



UNIVERSIDADE DE BRASÍLIA
INSTITUTO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS
DEPARTAMENTO DE BOTÂNICA

PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BOTÂNICA

JOICELENE REGINA LIMA DA PAZ

**ESTRATÉGIAS REPRODUTIVAS EM CONNARACEAE:
IMPLICAÇÕES MORFOLÓGICAS, FUNCIONAIS E FENOLÓGICAS
EM SISTEMAS POLIMÓRFICOS**

Brasília (DF) - Brasil
Julho de 2019



JOICELENE REGINA LIMA DA PAZ

**ESTRATÉGIAS REPRODUTIVAS EM CONNARACEAE: IMPLICAÇÕES
MORFOLÓGICAS, FUNCIONAIS E FENOLÓGICAS EM SISTEMAS POLIMÓRFICOS**

Tese de Doutorado apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Botânica da Universidade de Brasília, como parte dos requisitos para a obtenção do título de Doutora em Botânica.

Orientação: Prof. Dr. Hélder Nagai Consolaro

Brasília (DF) - Brasil

Julho de 2019

JOICELENE REGINA LIMA DA PAZ

**ESTRATÉGIAS REPRODUTIVAS EM CONNARACEAE: IMPLICAÇÕES
MORFOLÓGICAS, FUNCIONAIS E FENOLÓGICAS EM SISTEMAS POLIMÓRFICOS**

Tese de Doutorado apresentada em 26 de julho de 2019.

BANCA EXAMINADORA:

Prof. Dr. Hélder Nagai Consolaro (Orientador)
Universidade Federal de Catalão
Presidente da banca

Prof. Dr. Marcelo Fragomeni Simon
Embrapa Recursos Genéticos e Biotecnologia
Membro titular


Prof. Dr. Eddie Lenza de Oliveira
Universidade do Estado de Mato Grosso
Membro titular

Prof. Dr. Raphael Matias da Silva
Instituto Federal de Educação, Ciências e
Tecnologia de Goiás
Membro titular

Dra. Aline Cristina Martins
Universidade de Brasília
Membro suplente

Brasília (DF) - Brasil

Julho de 2019



*"Sou de estrelas a causa e o pó
Sou de estrelas e só
Do ser ao pó, é só
Carbono
Solene, terreno, imenso
Perene, pequeno, humano"
(A Causa e o Pó, Lenine)*

*Aos os meus pais, Kathilene & Jorge, e à Vovó Marlene,
que com afeto me ofereceram o mundo que eu trago comigo. Para eles,
cujo os ombros me sustentaram (am), tudo o que eu ganhar será sempre
fruto destes corajosos e enormes corações.... Com amor eu dedico
essa obra, fruto de muito esforço, incentivo, empenho e abdições.*



AGRADECIMENTOS

“A intermitência do sonho nos permite suportar os dias de trabalho”.
(Confesso que vivi: memórias, Pablo Neruda)

Os agradecimentos continuam sendo, na minha opinião, uma das seções mais prazerosas de se escrever. Unicamente sendo gratos aprendemos a reconhecer o valor do trabalho, da ajuda do outro, e do nosso próprio esforço em perseverar e ser resiliente. Não há um caminho fácil. Escrever é sempre uma prática desafiadora, resultante de um processo recíproco de aprendizagem. A qualidade desta tese deve-se muito às ideias, críticas, correções, sugestões e apoio das pessoas discriminadas em seguida, mas os erros são de minha autoria exclusiva. Assim, eu sou imensamente agradecida aos que contribuíram de alguma forma para a concretude deste trabalho, especialmente às instituições e pessoas:

Ao meu orientador, Prof. Dr. Hélder Consolaro (“*Meu Prof.*”), pela oportunidade, estímulos e conversas ao longo do processo do doutorado. Obrigada pela confiança depositada no meu potencial. Ao meu co-orientador, Prof. Dr. Mario Vallejo-Marin, pelas conversas e ideias trocadas em forma colaboração ao longo desses quatro anos.

Aos financiamentos recebidos ao longo do doutoramento, sem os quais o desenvolvimento desta pesquisa não poderia ser possível: 1) Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior – Capes (Finance Code 001), pela bolsa de Doutorado; 2) Fundação de Apoio à Pesquisa do Distrito Federal – FAPDF (editais n. 01/2016, n. 01/2017 e n. 01/2018), pelo apoio às visitas técnicas realizadas e eventos científicos; 3) Decanato de Pesquisa e Pós-Graduação – DPG (edital n. 02/2016, n. 03/2017) da Universidade de Brasília – UnB, pelo apoio aos insumos laboratoriais e campo; e 4) Diretoria de Desenvolvimento Social – DDS e Decanato de Assuntos Comunitários – DAC da UnB, pela bela política assistencial à comunidade acadêmica que dela necessita, no nome do Programa de Assistência Estudantil pela concessão da bolsa-alimentação, vale-livro e bolsa-idioma que viabilizaram a minha permanência na Universidade e em Brasília.

Aos curadores e técnicos dos herbários nacionais e internacionais pelo acesso às coleções, empréstimos e doações, sem a ajuda dos quais este trabalho não poderia ser viável. Em particular, ao suporte recebido do herbário UB, no nome da curadoria (Dra. Cássia Munhoz e Dra. Carolyn Proença) e técnicos (MSc. Marina Melo, MSc. Jéssika Vieira e Dr. André Ribeiro). Ao Prof. Dr. Antonio Aguiar pela identificação de abelhas e vespas, e suporte na deposição dos espécimes testemunhos na coleção entomológica do Museu de Zoologia da UnB. Aos demais taxonomistas pela identificação e confirmação dos demais táxons visitantes, Profa. Dra. Favízia Freitas, MSc. Wagner Silva e graduando Matheus Mourão (abelhas e vespas), mestrandos Bruno Padilha (dípteros) e Anderson Souza (formigas).

Aos gestores e diretores das áreas de coletas: Parque Ecológico Dom Bosco, Estação Ecológica do Jardim Botânico de Brasília, RPPN Linda Serra dos Topázios, e particularmente aos queridos da Reserva Ecológica do IBGE, na pessoa da Betânia Góes, Caius Ferreira e Leonardo Bergamini, pelo

suporte e acesso. Aos meus ajudantes: laboratório, herbário, campo, planilhas, sobretudo aos frequentes, Wagner Silva, Yasmin Silva, Marília Paz, Flávia Silva, Kayan Carvalho, Jair Faria e Joicy Morais.

À UnB, no nome dos professores do Programa de Pós-Graduação em Botânica pelas trocas de experiências e discussões filosóficas nas disciplinas. Às professoras Dra. Cássia Munhoz e Dra. Carolyn Proença, em razão do suporte, sugestões, carinho e apoio no acesso institucional (Laboratório de Fanerógamas e Herbário); vocês foram as “minhas tutoras” em Brasília. Aos professores Dr. Antonio Aguiar (Laboratório de Hymenoptera), Dr. Paulo Câmara e Dra. Maria das Graças Souza (Laboratório de Criptógamas) agradeço o acesso à estrutura física e insumos dos seus respectivos laboratórios. Ao Laboratório de Microscopia e Microanálise pelo acesso à Microscopia Eletrônica de Varredura. Às secretárias Sarah Lee e Sílvia Maria pelos préstimos e gentilezas nas documentações e conversas.

Ao longo desses quatro anos, várias pessoas colaboraram com ideias, sugestões e críticas a esta proposta de tese: Dra. Camila Pigozzo (desde a iniciação científica, rs!), Dra. Rocío Perez-Barrales, Dra. Victoria Ferrero, Dr. Luciano Milhomens, Dr. Enrique Forero, Dr. Christiano Peres-Coelho, Dr. Antonio Aguiar, Dra. Vanessa Staggemeier e Dra. Aline Martins. De modo especial, aos pesquisadores que participaram das minhas avaliações institucionais (bancas de projeto e qualificação): Dr. Vinícius Brito, Dra. Cássia Munhoz, Dra. Carolyn Proença e Dra. Thaís Vasconcelos (várias vezes!). Ao MSc. Cássio Toledo, pela ajuda nas identificações, trocas de ideias e parceria científica sobre “nossas” Connaraceae.

Aos suportes estatísticos recebidos do Prof. Dr. Eduardo Barbosa, Daniel Villarroel, Túlio Sá, Raphael Matias e Marco Túlio Furtado. Ao Jair Faria e André Moreira, pelas orientações iniciais acerca das nuances do ambiente de herbário (e à Marina Melo também!), além das discussões e ritos taxonômicos. À Profa. Carolyn Proença pela ajuda com as análises do PPI no *Brahms*, e à Juliana Silvestre por ceder-me os dados de *Rourea induta*. Ao Túlio Sá, Joicy Morais, Wagner Silva e Thaís Vasconcelos pela ajuda nas correções, sugestões, críticas e conversas sobre os manuscritos desta tese.

Às fotografias da Marília Paz e aquelas concedidas pelo Jair Faria, Daniel Chaves, Thaís Vasconcelos e Renato Goldenberg que embelezaram esta obra. À Marília Paz, pela ajuda nas pranchas e figuras, além de todos os tratamentos estéticos das ilustrações desta tese. Obrigada “Tela”, você foi maravilhosa no resultado e paciente no processo de alterações e ajustes.

Aos meus “irmãos científicos” e colegas do Laboratório de Biologia Reprodutiva de Plantas – BioRep, da Universidade Federal de Catalão pela amizade, suporte e discussões filosóficas. Em especial aos de maior convivência, Túlio Sá (“filho”), amigo de todas as horas e de todos os incentivos e conversas (que não foram poucas, rs!), estás no meu coração; e Joicy Morais (“nega”), pela ajuda e doses de otimismo fundamentais. Ao Raphael Matias (“mô fiô”) e Marco Túlio Furtado (“mô filho”), os “goianos”, pelo carinho e ajuda sempre que solicitada. Ao Ebenézer Rodrigues (“Bené”), Vanessa Marcelo e Jéssyca Santana pelas conversas e préstimos. Obrigada gente, a “baiana” agradece “*demais da conta*”! Ao Laboratório de Hymenoptera da UnB (“casa postixa”), pela convivência e apoio, valeu demais: Wagner Silva, Aline Martins (thanks for help, rs), Prof. Camillo Aguiar, Taís Mattoso, Matheus Viana, Matheus Mourão, Bruno Gonçalves e Hannah Farinasso.

Amizades surgem entre pessoas que se admiram, compartilham momentos juntos e dão forças. Aos amigos que Brasília presenteou-me, mais do que queridos, os de sempre para sempre no meu coração. Ao André Moreira (“*Dê*”), de Salvador para Brasília, juntos pelo amor à Botânica e no incentivo da vinda à UnB, com a parceria e carinho de sempre. Ao Jair Faria (“*filhooooo*”), pelo seu companheirismo, suporte, humor e carinho e amostras “belíssimas”, rs! Ao Daniel Villarroel (“*boliviano*”), sua sabedoria e apoio foram importantes (e as amostras também, rs)! À Maria Rosa Zanatta (“*Rosinha*”), seu carinho e delicadeza é típica do seu nome. Ao casal, Marina Melo (“*filha*”) e Danilo Oliveira (“*moço*”), às nossas conversas, acolhimento e reflexões eu sou muito grata!

Às meninas das briófitas, Tamara Dantas, Júlia Mundim e Carla Pereira, que me acolheram desde os primeiros dias de Brasília, ainda na seleção do doutorado! E depois, por extensão do meu carinho pelos briólogos(as): Marcos Cunha, Amanda Leal (“*Amandinha*”), Allan Faria, Diego Knop (“*Pikachu*”), Eduardo Amorim (“*Dudu*”), Bárbara Guedes, Daiane Valente e Tâmara Poliana. Aos amigos de convivência da Sala de Alunos da PPG: Luiz Felipe Silvestre (“*Formiga*”), Daniela Ramalho (“*Dani*”), Andressa Dantas (“*Dessa*”), Mayco Santos (“*Benhê*”), Jéssica Cauana, Diogo Pereira, Giselle Moreira (“*Gi*”), Eliel Amaral, Mariana Serpa (“*Mari*”), Nathalia Bijus (“*Nat*”), Marlon Facco, Renata Uchôa (“*Rê*”), Rafael Niemeyer (“*Rafa*”), Raquel Vieira, Anádría Stéphanie e Mônica Cupertino; e aos estendidos do herbário, pelos incentivos e conversas: Thaís Vasconcelos (e ideias e o “*esqueminha*”!), Gabriela Ferreira (“*Gaby*”), Adriana Oliveira, Natanna Horstmann, André Rodolfo e Cellini Oliveira.

Aos demais amigos que conheci em Brasília de vários lugares e departamentos da UnB, foi um prazer a nossa convivência! Ao Umberto Euzébio, Ângela Dutra e “Meninas da República” obrigada pela ajuda, acolhimento e colaborações diversas. Às famílias estendidas e aos amigos (e amigos dos amigos, rs!) e sou grata às inúmeras hospedagens que tornaram viável as diversas viagens: herbário, disciplinas, campo, pelo Brasil e estadia em Brasília. Aos amigos de Salvador pela torcida e incentivo.

Ao meu amor e zoólogo favorito, Wagner Silva (“*P..o*”), sou grata pelo companheirismo, amor e compreensão cristalizados ao longo dos anos. Ao longo desse processo, você foi fundamental somente porque era você e porque era eu... “Hoje colhemos um outono de paz e amanhã um verão de calor”.

Por fim, agradeço sempre pela família maravilhosa e participativa. À “*painho e mainha*”, Jorge & Kathilene Paz, pelos pais que foram (e ainda os são!). Sempre com muito esforço tive o melhor do que foi possível. À minha irmã, Marília Paz (“*Tela*”), minha “secretária executiva”, pela ajuda e suporte em muitoos momentos. À voinha, Marlene Santos, pelo incentivo ao saber, carinho e ajuda de todas as maneiras. Aos tios e tias, primos e primas das famílias Lima & Paz pelo apoio e torcida. A minha ausência foi recorrente em muitos momentos, mas toda escolha implica em perdas. E eu só consegui chegar até aqui porque nós estivemos juntos em uma grande rede de muito apoio, incentivo e amor, *mon merci beaucoup* ♥🙏🌸.

“O que eu sou, eu sou em par, não cheguei sozinho.” (Castanho, Lenine)



"The intellect is a dioecious plant, and books are the bees which carry the quickening pollen from one to another mind."

James Russell Lowell (1849)¹



"I do not think anything in my scientific life has given me so much satisfaction as making out the meaning of the structure of heterostylous flowers."

Charles Robert Darwin (1877)²

¹ Lowell JR. 1849. Nationality In Literature. In, Smith JH and Parks EW (eds.), The Great Critics. New York, 3rd , 1951, pp. 865-866.

² Trecho extraído do seu capítulo autobiográfico [disponível em: Darwin C. 1887. The life and letters of Charles Darwin including an autobiographical chapter. In, F. Darwin (ed.), vol. 3, London, UK: John Murray. pag. 74.], referindo-se à sua obra clássica "*The different forms of flowers on plants of the same species*" (1877), um marco na primeira tentativa de elucidar os sistemas sexuais vegetais sob a luz da biologia evolutiva.

LISTA DE ILUSTRAÇÕES

CAPÍTULO 1: Diversidade e funcionalidade de estratégias reprodutivas em Connaraceae, uma família de flores polimórficas

Figura 1. O posicionamento dos órgãos sexuais (destacados nas imagens) varia entre as flores de Connaraceae, com mais de uma categoria de flor de uma mesma espécie na população. Os principais morfos florais são: **A.** S-styled ou brevistilas (estilete curto abaixo dos dois verticilos de estames). **B.** L-styled ou longistilas (estilete longo acima dos dois verticilos de estames). **C.** Med-styled ou medistilas (estilete intermediário entre os dois verticilos de estames). Flores de: **D.** *Connarus fasciculatus* subsp. *pachyneurus*, arvoreta nativa amazônica. **E-F.** *Connarus suberosus*, arvoreta endêmica da Savana brasileira. **G.** *Rourea chrysomalla*, subarbusto endêmico da Savana brasileira. **H-I.** *Rourea induta*, arbusto nativo muito comum na Savana brasileira. Fotos: Renato Goldenberg (D); Daniel Chaves (E); Jair Faria (F-G); e Marília Paz (H). 65

Figura 2. Morfos florais de espécies de Connaraceae evidenciando a disposição e funcionalidade das estruturas reprodutivas femininas (○) e masculinas (◐). Notar a presença de flores com estames de alturas desiguais (diferentes) ou subiguais (praticamente iguais) nas flores. **S-styled**, estilete(s) abaixo dos estames: **A1.** *Connarus suberosus* (flor fresca, UB Paz, J.R.L. 101); **A2.** *Manotes expansa* (F 1467711); **A3.** *Rourea chrysomalla* (flor fresca, UB Paz, J.R.L. 106); **A4.** *Rourea glazioui* (CVRD 4979). **L-styled**, estilete(s) acima dos estames: **B1.** *Connarus griffonianus* (NY Lehenum, J. 2170) (anteras baixas vazias de pólen, não-deiscentes); **B2.** *Connarus suberosus* (flor fresca, UB Paz, J.R.L. 105); **B3.** *Jollydora duparquetiana* (NY Carvalho 3772); **B4.** *Rourea grosourdyana* (INPA 5377). **Med-styled**, estilete(s) entre os estames: **C1.** *Connarus africanus* (F 1540910); **C2.** *Connarus griffonianus* (F 867465) (estaminódios no nível mais baixo, estéreis em pólen); **C3.** *Manotes expansa* (A van der Berg, W.J. 782). **Semi-homostyly**, estilete(s) contata(m) um verticilo de estame em algum nível: **D1.** *Pseudoconnarus macrophyllus* (UB Vicentini, A. 1233); **D2.** *Rourea induta* (flor fresca, UB Paz, J.R.L. J. 104); **D3.** *Rourea camptoneura* (F 1706567); **D4.** *Pseudoconnarus macrophyllus* (IAN 10932); **D5.** *Rourea induta* (flor fresca, UB Paz, J. 94). **Femininas** (funcionais), com estaminódios ou anteras indeiscentes/vazias de pólen: **E1.** *Elliphantus glabrifolius* (NY How, F.C. 7480). **Masculinas** (funcionais), com pistilo rudimentar e ovário estéril: **F1.** *Connarus suberosus* (flor fresca, UB Paz, J.R.L. 91). **F2.** *Connarus punctatus* (IAN 133868). **F3.** *Elliphantus glabrifolius* (NY How, F.C. 7094). Os vouchers herborizados constam nos parênteses (acrônimos segundo Thiers, continuamente atualizado), e nas flores frescas (acrônimo e número do coletor). As barras de escala representam 1 mm. 66

Figura 2. Diversidade de sistemas reprodutivos ocorrentes em Connaraceae baseado na disposição e funcionalidade dos órgãos sexuais presente nos morfos florais. Polimorfismos sexuais: **(1) Dioiccia:** flores funcionalmente unissexuadas masculinas (a) ou femininas (b); **(2) Androdioiccia:** flores funcionalmente masculinas (d) e hermafroditas (c, e). Quando na produção somente de flores hermafroditas, os sistemas florais: **(3) Homostilia:** flores homostilas (f, g), com estames e estiletos de altura semelhante; **(4) Dimorfismo estilar:** flores diferem na altura do estilete, mas os estames têm altura praticamente igual nos morfos (c, e, i, k, n). Flores semihomostilas (h, j, l, m) podem estar presentes e os estames podem variar em algum nível (dimorfismo estilar relaxado). **(5) Distilia:** flores brevistilas (c, k, o) e longistilas têm posicionamento recíproco de estames e estilete entre eles; **(6) Tristilia:** flores brevistilas, medistilas e longistilas têm reciprocidade na disposição dos estames e estiletos entre eles. Em alguns sistemas mais de uma possibilidade é apresentada em virtude da variação dos morfos e

ocorrência de estames subiguais (quase da mesma altura) ou desiguais (alturas diferentes). 68

Suplementar 2. Altura das anteras e do estigma em espécies de Connaraceae. Os espécimes estão ordenados de acordo com o comprimento crescente do estigma, afim de evidenciar a reciprocidade correspondente entre os morfos florais. A classificação do sistema reprodutivo e o nome da espécie consta no título do diagrama. Espécies com menos de duas flores analisadas foram omitidas nos diagramas. [● = pistilo fértil; ○ = pistilo rudimentar (aparentemente); ✕ = estame fértil; △ = estame rudimentar (aparentemente); ♂ = flores funcionalmente estaminadas]. 78

CAPÍTULO 2: Inconstância sexual e floração fiel na dioicia e desbalanço reprodutivo e floração oportunista na distilia: evidências de campo e herbário em Connaraceae

Figura 1. A. Razão demográfica esperada na dioicia clássica, com morfos sexuais masculinos (■) e femininos (■) puros. B-C. Razão dos indivíduos em *Connarus suberosus* (Connaraceae), uma espécie dioica com instabilidade sexual nos morfos que manifesta o hermafroditismo em indivíduos de ambos os sexos, com taxas variadas entre populações da Savana Central do Brasil. 127

Figura 2. Histogramas circulares representando o comportamento reprodutivo de *Connarus suberosus* (Connaraceae), espécie dioica endêmica da Savana brasileira, entre agosto 2016-2018. Os eixos indicam a escala de intensidade da atividade fenológica. O comprimento das barras indica a intensidade das fenofases nos indivíduos. A seta (vetor r) aponta para o ângulo médio (ou data média) da frequência da manifestação do evento fenológico. O comprimento do vetor r representa o grau de sincronia entre indivíduos dentro da população (valores abaixo do histograma). As estações foram representadas de cinza (seca) e clara (chuvosa), e os dados de pluviosidade durante o período de observação foram obtidos no Instituto Nacional de Meteorologia. (nos morfos juntos: ■ = plantas masculinas e ■ = plantas femininas). 128

Figura 3. Histogramas circulares representando o comportamento reprodutivo de *Rourea induta* (Connaraceae), espécie distílica nativa da Savana brasileira, entre agosto 2016-2018. Os eixos indicam a escala de intensidade da atividade fenológica. O comprimento das barras indica a intensidade das fenofases nos indivíduos. A seta (vetor r) aponta para o ângulo médio (ou data média) da frequência da manifestação do evento fenológico. O comprimento do vetor r representa o grau de sincronia entre indivíduos dentro da população (valores abaixo do histograma). As estações foram representadas de cinza (seca) e clara (chuvosa), e os dados de pluviosidade durante o período de observação foram obtidos no Instituto Nacional de Meteorologia. (nos morfos juntos: ■ = plantas brevistilas e ■ = plantas longistilas). 130

Figura 4. Resposta da frutificação em relação ao número de flores abertas diariamente em *Rourea induta* (Connaraceae), uma espécie distílica, mostrando a regressão da raiz quadrada de ambas as variáveis. A equação da reta que descreve o modelo linear está discriminada. (◆ = morfo brevistilo; ◆ = morfo longistilo). 132

CAPÍTULO 3: Flores brevistilas são masculinas e flores longistilas são femininas em *Connarus suberosus* (Connaraceae): evolução da dioicia a partir da distilia?

Figura 1. Razão demográfica dos morfos sexuais em populações de *Connarus suberosus* (Connaraceae), espécie funcionalmente dioica endêmica da Savana brasileira. Em algumas populações além de indivíduos puramente masculinos (■) e femininos (■), alguns indivíduos

exibem inconstância na expressão do sexo e manifestam o hermafroditismo em proporções variadas. (* não pode ser mensurado).	168
Figura 2. Comparações da altura das anteras altas, baixas e estigma entre flores funcionalmente masculina (■) e feminina (■) de <i>Connarus suberosus</i> (Connaraceae), em seis populações da Savana brasileira, entre 2016 e 2018. Os resultados da ANOVA multi-way ($p = 0.05$) estão discriminados em cada gráfico.	169
Figura 3. Coeficiente de variação (desvio padrão/média) de estames (▲) e estigma (●) nos verticilos altos e baixos, entre flores funcionalmente masculina e feminina de <i>Connarus suberosus</i> (Connaraceae), em seis populações da Savana brasileira. Os valores dos órgãos baixos estão circulados.	170
Figura 4. Comparações da produção total de pólen (■), grãos viáveis (■) e não-viáveis (■) entre as anteras altas e baixas, e presença de óvulos em flores funcionalmente masculina (I) e feminina (I), em diferentes populações de <i>Connarus suberosus</i> (Connaraceae) na Savana brasileira, entre 2016 e 2018. Nas análises polínicas, as barras representam a média e o erro padrão (IC = 95%). As letras diferentes e asterisco indicam diferenças estatísticas entre flores do mesmo morfo após Mann Whitney (*** $P < 0.001$; ** $P < 0.01$; * $P < 0.05$). Nas análises de esterilidade feminina, as barras representam a soma de flores com a presença de óvulo nos morfos e o ajuste do melhor modelo GLM (distribuição binomial, função link ‘logit’).	171
Suplementar 2. Flores frescas evidenciando os órgãos sexuais de <i>Connarus suberosus</i> (Connaraceae), espécie dioica com instabilidade sexual, endêmica do Cerrado, Brasil. a1-a3. Flores de pistilo curto com estigma morfolologicamente desenvolvido: estéril com óvulo atrofiado (a1) e óvulo ausente (c1) (= masculinas “puras”) e hermafrodita (b1, masculina “instável”). b1-b3. Flores de pistilo longo e estigma morfolologicamente atrofiado, flores masculinas “puras”. c1-c3. Flores de pistilo longo e com anteras vazias de pólen (funcionalmente femininas “puras”) ou com baixa produção de pólen (hermafrodita, femininas “instáveis”), embora morfolologicamente ambas sejam similares. As setas brancas destacam óvulos, e as setas vermelhas óvulos atrofiados. Notar o maior diâmetro e desenvolvimento das anteras das flores masculinas do que nas femininas. As barras de escala representam 1 mm.	174

LISTA DE TABELAS

CAPÍTULO 1: Diversidade e funcionalidade de estratégias reprodutivas em Connaraceae, uma família de flores polimórficas

- Tabela 1.** Diversidade de sistemas reprodutivos nas tribos e gêneros de Connaraceae, a partir da análise de flores herborizadas e frescas, complementada por literatura. [flores: S = S-styled (estilete abaixo dos estames); L = L-styled (estilete acima dos estames); M = M-styled (estilete entre estames); H = Homostily (estilete e estilete quase do mesmo tamanho); SH = Semi-homostily (um verticilo de estame tem praticamente o mesmo tamanho do estilete); Est. = estame não-funcional (aparentemente) ou estaminódio; Etg. = estigma não-funcional (aparentemente) ou pistiloide]. 64
- Suplementar 1.** Lista de material herborizado incluído para as análises morfométricas e descrição do sistema reprodutivo em espécies de Connaraceae. As informações associadas às coleções botânicas estão apresentadas sob a forma de: *Coletor, Número do coletor* (Acrônimo do herbário) ou (Acrônimo do herbário Voucher). As flores frescas coletadas *in situ* também estão relacionados a vouchers botânicos. Acrônimos segundo Thiers, continuamente atualizado. 71
- Suplementar 3.** Médias (–) e variâncias (Var) associadas ao desvio da reciprocidade perfeita (inacurácia, IN) entre altura das anteras (Ant) e estigma (Etg) de flores de morfos opostos em espécies de Connaraceae. [n = número amostral; ● = América; ● = África; ● = Ásia; S = S-styled; L = L-styled; M = Med-styled; \bar{X} = altura total das estruturas; CV = coeficiente de variação; IN T = inacurácia total média standardizada; -- = n estatístico insuficiente ou não-amostrado; flor: ☼ = pequena, ☼ = média, ^h = semihomostila/homostila, ♀ = aparentemente feminina, ♂ = funcionalmente masculina; ○ = pistilo rudimentar/não-funcional; △ = estame rudimentar/não-funcional]. 81
- Suplementar 4.** Resultados das comparações entre a altura das anteras de flores do mesmo morfo; e entre anteras e estigmas de flores de morfos diferentes, sistema reprodutivo associado às espécies de Connaraceae. [df = grau de liberdade; ***P < 0.001; **P < 0.01; *P < 0.05; -- = n estatístico insuficiente ou não-amostrado; ns = não significativo após *t*-test (*t*), Mann-Whitney test (U), ANOVA one-way ou Kruskal-Wallis test (H) ($\alpha < 0.05$); ☼ = sistema confirmado também em literatura]. 87
- Suplementar 5.** Resultados dos testes estatísticos entre a distância do estigma e anteras altas e anteras baixas entre os morfos correspondentes, entre táxons de diferentes sistemas reprodutivos de Connaraceae. [média ± desvio padrão; -- = n estatístico insuficiente ou não amostrado; n = flores mensuradas; (grau de liberdade); ***P < 0.001; **P < 0.01; *P < 0.05; ns = não significativo após *t*-test, Mann-Whitney test ou Anova one-way ($\alpha < 0.05$)]. 89

CAPÍTULO 2: Inconstância sexual e floração fiel na dioiccia e desbalanço reprodutivo e floração oportunista na distília: evidências de campo e herbário em Connaraceae

Tabela 1. Descrição da estatística circular para o comportamento reprodutivo da dioica *Connarus suberosus* (branco) e distílica *Rourea induta* (cinza) (Connaraceae), em populações da Savana brasileira, Distrito Federal. A data média de ocorrência do evento fenológico (ângulo médio, μ), sincronia (*r*), teste de Rayleigh (para inferir sazonalidade, $p = 0.05$) e número de observações durante os anos (agosto 2016-2018) da frequência e intensidade reprodutiva estão sumarizados na tabela. Os valores da estatística circular diferem significativamente em *P <

0.05; **P < 0.01, ***P < 0.001; ns = não significativo estatisticamente; d.f. = graus de liberdade; n = tamanho amostral; --- = teste não realizado. Cem indivíduos foram acompanhados (*C. suberosus*: 32 masculinos e 68 femininos e *R. induta*: 39 brevístilos e longístilos). 124

Tabela 2. Resultados da correlação de Spearman (r_s) ($\alpha < 0.05$) entre as fenofases reprodutivas da dioica *Connarus suberosus* e distílica *Rourea induta* (Connaraceae) e variáveis climáticas, em populações da Savana Central, Brasil. Os valores estatísticos diferem significativamente em *P < 0.05; **P < 0.01, ***P < 0.001; ns = não significativo estatisticamente. 126

Suplementar A. Número de flores abertas e frutos formados contabilizados nos picos reprodutivos de *Connarus suberosus* (dioica) e *Rourea induta* (distílica) (Connaraceae), em populações do Distrito Federal, Brasil, entre agosto e novembro de 2017. (-- não realizado). 134

CAPÍTULO 3: Flores brevístilas são masculinas e flores longístilas são femininas em *Connarus suberosus* (Connaraceae): evolução da dioícia a partir da distília?

Tabela 1. Média e (Variância) associadas ao desvio da reciprocidade perfeita (inacurácia) entre a altura das anteras altas (A_1 e A_2) e baixas (B_1 e B_2) e estigma de flores masculinas e femininas, em populações de *Connarus suberosus* (Connaraceae) na Savana brasileira. A distância estigma-antera em cada nível e o teste associado entre morfos também é demonstrada. [CV = coeficiente de variação; n = número de flores amostradas; F = flores femininas; M = flores masculinas; X = média de todas as estruturas sexuais; Ant = antera; Est = estigma; T = inacurácia total média estandardizada em mm²; média ± desvio padrão; ***P < 0.001; **P < 0.01; *P < 0.05; ns = não significativo após t-test ($\alpha < 0.05$)]. 166

Tabela 2. Análises polínicas (média ± desvio padrão) e resultados estatísticos associados entre anteras altas e baixas de flores masculinas e femininas em *Connarus suberosus* (Connaraceae), em populações da Savana brasileira. Resultados significativos após t test, Mann-Whitney test, Kruskal-Wallis test e Anova multi-way estão indicados com asterisco (*). 167

Suplementar 1. Populações de *Connarus suberosus* (Connaraceae) acompanhadas na Savana brasileira para as análises morfométricas (m), esterilidade masculina (p) e feminina (s) e caracterização da frequência dos morfos nas populações, através do teste do Qui-quadrado (χ^2 , $p = 5\%$). (UB = Herbário da Universidade de Brasília). 173

LISTA DE APÊNDICES E ANEXOS

CAPÍTULO 1: Diversidade e funcionalidade de estratégias reprodutivas em Connaraceae, uma família de flores polimórficas

Anexo 1. Foco e escopo do periódico potencial que pretendemos submeter o nosso manuscrito: American Journal of Botany. 92

CAPÍTULO 2: Inconstância sexual e floração fiel na dioiccia e desbalanço reprodutivo e floração oportunista na distilia: evidências de campo e herbário em Connaraceae

Apêndice 1. Aspectos fitofisionômicos de Cerrado *sensu stricto*, nas populações estudadas de *Connarus suberosus* e *Rourea induta* (Connaraceae), no Distrito Federal, Brasil. **a.** Reserva do Centro Olímpico (CO) da Universidade de Brasília (UnB). **b.** Parque Ecológico Dom Bosco (PEDB). **c.** Reserva Ecológica do IBGE (Recor). 136

Apêndice 2. *Connarus suberosus* (Connaraceae), espécie dioica com labilidade sexual, endêmica do Cerrado brasileiro. **a.** Hábito. **b.** Botões florais próximo à antese. **c.** Flores masculinas puras. **d.** Flores masculinas instáveis (funcionalmente hermafroditas). **e-f.** Flores femininas puras e botões próximos à antese. **g.** Flores murchas. **h.** Frutos imaturos em diferentes estágios de desenvolvimento. **i.** Fruto maduro, apto à dispersão. **j.** Sementes negras com ariloide alaranjado. Fotos: Marília Paz (a-c, f-g, i) e Daniel Chaves (j). 137

Apêndice 3. *Rourea induta* (Connaraceae), espécie nativa ocorrente no Cerrado brasileiro. **a.** Hábito. **b.** Botões brancos próximo da antese brevistilo. **c.** Flores longistilas recém-abertas no primeiro dia e flores de segundo dia (**d**). **e.** Flores brevistilas recém-abertas no primeiro dia e flores de segundo dia (**f**). **g.** Flores murchas e secas. **h.** Fruto verde imaturo no início do desenvolvimento. **i.** Fruto maduro apto à dispersão. **j.** Semente com ariloide amarelo. Fotos: Marília Paz (a-b, f-g, i) e Daniel Chaves (j). 138

Anexo 1. Foco e escopo do periódico potencial que pretendemos submeter o nosso manuscrito: Flora. 140

CAPÍTULO 3: Flores brevistilas são masculinas e flores longistilas são femininas em *Connarus suberosus* (Connaraceae): evolução da dioiccia a partir da distilia?

Apêndice 1. Detalhe das flores de *Connarus suberosus* (Connaraceae), uma espécie dioica com instabilidade sexual. **a.** Inflorescência de flores masculinas “puras” e destaque para o pistilo rudimentar e sem desenvolvimento estigmático (**b**, seta). **c.** Inflorescência masculina “instável”, com destaque para estilete e estigma desenvolvidos, tornando a flor hermafrodita (**d**, seta). **e.** Inflorescência feminina. **f.** Flor feminina “pura”: anteras estéreis (seta) e com óvulo (**g**). **h.** Flor feminina “instável”, hermafrodita por exibir anteras e pistilo férteis. As barras de escala representam 1 mm. Fotos: Daniel Chaves (a) e Jair Faria (e). 176

Apêndice 2. Pólen de *Connarus suberosus* (Connaraceae) corados com carmim acético (1%) e visualizados sob microscopia óptica. Grãos de pólen viáveis corados de vermelho (**a-g**); e não-corados (amarelados ou parcialmente corados), considerados não-viáveis (**c, h**). As barras de escala representam 100 µm. 177

Anexo 1. Foco e escopo do periódico potencial que pretendemos submeter o nosso manuscrito: Botanical Journal of the Linnean Society. 179

LISTA DE ABREVIATURAS E SIGLAS

A	Herbarium Arnold Arboretum (Harvard University, Massachusetts, U.S.A.).
ALCB	Herbário Alexandre Leal Costa (Universidade Federal da Bahia, Bahia, Brasil).
BHCB	Herbário do Instituto de Ciências Biológicas da Universidade Federal de Minas Gerais (Universidade Federal de Minas Gerais, Minas Gerais, Brasil).
BOTU	Herbário Irina Delanova Gemtchujnicov (Universidade Estadual Paulista - Botucatu, São Paulo, Brasil).
CEN	Herbário da Embrapa Recursos Genéticos e Biotecnologia (Embrapa Recursos Genéticos e Biotecnologia, Distrito Federal, Brasil).
CO	Reserva Ecológica do Centro Olímpico da Universidade de Brasília (Distrito Federal, Brasil).
COR	Herbário da Universidade Federal de Mato Grosso do Sul (Universidade Federal de Mato Grosso do Sul – <i>Campus</i> do Pantanal, Mato Grosso do Sul, Brasil).
CESJ	Herbário Leopoldo Krieger (Universidade Federal de Juiz de Fora, Minas Gerais, Brasil).
CVRD	Herbário CVRD (Reserva Natural Vale, Espírito Santo, Brasil).
DIAM	Herbário DIAM (Universidade Federal dos Vales do Jequitinhonha e Mucuri, Minas Gerais, Brasil).
EAFM	Herbário do Instituto Federal de Educação, Ciência e Tecnologia do Amazonas, Campus Manaus-Zona Leste (Instituto Federal de Educação, Ciência e Tecnologia do Amazonas, Amazonas, Brasil).
ESA	Escola Superior de Agricultura Luiz de Queiroz (Universidade de São Paulo, São Paulo, Brasil).
F	Herbarium Botany Department Field Museum of Natural History (Field Museum of Natural History, Illinois, U.S.A.).
FURB	Herbário Dr. Roberto Miguel Klein (Universidade Regional de Blumenau, Santa Catarina, Brasil).
GH	Herbaria Harvard University (Harvard University, Massachusetts, U.S.A.).
HCF	Herbário da Universidade Tecnológica Federal do Paraná (Universidade Tecnológica Federal do Paraná - Campo Mourão, Paraná, Brasil).
HDJF	Herbário Dendrológico Jeanine Felfili (Universidade Federal dos Vales do Jequitinhonha e Mucuri, Minas Gerais, Brasil).
HEPH	Herbário Ezechias Paulo Heringer (Jardim Botânico de Brasília, Distrito Federal, Brasil).
HJ	Herbário Jataiense (Universidade Federal de Goiás – Regional Jataí, Goiás, Brasil).
HPUC	Herbário do Museu de Ciências Naturais da PUC-Minas (Pontifícia Universidade Católica de Minas Gerais, Minas Gerais, Brasil).

HRCB	Herbário Rioclarense (Universidade Estadual Paulista Júlio de Mesquita Filho, São Paulo, Brasil).
HST	Herbário Sérgio Tavares (Universidade Federal Rural de Pernambuco, Pernambuco, Brasil).
HUCS	Herbário da Universidade de Caxias do Sul (Universidade de Caxias do Sul, Rio Grande do Sul, Brasil).
HUEFS	Herbário da Universidade Estadual de Feira de Santana (Universidade Estadual de Feira de Santana, Bahia, Brasil).
HUEG	Herbário da Universidade Estadual de Goiás - <i>Campus</i> Henrique Santilo (Universidade Estadual de Goiás, Goiás, Brasil).
HUFU	Herbário Uberlandense (Universidade Federal de Uberlândia, Minas Gerais, Brasil).
HVASF	Herbário Vale do São Francisco (Universidade Federal do Vale do São Francisco, Pernambuco, Brasil).
IAC	Herbário Fanerogâmico e Criptogâmico do Instituto Agrônomo (Instituto Agrônomo de Campinas, São Paulo, Brasil).
IAN	Herbário da Embrapa Amazônia Oriental (Embrapa Amazônia Oriental, Pará, Brasil).
IBGE	Herbário da Reserva Ecológica do IBGE (Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística, Distrito Federal, Brasil).
ICN	Herbário do Instituto de Ciências Naturais Universidade Federal do Rio Grande do Sul (Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, Brasil).
INPA	Herbário INPA (Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia, Amazonas, Brasil).
EEJBB	Estação Ecológica do Jardim Botânico de Brasília (Distrito Federal, Brasil).
MAR	Herbário do Maranhão (Universidade Federal do Maranhão, Maranhão, Brasil).
MBML	Herbário do Instituto Nacional da Mata Atlântica (Museu de Biologia Prof. Mello Leitão, Espírito Santo, Brasil).
MFS	Herbário Profa. Dra. Marlene Freitas da Silva (Universidade do Estado do Pará, Pará, Brasil).
MG	Herbário Museu Paraense Emílio (Museu Paraense Emílio Goeldi, Pará, Brasil).
MO	Herbarium Missouri Botanical Garden (Missouri Botanical Garden, Missouri, U.S.A.).
MOSS	Herbário Dárdano de Andrade Lima (Universidade Federal Rural do Semiárido, Rio Grande do Norte, Brasil).
NY	Herbarium The New York Botanical Garden (New York Botanical Garden, New York, U.S.A.).
PEDB	Parque Ecológico Dom Bosco (Distrito Federal, Brasil).
PMSP	Herbário Municipal de São Paulo (Prefeitura do Município de São Paulo, São Paulo, Brasil).

R	Herbário do Museu Nacional do Rio de Janeiro (Museu Nacional, Rio de Janeiro, Brasil).
RB	Jardim Botânico do Rio de Janeiro (Jardim Botânico do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro, Brasil).
Recor	Reserva Ecológica do IBGE (Distrito Federal, Brasil).
RPPN	Reserva Particular do Patrimônio Natural.
SP	Herbário Maria Eneyda P. K. Fidalgo (Instituto de Botânica de São Paulo, São Paulo, Brasil).
SPSF	Herbário Dom Bento José Pickel (Instituto Florestal do Estado de São Paulo, São Paulo, Brasil).
TEPB	Herbário Graziela Barroso (Universidade Federal do Piauí, Piauí, Brasil).
UB	Herbário da Universidade de Brasília (Universidade de Brasília, Distrito Federal, Brasil).
UEC	Herbário da Universidade Estadual de Campinas (Universidade Estadual de Campinas, São Paulo, Brasil).
UFG	Herbário da Universidade Federal de Goiás (Universidade Federal de Goiás, Goiás, Brasil).
USZ	Herbario del Oriente Boliviano (Museo de Historia Natural Noel Kempff Mercado - Universidad Autónoma Gabriel René Moreno, Santa Cruz, Bolívia).
VIÉS	Universidade Federal do Espírito Santo (Universidade Federal do Espírito Santo, Espírito Santo, Brasil).

RESUMO GERAL

As alterações na morfologia floral, os sistemas de incompatibilidade e o comportamento de polinizadores são influenciados na evolução dos sistemas reprodutivos das angiospermas. A interpretação da funcionalidade da variação do sexo ou da forma das flores de uma mesma espécie (polimorfismo) têm colaborado para a compreensão da história evolutiva e diversidade reprodutiva das angiospermas. Connaraceae é uma família onde todos os seus representantes exibem diversas estratégias reprodutivas, desde espécies dioicas (polimorfismo sexual) a hermafroditas heterostílicas (polimorfismo floral), porém pouco se sabe a respeito do tema. Nesta tese, as estratégias reprodutivas presentes na família foram investigadas com foco nos efeitos da seleção sexual sobre a evolução da biologia reprodutiva da família. Para tal, flores herborizadas e frescas de muitas espécies foram mensuradas, e as variações em altura dos dois verticilos de estames e dos pistilos nos morfos florais foram considerados nas análises. Complementarmente, populações das Connaraceae mais comuns da Savana Central do Brasil: *Connarus suberosus* e *Rourea induta* também foram acompanhadas. A tese consiste em três capítulos que abordam: 1) funcionalidade dos órgãos sexuais e a hercogamia recíproca entre flores de morfos diferentes em espécies de Connaraceae distribuídas globalmente; 2) investimento reprodutivo e vegetativo entre morfos de *Connarus suberosus* e *Rourea induta*; e 3) esterilidade masculina e feminina em *Connarus suberosus*, uma espécie endêmica da Savana brasileira. Incluindo dados de campo e herbário, sistemas e comportamentos reprodutivos inéditos são propostos na família. Os resultados dos capítulos evidenciam que os polimorfismos florais ocorrem em todos os táxons, com reciprocidade desbalanceada entre órgãos altos, baixos e médios e refletem a especialização sexual entre indivíduos que desempenham funções diferenciadas nas espécies. O dimorfismo sexual ocorrente na família está relacionado à esterilidade de pistilos e estames baixos. Por fim, os dados destacam que as duas Connaraceae mais comuns na Savana exibem estratégias diferenciadas de floração e respondem distintamente à influência das variáveis climáticas. Os dados são discutidos a partir de uma perspectiva morfológica, ecológica e evolutiva e contribuem para a compreensão da evolução dos sistemas reprodutivos em outros grupos de plantas polimórficas.

Palavras-chave: dioicia, dois verticilos de estames, hercogamia recíproca, heterostilia, reciprocidade.

GENERAL ABSTRACT

Floral morphological changes, incompatibility systems and pollinator behavior are key traits to the evolution of reproductive systems in angiosperms. Analyzing function in the variation of sexual systems and floral morphology within a species (polymorphic species) collaborates for understanding the evolutionary history and reproductive diversity among angiosperms. Connaraceae presents in which all its representatives exhibit different reproductive strategies, from dioecious (sexual polymorphic) to hermaphroditic with heterostyly (floral polymorphic) species, still little investigated. In the present thesis, the reproductive strategies in this family were investigated with focus on the effects of sexual selection on the reproductive biology evolution. To this end, herborized and fresh flowers of many species were measured and the two whorls of stamens and pistils were considered in the analyses. In addition, populations of the most common Connaraceae in the central savanna of Brazil: *Connarus suberosus* and *Rourea induta* were also monitored. The thesis consists in three chapters focusing on: 1) functionality of sexual organs and reciprocal herkogamy among flowers of different morphs in globally distributed Connaraceae species; 2) reproductive and vegetative investment between different morphs in *Connarus suberosus* e *Rourea induta*; 3) female and male sterility in *Connarus suberosus*, an endemic species from Brazilian savanna. Including the study of herbaria material and fieldwork, new reproductive systems and behaviors are proposed to the family. The results of the chapters highlight that floral polymorphisms occur in all taxa, although with unbalanced occurrence of low, medium and high organs, related to the sexual specialization among individuals that plays different functions in the species. The sexual dimorphism occurring within the family is related to the sterility of pistils and stamens lows. Finally, the two most common Connaraceae in the savanna exhibit different flowering strategies and distinctly respond to the influence of climatic variables. The data are discussed from a morphological, ecological and evolutive perspective contributing to the comprehension of evolution of reproductive systems in other polymorphic plant groups.

Keywords: dioecy, heterostyly, reciprocal herkogamy, reciprocity, two whorls stamens.

SUMÁRIO

INTRODUÇÃO GERAL	22
Estrutura da tese	28
Referências	28
CAPÍTULO 1: Diversidade e funcionalidade de estratégias reprodutivas em Connaraceae, uma família de flores polimórficas.	35
Resumo	36
Introdução	37
Material e métodos	40
Resultados	45
Discussão	47
Conclusão	54
Literatura citada	55
Material Suplementar	70
Anexo	91
CAPÍTULO 2: Inconstância sexual e floração fiel na dioiccia e desbalanço reprodutivo e floração oportunista na distília: evidências de campo e herbário em Connaraceae	94
Resumo	96
Introdução	97
Material e métodos	99
Resultados	104
Discussão	107
Conclusão	113
Lista de referências	114
Material Suplementar	133
Apêndice	135
Anexo	139
CAPÍTULO 3: Flores brevistilas são masculinas e flores longistilas são femininas em <i>Connarus suberosus</i> (Connaraceae): evolução da dioiccia a partir da distília?	141
Resumo	143

Introdução	144
Material e métodos	146
Resultados	150
Discussão	151
Conclusão	158
Referências bibliográficas	159
Material Suplementar.....	172
Apêndice	175
Anexo	178
CONSIDERAÇÕES GERAIS	181
LISTA NUMÉRICA DE TÁXONS	183
ÍNDICE DE NOMES CIENTÍFICOS	186

Página intencionalmente deixada em branco.



INTRODUÇÃO GERAL



As flores são os órgãos reprodutivos das angiospermas, grupo vegetal mais diverso que representa cerca de 90% das plantas atuais. O surgimento da flor como uma “novidade evolutiva”, associada à sua grande diversidade morfológica e reprodutiva são consideradas fundamentais ao êxito evolutivo deste grupo (Sauquet et al. 2017). Dada a sua importância, a flor é um dos principais elementos que define o posicionamento sistemático das espécies nas angiospermas. Por isso, variações no sexo ou na forma de flores de uma mesma espécie (polimorfismo) instigou, desde cedo, botânicos e naturalistas às primeiras observações acerca da morfologia e reprodução de plantas polimórficas (Darwin 1877; Barrett 2010). Nas angiospermas, a bissexualidade das flores é considerada um caráter ancestral, com a unisexualidade surgindo numerosas vezes, independentemente, ao longo do tempo evolutivo (Sauquet et al. 2017). Dessa maneira, o estudo da diversidade de polimorfismos sexuais, como a dioicia (plantas masculinas e femininas) e suas variações [androdioicia (plantas masculinas e hermafroditas); ginodioicia (plantas femininas e hermafroditas)]; e florais, como a heterostilia (plantas com variações recíprocas na altura de anteras e estigma) (Cardoso et al. 2018), têm colaborado para a compreensão da história evolutiva e diversidade das angiospermas (Barrett 2002; de Vos et al. 2014a; Olito and Connallon 2019).

A heterostilia é o polimorfismo floral mais comum. A partir de um controle genético, as populações podem exibir dois (distilia) ou três (tristilia) tipos de flores. Cada tipo floral exibe separação espacial de estames e pistilos na mesma flor (hercogamia), e variação recíproca no posicionamento dos estames e pistilos correspondentes entre flores de tipos opostos (e.g. os estames curtos de um tipo de flor é correspondente ao pistilo curto de outro tipo de flor; estames longos de um tipo de flor correspondente ao pistilo longo de flor de outro tipo). A variação recíproca dos órgãos sexuais correspondente entre flores opostas chamamos de hercogamia recíproca (HR). Na distilia, flores brevistilas exibem pistilos curtos e estames longos e, opostamente, flores longistilas apresentam pistilos longos e estames curtos. Ao passo que na tristilia, os estames estão dispostos em dois verticilos de comprimentos desiguais para que haja reciprocidade entre os morfos. Nestes sistemas, além das flores brevistilas e longistilas, ocorre a presença do morfo medistilo, com pistilo de comprimento intermediário entre os estames (Barrett 1992a). Além da HR, a heterostilia também é associada a um sistema fisiológico de autoincompatibilidade (SI). Neste mecanismo, a compatibilidade genética é manifestada entre grãos de pólen que se encontram no mesmo nível de altura do estigma, o que configura um sistema de incompatibilidade auto e entre flores do morfo (intramorfo) (Ganders 1979). Deste modo, a compatibilidade

genética é dependente do fluxo polínico entre flores de morfos opostos (intermorfo) (e.g. pólen brevistilo vs. estigma longistilo / pólen longistilo vs. estigma brevistilo), o equilíbrio na frequência dos morfos é esperada e necessária na população (isopletia) (Barrett 1992a).

A HR possibilita que anteras e estigmas posicionados em alturas semelhantes e recíprocos nas flores aumentem a precisão da transferência do pólen cruzado entre os morfos florais, desde que ambos os órgãos sexuais contatem partes similares do polinizador. Darwin (1877) forneceu essa primeira interpretação funcional acerca do significado adaptativo da heterostilia, para a promoção da polinização cruzada em seu trabalho pioneiro “*The different forms of flowers on plants of the same species*”, e sugeriu os possíveis caminhos evolutivos da distilia. Desde então, investigações morfofisiológicas, genéticas, ecológicas e evolutivas vêm sendo realizadas, inspiradas nessas observações iniciais (Charlesworth and Charlesworth 1979; Ganders 1979; Barrett 1990; Barrett 1992b; Lloyd and Webb 1992; Weller 2009; Barrett 2010; Cohen 2010). A heterostilia surgiu diversas vezes ao longo do tempo evolutivo independentemente em diversas linhagens não-relacionadas, associada à promoção da polinização cruzada e ao incremento do fluxo gênico nas plantas (Barrett and Shore 2008). A distilia é reportada em 28 famílias de angiospermas e em apenas sete há o registro da ocorrência simultânea da tristilia (Naiki 2012 – famílias atualizadas com o APG IV 2016).

Em muitas famílias e gêneros botânicos, a heterostilia é restrita a um pequeno número de espécies (e.g. Lamiaceae e Polemoniaceae) contrastando com outras famílias em que a heterostilia é representada por centenas de espécies (e.g. Primulaceae, Oxalidaceae e, principalmente Rubiaceae). Bem representada em grupos com flores tubulares (Barrett et al. 2000), as origens e contrastes evolutivos do sucesso da heterostilia entre as famílias botânicas vem sendo elucidado aos poucos, através de investigações acerca da história de vida e filogenética desses grupos (e.g. Barrett 2002; Naiki 2012; de Vos et al. 2014a; Hobza et al. 2018; Zhong et al. 2019). Muitas hipóteses tentam elucidar a origem e evolução convergente incontestavelmente polifilética da heterostilia. Embora os modelos teóricos propostos tenham sido desenvolvidos a partir das ideias iniciais de Darwin (1877), as teorias modernas e hipóteses de Charlesworth and Charlesworth (1979) e Lloyd and Webb (1992) são as mais notórias e discutidas na literatura específica, a partir da proposição de caminhos evolutivos distintos.

No primeiro modelo, Charlesworth and Charlesworth (1979) propuseram uma flor ancestral homostila (flor com órgãos sexuais de comprimento iguais) com depressão

endogâmica. Mutações sucessivas relacionadas ao mecanismo de reconhecimento do pólen-estigma resultaria em um SI como uma barreira à endogamia (causada pela autopolinização e polinização entre flores do mesmo tipo). Ao mesmo tempo que também direcionaria a compatibilidade genética apenas entre cruzamento de flores de morfos opostos. Após o estabelecimento primário da incompatibilidade, o posterior surgimento da HR ajustaria morfológicamente o fluxo de pólen através de mutações no comprimento dos estames e dos estigmas, que em conjunto atuariam na otimização da eficiência da polinização cruzada por polinizadores.

