



UNIVERSIDADE FEDERAL DE PERNAMBUCO  
CENTRO DE BIOCÊNCIAS  
DEPARTAMENTO DE BOTÂNICA  
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BIOLOGIA VEGETAL

**LUANDA AUGUSTA PINHEIRO DA SILVA**

**DISTRIBUIÇÃO DO GÊNERO *Clusia* L. (CLUSIACEAE) NO BRASIL E  
ESTRATÉGIAS REPRODUTIVAS DE *Clusia nemorosa* G. Mey (CLUSIACEAE) NA  
CAATINGA**

Recife

2018

LUANDA AUGUSTA PINHEIRO DA SILVA

**DISTRIBUIÇÃO DO GÊNERO *Clusia* L. (CLUSIACEAE) NO BRASIL E  
ESTRATÉGIAS REPRODUTIVAS DE *Clusia nemorosa* G. Mey (CLUSIACEAE) NA  
CAATINGA**

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal do Departamento de Botânica do Centro de Biociências da Universidade Federal de Pernambuco, como parte dos requisitos necessários à obtenção do título de Mestre em Biologia Vegetal.

**Área de concentração:** Ecologia e Conservação

**Orientadora:** Prof.<sup>a</sup> Dr.<sup>a</sup> Ariadna Valentina Lopes

**Co-orientador:** Dr.<sup>o</sup> Oswaldo Cruz Neto

Recife

2018

Catálogo na fonte  
Elaine C Barroso (CRB4/1728)

Silva, Luanda Augusta Pinheiro da

Distribuição do gênero *Clusia* L. (Clusiaceae) no Brasil e estratégias reprodutivas de *Clusia nemorosa* G. Mey (Clusiaceae) na Caatinga / Luanda Augusta Pinheiro da Silva- 2018.

54 folhas: il., fig., tab.

Orientadora: Ariadna Valentina Lopes

Coorientador: Oswaldo Cruz Neto

Dissertação (mestrado) – Universidade Federal de Pernambuco.  
Centro de Biociências. Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal. Recife, 2018.

Inclui referências

1. Clusiaceae 2. Dioícia 3. Flores intermediárias I. Lopes, Ariadna Valentina (orient.) II. Cruz Neto, Oswaldo (coorient.) III. Título

583.624

CDD (22.ed.)

UFPE/CB-2019-082

LUANDA AUGUSTA PINHEIRO DA SILVA

**DISTRIBUIÇÃO DO GÊNERO *Clusia* L. (CLUSIACEAE) NO BRASIL E  
ESTRATÉGIAS REPRODUTIVAS DE *Clusia nemorosa* G. Mey (CLUSIACEAE) NA  
CAATINGA**

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal do Departamento de Botânica do Centro de Biociências da Universidade Federal de Pernambuco, como parte dos requisitos necessários à obtenção do título de Mestre em Biologia Vegetal.

Aprovada em: 22/02/2018.

**BANCA EXAMINADORA:**

---

Prof. Dra. Ariadna Valentina Lopes – UFPE  
(Orientadora)

---

Prof. Dra. Laís Angélica Borges – UFPB  
(Titular Externo)

---

Prof. Dra. Inara Roberta Leal – UFPE  
(Titular Interno)

*Dedico este manuscrito à Diva, Igara, Jaíra e  
Paula, mulheres fortes.*

## AGRADECIMENTOS

Agradeço primeiramente a Deus, autor da minha fé, sem ele nada seria possível.

Agradeço de todo o meu coração a João Paulo por todo amor, dedicação, paciência e companheirismo durante toda a minha caminhada acadêmica, especialmente por todo apoio nos experimentos de campo e conselhos. Amo você, meu querido!

Sou imensamente grata à minha orientadora Prof. Dra. Ariadna Valentina por toda amizade, paciência, pelos conselhos e valiosos ensinamentos. Obrigada por ter me recebido de braços abertos e com tanto carinho. Agradeço também ao meu co-orientador Dr. Oswaldo Cruz-Neto por todo auxílio, direcionamento e amizade, obrigada por ser um exemplo de profissional, sempre solícito no laboratório de Biologia Floral e Reprodutiva (POLINIZAR).

Agradeço à Prof. Dra. Isabel Cristina Machado pela colaboração, carinho e pelos valiosos ensinamentos. Obrigada por me receber tão calorosamente!

Agradeço em especial à Prof. Dra. Renata Souza pela amizade.

Agradeço à CAPES, pela concessão da bolsa de pesquisa.

Sou grata a toda a equipe que compõe a Universidade Federal de Pernambuco (UFPE), o Centro de Biociências (CB), o Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal (PPGBV), e o Laboratório de Biologia Floral e Reprodutiva (POLINIZAR), pela formação e pela infraestrutura fornecida.

Agradeço à equipe de professores e alunos que compõem o Projeto Ecológico de Longa Duração Sítio Parque Nacional do Catimbau (PELD-Catimbau), em especial à Profa. Inara Leal e Prof. Marcelo Tabarelli, coordenadores do projeto, pelo apoio logístico.

Agradeço à minha mãe, Paula, por todo o carinho, conselhos e dedicação em minha jornada, ao meu pai, Sandro, por todos os ensinamentos, conselhos e ajuda em campo e também ao meu irmão Vítor, pela amizade e torcida na minha caminhada.

Às minhas amigas Marcela Woolley, Jéssica Luiza e Marcela Tomaz, pessoas a quem tenho grande admiração e amizade, como também a Clênia, Elivania e Willams, pela inspiração.

Aos amigos de longa data Artur Gonçalves, Lucas Alexandre e Yhanndra Dias, juntos desde a graduação até a pós-graduação.

Agradeço imensamente a Caroline, Danielle, Kátia, Joelma, Nadja, Rayanne e Yêda, pelo carinho durante toda a minha caminhada. Amigas que são como grandes irmãs, Amo vocês!

Aos meus sogros, Severino e Zélia, pelos conselhos e cuidados.

Aos meus queridos cunhados, Fábio e Lucélia, pelo carinho e irmandade.

Aos meus sobrinhos Aluísio e Sofia, por me trazerem tanta alegria.

Agradeço aos meus tios João, Jaíra, Josir, Jacira, Jonir, Ramsés, Dileuza, Magaly, Soraya e Júnior, pelo apoio; e aos meus primos João Cláudio, Ricardo, Geci e Karine, pelo companheirismo.

Em especial aos meus bisavós José Potiguar e Maria Diva; e à minha avó Igara, pela força e inspiração durante minha trajetória.

## RESUMO

As plantas com flores possuem características que promovem a polinização por vetores bióticos e abióticos. Para atrair animais, as flores apresentam atributos como o display floral e as recompensas florais que atuam na atratividade dos polinizadores, que por sua vez dispersam os seus grãos de pólen (flores estaminadas perfeitas), viabilizando a reprodução. A resina floral é uma recompensa rara com alto custo energético. O gênero *Clusia* L. (Clusiaceae) é um dos representantes capazes de ofertar este recurso. Espécies deste gênero são amplamente distribuídas em florestas tropicais, entretanto o conhecimento sobre a distribuição, incluindo espécies endêmicas, e suas preferências vegetacionais ainda é incipiente. No Brasil, *Clusia nemorosa* G. Mey apresenta maior área de distribuição e números de ocorrências registrados em relação às espécies do gênero. Diante disso, foi estudada a distribuição dos representantes do gênero *Clusia* L., ocorrência, distribuição e fenologia no Brasil através do levantamento de dados secundários e foram investigadas a fenologia, a biologia reprodutiva, a ocorrência de variações fenotípicas relacionadas à morfologia floral e à polinização em populações de *C. nemorosa* de Caatinga. O gênero *Clusia* no Brasil, possui 69 espécies distribuídas em quase toda a extensão territorial do Brasil. A floresta Amazônica foi o domínio fitogeográfico predominante. Em relação à ocorrência dos estádios vegetativos e reprodutivos, *C. nemorosa* foi a espécie mais representativa na floresta Amazônica, com maior ocorrência de folhas (N=69) e flores (N=38) no mês de outubro. A fenologia de *C. nemorosa* foi acompanhada mensalmente por 19 meses (junho/2016-janeiro/2018) em Caatinga. A espécie apresentou floração entre setembro e novembro/2016 e 2017 na Caatinga, mais curta do que a registrada em floresta Ombrófila Densa e Restinga (junho-dezembro/janeiro). A razão sexual entre indivíduos masculinos e femininos foi de 1:1 em Caatinga, similar ao registrado para FA (floresta Ombrófila Densa e Restinga) e em floresta Estacional Semidecidual (população ginodioica, com indivíduos femininos, intermediários e hermafroditas). Observamos baixa formação de frutos em condições naturais na Caatinga (22,35%), inferior ao registrado na literatura em floresta Ombrófila Densa (88,9%). A baixa frutificação natural pode estar relacionada com a baixa eficiência de *Trigona spinipes* como polinizadora da espécie em Caatinga, uma vez que em floresta Ombrófila Densa os polinizadores efetivos da espécie são abelhas Euglossini, maiores e especializadas em coleta de resina floral. A população de Caatinga foi considerada dioica, apesar de todos os indivíduos femininos terem apresentado pelo menos uma flor com algum estame com grãos de pólen, os quais apresentavam conteúdo citoplasmático. Esses indivíduos foram considerados femininos uma vez que essas flores intermediárias não

formavam frutos com o seu próprio pólen (autoincompatíveis) e o seu pólen, apesar de ter conteúdo, não resultava em frutos quando utilizado na polinização de flores de outros indivíduos. A ampla distribuição do gênero *Clusia* revela que as espécies possuem potencial adaptativo para ocorrer sob diferentes regimes pluviométricos e morfoclimáticos. *Clusia nemorosa* apresentou variações na sua biologia reprodutiva e guilda de em diferentes fitofisionomias, reforçando que a espécie apresenta diferentes estratégias reprodutivas sob diferentes condições ambientais.

**Palavras-chave:** Dioicia. Display floral. Flores intermediárias.

## ABSTRACT

Flowering plants have characteristics that promote pollination by biotic and abiotic vectors. To attract animals, the flowers present attributes such as the floral display and floral rewards that act on the attractiveness of pollinators, which in turn disperse their pollen grains (perfect staminate flowers), making reproduction possible. Floral resin is a rare reward with a high energy cost. The genus *Clusia* L. (Clusiaceae) is one of the three genera of angiosperms able to offer this resource. Species of this genus are widely distributed in tropical forests, but knowledge about the distribution, including endemic species, and their vegetative preferences is still incipient. In Brazil, *Clusia nemorosa* G. Mey presents a larger area of distribution and number of recorded occurrences in relation to the species of the genus. The distribution of the representatives of the genus *Clusia* L., occurrence, distribution and phenology in Brazil through the study of secondary data was studied. Phenology, reproductive biology, phenotypic variations related to floral morphology and pollination were investigated in populations of *C. nemorosa* of Caatinga. The genus *Clusia* in Brazil has 69 species distributed in almost all the territorial extension of Brazil. The Amazonian forest was the predominant phytogeographical domain. In relation to the occurrence of vegetative and reproductive stages, *C. nemorosa* was the most representative species in the Amazon rainforest, with a higher occurrence of leaves (N = 69) and flowers (N = 38) in October. The phenology of *C. nemorosa* was monitored monthly for 19 months (June/2016-January/2018) in Caatinga. The species presented flowering between September and November / 2016 and 2017 in the Caatinga, shorter than that recorded in the Obrófila Densa and Restinga forest (June-December / January). The sex ratio between male and female individuals was 1: 1 in the Caatinga, similar to that recorded for FA (Ombrophylous Densa and Restinga) and Seasonal Semideciduous (gynodioicy population with female, intermediate and hermaphrodite individuals). We observed low fruit formation under natural conditions in the Caatinga (22.35%), lower than that recorded in the literature in the Ombrophilous Dense forest (88.9%). The low natural fructification can be related to the low efficiency of *Trigona spinipes* as pollinator of the species in Caatinga, since in Ombrophilous Densa forest the effective pollinators of the species are Euglossini bees, larger and specialized in collection of floral resin. The population of Caatinga was considered dioecious, although all the female individuals presented at least one flower with some stamen with pollen grains, which had cytoplasmic content. These individuals were considered female since these intermediate flowers did not produce fruits with their own (self-incompatible) pollen and their pollen, despite having content, did not result in fruit when used to pollination of other individuals' flowers. The

wide distribution of the genus *Clusia* reveals that the species have adaptive potential to occur under different pluviometric and morphoclimatic regimes. *Clusia nemorosa* presented variations in its reproductive biology and guild in different phytophysiognomies, reinforcing that the species presents different reproductive strategies under different environmental conditions.

**Keywords:** Dioicy. Floral display. Intermediate flowers.

## SUMÁRIO

<b>1</b>	<b>INTRODUÇÃO.....</b>	<b>12</b>
<b>2</b>	<b>REVISÃO BIBLIOGRÁFICA.....</b>	<b>13</b>
2.1	PLASTICIDADE E VARIAÇÃO FENOTÍPICA EM ANGIOSPERMAS.....	13
2.2	DETERMINAÇÃO SEXUAL EM ESPÉCIES DIOICAS.....	15
2.3	GÊNERO <i>Clusia</i> L. E VARIAÇÕES NA MORFOLOGIA FLORAL.....	16
<b>3</b>	<b>RESULTADOS.....</b>	<b>19</b>
3.1	DISTRIBUIÇÃO DE <i>Clusia</i> L. (CLUSIACEAE) NO BRASIL E REGISTROS DE FLORAÇÃO, FRUTIFICAÇÃO E EVENTOS VEGETATIVOS	19
3.2	FENOLOGIA E ESTRATÉGIAS REPRODUTIVAS DE <i>Clusia nemorosa</i> G. MEY (CLUSIACEAE): COMPARAÇÃO ENTRE CAATINGA E FLORESTA ATLÂNTICA – PERNAMBUCO.....	33
<b>4</b>	<b>CONCLUSÕES.....</b>	<b>50</b>
	<b>REFERÊNCIAS.....</b>	<b>51</b>

## 1 INTRODUÇÃO

O gênero *Clusia* L. é um dos maiores representantes da família Clusiaceae, com cerca de 300 espécies distribuídas na Flórida, Estados Unidos, América do Norte, até a América do Sul, Brasil, no Rio Grande do Sul (BITTRICH, 1996; GUSTAFSSON et al., 2007). Seus representantes apresentam alta variabilidade fenotípica dos caracteres florais, o que constitui um desafio para a compreensão da taxonomia do grupo (ARAUJO & SCARANO, 2007). GUSTAFSSON et al. (2007) registram a ocorrência de 70 espécies do gênero *Clusia* L. no Brasil.

O gênero é conhecido por ofertar resina floral como recompensa para os polinizadores. Essa recompensa é utilizada por abelhas para construção de seus ninhos (e.g. AMBRUSTER, 1984; BITTRICH et al., 2003; AGOSTINI et al., 2014). Tal substância é um recurso raro entre as angiospermas, na família Clusiaceae, a resina floral é ofertada por cinco gêneros (GUSTAFSSON et al., 2007), sendo eles *Chrysochlamys*, *Tovomitopsis*, *Clusia* (GUSTAFSSON et al., 2002), *Clusiella* (BITTRICH & AMARAL, 1996) e *Moronobea* (VICENTINI & FISCHER, 1999).

A plataforma de dados SpeciesLink lista a ocorrência de 69 espécies do gênero *Clusia* L. no Brasil, não sendo registrada a ocorrência de *Clusia trochiformis* Vesque, reduzindo assim o número de espécies registradas por GUSTAFSSON et al. (2007). Entre as espécies listadas, uma é naturalizada (*C. rosea* Jacq.), 24 espécies são endêmicas e duas ocorrem exclusivamente em floresta Atlântica: *C. aemygdioi* A. G. da Silva & B. Weinberg e *C. spiritu-sanctensis* Mariz & Weinberg, ambas ocorrendo no estado do Espírito Santo. *Clusia nemorosa* G. Mey é a espécie com maior amplitude de área de ocorrência, sendo relatada em floresta Amazônica, floresta Atlântica, Caatinga e Cerrado.

