

**Biologia floral e visitantes de *Cordia nodosa*:
uma espécie com dimorfismo estilar na Amazônia**
Floral biology and visitors of *Cordia nodosa*:
an Amazonian species with a dimorphic style

Christiano Peres Coelho^I, André Rodrigo Rech^{II}, Valdivino Santana do Carmo^{III}

^IUniversidade Federal de Goiás. Jataí, Goiás, Brasil

^{II}Universidade Estadual de Campinas. Campinas, São Paulo, Brasil

^{III}Mars Center for Cocoa Science. Barro Preto, Bahia, Brasil

Resumo: As angiospermas apresentam estratégias que promovem o fluxo gênico, como a heterostilia, com diferenças na altura do estilete e estames entre indivíduos. Variações nos sistemas distílicos são descritos e causam discussão, pois envolvem questões evolutivas. O objetivo do trabalho é descrever a morfologia e a morfometria floral de *Cordia nodosa*, visitantes, produção de néctar, fluxo de pólen e sistema reprodutivo. Obtiveram-se medidas das flores, observação dos visitantes, produção de néctar e polinizações controladas. A altura dos estiletos variou continuamente nos indivíduos, diferente dos estames, com altura fixa. Os tubos polínicos não apresentaram autoincompatibilidade no estigma, porém não foi possível observar o crescimento nos estiletos, não apresentando autoincompatibilidade esporofítica. Abelhas coletoras de néctar e pólen foram os visitantes mais frequentes, tendo-se também observado vespas e borboletas. A dinâmica de néctar revelou redução na produção após a primeira retirada, o que foi interpretado como economia energética. Além disso, a presença de pólen e néctar como recurso parece subsidiar um sistema de polinização funcionalmente generalista, em que nectarívoros e polinívoros atuam em diferentes aspectos da polinização e do fluxo gênico, assim podendo alterar os mecanismos de retirada e deposição de pólen, bem como afetar a morfologia floral através de pressões de seleção diferenciadas.

Palavras-chave: Distília. *Cordia*. Polimorfismo floral. Dimorfismo estilar.

Abstract: The angiosperms show reproductive strategies that promote gene flow increasing genetic diversity (such as heterostyly), with differences in the height of the style and stamens between individuals. Changes in distylous systems have been documented and have promoted debate due to related evolutionary questions. The objective of this study was to describe the floral morphology of *Cordia nodosa*, its flower visitors, nectar production, pollen flow and reproductive system. The style height varied continuously among individuals, whereas the stamens were of a comparative uniform height. The pollen tubes on the stigma showed no indication of self-incompatibility, however, it was not possible to obtain data on the pollen tube growth rates which did not present the sporophytic self incompatible form. Bees collecting nectar and pollen were the most frequent visitors to the flowers. Wasps and butterflies were also observed visiting the flowers. We found a reduction in nectar production after the first withdrawal, which was interpreted as an energy saving strategy. Moreover, the presence of pollen and nectar as floral resources seems to support a functionally generalised pollination system.

Keywords: Distyly. *Cordia*. Floral polymorphism. Style dimorphism.

COELHO, C. P., A. R. RECH & V. S. CARMO, 2014. Biologia floral e visitantes de *Cordia nodosa*: uma espécie com dimorfismo estilar na Amazônia. **Boletim do Museu Paraense Emílio Goeldi. Ciências Naturais** 9(3): 481-490.

Autor para correspondência: Christiano Peres Coelho. Universidade Federal de Goiás. Campus Jataí. Cidade Universitária. BR-364, km 193, n. 3800. Jataí, GO, Brasil. CEP 75801-615 (cpcbio@hotmail.com).

Recebido em 26/12/2013

Aprovado em 10/11/2014

Responsabilidade editorial: Alexander C. Lees



INTRODUÇÃO

A família Boraginaceae *sensu* Cronquist (1988) inclui desde pequenas ervas e arbustos até grandes árvores (Barroso *et al.*, 1991). Tradicionalmente, Boraginaceae foi dividida em quatro subfamílias, que foram elevadas à categoria de famílias com base em trabalhos filogenéticos (Gottschling *et al.*, 2001). Uma dessas subfamílias é a atual família Cordiaceae, a qual encerra cerca de 350 espécies (Judd *et al.*, 1999), com uma ampla diversidade no novo mundo (65 espécies no Brasil) e muitas espécies supostamente heterostílicas (Taroda & Gibbs, 1986).

A heterostilia é um polimorfismo floral geneticamente controlado, no qual as espécies apresentam indivíduos com dois ou três possíveis morfos, distinguíveis pela altura relativa dos estames e estigma (Ganders, 1979; Barrett, 1992). A distília (dois morfos) é a condição mais comum, ocorrendo em 27 das 28 famílias de angiospermas heterostílicas (Barrett, 1992). As espécies com dois morfos são diferenciadas em indivíduos 'longistilos' – flores com estilete longo e estames curtos – e 'brevistilos' – flores na condição reciprocamente inversa à anterior. Mais de 20 outros atributos florais já foram descritos como associados a espécies distilas, tais como tamanho e número de grãos de pólen, superfície estigmática, papilas estigmáticas e tamanho da corola (Hamilton, 1990; Lloyd & Webb, 1992). Esse último, mesmo sendo uma característica acessória, pode afetar caracteres primários da distília, como altura das peças reprodutivas, e assim interferir diretamente nos graus de reciprocidade (Ferrero *et al.*, 2011a).

Uma característica peculiar da distília é a distribuição discreta dos morfos por indivíduos dentro das populações, dado que o controle da condição é genético. No entanto, estudos recentes mostram que pode existir uma variação contínua nas características da distília, configurando o que está sendo chamado de distília atípica, como no caso de dimorfismo estilar (Richards & Koptur, 1993; Sánchez *et al.*, 2010; Ferrero *et al.*, 2011a; Rodrigues & Consolaro, 2013). Esse dimorfismo estilar se caracteriza pela presença de indivíduos com variação no tamanho do estilete, mas sem variação no tamanho dos estames (Ferrero *et al.*, 2011a).

A distília atípica pode ser identificada quando três características são evidenciadas: ausência de reciprocidade entre os morfos florais (dimorfismo estilar), desequilíbrio da razão entre os morfos em populações naturais e presença de indivíduos homostílicos em populações e/ou espécies distílicas (Sánchez *et al.*, 2010; Ferrero *et al.*, 2011a; Rodrigues & Consolaro, 2013).

