, Fortaleza, Brasil.
- SLAUSON, L. A. 2000. Pollination biology of two chiropterophilous agaves in Arizona. *American Journal of Botany* 87(6): 825-836.
- SOKAL, R. R. AND F. J. ROHLF. 1981. Biometry. 2nd ed. Freeman, New York.
- SOLTIS, D., P. SOLTIS, P. K. ENDRESS AND M. W. CHASE. 2005. Phylogeny and Evolution of Angiosperms. Sinauer Associates, INC. Publishers. Sunderland, Massachusetts. 370p.
- SPAETHE, J., W. H. MOSER E H. F. PAULUS. 2007. Increase of pollinator attraction by means of a visual signal in the sexually deceptive orchid, *Ophrys heldreichii* (Orchidaceae). *Plant Systematic and Evolution* 264:31-40.

- SUNNICHAN, V.G., H. Y. MOHAN-RAM, K. R. SHIVANNA. 2004. Floral sexuality and breeding system in gum karaya tree, *Sterculia urens*. Plant Systematics and Evolution, 244: 201-218.
- THIELE, J; JORGENSEN, RB AND HAUSER, TP, 2009. Flowering does not decrease vegetative competitiveness of *Lolium perenne*. Basic and Applied Ecology, 10: 340-348.
- THOMAS, M. M., W. S. WATT, J. JAY, D. PELTZER, E. G. MASON, M. H. TURNBULL E D. WHITEHEAD. 2008. Influence of defoliation on reproductive and growth in *Buddleja davidii*. *Weed Research* 49: 67-72.
- WEINER, J. L. G. CAMPBELL, J. PINO E L. ECHARTE. 2009. The allometry of reproduction within plant populations. *Journal of Ecology* 97: 1220-1233.
- WESTOBY M. 1998. A leaf-height-seed (LHS) plant ecology strategy scheme plant soil 199 (2): 213-227.
- WINSOR, J. A., S. PERETZ AND A. G. STEPHENSON. 2000. Pollen competition in a natural population of *Curcubita foetidissima* (Cucurbitaceae). American Journal of Botany 87(4): 527-532.
- YUMOTO, T. 2000. Bird - Pollination of three *Durio* species (Bombacaceae) in a tropical rainforest in Sarawak, Malaysia. American Journal of Botany 87(8): 1181-1188.

Capítulo III

Biomassa floral e a seleção sexual em angiospermas tropicais

RESUMO

Estudos de seleção sexual em plantas são extremamente recentes quando comparados aos realizados em animais. Sabe-se que a seleção sexual é uma importante força na evolução das angiospermas, definindo muitas das características importantes das plantas superiores e influenciando na alocação diferencial nas funções feminina e masculina da flor. Este trabalho tem como objetivo testar se a alocação de biomassa nas diversas estruturas florais – gineceu, androceu, corola e cálice – é independente da biomassa total da flor. Para 86 espécies de angiospermas do Cerrado, Mata Atlântica e Campo Rupestre, a biomassa alocada em gineceu apresentou uma isometria com alocação proporcional à de biomassa na flor. Resultado semelhante foi encontrado em relação à biomassa alocada em androceu e em corola, o que evidencia uma forte influência da corola na função masculina da flor, auxiliando na atratividade floral dos polinizadores. Outro resultado ligado à aptidão masculina da flor é que a alocação de biomassa total da flor é o principal mecanismo que interfere na alocação de biomassa em grãos de pólen. A alocação de biomassa em cálice não é proporcional ao alocado em biomassa total da flor, o que evidencia a função de proteção às partes florais nos estágios iniciais de desenvolvimento floral e baixa pressão de florivoria. O diferencial de alocação entre função masculina e função feminina encontrado neste trabalho corrobora que a aptidão total de uma espécie depende da contribuição de ambas as funções, mas que, na grande maioria dos casos, a alocação de recursos para estas funções tende a ser desigual e, ainda, que espécies que possuem flores maiores tendem a alocar mais biomassa em estruturas ligadas diretamente a função masculina, favorecendo o processo de reprodução sexuada.

Palavras-chave: Alocação diferencial, aptidão masculina da flor, características sexuais secundárias em plantas.

ABSTRACT

Studies of sexual selection in plants are very recent when compared to the animals. It is known that sexual selection is an important force in the evolution of angiosperms, defining many of the important features of higher plants and influencing the differential allocation in male and female functions of the flower. This study aims to test whether biomass allocation in the various floral structures - gynoecium, androecium, corolla and calyx - is independent of the total flower biomass. From data for 86 species of angiosperms in the Cerrado, Mata Atlântica and Campo Rupestre, it was found that biomass allocation to gynoecium showed an isometry with the proportional allocation of total flower biomass. The same was found in relation to biomass allocation to androecium and corolla, which shows a strong influence of the corolla on the male function of the flower, assisting in floral attractiveness to pollinators. Another result related to male fitness is that the allocation of total flower biomass is the main mechanism in the allocation of pollen grain biomass. The biomass allocation in the calyx is not proportional in relation with the total flower biomass, which protects floral parts in the early stages of flower development and shows low pressure of florivory. The differential allocation between male and female function confirms that the overall fitness of a species depends on the contribution of both functions, that in most cases, allocation of resources for these functions tends to be uneven and that species with larger flowers tend to allocate more biomass to structures directly linked to male function, favouring xenogamy.

Key words: Differential allocation, male fitness, Sexual secondary characters in flowers.

INTRODUÇÃO

Estudos de seleção sexual em plantas começaram tardiamente em relação àqueles em animais (Willson, 1979; 1994). Como os mecanismos propostos por Darwin (1871), competição entre machos e disputa pela fêmea, para o funcionamento da seleção sexual eram basicamente comportamentais, houve grande dificuldade para se entender como organismos sésseis como as plantas poderiam estar exercendo qualquer tipo de “escolha” ou “disputa” por parceiros sexuais. Atualmente, se reconhece que a seleção sexual é uma importante força na evolução das angiospermas (Willson, 1990; 1994), modificando as características vegetativas e reprodutivas das plantas, sendo também uma força seletiva que definem muitas das características importantes das plantas superiores (Lloyd e Webb, 1977; Willson, 1979; 1994; Lovett Doust e Lovett Doust, 1988; Marshall e Folsom, 1991).

As estruturas que compõem uma flor completa, gineceu, androceu, corola e cálice, exercem funções definidas nas estratégias adaptativas relacionadas ao processo de polinização e de seleção sexual (Lovett Doust e Lovett Doust, 1988; Dafni, 1992b; Willson, 1994). As teorias de alocação sexual estabelecem que a aptidão total de uma planta é função da contribuição das funções masculina e feminina (Lloyd e Webb, 1977; Charnov, 1979; Charnov, 1982; Charlesworth e Morgan, 1991). Em alguns casos, a quantidade de recursos alocados para estas funções pode ser semelhante (Charlesworth e Charlesworth, 1981; Charnov, 1982). No entanto, como freqüentemente a otimização destas funções ocorre de forma dissimilar, a maioria dos estudos teóricos prevê que a alocação em gineceu e androceu pode ser desigual (Charnov, 1979; Lloyd, 1979; Bullmer e Taylor, 1980; Charlesworth e Charlesworth, 1981). Prevê-se, por exemplo, que espécies autógamas invistam mais na função feminina do que na função masculina e menos em mecanismos de atração (Charlesworth e Charlesworth, 1981; 1987).

A pressão de seleção sexual em uma espécie pode influenciar na alocação diferencial de energia e de nutrientes nas funções feminina e masculina da flor (Cruden 1979; Willson, 1979; Andersson, 1994; Willson, 1994). Por exemplo, nas espécies em que a competição entre machos é grande, como é o caso das plantas de fertilização cruzada obrigatória, a razão pólen-óvulo tende a ser bem maior do que em espécies autógamas (Cruden, 1979). Maior número de grãos de pólen representaria, em geral, competição acentuada da função masculina da flor por parceiros reprodutivos (Cruden, 1979; Cruden ET al., 1983; Queller, 1984; Wiens, 1984). Além disto, plantas xenógamas apresentam maior biomassa floral para atrair seus vetores polinizadores (Opler, 1983; Campbell, 1985; Cruden e Lyon, 1985; Bawa, 1994; Møller e Eriksson, 1995; Kato, 1996; Cruden, 2000; Jürgens ET al., 2002; Slauson, 2000). Em plantas, o fenômeno da escolha da fêmea pode ser responsável pela evolução do desenvolvimento de mecanismos de incompatibilidade genética, pelo tamanho do estilete e pela evolução da sincarpia (Willson, 1994).

Estudos desenvolvidos com alocação de recursos ajudam na compreensão dos processos evolutivos atuantes nas funções reprodutivas das plantas (Lovett Doust e Lovett Doust, 1988; Charlesworth e Morgan, 1991). Em particular, métodos alométricos se mostraram eficientes na detecção de grandes padrões evolutivos em plantas (Huxley, 1932; Niklas, 1993; Ganade e Westoby, 1999; Kaitaniemi, 2004). Alometrias florais realizadas em estudo envolvendo espécies de áreas subtropicais e temperadas demonstraram que a alocação de biomassa em características sexuais primárias é diferente entre as funções feminina e masculina (Silveira, 2003). Maior alocação em androceu está potencialmente ligada a maior razão pólen-óvulo, característica de espécies xenógamas (Cruden, 1979; Cruden e Lyon, 1985; Connolly e Anderson, 2003). Isso sugere que a competição entre

machos seja o principal mecanismo responsável pela evolução da biomassa floral, em espécies de áreas temperadas ou subtropicais. Este trabalho tem como objetivo testar se a alocação de biomassa nas diversas estruturas florais – gineceu, androceu, corola e cálice – é independente da biomassa total da flor em um conjunto de espécies de biomas tropicais como Cerrado, Mata Atlântica e Campo Rupestre.

METODOLOGIA

Coleta de dados

Durante os meses de março de 2006 a junho de 2008, foram realizadas diversas viagens aos três biomas tropicais (ver cap. I), para coleta de material botânico e informações sobre as espécies deste estudo.

Para todas as espécies foram amostrados dez indivíduos. De cada indivíduo foi retirada apenas uma flor, em perfeito estado de conservação, e um botão para obtenção do número de grãos de pólen, característica que reflete a alocação de energia na função masculina da flor (Willson, 1979; 1994; Anderson, 1994; Cruden, 2000). Em campo as flores foram acondicionadas individualmente em recipientes vedados, etiquetados e identificados com o número de coleta. Os botões florais foram acondicionados em recipientes de plástico contendo álcool 70% para fixação e preservação, possibilitando posterior contagem de grãos de pólen e de óvulos.

Em laboratório, as flores foram dissecadas de modo a separar o gineceu, o androceu, a corola e o cálice. Para a obtenção da biomassa seca das estruturas florais, o material foi colocado em estufa à 50°C por 48 horas e, em seguida, pesado em balança de precisão semi-analítica com precisão de 10^{-4} g. O material coletado no Parque Estadual do Ibitipoca

(MG) foi tratado nos laboratórios do departamento de Botânica da Universidade Federal de Juiz de Fora, MG, pois esse material se tornaria inviável para análise se não fosse acondicionado e tratado em curto espaço de tempo. O material coletado em São Francisco Xavier e na Estação Ecológica de Itirapina (SP) foi tratado nos laboratórios do departamento de Biologia Vegetal da Universidade Estadual de Campinas.

Para realizar a contagem dos grãos de pólen de espécies que apresentam baixa quantidade é adicionado KOH ou álcool 70% nas anteras. Estas substâncias facilitam a saída dos grãos, cujo número foi estimado através de contagem direta utilizando microscópio óptico.

Em espécies que possuem alta quantidade de grãos de pólen foi realizada uma estimativa utilizando-se a Câmara de Neubauer, sendo para isso feita uma solução aquosa com os grãos de cada botão. A solução foi centrifugada durante cinco minutos para melhor separação dos grãos das anteras e, após, utilizando uma micropipeta, uma quantidade de 20µl da solução centrifugada foi inserida na câmara para a contagem dos grãos. A câmara é colocada em um microscópio com uma câmera digital acoplada e ligada a um computador, cujo programa capta as imagens do microscópio. As imagens dos campos de contagem da câmara são selecionadas, uma de cada vez, capturadas e salvas em extensão .Tefé e, em seguida, arquivadas em um dvd gravável. Posteriormente estas imagens foram inseridas em um programa chamado Scion Image, que fez a contagem dos grãos de pólen em cada imagem. Foram preparadas lâminas de cinco indivíduos por espécie. Cada lâmina gera em torno de 60 imagens, sendo aproximadamente 300 imagens por espécie.

Para estimar o número de grãos de pólen da flor (N), suspenso no volume total de 200µl, foi calculado:

$$N = (n \times 10^4 \times 200) / 1000$$

onde:

n = média de grãos de pólen dos campos de contagem.

Análise estatística dos dados

Para verificar se a alocação de biomassa nas estruturas florais ocorre de forma independente ou não da biomassa total da flor, com base nos valores de biomassa das estruturas florais obtidos anteriormente, foram utilizados métodos alométricos que determinam como a taxa de investimento em biomassa de cada uma das partes florais (P) ocorre em relação à taxa de investimento total de biomassa da flor (T). Nestes métodos alométricos, a relação entre estas variáveis é dada pela equação $P = aT^\beta$. A partir de regressões alométricas foi possível verificar se o coeficiente de regressão (β) de cada uma das relações apresenta-se diferente de um, determinando a taxa de crescimento de P em relação a T . Quando o coeficiente de regressão apresentar-se igual a um ($\beta=1$), a razão P/T será constante (isometria) para todo e qualquer T . Quando $\beta > 1$, a razão P/T aumenta com o aumento de T (alometria positiva). Quando $\beta < 1$, a razão P/T decresce com o aumento de T (alometria negativa). Regressões lineares foram utilizadas na investigação da relação entre a biomassa investida em cada verticilo floral e a biomassa total da flor, através do modelo $P = a + \beta T$ (Fonseca et. al., 2000; Fonseca e Silveira, 2003).

Em todas as análises estatísticas, os valores de biomassa sofreram transformações logarítmicas ($\log_{10}$) e as análises foram realizadas com o auxílio do programa estatístico Systat 10 (SPSS Inc., 2000). Regressões lineares foram utilizadas na investigação entre a

biomassa investida em cada estrutura floral e a biomassa floral, através do modelo $\log P = \log a + \beta \log T$.

RESULTADOS E DISCUSSÃO

O banco de dados com o peso de cada estrutura reprodutiva da flor, para as espécies tropicais, contém informações sobre 86 espécies de angiospermas. Destas, 30 foram coletadas na área de Campo Rupestre, 32 na área de Cerrado e 24 na área de Mata Atlântica.

A biomassa alocada em gineceu das espécies tropicais apresentou isometria com alocação proporcional à da biomassa na flor ($r^2=0.628$; Tabela 1; Figura 1A), sendo o coeficiente de regressão igual a um ($\beta = 0.885$; $F_{[1,83]} = 2.379$; $P = 0.127$). Isto evidencia a busca pela reprodução cruzada, pois espécies autógamas investem mais na função feminina em relação a função masculina e menos em elementos de atração de polinizadores (Charlesworth e Charlesworth, 1981; 1987).

A alocação de biomassa em androceu apresentou-se isométrica, proporcional à biomassa total ($r^2= 0.708$; Tabela 1; Figura 1B), pois o coeficiente de regressão foi significativamente igual a um ($\beta = 0.964$; $F_{[1,83]} = 0.280$; $P = 0.598$). Isto evidencia uma pressão evolutiva no caractere masculino da flor para uma facilitação e preferência pela reprodução sexuada entre as espécies tropicais. Espécies com maior quantidade de grãos de pólen (Cruden, 1979), maior número de estames e maior atratividade da função masculina (Charlesworth e Charlesworth, 1981; 1987), tendem a realizar reprodução cruzada. Este resultado se mostra mais sólido ao ser corroborado na alocação de biomassa em corola, em que se evidenciou uma alocação proporcional desta à biomassa total da flor ($r^2= 0.885$;

Tabela 1; Figura 1C) (alometria positiva ou isometria), com o coeficiente de regressão igual a um ($\beta = 1.027$; $F_{[1,83]} = 0.431$; $P = 0.513$).

Estes resultados somados mostram um espectro de favorecimento para a função masculina da flor, sendo a corola importante caráter sexual secundário funcionando como um atrativo ou uma propaganda para o polinizador de que esta flor privilegia a reprodução cruzada, além disso, confirma a corola como um caractere sexual secundário com papel mais profundo na aptidão masculina do que na feminina, independente do número, forma e cor das pétalas (Silveira e Fonseca, 2003). Diversos estudos (Darwin, 1877; Baker, 1948; Lloyd e Webb, 1977; Bell, 1985) evidenciam este auxílio da corola na função masculina da flor dentro do processo de reprodução cruzada das angiospermas. Em algumas espécies dióicas, corolas de flores masculinas são maiores do que as das flores femininas, que em alguns casos estão até mesmo ausentes (Willson, 1986). A remoção das corolas em experimentos com *Impatiens capensis* (Balsaminaceae) reduz de forma considerável o sucesso reprodutivo masculino, diminuindo em até dez vezes o número de visitas de polinizadores, enquanto que o sucesso reprodutivo feminino não é afetado (Bell, 1985; Andersson, 1994).

A alocação de biomassa em cálice não é proporcional ao alocado em biomassa total da flor ($r^2 = 0.788$; Tabela 1; Figura 1D), sendo que o coeficiente de regressão apresentou-se estatisticamente menor que um ($\beta = 0.869$; $F_{[1,83]} = 7.364$; $P = 0.008$), mostrando a importância do cálice na proteção aos botões florais nos estágios ontogenéticos florais, evitando danos causados por ataques de herbívoros e evidenciando menor pressão de florivoria. Sletvold ET al. (2008) constatou que o número e a proporção de flores

danificadas por herbívoros aumenta com o tamanho floral e da inflorescência de *Digitalis purpurea*.