As espécies deste gênero são dioicas, suas inflorescências são do tipo dicásio, suas flores apresentam variações no número de sépalas e pétalas (ARAUJO & SCARANO, 2007). Na literatura, experimentos em biologia da polinização esclarecem que as populações de *Clusia* L. são normalmente dioicas, no entanto, em alguns casos é observada a ocorrência de diferentes sistemas sexuais (ginodioicia e androdioicia) (GUSTAFSSON et al., 2007). Suas flores recebem, em sua maioria, visitas efetivas de espécies de abelhas das tribos Euglossini, Apini e Meliponini; no entanto, as abelhas Euglossini são relatadas como polinizadores mais eficientes neste gênero (LOPES & MACHADO, 1998; CARMO & FRANCESCHINELLI, 2002; KAMINSKI & ABSY, 2006). *Clusia nemorosa* é descrita por LOPES & MACHADO (1998)

com variações na morfologia floral, sucesso reprodutivo e sistema sexual em diferentes fitofisionomias de floresta Atlântica.

Este trabalho está dividido em dois capítulos: no primeiro foi realizado um levantamento de dados secundários para avaliar a ocorrência e distribuição do gênero no Brasil, reconhecendo as áreas com maiores níveis de endemismos do gênero, meses de floração e frutificação das espécies e descrições de variações na morfologia floral. O segundo capítulo tem o objetivo de apresentar as variações nas respostas reprodutivas de populações de *Clusia nemorosa* localizadas em áreas de floresta Atlântica e Caatinga. Para isso, as observações sobre fenologia, biologia floral e ecologia da polinização de *C. nemorosa* foram realizadas em Caatinga, no presente trabalho, e os resultados foram comparados com dados sobre a biologia reprodutiva da espécie em floresta Atlântica, disponíveis na literatura científica.

## **2 REVISÃO BIBLIOGRÁFICA**

### **2.1 PLASTICIDADE E VARIAÇÃO FENOTÍPICA EM ANGIOSPERMAS**

As angiospermas polinizadas por animais possuem uma série de estratégias para aumentar o seu sucesso reprodutivo (e.g. ENDRESS, 1994; PROCTOR, et al. 1996; WILLMER, 2011). As flores possuem diferentes atributos capazes de atrair polinizadores, ou visitantes antagonistas, roubando recursos e/ou atuando como florívoros (PROCTOR et al. 1996; WILLMER, 2011; IRWINN, et al. 2014).

Nas angiospermas, a arquitetura floral permite que polinizadores especializados visitem flores em busca de recursos, garantindo então o fluxo gênico (FENSTER et al., 2015). Em alguns casos, fatores exógenos podem promover variação no fenótipo de uma espécie, como por exemplo os fatores limitantes de recursos (disponibilidade de água no solo, nutrientes, incidência de luminosidade) e/ou fatores ambientais (temperatura, pluviosidade) (SULTAN, 2000; VOLIS, 2008; WHITTMAN & AGRAWAL, 2009; NICOTRA, et al. 2010). Tais pressões podem permitir que ocorram novas expressões fenotípicas de um determinado atributo da planta, como por exemplo nos traços florais (modificando morfologia, display floral e composição química de recursos). Em atributos fisiológicos e/ou anatômicos, essas mudanças são conhecidas como efeitos da plasticidade fenotípica (SCHEINER, 1993; FORDYCE, 2006). SCHEINER (1993) descreve que o processo de plasticidade fenotípica é individual e intrínseco e pode envolver modificações na morfologia, fisiologia e/ou anatomia de plantas e

que estes novos atributos fenotípicos podem se apresentar de maneira fixa e permanente na população ou serem instáveis e temporários no habitat.

As interações bióticas também podem promover a plasticidade fenotípica, tanto as interações de caráter positivo (mutualismo) ou negativo (predação e parasitismo) (KARBAN & MARON, 2002; WHITMAN & AGRAWAL, 2009; AGRAWAL, 2012) que podem permitir novos arranjos nas estruturas morfológicas e anatômicas, além de garantir a aclimação fisiológica de espécies botânicas com finalidades adaptativas ou para a defesa do organismo (NOVOPLANSKY, 2002; WHITMAN & AGRAWAL, 2009, GRATANI, 2014). As variações nos atributos de uma planta podem variar em um espaço de tempo e de localização (FORDYCE, 2006)

Alguns traços florais podem expressar diferentes fenótipos em condições desfavoráveis e pode garantir o sucesso reprodutivo nesses ambientes e algumas vezes a economia do custo energético na produção de recursos para o polinizador (SCHEINER, 1993; HARDER & BARRET, 2006). Estes fatores podem promover a formação de novos arranjos florais alterando o “fitness”/aptidão da planta em ambientes perturbados (BENITEZ-VIEYRA, et al. 2014). Em se tratando de flores, são mais comumente observadas variações no número de estruturas componentes dos verticilos vegetativos e reprodutivos (BENITEZ-VIEYRA, et al. 2014). O “fitness” da planta diante destes rearranjos morfológicos é definido quanto ao sucesso na eficácia reprodutiva. (GALEN, 1989; WILSON, 1994; HERRERA, 2001).

LIGARRETO et al. (2011) estudaram populações de *Vaccinium meridionale* (Ericaceae) em florestas de montanhas na Colômbia, em quatro províncias distintas, levando em consideração as variações da precipitação, temperatura anual, radiação solar e altitude; as plantas foram mensuradas quanto ao comprimento, assim como o comprimento e diâmetro de suas folhas, seus frutos foram avaliados e contabilizados o número de flores por inflorescência. As características florais foram avaliadas qualitativamente para verificar a plasticidade fenotípica da espécie. Os autores descreveram a ocorrência de modificações nos caracteres morfológicos avaliados nas províncias (comprimento das folhas, flores e dos frutos apresentaram alterações).

Algumas espécies podem apresentar variação fenotípica em ambientes com altas taxas de sombreamento, como fora evidenciado por ATIAN et al. (2015) em *Ulex europaeus* (Leguminosae). Em ambientes sombreados, a espécie apresentou decréscimo no número de flores produzidas por inflorescência, afetando negativamente no sucesso reprodutivo da população, já que reduzia consideravelmente a produção de sementes. DORKEN & BARRET (2004), MALL & LOVET-DOUST (2005) e VOLIS (2008) relataram variação fenotípica

associada à quantidade de nutrientes disponíveis no ambiente. *Sagittaria latifolia* (Alismataceae), *Lythrum salicaria* (Lythraceae) e *Hordeum spontaneum* e *Avena sterilis* (Poaceae). Em todos os casos, os atributos vegetativos e reprodutivos apresentaram variações em ambientes com baixa disponibilidade de nutrientes. Além disso, mais flores femininas foram encontradas em populações de *S. latifolia* em ambientes com maior disponibilidade de nutrientes no solo (alocação sexual - DORKEN & BARRET, 2004; HARDER & BARRET, 2006).

Em relação aos aspectos na fenologia da floração, alguns autores retratam uma plasticidade espaço-temporal nas taxas de floração como no caso de *Boechera stricta* (Brassicaceae), que apresentou variação na fenologia da floração entre os anos de 1973 a 2011. A espécie neste caso apresentou adaptação às variações climáticas e da temperatura ao longo do tempo (ANDERSON et al., 2012).

## 2.2 DETERMINAÇÃO SEXUAL EM ESPÉCIES DIOICAS

As pressões ambientais podem atuar na determinação sexual de plantas em algumas populações (DELLAPORTA & CALDERON-URREA, 1993). A maior parte de espécies de angiospermas possui o hermafroditismo como estratégia reprodutiva mais ocorrente (IRISH & NELSON, 1989; LEBEL-HARDENACK & GRANT, 1997; TANURDZIC & BANKS, 2004). No entanto, a produção de flores unissexuais em indivíduos de espécies dioicas também é ocorrente entre as angiospermas. Essa estratégia pode garantir variabilidade genética da população. As angiospermas dioicas possuem grande dependência de vetores que garantam a transferência de grãos de pólen de flores de indivíduos masculinos para o estigma de indivíduos com flores femininas viabilizando a polinização cruzada (IRISH & NELSON, 1989) e otimizando a alocação de recursos utilizados para a produção de flores e frutos em indivíduos femininos (LEBEL-HARDENACK & GRANT, 1997).

Segundo IRISH & NELSON (1989) o processo de determinação sexual das flores em plantas dioicas se dá com um controle genético da expressão sexual. Esse processo ocorre durante o desenvolvimento primordial da flor onde apenas o gineceu ou androceu é desenvolvido, denominado de aborto seletivo. Tratando do aspecto genético da determinação sexual em angiospermas, LEBEL-HARDENACK & GRANT (1997) propõem que este processo ocorre por um mecanismo simples, onde em um único loco da constituição alélica definiria a sexualidade dos indivíduos da espécie. No entanto, LEBEL-HARDENACK & GRANT (1997) e AINSWORTH et al. (1998) citam que, em algumas espécies dioicas, a

determinação sexual é definida pela presença de cromossomos sexuais (indivíduos masculinos são heterozigóticos e indivíduos femininos, homozigóticos); esta condição tem sido descoberta com os avanços em estudos de citogenética.

DELLAPORTA & CALDERON-URREA (1993) descrevem que a ocorrência de populações ginodioicas (composta por indivíduos femininos e hermafroditas) e androdioicas (composta por indivíduos masculinos e hermafroditas) é uma rara condição, na qual uma população unissexual pode ter sido originada a partir de uma população ancestral hermafrodita que em algum momento mudou o sistema sexual gradativamente para ginodioicia ou androdioicia. Além disso, os autores descrevem que em populações ginodioicas indivíduos hermafroditas reduzem a fertilidade feminina e em androdioicas há redução da fertilidade masculina. Ainda segundo DELLAPORTA & CALDERON-URREA (1993), a redução da fertilidade masculina em indivíduos hermafroditas pode ocorrer devido ao baixo custo da perda de “fitness” que é de menor importância quando comparado com a capacidade de flores femininas formarem frutos e sementes.

Segundo a literatura (WESTERGAARD, 1954; RENNER, 2014), indivíduos que antes eram hermafroditas e passam a apresentar flores unissexuais femininas com uma simples mutação (presença de poucos estames estéreis, estas flores possuem característica sexual intermediária ou de transição), são chamados de subdioicos. No caso de populações em que ocorrem indivíduos puramente masculinos e indivíduos femininos intermediários, estas populações são chamadas de subandrodioicas, já populações com ocorrência de indivíduos femininos e apenas masculinos intermediários são chamados de subginodioicas (WESTERGAARD, 1954). Estudos sobre populações com ocorrência de indivíduos subdioicos na literatura são escassos, por ser uma condição rara observada em plantas com flores. Além disso, estes termos se baseiam na expressão puramente morfológica, não em termos funcionais como veremos nesta dissertação.

### 2.3 GÊNERO *Clusia* L. E VARIAÇÕES NA MORFOLOGIA FLORAL

O gênero *Clusia* L. possui ampla distribuição nas Américas (SOUZA & LORENZI, 2012). No Brasil o gênero possui ocorrência natural em quase toda a extensão territorial, sendo relatada a maior ocorrência no domínio de floresta Amazônica, seguido da floresta Atlântica (ARAÚJO & SCARANO, 2007). As plantas do gênero podem apresentar diferentes hábitos (arbustivo, arbóreo ou lianas), e podem ocorrer em diferentes substratos (ARAÚJO & SCARANO, 2007; SOUZA & LORENZI, 2012).

As flores de *Clusia* L. são tipicamente melitófilas e ofertam resina floral e pólen como recurso; a resina floral é uma recompensa floral rara (AMBRUSTER, 1984). A família Clusiaceae não é a única a ofertar resina como recurso, também é registrada a oferta de resina floral por espécies do gênero *Dalechampia*, (Euforbiaceae) (AMBRUSTER, 1984) e *Monstera* (Araceae) (RAMÍREZ & GÓMEZ, 1978). As resinas florais são recompensas ofertadas para as abelhas coletoras, como, por exemplo, fêmeas de abelhas Apidae e Megachilidae que necessitam deste recurso para a construção de seus ninhos, pois tais recursos possuem eficiência na atividade antimicrobiana (AMBRUSTER, 1984; AGOSTINI, et al. 2012).

A eficiência dos polinizadores na coleta de recursos e dispersão dos grãos de pólen tem sido largamente estudada em flores deste gênero devido à especialização floral. Aspectos reprodutivos de *Clusia grandiflora* Spligt., *C. insignis* Mart. e *C. panapanari* (Aubl.) Choisy foram estudados por KAMINSKI & ABSY (2006) e citam que podem ocorrer variações morfológicas (número de pétalas, sépalas e pigmentação da corola) nas espécies estudadas. As autoras descrevem os diferentes visitantes florais na região central da Amazônia e registraram como visitantes mais abundantes em *C. grandiflora* abelhas Euglossini spp. (coletando resina floral, e, indiretamente, grãos de pólen) *Trigona fulviventris* e *Ptilotrigona lurida* (Meliponinae) (coletando sobras de resina floral). Já em *C. insignis* foram registradas visitas de fêmeas de Euglossini spp. coletando resina e dez espécies de Meliponinae coletando resina e pólen. Ainda de acordo com o estudo, *C. panapanari* foi visitada por quatro espécies de Meliponinae que também coletavam pólen e resina floral. No entanto, nesse estudo as autoras fizeram observações apenas em indivíduos masculinos, nestes apenas abelhas Euglossini sp. contatavam as estruturas reprodutivas.

CABRAL et al. (2013) evidenciaram que *Clusia nitida* Bittrich possui flores completamente vermelhas e sépalas verdes, recebendo visitas de pequenas abelhas para a coleta de resina floral não sendo observada a visita de abelhas Euglossini spp. As pequenas abelhas atuaram como polinizadores efetivos na espécie, contudo não foi mensurada a eficiência dessas espécies como vetores de pólen. Carmo & Franceschinelli (2002) estudaram populações de *Clusia arrudae* (*Clusia mexiensis* P.F. Stevens, nome não publicado efetivamente) em população ocorrente em região serrana de vegetação em campo-rupestre e descreveram que a espécie é dioica, polinizada efetivamente por *Eufrisea nigrohirta*.

Variações na morfologia floral são amplamente relatadas em representantes do gênero *Clusia* L. (LOPES & MACHADO 1998; CARMO & FRANCESCHINELLI 2002; KAMINSKI & ABSY 2006; ARAÚJO & SCARANO 2007) mas não são descritos os fatores

que podem promover estas variações. LOPES & MACHADO (1998) avaliaram a biologia floral e reprodutiva de *Clusia nemorosa* G. Mey em três tipos vegetacionais de floresta Atlântica: em floresta Ombrófila Densa, Restinga e em floresta Estacional Semidecidual. A espécie apresentou populações com sistema sexual dióico em Restinga e em floresta Atlântica. Em floresta Estacional Semidecidual (Morro do Chapéu, Bahia) foi relatada a ocorrência de indivíduos femininos, indivíduos com flores intermediárias e hermafroditas em população ginodioica. *Clusia nemorosa* apresentou leve variação na fenologia da floração entre indivíduos masculinos (junho-janeiro) e indivíduos femininos (julho-dezembro).

A espécie também apresentou variações morfológicas relacionadas aos traços florais dos verticilos vegetativos, como por exemplo o número de pétalas em flores pistiladas, estaminadas e em flores hermafroditas de populações ginodioicas. Na coloração das flores de *C. nemorosa* foi relatada diferença intra e inter-populações neste estudo. Ainda foi relatada por Lopes & Machado (1998) variação significativa no diâmetro floral e na área de produção de resina, na qual flores estaminadas apresentaram maior diâmetro floral e maior quantidade de resina.