A razão entre o número de indivíduos com flores 'longistilas' e 'brevistilas' também pode influenciar o sucesso reprodutivo de toda a população. Essa razão é normalmente de 1:1 (razão isoplética; Ganders, 1979), mas o fluxo assimétrico de pólen, afetando o sucesso reprodutivo ou causando variações, pode levar a desvios da razão, ou até a casos de populações monomórficas (Hamilton, 1990; Rodrigues & Consolaro, 2013) ou homostilas (Coelho & Barbosa, 2003). Esses desvios da razão entre morfos são normalmente causados pela presença de autocompatibilidade na população (Ganders, 1979) e/ou altas taxas de reprodução vegetativa (Sobrevila *et al.*, 1983).

Outros estudos têm chamado atenção para a presença de hercogamia recíproca (HR) como um importante mecanismo de manutenção da distília, especialmente porque essa condição asseguraria o fluxo gênico entre morfos mediado por polinizadores especializados (Heuch, 1979; Barrett, 1992; Faivre & McDade, 2001). No entanto, outros autores têm questionado a real eficiência da hercogamia recíproca e as características morfológicas necessárias para se definir espécies com tal condição (Dulberger, 1992; Paillet & Thompson, 1997; Sánchez *et al.*, 2013).

Um dos problemas dos trabalhos atuais é a difícil caracterização, bem como a identificação correta dos polimorfismos florais. Sánchez *et al.* (2008) demonstraram que a variação contínua em caracteres florais é comum, e para se determinar o tipo exato de polimorfismo é essencial uma avaliação mais detalhada com medidas de caracteres específicos. Características confirmadas por Ferrero *et al.* (2011a) demonstram que existem fortes variações em espécies estreitamente relacionadas e até entre populações dentro de uma espécie. Além disso, a caracterização

discreta de espécies distílicas ou com dimorfismo estilar é muito complexa e de difícil detecção em muitas espécies. Nesses casos, é fundamental estimar quantitativamente, de forma detalhada, os níveis de reciprocidade, quando a variação da posição dos estames e estigma é observada através de plantas de uma população, ou de populações de uma espécie e de espécies dentro de uma linhagem, para, então, ser capaz de proporcionar uma base sólida para mais testes de hipóteses da evolução da distilia (Ferrero *et al.*, 2011a; Thompson *et al.*, 2012).

Considerando as possíveis variações ora descritas, nosso estudo busca caracterizar a biologia floral de *Cordia nodosa*, focando na morfologia e morfometria floral, visitantes, produção de néctar e deposição de pólen nos estigmas.

MATERIAL E MÉTODOS

Este estudo foi conduzido na Estação Científica Ferreira Pena – Floresta Nacional de Caxiuanã, Melgaço, Pará (01° 42' 30" S; 51° 31' 45" W). A vegetação da área é de floresta ombrófila ou pluvial amazônica.

As populações de *Cordia nodosa* estudadas estavam localizadas nas trilhas ao redor da sede da Estação Científica Ferreira Pena. Foram marcados 20 indivíduos usando-se fitas coloridas. Obtiveram-se dados do comprimento da corola, de estames e pistilos de 96 flores dos indivíduos amostrados, logo após a abertura. Após as medições, foi calculada a diferença nas alturas de estames e pistilos (hercogamia). Essa diferença foi calculada usando-se a medida da altura das anteras (AA) menos a medida da altura do estigma (AE), avaliando, assim, a separação estigma/antera (Figura 1). Registrou-se, ainda em campo, o tempo de antese, o horário de início da receptividade estigmática, a liberação do pólen e a presença de odor.

O esforço amostral de visitação floral foi de 30 horas, e foram feitos registros quanto ao comportamento e frequência de visitas. Além disso, foram realizados registros fotográficos e coletas de espécimes de visitantes não identificados no campo.

Para a avaliação da produção de néctar, flores supostamente 'longistilas' e 'brevistilas' em pré-antese foram isoladas usando-se sacos de organza. As medidas foram obtidas a partir de uma a cinco retiradas ao longo do dia, avaliando, assim, a dinâmica da produção de néctar (Tabela 1) e a disponibilidade de açúcar por flor. Foram usados capilares de vidro de 1 μ L para remover o néctar

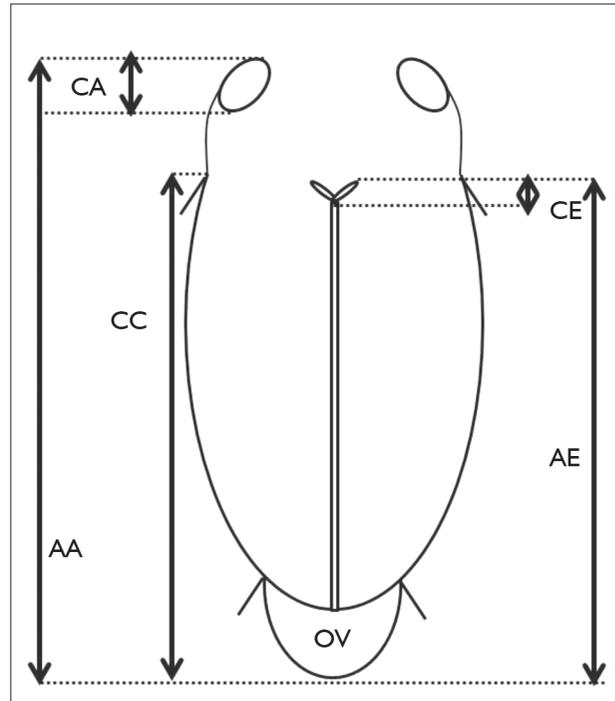


Figura 1. Ilustração esquemática de como as medidas florais foram tomadas em *Cordia nodosa* na Estação Científica Ferreira Penna, Melgaço, Pará. Legendas: CC = comprimento da corola; AE = altura do estigma; CE = comprimento do estigma; AA = altura da antera; CA = comprimento da antera; OV = ovário. Adaptado de Consolaro (2008).

Tabela 1. Diagrama de retiradas de néctar para estudo da dinâmica de sua produção em flores de *Cordia nodosa* na Estação Científica Ferreira Penna, Melgaço, Pará.

