



UNIVERSIDADE DE SÃO PAULO
FFCLRP - DEPARTAMENTO DE BIOLOGIA
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BIOLOGIA COMPARADA

**Estrutura do capítulo e suas implicações na
reprodução de *Lucilia lycopodioides* (Less.)
Freire (Asteraceae, Asteroideae)**

Liana Carneiro Capucho

Dissertação apresentada à Faculdade de
Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto
da USP, como parte das exigências para a
obtenção do título de Mestre em Ciências,
Área: Biologia Comparada

RIBEIRÃO PRETO -SP

2008

Livros Grátis

<http://www.livrosgratis.com.br>

Milhares de livros grátis para download.

UNIVERSIDADE DE SÃO PAULO

FFCLRP – DEPARTAMENTO DE BIOLOGIA

PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BIOLOGIA COMPARADA

**Estrutura do capítulo e suas implicações na
reprodução de *Lucilia lycopodioides* (Less.)
Freire (Asteraceae, Asteroideae)**

Liana Carneiro Capucho

Orientadora: Profa. Dra. Simone de Pádua Teixeira

Dissertação apresentada à Faculdade de
Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão
Preto da USP, como parte das exigências
para obtenção de título de Mestre em
Ciências, Área: Biologia Comparada.

RIBEIRÃO PRETO

2008

AUTORIZO A REPRODUÇÃO E/OU DIVULGAÇÃO TOTAL OU PARCIAL DESTE TRABALHO, POR QUALQUER MEIO CONVENCIONAL OU ELETRÔNICO, PARA FINS DE ESTUDO E PESQUISA, DESDE QUE CITADA A FONTE.

FICHA CATALOGRÁFICA

Catálogo na Publicação

Serviço de Documentação

Faculdade de Filosofia Ciências e Letras de Ribeirão Preto

Capucho, Liana Carneiro

Estrutura do Capítulo e suas Implicações na Reprodução de *Lucilia lycopodioides* (Less.) Freire (Asteraceae, Asteroideae). Ribeirão Preto, 2008. Xp.

Dissertação apresentada à Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto da USP, como parte das exigências para obtenção do título de Mestre em Ciências, Área: Biologia Comparada.

Orientadora: Simone de Pádua Teixeira

1. Anatomia, 2. Reprodução, 3. Inflorescência, capítulo *Lucilia*, 4. Asteraceae, 5. Expressão sexual.

FOLHA DE APROVAÇÃO

Liana Carneiro Capucho

Estrutura do capítulo e suas implicações na reprodução de *Lucilia lycopodioides* (Less.) Freire (Asteraceae, Asteroideae).

Dissertação apresentada à Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto da USP, como parte das exigências para obtenção de título de Mestre em Ciências, Área: Biologia Comparada.

Aprovado em:

Banca Examinadora

Prof. Dr. _____

Instituição _____ Assinatura _____

Prof. Dr. _____

Instituição _____ Assinatura _____

Prof. Dr. _____

Instituição _____ Assinatura _____

DEDICATÓRIA

Dedico este trabalho e tudo o que ele representa à minha família maravilhosa, e a todas as pessoas dispostas a contribuir para o conhecimento e preservação da vida no planeta.

AGRADECIMENTOS

A Deus pelo amor, proteção e a vida com os quais me abençoa, guiando meus passos e me intuindo por meio de seus anjos.

Ao Programa de Biologia Comparada e a secretária do programa Renata Aparecida de Andrade Cavallari, por sempre me ajudar e atender prontamente.

À Faculdade de Ciências Farmacêuticas de Ribeirão Preto, onde o laboratório de botânica no qual desenvolvi este trabalho se localiza.

À Coordenação de Aperfeiçoamento Pessoal de Nível Superior (CAPES) pela bolsa concedida.

À Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo (FAPESP processo nº 03/06490-8) pelo auxílio concedido.

À Profa. Dra. Simone de Pádua Teixeira, minha orientadora, que conduziu todo o meu trabalho com perfeição, e com quem aprendi que respeito e admiração são conseguidos por meio de exemplos. Um exemplo de profissional e de ser humano para mim. Obrigada por tudo.

Aos professores Milton Groppo Jr. e Elenice Moura Varanda, por me coordenarem no estágio do Programa de Aperfeiçoamento do Ensino (PAE), com o qual aprendi muito.

Aos membros da Banca de qualificação: Milton Groppo Jr., Silvana Pires de Godoy e Margareth B. C. Gallo, pelo carinho e tempo que dedicaram à análise do meu trabalho e pelas importantes críticas e sugestões.

Aos membros da banca examinadora, pela disponibilidade, tempo e dedicação à avaliação deste trabalho.

Ao Ary Gomes da Silva, meu primeiro orientador, a quem devo meu primeiro contato com a pesquisa e com quem aprendi muito. Saiba que meu respeito e admiração por você são inabaláveis. Obrigada por tudo.

Aos professores e funcionários do Departamento de Biologia, Programa de Biologia Comparada, pela atenção, oportunidade e aprendizado.

Ao técnico Mário Sadaiti Ogasawara, pela acessibilidade e disposição para ajudar a qualquer hora nestes dois anos, e pelo carinho que sempre dedicou ao nosso trabalho e às nossas plantas.

Ao técnico do laboratório de botânica da Faculdade de Ciências Farmacêuticas, Edimárcio Campos, pelo auxílio no laboratório nas etapas finais deste trabalho.

Às técnicas do laboratório de Microscopia Eletrônica da Faculdade de Medicina de Ribeirão Preto, Maria Dolores Seabra e Maria Tereza, pela atenção e solicitude durante a fase de experimentos.

Ao técnico José Augusto Maulin, da Faculdade de Medicina de Ribeirão Preto, pelo auxílio durante a utilização da microscopia eletrônica de varredura.

Aos meus colegas que me acompanharam ou contribuíram de alguma forma para a realização das viagens de coleta. Em especial a Marina Fernanda Bortolin Costa e Clemente (UNESP – Botucatu), Viviane Gonçalves Leite, Aloysio de Pádua Teixeira, Dalila Viana de Freitas, professora Silvana Pires de Godoy e aos meus colegas de disciplina Eduardo Augusto Dias de Oliveira, Sérgio Luís Marzom, Andressa Uehara Approbato e Juliana Villzela Paulino, e por fim, a Luzia Araújo (UFV), a Gracineide Almeida (UFV) e Ricardo (UFV).

A Mayumi Yamada, por toda a sua atenção durante a fase inicial do trabalho, me auxiliando no processo de aprendizagem das técnicas do laboratório de botânica e nos meus primeiros contatos com a espécie estudada.

A Gisèle Pedersoli e Wellington Pedersoli, por toda a ajuda na análise morfológica de boa parte do material, feita sempre com muito carinho, empenho e seriedade. Sem isso, este trabalho não teria sido o mesmo.

A João Paulo Basso Alves, pelas fotografias feitas, pelos artigos buscados, pelo auxílio e sugestões durante a confecção das figuras com o programa Corel, pelas leituras e sugestões ao meu trabalho.

A Juliana Villzela Paulino pela leitura do meu trabalho em algumas fases, por suas críticas e sugestões sempre pertinentes, seu apoio incondicional e indispensável todos os dias.

A Margaret B. C. Gallo (FCTRP) e Luzia Araújo (UFV) pelas discussões acerca deste trabalho e por todas as valiosas críticas e sugestões feitas.

A Flávia Silva Marquiasável, pelas ilustrações botânicas feitas com muito carinho, cuidado e atenção.

A Rodrigo Augusto Santinelo Pereira, pelo auxílio na finalização dos desenhos esquemáticos, e por todas as sugestões feitas para as análises estatísticas deste trabalho.

A Edmar Monteiro de Silva, analista ambiental do Instituto Estadual de Florestas (IEF), por conceder acesso ao Plano de Manejo do Parque Estadual do Itacolomi.

A Camilo Molino Guidoni, por seu auxílio na elaboração de alguns gráficos.

A Michael dos Santos Brito, pelo auxílio em alguns experimentos com estigmas.

À minha família: pai, mãe e irmãos, por serem minha base e minha motivação.

Em especial, ao homem da minha vida, meu pai, por se dedicar com tanto amor a mim e aos meus irmãos, abdicando muitas vezes de suas próprias vontades para nos atender. Pai, você é minha referência. Obrigada por me ensinar a ser digna e a lutar sempre. Eu te amo.

Aos meus irmãos, Helaine (Nanane), Mariana (Mé) e Rodrigo (Ro), por representarem tudo para mim. Vocês são meus amores.

Aos demais membros de minha família: avós, tios e primos, em especial à tia Madá, sempre como uma segunda mãe para todos nós, ao tio Toninho, meu padrinho querido que sempre dedicou muito carinho a mim, aos meus primos Daniel (Dani), Ricardo (Rico) e Lohan (Holan), que são como irmãos. Amo muito todos vocês.

A todos os meus amigos de infância, em especial a Eduardo Hoffman de Barros (Du), por sua amizade desde sempre, e pelo apoio e ajuda desde o meu primeiro ano de graduação.

Aos meus amigos do laboratório de botânica da Faculdade de Ciências Farmacêuticas: Andréa, Edimárcio, Flavinha, Gisèle, João Paulo, Juliana, Lidiane, Lígia, Marina, Mário, Margareth, Roberto, Tatiana, Viviane e Wellington, pelo convívio prazeroso todos os dias e pelo espírito de equipe, até na hora do cafezinho. Em especial a Marina (Bochechinha), por ser tão carinhosa, paciente e por estar sempre disposta a ajudar, com otimismo contagiante; a Viviane com seu humor fantástico e o anjinho lindo que trouxe ao mundo; a João Paulo (Juanito), pela companhia e ajuda de todos os dias, pela atenção e paciência dedicadas, por me transmitir tanta serenidade e por me tirar do sério às vezes.

A todos os meus amigos da pós-graduação, em especial à Juliana (Jujubinha) e Andreassa (Dessa), pela amizade de todas as horas e por se tornarem minhas irmãs-companheiras-cúmplices todos os dias e amigas para a vida inteira; a Ronai e Antônio Flávio, pela amizade e enorme paciência dedicadas a mim, estando presentes dia e noite (e nas crises de insônia); a Michael (Mio) por todo o carinho e atenção; a Nilton César Avanci (Lumix), por sua amizade e atenção sempre presentes quando eu precisei, mesmo de "longe". Adoro muito vocês.

À minha querida companheira de casa, Maria Beatriz Fortunato Moraes (Bia), pela amizade que, apesar de recente, é muito importante para mim, pelas conversas, pela paciência e compreensão nestes últimos meses de correria e ausência minhas.

Ao pessoal da moradia III de Pós-graduação (Casa "G"): Juliana, João Paulo, Camilo, Gláucio, Roberto, Flávio, Gláucia, Ricardo e Ademir, pelos inúmeros momentos de descontração, pelo convívio e pela paciência, além dos cafés divertidos após o almoço, essenciais ao ânimo para a volta ao trabalho.

Enfim, agradeço a todos que participaram da minha vida nestes dois anos, contribuindo direta ou indiretamente à realização deste trabalho.

SUMÁRIO

RESUMO	1
ABSTRACT	2
1 - INTRODUÇÃO	3
2 - OBJETIVOS	6
3 - MATERIAL E MÉTODOS	7
3.1 - Espécie estudada	7
3.2 - Caracterização das áreas de coleta	7
3.3 - Coleta dos materiais	10
3.4 - Estrutura do capítulo	10
3.5 - Ilustrações	13
4 - RESULTADOS	15
5 - DISCUSSÃO	35
6 - REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	44

LISTA DE ILUSTRAÇÕES

- Figura 1.** Fotografias de *Lucilia lycopodioides* e das áreas de coleta. 14
- Figura 2.** Eletromicrografias (MEV) de flores perfeita e pistilada, e de estigmas de flores perfeita e pistilada de *Lucilia lycopodioides*. 23
- Figura 3.** Eletromicrografias (MEV) de anteras de *Lucilia lycopodioides*. 24
- Figura 4.** Fotomicrografias de flores localizadas na porção central do capítulo heterogâmico de *Lucilia lycopodioides*, apresentando nectários. 25
- Figura 5.** Número de flores pistiladas, em porcentagem, por indivíduo de *Lucilia lycopodioides* proveniente das três populações. 26
- Figura 6.** Tipos de flores e de capítulos encontrados em *Lucilia lycopodioides*. 27
- Figura 7.** Flores perfeitas de *Lucilia lycopodioides*, com polimorfismo do estilete. 27
- Figura 8.** Relação entre os comprimentos de filetes e estiletos de flores perfeitas encontradas nas populações de *Lucilia lycopodioides* provenientes das três populações estudadas. 28
- Figura 9.** Eletromicrografias (MEV) de estigmas dos três morfos florais de *Lucilia lycopodioides*. 29
- Figura 10.** Cortes transversais de flores de capítulo heterogâmico de *Lucilia lycopodioides* da população do Distrito de Rubião Júnior, Botucatu – SP. 30
- Figura 11.** Cortes transversais de flores de capítulo homogâmico de *Lucilia lycopodioides*, população do Distrito de Rubião Júnior, Botucatu - SP. 31
- Figura 12.** Anormalidades encontradas em indivíduos de *Lucilia lycopodioides*, da população do Distrito de Rubião Júnior, Botucatu - SP. 32
- Figura 13.** Eletromicrografias (MEV) e esquema dos tipos de cipselas encontrados em *Lucilia lycopodioides*. 33
- Figura 14.** Cipselas elípticas de *Lucilia lycopodioides*. 34

LISTA DE TABELAS

- Tabela 1.** Ocorrência, em porcentagem, dos três morfos de estilete de flores perfeitas observados em populações de *Lucilia lycopodioides*. 30
- Tabela 2.** Número e porcentagem de germinação de cipselas oblongas e elípticas coletadas em 2006 e 2007 no Distrito de Rubião Júnior, Botucatu, SP. 32

RESUMO

Representantes de *Lucilia lycopodioides* (Less.) Freire (Asteraceae) apresentam rizóforos (unidades de propagação vegetativa) e sementes com baixas taxas de germinação. Esse fenômeno parece estar associado e é comumente encontrado em espécies de Cerrado. O presente trabalho teve por objetivo avaliar a estrutura do capítulo e suas implicações na reprodução de *L. lycopodioides*. Tipo, número, distribuição e funcionalidade de flores foram avaliados em 117 capítulos, 25 plantas e 1818 flores de três populações: Distrito de Rubião Júnior (Botucatu- SP), Parque Nacional da Serra da Canastra (São Roque de Minas- MG), e Parque Estadual do Itacolomi (Ouro Preto- MG). Capítulos homogâmicos (com um único tipo de flor – perfeitas ou pistiladas) com 2 a 24 flores e capítulos heterogâmicos (com flores perfeitas e pistiladas) com 10 a 29 flores foram encontrados. A estrutura do capítulo de *L. lycopodioides* indica a existência de várias estratégias reprodutivas que evitam a autopolinização: (1) separações temporal (dicogamia) de estigma e antera, (2) polimorfismo do estigma (tipos de células na superfície receptiva) e do estilete (morfos posicionando o estigma acima, ao nível e abaixo da abertura da corola), e (3) polimorfismo sexual (flores perfeitas e pistiladas) e ginodioicia. A altura do estigma não apresentou reciprocidade inversa à altura das anteras e nem variação morfológica nas células dos estigmas entre os três morfos, descartando a ocorrência de heterostilia na espécie. A heterogamia em Asteraceae é considerada polimorfismo sexual, resultado de especializações nos capítulos, nas flores e seus órgãos, dando origem a estruturas ‘modificadas’ relacionadas ao dimorfismo sexual. Ginodioicia, em que flores perfeitas e pistiladas coexistem, foi observada em todas as populações: capítulos com flores perfeitas apresentando esterilidade masculina ocorreram em dois indivíduos de Botucatu; e capítulos com flores pistiladas ocorreram em um indivíduo de São Roque de Minas e em três indivíduos de Ouro Preto. Repressão da função masculina também foi identificada pela baixa razão antera-óvulo: 1,5: 1 em Botucatu; 3,5: 1 em São Roque de Minas; e 2,3: 1 em Ouro Preto, considerando que os números de anteras e óvulos em *Lucilia* são geralmente cinco e um por flor, respectivamente. Embora a ginodioicia seja um mecanismo que certamente está relacionado à promoção da xenogamia e apesar da ocorrência das estratégias reprodutivas que evitam a autopolinização, muitas anormalidades foram observadas em capítulos de *L. lycopodioides*, citadas a seguir: grãos de pólen parcialmente desenvolvidos e inviáveis; anteras completamente estéreis; flores hermafroditas com número de estames abaixo ou acima do que é encontrado usualmente em *Lucilia* (cinco); e algumas flores estaminadas encontradas em três indivíduos da população de São Roque de Minas. Essas anormalidades e a distribuição das plantas em touceiras, formando pequenas e raras manchas em campos de Cerrado, sugerem que cruzamentos podem estar ocorrendo entre clones, provavelmente originados de propagação vegetativa. Possivelmente, as populações de *L. lycopodioides* estudadas estão sob efeitos de depressão endogâmica, porém estudos de caracterização genética devem ser feitos para comprovação.