Para o gênero *Clusia* L. não há uma clara compreensão da ocorrência e distribuição das espécies endêmicas e nativas além da ocorrência das espécies do gênero nos domínios fitogeográficos do Brasil. Quanto ao aspecto reprodutivo, avaliações sistemáticas em flores (morfologia e morfometria) destes representantes em diferentes domínios fitogeográficos não estão totalmente compreendidos. Além dessas questões, a eficiência reprodutiva, o sistema sexual, a variação na guilda de polinizadores e a determinação sexual em algumas espécies continuam em aberto.

### 3 RESULTADOS

#### 3.1 DISTRIBUIÇÃO DE *Clusia* L. (CLUSIACEAE) NO BRASIL E REGISTROS DE FLORAÇÃO, FRUTIFICAÇÃO E EVENTOS VEGETATIVOS

Luanda Augusta Pinheiro da Silva<sup>1;2</sup>; Oswaldo Cruz-Neto<sup>1</sup>; Marcela Masie Woolley de Melo Santos<sup>1</sup>; Jéssica Luiza de Souza e Silva<sup>1</sup>; Isabel Cristina Machado<sup>1</sup>; Ariadna Valentina Lopes<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Universidade Federal de Pernambuco, Departamento de Botânica, Recife-PE, Brasil.

<sup>2</sup>[luanda.pinheiro@gmail.com](mailto:luanda.pinheiro@gmail.com)

**Resumo:** O gênero *Clusia* L. possui ampla distribuição nas américas, ocorrendo desde a América do Norte (Estados Unidos, Flórida) até a América do Sul (Brasil, Rio Grande do Sul). Suas representantes são conhecidas pela plasticidade fisiológica e morfológica, além de algumas representantes do gênero ofertarem resina floral como recurso para polinizadores (abelhas). O presente estudo objetivou compreender a distribuição e o endemismo dos representantes do gênero *Clusia* L. no Brasil. Para isso foi realizado um levantamento na plataforma de dados de coleções científicas “*SpeciesLink*” sobre os registros da ocorrência do gênero no Brasil. Foram confirmados os nomes das espécies, levantados os tipos vegetacionais e origem (nativa, exótica, invasora ou naturalizada). O gênero apresentou 69 espécies ocorrentes no Brasil, destes uma espécie é considerada naturalizada (*Clusia rosea* Jacq.). As espécies distribuem-se naturalmente em floresta Amazônica, floresta Atlântica, Cerrado e Caatinga, com alta representatividade de endemismos em floresta Atlântica (20 espécies). As espécies podem apresentar diferentes hábitos e ocorrerem sobre diferentes substratos, apontando o potencial plástico deste gênero em diferentes condições abióticas. Quanto ao domínio, o maior registro de espécies nativas se deu em floresta Amazônica e o tipo vegetacional “floresta de Terra firme” foi o de maior ocorrência. Das espécies nativas, *Clusia nemorosa* G. Mey apresentou maior distribuição (1710 ocorrências) e esta mesma espécie foi descrita como a que mais apresentou variações florais. A distribuição do gênero *Clusia* L. em quase toda extensão territorial do Brasil demonstra a capacidade adaptativa do gênero em ocorrer nos diferentes domínios fitogeográficos e fitofisionomias.

**Palavras-chaves:** Biogeografia, Endemismo, Floração, Origem, Atributos.

**Abstract:** The genus *Clusia* L. has a wide distribution in the Americas, occurring from North America (United States, Florida) to South America (Brazil, Rio Grande do Sul). Its representatives are known for the physiological and morphological plasticity, besides presenting floral resin as a resource offered for pollinators (bees). Its representatives are known for the physiological and morphological plasticity, besides presenting floral resin as a resource offered for pollinators (bees). The present study aimed to understand the distribution and endemism of representatives of the genus *Clusia* L. in Brazil, for this, a survey of the occurrence of the genus was carried out by the data collection platform of scientific collections "SpeciesLink". The names of the species were confirmed, with vegetation types and origin (native, exotic, invasive or naturalized). The genus presented 69 species occurring in Brazil, of which one species is considered naturalized (*Clusia rosea* Jacq.). The species are distributed naturally in the Amazon rainforest, Atlantic forest, Cerrado and Caatinga, with high representativeness of endemisms in Atlantic forest (20 species). The species can present different habits and occur on different substrates, pointing out the plastic potential of this genus in different abiotic conditions. As for the domain, the largest register of native species occurred in the Amazon rainforest, and the vegetation type "Terra firme forest" was the one with the highest occurrence. Of the native species, *Clusia nemorosa* G. Mey presented a greater distribution (1710 occurrences), this same species was described as the one that presented the most floral variations. The distribution of the genus *Clusia* L. in almost all Brazilian territorial extension demonstrates the adaptive capacity of the genus to occur in the different phytogeographical and phytophysiological domains.

**Keywords:** Biogeography, Endemism, Flowering, Origin, Attributes.

## INTRODUÇÃO

Os avanços nos estudos em biogeografia tem permitido uma maior compreensão sobre a distribuição dos seres vivos no habitat, sobre o aspecto histórico dos domínios fitogeográficos e tem fornecido informações sobre como os fatores abióticos podem influenciar na distribuição dos organismos ao longo do tempo e do espaço (Silva & Bates 2002; Santos *et al.* 2007). Através dos estudos biogeográficos é possível compreender como os processos vicariantes ou dispersão dos organismos podem contribuir para a diferenciação genética entre populações (Martins & Domingues 2011). Através biogeografia é possível realizar o reconhecimento de áreas com grande riqueza de espécies e centros de endemismo, estabelecendo áreas prioritárias para conservação ("hotspots" da biodiversidade) (Myers 1988; Myers *et al.* 2000).

Dentre as florestas tropicais no Brasil, o Cerrado brasileiro e a floresta Atlântica estão inseridos nos “hotspots” da biodiversidade, enquanto que a floresta Amazônica é considerada como região selvagem (Cincotta *et al.* 2000). O Cerrado é o segundo maior domínio da América do Sul, esta região possui altos índices de endemismo (Silva & Bates 2002, Myers *et al.* 2000). Já a floresta Atlântica apresenta ocorrência de remanescentes florestais no Brasil, Paraguai e Argentina. No Brasil, este domínio apresenta descontinuidades ocorrendo na costa brasileira e no interior do país (Galindo-Leal & Câmara 2003). É relatado que as unidades de conservação de floresta atlântica no Brasil se localizam normalmente em regiões com maiores assentamentos urbanos (Ranta *et al.* 1998; Begossi *et al.* 2000; Araujo & Scarano 2007; Cincotta *et al.* 2000, Wright 2005).

As plantas representam um dos grupos mais afetados pela redução de biodiversidade, especialmente as angiospermas polinizadas por animais, que dependem desses organismos para a dispersão de grãos de pólen (Dicks *et al.* 2016). Polinizadores especializados, como as abelhas, são um dos grupos mais afetados pelas ações antrópicas, já que muitas espécies possuem baixa resiliência em ambientes perturbados (Tonhasca *et al.* 2002, Brosi *et al.* 2007, Dicks *et al.* 2016). O gênero *Clusia* L. apresenta características singulares, sendo um dos maiores gêneros da família Clusiaceae (Gustafsson *et al.* 2007). Este gênero possui cerca de 300 espécies, distribuídas desde a América do Norte, na Flórida, Estados Unidos até o Rio Grande do Sul, no Brasil (Bittrich 1996; Gustafsson *et al.* 2007). Apesar de ser um gênero com características peculiares em suas flores, como ser um dos seis únicos gêneros de Angiospermas cujas flores oferecem resina como recompensa floral e das espécies serem em sua maioria dioicas, o gênero é pobremente estudado (Gustafsson *et al.* 2007).

Muitos estudos têm abordado a polinização, biologia reprodutiva, modificações nos atributos florais e plasticidade fisiológica de representantes do gênero *Clusia* (Araujo & Scarano 2007, Gustafsson *et al.* 2007, Lütge 2007). As espécies deste grupo ocorrem no Brasil em áreas de florestas (com maior número de registros em floresta amazônica), não-florestas e em centros urbanos (Araujo & Scarano 2007). Apesar do domínio de floresta Amazônica apresentar um maior número de espécies do gênero, a floresta Atlântica apresenta a ocorrência do gênero em toda a sua extensão territorial e é registrada também a ocorrência de espécies endêmicas neste domínio fitogeográfico (Araujo & Scarano 2007).

Diante disso, este trabalho teve por objetivo compreender a distribuição espacial dos representantes do gênero *Clusia* L. (gênero especializado) através do levantamento de dados baseado em coleções científicas afim de conhecer a origem, ocorrência, distribuição, endemismo e os aspectos reprodutivos das espécies e indivíduos do gênero *Clusia* L.

ocorrentes no Brasil. Portanto, esta análise: 1) identificou a distribuição do gênero no Brasil; 2) identificou os domínios fitogeográficos e tipos vegetacionais com maiores ocorrências; 3) analisou a distribuição das espécies do gênero e 4) descreveu a ocorrência dos estádios vegetativos, reprodutivos e atributos florais.

## MATERIAL E MÉTODOS

### Objeto de estudo

A família Clusiaceae está incluída na ordem Malpighiales (APG IV 2016), com 14 gêneros e 600 espécies distribuídas no mundo. No Brasil é registrada a ocorrência de 11 gêneros e 120 espécies (Souza & Lorenzi 2012). Suas representantes podem possuir hábito arbustivo, arbóreo ou, raramente, hemiepífitas (Kerrigan *et al.* 2011; Bittrich 1996; Souza & Lorenzi 2012).

Representantes desta família apresentam látex de cor variada, suas folhas são carnosas ou coriáceas e sua filotaxia pode ser oposta ou verticilada (Bittrich 1996; Souza & Lorenzi 2012). As inflorescências são cimosas, com flores vistosas. As flores podem apresentar sistemas sexuais distintos, sendo relatada a ocorrência de espécies dioicas, ginodioicas ou androdioicas, com rara ocorrência de espécies monoicas (Souza & Lorenzi 2012; Lopes & Machado 1998). O cálice e corola possuem número variado de sépalas e pétalas. As espécies representantes possuem numerosos estames com anteras rimosas ou poricidas (casos raros), estaminódios algumas vezes presentes e os recursos ofertados podem variar entre néctar e resina. O ovário é súpero, com número de carpelos variáveis e estigma expandido (Souza & Lorenzi 2012).

Souza e Lorenzi (2012) apontam que os gêneros *Chrysoclamys*, *Clusia*, *Dystovomita*, *Garcinia*, *Lorostemon*, *Moronobea*, *Platonia*, *Symphonia*, *Tovomita*, *Tovomitidium*, *Tovomitopsis* e *Clusiella* (Reflora) apresentam representantes nativos no Brasil. Um dos maiores gêneros de Clusiaceae é o gênero *Clusia*, que apresenta características singulares (Gustafsson *et al.* 2002). No Brasil, são registrados a ocorrência de 70 espécies (Gustafsson *et al.* 2007). Quanto às características biológicas, espécies de *Clusia* apresentam, em sua maioria, hábito arbóreo dioica como sistema sexual, inflorescências são do tipo dicásio, corola podendo possuir de 5-6 pétalas, com pré-floração coclear e normalmente ofertam resinas florais para polinizadores (Araújo 2010). Alternativamente, algumas espécies de *Clusia* oferecem pólen ou néctar como recompensa floral (Bittrich *et al.* 1996).

### Levantamento de dados

Para este estudo foi realizado um levantamento de dados na plataforma de dados de coleções científicas “*SpeciesLink*” sobre a ocorrência das espécies representantes do gênero *Clusia* L. Foram apenas utilizados dados referentes às espécies ocorrentes no Brasil (espécies nativas e naturalizadas). Paralelamente foi feito um levantamento das espécies pertencentes ao gênero na plataforma de dados do herbário virtual Flora do Brasil 2020 (Reflora), sendo considerados: 1) hábito; 2) substrato; 3) origem; 4) endemismo; 5) domínio fitogeográfico; 6) tipo de vegetação; 7) país e 8) estado de ocorrência.

Foram levantados a partir da plataforma de dados do “*SpeciesLink*” a ocorrência de sessenta e nove espécies no Brasil, foram consideradas as informações: 1) país de coleta; 2) estado de coleta; 3) mês de coleta; 4) coordenadas geográficas; 3) atributos florais (para as espécies que já possuem descrição de biologia floral e reprodutiva na literatura) e 4) ocorrência de fenofase (foi realizada apenas para espécies que possuíram mais de 150 ocorrências por domínio fitogeográfico).

Pra a caracterização de eventos vegetativos e reprodutivos, de acordo com a descrição do coletor, foi atribuído “1” para presença e “0” para ausência do evento (folhas, botões, flores, frutos verdes e frutos maduros). A partir do levantamento destas informações, foi montado um banco de dados baseado na ocorrência das espécies e dos indivíduos registrados.

### **Análise de dados**

Quanto à distribuição dos indivíduos de cada espécie, apenas foram considerados os dados do “*SpeciesLink*” com informações de coordenadas geográficas. Através dessas informações, foram construídos mapas com auxílio do programa DIVA-GIS (Hijmans *et al.* 2004) e com os “*Shapes*” dos domínios fitogeográficos e da América do Sul, disponibilizados pelo Ministério do Meio Ambiente (MMA). Em seguida, foram gerados mapas, sendo possível visualizar a amplitude de distribuição e ocorrência das espécies do gênero *Clusia* L. na América do Sul e por Domínio fitogeográfico.

## **RESULTADOS**

### **Ocorrência do gênero *Clusia* no Brasil**

Foram registradas 69 espécies de *Clusia* L. em quase toda extensão territorial do Brasil. Os indivíduos representantes de cada espécie apresentaram hábito arbustivo, arbóreo ou foram lianas. No entanto, o hábito arbóreo foi o mais predominante, com 63 espécies representantes. Quanto ao tipo de substrato, 64 das espécies listadas foram terrícolas, 22 hemiepífitas, cinco

rupícolas e três epífitas. Algumas espécies apresentaram mais de um tipo de hábito e ocorreram em mais de um tipo de substrato.

Das 69 espécies ocorrentes no Brasil, 26 foram coletadas e identificadas também em outros países da América do Sul (Bolívia, Colômbia, Guiana, Guiana Francesa, Suriname, Peru e Venezuela) e duas foram registradas para a América Central (Costa Rica e Honduras). Das espécies que ocorrem no Brasil, 68 são nativas, uma apresenta origem desconhecida (*Clusia trochiformis* Vesque) e uma espécie, *Clusia rosea* Jacq., é naturalizada. Quanto ao endemismo, 26 espécies estão classificadas como endêmicas do Brasil na plataforma Flora do Brasil (REFLORA), no entanto dados das coordenadas geográficas e da descrição do local de ocorrência apontam que duas delas possuem registros em outros países da América do Sul. Estas espécies foram *Clusia melchiorii* Gleason, que possui indivíduos ocorrentes em área de Parque Nacional da Canaima na Venezuela, e *Clusia sellowianna*, sendo registrada no Suriname. Portanto, apenas 24 espécies são exclusivamente ocorrentes no Brasil.

Em relação ao número de espécies ocorrentes por domínio fitogeográfico, 20 ocorreram em floresta Atlântica, 19 em Floresta Amazônica, 14 em Caatinga, 13 no Cerrado e apenas duas no Pampa, sendo estas últimas ocorrentes em ambientes urbanos. Duas das espécies endêmicas do Brasil possuem ampla distribuição, sendo elas *Clusia criuva* Cambess (1071 registros) e *Clusia criuva* subesp. *Parviflora* (Engl.) Vesque. Duas das espécies endêmicas são restritas em apenas um estado do Brasil sendo elas: *Clusia aemygdioi* A. G. da Silva & B. Weinberg (Espírito Santo - 44 ocorrências), e *Clusia spiritu-sanctensis* Mariz & Weinberg (Espírito Santo – 94 ocorrências).