	08:00 h	10:00 h	12:00 h	14:00 h	16:00 h
5 retiradas	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000
4 retiradas		0,000	0,000	0,000	0,000
3 retiradas			0,000	0,000	0,000
2 retiradas				0,000	0,000
1 retirada					0,000

da flor, o qual foi medido quanto à quantidade de açúcar usando-se refratômetro manual.

Ao final da antese (final da tarde), pistilos de flores abertas e visitadas naquele dia foram coletados e imediatamente analisados quanto ao número de grãos de pólen sobre o estigma, usando-se microscopia ótica. Para verificar possíveis barreiras de incompatibilidade, realizaram-se testes de polinização manual com flores do mesmo indivíduo (autopolinização), entre flores de estiletos longos e curtos de diferentes indivíduos (polinização cruzada intermorfo) e entre flores com o mesmo morfo floral, mas de indivíduos diferentes (polinização cruzada intramorfo). Como não havia tempo para avaliação dos resultados pela formação de frutos, avaliou-se apenas a incompatibilidade no nível do estigma a partir da observação do crescimento de tubos polínicos. Para tanto,

coletaram-se e armazenaram-se em fixador (FAA) os pistilos das flores manipuladas após oito horas da realização dos testes de polinização manual. Para a preparação dos pistilos, seguiu-se o método de coloração com azul de anilina, proposto por Martin (1959), e observaram-se as lâminas preparadas sob microscopia de epifluorescência.

As análises estatísticas para avaliar tamanho das estruturas reprodutivas e possível diferença entre os morfos e entre os indivíduos foram realizadas usando-se o programa estatístico Bioestat 3.0 (Ayres *et al.*, 2003).

RESULTADOS E DISCUSSÃO

As flores apresentaram uma variação da distília, sendo caracterizada pelo polimorfismo estilar, ou seja, houve uma grande variação na altura dos estigmas, mas uma variação não significativa na altura das anteras (Figuras 2A-2B, 3A-3B e Tabela 2).

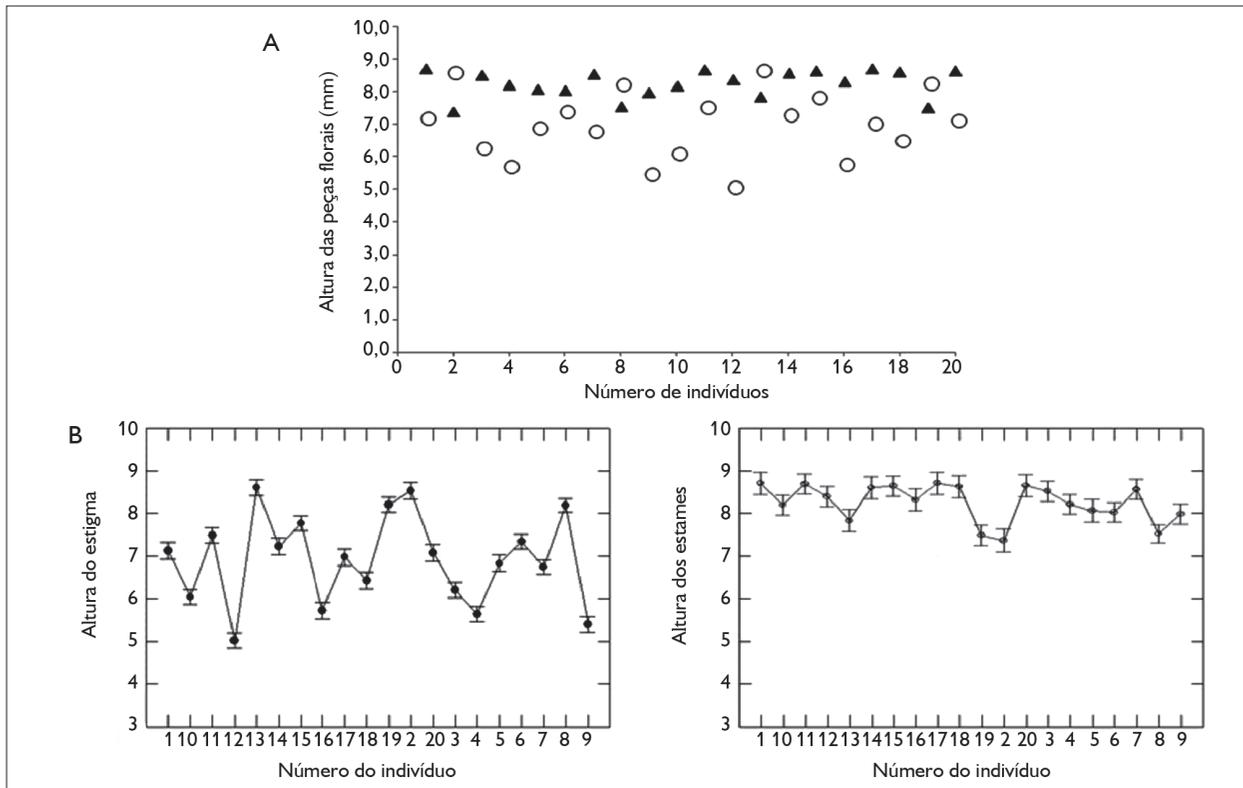


Figura 2. Medidas da altura das anteras e dos estigmas obtidas de forma pareada em indivíduos de *Cordia nodosa* na Estação Científica Ferreira Penna, Melgaço, Pará. A) Altura das peças florais. Cada ponto representa a média de flores de um indivíduo (▲ = altura das anteras; ○ = altura dos estiletos); B) valores obtidos para cada indivíduo avaliado quanto à morfometria floral.