De maneira oposta, no modelo teórico evolutivo mais aceito, Lloyd and Webb (1992) postulam que os aspectos morfológicos da heterostilia (HR) antecederam os fisiológicos (SI). Nesta hipótese, os autores (1992) postulam que as flores ancestrais provavelmente exibiam separação espacial entre as partes férteis do tipo hercogamia de aproximação (com estigmas acima das anteras). Mutações teriam promovido variações no comprimento dos estiletos, originando indivíduos de flores com estiletos curtos e longos na população (dimorfismo estilar). E por consequência, o fluxo de pólen cruzado entre estas flores seria maximizado pela atuação dos polinizadores. Outras mutações estariam associadas agora na variação do comprimento dos estames, e o posterior surgimento do SI promoveria a eficiência do sistema heteromórfico. Ambos os modelos teóricos não são opostos, mas divergem na sequência de eventos ocorrentes na flor ancestral da heterostilia, sobretudo no que se refere ao surgimento do SI, se anterior ou posterior à HR. No entanto, ambas as teorias associam que o sucesso do cruzamento heteromórfico (entre flores de morfos distintos) é assegurado pela atuação em conjunto da HR e do SI, e em adição ao equilíbrio de frequência dos morfos postulam as premissas heterostílicas (Barrett 1992).

Por isso, alterações na morfologia, sistemas de incompatibilidade e comportamento de polinizadores estão intimamente associados às mudanças evolutivas de sistemas reprodutivos. A diminuição ou perda da reciprocidade entre flores heterostílicas, e razões desequilibradas na ocorrência dos morfos podem diminuir o fluxo simétrico de pólen coespecífico cruzado e comprometer o sucesso reprodutivo na população (Weller 1992, Barrett 1998, Barrett and Shore 2008). Assim como, alterações no reconhecimento e compatibilidade do estigma-pólen podem incrementar as taxas de autogamia nas plantas, mutações genéticas podem resultar em esterilidade sexual (parcial ou total) de um morfo (Li and Johnston 2010; de Vos et al. 2012; de Vos et al. 2014b). Por fim, a escassez, ausência ou mudança de polinizadores podem alterar o direcionamento no fluxo de pólen e provocar

mudanças no sistema reprodutivo (Charlesworth 2002; Pérez et al. 2004; Del-Carlo and Buzato 2006; Hernández and Ornelas 2007; Carlson et al. 2008; Pérez-Barrales et al. 2010).

A evolução da distília a partir da tristília é frequentemente associada à perda da proporção equilibrada entre os morfos, e está muito bem documentada na literatura (Weller 1992; Eckert and Mavraganis 1996; Barrett 1998; Barrett and Shore 2008; McDill et al. 2009; Pérez-Barrales et al. 2010; Ferrero et al. 2011; Baena-Díaz et al. 2012). Evolutivamente, a hetostília pode ser uma das vias evolutivas até a homostília a partir de alterações fisiológicas no SI, incrementando a auto e polinização entre flores do mesmo tipo em detrimento da polinização cruzada entre flores de morfo oposto (Truyens et al. 2005; Carlson et al. 2008; Sakai and Wright 2008; Ferrero et al. 2009; Tippery and Les 2011; Wu et al. 2017). Ou ainda, a heterostília pode preceder a dioícia (flores masculinas e femininas em indivíduos distintos), a partir de mutações em direção à especialização sexual. A esterilidade de uma das funções sexuais na flor pode reduzir a aptidão reprodutiva em um dos morfos florais, e dirigir populações hermafroditas à dioícia (Charlesworth and Charlesworth 1978; Beach and Bawa 1980; Olito and Connallon 2019).

Embora haja numerosos casos de “quebra” da heterostília, existem poucos exemplos na literatura que reportem a reversão desse caráter na linhagem (McDill et al. 2009, Barrett 2013). O grande conhecimento acumulado a partir da popularização dos estudos filogenéticos em muitos grupos de angiospermas, também indicam que a heterostília surgiu múltiplas vezes dentro da mesma família (e.g. Primulaceae, Mast et al. 2001, 2006); e até diversas vezes em um mesmo gênero, como em: *Linum* (Linnaceae, McDill et al. 2009); *Lithodora* (Boraginaceae, Ferrero et al. 2009); *Lithospermum* (Boraginaceae, Cohen 2011); *Narcissus* (Amaryllidaceae, Graham and Barrett 2004); *Oxalis* (Oxalidaceae, Weller et al. 2007); *Nymphoides* (Menyanthaceae, Tippery and Les 2011) e *Primula* L. (Primulaceae, Guggisberg et al. 2006; Zhong et al. 2019). Talvez por causa das inúmeras origens evolutivas desse polimorfismo floral, as modificações nos sistemas reprodutivos podem variar, substancialmente entre as famílias, ainda que todas sejam consideradas genericamente “heterostílicas” (Weller 1992).

Dentre as famílias heterostílicas, Connaraceae é a mais diversa em sistemas reprodutivos (até o momento são registradas oito). Com dez estames alternando de tamanho (cinco altos e cinco baixos), flores de Connaraceae também podem exibir órgãos sexuais estéreis ou não-funcionais, o que torna a heterostília mais complexa (Lemmens 1989a). A distília, homostília, semihomostília, monomorfismo (apenas um morfo floral na população)

e dioícia registrados no grupo foram considerados estágios da evolução hipotética da tristília na família. Para o autor (1989a,b), a heterostília em Connaraceae teria evoluído de duas maneiras, uma em direção à homostília nos gêneros com cinco carpelos e outra na direção da dioícia para os gêneros com apenas um carpelo, sendo a tristília o caráter ancestral na família. Baseado em nossas observações, é possível que algumas espécies de Connaraceae de fato funcionem como dioicas, mesmo quando as flores são morfologicamente bissexuadas (Capítulo 1, 3 desta tese). Contudo, Connaraceae ainda é um grupo pouco conhecido, especialmente na região neotropical. Os sistemas reprodutivos conhecidos para a família foram baseados em cerca de vinte espécies quase que exclusivamente africanas (Baker 1962; Lemmens 1989a) e apenas uma espécie neotropical *Rourea induta* Planch. (Lenza et al. 2008; Rodrigues et al. 2014).

O reconhecimento das variações florais em espécies polimórficas pode ser elucidativo na delimitação e reconhecimento dos táxons, ainda que estas não sejam consideradas na maioria dos tratamentos taxonômicos. Por isso, em vários momentos do histórico taxonômico da família, variações de tamanho, forma, pilosidade e demais características polimórficas dos morfos foram interpretadas como pertencentes a espécies distintas (Schellenberg 1938; Forero 1983; Milhomens and Proença 2002). Em alguns táxons, a carência de descrição de flores impossibilita a classificação do sistema reprodutivo, necessitando de descrições atualizadas, sobretudo quando consideramos que a revisão mais recente do grupo remonta a década de 80 (Leenhouts 1958; Keraudren 1958; Forero 1976, 1983; Breteler 1989), fator complicador em estudos morfológicos e reprodutivos.

Connaraceae tem distribuição pantropical (ca. 200 spp. e 12 gêneros) (Lemmens et al. 2004), associadas a ambientes florestais e savânicos os seus representantes são pouco coletados e estudados, sobretudo por serem espécies lenhosas, em sua maioria árvores e lianas. Muitas espécies apresentam, comprovadamente, potencial médico-farmacológico, e uso popular em muitas comunidades tradicionais (He et al. 2006; Akindele et al. 2010; Abidemi et al. 2010, 2011; Kalegari et al. 2014a,b; Adisa and Olorunsogo 2013; Ishola et al. 2016; Konkon et al. 2017). O Neotrópico é considerado o centro de diversidade da família (Forero 1983). O Brasil abriga 66% das espécies listadas para o Neotrópico (ca. de 110), com maior riqueza nas Florestas Amazônica e Atlântica (Secco and Forero 2014; Flora do Brasil 2020 em construção). Neste cenário, a diversidade dos sistemas reprodutivos, em conjunto com os polimorfismos florais proporciona uma excelente oportunidade para a investigação da funcionalidade reprodutiva, variações morfológicas e requerimentos de

polinização sob aspectos morfofisiocológicos, subsidiando informações para estudos futuros com inferências ecológicas, moleculares e filogenéticas.

Estruturação da tese

A tese foi desenvolvida em capítulos independentes, com o objetivo de compreender as variações florais e a funcionalidade do sistema reprodutivo de *taxa* de Connaraceae. Somente para as espécies mais abundantes da família na Savana Central do Brasil (*Connarus suberosus* e *Rourea induta*, Forero 1983) foram realizados experimentos *in loco*. Para cada capítulo, informações adicionais são apresentadas na seção material suplementar e pretendem acompanhar os manuscritos na submissão dos periódicos alvos. Os apêndices e anexos contemplam somente a estrutura da tese. Detalhadamente, os capítulos têm como principais objetivos:

CAPÍTULO 1 – *Diversidade e funcionalidade de estratégias reprodutivas em Connaraceae, uma família de flores polimórficas* – Flores herborizadas e frescas de espécies distribuídas globalmente foram mensuradas e a reciprocidade entre os morfos correspondentes foi estimada para a categorização dos sistemas reprodutivos ocorrentes na família.

CAPÍTULO 2 – *Inconstância sexual e floração fiel na dioiccia e desbalanço reprodutivo e floração oportunista na distilia: evidências de campo e herbário em Connaraceae* – O comportamento fenológico reprodutivo de *Connarus suberosus* e *Rourea induta* a partir de registros de herbário e campo é investigado para avaliar o investimento reprodutivo e vegetativo e o efeito da seleção sexual nestas espécies savânicas.

CAPÍTULO 3 – *Flores brevistilas são masculinas e flores longistilas são femininas em Connarus suberosus (Connaraceae): evolução da dioiccia a partir da distilia?* – A morfologia e a funcionalidade dos órgãos reprodutivos de *Connarus suberosus* são investigadas para testar a hipótese de dimorfismo sexual a partir do dimorfismo floral nesta espécie endêmica da Savana brasileira.

Referências

Abidemi JA, Kenneth OE, Chidozie CA, Olufunmilayo OA (2010) Hepatoprotective and in vivo antioxidant effects of *Byrsocarpus coccineus* Schum. and Thonn. (Connaraceae). J. Ethnopharmacol. 129: 46–52. doi: 10.1016/j.jep.2010.02.024

- Abidemi JA, Erika AE, Jason CK, Olufunmilayo OA, Chen L, Hendrik L, Margaret OJ (2011) Biological effects of *Byrsocarpus coccineus* in vitro. *Pharm. Biol.* 49: 152-160. doi: 10.3109/13880209.2010.504967
- Adisa RA, Olorunsogo OO (2013) Robustaside B and para-hydroxyphenol: Phenolic and antioxidant compounds purified from *Cnestis ferruginea* D.C induced membrane permeability transition in rat liver mitochondria. *Mol Med Rep* 8: 1493-1498. doi: 10.3892/mmr.2013.1674
- APG IV (2016) An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants. APG IV. *Bot. J. Linn. Soc.* 181: 1–20. doi: 10.1111/j.1095-8339.2009.00996.x
- Baena-Díaz F, Fornoni J, Sosenski P, Molina-Freaner FE, Weller SG, Pérez-Ishiwara R, Domínguez CA (2012) Changes in reciprocal herkogamy during the tristily–distily transition in *Oxalis alpina* increase efficiency in pollen transfer. *J. Evol. Biol.* 25: 574–583. doi: 10.1111/j.1420-9101.2012.02455.x
- Baker HG (1962) Heterostyly in the Connaraceae with Special Reference to *Byrsocarpus coccineus*. *Botanical Gazette* 123: 206-212. doi: doi.org/10.1086/336151
- Baker HG (1966) The evolution, functioning and breakdown of heteromorphic incompatibility systems. 1. The Plumbaginaceae. *Evolution* 20: 349-368. doi: 10.1111/j.1558-5646.1966.tb03371.x
- Barrett SCH (1990) The evolution and adaptive significance of heterostyly. *Ecol Evol.* 5: 144–148. doi: 10.1016/0169-5347(90)90220-8
- Barrett SCH (ed) (1992a) *Evolution and function of heterostyly*. Springer-Verlag, Berlin.
- Barrett SCH (1992b) Heterostylous genetic polymorphisms: model systems for evolutionary analysis. In: Barrett SCH (ed) *Evolution and function of heterostyly*, Springer-Verlag, Berlin, pp 1–29.
- Barrett SCH (1998) The evolution of mating strategies in flowering plants. *Trends Plant Sci.* 3: 335-341. doi: 10.1016/S1360-1385(98)01299-0
- Barrett SCH, Jesson LK, Baker AM (2000) The evolution and function of stylar polymorphisms in flowering plants. *Ann. Bot.* 85: 253-265. doi: 10.1006/anbo.1999.1067
- Barrett SCH (2002) The evolution of plant sexual diversity. *Nat. Rev. Genet.* 3: 274–284. doi: 10.1038/nrg776
- Barrett SCH, Shore JS (2008) New insights on heterostyly: comparative biology, ecology and genetics. In: Franklin-Tong VE (ed) *Self-incompatibility in flowering plants – evolution, diversity, and mechanisms*, Springer-Verlag, Berlin, pp 03-32.
- Barrett SCH (2010) Darwin’s legacy: the forms, function and sexual diversity of flowers. *Philos. Trans. R. Soc. Lond. B Biol. Sci.* 365: 351–368. doi: 10.1098/rstb.2009.0212
- Barrett SCH (2013) The evolution of plant reproductive systems: how often are transitions irreversible? *Proc. R. Soc. Lond. B Biol. Sci.* 280: 1-9. doi: 10.1098/rspb.2013.0913
- Beach JH, Bawa KS (1980) Role of pollinators in the evolution of dioecy from distily. *Evolution* 34: 1138-1142. doi: 10.2307/2408294
- Breteler FJ (ed) (1989) *The Connaraceae: a taxonomic study with emphasis on Africa*. Agricultural University Wageningen, The Netherlands.

- Cardoso JCF, Viana ML, Matias R, Furtado MT, Caetano APS, Consolaro H, Brito VLG (2018) Towards a unified terminology for angiosperm reproductive systems. *Acta Bot. Bras.* 32: 329-348. doi: 10.1590/0102-33062018abb0124
- Carlson ML, Gisler SD, Kelso S (2008) The role of reproductive assurance in the arctic: a comparative study of a homostylous and distylous species pair. *Arct. Antarct. Alp. Res.* 40: 39-47. doi: 10.1657/1523-0430(06-080)[CARLSON]2.0.CO;2
- Charlesworth B, Charlesworth D (1978) A model for the evolution of dioecy and gynodioecy. *Am. Nat.* 112: 975-997. doi: 10.1111/j.1558-5646.1978.tb01107.x
- Charlesworth D, Charlesworth B (1979) A model for the evolution of distyly. *Am. Nat.* 114: 467-498. doi: 10.1086/283496
- Charlesworth D (2002) What maintains male-sterility factors in plant populations? *Heredity* 89: 408-409. doi: 10.1038/sj.hdy.6800193
- Cohen JI (2010) “A case to which no parallel exists”: The influence of Darwin’s different forms of flowers. *Am. J. Bot.* 97: 701-716. doi: 10.3732/ajb.0900395
- Cohen JI (2011) A phylogenetic analysis of morphological and molecular characters of *Lithospermum* L. (Boraginaceae) and related taxa: evolutionary relationships and character evolution. *Cladistics* 27: 559 – 580. doi: 10.1111/j.1096-0031.2011.00352.x
- Darwin C (1877) The different forms of flowers on plants of the same species. John Murray, London. doi: 10.1017/CBO9780511731419
- Del-Carlo S, Buzato S (2006) Male sterility and reproductive output in distylous *Erythroxylum suberosum* (Erythroxylaceae). *Biol. J. Linn. Soc.* 88: 465-474. doi: 10.1111/j.1095-8312.2006.00634.x
- Eckert CG, Mavraganis K (1996) Evolutionary consequences of extensive morph loss in tristylous *Decodon verticillatus* (Lythraceae): a shift from tristyly to distyly? *Am. J. Bot.* 83: 1024-1032. doi: 10.2307/2445991
- Ferrero V, Arroyo J, Vargas, P, Thompson JD, Navarro L (2009) Evolutionary transitions of style polymorphisms in *Lithodora* (Boraginaceae). *Perspect. Plant Ecol. Syst.* 11: 111-125. doi: 10.1016/j.ppees.2009.01.004
- Ferrero V, Chapela I, Arroyo J, Navarro L (2011) Reciprocal style polymorphisms are not easily categorised: the case of heterostyly in *Lithodora* and *Glandora* (Boraginaceae). *Plant Biol.* 13: 7-18. doi: 10.1111/j.1438-8677.2009.00307.x
- Flora do Brasil 2020 under construction. Jardim Botânico do Rio de Janeiro. <http://floradobrasil.jbrj.gov.br/>. Accessed 05 November 2017.
- Forero E (1976) A revision of american species of *Rourea* subg. *Rourea* (Connaraceae). *Mem. N. Y. Bot. Gard.* 26: 1-119.
- Forero E (1983) Connaraceae. *Flora Neotropica* 36: 1-207.
- Ganders FR (1979) The biology of heterostyly. *New Zeal. J. Bot.* 17: 607-635. doi: 10.1080/0028825X.1979.10432574
- Graham SW, Barrett SCH (2004) Phylogenetic reconstruction of the evolution of stylar polymorphisms in *Narcissus* (Amaryllidaceae). *Am. J. Bot.* 91: 1007-1021. doi: 10.3732/ajb.91.7.1007

- Guggisberg A, Mansion G, Kelso S, Conti E (2006) Evolution of biogeographic patterns, ploidy levels, and breeding systems in a diploid–polyploid species complex of *Primula*. *New Phytol.* 171: 617–632. doi: 10.1111/j.1469-8137.2006.01722.x
- He Z-D, Ma C-Y, Tan GT, Sydara K, Tamez P, Southavong B, Bouamanivong S, Soejarto DD, Pezzuto JM, Fong HHS, Zhang H-J (2006) Rourinoside and rouremin, antimalarial constituents from *Rourea minor*. *Phytochemistry* 67: 1378–1384. doi: 10.1016/j.phytochem.2006.04.012
- Hernández A, Ornelas JF (2007) Development of distylous flowers and investment of biomass in male and female function in *Palicourea padifolia* (Rubiaceae). *Plant Biol.* 9: 694–704. doi: 10.1055/s-2007-965238
- Hobza R, Hudzieczek V, Kubat Z, Cegan R, Vyskot B, Kejnovsky E, Janousek B (2018) Sex and the flower – developmental aspects of sex chromosome evolution. *Ann. Bot.* 122: 1085–1101. doi: 10.1093/aob/mcy130
- Ishola IO, Akinleye MO, Oduola MD, Adeyemi OO (2016) Roles of monoaminergic, antioxidant defense and neuroendocrine systems in antidepressant-like effect of *Cnestis ferruginea* Vahl ex DC (Connaraceae) in rats. *Biomed. Pharmacother.* 83: 340–348. doi: 10.1016/j.biopha.2016.06.054
- Kalegari M, Cerutti ML, Macedo-Junior SJ, Bobinski F, Miguel MD, Eparvier V, Santos ARS, Stien D, Miguel OG (2014) Chemical composition and antinociceptive effect of aqueous extract from *Rourea induta* Planch. leaves in acute and chronic pain models. *J. Ethnopharmacol.* 153, 801–809. doi: 10.1016/j.jep.2014.03.045
- Kalegari M, Gemin CAB, Araujo-Silva G, Brito NJN, Lopez JA, Tozetto SO, Almeida MG, Miguel MD, Stien D, Miguel OG (2014) Chemical composition, antioxidant activity and hepatoprotective potential of *Rourea induta* Planch. (Connaraceae) against CCl₄-induced liver injury in female rats. *Nutrition* 30: 713–718. doi: 10.1016/j.nut.2013.11.004
- Keraudren M (1958) Connaraceae. In: *Flore de Madagascar et des Comores*, v.97, Muséum national d'Histoire naturelle, Paris.
- Konkon NG, Ouatarra D, Kpan WB, Kouakou TH (2017) Medicinal plants used for treatment of diabetes by traditional practitioners in the markets of Abidjan district in Côte d'Ivoire. *J. Med. Plant Res.* 5: 39–48. doi: 10.1186/1746-4269-9-43
- Leenhouts PW (1958) Connaraceae. In: Van Steenis CGGJ (ed), *Flora Malesiana* 1: 495–591.
- Lemmens RHMJ (1989a) Heterostyly. In: Breteler FJ (ed), *The Connaraceae: a taxonomic study with emphasis on Africa*, cap. 5, Agricultural University Wageningen, The Netherlands, pp 56–72.
- Lemmens RHMJ (1989b) Phylogeny. In: Breteler FJ (ed.), *The Connaraceae: a taxonomic study with emphasis on Africa*, cap. 10, Agricultural University Wageningen, The Netherlands, pp 103–128.
- Lemmens RHMJ, Breteler FJ, Jongkind CCH (2004) Connaraceae. In: Kubitzki K (ed), *The families and genera of vascular plants*, vol. 6, Springer-Verlag, Berlin, pp 74–81.
- Lenza E, Ferreira JN, Consolaro H, Aquino FG (2008) Biologia reprodutiva de *Rourea induta* Planch. (Connaraceae), uma espécie heterostílica de Cerrado do Brasil Central. *Rev. bras. bot.* 31: 389–398. doi:10.1590/S0100-84042008000300003.

- Li P, Johnston MO (2010) Flower development and the evolution of self-fertilization in *Amsinckia*: the role of heterochrony. *Adv. Evol. Biol.* 37:143-168. doi: 10.1007/s11692-010-9091-6
- Lloyd DG, Webb CJ (1992) The evolution of heterostyly. In: Barrett SCH (ed), *Evolution and function of heterostyly*, Springer Verlag, Berlin, pp 151–178. doi: 10.1007/978-3-642-86656-2_6
- Mast AR, Kelso S, Richards AJ, Lang DJ, Feller DMS, Conti E (2001) Phylogenetic relationships in *Primula* L. and related genera (Primulaceae) based on noncoding chloroplast DNA. *Int. J. Plant Sci.* 162: 1381–1400. doi: doi.org/10.1086/323444
- Mast AR, Kelso S, Conti E (2006) Are any primroses (*Primula*) primitively monomorphic? *New Phytol.* 171: 605–616. doi: 10.1111/j.1469-8137.2006.01700.x
- McDill J, Replinger M, Simpson BB, Kadereit JW (2009) The phylogeny of *Linum* subfamily Linoideae, with implications for their systematics, biogeography, and evolution of heterostyly. *Syst. Botany* 34: 386–405. doi: 10.1600/036364409788606244
- Milhomens LC, Proença CB (2002) Sinonimização das variedades de *Connarus suberosus* e *Rourea induta* (Connaraceae). *Bol. herb. Ezechias Paulo Heringer* 9: 5-22.
- Naiki A (2012) Heterostyly and the possibility of its breakdown by polyploidization. *Plant Species Biol.* 27: 3–29. doi: 10.1111/j.1442-1984.2011.00363.x
- Olito C, Connallon T (2019) Sexually antagonistic variation and the evolution of dimorphic sexual systems. *Am Nat.* 193: 1-14. doi: 10.1086/702847
- Pérez R, Vargas P, Arroyo J (2004) Convergent evolution of flower polymorphism in *Narcissus* (Amaryllidaceae). *New Phytol.* 161: 235-252. doi: 10.1046/j.1469-8137.2003.00955.x
- Pérez-Barrales R, Vargas P, Arroyo J (2010) Pollinator shifts and the loss of style polymorphism in *Narcissus papyraceus* (Amaryllidaceae). *J. Evol. Biol.* 23: 1117-1128. doi: 10.1111/j.1420-9101.2010.01988.x
- Rodrigues EB, Silva RM, Sá TFF, Costa CCO (2014) Heterostilia atípica em *Rourea induta* Planch. (Connaraceae) em uma área de Cerrado sentido restrito no Parque Nacional da Chapada dos Veadeiros, Goiás, Brasil. In: Viana BF, Silva FO (orgs.), *Biologia e ecologia da polinização*, EDUFBA, Salvador, 1 ed., v. 3, pp 109-120.
- Schellenberg G (1938) Connaraceae. *Engler, Das Pflanzenreich* 103 (4, 127).
- Sakai S, Wright SJ (2008) Reproductive ecology of 21 coexisting *Psychotria* species (Rubiaceae): heterostyly lost? *Biol. J. Linn. Soc.* 93: 125-134. doi: 10.1111/j.1095-8312.2007.00890.x
- Sauquet H, von Balthazar M, Magallón S, et al (2017) The ancestral flower of angiosperms and its early diversification. *Nat. Commun.* 8: 16047. doi: doi.org/10.1038/ncomms16047
- Secco RS, Forero E (2014) Notes on the occurrence of *Cnestidium* (Connaraceae) in Brazil, with emphasis on the identity of *C. froesii*. *Kew Bull.* 69: 9518. doi: 10.1007/s12225-014-9518-9
- Tippery NP, Les DH (2011) Phylogenetic relationships and morphological evolution in *Nymphoides* (Menyanthaceae). *Syst. Botany* 36: 1101–1113. doi: 10.1600/036364411X605092

- de Vos JM, Keller B, Isham ST, Kelso S, Conti E (2012) Reproductive implications of herkogamy in homostylous primroses: variation during anthesis and reproductive assurance in alpine environments. *Funct. Ecol.* 26: 854-865. doi: 10.1111/j.1365-2435.2012.02016.x
- de Vos JM, Hughes CE, Schneeweiss GM, Moore BR, Conti E (2014a) Heterostyly accelerates diversification via reduced extinction in primroses. *Proc. R. Soc. Lond. B Biol. Sci.* 281: 20140075. doi: 10.1098/rspb.2014.0075
- de Vos JM, Wüest RO, Conti E (2014b) Small and ugly? Phylogenetic analyses of the “selfing syndrome” reveal complex evolutionary fates of monomorphic primrose flowers. *Evolution*. doi:10.1111/evo.12331.1
- Weller SG (1992) Evolutionary modifications of tristylous breeding systems. In: Barrett SCH (ed), *Evolution and function of heterostyly*, Springer-Verlag, Berlin, pp 247–272. doi: 10.1007/978-3-642-86656-2
- Weller SG (2009) The different forms of flowers - what have we learned since Darwin? *Bot. J. Linn. Soc.* 160: 249–261. doi: 10.1111/j.1095-8339.2009.00984.x
- Weller SG, Domínguez CA, Molina-Freaner FE, Fornoni J, Leubhn G (2007) The evolution of distyly from tristyly in populations of *Oxalis alpina* (Oxalidaceae) in the Sky Islands of the Sonoran Desert. *Am. J. Bot.* 94: 972-985. doi: 10.3732/ajb.94.6.972
- Wu L-Y, Wang B, Schoen DJ, Huang S-Q (2017) Transitions from distyly to homostyly are associated with floral evolution in the buckwheat genus (*Fagopyrum*). *Am. J. Bot.* 104: 1232–1240. doi: 10.3732/ajb.1700189
- Zhong Li, Barrett SCH, Wang X-J, Wu Z-K, Sun H-Y, Li D-Z, Wang H, Zhou W (2019) Phylogenomic analysis reveals multiple evolutionary origins of selfing from outcrossing in a lineage of heterostylous plants. *New Phytol in press*. doi: 10.1111/nph.15905

Página intencionalmente deixada em branco.



CAPÍTULO 1

Diversidade e funcionalidade de estratégias reprodutivas em Connaraceae, uma família de flores polimórficas*

* Manuscrito formatado nas normas do periódico American Journal of Botany, a ser submetido após as sugestões da banca avaliadora (Anexo 1).

Imagem: *Connarus erianthus* Benth. ex Baker (Connaraceae): 1. e 5.8. – Flor. 3. Sépala. 4. Pétala. 8. Pistilo. 9. Fruto inteiro e seccionado (9.1).10. Semente. 11. Ariloide. Notar a ausência informações ilustradas que façam alusão às variações morfológicas e dimensionais das flores. Espécie nativa da Floresta Amazônica brasileira. Extraído da Flora Brasiliensis On-line (Centro de Referência em Informação Ambiental, CRIA). Autoria de von Martius (1871), vol. XIV, part. II, fasc. 54, prancha 46, pág. 191. Disponível em: <http://florabrasiliensis.cria.org.br/opus>.

Resumo

- *Premissas do estudo:* A precisão da correspondência entre anteras e estigmas em flores de morfos opostos promove a polinização cruzada em espécies polimórficas. Em flores com dois verticilos de estames desiguais, a correspondência espacial entre os órgãos sexuais pode não ser perfeita, e variar substancialmente entre as espécies, influenciando o sistema reprodutivo.
- *Métodos:* Nós mensuramos estames e pistilos de Connaraceae de 1.094 flores (de 86 espécies distribuídas globalmente e dez gêneros) representando as quatro tribos da família. Nós estimamos a funcionalidade e reciprocidade entre os órgãos sexuais, e caracterizamos os sistemas reprodutivos para a família.
- *Principais resultados:* Sistemas reprodutivos com variações florais e sexuais inéditos foram propostos para a família. Os polimorfismos florais ocorre em toda a família, com a heterostilia e o dimorfismo estilar sendo os mais representativos. As espécies distílicas são mais recíprocas entre si do que as tristílicas, e a reciprocidade entre os órgãos é desbalanceada, e influenciam de maneira diferente no fluxo de pólen. Os polimorfismos sexuais (dioicia e androdioica funcional) são restritos aos gêneros de carpelos solitários.
- *Conclusões:* A maior acurácia entre anteras e estigmas baixos sugere maior efetividade neste fluxo de pólen cruzado entre morfos, e reflete a especialização sexual entre indivíduos que desempenham funções mais masculinas ou femininas nas espécies. O dimorfismo sexual, presente em gêneros de carpelos solitários, está relacionado à esterilidade de órgãos sexuais.

Palavras-chave: androdioicia; dioicia; distilia; dois verticilos de estames; hercogamia recíproca; heterostilia; hermafroditismo; homostilia; inacurácia; tristilia.

INTRODUÇÃO

A diversidade de variações na forma ou sexo de flores de uma mesma espécie (polimorfismos) ilustram a complexidade de possibilidades e combinações florais e sexuais nas plantas. Quando abordados a partir de uma perspectiva funcional e adaptativa sob um cenário evolutivo, os polimorfismos reprodutivos podem contribuir para a compreensão evolutiva dos sistemas reprodutivos nas angiospermas (Lloyd and Webb; 1992a; Barrett et al., 2000; Naiki, 2012; Barrett and Hough, 2013; de Vos et al., 2014a; Zhou et al., 2017; Hobza et al., 2018). As primeiras observações acerca do polimorfismo floral mais comum, a heterostilia, foi realizado por Darwin (1877), o primeiro autor a fornecer a base conceitual dos mecanismos de evolução dos sistemas reprodutivos nas plantas e das adaptações florais associadas à polinização cruzada. O acasalamento não é aleatório em plantas polimórficas. A presença de mais de uma “categoria” de flor (morfo) que difere na morfologia ou no sexo, influenciam a fertilização das espécies que é limitada pela frequência destes morfos e determinantes para a manutenção do polimorfismo e diversidade genética da população (Zhou et al., 2017).

A heterostilia é composta de populações com dois (distilia) ou três (tristilia) morfos que exibem correspondência recíproca no posicionamento das anteras e dos estigmas entre flores de formas opostas (hercogamia recíproca; HR) (Barrett, 1992). A distilia é o tipo mais frequente, com flores de estilete curto e estame longos (brevistilo) e flores de estilete longo e estames curtos (longistilo). A tristilia, além dos dois morfos anteriores, inclui a presença de flores com estilete de comprimento intermediário posicionado entre os estames (medistilo) (Weller, 2009) (ver Figura 1). Funcionalmente, o posicionamento recíproco de órgãos masculinos e femininos atua como um mecanismo floral para a promoção da polinização cruzada mediada por polinizadores (Darwin, 1877). Associado a HR, a ocorrência de um

sistema de incompatibilidade dialélico (SI) geneticamente controlado, impede a autogamia e a fecundação entre flores do mesmo morfo (Ganders, 1979).

A precisão entre os órgãos sexuais correspondentes pode ser, evolutivamente, explicada pela redução do desperdício de pólen e da autointerferência das funções masculinas e femininas dentro da flor (Barrett, 2002), e explicam muito acerca da efetividade do fluxo de pólen cruzado. Por isso, a mensuração da HR e o sentido biológico associado a essa medida é uma das principais abordagens para a interpretação da funcionalidade da heterostilia (Opedal, 2018). A HR pode variar entre as espécies em virtude do posicionamento espacial dos órgãos (Armbruster et al., 2017), no entanto os altos valores de HR distinguem a heterostilia de outros sistemas florais. A baixa HR (ou ausência dela) sugere outros sistemas florais [e.g. dimorfismo estilar (variação em altura do estigma nas flores, mas não das anteras) e homostilia (flores com órgãos sexuais na mesma altura) (Ferrero et al., 2011)].

A assimetria no fluxo de pólen mediada por polinizadores, aptidões funcionais distintas e mutações de esterilidade são os principais fatores desencadeantes da quebra da heterostilia, e estão intimamente relacionadas a origem de sistemas monomórficos (apenas um morfo na população, incluindo a homostilia), dimórficos estilares (menos frequente) e dioícia funcional, como demonstrada repetidamente na literatura em muitas famílias botânicas: Amaryllidaceae (Baker et al., 2000a,b; Graham and Barrett, 2004; Pérez-Barrales et al., 2006), Boraginaceae (Ferrero et al., 2009a, 2011, 2012), Oxalidaceae (Weller et al., 2007), Polygonaceae (Wu et al., 2017), e Primulaceae (de Vos et al., 2014a,b; Brys and Jacquemyn, 2015; Yuan et al., 2017; Zhou et al., 2017). Na maioria das vezes, a dioícia derivada da heterostilia é realizada por plantas morfologicamente brevistilas com esterilidade feminina que exercem a função masculina, enquanto as plantas aparentemente longistilas com esterilidade polínica exercem a função feminina que conduzem à especialização sexual dos morfos (Bawa, 1980).

A evolução do sistema sexual dioico ainda pode ser representada por outras variações, tais como a gino (plantas femininas e hermafroditas) e androdioicia (plantas masculinas e hermafroditas). Esses sistemas podem ser interpretados como estágios em direção à dioicia completa e também serem funcionalmente dioicos (Pannell, 2002; Pannell and Verdú, 2006; Renner, 2014). No entanto, independente da derivação, o equilíbrio da frequência dos morfos nas populações é mantida por seleção de frequência negativa, resultante de cruzamento desassortivo entre os morfos (Barrett and Hough, 2013). Sobretudo, porque espécies polimórficas têm o seu acasalamento influenciado pela demografia dos seus morfos.

Connaraceae é a família heterostílica com maior variação de sistemas reprodutivos, embora as oito variações reprodutivas tenham sido baseadas em espécies da flora africana (Lemmens, 1989a) (Figura 1). Neste estudo, o autor (1989a) discute a evolução hipotética da tristilia em duas direções: uma direcionada à homostilia (em gêneros de carpelos livres) e a outra rumo a dioicia (em gêneros de carpelo solitário). Connaraceae é um grupo interessante para explorar diversas estratégias reprodutivas dentro de uma única família de plantas onde todos os representantes são polimórficos, porém muito pouco é conhecido.

Aqui, nós investigamos os índices de reciprocidade entre os morfos para ajudar na compreensão da acurácia do cruzamento entre morfos e a própria estabilidade dos sistemas reprodutivos nas espécies. Neste estudo, nós mensuramos as flores e testamos a reciprocidade entre os morfos, como uma medida a variação dos sistemas florais que podem estar associadas as transições evolutivas em Connaraceae. Nós abordamos os seguintes questionamentos: (1) Quais são os sistemas sexuais e florais ocorrentes? Como os sistemas estão distribuídos entre espécies com pistilos 5 e 1-carpelar da família? É provável que as Connaraceae neotropicais sejam tão diversas reprodutivamente quanto às africanas, e que o registro de sistemas sexuais aumente em representantes de carpelos solitários (Lemmens, 1989a); (2) Como a reciprocidade entre morfos varia entre os diferentes sistemas florais? Nós acreditamos que

espécies heterostílicas demonstram maior reciprocidade entre os morfos pela presença da HR não encontrada em outros sistemas florais não-heterostílicos (Barrett, 1992); (3) Estames e pistilos altos, baixos e médios contribuem igualmente para a reciprocidade entre morfos? Nós propomos que os órgãos baixos, mais próximos da base da flor tendem a variar menos em altura do que órgãos mais altos. Nossos dados revelam sistemas reprodutivos inéditos, sobretudo nas espécies neotropicais que não foram estudadas até o momento. Nós discutimos a eficiência do cruzamento heteromórfico e a própria estabilidade dos sistemas com novas ideias acerca da diversidade de estratégias reprodutivas na família.

MATERIAL E MÉTODOS

Grupo de estudo – Connaraceae é uma família pantropical (ca. 13 gêneros e 200 espécies, Lemmens et al., 2004), com possível centro de origem na África ocidental, tendo o Brasil (ca 74% das espécies) como centro de diversidade na região neotropical. A família é subdividida em quatro tribos, duas com gêneros 1-carpelar: i) Connareae (*Burttia*, *Connarus*, *Elliphantus*, *Hemandradenia* e *Vismianthus*) e ii) Jollydoreae (*Jollydora*); e duas com gêneros 5-carpelar: iii) Cnestideae (*Agelaea*, *Bernardinia*, *Cnestidium*, *Cnestis*, *Pseudoconnarus* e *Rourea*); e iv) Manoteae (*Manotes*) (Lemmens et al., 2004). Todos os seus representantes têm hábito lenhoso e ocorrem em florestas tropicais, com algumas espécies em savanas. As flores variam do branco ao creme, são actinomorfas com dez estames dispostos em dois verticilos de comprimento desiguais (cinco altos epissépalos e cinco baixos epipétalos). O gineceu é apocárpico com um ou cinco carpelos, contendo dois óvulos parietais (Forero, 1983). A polinização é realizada por pequenos insetos, especialmente abelhas (Baker, 1962; Lenza et al., 2008). Neste estudo, nós não consideramos as categorias subespécies ou variedades. As consultas às descrições taxonômicas foram realizadas nas principais bibliografias disponíveis

para a família: Keraudren (1958), Leenhouts (1958), Forero (1976), Forero (1983) e Breteler (1989).

Material examinado e amostragem – Nós mensuramos 1.094 flores incluindo representantes de todas as quatro tribos: Cnestidae (n = 641), Connarae (n = 442), Jollydoreae (n = 03) e Manoteae (n = 08), distribuídas em dez gêneros (ca. 1/3 de cada gênero foi amostrado) e 86 espécies. A amostragem corresponde a 83% dos gêneros e 43% do total de espécies reconhecidas para a família. Os gêneros *Rourea* (n = 38 spp.) e *Connarus* (n = 26 spp.) são os maiores da família e juntos representam 74% das espécies selecionadas. As flores de Connaraceae foram coletadas nos seguintes herbários: A, ALCB, BHCB, BOTU, CEN, CESJ, CVRD, DIAM, EAFM, ESA, F, GH, HDJF, HEPH, HJ, HUCS, HUEFS, HUEG, HUFU, HVASF, IAC, IAN, IBGE, ICN, INPA, MBML, MFS, MG, MO, NY, PMSP, R, RB, SP, SPSF, UB, UEC, UFG, USZ e VIES (acrônimos segundo Thiers, continuamente atualizado). Nós revisamos criticamente as determinações específicas de todos os espécimes incluídos neste estudo. Em cada exsicata foram registrados: data de coleta, localidade, número do coletor, hábito, fenologia reprodutiva e fitofisionomia vegetal. Flores frescas de espécies ocorrentes na região Central do Brasil (*Connarus suberosus*, *Rourea chrysomalla* e *R. induta*) complementaram a amostragem. Nós usamos Flora do Brasil 2020 (em construção) para as atualizações taxonômicas das espécies ocorrentes no Brasil, e The Plant List (2019) para as demais espécies. Todos os vouchers botânicos considerados neste estudo estão disponíveis nas informações suplementares S1.

Morfometria floral – Flores herborizadas e frescas foram fixadas em álcool 70% com glicerina 1%, posteriormente dissecadas longitudinalmente e fotografadas com estereomicroscópio Leica Ez4 - Laz Ez® software v 3.4.0. As flores foram mensuradas através de fotografias usando o software ImageJ® 1.49v. O comprimento dos estames altos e baixos foi considerada a partir da base do filete até o ponto médio de inserção da antera; e o

comprimento do pistilo desde a base do ovário até o ápice do estigma. O tamanho das flores seguiu as categorias de Machado and Lopes (2004) a partir das descrições botânicas.

Morfologia e funcionalidade dos órgãos sexuais – A classificação dos morfos florais foi baseada em inspeções visuais, posicionamento espacial de pistilos e estames na flor (adaptações da proposta de Lemmens, 1989a), funcionalidade das estruturas e descrições taxonômicas. Pistilos e estames foram classificados em férteis, rudimentares ou não-funcionais para a definição dos sistemas sexuais. Anteras indeiscente e sem pólen e pistilos sem desenvolvimento da superfície estigmática foram considerados não-funcionais. Quando rudimentares, as estruturas estéreis exibiam desenvolvimento reduzido ou atrofiado, com cerca de ¼ do tamanho da estrutura fértil e foram chamadas de estaminódios e pistiloides. Para estimar a esterilidade feminina, sempre que possível o ovário foi dissecado para verificar a presença de óvulo(s). Nesse estudo, nós utilizamos o termo “aparentemente” porque não é possível realizar testes histoquímicos que confirmem a fertilidade de órgãos sexuais em material de herbário.

Inacurácia da reciprocidade – A reciprocidade das flores foi estimada a partir do cálculo do desvio da reciprocidade perfeita (inacurácia) (Armbruster et al., 2017). Nós calculamos a inacurácia das anteras e estigmas entre morfos através do desvio da correspondência espacial entre os órgãos masculinos e femininos nos morfos. Como resultado, o valor numérico gerado pode ser interpretado como a redução percentual na capacidade do fluxo de pólen estigma-pólen correspondente. Nós promovemos adaptações equacionais no índice de inacurácia de Armbruster et al. (2017) em virtude da presença de dois verticilos de estames. Assim, em plantas com dois morfos foram gerados dois índices de inacurácia:

$$\text{I. Inacurácia}_{\text{órgãos_altos}} = (\overline{Ant_S} - \bar{S})^2 + V_{Ant_s} + V_s), \text{ e}$$

$$\text{II. Inacurácia}_{\text{órgãos_baixos}} = (\overline{ant_L} - \bar{s})^2 + V_{ant_L} + V_s);$$

onde: Ant_S = altura da antera da flor pistilo curto, S = altura estigma flor pistilo longo, ant_L = altura antera flor pistilo longo, s = altura estigma flor pistilo curto. E, quando na presença de três morfos, os índices foram calculados através das equações:

$$\text{I. Inacurácia}_{\text{órgãos_altos}} = (\overline{Ant_{Alt}} - \bar{S})^2 + V_{Ant_Alt} + V_S);$$

$$\text{II. Inacurácia}_{\text{órgãos_baixos}} = (\overline{ant_{Bx}} - \bar{s})^2 + V_{ant_Bx} + V_s); \text{ e}$$

$$\text{III. Inacurácia}_{\text{órgãos_médios}} = (\overline{Ant_{Med}} - \overline{mS})^2 + V_{Ant_Med} + V_{mS}),$$

a saber: Ant_{Alt} = altura antera alta, S = altura estigma alto, ant_{Bx} = altura antera baixa, s = altura estigma baixo, Ant_{Med} = altura antera média; mS = altura estigma médio. As letras com barras indicam as médias e V as variâncias correspondentes. Para a comparação entre espécies os valores de inacurácia total média foram elevados ao quadrado (standardizar) (Armbruster et al., 2017).

Sistema reprodutivo – As definições das categorias reprodutivas (adaptadas de Lemmens, 1989a; Ferrero et al., 2009b) foram baseadas em morfologia e funcionalidade floral, valores de reciprocidade entre os morfos e, quando necessário, literatura taxonômica da família. Quando na ocorrência de muitos espécimes realizamos análises estatísticas para confirmar a nossa classificação, mas quando na indisponibilidade de n amostral suficiente confiamos nos nossos dados morfológicos e de literatura. A representação gráfica das alturas das anteras e estigmas foi realizada para examinar a variação em cada morfo (S2).

Sistema sexual – 1) *dioicia*: flores unissexuadas masculina ou feminina ocorrentes em indivíduos distintos; 2) *androdioicia*: flores masculinas e hermafroditas produzidas por diferentes indivíduos. Quando todos os indivíduos produzem flores hermafroditas (com função masculina e feminina na mesma flor), nós utilizamos categorias de sistemas florais.

Sistemas florais – Assumido apenas para as espécies hermafroditas, cinco sistemas florais são propostos: 3) *homostilia*: flores com anteras e estigmas de alturas iguais; 4) *dimorfismo estilar*: flores diferem na altura do estigma, mas não na altura das anteras;

entretanto, algumas espécies podem exibir variação de altura em algum nível de antera (= *dimorfismo estilar relaxado*); 5) *distilia*: ocorrência de dois morfos florais com reciprocidade no posicionamento dos estigmas e anteras entre eles; 6) *tristilia*: ocorrência de três morfos florais com reciprocidade no posicionamento dos estigmas e anteras entre eles; 7) *polimorfismo floral misto*: flores com verticilos sexuais superiores e inferiores com diferentes variações não-categorizável. Espécies que tiveram menos de duas flores por morfo analisadas neste estudo foram classificadas de acordo com as informações disponíveis na literatura.

Análises estatísticas – Nós comparamos a altura das anteras altas e baixas entre flores do mesmo morfo através de teste-*t* (dados paramétricos) ou Mann-Whitney test (dados não-paramétricos) para amostras independentes, e classificamos os estames em desiguais (comprimento diferentes) ou subiguais (praticamente do mesmo tamanho). Para caracterizar o sistema floral das espécies, nós comparamos a altura das anteras altas e baixas e estigma entre flores de morfos opostos, e a separação da altura estigma-anteras altas e baixas com teste-*t*, Mann-Whitney test, Anova one-way ou Kruskal-Wallis test para amostras independentes, a depender da natureza dos dados. Quando na ocorrência de variação significativa na altura do estigma, mas não na altura das anteras a espécie foi classificada como dimórfica estilar; mas se existe significância em apenas um verticilo de estame, nós consideramos o dimorfismo estilar relaxado. Quando significativa a altura das anteras e estigmas, a espécie foi classificada como heterostílica distílica (dois morfos) ou tristílica (três morfos). Adicionalmente, a separação estigma-antera também foi testada (através de teste-*t*, Mann-Whitney test, Anova multi-way ou Kruskal-Wallis test) para complementar a categorização das espécies estudadas. Nós também calculamos o coeficiente de variação (CV) da altura do estigma e das anteras em cada espécie para verificar se os órgãos variam igualmente nos verticilos, por exemplo: desvio padrão/média do estigma flor pistilo longo (órgão alto); desvio padrão/média do estigma flor pistilo curto (órgão baixo); e o mesmo procedimento foi realizado para as anteras: desvio

padrão/média das anteras flor pistilo longo (órgão baixo), desvio padrão/média das anteras flor pistilo curto (órgão alto). Por fim, nós testamos se o CV de anteras e estigmas diferem estatisticamente através da Anova multi-way. Todas as análises foram realizadas no software R versão 3.4.5 (R Development Core Team, 2019), respeitando os pressupostos de normalidade dos dados e homogeneidade das variâncias.

RESULTADOS

A presença de mais de uma categoria de flor e dois verticilos de estames em todos os representantes das Connaraceae reflete uma ampla variação no comprimento de estames e pistilos. No material suplementar S3, as médias, variâncias e coeficientes de variações de altura de anteras e estigmas, sistema reprodutivo e valores de inacurácia são descritos para todas as espécies. Lianas e arbustos representam 78% das Connaraceae estudadas, ocorrentes em ambientes florestais (80%) e savanas (20%). Cerca de 43% dos táxons selecionadas são considerados endêmicos à sua região e quase 10% é raro.

Morfologia floral – As flores foram, predominantemente, pequenas (comprimento e largura ≤ 10 mm, 84%) e quando médias ($>10 \leq 20$ mm, 16%) foram quase que restritas ao gênero *Rourea*. Registros fotográficos dos morfos florais de Connaraceae são apresentados na Figura 2 e evidenciam a ocorrência de estames de comprimento desiguais e subiguais nos morfos (S4 e S5). Flores homostilas ou semihomostilas foram registradas em todos os gêneros da tribo Cnestidae e em *Connarus* (Connareae) e estão relacionadas com a ocorrência de polimorfismos estilares. Anteras e estigmas não-funcionais e estéreis foram limitadas aos órgãos baixos e as dezessete espécies pertencem a tribo Connareae.

Sistema reprodutivo – O sistema sexual androdioico e dioico representam 8% das Connaraceae. A androdioicia (5%) e dioicia (3%, *Connarus suberosus*, *E. glabrifolius* e *E. beccarii*) foram restritas à poucas espécies americanas e africanas monocarpelares de

Connarus e *Elliphantus*. Nestes sistemas, a manifestação do dimorfismo sexual funcional masculino é realizado por flores de pistilos curtos (S-styled), enquanto flores de pistilos longos (L-styled) demonstram aptidão feminina. Em *Connarus suberosus*, por exemplo, a aparente morfologia distílica, inclusive com reciprocidade entre os morfos, não condiz com a ocorrência de 73% de flores S-styled com esterilidade feminina. Quanto ao sistema floral, a heterostilia é o mais comum na família. A distilia e tristilia juntas correspondem a 51% das espécies, seguido do dimorfismo estilar (29%), ambos presentes em gêneros de carpelos livres e solitários, distribuídos em todas as regiões de ocorrência. A distilia foi o polimorfismo mais frequente, presente em 38 espécies. Apenas em *Connarus*, a distilia é manifestada sob duas possibilidades: uma com todos os dez estames férteis ou com cinco estames altos férteis e cinco baixos não-funcionais ou estéreis, ocorrentes em dez e duas espécies, respectivamente. A tristilia foi restrita a cinco espécies africanas: *A. pentagyna*, *A. rubiginosa*, *J. duparquetiana*, *M. expansa* e *M. griffoniana*. O dimorfismo estilar é observado em toda tribo Cnestidae e em *Connarus*, assim como o polimorfismo floral misto também ocorre em alguns destes gêneros. A homostilia ocorre em *Cnestis ferruginea* e *Connarus blanchetii*. Os sistemas reprodutivos estão representados na Figura 3.

Connarus, o maior gênero da família, também foi o mais, reprodutivamente, diverso com manifestações de todos os sistemas, salvo a tristilia. *Rourea* exibiu apenas sistemas de variações estilares, como a distilia, dimorfismo estilar e polimorfismo floral misto. Alguns gêneros foram exclusivamente dimórficos estilares (*Bernardinia*, *Cnestidium*), tristílicos (*Jollydora*), heterostílicos (*Manotes*) ou dioicos (*Elliphantus*). A distribuição dos sistemas reprodutivos na família é demonstrada na Tabela 1, mas estes podem ser influenciados pela funcionalidade não-testada dos órgãos sexuais nas flores.

Inacurácia da reciprocidade – Os menores valores de inacurácia total demonstram que espécies distílicas são mais recíprocas quando comparadas com espécies tristílicas. Em

sistemas em que a reciprocidade não é esperada, como: androdioicia, dimorfismo estilar e polimorfismo floral misto, os valores de inacurácia foram intermediários. No S3 estão sumarizados os valores de inacurácia para cada espécie, embora esses valores possam ser afetados pelo número de flores analisadas por morfo e variações geográficas. Os resultados dos testes entre as estruturas sexuais estão em S4. A separação estigma-estame foi significativa em espécies heterostílicas e também em alguns sistemas descritos em S5.

No geral, a contribuição das alturas dos órgãos férteis é desbalanceada e influenciam de maneira diferente os valores de inacurácia total nas Connaraceae. As anteras variam mais em altura do que o estigma (valores $> CV$, S3), sobretudo quando consideramos flores S-styled. Anteras e estigmas baixos são mais precisos entre si pela menor amplitude de variância da altura, porém em sistemas em que os órgãos baixos são estéreis (distilia com cinco estames férteis, androdioicia e dioicia) estes têm maior inacurácia. Em 85% das espécies, a inacurácia dos órgãos altos é maior do que nos demais níveis, com o estigma longo (L-styled) e anteras altas (S-styled), sendo mais imprecisos entre si quando comparado com os baixos ou médios. Na média, os órgãos altos têm pelo menos o dobro de inacurácia dos baixos, a saber: 76% e 24% (androdioicia), 74% e 26% (dioicia), 66% e 29% (dimorfismo estilar), 64% e 33% (distilia), 52% e 34% (tristilia) e 52% e 32% (polimorfismo floral misto).

DISCUSSÃO

Com a inclusão de novas espécies e representantes neotropicais, nós propomos sistemas sexuais (androdioicia) e florais (dimorfismo estilar e polimorfismo misto) inéditos para as Connaraceae, desde o amplo estudo de Lemmens (1989a). As nossas observações revelam que as formas florais homostilas e semihomostilas são restritas a gêneros 5-carpelar (salvo *Connarus*, que é monocarpelar) e influenciam na perda da reciprocidade das espécies além de estarem relacionadas a ocorrência de sistemas florais não-distílicos. Ao passo que, a

presença de órgãos rudimentares e não-funcionais estão associados ao dimorfismo sexual limitados aos gêneros 1-carpelar, corroborando com a proposta original do autor (1989a). Nossas análises também destacam que outros polimorfismos florais, além da heterostilia, são comuns na família. Apesar das espécies distílicas serem mais recíprocas entre si do que as não-distílicas, em todos os sistemas os desvios da reciprocidade são desequilibrados porque anteras e estigmas altos, baixos e médios variam diferentemente em altura nas flores. A inacurácia têm contribuição desbalanceada entre os órgãos que afetam a reciprocidade de maneira desigual, porque as anteras variam mais em altura do que os estigmas.

A interpretação da tristilia como um caráter plesiomórfico na família e a sua evolução em direção a homostilia em gêneros 5-carpelar; e à dioícia, em gêneros 1-carpelar, considerados mais recentes, guiou a maior parte dos estudos desenvolvidos nas Connaraceae (Baker, 1962; Lemmens, 1989a,b). Embora flores de carpelos numerosos sejam considerados os precursores dos carpelos solitários nas angiospermas (Bawa, 2016), esta hipótese só possa ser testada a partir de inferências filogenéticas. No entanto, em nosso estudo, a ocorrência em Connaraceae de: 1) dois verticilos de estames em todas as flores (disposição obrigatória apenas em espécies tristílicas e pouco comum na distilia); 2) presença de formas semi-homostilas, restrita às plantas de ancestral tristílico em resposta à quebra da HR; 3) esterilidade feminina (em flores S-styled) e masculina (em flores L-styled) na dioícia, androdioícia e distilia (em estames baixos); 4) distilia e tristilia ocorrente igualmente em gêneros 1 e 5-carpelar; 5) morfo medistilo, ao invés de brevistilo, em espécies distílicas, e também no dimorfismo estilar e polimorfismo misto; 6) tristilia restrita a poucas espécies ocorrentes na África, centro de origem da família (Lemmens et al., 1989a); 7) o compartilhamento da tristilia com Oxalidaceae, grupo-irmão (Matthews and Endress, 2002); e 8) dioícia presente em espécies africanas, asiáticas e sul-americanas talvez possa sugerir múltiplas origens da heterostilia e dioícia na família. Bem como, experimentalmente

comprovado em outras famílias heterostílicas (e.g. Weller et al., 2007; Ferrero et al., 2009a, 2012; McDill et al., 2009; Cohen, 2011; Tippery and Les, 2011; Wu et al., 2017).

