

MARCOS DA COSTA DÓREA

**MORFOLOGIA POLÍNICA, FENOLOGIA
REPRODUTIVA E BIOLOGIA FLORAL DE ESPÉCIES
FLORESTAIS DE POACEAE**

FEIRA DE SANTANA

NOVEMBRO/2011



UNIVERSIDADE ESTADUAL DE FEIRA DE SANTANA
DEPARTAMENTO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BOTÂNICA



MORFOLOGIA POLÍNICA, FENOLOGIA REPRODUTIVA E BIOLOGIA FLORAL DE ESPÉCIES FLORESTAIS DE POACEAE

MARCOS DA COSTA DÓREA

Tese apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Botânica da Universidade Estadual de Feira de Santana, como parte dos requisitos necessários para obtenção do título de *Doutor em Ciências - Botânica*.

PROF. DR. FRANCISCO DE ASSIS RIBEIRO DOS SANTOS
Orientador

PROFA. DRA. LÍGIA SILVEIRA FUNCH
Co-orientadora

FEIRA DE SANTANA
NOVEMBRO/2011

BANCA EXAMINADORA

Profa. Dra. Isabel Cristina Sobreira Machado

Universidade Federal de Pernambuco

Profa. Dra. Vânia Gonçalves Lourenço Esteves

Universidade Federal do Rio de Janeiro, Museu Nacional

Profa. Dra. Luciene Cristina de Lima e Lima

Universidade do Estado da Bahia

Prof. Dr. Gabriel Hugo Rua

Universidad de Buenos Aires

Prof. Dr. Francisco de Assis Ribeiro dos Santos

Universidade Estadual de Feira de Santana

Orientador e Presidente da Banca

*À Patrícia e Victoria, por preencherem
minha vida com amor, alegria e
compreensão. Amo vocês!*

*“EMBORA NINGUÉM POSSA VOLTAR ATRÁS E FAZER UM
NOVO COMEÇO, QUALQUER UM PODE COMEÇAR
AGORA E FAZER UM NOVO FIM.”*

CHICO XAVIER

AGRADECIMENTOS

Agradeço profundamente a todos aqueles que, de forma direta ou indireta, contribuíram para o desenvolvimento e conclusão deste trabalho. Contudo, de uma maneira especial, fica um muito obrigado...

À Universidade Estadual de Feira de Santana, pelos meus onze anos (por enquanto!) de crescimento profissional, mas principalmente humano, e por todas as lições e experiências vivenciadas em seu *campus*.

À CAPES, pelo financiamento através da concessão de bolsa de estudos, desde o mestrado.

Ao Prof. Dr. Francisco de Assis Ribeiro dos Santos, pela convivência, amizade, orientação profissional e humana, confiança depositada e constante estímulo em meu crescimento “palinológico”.

À Prof. Dra. Lígia Silveira Funch por ter aceitado o desafio de trabalhar com essa família e me mostrar que há beleza no “difícil”, e que no final tudo se resolve.

Ao Centro de Estudos da Biodiversidade da Reserva Ecológica Michelin (CEB-REM), nas pessoas do Dr. Kevin Flesher e MSc. Juliana Laufer, pela aprovação do projeto, financiamento, infra-estrutura e logística no desenvolvimento dos trabalhos de campo na Reserva Ecológica Michelin (REM).

À “Dona” Sônia, nosso “anjo-da-guarda” na REM, “Dona” Cristina, zeladora de nossa saborosíssima alimentação, ao Sr. André Santos e “Seu” Raimundo por todo o apoio e amizade que trouxeram mais leveza e alegria às “pesadas” viagens de campo.

Ao Prof. Dr. Alexandre Clistenes por apresentar a Michelin possibilitando o desenvolvimento desse trabalho.

À Plataforma de Microscopia Eletrônica do Centro de Pesquisas Gonçalo Muniz da Fundação Oswaldo Cruz (ME-CPqGM-FIOCRUZ), na pessoa do Dr. Cláudio Pereira Figueira pelo pronto atendimento e auxílio com o MEV.

Ao Programa de Pós-graduação em Botânica (PPGBot/UEFS) pelas valorosas experiências adquiridas ao longo desses seis anos de pós-graduação. À secretária do PPGBot/UEFS, Biól. Adriana Estrêla, pelo apoio na burocracia e ótima convivência durante todo o curso.