A superior alocação de recursos em caracteres responsáveis pela função masculina da flor tem sido apontada como a maior força no aumento do display floral (Lloyd e Webb, 1977; Willson, 1979; Bawa, 1980), na relação flores/frutos (Sutherland e Dolph, 1984; Sutherland, 1986) e, principalmente, no aumento do número de grãos de pólen (Haldane, 1932; Gilbert, 1975; Cruden e Lyon, 1985; Cruden, 2000; Jürgens ET al., 2002).

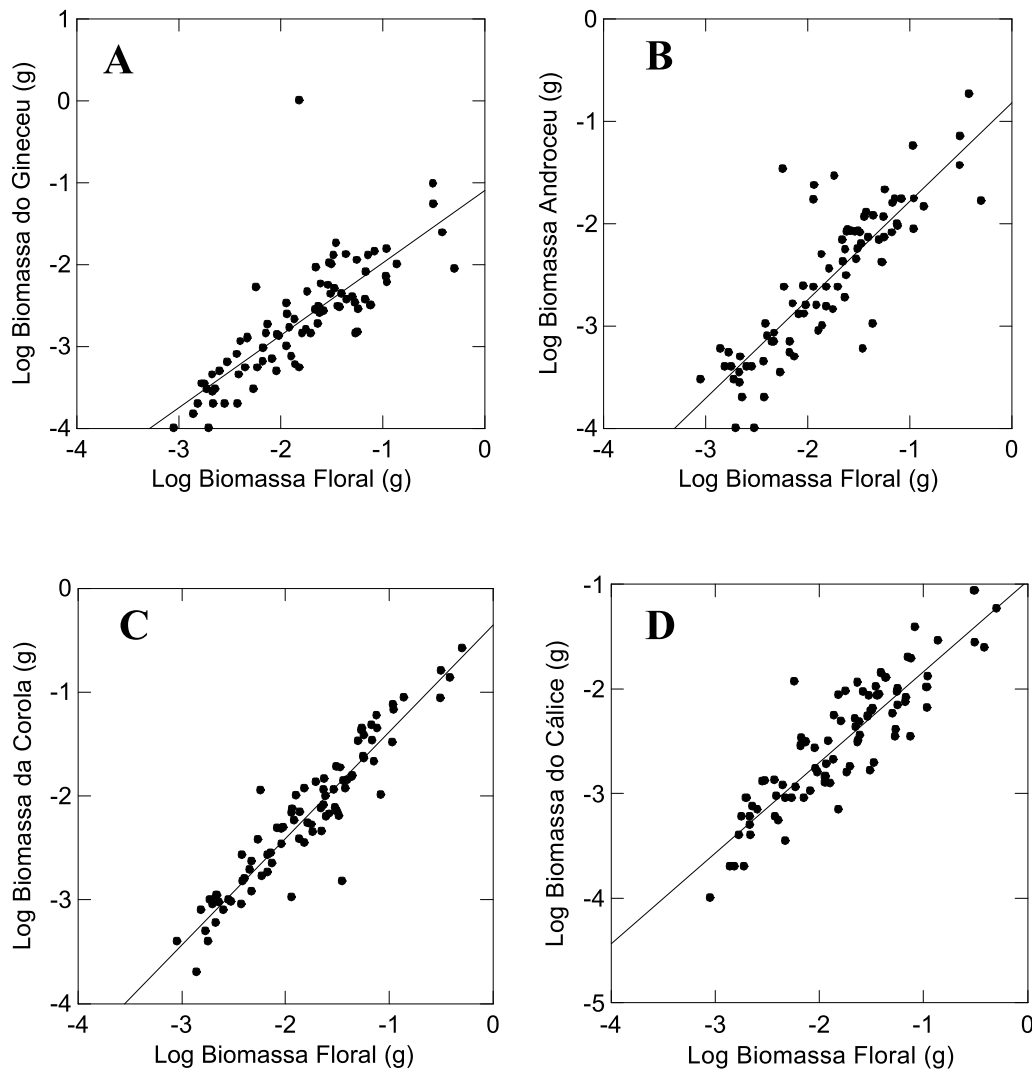


Figura 1 – Relações entre a alocação de biomassa total na flor e em cada parte, separadamente, para as 86 espécies de angiospermas do estudo. (A) Gineceu; (B) Androceu; (C) Corola; (D) Cálice.

Tabela 1- Relações alométricas entre investimento em biomassa para cada parte da flor e o investimento em biomassa total da flor, para as 86 espécies de angiospermas tropicais do estudo. gl – graus de liberdade; α – coeficiente linear; β – coeficiente de regressão; EP – erro padrão; R^2 – coeficiente de determinação; F – Teste estatístico; P – probabilidade.

Estruturas florais	g.l.	α	β (EP) [#]	R^2	F	P
<i>Gineceu</i>	1,83	-1,094	0.885 (0.075) ^{ns}	0.628	140,086	<0.001
<i>Androceu</i>	1,83	-0,818	0.964 (0.068) ^{ns}	0.708	201,686	<0.001
<i>Corola</i>	1,83	-0,355	1.027 (0.041) ^{ns}	0.885	638,570	<0.001
<i>Cálice</i>	1,83	-0,968	0.869 (0.049) ^{**}	0.788	309,334	<0.001

- Significância do teste de hipótese para o coeficiente de regressão. $H_0: \beta = 1$, $H_1: \beta \neq 1$.

ns – não significativo, * - $P < 0.05$, ** - $P < 0.01$, *** - $P < 0.001$.

Para verificar a efetiva diferença na alocação de recursos da função masculina da flor, analisou-se a quantidade de grãos de pólen disponível na antera em relação a alocação em biomassa floral e em biomassa em androceu. O número de grãos de pólen foi analisado para 58 das 86 espécies de angiospermas do estudo em relação à alocação de biomassa da flor e evidenciou-se uma relação marginalmente significativa ($F_{[1,57]} = 3.281$; $P=0.075$; $r^2=0.054$). Quando analisado em relação à biomassa do androceu, evidenciou-se uma relação significativa ($F_{[1,57]} = 7.614$; $P=0.008$; $r^2=0.118$; Figura 3A). Isto apenas mostra a correlação entre estas duas características sexuais masculinas. Para evidenciar a real alocação de biomassa na função reprodutiva masculina, propriamente dita, foi realizada uma relação entre os resíduos das relações entre a biomassa total da flor e o número de grãos de pólen e entre a biomassa total da flor e a alocada em androceu. Esta análise elimina parte da interferência da correlação entre número de grãos de pólen e a biomassa em androceu, uma vez que esta medida foi tomada com o peso seco do androceu na íntegra. A relação entre os resíduos mostrou que apenas 10,2% da alocação de biomassa em grãos

de pólen é explicada pela alocação de biomassa em androceu ($F_{[1,57]} = 6.490$; $P=0.014$; $r^2=0.102$; Figura 3B), ou seja, a alocação de biomassa total na flor é o principal mecanismo que interfere na alocação de biomassa em grãos de pólen. Gómez et al. (2008), encontrou uma correlação significativa entre a produção de pólen e o diâmetro da corola, influenciando na taxa de visitação de abelhas e borboletas nas flores de *Erysimum mediohispanicum* (Brassicaceae) com maior tamanho e com tubos da corola mais longos. Outra correlação importante entre grãos de pólen e a flor foi encontrada por Abdala-Roberts ET al. (2007), onde a adição ou a remoção de pólen diminuiu a longevidade floral em flores de *Choniella ascendens* (Orchidaceae).

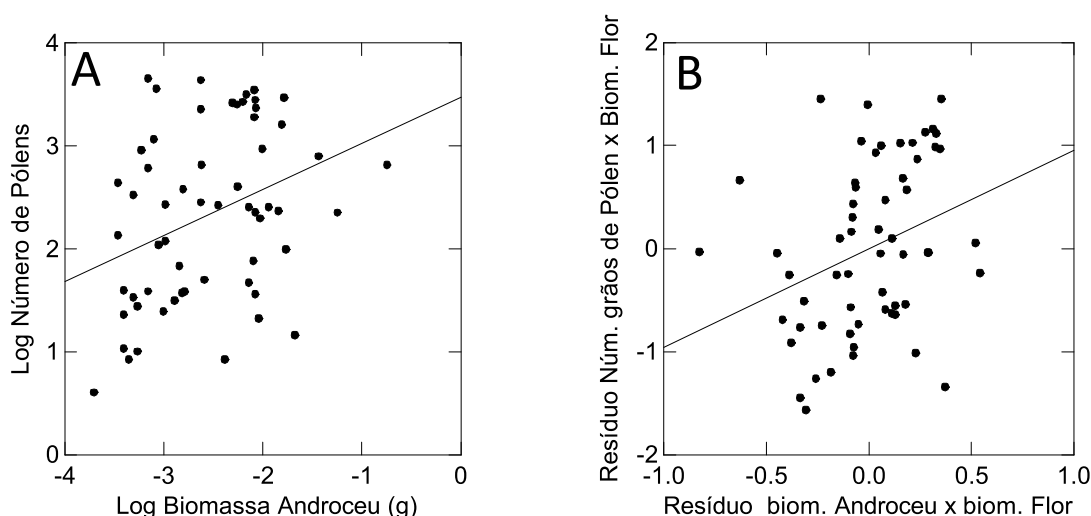


Figura 2 – Relações alométricas entre o investimento em biomassa total da flor e características sexuais secundárias com função masculina na flor; A – relação entre a biomassa total da flor e a biomassa em grãos de pólen; B – relação entre os resíduos das relações entre biomassa total da flor com o número de grãos de pólen e biomassa em androceu.

O diferencial de alocação entre função masculina e feminina deste trabalho confirma a informação de estudos anteriores de que a aptidão total de uma espécie depende da contribuição de ambas as funções e que, na grande maioria dos casos, a alocação de recursos para estas funções tende a ser desigual. Além disso, espécies que possuem flores

maiores tendem a alocar mais biomassa em estruturas ligadas diretamente a função masculina, favorecendo o processo de reprodução cruzada (Lloyd & Webb, 1977; Charnov, 1979; 1982; Bulmer e Taylor, 1980; Charlesworth e Morgan, 1991).

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ABDALA-ROBERTS, L.; V. PARRA-TABLA E J. NAVARRO. 2007. Is floral longevity influenced by reproductive costs and pollination success in *Cohniella ascendens* (Orchidaceae)? *Annals of Botany* 100: 1367-1371.
- ANDERSSON, M. 1994. Sexual selection in Plants. In A. Malte [ed.], Sexual selection. Princeton: Princeton University Press, NY, USA.
- BAKER, H. G. 1948. Corolla-size in gynodioecious and gynomonoecious species of flowering plants. *Proceedings of the Leed Philosophical and Literary Society* 5: 136-139.
- BAWA, K. S. 1980. Evolution of dioecy in flowering plants. *Annual Review of Ecology and Systematics* 11:15-39.
- BAWA KS. 1994. Pollinators of tropical dioecious angiosperms: A reassessment? No, not yet? *American Journal of Botany* 81(4): 456-460.
- BELL, G. 1985. On the function of flowers. *Proceedings of the Royal Society of London B, Biological Sciences* 224: 223-265.
- BREMER, K., B. BREMER AND M. THULIN. 1996. Introduction to Phylogeny and Systematics of Flowering Plants. 2nd eds. Compendium. Uppsala: Uppsala University.

- BULMER, M. G. AND P. D. TAYLOR. 1980. Dispersal and sex ratio. *Nature* (London) 284: 448-449.
- CAMPBELL, D.R. 1985. Pollinator sharing and seed set of *Stellaria pulbera*: Competition for pollination. *Ecology* 66(2): 544-553.
- CHARLESWORTH, D. AND B. CHARLESWORTH. 1981. Allocation of resources to male and female functions in hermaphrodites. *Biological Journal of The Linnean Society* 15: 57-74.
- CHARLESWORTH, D. AND B. CHARLESWORTH. 1987. The effect of investment in attractive structures on allocation to male and female functions in plants. *Evolution* 41: 948-968.
- CHARLESWORTH, D. AND M. T. MORGAN. 1991. Allocation of resources to sex functions in flowering plants. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B* 91-102.
- CHARNOV, E. L. 1979. Simultaneous hermaphroditism and sexual selection. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA* 76:2480-2484.
- CHARNOV, E. L. 1982. *The theory of sex allocation*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey.
- CRUDEN, R. W. AND D. L. LYON. 1985. Patterns of biomass allocation to male and female functions in plants with different mating systems. *Oecologia* 66: 299-306.
- CRUDEN, R.W., S. M. HERMANN AND S. PETERSON. 1983. Patterns of nectar production and plant-pollinator. *In* Bentley, B. and T, Elias [ed.] *The biology of nectarines*, 80-125. New York: Columbia University Press.

- CRUDEN, R. W. 1977. Pollen-ovule ratios: a conservative indicator of breeding systems in flowering plants. *Evolution* 31: 32 – 46.
- CRUDEN, R. W. 2000. Pollen grains: Why so many? *Plant Systematics and Evolution* 222: 142-165.
- DAFNI, A. 1992. Rewards in flowers. *In* Dafni, A., D. Rickwood and B. D. Hames [eds]. The Practical Approach Series. Oxford: Oxford University Press.
- DARWIN, C. 1871. The descent of man and selection in relation to Sex. 1st ed. Murray, London.
- DARWIN, C. 1877. *The effects of cross and self fertilisation in the vegetable kingdom*. Appleton, New York.
- FONSECA, C. R., J. M. OVERTON, N. COLLINS AND M. WESTOBY. 2000. Shifts in trait-combinations along rainfall and phosphorous gradients. *Journal of Ecology* 81: 964-977.
- GANADE, G. AND M. WESTOBY. 1999. Seed mass and the evolution of early seedling etiolation. *American Naturalist* 154 (4):469-480.
- GILBERT, L. E. 1975. Ecological consequences of a coevolved mutualism between butterflies and plants. p.210-240. *In* Gilbert L. E. e P. H. Raven (eds.) *Coevolution of animals and plants*. University of Texas Press, Austin.
- GOMÉZ, J. M.; J. BOSCH; F. PERFETTI; J. D. FERNANDÉZ; M. ABDELAZIZ E J. P. M. CAMACHO. 2008. Association between floral traits and rewards in *Erysimum mediohipanicum* (Brassicaceae). *Annals of Botany* 101:1413-1420.

- HALDANE, J. B. S. 1932. The time of action of genes, and its bearing on some evolutionary problems. *American Naturalist* 66: 5-24.
- HUXLEY, J. S. 1932. Problems of relative Growth. The Johns Hopkins University Press, New York. 276p.
- JÜRGENS, A., T. WITT AND G. GOTTSBERGER. 2002. Pollen grain numbers, ovule numbers and pollen-ovule ratios in Caryophylloideae: correlation with breeding system, pollination, life form, style number, and sexual system. *Sex Plant Reproduction* 14: 279-289.
- KAITANIEMI, P. 2004. Testing the allometric scaling laws. *Journal of Theoretical Biology* 228: 149 – 153
- KATO, M. 1996. Plant-pollinator interactions in the understory of a lowland mixed dipterocarp forest in Sarawak. *American Journal of Botany* 83(6): 732-743.
- LLOYD, D. G. AND C. J. WEBB. 1977. Secondary Sex characters in plants. *Botanical Review* 43: 177-216.
- LLOYD, D. G. 1979. Parental strategies of angiosperms. *New Zeland Journal of Botany* 17: 595-606.
- LOVETT DOUST, J. E L. LOVETT DOUST. 1988. Plant Reproductive Ecology – Patterns and Strategies. Oxford University Press, New York.
- MARSHALL, D. L. AND M. W. FOLSOM. 1991. Mate choice in plants: na anatomical to population perspective. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 22:..37-63.

- MOLLER, A. P. AND M. ERIKSSON. 1995. Pollinator preference for symmetrical flowers and sexual selection in plants. *Oikos* 73: 15-22.
- NIKLAS, K. J. 1993. The allometry of plant reproductive biomass and stem diameter. *American Journal of Botany* 80(4): 461-467.
- OPLER, P. A. 1983. Nectar production in a Tropical Ecosystem. *In* Bentley, B. and T, Elias [ed.] *The biology of nectarines*, 30-79. New York: Columbia University Press.
- QUELLER, D. C. 1984. Pollen-ovule ratios and hermaphrodite sexual allocation strategies. *Evolution*: 38:1148-1151.
- SILVEIRA, C. L. 2003. Evolução de biomassa floral em angiospermas. Dissertação de Mestrado. Universidade do Vale do Rio dos Sinos. 80p.
- SILVEIRA, C. L. E C. R. S. FONSECA. 2003. A biomassa floral de angiospermas sul-americanas e suas relações com características vegetativas, reprodutivas e abióticas. *In* VI Congresso de Ecologia do Brasil, Fortaleza, Brasil.
- SLAUSON, L. A. 2000. Pollination biology of two chiropterophilous agaves in Arizona. *American Journal of Botany* 87(6): 825-836.
- SLETVOLD, N E J. M. GRINDELAND. 2008. Floral biology increases with inflorescence size and local plant density in *Digitalis purpurea*. *Acta Ecologia* 34:21-25.
- SUTHERLAND, S E L. F. DELPH. 1984. On the importance of the male fitness: patterns of fruit-set. *Ecology* 65: 1093-1104.
- SUTHERLAND, S. 1986. Patterns of fruit-set hat controls fruit-flowers ratios in plants? *Evolution* 40: 117-128.

- WIENS, D. 1984. Ovule survivorship, brood size, life history, breeding systems, and reproductive success in plants. *Oecologia*.64:47-53.
- WILLSON, M. F. 1979. Sexual selection in plants. *American Naturalist* 113: 777-790.
- WILLSON, M. F. 1990. Sexual selection in plants and animals. *Trends in Ecology and Evolution* 5: 210: 214.
- WILLSON, M. F. 1994. Sexual selection in plants: perspective and overview. *The American Naturalist* 144 (suppl.): S13 – S39.
- WILLSON, M. F. 1986. Behavioural ecology of plant reproduction. *Pollination* 86: 15-24.