A evolução da dioícia a partir da heterostilia é bem documentada na literatura, com flores de anteras expostas (brevistilas) desempenhando a função masculina e flores de estigmas expostos (longistila) realizando a função feminina (Naiki and Kato, 1999; Weller et al., 2007; Baena-Díaz et al., 2012; Watanabe et al., 2013; Yuan et al., 2017). Nestas espécies, a depressão endogâmica e mutações impulsionando a esterilidade masculina teriam direcionado populações hermafroditas à condição dioica (Charlesworth and Charlesworth, 1978). A dioícia é um caráter dificilmente reversível nos táxons (Barrett, 2013), assim como a heterostilia, que uma vez perdida há raros registros de reversão desse caráter na linhagem (McDill et al., 2009; Barrett, 2013). A heterostilia é fortemente registrada em Connaraceae (Lemmens et al., 2004), e a dioícia limitada a dois gêneros da tribo Connareae (*Elliphantus* e *Connarus*) que também possuem distilia com órgãos baixos estéreis e espécies androdioicas. Ademais, a dioícia está correlacionada positivamente com espécies heterostílicas e androdioicas, podendo estas serem uma via evolutiva para o estabelecimento do dimorfismo sexual nas Connaraceae (Bawa, 1980; Renner, 2014).

Neste estudo, nós ampliamos o dimorfismo sexual propondo a androdioícia e dioícia também para espécies neotropicais de *Connarus*. A dioícia funcional só era conhecida na asiática *E. beccarii* (Lemmens, 1989a) e sul-americana *Connarus suberosus* (Milhomens and Proença, 2002; Denardi, 2008; Capítulo 3 desta tese). A esterilidade masculina e feminina nos morfos de *Connarus suberosus* corrobora o modelo evolutivo da dioícia a partir da distilia proposto por Bawa (1980). Nesta espécie, além das flores masculinas e femininas, algumas populações podem exibir indivíduos hermafroditas de ambos os sexos (Denardi, 2008), como uma manifestação da instabilidade sexual da dioícia (ver Capítulo 2 e 3 desta tese). Essa informação reforça que com a ausência de testes histoquímicos em flores herborizadas, a

categorização dos sistemas sexuais pode ser complexa e deve ser complementada com estudos com flores frescas à nível populacional. Além disso, estudos com polimorfos requerem análises de muitas amostras de flores de uma mesma espécie para melhor compreensão do polimorfismo, seja com material de herbário ou em campo, situação nem sempre possível para a maioria das espécies do presente estudo e de trabalhos anteriores (Leenhouts, 1958; Baker, 1962; Lemmens, 1989a).

A ausência de estudos filogenéticos nos impossibilita afirmar como a dioicia evoluiu na família. Mas, a partir dos nossos resultados podemos explicar que a baixa reciprocidade demonstrada nos órgãos altos e a esterilidade dos órgãos baixos pode ter liderado a perda funcional dessas estruturas em espécies androdioicas e dioicas, e eventualmente resultando na dioicia. Com os maiores valores de inacurácia nos órgãos altos, a androdioicia e dioicia (76% em ambos) difere dos valores das espécies distílicas (64%) e tristílicas (52%). A má reciprocidade nos órgãos de nível superior pode reduzir a aptidão de uma das funções, e refletir uma especialização sexual entre os indivíduos que desempenham funções mais masculinas ou femininas na população.

A presença excepcional de flores medistilas (ao invés de brevistilas) e semihomostilas em espécies distílicas, sistemas onde não seria esperado a presença deste morfo, incrementam a inacurácia entre os morfos. Ao mesmo tempo que flores com variação discreta ou contínua na altura dos estigmas, abaixo, acima ou entre as anteras evidenciam taxas pobres de HR e contato potencial entre os órgãos sexuais. Assim, na eventual ausência de um sistema de autoincompatibilidade nas espécies e na proximidade do posicionamento de estigma e anteras essas flores podem ser capazes de autopolinização, configurando outros polimorfismos florais além da heterostilia (e.g. dimorfismo estilar relaxado, polimorfismo misto e homostilia). Muitos estudos assumem a transição para a heterostilia a partir de ancestrais homostilos ou dimórficos estilares (Pérez et al., 2004; Pérez-Barrales et al., 2006; Raju, 2019). Da mesma

forma que, a perda da heterostilia acompanhada da quebra do sistema de incompatibilidade é observada na transição para a homostilia e dimorfismo estilar inúmeras vezes nas famílias heterostílicas, a exemplo de: *Turnera* (Passifloraceae, Truyens et al., 2005); *Psychotria* (Rubiaceae, Sakai and Wright, 2008); Boraginaceae (Ferrero et al., 2009a); *Nymphoides* (Tippery and Les, 2011); e *Fagopyrum* (Polygonaceae, Wu et al., 2017) também pode ter ocorrido mais de uma vez, deslocando a predominância da polinização cruzada entre morfos para a autopolinização, assim como ter origens evolutivas heterogêneas, como a homostilia em Primulaceae (de Vos et al., 2014b). Sob esse cenário, a decomposição da heterostilia em homostilia fornece um bom ponto de vista para compreender a evolução da autofecundação em angiospermas (Barrett, 2003).

Para Lemmens (1989a) a maioria das espécies com flores semihomostilas foram classificadas como heterostílicas de transição entre tristilia e distilia, porque embora próximas da distilia estas não podiam ser consideradas verdadeiramente tristílicas. Nós acreditamos que essa categoria pode ser a equivalente ao dimorfismo estilar e polimorfismo floral misto proposto neste estudo, embora este termo não tenha sido usado e nem a HR mensurada pelo autor (1989a). O autor propôs as categorias a partir da observação do comportamento da altura de estames e estigmas em diagramas florais e análises morfológicas de flores herborizadas. Alterações no tamanho das estruturas sexuais e baixos valores de reciprocidade entre morfos foram observadas na transição de muitos grupos de plantas da distilia a partir da tristilia, intimamente relacionadas à perda do morfo intermediário, desequilíbrio na razão de ocorrência dos morfos e alterações no sistema de incompatibilidade (Weller, 1992; Eckert and Mavraganis, 1996; Barrett, 1998; Barrett and Shore, 2008; McDill et al., 2009; Pérez-Barrales et al., 2010; Ferrero et al., 2011; Baena-Díaz et al., 2012; Yuan et al., 2017).

A inacurácia total variou drasticamente entre as espécies de todos os sistemas florais em nosso estudo: 14 a 387% (dimorfismo estilar), 15 a 393% (tristilia), 19 a 357% (distilia) e

polimorfismo misto (35 a 579%). Na média, os valores foram próximos: 125, 164, 133 e 145%, respectivamente. Mesmo considerando a média, a distília é mais recíproca que a tristília, mas os valores ainda são altíssimos quando comparados com outras espécies distílicas com dois verticilos de estames, como *Erythroxyllum* P. Browne (Silva, 2018). Além da influência do tamanho amostral entre os morfos e a ampla variação geográfica (como avaliamos diversas exsicatas, o nível populacional não pode ser levado em consideração), os nossos resultados também podem ter sido influenciados pela presença de dois níveis de anteras desiguais nas espécies distílicas. Dentre os polimorfismos florais, a HR não é esperada senão na heterostilia. Na distília, o cruzamento esperado (antera brevistila e estigma longistilo / antera longistila e estigma longistilo) não é direto, porque há um verticilo de estame redundante em cada flor que não participa desse cruzamento direto (antera brevistila baixa e estigma longistilo / antera longistila alta e estigma brevistilo). O que por consequência aumenta a inacurácia entre os morfos, baixa os valores de HR, e aumenta potencialmente as chances de polinizações auto e ilegítimas (intramórficas) (Weller, 1976). Deste modo, os nossos resultados demonstram que a HR é um caráter muito variado e que talvez a inacurácia entre os níveis de altura entre os órgãos reflitam melhor a variação da reciprocidade entre os sistemas neste estudo.

Muitos estudos utilizando diferentes métricas para inferir a reciprocidade entre os morfos descrevem que os estigmas costumam variar mais em altura do que as anteras, uma das premissas do dimorfismo estilar, por exemplo, caráter ancestral à heterostilia no modelo mais aceito na literatura (Lloyd and Webb, 1992a). Conferindo assim, maior reciprocidade entre os órgãos altos que contatam diretamente os polinizadores (Baker, 1964; Ganders, 1979; Lloyd and Webb, 1992b; Richards et al., 2003; Baker et al., 2000a; Ferrero et al., 2011; Haddadchi, 2013; Yuan et al., 2017). Nas Connaraceae, a altura dos órgãos sexuais também contribuiu de maneira desbalanceada para os valores de inacurácia total. Mas foram os

estames e estigmas baixos os mais precisos entre si, que contribuíram com os menores desvios da HR porque variam menos em altura. O desenvolvimento ontogenético tem sido mencionado como umas principais explicações para maior variância dos órgãos altos do que em baixos, e por isso tendem a apresentar maiores desvios na reciprocidade, sobretudo em espécies tubulosas (e.g. Sá et al., 2016; Armbruster et al., 2017). Mas talvez nas Connaraceae, as flores do tipo aberta e com recompensa nectarífera na base das pétalas ou dos filetes fidelize o polinizador (abelhas pequenas no geral) de maneira mais eficiente, estimulando-o ao contato mais eficiente nos órgãos baixos do que nos altos.

As flores de Connaraceae, diferentemente da maioria dos grupos de plantas heterostílicas, são amplamente abertas (Lemmens et al., 2004) e não estreitamente tubulares (Barrett et al., 2000). Assim, com órgãos sexuais livres e não-adnados à corola, permite maior liberdade de variação em altura nos cinco carpelos e verticilos de estames, além de maior generalização no contato com polinizadores, assim como em *Linum* (Armbruster et al., 2006). Em face a uma morfologia floral pouco limitante e flores que duram cerca de dois dias, a visitação de uma grande amplitude de grupos de polinizadores, a exemplo de abelhas, lepidópteros, besouros e beija-flores para o acesso de pólen e néctar é possível (Baker, 1962; Lenza et al., 2008; Paz et al., in prep.). Nesse contexto, a grande amplitude de alturas dos órgãos sexuais, juntamente com as variações nas alturas dos verticilos em dois níveis, trabalha em conjunto e acabam sendo eficientes na deposição de pólen no corpo do visitante e no estigma da flor. Isso, provavelmente acontece, pois, a grande variação na altura dos verticilos cria uma ampla faixa de deposição de pólen no corpo ou na probóscide do animal visitante (mix de pólen). O que possibilita o alcance de diferentes alturas de estigmas, assim como proposto por Darwin (1877), e experimentalmente observado em *Linum* spp. (Armbruster et al., 2006) e *Narcissus* (Pérez-Barrales et al., 2006).

A manutenção da heterostilia na população é dependente do fluxo de pólen entre morfos, com igual capacidade entre doar e receber o pólen correspondente (Barrett, 2002). Mas a comparação no fluxo de pólen em cada nível pode demonstrar aptidões diferentes na população, com a inacurácia privilegiando o desempenho de funções diferenciadas entre os morfos (Armbruster et al., 2006, 2017). A exemplo de espécies simpátricas de *Pedicularis* (Orobanchaceae), que demonstraram maior acurácia na função feminina, e baixa na função masculina, em virtude da dispersão do pólen no corpo dos polinizadores (Armbruster et al., 2013). A comparação da reciprocidade entre morfos em sistemas polimórficos distintos pode elucidar como funciona a seleção natural em órgãos sexuais funcionais e não-funcionais. Ao mesmo tempo que, a frequente presença de sistemas intermediários entre a homosstilia e a tristilia oferece novas perspectivas para o estudo da significância funcional e reciprocidade entre morfos e entre alturas de órgãos nos diferentes polimorfismos.

CONCLUSÃO

As Connaraceae demonstram uma grande diversidade e complexidade de estratégias reprodutivas. A heterostilia e o dimorfismo estilar são os sistemas mais comuns na família. Plantas distílicas foram mais recíprocas entre si do que as tristílicas, e os sistemas não-heterostílicos exibiram valores variados de reciprocidade entre os morfos. O dimorfismo sexual é restrito aos gêneros 1-carpelar e o dimorfismo floral ocorre em toda a família, com contribuição desbalanceada entre os órgãos sexuais. Os órgãos baixos são estéreis e os órgãos altos são os mais imprecisos na dioiccia, androdioiccia e distila com cinco estames férteis, e podem estar relacionados com a evolução da heterostilia em direção à unisexualidade das flores. A alta inacurácia dos órgãos altos pode resultar em um desequilíbrio funcional, liderando uma especialização sexual entre os indivíduos que manifestam mais funções de doação (masculina, S-styled) e recepção (feminina, L-styled) de pólen. Estudos experimentais

e histoquímicos adicionais, com flores frescas à nível populacional ajudariam a investigar a reciprocidade e o direcionamento do fluxo de pólen nos sistemas reprodutivos polimórficos, e aumentaria a nossa compressão da eficiência da transferência de pólen. Ademais, neste contexto, estudos futuros a partir de uma perspectiva molecular e filogenética possibilitarão explorar genética de populações, bem como propor hipóteses acerca da evolução e diversidade dos polimorfismos sexuais e florais nas angiospermas.

Material suplementar

Informações adicionais podem ser acessadas nos dados suplementares: **S1.** Lista de vouchers do material herborizado incluído nas análises; **S2.** Diagramas florais evidenciando a altura das anteras e estigmas nas espécies; **S3.** Medidas órgãos sexuais, inacurácia, sistema reprodutivo e distribuição geográfica; **S4.** Resultados dos testes estatísticos entre morfos em diferentes espécies; **S5.** Resultados dos testes estatísticos entre a separação estigma-antera entre morfos em diferentes espécies.

LITERATURA CITADA

- Armbruster, W. S., R. Pérez-Barrales, J. Arroyo, M. E. Edwards, and P. Vargas. 2006. Three-dimensional reciprocity of floral morphs in wild flax (*Linum suffruticosum*): a new twist on heterostyly. *New Phytologist* 171: 581–590.
- Armbruster, W. S., X. Q. Shi, and S. Q. Huang. 2013. Do specialized flowers promote reproductive isolation? Realized pollination accuracy of three sympatric *Pedicularis* species. *Annals of Botany* 113: 331-40.
- Armbruster, W. S., G. H. Bolstad, T. F. Hansen, B. Keller, E. Conti, and C. Pelabon. 2017. The measure and mismeasure of reciprocity in heterostylous flower. *New Phytologist* 215: 906-917.

- Baena-Díaz, F., J. Fornoni, P. Sosenski, F. E. Molina-Freaner, S. G. Weller, R. Pérez-Ishiwara, and C. A. Domínguez. 2012. Changes in reciprocal herkogamy during the tristylly–distylly transition in *Oxalis alpina* increase efficiency in pollen transfer. *Journal of Evolutionary Biology* 25: 574–583.
- Baker, H. G. 1962. Heterostyly in the Connaraceae with Special Reference to *Byrsocarpus coccineus*. *Botanical Gazette* 123: 206–212.
- Baker, H. G. 1964. Variation in style length in relation to outbreeding in *Mirabilis* (Nyctaginaceae). *Evolution* 18: 507–509.
- Baker, A. M., J. D. Thompson, and S. C. H. Barrett. 2000a. Evolution and maintenance of stigma-height dimorphism in *Narcissus*. I. Floral variation and style-morph ratios. *Heredity* 84: 502–513.
- Baker, A. M., J. D. Thompson, and S. C. H. Barrett. 2000b. Evolution and maintenance of stigma-height dimorphism in *Narcissus*. II. Fitness comparisons between style morphs. *Heredity* 84: 514–524.
- Barrett, S. C. H. 1992. Evolution and function of heterostyly. Springer-Verlag, Berlin, Germany.
- Barrett, S. C. H. 1998. The evolution of mating strategies in flowering plants. *Trends in Plant Science* 3: 335–341.
- Barrett, S. C. H., L. K. Jesson, and A. M. Baker. 2000. The evolution of stylar polymorphisms in plants. *Annals of Botany* 85 (Supplement A): 253–265.
- Barrett, S. C. H. 2002. The evolution of plant sexual diversity. *Nature Reviews Genetics* 3: 274–284.
- Barrett, S. C. H., and J. S. Shore. 2008. New insights on heterostyly: comparative biology, ecology and genetics. In V. E. Franklin-Tong [eds.], *Self-incompatibility in flowering plants – evolution, diversity, and mechanisms*. Springer-Verlag, Berlin.

- Barrett, S. C. H. 2013. The evolution of plant reproductive systems: how often are transitions irreversible? *Proceedings of the Royal Society Ser. B.* 280: 1765.
- Barrett, S. C. H., and J. Hough. 2013. Sexual dimorphism in flowering plants. *Journal of Experimental Botany*, 64: 67–82.
- Bawa, K. S. 1980. Evolution of dioecy in flowering plants. *Annual Review of Ecology and Systematics* 11: 15-43.
- Bawa, K. S. 2016. Kin selection and the evolution of plant reproductive traits. *Proceedings of the Royal Society B* 283: 20160789.
- Breteler, F. J. (ed.). 1989. The Connaraceae: a taxonomic study with emphasis on Africa. Agricultural University Wageningen, The Netherlands.
- Brys R., and H. Jacquemyn. 2015. Disruption of the distylous syndrome in *Primula veris*. *Annals of Botany* 115: 27-39.
- Charlesworth, B., and D. Charlesworth. 1978. A model for the evolution of dioecy and gynodioecy. *American Naturalist* 112: 975–997.
- Cohen, J. I. 2011. A phylogenetic analysis of morphological and molecular characters of *Lithospermum* L. (Boraginaceae) and related taxa: evolutionary relationships and character evolution. *Cladistics* 27: 559 – 580.
- Darwin, C. 1877. The different forms of flowers on plants of the same species. John Murray, London.
- Denardi, J. D. 2008. Estrutura e ontogênese de órgãos reprodutivos de *Connarus suberosus* Planch. (Connaraceae e *Oxalis cytisoides* Zucc. (Oxalidaceae). Ph.D. Thesis, Universidade Estadual Paulista, Botucatu, Brasil.
- Eckert, C. G., and K. Mavraganis. 1996. Evolutionary consequences of extensive morph loss in tristylous *Decodon verticillatus* (Lythraceae): a shift from tristily to distily? *American Journal of Botany* 83: 1024–1032.

- Ferrero, V., J. Arroyo, P. Vargas, J. D. Thompson, and L. Navarro. 2009a. Evolutionary transitions of style polymorphisms in *Lithodora* (Boraginaceae). *Plant Ecology, Evolution and Systematics* 11: 111–125.
- Ferrero V., C. de Vega, G. I. Stafford, J. Van Staden, and S. D. Johnson. 2009b. Heterostyly and pollinators in *Plumbago auriculata* (Plumbaginaceae). *South African Journal of Botany* 75: 778–784.
- Ferrero, V., I. Chapela, J. Arroyo, and L. Navarro. 2011. Reciprocal style polymorphisms are not easily categorised: the case of heterostyly in *Lithodora* and *Glandora* (Boraginaceae). *Plant Biology* 13: 7–18.
- Ferrero, V., J. Arroyo, S. Castro, and L. Navarro. 2012. Unusual heterostyly: style dimorphism and self-incompatibility are not tightly associated in *Lithodora* and *Glandora* (Boraginaceae). *Annals of Botany* 109: 655–665.
- Flora do Brasil 2020 under construction. Jardim Botânico do Rio de Janeiro. Available at: <http://floradobrasil.jbrj.gov.br/> [accessed 2017 Nov 05].
- Forero, E. 1976. A revision of american species of *Rourea* Subg. *Rourea* (Connaraceae). *Memoirs of The New York Botanical Garden* 26: 1-119.
- Forero, E. 1983. Connaraceae. *Flora Neotropica* 36: 1-207.
- Ganders, F. R. 1979. The biology of heterostyly. *New Zealand Journal of Botany* 17: 607–635.
- Graham, S. W., and S. C. H. Barrett. 2004. Phylogenetic reconstruction of the evolution of stylar polymorphisms in *Narcissus* (Amaryllidaceae). *American Journal of Botany* 91: 1007–1021.
- Giulietti, A. M. 2009. Connaraceae. In A. M. Giulietti ... [et al.] [org.], *Plantas raras do Brasil, Conservação Internacional, Belo Horizonte, Brasil*.

- Haddadchi, A. 2013. Stylar polymorphism, reciprocity and incompatibility systems in *Nymphoides montana* (Menyanthaceae) endemic to southeastern Australia. *Plant Systematics and Evolution* 299: 389–401.
- Hobza, R., V. Hudzieczek, Z. Kubat, R. Cegan, B. Vyskot, E. Kejnovsky, and B. Janousek. 2018. Sex and the flower – developmental aspects of sex chromosome evolution. *Annals of Botany* 122: 1085–1101.
- Keraudren, M. 1958. Connaraceae. Flore de Madagascar et des Comores 97: 1–28.
- Leenhouts, P. W. 1958. Connaraceae. In C. G. G. J. van Steenis. Flora Malesiana 1(5): 495–591.
- Lemmens, R. H. M. J. 1989a. Heterostyly. In FJ Breteler (ed.), The Connaraceae: a taxonomic study with emphasis on Africa. Agricultural University Wageningen, The Netherlands.
- Lemmens, R. H. M. J. 1989b. Phylogeny. In FJ Breteler (ed.), The Connaraceae: a taxonomic study with emphasis on Africa. Agricultural University Wageningen, The Netherlands.
- Lemmens, R. H. M. J., F. J. Breteler, and C. C. H. Jongkind. 2004. Connaraceae. In K. Kubitzki, The families and genera of vascular plants, Springer-Verlag, Berlin.
- Lenza, E., J. N. Ferreira, H. Consolaro, and F. G. Aquino. 2008. Biologia reprodutiva de *Rourea induta* Planch. (Connaraceae), uma espécie heterostílica de cerrado do Brasil Central. *Revista Brasileira de Botânica* 31: 389–398.
- Lloyd, D. G., and C. J. Webb. 1992a. The evolution of heterostyly. In S. C. H. Barrett (ed.), Evolution and function of heterostyly, Springer-Verlag, Berlin.
- Lloyd, D. G., and C. J. Webb. 1992b. The selection of heterostyly. In S. C. H. Barrett (ed.), Evolution and function of heterostyly, Springer-Verlag, Berlin.
- Machado, I. C. S., and A. V. Lopes. 2004. Floral traits and pollination systems in the Caatinga, a Brazilian tropical dry forest. *Annals of Botany* 94: 365–376.

- Matthews, M. L., and P. K. Endress. 2002. Comparative floral structure and systematics in Oxalidales (Oxalidaceae, Connaraceae, Brunelliaceae, Cephalotaceae, Cunoniaceae, Elaeocarpaceae, Tremandraceae). *Botanical Journal of the Linnean Society* 140: 321–381.
- McDill, J., M. Reppinger, B. B. Simpson, and J. W. Kadereit. 2009. The phylogeny of *Linum* subfamily Linoideae, with implications for their systematics, biogeography, and evolution of heterostyly. *Systematic Botany* 34: 386–405.
- Milhomens, L. C., and C. E. B. Proença. 2002. Sinonimização das variedades de *Connarus suberosus* e *Rourea induta* (Connaraceae). *Boletim do Herbário Ezechias Paulo Heringer* 9: 5-22.
- Naiki, A. 2012. Heterostyly and the possibility of its breakdown by polyploidization. *Plant Species Biology* 27: 3–29.
- Naiki A., and M. Kato. 1999. Pollination system and evolution of dioecy from distyly in *Mussaenda parviflora* (Rubiaceae). *Plant Species Biology* 14: 217-227.
- Opedal, O. H. 2018. Herkogamy, a principal functional trait of plant reproductive biology. *International Journal of Plant Sciences* 179: 677–687.
- Pannell, J. R. 2002. The evolution and maintenance of androdioecy. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 33: 397–425.
- Pannell, J.R., and M. Verdú. 2006. The evolution of gender specialization from dimorphic hermaphroditism: paths from heterodichogamy to gynodioecy and androdioecy. *Evolution* 60: 660–673.
- Pérez, R., P. Vargas, and J. Arroyo. 2004. Convergent evolution of flower polymorphism in *Narcissus* (Amaryllidaceae). *New Phytologist* 161: 235 -252.

- Pérez-Barrales, R., P. Vargas, and J. Arroyo. 2006. New evidence for the Darwinian hypothesis of heterostyly: breeding systems and pollinators in *Narcissus* sect. *Apodanthi*. *New Phytologist* 171: 553–567.
- Pérez-Barrales, R., P. Vargas, and J. Arroyo. 2010. Pollinator shifts and the loss of style polymorphism in *Narcissus papyraceus* (Amaryllidaceae). *Journal of Evolutionary Biology* 23: 1117-1128.
- R Development Core Team. 2019. R: A Language and Environment for Statistical Computing. Website <https://www.R-project.org/> [accessed 17 Mars 2019].
- Raju, A. J. S. 2019. Styler Polymorphisms in Flowering Plants. In: Bahadur, B., K. V. Krishnamurthy, M. Ghose, and S. John Adams (ed.), *Asymmetry in Plants: Biology of handedness*.
- 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: 1588–1596.
- Richards, J. 2003. *Primula*. Timber Press.
- Sá, T., M.T. Furtado, V. Ferrero, R. Pérez-Barrales, E. B. Rodrigues, I. G. Santos, and H. Consolaro. 2016. Floral biology, reciprocal herkogamy and breeding system in four *Psychotria* species (Rubiaceae) in Brazil. *Botanical Journal of the Linnean Society* 182: 689–707.
- Sakai, S., and S. J. Wright. 2008. Reproductive ecology of 21 coexisting *Psychotria* species (Rubiaceae): heterostyly lost? *Biological Journal of the Linnean Society* 93: 125-134.
- Silva, R. M. 2018. Heterostilia e especialização sexual em espécies de *Erythroxylum* P. Browne (Erythroxylaceae) no Cerrado do Brasil Central. Ph.D. Thesis, Universidade de Brasília, Distrito Federal, Brasil.

- de Vos, J. M., C. E. Hughes, G. M. Schneeweiss, B. R. Moore, and E. Conti. 2014a. Heterostyly accelerates diversification via reduced extinction in primroses. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 281: 20140075.
- de Vos, J. M., R. O. Wüest, and E. Conti. 2014b. Small and ugly? Phylogenetic analyses of the “selfing syndrome” reveal complex evolutionary fates of monomorphic primrose flowers. *Evolution* 68: 1042–1057.
- Tippery, N. P., and D. H. Les. 2011. Phylogenetic relationships and morphological evolution in *Nymphoides* (Menyanthaceae). *Systematic Botany* 36: 1101–1113.
- The Plant List. 2018. Version 1.1. Website <http://www.theplantlist.org/>. [accessed 27 Oct 2018].
- Thiers, B. [continuously updated]. Index Herbariorum: A global directory of public herbaria and associated staff. New York Botanical Garden's Virtual Herbarium. Website <http://sweetgum.nybg.org/science/ih/>. [accessed 27 Oct 2018].
- Truyens, S., M. M. Arbo, and J. S. Shore. 2005. Phylogenetic relationships, chromosome and breeding system evolution in *Turnera* (Turneraceae): inferences from ITS sequence data. *American Journal of Botany* 92: 1749–1758.
- Yuan, S., S. C. H. Barrett, T. Duan, X. Qian, M. Shi, and D. Zhang. 2017. Ecological correlates and genetic consequences of evolutionary transitions from distyly to homostyly. *Annals of Botany* 120: 775–789.
- Zhou, W., S. C. H. Barrett, H-D. Li, Z-K. Wu, X-J. Wang, H. Wang, and D-Z. Li. 2017. Phylogeographic insights on the evolutionary breakdown of heterostyly. *New Phytologist* 214: 1368–1380.
- Watanabe, K., A. Shimizu, and T. Sugawara. 2013. Dioecy derived from distyly and pollination in *Psychotria rubra* (Rubiaceae) occurring in the Ryukyu Islands, Japan. *Plant Species Biology* 29: 181-191.

- Weller, S. G. 1976. Breeding system polymorphism in a heterostylous species. *Evolution* 30: 442–454.
- Weller, S. G. 1992. Evolutionary modifications of tristylous breeding systems. In S. C. H. Barrett [ed.], *Evolution and function of heterostyly*. Springer-Verlag, Berlin.
- Weller, S. G., C. A. Domínguez, F. E. Molina-Freaner, J. Fornoni, and G. Lebuhn. 2007. The evolution of distyly from tristyly in populations of *Oxalis alpina* (Oxalidaceae) in the Sky Islands of the Sonoran Desert. *American Journal of Botany* 94: 972-985.
- Weller, S. G. 2009. The different forms of flowers – what have we learned since Darwin? *Botanical Journal of the Linnean Society* 160: 249–261.
- Wu, L.-Y., B. Wang, D. J. Schoen, and S.-Q. Huang. 2017. Transitions from distyly to homostyly are associated with floral evolution in the buckwheat genus (*Fagopyrum*). *American Journal of Botany* 104: 1232–1240.

Tabela 1. Diversidade de sistemas reprodutivos nas tribos e gêneros de Connaraceae, a partir da análise de flores herborizadas e frescas, complementada por literatura. [flores: S = S-styled (estilete abaixo dos estames); L = L-styled (estilete acima dos estames); M = M-styled (estilete entre estames); H = Homostily (estilete e estilete quase do mesmo tamanho); SH = Semi-homostily (um verticilo de estame tem praticamente o mesmo tamanho do estilete); Est. = estame não-funcional (aparentemente) ou estaminódio; Etg. = estigma não-funcional (aparentemente) ou pistiloide].

Gêneros ¹ (número de carpelos)	Espécies total ³ / analisadas	Espécimes analisados	Sistema reprodutivo	S, L	M	H, SH	Est. R _{ud}	Etg. R _{ud}
I. Tribo Cnestidae (5-carpelar)								
1. <i>Agalaea</i> Sol. ex Planch.	15 / 06	19	Dimorfismo estilar, Distilia, Tristilia	X	X	X	--	--
2. <i>Bernardinia</i> ² Planch.	01 / 01	16	Dimorfismo estilar	X	--	X	--	--
3. <i>Cnestidium</i> Planch.	08 / 02	08	Dimorfismo estilar	X	X	X	--	--
4. <i>Cnestis</i> Juss.	13 / 05	13	Dimorfismo estilar, Distilia, Homostilia	X	--	X	--	--
5. <i>Pseudoconnarus</i> Radlk.	05 / 02	19	Dimorfismo estilar, Polimorfismo floral misto	X	--	X	--	--
6. <i>Rourea</i> Aublet	65 / 38	566	Dimorfismo estilar, Distilia, Polimorfismo floral misto	X	X	X	--	--
II. Tribo Connareae (1-carpelar)								
7. <i>Burtia</i> Bak. f. & Exell	01 / --	--	Distilia, Androdioicia, Dimorfismo estilar,	--	--	--	--	--
8. <i>Connarus</i> L.	70 / 26	439	Diocia, Distilia, Homostilia, Polimorfismo floral misto	X	X	X	X	X
9. <i>Ellipanthus</i> Hook.f.	07 / 02	03	Dioicia	X	X	--	X	X
10. <i>Hemandraenia</i> Staf	02 / --	--	Distilia	--	--	--	X	--
11. <i>Vismianthus</i> Mildbr.	02 / --	--	Distilia	--	--	--	X	--
III. Tribo Jollydoreae (1-carpelar)								
12. <i>Jollydora</i> Pierre	04 / 01	03	Tristilia	X	X	--	--	--
IV. Tribo Manoteae (5-carpelar)								
13. <i>Manotes</i> Sol. ex Planch.	04 / 03	08	Distilia e Tristilia	X	X	--	--	--
Total	200 / 86	1.094	--	--	--	--	--	--

¹ Gêneros aceitos segundo Lemmens et al. (2004), com exceção de *Bernardinia*² ainda aceito na Flora do Brasil 2020 (em construção).

² Espécies aceitas segundo The Plant List (2019).

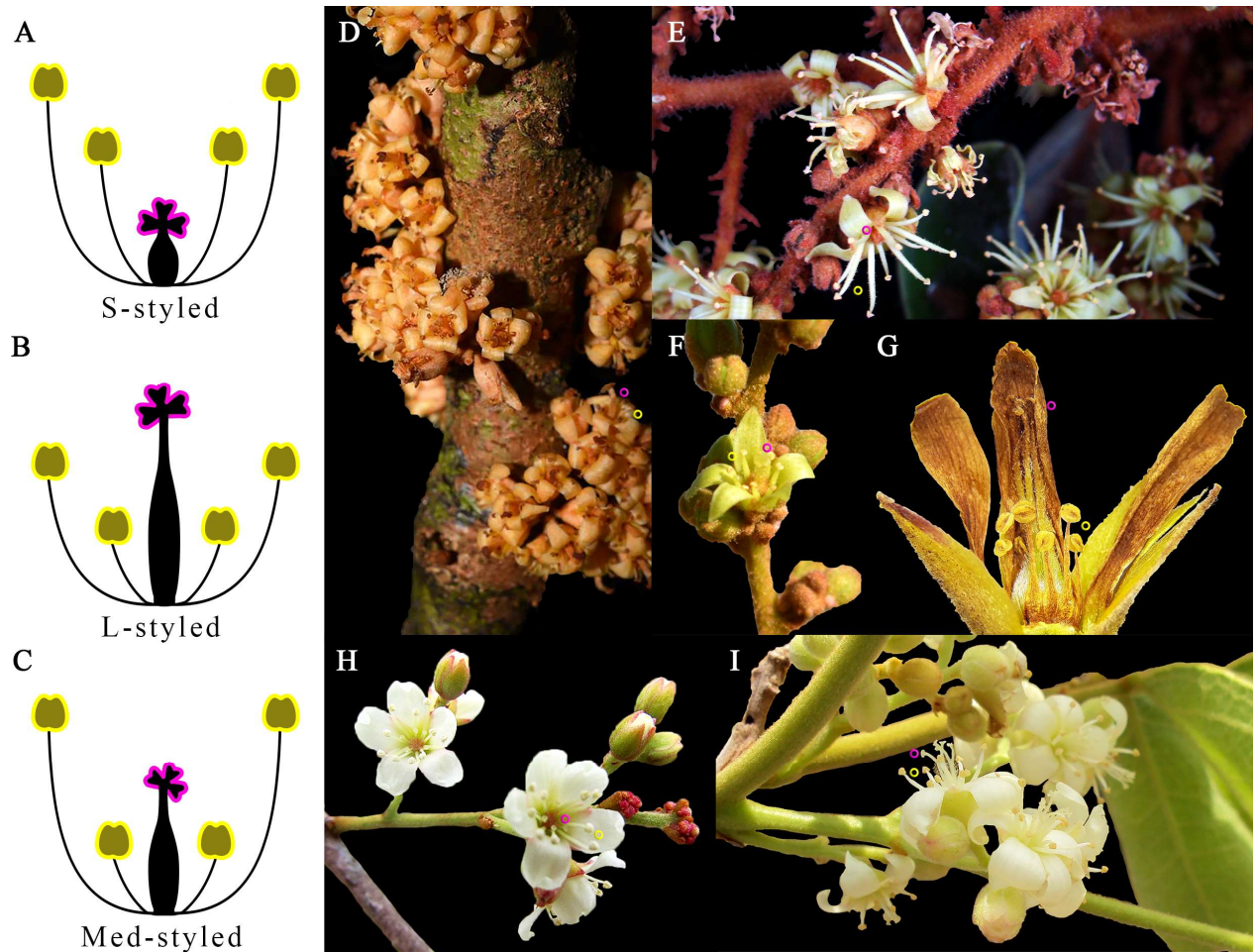


Figura 1. O posicionamento dos órgãos sexuais (destacados nas imagens) varia entre as flores de Connaraceae, com mais de uma categoria de flor de uma mesma espécie na população. Os principais morfos florais são: **A.** S-styled ou brevistila (estilete curto abaixo dos dois verticilos de estames). **B.** L-styled ou longistila (estilete longo acima dos dois verticilos de estames). **C.** Med-styled ou medistila (estilete intermediário entre os dois verticilos de estames). Flores de: **D.** *Connarus fasciculatus* subsp. *pachyneurus*, arvoreta nativa amazônica. **E-F.** *Connarus suberosus*, arvoreta endêmica da Savana brasileira. **G.** *Rourea chrysomalla*, subarbusto endêmico da Savana brasileira. **H-I.** *Rourea induta*, arbusto nativo muito comum na Savana brasileira. Fotos: Renato Goldenberg (D); Daniel Chaves (E); Jair Faria (F-G); e Marília Paz (H).

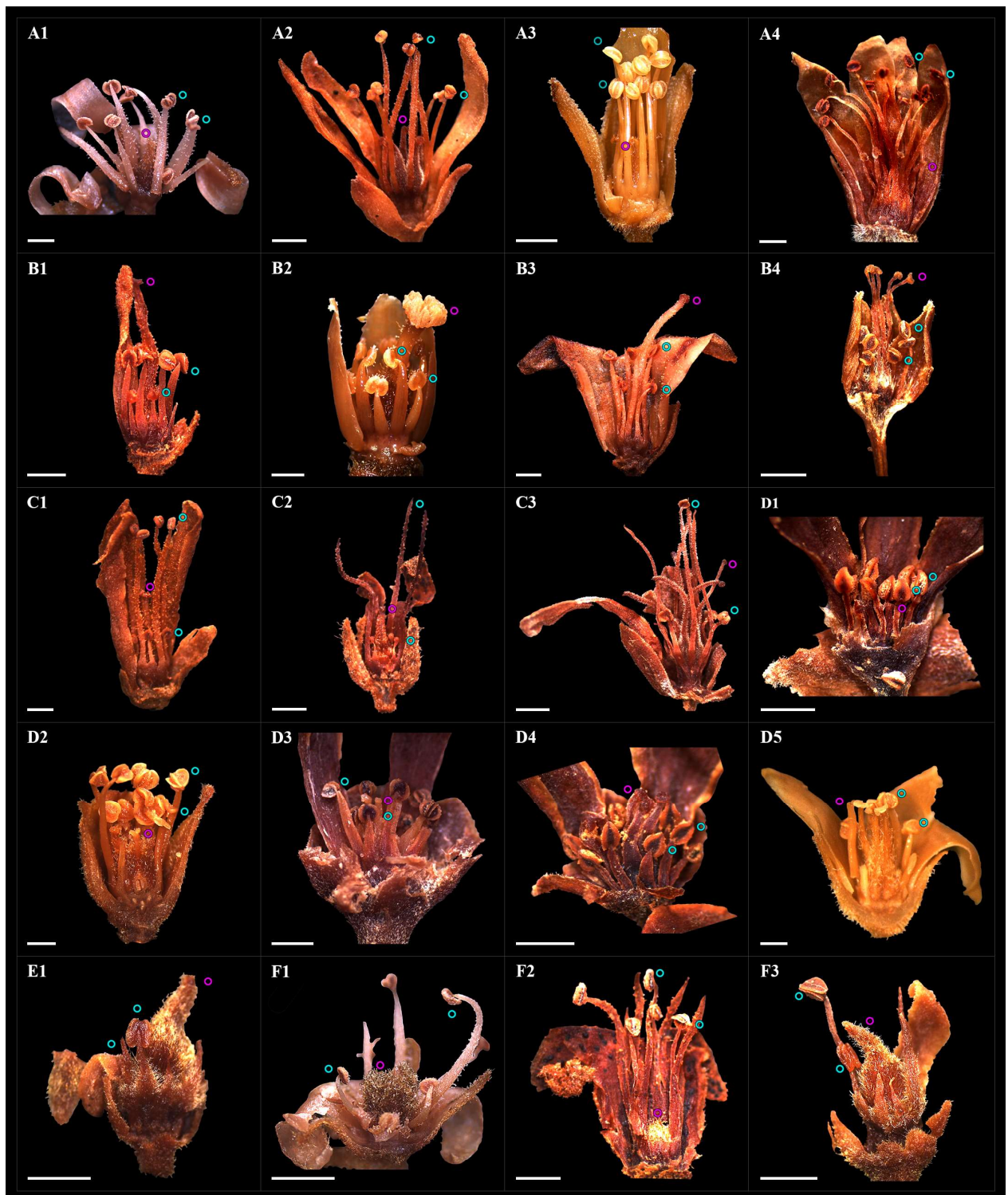
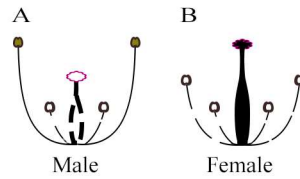


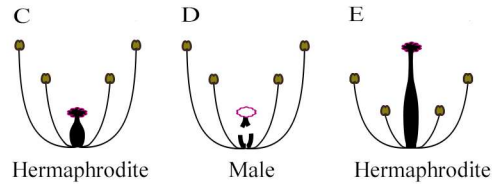
Figura 2. Morfos florais de espécies de Connaraceae evidenciando a disposição e funcionalidade das estruturas reprodutivas femininas (○) e masculinas (○). Notar a presença de flores com estames de alturas desiguais (diferentes) ou subiguais (praticamente iguais) nas flores. **S-styled**, estilete(s) abaixo dos estames: **A1.** *Connarus suberosus* (flor fresca, UB Paz, J.R.L. 101); **A2.** *Manotes expansa* (F 1467711); **A3.** *Rourea chrysomalla* (flor fresca, UB Paz, J.R.L. 106); **A4.** *Rourea glazioui* (CVRD 4979). **L-styled**, estilete(s) acima dos estames: **B1.** *Connarus griffonianus* (NY Lehenum, J. 2170) (anteras baixas vazias de pólen, não-deiscentes); **B2.** *Connarus suberosus* (flor fresca, UB Paz, J.R.L. 105); **B3.** *Jollydora duparquetiana* (NY Carvalho 3772); **B4.** *Rourea grosourdyana* (INPA 5377). **Med-styled**, estilete(s) entre os estames: **C1.** *Connarus africanus* (F 1540910); **C2.** *Connarus griffonianus* (F 867465) (estaminódios no nível mais baixo, estéreis em pólen); **C3.** *Manotes expansa* (A van der Berg,

W.J. 782). **Semi-homostyly**, estilete(s) contata(m) um verticilo de estame em algum nível: **D1.** *Pseudoconnarus macrophyllus* (UB *Vicentini, A. 1233*); **D2.** *Rourea induta* (flor fresca, UB *Paz, J.R.L. J. 104*); **D3.** *Rourea camptoneura* (F 1706567); **D4.** *Pseudoconnarus macrophyllus* (IAN 10932); **D5.** *Rourea induta* (flor fresca, UB *Paz, J. 94*). **Femininas** (funcionais), com estaminódios ou anteras indeiscentes/vazias de pólen: **E1.** *Elliphantus glabrifolius* (NY *How, F.C. 7480*). **Masculinas** (funcionais), com pistilo rudimentar e ovário estéril: **F1.** *Connarus suberosus* (flor fresca, UB *Paz, J.R.L. 91*). **F2.** *Connarus punctatus* (IAN 133868). **F3.** *Elliphantus glabrifolius* (NY *How, F.C. 7094*). Os vouchers herborizados constam nos parênteses (acrônimos segundo Thiers, continuamente atualizado), e nas flores frescas (acrônimo e número do coletor). As barras de escala representam 1 mm.

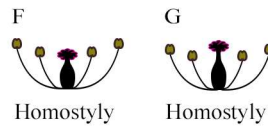
1. DIOICIA



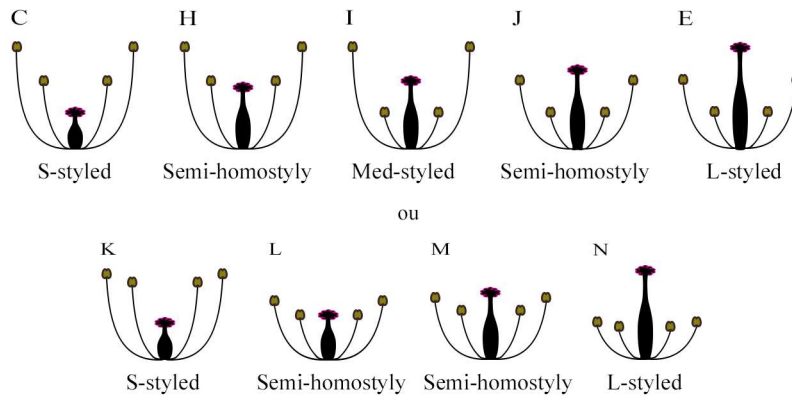
2. ANDRODIOICIA



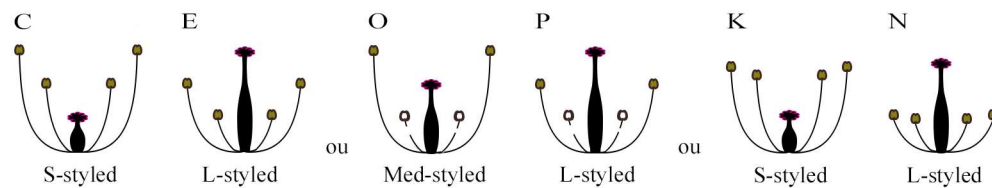
3. HOMOSTILIA



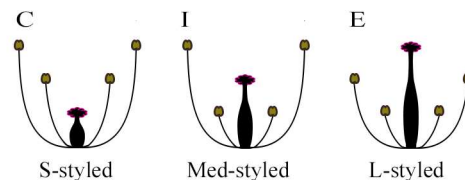
4. DIMORFISMO ESTILAR



5. DISTILIA



6. TRISTILIA



Polimorfismos sexuais

Polimorfismos florais

Figura 3. Diversidade de sistemas reprodutivos ocorrentes em Connaraceae baseado na disposição e funcionalidade dos órgãos sexuais presente nos morfos florais. Polimorfismos sexuais: (1) **Dioiccia**: flores funcionalmente unissexuadas masculinas (a) ou femininas (b); (2) **Androdioiccia**: flores funcionalmente masculinas (d) e hermafroditas (c, e). Quando na produção somente de flores hermafroditas, os sistemas florais: (3) **Homostilia**: flores homostilas (f, g), com estames e estiletos de

altura semelhante; (4) **Dimorfismo estilar**: flores diferem na altura do estilete, mas os estames têm altura praticamente igual nos morfos (c, e, i, k, n). Flores semihomostilas (h, j, l, m) podem estar presentes e os estames podem variar em algum nível (dimorfismo estilar relaxado). (5) **Distilia**: flores brevistilas (c, k, o) e longistilas têm posicionamento recíproco de estames e estilete entre eles; (6) **Tristilia**: flores brevistilas, medistilas e longistilas têm reciprocidade na disposição dos estames e estiletes entre eles. Em alguns sistemas mais de uma possibilidade é apresentada em virtude da variação dos morfos e ocorrência de estames subiguais (quase da mesma altura) ou desiguais (alturas diferentes).

MATERIAL SUPLEMENTAR

Capítulo 1:

Diversidade e funcionalidade de estratégias reprodutivas em Connaraceae, uma família de flores polimórficas

S1 - Lista de material herborizado incluído para as análises morfométricas e descrição do sistema reprodutivo em espécies de Connaraceae. As informações associadas às coleções botânicas estão apresentadas sob a forma de: *Coletor*, *Número do coletor* (Acrônimo do herbário) ou (Acrônimo do herbário Voucher). As flores frescas coletadas *in situ* também estão relacionados a vouchers botânicos. Acrônimos segundo Thiers, continuamente atualizado.

1. ***Agelaea borneensis* (Hook.f.) Merr.** (n = 4)
Nur s.n. (NY); Ramos, M. s.n. (NY); (F 2226689);
Zinin, S.H.J. s.n. (A).
Demam, O.L. s.n. (NY); Jansen, J. s.n. (NY); Mov, S. 22858 (NY); Wallnofer, B. 13527 (NY); Wurdade, J.J. 39629 (NY); Zinin, S.H.J. 13527 (NY).
2. ***Agelaea macrophylla* (Zoll.) Leenh.** (n = 1)
Reitsma, J.M. 2668 (NY).
3. ***Agelaea paradoxa* Gilg** (n = 3)
Corn, C. 1294 (A); Tebrum, J. 680 (F); Tebrum, J. 3305 (NY).
4. ***Agelaea pentagyna* (Lam.) Baill.** (n = 5)
Randrianaival, R. 589 (NY); Reitsma, J.M. s.n. (NY); Reitsma, J.M. s.n. (NY); van Neck, F.I. 2132 (A); (F 2086089).
5. ***Agelaea rubiginosa* Gilg** (n = 4)
Tebrum, J. 1291 (NY); Tebseen, J. 1291 (NY); (F 2118519); (R 110830).
6. ***Agelaea trinervis* (Llanos) Merr.** (n = 2)
Leopold, D. s.n. (A); (F 2079820).
7. ***Bernardinia fluminensis* (Gardner) Planch.** (n = 16)
(F 876850); (IAC 27231); (IAN 52948); (IAN 67560); Mexia, Y. 5045(A); (SP 48091); (SPSF 03952); (SPSF 22178); (SPSF 46071); (SPSF 46079); (SPSF 46081); (R 63909); (R 63958); (R 63961); (R 63962); (UEC 13621).
8. ***Cnestidium guianense* (Schellenb.) Schellenb.** (n = 6)
9. ***Cnestidium rufescens* Planch.** (n = 2)
(IAN 3430); (RB 175625).
10. ***Cnestis corniculata* Lam.** (n = 1)
Phenson, G.Mc. 1557 (NY).
11. ***Cnestis ferruginea* Vahl ex DC.** (n = 1)
(SP 83074).
12. ***Cnestis mannii* Schellenb.** (n = 1)
(F 1907439).
13. ***Cnestis palala* (Lour.) Merr.** (n = 8)
Borden, T.E. 21736 (NY); Borden, T.E. s.n. (NY); Chin, A.S.C. 3252 (A); Clemens, J. 3805 (NY); Elmer, A.D.E. 5544 (NY); Elmer, A.D.E. 5544 (NY); (F 2256962); (F 2313683).
14. ***Cnestis polyphylla* Lam.** (n = 2)
(F 2252950); Rakotonandrasara, S. 576 (A).
15. ***Connarus africanus* Lam.** (n = 3)
(F 1540910); (SP 83078); Thomas, N.W. s.n. (NY).
16. ***Connarus beyrichii* Planch.** (n = 2)
(R 102078); (R 63994).
17. ***Connarus blanchetii* Planch.** (n = 5)
(HUEFS 82780); (R 44754); (SP 404878); (SP 53775); (SPSF 898).

18. *Connarus cochinchinensis* (Baill.) Pierre (n = 3)
Soejanto, D.P. 6035 (NY); Nanakorn, W. 91010 (NY); Palee, P. 1246 (A).
19. *Connarus coriaceus* Schellenb. (n = 4)
(IAN 67513); (IAN 83720); (IAN 97206); (MFS 1087).
20. *Connarus detersus* Planch. (n = 4)
(CVRD 356); (CVRD 369); (R 63928); (R 63976).
21. *Connarus erianthus* Benth. ex Baker (n = 5)
(IAN 106174); (INPA 125540); (INPA 148819); (INPA 43668); (INPA 79111); (MG 65432).
22. *Connarus fasciculatus* (DC.) Planch. (n = 3)
(IAN 108850); (IAN 67526); (MFS 1541).
23. *Connarus favosus* Planch. (n = 10)
(IAC 15875); (IAN 152286); (IAN 186107); (IAN 43044); (IAN 67514); (IAN 67518); (IAN 81044); (INPA 149009); (INPA 6655); (RB 18386).
24. *Connarus griffonianus* Baill. (n = 3)
(F 867465); Lehenum, J. 2170 (NY); Linder, D.H. s.n. (A).
25. *Connarus incomptus* Planch. (n = 6)
(IAN 70318); (IAN 72052); (IAN 77592); (INPA 160729); (R 63929); (SP 245197).
26. *Connarus marginatus* Planch. (n = 1)
(R 63975).
27. *Connarus marlenei* Forero (n = 2)
(INPA 234330); (MG 42404).
28. *Connarus monocarpus* Wight & Arn. (n = 1)
Koyana, T. s.n. (NY).
29. *Connarus nodosus* Baker (n = 11)
(ESA 77412); (R 196521); (R 28903); (R 63942); (R 63966); (R 63967); (R 63985); (R 71761); (RB 408906); (SP 366751); Braga, R. 565 (A).
30. *Connarus ovatifolius* (Mart. ex Baker) Schellenb. (n = 1)
(INPA 221343).
31. *Connarus paniculatus* Roxb. (n = 4)
Aleck,? s.n. (NY); Dickson, F.G. s.n. (A); (F 2296680); (F 2313773).
32. *Connarus patrisii* (DC.) Planch. (n = 5)
Ducke, A. s.n. (NY); Herate, T.R. 13402 (NY); (IAN 67515); Maguire, B. 24663 (NY); Mexio, Y. 6052 (A).
33. *Connarus perrottetii* (DC.) Planch. (n = 23)
(BHC B 13563); (IAN 136103); (IAN 145231); (IAN 149311); (IAN 163078); (IAN 30998); (IAN 44235); (IAN 67547); (INPA 120748); (INPA 141991); (INPA 15067); (INPA 15872); (INPA 44873); (INPA 474468); (INPA 71810); (MG 131116); (MG 53237); (MG 69310); (R 24692); (UB 1554); (UB 21246); (UB 21248); (UB 630).
34. *Connarus punctatus* Planch. (n = 10)
(IAN 132158); (IAN 133868); (IAN 37592); (IAN 63620); (IAN 67555); (INPA 55858); (MG 145908); (R 177879); (SP 57198); (UB 6244).
35. *Connarus regnellii* Schellenb. (n = 2)
(IAC 27083); (UEC 80518).
36. *Connarus rostratus* (Vell.) LBSm. (n = 11)
(ESA 14018); (ESA 21694); (HUCS 41301); (HUCS 6705); (HUCS 6706); (INPA 87905); (MG 112586);

(R 177874); (SP 275286); (SP 334721); (UEC 3800).

37. *Connarus ruber* (Poepp.) Planch. (n = 31)

(IAN 146.931); (IAN 147293); (IAN 28632); (IAN 32413); (IAN 32413a); (IAN 67510); (IAN 67563); (IAN 67568); (IAN 67570); (INPA 106930); (INPA 108085); (INPA 151352); (INPA 230896); (INPA 231141); (INPA 258253); (INPA 3290); (INPA 3862); (INPA 43924); (INPA 47269); (INPA 75397); (INPA 86666); (MG 24254); (MG 76794); (R 53004); (R 53005); (R 63944); (RB 30163); (RB 30163); (SP 29812); (SP 37789); (SP 56916).

38. *Connarus semidecandrus* Jack (n = 4)

Balgosy, V. 2565 (NY); *Church, A.C.* 1134 (NY); *Laman, T.G.* 84T (NY); *Vidal, ?* 235(A).