Palavras-chave: Asteraceae, rizóforo, propagação vegetativa, estratégias reprodutivas, ginodioicia, polimorfismo sexual, depressão endogâmica.

ABSTRACT

Representatives of *Lucilia lycopodioides* (Less.) Freire (Asteraceae) have rhizophores (vegetative growing unities) and seeds with low germination rates. These phenomena seem to be associated, and are commonly found in Cerrado species. This work aimed to evaluate the head structure and its implications on reproduction of *L. lycopodioides*. Type, number, distribution and functionality of flowers were evaluated in 117 heads, 25 plants and 1818 flowers of three populations: Distrito de Rubião Júnior, in Botucatu (SP), Parque Nacional da Serra da Canastra, in São Roque de Minas (MG) and Parque Estadual do Itacolomi, in Ouro Preto (MG). Homogamic heads (a single type of flower – hermaphrodite or pistillate) with 2-24 flowers and heterogamic heads (hermaphrodite and pistillate flowers) with 10-29 flowers were found. Head structure of *L. lycopodioides* shows existence of several reproductive strategies to avoid self-pollination: (1) Temporal separation (dichogamy) of stigma and anthers, (2) stigma polymorphism (cells types on receptive surface) and style polymorphism (stigma was positioned up, straight to, and down in relation to corolla aperture), (3) sex polymorphism and gynodioecy. Style length was not inversely reciprocal to filament length, neither morphological variation on stigma cells among three morphs occurred, which means that heterostily do not occur in *L. lycopodioides*. Heterogamy in Asteraceae is considered a sex polymorphism, which is known as a result of head specializations on flowers and on their organs, rising ‘modified’ structures related to sexual dimorphism. Gynodioecy, where females and hermaphrodites coexist, was found in all populations: heads with hermaphrodite flowers were male sterile in two plants of Botucatu; and heads with pistillate flowers were found in one plant of São Roque de Minas and three plants of Ouro Preto. Reduction in the male function was also shown by the low rates of anther-ovule: 1.5:1 in Botucatu; 3.5:1 in São Roque de Minas; and 2.3:1 in Ouro Preto, considering that the anther and ovule numbers of hermaphrodite flowers in *Lucilia* are generally five and one per flower, respectively. Although gynodioecy is a reproductive mechanism which surely leads to the xenogamy, and despite occurrence of reproductive strategies to avoid self-pollination, many abnormal features were observed in *L. lycopodioides* heads, as for instance: pollen grains partly developed and unviable; anthers completely sterile; hermaphrodite flowers with lower or upper numbers of stamens than usually found in *Lucilia* (five); and some male flowers in three plants of São Roque de Minas. These abnormalities and the grouped distribution of plants, forming small and rare spots in Cerrado drylands, suggest that crosses in *L. lycopodioides* could be occurring between clones, probably originated from vegetative growing. Thus, populations studied of *L. lycopodioides* must be under inbreeding depression effects, but genetic studies may be done to make sure of this.

Key words: Asteraceae, rhizophore, vegetative growing, reproductive strategies, gynodioecy, sexual polymorphism, inbreeding depression.

1 - INTRODUÇÃO

A família Asteraceae é considerada a segunda maior dentre as Angiospermas, compreendendo 1535 gêneros e cerca de 23000 espécies conhecidas, organizados em três subfamílias: Asteroideae, Cichorioideae e Barnadesioideae e 17 tribos (Bremer 1994). Tem grande representatividade na flora do Cerrado brasileiro, com registro de aproximadamente 540 espécies, agrupadas em 90 gêneros (Mendonça et al. 1998). Seus representantes apresentam inflorescências organizadas em capítulos e frutos unidos a sementes, denominados cipselas (Bremer 1994). O capítulo consiste em um racemo, de maturação centrípeta, constituído por uma a muitas flores denominadas flósculos, assentadas sobre um receptáculo comum, delimitado por brácteas involucrais (filiárias), dispostas em uma ou mais séries. Há tipos diferentes de capítulos, com variações entre subfamílias e gêneros (Barroso 1991). As cipselas são unidades de dispersão constituídas por frutos secos, indeiscentes, derivados de ovário composto por dois carpelos, e um único óvulo basal, que origina uma única semente, da qual o tegumento (testa) é justaposto ao endocarpo (Bremer 1994).

Tanto o termo cipsela como o termo aquênio são utilizados na literatura para denominar o fruto característico de Asteraceae. Segundo Oliveira (2007), a posição do ovário é um caráter importante para promover a separação destes tipos de frutos, pois define se o fruto apresentará ou não tecidos de origem extra-carpelar. Assim, devem ser denominados aquênios os frutos sincárpicos, uniloculares e monospérmicos, provenientes de ovário súpero (frutos simples); e denominam-se cipselas frutos sincárpicos, uniloculares e monospérmicos, originados de ovário ínfero, ou seja, frutos de origem complexa em que a região interna foi formada a

partir dos tecidos da parede ovariana (pericarpo *stricto sensu*) e a mais externa originou-se do receptáculo (como ocorre em Asteraceae) ou potencialmente do hipanto. Neste trabalho, optou-se por utilizar o termo cipsela.

A maioria das Asteraceae (Compositae) pertence à subfamília Asteroideae, que compreende 10 tribos, com representantes herbáceos ou arbustivos, látex quase sempre ausente, folhas na maioria alternadas, capítulo radiado com raios verdadeiros e heterogâmico, às vezes disciforme e heterogâmico, ou discóide e homogâmico. A esta subfamília pertence o gênero *Lucilia* Cass. que, juntamente com outros 180 gêneros e 2000 espécies, está incluído na tribo Gnaphalieae (Bremer 1994).

Lucilia compreende 22 espécies de distribuição sul-americana, com ocorrência desde o nível do mar até 5000 m de altitude (Freire 1986). Seus representantes são perenes, herbáceos, apresentam folhas sésseis e pilosas, e capítulo descrito como disciforme (em forma de disco) solitário ou pouco agrupado, com flores discóides perfeitas e flores marginais pistiladas (Barroso 1991; Bremer 1994). Dentre suas espécies, *Lucilia lycopodioides* (Less.) Freire tem se destacado devido à descrição recente de uma estrutura subterrânea mista (sistema bipolar caular com raízes), denominada rizóforo, que constitui unidades de propagação vegetativa, caso haja fragmentação do sistema subterrâneo (Hayashi & Appezzato-Da-Glória 2003). Rizóforos foram descritos em apenas seis espécies de angiospermas até o momento (Machado et al., 2004; Hayashi & Appezzato-da-Glória, 2005; Menezes 2006; Portes & Carvalho 2006).

Inúmeros são os relatos de espécies de Cerrado que apresentam órgãos subterrâneos que se prestam à propagação vegetativa (Tertuliano & Figueiredo-Ribeiro 1993) e à restauração da parte aérea da planta morta durante uma seca

prolongada, ou pela ação do fogo (Rizzini & Heringer 1966; Apezato-da-Glória 2003). Tanto que em trabalhos mais antigos consta que a propagação vegetativa seria a forma mais viável de multiplicação de plantas do Cerrado em condições naturais (Válio & Moraes 1966), havendo dúvidas quanto ao papel das sementes neste processo. No entanto, não há experimentos que comprovem tal fato, além de ser relatada a existência de bancos de sementes em Cerrado (Melo et al. 1998).

O estudo da fertilidade em espécies de Asteraceae com propagação vegetativa é recente. Pode-se citar o trabalho de Jusaitis & Adams (2005), com *Acanthocladium dockeri*, uma espécie australiana de Asteraceae ameaçada de extinção, que apresenta propagação vegetativa associada à baixa taxa de produção de sementes e baixa diversidade genética (Jusaitis & Adams 2005).

Trabalhos acerca dos mecanismos de reprodução na família Asteraceae têm enfatizado a genética de sistemas de auto-incompatibilidade (Glémin et al. 2007; Friedman & Barret 2008; Busch & Schoen 2008); os efeitos da redução das populações na reprodução das espécies (depressão endogâmica) (Jusaitis & Adams 2005; Nielsen et al. 2007; Pickup & Young 2008); os efeitos de alterações fisiológicas na reprodução (Valencia-Díaz & Montaña 2003; Meyer & Hull-Sanders 2008); a caracterização de sistemas sexuais em diferentes fisionomias e biomas (Oliveira 1996; Ramírez 2005; Matallana et al. 2005); e a morfologia de estruturas reprodutivas (Porrás & Álvarez 1999; Porrás & Muñoz 2000). Porém, o estudo da estrutura do capítulo tem sido pouco associado à reprodução das espécies.

A ausência destes tipos de trabalhos pode estar relacionada às dificuldades geradas pela complexidade da estrutura do capítulo e aos diversos polimorfismos relatados para as estruturas florais exibidas pelas Asteraceae. Como exemplo podemos citar as variações morfológicas de corolas e estigmas entre os tipos de

flores de acordo com sua função (pistilada, perfeita, estaminada), variações morfológicas entre os tipos de capítulos de acordo com os tipos de flores contidos em seu interior, flores especializadas na atração de polinizadores (flores liguladas) e polimorfismo sexual (Nani & Saravanan 1999).

2 - OBJETIVOS

Tendo em vista a necessidade de conhecimentos morfológicos prévios da estrutura reprodutiva para a avaliação da fertilidade de espécies vegetais, o objetivo deste trabalho foi avaliar a estrutura do capítulo e suas implicações na reprodução de *Lucilia lycopodioides*, espécie de Asteraceae com propagação vegetativa encontrada no Cerrado brasileiro. Três populações foram avaliadas e comparadas quanto à morfologia externa e interna, à distribuição e ao número de flores e de cipselas nos capítulos.

Os dados obtidos neste trabalho permitirão ampliar as informações biológicas a respeito da flora do Cerrado, bioma que inclui vários “hotspots”, e do qual restam somente 20% da cobertura original no Brasil (Alho 2005). Além disto, poderá ser utilizado como modelo para estudos subseqüentes que queiram testar a associação entre fertilidade e propagação vegetativa de espécies em biomas ou fisionomias altamente antropizados.

3 - MATERIAL E MÉTODOS

3.1 - Espécie estudada

Lucilia lycopodioides (Figuras 1 A e B) pertence à subfamília Asteroideae, clado Senecionieae – Gnaphalieae e tribo Gnaphalieae (Bremer 1994). Seus representantes são herbáceos eretos, encontrados em campos sujos dos cerrados da região sudeste do Brasil e em campos secos da Argentina e Bolívia. Apresentam cerca de 30 flores e indumento piloso, o que lhes confere um aspecto prateado. A floração ocorre de setembro a julho (Freire 1986).

3.2 - Caracterização das áreas de coleta

As coletas foram efetuadas em três regiões distintas (Figura 1 C): uma no Distrito de Rubião Júnior (DR), em Botucatu, SP; outra localizada nas dependências do Parque Nacional da Serra da Canastra (CA), São Roque de Minas, MG; e de outra localizada no Morro do Cachorro, nas dependências do Parque Estadual do Itacolomi (PI), em Ouro Preto, MG. As áreas serão caracterizadas a seguir.

DISTRITO DE RUBIÃO JÚNIOR – BOTUCATU, SP - O município de Botucatu, SP, com aproximadamente 152.200 ha de área territorial, apresenta dois níveis distintos de altitudes: de 500 a 400 metros na Baixada (Depressão Periférica), 900 a 700 metros na Serrana (Planalto Ocidental), o que provoca diferenças de temperatura devido ao considerável gradiente de altitude. Assim, a área mais elevada apresenta 2º a 3º C a menos do que na Baixada, tendo uma temperatura média de 19º C (<http://www.botucatu.sp.gov.br/dadosgerais/>).

O clima da região é Subtropical Úmido, com invernos secos (temperaturas médias no mês mais frio entre 3ºC e 8ºC) e verões quentes (temperatura no mês

mais quente superior a 22°C) (<http://www.botucatu.sp.gov.br/dadosgerais/>).

O município apresenta os seguintes tipos de solo: Terra Arisca (arenito de Botucatu), Terra Roxa de Campo, Terra Roxa Legítima, Vermelha Arenosa e Arenosa, sendo os solos derivados da ação de fatores climáticos e de organismos sobre as bases de arenito e basalto. O perfil é muito profundo e permeável à água. Tais características são responsáveis pela localização profunda do lençol de água, de maneira que só as plantas de regiões secas crescem no estado silvestre (<http://www.botucatu.sp.gov.br/dadosgerais/>).

A cobertura vegetal varia com a localização dos solos. Nas partes altas e baixas, observam-se vegetações características de campos cerrados (<http://www.botucatu.sp.gov.br/dadosgerais/>).

O total da cobertura vegetal nativa no Município de Botucatu atinge 10,45% de sua área total (<http://www.botucatu.sp.gov.br/dadosgerais/>).

A área de coleta localizava-se em área altamente antropizada. O terreno possui vegetação bastante heterogênea, cercado por propriedades rurais, terrenos utilizados como pasto e outros com cultivo de espécies frutíferas (Figura 1 D).

PARQUE NACIONAL DA SERRA DA CANASTRA - SÃO ROQUE DE MINAS, MG - Criado em 1972, o Parque Nacional da Serra da Canastra tem 71.525 hectares demarcados e parte do território de três municípios: São Roque de Minas, Sacramento e Delfinópolis, no sudoeste de Minas Gerais (<http://www.serracanastra.com.br/parque/parque.html>).

A área reúne basicamente dois maciços: a Serra da Canastra e a Serra das Sete Voltas, com o vale dos Cândidos entre elas. As altitudes variam entre 900 e 1496m (torre da Serra Brava) (<http://www.serracanastra.com.br/parque/parque.html>).

A temperatura média fica em torno de 17°C no inverno e 23°C no verão. O

índice pluviométrico anual varia entre 1.300 e 1.700 mm, com a maior parte das chuvas concentrada no período de dezembro a fevereiro (<http://www.serracanastra.com.br/parque/parque.html>).

A vegetação predominante são os campos rupestres, com manchas de cerrado e matas ciliares (<http://www.serracanastra.com.br/parque/parque.html>).

A área de coleta no Parque Nacional da Serra da Canastra apresenta vegetação herbácea, típica de campos de altitude (Figura 1 E).

PARQUE ESTADUAL DO ITACOLOMI - OURO PRETO, MG – A altitude máxima do Parque é de 1772 m no Pico do Itacolomi e mínima de 700 na região do Mainard. As médias encontram-se na sede do Parque (Fazenda do Manso) e na área da portaria (1200 a 1300 m) (Informações obtidas do Plano de Manejo do Parque Estadual do Itacolomi, Instituto Estadual de Florestas – IEF).

O Parque Estadual do Itacolomi está situado em uma área de clima tipicamente tropical, com duas estações bem definidas, sendo uma seca e outra chuvosa (Informações retiradas do Plano de Manejo do Parque Estadual do Itacolomi, Instituto Estadual de Florestas – IEF).

Os verões são quentes e chuvosos, com a estação seca curta, em áreas mais baixas; já nas áreas mais altas o verão é mais ameno, com dias quentes e noites muito frias. Nesta região são comuns os nevoeiros baixos e a precipitação na forma de sereno. A topografia nesta região favorece a precipitação, uma vez que aumenta a turbulência do ar pela ascendência orográfica (Informações obtidas do Plano de Manejo do Parque Estadual do Itacolomi, Instituto Estadual de Florestas – IEF).