Das espécies nativas e não-endêmicas ocorrentes no Brasil, a que possui maior número de registros é *Clusia nemorosa* G. Mey, com 1710 registros em acervo. Para duas espécies listadas neste trabalho há inconsistência quanto à nomenclatura, sendo elas *Clusia gaudichaudii* Choisy ex Cambess. (nomenclatura mal-empregada) e *Clusia mexiensis* P.F. Stevens (nome não efetivamente publicado), não sendo relatadas na Flora do Brasil 2020 a área de ocorrência e origem. *Clusia opaca* Maguire não apresentou dados de referências geográficas no Brasil e *Clusia trochiformis* Vesque não possui dados sobre a sua origem e ocorrência.

A floresta Amazônica foi o domínio fitogeográfico com maior ocorrência de espécies nativas relatadas, enquanto em Caatinga há um menor número de registros. Não foi relatado ocorrência de nenhum representante do gênero para o Pantanal. Quanto ao domínio Pampa, não foi relatada nenhuma ocorrência natural de representantes do gênero, no entanto dados das coordenadas geográficas apontam a introdução de *C. criuva* para paisagismo em ambiente urbano no Rio Grande do Sul. Em relação ao tipo vegetacional, houve maior número de

registros de espécies ocorrendo em Floresta de Terra Firme, seguido da Floresta ciliar/Galeria, Savana Amazônica e Floresta Ombrófila.

### Ocorrência dos estádios vegetativos e reprodutivos

Para floresta Amazônica oito espécies atenderam ao critério de possuírem mais de 150 registros por domínio fitogeográfico para avaliação da ocorrência dos estádios vegetativos e reprodutivos. sendo elas: *Clusia burle-marxii*, *C. columnaris*, *C. criuva* subesp. *Parviflora*, *C. insignis*, *C. microstemon*, *C. nemorosa*, *C. panapanari* e *C. renggerioides*. Para Floresta Atlântica apenas quatro espécies *C. lanceolata*, *C. mexiensis*, *C. organensis*, *C. sellowiana* e *C. nemorosa*. Em Caatinga, apenas *C. nemorosa* atendeu aos critérios. Em relação ao sexo das espécies, para *C. panapanari* foi relatada apenas a ocorrência de indivíduos femininos, enquanto que para as espécies restantes é relatada a ocorrência de indivíduos femininos e masculinos. Foi relatada a ocorrência de indivíduos com flores hermafroditas em cinco espécies, sendo elas *C. burle-marxii*, *C. columnaris*, *C. nemorosa*, *C. organensis* e *C. sellowiana*. Além disso, há descrição de indivíduos monoicos ocorrentes em populações de *C. insignis* e *C. microstemon*.

Em floresta Amazônica, *Clusia burle-marxii* apresentou um maior número de coletas de ocorrência do estágio vegetativo no mês de janeiro (N=25), enquanto que o maior número de espécimes com botões florais ocorreu nos meses de fevereiro e dezembro com nove registros para ambos os meses, sendo o mês de dezembro com maior presença de flores. A presença de folhas, botões florais e de floração em *C. columnaris* foi mais ocorrente no mês de novembro, enquanto que a presença de frutos verdes teve maior pico no mês de fevereiro. *Clusia criuva* subesp. *parviflora* apresentou maiores valores para a presença de folhas, botões florais e de flores no mês de dezembro. *C. insignis* apresentou maior número de registros de folhas (N=43), botões (N=12), floração (N=19) e frutos verdes (N=10) no mês de outubro. *Clusia microstemon* apresentou um maior número de registros para a presença de folhas no mês de julho (N=56), botões e flores no mês de agosto (N=21 e N=33). *Clusia nemorosa* foi a espécie mais representativa na floresta amazônica, com maior ocorrência de folhas (N=69) e flores (N=38) no mês de outubro. *Clusia panapanari* apresentou maiores registros apenas de estágio vegetativo, com maior taxa no mês de maio, junho e novembro (N=19), a espécie apresentou maiores registros de frutos verdes no mês de novembro (N=10). Em floresta Amazônica, *C. renggerioides* apresentou maiores ocorrências no mês de novembro para presença de folhas (N=48), flores (N=12) e frutos verdes (N=15).

Para floresta Atlântica *C. lanceolata* apresentou maior ocorrência na presença de folhas no mês de abril com 28 registros, enquanto que para floração os meses de junho e julho tiveram maiores ocorrências com nove registros, respectivamente. Para *C. mexiensis*, folhas (N=37) e flores (N=18) tiveram mais ocorrências no mês de janeiro. No caso de *C. organensis* o mês de novembro se destacou com as ocorrências de folhas (N=41) e flores (N=20). *C. sellowianna* demonstrou maiores registros para folhas (N=19) e flores (N=8) no mês de janeiro. *Clusia nemorosa* foi a maior representante em floresta Atlântica, com pico de floração no mês de outubro, enquanto que essa mesma espécie foi a única representante ocorrente em Caatinga que possuía mais de 150 ocorrências registradas com maiores registros de presença de flores também no mês de outubro.

### Atributos florais

Em relação aos atributos florais, *Clusia fluminensis* apresentou diferentes cores das pétalas, sendo elas totalmente branca ou portadoras de uma mácula rosa escuro na base das pétalas. As sépalas de suas flores apresentaram coloração verde, branca ou com mácula rosa escuro na base, sendo relatado estigmas e estaminódios de cores brancas. *C. fluminensis* não apresentou descrições para o número de peças florais.

*Clusia grandiflora* Splitg. apresentou em floresta Amazônica flores totalmente brancas ou com mácula rosa, rosa escuro e vermelha, com sépalas verdes, brancas ou amarelas podendo apresentar mácula vermelha. Apenas um registro descreveu as flores com dois pares de sépalas no cálice da flor e um total de oito pétalas. Os estames podem variar de coloração amarelo ou vermelho e os estigmas foram descritos com cor amarela. Em floresta Atlântica a espécie apresentou flores totalmente brancas ou com mácula rosa claro na base das pétalas, não tendo descrições do número de pétalas ou sépalas nos dois domínios fitogeográficos.

*Clusia hilariana* foi registrada em floresta Amazônica com flores de cor branca e base das pétalas rosa claro, no entanto em floresta Atlântica a espécie apresentou maior variações de cores (brancas ou com mácula na base das pétalas rosa claro, rosa escuro e vermelho), seguido de Caatinga (pétalas brancas com mácula rosa claro ou vermelha). *Clusia hoffmannseggiana* (com sinônimo heterotípico *C. palmicida*) apresentou, na floresta Amazônica, flores totalmente brancas ou com pigmento rosa claro, rosa escuro e vermelho e sépalas de coloração verde, ou branca com pigmento rosa claro ou rosa escuro. Para esta espécie, as flores possuem de 5-6 pétalas, mas o número de sépalas não foi descrito. Já *Clusia nemorosa* apresentou quatro padrões de cores em floresta Atlântica e Caatinga, sendo as flores totalmente brancas ou com mácula rosa claro, rosa escuro ou vermelho na base das pétalas. Em floresta Amazônica, apenas

flores brancas ou com mácula rosa claro foram relatadas. Quanto ao número de pétalas, a espécie apresentou registro de 5-7 pétalas em floresta Atlântica, 4-6 em Caatinga e 6 em floresta Amazônica.

Em floresta Atlântica e no Cerrado, *C. sellowiana* foi descrita com flores totalmente brancas ou amareladas, com sépalas verdes e estames e estigmas na coloração branco ou verde, não possuindo características descritas para floresta Amazônica e Caatinga. *Clusia spiritusanctensis* apresenta, em floresta Atlântica, flores brancas ou com mácula na base das pétalas rosa claro, rosa escuro e estames amarelados. Apesar de *C. nitida* Bittrich & F. N. ser descrita como nova espécie para o gênero ocorrente no Brasil, a mesma não possui nenhum registro na plataforma de dados sobre de distribuição e atributos florais, apenas na literatura.

## DISCUSSÃO

A distribuição do gênero no *Clusia* L. Brasil revelou que há uma preferência das espécies pertencentes deste grupo por áreas florestais. O maior número de registro em floresta Amazônica e Atlântica sugerem que as plantas podem possuir maior aptidão aos regimes climáticos desses locais como foi sugerido por Araujo & Scarano (2007), que, através de levantamento de dados em herbários, e coleta de dados secundários (revisão de literatura e acesso em herbários virtuais), estimaram a distribuição das espécies do gênero e encontraram este mesmo padrão. Este fator pode estar relacionado com as condições climáticas mais estáveis e maior disponibilidade de recursos nestes domínios (Araujo & Scarano 2007).

Na região norte do país, as espécies ficam distribuídas mais próximas às áreas de fronteiras, enquanto que em floresta Atlântica a espécie apresenta uma ocorrência contínua na costa brasileira, corroborando o que foi levantado por Araujo & Scarano (2007). Em Caatinga, as espécies ocorrem mais ao sul e também nas áreas de transição para a floresta Atlântica, indicando que as espécies podem tolerar regimes pluviométricos mais restritivos (Prado 2003, Machado & Lopes 2003), explicando também o porquê dos diferentes hábitos encontrados no gênero (Araujo & Scarano, 2007). Em área de caatinga *Clusia nemorosa* apresenta hábito arbustivo no Parque Nacional do Catimbau (observações pessoais). No Cerrado o gênero não é tão representativo quando comparado com a floresta Amazônica e Atlântica, com registros das espécies em zonas de transição para a floresta Atlântica e na região central do Cerrado (Araujo & Scarano, 2007).

O estudo corroborou com os resultados encontrado por Araujo e Scarano (2007) indicando que as espécies no Brasil ocorrem em diferentes tipos de solo, regimes pluviométricos e climáticos (Scarano 2002). Araujo & Scarano (2007) associados com a

amplitude da capacidade de dispersão, sendo conhecidos na literatura dois centros de dispersão para o gênero, nos Andes e no planalto das Guianas (Gentry 1995, Pipoly *et al.* 1998, Araujo & Scarano, 2007). Lüttge (2007) infere que essa capacidade no gênero está relacionada com a alta plasticidade fisiológica das espécies para suportarem ambientes mais restritivos,

Das espécies nativas (não-endêmicas) *Clusia nemorosa*, foi a espécie que apresentou ampla distribuição, sob diferentes tipos de substratos seguida da espécie endêmica *C. criuva*. Estas espécies aparentam ser mais adaptas a diferentes regimes morfoclimáticos e ocorrência em ambientes restritivos. Em se tratando de endemismo das espécies, Araujo & Scarano (2007) citam que as regiões de endemismos mais representativas ocorrem em floresta Atlântica e Amazônica. Neste estudo, ambos os domínios foram representativos com 20 e 19 espécies endêmicas respectivamente. Duas espécies do grupo ocorrem apenas em floresta atlântica, especificamente no estado do Espírito Santo, sendo elas *C. aemygdioi* e *C. spiritu-sanctensis*. Araujo & Scarano (2007) relatam que a espécie *C. spiritu-sanctensis* também possui ocorrência no Rio de Janeiro, no entanto não houve registro para esse estado na plataforma de dados *SpeciesLink*.

Em floresta Amazônica a fenologia das espécies apresentou similaridades nos registros de floração. A maioria das espécies apresentou maiores registros de presença de flores e botões entre os meses de outubro a março, enquanto que algumas espécies como *C. microstemon*, *C. nemorosa* e *C. panapanari* apresentaram registros de floração quase o ano todo podendo indicar floração de longa duração neste domínio. Padrão similar foram também encontrados em floresta atlântica, sendo *C. sellowiana* e *C. nemorosa* as que apresentaram maior duração de floração. Em Caatinga, *C. nemorosa* apresentou flores ocorrentes o ano todo, sendo mais representativa no mês de outubro. A maior parte das espécies apresentou padrão de floração do tipo “steady-state”, por longos períodos e com curtos intervalos (Gentry, 1975)

Lopes & Machado (1998) estudando populações de *C. nemorosa* em Restinga e floresta Atlântica, evidenciaram padrões de floração longos e regulares (> 5 meses) com características de “steady-state” (Gentry, 1975), sendo compatíveis com os dados levantados na plataforma de dados para floresta Atlântica. No entanto, para Caatinga foi registrada a ocorrência de flores durante todo o ano, diferente do registrado para população da espécie no Parque Nacional do Catimbau, em Caatinga, que apresentou padrões de florações mais curtos (anos de 2016 e 2017, observações pessoais). Não é claro nas descrições como se dá a maturidade dos frutos, os estudos apenas relataram a coloração dos frutos. Havia poucos relatos descritivos sobre a deiscência, por isso foram encontradas taxas de frutos verdes mais representativas nos resultados.

Quanto às modificações florais, na literatura há relatos de variações morfológicas em *C. Clusia mexiensis*, que apresentou flores brancas, oito pétalas e o número de estigmas e variando entre 5-8 (Carmo & Franceschinelli 2002), e para *C. nemorosa*, que apresentou variações no número de verticilos reprodutivos e vegetativos em floresta Atlântica, Restinga, floresta Estacional Semidecidual (Lopes & Machado 1998) e Caatinga (observações pessoais). Nas descrições dos coletores, *C. fluminensis*, *C. grandiflora*, *C. hilariana*, *C. hoffmannseggiana*, *C. palmicida*, *C. nemorosa* e *C. sellowiana* foram as espécies que mais apresentaram modificações no padrão de cor dos verticilos vegetativos e reprodutivos. No entanto poucos autores que realizaram estudos de biologia floral e reprodutiva quantificam essas modificações morfológicas, sendo necessário estudos sobre como essas variações afetam sistemas de polinização especializados.

Normalmente, a ênfase dos estudos para o gênero é mais direcionada à biologia da polinização, já que abelhas da tribo Euglossini atuam como polinizadores efetivos em muitos representantes de *Clusia* e essas abelhas atuam como polinizadores efetivos eficientes para alguns dos representantes do gênero (por exemplo estudos conduzidos por Lopes & Machado 1998; Kaminski & Absy 2006; Cabral *et al.*, 2013). O gênero é bastante especializado quanto aos sistemas de polinização e o declínio de polinizadores em florestas tropicais devido às ações antrópicas pode ser um problema (Dicks *et al.* 2016). Já foi relatado que as abelhas da tribo Euglossini possui baixa resiliência em ambientes que sofreram perturbações antrópicas (Tonhasca *et al.* 2002, Brosi *et al.* 2007).

Diante disso, um alerta é levantado frente à necessidade de mais estudos sobre a biologia reprodutiva de representantes do gênero *Clusia* L. em florestas tropicais, especialmente para as espécies endêmicas. Mais estudos também são necessários para definir estratégias para conservação de espécies prioritárias ocorrentes nos “hotspots” da biodiversidade (Brooks 2002, Carvalho & Del Lama 2005, Myers *et al.* 2000, Malcom *et al.* 2005), especialmente no Cerrado e floresta Atlântica (Myers *et al.* 2000). Assim, será possível entender com mais detalhes o porquê de as espécies serem bem-sucedidas no território brasileiro.

## **AGRADECIMENTOS**

À Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) pela concessão da bolsa de pesquisa, à Universidade Federal de Pernambuco (UFPE) ao Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal (PPGBV) ao Projeto Ecológico de Longa Duração

Sítio Parque Nacional do Catimbau (PELD-Catimbau) e ao Laboratório de Biologia Floral e Reprodutiva (POLINIZAR) pela infraestrutura e suporte na condução das pesquisas.

## REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Ambruster, W.S. 1984. The role of resin in angiosperm pollination: ecological and chemical considerations. *Amer. J. Bot.*, 71(8): 1149-1160.
- APG IV-Angiosperm Phylogeny Group. 2016 An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG IV. *Botanical Journal of the Linnean Society* 181: 1-20.
- Araújo, A.A.M. 2010. As famílias Clusiaceae Lindl. e Hypericaceae Juss. na Paraíba, Brasil. Trabalho de Conclusão de Curso, Centro de Ciências Exatas e da Natureza, UFPB - Paraíba.
- Araujo, S.D.A & Scarano, F.R. 2007. Biogeographic Features of *Clusia*, with Emphasis on South American and Especially Brazilian Species. **Ecological Studies**, Vol. 194 U.Lüttge (Ed.).
- Begossi, A.; Hanazaki, N.; Peroni, N. 2000. Knowledge and use of biodiversity in Brazilian hotspots. *Environment, Development and Sustainability* 2: 177–193.
- Bittrich, V. 1996. Três novas espécies do gênero *Clusia* (Guttiferae) do Brasil. *Bolm Botânica*, 15:733-82
- Brooks, T.M.; Mittenmeyer, R.A.; Mittenmeyer, C.G.; Fonseca, G.A.B.; Rylands, A.B.; Konstant, W.R.; Flick, P.; Pilgrim, J.; Oldfield, S.; Magin, G.; Hilton-Taylor, C. 2002. Habitat loss and extinction in the hotspots of biodiversity. **Conservation biology** 16(4):909-923.
- Brosi, B.J.; Daily, G.C.; Shih, T.M.; Oviedo, F.; Duran, G. 2007. The effects of forest fragmentation on bee communities in tropical countryside. **Journal of Applied Ecology**, 45: 773–783.
- Carvalho, A.F; Del Lama, M.C. 2015. Predicting priority areas for conservation from historical climate modelling: stingless bees from Atlantic Forest hotspot as a case study. *J Insect Conserv*, 5:1-:7
- Cincotta, R.P.; Wisnewisk, J.; Engelman, R. 2000. Human population in the biodiversity hotspots. *Nature* 44:990-991.
- Cox, C.B.; Moore, P.D. 1993. *Biogeography: an ecological and evolutionary approach*. Blackwell, Oxford.

- Dicks, L.V.; Bommarco, R.; Brosi, B.; Arizmendi, M.C.; Cunningham, S.A.; Galleto, L.; Hill, R.; Lopes, A.V.; Pires, C.; Taki, H.; Potts, S.G. 2016. Ten policies for pollinators. *Science*, 354:975-978.
- Dicks, L.V.; Bommarco, R.; Brosi, B.; Arizmendi, M.C.; Cunningham, S.A.; Galleto, L.; Hill, R.; Lopes, A.V.; Pires, C.; Taki, H.; Potts, S.G. 2016. Ten policies for pollinators. *Science*, 354:975-978.
- Flora do Brasil 2020 em construção. Jardim Botânico do Rio de Janeiro. Disponível em: < <http://floradobrasil.jbrj.gov.br/> >. Acesso em: 08 Mai. 2018
- Gentry, H. 1974. Coevolutionary Patterns in Central American Bignoniaceae. *Biotropica* 6:64-68.
- Gustafsson, M.H.G; Winter, C.; Bittrich, V. 2007. Diversity, Phylogeny and Classification of *Clusia*. *Ecological Studies*, Vol. 194 U. Lüttge (Ed.).
- Hijmans, R.J.; Guarino, L.; Bussink, C.; Marthur, P.; Cruz, M.; Barrantes, I.; Rojas, E. 2004. Sistema de Información Geográfica para el Análisis de Datos de Distribución de Especies. *Diva-Gis*, V4.
- Kaminski, A.C.; Absy, M.L. 2006. Bees visitors of three species of *Clusia* (Clusiaceae) flowers in Central Amazonia. **VOL 36(2):259-264**
- Kerrigan, R.A.; Cowie, I.D.; Dixon, D.J. 2011. Clusiaceae. In: **Flora of the Darwin Region**, Volume 1.
- Lopes, A.V.; Machado, I.C. 1998. Floral biology and reproductive ecology of *Clusia nemorosa* (Clusiaceae) in northeastern Brazil. *Plant Systematics and Evolution* 213:71-90.
- Gentry, A.H. 1995. Patterns of diversity and floristic composition in Neotropical montane forests. In: Churchill SP, Balslev H, Forero E, Luteyn JL (eds) *Biodiversity and conservation of Neotropical montane forests*. New York Botanical Gardens, New York, pp 103–126
- Galindo-Leal, C. & Câmara, I.G. (2003) Atlantic forest hotspots status: an overview. In: **The Atlantic Forest of South America: biodiversity status, threats, and outlook**. Galindo-Leal, C.; Câmara, I.G. pp. 3–11. Center for Applied Conservation Science and Island Press, Washington, DC.
- Malcolm, J.R.; Liu C.; Neilson, R.P.; Hansen, L.; Hannah, L. 2006. Global Warming and Extinctions of Endemic Species from Biodiversity Hotspots. **Conservation Biology** 20(2):538–548

- Machado, I.C.; Lopes, A.V. 2003. Recursos florais e sistemas de polinização e sexuais em Caatinga. In: **Ecologia e Conservação da Caatinga**. Leal, I.R.; Tabarelli, M. Silva, J.M.C. Ed. Universitária da UFPE.
- Myers, N. 1988. Threatened Biotas: "Hot Spots" in Tropical Forests. **The Environmentalist** **8**(3):187-208.
- Myers, N.; Mittermeier, R.A.; Mittermeier, C.G; Fonseca, G.A.B; Kent, J. 2000. Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature* 403:853-858
- Pipoly, J.J.; Cogallo, A.P. 1998. New species and nomenclatural notes in *Clusia* (Clusiaceae) from Andean Colombia and Venezuela. *Sida* 18:401–409.
- Prado, D.A. 2003. As Caatingas da América do Sul. In: **Ecologia e Conservação da Caatinga**. Leal, I.R.; Tabarelli, M. Silva, J.M.C. Ed. Universitária da UFPE.
- Ranta, P.; Blom, T.; Niemi, J.; Joensuu, E.; Siitonen, M. 1998. The fragmented Atlantic rain forest of Brazil: size, shape and distribution of forest fragments. *Biodiversity and Conservation* 7:385-403.
- Santos, A.M.M.; Cavalcanti, D.R.; Silva, J.M.C.; Tabarelli, M. Biogeographical relationships among tropical forests in north-eastern Brazil. *Journal of Biogeography*, 34:437–446.
- Souza, C. V.; Lorenzi H. *Botânica Sistemática*. São Paulo: Instituto Plantarum, 2008.
- Silva, J.M.C.; Bates, J.M. 2002. Biogeographic Patterns and Conservation in the South American Cerrado: A Tropical Savanna Hotspot. *BioScience*, 52(3):225-234.
- Scarano, F.R. 2002. Structure, function and floristic relationships of plant communities in stressful habitats marginal to the Brazilian Atlantic rain forest. *Ann Bot* 90:517–524.
- Tonhasca, A.; Blackmer, J.L.; Albuquerque, G.S. 2002. Abundance and diversity of Euglossine bees in the fragmented landscape of the Brazilian Atlantic forest. **Biotropica** **34**(3): 416–422.
- Wright, S.J. 2005. Tropical forests in a changing environment. **Trends in Ecology and Evolution** **20**(10):553-560

### 3.2 FENOLOGIA E ESTRATÉGIAS REPRODUTIVAS DE *Clusia nemorosa* G. MEY (CLUSIACEAE): COMPARAÇÃO ENTRE CAATINGA E FLORESTA ATLÂNTICA – PERNAMBUCO

Luanda Augusta Pinheiro da Silva<sup>1,2</sup>; Oswaldo Cruz-Neto<sup>1</sup>; Marcela Masie Woolley de Melo Santos<sup>1</sup>; Isabel Cristina Machado<sup>1</sup>; Ariadna Valentina Lopes<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Universidade Federal de Pernambuco, Departamento de Botânica, Recife-PE, Brasil.

<sup>2</sup>luanda.pinheiro@gmail.com

**Resumo:** *Clusia nemorosa* G. Mey. (Clusiaceae) é uma espécie perenifólia com relatos de modificações no sistema sexual e sucesso reprodutivo em floresta Atlântica. Este estudo pretende investigar a biologia floral e reprodutiva da espécie em Caatinga (Parque Nacional do Catimbau, Pernambuco). Para isso, protocolos usuais em fenologia, biologia floral, reprodutiva e da polinização foram aplicados. A espécie apresentou pico de floração nos meses de outubro e novembro/2017 e baixa sincronia em todos os estádios observados. A população foi considerada dioica, apesar de todos os indivíduos femininos terem apresentado pelo menos uma flor com algum estame com grãos de pólen (morfologicamente hermafrodita), os quais apresentavam conteúdo citoplasmático. Esses indivíduos foram considerados funcionalmente femininos uma vez que essas flores hermafroditas ou “intermediárias” não formavam frutos com o seu próprio pólen (autoincompatíveis) e o seu pólen, apesar de ter conteúdo, não resultava em frutos quando utilizado na polinização de flores de outros indivíduos, evidenciando que essas flores são funcionalmente femininas. A espécie apresentou baixa taxa de formação natural de frutos (22,35%). A baixa frutificação natural em Caatinga pode estar relacionada com a baixa eficiência de *Trigona spinipes* como polinizadora da espécie em Caatinga. Apesar da baixa taxa de formação de frutos, a população ocorrente em Caatinga obteve sucesso neste ambiente mais restritivo, com *T. spinipes* atuando como polinizador efetivo e viabilizando a transferência de grãos de pólen.

**Palavras-chaves:** Catimbau, Floração, Polinização, Resina, Dioecy.

**Abstract:** *Clusia nemorosa* G. Mey. (Clusiaceae) is a perennial species with reports of changes in the sexual system and reproductive success in the Atlantic Forest. This study intends to investigate the floral and reproductive biology of the species in Caatinga (Catimbau National

Park, Pernambuco). For this, usual protocols in phenology, floral, reproductive and pollination biology were applied. The species showed a flowering peak in the months of October and November/2017 and low synchrony in all observed stages. The population was considered dioecious, although all the female individuals presented at least one flower with some stamen with pollen grains (morphologically hermaphrodite), which had cytoplasmic content. These individuals were considered to be functionally feminine since these hermaphrodite or "intermediate" flowers did not produce fruits with their own (self-incompatible) pollen, and their pollen, despite having content, did not result in fruit when used for pollination of flowers of other individuals, evidencing that these flowers are functionally feminine. The species presented low rate of natural fruit formation (22.35%). The low natural fruiting in Caatinga can be related to the low efficiency of *Trigona spinipes* as pollinator of the species in Caatinga. Despite the low fruit formation rate, the Caatinga population was successful in this more restrictive environment, with *T. spinipes* acting as an effective pollinator and allowing the transfer of pollen grains.

**Keywords:** Catimbau, Flowering, Pollination, Resin, Dioecy.

## INTRODUÇÃO

Para garantir o sucesso no habitat, as angiospermas podem adotar adaptações fisiológicas e anatômicas, além de investirem no seu potencial reprodutivo em ambientes mais restritivos (Schlichtin 1986, Scheiner 1993, Sultan 2000, West-Eberhard 2003, Sapir & Ambruster 2010, Thomphson & Cunnigham 2010). O gênero *Clusia* L. (Clusiaceae) possui ampla distribuição nas Américas, especialmente na América do Sul (Araujo & Scarano 2007). No Brasil, as espécies que compõem este grupo são conhecidas por ofertarem resina floral para polinizadores, tornando este grupo bastante especializado (Bittrich 1996).

É relatado que as espécies representantes do gênero *Clusia* apresentam variações fisiológicas, morfológicas e sexuais entre seus indivíduos em diferentes regiões de ocorrência (Gustafsson *et al.* 2007, Martins *et al.* 2007, Araujo & Scarano 2007). Este fator está relacionado à alta plasticidade dos representantes deste gênero sob diferentes pressões ambientais (Araujo & Sacarano 2007, Gustafsson *et al.* 2007). No entanto, muitas questões a respeito de variações do sistema sexual dentro do gênero continuam em aberto (Gustafsson *et al.* 2007).

Dellaporta & Calderon-Urrea (1993) relatam que pressões ambientais e fatores evolutivos podem determinar o sistema sexual das angiospermas dioicas. A dioicia favorece a

polinização cruzada (Irish & Nelson, 1989) e otimiza a alocação de recursos utilizados para a produção de flores e frutos em indivíduos femininos (Lebel-Hardenack & Grant, 1997). A ocorrência de populações ginodioicas e androdioicas é uma rara condição entre as espécies dioicas, na qual uma população unissexual pode ser originada a partir de uma população ancestral hermafrodita (Dellaporta & Calderon-Urrea 1993). Westergaard (1954) e Renner (2014) citam a ocorrência de populações com indivíduos de características sexuais intermediárias, que anteriormente apresentavam o hermafroditismo como estratégia sexual e perderam uma das funções (masculinas ou femininas) para otimizar a alocação de recursos. Estas populações são subdioicas, podendo ser subandrodioica ou subginodioica (Westergaard, 1954).

A biologia floral e reprodutiva no gênero *Clusia* tem sido largamente investigada devido à alta especialização floral e ao eficiente sistema de polinização executado por abelhas da tribo Euglossini (Lopes & Machado 1998; Carmo & Franceschinelli 2002; Kaminski & Absy). *Clusia nemorosa* G. Mey já foi investigada em três tipos vegetacionais de floresta Atlântica: floresta Ombrófila Densa, floresta Estacional Semidecidual e em Restinga (áreas sob diferentes condições climáticas, precipitação e temperatura e tipos de solo extremamente distintos). Estas populações apresentaram diferenças na morfologia floral, sistema sexual e no sucesso reprodutivo nestas fitofisionomias de floresta Atlântica relatados por Lopes & Machado (1998).

Lopes & Machado (1998) avaliaram a biologia floral e reprodutiva de *Clusia nemorosa* em floresta Atlântica (Parque Estadual de Dois Irmãos e Cabo de Santo Agostinho). A espécie apresentou sistema sexual dioico em floresta Ombrófila densa e em Restinga e foi relatada a ocorrência de populações ginodioicas (indivíduos femininos puros, intermediários e indivíduos hermafroditas) em floresta Estacional Semidecidual (Morro do Chapéu, Bahia). A espécie apresentou variações morfológicas relacionadas aos traços florais vegetativos (número de peças florais e coloração) e reprodutivos (número de estruturas reprodutivas) em todas as fitofisionomias relatadas. Ainda foi relatada por Lopes & Machado (1998) variação significativa na área de produção de resina e no diâmetro floral em indivíduos estaminados de floresta Ombrófila Densa e Restinga apresentaram maior diâmetro floral e maior quantidade de resina.

*Clusia nemorosa* é um excelente modelo para avaliar o sistema sexual e sucesso reprodutivo, já que esta espécie tem ampla distribuição e pode adotar diferentes estratégias reprodutivas em condições abióticas distintas. Utilizando *Clusia nemorosa* como modelo de estudo, o trabalho objetivou investigar a fenologia dos estádios vegetativos e reprodutivos, a biologia floral e reprodutiva da espécie em Caatinga, região na qual não se conhecia as

estratégias reprodutivas da espécie. Através dos resultados foi possível compreender como seu sucesso reprodutivo e sistema sexual se distingue de populações ocorrentes em floresta Atlântica, de acordo com dados disponíveis na literatura. Neste estudo também testamos as seguintes hipóteses: i. A espécie *Clusia nemorosa* (Clusiaceae) exibirá padrões fenológicos distintos entre indivíduos masculinos e femininos na Caatinga; ii. As flores de *C. nemorosa* de indivíduos masculinos são maiores em relação às flores de indivíduos femininos na Caatinga, assim como relatado na literatura para floresta Atlântica; iii e a espécie em Caatinga apresenta sistema reprodutivo apomítico e autoincompatível, como relatado na literatura para floresta Atlântica.