Capítulo IV

A evolução da biomassa floral e a seleção sexual em angiospermas tropicais e extratropicais

RESUMO

A seleção sexual é uma importante força na evolução das angiospermas. A sinalização estratégica diferencial ocasionada pela pressão de seleção sexual pode ocorrer através da alocação de biomassa nas estruturas reprodutivas primárias e secundárias das flores. A grande diversidade de angiospermas nos trópicos, quando comparada com outras regiões, é diretamente relacionada à grande diversidade de formas florais e à grande diversidade de polinizadores disponíveis. Sendo assim, espera-se que em plantas de áreas tropicais haja maior variação de estratégias reprodutivas e maior alocação de biomassa floral do que em plantas de áreas extratropicais. Este trabalho tem por objetivo avaliar se existe consistência biogeográfica nos padrões alométricos de alocação de biomassa em espécies tropicais e extratropicais. Através de alometrias e análises de covariância, verificou-se que, apesar de não apresentar diferença estatística entre floras, a flora tropical é a que mais aloca biomassa em gineceu. A alocação de biomassa em androceu é proporcional ao alocado na flor como um todo independentemente da região global onde as espécies estudadas ocorrem. As espécies tropicais e extratropicais sul apresentaram alocação isométrica em relação à biomassa total da flor, enquanto que as espécies extratropicais norte apresentaram alocação maior que o esperado, evidenciando maior pressão sobre a função masculina da flor. Em relação à biomassa alocada em cálice, evidenciou-se interação significativa entre biomassa floral e a flora de origem, ressaltando a importância do cálice na proteção das estruturas reprodutivas. As alometrias positivas e o crescimento da biomassa floral em todas as floras apontam para a presença e desenvolvimento de características sexuais secundárias como importantes ferramentas na permanência e sucesso da reprodução cruzada.

Palavras-Chave: Padrão biogeográfico, alometria floral, alocação de biomassa

ABSTRACT

Sexual selection is an important force in the evolution of angiosperms. The strategic gap signs caused by the pressure of sexual selection can occur through the allocation of biomass in primary and secondary reproductive structures in the flowers. The great diversity of angiosperms in the tropics, when compared with other regions, is directly related to the great diversity of floral forms and the great diversity of pollinators available. Therefore, it is expected that in plants from tropical areas there is greater variation in reproductive strategies and greater floral biomass allocation than in plants from extra tropical areas. This study aims to assess whether there is a biogeographically consistency in the allometric patterns of biomass allocation of tropical and extra tropical species. Through allometric coefficients and analysis of covariance, it was found that although there is no statistical difference between floras, the tropical flora is the one that allocates more biomass in gynoecium. Biomass allocation in androecium is allocated in proportion to the flower as a whole regardless of the species global zone occurrence. The species of tropical and southern extra tropical presented isometric allocation in relation with the total biomass of the flower, while the northern extra tropical species showed greater allocation than expected, showing a higher pressure on the male function of flowers. In relation to biomass allocation to the calyx, there was a significant interaction between flower biomass and flora, emphasizing the importance of the calyx in the protection of reproductive structures. The positive allometry and biomass growth in all floral indicate the presence and development of secondary sexual characteristics as important tools in the permanence and success of cross-breeding.

Key words: Biogeographic patterns, floral allometry, biomass allocation

INTRODUÇÃO.

A seleção sexual é uma importante força na evolução das angiospermas (Willson, 1990; 1994). Como visto nos capítulos anteriores desta tese, diversas características vegetativas e reprodutivas das plantas e alguns fatores abióticos podem influir na diferenciação das estratégias reprodutivas adotadas pelas angiospermas, afetando, o processo reprodutivo e de seleção sexual das angiospermas, mediado pela competição entre plantas por polinizadores.

Esta competição é uma das principais forças seletivas responsáveis pelas variadas adaptações florais, estimulando desde mudanças superficiais, como a cor da corola, até mesmo mudanças mais profundas, como o número e forma das partes florais (Llyod e Webb, 1977; Faegri e van der Pijl, 1979; Cruden et al., 1983; Marshall e Folsom, 1991; Menzel e Shmida, 1993; Andersson, 1994; Willson, 1994; Møller e Eriksson, 1995; Buchmann e Nabhan, 1996; Mani e Saravanan, 1999; Winsor et al. 2000).

Estudos anteriores corroboram estas afirmações ao mostrarem que espécies xenógamas tendem a apresentar maior investimento em biomassa floral do que espécies autógamas (Howe e Westley, 1988) e, quando polinizadas por vertebrados, alocam mais biomassa do que espécies xenógamas polinizadas por insetos (Silveira, 2003). A sinalização produzida por flores grandes e com cores avermelhadas (Silveira, 2003), anuncia grande quantidade ou qualidade de recompensas, atraindo maior número de visitantes florais (Opler, 1983; Campbell, 1985; Cruden e Lyon, 1985; Dafni, 1992; Dafni, 1992a; Dafni, 1992b; Andersson, 1994; Bawa, 1994; Møller e Eriksson, 1995; Kato, 1996; Cruden, 2000; Slauson, 2000; Jürgens et al., 2002).

Porém, esta sinalização estratégica diferencial, e competitiva, entre as espécies pode ocorrer através da alocação de biomassa nas estruturas reprodutivas primárias e secundárias das flores. Alguns estudos anteriores evidenciaram a manifestação morfológica e fisiológica da competição entre machos (Cruden, 1977; Cruden et al., 1983; Queller, 1984; Wiens, 1984; Silveira, 2003) e da escolha da fêmea (Willson, 1994), sendo a aptidão total de uma planta dependente da quantidade de recursos alocados nas funções masculina e feminina das flores (Lloyd e Webb, 1977; Charnov, 1979; 1982; Charlesworth e Morgan, 1991). Comumente, temos que a alocação de recursos nas funções masculina e feminina das flores ocorre de forma diferencial (Charnov, 1979; Lloyd, 1979; Bulmer e Taylor, 1980; Charlesworth e Charlesworth, 1981; 1987).

A grande diversidade de angiospermas nos trópicos, quando comparada com outras regiões, é diretamente relacionada à grande diversidade de formas florais e, por sua vez, à grande diversidade de polinizadores disponíveis (Endress, 1994). Sendo assim, se a relação entre plantas e polinizadores represente a principal causa da variedade morfológica de ambos e das estratégias florais existentes, espera-se que em plantas de áreas tropicais haja maior variação de estratégias reprodutivas e maior alocação de biomassa floral do que em plantas de áreas extratropicais. A riqueza de formas vegetais e de ambientes nas regiões tropicais assegura participação determinante na modulação da interação entre plantas e polinizadores, por conseguinte na variação da biomassa floral.

Com base nestas informações, este trabalho tem por objetivo avaliar se existe consistência biogeográfica nos padrões alométricos de alocação de biomassa em espécies de plantas tropicais e extratropicais.

METODOLOGIA

Coleta de dados

O banco de dados com a massa seca de cada estrutura reprodutiva das flores, para as espécies de áreas tropicais, pertence ao conjunto de espécies desta tese coletadas nas áreas de estudo descritas no capítulo I e tratadas conforme descrito no capítulo III. Este contém informações sobre 86 espécies de angiospermas. O conjunto de informações para as espécies extratropicais sul é composto por 80 espécies, distribuídas em 57 gêneros, 37 famílias e 20 ordens, coletadas durante a dissertação de mestrado de Silveira (2003). O banco de dados para as espécies extratropicais norte contém informações sobre a biomassa de cada estrutura floral de 78 espécies, distribuídas em 69 gêneros, 38 famílias e 20 ordens, publicados nos artigos de Cruden e Lyon (1985) e Niklas (1993).

Análise estatística dos dados

Com o intuito de verificar a dependência da alocação de biomassa na flor como um todo, em relação ao alocado em cada estrutura floral separadamente, utilizou-se a metodologia descrita no capítulo III desta tese. Para testar se há diferença na alocação de biomassa em estruturas florais de espécies de diferentes floras (extratropicais, sul e norte, e tropicais), utilizou-se uma análise de covariância, sendo a biomassa total da flor usada como *covariante* e as floras como *fator*.

Todos os dados usados nas análises acima descritas foram transformados através de funções logarítmicas (Log_{10}) e as análises de regressão linear e covariância foram realizadas com o auxílio do programa estatístico Systat 10 (SPSS Inc., 2000).

RESULTADOS E DISCUSSÃO

Como visto no capítulo III, a biomassa alocada em gineceu das espécies tropicais apresentou alocação proporcional à de biomassa na flor ($r^2=0.628$; Tabela 1), sendo o coeficiente de regressão igual a um ($\beta = 0.885$; $F_{[1,83]} = 2.379$; $P = 0.127$). Segundo Silveira (2003), nas espécies das regiões extratropicais sul e norte o padrão apresentado foi semelhante entre si, porém diferente do apresentado para as espécies tropicais analisadas. Nas espécies extratropicais sul, a biomassa alocada em gineceu não foi proporcional à biomassa total ($r^2=0.687$; Tabela 1). O coeficiente de regressão mostrou-se significativamente menor que um ($\beta = 0.776$; $F_{[1,77]} = 14.082$; $P = 0.001$). Nas espécies extratropicais norte, o coeficiente de regressão também foi significativamente menor do que um ($r^2=0.624$; Tabela 1) ($\beta = 0.910$; $F_{[1,76]} = 9,199$; $P = 0.003$). A análise de covariância mostrou que não existe interação significativa entre o fator flora e a covariante biomassa total da flor, em relação à biomassa alocada em gineceu ($F_{[1,226]} = 630.528$; $P < 0.001$; $r^2 = 0.823$; Tabela 2; Figura 1A). Apesar de não apresentar diferença estatística entre floras, a flora tropical é a que mais aloca biomassa em gineceu. Isto evidencia uma possível influencia de mecanismos de escolha da fêmea no processo reprodutivo, mediado por polinizadores generalistas (Willson, 1986)

Em relação ao androceu, a alocação de biomassa nas espécies tropicais apresentou-se proporcional à biomassa total ($r^2= 0.708$; Tabela 1), com o coeficiente de regressão significativamente igual a um ($\beta = 0.964$; $F_{[1,83]} = 0.280$; $P = 0.598$). Para as espécies extratropicais sul, a alocação de biomassa em androceu, também é proporcional à alocação de biomassa na flor ($r^2= 0.854$; Tabela 1), sendo o coeficiente de regressão igual a um ($\beta = 1.008$; $F_{[1,78]} = 0.026$; $P = 0.873$) e para as espécies extratropicais norte evidenciou-se

- Capítulo IV – A evolução da biomassa floral e a seleção sexual em angiospermas tropicais e extratropicais também alocação proporcional ($r^2 = 0.959$; Tabela 1) à biomassa total da flor com coeficiente de regressão igual a um ($\beta = 0.984$; $F_{[1,76]} = 0.478$; $P = 0.491$). A análise de covariância mostrou que não existe interação significativa entre o fator flora e a covariante biomassa total da flor ($F_{[1,227]} = 1592.733$; $P < 0.001$; $r^2 = 0.915$; Tabela 2; Figura 1B). Ou seja, a alocação de biomassa em androceu é proporcional ao alocado na flor como um todo independentemente da região global onde as espécies estudadas ocorrem, reforçando a pressão por seleção de caracteres utilizados na atração de polinizadores e visitantes florais (Bawa, 1980; Sutherland, 1986; Cruden, 2000; Jurgens et al., 2002; Abdala-Roberts et al., 2007; Gómez et al., 2008)

A alocação de biomassa em corola para espécies tropicais mostra que há alocação proporcional à biomassa total ($r^2 = 0.885$; Tabela 1), com o coeficiente de regressão igual a um ($\beta = 1.027$; $F_{[1,83]} = 0.431$; $P = 0.513$). A biomassa alocada em corola nas espécies extratropicais sul é diretamente proporcional à biomassa floral ($r^2 = 0.880$; Tabela 1), sendo o coeficiente de regressão significativamente igual a um ($\beta = 1.062$; $F_{[1,77]} = 1.939$; $P = 0.168$) e nas espécies extratropicais norte o investimento é maior que o investido na biomassa total ($r^2 = 0.981$; Tabela 1) com o coeficiente de regressão significativamente maior que um ($\beta = 1.064$; $F_{[1,72]} = 13.419$; $P = 0.001$) (Silveira, 2003). Este resultado evidencia que há maior pressão sobre caracteres responsáveis pela função masculina da flor nas espécies extratropicais norte. Esta pressão pode ser causada por mediação dos polinizadores ou por maior pressão de herbivoria, onde a incidência de herbivoria e parasitismo devem ser menores em populações com grande diversidade genética, causada pela efetiva raridade de genótipos hospedeiros na população mais diversa (Siemens e Roy, 2005). A análise de covariância confirma que, para as três floras em estudo, a relação entre

- Capítulo IV – A evolução da biomassa floral e a seleção sexual em angiospermas tropicais e extratropicais
investimento em corola e a biomassa floral é similar, não havendo diferenciação significativa entre elas ($F_{[1,222]} = 2760,397$; $P < 0.001$; $r^2 = 0.948$; Tabela 2; Figura 1C).

A alocação de biomassa em cálice para as espécies tropicais não é proporcional ao alocado em biomassa total da flor ($r^2 = 0.788$; Tabela 1), sendo o coeficiente de regressão menor que um ($\beta = 0.866$; $F_{[1,83]} = 7.364$; $P = 0.008$). A alocação de biomassa em cálice nas espécies extratropical sul é proporcional à alocada em flor ($r^2 = 0.875$; Tabela 1), com coeficiente de regressão estatisticamente igual a um ($\beta = 0.975$; $F_{[1,78]} = 0.369$; $P = 0.545$), enquanto que para as espécies extratropicais norte o incremento em cálice não é proporcional à biomassa total da flor ($r^2 = 0.974$; Tabela 1) e o coeficiente de regressão é menor que um ($\beta = 0.944$; $F_{[1,72]} = 9.313$; $P < 0.001$) (Silveira, 2003). A análise de covariância evidencia resultado onde há interação significativa entre a biomassa floral e a flora de origem influenciando a alocação em gineceu ($F_{[1,223]} = 1886.715$; $P < 0.001$; $r^2 = 0.923$; Tabela 2; Figura 1D), mostrando a importância do cálice na proteção dos botões florais e das estruturas reprodutivas das flores, nas diferentes regiões, em relação a pressão de herbívoros. As áreas tropical e extratropical norte indicam menor pressão de florivoria, por investirem menos em alocação de biomassa em cálice.

As alometrias florais resultantes demonstram que a alocação de biomassa em características sexuais primárias é diferente entre as funções feminina e masculina. Tanto para as espécies da flora extratropical sul quanto para as da flora extratropical norte, a alocação na função feminina não acompanha o investimento na biomassa floral (alometria negativa). Mas na flora tropical esta se apresenta proporcional ao alocado na biomassa total da flor (alometria positiva ou isometria), o que demonstra uma diferenciação de estratégias de seleção sexual através de mecanismos de escolha da fêmea (Willson, 1986; Fairbairn,

1995) Por outro lado, o investimento na função masculina, representado pela alocação no androceu, acompanha o investimento total na flor, nas floras extratropical sul e tropical, ou mesmo se mostrou mais intenso em flores de maior tamanho na flora extratropical norte.

Tabela 1- Relações alométricas entre investimento em biomassa para cada parte da flor e o investimento em biomassa total da flor, para as espécies tropicais e extra-tropicais sul e norte do estudo. gl – graus de liberdade; α – coeficiente linear; β – coeficiente de regressão; EP – erro padrão; R^2 – coeficiente de determinação; F – Teste estatístico; P – probabilidade.

Estruturas florais	g.l.	α	β (EP) [#]	R^2	F	P
<i>Gineceu</i>						
Tropical	1,83	-1,094	0.885 (0.079) ^{ns}	0.628	140,086	<0.001
Extra-tropical Sul	1,77	-1,323	0.776 (0.060) ^{***}	0.687	168,786	<0.001
Extra-tropical Norte	1,76	-1,113	0.910 (0.030) ^{**}	0.624	929,305	<0.001
<i>Androceu</i>						
Tropical	1,83	-0,818	0.964 (0.068) ^{ns}	0.708	201,686	<0.001
Extratropical Sul	1,78	-0,795	1.008 (0.047) ^{ns}	0.854	457,844	<0.001
Extratropical Norte	1,76	-0,833	0,984 (0.023) ^{ns}	0.959	1792,206	<0.001
<i>Corola</i>						
Tropical	1,83	-0,355	1.027 (0.041) ^{ns}	0.885	638,570	<0.001
Extratropical Sul	1,77	-0,310	1.062 (0.045) ^{ns}	0.880	563,339	<0.001
Extratropical Norte	1,72	-0,329	1.064 (0.018) ^{***}	0.981	3688,816	<0.001
<i>Cálice</i>						
Tropical	1,83	-0,968	0.866 (0.049) ^{**}	0.788	309,334	<0.001
Extratropical Sul	1,78	-0,695	0.975 (0.042) ^{ns}	0.875	548,465	<0.001
Extratropical Norte	1,72	-0,642	0.944 (0.018) ^{**}	0.974	2664,587	<0.001

- Significância do teste de hipótese para o coeficiente de regressão. $H_0: \beta = 1$, $H_1: \beta \neq 1$.

ns – não significativo, * - $P < 0.05$, ** - $P < 0.01$, *** - $P < 0.001$.

O investimento de biomassa em corola, uma importante característica sexual secundária em plantas, apresentou padrão análogo àquele apresentado pelo androceu, acompanhando o investimento total da flor (modelo isométrico). Esta relação da corola com a função masculina da flor tem sido suportado por estudos que têm sugerido que aspectos relacionados à corola exercem importante influencia na aptidão masculina da flor

- Capítulo IV – A evolução da biomassa floral e a seleção sexual em angiospermas tropicais e extratropicais durante o processo reprodutivo (Darwin, 1877; Baker, 1948; Lloyd e Webb, 1977; Bell, 1985; Stanton e Preston, 1988; Young e Stanton, 1990).