O Parque possui um mosaico de solos diversificados, podendo ocorrer filitos, xistos e menor presença, meta-quartzo-arenitos e meta-arenitos ferruginosos. Nas partes mais internas e topograficamente mais baixas e de relevo relativamente

menos acidentado, os processos erosivos e deposicionais gravitacionais são menos acentuados, favorecendo a pedogênese e o estabelecimento de vegetações arbustivas e arbóreas (Informações obtidas do Plano de Manejo do Parque Estadual do Itacolomi, Instituto Estadual de Florestas – IEF).

O Parque possui Cerrado (campo rupestre) e Mata Atlântica (Floresta Estacional Semidecidual). Trata-se de uma área de transição entre essas duas fitofisionomias. (Informações obtidas do Plano de Manejo do Parque Estadual do Itacolomi, Instituto Estadual de Florestas – IEF).

A área de coleta, conhecida como Morro do Cachorro, localiza-se em um dos pontos mais altos do Parque, com vegetação herbácea e típica de campos rupestres e de altitude (Figura 1 F).

3.3 - Coleta dos materiais

Capítulos com botões, flores e cipselas em vários estádios de desenvolvimento foram coletados de plantas provenientes de três populações, citadas no item 3.2.

Material testemunho foi depositado no herbário SPFR, da Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto/USP, sob o registro S. P. Teixeira & M. Yamada s/n (SPFR 9824). E no herbário VIC, da Universidade Federal de Viçosa, sob o registro Almeida et al. 97 (VIC).

3.4 - Estrutura do capítulo

A identificação, a distribuição e o número de tipos de flores foram avaliados em cinco capítulos de dez indivíduos da população do Distrito de Rubião Júnior - SP, totalizando 50 capítulos e 793 flores; em cinco capítulos, de cinco indivíduos da

população do Parque Nacional da Serra da Canastra - MG, totalizando 25 capítulos e 381 flores; e em cinco capítulos de dez indivíduos do Parque Estadual do Itacolomi – MG, totalizando 50 capítulos e 644 flores. Os materiais coletados foram fixados em FNT (Lillie, 1954), desidratados gradativamente em série etanólica e estocados em álcool 70%. Os capítulos e as flores foram dissecados e observados sob estereomicroscópio Leica MZ 75.

O comprimento de capítulos maduros (contendo flores abertas), de flores perfeitas e pistiladas e de estiletos de flores perfeitas foi medido com auxílio de um paquímetro e papel milimetrado. Nos capítulos, mediu-se o comprimento a partir do receptáculo até a altura das brácteas involucrais (n = 4 capítulos, 4 indivíduos por população); nas flores, mediu-se o comprimento da corola, desde a inserção no receptáculo até sua região apical (n = 4 flores, 4 indivíduos por população); e nos estiletos, mediu-se todo o comprimento até a extremidade dos estigmas abertos (n= 30 flores por população).

A razão antera-óvulo foi efetuada pela contagem do número de óvulos e anteras morfológicamente normais em cada flor (n= 217 flores perfeitas e 522 flores pistiladas na população do Distrito de Rubião Júnior; n= 222 flores perfeitas e 95 flores pistiladas na população do PARNA da Serra da Canastra; n= 300 flores perfeitas e 344 flores pistiladas na população do Parque Estadual do Itacolomi). A razão antera-óvulo foi calculada a partir da seguinte fórmula de proporção:

$$\underbrace{\text{Flores perfeitas} \times 5 \text{ (número de estames)}}_{\text{Número total de anteras (androsporângios)}} : \underbrace{\text{flores pistiladas} + \text{flores perfeitas}}_{\text{Número total de ovários (ginosporângios)}}$$

A esterilidade das anteras foi avaliada pela coloração do citoplasma das células do grão de pólen em microscopia de luz, após esmagamento das anteras e do estigma entre lâmina e lamínula e coloração com Carmin Acético 1% (Medina & Conagin, 1964). Anteras que apresentaram todos os grãos disformes e não corados foram consideradas estéreis (n= 793 flores da população de Botucatu; n= 381 flores da população da Serra da Canastra; n= 644 flores da população do Parque Estadual do Itacolomi).

O número e a viabilidade das cipselas foram avaliados em duas amostras obtidas de 11 indivíduos da população de Botucatu em 2006 (10 indivíduos) e 2007 (01 indivíduo). Esta avaliação se baseou nas informações de Freire (1986), de que cipselas oblongas de menor tamanho provêm de flores pistiladas, enquanto as elípticas, de maior tamanho, de flores perfeitas. Os dois tipos de cipselas foram separados, colocados para germinar em placas de Petri esterilizadas, forradas com papel de filtro, regadas diariamente com 2 ml de água destilada. Cipselas com sementes emitindo raiz primária foram consideradas portadoras de embriões viáveis. Não foram encontradas cipselas na população da Serra da Canastra e do Parque do Itacolomi.

A superfície de flores inteiras, estigmas, anteras e cipselas foi examinada em microscópio eletrônico de varredura JEOL JSM 5200 na Faculdade de Medicina de Ribeirão Preto/USP. Para tal, capítulos fixados em FNT (Lillie, 1954) foram dissecados em estereomicroscópio Leica MZ 75, desidratados em série etanólica, submetidos ao ponto crítico em um aparelho Bal Tec CPD 030, montados em suportes metálicos em fita adesiva de carbono e, então, cobertos com ouro em um metalizador Bal Tec SCD 050.

A anatomia floral e das cipselas foi efetuada em capítulos com flores e cipselas em vários estádios de desenvolvimento, fixados em FNT (Lillie, 1954), desidratados em série etanólica e incluídos em historesina (Gerrits, 1991) para seccionamento transversal e longitudinal em micrótomo rotativo Leica RM 2245. As seções, com 5 µm de espessura, foram coradas com Azul de Toluidina (pH 4,4) e montadas em resina sintética (Gerlach 1969) para observação em microscópio de luz.

3.5 - Ilustrações

Desenhos de flores perfeitas foram feitos a nanquim, em papel vegetal, por Flávia Silva Marquiasáfavel. Esquemas de cipselas foram feitos por Rodrigo Santinello Pereira utilizando o programa Adobe Illustrator.

Fotomicrografias das flores e dos capítulos foram obtidas em estereomicroscópio Leica MZ 75 acoplada à câmera digital Leica DFC 320. Fotomicrografias de cortes histológicos foram feitas em fotomicroscópio Leica DM 4500 B acoplado à câmera digital Leica DFC 320.

Eletromicrografias de microscopia eletrônica de varredura (MEV) foram obtidas em câmera fotográfica JEOL MP.



Figura 1. Fotografias de *Lucilia lycopodioides* e das áreas de coleta. **A.** Indivíduo de *Lucilia lycopodioides* fotografado no Parque Nacional da Serra da Canastra; **B.** Representante de *L. lycopodioides* herborizado depositado no herbário UEC; **C.** Localização geográfica das áreas de coleta em imagem de satélite (Imagem obtida através do programa Google Earth); **D.** Região de coleta em área altamente antropizada no Distrito de Rubião Júnior, Botucatu – SP. O terreno possui vegetação bastante heterogênea, cercado por propriedades rurais, pastagens e espécies frutíferas cultivadas; **E.** Região de coleta no Parque Nacional da Serra da Canastra, São Roque de Minas – MG. Observa-se que a área apresenta vegetação típica de campos rupestres e de altitude, bastante homogênea e de porte herbáceo e arbustivo; **F.** Vista do Morro do Cachorro, localizado no Parque Estadual do Itacolomi, em Ouro Preto, MG. Observa-se vegetação herbácea e arbustiva, bastante homogênea (Foto retirada da internet).

4 - RESULTADOS

Dois tipos de flores foram observados nos capítulos: (1) flores perfeitas: a corola é tubulosa pentâmera campanulada, com tricomas secretores na região dos lacínios (Figuras 2 A e C); o estigma é bifurcado, com células papilosas maiores na porção periférica não exposta e células menores, não papilosas, na porção central (Figuras 2 E e G); as cinco anteras apresentam apêndices apicais, que são prolongamentos do conectivo (Figura 3 A e B), são unidas lateralmente (Figura 3 A), formando um anel ao redor do estilete; os filetes são livres; (2) flores pistiladas: a corola é tubulosa filiforme, com tricomas secretores na região próxima à abertura da corola (Figuras 2 B e D), o estigma é bifurcado, porém, apresenta diferenças em relação ao das flores perfeitas: sua bifurcação é maior e as células da periferia são menores e menos papilosas (Figuras 2 F e H). Ambos os tipos de flores apresentam grãos de pólen subtriangulares, tricolporados, com ornamentação lofada (Figuras 3 C); e nectários estruturados, localizados na porção apical do ovário ínfero, na região do receptáculo, formando um anel na base da corola (Figuras 4 A e B), sem variações na forma ou no tamanho. Os nectários apresentam epiderme unisseriada, em paliçada, e parênquima nectarífero multisseriado constituído por células com núcleos muito conspícuos e citoplasma denso.

A maturação das flores, na maioria dos casos, foi centrípeta. Porém, situação contrária também foi observada na população do DR: em 50% dos capítulos analisados, pelo menos algumas flores centrais e centrais intermediárias sofreram maturação antes de algumas marginais.

Três tipos morfológicos de capítulos foram observados: homogâmicos contendo apenas flores pistiladas, homogâmicos contendo apenas flores perfeitas e heterogâmicos contendo flores pistiladas e perfeitas. Na população de DR, os

capítulos continham número semelhante de flores: os homogâmicos com 10 a 24 e os heterogâmicos com 10 a 29 flores; nas demais populações (CA e PI), o número de flores por tipo de capítulo apresentou uma amplitude maior. Na população da CA, os capítulos homogâmicos continham de 2 a 22 flores e os heterogâmicos de 12 a 25 flores; na população do PI, os capítulos homogâmicos continham de 2 a 22 flores e os heterogâmicos de 17 a 19 flores.

Em todas as populações a distribuição dos tipos de flores variou nos capítulos heterogâmicos. As centrais são, na maioria dos capítulos, perfeitas; porém, ocorreram flores pistiladas nesta posição; as centrais intermediárias são perfeitas e pistiladas, e as marginais em sua maioria são pistiladas.

Na população do DR, os tipos de capítulos se distribuíam entre os dez indivíduos da seguinte maneira: (a) um indivíduo contendo apenas capítulos homogâmicos com flores perfeitas; (b) um indivíduo contendo capítulos homogâmicos com flores pistiladas e homogâmicos com flores perfeitas; e (c) oito indivíduos contendo capítulos heterogâmicos com flores tanto perfeitas quanto pistiladas. Dois indivíduos com capítulos heterogâmicos apresentaram flores pistiladas e perfeitas, sendo todas as perfeitas com anteras estéreis.

Os tipos de capítulos nos cinco indivíduos da população da CA apresentaram a seguinte distribuição: (a) quatro indivíduos contendo capítulos homogâmicos com flores perfeitas, e capítulos heterogâmicos com flores pistiladas e perfeitas; (b) um indivíduo contendo capítulos homogâmicos com flores pistiladas.

Nos dez indivíduos da população do PI, observa-se predominância de capítulos homogâmicos, e os tipos de capítulos apresentaram a seguinte distribuição: (a) dois indivíduos contendo tanto capítulos homogâmicos com flores pistiladas e homogâmicos com flores perfeitas, quanto heterogâmicos com flores

pistiladas e perfeitas; (b) três indivíduos contendo capítulos homogâmicos com flores pistiladas; (c) quatro indivíduos contendo capítulos homogâmicos com flores pistiladas e capítulos homogâmicos com flores perfeitas; (d) um indivíduo contendo capítulos homogâmicos com flores perfeitas.

O número médio de flores pistiladas por indivíduo foi menor na população da CA ($19 \pm 27,19$) e maior na população do DR ($52,2 \pm 25,05$); na população do PI o número médio ficou entre os valores das outras duas populações ($34,4 \pm 25,53$) (Figura 5).

Na população do DR, ocorreram diferenças tanto no comprimento de flores pistiladas e perfeitas, quanto no de capítulos heterogâmicos, homogâmicos com flores pistiladas e homogâmicos com flores perfeitas. As flores perfeitas são mais curtas, com $1,16 \pm 0,029$ cm ($n = 4$) (Figura 6 A1), que as pistiladas, que apresentam $1,41 \pm 0,079$ cm de comprimento ($n = 4$) (Figura 6 A2). Os capítulos homogâmicos com flores perfeitas são mais curtos, com $1,24 \pm 0,042$ cm de comprimento ($n = 4$) (Figura 6 B), e os homogâmicos com flores pistiladas são mais longos, apresentando $2,12 \pm 0,17$ cm de comprimento ($n = 4$) (Figura 6 C). O comprimento dos capítulos heterogâmicos (Figura 6 D) é semelhante ao dos homogâmicos contendo flores pistiladas.

Na população da CA, o comprimento das flores e dos capítulos é menor em relação ao da população do DR. As diferenças de comprimento entre as flores pistiladas e perfeitas, e entre capítulos heterogâmicos, homogâmicos com flores pistiladas e homogâmicos com flores perfeitas não foram tão evidentes. As flores perfeitas são ligeiramente mais curtas, com $0,59 \pm 0,038$ cm ($n = 4$); as flores pistiladas são ligeiramente mais compridas, apresentando $0,65 \pm 0,053$ cm de comprimento ($n = 4$). Os capítulos homogâmicos com flores perfeitas são mais

curtos, com $0,81 \pm 0,009$ cm ($n = 4$), os homogâmicos com flores pistiladas são mais longos, apresentando $1,01 \pm 0,141$ cm ($n = 4$); os capítulos heterogâmicos apresentam $0,86 \pm 0,054$ cm de comprimento ($n = 4$), sendo ligeiramente maiores que os capítulos homogâmicos com flores perfeitas.

Na população do PI, o comprimento das flores e dos capítulos é ligeiramente menor em relação aos valores encontrados para as demais populações (CA e DR). Diferenças de comprimento entre flores pistiladas e perfeitas, e entre capítulos homogâmicos com flores pistiladas e homogâmicos com flores perfeitas não foram evidentes. Não foi possível encontrar capítulos heterogâmicos para as medições. As flores perfeitas são ligeiramente mais curtas, com $0,47 \pm 0,22$ cm ($n = 4$); as flores pistiladas são ligeiramente mais longas, com $0,52 \pm 0,21$ cm ($n = 4$). Os capítulos homogâmicos com flores perfeitas, assim como nas populações anteriormente descritas, são mais curtos, com $0,63 \pm 0,43$ cm ($n = 4$) em relação aos homogâmicos com flores pistiladas, que apresentam $0,82 \pm 0,49$ cm de comprimento ($n = 4$).

O estilete apresentou variações em seu comprimento nas flores perfeitas, sendo encontrados três tipos: um posicionando o estigma acima, outro ao nível e outro abaixo do ápice da corola (Figura 7, Tabela 1). Na população do DR predominou o morfo que posiciona o estigma abaixo do ápice da corola (44% - 203 flores), enquanto que nas populações do CA e PI predominou o morfo que posiciona o estigma ao nível do ápice da corola (51% - 110 flores; 73% - 137 flores, respectivamente) (Tabela 1). Não foi observada variação recíproca entre o comprimento do estilete e dos filetes em cada morfo floral (Figuras 8 A, B e C). Uma maior variação entre esses valores foi encontrada na população do DR (Figura 8 A). A ramificação do estigma (Figuras 9 A, C e E) e a morfologia de suas células

(Figuras 9 B, D e F) também não apresentaram variações entre os três morfos florais.

Tabela 1. Ocorrência, em porcentagem, dos três morfos de estilete de flores perfeitas observados em populações de *Lucilia lycopodioides*.

População	Posição do estilete em relação ao ápice da corola		
	Abaixo	Ao nível	Acima
Distrito de Rubião Júnior	44%	21%	35%
PARNA Serra da Canastra	29%	51%	20%
Parque Estadual do Itacolomi	3%	73%	24%

A razão antera-óvulo foi menor (1,5:1) na população do DR (n = 739 flores); e maior (3,5:1) na população da CA (n = 317 flores); valor intermediário (2,3:1) foi observado na população do PI (n = 644 flores).