À Prof. Dra. Reyjane Patrícia de Oliveira por me apresentar às Poaceae e me empolgar com seu entusiasmo e paixão por essa família, que me abasteciam nos momentos de cansaço e dificuldades. Além disso, pelas valiosíssimas contribuições dadas a essa tese.

À Biól. MSc. Gisele Rocha, pela ajuda com a microscopia eletrônica da UEFS.

Ao grupo que tenho a honra de fazer parte há dez anos, no Laboratório de Micromorfologia Vegetal (LAMIV/UEFS), QG da Palinologia nordestina comandado pelo Dr. Francisco de Assis R. dos Santos (*The Big Boss*) e pela Dra. Cláudia Elena Carneiro, e formado também pelo Dr. Francisco Hilder M. Silva, Dra. Luciene L. Lima, Dr. Paulino P. Oliveira, Dra. Marileide Saba, Dra. Kelly Regina Leite, Dr. Lázaro B. Silva, Dra. Bárbara R. Araújo, MSc. Ricardo Landim B. Borges, MSc. Rita de Cássia Araújo, MSc. Jailson S. Novais, MSc. Joseane Carneiro, MSc. Maria Teresa B. Vital, e pelos Biólogos Tiago Lucas, Ana Paula Silva, Vanessa Matos, Teresa Cristina Rebouças, Rodolfo Alves e Carlos André Queiroz.

À equipe de exploração das matas da REM, composta pela Dra. Cláudia Elena, Dra. Reyjane Patrícia, Dra. Silva Monteiro, e pelos Biólogos Carlos André, Ana Paula, Leonardo Oliveira, Jorge Grilo, Karoline Coutinho, Karena Mendes e Daniela Wenne, pela imprescindível companhia e por tornar as viagens muito mais divertidas. À Biól. Daniela Wenne de Jesus, em especial, por dividir o “peso” do campo e contribuir diretamente com os resultados desse trabalho.

Ao Biól. MSc. Ivan Castro e à Biól. MSc. Janete Jane Resende pela identificação dos insetos no capítulo da biologia floral.

Aos grandes amigos e colegas do PPGBot/UEFS e HUEFS, em especial Aline Mota, Marla Ibrahim, Silvana Monteiro, Silvana Ferreira, Cecília Azevêdo, Grênivel Mota, Ricardo Landim, Ana Luíza Côrtes, Maria Luíza, Fabrício, Ana Paula Conceição, Andréa e Sílvia da família “Karla”, Zezé, Téo, Elaine, pelos apoios, conversas, risadas, lágrimas, broncas e todos os momentos agradáveis passados nesses anos.

Aos amigos Aline Mota, Maria Luíza (Tutti) e Fabrício pela ajuda na obtenção de várias amostras imprescindíveis para a palinologia.

Aos amigos Grênivel Mota e Marla Ibrahim pelo apoio direto nesse momento final da tese, com discussões fenológicas e *abstracts*.

A todos os professores do Departamento de Ciências Biológicas, que desde a graduação vibraram e incentivaram cada conquista minha na UEFS e na vida, em especial, Dra. Maria Celeste Costa Valverde, Dra. Iraci Bonfim, Dra. Eneida de Moraes Marcílio Cerqueira, Dra. Eliane Elisa de Souza e Azevêdo, Dra. Nora Ney, Dra. Cândida Aguiar, Dr. Gilberto Santos, Dr. Luís Fernando Paschoalati Gusmão, Dra. Ana Maria Giulietti Harley, Dr. Luciano Paganucci de Queiroz, entre tantos outros que tive o prazer e honra de ser aluno.

Aos amigos de longa jornada, Nando, Alex Freitas, João Paulo, Alquindar, Joan, Osmário, Alex, Jorginho, Cissa e Luíza, por compreender a distância e nunca deixar de me apoiar.

À minha família, pelo apoio incondicional e compreensão em todos os momentos de ausência, em especial, minhas tias Ana e Edna, sempre por perto, e esta última dividindo também as dificuldades enfrentadas durante nossas pós-graduações. E ao querido primo e amigo Tito Coccorese pela paciência e por sempre estar disposto a socorrer, principalmente, nas dificuldades gráficas.

Às minhas mães, Ivonete e Hildete Dória, pela força de cada uma, por me tornarem o que sou e nunca me abandonarem nem por um segundo na vida. Amo vocês e tenho muita sorte de tê-las em minha vida!