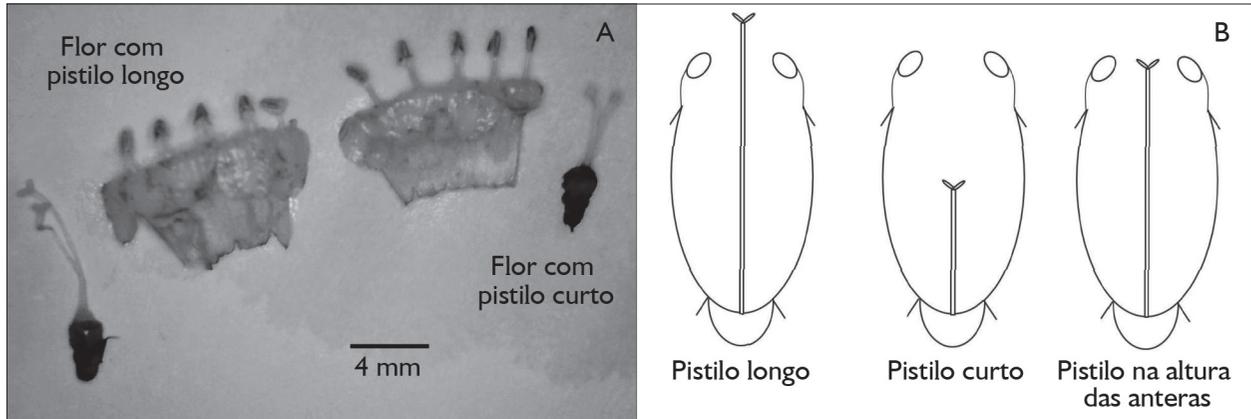


Figura 3. A) Flores de *Cordia nodosa* dissecadas, evidenciando as anteras no mesmo nível e os pistilos em alturas distintas (foto de Christiano Peres Coelho); B) esquema caracterizando o polimorfismo estilar, com estigmas em diferentes alturas, enquanto as anteras permanecem na mesma posição, na Estação Científica Ferreira Penna, Melgaço, Pará (adaptado de Consolaro, 2008).

Tabela 2. Morfometria floral em flores de *Cordia nodosa* na Estação Científica Ferreira Penna, Melgaço, Pará. Letras diferentes na mesma coluna indicam diferença significativa ($P < 0,05$); * = valores negativos, devido ao fato de o estigma ser mais alto do que o estame.

Número do indivíduo	Altura da corola (mm)	Altura da antera (mm)	Tamanho da antera (mm)	Altura do estigma (mm)	Tamanho do estigma (mm)	Relação estame/estigma (mm)	Número de flores
1	6,77 ± 0,45 a	8,70 ± 0,39 a	1,47 ± 0,21 a	7,12 ± 0,10 a	0,67 ± 0,13 a	1,57 ± 0,31 b	5
2	6,10 ± 0,44 a	7,40 ± 0,08 a	1,50 ± 0,08 a	8,52 ± 0,30 b	0,82 ± 0,26 a	1,12 ± 0,35 d*	4
3	6,60 ± 0,48 a	8,52 ± 0,31 a	1,58 ± 0,19 a	6,20 ± 0,00 a	0,76 ± 0,32 a	2,32 ± 0,31 c	5
4	6,20 ± 0,58 a	8,22 ± 0,32 a	1,42 ± 0,30 a	5,64 ± 0,26 c	0,56 ± 0,09 a	2,58 ± 0,47 c	5
5	6,32 ± 0,32 a	8,07 ± 0,64 a	1,50 ± 0,12 a	6,82 ± 0,05 a	0,65 ± 0,10 a	1,25 ± 0,62 b	4
6	6,16 ± 0,59 a	8,04 ± 0,83 a	1,50 ± 0,10 a	7,34 ± 0,42 a	0,72 ± 0,22 a	0,70 ± 0,44 a	5
7	6,44 ± 0,30 a	8,56 ± 0,33 a	1,50 ± 0,12 a	6,74 ± 0,31 a	0,72 ± 0,04 a	1,82 ± 0,58 b	5
8	6,70 ± 1,22 a	7,55 ± 0,78 a	1,41 ± 0,13 a	8,18 ± 0,94 b	0,61 ± 0,10 a	0,63 ± 1,29 d*	6
9	6,20 ± 0,51 a	8,00 ± 0,54 a	1,48 ± 0,26 a	5,40 ± 0,29 c	0,56 ± 0,11 a	2,60 ± 0,42 c	5
10	6,78 ± 0,92 a	8,20 ± 0,65 a	1,44 ± 0,34 a	6,04 ± 0,11 a	0,60 ± 0,00 a	2,16 ± 0,59 c	5
11	6,46 ± 0,47 a	8,68 ± 0,08 a	1,50 ± 0,19 a	7,48 ± 0,16 a	0,78 ± 0,08 a	1,20 ± 0,20 b	6
12	6,32 ± 0,26 a	8,40 ± 0,24 a	1,26 ± 0,15 a	5,02 ± 0,09 c	0,56 ± 0,05 a	3,37 ± 0,16	5
13	6,47 ± 0,51 a	7,85 ± 0,55 a	1,45 ± 0,30 a	8,60 ± 0,70 b	0,60 ± 0,12 a	0,75 ± 0,29 d*	4
14	6,92 ± 0,80 a	8,60 ± 0,91 a	1,40 ± 0,00 a	7,22 ± 0,05 a	0,67 ± 0,05 a	1,37 ± 0,94 b	5
15	6,76 ± 0,59 a	8,64 ± 0,25 a	1,54 ± 0,09 a	7,76 ± 0,09 a	0,82 ± 0,08 a	0,88 ± 0,19 a	5
16	6,12 ± 0,15 a	8,32 ± 0,22 a	1,52 ± 0,30 a	5,72 ± 0,10 c	0,57 ± 0,05 a	2,60 ± 0,27 c	4
17	6,65 ± 0,54 a	8,70 ± 0,34 a	1,57 ± 0,13 a	6,97 ± 0,05 a	0,55 ± 0,10 a	1,72 ± 0,35 b	5
18	6,55 ± 0,48 a	8,62 ± 0,35 a	1,50 ± 0,24 a	6,42 ± 0,10 a	0,65 ± 0,06 a	2,20 ± 0,44 c	4
19	6,32 ± 0,45 a	7,52 ± 0,71 a	1,44 ± 0,31 a	8,20 ± 0,55 b	0,66 ± 0,11 a	0,67 ± 0,45 d*	5
20	6,32 ± 0,15 a	8,65 ± 0,31 a	1,60 ± 0,14 a	7,07 ± 0,75 a	0,67 ± 0,10 a	1,57 ± 0,73 b	4

Dessa forma, não foi possível avaliar a existência de hercogamia recíproca e a população não pôde ser classificada como apresentando distília típica (Sánchez, *et al.*, 2008, 2010).