A liberação dos grãos de pólen pelas anteras ocorreu antes que o estigma estivesse receptivo, exceto em um indivíduo na população do DR, no qual foi observada maturação do estigma anterior à das anteras.

Algumas flores perfeitas nas três populações estudadas apresentaram anormalidades, citadas a seguir.

Na população do DR, anormalidades nas anteras e grãos de pólen foram observadas ocorrendo em flores perfeitas de todas as posições, em capítulos heterogâmicos (Figura 10) e homogâmicos (Figura 11):

- 45 a 97% do total de grãos de pólen inviável em 20% das flores perfeitas;
- grãos de pólen emitindo tubos polínicos desorientados;
- anteras estéreis, não completamente desenvolvidas;

- anteras com células sem forma definida, com parede extremamente espessada, contendo massas polínicas disformes (Figuras 12 A e B);
- liberação de andrósporos junto com os grãos de pólen (Figura 12 C), ou seja, no momento da deiscência da antera coexistem fases diferentes do pólen em desenvolvimento;
- duas flores pistiladas, localizadas nas porções marginal e central intermediária, apresentaram dois estigmas bifurcados cada uma, em um indivíduo;
- uma flor pistilada, localizada na porção marginal do capítulo, apresentou um estigma trifurcado em um indivíduo (Figura 12 D).

Na população do CA, as anormalidades encontradas nas anteras estavam relacionadas à produção de grãos inviáveis (maioria dos grãos de pólen inviável, de 45 a 97% do total), que ocorreu em 38,7% das flores perfeitas. Outras anormalidades foram observadas:

- flores estaminadas em três dos indivíduos analisados;
- flores perfeitas com número inferior de estames que o normalmente encontrado para a espécie (<5) foram observadas em 12,5% das flores perfeitas dos mesmos três indivíduos.

Na população do PI o número de grãos de pólen inviáveis foi baixo e não foram encontradas anteras estéreis. Porém, flores perfeitas com número inferior de estames que o normalmente encontrado para a espécie (<5) foram observadas em 7,6% das flores perfeitas de um indivíduo.

A frequência de grãos de pólen inviável não dependeu da posição das flores perfeitas no capítulo. Flores com metade ou a maioria de grãos de pólen inviáveis ocorreram tanto na região marginal quanto na região central ou central intermediária

dos capítulos. A porcentagem de flores perfeitas com a maioria dos grãos de pólen inviáveis (45 a 97%) é menor nos capítulos homogâmicos (9,8%) que nos heterogâmicos (19,25%) na população do DR. Já no CA, a porcentagem de flores perfeitas com a maioria dos grãos de pólen inviáveis (45 a 97%) é maior nos capítulos homogâmicos (42,7%) que nos heterogâmicos (36%).

As cipselas provenientes de flores pistiladas são elípticas maiores (Figuras 13 A e C), e encontradas em maior número (Tabela 2) que as provenientes de flores perfeitas, que são oblongas (Figura 13 D). São recobertas pelos papilhos (Figura 13 A), constituídos por tricomas tectores unicelulares, longos, com base espessada e extremidade arredondada (Figura 13 B). A taxa de germinação foi nula para cipselas elípticas e oblongas na população do DR (Tabela 2). Na população do CA e PI não foram encontradas cipselas para o teste de germinação.

Tabela 2. Número e porcentagem de germinação de cipselas oblongas e elípticas coletadas em 2006 e 2007 no Distrito de Rubião Júnior, Botucatu, SP.

Ano de coleta	Nº de cipselas oblongas	% de germinação	Nº de cipselas elípticas	% de germinação	Nº de indivíduos
2006	116	0	140	0	10
2007	19	0	24	0	1
Total	135	0	164	0	11

Em início de desenvolvimento, as cipselas apresentam sementes com um pró-embrião globular na região micropilar, com suspensor de tamanho reduzido, o endosperma é escasso, não celularizado (Figuras 14 A e B). O envoltório da cipsela é constituído pelo pericarpo e pela testa, esta última constituída por quatro regiões distintas: (a) a mais externa unisseriada, com células de conteúdo fenólico, (b) a

seguinte, multisseriada, com células de paredes finas, sem conteúdo evidente; (c) mais interna, com células fenólicas de paredes espessadas; e (d) o endotélio, unisseriado, constituído por células com núcleo central e citoplasma denso (Figuras 14 A e B). Na maturidade, as cipselas apresentam endosperma celularizado, mucilaginoso, quase totalmente absorvido pelo embrião (Figura 14 C). O embrião apresenta dois cotilédones carnosos (Figura 14 C) constituídos de células envolvidas por mucilagem, contendo reservas de amido. Cipselas maduras, sem embrião, com células nucelares e endospérmicas em degeneração, também foram observadas (Figura 14 D).

Em todas as populações estudadas, as plantas formavam touceiras que se distribuíam a pouca distância (cerca de 10 m) umas das outras.

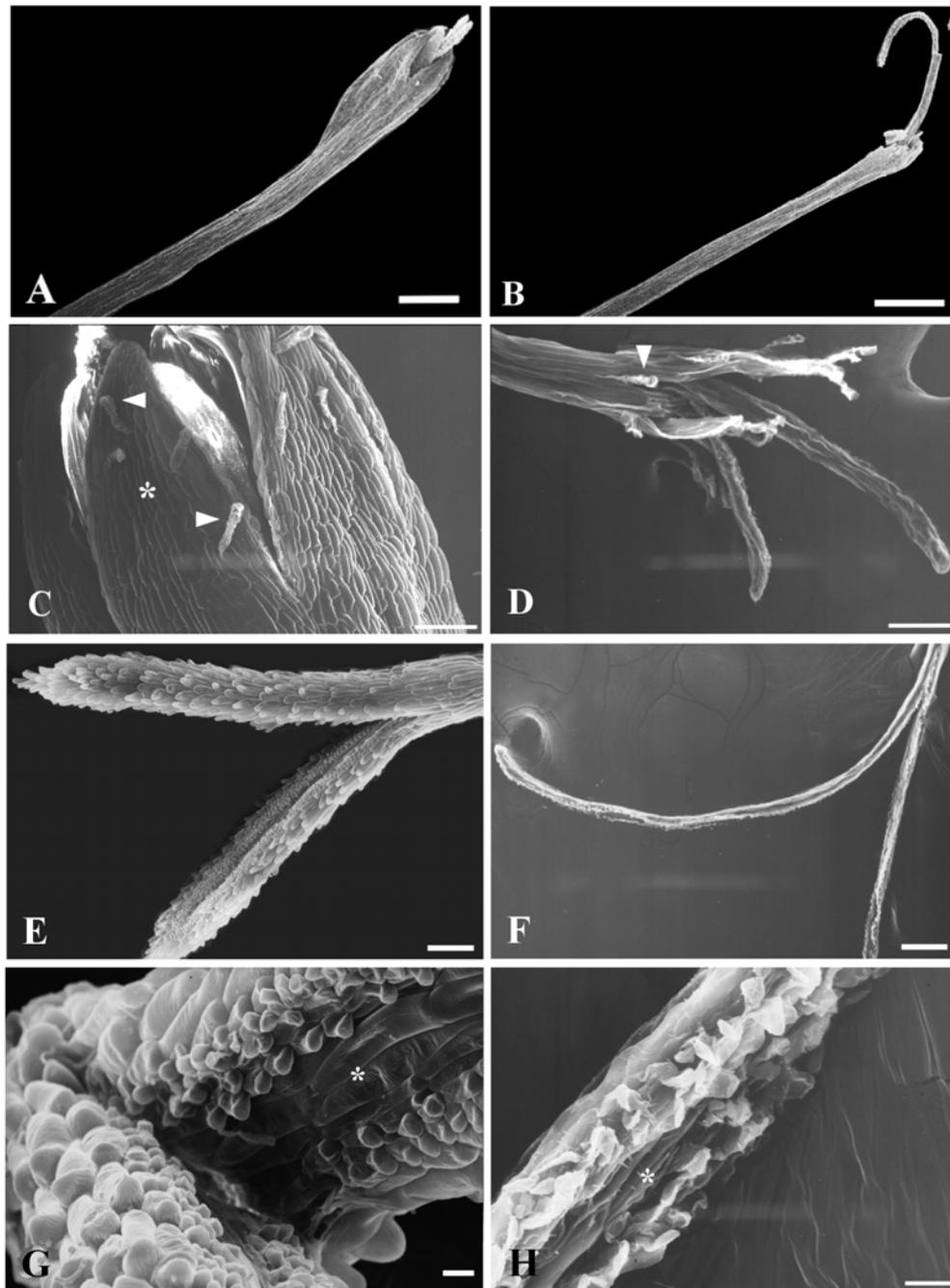


Figura 2. Eletromicrografias (MEV) de flores perfeita e pistilada, e de estigmas de flores perfeita e pistilada de *Lucilia lycopodioides*. **A.** Flor perfeita com corola tubulosa pentâmera campanulada; **B.** Flor pistilada com corola tubulosa filiforme; **C.** Detalhe da região de abertura da flor perfeita apresentando tricomas secretores (setas) na região dos lacínios (*); **D.** Flor pistilada com tricomas secretores (seta) na região próxima à abertura da corola. Note que não há formação de lacínios; **E – F.** Bifurcações dos estigmas de flores perfeita (E) e pistilada (F). Note a diferença no tamanho da bifurcação; **G – H.** Detalhe de uma das bifurcações dos estigmas de flores perfeita (G) e pistilada (H), mostrando a região que fica exposta (*) e as células papilosas periféricas. Note a diferença nas células periféricas entre os dois tipos de flores. Escalas: A e B = 500 μm , C e D = 100 μm , E e F = 100 μm , G e H = 10 μm .

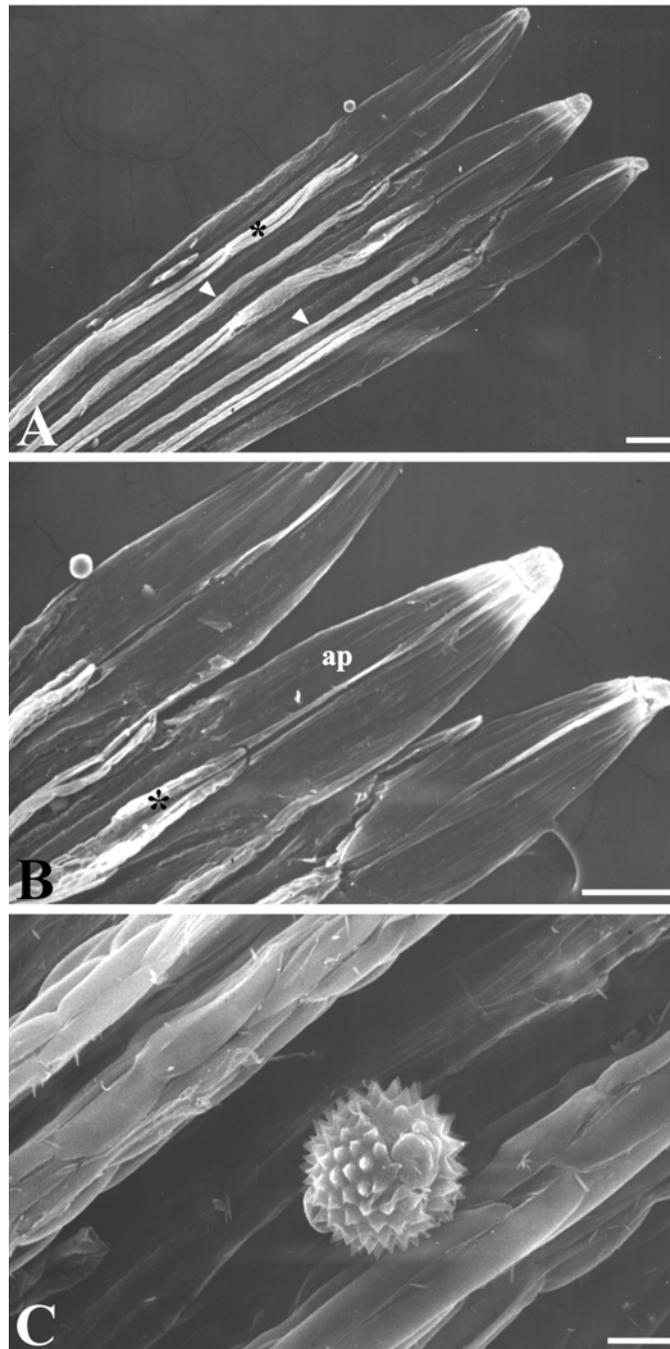


Figura 3. Eletromicrografias (MEV) de anteras de *Lucilia lycopodioides*. **A.** Anteras unidas lateralmente (setas) apresentando conectivos bem destacados (*) entre dois lóculos; **B.** Apêndices apicais (ap) resultantes do prolongamento do conectivo (*); **C.** Detalhe de grão de pólen tricolporado, com ornamentação lofada, alojado no lóculo da antera. Escalas: A e B = 100 μm e C = 10 μm .

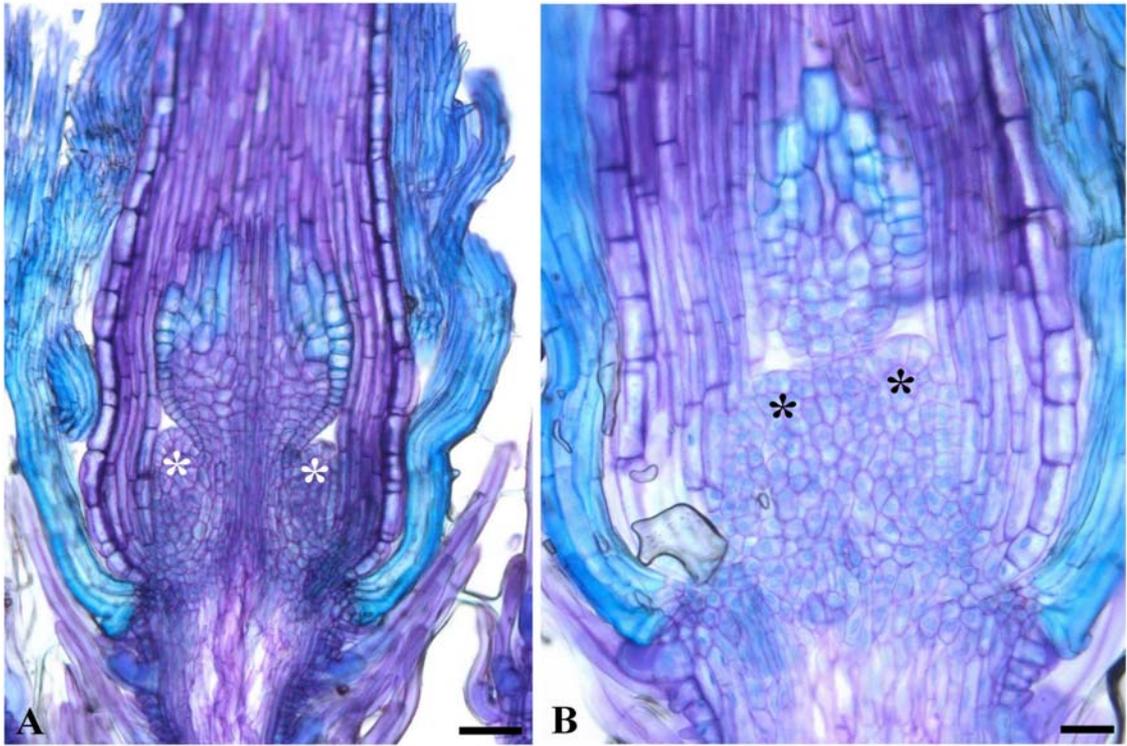


Figura 4 A e B. Fotomicrografias de flores localizadas na porção central do capítulo heterogâmico de *Lucilia lycopodioides*, apresentando nectários estruturados (*), que formam um anel na base da corola. Escalas: A = 43 μ m e B = 91 μ m.