## **MATERIAL E MÉTODOS**

### **Área de estudo e amostragem**

O estudo foi conduzido em área de Caatinga, em diferentes regiões do Parque Nacional do Catimbau (8°67' S e 37°11' O), Pernambuco, Nordeste do Brasil. A Caatinga se distribui em toda região árida e semiárida do Nordeste, com solos rasos, acidificados e pobres em nutrientes (Prado 2003; IBGE 2012). A temperatura média anual desta região varia entre 26 a 27°C, com precipitação variando de 250 até 1000 mm/ano, com uma média de sete meses de período de seca (Andrade-Lima 1981). Para o estudo, foram demarcados em campo 61 indivíduos férteis em áreas do Parque Nacional do Catimbau, sendo eles 26 indivíduos femininos e 35 masculinos.

### **Fenologia**

Em Caatinga foi realizada a avaliação da fenologia dos estádios vegetativos (brotamento e queda foliar) e reprodutivos (botões, flores, frutos verdes e frutos maduros) em 15 indivíduos masculinos e 15 indivíduos femininos. Foi estimada a intensidade de cada fenofase pelo método semi-quantitativo de Fournier (1974), com cinco categorias (0-4) em intervalos de 25%. As observações fenológicas foram realizadas mensalmente em um período de 19 meses, de junho de 2016 a janeiro de 2018. Foi avaliada a sincronia dos estádios vegetativos e reprodutivos dos indivíduos masculinos e femininos amostrados utilizando o índice proposto por Freitas & Bolmgren (2008).

### **Biologia floral**

Para os estudos de biologia floral de *Clusia nemorosa* em Caatinga, os indivíduos amostrados tiveram suas flores avaliadas quanto à morfologia, cor, tamanho e duração da flor.

Para avaliação da morfologia floral, flores (N=40, para cada sexo) foram coletadas em campo e fixadas em álcool 70% para estudo com auxílio de estereomicroscópio. Trinta flores (para cada sexo em ambos os locais) tiveram o número de peças florais contabilizadas e o comprimento e diâmetro de seus verticilos vegetativos e reprodutivos foram mensurados com auxílio de paquímetro digital.

Foi contabilizado o número de botões e flores por indivíduo, e registradas as variações nos tipos de inflorescências por indivíduo. Para avaliação das fases florais em Caatinga, flores femininas e masculinas (N=10, para cada sexo) foram acompanhadas em campo, sendo registrados os horários de antese, deiscência das anteras, receptividade estigmática e senescência. Flores femininas foram ensacadas em fase de pré-antese para a análise da receptividade estigmática. Para isso, pistilos dessas flores foram mergulhadas em solução de permanganato de potássio 0,25%, sendo observada, após cinco minutos, a ocorrência de coloração da área estigmática (Robinson 1924). Botões (N=10) em pré-antese de indivíduos masculinos e femininos intermediários foram coletados e fixados em álcool 70% e tiveram suas anteras maceradas e avaliadas em microscópio óptico quanto à viabilidade polínica através da coloração citoplasmática com carmim acético (Radford *et al.* 1974).

### **Razão sexual e sucesso reprodutivo**

Em Caatinga foi realizado um censo dos indivíduos férteis, a fim de estabelecer a razão sexual da população. Para análise do sucesso reprodutivo da espécie, 85 flores de indivíduos femininos intermediários foram marcadas e acompanhadas até a formação de frutos maduros. Experimentos de formação de frutos por apomixia (N=10) foram executados. Para isso botões em pré-antese de flores intermediárias (de 1-5 estames férteis por flor) foram emasculados e ensacados, no fim do experimento foi avaliada a formação de fruto. Dezoito botões de flores intermediárias (com variação de 1-18 estames férteis por flor) foram ensacados para verificar a ocorrência de autopolinização espontânea.

Protocolos de autopolinização manual (N=22) e polinização cruzada (N=19) em flores de indivíduos intermediários (com variação de 1-18 estames férteis por flor) foram executados e avaliadas a formação de frutos. Em Caatinga, frutos (N=14) e sementes de *C. nemorosa* foram mensuradas com auxílio de paquímetro digital (comprimento e diâmetro) e a massa (peso fresco e peso seco) foi aferida com auxílio de balança de precisão. Para avaliar o peso seco, os frutos foram desidratados em estufa (a 180°C). As sementes desses frutos também foram mensuradas, contabilizadas e a massa foi avaliada.

### **Visitantes florais e censo de Euglossini**

Visitantes florais foram observados em Caatinga por 48hs, sendo 24hs para cada sexo. No total, 60 flores de indivíduos masculinos e 40 flores de indivíduos femininos foram observadas em Caatinga no período das 07:00h às 15:30h. O tempo e duração das visitas florais foram cronometrados e os visitantes foram classificados nas categorias de polinizadores efetivos, polinizadores ocasionais e pilhadores de acordo com o seu comportamento. Os visitantes foram coletados em campo e registrados por meio de fotografias e filmagens.

Adicionalmente, foi realizado um levantamento parcial de abelhas Euglossini em Caatinga. Para isso, quatro iscas de papel filtro foram colocadas em estacas no período das 08:00h às 12:00h durante quatro dias, totalizando 16 horas de amostragem. Foram utilizados quatro odores para a amostragem de Euglossini: Acetato de Benzila, Eucaliptol, Salicilato de Metila e Vanilina. Foi utilizado apenas um tipo de odor em cada isca. A reposição de odores foi realizada a cada 30 minutos e as abelhas foram registradas quanto à aproximação ou pouso nas iscas.

### **Análises estatísticas**

Para avaliar a variação no tamanho floral (comprimento e diâmetro dos verticilos vegetativos e reprodutivos) e redução na oferta de resina floral de *C. nemorosa* entre indivíduos femininos e masculinos utilizamos o teste de Shapiro-Wilk para avaliar a aderência dos dados à distribuição normal. Para variáveis que apresentaram distribuição normal utilizamos o “teste-T”. Para dados com distribuição não-normal foi utilizado o teste não-paramétrico de “Wilcoxon” (sendo;  $\alpha=0,05$ ). O programa utilizado para execução dos testes estatísticos foi o software InfoStat (DiRenzo et al., 2008). para a construção de gráficos foi utilizado o software SigmaPlot. 12.0 (Systat Software, 2010).

## **RESULTADOS**

### **Fenologia**

Os indivíduos masculinos e femininos de *Clusia nemorosa* em Caatinga apresentaram folhas durante todos os meses de observação, sendo considerada uma espécie perenifolia. Os indivíduos masculinos apresentaram picos de brotamento foliar nos meses de junho/2016 (41,67%) e em março/2017 (55%) e queda foliar com maiores registros nos meses de agosto e setembro/2016 (35%) e em março/2017 (65%). Já os femininos apresentaram pico na intensidade do brotamento foliar nos meses de junho/2016 e junho/2017 com 48,33% e 58,33%

de intensidade, respectivamente e pico na queda foliar ocorrentes nos meses de agosto/2016 (31,66%) e março/2017 (48,33%).

Os indivíduos masculinos apresentaram emissão de botões florais iniciando em junho/2016 e seu último registro foi em dezembro/2016. Neste ano a maior intensidade registrada foi de 11,66% em agosto. No ano seguinte a maior intensidade ocorreu em outubro/2017 (18,33%), os indivíduos masculinos apresentaram baixa sincronia na emissão de botões florais ( $S=0,05$ ). A emissão de botões florais de indivíduos femininos iniciou em julho/2016, finalizando a fenofase em novembro/2016. O pico da fenofase foi registrado no mês de setembro e outubro/2016 (38,33%) e a sincronia foi mais elevada em relação aos indivíduos masculinos ( $S=0,38$ ). No ano de 2017 foi constatada a presença de botões florais, nestes mesmos indivíduos nos meses de agosto a dezembro, com pico observado no mês de outubro (18,33% de intensidade).

No primeiro ano de observação, a floração teve início no mês de setembro/2016, encerrou no mês de novembro/2016 para indivíduos masculinos ( $S=0,01$ ) e femininos ( $S=0,17$ ). No segundo ano de observação, a floração teve início em setembro/2017 e encerrou em dezembro/2017. Sendo que maior intensidade da fenofase foi exibida em outubro/2016 (25%) e em novembro/2017 (28,33%) em indivíduos femininos.

Quanto à frutificação, os indivíduos femininos ainda possuíam presença de frutos da floração anterior ao estudo no mês de junho/2016. A espécie apresentou um período de 8 meses para a maturação de frutos. A frutificação teve início em outubro/2017 ( $S=0,14$ ), com maior intensidade em novembro/2016 (33,33%) e em março/2017 (21,66%). Já a ocorrência de frutos maduros ( $S=0,09$ ) apresentou maior intensidade em maio/2017 com 16,66%.

### **Biologia floral e antese de *C. nemorosa* na Caatinga**

As flores são diclamídeas, pediceladas, com corola dialipétala e as peças florais são dispostas de forma cíclica. O ovário de *C. nemorosa* é súpero e circundado por estaminódios fusionados que secretam resina floral no seu ápice. Em flores intermediárias, os estames férteis se localizam ao redor dos estaminódios, podendo formar um círculo concêntrico, dependendo do número de estames por flor. O número de estigmas pode variar em flores do mesmo indivíduo sendo espacialmente distantes (cerca de 1,37 mm) da área produtora de resina e dos estames férteis.

Em flores masculinas, os estames são soldados entre si na base do filete formando de dois a três círculos concêntricos ao redor da área produtora de resina. Estes por sua vez ficam soldados apenas na base do filete nos estaminódios. Os estaminódios são soldados um ao outro,

no ápice dos estaminódios ocorre a secreção da substância resinosa. As anteras possuem deiscência longitudinal e o número de tecas podem variar entre 1 e 2. O número de estames em indivíduos femininos intermediários e masculinos variam em um mesmo indivíduo. Flores masculinas são obrigatoriamente polistêmones, enquanto indivíduos femininos podem apresentar de 1-42 estames, não sendo necessariamente flores polistêmones.

A espécie apresenta em média quatro flores abertas por indivíduo (N=24) em Caatinga e em média quinze botões por indivíduos em um dia. A espécie apresentou diferenças em seus caracteres morfológicos entre populações tanto no número de peças florais, como na cor e tamanho; assim como entre indivíduos pistilados e estaminados. Em Caatinga, o número de botões por inflorescência variava em indivíduos femininos e masculinos, e apresentaram pétalas de bordas serrilhadas ou lisas.

As flores de *C. nemorosa* apresentam uma angulação média de 300° (voltadas para o solo) e assim permanecem enquanto estão funcionais. Quanto às fases florais, a sequência de antese se inicia por volta das 16h, quando as pétalas dos botões florais iniciam a abertura. Neste processo, uma pétala central é levemente exposta. A abertura total das flores finaliza entre às 04:00 e 05:00h do dia posterior e é neste mesmo período que as anteras iniciam a sua deiscência tanto os indivíduos femininos intermediários como os masculinos.

Os estigmas das flores femininas ficam úmidos e receptivos desde a fase de pré-antese. A secreção da região estigmática é persistente até a senescência floral, que se inicia a partir das 17:30hs, quando as pétalas começam a oxidar e a resina floral restante endurece. No entanto, apesar da oxidação, as pétalas podem ficar persistentes até o dia seguinte e caem ao longo do dia. Após este processo, as sépalas fecham-se protegendo as estruturas reprodutivas nos indivíduos masculinos e femininos. Em indivíduos masculinos, as sépalas não tornam a abrir e caem naturalmente três dias após este processo. Já flores femininas, que não foram fertilizadas, tornam a abrir no dia subsequente. Em Caatinga, as flores masculinas apresentaram 97,01% de viabilidade polínica, já as flores femininas intermediárias apresentaram coloração citoplasmática dos grãos de pólen e alta viabilidade polínica com um total de 88,47%.

As cores no centro das pétalas variam intra-populações. As flores apresentaram as bordas das pétalas de coloração branca e mácula na base das pétalas. As sépalas de flores em Caatinga também variaram na disposição da coloração, podendo ser totalmente verdes ou albinas, ou apresentaram combinações de cores em verde/branco, verde/rosa escuro e verde/vermelho. Os estames de flores masculinas e femininas intermediárias também apresentaram diferentes cores de filete (albino, rosa claro, rosa escuro e vermelho), assim como os estaminódios de flores femininas (albino, rosa claro e rosa escuro).

O número de peças florais e a morfologia floral, assim como o comprimento do cálice e da corola entre indivíduos masculinos e femininos foram significativamente diferentes, sendo os verticilos vegetativos (comprimento do cálice, da corola e das sépalas) de flores femininas maiores em relação às masculinas. Entretanto, o comprimento das pétalas foi maior em flores masculinas. O diâmetro da corola de flores masculinas é maior com relação ao diâmetro de flores femininas, para as outras medidas não houve diferença significativa entre as amostras.

### **Razão sexual e sucesso reprodutivo**

A razão sexual entre indivíduos masculinos e femininos de *Clusia nemorosa* foi de aproximadamente 1:1 em Caatinga, (Sendo  $X^2=1,328$ ;  $P=0,249$ ). Quanto ao sucesso reprodutivo, a espécie apresentou uma taxa média de 22,35% de produção de frutos em condições naturais em Caatinga. Os cruzamentos executados em campo evidenciaram que a espécie não é apomítica e não apresenta formação de frutos por autopolinização espontânea e manual. Além disso, o experimento de polinização cruzada entre indivíduos femininos intermediários não resultou em formação de frutos. Frutos de *C. nemorosa* na Caatinga apresentaram um comprimento médio de 37,99 ( $\pm 7,48$ ) e diâmetro de 28,83 ( $\pm 4,35$ ). O peso fresco apresentou um valor médio de 943,28mg, enquanto que o peso seco de frutos da espécie é de 3,53mg ( $\pm 1,47$ ). Os frutos possuíam entre quatro e 55 sementes íntegras e no máximo seis sementes abortadas.

### **Visitantes florais**

Foi observado em Caatinga que as abelhas que visitavam flores masculinas e femininas intermediárias de *Clusia nemorosa* coletavam apenas resina floral como recurso, não foi observada a coleta de pólen pelos visitantes florais. A maior atividade de visitas florais em flores femininas foi no período da manhã (07:00h até 12:00h), prevalecendo visitas de *T. spinipes*, sendo o maior número de visitas registradas por essa espécie entre as 10:00h e 11:00h, totalizando 47 visitas durante todo o período de observações. *Apis mellifera* visitou raramente flores femininas, com maior número de registros ocorrendo entre 14:30h e 15:30h.

Em flores masculinas, três espécies foram registradas realizando coleta de resina floral, sendo elas *T. spinipes*, *Apis mellifera*. e *Euglossa* sp. O horário com maior frequência de visitas foi entre às 10:00h e 11:00h, sendo *T. spinipes* a espécie com o maior número de visitas efetivas nesse horário, totalizando 311 visitas florais, enquanto *A. mellifera* foi observada com mais frequência neste mesmo período realizando apenas 10 visitas florais. Já *Euglossa* sp. raramente

visitou flores de *C. nemorosa*, sendo registradas apenas 4 visitas florais em 24 horas de observações.

*Trigona spinipes* foi considerado o polinizador efetivo de *C. nemorosa* em Caatinga, já que apresentou comportamento similar nas visitas de flores masculinas e femininas. Durante a coleta de recurso floral em flores masculinas, *T. spinipes* pousava diretamente nas pétalas (face abaxial ou adaxial das pétalas) ou na resina floral, em seguida caminhavam na área de resina e na região estaminada contatando com o abdômen e com as patas articuladas as anteras.