Com relação ao comprimento da corola, a população estudada apresentou indivíduos com flores que variaram de $6,10 \pm 0,44$ até $6,93 \pm 0,80$ mm, não apresentando diferenças no comprimento da corola entre indivíduos de flores com pistilos longos e indivíduos de flores com pistilos curtos. As flores abriram entre 7 e 8 h, permanecendo com a corola brilhante até as 14 h. A partir deste horário, iniciaram o fenecimento e caíram em seguida. Verificamos que os estiletos não mudaram de tamanho ao longo da antese. Os estiletos são duplamente bifurcados com quatro estigmas terminais discoides, cujas superfícies não apresentaram variação de acordo com o comprimento do estilete. As flores apresentaram odor levemente adocicado, que permaneceu mesmo após o fenecimento. O estigma estava receptivo logo na abertura da flor, assim como a liberação do pólen. Flores que estavam murchas, no início da tarde, ainda estavam receptivas, comportamento comum para flores polinizadas por abelhas (Faegri & Pijl, 1979).

De acordo com Ferrero *et al.* (2011b), a distinção de polimorfismo estilar e distiliar não é algo simples e requer uma minuciosa morfometria floral para identificação das variações e os cálculos da hercogamia, sendo talvez mais comum do que se imagina, o que provavelmente tem levado à superestimativa do número de espécies distílicas (Sánchez, *et al.*, 2010), como havia sido inicialmente avaliado neste trabalho, pois, somente depois de avaliações detalhadas da altura e do tamanho das peças reprodutivas entre os indivíduos, perceberam-se essas variações (Tabela 2).

Ficou evidente a ausência de uma distribuição discreta no tamanho dos estiletos, evidenciando, portanto, uma característica que pode ser descrita apenas de forma quantitativa e não qualitativa, como os casos típicos de heterostília (Figuras 2A-2B). Essa característica tem sido observada em muitas espécies (Sánchez *et al.*, 2008) e pode indicar uma força seletiva diferencial agindo no

controle do tamanho das peças reprodutivas, talvez influenciada pelo comportamento dos visitantes florais (Ferrero *et al.*, 2012).

Como hipótese explicativa dessa distribuição contínua do tamanho dos estiletos em *Cordia nodosa*, com estigmas acima, na mesma altura ou abaixo das anteras, propomos dois possíveis mecanismos. Primeiramente, os estiletos curtos são tocados apenas por visitantes coletores de néctar, os quais, no sistema estudado, foram representados por borboletas, vespas e especialmente abelhas solitárias. Estas últimas são, em geral, consideradas melhores polinizadores do que abelhas sociais (Westerkamp, 1991). Sendo assim, pode-se suspeitar que alguns estigmas extrorsos garantiriam a polinização por abelhas sociais, mais previsíveis, porém com menor qualidade de pólen transferido. Em contrapartida, os estigmas abaixo do nível das anteras funcionariam como promotores do aumento da diversidade genética pelo recebimento de pólen depositado por visitantes 'melhores'. Além disso, visto que são expostos, estigmas mais altos estariam predispostos a receberem mais pólen heterospecífico, juntamente com uma quantidade de autopolinização promovida pelos visitantes que não apresentam ajuste morfológico, sendo assim selecionados negativamente, em tempos nos quais visitantes não sejam um problema (Dai & Galloway, 2011).

Os visitantes mais frequentes das flores de *Cordia nodosa* foram abelhas, seguidas de borboletas e mariposas (Figuras 4 e 5). Algumas formigas e hemípteros foram observados tentando entrar na corola, no entanto com frequência muito baixa. As abelhas foram responsáveis por mais de 80% das visitas (Figura 6), sendo o comportamento mais comum a coleta de pólen das anteras que se posicionam logo acima da corola. Nas flores com estiletos longos, esses visitantes tocam os estigmas durante toda a visita, o que não acontece quando os estigmas estão abaixo da abertura da corola. As borboletas, como *Detritivora* sp., realizavam visitas com menor frequência, mas com comportamento legítimo, introduzindo a espirotromba dentro da corola e tocando nos órgãos reprodutivos.