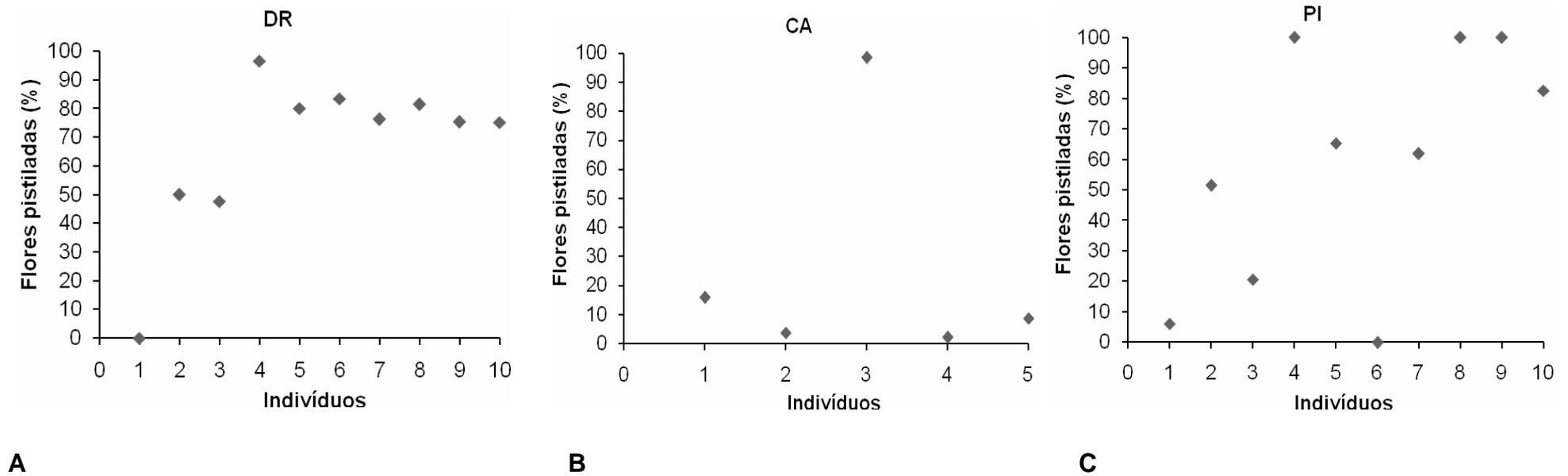


Figura 5. Número de flores pistiladas, em porcentagem, por indivíduo de *Lucilia lycopodioides* proveniente das populações do **A)** Distrito de Rubião Júnior (n = 10), **B)** PARNA Serra da Canastra (n = 5) e **C)** Parque Estadual do Itacolomi (n = 10). Símbolos: DR = Distrito de Rubião Júnior; CA = PARNA Serra da Canastra; PI = Parque Estadual do Itacolomi.



Figura 6. Tipos de flores e de capítulos encontrados em *Lucilia lycopodioides* (Fotos de material coletado da população do Distrito de Rubião Júnior, Botucatu – SP). **A.** Flor perfeita (1) e pistilada (2). **B.** Capítulo homogâmico contendo flores perfeitas. **C.** Capítulo homogâmico contendo flores pistiladas. **D.** Capítulo heterogâmico contendo flores pistiladas e perfeitas. Escalas = 1 cm.

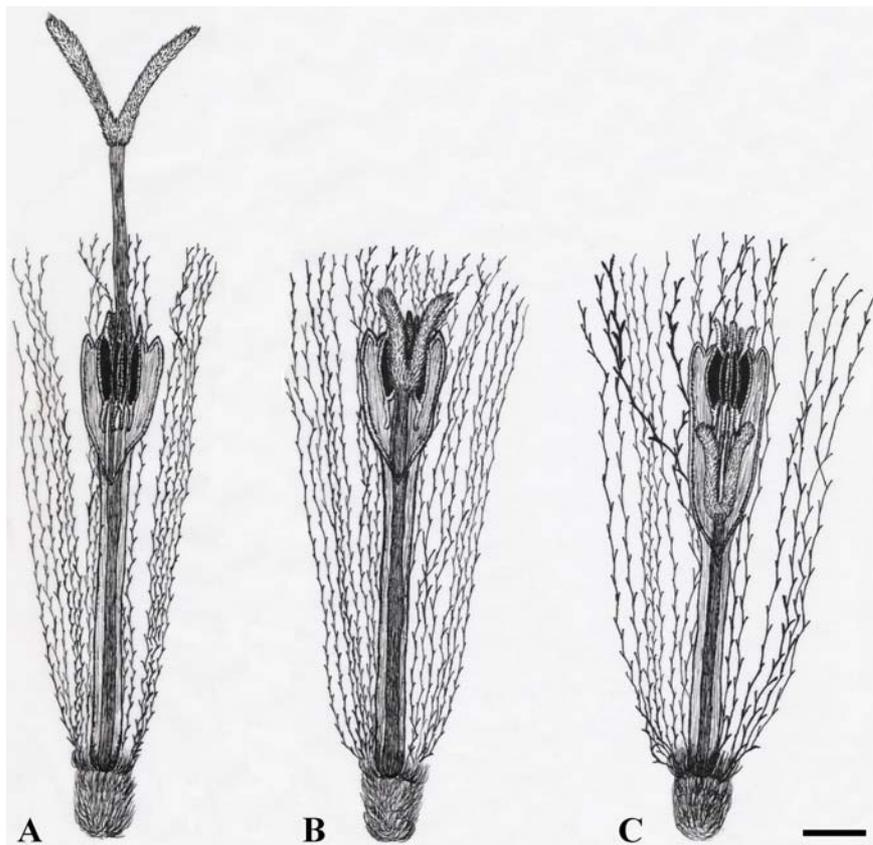


Figura 7. Flores perfeitas de *Lucilia lycopodioides*, com polimorfismo do estilete. **A.** Morfo floral com o estilete posicionando o estigma acima da abertura da corola; **B.** Morfo floral com o estilete posicionando o estigma ao nível da abertura da corola; **C.** Morfo floral com o estilete posicionando o estigma abaixo da abertura da corola. Escalas: A, B e C = 0,9 mm. Desenhos: Flávia Silva Marquiefável.

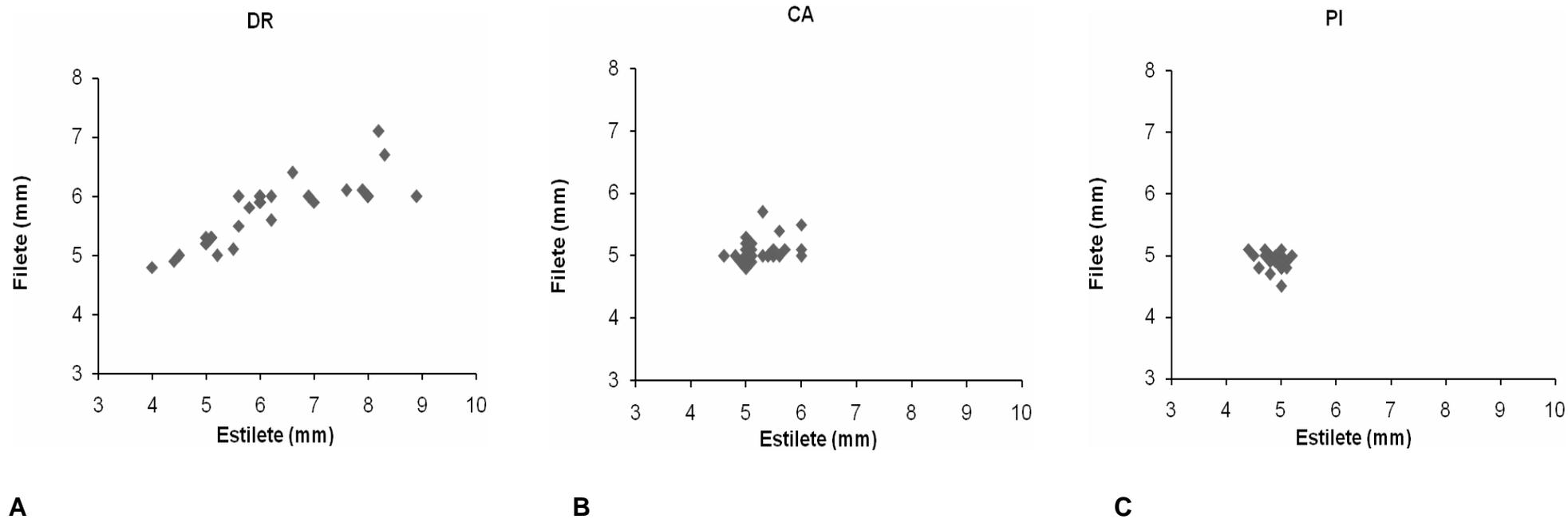


Figura 8. Relação entre os comprimentos de filetes e estiletes de flores perfeitas encontradas nas populações de *Lucilia lycopodioides* provenientes do **A)** Distrito de Rubião Júnior (DR), **B)** PARNA Serra da Canastra (CA) e **C)** Parque Estadual do Itacolomi (PI). N = 30 flores por população.

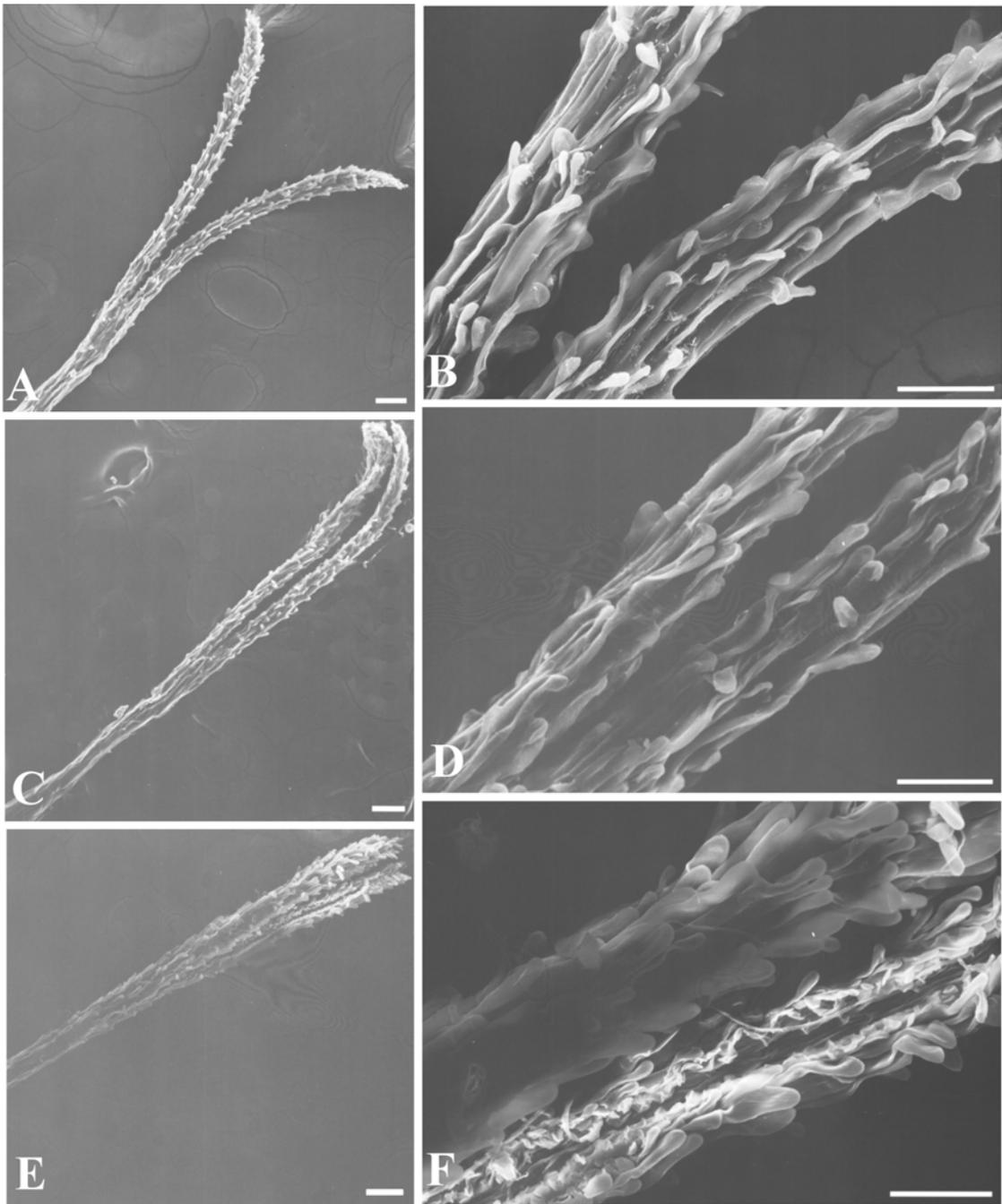


Figura 9. Eletromicrografias (MEV) de estigmas dos três morfos florais de *Lucilia lycopodioides*. **A.** Estigma posicionado acima da abertura da corola; **B.** Detalhe do estigma; **C.** Estigma posicionado ao nível da abertura da corola; **D.** Detalhe do estigma; **E.** Estigma posicionado abaixo da abertura da corola. **F.** Detalhe do estigma. Observe que não há diferenças morfológicas entre as ramificações e as células dos estigmas nos três diferentes morfos. Escalas: A, C e E = 100 μm ; B, D e F = 50 μm .

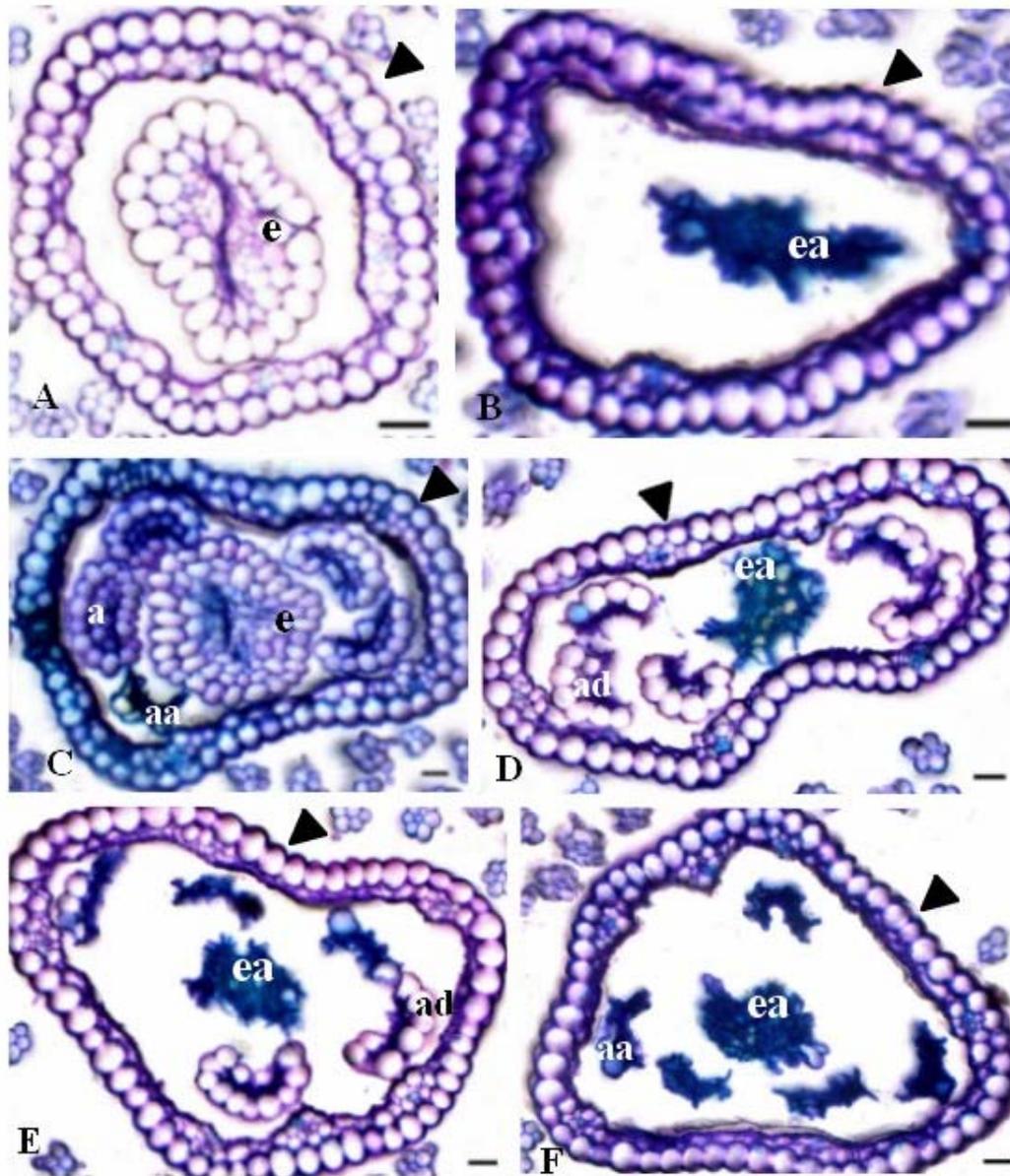


Figura 10. Cortes transversais de flores de capítulo heterogâmico de *Lucilia lycopodioides* da população do Distrito de Rubião Júnior, Botucatu – SP. **A.** Flor pistilada marginal com estigma normal (e) envolto pela corola (seta); **B.** Flor pistilada marginal com estigma anormal (ea) envolto pela corola (seta); **C.** Flor perfeita central intermediária com estigma normal (e), quatro anteras normais (a) e uma antera anormal (aa), envoltos pela corola (seta); **D.** Flor perfeita central intermediária com estigma anormal (ea) e cinco anteras com células em degeneração (ad), envoltos pela corola (seta); **E.** Flor perfeita marginal com estigma anormal (ea) e anteras em degeneração (ad), envoltos pela corola (seta); **F.** Flor perfeita marginal com todas as anteras anormais (aa) e o estigma também anormal (ea), envoltos pela corola (seta). Escalas = 22 µm.