Tabela 2 – Análise de covariância do investimento em gineceu, androceu, corola e cálice em relação ao investimento em biomassa total na flor (covariante) e as floras (fator) das regiões tropicais, extratropical sul e extratropical norte. SQ: Soma dos quadrados. GL: Graus de liberdade. MQ: Média dos quadrados. F: Teste estatístico. P: Probabilidade. R²: Coeficiente de determinação.

<i>Estruturas florais</i>	SQ	GL	MQ	F	P	R ²
<i>Gineceu</i>						0,821
Biomassa total	81,065	1	81,065	675,783	0,000	
Flora	0,218	2	0,109	0,909	0,401	
Biomassa total*Flora	0,353	2	0,177	1,473	0,231	
Erro	28,430	237	0,120			
<i>Androceu</i>						0,885
Biomassa total	107,200	1	107,200	1227,587	0,000	
Flora	0,006	2	0,003	0,034	0,966	
Biomassa total*Flora	0,026	2	0,013	0,152	0,859	
Erro	20,696	237	0,087			
<i>Corola</i>						0,943
Biomassa total	120,412	1	120,412	2753,520	0,000	
Flora	0,008	2	0,004	0,094	0,911	
Biomassa total*Flora	0,035	2	0,018	0,402	0,670	
Erro	10,189	233	0,044			
<i>Cálice</i>						0,915
Biomassa total	94,030	1	94,030	1823,672	0,000	
Flora	0,602	2	0,251	5,841	0,003	
Biomassa total*Flora	0,198	2	0,064	1,917	0,149	
Erro	12,014	233	0,047			

Ao envolver o botão floral, o cálice protege as estruturas reprodutivas primárias e secundárias da flor, impedindo que herbívoros ou outros agentes danifiquem estas estruturas. Estes agentes podem danificar as pétalas, diminuir o volume de néctar e o número de grãos de pólen disponíveis, diminuindo a atratividade floral, o número de polinizadores efetivos e o tempo de visitação, prejudicando o sucesso reprodutivo da planta

- Capítulo IV – A evolução da biomassa floral e a seleção sexual em angiospermas tropicais e extratropicais (Hendrix, 1987). O padrão encontrado para a flora extratropical sul, mostra que a alocação de biomassa em cálice é independente da alocação de recursos na biomassa floral. No entanto, para as floras extratropical norte e tropical, a alocação de biomassa em cálice mostrou-se dependente da alocação de biomassa total, sugerindo que estas regiões sofrem menor pressão de florivoria ou que os danos causados por herbívoros não tem tanto impacto em seu sucesso reprodutivo (Lovett Doust e Lovett Doust, 1988; Sletvold et al., 2008)

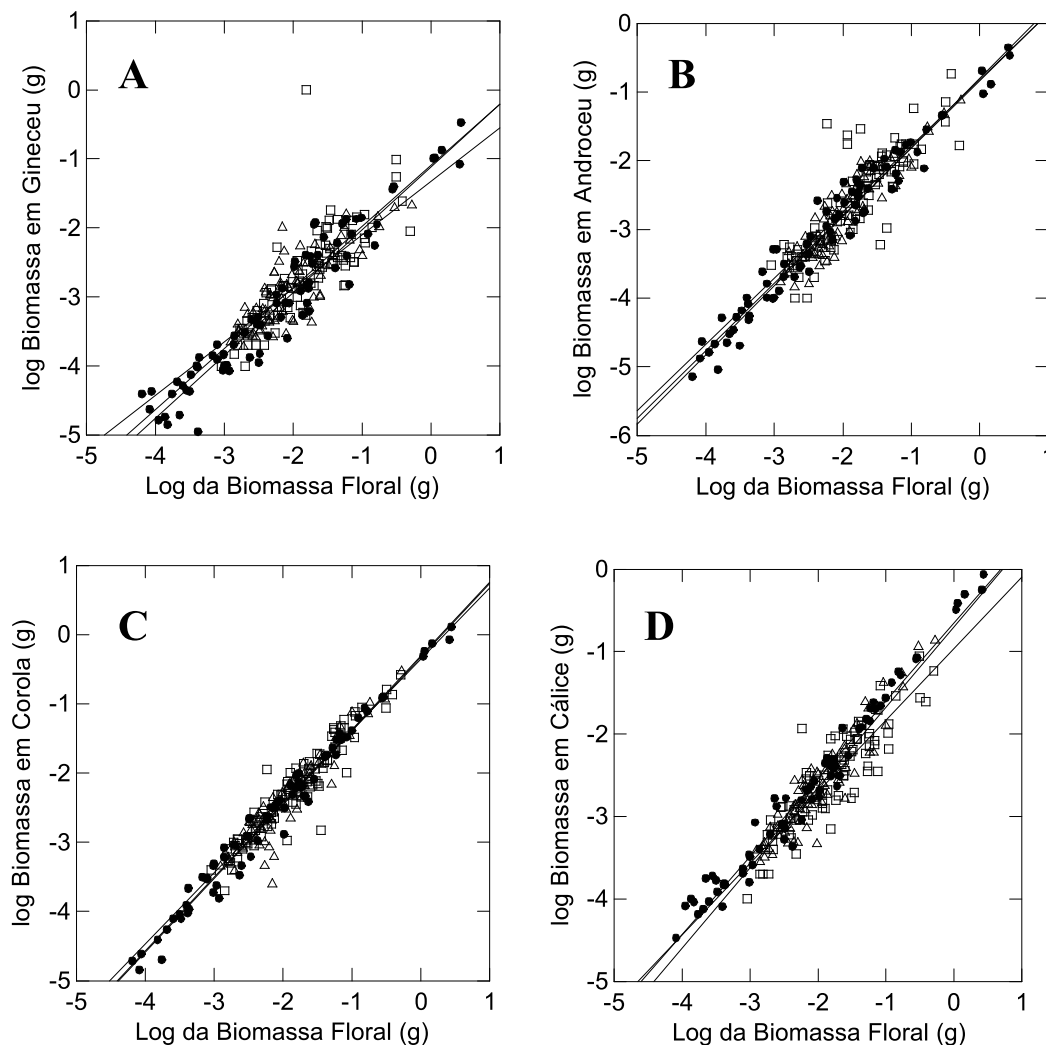


Figura 1 – Relações alométricas entre o investimento em biomassa em cada parte da flor e o investimento total em biomassa na flor, para os três grupos de floras analisados; Os círculos preenchidos (●) representam as espécies da flora extratropical norte; Os triângulos (Δ) representam as espécies extratropicais sul; Os quadrados (□) representam as espécies tropicais; A – gineceu; B – androceu; C – corola; D – cálice.

No geral, as espécies tropicais estão alocando biomassa de forma mais equilibrada, e proporcional ao todo, nas características sexuais primárias e na corola (fortemente relacionada à função masculina da flor), onde, apenas o cálice recebe um investimento menor. Nas espécies extratropicais sul, há investimento proporcional em características relacionadas à função masculina da flor, enquanto que há um detrimento de alocação na função feminina da flor. Entre as espécies extratropicais norte verificou-se de forma clara maior investimento na função masculina, nas quais o androceu recebeu uma alocação de biomassa proporcional e a corola um investimento maior que o esperado, enquanto que a alocação em gineceu e cálice foi menor que o esperado.

Com base nestas informações, pode-se concluir que, independente da flora e da diversidade de polinizadores e de plantas existentes no local, as angiospermas estão caminhando para uma maior evidencia nas estruturas ligadas à função masculina do que nas ligadas à função feminina da flor (Fairbairn, 1995; Abdala-Roberts et al., 2007), buscando interagir com polinizadores que possuem maior efetividade, percorram maiores distâncias de vôo e aumentem o fluxo gênico durante o processo de reprodução cruzada (Gómez et al., 2008).

Teorias de cunho evolutivo como a teoria sosigônica (Hamilton e Zuk, 1982), evidenciam que quanto maior a intensidade da pressão de parasitas na história evolutiva das espécies, maior a alocação de recursos em características sexuais secundárias e maior diferenciação sexual dentro e entre espécies. As isometrias e o crescimento da biomassa floral em todas as floras apontam para uma confirmação das predições da teoria sosigônica para a presença e o desenvolvimento de características sexuais secundárias como importantes ferramentas na permanência e sucesso da reprodução cruzada.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ANDERSSON, M. 1994. Sexual selection in Plants. *In* A. Malte [ed.], Sexual selection. Princeton: Princeton University Press, NY, USA.
- BAKER, H. G. 1948. Corolla-size in gynodioecious and gynomonoecious species of flowering plants. *Proceedings of the Leed Philosophical and Literary Society* 5: 136-139.
- BAWA, K. S. 1994. Pollinators of tropical dioecious angiosperms: A reassessment? No, not yet? *American Journal of Botany* 81(4): 456-460.
- BELL, G. 1985. On the function of flowers. *Proceedings of the Royal Society of London B, Biological Sciences* 224: 223-265.
- BUCHMANN, S. L. E G. P. NABHAN. 1996. The forgotten pollinators. Washington: Shearwater books.
- BULMER, M. G. AND P. D. TAYLOR. 1980. Dispersal and sex ratio. *Nature (London)* 284: 448-449.
- CAMPBELL, D.R. 1985. Pollinator sharing and seed set of *Stellaria pulbera*: Competition for pollination. *Ecology* 66(2): 544-553.
- CHARLESWORTH, D. AND B. CHARLESWORTH. 1981. Allocation of resources to male and female functions in hermaphrodites. *Biological Journal of The Linnean Society* 15: 57-74.

- Capítulo IV – A evolução da biomassa floral e a seleção sexual em angiospermas tropicais e extratropicais

CHARLESWORTH, D. AND B. CHARLESWORTH. 1987. The effect of investment in attractive structures on allocation to male and female functions in plants. *Evolution* 41: 948-968.

CHARLESWORTH, D. AND M. T. MORGAN. 1991. Allocation of resources to sex functions in flowering plants. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B* 91-102.

CHARNOV, E. L. 1979. Simultaneous hermaphroditism and sexual selection. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA* 76:2480-2484.

CHARNOV, E. L. 1982. *The theory of sex allocation*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey.

CRUDEN, R. W. AND D. L. LYON. 1985. Patterns of biomass allocation to male and female functions in plants with different mating systems. *Oecologia* 66: 299-306.

CRUDEN, R.W., S. M. HERMANN AND S. PETERSON. 1983. Patterns of nectar production and plant-pollinator. *In* Bentley, B. and T, Elias [ed.] *The biology of nectarines*, 80-125. New York: Columbia University Press.

CRUDEN, R. W. 1977. Pollen-ovule ratios: a conservative indicator of breeding systems in flowering plants. *Evolution* 31: 32 – 46.

CRUDEN, R. W. 2000. Pollen grains: Why so many? *Plant Systematics and Evolution* 222: 142-165.

Dafni, A. 1992. Functional floral morphology and phenology. p.1-23. *In*: A. Dafni, D. Rickwood & B D Hames (eds.) *The Practical Approach Series*. Oxford University Press, Oxford.

- Capítulo IV – A evolução da biomassa floral e a seleção sexual em angiospermas tropicais e extratropicais

Dafni, A. 1992a. Advertisement in flowers. In: Dafni A, Rickwood D, Hames BD, eds. The Practical Approach Series. Oxford: Oxford University Press.

Dafni, A. 1992b. Rewards in flowers. In: Dafni A, Rickwood D, Hames BD, eds. The Practical Approach Series. Oxford: Oxford University Press.

DARWIN, C. 1871. The descent of man and selection in relation to Sex. 1st ed. Murray, London.

ENDRESS, P. K. 1994. Diversity and Evolutionary Biology of Tropical Flowers. 1st ed. Cambridge University Press.

FAEGRI, K. E L. VAN DER PIJL. 1979. *The Principles of Pollination Ecology* 3rd ed., Oxford: Pergamon Press.

GOMÉZ, J. M.; J. BOSCH; F. PERFECTTI; J. D. FERNANDÉZ; M. ABDELAZIZ E J. P. M. CAMACHO. 2008. Association between floral traits and rewards in *Erysimum mediohipanicum* (Brassicaceae). *Annals of Botany* 101:1413-1420.

HAMILTON, W. D. E M. ZUK. 1982. Heritable true fitness and bright birds: a role for parasites? *Science* 218 (22 october): 384-387.

HOWE, H. F. E L. C. WESTLEY. 1988. Ecological relationships of plants and Animal. Oxford: Oxford University Press.

JÜRGENS, A., T. WITT AND G. GOTTSBERGER. 2002. Pollen grain numbers, ovule numbers and pollen-ovule ratios in Caryophylloideae: correlation with breeding system, pollination, life form, style number, and sexual system. *Sex Plant Reproduction* 14: 279-289.

- Capítulo IV – A evolução da biomassa floral e a seleção sexual em angiospermas tropicais e extratropicais

- KATO, M. 1996. Plant-pollinator interactions in the understory of a lowland mixed dipterocarp forest in Sarawak. *American Journal of Botany* 83(6): 732-743.
- LLOYD, D. G. AND C. J. WEBB. 1977. Secondary Sex characters in plants. *Botanical Review* 43: 177-216.
- LLOYD, D. G. 1979. Parental strategies of angiosperms. *New Zeland Journal of Botany* 17: 595-606.
- LOVETT DOUST, J. E L. LOVETT DOUST. 1988. *Plant Reproductive Ecology – Patterns and Strategies*. Oxford University Press, New York.
- MOLLER, A. P. AND M. ERIKSSON. 1995. Pollinator preference for symmetrical flowers and sexual selection in plants. *Oikos* 73: 15-22.
- MANI, M. S E J. M. SARAVANAN. 1999. *Pollination Ecology and Evolution in Compositae (ASTERACEAE)*. Science Publishers. Inc.
- MARSHALL, D. L. AND M. W. FOLSOM. 1991. Mate choice in plants: an anatomical to population perspective. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 22: 37-63.
- MENZEL, R. E A. SHMIDDA. 1993. The ecology of flowers colours and the natural colour vision of insect pollinators: The Israel flora as a study case. *Biological Review*. 68: 81-120
- MORIN, P. J. 1999. *Community Ecology*. Massachusetts: Blackwell Science.
- NIKLAS, K. J. 1993. The allometry of plant reproductive biomass and stem diameter. *American Journal of Botany* 80(4): 461-467.

- Capítulo IV – A evolução da biomassa floral e a seleção sexual em angiospermas tropicais e extratropicais

OPLER, P. A. 1983. Nectar production in a Tropical Ecosystem. *In* Bentley, B. and T, Elias [ed.] The biology of nectarines, 30-79. New York: Columbia University Press.

QUELLER, D. C. 1984. Pollen-ovule ratios and hermaphrodite sexual allocation strategies. *Evolution*: 38:1148-1151.

SILVEIRA, C. L. 2003. Evolução de biomassa floral em angiospermas. Dissertação de Mestrado. Universidade do Vale do Rio dos Sinos. 80p.

SIEMENS, D. H. E B. A. ROY. 2005. Tests for parasite-mediated frequency-dependent selection in natural populations of an asexual species. *Evolutionary Ecology* 19: 321-338.

SLAUSON, L. A. 2000. Pollination biology of two chiropterophilous agaves in Arizona. *American Journal of Botany* 87(6): 825-836.

SLETVOLD, N E J. M. GRINDELAND. 2008. Floral biology increases with inflorescence size and local plant density in *Digitalis purpurea*. *Acta Ecologia* 34:21-25.

STANTON, M. L. E R. E. PRESTON. 1988. Ecological consequences and phenotypic correlates of petal size variation in wild radish, *Raphanus sativus* (Brassicaceae). *American Journal of Botany* 75 (4): 528-539.

SUTHERLAND, S. 1986. Patterns of fruit-set hat controls fruit-flowers ratios in plants? *Evolution* 40: 117-128.

WIENS, D. 1984. Ovule survivorship, brood size, life history, breeding systems, and reproductive success in plants. *Oecologia*.64:47-53.

WILLSON, M. F. 1979. Sexual selection in plants. *American Naturalist* 113: 777-790.

- Capítulo IV – A evolução da biomassa floral e a seleção sexual em angiospermas tropicais e extratropicais

WILLSON, M. F. 1986. Behavioural ecology of plant reproduction. *Pollination* 86: 15-24.

WILLSON, M. F. 1994. Sexual selection in plants: prespective and overview. *The American Naturalist* 144 (suppl.): S13 – S39.

WINSOR, J. A.; S. PERETZ E A. G. STEPHENSON. 2000. Pollen competition in a natural population of *Curcubita foetidissima* (Cucurbitaceae). *Americam Journal of Botany* 87(4): 527-532.

YOUNG, H. J. E M. L. STANTON. 1990. Influence of environmental quality on pollen competitive anility in wild radish. *Science* 248 (4963): 1631-1633.

Capítulo V

Relações entre Filogenia e as Características Vegetativas e Reprodutivas na modulação da alocação de biomassa em Angiospermas

RESUMO

Ao avaliar a variação de uma dada característica relacionada à outra em estudos interespecíficos, parte desta variação pode estar correlacionada a atributos ecológicos, parte com as ligações filogenéticas e parte com atributos morfométricos. O método filogenético comparativo é uma ferramenta central na investigação de padrões de associações ecológicas, padrões e processos da evolução biológica, que poderiam ser mascarados por simples comparações entre espécies através de regressões lineares simples e correlações. O objetivo deste capítulo é analisar se as relações obtidas através das análises de regressão linear entre características vegetativas e reprodutivas de 80 espécies de angiospermas subtropicais do sul do Brasil e a alocação de biomassa total da flor são dependentes das ligações filogenéticas entre as espécies. Para a análise filogenética foi utilizado o programa Phylo. As análises de regressão filogenética mostraram que a forma de vida, altura máxima da planta, biomassa foliar, área foliar, número de flores, cor e diâmetro da corola, vetor polinizador, agente dispersor de sementes, biomassa da corola, do androceu, do gineceu e do cálice participam do processo de modulação da alocação de recursos em biomassa floral independentemente das ligações filogenéticas das espécies. Os resultados evidenciam a busca por diferentes estratégias florais, com o intuito de aumentar a diversidade genética, ressaltando a necessidade de teorias que permitam uma síntese da relação entre estratégias vegetativas e reprodutivas nas angiospermas.