Aos meus irmãos, Helton e Luciana, por toda uma vida de companheirismo, cumplicidade, devoção e amor eterno. Agradeço a cada dia por ter vocês comigo!

Ao meu pai, João Carlos, que tenho certeza que nunca me abandonou e me trouxe até aqui, como sempre fez em vida...

À minha família escolhida, Taluna, Marcos Diogo, Jacqueline, Maria Élia, Valdemir Oliveira, Edite, Gilverto Júnior, Paulinha e Cia., Elione, Nélia por terem me acolhido com amor, trazendo mais felicidade a minha vida.

À Patrícia, por ter escolhido enfrentar a vida ao meu lado, por me aturar, dar amor, encher minha vida de alegria e me dar a maior delas, nossa pequena Victoria, que transborda de luz as nossas vidas. Obrigado por não esmorecer nunca. Amo vocês!

Muito obrigado a todos vocês que tornaram esse momento uma realidade!

SUMÁRIO

AGRADECIMENTOS

RESUMO

INTRODUÇÃO GERAL..... 1

CAPÍTULO 1. PADRÕES DA ECTEXINA EM ESPÉCIES DE POACEAE OCORRENTES EM FLORESTAS NEOTROPICAIS: IMPLICAÇÕES SOBRE POLINIZAÇÃO E EVOLUÇÃO 15

CAPÍTULO 2. ATUAÇÃO DE FATORES ABIÓTICOS E BIÓTICOS NA FENOLOGIA REPRODUTIVA DE ESPÉCIES DE POACEAE SIMPÁTRICAS NA MATA ATLÂNTICA, BRASIL..... 76

CAPÍTULO 3. BIOLOGIA FLORAL DE DUAS ESPÉCIES DE POACEAE SIMPÁTRICAS NA MATA ATLÂNTICA: ANEMOFILIA ASSISTIDA POR INSETOS? 118

CONSIDERAÇÕES FINAIS..... 159

RESUMO

Os padrões da ectexina de grãos de pólen, assim como a fenologia reprodutiva e a biologia floral foram avaliados para espécies da família Poaceae ocorrentes em áreas florestais. Os grãos de pólen foram provenientes de anteras férteis coletadas de espiguetas fechadas, obtidas em coletas de campo ou em herbários com coleções representativas para quatro subfamílias amostradas. A fenologia reprodutiva e a biologia floral foram conduzidas na Reserva Ecológica Michelin, sul da Bahia, em remanescentes de Mata Atlântica, envolvendo espécies de Bambusoideae e Panicoideae. Através do uso de microscopia eletrônica de varredura, em 86 espécies, das quais 74 têm os grãos de pólen aqui analisados pela primeira vez, foram estabelecidos cinco padrões para a ectexina: areolado (7 spp.), microequinado (12), microrrugulado (3), arelado-microequinado (57) e microequinado-perfurado (7). A partir desses padrões foi enfatizada a potencialidade do uso de tais informações para subsidiar estudos com múltiplas aplicações na família, incluindo aqueles de cunho taxonômico e/ou filogenético, sendo analisada ainda, a relação entre os padrões observados, a morfologia das inflorescências e os sistemas de polinização esperados para as espécies florestais dessa família. O comportamento fenológico reprodutivo foi analisado em oito espécies simpátricas (*Arberella baiensis* Soderstr. & Zuloaga, *Lasiacis ligulata* Hitchc. & Chase, *Olyra latifolia* L., *Pariana lanceolata* Trin., *Parodiolyra micrantha* (Kunth) Davidse & Zuloaga, *Piresia bahiensis* Soderstr. & Zuloaga ex. M.L.S.Carvalho & R.P.Oliveira, *Piresia hygrophila* M.L.S.Carvalho & R.P.Oliveira, *Piresia palmula* M.L.S.Carvalho & R.P.Oliveira), ocorrentes em ambientes heterogêneos dentro da mesma reserva

florestal, destacando-se que o comportamento de floração e frutificação nessas espécies pode ser influenciado por fatores abióticos, assim como recebem influência dos prováveis modos de polinização e dispersão, e ainda, que os padrões observados não diferem em função da abundância e/ou a distribuição das espécies. Dentre elas, foram selecionadas duas espécies (*Olyra latifolia* e *Lasiacis ligulata*) para estudos sobre aspectos da biologia floral, as quais, embora previamente reconhecidas como tipicamente anemófilas, o que de forma geral é esperado para todos os membros da família, devido aos seus atributos florais, demonstraram alguma intervenção biótica durante o processo de polinização.