39. *Connarus suberosus* Planch. (n herborizado = 115)

(BOTU 13796); (BOTU 16579); (BOTU 24415); (CEN 16059); (CEN 17502); (CEN 22596); (CEN 24181); (CEN 25065); (CEN 25121); (CEN 25569); (CEN 25675); (CEN 3427); (CEN 47999); (CEN 53147); (CEN 53721); (CEN 54456); (CEN 62860); (ESA 102903); (ESA 10641); (ESA 28274); (ESA 43080); *Faria, J.E.Q.* 6458 (HDJF); *Haase, R.* 608 (USZ); (HDJF 1865); (HDJF 3040); (HDJF 3041); (HEPH 27685); (HEPH 31554); (HEPH 32027); (HUEFS 101158); (HUEFS 195580); (IAC 270); (IAC 27083); (IAC 44610); (IAC 44610); (IAN 114467); (IAN 145134); (IAN 167220); (IAN 88305); (IBGE 11911); (IBGE 24115); (IBGE 27028); (IBGE 28916); (IBGE 34150); (IBGE 36001); (IBGE 36067); (IBGE 36536); (IBGE 37581); (IBGE 39227); (IBGE 60160); (IBGE 70329); (IBGE 810); (IBGE 9876); (IBGE 9877); (INPA 135046); (INPA 139610); (INPA 182480); (INPA 182480); (INPA 61653); *Killee, T.* 4023 (USZ); *Mastacedo, B.* 1835 (USZ); (MFS 3697);

Minervino s.n. (UB); (MG 63102); (MG 65432); *Peña, M.* 122 (USZ); *Querele, R.* 895 (USZ); *Querele, R.* 896 (USZ); (R 111611); (R 35387); (R 52994); (R 63952); (R 8475); *Souza, L.R.* 2496 (HJ); (SP 150803); (SP 169491); (SP 198316); (SP 27125); (SP 298169); (SP 43222); (SP 48105); (SP 75203); (SPF 143337); (SPSF 184746); (UB 1134); (UB 13141); (UB 13141); (UB 13143); (UB 13148); (UB 13155); (UB 13162); (UB 13166); (UB 13179); (UB 13181); (UB 13182); (UB 13183); (UB 13187); (UB 13203); (UB 13551); (UB 21254); (UB 21255); (UB 21262); (UB 21263); (UB 21272); (UB 21277); (UB 21278); (UB 5389); (UB 57893); (UB 6057); (UB 607A); (UCS 30979); (UEC 104048); (UEC 184433); (UEC 35763); (UFG 14313).

39. *Connarus suberosus* Planch. (n fresco = 166)

DISTRITO FEDERAL, Brasília, Centro Olímpico (CO) da Universidade de Brasília - UnB (n = 50 indivíduos) *Paz, J.R.L.* 98 (UB); Lago Sul, Reserva Ecológica do IBGE - Recor (n = 17 indivíduos), *Paz, J.R.L.* 91 (UB); Lago Sul, Parque Ecológico Dom Bosco - PEDB (n = 53 indivíduos) *Paz, J.R.L.* 99 (UB); Paranoá, Margens da estrada no limite do município (n = 06 indivíduos) *Paz, J.R.L.* 108 (UB). GOIÁS, Cristalina, RPPN Linda Serra dos Topázios (n = 20 indivíduos) *Paz, J.R.L.* 96 (UB); Alexânia, Margens da estrada no limite do município (n = 17 indivíduos) *Paz, J.R.L.* 107 (UB). MINAS GERAIS, Três Marias (n = 03 indivíduos) *Faria, J.E.Q.* 6458 (HDJF).

40. *Connarus venezuelanus* Baill. (n = 1)

(MG 117711).

41. *Ellipanthus beccarii* Pierre (n = 1)

Kartaurinda, K. 992 (A).

42. *Ellipanthus glabrifolius* Merr. (n = 2)

How, F.C. 70297 (NY); *How, F.C.* 70408 (NY).

43. *Jollydora duparquetiana* (Baill.) Pierre (n = 3)
(F 2118557); Mori, S. 1514 (NY); Sem coletor (NY).

44. *Manotes expansa* Sol. ex Planch. (n = 4)
Chevalier s.n. (A); (F 1467711); Reistma, J.M. s.n. (NY); van der Berg, W.J. 782 (A).

45. *Manotes griffoniana* Baill. (n = 2)
Reistma, J.M. s.n. (NY); Reistma, J.M. s.n. (NY).

46. *Manotes macrantha* (Gilg) G. Schellenb. (n = 1)
Reitsma, J.M. 1728 (NY).

47. *Pseudoconnarus macrophyllus* (Poepp.) Radlk. (n = 18)
Clark, K.E. s.n. (NY); (F 1165965); (F 216771); (F 264157); (IAC 9444); (IAN 10932); (IAN 171621); (IAN 74868); (INPA 13220); (INPA 195338); (INPA 225782); (INPA 5665); (INPA 5665); (R 110848); (R 75492); Riedel, L. s.n. (NY); (SP 341770); Vicentini, A. 1233 (UB).

48. *Pseudoconnarus rhynchosoides* (Standl.) Prance (n = 1)
(IAN 10201).

49. *Rourea amazonica* (Baker) Radlk. (n = 13)
(CEN 80394); (IAN 115688); (IAN 115744); (IAN 38996); (INPA 138503); (INPA 153360); (INPA 24106); (INPA 79088); (MFS 792); (MG 165282); Oliveira, E. 2905 (UB); Prance, G.T. s.n. (UB); (R 124599).

50. *Rourea bahiensis* Forero (n = 4)
(HUEFS 195327); (HUEFS 62980); (HUEFS 62981); (MBML 8269).

51. *Rourea blanchetiana* (Progel) Kuhlmann (n = 1)

(IAN 67537).

52. *Rourea camptoneura* Radlk. (n = 10)
Boom, B.M. s.n. (NY); Cazalet, P.C.D. s.n. (NY); (F 1706567); (F 613485); (F 718358); (INPA 242518); (INPA 59937); Prance, G.T. 13360 (NY); Rimachi, M.V. 2829 (NY); Schunke, J.M. 221 (A).

53. *Rourea chrysomalla* Glaz. & G.Schellenb. (n herborizado = 13)
(CEN 30955); Henringer, E.P. 13232 (UB); Henringer, E.P. 9750 (UB); (HUEFS 39381); (IBGE 48573); (IBGE 48581); (IBGE 648574); Irwins, H.S. s.n. (UB); Irwins, H.S. s.n. (UB); Milhomens, L.C. 04 (UB); Milhomens, L.C. 05 (UB); Milhomens, L.C. 06 (UB); Toledo, C.A.P. 348 (UB).

53. *Rourea chrysomalla* Glaz. & G.Schellenb. (n fresco = 19)
DISTRITO FEDERAL, Gama, área pertencente ao CINDACTA, pouco depois do balão de entrada do Gama (n = 19 indivíduos) Paz, J.R.L. 103 (UB).

54. *Rourea cnestidifolia* G. Schellenb. (n = 1)
(IAN 67528).

55. *Rourea coccinea* (Schumacher & Thonn.) Benth. (n = 1)
Jongkind, C. s.n. (NY).

56. *Rourea cuspidata* Benth. ex Baker (n = 13)
(IAC 13517); (IAC 9592); (IAN 181830); (IAN 28244); (IAN 28633); (IAN 67529); (INPA 14820); (INPA 450522); (MG 117711); (MG 167274); (MG 170363); (MG 33336); (SP 268517).

57. *Rourea discolor* Baker (n = 2)
(HUEFS 13548); (IAN 401922).

58. *Rourea doniana* Baker (n = 13)

(BHCB 40537); (HUEFS 146061); (HUEFS 55034); (HUEFS 55042); (HUEFS 91942); (IAN 163673); (IAN 174660); (IAN 52414); (IAN 52949); (IAN 53940); (IAN 59949); (MG 169217); (MG 174774).

59. *Rourea duckei* Huber (n = 2)

(IAN 113562); *Pires, J.M. s.n.* (UB).

60. *Rourea frutescens* Aubl. (n = 13)

Clarke, M.D. 7724 (NY); *De La Cruz, J.S. s.n.* (A); (F 16335443); (F 543139); (F 544607); (F 876988); (IAN 111754); *Irwin, H.S. s.n.* (NY); *Irwin, H.S. s.n.* (UB); *La Cruz, J.S. de s.n.* (NY); *Melinor, M. s.n.* (NY); (RB 70100); *Prance, G.T. s.n.* (NY).

61. *Rourea gardneriana* Planch. (n = 9)

Bélem, R.P.C. 2965 (UB); (CVRD 4089); (HUEFS 143128); (IBGE 42976); (IBGE 52393); (MG 46516); *Ratter, J.A. s.n.* (UB); *Ratter, J.A. s.n.* (UB); (UEC 42318).

62. *Rourea glabra* Kunth (n = 3)

(IAN 67511); (R 63911); (R 63943).

63. *Rourea glazioui* G. Schellenb. (n = 5)

(CVRD 10437); (CVRD 4979); (CVRD 6957); (HUEFS 64781); (MBML 15716).

64. *Rourea gracilis* G. Schellenb. (n = 5)

(BOTU 10287); (HUCS 2353); (INPA 87947); (SP 129626); *Reitz, R. 3621* (NY).

65. *Rourea grosourdyana* Baill. (n = 7)

(IAC 14351); (INPA 160563); (INPA 167685); (INPA 26698); (INPA 26700); (INPA 5377); *Prance, G.T. s.n.* (UB).

66. *Rourea induta* Planch. (n herborizado = 124)

(BHCB 15374); (BHCB 32969); (BHCB 33568); (BHCB 48991); (BHCB 5384); (BHCB 56787);

(BHCB 70874); (BHCB 94418); (BHCB 95886); (BOTU 13012); *Brindgewater, J.A. S1086* (UB); *Carvalho, A.M.C. 24* (UB); (CEN 17699); (CEN 1956); (CEN 42831); (CEN 43676); (CEN 53144); (CEN 53154); (CEN 85409); (CESJ 33029); (CESJ 49488); (CESJ 55306); (DIAM 496); *Eiten, G. 5499* (UB); (ESA 13105); (ESA 49834); (ESA 60706); *Faria, J.E.Q. 5149* (UB); *Faria, J.E.Q. 6484* (UB); *Faria, J.E.Q. 8200* (UB); *Gibbis, P. s.n.* (UB); *Guilherme, F.A.J. 1290* (HJ); (HEPH 12180-1); (HEPH 122688); (HEPH 123013); (HEPH 127060); (HEPH 1529897); (HEPH 183750); (HEPH 19613-4); (HEPH 28918); (HEPH 65234); (HEPH 65650); (HUCS 12728); (HUCS 16145); (HUCS 32640); (HUFU 18011); (HUFU 2747); (HUFU 2747); (HUFU 27717); (HUFU 33321); (HUFU 33651); (HUFU 34568); (HUFU 35156); (HUFU 35157); (HUFU 35158); (HUFU 35161); (HUFU 48011); (HUFU 50849); (HUFU 600); (IAC 26937); (IAC 34615); (IAN 114417); (IAN 114590); (IAN 126007); (IAN 140466); (IAN 144437); (IAN 145332); (IAN 58629); (IAN 67519); (IAN 69012); (IBG3 21599); (IBGE 23930); (IBGE 2550); (IBGE 33590); (IBGE 34321); (IBGE 35768); (IBGE 36517); (IBGE 39468); (IBGE 39713); (IBGE 42023); (IBGE 43447); (IBGE 50903); (IBGE 53781); (IBGE 55321); (IBGE 60480); (IBGE 64982); (IBGE 67190); (IBGE 76991); (IBGE 816); (IBGE 9880); (IBGE 9884); (IBGE 9893); (IBGE 9895); (INPA 176712); (INPA 196649); (INPA 89105); (MG 48232); *Morais, F.F. 360* (CEN); (R 178056); (R 52995); (R 63940); (R 63946); (SP 127556); (SP 127797); (SP 184209); (SP 184764); (SP 236282); (SP 37788); (SP 384590); (SP 446706); (SP 65100); (SP 82201); (SP 85304); (SP 93339); (SPSF 26157); (SPSF 37328); (SPSF 44969); (UEC 6758); (UEG 168036); (UFG 1247); (UFG 1663); (UFG 20437); (UFG 3066); (UFG 3170).

66. *Rourea induta* Planch. (n fresco = 237)

DISTRITO FEDERAL, Gama, área pertencente ao CINDACTA, pouco depois do balão de entrada do Gama (n = 36 indivíduos) Paz, *J.R.L. 100* (UB); Lago Sul, Reserva Ecológica do Jardim Botânico de Brasília (EEJBB) (n = 15 indivíduos) Paz, *J.R.L. 102* (UB); Lago Sul, Reserva Ecológica do IBGE (Recor) (n = 119 indivíduos) Paz, *J.R.L. 87* (UB). GOIÁS, Catalão, Fazenda Experimental da UFG (n = 07 indivíduos) Paz, *J.R.L. 19* (UB); Cristalina, RPPN Linda Serra dos Topázios (n = 60 indivíduos) Paz, *J.R.L. 94* (UB).

67. *Rourea kappleri* Lanj. (n = 2)

(IAN 57438); (IAN 59816).

68. *Rourea krukovii* Steyerm. (n = 4)

(IAC 9580); (INPA 195339); (MG 161694); Oliveira, E. 3028 (UB).

69. *Rourea ligulata* Baker (n = 7)

(IAC 10650); (IAN 11506); (IAN 12190); (IAN 132540); (IAN 71691); (INPA 134748); Pires, J.M. 6893 (UB).

70. *Rourea luizalbertoi* Forero et al. (n = 2)

(CVRD 6891); (CVRD 6892).

71. *Rourea macrocalyx* Carbone, Forero & LA Vidal (n = 1)

(HUEFS 40657).

72. *Rourea martiana* Baker (n = 5)

(ESA 84255); (HUEFS 23885); (HUEFS 26391); (HUEFS 91212); (IAN 67551).

73. *Rourea microphylla* (Hook. & Arn.) Planch. (n = 5)

Chun, W.Y. s.n. (NY); (F 1452769); (F 1461294); (F 1473743); (F 779088).

74. *Rourea mimosoides* (Vahl) Planch. (n = 2)

Buemeé, 6783 (NY); Com?, E.J.M. s.n. (NY).

75. *Rourea minor* (Gaertn.) Alston (n = 3)

Burley, J.S. 4052 (NY); Sem coletor (NY); Smhin 838 (A).

76. *Rourea neglecta* G.Schellenb. (n = 2)

(IAC 9775); (IAN 28544).

77. *Rourea obliquifoliolata* Gilg (n = 1)

Reistma, J.M. s.n. (NY).

78. *Rourea paraensis* Forero (n = 7)

Assunção, P.A.C.I. 235 (UB); Assunção, P.A.C.I. 615 (UB); (IAN 171526); (IAN 171622); (INPA 200621); (INPA 238598); (INPA 298622).

79. *Rourea psammophila* Forero (n = 10)

(BHCB 161369); (BOTU 21808); (CEN 58836); (CEN 59346); Eiten, G. 5577 (UB); (ESA 61712); (MG 60978); (SP 82262); (UEC 3772); (UEC 5940).

80. *Rourea pseudogardneriana* Forero, Carbone & LA Vidal (n = 1)

(HUEFS 90201).

81. *Rourea pseudospadicea* G.Schellenb. (n = 1)

(SPSF 43042).

82. *Rourea puberula* Baker (n = 3)

(IAN 73753); (IAN 3424); (INPA 97946).

83. *Rourea pubescens* (DC.) Radlk. (n = 3)

(RB 189571); (RB 25661); (RB 3537).

84. *Rourea solanderi* Baker (n = 2)

(F 2119228); ? (NY).

85. *Rourea surinamensis* Miq. (n = 8)

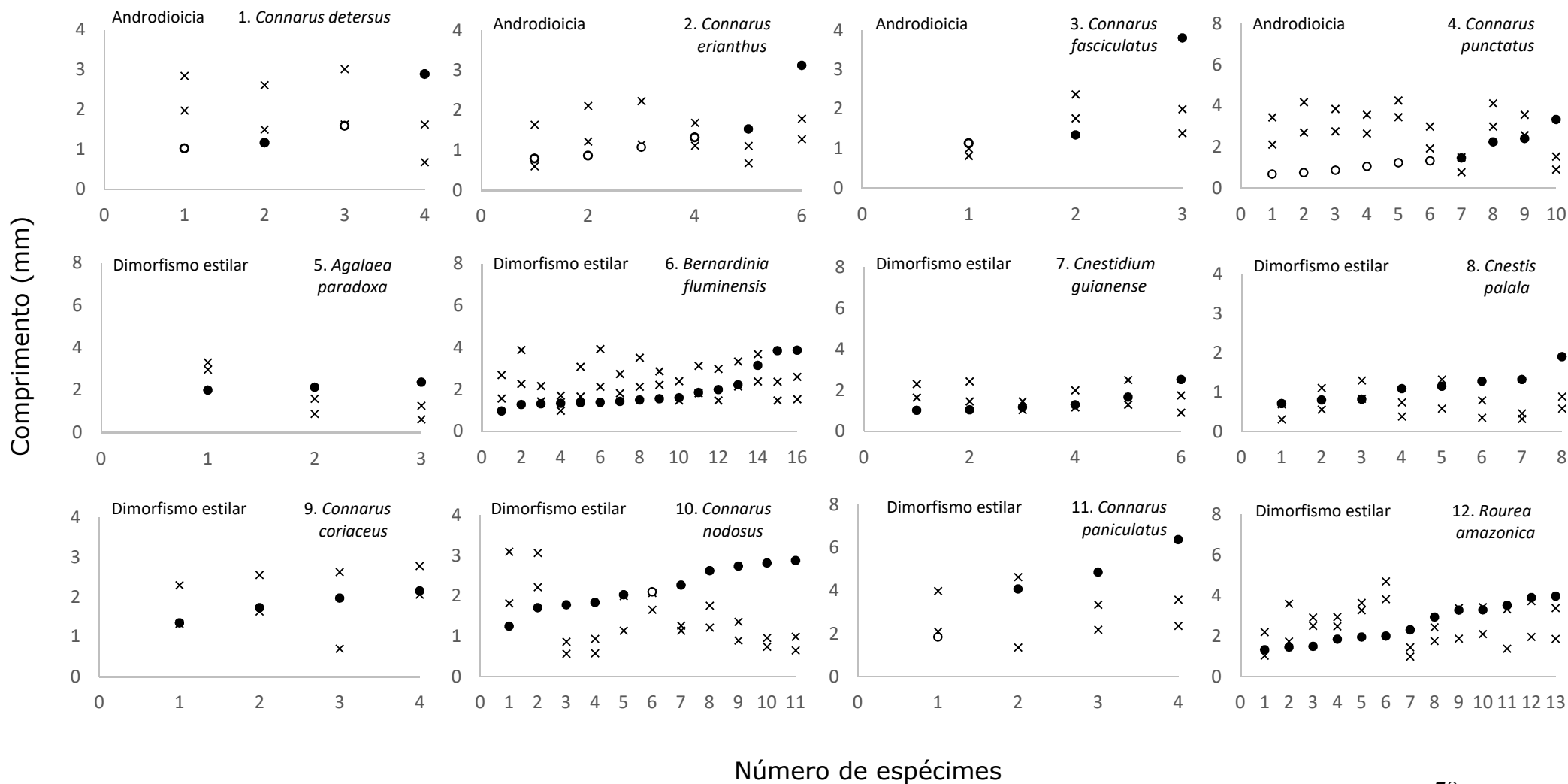
Adamss, C.D. 14152 (NY); *Atha, D. s.n.* (NY); *Mori, S. 23318* (NY); (F 1798459); (F 1911842);

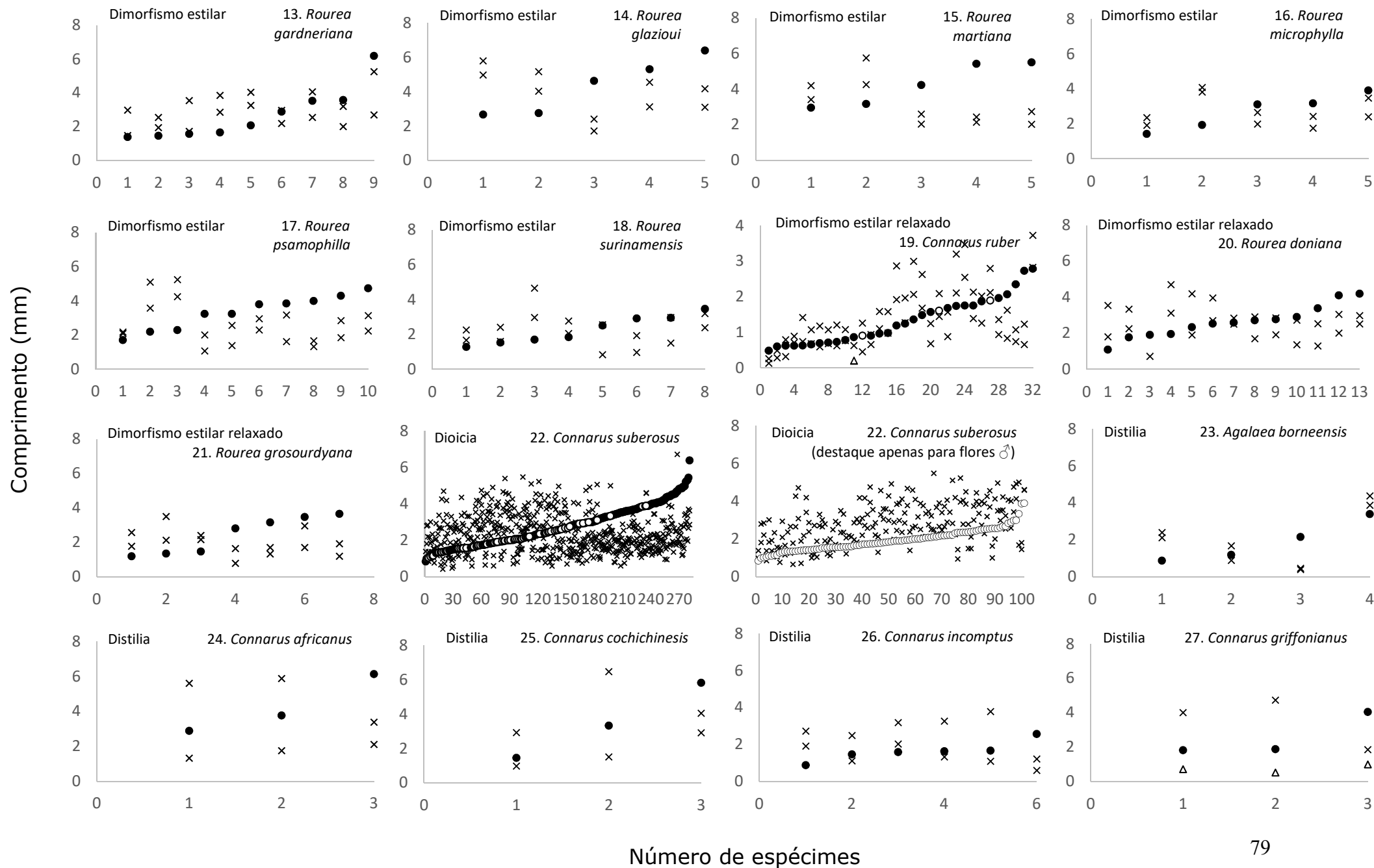
Linderman, J.C. 730 (A); *Proctor, G.P. 41586* (NY);
Woodbeny, R.O. s.n. (NY).

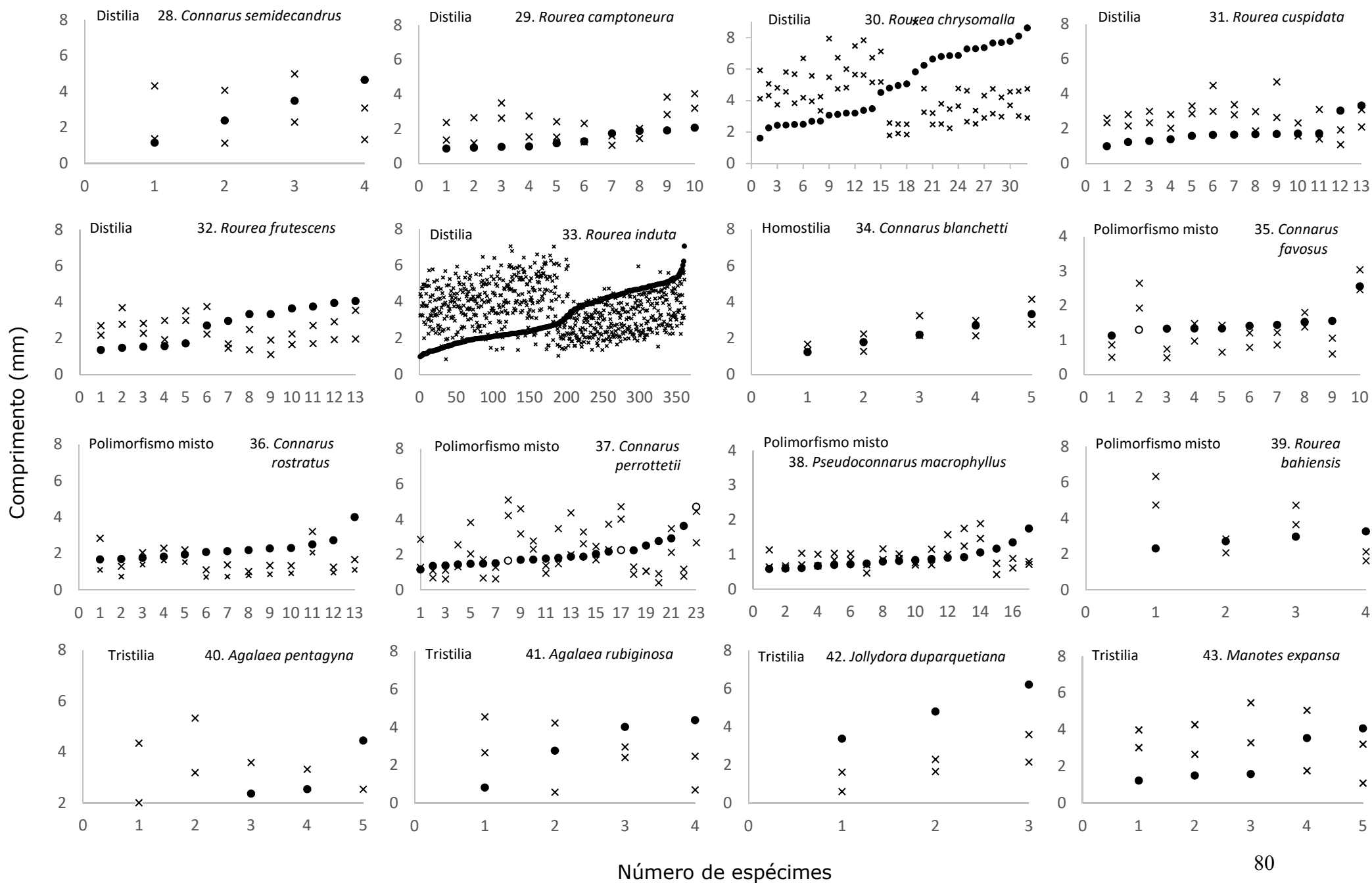
86. *Rourea thomsonii* (Baker) Jongkind (n = 2)

Le Testu, M.G. 7375 (NY); *Koning, J. de 6497* (UB).

S2. Altura das anteras e do estigma em espécies de Connaraceae. Os espécimes estão ordenados de acordo com o comprimento crescente do estigma, afim de evidenciar a reciprocidade correspondente entre os morfos florais. A classificação do sistema reprodutivo e o nome da espécie consta no título do diagrama. Espécies com menos de duas flores analisadas foram omitidas nos diagramas. [● = pistilo fértil; ○ = pistilo rudimentar (aparentemente); ✕ = estame fértil; △ = estame rudimentar (aparentemente); ♂ = flores funcionalmente estaminadas].







S3. Médias (—) e variâncias (Var) associadas ao desvio da reciprocidade perfeita (inacurácia, IN) entre altura das anteras (Ant) e estigma (Etg) de flores de morfos opostos em espécies de Connaraceae. [n = número amostral; ● = América; ● = África; ● = Ásia; S = S-styled; L = L-styled; M = Med-styled; \bar{X} = altura total das estruturas; CV = coeficiente de variação; IN T = inacurácia total média estandardizada; -- = n estatístico insuficiente ou não-amostrado; flor: ⊗ = pequena, ⊛ = média, ^h = semihomostila/homostila, ♀ = aparentemente feminina, ♂ = funcionalmente masculina; ○ = pistilo rudimentar/não-funcional; △ = estame rudimentar/não-funcional].

n	ESPÉCIE	n S: M: L	ESTIGMA			ANTERA ALTA			ANTERA BAIXA			\bar{X}	Órgão	CV Etg	CV Ant	IN %	IN T mm ²	Sistema reprodutivo
			\bar{S}	\bar{M}	\bar{L}	\bar{S}	\bar{M}	\bar{L}	\bar{S}	\bar{M}	\bar{L}							
I. TRIBO CNESTIDAE (5-carpelar)																		
1	● <i>Agelaea borneensis</i> (Hook.f.) Merr. ⊗	3: --: 1	1.81 (3.6)	--	2.15 (0.0)	2.81 (3.8)	--	0.45 (0.0)	2.28 (5.0)	--	0.38 (0.0)	1.65	Alto Baixo	0.52 0.06	0.76 0.47	33 67	73	Distilia*
2	● <i>Agelaea macrophylla</i> (Zoll.) Leenh. ⊗	1: --: --	0.72 (0.0)	--	--	2.26 (0.0)	--	--	1.11 (0.0)	--	--	1.36	Alto Baixo	-- --	-- --	-- --	--	Dimorfismo estilar*
3	● <i>Agelaea paradoxa</i> Gilg ⊗	--: 1 : 2	--	2.03 (0.0)	2.26 (0.001)	--	3.42 (0.0)	1.43 (0.003)	--	0.79 (0.0)	0.74 (0.001)	1.78	Alto Baixo Médio	0.07 -- --	-- 0.40 0.88	57 25 18	70	Dimorfismo estilar
4	● <i>Agelaea pentagyna</i> (Lam.) Baill. ⊗	2: 2: 1	1.20 (0.2)	2.45 (0.0003)	4.45 (0.0)	4.84 (0.2)	3.46 (0.001)	2.54 (0.0)	2.60 (0.5)	0.70 (0.0001)	1.69 (0.0)	2.66	Alto Baixo Médio	-- 0.57 0.05	0.39 0.28 0.77	43 39 18	30	Tristilia*
5	● <i>Agelaea rubiginosa</i> Gilg ⊗	1: 1: 2	0.83 (0.0)	2.77 (0.0)	4.19 (0.004)	4.54 (0.0)	4.22 (0.0)	2.45 (0.0)	2.67 (0.0)	0.59 (0.0)	1.84 (6.407)	2.68	Alto Baixo Médio	0.06 -- --	0.37 0.46 1.07	06 90 04	33	Tristilia*
6	● <i>Agelaea trinervis</i> (Llanos) Merr. ⊗	1: --: 1	0.49 (0.0)	--	1.39 (0.0)	0.44 (0.0)	--	0.81 (0.0)	0.32 (0.0)	--	0.73 (0.0)	0.70	Alto Baixo	-- --	-- --	-- --	--	Dimorfismo estilar
7	● <i>Bernardinia fluminensis</i> (Gardner) Planch. ⊛ ☆	14: --: 2	1.64 (0.09)	--	3.87 (0.0)	3.01 (0.2)	--	2.49 (0.001)	1.82 (0.03)	--	1.51 (0.0)	2.39	Alto Baixo	0.00 0.33	0.33 0.29	79 21	61	Dimorfismo estilar
8	● <i>Cnestidium guianense</i> (Schellenb.) Schellenb. ⊗	5: --: 1	1.25 (0.005)	--	2.53 (0.0)	2.14 (0.03)	--	1.76 (0.0)	1.32 (0.003)	--	0.91 (0.0)	1.65	Alto Baixo	-- 0.21	0.31 0.45	68 32	50	Dimorfismo estilar ^h
9	● <i>Cnestidium rufescens</i> Planch. ⊗	1: 1: --	1.35 (0.0)	2.94 (0.0)	--	2.47 (0.0)	3.19 (0.0)	--	1.45 (0.0)	1.76 (0.0)	--	2.19	Alto Baixo Médio	-- -- --	-- -- --	-- -- --	--	Dimorfismo estilar*
10	● <i>Cnestis corniculata</i> Lam. ⊗	--: --: 1	--	--	1.91 (0.0)	--	--	0.68 (0.0)	--	--	0.40 (0.0)	1.00	Alto Baixo	-- --	-- --	-- --	--	Distilia*
11	● <i>Cnestis ferruginea</i> Vahl ex DC. ⊗	--: --: 1	--	--	1.34 (0.0)	--	--	0.65 (0.0)	--	--	0.60 (0.0)	0.86	Alto Baixo	-- --	-- --	-- --	--	Homostilia* ^h
12	● <i>Cnestis mannii</i> Schellenb. ⊗	1: --: --	2.26 (0.0)	--	--	4.75 (0.0)	--	--	3.55 (0.0)	--	--	3.52	Alto Baixo	-- --	-- --	-- --	--	Distilia*
13	● <i>Cnestis palala</i> (Lour.) Merr. ⊗	4: --: 4	0.87 (0.001)	--	1.40 (0.01)	1.11 (0.007)	--	0.72 (0.001)	0.57 (0.002)	--	0.41 (0.0002)	0.85	Alto Baixo	0.25 0.22	0.44 0.39	76 24	106	Dimorfismo estilar ^h

n	ESPÉCIE	n S: M: L	ESTIGMA			ANTERA ALTA			ANTERA BAIXA			\bar{X}	Órgão	CV Etg	CV Ant	IN	IN T ²	Sistema reprodutivo
			\bar{S}	\bar{M}	\bar{L}	\bar{S}	\bar{M}	\bar{L}	\bar{S}	\bar{M}	\bar{L}							
I. TRIBO CNESTIDAE (5-carpelar)																		
14	● <i>Cnestis polyphylla</i> Lam. ☼	2: ---: --	1.70 (0.4)	--	--	3.16 (1.1)	--	--	2.20 (0.08)	--	--	2.35	Alto Baixo	-- 0.48	0.32 --	69 31	209	Dimorfismo estilar*
15	● <i>Pseudoconnarus macrophyllus</i> (Poepp.) Radlk. ☼	14: ---: 4	0.78 (0.004)	--	2.58	1.14 (29.3)	--	1.63 (7.2)	0.84 (0.01)	--	0.78 (0.03)	1.29	Alto Baixo	0.90 0.18	0.35 0.99	83 17	579	Polimorfismo floral misto ^h
16	● <i>Pseudoconnarus rhynchosoides</i> (Standl.) Prance ☼	1: ---: --	2.37 (0.0)	--	--	4.43 (0.0)	--	--	4.24 (0.0)	--	--	3.69	Alto Baixo	-- --	-- --	-- --	--	Dimorfismo estilar
17	● <i>Rourea amazonica</i> (Baker) Radlk. ☼	5: 3: 5	1.75 (0.1)	2.63 (1.3)	3.32 (0.5)	3.56 (0.5)	3.00 (0.5)	2.87 (0.9)	2.77 (0.6)	1.67 (0.3)	1.59 (0.2)	2.57	Alto Baixo Médio	0.13 0.15 0.43	0.26 0.43 0.39	51 13 35	29	Dimorfismo estilar ^h
18	● <i>Rourea bahiensis</i> Forero ☼ ☆	3 : ---: 1	2.66 (0.1)	--	3.27 (0.0)	4.64 (3.0)	--	2.14 (0.0)	3.49 (1.8)	--	1.64 (0.0)	2.98	Alto Baixo	-- 0.11	0.48 0.19	84 16	52	Polimorfismo floral misto
19	● <i>Rourea blanchetiana</i> (Progel) Kuhlm. ☼ ☆	---: ---: 1	--	--	4.30 (0.0)	--	--	2.68 (0.0)	--	--	1.44 (0.0)	2.81	Alto Baixo	-- --	-- --	-- --	--	Distilia
20	● <i>Rourea camptoneura</i> Radlk. ☼	9: ---: 1	1.33 (0.05)	--	1.73 (0.0)	2.87 (0.3)	--	1.60 (0.0)	1.88 (0.4)	--	1.05 (0.0)	1.74	Alto Baixo	-- 0.36	0.37 0.29	76 24	52	Distilia ^h
21	● <i>Rourea chrysomalla</i> Glaz. & G.Schellenb. ☼ ☆	16: ---: 16	3.04 (1.0)	--	6.87 (1.3)	5.99 (2.2)	--	3.52 (0.7)	4.43 (1.7)	--	2.35 (0.3)	4.37	Alto Baixo	0.16 0.32	0.30 0.31	78 22	44	Distilia ^h
22	● <i>Rourea cnestidifolia</i> G. Schellenb. ☼ ☆	1: ---: --	2.96 (0.0)	--	--	5.28 (0.0)	--	--	3.79 (0.0)	--	--	4.01	Alto Baixo	-- --	-- --	-- --	--	Distilia
23	● <i>Rourea coccinea</i> (Schumach. & Thonn.) Benth. ☼	1: ---: --	1.11 (0.0)	--	--	3.24 (0.0)	--	--	2.45 (0.0)	--	--	2.27	Alto Baixo	-- --	-- --	-- --	--	Distilia*
24	● <i>Rourea cuspidata</i> Benth. ex Baker ☼ ☆	12: ---: 1	1.65 (0.1)	--	3.03 (0.0)	3.21 (0.2)	--	1.93 (0.0)	2.26 (0.06)	--	1.08 (0.0)	2.19	Alto Baixo	-- 0.35	0.28 0.40	49 51	29	Distilia ^h
25	● <i>Rourea discolor</i> Baker ☼ ☆	1: ---: 1	2.78 (0.0)	--	6.96 (0.0)	5.03 (0.0)	--	5.75 (0.0)	3.49 (0.0)	--	4.41 (0.0)	4.74	Alto Baixo	-- --	-- --	-- --	--	Distilia
26	● <i>Rourea doniana</i> Baker ☼	4: 5: 4	1.84 (0.4)	2.61 (0.04)	3.30 (0.9)	3.89 (0.4)	3.21 (0.4)	2.41 (0.9)	2.48 (0.3)	2.01 (0.12)	1.58 (0.5)	2.59	Alto Baixo Médio	0.29 0.32 0.07	0.29 0.45 0.31	52 25 23	351	Dimorfismo estilar relaxado ^h
27	● <i>Rourea duckei</i> Huber ☼ ☆	2: ---: --	1.44 (0.0)	--	1.46 (0.0)	2.92 (0.0)	--	2.16 (0.0)	2.02 (0.03)	--	2.15 (0.0)	1.86	Alto Baixo	-- 0.02	0.06 --	68 32	184	Distilia
28	● <i>Rourea frutescens</i> Aubl. ☼	6: ---: 7	1.63 (0.1)	--	3.59 (0.2)	3.38 (0.04)	--	2.51 (0.4)	2.25 (0.6)	--	1.60 (0.1)	2.49	Alto Baixo	0.32 0.33	0.11 0.17	58 42	63	Dimorfismo estilar relaxado ^h
29	● <i>Rourea gardneriana</i> Planch. ☼ ☆	7: ---: 2	2.08 (0.1)	--	4.89 (3.4)	3.42 (0.4)	--	4.22 (2.1)	2.28 (0.4)	--	2.35 (0.2)	3.20	Alto Baixo	0.38 0.40	0.29 0.43	57 43	123	Polimorfismo floral misto ^h
30	● <i>Rourea glabra</i> Kunth ☼	3: ---: --	1.57 (0.02)	--	--	2.54 (0.2)	--	--	1.68 (0.1)	--	--	1.93	Alto Baixo	-- 0.22	0.34 --	66 34	203	Distilia

n	ESPÉCIE	n S: M: L	ESTIGMA			ANTERA ALTA			ANTERA BAIXA			\bar{X}	Órgão	CV Etg	CV Ant	IN IN T ² Valores %	Sistema reprodutivo	
			\bar{S}	\bar{M}	\bar{L}	\bar{S}	\bar{M}	\bar{L}	\bar{S}	\bar{M}	\bar{L}							
I. TRIBO CNESTIDAE (5-carpelar)																		
31	● <i>Rourea glazioui</i> G. Schellenb. ☼ ☆	2: ---: 3	2.71 (0.0)	--	5.45 (0.6)	5.49 (0.04)	--	3.71 (1.7)	4.50 (0.2)	--	2.64 (0.4)	4.08	Alto Baixo	0.16 0.02	0.15 0.33	64 36	14	Dimorfismo estilar
32	● <i>Rourea gracilis</i> G. Schellenb. ☼ ☆	5: ---: --	1.62 (0.03)	--	--	3.90 (0.5)	--	--	2.48 (0.3)	--	--	2.67	Alto Baixo	-- 0.25	0.33 --	80 20	199	Distilia
33	● <i>Rourea grosourdyana</i> Baill. ☼ ☆	3: ---: 4	1.33 (0.0004)	--	3.27 (0.02)	2.81 (0.1)	--	2.05 (0.1)	2.01 (0.002)	--	1.25 (0.02)	2.12	Alto Baixo	0.11 0.11	0.25 0.39	70 30	39	Dimorfismo estilar relaxado
34	● <i>Rourea induta</i> Planch. ☼	179: ---: 182	2.02 (0.3)	--	4.25 (0.8)	4.85 (0.8)	--	3.75 (0.7)	3.55 (0.8)	--	2.37 (0.4)	3.47	Alto Baixo	0.21 0.28	0.27 0.33	45 55	37	Distilia* ^h
35	● <i>Rourea kappleri</i> Lanj. ☼ ☆	--: 2: --	--	--	2.23 (0.0003)	--	--	2.10 (0.002)	--	--	1.62 (0.01)	1.98	Alto Baixo	0.06 --	-- 0.19	58 42	218	Distilia
36	● <i>Rourea krukovii</i> Steyerm. ☼	1: ---: 3	1.23 (0.0)	--	3.58 (1.5)	1.10 (0.0)	--	2.06 (0.03)	0.89 (0.0)	--	1.24 (0.001)	1.68	Alto Baixo	0.31 --	0.15 0.32	95 05	297	Dimorfismo estilar
37	● <i>Rourea ligulata</i> Baker ☼ ☆	--: ---: 7	--	--	3.46 (0.2)	--	--	2.91 (0.2)	--	--	1.54 (0.003)	2.64	Alto Baixo	0.20 --	-- 0.39	69 31	262	Dimorfismo estilar ^h
38	● <i>Rourea luizalbertoi</i> Forero. LA Vidal & Carbonó ☼ ☆	2: ---: --	2.65 (0.01)	--	--	4.73 (0.03)	--	--	3.66 (0.2)	--	--	3.68	Alto Baixo	-- 0.13	0.18 --	72 28	187	Distilia
39	● <i>Rourea macrocalyx</i> Carbono. Forero & LA Vidal ☼ ☆	--:---: 1	--	--	6.05 (0.0)	--	--	4.09 (0.0)	--	--	1.36 (0.0)	3.83	Alto Baixo	-- --	-- --	-- --	--	Distilia
40	● <i>Rourea martiana</i> Baker ☼ ☆	2: ---: 3	3.07 (0.001)	--	5.06 (0.3)	4.98 (1.4)	--	2.59 (0.001)	3.84 (0.1)	--	2.06 (0.0)	3.60	Alto Baixo	0.14 0.05	0.22 0.13	74 26	20	Dimorfismo estilar
41	● <i>Rourea microphylla</i> (Hook. & Arn.) Planch. ☼	2: ---: 3	1.68 (0.02)	--	3.40 (0.04)	3.22 (2.2)	--	2.85 (0.09)	2.86 (3.3)	--	2.04 (0.01)	2.67	Alto Baixo	0.13 0.22	0.35 0.25	58 42	36	Dimorfismo estilar
42	● <i>Rourea mimosoides</i> (Vahl) Planch. ☼	2: ---: --	1.74 (0.0003)	--	--	3.64 (0.1)	--	--	2.82 (0.03)	--	--	2.73	Alto Baixo	0.08 --	-- 0.19	78 22	185	Distilia
43	● <i>Rourea minor</i> (Gaertn.) Alston ☼	1: ---: 2	2.38 (0.0)	--	3.78 (0.9)	5.69 (0.0)	--	2.90 (0.001)	4.41 (0.0)	--	2.16 (0.3)	3.55	Alto Baixo	0.26 --	0.18 0.24	89 11	30	Distilia
44	● <i>Rourea neglecta</i> G.Schellenb. ☼	--: ---: 2	--	--	2.74 (0.003)	--	--	2.17 (0.0)	--	--	1.04 (0.0003)	1.98	Alto Baixo	0.09 --	-- 0.41	72 28	269	Distilia
45	● <i>Rourea obliquifoliolata</i> Gilg ☼	1: ---: --	1.11 (0.0)	--	--	3.65 (0.0)	--	--	2.86 (0.0)	--	--	2.54	Alto Baixo	-- --	-- --	-- --	--	Distilia
46	● <i>Rourea paraensis</i> Forero ☼ ☆	--:---: 7	--	--	1.00 (0.01)	--	--	2.17 (0.6)	--	--	1.00 (0.01)	1.39	Alto Baixo	0.32 --	-- 0.55	25 75	227	Dimorfismo estilar ^h
47	● <i>Rourea psammophila</i> Forero ☼ ☆	3: ---: 7	2.07 (0.01)	--	3.89 (0.1)	4.19 (9.0)	--	2.63 (0.1)	3.32 (1.5)	--	1.69 (0.05)	2.96	Alto Baixo	0.14 0.15	0.37 0.33	79 21	33	Dimorfismo estilar ^h
48	● <i>Rourea pseudogardneriana</i> Forero. Carbono & LA Vidal ☼ ☆	--:---: 1	--	--	3.78 (0.0)	--	--	3.01 (0.0)	--	--	2.42 (0.0)	3.07	Alto Baixo	-- --	-- --	-- --	--	Distilia

n	ESPÉCIE	n S: M: L	ESTIGMA			ANTERA ALTA			ANTERA BAIXA			\bar{X}	Órgão	CV Etg	CV Ant	IN IN T ² Valores %	Sistema reprodutivo	
			\bar{S}	\bar{M}	\bar{L}	\bar{S}	\bar{M}	\bar{L}	\bar{S}	\bar{M}	\bar{L}							
I. TRIBO CNESTIDAE (5-carpelar)																		
49	● <i>Rourea pseudospadicea</i> G.Schellenb. ☼ ☆	1: ---: --	1.41 (0.0)	--	--	3.32 (0.0)	--	--	2.13 (0.0)	--	--	2.29	Alto Baixo	-- --	-- --	-- --	Distilia	
50	● <i>Rourea puberula</i> Baker ☼	2: ---: 1	1.41 (0.0003)	--	2.88 (0.0)	2.87 (2.0)	--	2.62 (0.0)	2.07 (0.2)	--	1.29 (0.0)	2.19	Alto Baixo	-- 0.10	0.37 0.48	45 55	47	Dimorfismo estilar
51	● <i>Rourea pubescens</i> (DC.) Radlk. ☼ ☆	1: ---: 2	1.99 (0.0)	--	3.82 (1.1)	2.62 (0.0)	--	2.59 (0.1)	1.93 (0.0)	--	1.43 (0.01)	2.40	Alto Baixo	0.27 --	0.21 0.39	86 14	70	Distilia ^h
52	● <i>Rourea solanderi</i> Baker ☼	2: ---: --	0.74 (0.0)	--	--	4.93 (3.3)	--	--	3.29 (4.9)	--	--	2.99	Alto Baixo	-- 0.11	0.33 --	97 03	221	Distilia
53	● <i>Rourea surinamensis</i> Miq. ☼	4: ---: 4	1.59 (0.003)	--	2.96 (0.02)	3.03 (1.5)	--	2.67 (0.09)	2.08 (0.2)	--	1.43 (0.2)	2.29	Alto Baixo	0.13 0.15	0.38 0.43	55 45	44	Dimorfismo estilar
54	● <i>Rourea thomsonii</i> (Baker) Jongkind ☼	1: ---: 1	0.96 (0.0)	--	2.47 (0.0)	3.61 (0.0)	--	0.95 (0.0)	2.32 (0.0)	--	0.65 (0.0)	1.83	Alto Baixo	-- --	-- --	-- --	--	Distilia
II. TRIBO CONNAREAE (1-carpelar)																		
55	● <i>Connarus africanus</i> Lam. ☼	---: 2: 1	--	3.32 (0.1)	6.14 (0.0)	--	5.75 (0.002)	3.38 (0.0)	--	1.55 (0.01)	2.11 (0.0)	3.71	Alto Baixo Médio	-- -- 0.19	0.33 -- 0.67	05 84 10	28	Distilia*
56	● <i>Connarus beyrichii</i> Planch. ☼ ☆	1: ---: 1	2.48 (0.0)	--	2.42 (0.0)	3.11 (0.0)	--	1.72 (0.0)	2.39 (0.0)	--	1.34 (0.0)	2.24	Alto Baixo	-- --	-- --	-- --	--	Distilia
57	● <i>Connarus blanchetii</i> Planch. ☼ ☆	2: 3: --	1.71 (0.2)	2.60 (0.4)	--	2.45 (1.6)	3.11 (0.9)	--	1.74 (0.1)	2.06 (0.3)	--	2.28	Alto Baixo Médio	-- 0.40 0.30	0.40 -- 0.37	74 10 16	223	Homostilia ^h
58	● <i>Connarus cochinchinensis</i> (Baill.) Pierre ☼	---: 2: 1	--	2.40 (3.1)	5.83 (0.0)	--	4.72 (39.7)	4.06 (0.0)	--	1.26 (0.1)	2.93 (0.0)	3.53	Alto Baixo Médio	-- -- 0.30	-- 0.23 0.83	46 26 28	131	Distilia
59	● <i>Connarus coriaceus</i> Schellenb. ☼	3: 1: --	1.74 (0.03)	1.97 (0.0)	--	2.55 (0.003)	2.63 (0.0)	--	1.68 (0.02)	0.70 (0.0)	--	1.88	Alto Baixo Médio	-- 0.23 --	0.26 -- 0.82	82 15 03	229	Dimorfismo estilar ^h
60	● <i>Connarus deterrentus</i> Planch. ☼ ☆	1, 2♂: ---: 1:	1.26 (0.01)	--	2.89 (0.0)	2.83 (0.002)	--	1.63 (0.0)	1.70 (0.004)	--	0.68 (0.0)	1.83	Alto Baixo	-- 0.23	0.29 0.58	60 40	41	Androdioiccia○
61	● <i>Connarus erianthus</i> Benth. ex Baker ☼ ☆	1, 3♂: ---: 2:	1.01 (0.003)	--	2.33 (1.6)	1.92 (0.01)	--	1.45 (0.05)	1.02 (0.01)	--	0.98 (0.03)	1.45	Alto Baixo	0.24 0.48	0.37 0.38	88 12	124	Androdioiccia○
62	● <i>Connarus fasciculatus</i> (DC.) Planch. ☼	1: ---: 1, 1♂	1.35 (0.0)	--	2.47 (12.5)	2.37 (0.0)	--	1.50 (0.3)	1.77 (0.0)	--	1.11 (0.03)	1.76	Alto Baixo	0.76 --	0.20 0.40	93 07	134	Androdioiccia○
63	● <i>Connarus favosus</i> Planch. ☼ ☆	3: 3: 4	1.80 (0.2)	1.37 (0.0)	1.36 (0.001)	2.50 (0.2)	1.38 (0.0004)	0.97 (0.002)	1.92 (0.1)	0.83 (0.001)	0.60 (0.0004)	1.41	Alto Baixo Médio	0.13 0.37 0.04	0.28 0.33 0.30	25 57 18	111	Polimorfismo floral misto ^h ○
64	● <i>Connarus griffonianus</i> Baill. ☼	---: 2: 1	--	1.85 (0.0)	4.04 (0.0)	--	4.37 (0.07)	1.85 (0.0)	--	0.62 (0.0003)	0.99 (0.0)	2.28	Alto Baixo Médio	-- -- 0.02	-- 0.43 0.88	38 62 00	19	Distilia*△

n	ESPÉCIE	n S: M: L	ESTIGMA			ANTERA ALTA			ANTERA BAIXA			\bar{X}	Órgão	CV Etg	CV Ant	IN IN T ² Valores %	Sistema reprodutivo	
			\bar{S}	\bar{M}	\bar{L}	\bar{S}	\bar{M}	\bar{L}	\bar{S}	\bar{M}	\bar{L}							
II. TRIBO CONNAREAE (1-carpelar)																		
65	● <i>Connarus incomptus</i> Planch. ☼	3: 2: 1	1.36 (0.03)	1.56 (0.0004)	2.56 (0.0)	3.05 (0.01)	3.14 (0.7)	1.21 (0.0)	1.75 (0.02)	1.10 (0.0)	0.60 (0.0)	1.82	Alto Baixo Médio	-- 0.31 0.09	0.32 0.48 0.61	46 39 15	35	Polimorfismo floral misto
66	● <i>Connarus marginatus</i> Planch. ☼ ☆	--: 1: --	--	--	2.33 (0.0)	--	--	2.05 (0.0)	--	--	1.56 (0.0)	1.98	Alto Baixo	-- --	-- --	-- --	--	Distilia ^h ○
67	● <i>Connarus marlenei</i> Forero ☼ ☆	2: --: --	2.42 (0.5)	--	--	4.35 (21.6)	--	--	2.99 (4.3)	--	--	3.25	Alto Baixo	-- 0.34	0.46 --	71 29	216	Distilia
68	● <i>Connarus monocarpus</i> Wight & Arn. ☼	--: 1: --	--	3.08 (0.0)	--	--	4.91 (0.0)	--	--	1.65 (0.0)	--	3.21	Alto Baixo Médio	-- -- --	-- -- --	-- -- --	--	Distilia*△
69	● <i>Connarus nodosus</i> Baker ☼ ☆	2: 1: 8	1.48 (0.01)	2.03 (0.0)	2.38 (0.04)	3.09 (0.0)	2.00 (0.0)	1.28 (0.04)	2.02 (0.006)	1.14 (0.0)	0.93 (0.02)	1.82	Alto Baixo Médio	0.19 0.22 --	0.25 0.39 0.39	38 28 34	56	Polimorfismo floral misto ^h ○
70	● <i>Connarus ovatifolius</i> (Mart. ex Baker) Schellenb. ☼ ☆	--: 1: --	--	2.38 (0.0)	--	--	2.29 (0.0)	--	--	1.90 (0.0)	--	2.19	Alto Baixo Médio	-- -- --	-- -- --	-- -- --	--	Distilia
71	● <i>Connarus paniculatus</i> Roxb. ☼	1: 1: 2	1.84 (0.0)	4.09 (0.0)	5.63 (1.3)	4.00 (0.0)	4.65 (0.0)	3.48 (0.001)	2.11 (0.0)	1.36 (0.0)	2.28 (0.0003)	3.27	Alto Baixo Médio	0.19 -- --	0.44 0.24 0.77	60 06 34	49	Dimorfismo estilar○
72	● <i>Connarus patrisii</i> (DC.) Planch. ☼	--: --: 5	--	--	3.23 (0.7)	--	--	1.37 (0.01)	--	--	0.87 (0.01)	1.82	Alto Baixo	0.29 --	-- 0.36	89 11	387	Dimorfismo estilar ^h
73	● <i>Connarus perrottetii</i> (DC.) Planch. ☼ ☆	12: 8: 3	1.73 (1.0)	2.16 (0.5)	2.55 (1.3)	3.56 (1.2)	2.56 (0.8)	1.36 (0.3)	2.29 (1.2)	1.52 (0.6)	1.24 (1.7)	2.11	Alto Baixo Médio	0.45 0.18 0.33	0.43 0.75 0.46	50 25 25	134	Polimorfismo floral misto
74	● <i>Connarus punctatus</i> Planch. ☼	3, 6♂: --: 1	1.34 (0.2)	--	3.34 (0.0)	3.50 (0.5)	--	1.54 (0.0)	2.45 (0.3)	--	0.91 (0.0)	2.18	Alto Baixo	-- 0.47	0.32 0.36	63 37	35	Androdioicia○
75	● <i>Connarus regnellii</i> Schellenb. ☼ ☆	--: --: 2	--	--	2.50 (0.0)	--	--	1.18 (0.004)	--	--	0.57 (0.0)	1.41	Alto Baixo	0.03 --	-- 0.43	87 13	357	Distilia ^h
76	● <i>Connarus rostratus</i> (Vell.) LBSm. ☼ ☆	2: 3: 8	1.89 (0.0)	1.98 (0.04)	2.43 (0.2)	2.26 (0.0)	2.71 (0.1)	1.31 (0.002)	1.60 (0.0)	1.53 (0.1)	0.87 (0.0003)	1.84	Alto Baixo Médio	0.29 0.04 0.23	0.20 0.26 0.38	32 38 30	67	Polimorfismo floral misto ^h
77	● <i>Connarus ruber</i> (Poepp.) Planch. ☼ ☆	18: 7: 6	1.59 (0.2)	1.21 (0.3)	1.21 (0.6)	2.05 (0.8)	1.43 (0.4)	1.05 (0.2)	1.38 (0.5)	0.82 (0.2)	0.59 (0.1)	1.26	Alto Baixo	0.50 0.48 0.47	0.52 0.56 0.55	51 25 25	156	Polimorfismo floral misto ^h ○
78	● <i>Connarus semidecandrus</i> Jack ☼	1: 2: 1	1.15 (0.0)	2.93 (0.4)	4.64 (0.0)	4.32 (0.0)	4.53 (0.2)	3.09 (0.0)	1.37 (0.0)	1.72 (0.5)	1.32 (0.0)	2.79	Alto Baixo Médio	-- -- 0.23	0.73 0.57 0.56	08 17 75	44	Distilia
79	● <i>Connarus suberosus</i> Planch. ☼ ☆	35, 93♂: 153	1.95 (0.4)	--	3.40 (0.9)	3.23 (1.2)	--	2.01 (0.5)	2.22 (0.8)	--	1.35 (0.3)	2.36	Alto Baixo	0.28 0.30	0.41 0.41	74 26	63	Dioicia* ^h △○

n	ESPÉCIE	n S: M: L	ESTIGMA			ANTERA ALTA			ANTERA BAIXA			\bar{X}	Órgão	CV Etg	CV Ant	IN	IN T ²	Sistema reprodutivo
			\bar{S}	\bar{M}	\bar{L}	\bar{S}	\bar{M}	\bar{L}	\bar{S}	\bar{M}	\bar{L}							
II. TRIBO CONNAREAE (1-carpelar)																		
80	● <i>Connarus venezuelanus</i> Baill. ☼	1: ---: --	1.08 (0.0)	--	--	4.06 (0.0)	--	--	2.55 (0.0)	--	--	2.56	Alto Baixo	--	--	--	--	Distilia
81	● <i>Ellipanthus beccarii</i> Pierre ☼	--: 1♂: --	--	0.95 (0.0)	--	--	4.16 (0.0)	--	--	0.75 (0.0)	--	1.95	Alto Baixo Médio	--	--	--	--	Dioicia* △○
82	● <i>Ellipanthus glabrifolius</i> Merr. ☼	--: 1♂: 1♀	--	3.89 (0.0)	3.84 (0.0)	--	4.72 (0.0)	1.96 (0.0)	--	1.72 (0.0)	1.72 (0.0)	2.98	Alto Baixo Médio	--	--	--	--	Dioicia* △○
III. TRIBO JOLLYDOREAE (1-carpelar)																		
83	● <i>Jollydora duparquetiana</i> (Baill.) Pierre ☼	--: --: 3	--	--	4.80 (4.1)	--	--	2.51 (1.0)	--	--	1.48 (0.4)	2.93	Alto Baixo	0.30 --	-- 0.49	83 17	350	Tristilia*
IV. TRIBO MANOTEAE (5-carpelar)																		
84	● <i>Manotes expansa</i> Sol. ex Planch. ☼	3: 1: 1	1.45 (0.0)	3.55 (0.0)	4.07 (0.4)	4.58 (0.01)	5.06 (0.0)	3.22 (0.0)	3.00 (0.001)	1.78 (0.0)	1.10 (0.0)	3.09	Alto Baixo Médio	-- 0.13 --	0.27 0.69 0.68	59 19 22	15	Tristilia*
85	● <i>Manotes griffoniana</i> Baill. ☼	--: 2: --	--	2.66 (0.05)	--	--	4.57 (0.6)	--	--	1.01 (0.05)	--	2.74	Alto Baixo Médio	-- -- 0.33	-- -- 0.75	71 05 24	393	Tristilia*
86	● <i>Manotes macranta</i> (Gilg) G. Schellenb. ☼	1: ---: --	2.37 (0.0)	--	--	4.85 (0.0)	--	--	4.06 (0.0)	--	--	3.76	Alto Baixo	--	--	--	--	Distilia*
TOTAL FLORES MENSURADAS		536: 57: 501	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--

☆ Espécie endêmica ou rara (Forero, 1983; Giuliatti, 2009; Flora do Brasil 2020 em construção);

*confirmado na literatura (Baker, 1962; Lemmens, 1989a; Lenza et al., 2008; Denardi 2008).