Palavras-chave: Regressão filogenética, Seleção sexual em plantas, Características florais.

ABSTRACT

In evaluating the variation of a characteristic related to another in interspecific studies, part of this variation can be correlated with ecological attributes, part with phylogenetic and part with morphometric attributes. The comparative phylogenetic method is a central tool in the investigation of patterns of ecological associations, patterns and processes of biological evolution, which could be masked by simple comparisons between species using linear regressions and correlations. The aim of this chapter is to examine whether the ratios obtained through linear regression analysis between vegetative and reproductive features of 80 species of subtropical angiosperms of south of Brasil and the allocation of total flower biomass are dependent on the phylogenetic links between species. For phylogenetic analysis was used the “Phylo” program. The phylogenetic regression analysis showed that life-form, maximum height of the plant, leaf biomass, leaf area, number of flowers, corolla color and diameter, pollinator, seed dispersers, biomass of the corolla, androecium, gynoecium and calyx participate in the modulation process of resource allocation in flower biomass irrespective of species phylogenetic. The results make evident the search for different floral strategies, in order to increase genetic diversity, highlighting the need for theories to summarize the relationship between vegetative and reproductive strategies in angiosperms.

Keywords: Phylogenetic regression, Sexual selection in plants, Floral traits.

INTRODUÇÃO

Ao avaliar a variação de uma dada característica em relação à outra em estudos interespecíficos, parte desta variação pode ser em função de atributos ecológicos, parte relacionada com as ligações filogenéticas e parte com atributos morfométricos. Um dos tópicos fundamentais na biologia evolutiva é a maneira na qual a evolução de diferentes características são correlacionadas com a linhagem filogenética (Ridley, 1983; Felsenstein, 1985; Harvey e Pagel, 1991; Garland et al., 1992). A influência da filogenia na variação de uma característica poder ser avaliada através de vários métodos comparativos (Harvey e Mace, 1982; Felsenstein, 1985; Burt, 1989; Grafen, 1989; Mazer, 1990; Harvey e Pagel, 1991; Westoby et al., 1995).

O método filogenético comparativo é uma ferramenta central na investigação de padrões de associações ecológicas, padrões e processos da evolução biológica, que poderiam ser mascarados por simples comparações entre espécies através de regressões lineares simples e correlações (Burt, 1989; Freckleton et al., 2002; Adams, 2008). Nos últimos 20 anos houve um crescimento no número de estudos usando uma abordagem comparativa para avaliar a prevalência de modelos gerais em grandes bancos de dados (Felsenstein, 1985) e para inferências a partir destes modelos (Diniz Filho, 2000). Estes bancos de dados compilam relações entre espécies, comunidades ou ecossistemas, e contém os resultados para um grupo de estudos individuais ou resultados de uma única análise.

Métodos comparativos filogenéticos foram muito usados para controlar a falta de independência estatística entre as espécies (Felsenstein, 1985; Grafen, 1989; Pagel e Harvey, 1989; Harvey e Pagel, 1991; Garland et al., 1992), sendo este um problema fundamental em face de qualquer análise comparativa interespecífica. Estudos

comparativos de relações entre dois fenótipos, ou entre um fenótipo e um ambiente, são freqüentemente conduzidos por um método estatístico inválido (Felsenstein, 1985). Numerosos métodos têm sido criados para resolver este problema (Harvey e Pagel, 1991; Miles e Dunham, 1993; Martins, 1996; Martins et al., 2002).

Dentre os métodos mais utilizados, destaca-se o método de contrastes filogenéticos independentes de Felsenstein (1985), para corrigir a falta de independência estatística (Diniz Filho, 2000). Porém, três tipos de informação são requeridos para se usar este método: 1) dados para duas ou mais características fenotípicas para uma série de espécies; 2) as relações cladísticas entre estas espécies; 3) comprimento dos ramos filogenéticos, sendo este último o que mais preocupa os biólogos evolutivos pela grande falta de informação nos mais variados grupos taxonômicos. Como alternativa para análise filogenética comparativa têm-se o teste de randomização descrito por Grafen e Ridley (1995), em que não se faz necessário uma filogenia resolvida.

A correção filogenética é um ajuste para remoção de erros. Em um banco de dados de estudos comparativos temos dados de variáveis ecológicas e de variáveis relacionadas a ligação filogenética entre as espécies. Análises filogenéticas e ecológicas devem ser apresentadas juntas, sempre que possível, e como interpretações complementares, não mutuamente como explicação exclusiva na variação de características (Westoby et al. 1995; Blackcum e Gastón, 1998; Schuter, 2000; Freckleton et al., 2002).

A análise de dados com uma abordagem filogenética pode rever padrões de associações de características ecológicas que poderiam ser mascaradas por simples comparações entre espécies (Freckleton et al., 2002). A variação correlacionada com filogenia quantifica a força de associação com características que são filogeneticamente

conservativas, mas não explicitamente incluídas como variáveis medidas. A variação correlacionada com ecologia quantifica o grau no qual a co-variação entre as características estudadas emergiram repetidamente dentro de diferentes linhagens. Por fim, a variação correlacionada tanto com filogenia quanto com ecologia indica o grau no qual a variável em questão é associada com um conjunto filogeneticamente conservativo de características ecológicas (Westoby et al., 1995).

O objetivo deste capítulo é analisar se as relações obtidas através das análises de regressão linear entre características vegetativas e reprodutivas de 80 espécies de angiospermas subtropicais do sul do Brasil e a alocação de biomassa total da flor são dependentes das ligações filogenéticas entre as espécies.

METODOLOGIA

Banco de dados:

O banco de dados utilizado neste estudo é composto por informações morfológicas e ecológicas de 80 espécies de angiospermas extratropicais do sul do Brasil, distribuídas em 57 gêneros, 37 famílias e 20 ordens (Silveira, 2003). Dentre as variáveis disponíveis, foram utilizadas as informações correspondentes a: Características Vegetativas (CV) – hábito (árvore, arbusto, erva, trepadeira), altura máxima da planta (em metros), área foliar (em milímetros quadrados), biomassa foliar (em gramas), área específica da folha (mm/g), número de folhas (≤ 4 , ≤ 16 , ≤ 256 , ≤ 1024 , ≤ 4096 e ≤ 16384); Características Reprodutivas (CR) – cor da corola (vermelha, lilás, amarela, branca), vetor polinizador (invertebrados, generalistas, vertebrados, autopolinização), forma da flor (tubo, aberta, goela, funil, assimétrica), número de flores (≤ 4 , ≤ 16 , ≤ 256 , ≤ 1024 , ≤ 4096 e ≤ 16384),

dispersor de sementes (animais, vento, generalistas e autodispersão), diâmetro da corola, biomassa da corola, do androceu, do gineceu e do cálice (Tabela 1).

Preparação do banco de dados:

Antes de analisar a dependência filogenética das relações entre as características informadas no banco de dados e a alocação de biomassa floral, as informações de todas as características contínuas sofreram transformações logarítmicas, preenchendo as premissas de normalidade para análises estatísticas paramétricas.

A partir das informações taxonômicas para o banco de dados, montou-se uma filogenia para as espécies, com base nas informações disponibilizadas pelo “Angiosperm Phylogeny Group” (APG, 2006), no site <http://www.mobot.org/mobot/research/apweb/>. Cada espécie considerada no trabalho foi unida a outra por similaridade às filogenias resolvidas em nível de família, disponibilizadas pelo APG, sem levar em consideração o comprimento dos ramos da filogenia proposta.

Depois de montada a árvore filogenética para as espécies, criou-se um arquivo codificado, numerando-se os nós de ligação entre as espécies na filogenia. Após numerar cada espécie, em ordem crescente, no desenho da árvore, cada nó superior recebeu um número, grupo a grupo, seguindo a seqüência numérica natural (Figura 1). Por fim, a raiz da árvore recebe o maior valor numérico. Este arquivo é constituído apenas por números.

Regressão Filogenética:

O método escolhido para a análise de regressão filogenética foi o programa desenvolvido por Alan Grafen (1989), denominado “Phylo”. Este programa é disponibilizado gratuitamente no site do autor (<http://users.ox.ac.uk/~grafen/>), em duas versões: uma para o pacote estatístico SAS e outra para rodar no GLIM. A utilizada neste

trabalho foi a versão para o SAS. Todos os detalhes de instalação, programação e execução estão disponíveis em um manual do usuário, no mesmo site.

No output das relações entre variáveis denominadas “teste” e a variável denominada “y”, o programa, além dos valores do teste estatístico realizado (F – teste, P – probabilidade, α - coeficiente linear, β - coeficiente de regressão e g.l. – graus de liberdade), exibe uma série de tabelas com os valores das somas dos quadrados do erro, soma dos quadrados total e contrastes filogenéticos.

Tabela 1- Relação entre a biomassa floral e as características vegetativas (CV) e reprodutivas (CR) nas 80 espécies do estudo (Silveira, 2003). Tipo – categórica (Cat.) e contínua (Cont.); g.l. – graus de liberdade; α - coeficiente linear; β – coeficiente angular; EP – erro padrão; r^2 – coeficiente de determinação; F – teste estatístico; P – probabilidade.

Características	Categoria	Tipo	g.l.	α	β (EP)	r^2	F	P
Altura máxima	CV	Cont.	1,78	-2.046	0.508 (0.098)	0.258	27.106	0.001
Forma de vida	CV	Cat.	1,78	---	---	0.063	5.246	0.025
Número de Folhas	CV	Cont.	1,78	-2.489	0.193 (0.076)	0.077	6.471	0.013
Biomassa foliar	CV	Cont.	1,78	-1.432	0.464 (0.088)	0.264	27.964	0.001
Área foliar	CV	Cont.	1,78	-3.015	0.324 (0.075)	0.192	18.593	0.001
SLA	CV	Cont.	1,78	-2.458	0.099 (0.211)	0.003	0.220	0.641
Número de flores	CR	Cont.	1,78	-2.441	0.230 (0.084)	0.088	7.497	0.008
Diâmetro da corola	CR	Cont.	1,78	-3.873	1.434 (0.147)	0.550	95.147	0.001
Cor da flor	CR	Cat.	3,76	---	---	0.111	3.150	0.030
Vetor polinizador	CR	Cat.	2,77	---	---	0.141	6.336	0.003
Forma da flor	CR	Cat.	1,78	---	---	0.001	0.008	0.929
Dispersão de sementes	CR	Cat.	3,76	---	---	0.157	4.709	0.005

Análise de contrastes:

Para a análise de contrastes filogenéticos resultantes de cada regressão entre uma variável “teste” e uma variável “y” foram utilizadas análises de regressão linear, com os dados absolutos utilizando o pacote estatístico SYSTAT. Seguindo predições para este nível de análise de contrastes filogenéticos, apenas as relações de características contínuas foram incluídas nesta etapa.

RESULTADOS

As análises de regressão filogenética mostraram que a maioria das características analisadas influencia na alocação de recursos em biomassa floral independentemente das ligações filogenéticas das espécies. Esta informação não se confirmou no caso das relações envolvendo a forma da flor, o número de folhas e a área específica da folha.

No conjunto das CV as variáveis relacionadas ao porte da planta como: forma de vida ($F_{[4,49]}=2.6509$, $P=0.04$, $R^2=0.24$) e altura máxima da planta ($F_{[1,52]}=28.8680$, $P<0.001$, $R^2=0.61$); e relacionadas a aspectos foliares, como: área foliar ($F_{[1,52]}=17.7931$, $P<0.001$, $R^2=0.66$) e biomassa foliar ($F_{[1,52]}=23.2337$, $P<0.001$); influenciam a alocação de biomassa floral de forma independente da ligação filogenética das espécies (Tabela 2).

Dentre as CR, as variáveis mais relacionadas à atração de polinizadores e visitantes florais, como o número de flores ($F_{[1,52]}=5.18669$, $P=0.03$, $R^2=0.37$), cor da corola ($F_{[3,50]}=2.72399$, $P=0.05$, $R^2=0.30$), diâmetro da corola ($F_{[1,52]}=70.6757$, $P<0.001$, $R^2=0.26$), vetor polinizador ($F_{[2,54]}=4.86716$, $P=0.01$, $R^2=0.27$) e forma de dispersão de sementes ($F_{[3,50]}=2.80261$, $P=0.05$, $R^2=0.30$) foram as que se mostraram independentes da ligação filogenética entre as espécies ao influenciarem na alocação da biomassa floral (Tabela 3).

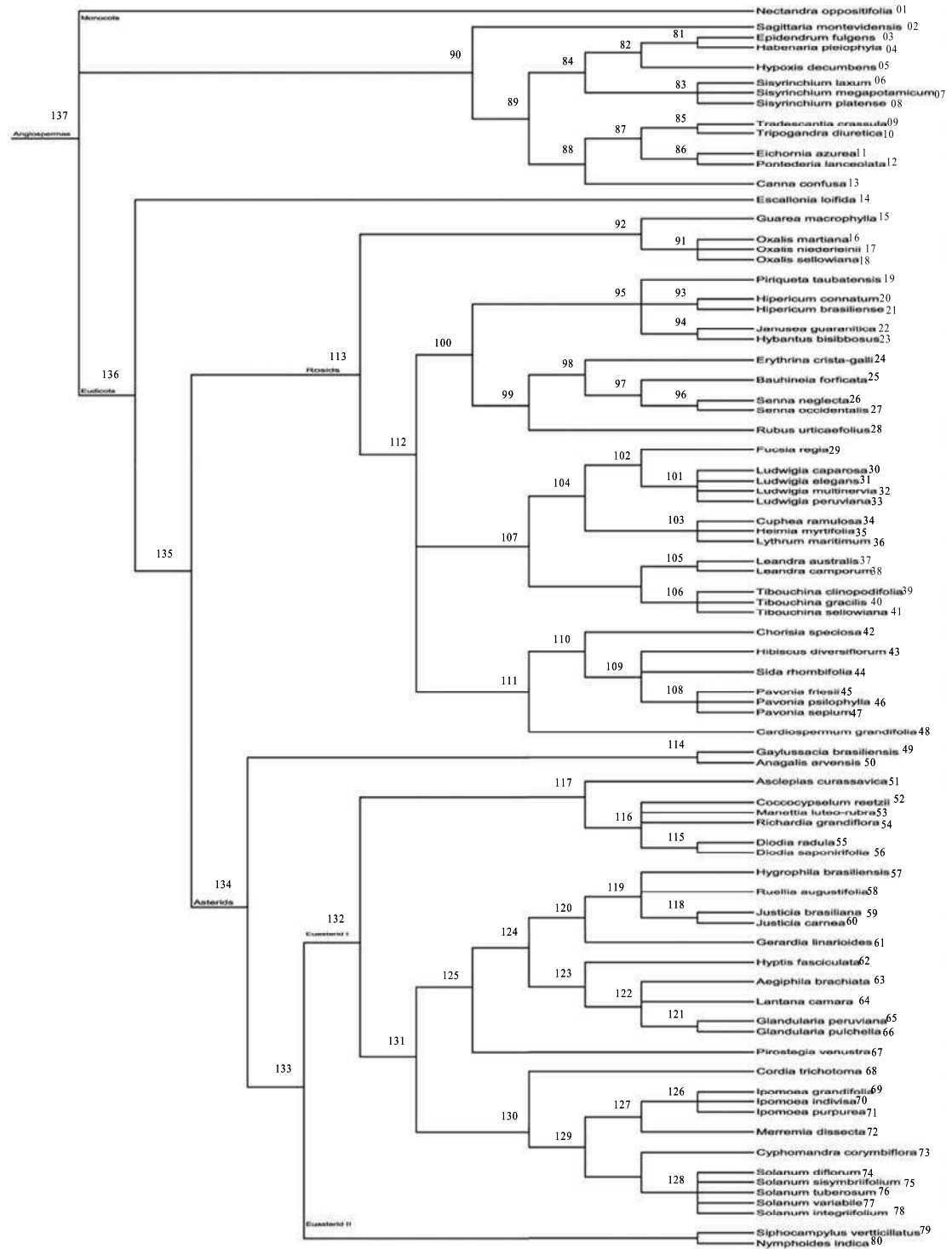


Figura 1 – Árvore filogenética gerada para as espécies do estudo, com base nas informações para as relações filogenéticas entre as espécies, disponíveis pelo Angiosperm Phylogeny Group. Os números representam o valor arbitrário dos nós de ligação entre as espécies.