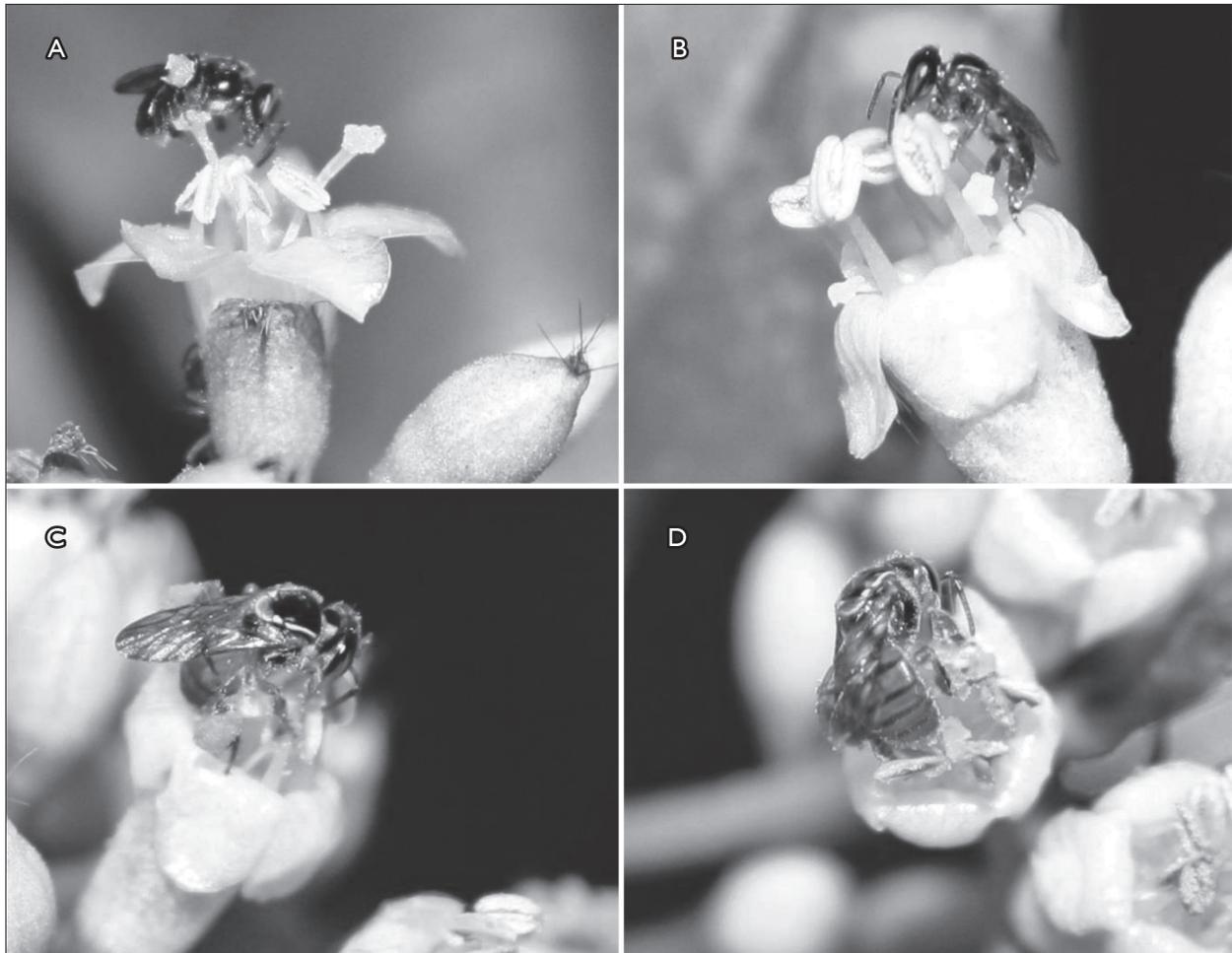


Figura 4. Visitantes florais mais frequentes em *Cordia nodosa* na Floresta Nacional de Caxiuanã, Melgaço, Pará. A e B) *Plebeia minima* (Apidae); C e D) *Plebeia* sp. (Apidae). Fotos: Christiano Peres Coelho e André Rodrigo Rech.

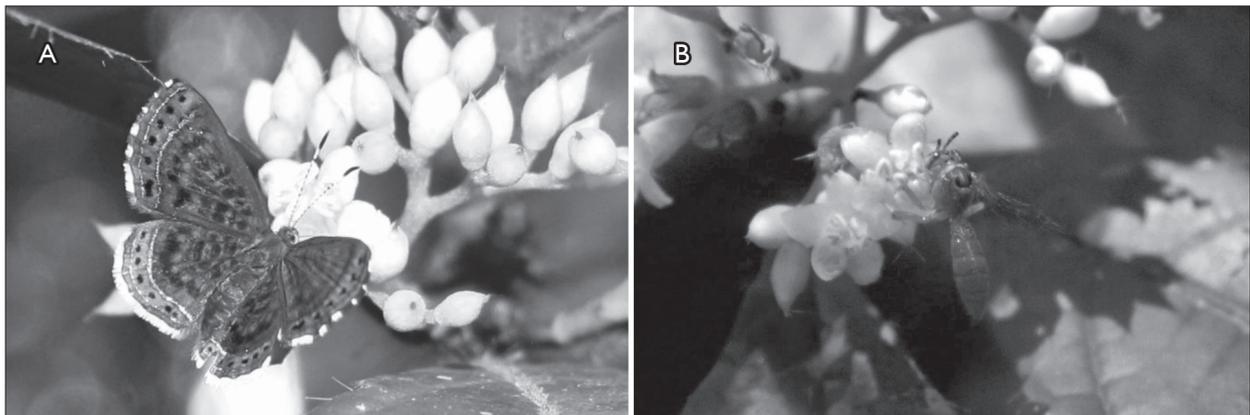


Figura 5. A) Espécime de *Detritivora* sp. (Riodinidae) e B) espécime de *Rhathymus* sp. (Apinae – Rhathymini) registrados como visitantes das flores de *Cordia nodosa* na Estação Científica Ferreira Penna, Melgaço, Pará. Fotos: Christiano Peres Coelho e André Rodrigo Rech.

A presença de dois tipos de recompensa em *C. nodosa* (um baseado em néctar, no qual o visitante adentra a corola, e outro baseado em pólen, no qual o visitante permanece o tempo todo externamente à corola) permite classificá-la como uma espécie que apresenta estratégia de polinização ecológica e funcionalmente generalista (Ollerton *et al.*, 2007).

Representantes do gênero *Plebeia* foram os visitantes mais frequentes das flores de *C. nodosa*. As duas espécies desse gênero que foram observadas, *Plebeia minima* e *Plebeia* sp. (Figura 4), tocaram anteras e estigmas longos enquanto coletavam pólen (Figura 4). Indivíduos de *Chlerogelloides nexosa* (Oliveira *et al.*, 2012), espécie coletada e descrita a partir do presente estudo, foram observados coletando néctar e, para isso, inseriam a cabeça no tubo da corola, o mesmo acontecendo com a espécie *Rhathymus* sp. (Figura 5B). A importância de *C. nexosa* pode estar sendo subestimada,

uma vez que esses visitantes adentravam o tubo da corola para coleta de néctar e, por isso, a qualidade do pólen depositado pode ser maior. Em razão de nesse estudo avaliarmos apenas o componente quantitativo (frequência de visitas) e não o qualitativo (eficácia), não há como aprofundar essa discussão. Em áreas de caatinga, o único visitante floral registrado para *Cordia leucocephala* Moric. foi outro Halictidae (*Ceblurgus longipalpis*, Urban & Moure, 1993) que possui palpos longos, enquanto *C. globosa* (Jacq.) Kunth apresentou um sistema de polinização mais generalizado, composto por abelhas e outros insetos (Machado *et al.*, 2010).

A avaliação da dinâmica de produção de néctar parece demonstrar que as flores de *Cordia nodosa* produzem um volume menor dele com o aumento do número de retiradas (Figura 7). Essa estratégia pode ser uma alternativa para a economia dessa substância, visto que o néctar retirado pode

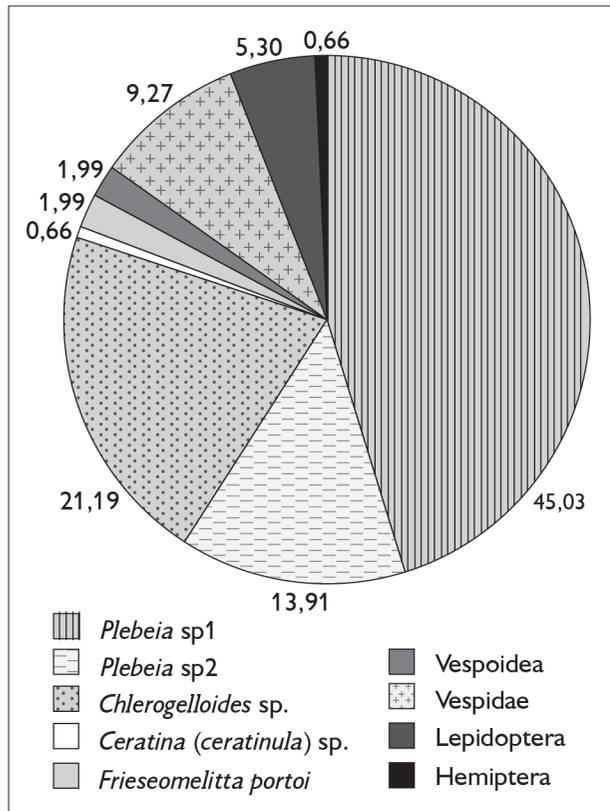


Figura 6. Proporção de visitas efetuadas às flores de *Cordia nodosa* na Estação Científica Ferreira Penna, Melgaço, Pará.