Em flores femininas o comportamento é similar, porém as abelhas pousavam na região estigmática ao invés da área produtora de resina. *T. spinipes* pode realizar a coleta em flores femininas e masculinas durante um período de 2 a 37 minutos. Algumas vezes, mais de uma abelha pôde ser observada em uma mesma flor coletando recurso (sendo o máximo observado de 4 abelhas por flor). Para a coleta de resina, *T. spinipes* usa a mandíbula para acumular resina floral suficiente e então transferir a mesma para as corbículas.

*Apis mellifera* foi considerada polinizador ocasional, pousando em flores masculinas na região estaminada e em flores femininas na região estigmática, com visitas que podiam durar de 1-7 minutos. O abdômen e as patas articuladas dianteiras e traseiras de *A. mellifera* contatavam as anteras de *C. nemorosa* e utilizavam as mandíbulas para coletar a resina floral. *Euglossa* sp. foi considerado como espécie pilhadora, já que não foi registrada a visita em flores femininas, transferindo grãos de pólen para indivíduos femininos. Ao contrário de *T. spinipes* e *A. mellifera*, *Euglossa* sp. pousava diretamente nos estames de *C. nemorosa*, coletava resina com a mandíbula (com duração entre 30 segundos a 3 minutos) e ao levantar voo transferia a resina da mandíbula para as corbículas.

Quanto ao censo de abelhas Euglossini, apenas *Eulaema nigrita* foi raramente observada pairando as iscas de odores. Eucaliptol (3 ocorrências) e acetato de benzila (2 ocorrências) foram os odores com maior atratividade. Quanto aos odores de vanilina e salicilato de metila foi registrado apenas uma ocorrência para ambos os odores.

## DISCUSSÃO

Os indivíduos de *Clusia nemorosa* em Caatinga não apresentaram padrão dos estádios reprodutivos do tipo “steady-state” (Gentry 1974), como o observado por Lopes e Machado (1998) em população de floresta Atlântica, relatando longos períodos de floração (> 5 meses). A Caatinga é conhecida por apresentar padrões pluviométricos mais restritivos (Prado 2003), podendo explicar a curta floração da população.

O baixo número de flores abertas por indivíduo em Caatinga é similar ao padrão encontrado por Lopes e Machado (1998) nas populações estudadas de Restinga, floresta Ombrófila Densa e floresta Estacional Semidecidual. Tal estratégia é comum em plantas que apresentam longos períodos de floração, desta maneira o período de oferta do recurso floral é prolongado para o polinizador (Newstrom et al. 1994). A pouca emissão de flores no dia pode explicar a baixa intensidade de floração nas observações mensais, enquanto que a presença de botões florais possui maiores taxas por mês.

A variação fenotípica nas flores da espécie ocorrentes em diferentes lugares já é relatada na literatura, estando em sua maioria relacionado com mudanças dos padrões abióticos (Anderson et al. 2012). A variação na arquitetura floral no gênero *Clusia* L. já foi relatado na literatura (Lopes e Machado 1998; Carmo e Franceschinelli 2002; Kaminski e Absy 2006; Scarano 2002; Farias et al. 2005; Araujo e Scarano, 2007), no entanto nunca foi estudado como as variações na espécie podem afetar sistemas de polinização e conseqüentemente o sucesso reprodutivo. Ambientes de condições mais restritivas podem induzir uma maior exposição dos verticilos reprodutivos e vegetativos para garantir a polinização cruzada ou aumentar o fitness das espécies (Ligarreto et al. 2011, Benitez-Vieyra et al. 2014, Ushimaru et al. 2014).

Quanto ao número de verticilos reprodutivos, flores estaminadas e femininas (indivíduos subandrodióicos) de Caatinga apresentaram maior variação no número de estames em relação com as populações estudadas por Lopes & Machado (1998), o mesmo padrão foi observado para o número de estigmas. *Clusia hilariana* também apresenta variação no número de estigmas intra e inter-populações, sendo essa característica comum no gênero (Faria et al. 2005). Nas espécies representantes do gênero *Clusia* L. é comum o número de estigmas variar entre as flores, além disso os estigmas são persistentes no período de formação de frutos e o número de estigmas equivale ao número de lóculos, portanto, algumas flores podem aumentar a eficácia reprodutiva adotando essa estratégia (Farias et al. 2005; Cesário 2007).

O sistema sexual é dióico em Restinga, floresta Ombrófila densa (Lopes & Machado 1998) e Caatinga (este estudo) e por Carmo & Franceschinelli (2002) para *Clusia arrudae*. Essa proporção aumenta o potencial reprodutivo da espécie, já que a proporção entre os indivíduos do sexo masculinos e femininos é igual (Opler & Bawa 1978). Além disso foi relatada a ocorrência de indivíduos ginodióicos no Morro do Chapéu, Bahia (Lopes & Machado 1998). No entanto, em Caatinga foram encontrados indivíduos femininos com estames (intermediários), mas função masculina não eficiente e indivíduos puramente femininos e intermediários.

A variação sexual no gênero já foi relatada como ocorrente (Martins et al 2007; Araujo & Scarano 2007). Por esta ser uma rara condição, estudos a respeito dessa mutação são escassos e não esclarecem se essas populações eram antes androdioicas e migrando para uma situação de dioicia, ou vice-versa (Westergaard, 1954). Portanto existem quatro situações que podem ser exploradas para a espécie *C. nemorosa*: 1) subdioicia em caatinga (indivíduos subandrodióicos), dioicia e subdioicia em restinga (indivíduos subandrodióicos), ginodioicia e subdioicia (indivíduos subginodióicos).

O sistema reprodutivo de *C. nemorosa* revelou que a mesma não é apomítica em todos os ecossistemas estudados registrados na literatura. Em floresta Ombrófila Densa, a espécie apresentou alta produção natural de frutos e através da polinização cruzada manual (Lopes & Machado 1998). No entanto, a espécie apresentou baixa produção de frutos em Caatinga, resultado similar ao encontrado por Farias et al. (2005) em *C. hilariana* ocorrente em restinga, por Carmo & Franceschinelli (2002) em *C. arrudeae* e Lopes e Machado (1998) para Restinga e floresta Estacional Semidecidual.

Lopes e Machado (1998) destacam que a baixa produção de frutos nesses ecossistemas está relacionada à baixa eficiência de *T. spinipes* como polinizador efetivo, já que não foi relatada a ocorrência de representantes da tribo Euglossini nesses espaços. Portanto, em Caatinga, o mesmo padrão pode estar ocorrendo, já que não foi relatada a ocorrência de abelhas da tribo Euglossini visitando flores femininas e masculinas de *C. nemorosa*. Indivíduos intermediários do gênero não formaram frutos por polinização cruzada entre indivíduos nessas condições, apesar dos mesmos possuírem alta viabilidade polínica. Possivelmente, esses indivíduos possuíam condição de flores hermafroditas e perderam a função masculina de suas flores (Westergaard 1954).

Em Caatinga, as abelhas coletaram apenas resina como recurso, tanto em indivíduos masculinos, como em indivíduos femininos. *Trigona spinipes* foi o polinizador mais frequente visitando flores femininas e masculinas de *C. nemorosa*, contatando anteras em indivíduos masculinos e estigmas e anteras dos indivíduos femininos. Foram observadas visitas de *Apis* sp. atuando como polinizador ocasional. O padrão de visitas florais se assemelha mais ao encontrado em floresta Estacional Semidecidual, na qual foram observadas visitas florais por *T. spinipes*.

Em floresta Ombrófila densa, há registro de visitas por abelhas mais especializadas e eficientes na polinização. Especificamente, espécies de abelhas como *Euglossa cordata*, *Eulaema cingulata*, *E. nigrita*, *Euplusia mussitans* e *E. iopyrrha*, atuam como polinizadores efetivos de *C. nemorosa*. A baixa representatividade de espécies de Euglossini na Caatinga

pode estar relacionada com a baixa taxa de formação de frutos em condições naturais, assim como também ocorre na restinga e (Lopes 1995; Machado & Lopes 1998). No entanto, foram registradas, em algumas regiões de Caatinga, a ocorrência de *Euglossa* sp., como *Eulaema nigrita*, *E. cordata* e *Euglossa securigera* (Zanella & Martins 2003; Lopes et al. 2007), indicando que algumas espécies deste grupo podem ocorrer nestes ambientes restritivos.

*Clusia nemorosa* apresentou diferenças na fenologia da floração e nos atributos florais entre indivíduos de floresta Atlântica e Caatinga. Estas estratégias reprodutivas conferiram o sucesso reprodutivo da espécie em ambos os ecossistemas. Em Caatinga, apesar da formação natural de frutos ser baixa, a espécie possui um polinizador efetivo que executa a polinização cruzada entre os indivíduos da espécie. Além disso, as flores de *C. nemorosa* apresentaram diferenças no seu display floral e aumento do diâmetro floral, os quais podem potencializar o sinal visual para o polinizador.

Ainda não está claro como a espécie evoluiu sexualmente nesses espaços, deixando em aberto se os indivíduos de *C. nemorosa* em Caatinga era androdioica e estão migrando para uma situação de dioicia, ou vice-versa. Esta espécie pode servir como um bom modelo para estudos em determinação sexual de espécies dioicas, visto que todas as populações já estudadas para espécie possuem uma variação no sistema sexual e no número de verticilos reprodutivos. O gênero *Clusia* L. apresenta muitas questões em aberto a respeito da evolução de seu sistema sexual e biologia reprodutiva, estes resultados demonstram como esses representantes possuem grande importância ecológica para os sistemas de polinização mais especializados. Sendo necessário mais estudos para definir estratégias de conservação dessas espécies que fornecem recurso floral tão raro.

## REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Anderson, J.T.; Inouye, D.W.; Mackinney, A.M.; Colautti, R.I.; Mitchell-Olds, T. 2012. Phenotypic plasticity and adaptive evolution contribute to advancing flowering phenology in response to climate change. *Proc. R. Soc. B*.
- Andrade-Lima, D. 1981. The caatingas dominium. *Revista Brasileira de Botânica* 4: 149-153.
- Ashman, T.L.; Morgan, M.T. 2015. Explaining phenotypic selection on plant attractive characters: male function, gender balance or ecological context?. **Proc. R. Soc. Lond. B** 271: 553–559.
- Armbruster, W.S. 1984. The role of resin in angiosperm pollination: ecological and chemical considerations. *Amer. J. Bot.*, 71(8): 1149-1160.

- Araujo, S.D.A & Scarano, F.R. 2007. Biogeographic Features of *Clusia*, with Emphasis on South American and Especially Brazilian Species. **Ecological Studies**, Vol. 194 U.Lüttge (Ed.).
- Benitez-vieyra, S.; Moré, M.; Amorim, F.W. 2014. Seleção fenotípica mediada por polinizadores. **Biologia da polinização**, ed. Projeto Cultural, Rio de Janeiro.
- Bittrich, V. 1996. Três novas espécies do gênero *Clusia* (Guttiferae) do Brasil. *Bolm Botânica*, 15:733-82
- Carmo, R.M.; Franceshinelli, E.V. 2002. Polinização e biologia floral de *Clusia arrudae* Planchon & Triana (Clusiaceae) na Serra da Calçada, município de Brumadinho, MG. **Revista Brasil. Bot.**, 25(3):351-360.
- Cesário, L.F. 2007. Recompensas florais e visitantes de duas espécies simpátricas de *Clusia*, *Clusia hilariana* Shltd. E *Clusia spiritu-sanctensis* Mariz & Weinberg (Clusiaceae) em área de restinga. UENFDR, Rio de Janeiro.
- Di Renzo, J.A.; Balzaniri, M.G., Robledo, C.W. 2008. InfoStat: Manual del Usuario. Grupo InfoStat, FCA, Universidad Nacional de Córdoba. Primera Edición, Editorial Brujas Argentina.
- Farias, A.P.G.; Mattallana, G.; Wendt, T.; Scarano, F.R. 2006. Low fruit set in the abundant dioecious tree *Clusia hilariana* (Clusiaceae) in a Brazilian resting. *Flora* 201:606–611
- Fenster, C.B.; Ambruster, W.S.; Wilson, P.; Dudash, M.R.; Thomson, J. 2015. Pollination Syndromes and Floral Specialization. **Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics**, 35:375-403
- Freitas, L. & Bolmgren, K. 2008. Synchrony is more than overlap: measuring phenological synchronization considering time length and intensity. **Revista Brasil. Bot.** 31(4):721-724.
- Fournier, L.A. 1974. Un metodo cuantitativo para la medición de características fenológicas en árboles. **Turrialba**, 24:422-423.
- Galen, C. 1989. Measuring Pollinator-Mediated Selection on Morphometric Floral Traits: Bumblebees and the Alpine Sky Pilot, *Polemonium viscosum*. **Evolution**, 43(4):882-890.
- Gratani, L. 2014. Plant phenotypic plasticity in response to environmental factors. **Advances in Botany**.
- Gonçalves-Alvim, S.J. 2003. Resin-collecting bees (Apidae) on *Clusia palmicida* (Clusiaceae) in a riparian forest in Brazil. **Journal of Tropical Ecology** 17:149-153.

- Gustafsson, M.H.G; Winter, C.; Bittrich, V. 2007. Diversity, Phylogeny and Classification of *Clusia*. Ecological Studies, Vol. 194 U. Lüttge (Ed.).
- Harder, L.D.; Barret, S.C.H. 2006. Ecology and evolution of flowers. **Oxford University Press**. New York, EUA.
- IBGE- Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística. 2012. Manual Técnico da Vegetação Brasileira. Ministério do Planejamento, Orçamento e Gestão.
- Herrera, C.M. 2001. Deconstructing a floral phenotype: do pollinators select for corolla integration in *Lavandula latifolia*? **J. Evo. Biol.** 14:574-584
- Kaminski, A.C.; Absy, M.L. 2006. Bees visitors of three species of *Clusia* (Clusiaceae) flowers in Central Amazonia. **VOL.** 36(2):259-264
- Kleunen, M.V.; Fischer, M. 2005. Constraints on the evolution of adaptive phenotypic plasticity in plants. **New Phytologist**, 166:49–60
- Koppen, W. 1948. Climatologia: com un estudio de los climas de la tierra. Mexico, Fondo de Cultura Economica.
- Jarau, S. 2011. Dioecious *Clusia nemorosa* achieves pollination by combining specialized and generalized floral rewards. *Plant Ecol* 212:1327–1337.
- Lebel-hardenack, S. & Grant, S. 1997. Genetics of sex determination in flowering plants. *Trends in Plant Science*, 2(4):130-136.
- Levin, D.A. 2009. Flowering-time plasticity facilitates niche shifts in adjacent populations. **New Phytologist** 183: 661–666
- Ligarreto, G.A.; Patiño, M.P.; Magnitskiy, S.V. 2011. Phenotypic plasticity of *Vaccinium meridionale* (Ericaceae) in wild populations of mountain forests in Colombia. **Rev. Biol. Trop.** 59 (2): 569-583.
- Lopes, A.V. 1995. Biologia Floral de *Clusia nemorosa* G. Mey. (Clusiaceae). Centro de Ciências Biológicas, Universidade Federal de Pernambuco-Recife.
- Lopes, A.V. & Machado, I.C. 1998. Floral biology and reproductive ecology of *Clusia nemorosa* (Clusiaceae) in northeastern Brazil. **Plant Systematics and Evolution** 213:71-90
- Lopes, A.V.; Machado, I.C.; Aguiar, A.V.; Rêbello, M. 2007. A scientific note on the occurrence of Euglossini bees in the Caatinga, a Brazilian tropical dry forest. *Apidologie* 38:472–473
- Moczek, A.P. 2015. Developmental plasticity and evolution quo vadis?. **Heredity** 1-4