S4. Resultados das comparações entre a altura das anteras de flores do mesmo morfo; e entre anteras e estigmas de flores de morfos diferentes, sistema reprodutivo associado às espécies de Connaraceae. [df = graus de liberdade; ***P < 0.001; **P < 0.01; *P < 0.05; -- = n estatístico insuficiente ou não-amostrado; ns = não significativo após *t*-test (*t*), Mann-Whitney test (U), ANOVA one-way ou Kruskal-Wallis test (H) ($\alpha < 0.05$); ☼ = sistema confirmado também em literatura].

ESPÉCIE (S: M: L)	ENTRE FLORES DO MESMO MORFO Antera ^{alta} vs. Antera ^{baixa}			ENTRE FLORES DE MORFOS DIFERENTES			SISTEMA REPRODUTIVO
	Brevistilo (S)	Medistilo (M)	Longistilo (L)	Antera alta S vs. L (vs. M)	Antera baixa S vs. L (vs. M)	Estigma S vs. L (vs. M)	
ESPÉCIES DIMÓRFICAS							
1. <i>Bernardinia fluminensis</i> (Gardner) Planch. (14: --: 2)	df = 26, <i>t</i> = 5.606***	--	df = 2, <i>t</i> = 3.399 ns	df = 4, <i>t</i> = 2.552 ns	df = 4,, <i>t</i> = 0.750 ns	df = 4,, <i>t</i> = -11.427***	Dimorfismo estilar
2. <i>Cnestis palala</i> (Lour.) Merr (4: --: 4)	df = 6, <i>t</i> = 2.96*	--	df = 6, <i>t</i> = 2.86*	df = 6, <i>t</i> = 2.22 ns	df = 6, <i>t</i> = 1.33 ns	df = 6, <i>t</i> = -2.64*	Dimorfismo estilar
3. <i>Connarus blanchetii</i> Planch. (2: 3: --)	df = 2, <i>t</i> = 0.865 ns	--	df = 4, <i>t</i> = 1.465 ns	df = 3, <i>t</i> = -0.718 ns	df = 3, <i>t</i> = -0.629 ns	df = 2, <i>t</i> = 0.865 ns	Homostilia
4. <i>Connarus erianthus</i> Benth. ex Baker (4: --: 2)	df = 6, <i>t</i> = 5.393*	--	df = 2, <i>t</i> = 1.154 ns	df = 1.1, <i>t</i> = 1.329 ns	df = 4, <i>t</i> = 0.553 ns	df = 1.1, <i>t</i> = -1.636 ns	Androdioicia
5. <i>Connarus suberosus</i> Planch. (128: --: 153)	df = 250.6, <i>t</i> = 8.164***	--	df = 285.7, <i>t</i> = 9.409***	df = 210.9, <i>t</i> = 11.09***	df = 203.7, <i>t</i> = 9.6***	df = 255.2, <i>t</i> = -15.6***	Dioicia ☼
6. <i>Pseudoconnarus macrophyllus</i> (Poepp.) Radlk. (14: --: 4)	df = 23.56, <i>t</i> = 2.53*	--	df = 6, <i>t</i> = 1.01 ns	df = 3.41, <i>t</i> = -1.47 ns	df = 11, <i>t</i> = -0.34 ns	df = 3, <i>t</i> = -1.62 ns	Polimorfismo floral misto
7. <i>Rourea chrysomalla</i> Glaz. & G.Schellenb. (16: --: 16)	U = 215***	--	U = 218***	U = 244***	U = 253***	U = 3***	Distilia
8. <i>Rourea frutescens</i> Aubl. (6: --: 7)	U = 22 ns	--	U = 44**	U = 30*	U = 28 ns	U = 0**	Dimorfismo estilar relaxado
9. <i>Rourea gardneriana</i> Planch. (7: --: 2)	U = 22 ns	--	U = 4 ns	U = 3 ns	U = 4 ns	df = 1.1334, t-valor = -3.7979 ns	Polimorfismo floral misto
10. <i>Rourea glazioui</i> G. Schellenb. (2: --: 3)	df = 2, <i>t</i> = 2.139 ns	--	df = 4, <i>t</i> = 1.430 ns	df = 3, <i>t</i> = 2.077 ns	df = 3, <i>t</i> = 2.590 ns	df = 3, <i>t</i> = -4.108*	Dimorfismo estilar
11. <i>Rourea grosourdyana</i> Baill. (3: --: 4)	df = 4, <i>t</i> = 2.20 ns	--	df = 6, <i>t</i> = 2.22 ns	df = 5, <i>t</i> = 1.66 ns	df = 5, <i>t</i> = 3.01*	df = 5, <i>t</i> = -8.48***	Dimorfismo estilar relaxado
12. <i>Rourea induta</i> Planch. (179: --: 182)	U = 5031.5***	--	U = 3267.0***	U = 6079.0***	U = 4520.5***	U = 848.5***	Distilia ☼
13. <i>Rourea martiana</i> Baker (2: --: 3)	df = 1.5, <i>t</i> = 1.6 ns	--	df = 2, <i>t</i> = -0.34 ns	df = 3, <i>t</i> = 2.6 ns	df = 1, <i>t</i> = 4.6 ns	df = 3, <i>t</i> = -3.7*	Dimorfismo estilar
14. <i>Rourea microphylla</i> (Hook. & Arn.) Planch. (2: --: 3)	df = 2, <i>t</i> = 0.27 ns	--	df = 3.5, <i>t</i> = 2.2 ns	df = 3, <i>t</i> = 0.35 ns	df = 1.1, <i>t</i> = 0.79 ns	df = 3, <i>t</i> = -4.5*	Dimorfismo estilar

ESPÉCIE (S: M: L)	ENTRE FLORES DO MESMO MORFO Antera ^{alta} vs. Antera ^{baixa}			ENTRE FLORES DE MORFOS DIFERENTES			SISTEMA REPRODUTIVO
	Brevistilo (S)	Medistilo (M)	Longistilo (L)	Antera alta S vs. L (vs. M)	Antera baixa S vs. L (vs. M)	Estigma S vs. L (vs. M)	
ESPÉCIES DIMÓRRFICAS							
15. <i>Rourea psammophila</i> Forero (3: --: 7)	df = 4, <i>t</i> = 0.6 ns	--	df = 12, <i>t</i> = 3.1*	df = 2.3, <i>t</i> = 1.4 ns	df = 2.3, <i>t</i> = 1.4 ns	df = 5, <i>t</i> = 3.1*	Dimorfismo estilar
16. <i>Rourea surinamensis</i> Miq. (4: --: 4)	df = 6, <i>t</i> = 1.47 ns	--	df = 6, <i>t</i> = 2.77*	df = 6, <i>t</i> = 0.57 ns	df = 6, <i>t</i> = 1.38 ns	df = 6, <i>t</i> = - 5.98***	Dimorfismo estilar
ESPÉCIES TRIMÓRFICAS							
17. <i>Agelaea pentagyna</i> (Lam.) Baill. (2: 2: 1)	df = 1.373, <i>t</i> = 2.5473 ns	df = 1.3802, <i>t</i> = 18.649**	--	df = 1.2898, <i>t</i> = 3.0565 ns	df = 1.2717, <i>t</i> = 5.2329 ns	df = 1.0022, <i>t</i> = 1.6889 ns	Tristilia [⊗]
18. <i>Connarus favosus</i> Planch. (3: 3: 4)	df = 4 <i>t</i> = 1.192 ns	df = 6 <i>t</i> = 2.970*	df = 4 <i>t</i> = 4.468**	df = 2, 7 F = 13.802, S ^a , M ^{a,b} , L ^b	df = 2, 7 F = 16.456, S ^a , M ^c , L ^b	df = 2, 7 F = 1.371, S ^a , M ^a , L ^a	Polimorfismo floral misto
19. <i>Connarus incomptus</i> Planch. (3: 2: 1)	df = 2.7237, <i>t</i> = 3.9797*	df = 1.0038, <i>t</i> = 4.9097 ns	--	df = 1.1498, <i>t</i> = -0.036634 ns	df = 2.0192, <i>t</i> = 3.4264 ns	df = 2.381, <i>t</i> = -0.80712 ns	Polimorfismo floral misto
20. <i>Connarus nodosus</i> Baker (2: 1: 8)	df = 1.0048, <i>t</i> = 4.3072 ns	--	df = 7.6219, <i>t</i> = 1.1761 ns	df = 4.0065, <i>t</i> = 5.0466**	df = 4.9848, <i>t</i> = 3.1943*	U = 0 ns	Polimorfismo floral misto
21. <i>Connarus perrottetti</i> (DC.) Planch. (12: 8: 3)	df = 9.1729, <i>t</i> = 1.6065 ns	df = 3.2395, <i>t</i> = 1.4616 ns	df = 6.6603, <i>t</i> = 2.8665 ns	df = 2, H = 10.352**	df = 2, H = 3.8711 ns	df = 2, H = 3.9316 ns	Polimorfismo floral misto
22. <i>Connarus rostratus</i> (Vell.) LBSm. (2: 3: 8)	df = 2 <i>t</i> = 6.6*	df = 14 <i>t</i> = 4.2**	df = 4 <i>t</i> = 2.7*	df = 2, 6, F = 9.9, S ^a , M ^{a,b} , L ^b ,	df = 2, 6, F = 5.3, S ^a , M ^{a,b} , L ^b	df = 2, 6, F = 1.2, S ^a , M ^a , L ^a	Polimorfismo floral misto
23. <i>Connarus ruber</i> (Poepp.) Planch. (18: 7: 6)	U = 48 ns	df = 7.1451, <i>t</i> = 1.8323 ns	U = 48 ns	df = 2, H = 4.9549 ns	df = 2, H = 6.4931*	df = 2, H = 1.3002 ns	Polimorfismo floral misto
24. <i>Rourea amazonica</i> (Baker) Radlk. (5: 3: 5)	U = 19 ns	df = 3.4875, <i>t</i> = 2.3211 ns,	df = 7.3674, <i>t</i> = 2.6581*	df = 2, H = 1.3714 ns	df = 2, H = 5.0637 ns	df = 2, H = 6.3648*	Dimorfismo estilar
25. <i>Rourea doniana</i> Baker (4: 5: 4)	U = 16 ns	U = 16*	df = 7.6109, <i>t</i> = 1.1471 ns	df = 2, H = 6.3099*	df = 2, H = 3.3297 ns	df = 2, H = 6.3099*	Dimorfismo estilar relaxado

Resultados na mesma linha seguidos pela mesma letra não diferem significativamente entre si, a 5 % de probabilidade pelo teste post-hoc de Tukey.

⊗ (Lemmens, 1989a; Lenza et al., 2008; Denardi, 2008).

S5. Resultados dos testes estatísticos entre a distância do estigma e anteras altas e anteras baixas entre os morfos correspondentes, entre táxons de diferentes sistemas reprodutivos de Connaraceae. [média ± desvio padrão; -- = n estatístico insuficiente ou não amostrado; n = flores mensuradas; (graus de liberdade); ***P < 0.001; **P < 0.01; *P < 0.05; ns = não significativo após *t*-test, Mann-Whitney test ou Anova one-way ($\alpha < 0.05$)].

ESPÉCIE	n S: M: L	Estame	Distância entre o estigma e estame em:			Resultado do teste estatístico	
			Brevistilo	Medistilo	Longistilo		
HOMOSTILIA							
Todos os valores em mm							
1	<i>Connarus blanchetii</i> Planch.	2: 3: --	Alto	-0.74 ± 0.44	-0.52 ± 0.28	--	<i>t</i> (1.55) = -0.64069 ns
			Baixo	-0.03 ± 0.09	0.54 ± 0.03	--	<i>t</i> (1.1) = -8.4618 ns
DIMORFISMO ESTILAR							
2	<i>Bernardinia fluminensis</i> (Gardner) Planch.	14: --: 2	Alto	-1.37 ± 0.69	--	1.39 ± 0.15	<i>t</i> (4.99) = 1.5417 ns
			Baixo	-0.46 ± 0.30	--	2.36 ± 0.03	<i>t</i> (4.02) = -4.8149**
3	<i>Cnestis palala</i> (Lour.) Merr	4: --: 4	Alto	-0.35 ± 0.12	--	0.68 ± 0.31	<i>t</i> (3.91) = -6.1879**
			Baixo	0.10 ± 0.14	--	0.99 ± 0.25	<i>t</i> (5.67) = 1.3058 ns
4	<i>Rourea amazonica</i> (Baker) Radlk.	5: 2: 5	Alto	-1.82 ± 0.62	-0.37 ± 0.43	0.45 ± 0.28	F (2, 8) = 13.15**, S ^a , M ^{a,c} , L ^b
			Baixo	-1.02 ± 0.59	0.96 ± 0.59	1.73 ± 0.45	F (2, 8) = 8.88**, S ^a , M ^{a,c} , L ^b
5	<i>Rourea glazioui</i> G. Schellenb.	2: --: 3	Alto	-2.78 ± 0.50	--	1.74 ± 0.85	<i>t</i> (2.27) = -3.2967 ns
			Baixo	-1.79 ± 0.72	--	2.81 ± 0.57	<i>t</i> (1.15) = -1.985 ns
6	<i>Rourea martiana</i> Baker	2: --: 3	Alto	-1.91 ± 0.95	--	2.47 ± 0.73	<i>t</i> (1.15) = -1.3752 ns
			Baixo	-0.78 ± 0.45	--	2.99 ± 0.69	<i>t</i> (1.08) = -3.8679 ns
7	<i>Rourea microphylla</i> (Hook. & Arn.) Planch.	2: --: 3	Alto	-1.54 ± 0.86	--	0.55 ± 0.17	<i>t</i> (1.06) = -3.4 ns
			Baixo	-1.18 ± 0.98	--	1.36 ± 0.20	<i>t</i> (1.00) = -1.8943 ns
8	<i>Rourea psammophila</i> Forero	3: --: 7	Alto	-2.12 ± 1.42	--	1.25 ± 0.60	<i>t</i> (2.04) = -2.6439 ns
			Baixo	-1.25 ± 0.79	--	2.20 ± 0.41	U = 0**
9	<i>Rourea surinamensis</i> Miq.	4: --: 4	Alto	-1.44 ± 1.02	--	0.29 ± 0.48	<i>t</i> (4.72) = -0.81917 ns
			Baixo	-0.49 ± 0.54	--	1.53 ± 0.37	<i>t</i> (3.25) = -2.4132 ns
DIMORFISMO ESTILAR RELAXADO							
10	<i>Rourea doniana</i> Baker	4: 5: 4	Alto	-2.05 ± 0.65	-0.60 ± 0.84	0.89 ± 0.42	F (2, 10) = 23.52***, S ^a , M ^c , L ^b
			Baixo	-0.64 ± 0.42	0.60 ± 0.43	1.72 ± 0.39	F (2, 10) = 37.18***, S ^a , M ^c , L ^b
11	<i>Rourea grosourdyana</i> Baill.	3: --: 4	Alto	-1.48 ± 0.62	--	1.23 ± 0.52	<i>t</i> (3.94) = -6.0884**
			Baixo	-0.68 ± 0.10	--	2.03 ± 0.31	<i>t</i> (2.62) = -9.2965**
12	<i>Rourea frutescens</i> Aubl.	6: --: 7	Alto	-1.52 ± 0.42	--	1.08 ± 0.33	<i>t</i> (6.13) = -8.3671***
			Baixo	-0.67 ± 0.67	--	1.98 ± 0.23	<i>t</i> (10) = 0 ns
DISTILIA							
13	<i>Rourea chrysomalla</i> Glaz. & G.Schellenb.	16: --: 16	Alto	-2.95 ± 0.94	--	3.35 ± 0.72	U = 34***
			Baixo	-1.38 ± 0.67	--	4.51 ± 0.86	U = 0***
14	<i>Rourea induta</i> Planch.	179: --: 182	Alto	-2.84 ± 0.92	--	0.49 ± 0.68	U = 534.5***
			Baixo	-1.54 ± 0.90	--	1.87 ± 0.71	U = 392.5***
TRISTILIA							
15	<i>Agelaea pentagyna</i> (Lam.) Baill.	2: 2: 1	Alto	-3.64 ± 0.01	-1.01 ± 0.32	--	<i>t</i> (0.24) = 2.4904 ns
			Baixo	-1.40 ± 0.16	1.75 ± 0.04	--	<i>t</i> (1.02) = -5.8392 ns
POLIMORFISMO FLORAL MISTO							
16	<i>Connarus favosus</i> Planch.	3: 3: 4	Alto	-0.70 ± 0.57	-0.15 ± 0.07	0.39 ± 0.18	F (2, 7) = 9.35*, S ^a , M ^{a,b} , L ^b
			Baixo	-0.27 ± 0.32	0.55 ± 0.16	0.76 ± 0.17	F (2, 7) = 20.19***, S ^a , M ^{b,c} , L ^b
17	<i>Connarus incomptus</i> Planch.	3: 2: 1	Alto	-1.69 ± 0.13	-1.58 ± 0.77	--	<i>t</i> (2.05) = -3.0555 ns
			Baixo	-0.50 ± 0.50	0.46 ± 0.16	--	<i>t</i> (2.52) = -3.1291 ns
18	<i>Connarus nodosus</i> Baker	2: 1: 8	Alto	-1.61 ± 0.35	--	1.10 ± 0.61	<i>t</i> (1.08) = -1.6609 ns
			Baixo	-0.54 ± 0.04	--	1.45 ± 0.58	<i>t</i> (4.76) = -12.207***

ESPÉCIE	n S: M: L	Estame	Distância entre o estigma e estame em:			Resultado do teste estatístico
			Brevistilo	Medistilo	Longistilo	
19 <i>Connarus perrottetii</i> (DC.) Planch.	12: 8: 3	Alto	-1.87 ± 0.90	-0.40 ± 0.17	1.73 ± 0.31	F (2, 16) = 44.19***, S ^a , M ^c , L ^b
		Baixo	-0.60 ± 0.92	0.64 ± 0.27	1.31 ± 0.89	F (2, 16) = 8.60**, S ^a , M ^{a,b} , L ^b
20 <i>Connarus rostratus</i> (Vell.) LBSm.	2: 3: 8	Alto	-0.37 ± 0.16	1.12 ± 0.58	-0.73 ± 0.44	F (2, 8) = 13.15**, S ^a , M ^{a,c} , L ^b
		Baixo	-0.08 ± 0.19	1.57 ± 0.58	0.45 ± 0.11	F (2, 8) = 8.88**, S ^a , M ^{a,c} , L ^b
21 <i>Connarus ruber</i> (Poepp.) Planch.	18: 7: 6	Alto	-0.84 ± 0.49	-0.26 ± 0.24	0.48 ± 0.45	F (2, 20) = 17.71***, S ^a , M ^c , L ^b
		Baixo	-0.19 ± 0.28	0.37 ± 0.25	0.99 ± 0.55	F (2, 20) = 19.17***, S ^a , M ^{a,c} , L ^b
22 <i>Pseudoconnarus macrophyllus</i> (Poepp.) Radlk.	14: --: 4	Alto	-0.41 ± 0.23	--	0.95 ± 0.72	t (3.38) = -0.39302 ns
		Baixo	-0.12 ± 0.13	--	1.80 ± 1.93	t (3.14) = -0.82993 ns
23 <i>Rourea gardneriana</i> Planch.	7: --: 2	Alto	-1.34 ± 0.81	--	0.67 ± 0.39	t (1.11) = -2.0913 ns
		Baixo	-0.20 ± 0.85	--	2.54 ± 1.36	t (4.49) = -3.3305*
ANDRODIOICIA						
24 <i>Connarus erianthus</i> Benth. ex Baker	4: --: 2	Alto	-1.06 ± 0.18	--	0.88 ± 0.64	t (0.29) = -1.982 ns
		Baixo	-0.28 ± 0.15	--	1.35 ± 0.70	t (3.88) = -1.8771 ns
DIOICIA						
25 <i>Connarus suberosus</i> Planch.	130: --: 151	Alto	-1.28 ± 0.83	--	1.39 ± 0.72	U = 4607***
		Baixo	-0.27 ± 0.70	--	2.05 ± 0.75	U = 6449.5***

A N E X O

Capítulo 1:

Diversidade e funcionalidade de estratégias reprodutivas em Connaraceae, uma família de flores polimórficas

Foco e escopo do periódico potencial que pretendemos submeter o nosso manuscrito.

Advertisement

**Sections**

- 1. Submission**
- 2. Aims and Scope**
- 3. Manuscript Categories and Requirements**
- 4. Preparing the Submission**
- 5. Editorial Policies and Ethical Considerations**
- 6. Author Licensing**
- 7. Publication Process After Acceptance**
- 8. Post Publication**
- 9. Editorial Office Contact Details**

1. SUBMISSION

Authors should kindly note that submission implies that the content has not been published or submitted for publication elsewhere except as a brief abstract in the proceedings of a scientific meeting or symposium. *AJB* will consider for review articles previously available as preprints on non-commercial servers such as bioRxiv. Authors may also post the submitted version of a manuscript to non-commercial servers at any time. Authors who intend to post to a preprint server **other than bioRxiv** should contact the editorial office before posting to confirm the server they have selected is in compliance with journal policy. Authors are requested to update any pre-publication versions with a link to the final published article. For more information, see [Preprints policy](#).

Once the submission materials have been prepared in accordance with the Author Guidelines, manuscripts should be submitted online at <http://www.editorialmanager.com/ajb/default.aspx>.

Click here for more details on how to use [Editorial Manager](#).

For help with submissions, please contact: ajb@botany.org.

2. AIMS AND SCOPE

American Journal of Botany (AJB) is an internationally renowned journal publishing innovative, significant research of interest to a wide audience of scientists in all areas of plant biology (including ecology, evolution, physiology, biodiversity, systematics, development, genetics, paleobotany, structure and function), all levels of organization (ecosystem to molecular), and all organisms studied by botanical researchers (including land plants, algae, fungi, lichen, cyanobacteria).

Página intencionalmente deixada em branco.



CAPÍTULO 2

Inconstância sexual e floração fiel na dioicéia e desbalanço reprodutivo e floração oportunista na distílica: evidências de campo e herbário em Connaraceae*

* Manuscrito formatado nas normas do periódico Flora, a ser submetido após as sugestões da banca avaliadora (Anexo 1).

Imagem: Flores brevistilas *Rourea induta* no primeiro dia da abertura sendo visitada por *Cymaenes gisca* Evans, 1955 (Hesperiidae, Hesperinae), em Cerrado *sensu stricto*, Minas Gerais, Brasil. Foto: Thaís Vasconcelos.

HIGHLIGHTS

- A sincronia da floração atenua o desvio demográfico dos morfos no fluxo de pólen.
- A sazonalidade prevista em campo e herbário tem contribuição diferenciada do clima.
- Plantas masculinas e brevistilas exibem mais crescimento vegetativo e menos frutos.
- Plantas femininas e longistilas crescem menos, têm mais frutos e mais indivíduos.
- O hermafroditismo é expressado em dois tipos de flores em populações dioicas.

Resumo

A sincronia no florescimento entre indivíduos com duas categorias de flores aumenta as chances de sucesso reprodutivo de espécies dimórficas, que também são influenciadas pela razão demográfica destes indivíduos, seus parceiros reprodutivos. Nós investigamos se as estratégias reprodutivas e o investimento vegetativo diferem entre Connaraceae de flores morfológicamente distílicas (em *Rourea induta*), mas funcionalmente dioica (em *Connarus suberosus*) utilizando informações de campo e herbário, e o efeito da seleção sexual na evolução nesses sistemas. Para tal, nós registramos a frequência de indivíduos, o crescimento vegetativo, a sincronia e intensidade da floração e frutificação em populações e registros botânicos na região Central do Brasil. A floração e frutificação das duas espécies foram sazonais e sincrônicas, correlacionadas com variáveis climáticas sem distinção entre os morfos florais e sexuais, campo ou herbário. Plantas masculinas e brevistilas investem mais em crescimento vegetativo e produzem menos frutos do que plantas femininas e longistilas que investem mais na reprodução e representam 2/3 das populações. O hermafroditismo é manifestado sob a forma de plantas masculinas e femininas inconstantes em *C. suberosus*. A alta sincronicidade na produção de flores entre morfos florais e sexuais potencializa as chances do fluxo cruzado de pólen entre os indivíduos e de sucesso reprodutivo. No entanto, nossos dados de desvios na frequência dos morfos, crescimento vegetal e produção de flores e frutos entre os morfos sugerem compensação funcional na distílica, e desbalanceamento funcional na dioícia, refletindo uma especialização sexual entre os indivíduos que desempenham funções mais masculinas ou femininas na população.

Palavras-chave: anisopleτία; fenologia; frutificação; hermafrodita; instabilidade sexual.

1. Introdução

O tempo de floração é um aspecto fundamental da reprodução vegetal, pois muitas espécies de angiospermas dependem da relação entre a sincronicidade da fenofase e a disponibilidade de polinizadores para que ocorra a polinização (Hegland et al., 2009). O comportamento fenológico das plantas é muito influenciado por fatores ambientais, ecológicos e por relações filogenéticas (Haggerty and Mazer, 2009), de forma que todas essas variáveis juntas determinam os padrões de floração, as interações com outros organismos (guilda de visitantes florais e frugívoros) e o sucesso reprodutivo do grupo (Kudo, 2006). Estudos que investigam os eventos fenológicos, na maioria da vezes, são conduzidos a partir de coleta de dados em campo, contudo a previsibilidade das fenofases também pode ser averiguada a partir de registros botânicos herborizados, o que acaba transformando coleções históricas em uma ferramenta robusta global de informações a longo prazo (e.g. Primack et al., 2004; Gallagher et al., 2009; Hegland et al., 2009; Gaira et al., 2011; Robbirt et al., 2011; Molnár et al., 2012).

A diversidade de sistemas florais e sexuais também influencia diretamente as estratégias de floração e reprodução das espécies. Tanto que diferenças morfológicas em duas categorias de flores hermafroditas, como ocorre nas espécies distílicas, podem exercer um papel importante na evolução da especialização sexual das plantas (Bawa, 1980; Saumitou-Laprade et al., 2018). No sistema floral mais comum, a distílica, duas categorias de indivíduos hermafroditas: flores de pistilos curtos e estames longos (brevistilo) e flores de pistilos longos e estames curtos (longistilo) estão associadas a um sistema de autoincompatibilidade que restringe o acasalamento entre, e não, dentro dos morfos é uma das possibilidades para a especialização funcional dos morfos (Barrett, 2002). Aptidões diferenciadas na distílica, com um morfo exercendo predominantemente a função feminina (geralmente o longistilo) ou masculina (frequentemente o brevistilo) podem liderar a especialização sexual dos morfos e

ser um dos precursores da dioicia nas angiospermas, flores femininas e masculinas ocorrendo em indivíduos distintos (Bawa, 1980). Compensações fisiológicas ou investimentos de recursos diferenciados quase sempre acompanham a especialização funcional dos morfos em muitas espécies dioicas, e influenciam o esforço vegetativo e reprodutivo futuros, como evidenciado em muitos estudos (Charlesworth and Morgan, 1991; Barrett et al., 2010; Barrett and Hough, 2013).

Da sincronicidade da floração entre as duas categorias distílicas (morfos florais) e duas categorias dioicas (morfos sexuais) depende o sucesso reprodutivo de espécies dimórficas. Por isso, a razão demográfica dos morfos, tanto florais quanto sexuais, é um fator importante e seria esperado uma frequência equilibrada (1:1), com ambos os morfos aptos a igual contribuição no sucesso reprodutivo (Otárola and Rocca, 2014). Por consequência, o desequilíbrio na frequência pode refletir um desbalanceamento funcional, sobretudo entre os morfos distílicos, acentuando diferenças nas aptidões reprodutivas que podem potencializar consequências para o acasalamento, fertilidade nas populações ou efeito parental diferenciado (e.g. qualidade do fruto, germinação de semente, crescimento de tubo polínico) (Casper and Carnov, 1982; Avila-Sakar and Domínguez, 2000; Brys et al., 2008). Ao passo que nas dioicas, a razão dos morfos favorece duas vezes mais a função masculina do que a feminina em centenas de espécies revisadas em Barrett et al. (2010) e Field et al. (2013), e reforçam a teoria de que os custos envolvidos na manifestação da função masculina e feminina são diferentes.

O ciclo reprodutivo mais longo em plantas femininas, em virtude da frutificação, favorece demandas especiais na alocação de recursos, disponibilidade e assimilação de macronutrientes entre plantas masculinas, femininas e hermafroditas (nas variações da dioicia, Charlesworth and Morgan, 1991). Para a maioria das espécies dioicas, esse é o grande dilema que impulsiona o trade-off de maneira diferenciada nos indivíduos. Além disso, a ocorrência

de hermafroditismo sob várias possibilidades (nível floral ou individual) em espécies dioicas (ver Maurice and Fleming, 1994; Ehlers and Bataillon, 2007; Barrett et al., 2010; Field et al., 2013; Saumitou-Laprade et al., 2018), remonta os diferentes caminhos evolutivos em direção à dioicia (Barrett, 2002). Como também implica, conseqüentemente, em papéis diferenciados na aptidão de cada morfo como produtor de pólen ou de frutos nas populações (Barrett et al., 2010; Barrett and Hough, 2013).

Neste estudo nós investigamos o comportamento reprodutivo das Connaraceae mais comuns das savanas sul-americanas: *Connarus suberosus* (dioica funcional) e *Rourea induta* (distílica) a partir de registros observacionais de campo e herbário, e investigamos o efeito da seleção sexual na evolução do dimorfismo nesses sistemas. Estudos prévios acerca da morfologia e anatomia floral das espécies (Denardi, 2008; Lenza et al., 2008; Capítulo 1 desta tese; Paz et al., in prep), permitem hipotetizarmos que: (1) Apesar de morfologicamente distílicas, as espécies têm aptidões funcionais mais masculinas ou femininas e crescimento vegetativo diferenciado entre os morfos; (2) A razão dos morfos é desequilibrada; e em *C. suberosus* favorece a função masculina, menos dispendiosa em recursos (Charlesworth and Morgan, 1991), e o hermafroditismo ocorre em taxas mínimas (Denardi, 2008); (3) Os registros fenológicos de campo e herbário são congruentes entre si, e ambos são influenciados pela pluviosidade sazonal da Savana (Silva et al., 2011). Os nossos resultados confirmam parcialmente as nossas expectativas, e demonstram a dioicia com inconstância sexual pela primeira vez em Connaraceae, além de discutir novas teorias para a evolução dos sistemas florais e sexuais em famílias heterostílicas.

2. Material e métodos

2.1 Áreas de estudo

Duas populações de *C. suberosus*: Centro Olímpico da Universidade de Brasília – CO, 15°46'01.7"S, 47°51'13.3"W, sujeita ao fogo; Parque Ecológico Dom Bosco – DB, 15°46'20.9"S, 47°52'38.4"W; e uma população de *R. induta*: Reserva Ecológica do IBGE – Recor, 15°56'55.4"S, 47°52'09.3"W foram acompanhadas no Distrito Federal, região Central do Brasil. O Cerrado (*sensu stricto*) é a vegetação original da região de estudo, caracterizado por formações savânicas com árvores de poucos metros de altura, sub-bosque arbustivo e formação campestre periodicamente sujeita ao fogo (Ribeiro and Walter, 1998, Apêndice 1). O clima da região é o tropical de savana (Aw) de Köppen, sazonal com uma estação seca e fria (maio a setembro) e outra úmida e quente (outubro a abril) (Alvares et al., 2014). A temperatura média é 22° C, com precipitação média anual de 1.453 mm e altitude entre 1.045-146 m (Brasil, 2004).

2.2 Espécies estudadas

Connarus suberosus é uma espécie endêmica do Cerrado, arbórea, com cerca de 1.5-4.0 m de altura (Forero, 1983, Apêndice 2). As flores são pequenas (comprimento e largura \leq 10 mm), de cor esverdeada, com duração de aproximadamente 20 h (Paz et al., in prep). Plantas masculinas puras produzem flores com pistilo estéril posicionado abaixo de dois verticilos de estames. Plantas femininas puras produzem flores com pistilo longo localizado acima de dois verticilos de estames curtos estéreis. Indivíduos inteiramente hermafroditas (inconstantes) podem coexistir em algumas populações, e exibir morfologia idêntica às flores masculina ou feminina (Denardi, 2008; Capítulo 3 desta tese). Nós atribuímos a denominação “puro” para os indivíduos que produzem apenas flores unissexuadas (e.g. plantas femininas puro, plantas masculinas puro), e o termo “inconstante” para indivíduos hermafroditas [e.g. plantas masculinas inconstantes (flor de pistilo curto com óvulo); plantas femininas

inconstantes (flor de pistilo longo com pólen viável). O fruto é um folículo seco estipitado, de cor laranja com ariloide amarelo e semente preta (Forero, 1983).

Rourea induta é um arbusto nativo de 1.0-2.5 m de altura (Forero, 1983, Apêndice 3). As flores são brancas, de tamanho médio ($>10 \leq 20$ mm) e duram entre 40-48 h (Paz et al., in prep). A espécie é distílica, com flores brevistilas e longistilas (Lenza et al., 2008). O fruto é um folículo vermelho seco, com semente negra acompanhada de ariloide laranja (Forero, 1983). As abelhas pequenas são os principais polinizadores das espécies (Lenza et al., 2008; Paz et al., in prep) e a dispersão dos frutos é potencialmente realizada por aves (Forero, 1983). Os vouchers botânicos foram depositados no Herbário da Universidade Brasília (UB), sob os números do coletor Paz 87, 98 e 99.

2.3 Frequência dos morfos

A frequência dos morfos florais e sexuais foi estimada de forma aleatória entre cem indivíduos de cada espécie, com no mínimo 2 m de distância. Para a sexualidade dos indivíduos de *C. suberosus*, a esterilidade feminina foi confirmada a partir da inspeção de flores sob estereomicroscópio Leica Ez4 - Laz Ez®. A esterilidade masculina foi estimada a partir de anteras de botões próximo à antese maceradas sob microscopia óptica ($n = 15$ indivíduos de cada morfo/população). Nós realizamos o teste Qui-quadrado (χ^2) para determinar se existe diferença na razão de ocorrência dos morfos nas populações.

2.4 Dados fenológicos

2.4.1 Campo

A floração e frutificação (incluindo maduro e imaturo) de cem indivíduos férteis foram acompanhados mensalmente entre agosto de 2016 e agosto de 2018 nas duas espécies. Para cada fenofase, nós estimamos: a) número de indivíduos ativos, para calcular a sincronia; e b)

intensidade através do método semiquantitativo intervalar de Fournier (1974), com categorias de 0 a 4 e intervalos de 25%. Para a intensidade mensal de cada fenofase, fez-se a soma dos valores de intensidade de todos os indivíduos divididos pelo valor máximo possível (n de indivíduos \times 4), o resultado é multiplicando por 100 para a conversão em porcentagem (Bencke and Morellato, 2002). Em todas as análises os morfos foram considerados separadamente e juntos para avaliar a influência do morfo no comportamento fenológico.

Para as análises fenológicas nós utilizamos a estatística circular realizadas no software ORIANA v.4 (Kovach Computing) e convertemos todos os meses em ângulos, em intervalos de 30° (1° correspondente a janeiro, até 330° correspondente a dezembro). Para cada fenofase, nós obtivemos os parâmetros estatísticos: (i) ângulo médio (ou data média) (data em que o evento ocorre com a maior frequência); (ii) comprimento do vetor r [valor de concentração do evento, varia entre 0 (assincronia total) a 1 (sincronia máxima)]; (iii) desvio padrão circular. A significância do ângulo médio foi avaliada a partir do (iv) teste de Rayleigh (z) ($p = 0.05$), para testar a ocorrência de sazonalidade na fenofase (Morellato et al., 2010). Na ocorrência de sazonalidade, nós aplicamos o Watson-Williams F-Test (F) pareado para comparar se os ângulos médios divergem entre os morfos e sexos; e o Watson-Williams F-Test (F) de comparações múltiplas para testar se os ângulos médios dos morfos separadamente, dos morfos juntos do campo e do herbário diferem entre si. Para *C. suberosus*, os dados das duas populações foram agrupados para as análises porque não diferiram estatisticamente (teste de Watson, $U^2 = 0.029$, $P < 0.05$). A frequência e duração das fenofases foram classificadas de acordo com Newstrom et al. (1994).

2.4.2 Herbário

Nós utilizamos o Phenological Predictability Index (PPI) de Proença et al. (2012) para estimar o mês do ano de maior probabilidade de ocorrência dos eventos fenológicos, a partir da análise de dados do BRAHMS v7.9.8 (Botanical Research and Herbarium Management

System). Este índice é uma ferramenta que calcula a probabilidade mensal de cada fenofase, e a soma dos PPIs mensais define a previsibilidade do evento (PPI total). O PPI total varia de 0.02 (fenofase não pode ser prevista ou observada) a 1 (fenofase restrita a um período), calculado a partir da fórmula descrita em Proença et al. (2012). Nós também geramos as variáveis constância (Cs) (n de meses de ocorrência do evento/quantidade de meses do ano) e contingência (Cg) (n de meses sem manifestação do evento/quantidade de meses do ano) nos dados de campo, onde a soma das duas métricas resulta no PPI total (Colwell, 1974).

Apenas exsicatas férteis de *C. suberosus* e *R. induta* da região do Distrito Federal (Brasil), identificadas por taxonomistas e especialistas na família foram consideradas (n = 30, mínimo para melhor predição do índice). A data de coleta, localização geográfica, coletor e número (evitando duplicatas) foram registrados em cada espécime. Exsicatas com ausência de identificação específica, mês e/ou ano de coleta, localidade ou com identificação duvidosa (ainda quando comparada eletronicamente com o material-tipo) foram excluídas das análises. Espécimes dos herbários CEN, COR, FURB, HCF, HEPH, HPUC, HRCB, HST, HUEFS, HUEG, HUFU, INPA, MAR, MOSS, RB, SP, TEPB, UB, UEC, UFG, UEC (acrônimos segundo Thiers, continuamente atualizado), e dados complementares do SpeciesLink (2017) foram considerados. Para atualizações e sinonimizagens nomenclaturais das espécies nós utilizamos o Flora do Brasil 2020 em construção.

2.4.3 Variáveis climáticas e ambientais

Os dados de pluviosidade acumulada, temperatura média e umidade relativa do período de estudo foram obtidos no Instituto Nacional de Meteorologia (estação Brasília – 83377, INMET, 2019). A correlação de Spearman (r_s) ($p = 0.05$) testou a associação entre variáveis climáticas e a frequência e intensidade das fenofases do campo no software R v.3.4.5 (R Development Core Team, 2019). Para as análises de herbário, o Environmental Effect Factor (Ie) de Wingfield et al. (2000) apud Proença et al. (2012) foi estimado pela

razão contingência/constância, onde: valores de $I_e < 1$ = reprodução sazonal fiel, potencialmente sincronizada por ritmo biológico e/ou variáveis ambientais altamente precisas (e.g. fotoperíodo); e $I_e \geq 1$ = reprodução oportunista, valores muito altos sugerem influência múltipla de estímulos ambientais não-previsíveis. Valores muito próximos de zero indicam que o estímulo ambiental para a manifestação do evento é praticamente ausente.

2.5 *Investimento vegetativo e reprodutivo nos morfos*

A altura dos indivíduos foi mensurada para inferir sobre esforço vegetativo nos morfos. O investimento reprodutivo nos morfos foi estimado a partir da contagem de flores abertas diariamente e frutos desenvolvidos no auge da fenofase de cada espécie. Para isso, a média da contagem de três ramos foi multiplicado pela quantidade de ramos floridos/frutificados no indivíduo. Para cada análise nós utilizamos cerca de dez plantas de cada morfo nas três populações. A altura das plantas, número diário de flores e de frutos foram comparadas entre os morfos através do teste Mann-Whitney (U) (dados não-paramétricos) e One-Way ANOVA (dados paramétricos). Para testar como a produção de frutos está relacionada com as variáveis (número de flores, altura da planta e morfo) nós utilizamos a regressão múltipla, através do método *stwise*, para verificar a importância de todas as variáveis juntas (dados paramétricos); e o teste de Kruskal-Wallis para comparações múltiplas, seguido do teste Post-Hoc de comparação múltipla de Dunn (não-paramétricos). Para o cumprimento dos pressupostos de normalidade, quando necessário os dados foram transformados em raiz quadrada (dados de contagem) ou \log_{10} (ou $\log_{10} + 1$, dados contínuos com presença de 0), adotando o nível de significância $p = 0.05$ nas análises no software R v.3.4.5 (R Development Core Team, 2019).

3. Resultados

3.1 Razão dos morfos

As populações foram anisopléticas favorecendo a frequência de indivíduos femininos em *C. suberosus*: 1. CO: 32 femininos e 20 masculinos, $\chi^2 (1) = 52.000$, $P < 0.001$; 2. DB: 36 femininos e 12 masculinos, $\chi^2 (1) = 48.000$, $P < 0.001$; e longistilos em *R. induta*: 61 longistilos e 39 brevistilos, $\chi^2 (1) = 100.000$, $P < 0.001$. Plantas masculinas inconstantes ($n = 3$ CO, $n = 2$ DB) e plantas femininas inconstantes ($n = 9$ CO, $n = 4$ DB) manifestam o hermafroditismo em *C. suberosus* com proporções variáveis nas populações (Figura 1).

3.2 Comportamento fenológico

3.2.1 Campo

Para as duas espécies, as fenofases reprodutivas foram anuais, sazonais, de duração intermediária (entre 1-5 meses), ocorrendo entre o final da estação seca e o início da estação chuvosa. Flores e frutos de *C. suberosus* foram observados entre dezembro e maio com picos de floração em agosto (ângulo médio do vetor $\mu = 233^\circ$ a 238°) e outubro ($\mu = 287^\circ$ a 292°), respectivamente (Figura 2). Em *R. induta*, flores e frutos foram concentrados no período entre agosto e dezembro, com pico em outubro ($\mu = 272^\circ$ a 278°) e novembro ($\mu = 315^\circ$ a 324°), respectivamente (Figura 3). Os poucos frutos ocorrentes após esse período demonstravam maturação retardada. A sincronia foi maior na floração (comprimento médio do vetor $r =$ entre 0.85 a 0.94) do que na frutificação ($r =$ entre 0.65 a 0.77). A intensidade da floração e frutificação não diferiu entre os morfos (testes Watson-Williams $P > 0.05$, Tabela 1).

3.2.2. Herbário

O mês pico da floração de herbário e campo em *C. suberosus* foi o mesmo: agosto $PPI_{\text{mensal máximo}} = 0.2578$. Em contraste, em *R. induta* o pico de herbário foi bimodal: $PPI_{\text{mensal máximo}} = 0.0966$ em setembro e $PPI_{\text{mensal}} = 0.0817$ em outubro, e unimodal em campo: outubro (Tabela 1). A sazonalidade da floração de *C. suberosus* ($PPI_{\text{total}} = 1.2241$, valor máximo do

índice) foi mais previsível do que em *R. induta* ($PPI_{total} = 0.4895$). A frutificação teve baixa previsibilidade em *C. suberosus* ($PPI_{total} = 0.2447$) e não pôde ser estimada em *R. induta* pelo déficit de registros botânicos. Exsicatas de *C. suberosus* sem semente também foram observadas, mas a ausência de flores impossibilitou a categorização do sexo das plantas.

3.2.3 Variáveis climáticas e ambientais

As fenofases reprodutivas do campo foram correlacionadas positivamente com as variáveis climáticas de pluviosidade, umidade relativa (apenas floração) e temperatura média (apenas frutificação, Tabela 2). Registros de herbário demonstram a influência de variáveis ambientais de alta previsibilidade e ritmicidade biológica na floração de *C. suberosus* ($I_e = 0.71$), mantendo a fidelidade do mês pico tanto em campo, quanto em herbário. De maneira oposta, a floração de *R. induta* é tardia, do tipo oportunista ($I_e = 8.63$), sob influência de múltiplos gatilhos ambientais não-previsíveis e sem diferenças significativas entre campo e herbário.

3.3 Investimento vegetativo e reprodutivo nos morfos

Plantas masculinas e brevistilas frequentemente foram mais altas e representam quase 1/3 dos indivíduos nas populações. Em *C. suberosus*, o porte arbóreo das plantas masculinas ($2.9 \text{ m} \pm 1.2$, média \pm desvio padrão) difere das femininas ($2.5 \text{ m} \pm 1.1$) (teste Mann-Whitney, $U = 1362.5$, $P < 0.001$). Em *R. induta*, a altura não diferiu entre arbustos brevistilos ($1.7 \text{ m} \pm 0.4$) e longistilos ($1.6 \text{ m} \pm 0.4$) (Anova, $F(1, 98) = 1.60$, $P > 0.05$).

A produção diária de flores e frutos variou muito entre plantas do mesmo sexo em *C. suberosus*, e em conjunto com a frutificação ausente em alguns indivíduos, inflacionaram os valores de desvio padrão que superam as médias. A exibição de flores diárias não variou entre indivíduos masculinos (490 ± 587) e femininos (474 ± 556) (teste de Kruskal-Wallis $H(1) = 0.11$, $P > 0.05$). Três indivíduos masculinos inconstantes (hermafroditas) foram responsáveis

pela produção de frutos (6 ± 11) quase seis vezes inferior às taxas de frutificação femininas (39 ± 37) ($H(1) = 7.51, P < 0.01$). Muitos frutos masculinos foram abortados no início do desenvolvimento, ou quando formados não exibiam semente, no entanto a frequência desses eventos não foi mensurada em campo. Três indivíduos femininos não exibiram formação de frutos. Morfologicamente, as flores masculinas e femininas são análogas às flores brevistilas e longistilas.

Por outro lado, plantas longistilas (flores: 360 ± 364 ; frutos: 107 ± 131) e brevistilas (flores: 159 ± 118 ; frutos: 44 ± 47) não diferiram na produção de flores ou frutos em *R. induta*, Anova, $F_{\text{floração}}(1, 18) = 2.25, P > 0.05$; $F_{\text{frutificação}}(1, 18) = 1.10, P > 0.05$. Cerca de 15% de plantas dos dois morfos não frutificaram (Suplementar A). O morfo e a altura das plantas não influenciam na frutificação de *R. induta*. O número de flores foi o melhor modelo para explicar a produção de frutos nos morfos distílicos ($r^2 = 0.61, P < 0.001$, Figura 4).

4. Discussão

4.1 Contrastes fenológicos entre campo, herbário e clima

Connarus suberosus e *R. induta* têm floração sazonal e sincrônica, mas a interação com os fatores climáticos e ambientais evidencia estratégias diferenciadas entre as espécies, e estas podem ser previstas de forma confiável tanto em dados de campo quanto em herbário. A janela temporal da produção de flores em ambas as espécies é a mesma: transição da estação seca para a chuvosa, assim como acontece marcadamente na maioria das espécies lenhosas de Savana (Silva et al., 2011). Mas, apesar dos efeitos significativos da chuva e umidade na floração em campo, na escala temporal a longo prazo fatores ambientais mais previsíveis (e.g. fotoperíodo) ou endógenos (e.g. ritmo circadiano) parecem sincronizar a fidelidade do período de disponibilidade de flores, como empiricamente demonstrado em muitas espécies de plantas por Garner and Allard (1920). Por outro lado, o forte componente oportunista de *R. induta* em

relação à sazonalidade demonstra que flores podem estar disponíveis por mais tempo ao longo do ano (Lenza et al., 2008; Silva, 2014), e a sua presença ser sincronizada por múltiplos fatores ambientais pouco previsíveis ou com grande variação anual (e.g. temperatura, pluviosidade, umidade).

O período e a sincronicidade da floração tem um forte componente genético com alto nível de herdabilidade nas linhagens. E por ser um caráter particularmente conservado filogeneticamente, reflete as estratégias das histórias de vida dos grupos de plantas (Levin, 2006). Nas Connaraceae do Cerrado, por exemplo, a floração de todas as espécies também é concentrada na transição da estação seca e auge da estação chuvosa (Forero, 1983). Sobretudo, quando consideramos que esta é uma família de polimorfismos florais e sexuais, seria previsível esperar que a sincronia da floração seja uma estratégia reprodutiva a necessidade de haver doadores e receptores de pólen ao mesmo tempo na população (Rocca and Sazima, 2006; Otárola and Rocca, 2014). Ao passo que na frutificação a sincronização individual não é necessária.