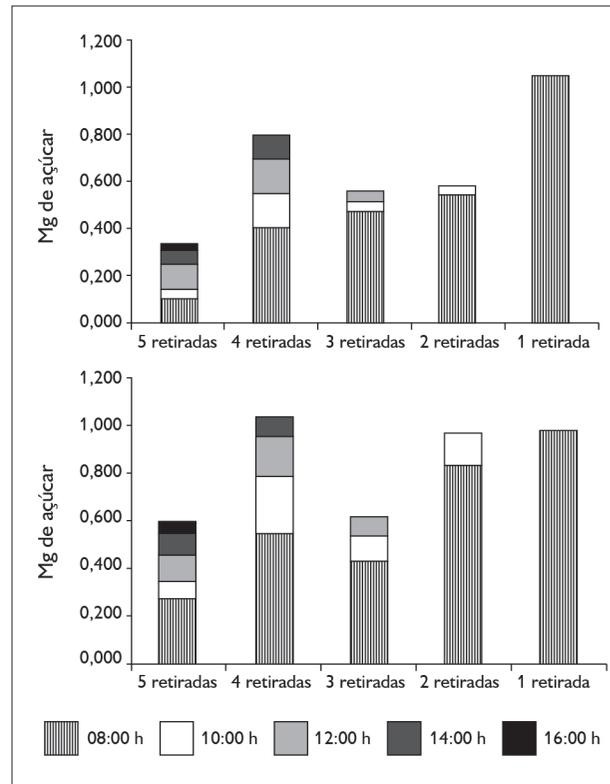


Figura 7. Dinâmica de produção de néctar em flores com pistilos longos e curtos em *Cordia nodosa* na Estação Científica Ferreira Penna, Melgaço, Pará.

representar para a planta o indicativo de que tenha ocorrido uma visita e, dessa forma, desencadear o mecanismo que interrompe sua produção. O contrário fica evidente, pois, quando foi realizada somente uma retirada, obteve-se seu maior volume. No entanto, há que se atentar que esses dados são superficiais, visto que o número de flores amostradas foi muito reduzido.

Não identificamos diferenças quanto ao número de grãos de pólen depositados no estigma dos pistilos longos e curtos. Isso indica que, mesmo em flores com estiletos curtos, houve deposição de pólen. Além disso, não identificamos diferenças qualitativas quanto ao crescimento de tubos polínicos tanto entre cruzamento de flores com estilete de comprimentos diferentes, quanto entre flores com estiletos de mesmo comprimento. No entanto, as flores foram coletadas antes que os tubos polínicos pudessem atingir o ovário, de forma que os dados obtidos permitem apenas concluir que não há barreiras de autocompatibilidade relacionadas ao início do crescimento do tubo polínico. Embora este trabalho tenha levantado vários pontos acerca da polinização e reprodução de *C. nodosa*, novos estudos são necessários para esclarecer as ideias aqui hipotetizadas.

CONCLUSÃO

Cordia nodosa apresenta variação no tamanho do estilete, embora não configure um caso de heterostilia típica. As flores com estiletos menores ou de mesma altura que as anteras são mais frequentes e podem indicar um mecanismo de seleção atuando nesse sentido. Os principais visitantes florais e potenciais polinizadores são abelhas e foram separados em dois grupos funcionais – os coletores de néctar, que introduzem a cabeça no tubo da corola, e os coletores de pólen, que permanecem externamente durante a coleta. A presença desses dois grupos de polinizadores permite classificar *C. nodosa* como uma espécie com estratégia de polinização ecológica e funcionalmente generalista. Por associação, a presença de um sistema de polinização generalista e a variação contínua do tamanho

do estilete parecem indicar a presença de um mecanismo de segurança reprodutiva acontecendo em *C. nodosa*.

REFERÊNCIAS

- AYRES, M., M. AYRES JR., D. L. AYRES & A. A. S. SANTOS, 2003. **BioEstat 3.0**: aplicações estatísticas nas áreas das Ciências Biológicas e Médicas: 1-291. Sociedade Civil Mamirauá/MCT-CNPq/Conservation International, Belém/Brasília.
- BARRETT, S. C. H., 1992. Heterostylous genetic polymorphisms: model systems for evolutionary analysis. In: S. C. H. BARRETT (Ed.): **Evolution and function of heterostyly**: 1-29. Springer-Verlag, Berlin.
- BARROSO, G. M., A. L. PEIXOTO, C. L. F. ICHASO, C. G. COSTA, E. F. GUIMARÃES & H. C. LIMA, 1991. **Sistemática de Angiospermas do Brasil**: 3: 1-326. Editora da Universidade Federal de Viçosa, Viçosa.
- COELHO, C. P. & A. A. BARBOSA, 2003. Biologia reprodutiva de *Palicourea macrobotrys* Ruiz & Pavon (Rubiaceae): um possível caso de homostilia no gênero *Palicourea* Aubl. **Revista Brasileira de Botânica** 26(3): 403-413.
- CONSOLARO, H. N., 2008. **A distilia em espécies de Rubiaceae do Bioma Cerrado**: 1-96. Tese (Doutorado em Ecologia) – Universidade de Brasília, Brasília. Disponível em: <http://repositorio.unb.br/bitstream/10482/1190/1/TESE_2008_HelderNagaiConsolaro.pdf>. Acesso em: 18 junho 2014.
- CRONQUIST, A., 1988. **The evolution and classification of flowering plants**: 1-555. The New York Botanical Garden, New York.
- DAI, C. & L. F. GALLOWAY, 2011. Do dichogamy and herkogamy reduce sexual interference in a self-incompatible species? **Funcional Ecology** 25(1): 271-278.
- DULBERGER, R., 1992. Floral polymorphisms and their functional significance in the heterostylous syndrome. In: S. C. H. BARRETT (Ed.): **Evolution and function of heterostyly**: 41-84. Springer-Verlag, Berlin.
- FAEGRI, K. & L. PIJL, 1979. **The principles of pollination ecology**: 1-242. Pergamon Press, London.
- FAIVRE, A. E. & L. A. MCDADE, 2001. Population-level variation in the expression of heterostyly in three species of Rubiaceae: does reciprocal placement of anthers and stigmas characterize heterostyly? **American Journal of Botany** 88(5): 841-853.
- FERRERO, V., I. CHAPELA, J. ARROYO & L. NAVARRO, 2011a. Reciprocal style polymorphisms are not so easily categorized: the case of heterostyly in *Lithodora* and *Glandora* (Boraginaceae). **Plant Biology** 13(Suppl. 1): 7-18.
- FERRERO, V., S. CASTRO, J. M. SÁNCHEZ & L. NAVARRO, 2011b. Stigma-anther reciprocity, pollinators, and pollen transfer efficiency in populations of heterostylous species of *Lithodora* and *Glandora* (Boraginaceae). **Plant Systematics and Evolution** 291(3-4): 267-276.