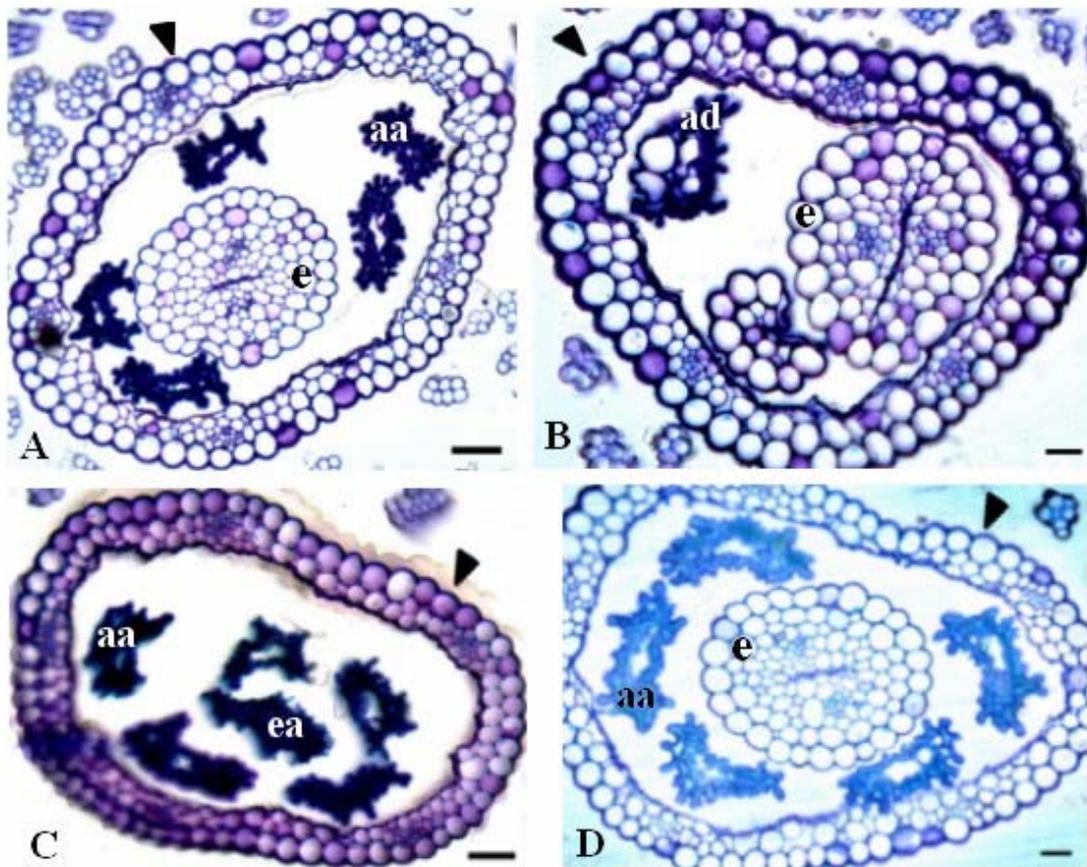


Figura 11. Cortes transversais de flores de capítulo homogâmico de *Lucilia lycopodioides*, população do Distrito de Rubião Júnior, Botucatu - SP. **A.** Flor perfeita marginal com estigma normal (e) e cinco anteras anormais (aa), envoltos pela corola (seta); **B.** Flor perfeita marginal com estigma normal (e) e apenas duas anteras contendo células em degeneração (ad), envoltos pela corola (seta); **C.** Flor perfeita marginal com cinco anteras anormais (aa) e estigma também anormal (ea), envoltos pela corola (seta); **D.** Flor perfeita central com estigma normal (e) e todas as anteras anormais (aa), envoltos pela corola (seta). Escalas: A, B e C = 43 μm ; D = 22 μm .

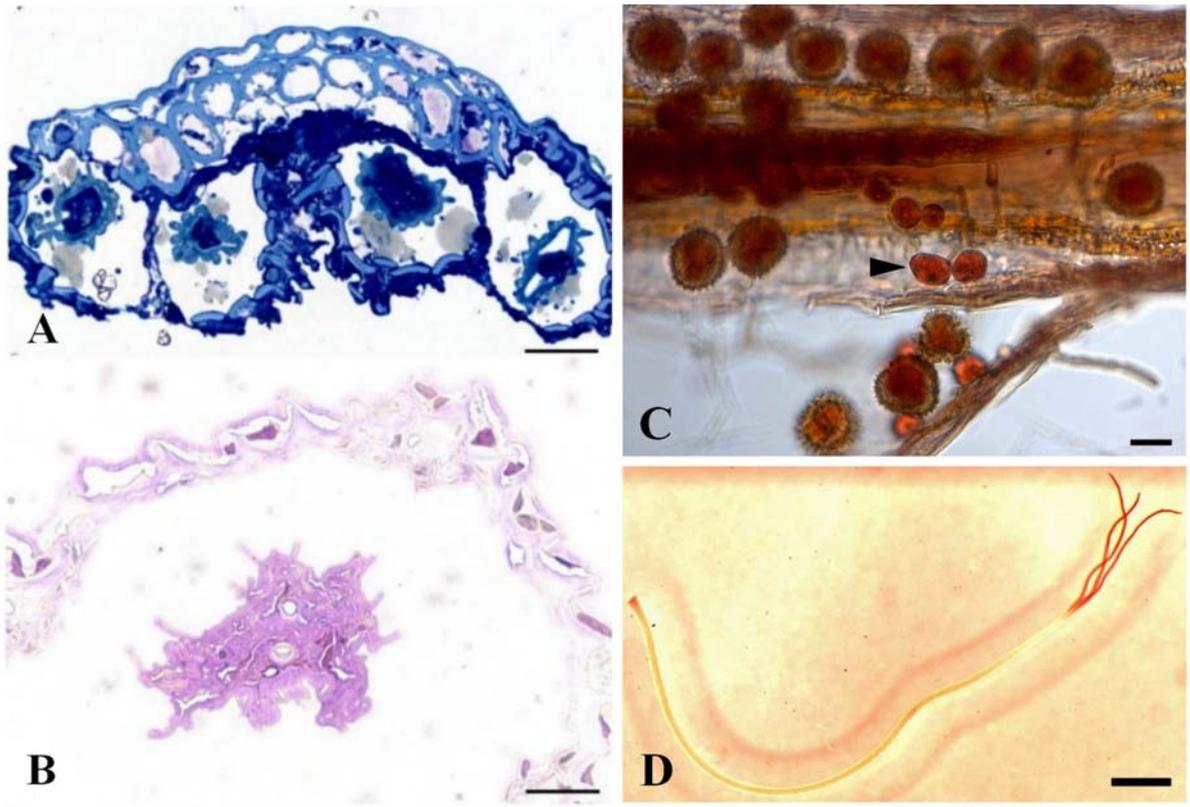


Figura 12. Anormalidades encontradas em indivíduos de *Lucilia lycopodioides*, da população do Distrito de Rubião Júnior, Botucatu - SP. **A.** Corte transversal de antera anormal, constituída por células espessadas em processo de degeneração, com massas polínicas no lóculo; **B.** Detalhe de um lóculo da antera com uma massa polínica; **C.** Antera deiscente contendo grãos de pólen e andrósporos (seta); **D.** Estigma trifurcado de flor pistilada encontrada na porção marginal do capítulo. Escalas: A = 13,5 μ m; B = 4,5 μ m; C = 22 μ m; D = 1mm.

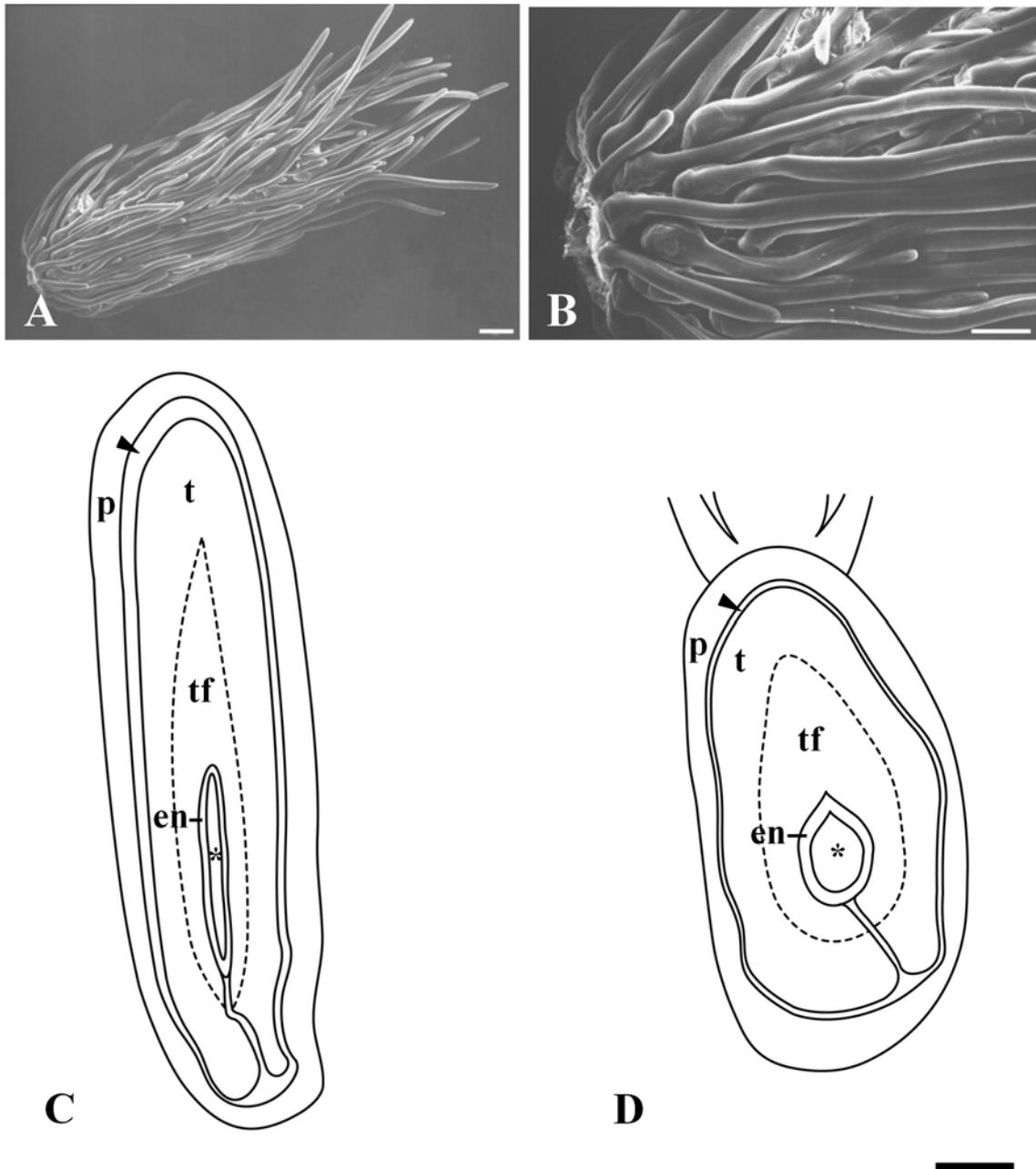


Figura 13. Eletromicrografias (MEV) e esquema dos tipos de cipselas encontrados em *Lucilia lycopodioides*. **A.** Cipsela coberta por papilhos; **B.** Detalhe da região basal dos papilhos, no local de inserção no fruto; **C.** Cipsela elíptica proveniente de flor pistilada, apresentando pericarpo (p), envolvendo a testa que apresenta quatro regiões citologicamente distintas: a região externa com células fenólicas (seta), a região mediana não fenólica (t), a região mais interna com células fenólicas com paredes espessadas (tf) e o endotélio (en) que delimita a cavidade seminal (*); **D.** Cipsela oblonga proveniente de flor perfeita, apresentando também pericarpo (p) e testa com quatro regiões distintas. Observe a diferença de tamanho e forma entre as cipselas oblongas (provenientes de flores perfeitas) e elípticas (provenientes de flores pistiladas). Escalas: A = 100 μm ; B = 50 μm ; C e D = 75 μm .