Ao que parece, índices baseados em informações de herbário indicam atividade fenológica ligeiramente mais cedo do que em campo, embora sem significância (Rivera and Borchert, 2001; Bolmgren and Lonnberg, 2005; Miller-Rushing et al., 2006; Robbirt et al., 2011; Silva, 2014; Bertin, 2015; Davis et al., 2015), assim como também observamos na floração de *R. induta*. O nosso estudo junta-se a outros trabalhos que demonstram a importância das coleções de herbário para inferir com acurácia padrões reprodutivos das plantas (Gaira et al., 2011; Robbirt et al., 2011; Molnár et al., 2012; Panchen et al., 2012; Proença et al., 2012; Vasconcelos et al., 2012; Hart et al., 2014; Silva, 2014; Rawal et al., 2015; Willis et al., 2017; Fava et al., 2019). Ao reunirmos históricos de coleções dispersas em muitos herbários, nós reforçamos a importância das coletas e da curadoria de dados biológicos, uma vez que estes registros têm a capacidade de fornecer informações que

transpõem a sistemática vegetal. Ao mesmo tempo, valida o uso deste banco de dados robustos para muitos estudos correlatos à fenologia vegetal e biologia reprodutiva. ?

4.2 Esforço vegetativo e reprodutivo entre morfos

Os nossos resultados demonstram desequilíbrio na frequência dos morfos, com plantas brevistilas e masculinas sendo menos frequente do que seria esperado, e abre pressuposto para o desbalanceamento funcional entre os morfos. Ainda mais, porque nos polimorfismos florais e sexuais a seleção dependente de frequência negativa pode ser considerada uma das principais forças evolutivas para a manutenção dos sistemas reprodutivos nas espécies (Fisher et al., 1941). Na distília e dioícia, a herança genética relativamente simplificada é associada ao acasalamento desassortivo entre morfos sexuais (quando indivíduos com genótipos ou fenótipos diferentes acasalam muito mais frequentemente que o esperado num quadro aleatório de reprodução), e por isso pressupõe uma ocorrência equilibrada proporcional entre os morfos (Barrett et al., 2010), embora a anisopleτία não seja rara em heterostílicas.

A frequente associação de autogamia e cruzamento entre flores de morfos iguais, baixa reciprocidade e flores (semi)homostilas (Casper and Charnov, 1982; Turketti et al., 2012) quase sempre resultam em monomorfismo longistilo em populações de muitas espécies de *Narcissus* (Arroyo et al., 2002; Pérez-Barrales and Arroyo, 2010), *Psychotria* (Sá et al., 2016; Rodrigues and Consolaro, 2013) e *Palicourea* (também homostilia Coelho and Barbosa, 2003; da Costa and Machado, 2017). A predominância (este estudo; Paz et al., dados não publicados de *R. induta*) e fixação de plantas-L em muitas espécies podem ser explicadas por: 1) autocompatibilidade deste morfo (como em *R. induta*, Lenza et al., 2008); 2) separação estigma-antera tem maior variância em flores longistilas que do que nas brevistilas, e por isso o estigma pode potencialmente contatar algum verticilo de estames e gerar a autopolinização (dados Capítulo 1; Paz et al., dados não publicados); 3) efeito do fundador,

onde populações fundadas por plantas longistilas (genótipo *ss*) permanecerão monomórficas até que uma planta brevistila (genótipo *Ss*) ou um alelo alternativo mutante ingresse na população, como discutido em Arroyo et al. (2002).

A sincronia reprodutiva entre os morfos também pode ter atenuado as variações de intensidade de flores e frutos e o desbalanceamento demográfico dos morfos de *C. suberosus* e *R. induta* (2/3 são femininos e longistilos), uma vez que as pressões seletivas sobre a disponibilidade de parceiros reprodutivos são fortes em espécies polimórficas (Rocca and Sazima, 2006; Otárola and Rocca, 2014). As flores femininas e o morfo longistilo, o qual desempenha a função feminina em alguns trabalhos, foram os mais frequentes e reprodutivos, ainda que não tenhamos respaldo estatístico na distília. Diferenças na alocação de recursos são menos evidentes entre morfos distílicos e geram estratégias de compensação reprodutiva que mantém o equilíbrio funcional entre eles, estabilizando o polimorfismo (Casper and Carnov, 1982). Não obstante, a especialização sexual feminina a partir de flores longistilas é a principal hipótese para a evolução da dioícia oriunda da heterostilia, por melhor aptidão na recepção de pólen (Bawa, 1980), o que aparentemente contempla *C. suberosus*. Muito embora ressalte-se que em outras distílicas é o morfo brevistilo que expressa maior importância na função feminina, pela maior recepção de pólen compatível (entre morfos diferentes) do que o longistilo, com demonstrado em: *Arcytophyllum lavarum* (García-Robledo, 2008); *Erythroxyllum havanense* (Avila-Sakar and Domínguez, 2000); *Palicourea fendleri* (Lau and Bosque, 2003); *Psychotria nitidula* (Furtado, 2015) e *Pulmonaria officinalis* (Brys et al., 2008).

Embora a razão dos morfos sexuais em *C. suberosus* favoreça as plantas femininas, as masculinas têm maior exibição de flores diárias e são mais altas, e o resultado oposto foi registrado nas plantas femininas. Ou seja, a ausência de dispêndio energético para a produção frutos e maturação de sementes, torna o ciclo reprodutivo masculino mais curto, o que

possibilita um aumento significativo na intensidade dos atributos vegetais (e.g. crescimento, brotamento, formação de folhas novas, área e biomassa de raiz, reprodução vegetativa dentre outras) em contraste com indivíduos femininos (Barrett et al., 2010). Nesse sentido, é compreensível que o investimento vegetativo em plantas femininas seja quase sempre decrescente, porque a maior alocação de recursos é concentrada nas fenofases reprodutivas (Charlesworth and Morgan, 1991), e este pode ser um dos motivos de desvios da razão sexual (Amorim and Oliveira, 2006; Barrett et al., 2010). Assim, a redução da aptidão vegetativa resulta, quase sempre, em menos recursos disponíveis para o crescimento vegetativo feminino, como bem documentado na literatura (Espírito-Santo et al., 2003; Amorim and Oliveira, 2006; Sanchez-Vilas and Pannell, 2011; Vaughton and Ramsey, 2011; Teitel et al., 2016).

A presença de frutos partenocárpicos (sem sementes) em plantas masculinas (puras e inconstantes) e em espécimes de herbário de *C. suberosus* (nossos dados; C.A.P. Toledo, com. pess.) talvez reflitam problemas na polinização ou fertilização, ou ainda podem atuar na maior atração visual dos frutos aos dispersores. No entanto, este evento também pode representar diferenças na qualidade dos frutos produzidos por plantas masculinas puras e inconstantes em relação às plantas femininas. A pouca literatura disponível sobre sistemas de acasalamento em Connaraceae reporta pequenas taxas de apomixia (ca. 5%), com desenvolvimento retardado e ausência de maturação destes frutos oriundos de reprodução assexuada (Lenza et al., 2008), observação recorrente em nosso estudo. A manifestação da apomixia nas plantas está relacionada com espécies autoincompatíveis (comum na heterostilia), alogâmicas obrigatórias (muitas vezes dioicas) e de hábito lenhoso (Molloy, 2018), características comuns às Connaraceae. A ocorrência de frutos autopolinizados e assexuados pode conferir uma vantagem seletiva no quesito segurança reprodutiva no ambiente, embora possuam pouca ou nenhuma variabilidade genética, respectivamente.

4.3 Plantas masculinas com frutos e femininas com pólen, instabilidade sexual na expressão da dioícia?

As flores de *C. suberosus*, morfologicamente, indicam a distílica com flores brevístilas e longístilas. Mas, investigações mais aprofundadas de morfologia e anatomia evidenciam a esterilidade feminina em flores de pistilo curto (masculino puro) e esterilidade masculina em flores de estames longos (feminino puro) e flores funcionalmente hermafroditas (inconstantes) em nossas populações e em outros estudos (Denardi, 2008; Capítulo 1 e 3 desta tese). A coexistência de três morfos sexuais nas populações acompanhadas levanta questões sobre os mecanismos envolvidos na dinâmica da razão sexual em *C. suberosus*, a exemplo do que ocorre em outros polimorfismos sexuais (Maurice and Fleming, 1994; Delph & Wolf, 2005; Ehlers and Bataillon, 2007; Barrett et al, 2010; Barrett and Hough, 2013; Saumitou-Laprade et al., 2018; Cossard and Pannell, 2019). Funcionalmente, indivíduos hermafroditas podem ser vantajosos como uma garantia reprodutiva na colonização de novos ambientes ou limitação de parceiros (Cossard and Pannell, 2019), embora estudos empíricos em muitas espécies demonstrem desvantagem reprodutiva deste morfo em relação aos morfos unissexuais (Ehlers and Bataillon, 2007). Os mecanismos genéticos que mediam a labilidade da expressão sexual nas plantas ainda não são completamente compreendidos (Cossard and Pannell, 2019), no entanto, muitos trabalhos têm demonstrado que fatores ambientais contrastantes também podem estimular a plasticidade sexual neste grupo de plantas (espécies compiladas em Delph and Wolf, 2005; Ehlers and Bataillon, 2007). Na prática, os trabalhos demonstram que em condições ambientais favoráveis estas espécies manifestam o hermafroditismo, e em condições opostas a unissexualidade é expressada nestes mesmos indivíduos, como uma alternativa à diminuição dos custos energéticos envolvidos na produção de ambas as funções sexuais no mesmo indivíduo.

Populações de *C. suberosus* expressam mais plantas hermafroditas (este estudo; Capítulo 3 desta tese) que o mínimo proposto (5%) para ser considerada sexualmente instável (Ehlers and Bataillon, 2007). Ainda assim, o nosso sucesso reprodutivo reflete o comportamento dioico mais comum: plantas masculinas produzem mais flores e investem mais em crescimento vegetativo e femininas produzem mais frutos com menor investimento vegetativo. Na teoria, a inconstância sexual em ambos os gêneros remonta potencialmente o sistema de acasalamento distílico: flores brevistilas (= masculinas inconstantes) e flores longistilas (= femininas inconstantes). Neste cenário, é possível que mutações graduais de esterilidade atuando em flores distílicas poderiam liderar a especialização dos morfos resultando em indivíduos unissexuais na população (Bawa, 1980). Ao mesmo tempo que, indivíduos ainda hermafroditas brevistilos e longistilos (ou com diferentes níveis de esterilidade, como em Saumitou-Laprade et al., 2018 e Cossard and Pannel, 2019) poderiam ser remanescentes em algumas populações em baixa frequência (Ehlers and Bataillon, 2007).

Nós não podemos afirmar como a evolução dos sistemas reprodutivos ocorreu em Connaraceae, pois estudos moleculares filogenéticos são ausentes para a família. Mas podemos sugerir que a eficiência do fluxo de pólen direcional entre pólen brevistilo e estigma longistilo, adicionada a mutações de esterilidade feminina e masculina podem ser as precursoras da dioicia a partir da heterostilia em Connaraceae. Lemmens (1989) já sugeriu que a dioicia seria um caráter derivado da distilia, uma via evolutiva possível e prevista para muitas famílias botânicas (Beach and Bawa, 1980; Barrett, 2002), e *C. suberosus* pode refletir essa hipótese.

5. Conclusão

Os nossos resultados evidenciam a correlação de dados de campo e herbário e a importância das variáveis climáticas na sazonalidade reprodutiva das Connaraceae estudadas.

A sincronia da floração atenua as variações de intensidade de flores e frutos decorrentes da razão desequilibrada dos morfos, e potencializa as chances de pólen cruzado entre os sexos na dioicia, e nos morfos na distília. Plantas masculinas e brevistilas investem mais em crescimento vegetativo, enquanto longistilas e femininas aplicam mais recursos na produção de frutos, mas ausente de significância sugere compensação funcional na distílica *R. induta*. Como também reflete evidente especialização sexual entre indivíduos que desempenham funções diferenciadas na dioica *C. suberosus*. Por fim, a presença de indivíduos hermafroditas com labilidade sexual, eficiência do fluxo de pólen direcional entre pólen brevistilo e estigma longistilo e mutações de esterilidade podem explicar o efeito da seleção sexual na evolução do dimorfismo floral heterostílico para o dimorfismo sexual dioico nas Connaraceae.

Material suplementar

O número de flores e frutos de *Connarus suberosus* e *Rourea induta* resume-se em **S1**.

Lista de referências

- Alvares, C.A., Stape, J.L., Sentelhas, P.C., Gonçalves, J.L.M., Sparovek, G., 2014. Köppen's climate classification map for Brazil. *Meteorol. Z* 22, 711–728.
<https://doi.org/10.1127/0941-2948/2013/0507>.
- Amorim, F.W., Oliveira, P.E., 2006. Estrutura sexual e ecologia reprodutiva de *Amaioua guianensis* Aubl. (Rubiaceae), uma espécie dióica de formações florestais de cerrado. *Revista Brasil. Bot.*, 29: 353-362. <http://dx.doi.org/10.1590/S0100-84042006000300003>.
- Arroyo, J., 2002. *Narcissus* (Amaryllidaceae), la evolución de los polimorfismos florales y la conservación más allá de las “listas rojas”. *Rev. Chil. Hist. Nat.* 75, 39-55.
<http://dx.doi.org/10.4067/S0716-078X2002000100005>.

- Avila-Sakar, G., Domínguez, C.A., 2000. Parental effects and gender specialization in a tropical heterostylous shrub. *Evolution* 54, 866-877. <https://doi.org/10.1111/j.0014-3820.2000.tb00087.x>.
- Barrett, S.C.H., 2002. The evolution of plant sexual diversity. *Nat. Rev. Genet.* 3, 274–284. <https://doi.org/10.1038/nrg776>.
- Barrett, S.C.H., Yakimowski, S.B., Field, D.L., Pickup, M., 2010. Ecological genetics of sex ratios in plant populations. *Phil. Trans. R. Soc. B* 365, 2549-2557. <https://doi.org/10.1098/rstb.2010.0002>.
- Barrett, S.C.H., Hough, J., 2013. Sexual dimorphism in flowering plants. *J. Exp. Bot.* 64, 67–82. <https://doi.org/10.1093/jxb/ers308>.
- Bawa, K.S., 1980. Evolution of dioecy in flowering plants. *Annu Rev Ecol Evol Syst* 11, 15-39. <https://doi.org/10.1146/annurev.es.11.110180.000311>.
- Beach, J.H., Bawa, K.S., 1980. Role of pollinators in the evolution of dioecy from distyly. *Evolution* 34, 1138-1142. <https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.1980.tb04055.x>.
- Bencke, C.S.C., Morellato, L.P.C., 2002. Comparação de dois métodos de avaliação da fenologia de plantas, sua interpretação e representação. *Rev. bras. bot.* 25, 269-275. <http://dx.doi.org/10.1590/S0100-84042002000300003>.
- Bertin, R.I., 2015. Climate change and flowering phenology in Worcester County, Massachusetts. *Int. J. Plant Sci.* 176, 107–119. <https://doi.org/10.1086/679619>.
- Bolmgren, K., Lönnberg, K., 2005. Herbarium data reveal an association between fleshy fruit type and earlier flowering time. *Int. J. Plant Sci.* 166, 663–670. <https://doi.org/10.1086/430097>.
- BRAHMS version 7.9.8 - Botanical Research and Herbarium Management System. University of Oxford., 2019. <https://herbaria.plants.ox.ac.uk/bol/brahms/softwarev7> (accessed 18 February 2019).

- Brasil - Ministério do Planejamento, Orçamento e Gestão. Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística (IBGE)., 2004. Reserva Ecológica do IBGE: ambiente e plantas vasculares. Estudos e Pesquisas Informação Geográfica, n 3, Brasil, Rio de Janeiro, 70p.
- Brys, R., Jacquemyn, H., Hermy, M., Beeckman, T., 2008. Pollen deposition rates and the functioning of distyly in the perennial *Pulmonaria officinalis* (Boraginaceae). Plant Syst Evol. 273, 1–12. <https://doi.org/10.1007/s00606-008-0003-5>.
- Casper, B.B., Charnov, E.L., 1982. Sex allocation in heterostylous plants. J. Theor. Biol. 96, 143–149. [https://doi.org/10.1016/0022-5193\(82\)90217-X](https://doi.org/10.1016/0022-5193(82)90217-X).
- Charlesworth, D., Morgan, M.T., 1991. Allocation of resources to sex functions in flowering plants. Phil. Trans. R. Soc. Lond. B 332, 91–102. <https://doi.org/10.1098/rstb.1991.0036>.
- Coelho, C.P., Barbosa, A.A.A., 2003. Biologia reprodutiva de *Palicourea macrobotrys* Ruiz & Pavon (Rubiaceae): um possível caso de homostilia no gênero *Palicourea* Aubl. Revista Brasil. Bot., 26: 403–413. <http://dx.doi.org/10.1590/S0100-84042003000300013>.
- Colwell, R.K., 1974. Predictability, constancy and contingency of periodic phenomena. Ecology 55, 1148-1153. <https://doi.org/10.2307/1940366>.
- Cossard, G.G., Pannell, J.R., 2019. A functional decomposition of sex inconstancy in the dioecious, colonizing plant *Mercurialis annua*. Am. J. Bot. 106, 722–732. <https://doi.org/10.1002/ajb2.1277>.
- da Costa, A.C.G., Machado, I.C., 2017. Pin-monomorphism in *Palicourea crocea* (SW.) Roem. & Schult. (Rubiaceae): reproductive traits and role of floral visitors. Braz. J. Bot. 40, 1063. <https://doi.org/10.1007/s40415-017-0406-z>.
- Davis, C.C., Willis, C.G., Connolly, B., Kelly, C., Ellison, A.M., 2015. Herbarium records are reliable sources of phenological change driven by climate and provide novel insights

- into species' phenological cueing mechanisms. *Am. J. Bot.* 102, 1599–1609.
<https://doi.org/10.3732/ajb.1500237>.
- Delph, L.F., Wolf, D.E., 2005. Evolutionary consequences of gender plasticity in genetically dimorphic breeding systems. *New Phyt.* 166, 119–128.
<http://dx.doi.org/10.1111/j.1469-8137.2005.01339.x>.
- Denardi, J.D., 2008. Estrutura e ontogênese de órgãos reprodutivos de *Connarus suberosus* Planch. (Connaraceae e *Oxalis cytisoides* Zucc. (Oxalidaceae). Tese de Doutorado, Universidade Estadual Paulista.
- Ehlers, B.K., Bataillon, T., 2007. 'Inconstant males' and the maintenance of labile sex expression in subdioecious plants. *New Phytol.* 174, 194–211.
<https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2007.01975.x>.
- Espírito-Santo, M.M., Madeira, B.G., Neves, F.S., Faria, M.L., Fagundes, M., Fernandes, G.W., 2003. Sexual differences in reproductive phenology and their consequences for the demography of *Baccharis dracunculifolia* (Asteraceae), a dioecious tropical shrub. *Ann. Bot.* 91, 13–19. <https://doi.org/10.1093/aob/mcg001>.
- Fava, W.S., da Cunha, N.L., Lorenz, A.P., 2019. Reproductive phenology of *Leptolobium dasycarpum* and *L. elegans* across the Brazilian savanna based on herbarium records. *Flora* 255, 34–41. <https://doi.org/10.1016/j.flora.2019.03.020>.
- Field, D.L., Melinda P., Barrett, S.C.H., 2013. Comparative analyses of sex-ratio variation in dioecious flowering plants. *Evolution* 67, 661–672.
<https://doi.org/10.1111/evo.12001>.
- Fisher, R.A., 1941. Average excess and average effect of a gene substitution. *Ann. Eugen.* 12, 169–71. <https://doi.org/10.1111/j.1469-1809.1941.tb02272.x>.
- Fleming, T.H., Maurice, S., Buchmann, S.L., Tuttle, M.D., 1994. Reproductive biology and relative male and female fitness in a trioecious cactus, *Pachycereus pringlei*

- (Cactaceae). *Am. J. Bot.* 81, 858-867. <https://doi.org/10.1002/j.1537-2197.1994.tb15567.x>.
- Flora do Brasil 2020 under construction., 2019. Jardim Botânico do Rio de Janeiro. <http://floradobrasil.jbrj.gov.br/> (accessed 02 February 2019).
- Forero, E., 1983. Connaraceae. *Flora Neotropica* 36, 1-207.
- Fournier, L.A., 1974. Un método cuantitativo para la medición de características fenológicas en árboles. *Turrialba* 24, 422-423.
- Furtado, M.T.R., 2016. A funcionalidade da distília em *Psychotria nitidula* Cham. & Schlttdl. (Rubiaceae): O papel do polinizador na transferência de pólen. Dissertação de Mestrado, Universidade de Brasília, 46 p.
- Gaira, K.S., Dhar, U., Belwal, O.K., 2011. Potential of herbarium records to sequence phenological pattern: a case study of *Aconitum heterophyllum* in the Himalaya. *Biodivers. Conserv.* 20, 2201 – 2210. <https://doi.org/10.1007/s10531-011-0082-4>.
- García-Robledo, C., 2008. Asymmetry in pollen flow promotes gender specialization in morphs of the distylous neotropical herb *Arcytophyllum lavarum* (Rubiaceae). *Evol. Ecol.* 22, 743-755. <https://doi.org/10.1007/s10682-007-9198-0>.
- Garner, W.W., Allard, H.A., 1920. Effect of relative length of day and night and other factors of the environment on growth and reproduction in plants. *Jour Agric Res* 18, 553–606. [https://doi.org/10.1175/1520-0493\(1920\)48<415b:EOTRLO>2.0.CO;2](https://doi.org/10.1175/1520-0493(1920)48<415b:EOTRLO>2.0.CO;2).
- Gallagher, R.V., Hughes, L., Leishman, M.R., 2009. Phenological trends among Australian alpine species: using herbarium records to identify climate-change indicators. *Aust. J. Bot.* 57, 1 – 9. <https://doi.org/10.1071/BT08051>.
- Haggerty, B.P., Mazer, S.J., 2009. *The phenology handbook: a guide to phenological monitoring for students, teachers, families, and nature enthusiast*, University of California.

https://www.usanpn.org/files/shared/files/Haggerty&Mazer_ThePhenologyHandbook_v3Aug2009.pdf

- Hart, R., Salick, J., Ranjitkar, S., Xu, J., 2014. Herbarium specimens show contrasting phenological responses to Himalayan climate. *Proceedings of the National Acad. Sci. U.S.A.* 111, 10615–10619. <https://doi.org/10.1073/pnas.1403376111>.
- Hegland, S.J., Nielsen, A., Lazaro, A., Bjerknes, A-L., Totland, O., 2009. How does climate warming affect plant–pollinator interactions? *Ecol. Lett.* 12, 184–195. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2008.01269.x>.
- INMET - Instituto Nacional de Meteorologia. <https://www.inmet.gov.br> (accessed 01 January 2019).
- Kovach Computing Services., 2019. Oriana version 4. <http://www.kovcomp.com/index.html> (03 Mars 2019).
- Kudo, G., 2006. Flowering phenologies of animal-pollinated plants: reproductive strategies and agents of selection, in: Harder, L.D.; Barrett, S.C.H. (Eds.), *Ecology and Evolution of Flowers*, Oxford University Press, New York, pp. 139-158.
- Lau, P., Bosque, C., 2003. Pollen flow in the distylous *Palicourea fendleri* (Rubiaceae): an experimental test of the disassortative pollen flow hypothesis. *Oecologia* 135, 593-600. <https://doi.org/10.1007/s00442-003-1216-5>.
- Lemmens, R.H.M.J. 1989. Heterostyly, in: Breteler, F.J. (Ed.), *The Connaraceae: a taxonomic study with emphasis on Africa*. The Netherlands, Agricultural University Wageningen, pp. 56-72.
- Lenza, E., Ferreira, J.N., Consolaro, H., Aquino, F.G., 2008. Biologia reprodutiva de *Rourea induta* Planch. (Connaraceae), uma espécie heterostílica de cerrado do Brasil Central. *Rev. bras. bot.* 31, 389-398. <http://dx.doi.org/10.1590/S0100-84042008000300003>.

- Levin, D.A. 2006. Flowering phenology in relation to adaptive radiation. *Syst. Bot.* 31, 239–246. <https://doi.org/10.1600/036364406777585928>.
- Miller-Rushing, A.J., Primack, R.B., Primack, D., Mukunda, S., 2006. Photographs and herbarium specimens as tools to document phenological changes in response to global warming. *Am. J. Bot.* 93, 1667-1674. <http://dx.doi.org/10.3732/ajb.93.11.1667>.
- Molloy, B.P.J., 2018. Apomixis in indigenous New Zealand woody seed plants and its ecological and wider significance: a working hypothesis. *New Zeal. J. Ecol. Journal* 43, 1-11. <https://dx.doi.org/10.20417/nzjecol.43.4>.
- Molnár, A.V., Tökölyi, J., Végvári, Z., Sramkó, G., Sulyok, J., Barta, Z., 2012. Pollination mode predicts phenological response to climate change in terrestrial orchids: a case study from central Europe. *J. Ecol.* 100, 1141–1152. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2012.02003.x>.
- Morellato, L.P.C., Alberti, L.F., Hudson, I.L., 2010 Applications of circular statistics in plant phenology: a case studies approach, in: Keatley, M., Hudson, I.L. (Eds.) *Phenological Research: Methods for Environmental and Climate Change Analysis*, New York, Springer, pp. 357-371. https://doi.org/10.1007/978-90-481-3335-2_16.
- Newstrom, L.E., Frankie, G.W., Baker, H.G., Colwell, R.K., 1994. Diversity of longterm flowering patterns, in: McDade, L.A., Bawa, K.S., Hespeneide, H.A., Hartshorn, G.S. (Eds.), *La selva, ecology and natural history of a neotropical rain forest*, University of Chicago Press, Chicago, pp. 142–160.
- Otárola, M.F., Rocca, M.K., 2014. Flores no tempo: a floração como uma fase da fenologia reprodutiva, in: Rech, A.R., Agostini, K., Oliveira, P.E., Machado, I.C. (Orgs), *Biologia da Polinização*, Ceres Belchior, Rio de Janeiro, pp.113-126.

- Panchen, Z.A., Primack, R.B., Aniško, T., Lyons, R.E., 2012. Herbarium specimens, photographs, and field observations show Philadelphia area plants are responding to climate change. *Am. J. Bot.* 99, 751–756. <https://doi.org/10.3732/ajb.1100198>.
- Pérez-Barrales, R., Arroyo, J., 2010. Pollinator shifts and the loss of style polymorphism in *Narcissus papyraceus* (Amaryllidaceae). *J. Evol. Biol.* 23, 1117–1128. <https://doi.org/10.1111/j.1420-9101.2010.01988.x>.
- Primack, D., Imbres, C., Primack, R.B., Miller-Rushing, A.J., Del Tredici, P., 2004. Herbarium specimens demonstrate earlier flowering times in response to warming in Boston. *Am. J. Bot.* 91, 1260–1264. <http://dx.doi.org/10.3732/ajb.91.8.1260>.
- Proença, C.E.B., Filer, D.L., Lenza, E., Silva, J.S., Harris, S.A., 2012. Phenological Predictability Index in BRAHMS: a tool for herbarium-based phenological studies. *Ecography* 35, 289–93. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2011.07329.x>.
- R Development Core Team., 2019. R: A Language and Environment for Statistical Computing. <https://www.R-project.org/> (17 Mars 2019).
- Rawal, D.S., Kasel, S., Keatley, M.R., Nitschke, C.R., 2015. Herbarium records identify sensitivity of flowering phenology of eucalypts to climate: implications for species response to climate change. *Austral Ecol.* 40, 117-125. <https://doi.org/10.1111/aec.12183>.
- Ribeiro, J.F., Walter, B.M.P., 1998. Fitofisionomias do bioma Cerrado, in: Sano, S.M., Almeida, S.P. (Eds.), *Cerrado: ambiente e flora*, Planaltina, EMBRAPA-CPAC, pp. 89-116.
- Rivera, G., Borchert, R., 2001. Induction of flowering in tropical trees by a 30-min reduction in photoperiod: evidence from field observations and herbarium collections. *Tree Physiol.* 21, 201-212. <https://doi.org/10.1093/treephys/21.4.201>.

- Robbirt, K.M., Davy, A.J., Hutchings, M.J., Roberts, D.L., 2011. Validation of biological collections as a source of phenological data for use in climate change studies: a case study with the orchid *Ophrys sphegodes*. *J. Ecol.* 99, 235–41.
<https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2010.01727.x>.
- Rocca, M.A., Sazima, M., 2006. The dioecious, sphingophilous species *Citharexylum myrianthum* (Verbenaceae): Pollination and visitor diversity. *Flora* 201, 440-450.
<https://doi.org/10.1016/j.flora.2006.02.001>.
- Rodrigues, E.B., Consolaro, H., 2013. Atypical distyly in *Psychotria goyazensis* Mull. Arg. (Rubiaceae), an intramorph self-compatible species. *Acta Bot. Bras.* 27, 155–161.
<http://dx.doi.org/10.1590/S0102-33062013000100016>.
- Sá, T., Furtado, M.T., Ferrero, V., Pérez-Barrales, R., Rodrigues, E.B., Santos, I.G. dos, Consolaro, H., 2016. Floral biology, reciprocal herkogamy and breeding system in four *Psychotria* species (Rubiaceae) in Brazil. <https://doi.org/10.1111/boj.12476>.
- Sanchez-Vilas, J., Pannell, J.R., 2011. Sexual dimorphism in resource acquisition and deployment: both size and timing matter. *Ann. Bot.* 107, 119– 126.
<https://doi.org/10.1093/aob/mcq209>.
- Saumitou-Laprade, P., Vernet P., Dowkiw, A., Bertrand, S., Billiard, S., Albert, B., Gouyon, P.-H., Dufay, M., 2018. Polygamy or subdioecy? The impact of diallelic selfincompatibility on the sexual system in *Fraxinus excelsior* (Oleaceae). *Proc. R. Soc. B* 285, 20180004. <https://doi.org/10.1098/rspb.2018.0004>.
- Silva, J.S., 2014. Padrões fenológicos no Distrito Federal: congruência entre dados de herbário e estudos em campo. Tese de Doutorado, Universidade de Brasília, 204p.
- Silva, I.A., Silva, D.M. da, Carvalho, G.H., Batalha, M.A., 2011. Reproductive phenology of Brazilian savannas and riparian forests: environmental and phylogenetic issues. *Ann. For. Sci.* 68, 1207-1215. <https://doi.org/10.1007/s13595-011-0071-5>.

- Specieslink - simple search. CRIA (Centro de Referência e Informação Ambiental), 2017.
<http://www.splink.org.br/index> (accessed 02 October 2017).
- Teitel, Z., Pickup, M., Field, D.L., Barrett, S.C.H., 2016. The dynamics of resource allocation and costs of reproduction in a sexually dimorphic, wind-pollinated dioecious plant. *Plant Biol.* 18, 98–103. <https://doi.org/10.1111/plb.12336>.
- Thiers, B. [continuously updated]. Index Herbariorum: A global directory of public herbaria and associated staff. New York Botanical Garden's Virtual Herbarium.
<http://sweetgum.nybg.org/science/ih/> (accessed 05 November 2017).
- Turketti, S.S., Esler, K.J., Dreyer, L.L., 2012. Three-dimensional reciprocity: A new form of tristylly in South African *Oxalis* (Oxalidaceae) species and its implications for reproduction. *S. Afr. J. Bot.* 78, 195–202.
- Vasconcelos, T.N.C., Silva, J.S.E., Proença, C.E.B., 2012. Testando a função PPI: análise de previsibilidade ecológica utilizando dados de herbário. *Heringeriana* 6, 66-69.
- Vaughton, G., Ramsey, M., 2011. Reproductive allocation and costs in gynodioecious *Leucopogon melaleuroides* (Ericaceae): implications for the evolution of gender dimorphism. *Plant Biol.* 13, 888–895. <https://doi.org/10.1111/j.1438-8677.2011.00457.x>.
- Willis, C.G., Ellwood, E.R., Primack, R.B., Davis, C.C., Pearson, K.D., Gallinato, A.S., Yost, J.M., Nelson, G., Mazer, S.J., Rossington, N.L., Sparks, T.H., Soltis, P.S., 2017. Old plants, new tricks: phenological research using herbarium specimens. *Trends Ecol Evol.* 32, 531–546. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2017.03.015>.

Tabela 1. Descrição da estatística circular para o comportamento reprodutivo da dioica *Connarus suberosus* (branco) e distílica *Rourea induta* (cinza) (Connaraceae), em populações da Savana brasileira, Distrito Federal. A data média de ocorrência do evento fenológico (ângulo médio, μ), sincronia (r), teste de Rayleigh (para inferir sazonalidade, $p = 0.05$) e número de observações durante os anos (agosto 2016-2018) da frequência e intensidade reprodutiva estão sumarizados na tabela. Os valores da estatística circular diferem significativamente em * $P < 0.05$; ** $P < 0.01$, *** $P < 0.001$; ns = não significativo estatisticamente; d.f. = graus de liberdade; n = tamanho amostral; --- = teste não realizado. Cem indivíduos foram acompanhados (*C. suberosus*: 32 masculinos e 68 femininos e *R. induta*: 39 brevistilos e longistilos).

VARIÁVEIS	FLORAÇÃO			FRUTIFICAÇÃO		
	Frequência, Intensidade			Frequência, Intensidade		
	Masculino e Brevistilo	Feminino e Longistilo	Morfos juntos	Masculino e Brevistilo	Feminino e Longistilo	Morfos juntos
Número de observações	108, 147	204, 244	312, 391	81, 218	239, 284	320, 602
Data média (mês)	Agosto, Agosto	Agosto, Agosto	Agosto, Agosto	Outubro, Outubro	Outubro, Outubro	Outubro, Outubro
Ângulo médio do vetor (μ)	235.6°, 237.4°	238.2°, 237.9°	237.3°, 237.4°	289.9°, 287.5°	292.5°, 288.4°	291.9°, 287.6°
Desvio padrão circular	32.6°, 21.4°	29.5°, 28.1°	30.7°, 25.8°	53.1°, 50.7°	52.8°, 52.6°	52.9°, 52.0°
Comprimento médio do vetor (r)	0.85, 0.93	0.88, 0.89	0.87, 0.90	0.65, 0.68	0.65, 0.66	0.65, 0.66
Watson-Williams F-Test	F = 0.48 ns, d.f. = 1, F = 2.43 ns, d.f. = 1		F = 0.24 ns, d.f. = 2, F = 0.01 ns, d.f. = 2	F = 0.15 ns, d.f. = 1, F = 0.76 ns, d.f. = 1		F = 0.07 ns, d.f. = 2, F = 0.02 ns, d.f. = 2
Teste de Uniformidade de Rayleigh (Z)	Z = 78.2***, Z = 127.9***	Z = 156.5***, Z = 191.8***	Z = 234.5***, Z = 319.0***	Z = 34.3***, Z = 99.7***	Z = 102.4***, Z = 165.2***	Z = 136.6***, Z = 264.6***
Número de observações	147, 89	244, 143	391, 231	218, 151	384, 271	602, 419
Data média (mês)	Outubro, Outubro	Outubro, Outubro	Outubro, Outubro	Novembro, Novembro	Novembro, Novembro	Novembro, Novembro
Ângulo médio do vetor (μ)	272.6°, 274.1°	276.7°, 278.1°	275.1°, 277.1°	320.7°, 315.3°	324.6°, 320.1°	323.2°, 318.4°
Desvio padrão circular	21.3°, 20.8°	28.1°, 24.4°	25.8°, 41.8°	50.7°, 41.8°	52.6°, 42.8°	51.9°, 42.1°

VARIÁVEIS	FLORAÇÃO			FRUTIFICAÇÃO		
	Frequência, Intensidade			Frequência, Intensidade		
	Masculino e Brevistilo	Feminino e Longistilo	Morfos juntos	Masculino e Brevistilo	Feminino e Longistilo	Morfos juntos
Comprimento médio do vetor (r)	0.93, 0.94	0.87, 0.91	0.90, 0.92	0.68, 0.77	0.66, 0.76	0.66, 0.76
Watson-Williams F-Test	F = 2.43 ns, d.f. = 1, F = 2.21 ns, d.f. = 1		F = 1.21 ns, d.f. = 2, F = 1.11 ns, d.f. = 2	F = 0.76 ns, d.f. = 1, F = 1.26 ns, d.f. = 1		F = 0.38 ns, d.f. = 2, F = 0.63 ns, d.f. = 2
Teste de Uniformidade de Rayleigh (Z)	Z = 127.9***, Z = 78.1***	Z = 191.79***, Z = 119.3***	Z = 319.2***, Z = 196.2***	Z = 99.7***, Z = 88.7***	Z = 165.3***, Z = 165.2***	Z = 264.6***, Z = 244.5***

Tabela 2. Resultados da correlação de Spearman (r_s) ($\alpha < 0.05$) entre as fenofases reprodutivas da dioica *Connarus suberosus* e distílica *Rourea induta* (Connaraceae) e variáveis climáticas, em populações da Savana Central, Brasil. Os valores estatísticos diferem significativamente em *P < 0.05; **P < 0.01, ***P < 0.001; ns = não significativo estatisticamente.

	Fenofases	n	Pluviosidade	Temperatura média	Umidade relativa do ar
<i>C. suberosus</i>	Floração (frequência)	25	$r_s = 4093.6^{***}$	$r_s = 3070.5$ ns	$r_s = 4592.4^{***}$
	Floração (intensidade)	25	$r_s = 4140.4^{***}$	$r_s = 3009.7$ ns	$r_s = 4634.2^{***}$
	Frutificação (frequência)	25	$r_s = 1356.3^{**}$	$r_s = 602.21^{***}$	$r_s = 2404.8$ ns
	Frutificação (intensidade)	25	$r_s = 1404.7^*$	$r_s = 647.0^{***}$	$r_s = 2467.6$ ns
<i>R. induta</i>	Floração (frequência)	24	$r_s = 2314.0$ ns	$r_s = 1393.7$ ns	$r_s = 3091.2$ ns
	Floração (intensidade)	24	$r_s = 2393.1$ ns	$r_s = 1517.0$ ns	$r_s = 3138.4$ ns
	Frutificação (frequência)	24	$r_s = 1296.4^*$	$r_s = 764.7^*$	$r_s = 2026.1$ ns
	Frutificação (intensidade)	24	$r_s = 1282.7^*$	$r_s = 843.0^{***}$	$r_s = 1988.3$ ns

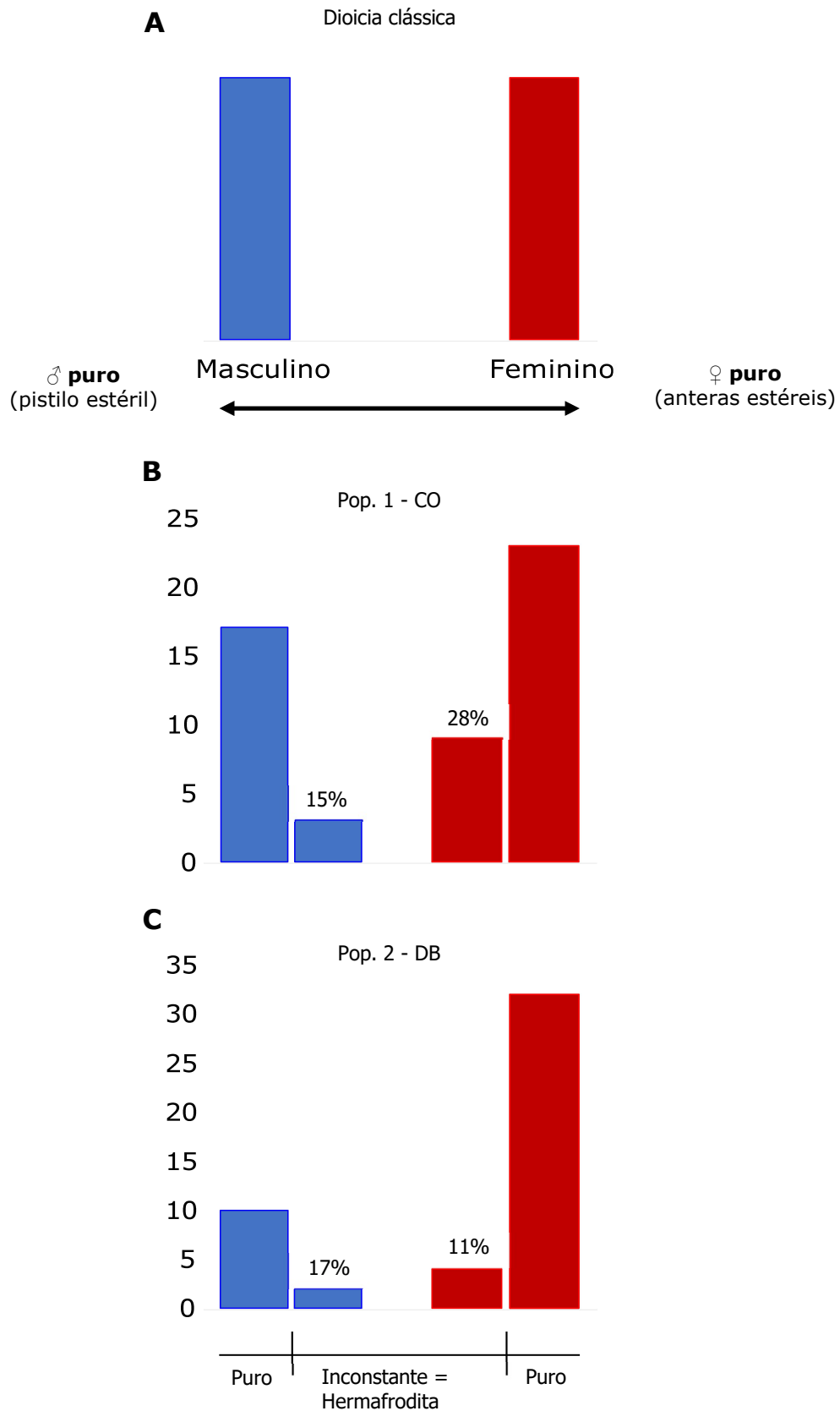


Figura 1. A. Razão demográfica esperada na dioicia clássica, com morfos sexuais masculinos e femininos puros. B-C. Razão dos indivíduos em *Connarus suberosus* (Connaraceae), uma espécie dioica com instabilidade sexual nos morfos que manifesta o hermafroditismo em indivíduos de ambos os sexos, com taxas variadas entre populações da Savana Central do Brasil.

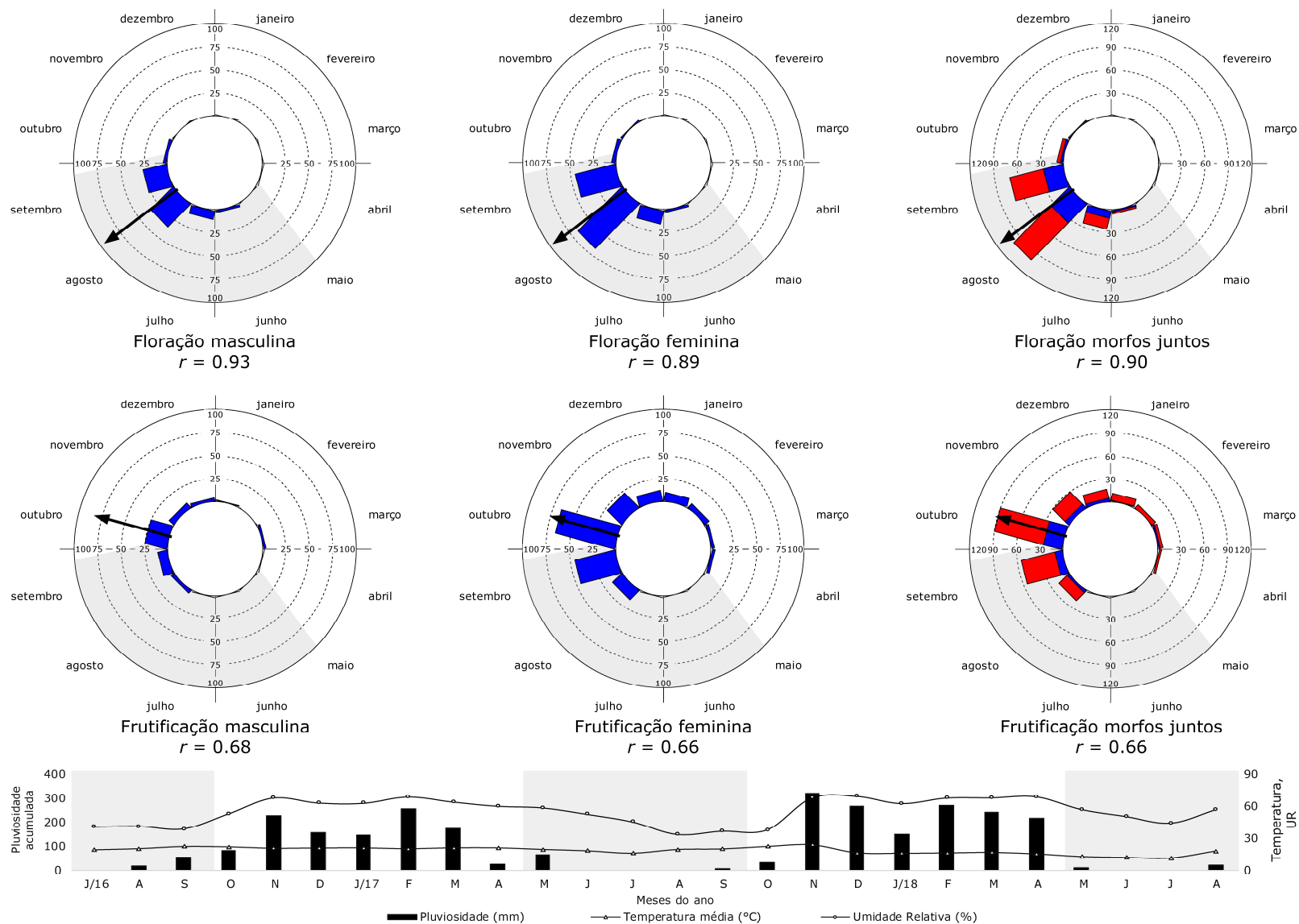


Figura 2. Histogramas circulares representando o comportamento reprodutivo de *Connarus suberosus* (Connaraceae), espécie dioica endêmica da Savana brasileira, entre agosto 2016-2018. Os eixos indicam a escala de intensidade da atividade fenológica. O comprimento das barras indica a intensidade das fenofases

nos indivíduos. A seta (vetor r) aponta para o ângulo médio (ou data média) da frequência da manifestação do evento fenológico. O comprimento do vetor r representa o grau de sincronia entre indivíduos dentro da população (valores abaixo do histograma). As estações foram representadas de cinza (seca) e clara (chuvosa), e os dados de pluviosidade durante o período de observação foram obtidos no Instituto Nacional de Meteorologia. (nos morfos juntos: ■ = plantas masculinas e ■ = plantas femininas).

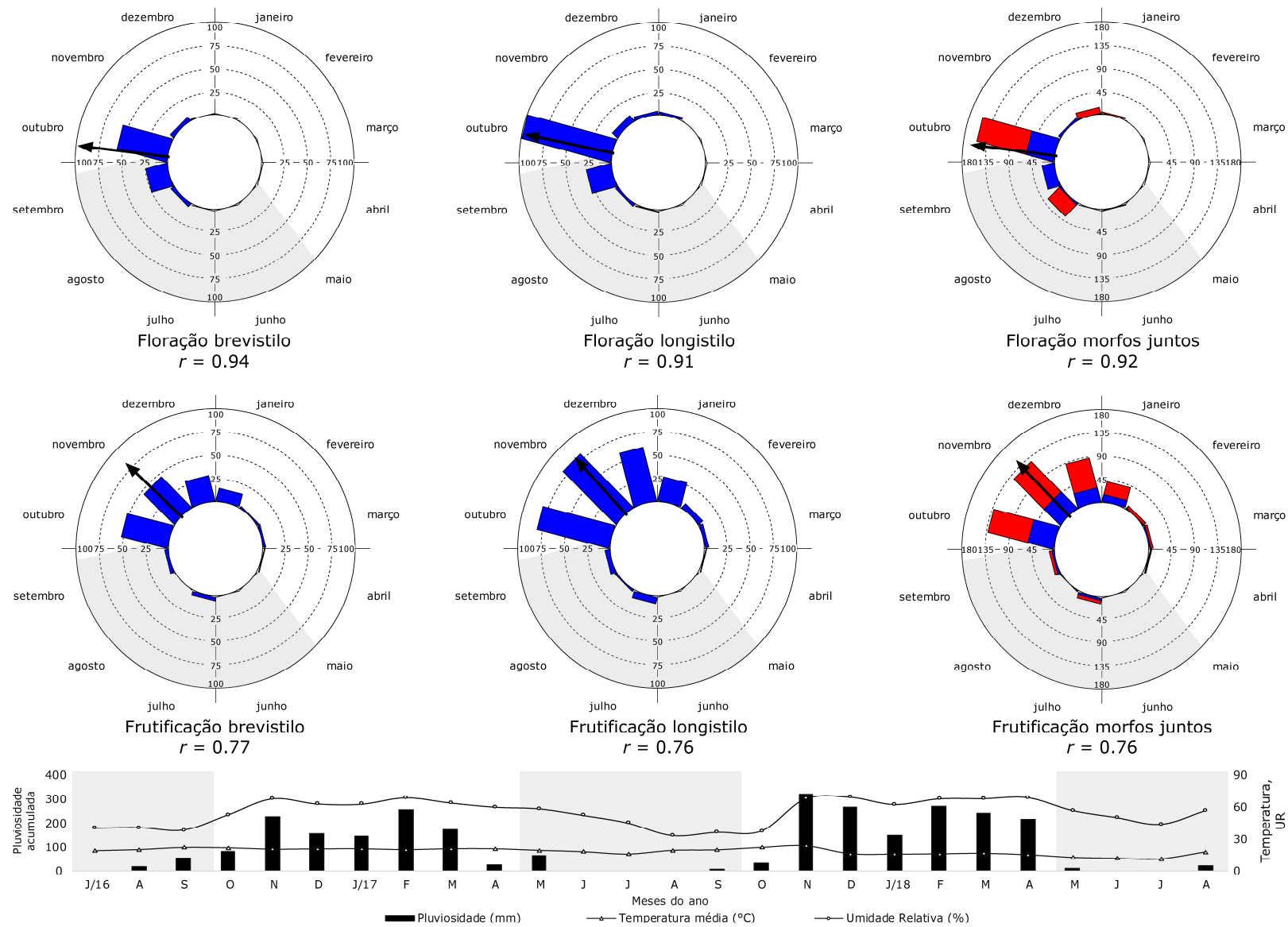


Figura 3. Histogramas circulares representando o comportamento reprodutivo de *Rourea induta* (Connaraceae), espécie distílica nativa da Savana brasileira, entre agosto 2016-2018. Os eixos indicam a escala de intensidade da atividade fenológica. O comprimento das barras indica a intensidade das fenofases nos

indivíduos. A seta (vetor r) aponta para o ângulo médio (ou data média) da frequência da manifestação do evento fenológico. O comprimento do vetor r representa o grau de sincronia entre indivíduos dentro da população (valores abaixo do histograma). As estações foram representadas de cinza (seca) e clara (chuvosa), e os dados de pluviosidade durante o período de observação foram obtidos no Instituto Nacional de Meteorologia. (nos morfos juntos: ■ = plantas brevistilas e ■ = plantas longistilas).

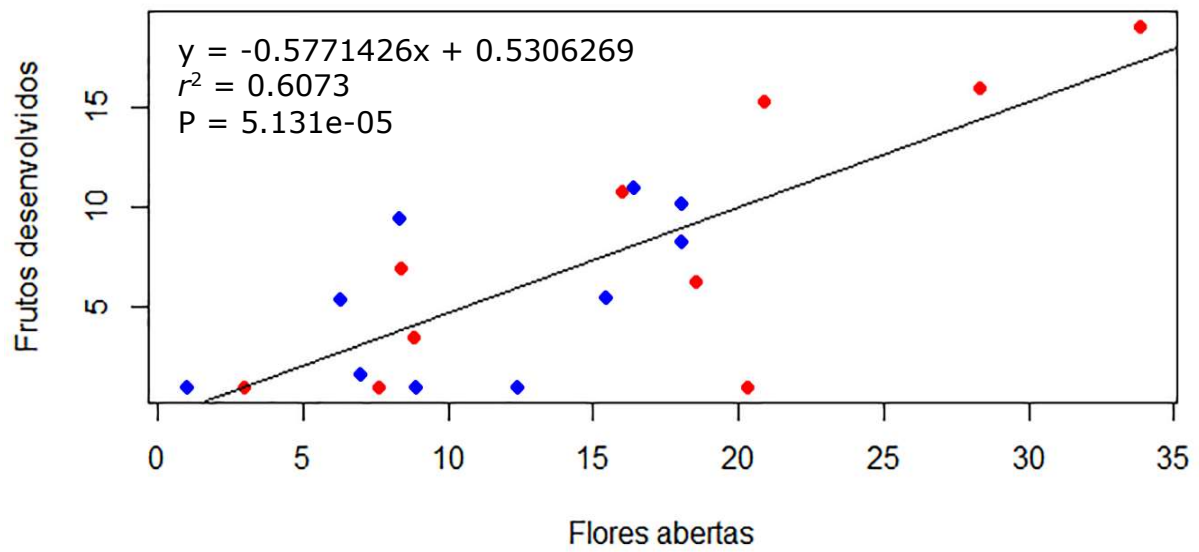


Figura 4. Resposta da frutificação em relação ao número de flores abertas diariamente em *Rourea induta* (Connaraceae), uma espécie distílica, mostrando a regressão da raiz quadrada de ambas as variáveis. A equação da reta que descreve o modelo linear está discriminada. (♦ = morfo brevistilo; ♦ = morfo longistilo).

MATERIAL SUPLEMENTAR

Capítulo 2:

Inconstância sexual e floração fiel na dioiccia e desbalanço reprodutivo e floração oportunista na distilia: evidências de campo e herbário em Connaraceae

SA. Número de flores abertas e frutos formados contabilizados nos picos reprodutivos de *Connarus suberosus* (dioica) e *Rourea induta* (distíllica) (Connaraceae), em populações do Distrito Federal, Brasil, entre agosto e novembro de 2017. (-- não realizado).