- FERRERO, V., D. ROJAS, A. VALE & L. NAVARRO, 2012. Delving into the loss of heterostyly in Rubiaceae: is there a similar trend in tropical and non-tropical climate zones? **Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics** 14(3): 161-167.
- GANDERS, F. R., 1979. The biology of heterostyly. **New Zealand Journal of Botany** 17(4): 607-635.
- GOTTSCHLING, M., H. H. HILGER, M. WOLF & N. DIANE, 2001. Secondary structure of the ITS1 transcript and its application in a reconstruction of the phylogeny of Boraginales. **Plant Biology** 3(6): 629-636.
- HAMILTON, C. W., 1990. Variations on a distylous theme in mesoamerican *Psychotria* subgenus *Psychotria* (Rubiaceae). **Memoirs of the New York Botanical Garden** 55: 62-75.
- HEUCH, I., 1979. Equilibrium populations of heterostylous plants. **Theoretical Population Biology** 15(1): 43-57.
- JUDD, W. S., C. S. CAMPBELL, E. A. KELLOGG & P. F. STEVENS, 1999. **Plant systematics**: a phylogenetic approach: 1-464. Sinauer, Sunderland.
- LLOYD, D. G. & C. J. WEBB, 1992. The evolution of heterostyly. In: S. C. H. BARRETT (Ed.): **Evolution and function of heterostyly**: 151-178. Springer-Verlag, Berlin.
- MACHADO, I. C., A. V. LOPES & M. SAZIMA, 2010. Contrasting bee pollination in two co-occurring distylic species of *Cordia* (Cordiaceae, Boraginales) in the Brazilian semi-arid Caatinga: generalist in *C. globosa* vs. specialist in *C. leucocephala*. **Anais da Academia Brasileira de Ciências** 82(4): 881-891.
- MARTIN, F. W., 1959. Staining and observing pollen tubes in the style by means of fluorescence. **Stain Technology** 34(3): 125-128.
- OLIVEIRA, F. F., M. S. ENGEL & T. MAHLMANN, 2012. A new *Chlerogelloides* from northeastern Brazil and French Guiana, with a key to the species (Hymenoptera, Halictidae). **Zookeys** 185: 41-53.
- OLLERTON, J., A. KILLICK, E. LAMBORN, S. WATTS & M. WHISTON, 2007. Multiple meanings and modes: on the many ways to be a generalist flower. **Taxon** 56(3): 717-728.
- PAILLER T. & J. D. THOMPSON, 1997. Distyly and variation in heteromorphic incompatibility in *Gaertnera vaginata* (Rubiaceae) endemic to La Reunion Island. **American Journal of Botany** 84(3): 315-327.
- RICHARDS, J. H. & S. KOPTUR, 1993. Floral variation and distyly in *Guettarda scabra* (Rubiaceae). **American Journal of Botany** 80(1): 31-40.
- RODRIGUES, E. B. & H. CONSOLARO, 2013. Atypical distyly in *Psychotria goyazensis* Mull. Arg. (Rubiaceae), an intramorph self-compatible species. **Acta Botanica Brasílica** 27(1): 155-161.
- SÁNCHEZ, J. M., V. FERRERO & L. NAVARRO, 2008. A new approach to the quantification of degree of reciprocity in distylous (*sensu lato*) plant populations. **Annals of Botany** 102(3): 463-472.
- SÁNCHEZ, J. M., V. FERRERO, J. ARROYO & L. NAVARRO, 2010. Patterns of style polymorphism in five species of the South African genus *Nivenia* (Iridaceae). **Annals of Botany** 106(2): 321-331.
- SÁNCHEZ, L. M., V. FERRERO & L. NAVARRO, 2013. Quantifying reciprocity in distylous and tristylous plant populations. **Plant Biology** 15(3): 616-620.
- SOBREVILA, C., N. RAMIREZ & N. X. ENRECH, 1983. Reproductive biology of *Palicourea fendleri* and *P. petiolares* (Rubiaceae), heterostylous shrubs of a tropical cloud forest in Venezuela. **Biotropica** 15: 161-169.
- TARODA, N. & P. E. GIBBS, 1986. Studies on the genus *Cordia* L. (Boraginaceae) in Brazil. 1. A new infrageneric classification and conspectus. **Revista Brasileira de Botânica** 9: 31-42.
- THOMPSON, J. D., A. C. CESARO & J. ARROYO, 2012. Morph ratio variation and sex organ reciprocity in style-dimorphic *Narcissus assoanus*. **International Journal of Plant Sciences** 173(8): 885-893.
- URBAN, D. & J. S. MOURE, 1993. *Ceblurgus longipalpis* gen. n. e sp. n. Primeiro representante de Dufuoreinae [sic] do Brasil (Hymenoptera, Halictidae). **Anais da Academia Brasileira de Ciências** 65(1): 101-106 [104].
- WESTERKAMP, C., 1991. Honeybees are poor pollinators – why? **Plant Systematics and Evolution** 177(1-2): 71-75.