Tabela 2 – Regressões filogenéticas entre seis características vegetativas e a alocação de biomassa total das flores para 80 espécies subtropicais sul (Silveira, 2003). Tipo de variável – categórica ou contínua; g.l. – graus de liberdade; α – coeficiente linear; β – coeficiente angular; F – teste estatístico; P – probabilidade; R^2 – coeficiente de determinação;

Característica	Tipo	g.l.	α	β	F	P	R^2
Forma de vida	Categórica	4,49	-1.6169	-----	2.65091	0.04	0.24
Altura máxima	Contínua	1,52	-2.1702	0.5513	28.8680	<0.001	0.61
Número de folhas	Categórica	1,52	-2.3413	0.1222	2.2235	0.141	0.32
Área foliar	Contínua	1,52	-3.0584	0.3177	17.7931	<0.001	0.66
Área específica da folha	Contínua	1,52	-2.5979	0.1276	0.40340	0.53	0.04
Biomassa foliar	Contínua	1,52	-1.5254	0.4502	23.2337	<0.001	***

***- resultado não fornecido pela análise.

As relações entre a alocação de biomassa de cada parte floral e a alocação de biomassa floral total mostram independência filogenética para todas as variáveis analisadas (Tabela 4). Os padrões de alocação para androceu ($F_{[1,52]}=418.8374$, $P<0.001$, $R^2=0.88$) e cálice ($F_{[1,52]}=417.5739$, $P<0.001$, $R^2=0.92$) tenderam a ser proporcional à biomassa total da flor, enquanto que para a corola ($F_{[1,52]}=671.1774$, $P<0.001$, $R^2=0.88$) a alocação de biomassa tende a ser mais que proporcional à biomassa total da flor. Para o gineceu ($F_{[1,52]}=153.8461$, $P<0.001$, $R^2=0.66$), o padrão de alocação tendeu ser menos que o proporcional em relação à biomassa total da flor.

Tabela 3 – Regressões filogenéticas entre seis características reprodutivas e a alocação de biomassa total das flores para 80 espécies extratropicais sul (Silveira, 2003). g.l. – graus de liberdade; α – coeficiente linear; β – coeficiente angular; F – teste estatístico; P – probabilidade; R^2 – coeficiente de determinação;

Característica	Tipo	g.l.	α	β	F	P	R^2
Cor da corola	Categórica	3,50	-1.76183	-----	2.72399	0.05	0.30
Vetor polinizador	Categórica	2,54	-1.7297	-----	4.86716	0.01	0.27
Forma da flor	Categórica	1,52	-1.9786	-----	0.44231	0.51	0.49
Dispersão e sementes	Categórica	3,50	-2.3435	-----	2.80261	0.05	0.30
Número de flores	Contínua	1,52	-2.4092	0.1957	5.18669	0.03	0.37
Diâmetro da corola	Contínua	1,52	-3.7223	1.3316	70.6757	<0.001	0.26

As análises dos contrastes filogenéticos corroboram a independência filogenética nas relações de sete das dez variáveis analisadas em relação à alocação de biomassa da flor (Tabela 5). Os contrastes filogenéticos da relação entre altura máxima da planta e alocação

em biomassa total se mostraram marginalmente significativos, possibilitando inferir independência filogenética também nesta relação.

Tabela 4 – Regressões filogenéticas entre a alocação de biomassa total das flores e a alocação de biomassa em cada estrutura floral, para 80 espécies subtropicais sul (Silveira, 2003). g.l. – graus de liberdade; α - coeficiente linear; β – coeficiente angular; F – teste estatístico; P – probabilidade; R^2 – coeficiente de determinação;

Característica	g.l.	α	β	F	P	R^2
Gineceu	1,52	-1.4336	0.7376	153.8461	<0.001	0.66
Androceu	1,52	-0.7606	1.0151	418.8374	<0.001	0.88
Corola	1,52	-0.2389	1.0945	671.1774	<0.001	0.88
Cálice	1,52	-0.7573	0.9387	417.5739	<0.001	0.92

DISCUSSÃO

A regressão filogenética facilita o teste de hipóteses em modelos lineares para dados comparativos com informações incompletas sobre a filogenia das espécies estudadas (Grafen, 1989; 1990). Ao utilizar a idéia de Ridley, na qual cada radiação da filogenia deve contribuir como um ponto independente para a análise final, Grafen (1990), classifica isto como o “princípio da radiação” e torna a regressão filogenética única e tão satisfatória quando o método proposto por Felsenstein (1985).

Conforme Westoby et al. (1995), informações de relações ecológicas devem ser acompanhadas por relações filogenéticas e por correlações entre variáveis para que se possa fazer inferências sobre os resultados encontrados. Vários estudos, nas mais diversas áreas, têm unido informações ecológicas e filogenéticas para estabelecer um padrão e responder questões de cunho evolutivo e de interações entre organismos (Westoby et al. 1995; Tôrres e Diniz-Filho, 2004; Sjöstrom e Gross, 2006; Bolmgren e Cowan, 2008; Revell, 2009).

Características Vegetativas

O fato de características intrinsecamente relacionadas ao porte da planta, como forma de vida e altura máxima, juntamente com a área foliar e a biomassa foliar, apresentar uma relação com a alocação de biomassa em flor independentemente da ligação filogenética entre as espécies, confirma a modulação ecológica por características vegetativas no processo evolutivo de seleção sexual. De maneira geral, plantas de grande porte possuem flores maiores que as de pequeno porte e, normalmente, apresentam maior display floral e os indivíduos estão mais distantes uns dos outros.

Este gasto energético pode ser reflexo de competição por polinizadores e por maior fluxo gênico na população, na busca pela reprodução cruzada. Flores grandes sinalizam recursos abundantes para os polinizadores e facilitam o acesso de grande número de visitantes florais (Cruden E Lyon, 1985; Bawa, 1994; Cruden, 2000; Slauson, 2000; Jürgens et al., 2002). Este investimento maior em biomassa floral de plantas de grande porte e maior distância entre os indivíduos estaria privilegiando vetores polinizadores capazes de percorrer maiores distâncias como aves, morcegos e grandes abelhas (Dafni, 1992; Andersson, 1994; Cruden, 2000).

Tabela 5 – Regressões lineares dos contrastes filogenéticos encontrados nas relações de regressão filogenética para todas as variáveis das 80 espécies extratropicais sul. g.l. – graus de liberdade; α – coeficiente linear; β – coeficiente angular; F – teste estatístico; P – probabilidade; R^2 – coeficiente de determinação;

Característica	g.l.	α	β	F	P	R^2
Altura máxima	27,25	0.483	-----**	1.789	0.07*	0.66
Área foliar	1,51	0.586	0.144	3.863	0.05	0.07
Área específica da folha	1,51	0.646	0.092	0.278	0.60	0.005
Biomassa foliar	1,51	0.568	0.196	4.956	0.03	0.09
Número de flores	1,51	0.650	-0.008	0.011	0.92	0.001
Diâmetro da corola	1,51	0.444	0.820	24.044	<0.001	0.32
Gineceu	1,51	0.283	0.548	43.239	<0.001	0.46
Androceu	1,51	0.196	0.857	132.976	<0.001	0.72
Corola	1,51	0.062	1.041	209.694	<0.001	0.80
Cálice	1,51	0.242	0.752	142.842	<0.001	0.74

*- resultado marginalmente significativo. ** - resultado não fornecido na análise.

Silveira (2003) encontrou relações positivas entre o número de folhas, biomassa foliar, área específica da folha e área foliar e a biomassa floral. Nesta re-análise dos dados, utilizando a regressão filogenética, a biomassa foliar e a área foliar apresentaram uma relação mais ecológica do que filogenética com a biomassa floral. Enquanto que o número de flores e a área específica da folha mostraram relações com a biomassa floral mais relacionadas a filogenia e a correlações entre as variáveis medidas. Esta informação havia sido constatada por Silveira (2003), quando verificou forte relação entre característica foliares e a biomassa floral, controlada pela altura da planta.

O que vários trabalhos (Midley e Bond, 1989; Niklas, 1993; Thomas, 1996; Thiele et al., 2009) constataram ecologicamente, através de relações e buscas por *trade-offs* entre características vegetativas e reprodutivas das plantas, agora recebe mais uma informação com base filogenética. Isto evidencia influência destas características na otimização das estratégias das plantas, impondo limites ao desenvolvimento de estratégias ótimas globais (Gould e Lewontin, 1979), em que, pressões seletivas impostas a determinadas estratégias refletem em modificações morfológicas na planta.

Características reprodutivas

A análise de regressão filogenética nos leva a inferir que a competição por polinizadores diversos é uma das principais forças seletivas responsáveis pelas variadas adaptações florais. Esta pressão seletiva aumenta significativamente a alocação de recursos em biomassa floral e em características morfológicas qualitativas, como a cor da corola, quantitativas, como o número de flores (Faegri e van der Pijl, 1979; Campbel, 1985; Howe e Westley, 1988; Møller e Eriksson, 1995; Mani e Saravanan, 1999; Morin, 1999; Winsor

et al. 2000), e aumenta o potencial de atração de vários e numerosos polinizadores. (Opler, 1983; Dafni, 1992b; Andersson, 1994).

Os padrões encontrados na análise de regressão filogenética corroboram os encontrados por Silveira (2003) com regressões lineares normais. Aqui se constata, de uma forma mais conclusiva, que flores com maior biomassa tendem a ter corolas avermelhadas, sendo estas com maior diâmetro, além de serem polinizadas e terem suas sementes dispersas preferencialmente por aves e outros vertebrados (Silveira, 2003), visualmente orientados que necessitam localizar o recurso a grandes distâncias (Willson, 1994). Toda esta estratégia de atratividade acaba favorecendo o aumento do fluxo gênico das populações, visando maior sucesso na reprodução cruzada (Cruden 1977; Cruden e Lyon, 1985; Anderson, 1994).

O fato de a forma da flor não ter se mostrado significativamente independente da filogenia, leva a crer que esta característica esteja correlacionada mais diretamente ao vetor polinizador do que à biomassa floral. A forma da flor é um dos atributos básicos das síndromes de polinização e utilizado como referência primordial na identificação de um possível vetor polinizador em abordagens iniciais de estudos em biologia reprodutiva de plantas.

Como destacado em capítulos anteriores desta tese a aptidão total de uma planta é dependente da contribuição das funções masculina e feminina (Lloyd e Webb, 1977; Charnov, 1979; 1982; Charlesworth e Morgan, 1991) e, por algumas vezes, se a otimização destas funções é desigual, a alocação de recursos em gineceu e androceu pode ser desigual também (Charnov, 1979; Charlesworth e Charlesworth, 1981). As análises de regressão linear destacam mais ainda a pressão exercida pela biomassa floral na alocação diferencial

em caracteres ligados a função masculina e feminina da flor, sugerindo que a força evolutiva atuante na modulação desta alocação diferencial seja comum dentro das angiospermas e não ligada diretamente a alguns grupos filogenéticos específicos.

Enquanto espécies que realizam autofecundação investem mais na função feminina da flor, espécies que realizam reprodução cruzada investem mais na função masculina e em atratividade, produzindo mais grãos de pólen (Cruden e Lyon, 1985; Jürgens et al., 2000) e corolas maiores (Charlesworth e Charlesworth, 1981; 1987; Silveira, 2003). Estes resultados confirmam a importância da corola como auxílio na função masculina da flor e na competição por polinizadores mais efetivos.

Em análises anteriores, Silveira (2003) evidenciou generalidade e independência, tanto biogeográfica quanto do sistema reprodutivo da planta e do vetor polinizador, na alocação de biomassa nas estruturas sexuais primárias e secundárias da flor. Com base nos resultados da análise de regressão filogenética, é sustentada a afirmação de Silveira (2003) de que a biomassa floral seria um índice quantitativo, com alta precisão, do grau de reprodução cruzada apresentado pelas espécies.

A seleção sexual é uma importante força na evolução das plantas (Willson, 1990, 1994), em que os polinizadores atuam como mediadores. Este processo pode desencadear dois efeitos: a competição entre machos (p. ex. espécies com maior competição entre machos apresentariam maior razão pólen/óvulo (Cruden, 1977)) e a escolha da fêmea (mecanismos de incompatibilidade genética, o tamanho do estilete e a evolução da sincarpia podem ser conseqüências do fenômeno da escolha da fêmea (Willson, 1994)), como sugerido por Darwin (1871), para o desenvolvimento de características sexuais secundárias.

Conforme visto, além da alocação em estruturas reprodutivas primárias da flor, a biomassa floral influencia na alocação em biomassa de caracteres sexuais secundários e sofre forte modulação por parte de características vegetativas e reprodutivas, mediada por polinizadores. Mas, por que este alto custo energético e grau competitivo para efetivar a reprodução cruzada?

Dentre as diversas teorias que visam explicar a existência da reprodução cruzada, a teoria sosigônica, proposta por Hamilton e Zuk (1982), seria a que satisfaz esta questão. A teoria sosigônica, com base na teoria da rainha vermelha, tenta explicar a origem da existência de caracteres sexuais secundários e por que organismos grandes e de maior longevidade se reproduzem através da reprodução cruzada, buscando parceiros com “bons genes”, ou seja, mais variados dos que a população local, visando diminuir a pressão de parasitismo.

Segundo Zahavi (1975), apenas indivíduos portadores de bons genótipos são capazes de arcar com os custos de características sexuais secundárias e ainda obter aumento em sua aptidão. Sendo para os machos uma maneira de sinalizar suas qualidades, com o objetivo de obter maior número de cópulas, e para as fêmeas uma maneira de reconhecer o parceiro mais adequado, economizando energia e obtendo mais nutrientes e tempo para a produção da prole.

A teoria sosigônica possui duas predições: 1) intra-específica – a preferência por parceiros sexuais é inversamente relacionada ao nível de prevalência de parasitas debilitantes, ou seja, quanto maior a prevalência de parasitas, menor a preferência sexual; 2) Interspecífica - espécies que apresentam traços de seleção sexual mais intensos são aquelas sujeitas a mais ataques por parasitas debilitantes, em outras palavras, quanto maior

a pressão dos parasitas, maior a intensidade de seleção sexual. Diversos estudos vêm sendo realizados para corroborar a teoria sosigônica, porém em plantas ainda nenhum foi realizado (Hamilton et al., 1990; Zuk et al., 1996; John, 1997; Rolff, 1998; Brandt et al., 2007)

Sendo as plantas organismos sésseis, nas quais a reprodução cruzada é realizada mediante a participação de um vetor polinizador, reconhecemos em diversas estratégias florais a forte influência da competição entre machos como mecanismo responsável pela evolução da biomassa floral, e uma busca cíclica para escapar de herbívoros que danificam suas estruturas e interferem negativamente na polinização (Parra-Tablas e Vargas, 2007; Vazquez et al. 2007; Sletvold e Grindeland, 2008; Toledo-Aceves e Swaine, 2008; Cogni e Futuyma, 2009; Gianolli et al. 2009; Schlumpberger et al. 2009; Vázquez et al. 2009).

Os resultados apresentados neste capítulo evidenciam a busca por diferentes estratégias florais, porém sempre procurando melhorar a aptidão reprodutiva da planta, alocando em biomassa com o intuito de aumentar a diversidade genética e ressaltam a necessidade de teorias adaptativas mais gerais que permitam uma síntese da relação entre estratégias vegetativas e reprodutivas para a alocação de recursos nas angiospermas.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ADAMS, D. C. 2008. Phylogenetic meta-analysis. *Evolution* 62 (3): 567-572.
- ANDERSSON M. 1994. Sexual selection in Plants. In: M. Andersson. Sexual selection. Princeton University Press, Princeton, New Jersey, 1994.
- BAWA, K. S. 1994. Pollinators of tropical dioecious angiosperms: A reassessment? No, not yet? *American Journal of Botany* 81(4): 456-460.

- BOLMGREN, K. e P. D. COWAN. 2008. Time-size tradeoffs: a phylogenetic comparative study of flowering time, plant height and seed mass in a north-temperate flora. *Oikos* 117: 424-429.
- BRANDT, M., B. FISCHER-BLASS, J. HEINZE AND S. FOITZIK. 2007. Population structure and the co-evolution between social parasites and their hosts. *Molecular Ecology*, 16:2063-2078.
- BURT, A. 1989. Comparative methods using phylogenetically independent contrasts. *Oxford Surv. Evol. Biol.* 6: 33-53.
- CAMPBELL, D. R. 1985. Pollinator sharing and seed set of *Stellaria pulbera*: Competition for pollination. *Ecology* 66(2): 544-553.
- CHARLESWORTH D E B. CHARLESWORTH. 1981. Allocation of resources to male and female functions in hermaphrodites. *Biological Journal of The Linnean Society* 15: 57-74.
- CHARLESWORTH D E B. CHARLESWORTH. 1987. The effect of investment in attractive structures on allocation to male and female functions in plants. *Evolution* 41: 948-968.
- CHARLESWORTH D E M. T. MORGAN. 1991. Allocation of resources to sex functions in flowering plants. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B* 91-102.
- CHARNOV, E. L. 1979. Simultaneous hermaphroditism and sexual selection. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA* 76:2480-2484.
- CHARNOV, E. L. 1982. The theory of sex allocation. Princeton University Press, Princeton, New Jersey.
- COGNI, R. e D. J. FUTUYMA. 2009. Local adaptation in a plant herbivore interaction depends on the special scale. *Biological Journal of the Linnean Society* 97: 494-502.

- CRUDEN, R. W. 1977. Pollen-ovule ratios: a conservative indicator of breeding systems in flowering plants. *Evolution* 31: 32 – 46.
- CRUDEN, R. W. e D. L. LYON DL. 1985. Patterns of biomass allocation to male and female functions in plants with different mating systems. *Oecologia* 66: 299-306.
- CRUDEN, R. W. 2000. Pollen grains: Why so many? *Plant Systematics and Evolution* 222: 142-165.
- DAFNI, A. 1992. Functional floral morphology and phenology. p.1-23. In A. Dafni, D. Rickwood & B D Hames (eds.) The Practical Approach Series. Oxford University Press, Oxford.
- DAFNI, A. 1992b. Rewards in flowers. In: Dafni A, Rickwood D, Hames BD, eds. The Practical Approach Series. Oxford: Oxford University Press.
- DARWIN, C. 1871. The descent of man and selection in relation to Sex. 1st ed. Murray, London.
- DINIZ-FILHO, J. A. F. 2000. Métodos filogenéticos comparativos. Holos Editora. 120p. Ribeirão Preto, SP, Brasil.
- FAEGRI, K. E L., VAN DER PIJL. 1979. The Principles of Pollination Ecology 3rd ed., Oxford: Pergamon Press.
- FELSENSTEIN, J. 1985. Phylogenies and the comparative method. *The American Naturalist* 125 (1): 1-15.
- FRECKLETON, R. P., P. H. HARVEY E M. PAGEL. 2002. Phylogenetic analysis and comparative data: A test and review of evidence. *The American Naturalist* 160 (6) 712-726.