	N	N FLORES / N FRUTOS FORMADOS			N	N FLORES / N FRUTOS FORMADOS	
		Masculino	Feminino			Brevistilo	Longistilo
<i>Connarus suberosus</i>	1	1.498 / 0	1.048 / 11	<i>Rourea induta</i>	1	44 / 0	435 / 234
	2	329 / 0	174 / 0		2	323 / 105	256 / 117
	3	1.268 / 0	126 / 47		3	80 / 0	414 / 0
	4	1.206 / 0	128 / 12		4	238 / 30	9 / 0
	5	160 / 28	150 / 0		5	49 / 3	342 / 40
	6	147 / 0	343 / 0		6	69 / 90	58 / 0
	7	66 / 0	1.237 / 27		7	153 / 0	78 / 12
	8	4 / 0	1.820 / 75		8	324 / 69	71 / 49
	9	49 / 23	870 / 66		9	40 / 29	1.140 / 364
	10	172 / 7	9 / 3		10	270 / 122	799 / 256
	11	--	105 / 40		--	--	--
	12	--	96 / 39		--	--	--
	13	--	115 / 15		--	--	--
	14	--	111 / 58		--	--	--
	15	--	1.130 / 133		--	--	--
	16	--	129 / 51		--	--	--
Média		490 / 6	474 / 39		159 / 44	360 / 107	

APÊNDICE

Capítulo 2:

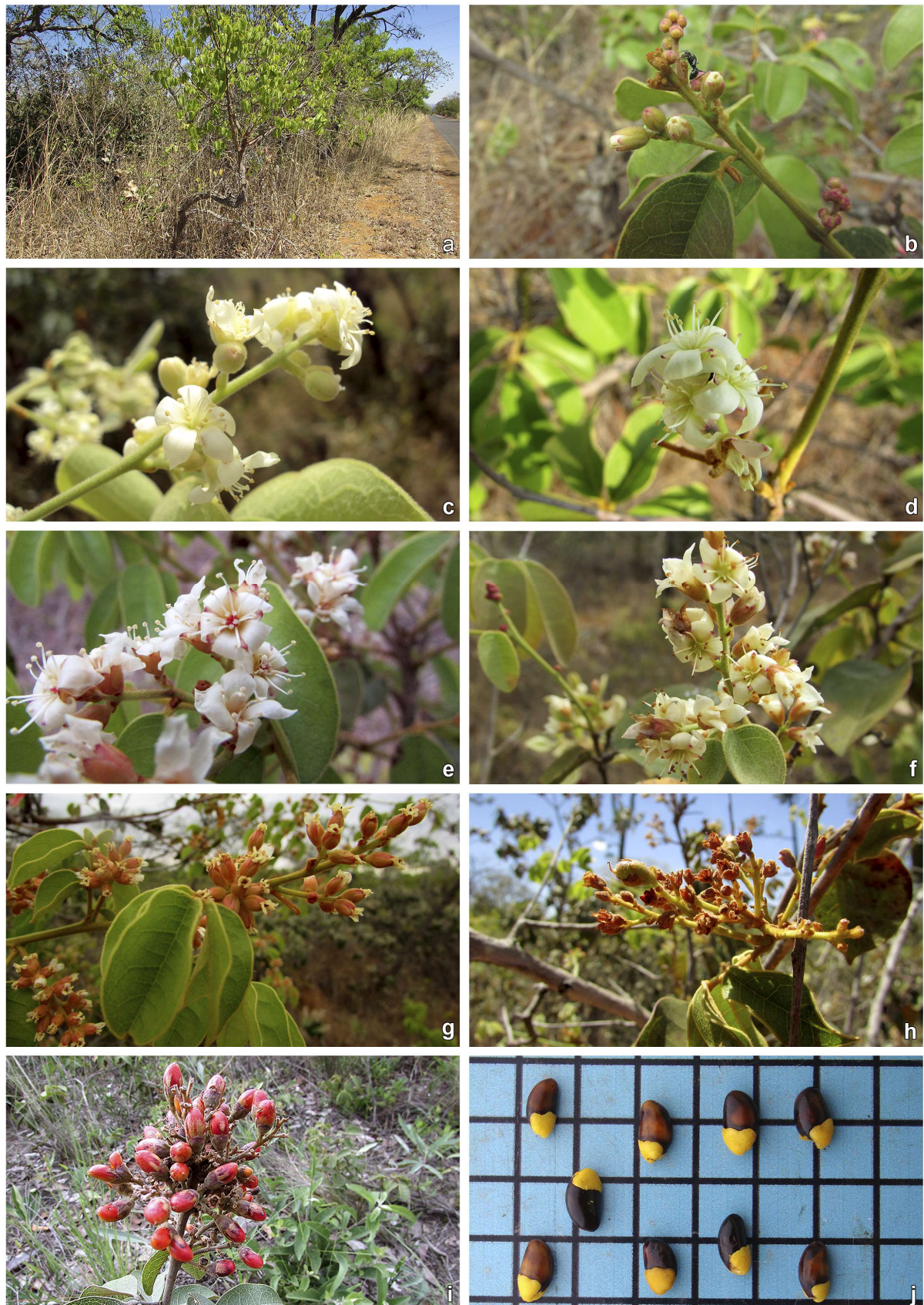
Inconstância sexual e floração fiel na dioicia e desbalanço reprodutivo e floração oportunista na distília: evidências de campo e herbário em Connaraceae



Apêndice 1. Aspectos fitofisionômicos de Cerrado *sensu stricto*, nas populações estudadas de *Connarus suberosus* e *Rourea induta* (Connaraceae), no Distrito Federal, Brasil. **a.** Reserva do Centro Olímpico (CO) da Universidade de Brasília (UnB). **b.** Parque Ecológico Dom Bosco (PEDB). **c.** Reserva Ecológica do IBGE (Recor).



Apêndice 2. *Connarus suberosus* (Connaraceae), espécie dioica com labilidade sexual, endêmica do Cerrado brasileiro. **a.** Hábito. **b.** Botões florais próximo à antese. **c.** Flores masculinas puras. **d.** Flores masculinas instáveis (funcionalmente hermafroditas). **e-f.** Flores femininas puras e botões próximos à antese. **g.** Flores murchas. **h.** Frutos imaturos em diferentes estágios de desenvolvimento. **i.** Fruto maduro, apto à dispersão. **j.** Sementes negras com ariloide alaranjado. Fotos: Marília Paz (a-c, f-g, i) e Daniel Chaves (j).



Apêndice 3. *Rourea induta* (Connaraceae), espécie nativa ocorrente no Cerrado brasileiro. **a.** Hábito. **b.** Botões brancos próximo da antese brevistilo. **c.** Flores longistilas recém-abertas no primeiro dia e flores de segundo dia (**d**). **e.** Flores brevistilas recém-abertas no primeiro dia e flores de segundo dia (**f**). **g.** Flores murchas e secas. **h.** Fruto verde imaturo no início do desenvolvimento. **i.** Fruto maduro apto à dispersão. **j.** Semente com ariloide amarelo. Fotos: Marília Paz (a-b, f-g, i) e Daniel Chaves (j).

A N E X O

Capítulo 2:

Inconstância sexual e floração fiel na dioiccia e desbalanço reprodutivo e floração oportunista na distília: evidências de campo e herbário em Connaraceae

Foco e escopo do periódico potencial que pretendemos submeter o nosso manuscrito.



FLORA

Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants

AUTHOR INFORMATION PACK

TABLE OF CONTENTS

•	Description	p.1
•	Audience	p.1
•	Impact Factor	p.1
•	Abstracting and Indexing	p.2
•	Editorial Board	p.2
•	Guide for Authors	p.4



ISSN: 0367-2530

DESCRIPTION

Aims and Scope

FLORA publishes original contributions and review articles on plant structure (**morphology and anatomy**), **plant distribution** (incl. **phylogeography**) and **plant functional ecology** (**ecophysiology, population ecology** and **population genetics, organismic interactions, community ecology, ecosystem ecology**). Manuscripts (both original and review articles) on a single topic can be compiled in Special Issues, for which suggestions are welcome.

FLORA, the scientific botanical journal with the longest uninterrupted publication sequence (since 1818), considers manuscripts in the above areas which appeal a broad scientific and international readership. Manuscripts focused on floristics and vegetation science will only be considered if they exceed the pure descriptive approach and have relevance for interpreting plant morphology, distribution or ecology. Manuscripts whose content is restricted to purely systematic and nomenclature matters, to geobotanical aspects of only local interest, to pure applications in agri-, horti- or silviculture and pharmacology, and experimental studies dealing exclusively with investigations at the cellular and subcellular level will not be accepted. Manuscripts dealing with comparative and evolutionary aspects of morphology, anatomy and development are welcome.

AUDIENCE

Botanists, ecologists, ecophysiolegists, specialists in vegetation science, vegetation ecology, plant geography, conservation biology, plant morphologists

IMPACT FACTOR

2017: 1.365 © Clarivate Analytics Journal Citation Reports 2018

Página intencionalmente deixada em branco.



CAPÍTULO 3

Flores brevistilas são masculinas e flores longistilas são femininas em *Connarus suberosus* (Connaraceae): evolução da dioicia a partir da distilia?*

* Manuscrito formatado nas normas do periódico Biological Journal of The Linnean Society, a ser submetido após as sugestões da banca avaliadora (Anexo 1).

Imagem: Inflorescência masculina de *Connarus suberosus*, em Cerrado *sensu stricto*, Diamantina (MG), Brasil. Em destaque os dois verticilos de estames, alto e baixo, acima do pistilo estéril. Foto: Daniel Chaves.

RESUMO

O desequilíbrio de funções entre morfos florais é uma das principais pressões evolutivas para a evolução da distília em outros sistemas reprodutivos. A quebra da heterostília aconteceu múltiplas vezes nas angiospermas, direcionando plantas à dioícia ou homostília. *Connarus* é um gênero diverso reprodutivamente e oportuniza um sistema para investigarmos mudanças de sistemas reprodutivos em espécies polimórficas. Para isso, flores de *Connarus suberosus* foram analisadas e mensuradas, a frequência dos morfos registradas, e a esterilidade masculina e feminina investigadas para testar a hipótese de dimorfismo sexual a partir do dimorfismo floral. Nossos resultados revelam os órgãos altos são mais precisos em relação aos baixos, que são estéreis. A presença de óvulos e a produção de pólen é correlacionada com os morfos, presente em flores femininas e masculinas, respectivamente, e evidenciam a dioícia funcional. A manifestação do hermafroditismo em algumas populações demonstra sugere inconstância na expressão sexual dos morfos. O desequilíbrio demográfico dos morfos favorece a funcionalidade feminina, responsável pela produção de frutos. Nós sugerimos que o desbalanceamento funcional e demográfico, em conjunto com a perda de função dos órgãos baixos limita a reciprocidade aos órgãos altos como responsáveis pelo cruzamento desassortivo entre as plantas, e evidencia a dioícia da espécie.

PALAVRAS-CHAVE: dois verticilos de estames – esterilidade – heterostília – labilidade sexual – óvulo – pistiloide — pólen – Savana – subdioícia.

INTRODUÇÃO

A dioícia é um sistema sexual relativamente raro, presente em aproximadamente 6% das angiospermas, de forma que flores unissexuadas masculinas e femininas ocorrem em indivíduos separados (Renner, 2014). A dioícia surgiu inúmeras vezes ao longo da história de vida das angiospermas, sendo um caráter difícil de ser revertido nas linhagens após o seu estabelecimento nos táxons (Barrett, 2013). Em teoria, o estabelecimento da dioícia está relacionado com a saturação da endogamia na população, favorecendo, gradativamente, mutações masculinas e femininas que direcionariam populações hermafroditas à condição de dimorfismo sexual (Charlesworth & Charlesworth, 1978; Bawa, 1980). Neste cenário, espécies mutantes estéreis funcionariam como unissexuadas, desempenhando apenas uma função (masculina ou feminina) na população, enquanto outros indivíduos poderiam exibir flores funcionalmente hermafroditas como uma variação ou estágio da dioícia (e.g. ginodioícia: plantas femininas e hermafroditas; androdioícia: plantas masculinas e hermafroditas).

A separação funcional das flores resolve a auto interferência sexual na flor e a depressão endogâmica nas espécies (Bawa, 1980). Mas por outro lado, impulsiona o trade-off de maneira diferente entre plantas masculinas e femininas, sobretudo quanto à alocação de recursos. Por exemplo, a produção de frutos em plantas femininas depende de uma assimilação adicional de carbono, ao passo que a produção de pólen em plantas masculinas requer maiores quantidades de nitrogênio (Barrett & Hough, 2013). Além do trade-off, interações bióticas de polinizadores e dispersores (Avila-Sakar & Domínguez, 2000; Campbell, 2000; Pérez-Barrales et al., 2010; Simón-Porcar et al., 2014), doenças e patógenos naturais (Steets et al., 2007; Vega-Frutis et al., 2013; Bruns et al., 2018) também vêm sendo apontados como uma importante força na evolução e separação dos sexos em plantas. De fato, respostas nutricionais e interações bióticas diferenciadas, favorecendo indivíduos unissexuais

em relação a indivíduos hermafroditas, aceleram a especialização sexual dos morfos porque influenciam custos reprodutivos distintos entre funções masculinas, femininas e/ou hermafroditas.

A expressão do sexo na dioicia e suas variações (subdioicia, ginodioicia, androdioicia) envolve a interação entre genótipo e ambiente (Barrett & Houghet, 2013). Contudo, a inconstância na expressão do sexo em indivíduos dioicos resulta na manifestação do hermafroditismo e na coexistência de três morfos na população (e.g. Ehlers & Bataillon, 2007; Barrett & Houghet, 2013; Field et al., 2013; Saumitou-Laprade et al., 2018; Cossard & Pannel, 2019). A labilidade sexual pode envolver um (comumente o masculino) ou os dois sexos, e reflete os caminhos evolutivos do grupo fundador e a transição do sistema reprodutivo destas espécies (Ehlers & Bataillon, 2007). Uma das alternativas a evolução da dioicia é a partir da heterostilia, sistema floral que possui flores morfologicamente distintas em relação ao posicionamento de estames e pistilo, descrita em algumas famílias (Barrett, 1992). Nestas espécies, a função masculina é desempenhada pelas flores que possuem o estilete curto e anteras altas (brevistilas) e a feminina realizada por flores que possuem o estilete longo e anteras baixas (longistilas) (Ornduff, 1966; Lloyd, 1979; Beach & Bawa, 1980; Bawa & Beach, 1981; Barrett, 1992; Paillet et al., 1998; Pendleton et al., 2000). A alta assimetria na transferência de pólen entre morfos pode estimular aptidões distintas entre doação e recepção de pólen entre indivíduos e quando associado à esterilidade parcial de um dos gêneros (principalmente masculino) é o principal fator desencadeador da evolução da distilia em dioicia.

A dioicia em Connaraceae é considerada pouco comum e mau-elucidada. Apenas com um representante dioico, a espécie africana *Elliphantus beccarii*, poucas informações foram adicionadas em termos reprodutivos desde os estudos de Lemmens (1989). Connaraceae é uma família pantropical de plantas lenhosas com uma variedade de sistemas reprodutivos, tanto com

polimorfismos florais (e.g. heterostilia, dimorfismo estilar, polimorfismo misto, homostilia) quanto sistemas sexuais (e.g. androdioicia, dioicia) (Capítulo 1 desta tese). A presença de estames e pistilos estéreis e não-funcionais, restrita a espécies da tribo Cnestidae que inclui *Connarus* L., o maior gênero da família (ca. 70 espécies), sugere dimorfismo funcional, bem como suscita questionamentos sobre a transição de sistemas sexuais no grupo.

Neste estudo, nós investigamos a morfologia e a funcionalidade dos órgãos reprodutivos de *Connarus suberosus*, uma arvoreta endêmica da Savana brasileira com ampla distribuição no bioma, mas com baixa densidade populacional (Padilha et al., 2008; Flora do Brasil 2020 em construção). Estudos anteriores classificam o sistema sexual da espécie como dioica (Milhomens & Proença, 2002), polígama (Denardi, 2008) ou hermafrodita (Saraiva et al., 1996), especificamente distílica (Forero, 1983), embora algumas dessas investigações não tenham o sistema reprodutivo como tema central ou sejam oriundas de pouca experimentação, espécimes e populações. Especificamente, nós propomos que as diferenças na forma e tamanho do ápice estigmático e o dimorfismo polínico são indícios de uma possível distília (Barrett, 1992), de modo que a esterilidade dos órgãos impõe diferenças na eficiência das aptidões funcionais masculinas e femininas nos morfos.

MATERIAL E MÉTODOS

Área de estudo – Seis populações da região Central do Brasil foram selecionadas entre agosto de 2016 e outubro de 2018. O número de indivíduos e o tipo de análise realizada em cada população estão discriminadas no material Suplementar 1. O clima da região é o tropical de savana (Aw) (Köppen), sazonal com duas estações: fria e seca (maio a setembro) e outra quente e úmida (outubro a abril) (Alvares et al., 2014). A temperatura média é de 22°C, com precipitação média anual de 1.453 mm e altitude entre 1.045-146 m, e 60% de média anual de umidade relativa do ar (Brasil, 2004). A vegetação das áreas coletadas é do tipo savânica,

conhecida como “Cerrado”, exibe fitofisionomia de áreas abertas de vegetação campestre, árvores de médio porte e arbustos distribuídos espaçadamente com vegetação rasteira predominante (Ribeiro & Walter, 2008).

Espécie estudada – *Connarus suberosus* é uma arvoreta (1.5-4.0 m de altura) com flores pequenas (comprimento e largura ≤ 10 mm), esverdeadas, com cinco estames altos (epissépalos) e cinco baixos (epipétalos), atrativas à pequenos insetos, principalmente abelhas (Paz J., dados não publicados). O carpelo é solitário e possui dois óvulos hemítropos (Jongkind, 1989). A espécie possui dois tipos de flores, uma com pistilo curto e estames longos e outra com pistilo longo e estames curtos, ambas localizadas em indivíduos distintos (Apêndice 1). O fruto é seco, do tipo folículo alaranjado, com ariloide, possivelmente, disperso por aves. A floração ocorre em agosto, no final da estação seca, e a dispersão das sementes entre outubro e dezembro, na estação chuvosa (Capítulo 2 desta tese).

Frequência dos morfos sexuais – O registro dos morfos foi realizado em cada população a partir de uma linha amostral com a coleta de uma flor por indivíduo fértil distantes pelo menos 2 m entre eles. A partir das coletas, os morfos sexuais foram identificados.

Morfometria floral e inacurácia da reciprocidade – As flores foram acondicionadas em álcool 70%, dissecadas longitudinalmente, fotografadas em estereomicroscópio Leica Ez4 - Laz Ez® software v 3.4.0 e mensuradas através do software ImagemJ® 1.49v. O comprimento dos estames altos e baixos foi considerado da base do filete até o ponto médio de inserção da antera; e o comprimento do pistilo foi considerado da base do ovário até o ápice do estigma. Nós consideramos dois morfos em *C. suberosus*: flores de pistilo curto (pistilo abaixo dos dois verticilos de estames) e flores de pistilo longo (pistilo acima dos dois grupos de estames). Eventualmente, em algumas flores a altura do estigma contata as anteras no nível alto ou baixo.

A reciprocidade entre os morfos foi estimada indiretamente, através do desvio da correspondência espacial (inacurácia) entre os órgãos masculinos e femininos em flores opostas, considerando os dois verticilos de estames. O valor numérico do cálculo da inacurácia pode ser interpretado como a redução percentual da capacidade do estigma-pólen correspondente. Nós promovemos adaptações equacionais no índice de inacurácia de Armbruster et al. (2017) em virtude da presença de dois verticilos de estames em *C. suberosus*. As comparações entre as populações foram realizadas através dos valores de inacurácia total média standardizados. Para tal, em cada população nós mensuramos a média (\bar{A}) e a variância (V) da altura da antera flor pistilo curto (A1 alta e A2 baixa); altura do estigma flor pistilo longo (S); altura da antera flor pistilo longo (a1 alta e a2 baixa); e altura do estigma flor pistilo curto (s). Assim, a inacurácia foi calculada para cada população a partir de quatro equações:

$$(1) \text{Inacurácia}_{\text{órgãos altos1}} = (\bar{A}_1 - \bar{S})^2 + V_{A1} + V_S);$$

$$(2) \text{Inacurácia}_{\text{órgãos altos2}} = (\bar{A}_2 - \bar{S})^2 + V_{A2} + V_S);$$

$$(3) \text{Inacurácia}_{\text{órgãos baixos1}} = (\bar{a}_1 - \bar{s})^2 + V_{a1} + V_s);$$

$$(4) \text{Inacurácia}_{\text{órgãos baixos2}} = (\bar{a}_2 - \bar{s})^2 + V_{a2} + V_s).$$

Dimorfismo polínico – As análises polínicas foram realizadas em duas populações, considerando apenas um botão floral próximo à antese por indivíduo (n = ca. 10/morfo e por nível de antera, S1). Em uma lâmina, as anteras foram maceradas com carmim acético 1% + 1 gota de glicerina para corar os grãos de pólen viáveis e evitar o ressecamento da lâmina, respectivamente. Sob microscopia óptica, o diâmetro polínico polar e equatorial foi mensurado a partir da contagem aleatória de dez grãos considerados viáveis em cada lâmina.

Produção total de pólen, esterilidade masculina e feminina – Grãos de pólen foram fotografados em microscópio Leica DM750 M e mensurados no software ImagemJ© 1.49v. A produção total de pólen por flor foi estimada a partir da contagem de grãos viáveis (corados de

vermelho e morfológicamente íntegros) e não-viáveis (não-corados, vazios ou amorfos) de uma antera, multiplicado pelo número total de anteras: cinco altas e cinco baixas (adaptado de Kearns & Inouye, 1993). A esterilidade masculina foi estimada a partir da quantidade de grãos de pólen inviáveis nas anteras (Apêndice 2). O morfo e os níveis de anteras foram considerados em todas as análises. A esterilidade feminina foi investigada a partir da dessecação longitudinal dos ovários nas flores para a contagem de óvulos em todas as flores coletadas. Na ocorrência de óvulos com má-formação ou ausentes as flores foram consideradas estéreis.

Análises estatísticas – A razão de ocorrência dos morfos foi testada através do Qui-quadrado teste (χ^2). Para caracterizarmos a variação em altura das estruturas sexuais, nós comparamos a altura das anteras (altas e baixas) e estigma entre flores de morfos opostos utilizando Anova multi-way, com a “população” sendo uma variável aleatória e o “morfo” como variável fixa nas análises. A diferença estigma-antera alta e baixa também foi testada entre morfos através do *t*-test para amostras independentes. Quando significativa a diferença na altura das anteras e estigmas entre os morfos, significa dizer que a espécie tem hercogamia recíproca. Nós também calculamos o coeficiente de variação (CV = desvio padrão/média) da altura da anteras e estigma para cada morfo. Para verificarmos se o CV é influenciado pelo “tipo do órgão” (variável fixa), “nível de altura” e “população” (variáveis aleatórias) ou pela interação entre as variáveis, nós utilizamos Anova multi-way.

Nós comparamos o diâmetro polínico polar e equatorial entre anteras altas e baixas da mesma flor utilizando *t*-test para amostras independentes. Entre morfos, o diâmetro polínico foi testado utilizando Anova multi-way, com o “nível da antera” sendo uma variável aleatória e o “morfo” variável fixa nas análises. Para testar as diferenças na produção total de pólen, pólen viável e não-viável, nós utilizamos Mann-Whitney test (U) entre os níveis de anteras na mesma flor; e o Kruskal-Wallis test para avaliar o comportamento entre os morfos, níveis de anteras e populações. A esterilidade feminina foi investigada através do Modelo Linear Generalizado

(GLM) (função R 'glm') para dados binomiais com função 'link logit', relacionando a presença de óvulos nas flores com o morfo e população. Todas as análises estatísticas foram realizadas no software R version 3.4.5 (R Development Core Team, 2019), respeitando os pressupostos de normalidade dos dados, homogeneidade das variâncias e normalidade dos resíduos, adotando o valor de significância $p = 0.05$.

RESULTADOS

Morfologia floral e frequência dos morfos – Apesar da bissexualidade estrutural, as flores são funcionalmente masculinas (sem óvulos) ou femininas (sem pólen). Proporções variadas de indivíduos hermafroditas foram encontrados em algumas populações, alguns morfologicamente masculinos: flores de pistilo curto fértil (masculinos inconstantes) e outros morfologicamente femininos: flores de pistilo longo com anteras com pólen viável (Figura 1). Todas as populações exibiram desvio na frequência dos morfos sexuais, com favorecimento de plantas femininas em cinco das seis populações (todos chi-quadrado test = $P < 0.05$, S1).

Morfometria floral e reciprocidade – Os morfos sexuais são também diferenciados pelo comprimento do pistilo e posicionamento recíproco dos estames (Figura 2, valores Anova: morfo * população $P < 0.01$). Assim, flores masculinas exibem pistiloide curto e estéril com estames longos, enquanto flores femininas possuem pistilo longo e estaminódios sem pólen. Contudo, morfologicamente, as flores masculinas e femininas são análogas às flores brevistilas e longistilas, respectivamente. A hercogamia entre o estigma do pistiloide e anteras altas e estigma e anteras baixas dos estaminódios também diferiram entre flores masculinas e femininas (Tabela 1, quase todos t -test $P < 0.05$). A média e o desvio padrão da altura do estigma e das anteras são descritas na Tabela 1. O CV da altura é influenciado pelo tipo do órgão (Anova, $F_{(1, 22)} = 5.79$, $P = 0.02$). Anteras variam mais em altura (média 0.34) do que o estigma (0.27) e, por isso influenciam mais no desvio da reciprocidade entre morfos

(inacurácia 36% e 14%, respectivamente) (Tabela 1). O estigma baixo (pistiloide) varia mais em altura do que o alto, enquanto os estames variam em ambos os níveis (Figura 3). No geral, os maiores valores de inacurácia são atribuídos aos órgãos baixos porque estes têm maior variância na altura e são estéreis e, conseqüentemente, são menos recíprocos entre si. A reciprocidade entre os morfos é baixa, em virtude dos altos valores inacurácia total das populações (superior a 70 mm²).

Esterilidade feminina e masculina – A presença de óvulos, quantidade de pólen produzido e grãos inviáveis diferem significativamente entre plantas masculinas e femininas (todos os valores Kruskal-Wallis test $P < 0.05$), independentemente das populações (todos os valores $P > 0.05$, Tabela 2). Flores masculinas possuem óvulos estéreis e grãos de pólen viáveis, sendo funcionalmente masculinas (GLM: presença de óvulo * morfo, $z = 7.56$, $P < 0.001$). Em algumas flores, a ausência do óvulo é completa, enquanto em outras há vestígios do rudimento seminal (S2). Oito indivíduos masculinos inconstantes (com óvulos) foram registrados em metade das populações estudadas (Figura 4). Das trintas flores femininas investigadas quanto à produção de pólen, 60% são puramente femininas (estéreis em pólen) e 40% são inconstantes e produzem baixíssima quantidade de pólen. Quando com pólen, na média a produção feminina inconstante (22.50/flor) representa 1% do total masculino (1.683/flor). Além de produção ínfima de pólen, 29% do que é produzido é inviável à polinização nos dois níveis de anteras (Figura 4). Por outro lado, nas plantas masculinas a produção de pólen nas anteras altas, mais recíproca, é quase o dobro das baixas (valores t -test $P < 0.05$), menos recíproca, com apenas 6% de pólen inviável em ambos os níveis (valores t -test $P > 0.05$, Tabela 2).

DISCUSSÃO

Os nossos resultados demonstram que a disposição dos órgãos sexuais nas flores masculinas e femininas e o dimorfismo polínico em *Connarus suberosus* são análogos ao encontrado nos morfos brevistilo e longistilo da distília, respectivamente. Contudo, o morfo com anteras mais expostas desempenha a função de doação de pólen e o morfo com pistilo longo atua como receptor de pólen, por isso a dioícia funcional da espécie é proposta. Além disso, a esterilidade dos órgãos baixos, tanto estames quanto pistilos, contribuem para a baixa reciprocidade entre eles e entre os morfos, o que reforça mais ainda a especialização sexual na espécie. Ao mesmo tempo, o fluxo de pólen cruzado entre os órgãos altos ocorre naturalmente, uma vez que são férteis e estão mais expostos aos polinizadores. O desequilíbrio na aptidão funcional dos morfos distílicos atende aos modelos teóricos para a evolução da dioícia a partir de uma origem heterostílica (Bawa, 1980), sendo também observada em outras famílias botânicas (Baena-Díaz et al., 2012; Watanabe et al., 2013; Yuan et al., 2017). A presença de indivíduos funcionalmente hermafroditas pode refletir a plasticidade na expressão sexual dos morfos dioicos, e favorecer uma segurança reprodutiva na população a partir do incremento de pólen ou frutos. Por fim, a anisopleτία dos morfos em todas as populações favorece a função feminina, responsável pela produção de frutos. Nós consideramos que as alterações morfofisiológicas refletem a mudança do polimorfismo floral heterostílico em dimorfismo sexual nos morfos, e fomentamos as hipóteses evolutivas envolvidos na mudança de sistemas reprodutivos em plantas polimórficas.

Na construção de modelos teóricos da hercogamia recíproca e evolução da heterostília, Lloyd & Webb (1992) assumem que a pressão exercida pelos polinizadores é uma força importante na separação espacial dos estigmas. Mas, diferentemente do que se tem reportado na literatura mais frequentemente (Ferrero et al., 2011; Haddadchi, 2013), em nosso estudo a variação das anteras foi maior do que a dos estigmas. O mesmo comportamento também foi evidenciado em muitas outras Connaraceae e espécies de *Erythroxylum* (Silva, 2018), de

forma que o coeficiente de variação das anteras é maior que o estigma (Capítulo 1 desta tese). Nestas espécies, a corola aberta com órgãos sexuais livres, sem a presença de tubo floral como na maioria das heterostílicas, oferece pouca restrição morfológica ao acesso do polinizador, e talvez por isso, exerçam pressão diferenciada nos órgãos (Santos-Gally et al., 2013). Assim, a alta variância na altura das anteras pode ser uma resposta a uma amplitude maior de deposição de pólen no corpo do polinizador. Órgãos altos estão mais expostos às abelhas polinizadoras, e exibem maior reciprocidade entre si porque são férteis, sendo os responsáveis pela polinização cruzada na espécie em estudo.

A dioicia está correlacionada positivamente com espécies heterostílicas e lenhosas, ambos caracteres presentes nas Connaraceae (Bawa, 1980; Renner, 2014). Plantas brevistilas desempenhando a função de doação de pólen e plantas longistilas atuando na recepção do pólen é muito comum em espécies que mudaram de sistema distílico para o dioico (Beach & Bawa, 1980; Muenchow & Grebus, 1989; Naiki & Kato, 1999; Li et al., 2010; Sugawara et al., 2011; Watanabe et al., 2013; Yuan et al., 2017; Kong & Hong, 2018). Lemmens (1989) hipotetiza que em Connaraceae a dioicia é um sistema recente oriundo da heterostilia, comum em toda a família, e estaria associada a gêneros de carpelos solitários. Na família, a presença de pistiloides e estaminoides ocorre no nível baixo e é limitada a representantes da tribo Cnestidae (Capítulo 1 desta tese). *Connarus* é um gênero monocarpelar e pertence a esta tribo, assim como têm outros representantes dioicos e androdioicos (Capítulo 1 desta tese). Os nossos resultados também sustentam a mudança da dioicia a partir da distilia, embora a evolução dos sistemas reprodutivos no gênero só pode ser confirmada a partir de inferências moleculares filogenéticas, estudos ainda inéditos na família.

A perda do polinizador efetivo ou mudança de polinizadores pode induzir a quebra da distilia em outros sistemas reprodutivos, e muitos estudos teóricos e experimentais evidenciam essa transição. Em espécies de *Narcissus* (Amaryllidaceae), polinizadores mais

eficientes de língua longa promovem a manutenção do dimorfismo estilar, através do cruzamento desassortivo (Pérez-Barrales et al., 2010; Simón-Porcar et al., 2014), ao mesmo tempo que polinizadores de língua curta são responsáveis pelo monomorfismo de outras populações (Pérez-Barrales et al., 2010). Ao passo que em *Psychotria homalosperma* (Rubiaceae, Watanabe et al., 2017), a mudança de mariposas por abelhas tornou o fluxo polínico unidirecional, influenciando a transição da distílica a dioica na espécie, assim como já proposto por Beach & Bawa (1980). Isto demonstra que fluxo unidirecional de visitaç o pode implicar em diferenas no sucesso reprodutivo dos morfos e liderar a especializao sexual dos morfos. A arquitetura floral tamb m tem forte correlao evolutiva com polimorfismos florais, de maneira que tubos florais estreitos e longos s o associados com a heterostilia e dimorfismos estilares, e uma corola mais aberta, como nas Connaraceae,   pouco comum em sistemas em que a reciprocidade dos  rg os sexuais   importante para o fluxo cruzado de p len.

O desvio acentuado favorecendo o morfo funcionalmente feminino de *C. suberosus* contraria  s expectativas de frequ ncia equilibrada entre esp cies polim rficas, sobretudo porque nestes sistemas a seleo   dependente de frequ ncia negativa e o acasalamento   influenciado demograficamente pelos morfos (Rocca & Sazima, 2006). Apesar de ser menos frequente, plantas masculinas produzem mais flores e s o mais altas e, talvez dessa maneira, indiv duos masculinos compensem o desfavorecimento demogr fico com maior investimento vegetativo, maior produo de flores doadoras de p len e taxas de visitao quando comparado  s plantas femininas, como demonstrado em muitas esp cies dioicas (Barrett & Hough, 2013; Field et al., 2013; Cap tulo 2 desta tese).   comum que muitas esp cies dioicas realizem estrat gias diferenciadas na alocao de recursos entre os morfos. Recursos masculinos s o mais aplicados em aspectos vegetativos e n mero de flores/infloresc ncia, ao passo que os recursos femininos s o investidos com maior frequ ncia na formao e dispers o

do fruto (Pannell, 2002; Amorim & Oliveira, 2006; Rocca & Sazima 2006; Mazza et al., 2011). Deste modo, os custos reprodutivos resultam em compensações fisiológicas na distribuição de recursos impulsionando o trade-off de maneira diferenciada entre indivíduos masculinos e femininos (Barrett et al., 2010).

O investimento de pólen está concentrado nos estames altos, os que são mais recíprocos e próximo ao estigma das flores femininas de *C. suberosus*. A produção de pólen diferenciada - anteras baixas possuem metade do pólen das altas - pode ser explicada pela própria disposição dos órgãos em *C. suberosus*, e o fluxo de pólen disassortivo distílico esperado. No geral, a maioria das espécies distílicas exibe um único nível de estames, assim o cruzamento entre anteras longas brevistilas e estigma longo longistilo é direto (Barrett, 1992). Este não é o caso das Connaraceae, pois a presença de dois verticilos estaminais torna o cruzamento mais complexo e indireto: anteras altas e baixas masculina vs. estigma longo feminino. As anteras altas masculinas são mais recíprocas com o estigma feminino e, por isso é de se esperar que exibam mais grãos de pólen em comparação com as anteras baixas masculinas, redundantes nesse cruzamento. Apesar disso, os grãos de pólen do nível mais baixo também podem atingir estigmas mais baixos, uma vez que a variância na altura do estigma é alta.

O dimorfismo sexual em Connaraceae é subestimado, sobretudo porque são muito poucos os estudos morfológicos e experimentais realizados na família até o momento (Baker, 1962; Lemmens, 1989; Lenza et al., 2008; Rodrigues et al., 2014; Capítulo 1 e 2 desta tese; presente estudo). A família é polimórfica e, por isso muitas espécies foram erroneamente consideradas heterostílicas devido à dificuldade em atribuir a dioícia ou o hermafroditismo a uma espécie a partir de inspeções visuais, especialmente considerando apenas espécimes herborizados (Lemmens, 1989; Capítulo 1 desta tese). Ornduff (1966) e Paillet et al. (1998) já

havam sugerido a funcionalidade dioica a partir de uma configuração morfológica distílica, fato agora, sistematicamente, confirmado em *C. suberosus*.

Dimorfismo sexual e instabilidade na expressão dos morfos

Flores hermafroditas, além das funcionalmente unissexuadas, também foram observadas, além do nosso estudo, em outras espécies dioicas e androdioicas de *Connarus* e *Elliphantus* (Connaraceae) (Lemmens, 1989; Denardi, 2008; Capítulo 1 desta tese). A relação entre indivíduos unissexuados e hermafroditas (polígamas) é pouco compreendida, de modo que não se sabe a real contribuição dessas flores (proporcionalmente baixa) nas populações ou no sistema sexual das espécies envolvidas. Mas, a formação de frutos em algumas poucas plantas masculinas de *C. suberosus* (Capítulo 2 desta tese) sugere que os indivíduos funcionalmente hermafroditos podem contribuir para a frutificação de uma população, o que torna o sistema sexual destas espécies ainda mais complexo e interessante para estudos futuros, sobretudo a respeito da genética de populações e evolução dos sistemas sexuais polimórficos. De maneira análoga a *C. suberosus* (Denardi, 2008), *Fraxinus excelsior* (Oleaceae) também já foi considerada uma espécie polígama. Mas, após investigações acerca do seu sistema de incompatibilidade e a confirmação da labilidade nas duas funções sexuais: indivíduos femininos inconstantes e indivíduos masculinos inconstantes, *F. Excelsior* foi definida como uma espécie subdioica e não polígama.

Na literatura, em muitas espécies dioicas a ocorrência rara de hermafroditismo tem sido relatada com o termo “subdioicia” ou “inconstância na expressão sexual”, refletindo uma situação onde coexistem três morfos na população com diferentes possibilidades de interpretações ecológicas e evolutivas (ver revisão em Delph & Wolf, 2005; Ehlers & Bataillon, 2007; Barrett et al., 2010; Barrett, 2013). A ocorrência de flores hermafroditas em algumas populações podem ser resquícios evolutivos da transição de sistemas reprodutivos, o

‘developmental noise’ de Lloyd & Bawa (1984), mas também pode refletir valor adaptativo em relação ao ambiente abiótico demonstrando labilidade na expressão sexual dos morfos (Delph & Wolf, 2005). Nos trabalhos compilados e nos modelos teóricos propostos por Ehlers & Bataillon (2007), a inconstância sexual nos morfos é mais frequente em espécies com evolução recente da dioicia e polinizada por insetos. A labilidade masculina é muito mais reportada na literatura e está relacionada à evolução da dioicia via ginodioicia, enquanto a instabilidade feminina é menos comum e está associada a androdioicia, sistema bem raro nas angiospermas (Cossard & Pannell, 2019). No entanto, a inconstância sexual em ambos as funções (masculina e feminina) a partir de uma morfologia floral distílica, como em *C. suberosus* é incipiente na literatura. A labilidade em ambos os sexos somente é mencionada para espécies monoicas (Ehlers & Bataillon, 2007; Cossard & Pannell, 2019).

Connarus suberosus pode ser considerada uma espécie dioica com inconstância sexual porque exibe prevalência superior a 5% de indivíduos hermafroditas (quando presentes nas populações, Ehlers & Bataillon, 2007). Indivíduos hermafroditas são responsáveis pelo maior sucesso na (re)colonização local ou de novos ambientes, sobretudo se estes forem autofecundáveis. Sendo assim, se pensarmos que Connaraceae é uma família predominantemente florestal (Lemmens et al., 2004) e a formação do Cerrado é recente, datado entre quatro e dez milhões de anos (Simon et al., 2009), talvez, a presença de indivíduos hermafroditas tenha contribuído para a ampla distribuição desta espécie no bioma (Forero, 1983). É sabido que muitas famílias no Cerrado contaram com a contribuição de linhagens oriundas de florestas úmidas, e.g. Floresta Amazônica e Atlântica (Simon et al., 2009), centros de endemismo e diversificação das Connaraceae e de *Connarus* (Forero, 1983). Em um contexto evolutivo recente, Ehlers & Bataillon (2007) afirmam que a presença de labilidade sexual ou subdioicia nas espécies é mais frequente quando comparado com

sistemas sexuais mais antigos nas linhagens de plantas, cenário que talvez represente *C. suberosus*.

Connarus suberosus tem fluxo polínico majoritariamente unidirecional, uma vez que o pólen abundante em anteras masculinas vá em direção ao estigma feminino. Flores de corola aberta, pequenas e com pouca limitação morfológica no acesso aos recursos florais atraem uma grande comunidade de visitantes florais generalistas, responsáveis pela sua polinização pouco especializada (Paz J., dados não publicados). Os nossos resultados fornecem mais subsídios para a hipótese da mudança de sistema reprodutivo para a dioicéia a partir da heterostilia. A presença dos morfos florais, HR e diferenças no tamanho do grão de pólen entre morfos, com o diâmetro polar e equatorial maior em plantas de pistilo curto, são características associadas às espécies heterostílicas (Barrett, 1992). Mas, o desbalanceamento das funções entre os morfos pode ser resultado (ou resultar) da especialização sexual dos morfos.

CONCLUSÃO

Nós demonstramos que *Connarus suberosus* é claramente uma espécie funcionalmente dioica com flores morfológicamente distílicas. Além de indivíduos masculinos (de flores brevistilas) e femininos (de flores longistilas), em algumas populações, indivíduos inconstantes de ambos os sexos expressam o hermafroditismo e podem assegurar a reprodução na colonização de novos ambientes. Os órgãos baixos são menos recíprocos são menos recíprocos entre si porque são estéreis, assim como os órgãos altos são mais precisos entre si, pois deles dependem o fluxo de pólen cruzado. O desequilíbrio da frequência dos morfos, favorecendo as plantas femininas nas populações ressaltam o dimorfismo sexual entre os morfos. Contudo, os mecanismos fisiológicos de incompatibilidade, o porquê de indivíduos

hermafroditas nas populações e as relações filogenéticas envolvidas na evolução do sistema polimórfico na espécie são questões que ainda permanecem abertas.

Material suplementar

Dados e informações adicionais estão disponíveis no material suplementar: **S1**. Populações de *Connarus suberosus* na Savana brasileira e análises realizadas; **S2**. Flores evidenciando os órgãos sexuais férteis e estéreis em *Connarus suberosus*.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Alvares CA, Stape JL, Sentelhas PC, Gonçalves JLM, Sparovek G. 2014.** Köppen's climate classification map for Brazil. *Meteorologische Zeitschrift* **22**: 711–728.
- Amorim FW, Oliveira PE. 2006.** Estrutura sexual e ecologia reprodutiva de *Amaioua guianensis* Aubl. (Rubiaceae), uma espécie dióica de formações florestais de cerrado. *Revista Brasil. Bot.* **29**: 353-362.
- Armbruster WS, Bolstad GH, Hansen TF, Keller B, Conti E, Pelabon C. 2017.** The measure and mismeasure of reciprocity in heterostylous flower. *New Phytologist* **215**: 906-917.
- Avila-Sakar G, Domínguez CA. 2000.** Parental effects and gender specialization in a tropical heterostylous shrub. *Evolution* **54**: 866-77.
- Baena-Díaz F, Fornoni J, Sosenski P, Molina-Freaner FE, Weller SG, Pérez-Ishiwara R, Domínguez CA. 2012.** Changes in reciprocal herkogamy during the tristily–distily transition in *Oxalis alpina* increase efficiency in pollen transfer. *Journal of Evolutionary Biology* **25**: 574–583.
- Baker HG. 1962.** Heterostyly in the Connaraceae with Special Reference to *Byrsocarpus coccineus*. *Botanical Gazette* **123**: 206-212.

- Barrett SCH. 1992.** Evolution and function of heterostyly. Berlin: Springer-Verlag.
- Barrett SCH, Yakimowski SB, Field DL, Pickup M. 2010.** Ecological genetics of sex ratios in plant populations. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Ser. B.* **365**: 2549–2557.
- Barrett SCH. 2013.** The evolution of plant reproductive systems: how often are transitions irreversible? *Proceedings of the Royal Society Ser. B.* **280**: 1765 20130913.
- Barrett SCH, Hough J. 2013.** Sexual dimorphism in flowering plants. *Journal of Experimental Botany* **64**: 67–82.
- Bawa KS. 1980.** Evolution of dioecy in flowering plants. *Annual Review of Ecology and Systematic* **11**: 15-39.
- Bawa KS, Beach J. 1981.** Evolution of sexual systems in flowering plants. *Annals of the Missouri Botanical Garden* **68**: 254-274;
- Beach JH, Bawa KS. 1980.** Role of pollinators in the evolution of dioecy from distyly. *Evolution* **34**: 1138-1142.
- Brasil - Ministério do Planejamento, Orçamento e Gestão. Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística (IBGE). 2004.** Reserva Ecológica do IBGE: ambiente e plantas vasculares. *Estudos e Pesquisas Informação Geográfica*, n 3. Rio de Janeiro: Brasil.
- Bruns EL, Miller I, Hood ME, Carasso V, Antonovics J. 2018.** The role of infectious disease in the evolution of females: evidence from anther-smut disease on a gynodioecious alpine carnation. *Evolution* **73**: 497-510.
- Campbell DR. 2000.** Experimental tests of sex-allocation theory in plants. *Trends in Ecology & Evolution* **15**: 227–232.
- Charlesworth B, Charlesworth D. 1978.** A model for the evolution of dioecy and gynodioecy. *The American Naturalist* **112**: 975-997.

- Cossard GG, Pannell JR. 2019.** A functional decomposition of sex inconstancy in the dioecious, colonizing plant *Mercurialis annua*. *American Journal of Botany*. **106**: 722–732.
- Delph LF, Wolf DE. 2005.** Evolutionary consequences of gender plasticity in genetically dimorphic breeding systems. *New Phytologist* **166**: 119–128.
- Denardi JD. 2008.** Estrutura e ontogênese de órgãos reprodutivos de *Connarus suberosus* Planch. (Connaraceae e *Oxalis cytisoides* Zucc. (Oxalidaceae). Ph.D. Thesis, Universidade Estadual Paulista – Campus Botucatu, Brasil.
- Ehlers BK, Bataillon T. 2007.** ‘Inconstant males’ and the maintenance of labile sex expression in subdioecious plants. *New Phytologist* **174**: 194–211.
- Ferrero V, Chapela I, Arroyo J, Navarro L. 2011.** Reciprocal style polymorphisms are not easily categorised: the case of heterostyly in *Lithodora* and *Glandora* (Boraginaceae). *Plant Biology* **13**: 7–18.
- Field DL, Pickup M, Barrett SCH. 2013.** Comparative analyses of sex-ratio variation in dioecious flowering plants. *Evolution* **67**: 661–672.
- Flora do Brasil 2020** under construction. Jardim Botânico do Rio de Janeiro. Available at: <http://floradobrasil.jbrj.gov.br/> > [accessed 2017 Nov 05].
- Forero E. 1983.** Connaraceae. *Flora Neotropica* **36**: 1-207.
- Haddadchi A. 2013.** Styler polymorphism, reciprocity and incompatibility systems in *Nymphoides montana* (Menyanthaceae) endemic to southeastern Australia. *Plant Systematics and Evolution* **299**: 389-401.
- Jongkind CCH. 1989.** Flowers. In: Breteler FJ (ed), *The Connaraceae: a taxonomic study with emphasis on Africa*. The Netherlands: Agricultural University Wageningen, 42.
- Kearns CA, Inouye DW. 1993.** *Techniques for pollination biologist*. Colorado: University Press.

- Kong MJ, Hong SP. 2018.** Morphological traits of a distylous taxon, *Persicaria odorata* subsp. *conspicua* (Polygonaceae). *Flora* **243**: 58-66.
- Lemmens RHMJ. 1989.** Heterostyly. In: Breteler FJ (ed.). *The Connaraceae: a taxonomic study with emphasis on Africa*. The Netherlands: Agricultural University Wageningen, 56-72.
- Lemmens RHMJ, Breteler FJ, Jongkind CCH. 2004.** Connaraceae. In: Kubitzki K (ed.). *The families and genera of vascular plants, vol. 6*. Berlin: Springer-Verlag, 74–81.
- Lenza E, Ferreira JN, Consolaro H, Aquino FG. 2008.** Biologia reprodutiva de *Rourea induta* Planch. (Connaraceae), uma espécie heterostílica de cerrado do Brasil Central. *Revista Brasileira de Botânica* **31**: 389-398.
- Li A-M, Wu X-Q, Zhang D-X, Barrett SCH. 2010.** Cryptic dioecy in *Mussaenda pubescens* (Rubiaceae): a species with stigma-height dimorphism. *Annals of Botany* **106**: 521-531.
- Lloyd DG. 1979.** Some reproductive factors affecting the selection of self-fertilization in plants. *American Naturalist* **113**: 67–79.
- Lloyd DG, Bawa KS. 1984.** Modification of the gender of seed plants in varying conditions. *Evolutionary Biology* **17**: 255–338.
- Lloyd DG, Webb CJ. 1992.** The evolution of heterostyly. In: Barrett SCH (ed.), *Evolution and function of heterostyly*. Berlin: Springer-Verlag.
- Mazza MCM, Santos JE, Mazza CAS. 2011.** Fenologia reprodutiva de *Maytenus ilicifolia* (Celastraceae) na Floresta Nacional de Irati, Paraná, Brasil. *Revista Brasileira de Botânica* **34**: 565- 574.
- Milhomens LC, Proença CEB. 2002.** Sinonimização das variedades de *Connarus suberosus* e *Rourea induta* (Connaraceae). *Boletim do Herbário Ezechias Paulo Heringer* **9**: 5-22.

- Muenchow G, Grebus M. 1989.** The evolution of dioecy from distyly: reevaluation of the hypothesis of the loss of long-tongued pollinators. *American Naturalist* **133**: 149–156.
- Naiki A, Kato M. 1999.** Pollination system and evolution of dioecy from distyly in *Mussaenda parviflora* (Rubiaceae). *Plant Species Biology* **14**: 217-227.
- Ornduff R. 1966.** The origin of dioecism from heterostyly in *Nymphoides* (Menyanthaceae). *Evolution* **20**: 309-314.
- Padilha DRC, Salis SM, Crispim SMA. 2008.** Fitossociologia das espécies lenhosas em Campo Cerrado no Pantanal de Poconé e Paiaguás. Corumbá: Embrapa Pantanal.
- Pailler T, Humeau L, Figier J, Thompson JD. 1998.** Reproductive trait variation in the functionally dioecious and morphologically heterostylous island endemic *Chassalia corallioides* (Rubiaceae). *Biological Journal of the Linnean Society* **64**: 297 313.
- Pannell JR. 2002.** The evolution and maintenance of androdioecy. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* **33**: 397–425.
- Pendleton RL, Freeman C, McArthur ED, Sanderson SC. 2000.** Gender specialization in heterodichogamous *Grayia brandegei* (Chenopodiaceae): evidence for an alternative pathway to dioecy. *American Journal of Botany* **87**: 508–516.
- Pérez-Barrales R, Vargas P, Arroyo J. 2010.** Pollinator shifts and the loss of style polymorphism in *Narcissus papyraceus* (Amaryllidaceae). *Journal of Evolutionary Biology* **23**: 1117-1128.
- R Development Core Team. 2019.** R: A Language and Environment for Statistical Computing. Available at: <https://www.R-project.org/>. [accessed 2019 May 05].
- Renner SS. 2014.** The relative and absolute frequencies of angiosperm sexual systems: Dioecy, monoecy, gynodioecy, and an updated online database. *American Journal of Botany* **101**: 1588–1596.

- Ribeiro JF, Walter BMP. 1998.** Fitofisionomias do bioma Cerrado. In: Sano SM, Almeida SP (eds.). Cerrado: ambiente e flora. Planaltina: EMBRAPA-CPAC, 89-116.
- Rocca MA, Sazima M. 2006.** The dioecious, sphingophilous species *Citharexylum myrianthum* (Verbenaceae): Pollination and visitor diversity. *Flora* **201**: 440-450.
- Rodrigues EB, Silva RM, Sá TFF, Costa CCO. 2014.** Heterostilia atípica em *Rourea induta* Planch. (Connaraceae) em uma área de cerrado sentido restrito no Parque Nacional da Chapada dos Veadeiros, Goiás, Brasil. In: Viana BF, Silva FO (orgs.). *Biologia e ecologia da polinização*, v. 3. Salvador: EDUFBA, 109-120.
- Santos-Gally R, Gonzalez-Voyer A, Arroyo J. 2013.** Deconstructing heterostyly: the evolutionary role of incompatibility system, pollinators, and floral architecture. *Evolution* **67**: 2072–2082.
- Saraiva LC, Cesar O, Monteiro R. 1996.** Breeding systems of shrubs and trees of a Brazilian savanna. *Arquivos de Biologia e Tecnologia* **39**: 751-763.
- Saumitou-Laprade P, Vernet P, Dowkiw A, Bertrand S, Billiard S, Albert B, Gouyon P-H, Dufay M. 2018.** Polygamy or subdioecy? The impact of diallelic selfincompatibility on the sexual system in *Fraxinus excelsior* (Oleaceae). *Proceedings of the Royal Society B* **285**: 20180004.
- Silva RM. 2018.** Heterostilia e especialização sexual em espécies de *Erythroxylum* P. Browne (Erythroxylaceae) no Cerrado do Brasil Central. Tese de Doutorado, Universidade de Brasília, 111p.
- Simon MF, Grether R, Queiroz LP, Skema C, Pennington RT, Hughes CE. 2009.** Recent assembly of the Cerrado, a neotropical plant diversity hotspot, by in situ evolution of adaptations to fire. *PNAS* **106**: 20359-20364.

- Simón-Porcar VI, Santos-Gally R, Arroyo J. 2014.** Long-tongued insects promote disassortative pollen transfer in style-dimorphic *Narcissus papyraceus* (Amaryllidaceae). *Journal of Ecology* **102**: 116-125.
- Steets JA, Wolf DE, Auld J, Ashman T-L. 2007.** The role of natural enemies in the expression and evolution of mixed mating in hermaphroditic plants and animals. *Evolution* **61**: 2043–2055.
- Sugawara T, Tanaka N, Murata J. 2011.** Dioecy derived from distyly in *Morinda villosa* Hook. f. (Rubiaceae) occurring in Hukaung Valley, Kachin State, Myanmar. *The Journal of Japanese Botany* **86**: 9–14.
- Vega-Frutis R, Munguía-Rosas MA, Varga S, Kytöviita M-M. 2013.** Sex-specific patterns of antagonistic and mutualistic biotic interactions in dioecious and gynodioecious plants. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* **15**: 45–55.
- Watanabe K, Shimizu A, Sugawara T. 2013.** Dioecy derived from distyly and pollination in *Psychotria rubra* (Rubiaceae) occurring in the Ryukyu Islands, Japan. *Plant Species Biology* **29**: 181-191.
- Watanabe K, Kato H, Kuraya E, Sugawara T. 2017.** Pollination and reproduction of *Psychotria homalosperma*, an endangered distylous tree endemic to the oceanic Bonin (Ogasawara) Islands, Japan. *Plant Species Biology* **33**: 16-27.
- Yuan S, Chen S, Deng X, Duan T, Luo Z, Zhang D. 2017.** Pollen-ovule ratios are strongly correlated with floral reciprocity in addition to sexual system in *Mussaenda* (Rubiaceae). *Nordic Journal of Botany* **35**: 395-403.