- Newstrom, L.E., Frankie, G.W. & Baker, H.G. 1994. A new classification for plant phenology based on flowering patterns in lowland Tropical Rain Forest Trees at La Selva, Costa Rica. **Biotropica** 26:141-159.
- Novoplansky, A. 2002. Developmental plasticity in plants: implications of noncognitive behavior. **Evolutionary Ecology** 16: 177–188.
- Prado, D.A. 2003. As Caatingas da América do Sul. **In: Ecologia e Conservação da Caatinga**. Leal, I.R.; Tabarelli, M. Silva, J.M.C. Ed. Universitária da UFPE.
- Radford, A.E., Dickinson, W.C., Massey, J.R. & Bell, C.R. 1994. **Vascular plant systematics**. Harper & Row: New York.
- Robinson, I. 1924. Die farbungsreaktion der narbe, stigmatochromie, als morpho-biologische Blütenuntersuchungsmethode. Sitzungsberichten Akademischer Wissenschaft Wien, Mathematics: **Abteilung**, 133:180-213.
- Sapir, Y.; Ambruster, W.S. 2010. Pollinator-mediated selection and floral evolution: from pollination ecology to macroevolution. **New Phytologist** 188: 303–306
- Scheiner, S.M. 1993. Genetics and Evolution of Phenotypic Plasticity. **Annual Review of Ecology and Systematics**, 24:35-68.
- Schlichtin, C.D. 1986. The Evolution of Phenotypic Plasticity in Plants. **Annual Review of Ecology and Systematics**, 17:667-693.
- Siepielski, A.M.; Dibatista, J.D.; Carlson, S.M. 2009. It's about time: the temporal dynamics of phenotypic selection in the wild. **Ecology Letters**, 12: 1261–1276
- Strauss, S.Y. 1997. Floral characters link herbivores, pollinators, and plant fitness. **Ecology**, **78**(6):1640–1645
- Strauss, S.Y.; Whittall, J.B. 2006. Non-pollinator agents of selection non-floral traits. **Section of Evolution and Ecology**, University of California, Davis, CA, USA.
- Sultan, S.E. 2000. Phenotypic plasticity for plant development, function and life history. **Trends in Plant Science** 5(12).
- SigmaPlot 12.0. 2010. SigmaPlot Statistics. Systat Software, United States of America.
- Thompson, J.N.; Cunningham, B.M. 2010. Geographic structure and dynamics of coevolutionary selection. **Nature**, 417.
- Ushimaru, S.; Kobayashi, A. & Dohzono, I. 2014. Does urbanization promote floral diversification? Implications from changes in herkogamy with pollinator availability in an urban-rural area. **The American Naturalist** 184: 258-267.

- Wilson, P.; Thompson, J.D.; Stanton, M.L.; Rigney, L.P. 1994. Beyond Floral Batemanian: Gender Biases in Selection for Pollination Success. **The American Naturalist**, **143**(2):283-296
- West-eberhard, M.J. 2003. Developmental plasticity and evolution. **Oxford University Press**. New York, NY.
- Westergaard, M. 1958 . The mechanism of sex determination in dioecious flowering plants. *Advances in Genetics* 9: 217 – 281.
- Zanella, F.; Martins, C.F. 2003. Abelhas da Caatinga: Biogeografia, ecologia e conservação. In: **Ecologia e Conservação da Caatinga**. Leal, I.R.; Tabarelli, M. Silva, J.M.C. Ed. Universitária da UFPE

#### 4 CONCLUSÕES

A ocorrência do gênero *Clusia* L em quase toda extensão territorial do Brasil demonstra a capacidade adaptativa do gênero em ocorrer nos diferentes domínios fitogeográficos e fitofisionomias. Das espécies nativas ocorrentes no Brasil, *C. nemorosa* foi descrita em quase todos os domínios fitogeográficos, com grandes variações de cor das sépalas e pétalas e com ocorrência de indivíduos masculinos, femininos e hermafroditas, enfatizando o sucesso e a plasticidade da espécie em ambientes distintos. A maior parte das espécies endêmicas do gênero ocorrem na floresta Atlântica, destes representantes *Clusia aemygdioi* A. G. da Silva & B. Weinberg e *Clusia spiritu-sanctensis* Mariz & Weinberg, ocorrem exclusivamente em floresta Atlântica, área prioritária para conservação.

Se tratando da biologia floral e reprodutiva de *Clusia nemorosa* G. Mey, a espécie apresentou estratégias para garantir seu sucesso em Caatinga, ambiente mais restritivo. A emissão de folhas durante todo o período de observação, garante a obtenção de energia necessária para emissão de flores, botões e frutos. Além disso, o curto período de floração na estação seca, com poucas flores abertas durante o dia, garante que ocorra a polinização cruzada e evita o gasto energético na emissão de flores que podem não ter visitas de polinizadores, dispersando então os grãos de pólen para as flores femininas.

As flores masculinas e femininas apresentaram variações no número de peças florais e a morfologia floral, assim como o comprimento do cálice e da corola, em que, os verticilos vegetativos (comprimento do cálice, da corola e das sépalas) de flores femininas foram maiores em relação às masculinas, entretanto o comprimento das pétalas foi maior em flores masculinas. Já o diâmetro da corola de flores masculinas foi maior com relação ao diâmetro de flores femininas.

A razão sexual entre indivíduos masculinos e femininos de *C. nemorosa* foi de aproximadamente 1:1 em Caatinga, similar ao encontrado em floresta Ombrófila Densa, Restinga e floresta de Estacional Semidecidual. A baixa formação de frutos em condições naturais em Caatinga pode ser explicada pela ausência de abelhas do grupo Euglossini nesses ecossistemas, já que as abelhas desta tribo são mais eficientes na polinização cruzada de *C. nemorosa*, enquanto a espécie *Trigona spinipes*, o polinizador efetivo de *C. nemorosa* nesses ambientes, não são tão eficientes como vetores de pólen devido ao seu tamanho corporal.

## REFERÊNCIAS

- AGRAWAL, A.A. 2012. Phenotypic Plasticity in the Interactions and Evolution of Species. **Science** 294(321).
- AINSWORTH, C.; PARKER, J.; BUCHANAN-WOLLASTON, V. 1998. Sex Determination in Plants. **Current Topics in Developmental Biology**, 38:167-222
- AGOSTINI, K.; LOPES, A.V.; MACHADO, I.C. 2014. Recursos florais. In: **Biologia da Polinização**. RECH, A.R.; AGOSTINI, K.; OLIVEIRA, P.E.; MACHADO, I.C. Ed. Projeto Cultural, Rio de Janeiro.
- ARMBRUSTER, W.S. 1984. The role of resin in angiosperm pollination: ecological and chemical considerations. **Amer. J. Bot.**, 71(8): 1149-1160.
- ARAUJO, D.S.D & SCARANO, F.R. 2007. Biogeographic Features of *Clusia*, with Emphasis on South American and Especially Brazilian Species. **Ecological Studies**, Vol. 194 U.Lüttge (Ed.).
- ANDERSON, J.T.; INOUE, D.W.; MACKINNEY, A.M.; COLAUTTI, R.I.; MITCHELL-OLDS, T. 2012. Phenotypic plasticity and adaptive evolution contribute to advancing flowering phenology in response to climate change. **Proc. R. Soc. B**.
- ATIAN, A.; HORNOY, B.; DELEURE, F.; GONZALEZ, M.; PIERRE, J.S.; TARAYRE, M. 2015. Phenotypic plasticity in reproductive traits of the perennial shrub *Ulex europaeus* in response to shading: a multi-year monitoring of cultivated clones. **Plos One**.
- BENITEZ-VIEYRA, S.; MORÉ, M.; AMORIM, F.W. 2014. Seleção fenotípica mediada por polinizadores. **Biologia da polinização**, ed. Projeto Cultural, Rio de Janeiro.
- BITTRICH, V. 1996. Três novas espécies do gênero *Clusia* (Guttiferae) do Brasil. **Bolm Botânica**, 15:733-82
- BITTRICH, V.; AMARAL, M.C.E. 1996. Flower morphology and pollination biology of some *Clusia* species from the Gran Sabana (Venezuela). **Kew Bull** 51:681–694
- CARMO, R.M; FRANCESCHINELLI, E.V. 2002 Polinização e biologia floral de *Clusia arrudae*. **Revista Brasil. Bot.**, 25(3):351-360.
- CABRAL, F.N.; BITTRICH, V.; HOPKINS, M.J.G. 2013. Biologia reprodutiva de *Clusia nitida* (Clusiaceae s.s.). **64º Congresso Nacional de Botânica**.
- DELLAPORTA, S.L. & CALDERON-URREA, A. 1993. Sex Determination in Flowering Plants. **The Plant Cell**, Vol. 5, 1241-1251.
- DICKS, L.V.; BOMMARCO, R.; BROSI, B.; ARIZMENDI, M.C.; CUNNINGHAM, S.A.; GALLETTO, L.; HILL, R.; LOPES, A.V.; PIRES, C.; TAKI, H.; POTTS, S.G. 2016. Ten policies for pollinators. **Science**, 354:975-978.

- DORKEN, M.E.; BARRET, S.C.H. 2004. Phenotypic plasticity of vegetative and reproductive traits in monoecious and dioecious populations of *Sagittaria latifolia* (Alismaceae): a clonal aquatic plant. **Journal of Ecology** 92:32–44.
- ENDRESS, P.K. 1994. Diversity and Evolutionary Biology of Tropical Flowers. Cambridge **Tropical Biology Series**. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- FENSTER, C.B.; AMBRUSTER, W.S.; WILSON, P.; DUDASH, M.R.; THOMSON, J. 2015. Pollination Syndromes and Floral Specialization. **Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics**, Vol. 35:375-403
- FORDYCE, J.A. 2006. The evolutionary consequences of ecological interactions mediated through phenotypic plasticity. **The Journal of Experimental Biology** 209:2377-2383.
- GALEN, C. 1989. Measuring Pollinator-Mediated Selection on Morphometric Floral Traits: Bumblebees and the Alpine Sky Pilot, *Polemonium viscosum*. **Evolution**, Vol. 43(4):882-890.
- GRATANI, L. 2014. Plant phenotypic plasticity in response to environmental factors. **Advances in Botany**.
- GUSTAFSSON, M.H.G; BITTRICH, V. 2002. Evolution of morphological diversity and resin secretion in flowers of *Clusia* (Clusiaceae): insights from ITS sequence variation. **Nord. J. Bot.** 22(2):183-203.
- GUSTAFSSON, M.H.G; WINTER, C.; BITTRICH, V. 2007. Diversity, Phylogeny and Classification of *Clusia*. **Ecological Studies**, Vol. 194 U. Lüttge (Ed.).
- HARDER, L.D.; BARRET, S.C.H. 2006. Ecology and evolution of flowers. Oxford University Press. New York, EUA.
- HERRERA, C.M. 2001. Deconstructing a floral phenotype: do pollinators select for corolla integration in *Lavandula latifolia*? **J. Evo. Biol.** 14:574-584.
- HERRERA, C.M.; CERDÁ, X.; GARCÍA, M.B.; GUITIÁN, J.; MEDRANO, M.; RAY, P.J.; SÁNCHEZ-LAFUENTE, A.M. 2002. Floral integration, phenotypic covariance structure and pollinator variation in bumblebee-pollinated *Helleborus foetidus*. **J. Evol. Biol.** 15:108-121.
- IRISH, E.E. & NELSON, T. 1989. Sex Determination in Monoecious and Dioecious Plants. **The Plant Cell**, Vol. 1, 737-744.
- IRWIN, R.E.; BRODY, A.K. 1998. Nectar-robbing in *Ipomopsis* aggregate; effects on pollinators behavior and plant fitness. **Oecologia**, 116:519-527.
- KAMINSKI, A.C.; ABSY, M.L. 2006. Bees visitors of three species of *Clusia* (Clusiaceae) flowers in Central Amazonia. **VOL.** 36(2):259-264.
- KARBAN, R.; MARON, J. 2002. The fitness consequences of interspecific eavesdropping between plants. **Ecology**, 83(5):1209–1213.
- LEBEL-HARDENACK, S. & GRANT, S. 1997. Genetics of sex determination in flowering plants. **Trends in Plant Science**, 2(4):130-136.

- LIGARRETO, G.A.; PATIÑO, M.P.; MAGNITSKIY, S.V. 2011. Phenotypic plasticity of *Vaccinium meridionale* (Ericaceae) in wild populations of mountain forests in Colombia. **Rev. Biol. Trop.** 59 (2): 569-583.
- LOPES, A.V.; MACHADO, I.C. 1998. Floral biology and reproductive ecology of *Clusia nemorosa* (Clusiaceae) in northeastern Brazil. **Plant Systematics and Evolution** 213:71-90.
- MALL, T.K.; LOVETT-DOUST, J. 2005. Phenotypic plasticity in vegetative and reproductive traits in an invasive weed, *Lythrum salicaria* (Lythraceae), in response to soil moisture. **American Journal of Botany** 92(5): 819–825.
- NICOTRA, A.B.; ATKIN, O.K.; BONSER, S.P.; DAVIDSON, A.M.; FINNEGAN, E.J.; MATHESIUS, U.; POOT, P.; PURUGGANAN, M.D.; RICHARDS, C.L.; VALLADARES, F.; KLEUNNEN, M.V. 2010. Plant phenotypic plasticity in a changing climate. **Trends in Plant Science** 15(12).
- NOVOPLANSKY, A. 2002. Developmental plasticity in plants: implications of noncognitive behavior. **Evolutionary Ecology** 16: 177–188.
- PROCTOR, M.; YEO, P.; LACK, A. 1996. The natural history of pollination. **Timber Press**, Portland, Oregon, 487p.
- RAMÍREZ, W.; GÓMEZ, L.D. 1978. Production of nectar and gums by flowers of *Monstera deliciosa* (Araceae) and some species of *Clusia* (Guttiferae) collected by New World Trigona bees. **Brenesia** 14/15:407–412
- RENNER, S.S. 2014. The relative and absolute frequencies of angiosperm sexual systems: dioecy, monoecy, gynodioecy, and an updated online database. **American Journal of Botany** 101(10): 1588 – 1596.
- SOUZA, C. V.; LORENZI H. Botânica Sistemática. São Paulo: Instituto **Plantarum**, 2008.
- SCHEINER, S.M. 1993. Genetics and Evolution of Phenotypic Plasticity. **Annual Review of Ecology and Systematics**, 24:35-68.
- SULTAN, S.E. 2000. Phenotypic plasticity for plant development, function and life history. **Trends in Plant Science** 5(12).
- TANURDZIC, M. & BANKS, J.A. 2004. Sex-Determining Mechanisms in Land Plants. **The Plant Cell**, 16:61–71.
- VICENTINI, A., FISCHER, E. A., 1999. “Pollination of *Moronobea coccinea* (Clusiaceae) by the golden-winged parakeet in the Central Amazon”. **Biotropica**, v. 31, pp. 692–696.
- VOLIS, S. 2008. Plasticity, its cost, and phenotypic selection under water and nutrient stress in two annual grasses. **Biological Journal of the Linnean Society**, 97:581–593.
- WESTERGAARD, M. 1958. The mechanism of sex determination in dioecious flowering plants. **Advances in Genetics** 9: 217 – 281.

WHITMAN, D.W.; AGRAWAL, A.A. 2009. What is phenotypic plasticity and why is it important? Phenotypic plasticity of insects, **CRC Press**.

WILSON, P.; THOMSON, J.D.; STANTON, M.L.; RIGNEY, L.P. 1994. Beyond Floral Batemanian: Gender Biases in Selection for Pollination Success. **The American Naturalist**, Vol. 143(2):283-296.

WILLMER, P. 2011. Pollination and floral ecology. **Princeton University Press**. 832p.