- GARLAND JR., T., P. H, HARVEY E A. R. IVES. 1992. Procedures for the analysis of comparative data using phylogenetically independent contrasts. *Syst. Biol.* 41 (1): 18-32.
- GIANOLLI, E., I. M. QUEZADA e L. H. SUARÉZ. 2009. Leaf damage decreases and constrains phenotypic plasticity to drought of a perennial herb. *Acta Oecologica* 35: 752-757.
- GOULD, S.J. E R. C. LEWONTIN. 1979. Spandrels of San-Marco and the Panglossian Paradigm - A Critique of the Adaptationist Program. *P ROY SOC LOND B BIO* 205 (1161): 581-598.
- GRAFEN, A. 1989. The Phylogenetic Regression. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London, Series B* 205: 581-598.
- Grafen, A. 1990. 'Biological signals as handicaps'. *Journal of theoretical Biology*, 144, 517-546.
- GRAFEN, A. E M. RIDLEY. 1995. Statistical testes for discrete cross-species data. *J. Theor. Biol.*
- HAMILTON, W. D. E M. ZUK. 1982. Heritable true fitness and bright birds: a role for parasites? *Science* 218 (22 october): 384-387.
- HAMILTON, W. D., R. AXELROD e R. TANESE. 1990. Sexual reproduction as an adaptation to resist parasites (A review). *Proc. Natl. Acad. Sci.* 87: 3566-3573.
- HARVEY, P. H. E G. MACE. 1982. Comparisons between taxa and adaptative trends: problems of methodology. *Current Problems in Sociobiology* (ed. King's College Sociobiology Group), pp. 343-361. Cambridge University Press, Cambridge.
- HARVEY, P. H. E M. D. PAGEL. The comparative method in evolutionary biology. Oxford University Press, Oxford.

- HOWE, H. F. E L. C. WESTLEY. 1988. Ecological relationships of plants and Animal. Oxford: Oxford University Press.
- JOHN, J. L. 1997. The Hamilton-Zuk theory and Initial test: An examination of some parasitological criticisms. *International Journal for Parasitology*, 27 (11): 1269-1288.
- JÜRGENS A, WITT T, GOTTSBERGER G. 2002. Pollen grain numbers, ovule numbers and pollen-ovule ratios in Caryophylloideae: correlation with breeding system, pollination, life form, style number, and sexual system. *Sex Plant Reproduction* 14: 279-289.
- LLOYD, D. G. E C. J. WEBB. 1977. Secondary Sex characters in plants. *Botanical Review* 43: 177-216.
- MOLLER, A .P. E M. ERIKSSON. 1995. Pollinator preference for symmetrical flowers and sexual selection in plants. *Oikos* 73: 15-22.
- MANI, M. S. E J. M. SARAVANAN. 1999. Pollination Ecology and Evolution in Compositae (ASTERACEAE). Science Publishers. Inc.
- MARTINS, E. P., J. A. F. DINIZ-FILHO E E. A. HOUSWORTH. 2002. Adaptive constraints and the phylogenetic comparative method: a computer simulation test. *Evolution* 56: 1-13.
- MARTINS, E. P. 1996. Conducting phylogenetic comparative studies when the phylogeny is not known, *Evolution* 50: 12-22.
- MAZER, S. J. E K. A. DAWSON. 2001. Size-dependent Sex allocation within flowers of the annual herb *Clarkia unguiculata* (Onagraceae): Ontogenetic and among-plant variation. *American Journal of Botany* 88(5): 819-831.
- MIDGLEY, J. E W. BOND. 1989. Leaf size and inflorescence size may be allometrically related traits. *Oecologia* 78: 427-429.

- MILES, D. B. E A. E. DUNHAM. 1993. Historical perspectives in ecology and evolutionary biology: the use of phylogenetic comparative analyses. *Annual Review of Ecology and Systematics* 24: 587-619.
- MORIN, P. J. 1999. Community Ecology. Massachusetts: Blackwell Science.
- NIKLAS, K. J. 1993. The allometry of plant reproductive biomass and stem diameter. *American Journal of Botany* 80(4): 461-467.
- OPLER, P. A. 1983. Nectar production in a Tropical Ecosystem. In Bentley B, Elias T, eds. The biology of nectaries Columbia University Press, New York, 1983, 251p.
- PAGEL, M. D. E P. H. HARVEY. 1989. Comparative methods for examining adaptation depend on evolutionary models. *Folia Primatol.* 53: 203-220.
- PARRA-TABLA, V. e VARGAS, C. F. 2007. Flowering synchrony and floral display size affect pollination success in a deceit-pollinated tropical orchid. *Acta Oecologica* 32: 26-35.
- REVELL, L. J. 2009. Size-correction and principal components for interspecific comparative studies. *Evolution* 63 (12): 3258-3268.
- Ridley, M. 1983. The explanation of organic diversity. Oxford, England: Oxford University Press.
- ROLFF, J. 1998. Parasite-mediated sexual selection: Parasitized non-choosy females do not slow down the process. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 44: 73-74.
- SCHLUMPBERGER, B. O., A. A. COCUCCI, M. MORÉ, A. N. SÉRSIC e R. A. RAGUSO. Extreme variation in floral characters and its consequences for pollinator attraction among populations of an Andean cactus. *Annals of Botany* 103: 1489-1500.

- SILVEIRA, C. L. 2003. Evolução da Biomassa Floral em Angiospermas. Dissertação de Mestrado, 80p. Universidade do Vale do Rio dos Sinos, São Leopoldo, Rio Grande do Sul, Brasil.
- SJOSTROM, A. e GROSS, C. L. 2006. Life-history characters and phylogeny are correlated with extinction risk in the Australia angiosperms. *Journal of Biogeography* 33: 271-290.
- SLAUSON, L. A. 2000. Pollination biology of two chiropterophilous agaves in Arizona. *American Journal of Botany* 87(6): 825-836.
- SLETVOLT, N. e J. M. GRINDELAND. 2008. Floral herbivory increases with inflorescence size and local plant density in *Digitalis purpurea*. *Acta Oecologica* 34: 21-25.
- THIELE, J; JORGENSEN, RB AND HAUSER, TP, 2009. Flowering does not decrease vegetative competitiveness of *Lolium perenne*. *Basic and Applied Ecology*, 10: 340-348.
- THOMAS, S. C. 1996. Reproductive allometry in Malaysian rain forest trees: biomechanics versus optimal allocation. *Evolutionary Ecology* 10: 517-530.
- TOLEDO-ACEVES, T. e M. D. SWAINE. 2008. Biomass allocation and photosynthetic responses of lianas and pioneer tree seedlings to light. *Acta Oecologica* 34:38-49.
- TÔRRES, N. M. e J. A. F. DINIZ-FILHO. 2004. Macroecologia de carnívoros do novo mundo (Mammalia): envelopes de restrição e análise de padrões filogenéticos. *Iheringia* 94 (2): 155-161.
- VÁZQUEZ, P. A., A. A. GREZ, R. O. BUSTAMANTE e J. A. SIMONETTI. 2007. Herbivory, foliar survival and shoot growth in fragmented populations of *Aristotelia chilensis*. *Acta Oecologica* 31: 48-53.

- VÁZQUEZ, D. P., N. BLUTHGEN, L. CAGNOLO e N. P. CHACOFF. 2009. Uniting pattern and process in plant-animal mutualistic network: a review. *Annals of Botany* 103: 1445-1457.
- WESTOBY, M., M. R. LEISHMAN e J. M. LORD. 1995. On misinterpreting the phylogenetic correction. *Journal of Ecology* 83: 531-534.
- WILLSON, M. F. 1994. Sexual selection in plants: perspective and overview. *The American Naturalist* 144 (suppl.): S13 – S39.
- WINSOR, J. A, S. PERETZ e A. G. STEPHENSON. 2000. Pollen competition in a natural population of *Curcubita foetidissima* (Cucurbitaceae). *American Journal of Botany* 87(4): 527-532.
- ZAHAVI, A. 1975. Mate selection: A selection for a handicap. *Journal of Theoretical Biology* 53: 205-214.
- ZUK, M., M. J. BRYANT, G. R. KOLLURO AND V. MIRMOVITCH. 1996. Trade-offs in Parasitology, Evolution and Behavior. *Parasitology today* 12 (2): 46-47.

Conclusões e considerações finais

Mais do que enfeites nas plantas, as flores representam a busca por diversidade genética no processo reprodutivo, intermediado por polinizadores. As mais diversas estratégias reprodutivas adotadas pelas espécies exprimem a grande pressão exercida pelos polinizadores durante este processo. Contudo, não só os polinizadores, diretamente, influenciam na diferenciação destas estratégias reprodutivas, mas também as características vegetativas e reprodutivas das plantas e as abióticas intervêm, em algum nível, na evolução destas estratégias.

Neste trabalho foi possível averiguar vários níveis de interferência destas características em relação à alocação de biomassa floral. Esta característica evidencia o investimento, em carbono, do grau de reprodução cruzada apresentado pelas espécies de angiospermas estudadas.

Assim, temos evidências da influência de características foliares na alocação de biomassa floral. Biomassa e dureza foliar são relacionadas com a defesa das plantas contra herbivoria. São conhecidos os efeitos da herbivoria na simetria floral e na realocação de recursos dentro da planta. Neste conjunto de angiospermas, quanto maior a biomassa e a dureza das ou folhas, maior é a alocação de biomassa em flor.

Em relação às características reprodutivas, o número de flores, a cor e o diâmetro da corola mostraram influência na alocação de biomassa em flor. Sendo estas características ligadas às síndromes de polinização e resultantes da interação animal/planta, é possível sugerir interferência direta no processo de polinização. Flores maiores teriam cores mais vibrantes e avermelhadas, seriam realmente maiores que flores de cor tendendo ao branco e apresentariam maior display floral, o que evidencia busca por polinizadores visualmente orientados, que percorrem maior distância em seus vôos e possibilitam maior fluxo gênico na população vegetal.

Características ambientais também parecem influenciar na alocação de biomassa em flor. É evidente a influencia da luminosidade e de diferentes biomas nesta alocação. Em ambientes com menos luminosidade disponível, como a mata atlântica, as espécies estudadas tendem a apresentar menor biomassa floral do que as flores das espécies do bioma cerrado, com maior disponibilidade de luz. Isso reflete um pouco da fisionomia vegetacional dos biomas estudados. No cerrado toda a fisionomia tende a ser de coloração parda, onde, para um polinizador visualmente orientado, uma flor maior e de coloração mais avermelhada acaba sendo preterida. Sendo, também, que os polinizadores possuem abrangência visual maior em áreas abertas do que em áreas mais fechadas. O fato da luminosidade apresentar relação com a alocação de biomassa floral pode ser uma projeção da correlação entre bioma e luminosidade.

Temos, também, a projeção mais global da alocação direta em caracteres reprodutivos primários e secundários da flor. É evidente a alocação diferencial entre as funções masculina e feminina da flor, na qual flores maiores seriam impulsionadas por pressão da função masculina a alocar mais biomassa em androceu, corola e grãos de pólen. Esta informação se mostrou padrão em todas as floras analisadas (extratropical sul, extratropical norte e tropical), havendo variação apenas na locação em gineceu e cálice, sempre para menos que o proporcional esperado. Fato que demonstra a importância do cálice na fase de botão floral, protegendo as estruturas de possíveis ataques de herbívoros e do gineceu em uma fase posterior ao da polinização, sendo fundamental na formação do fruto.

Nesta fase de polinização, flores com maior alocação de biomassa tendem a apresentar características facilitadoras a polinizadores visualmente orientados. Isto comprova a ação de processos de seleção sexual impulsionados pela função masculina da

flor, mediada por polinizadores, independentemente da flora a que a espécie de angiosperma pertença.

A regressão filogenética confirma que flores com maior biomassa parecem sofrer maior influência de polinizadores e parasitas ao desenvolverem flores maiores e mais atrativas. O fato de mostrar de forma significativa que, independentemente da ligação filogenética, as plantas respondem de maneira semelhante à pressão de seleção sexual exercida, evidencia mais ainda a importância das interações ecológicas no processo reprodutivo das angiospermas. O desenvolvimento de características sexuais secundárias mais caras em termos energéticos mostra a busca constante de algumas espécies por uma diversidade gênica maior.

Por possuir grande número de informações, os resultados obtidos nesta tese geram uma série de questionamentos: Seriam as relações apresentadas diretas ou indiretas? Em muitas situações, o que é causa e o que é efeito? Existe causa e efeito? Seria possível testar algumas destas inferências ecológicas e evolutivas? Como realizá-las? Em que nível: individual, populacional, de comunidade?

A biomassa floral se mostrou um índice confiável quantitativo do grau de reprodução cruzada da planta. Mas seria possível chegar a um modelo matemático confiável baseado nesta informação? Como testar?

Esta tese tem como finalidade maior gerar indagações acerca de estudos que envolvam características vegetativas e reprodutivas das plantas e características abióticas influenciando o processo reprodutivo, ressaltando a importância destes como auxiliares em estudos ecológicos e filogenéticos nas angiospermas.

- Anexos -

Anexo 1 – Banco de dados das características vegetativas para as 86 espécies do estudo;

Código da espécie	Forma de Vida	Altura máxima (m)	Número de folhas	Área Foliar	Peso Foliar	SLA (mm)	Dureza Foliar
IB1	erva	0,6	64	1832,945	0,5114	4019,718727	600
IB2	arbusto	1,29	1024	411,655	0,0913	4614,647648	422,5
IB3	arbusto	1,3	4096	3614,88	0,7918	4562,248527	104,5
IB4	erva	0,4	256	14,025	0,0015	9099,107143	63
IB5	arbusto	3	16384	501,345	0,07965	5993,046828	112,5
IB6	erva	0,85	256	139,84	0,0327	4180,319014	252,5
IB7	erva	0,5	1024	9,515	0,00095	10141,11111	102,5
IB8	arvore	2	4096	688,54	0,1406	4667,495637	240
IB9	erva	0,5	64	1936,34	2,5507	745,7125912	595
IB10	arvore	3	16384	541,33	0,078	6693,346391	165
IB11	erva	0,7	1024	207,84	0,05055	3955,576986	165
IB12	erva	1,1	64	1156,01	0,56425	1370,570962	600
IB13	erva	0,3	64	96,37	0,0219	4821,361167	95
IB14	arvore	3	16384	970,145	0,1623	6164,374812	267,5
IB15	erva	1,01	1024	84,195	0,008	10716,30288	152,5
IB16	erva	0,4	64	180,73	0,0371	5469,113869	645
IB17	erva	1,01	16	1483,89	0,1945	6681,776181	1000
IB18	erva	0,4	4	145,425	0,01636	8644,272388	100
IB19	erva	0,8	256	14,045	0,00095	15274,60317	175
IB20	erva	0,1	16	148,74	****	****	1000
IB21	arvore	0,3	16384	425,67	0,07565	5685,861631	585
IB22	erva	0,6	16	440,404	0,14696	2996,761023	****
IB23	trepadeira	0,3	16384	139,224	0,01476	9432,520325	187,5
IB24	arbusto	2	4096	1209,252	0,11926	10139,6277	177
IB25	erva	0,9	16	6566,3475	1,15514	5684,460325	1000
IB26	erva	0,4	64	353,31	0,02706	13056,54102	206
IB27	erva	0,3	16	2348,206	0,36184	6489,625249	****
IB28	arvore	3	16384	567,076	0,0507	11184,93097	166,1111
IB29	arbusto	4	4096	1512,152	0,09886	15295,89318	221,6667
IB30	arbusto	1,01	256	878,524	0,12208	7196,29751	325,625

- Anexos -

(continuação do anexo 1)							
Código da espécie	Forma de Vida	Altura máxima (m)	Número de folhas	Área Foliar	Peso Foliar	SLA	Dureza Foliar
IT1	subarbusto	1,25	256	822,78	0,08805	9884,474744	85
IT2	arbusto	1,3	4096	688,63	0,113	6122,71517	152,5
IT3	erva	0,3	1024	13,385	0,0008	12894,64286	75
IT4	arbusto	1,8	1024	388,88	0,0581	6758,761259	152,5
IT5	arvore	4,5	4069	3719,155	0,75395	5010,668075	285
IT6	arbusto	1,8	1024	4297,355	0,45615	9128,965307	92,5
IT7	arvore	5	16384	1979,23	0,4373	4621,225019	410
IT8	arvore	1,01	64	5269,79	0,591	8916,734349	95
IT9	arvore	3	16384	2083,505	0,21985	8665,334581	172,5
IT10	erva	0,8	64	157,95	0,03055	5142,401527	187,5
IT11	arbusto	1,5	4096	279,315	0,02215	14085,31108	277,5
IT12	arvore	4	16384	888,05	0,0705	11186,20245	80
IT13	arvore	3,5	16384	737,665	0,0804	8968,440122	135
IT14	arvore	4	4096	1750,875	0,21255	8352,167671	400
IT15	arvore	2	4096	2256,045	0,41925	5792,690471	487,5
IT16	erva	1,3	256	10406,44	2,1103	4894,308483	460
IT17	erva	0,4	64	3269,91	0,8609	3743,055985	310
IT18	erva	0,5	16	489,68	0,0547	8879,131886	220
IT19	erva	0,6	16	191,31	0,02225	8641,463216	540
IT20	arbusto	1,01	256	4788,745	0,96395	5557,101963	205
IT21	arvore	1,3	256	1774,67	0,35955	4961,771734	570
IT22	arbusto	1,01	1024	141,65	0,01065	13822,63971	545
IT23	arvore	1,7	1024	1819,095	0,35065	5375,943357	705
IT24	arbusto	2	256	****	0,0283	****	200
IT25	arvore	4	16384	****	0,14025	****	250
IT26	arvore	5	4096	****	0,09725	****	435
IT27	trepadeira	6	1024	****	0,0806	****	335
IT28	trepadeira	5,5	1024	****	0,2337	****	270
IT29	arbusto	2	4096	2864,924	0,30518	9387,653188	240
IT30	arbusto	2	1024	64,27	0,00566	11355,12367	302
IT31	erva	0,5	256	372,832	0,03512	10615,94533	172