Tabela 1. Média e (Variância) associadas ao desvio da reciprocidade perfeita (inacurácia) entre a altura das anteras altas (A_1 e A_2) e baixas (B_1 e B_2) e estigma de flores masculinas e femininas, em populações de *Connarus suberosus* (Connaraceae) na Savana brasileira. A distância estigma-antera em cada nível e o teste associado entre morfos também é demonstrada. [CV = coeficiente de variação; n = número de flores amostradas; F = flores femininas; M = flores masculinas; X = média de todas as estruturas sexuais; Ant = antera; Est = estigma; T = inacurácia total média estandardizada; média \pm desvio padrão; ***P < 0.001; **P < 0.01; *P < 0.05; ns = não significativo após *t*-test ($\alpha < 0.05$)].

População (n M: F)	Nível órgão	Estame		Estigma	X	CV		Inacurácia			Distância estigma-estame nível		
		Masculino	Feminino	F M		Ant	Etg	A ₁ A ₂	B ₁ B ₂	T	Masculino	Feminino	Resultado do <i>t</i> -test entre morfo
		Todos os valores em mm						Valores% mm ²			Todos os valores em mm		
1. Alexânia (7: 10)	Alto	4.03 (0.82)	2.13 (0.34)	3.60 (0.52)	2.59	0.32	0.20	27	15	83	-2.16 \pm 0.77	1.47 \pm 0.56	<i>t</i> (10.35) = -10.703***
	Baixo	2.73 (0.79)	1.44 (0.31)	1.86 (0.42)		0.37	0.35	42	16		-0.87 \pm 0.58	2.15 \pm 0.77	<i>t</i> (14.82) = -9.2101***
2. CO (24: 26)	Alto	4.03 (1.25)	1.95 (0.29)	3.40 (0.87)	2.64	0.33	0.27	36	13	99	-1.75 \pm 0.89	1.45 \pm 0.65	<i>t</i> (42.19) = -14.435***
	Baixo	2.93 (0.82)	1.39 (0.27)	2.28 (0.54)		0.36	0.32	27	23		-0.66 \pm 0.62	2.00 \pm 0.65	<i>t</i> (47.94) = -14.905***
3. Cristalina (7: 13)	Alto	3.16 (0.96)	2.44 (0.21)	3.67 (0.59)	2.52	0.40	0.21	27	10	107	-1.18 \pm 0.89	1.22 \pm 0.70	<i>t</i> (10.12) = -6.2166***
	Baixo	1.98 (0.47)	1.69 (0.06)	1.98 (0.26)		0.26	0.26	57	06		0.00 \pm 0.65	1.98 \pm 0.80	<i>t</i> (15.00) = -5.9934***
4. Dom Bosco (13: 40)	Alto	3.95 (0.46)	2.35 (0.40)	3.81 (0.85)	2.67	0.27	0.24	25	12	74	-1.73 \pm 0.67	1.46 \pm 0.77	<i>t</i> (12.54) = -10.07***
	Baixo	2.75 (0.51)	1.57 (0.23)	2.22 (0.21)		0.35	0.20	47	16		-0.53 \pm 0.79	2.25 \pm 0.75	<i>t</i> (19.50) = -11.139***
5. Paranoá (4: 2)	Alto	3.44 (1.34)	2.00 (0.02)	3.10 (0.38)	2.35	0.44	0.20	30	15	109	-1.43 \pm 0.33	1.10 \pm 0.47	<i>t</i> (1.54) = -6.8441*
	Baixo	1.89 (0.26)	1.42 (0.02)	2.01 (0.87)		0.21	0.46	35	20		0.12 \pm 1.04	1.68 \pm 0.47	<i>t</i> (3.96) = -2.518ns
6. Recor (6: 11)	Alto	3.22 (1.66)	2.18 (0.45)	3.22 (0.43)	2.37	0.45	0.20	34	14	109	-1.18 \pm 0.84	1.04 \pm 0.47	<i>t</i> (6.79) = -5.994***
	Baixo	2.07 (0.72)	1.58 (0.16)	2.04 (0.35)		0.33	0.29	40	12		-0.03 \pm 0.37	1.64 \pm 0.47	<i>t</i> (12.81) = -8.1219***

Tabela 2. Análises polínicas (média \pm desvio padrão) e resultados estatísticos associados entre anteras altas e baixas de flores masculinas e femininas em *Connarus suberosus* (Connaraceae), em populações da Savana brasileira. Resultados significativos após *t* test, Mann-Whitney test, Kruskal-Wallis test e Anova multi-way estão indicados com asterisco (*).

	FLOR MASCULINA		FLOR FEMININA		RESULTADOS ESTATÍSTICOS ENTRE MORFOS ($p < 0.05$)
	ANTERA ALTA	ANTERA BAIXA	ANTERA ALTA	ANTERA BAIXA	
I. Diâmetro polínico (μm)					
Diâmetro equatorial	27 \pm 6.67	24 \pm 5.52	23 \pm 8.02	20 \pm 5.65	Altura: F (1, 280) = 3.32, $P > 0.05$ Morfo: F (1, 280) = 23.54, $P < 0.05^*$
<i>t</i> -test (intramorfo)	t (171.51) = 2.48, $P < 0.05^*$		t (112.1) = -1.24, $P > 0.05$		Altura * Morfo: F (1, 280) = 0.10, $P > 0.05$
Diâmetro polar	24 \pm 5.52	24 \pm 5.69	23 \pm 8.37	20 \pm 5.50	Altura: F (1, 280) = 1.51, $P > 0.05$ Morfo: F (1, 280) = 9.08, $P < 0.01^*$
<i>t</i> -test (intramorfo)	t (181.81) = 0.86, $P > 0.05$		t (110.73) = -0.41, $P > 0.05$		Altura * Morfo: F (1, 280) = 2.05, $P > 0.05$
II. Produção total de pólen (n por flor)					
	2336.30 \pm 1295.56	1247.83 \pm 765.12	27.86 \pm 28.18	13.85 \pm 7.11	Altura: H(1) = 0.58, $P > 0.05$ Morfo: H(1) = 56.86, $P < 0.001^*$ População: H(1) = 1.49, $P > 0.05$
Mann-Whitney test (intramorfo)	U = 393.5, $P < 0.01^*$		U = 173, $P > 0.05$		
III. Viabilidade polínica (n por flor)					
	2243.91 \pm 1282.28	1122.17 \pm 742.74	18.57 \pm 17.33	10.77 \pm 7.56	Altura: H(1) = 0.59, $P > 0.05$ Morfo: H(1) = 56.89, $P < 0.001^*$ População: H(1) = 0.68, $P > 0.05$
Mann-Whitney test (intramorfo)	U = 401, $P < 0.05^*$		U = 167, $P > 0.05$		
IV. Pólen estéril (n por flor)					
	92.39 \pm 98.20	125.65 \pm 181.86	9.29 \pm 13.21	3.08 \pm 5.01	Altura: H(1) = 0.15, $P > 0.05$ Morfo: H(1) = 42.05, $P < 0.001^*$ População: H(1) = 2.62, $P > 0.05$
Mann-Whitney test (intramorfo)	U = 250, $P > 0.05$		U = 177, $P > 0.05$		

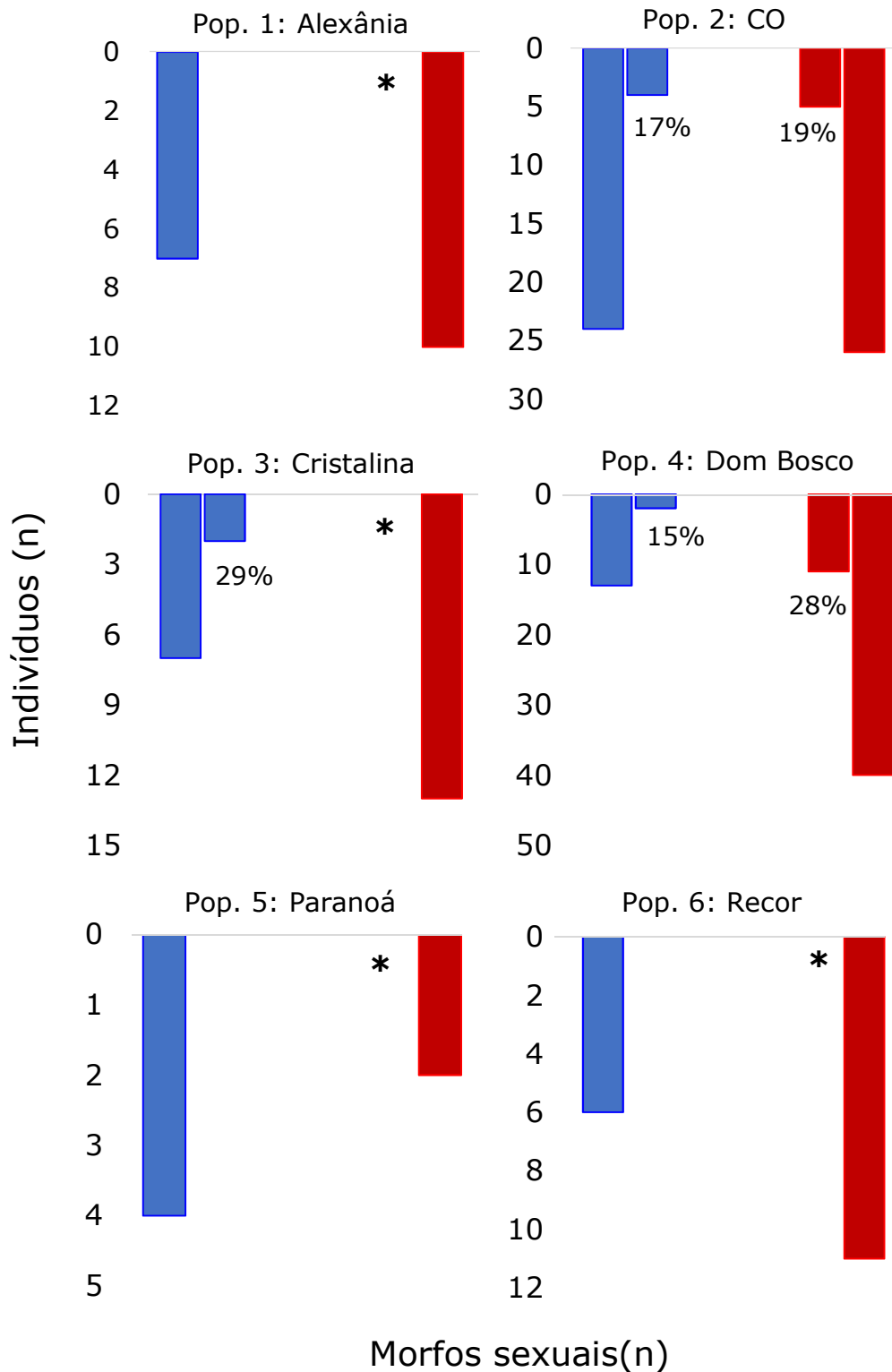


Figura 1. Razão demográfica dos morfos sexuais em populações de *Connarus suberosus* (Connaraceae), espécie funcionalmente dioica endêmica da Savana brasileira. Em algumas populações além de indivíduos puramente masculinos (■) e femininos (■), alguns indivíduos exibem inconstância na expressão do sexo e manifestam o hermafroditismo em proporções variadas. (* não pode ser mensurado).

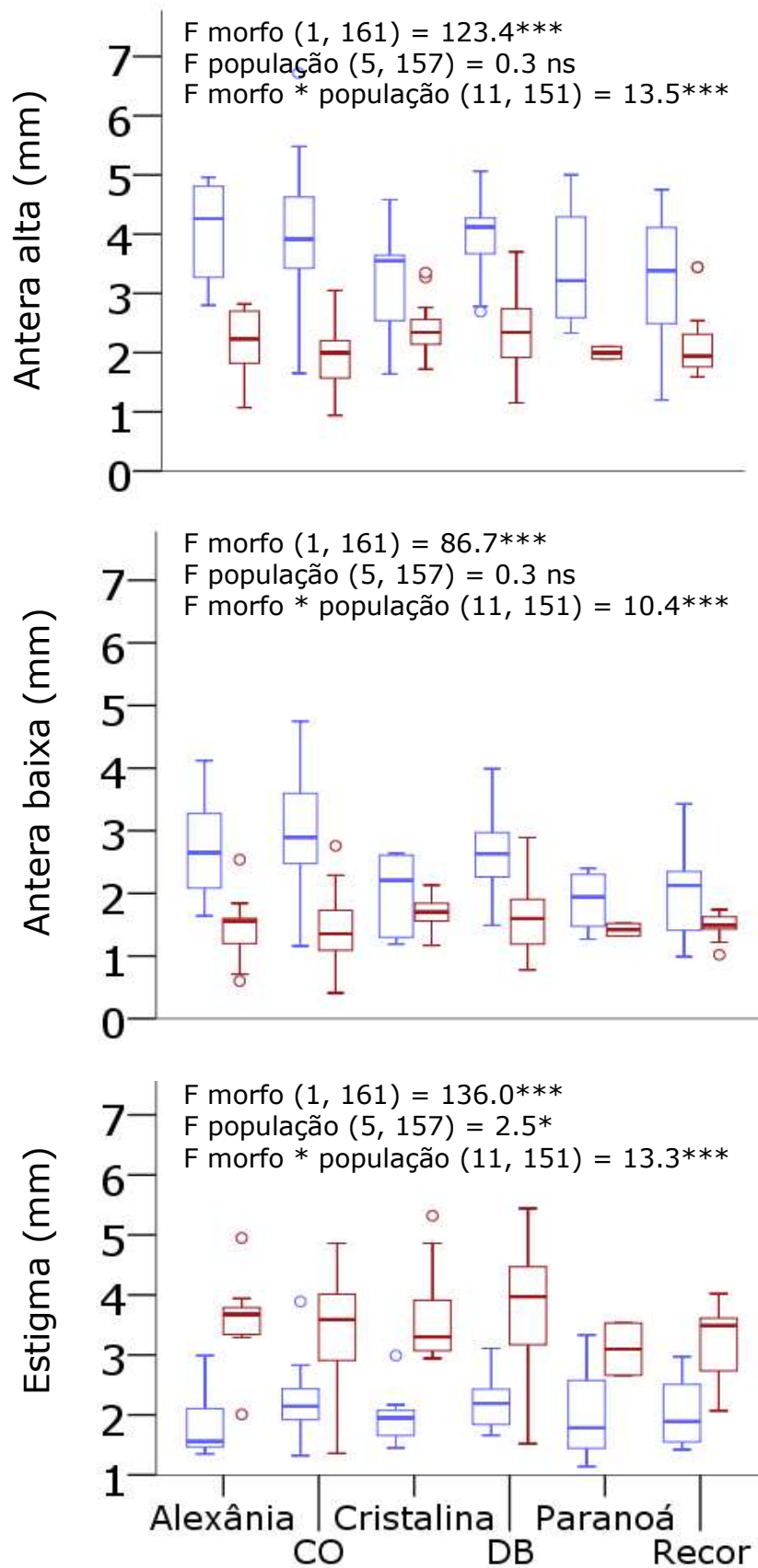


Figura 2. Comparações da altura das anteras altas, baixas e estigma entre flores funcionalmente masculina (■) e feminina (■) de *Conarus suberosus*, em seis populações da Savana brasileira, entre 2016 e 2018. Os resultados da ANOVA multi-way ($p = 0.05$) estão discriminados em cada gráfico.

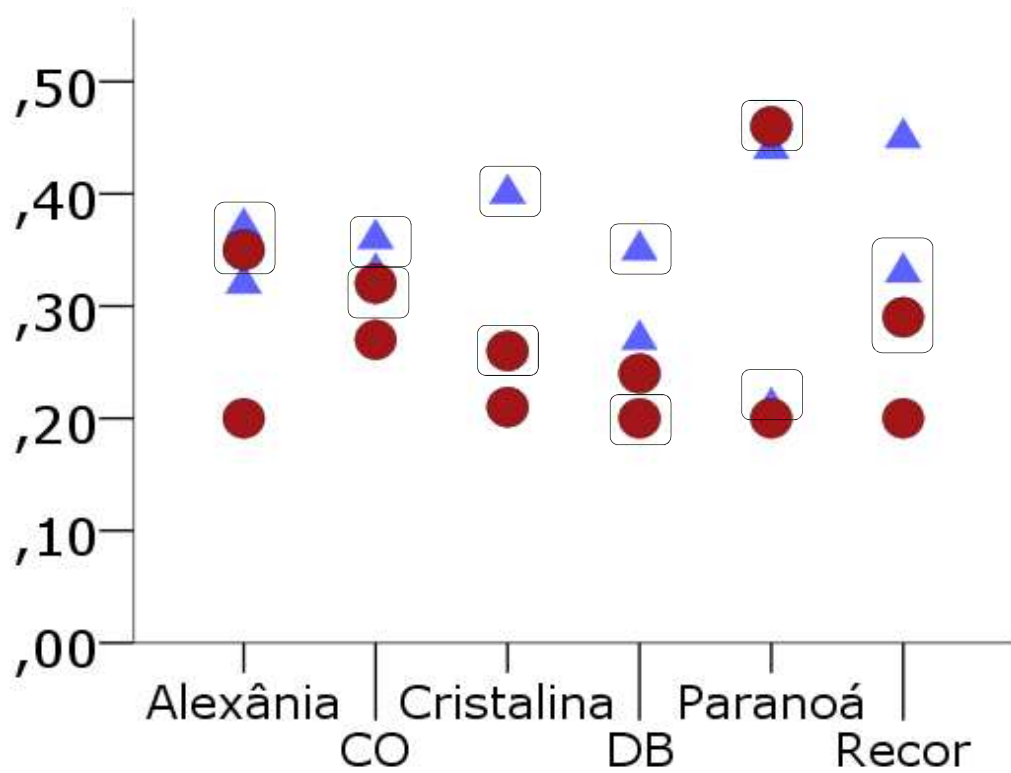


Figura 3. Coeficiente de variação (desvio padrão/média) de estames (▲) e estigma (●) nos verticilos altos e baixos, entre flores funcionalmente masculina e feminina de *Connarus suberosus* (Connaraceae), em seis populações da Savana brasileira. Os valores dos órgãos baixos estão circutados.

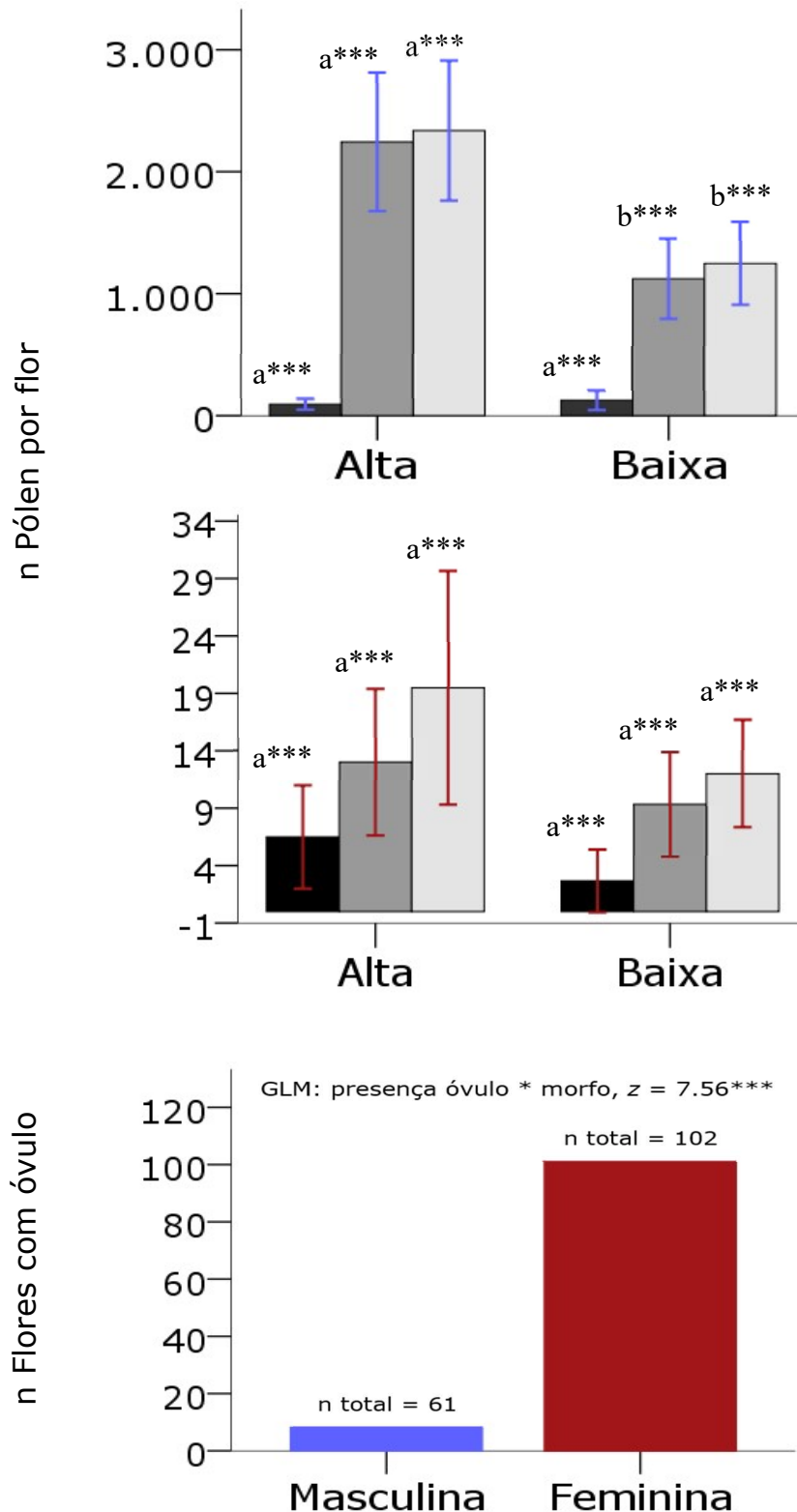


Figura 4. Comparações da produção total de pólen (■), grãos viáveis (■) e não-viáveis (■) entre as anteras altas e baixas, e presença de óvulos em flores funcionalmente masculina (I) e feminina (I), em diferentes populações de *Connarus suberosus* (Connaraceae) na Savana brasileira, entre 2016 e 2018. Nas análises polínicas, as barras representam a média e o erro padrão (IC = 95%). As letras diferentes e asterisco indicam diferenças estatísticas entre flores do mesmo morfo após Mann Whitney (***P < 0.001; **P < 0.01; *P < 0.05). Nas análises de esterilidade feminina, as barras representam a soma de flores com a presença de óvulo nos morfos e o ajuste do melhor modelo GLM (distribuição binomial, função link ‘logit’).

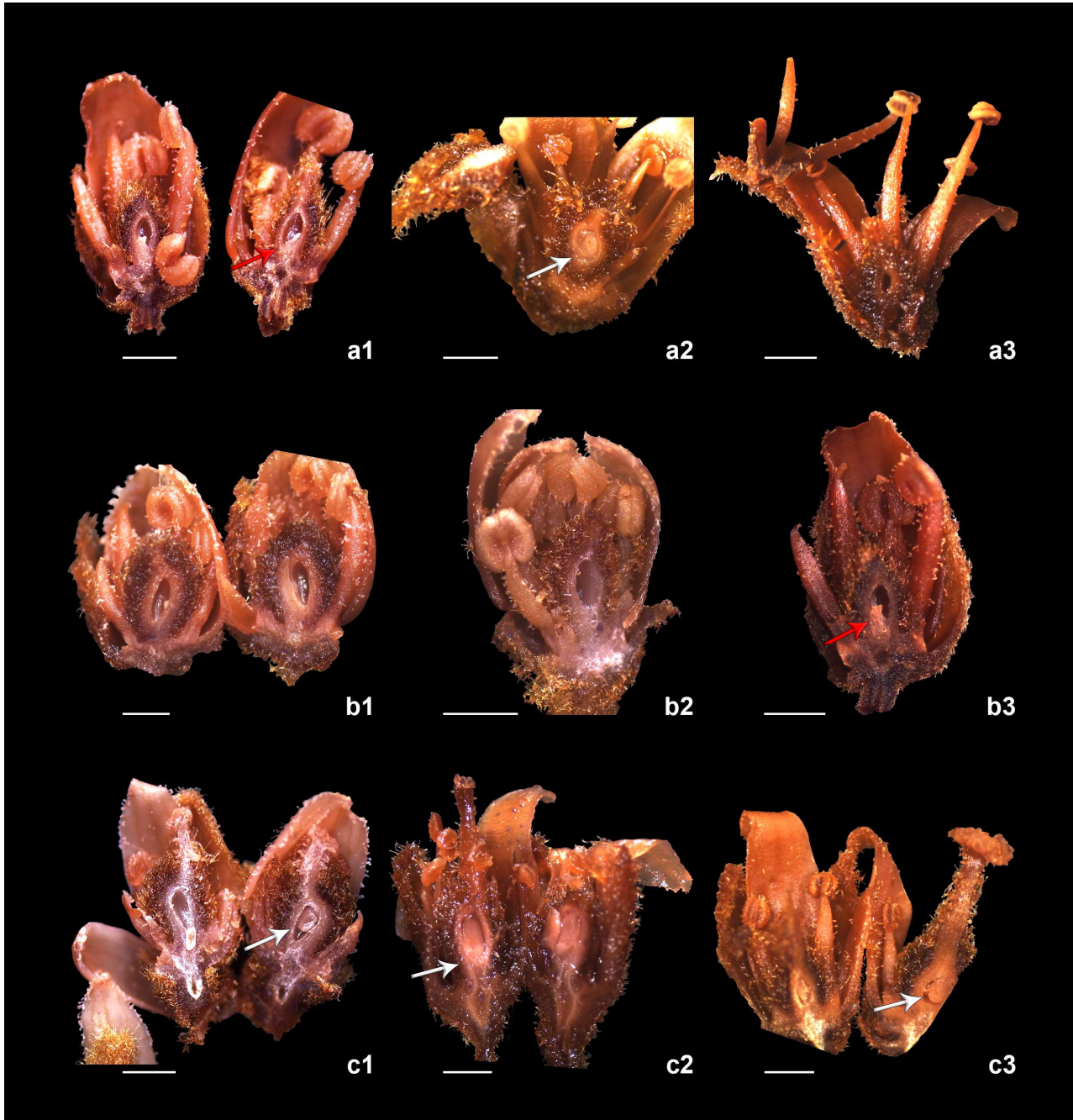
MATERIAL SUPLEMENTAR

Capítulo 3:

Flores brevistilas são masculinas e flores longistilas são femininas em *Connarus suberosus*
(Connaraceae): evolução da dioiccia a partir da distilia?

S1. Populações de *Connarus suberosus* acompanhadas na Savana brasileira para as análises morfométricas (m), esterilidade masculina (p) e feminina (s) e caracterização da frequência dos morfos nas populações, através do teste do Qui-quadrado (χ^2 , $p = 5\%$). (UB = Herbário da Universidade de Brasília).

n	Localização	Coordenadas	Altitude (m)	Pesquisa	Flores coletadas (n ♂: ♀)	Resultado Qui-quadrado	Caracterização da população	Voucher UB
1	Brasil: Goiás - Área urbana de Alexânia	16°07'04.4"S, 48°22'23.3"W	1.096	m, s	7: 10	χ^2 (1) = 17.000, P < 0.001	Anisoplética ↑ ♀	Paz, J.R.L. 107
2	Brasil: Distrito Federal - Centro Olímpico (CO) da Universidade de Brasília (UnB)	15°46'01.7"S, 47°51'13.3"W	1.004	m, p, s	24: 26	χ^2 (1) = 50.000, P < 0.001	Anisoplética ↑ ♀	Paz, J.R.L. 98
3	Brasil: Goiás - RPPN Linda Serra dos Topázios/Cristalina	16°44'29.1"S, 47°41'07.8"W	1.077	m, s	7: 13	χ^2 (1) = 20.000, P < 0.001	Anisoplética ↑ ♀	Paz, J.R.L. 96
4	Brasil: Distrito Federal - Parque Ecológico Dom Bosco (PEDB)	15°48'27.0"S, 47°48'16.4"W	1.061	m, p, s	13: 40	χ^2 (1) = 53.000, P < 0.001	Anisoplética ↑ ♀	Paz, J.R.L. 99
5	Brasil: Distrito Federal - Área urbana do Paranoá	15°42'22" S, 47°50'52"W	1.093	m, s	4: 2	χ^2 (1) = 6.000, P < 0.01	Anisoplética ↑ ♂	Paz, J.R.L. 108
6	Brasil: Distrito Federal - Reserva Ecológica do IBGE (Recor)	15°56'51.5"S, 47°51'58.3"W	1.137	m, s	6: 11	χ^2 (1) = 17.000, P < 0.001	Anisoplética ↑ ♀	Paz, J.R.L. 91
TOTAL					61: 102	---	---	---

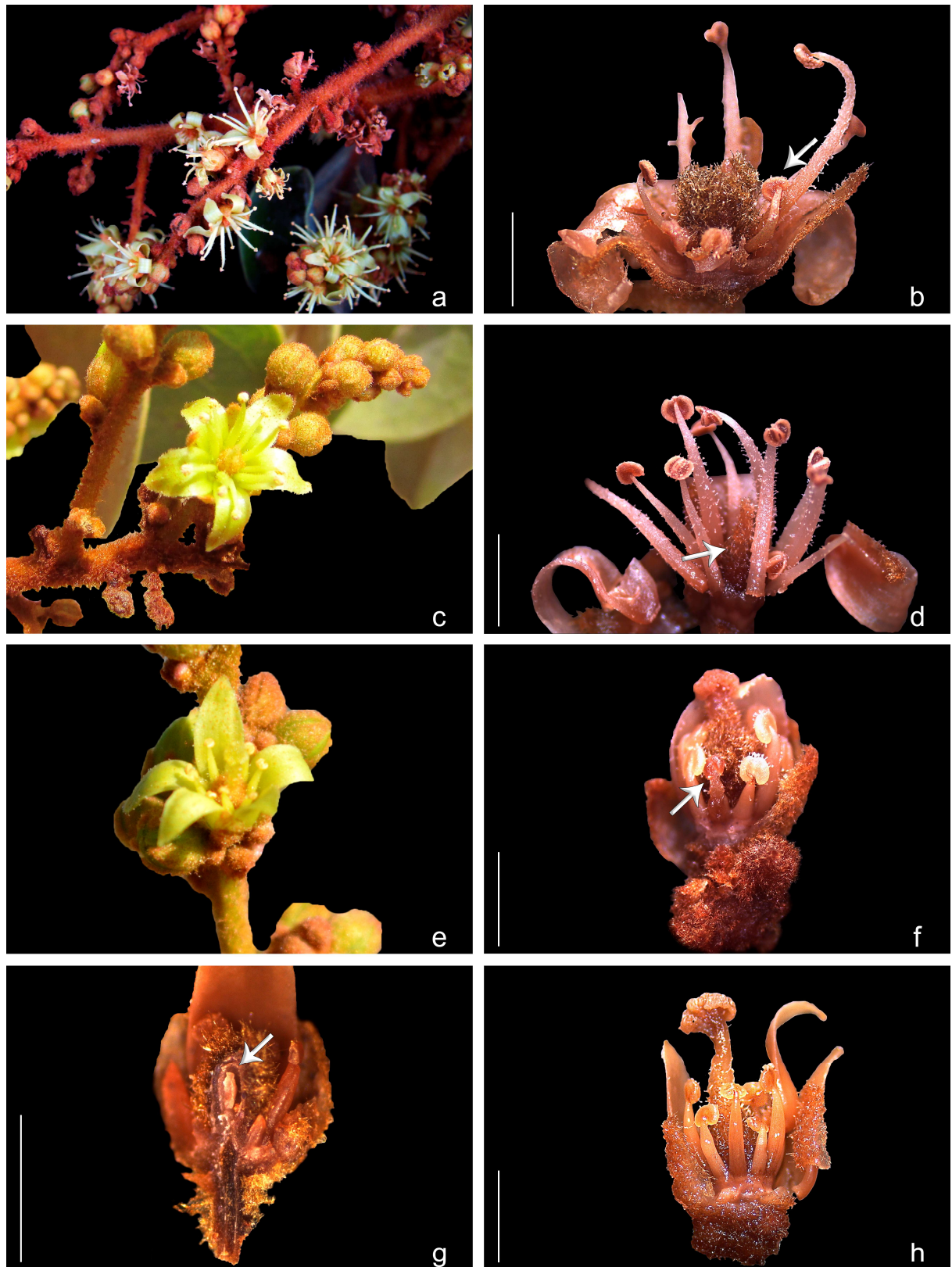


S2. Flores frescas evidenciando os órgãos sexuais de *Connarus suberosus* (Connaraceae), espécie dioica com instabilidade sexual, endêmica do Cerrado, Brasil. **a1-a3.** Flores de pistilo curto com estigma morfologicamente desenvolvido: estéril com óvulo atrofiado (a1) e óvulo ausente (c1) (= masculinas “puras”) e hermafrodita (b1, masculina “instável”). **b1-b3.** Flores de pistilo longo e estigma morfologicamente atrofiado, flores masculinas “puras”. **c1-c3.** Flores de pistilo longo e com anteras vazias de pólen (funcionalmente femininas “puras”) ou com baixa produção de pólen (hermafrodita, femininas “instáveis”), embora morfologicamente ambas sejam similares. As setas brancas destacam óvulos, e as setas vermelhas óvulos atrofiados. Notar o maior diâmetro e desenvolvimento das anteras das flores masculinas do que nas femininas. As barras de escala representam 1 mm.

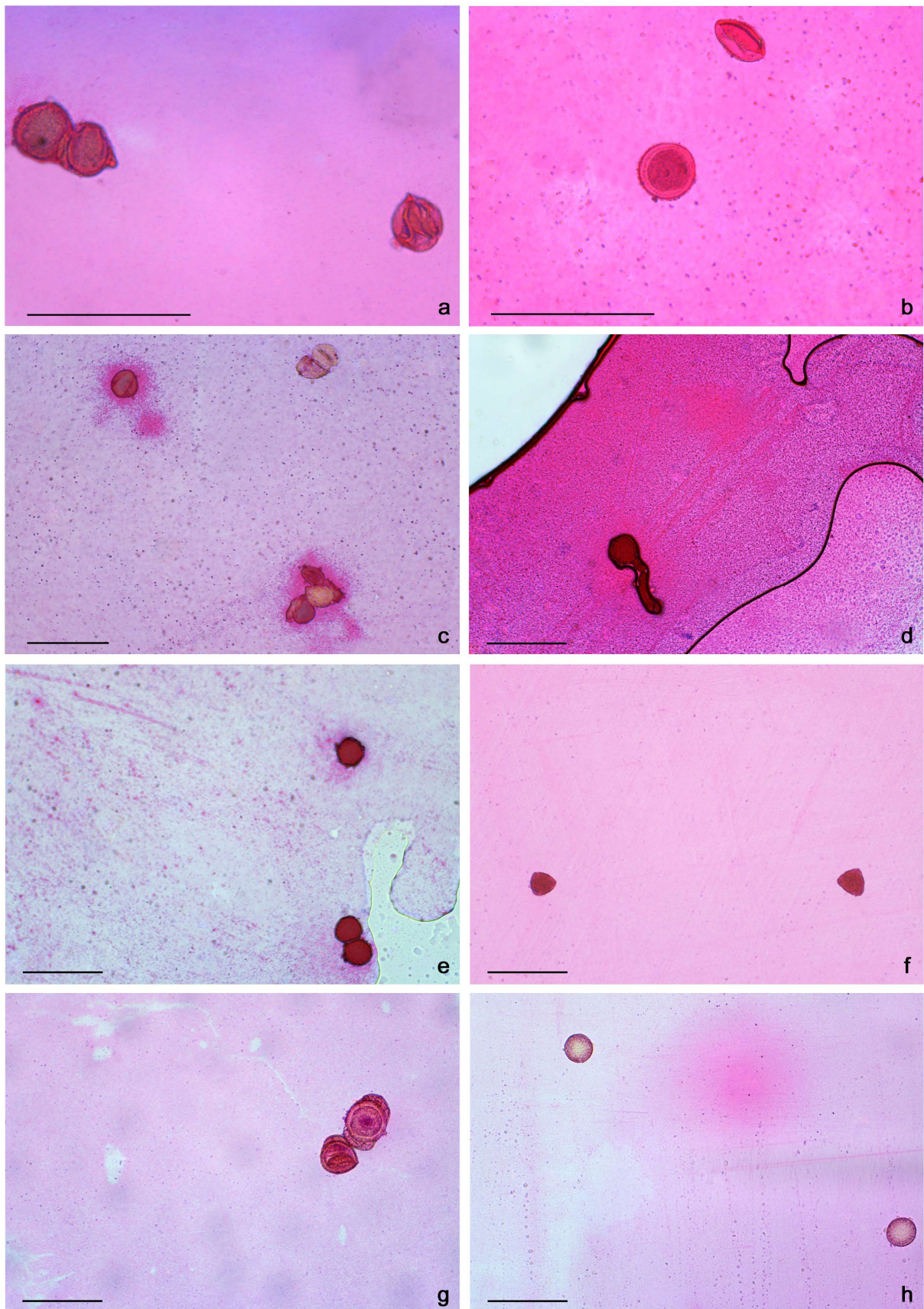
APÊNDICE

Capítulo 3:

Flores brevistilas são masculinas e flores longistilas são femininas em *Connarus suberosus*
(Connaraceae): evolução da dioicia a partir da distilia?



Apêndice 1. Detalhe das flores de *Connarus suberosus* (Connaraceae), uma espécie dioica com instabilidade sexual. **a.** Inflorescência de flores masculinas “puras” e destaque para o pistilo rudimentar e sem desenvolvimento estigmático (**b**, seta). **c.** Inflorescência masculina “instável”, com destaque para estilete e estigma desenvolvidos, tornando a flor hermafrodita (**d**, seta). **e.** Inflorescência feminina. **f.** Flor feminina “pura”: anteras estéreis (seta) e com óvulo (**g**). **h.** Flor feminina “instável”, hermafrodita por exibir anteras e pistilo férteis. As barras de escala representam 1 mm. Fotos: Daniel Chaves (a) e Jair Faria (e).



Apêndice 2. Pólen de *Connarus suberosus* (Connaraceae) corados com carmim acético (1%) e visualizados sob microscopia óptica. Grãos de pólen viáveis corados de vermelho (**a-g**); e não-corados (amarelados ou parcialmente corados), considerados não-viáveis (**c, h**). As barras de escala representam 100 µm.

A N E X O

Capítulo 3:

Flores brevistilas são masculinas e flores longistilas são femininas em *Connarus suberosus*
(Connaraceae): evolução da dioicia a partir da distilia?

Foco e escopo do periódico potencial que pretendemos submeter o nosso manuscrito.

OXFORD
ACADEMIC



BOTANICAL Journal
of the Linnean Society



Author Guidelines

INTRODUCTION

The *Botanical Journal of the Linnean Society* publishes original papers on systematic and evolutionary botany and comparative studies of both living and fossil plants. Review papers are also welcomed which integrate fields such as cytology, morphogenesis, palynology and phytochemistry into a taxonomic framework. The journal will only publish new taxa in exceptional circumstances as part of larger monographic or phylogenetic revisions.

Submission

All manuscripts are submitted and reviewed via ScholarOne. To submit to the journal go to <https://mc.manuscriptcentral.com/botjls>. New authors should create an account prior to submitting a manuscript for consideration. Questions about submitting to the journal should be sent to the editorial office at botjlinnsoc@kew.org.

Peer review process

All submissions to the journal are initially reviewed by one of the Editors. At this stage manuscripts may be rejected without peer review if it is felt that they are not of high enough priority or not relevant to the journal. This fast rejection process means that authors are given a quick decision and do not need to wait for the review process.

Manuscripts that are not instantly rejected are sent out for peer review, usually to two independent reviewers. Based on the feedback from these reviewers and the Editors' judgment a decision is given on the manuscript. The average time from submission to first decision is c. nine weeks.

Página intencionalmente deixada em branco.



CONSIDERAÇÕES FINAIS



Esta tese amplia o conhecimento da diversidade morfológica e funcional dos sistemas reprodutivos das Connaraceae, família pantropical com representantes polimórficos. Embora estas estratégias muitas sejam reflexo de situações populacionais (e.g. frequência dos morfos, variação geográfica, instabilidade sexual, comunidade de polinizadores), os resultados dos capítulos demonstram que a reciprocidade entre os órgãos é desbalanceada, e influenciam de maneira diferente o fluxo de pólen nas diferentes estratégias reprodutivas na família.

De fato, no **primeiro capítulo** as inferências morfológicas destacam que estames e pistilos baixos, quando férteis, são mais recíprocos entre si nos sistemas flores, frequente em gêneros de carpelos livres. Mas, quando não-férteis, os órgãos baixos são menos recíprocos, estéreis ou não-funcionais e estão restritos aos sistemas sexuais ocorrentes somente em gêneros de carpelos solitários. Assim, a má reciprocidade associada aos órgãos baixos pode realçar funções diferenciadas entre os morfos nas Connaraceae estudadas.

Em seguida, os dados de fenologia reprodutiva demonstram que embora floresçam na mesma janela temporal, plantas dioicas e distílicas têm estratégias de florescimento distintas que podem ser previstas com acurácia em campo e herbário. Ainda no **segundo capítulo**, plantas brevistilas e masculinas destacam-se por investir mais em flores e crescimento vegetativo, contrastando com plantas longistilas e femininas que investem mais na produção de frutos. Desse modo, a aptidão reprodutiva diferenciada aliada ao desequilíbrio na frequência dos morfos na população podem gerar compensação funcional (como na distílica *R. induta*) ou dimorfismo sexual (como na dioica *C. suberosus*), inclusive manifestando indivíduos hermafroditas em algumas populações.

No **terceiro e último capítulo**, os resultados apresentados demonstram de maneira contundente a dioicia funcional a partir do dimorfismo floral distílico em *C. suberosus*. A perda de função dos órgãos baixos limita a reciprocidade aos órgãos altos como responsáveis pelo cruzamento disassortivo entre as plantas. Ao mesmo tempo, a ocorrência de indivíduos hermafroditas em algumas populações suscita a labilidade na expressão do sexo nas plantas como segurança reprodutiva na colonização de novos ambientes, bem como remonta o caminho evolutivo da transição de sistemas sexuais na espécie. Por fim, outros estudos sob um cenário molecular e filogenético são fortemente incentivados, além de levar em consideração parâmetros populacionais, e a inclusão de polinizadores como caminhos possíveis para entender a evolução e a manutenção dos sistemas reprodutivos na família e em outros grupos polimórficos.



LISTA NUMÉRICA DOS TÁXONS



Lista numérica dos táxons analisados nesta tese, organizados de acordo com a ordem alfabética dos gêneros¹ e espécies aceitas² da família Connaraceae.

1. *Agelaea* Sol. ex Planchon
 - 1.1. *Agelaea borneensis* (Hook.f.) Merr.
 - 1.2. *Agelaea macrophylla* (Zoll.) Leenh.
 - 1.3. *Agelaea paradoxa* Gilg
 - 1.4. *Agelaea pentagyna* (Lam.) Baill.
 - 1.5. *Agelaea rubiginosa* Gilg
 - 1.6. *Agelaea trinervis* (Llanos) Merr.
2. *Bernardinia* Planch.³
 - 2.1. *Bernardinia fluminensis*
3. *Cnestidium* Planch.
 - 3.1. *Cnestidium guianense*
 - 3.2. *Cnestidium rufescens* Planch.
4. *Cnestis* Juss.
 - 4.1. *Cnestis corniculata* Lam.
 - 4.2. *Cnestis ferruginea* Vahl ex DC
 - 4.3. *Cnestis mannii* Schellenb.
 - 4.4. *Cnestis palala* (Lour.) Merr
 - 4.5. *Cnestis polyphylla* Lam.
5. *Connarus* L.
 - 5.1. *Connarus africanus* Lam.
 - 5.2. *Connarus beyrichii* Planch.
 - 5.3. *Connarus blanchetii* Planch.
 - 5.4. *Connarus cochinchinensis* (Baill.) Pierre
 - 5.5. *Connarus coriaceus* Schellenb.
 - 5.6. *Connarus detersus* Planch.
 - 5.7. *Connarus erianthus* Benth. ex Baker
 - 5.8. *Connarus fasciculatus* (DC.) Planch.
 - 5.9. *Connarus favosus* Planch.
 - 5.10. *Connarus griffonianus* Baill.
 - 5.11. *Connarus incomptus* Planch.
 - 5.12. *Connarus marginatus* Planch.
 - 5.13. *Connarus marlenei* Forero
 - 5.14. *Connarus monocarpus* Wight & Arn.
 - 5.15. *Connarus nodosus* Baker
 - 5.16. *Connarus ovatifolius* (Mart. ex Baker) Schellenb.
 - 5.17. *Connarus paniculatus* Roxb.
 - 5.18. *Connarus patrisii* (DC.) Planch.
 - 5.19. *Connarus perrottetii* (DC.) Planch.
 - 5.20. *Connarus punctatus* Planch.
 - 5.21. *Connarus regnellii* Schellenb.
 - 5.22. *Connarus rostratus* (Vell.) LBSm.
 - 5.23. *Connarus ruber* (Poepp.) Planch.
 - 5.24. *Connarus semidecandrus* Jack
 - 5.25. *Connarus suberosus* Planch.
 - 5.26. *Connarus venezuelanus* Baill.
6. *Elliphanthus* Hook.f.
 - 6.1. *Ellipanthus beccarii* Pierre
 - 6.2. *Ellipanthus glabrifolius* Merr.
7. *Jollydora* Pierre
 - 7.1. *Jollydora duparquetiana* (Baill.) Pierre
8. *Manotes* Sol. ex Planchon
 - 8.1. *Manotes expansa* Sol. ex Planch.
 - 8.2. *Manotes griffoniana* Baill.
 - 8.3. *Manotes macranta* (Gilg) G. Schellenb.
9. *Pseudoconnarus* Radlkofer
 - 9.1. *Pseudoconnarus macrophyllus* (Poepp.) Radlk.
 - 9.2. *Pseudoconnarus rhynchosioides* (Standl.) Prance
10. *Rourea* Aublet
 - 10.1. *Rourea amazonica* (Baker) Radlk.
 - 10.2. *Rourea bahiensis* Forero
 - 10.3. *Rourea blanchetiana* (Progel) Kuhlm.
 - 10.4. *Rourea camptoneura* Radlk.
 - 10.5. *Rourea chrysomalla* Glaz. & G.Schellenb.
 - 10.6. *Rourea cnestidifolia* G. Schellenb.

1 Lemmens et al. (2004).

2 The Plant List (2013). Version 1.1. Published on the Internet: <<http://www.theplantlist.org/>>. Acesso em: 01 Jan. 2019.

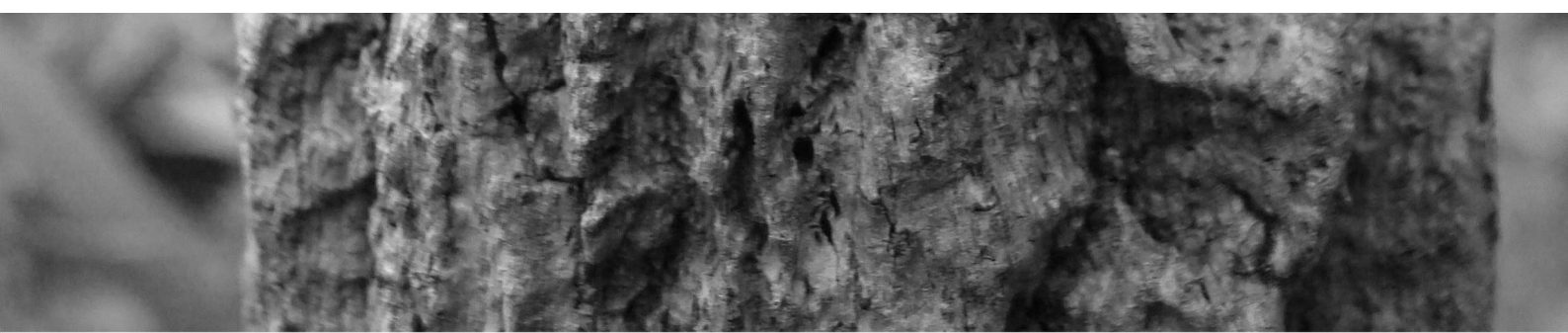
3 Flora do Brasil 2020 em construção. Disponível em:

<<http://www.floradobrasil.jbrj.gov.br/reflora/floradobrasil/FB92>>. Acesso em: 23 Mai. 2019.

- 10.7. *Rourea coccinea* (Schumach. & Thonn.) Benth.
10.8. *Rourea cuspidata* Benth. ex Baker
10.9. *Rourea discolor* Baker
10.10. *Rourea doniana* Baker
10.11. *Rourea duckei* Huber
10.12. *Rourea frutescens* Aubl.
10.13. *Rourea gardneriana* Planch.
10.14. *Rourea glabra* Kunth
10.15. *Rourea glazioui* G. Schellenb.
10.16. *Rourea gracilis* G. Schellenb.
10.17. *Rourea grosourdyana* Baill.
10.18. *Rourea induta* Planch.
10.19. *Rourea kappleri* Lanj.
10.20. *Rourea krukovii* Steyerm
10.21. *Rourea ligulata* Baker
10.22. *Rourea luizalbertoi* Forero, LA Vidal & Carbonó
10.23. *Rourea macrocalyx* Carbono, Forero & LA Vidal
10.24. *Rourea martiana* Baker
10.25. *Rourea microphylla* (Hook. & Arn.) Planch.
10.26. *Rourea mimosoides* (Vahl) Planch.
10.27. *Rourea minor* (Gaertn.) Alston
10.28. *Rourea neglecta* G.Schellenb.
10.29. *Rourea obliquifoliolata* Gilg
10.30. *Rourea paraensis* Forero
10.31. *Rourea psammophila* Forero
10.32. *Rourea pseudogardneriana* Forero, Carbonó & LA Vidal
10.33. *Rourea pseudospadicea* G.Schellenb.
10.34. *Rourea puberula* Baker
10.35. *Rourea pubescens* (DC.) Radlk.
10.36. *Rourea solanderi* Baker
10.37. *Rourea surinamensis* Miq.
10.38. *Rourea thomsonii* (Baker) Jongkind



ÍNDICE DE NOMES CIENTÍFICOS



As páginas que aparecem em **negrito** indicam as informações substanciais primárias. As páginas marcadas com um asterisco (*) indicam ilustrações. As páginas em *itálico* indicam a lista de exsicatas consideradas.

Agelaea

borneensis 71, 78, **81**
macrophylla 71, **81**
paradoxa 71, 78, **81**
pentagyna 71, 78, **81**, 88-89
rubiginosa 71, 78, **81**
trinervis 71, **81**

Bernardinia

fluminensis 71, 78, **81**, 87, 89

Cnestidium

guianense 71, 78, **81**
rufescens 71, **81**

Cnestis

corniculata 71, **81**
ferruginea 71, **81**
mannii 71, **81**
palala 71, 78, **81**, 87, 89
polyphylla 71, **82**

Connarus

africanus 66*, 71, 78, **84**
beyrichii 71, **84**
blanchetii 71, 78, **84**, 87, 89
cochinchinensis 72, 78, **84**
coriaceus 72, 78, **84**
detersus 72, 78, **84**
erianthus 72, 78, **84**, 87, 90
fasciculatus 65*, 72, 78, **84**
favosus 72, 78, **84**, 88-89
griffonianus 66*, 72, 78, **84**
incomptus 72, 78, **85**, 88-89
marginatus 72, **85**
marlenei 72, **85**
monocarpus 72, **85**
nodosus 72, 78, **85**, 88-89
ovatifolius 72, **85**

paniculatus 72, 78, **85**
patrisii 72, **85**
perrottetii 72, 78, **85**, 88, 90
punctatus 66*, 72, 78, **85**
regnellii 72, **85**
rostratus 72-73, 78, **85**, 88, 90
ruber 73, 78, **85**, 87, 90
semidecandrus 73, 78, 85
suberosus 65*-66*, 73, 78, **85**, 88, 90, 137*, 174*, 176*
venezuelanus 73, **86**

Elliphantus

beccarii 73, **86**
glabrifolius 66*, 73, **86**

Jollydora

duparquetiana 66*, 74, 78, **86**

Manotes

expansa 66*, 74, 78, **86**
griffoniana 74, **86**
macranta 74, **86**

Pseudoconnarus

macrophyllus 66*, 74, 78, **82**, 87, 90
rhynchosioides 74, **82**

Rourea

amazonica 74, 78, **82**, 88-89
bahiensis 74, 78, **82**
blanchetiana 74, **82**
camptoneura 66*, 74, 78, **82**
chrysomalla 65*, 67*, 74, 78, **82**, 87, 89
cnestidifolia 74, **82**
coccinea 74, **82**
cuspidata 74, 78, **82**

<i>discolor</i>	74, 82	<i>martiana</i>	76, 78, 83 , 87, 89
<i>doniana</i>	74-75, 78, 82 , 88-89	<i>microphylla</i>	76, 78, 83 , 87, 89
<i>duckei</i>	75, 82	<i>mimosoides</i>	76, 83 , 87
<i>frutescens</i>	75, 78, 82 , 87, 89	<i>minor</i>	76, 83
<i>gardneriana</i>	75, 78, 82 , 87, 90	<i>neglecta</i>	76, 83
<i>glabra</i>	75, 82	<i>obliquifoliolata</i>	76, 83
<i>glazioui</i>	66*, 75, 76, 83 , 87, 89	<i>paraensis</i>	76, 83
<i>gracilis</i>	75, 83	<i>psammophila</i>	76, 78, 83 , 88-89
<i>grosourdyana</i>	66*, 75, 78, 83 , 87, 89	<i>pseudogardneriana</i>	76, 83
<i>induta</i>	65*, 66*, 75-76, 78, 83 , 87, 89, 138*	<i>pseudospadicea</i>	76, 83
<i>kappleri</i>	76, 83	<i>puberula</i>	76, 84
<i>krukovii</i>	76, 83	<i>pubescens</i>	76, 84
<i>ligulata</i>	76, 83	<i>solanderi</i>	76, 84
<i>luizalbertoi</i>	76, 83	<i>surinamensis</i>	77-78, 84 , 88-89
<i>macrocalyx</i>	76, 83	<i>thomsonii</i>	77, 84

Nota das ilustrações das seções:

Capa: Flores brancas e longistilas de *Rourea induta* (à esquerda), arbusto distílico nativo do Brasil. Flores verdes e masculinas de *Connarus suberosus* (à direita), árvore dioica endêmica da savana brasileira. Foto: Marília Paz.

Cabeçalho: Flores de *Ellipanthus tomentosus*, arbusto asiático, protândrico ou aparentemente dioico. Flores de pistilo curto (à esquerda) e de pistilo longo (à direita). Extraído de Leenhouts (1954).

Introdução, Considerações finais e Índice numérico dos táxons: Hábito, fruto seco e inflorescência masculino, em *Connarus suberosus*, respectivamente. Fotos: Marília Paz (primeira e terceira) e Jair Faria (segunda). *Índice de nomes científicos*: Destaque do súber de *Rourea induta*. Foto: Daniel Chaves.

Página intencionalmente deixada em branco.