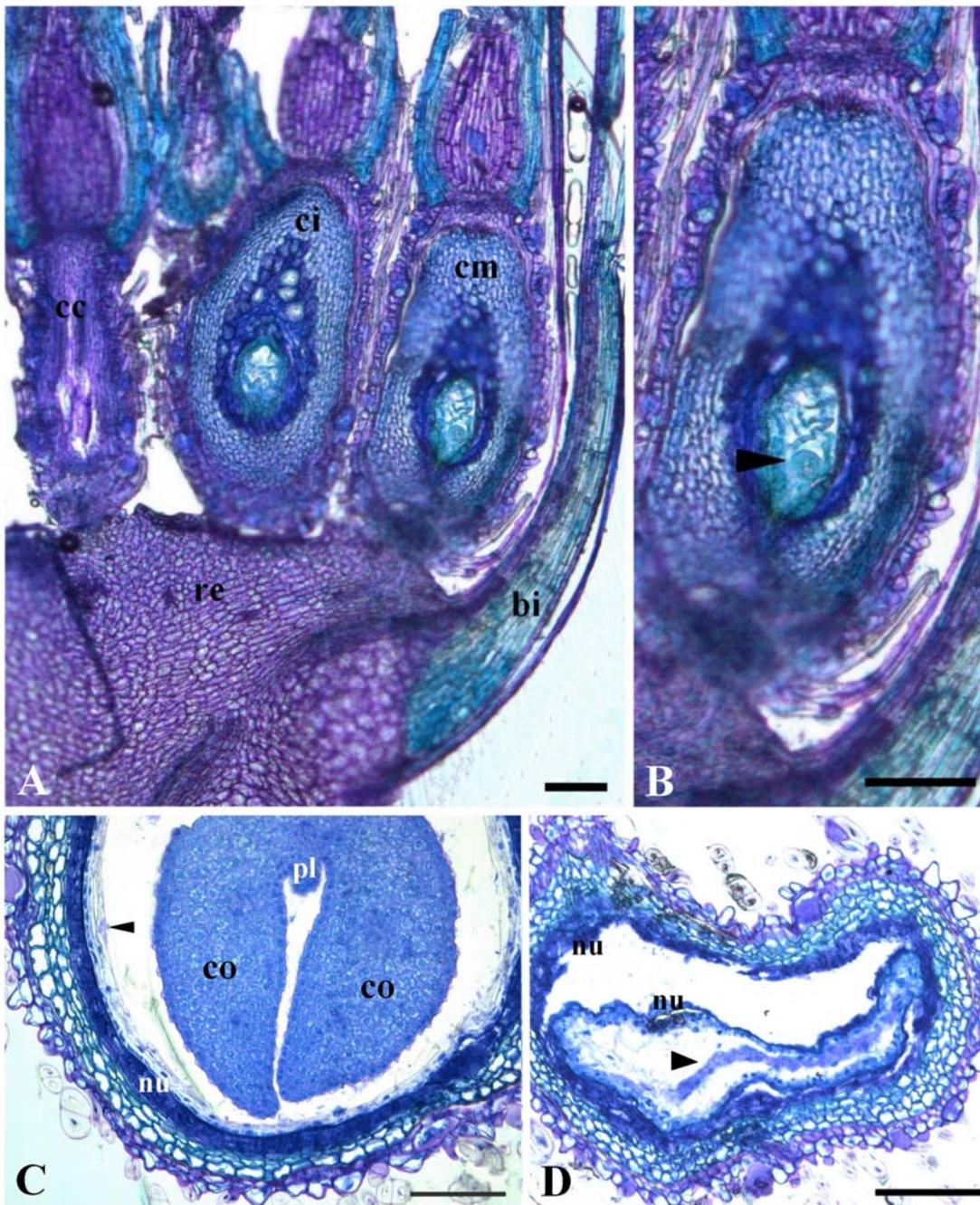


Figura 14. Cipselas elípticas de *Lucilia lycopodioides*. **A.** Corte longitudinal de capítulo heterogâmico com cipselas central (cc), central intermediária (ci) e marginal (cm) assentadas no receptáculo (re) e envolvidas pelas brácteas involucrais (bi); **B.** Detalhe da cipsela marginal com pró-embrião globular na região da micrópila (seta), envolto por endosperma pouco abundante e não-celularizado; **C.** Corte transversal da cipsela com embrião em estágio cotiledonar. Observe os cotilédones carnosos (co) e a plúmula (pl) do embrião, envolvido por endosperma escasso (seta) e pouco nucelo (nu); **D.** Corte transversal de cipsela anormal apresentando nucelo (nu) e endosperma (seta) invadindo a cavidade seminal vazia (embrião ausente). Escalas: A e B = 114,6 μm ; C = 100 μm ; D = 150 μm .

5 - DISCUSSÃO

Diferente das descrições de *Lucilia lycopodioides* realizadas por Freire (1986) e Bremer (1994), nas quais consta que os capítulos apresentam 12-27 flores marginais pistiladas e 3-6 flores discóides (centrais) perfeitas, são predominantemente heterogâmicos, com ocorrência ocasional de homogâmicos com flores perfeitas, neste trabalho o número de flores nos capítulos variou de 2 a 29, flores perfeitas ocorreram à margem do capítulo e pistiladas na região central. Deve-se enfatizar que também foram encontrados capítulos homogâmicos com flores pistiladas. Tais divergências são devidas, provavelmente, ao número amostral maior utilizado no presente trabalho, o que possibilitou uma análise mais segura da morfologia de capítulos e flores.

Lucilia lycopodioides apresenta especializações em suas estruturas florais que estão claramente relacionadas à polinização. As células papilosas da região dorsal das ramificações do estigma de flores perfeitas promovem a apresentação secundária do grão de pólen, por meio do alongamento do estilete para exposição do estigma acima do tubo da corola. As papilas do estigma empurram e expõem os grãos de pólen que permaneceram dentro da corola após a deiscência das anteras. O prolongamento do conectivo no ápice das anteras é responsável por evitar a perda excessiva de grãos de pólen pela ação do vento, mantendo o maior número possível de grãos no interior do tubo formado pelas sinanteras, para ação dos polinizadores. Não há trabalhos de biologia floral para *Lucilia*, mas considerando os dados da morfologia das flores, pode-se sugerir que o nectário atraia borboletas, já que o néctar em espécies de Asteraceae é rico em aminoácidos e é produzido em pequenas quantidades (Nani & Saravanan 1999). Borboletas possuem habilidade

para utilizar esse tipo de recurso como fonte de proteínas, que, em pequenas quantidades é insuficiente para outros polinizadores (Nani & Saravanan 1999). Essas especializações influenciam indiretamente o desenvolvimento e a função de diversas outras estruturas que podem estar ou não estar relacionadas à polinização (Nani & Saravanan 1999).

Exceto pela presença do nectário em suas flores, *Lucilia lycopodioides* parece não investir muito em atração visual de polinizadores. Suas flores pistiladas e perfeitas, de corolas tubulosas, pálidas e translúcidas são envolvidas por brácteas involucrais também pálidas e pouco atrativas. O capítulo tem sido abordado como sendo uma unidade atrativa para polinização. Isso se deve ao seu padrão de especialização na maioria das espécies de Asteraceae, em que flores marginais pistiladas gradualmente perdem seu propósito reprodutivo, desenvolvendo lígulas que funcionam como pétalas, enquanto as flores do disco (centrais) são perfeitas e sem maiores modificações, dando ao capítulo a aparência de uma flor. Muitas vezes, essas modificações continuam acontecendo centripetamente no capítulo, e flores do disco também apresentam lígulas que aparentam pétalas. Essa especialização, segundo Nani & Saravanan (1999), está relacionada à atração de borboletas para polinização. Se um capítulo desempenha função de uma unidade floral atrativa, no caso de *Lucilia lycopodioides*, essa correlação não se aplica, devido à pouca atratividade de suas flores e seus capítulos. Além disso, a idéia de unidade parece mostrar que os diferentes tipos de flores e diferentes organizações das mesmas dentro do capítulo e entre capítulos não têm significado. Tendo em vista que o valor seletivo da fertilização cruzada depende não só da utilização de animais como vetores para polinização, mas também de aspectos da morfologia floral e da estrutura da inflorescência (Wilson 1979), onde cada flor desempenha

uma função determinando a expressão sexual da espécie e a estruturação de suas populações (Cruden & Lloyd 1995), os dados do presente trabalho, mostram que o capítulo não deve ser resumido a uma unidade floral.

A estrutura do capítulo de *Lucilia lycopodioides* indica a existência de várias estratégias reprodutivas que evitam a autopolinização, segundo Richards (1997): (1) separações temporal (dicogamia) de estigma e antera, (2) polimorfismo do estigma (tipos de células na superfície receptiva) e do estilete (comprimento), e (3) polimorfismo sexual e ginodioicia. Tais estratégias serão discutidas separadamente a seguir.

A dicogamia em *Lucilia lycopodioides* é protândrica, ou seja, a apresentação do pólen é anterior à receptividade do estigma em flores perfeitas (Lloyd & Webb 1986), estratégia relatada para todas as espécies de Asteraceae estudadas até o momento (Bremer 1994; Nani & Saravanan 1999) e nas Asteridae em geral (Bertin & Newman 1993). Segundo Bertin & Newman (1993), a protoginia tem sido relatada para monocotiledôneas e linhagens basais de eudicotiledôneas. Além disso, os autores verificaram que os padrões de ocorrência da dicogamia variam significativamente, sendo a protandria mais comumente encontrada ao nível intrafloral e em espécies ginomonóicas e ginodióicas.

Lucilia lycopodioides apresenta variações no comprimento do estilete (estigma abaixo, ao nível e acima da abertura da corola), além de variações nas células papilosas do estigma entre flores perfeitas e pistiladas, sugerindo tratar-se de espécie com hercogamia recíproca. Porém, de acordo com as análises morfométricas realizadas em filetes e estiletos (ver figura 8) e os exames de superfície (MEV) para análise das células dos estigmas dos três morfos florais, não é possível afirmar que se trata de hercogamia recíproca, segundo Webb & Lloyd

(1986), já que não há reciprocidade nos comprimentos de filetes e estiletos e nem variação morfológica entre as células dos estigmas nos três morfos. Além disto, predominam morfos com o estigma ao nível da abertura da corola (ver Tabela 1) nas populações estudadas de *Lucilia lycopodioides*. Os morfos de uma espécie heterostílica, além de variações no estilete, podem apresentar variações no tamanho ou na morfologia da corola (Barrett et al. 1996; Richards 1997), no tamanho dos grãos de pólen, além de auto-incompatibilidade e compatibilidade entre os dois morfos (Richards 1997, Baker et al. 2000). Quando não há heterostilia verdadeira, a variação é conhecida como polimorfismo do estilete, e tem sido muito estudado em *Narcissus*, gênero de Amaryllidaceae (Barrett et al. 1996; Baker et al. 2000). Assim como em *Lucilia lycopodioides*, a ocorrência de heterostilia não foi confirmada em *Narcissus assoanus* e *N. dubius* (Baker et al. 2000).

É importante ressaltar que apesar da ocorrência da heterostilia estar associada a plantas perenes, frequentemente herbáceas, com corolas formadas por tubos longos e fundidos (Ganders 1979; Richards 1997), características apresentadas por *Lucilia lycopodioides*, não foram encontradas publicações relatando tal ocorrência para Asteraceae.

Além de polimorfismo do estilete, *Lucilia lycopodioides* apresenta polimorfismo sexual, ou seja, além dos capítulos homogâmicos (com todas as flores perfeitas) comumente encontrados em espécies de Asteraceae (Nani & Saravanan 1999), apresenta também capítulos heterogâmicos. A ocorrência da heterogamia é considerada conseqüência de especializações relacionadas ao dimorfismo sexual das flores (Nani & Saravanan 1999).

Os dados de expressão sexual encontrados para *Lucilia lycopodioides* sugerem que a espécie está em fase de consolidação da chamada ginodioicia

estável (Richards 1997), em que há separação de indivíduos com flores perfeitas e outros com flores pistiladas (ver figura 5). Na população do Distrito de Rubião Júnior, em Botucatu – SP (DR), ocorrem indivíduos com flores perfeitas, mas com anteras estéreis, sugerindo que a expressão da ginodioicia seja funcional. Esse fenômeno é conhecido como ginodioicia críptica ou funcional (Richards 1997). Fenômeno semelhante ocorre em *Spachea membranacea* (Malpighiaceae), espécie com dioicia críptica ou funcional, na qual os indivíduos são morfológicamente ginodióicos e funcionalmente dióicos. As flores perfeitas produzindo apenas gametófitos masculinos, sendo o pistilo estéril (Steiner 1985).

Outro fator relacionado à ginodioicia em *Lucilia lycopodioides* pode ser repressão da função masculina nos capítulos, evidenciada pela baixa razão antera-óvulo das flores perfeitas das três populações e, ainda, por: (1) número de flores perfeitas reduzido em relação às pistiladas em cinco dos seis indivíduos com capítulos heterogâmicos funcionais; (2) tubos polínicos com direção indefinida (desorientados) emitidos por grãos de pólen viáveis; (3) ocorrência de anteras imaturas em algumas flores, indicando a interrupção (ou aborto) de seu desenvolvimento em flores perfeitas, que seriam, desta forma, pistiladas funcionais; (4) andrósporos liberados juntamente com os grãos de pólen; (5) ocorrência de flores com número menor de estames que o normal para a espécie em três dos cinco indivíduos estudados; (6) anteras contendo de 45 a 97% dos grãos de pólen inviáveis. As quatro primeiras evidências foram encontradas na população do Distrito de Rubião Júnior, Botucatu, SP (DR), e as duas últimas na população do PARNA Serra da Canastra (CA). A maior produção de flores pistiladas foi considerada uma vantagem compensatória por Shykoff e colaboradores (2003), pois as plantas podem

produzir maior número de flores menores e, conseqüentemente, maior número de frutos e sementes.

O hábito, a distribuição e a propagação vegetativa exibidos por *Lucilia lycopodioides* corroboram seu enquadramento no grupo de espécies ginodióicas, segundo trabalhos de Steiner (1985), Renner & Ricklefs (1995) e Matallana et al. (2005). Estes autores associaram a ocorrência de ginodioicia/dioicia a vegetações tropicais e à propagação vegetativa em espécies de Malpighiaceae (Steiner 1985) e da flora de áreas abertas de fitofisionomias brasileiras (Renner & Ricklefs 1995). Matallana et al. (2005) encontrou forte associação entre sistemas unissexuais e ambientes tropicais, como florestas decíduas e cerrados, bem como ao pequeno porte da vegetação, à entomofilia generalista e a ambientes pobres em recursos. Em contraposição, Oliveira (1996) encontrou frequências mais altas de dioicia em espécies de campos com vegetação mais densa do que em áreas mais abertas.

A ginodioicia não é comumente observada em Asteraceae. Podem-se citar relatos para nove espécies e quatro subespécies havaianas de *Bidens*, nas quais algumas plantas apresentaram flores perfeitas no disco, enquanto outras apresentaram flores quase isomórficas, porém masculino-estéreis. A esterilidade masculina neste grupo foi devido à degeneração pré-meiótica completa das células esporogênicas, seguida de vacuolização precoce e anormal das células do tapete (Sun & Ganders, 1987).

Apesar das várias estratégias que parecem evitar a autopolinização adotadas pelas plantas de *Lucilia lycopodioides*, a taxa de germinação das cipselas, observada no presente trabalho e no estudo de Hayashi & Appezzato-Da-Glória (2003), é nula. Além disso, cipselas vazias (ou seja, sem embriões) também foram encontradas, semelhante ao que ocorre com outras espécies de Asteraceae do

Cerrado, como em *Achillea ptarmica* (Andersson, 1993). Tal fato pode estar associado à capacidade de *Lucilia lycopodioides* se propagar vegetativamente, devido à presença de uma estrutura subterrânea mista, denominada rizóforo (Hayashi & Appezzato-Da-Glória, 2003).

Rizóforos podem ser confundidos com rizomas e outros sistemas subterrâneos encontrados em plantas de Cerrado, mas, até o momento, são as únicas estruturas que, quando fragmentadas, são capazes de produzir novos indivíduos. Trata-se de um sistema bipolar de ramificação que consiste em uma estrutura caulinar com geotropismo negativo, formado a partir do desenvolvimento da plúmula, e outra com geotropismo positivo, formado a partir do desenvolvimento das gemas cotiledonares, como ocorre em *Smilax quinquenervia* Vell. (Smilacaceae); ou pelo espessamento do hipocótilo, como ocorre em *Rhizophora mangle* Linn. (Rhizophoraceae) e *Dioscorea kunthiana* Uline ex R. Kunth. (Dioscoreaceae) por exemplo (Appezzato-da-Glória 2003). Outras espécies de Asteraceae como *Smallanthus sonchifolius*, *Vernonia herbacea* e *V. platensis* também apresentam rizóforos (Machado et al. 2004; Hayashi & Appezzato-da-Glória 2005; Portes & Carvalho 2006).

Tal sistema é responsável pela distribuição das plantas de *Lucilia lycopodioides* em touceiras, contendo indivíduos clonais. Assim, é provável que as anomalias observadas nos órgãos florais, tanto em relação ao número por verticilo quanto à produção de gametófitos masculinos e de embriões, sugerem que as populações estudadas estão em processo de depressão endogâmica, causada por prováveis cruzamento entre indivíduos clonais e ausência de polinizadores. Consta na literatura que um dos primeiros efeitos da fragmentação de habitats, como o Cerrado, seja a redução nas populações de polinizadores (Robertson et al., 1999).

A depressão endogâmica é caracterizada por diminuição da heterozigose e conseqüente aumento da homozigose, causados pelo cruzamento entre plantas muito aparentadas. Esse fenômeno ocorre em populações de tamanho reduzido ou em populações onde há escassez de agentes polinizadores a longas distâncias, fazendo com que não haja fertilização de indivíduos distantes e menos aparentados (Futuyma, 1998). Os efeitos causados por cruzamentos entre indivíduos aparentados na produção de frutos e sementes e as conseqüências da depressão endogâmica na evolução das plantas têm sido reportados há muito tempo (Charlesworth & Charlesworth, 1987).