- Anexos -

(continuação do anexo 1)							
Código da espécie	Forma de Vida	Altura máxima (m)	Número de folhas	Área Foliar	Peso Foliar	SLA	Dureza Foliar
IT32	erva	1,5	64	733,19	0,07034	10423,51436	247
SF1	arbusto	3	256	20974,6	1,00685	23137,04	153,5
SF2	arvore	7	4096	3868,01	0,2029	17839,47	185
SF3	erva	1,01	64	1788,19	0,09965	17979,14	67,5
SF4	arvore	7	16384	1666,52	0,1969	8635,025	217,5
SF5	erva	0,4	64	458,29	0,06735	7249,515	175
SF6	arbusto	1,5	1024	1238,15	0,14645	9584,564	432,5
SF7	erva	0,3	256	338,09	0,0373	9698,832	190
SF8	erva	0,3	256	735,25	0,06825	11068,42	285
SF9	erva	0,2	1024	437,75	0,0326	12281,19	162,5
SF10	arbusto	1,01	256	518,6	0,04085	13590,05	95
SF11	erva	0,3	64	18,155	0,0022	7152,027	60
SF12	arbusto	1,01	256	6011,81	0,33615	17890,32	317,5
SF13	erva	1,1	64	3182,215	0,16335	20198,56	195
SF14	arvore	4	16384	1438,985	0,09145	16076,62	120
SF15	erva	0,6	256	1151,57	0,0478	23411,09	150
SF16	arbusto	7	1024	621,95	0,0302	20228,39	235
SF17	arbusto	1,2	256	963,52	0,0673	13479,96	210
SF18	arbusto	1,01	64	2380,36	0,14905	17267,22	162,5
SF19	arbusto	1,8	256	15189,98	1,59925	8710,851	585
SF20	arvore	4,0	16384	3934,315	0,57386	6855,879483	174
SF21	trepadeira	2,0	256	2481,902	0,10062	24666,09024	165
SF22	trepadeira	5,0	4096	3308,928	0,26508	12482,75238	171
SF23	arvore	2,5	16384	1312,065	0,11042	11882,49411	90
SF24	arbusto	0,5	1024	960,634	0,04466	21509,94178	114

**** - ausência de informação

- Anexos -

Anexo 2 - Banco de dados das características reprodutivas para as 86 espécies do estudo;

Código da espécie	Cor da Flor	Diâmetro da Corola	Número de Flores	Forma da Flor
IB1	lilas	88,904	4	funil
IB2	lilas	33,295	256	labiada
IB3	lilas	45,15	4096	disco
IB4	amarelo	16,68	16	funil
IB5	branco	16,45	4096	disco
IB6	vermelho	26,25	64	funil
IB7	lilas	32,25	64	disco
IB8	branco	10,45	16384	labiada
IB9	amarelo	41,785	16	labiada
IB10	branco	25,89	4096	disco
IB11	branco	7,67	256	funil
IB12	vermelho	6,365	64	funil
IB13	lilas	27,86	16	disco
IB14	branco	27,24	16384	disco
IB15	branco	4,42	256	funil
IB16	amarelo	6,76	16	disco
IB17	branco	19,815	16	labiada
IB18	verde	12,355	16	labiada
IB19	lilas	23,87	16	disco
IB20	vermelho	4,7	4	funil
IB21	branco	5,12	16384	disco
IB22	lilas	15,574	16	labiada
IB23	amarelo	5,895	1024	labiada
IB24	lilas	8,129	1024	disco
IB25	amarelo	21,656	64	labiada
IB26	amarelo	18,97	16	labiada
IB27	branco	62,805	4	disco
IB28	amarelo	23,15888889	1024	labiada
IB29	lilas	24,67666667	1024	funil
IB30	vermelho	13,37125	64	funil
IT1	lilas	32,64	64	disco

- Anexos -

(Continuação do anexo 2)				
Código da espécie	Cor da Flor	Diâmetro da Corola	Número de Flores	Forma da Flor
IT2	lilas	24,7	1024	disco
IT3	amarelo	27,65	256	disco
IT4	amarelo	37,9	64	disco
IT5	branco	4,035	16384	funil
IT6	branco	6,545	16384	labiada
IT7	branco	18,07	4096	disco
IT8	branco	66,59	16	disco
IT9	branco	6,175	4096	funil
IT10	amarelo	22,84	16	disco
IT11	amarelo	11,455	64	funil
IT12	branco	16,025	4096	disco
IT13	branco	16,35	1024	disco
IT14	amarelo	19,645	1024	labiada
IT15	amarelo	21	1024	tubo
IT16	lilas	13,73	64	funil
IT17	lilas	5,5	256	labiada
IT18	lilas	42,63	4	tubo
IT19	branco	9,305	4	disco
IT20	lilas	47,78	64	disco
IT21	vermelho	24,275	16	funil
IT22	amarelo	26,9	64	disco
IT23	amarelo	21,8	64	disco
IT24	lilas	40,585	256	funil
IT25	branco	25,13	4096	disco
IT26	vermelho	5,68	256	funil
IT27	vermelho	23,615	256	funil
IT28	branco	32,88	64	funil
IT29	lilas	20,5075	1024	disco
IT30	amarelo	23,682	64	disco
IT31	lilas	10,182	64	Labiada

- Anexos -

(Continuação do anexo 2)				
Código da espécie	Cor da Flor	Diâmetro da Corola	Número de Flores	Forma da Flor
IT32	vermelho	12,935	16	funil
SF1	lilas	12,34	256	funil
SF2	vermelho	12,34	256	funil
SF3	vermelho	7,585	64	tubo
SF4	branco	4,15	16384	tubo
SF5	lilas	12,595	16	labiada
SF6	vermelho	46,875	64	funil
SF7	amarelo	14,76	64	disco
SF8	amarelo	44,15	16	disco
SF9	lilas	16,005	256	labiada
SF10	lilas	23,89	16	disco
SF11	amarelo	9,26	16	disco
SF12	amarelo	11,39	16	labiada
SF13	branco	7,71	256	funil
SF14	branco	15,245	1024	funil
SF15	branco	11,82	64	funil
SF16	verde	2,365	16384	paleada
SF17	amarelo	11,305	64	disco
SF18	amarelo	6,035	256	disco
SF19	branco	51,175	16	funil
SF20	lilás	57,932	1024	disco
SF21	amarelo	34,732	64	disco
SF22	amarelo	25,54	4096	disco
SF23	amarelo	20,954	1024	labiada
SF24	branco	26,832	16	disco

- Anexos -

Anexo 3 - Banco de dados das características abióticas para as 86 espécies do estudo;

Código da Espécie	Bioma	Luminosidade	Proximidade da Água
IB1	Campo Rupestre	aberta	longe
IB2	Campo Rupestre	aberta	perto
IB3	Campo Rupestre	aberta	longe
IB4	Campo Rupestre	aberta	longe
IB5	Campo Rupestre	aberta	perto
IB6	Campo Rupestre	aberta	longe
IB7	Campo Rupestre	aberta	longe
IB8	Campo Rupestre	aberta	longe
IB9	Campo Rupestre	aberta	longe
IB10	Campo Rupestre	aberta	longe
IB11	Campo Rupestre	aberta	longe
IB12	Campo Rupestre	aberta	longe
IB13	Campo Rupestre	aberta	perto
IB14	Campo Rupestre	aberta	longe
IB15	Campo Rupestre	aberta	longe
IB16	Campo Rupestre	aberta	perto
IB17	Campo Rupestre	indiferente	indiferente
IB18	Campo Rupestre	aberta	longe
IB19	Campo Rupestre	aberta	longe
IB20	Campo Rupestre	aberta	perto
IB21	Campo Rupestre	aberta	longe
IB22	Campo Rupestre	aberta	longe
IB23	Campo Rupestre	aberta	longe
IB24	Campo Rupestre	aberta	longe
IB25	Campo Rupestre	aberta	longe
IB26	Campo Rupestre	aberta	longe
IB27	Campo Rupestre	aberta	longe
IB28	Campo Rupestre	aberta	longe
IB29	Campo Rupestre	aberta	longe
IB30	Campo Rupestre	aberta	longe
IT1	Cerrado	aberta	perto
IT2	Cerrado	aberta	perto
IT3	Cerrado	aberta	longe
IT4	Cerrado	aberta	perto

(Continuação do anexo 3)			
Código da Espécie	Bioma	Luminosidade	Proximidade da Água
IT5	Cerrado	aberta	longe
IT6	Cerrado	fechada	longe
IT7	Cerrado	aberta	longe
IT8	Cerrado	aberta	longe
IT9	Cerrado	aberta	longe
IT10	Cerrado	aberta	longe
IT11	Cerrado	aberta	perto
IT12	Cerrado	aberta	indiferente
IT13	Cerrado	aberta	indiferente
IT14	Cerrado	aberta	indiferente
IT15	Cerrado	aberta	indiferente
IT16	Cerrado	aberta	indiferente
IT17	Cerrado	aberta	perto
IT18	Cerrado	aberta	perto
IT19	Cerrado	aberta	perto
IT20	Cerrado	aberta	longe
IT21	Cerrado	aberta	longe
IT22	Cerrado	aberta	longe
IT23	Cerrado	aberta	longe
IT24	Cerrado	aberta	longe
IT25	Cerrado	aberta	longe
IT26	Cerrado	aberta	longe
IT27	Cerrado	aberta	longe
IT28	Cerrado	aberta	longe
IT29	Cerrado	aberta	longe
IT30	Cerrado	aberta	longe
IT31	Cerrado	aberta	longe
IT32	Cerrado	aberta	longe
SF1	Mata Atlântica	fechada	perto
SF2	Mata Atlântica	aberta	longe
SF3	Mata Atlântica	aberta	longe
SF4	Mata Atlântica	aberta	longe
SF5	Mata Atlântica	indiferente	Indiferente

(Continuação do anexo 3)			
Código da Espécie	Bioma	Luminosidade	Proximidade da Água
SF6	Mata Atlântica	indiferente	indiferente
SF7	Mata Atlântica	aberta	indiferente
SF8	Mata Atlântica	aberta	perto
SF9	Mata Atlântica	aberta	perto
SF10	Mata Atlântica	fechada	perto
SF11	Mata Atlântica	aberta	longe
SF12	Mata Atlântica	fechada	perto
SF13	Mata Atlântica	fechada	perto
SF14	Mata Atlântica	fechada	perto
SF15	Mata Atlântica	fechada	indiferente
SF16	Mata Atlântica	aberta	perto
SF17	Mata Atlântica	aberta	indiferente
SF18	Mata Atlântica	indiferente	indiferente
SF19	Mata Atlântica	aberta	perto
SF20	Mata Atlântica	fechada	longe
SF21	Mata Atlântica	indiferente	longe
SF22	Mata Atlântica	indiferente	perto
SF23	Mata Atlântica	indiferente	perto
SF24	Mata Atlântica	fechada	perto

- Anexos -

Anexo 4 – Investimento médio de biomassa (em gramas) para cada estrutura floral das 86 espécies estudadas;

Código da espécie	Biomassa Total da Flor	Biomassa da Corola	Biomassa do Cálice	Biomassa do Gineceu	Biomassa do androceu
IB1	0,31155	0,08795	0,0872	0,09775	0,03705
IB2	0,076	0,05955	0,0035	0,0032	0,00995
IB3	0,02345	0,0115	0,0031	0,00305	0,00555
IB4	0,00595	0,0017	0,00115	0,00055	0,0024
IB5	0,0072	0,0028	0,0009	0,00145	0,00165
IB6	0,06875	0,0344	0,0083	0,0081	0,01585
IB7	0,034	0,01875	0,00195	0,00505	0,00635
IB8	0,01535	0,00355	0,0087	0,00055	0,0024
IB9	0,04375	0,01525	0,01275	0,0133	0,00105
IB10	0,0317	0,0071	0,0061	0,01	0,00845
IB11	0,00475	0,00235	0,00035	0,00125	0,0007
IB12	0,022	0,0076	0,0052	0,0028	0,0069
IB13	0,0154	0,01185	0,0007	0,00105	0,00155
IB14	0,0248	0,0063	0,0036	0,0058	0,00865
IB15	0,00405	0,0016	0,00055	0,00115	0,0008
IB16	0,0039	0,0015	0,00095	0,00045	0,00105
IB17	0,00545	0,0038	0,0009	0,0003	0,00035
IB18	0,00285	0,001	0,0013	0,0002	0,0004
IB19	0,03095	0,01915	0,00165	0,00435	0,00565
IB20	0,0351	0,0015	0,0105	0,0182	0,0006
IB21	0,00155	0,0008	0,0002	0,0002	0,0004
IB22	0,00302	0,00096	0,00132	0,00064	0,0001
IB23	0,002	0,0009	0,0009	0,0001	0,0001
IB24	0,00216	0,0011	0,0005	0,00028	0,00028
IB25	0,00912	0,0048	0,00173	0,00138	0,00121
IB26	0,0239	0,0146	0,00319	0,003	0,00311
IB27	0,315017	0,16145	0,027616667	0,054583333	0,071366667
IB28	0,050633	0,033889	0,005788889	0,004011111	0,006944444
IB29	0,072383	0,02155	0,02005	0,01295	0,017833333
IB30	0,04416	0,01564	0,0128	0,00372	0,012

- Anexos -

(Continuação do anexo 4)					
Código da espécie	Biomassa Total da Flor	Biomassa da Corola	Biomassa do Cálice	Biomassa do Gineceu	Biomassa do androceu
IT1	0,02435	0,01	0,00485	0,00255	0,0083
IT2	0,01375	0,00385	0,0021	0,00215	0,005
IT3	0,00915	0,00345	0,0027	0,0005	0,00245
IT4	0,0331	0,00645	0,0065	0,013	0,00815
IT5	0,00745	0,00225	0,0031	0,00185	0,0005
IT6	0,0014	0,0002	0,0002	0,00015	0,0006
IT7	0,0365	0,0141	0,0086	0,0031	0,0116
IT8	0,3853	0,1374	0,0246	0,0245	0,1832
IT9	0,0023	0,00095	0,00075	0,0003	0,0002
IT10	0,01785	0,0053	0,0095	0,0016	0,00145
IT11	0,0265	0,00675	0,00935	0,0027	0,0085
IT12	0,0128	0,0101	0,00125	0,00075	0,0009
IT13	0,01635	0,00545	0,0049	0,00145	0,0036
IT14	0,0199	0,01365	0,0018	0,00145	0,0024
IT15	0,1392	0,089	0,02885	0,0101	0,0146
IT16	0,057	0,0386	0,007	0,0015	0,0073
IT17	0,0019	0,001	0,0002	0,0003	0,0003
IT18	0,0536	0,0428	0,0035	0,0034	0,0042
IT19	0,00675	0,00185	0,0034	0,00095	0,0007
IT20	0,0573	0,023	0,01005	0,00285	0,0214
IT21	0,5045	0,266	0,0586	0,0089	0,0167
IT22	0,0379	0,01175	0,0088	0,003	0,0128
IT23	0,10825	0,03285	0,01035	0,00715	0,05765
IT24	0,06775	0,0483	0,00745	0,00375	0,00815
IT25	0,0115	0,00685	0,00145	0,001	0,0024
IT26	0,00965	0,00495	0,0016	0,00135	0,0016
IT27	0,1094	0,07635	0,00655	0,01545	0,00885
IT28	0,0545	0,0446	0,0041	0,00145	0,00415
IT29	0,024075	0,008125	0,0487	0,001875	0,0019
IT30	0,02236	0,00456	0,0043	0,00924	0,00426

- Anexos -

IT31	0,0009	0,0004	0,0001	0,0001	0,0003
(Continuação do anexo 4)					
Código da espécie	Biomassa Total da Flor	Biomassa da Corola	Biomassa do Cálice	Biomassa do Gineceu	Biomassa do androceu
IT32	0,01226	0,00582	0,00315	0,0017	0,00159
SF1	0,0083	0,0049	0,00105	0,0007	0,0013
SF2	0,077	0,0449	0,0194	0,0032	0,0095
SF3	0,02935	0,01145	0,00545	0,0056	0,0083
SF4	0,0038	0,0027	0,0006	0,0002	0,0002
SF5	0,0017	0,0005	0,0004	0,00035	0,00055
SF6	0,0834	0,0102	0,0389	0,01445	0,01745
SF7	0,0067	0,0027	0,00285	0,00065	0,00055
SF8	0,03005	0,0077	0,00865	0,01035	0,0045
SF9	0,0045	0,00195	0,0012	0,00055	0,0007
SF10	0,00475	0,0012	0,0009	0,0013	0,00085
SF11	0,00215	0,0006	0,0006	0,00045	0,00035
SF12	0,03965	0,01425	0,0142	0,0044	0,0073
SF13	0,00255	0,0008	0,0007	0,0005	0,0004
SF14	0,01395	0,00695	0,00555	0,0006	0,001
SF15	0,0022	0,0011	0,0004	0,0002	0,0005
SF16	****	****	****	****	****
SF17	0,00375	0,0009	0,00135	0,0008	0,00045
SF18	0,0018	0,0004	0,0006	0,00035	0,0004
SF19	0,1108	0,068	0,0132	0,00605	0,0175
SF20	0,05612	0,0239	0,0093	0,01132	0,0116
SF21	0,01718	0,0115	0,00106	0,00126	0,00336
SF22	0,02366	0,01172	0,00756	0,0019	0,00248
SF23	0,02908	0,01836	0,00448	0,00158	0,00466
SF24	0,0342	0,0058	0,01138	0,01176	0,00526

**** - ausência de informação