Altos níveis de endogamia foram encontrados para outras espécies de Asteraceae que, assim como *Lucilia lycopodioides*, apresentam propagação vegetativa e baixa produção de sementes viáveis: *Scalesia affinis* (Nielsen *et al.*, 2007), *Achillea ptarmica* (Andersson, 1993), e *Acanthocladium dockeri* (Asteraceae) (Jusaitis & Adams, 2005), e para *Alstroemeria aurea* (Alstroemeriaceae, Harder & Aizen, 2004). A endogamia nestas espécies foi caracterizada a partir de seus efeitos nas taxas de germinação das sementes e na sobrevivência das plântulas (Nielsen *et al.* 2007), na determinação precoce da maturação da semente (Anderson 1993), na ocorrência de auto-receptividade e conseqüente auto-fertilização relacionada a estratégias como dicogamia (Harder & Aizen 2004), e na grande semelhança da estrutura genética das populações e conseqüente baixa produção de sementes (Jusaitis & Adams 2005).

Considerando que os indivíduos das três populações de *L. lycopodioides* foram coletados em diferentes fitofisionomias (Parque Nacional da Serra da Canastra, MG/ Parque Estadual do Itacolomi, em Ouro Preto, MG e Distrito de Rubião Jr., em Botucatu, SP), as prováveis diferenças relacionadas ao clima, à

altitude e ao grau de antropização devem acarretar diferenças na eficiência da polinização. A proximidade espacial dos indivíduos ou touceiras, menor na Serra da Canastra e Ouro Preto, e a riqueza de polinizadores, provavelmente maior em Botucatu, pois os indivíduos de *Lucilia lycopodioides* localizavam-se em uma área com vegetação secundária e heterogênea, podem explicar a ausência de embriões nas cipselas provenientes da população da Serra da Canastra e Ouro Preto. Provavelmente, nestas populações, indivíduos clonais ocupem uma área maior em seu habitat, já que são áreas conservadas, pertencentes a parques de preservação ambiental, não apresentando interferência humana. Assim sendo, agentes polinizadores, no caso deste grupo provavelmente borboletas (Nani & Saravanan 1999), podem promover o cruzamento entre clones.

A ocorrência de depressão endogâmica, apesar dos mecanismos favoráveis à xenogamia, deve ser confirmada por estudos genéticos, semelhantes aos realizados em populações de *Acanthocladium dockeri* (Asteraceae, Jusaitis & Adams, 2005), devem ser feitos em populações de *Lucilia lycopodioides*.

O presente trabalho ressalta a importância de estudos da estrutura dos capítulos, ao nível populacional, para a avaliação do sucesso reprodutivo de espécies de Asteraceae. Além disso, adiciona informações biológicas importantes a respeito de uma espécie com ocorrência registrada para áreas abertas de Cerrado e, portanto, mais susceptíveis à antropização.

6 - REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ALHO C. J. R. Desafios para a conservação do Cerrado, em face das atuais tendências de uso e ocupação. In: SCARIOT A., SOUSA-SILVA J. C., FELFILI J. M. (eds). **Cerrado: Biologia, biodiversidade e conservação**. Ministério do Meio Ambiente. Brasília, DF. 369-381. 2005.
- ANDERSSON S. 1993. The potential for selective seed maturation in *Achillea ptarmica* (Asteraceae). *Oikos* **66**: 36- 42.
- APEZZATO-DA-GLÓRIA B. 2003. **Morfologia de sistemas subterrâneos – histórico e evolução do conhecimento no Brasil**. A. S. Pinto, Ribeirão Preto.
- BAKER A. M., THOMPSON J. D. & BARRETT S. C. H. 2000. Evolution and maintenance of stigma-height dimorphism in *Narcissus*. I. Floral variation and style-morph ratios. *Heredity* **84**: 502- 513.
- BAKER A. M., THOMPSON J. D. & BARRETT S. C. H. 2000. Evolution and maintenance of stigma-height dimorphism in *Narcissus*. II. Fitness comparisons between style morphs. *Heredity* **84**: 514- 524.
- BARRETT S. C. H., LLOYD D. G. & ARROYO J. 1996. Styler polymorphisms and the evolution of heterostyly in *Narcissus* (Amaryllidaceae). In: LLOYD D. G., BARRETT S. C. H. (eds). **Floral Biology: studies on floral evolution in animal-pollinated plants**. Chapman & Hall, New York, USA.
- BARROSO G. M. 1991. **Sistemática de Angiospermas do Brasil**. V. 3, pp 237-314. Ed. UFV, Viçosa, MG.

- BERTIN R. I. & NEWMAN C. M. 1993. Dichogamy in angiosperms. *Botanical Review* **59**(2): 112- 152.
- BREMER K. 1994. **Asteraceae – Cladistics & Classification**. Timber Press, Portland.
- BUSCH J. W. & SCHOEN D. J. 2008. The evolution of self-incompatibility when mates are limiting. *Trends in Plant Science* **13**(3): 128-136.
- CHARLERSWORTH D. & CHARLESWORTH B. 1987. Inbreeding depression and its evolutionary consequences. *Annual Reviews of Ecology and Systematics* **18**: 237- 268.
- CRUDEN R. W. & LLOYD R. M. 1995. Embryophytes have equivalent sexual phenotypes and breeding systems: why not a common terminology to describe them? *American Journal of Botany* **82**: 816-825.
- FREIRE S. E. 1986. Revision del género *Lucilia* (Compositae, Inuleae). *Darwiniana* **27**(1-4): 431-490.
- FRIEDMAN J. & BARRETT S. C. H. 2008. High outcrossing in the annual colonizing species *Ambrosia artemisiifolia* (Asteraceae). *Annals of Botany* **101**: 1303-1309.
- FUTUYMA D. J. 1998. **Evolutionary Biology**. 3rd Ed. Sinauer, Sunderland, Mass.
- GANDERS F. R. 1979. The biology of heterostyly. *New Zealand Journal of Botany* **17**: 607- 635.
- GERLACH D. 1969. **Botanische mikrotechnik**. Georg. Thieme Verlag, Stuttgart.

- GERRITS P. O. 1991. The application of glycol methacrylate in histotechnology; some fundamental principles. Netherlands: Department of Anatomy and Embryology, State University Groningen.
- GLÉMIN S., PETIT C., MAURICE S. & MIGNOT A. 2007. Consequences of Low Mate Availability in the Rare Self-Incompatible Species *Brassica insularis*. *Conservation Biology* **22**(1): 216–221.
- HARDER L. D. & AIZEN M. A. 2004. The functional significance of synchronous protandry in *Alstroemeria aurea*. *Functional Ecology* **18**: 467- 474.
- HAYASHI A. H. & APPEZZATO-DA-GLÓRIA B. 2003. **Morfo-anatomia de sistemas subterrâneos gemíferos de quatro espécies de Asteraceae do Cerrado.** Resumo apresentado no 54º Congresso Nacional de Botânica, Belém, PA.
- HAYASHI A. H. & APPEZZATO-DA-GLÓRIA B. 2005. The origin and anatomy of rhizophores in *Vernonia herbacea* and *V. platensis* (Asteraceae) from the Brazilian Cerrado. *Australian Journal of Botany* **53**: 273- 279.
- JUSAITIS M. & ADAMS M. 2005. Conservation implications of clonality and limited sexual reproduction in the endangered shrub *Acanthocladium dockeri* (Asteraceae). *Australian Journal of Botany* **53**: 535- 544.
- LILLIE R. D. 1954. Histopathologic technic and practical histochemistry. McGraw-Hill Book Co, New York.
- LLOYD D. G. & WEBB C. J. 1986. The avoidance of interference between the presentation of pollen and stigmas in angiosperms I. Dichogamy. *New Zealand Journal of Botany* **24**: 135- 162.

- MACHADO S. R., OLIVEIRA D. M. T., DIP M. R. & MENEZES N. L. 2004. Morfoanatomia do sistema subterrâneo de *Smallanthus sonchifolius* (Poepp. & Endl.) H. Robinson (Asteraceae). *Revista Brasileira de Botânica* **27** (1): 115-123.
- MATALLANA G., WENDT T., ARAUJO D. S. D. & SCARANO F. R. 2005. High abundance of dioecious plants in a tropical coastal vegetation. *American Journal of Botany* **92** (9): 1513–1519.
- MEDINA D. M. & CONAGIN C. H. T. M. 1964. Técnica citológica. Publicação **2610**, Instituto Agronômico, Campinas.
- MELO J. T, SILVA J. A, TORRES R. A. A, SILVEIRA C. E. S & CALDAS L. S. 1998. **Coleta, propagação e desenvolvimento inicial de espécies do Cerrado.** *In* Sano SM & Almeida SP. Cerrado, ambiente e flora. Embrapa, Planaltina, DF. 195-243.
- MENDONÇA R. C., FELFILI J. M., WALTER B. M. T., SILVA JR. M. C., REZENDE A. V., FILGUEIRAS T. S. & NOGUEIRA P. E. 1998. Flora Vascular do Cerrado. *In*: Sano S. M. & Almeida S. P. Cerrado, ambiente e flora. Embrapa, Planaltina, DF. 289-556.
- MENEZES N. L. DE. 2006. Rhizophores in *Rhizophora mangle* L: an alternative interpretation of so-called “aerial roots”. *Anais da Academia Brasileira de Ciências* **78**(2): 213- 226.
- MEYER G. A. & HULL-SANDERS H. M. 2008. Altered patterns of growth, physiology and reproduction in invasive genotypes of *Solidago gigantea* (Asteraceae). *Biology Invasions* 10: 303–317.

- NANI M. S. & SARAVANAN J. M. 1999. Pollination Ecology and Evolution in Compositae (Asteraceae). Science Publishers, Inc. USA.
- NIELSEN L. R., SIEGISMUND H. R. & HANSEN T. 2007. Inbreeding depression in the partially self-incompatible endemic plant species *Scalesia affinis* (Asteraceae) from Galapagos islands. *Evolution Ecology* **21**: 1- 12.
- OLIVEIRA D. M. T. 2007. **Frutos de Asteraceae: contribuição anatômica e ontogenética para a resolução de problemas.** Palestra apresentada no 58º Congresso Nacional de Botânica, São Paulo, SP.
- OLIVEIRA P. E. 1996. Dioecy in the Cerrado vegetation of central Brazil. *Flora* **191**(3): 235- 243.
- PICKUP M. & YOUNG A. G. 2008. Population size, self-incompatibility and genetic rescue in diploid and tetraploid races of *Rutidosis leptorrhynchoides* (Asteraceae). *Heredity* **100**: 268–274.
- PORRAS R. & ÁLVAREZ J. M. M. 1999. Breeding system in the cleistogamous species *Centaurea melitensis* (Asteraceae). *Canadian Journal of Botany* **77**:1632–1640.
- PORRAS R. & MUÑOZ J. M. 2000. Cleistogamy in *Centaurea melitensis* L. (Asteraceae): Reproductive morphological characters, analysis, and ontogeny. *International Journal of Plant Sciences* **161**(5): 757- 769.
- PORTES M. T. & CARVALHO M. A. M. 2006. Spatial distribution of fructans and fructan metabolizing enzymes in rhizophores of *Vernonia herbacea* (Vell.) Rusby (Asteraceae) in different developmental phases. *Plant Science* **170**: 624- 633.

- RAMÍREZ N. 2005. Plant sexual systems, dichogamy, and herkogamy in the Venezuelan Central Plain. *Flora* **200**: 30–48.
- RENNER S. S. & RICKLEFS R. E. 1995. Dioecy and its correlates in the flowering plants. *American Journal of Botany* **82**: 596–606.
- RICHARDS A. J. 1997. **Plant Breeding Systems**. 2nd ed. Allen & Unwin, London.
- RIZZINI C. T. & HERINGER E. P. 1966. Estudo sobre os sistemas subterrâneos difusos de plantas campestres. *Anais da Academia Brasileira de Ciências* **38**: 85-112.
- ROBERTSON A.W, KELLY D, LADLEY J.J & SPARROW A.D. 1999. Effects of pollinator loss on endemic New Zealand Mistletoes (Loranthaceae). *Conservation Biology* **13**: 499-508.
- SHYKOFF J. A., KOLOKOTRONIS S. O., COLLIN C. L. & LOPEZ-VILLAVICENCIO M. 2003. Effects of male sterility on reproductive traits in gynodioecious plants: a meta-analysis. *Oecologia* **135**: 1-9.
- STEINER K. E. 1985. Functional Dioecism in the Malpighiaceae: The Breeding System of *Spachea membranacea* Cuatr. *American Journal of Botany*, **72**(10): 1537-1543.
- SUN M. & GANDERS F. R. 1987. Microsporogenesis in male-sterile and hermaphrodit plants of nine gynodioecious taxa of Hawaiian bidens (Asteraceae). *American Journal of Botany* **74** (2): 209- 217.

- TERTULIANO M.F. & FIGUEIREDO-RIBEIRO R.C.L. 1993. Distribution of fructose polymers in herbaceous species of Asteraceae from the cerrado. *New Phytologist* **123**: 741-749.
- WEBB C. J. & LLOYD D. G. 1986. The avoidance of interference between the presentation of pollen and stigmas in angiosperms II. Herkogamy. *New Zealand Journal of Botany* **24**: 163- 178.
- WILSON M. F. 1979. Sexual selection in plants. *American Naturalist* **113**: 777-790.
- VALENCIA-DÍAZ S. & MONTAÑA C. 2003. Effects of seed age, germination substrate, gibberelic acid, light, and temperature on seed germination in *Flourensia cernua* (Asteraceae), a chihuahuan desert shrub. *The Southwestern Naturalist* **48**(1):1–13.
- VALIO I.F.M. & MORAES. 1966. Sobre o sistema reprodutivo de plantas de Cerrado. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, Rio de Janeiro, **38**: S219-224.

OUTRAS FONTES:

Plano de Manejo do Parque Estadual do Itacolomi, gentilmente cedido por Edmar Monteiro de Silva, analista ambiental do Instituto Estadual de Florestas (IEF).

Fontes online:

<http://www.botucatu.sp.gov.br/dadosgerais/>

<http://www.serracanastra.com.br/parque/parque.html>

Livros Grátis

(<http://www.livrosgratis.com.br>)

Milhares de Livros para Download:

[Baixar livros de Administração](#)

[Baixar livros de Agronomia](#)

[Baixar livros de Arquitetura](#)

[Baixar livros de Artes](#)

[Baixar livros de Astronomia](#)

[Baixar livros de Biologia Geral](#)

[Baixar livros de Ciência da Computação](#)

[Baixar livros de Ciência da Informação](#)

[Baixar livros de Ciência Política](#)

[Baixar livros de Ciências da Saúde](#)

[Baixar livros de Comunicação](#)

[Baixar livros do Conselho Nacional de Educação - CNE](#)

[Baixar livros de Defesa civil](#)

[Baixar livros de Direito](#)

[Baixar livros de Direitos humanos](#)

[Baixar livros de Economia](#)

[Baixar livros de Economia Doméstica](#)

[Baixar livros de Educação](#)

[Baixar livros de Educação - Trânsito](#)

[Baixar livros de Educação Física](#)

[Baixar livros de Engenharia Aeroespacial](#)

[Baixar livros de Farmácia](#)

[Baixar livros de Filosofia](#)

[Baixar livros de Física](#)

[Baixar livros de Geociências](#)

[Baixar livros de Geografia](#)

[Baixar livros de História](#)

[Baixar livros de Línguas](#)

[Baixar livros de Literatura](#)
[Baixar livros de Literatura de Cordel](#)
[Baixar livros de Literatura Infantil](#)
[Baixar livros de Matemática](#)
[Baixar livros de Medicina](#)
[Baixar livros de Medicina Veterinária](#)
[Baixar livros de Meio Ambiente](#)
[Baixar livros de Meteorologia](#)
[Baixar Monografias e TCC](#)
[Baixar livros Multidisciplinar](#)
[Baixar livros de Música](#)
[Baixar livros de Psicologia](#)
[Baixar livros de Química](#)
[Baixar livros de Saúde Coletiva](#)
[Baixar livros de Serviço Social](#)
[Baixar livros de Sociologia](#)
[Baixar livros de Teologia](#)
[Baixar livros de Trabalho](#)
[Baixar livros de Turismo](#)