INTRODUÇÃO GERAL

Uma das famílias mais importantes entre as angiospermas é Poaceae, que reúne muitas espécies com importância econômica e ecológica reconhecida. Alguns dos seus representantes detêm amplo uso como a base da alimentação humana e animal, e do ponto de vista ecológico sua importância também é incontestável, com algumas estimativas indicando que aproximadamente 1/3 da cobertura vegetal do planeta seja composta por estas plantas (Oliveira, 2006).

Poaceae inclui uma grande quantidade de gêneros e espécies e é amplamente distribuída em diferentes regiões do mundo. São cerca de 700 gêneros e 10.000 espécies (GPWG, 2001) que ocorrem desde desertos até regiões de frio extremo, como a Antártica (Boldrini *et al.*, 2005). Todos os biomas brasileiros são marcados pela alta riqueza de representantes de Poaceae, sendo referidos, na mais recente atualização da Flora do Brasil, 204 gêneros e cerca de 1.400 espécies (Filgueiras *et al.*, 2010), confirmando o Brasil como um dos países com maior número de espécies de gramíneas, tanto na região Neotropical como em todo o mundo.

Os representantes dessa família são caracterizados basicamente como plantas anuais ou perenes, herbáceas, sublenhosas ou até lenhosas, cespitosas, decumbentes ou estoloníferas, com ou sem rizomas, possuindo colmos com nós sólidos ou ocos (Longhi-Wagner, 2001). As folhas são paralelinérvias, dísticas, formadas por bainha aberta, lâmina e lígula, podendo às vezes ser pseudopecíoladas (Chase & Sendulsky, 1991). As flores estão dispostas em espiguetas, reunidas em inflorescências com morfologias muito variadas, basicamente complexos paniculados, racemosos ou espiciformes. Constam de um

perianto rudimentar representado pelas lodículas, e são protegidas pelo lema e pela pálea, que constituem o antécio (Boldrini *et al.*, 2005).

Tanto caracteres morfológicos quanto moleculares definem Poaceae como uma família monofilética (GPWG, 2001; Sánchez-Ken & Clark, 2010), sendo apontada em sua recente circunscrição a ocorrência de 12 subfamílias: Anomochlooideae, Aristidoideae, Arundinoideae, Bambusoideae, Chloridoideae, Danthonioideae, Ehrhartoideae, Micrairoideae, Panicoideae (incluindo Centothecoideae em sua delimitação), Pharoideae, Pooideae e Puellioideae. Apenas essa última não ocorre no Brasil, sendo exclusiva do continente africano (Longhi-Wagner & Oliveira, 2011).

As filogenias apontam Anomochlooideae, uma subfamília restrita à região Neotropical, como a primeira que divergiu na evolução de Poaceae, a qual inclui espiguetas pouco diferenciadas em relação às demais subfamílias (GPWG, 2001). Juntamente com Pharoideae, Bambusoideae e Panicoideae compreendem os grupos mais expressivos em espécies de Poaceae ocorrentes nas florestas Neotropicais, sendo que esta última, entretanto, predomina em ecossistemas campestres, com alguns dos seus gêneros irradiando para ambientes florestais.

Do ponto de vista palinológico, vários autores consideram Poaceae como uma família estenopolínica, ou seja, com grãos de pólen morfológicamente semelhantes (Wodehouse, 1935; Erdtman, 1966; Salgado-Labouriau, 1973; Faegri & Iversen, 1964; Melhem *et al.*, 1983; Corrêa *et al.*, 2005). De acordo com estes últimos autores (Corrêa *et al.*, 2005), os grãos de pólen dessa família se apresentam em mônades, de âmbito circular, prolato-esferoidais a oblato-esferoidais, abertura do tipo poro, com presença de ânulo e opérculo, exina rugulado-pilada (de difícil visualização em microscopia óptica) e areolada, com aréolas de diferentes tamanhos, com contornos

irregulares e recobertos por espículos quando vistos em microscopia eletrônica de varredura.

Utilizando apenas microscopia óptica, Fritzsche (1832) já apontava, em meados do século XIX, que os grãos de pólen de Poaceae eram porados e possuíam uma exina levemente granulada. Mohl (1834) foi o primeiro a descrever os poros projetados com espessamento (ânulo), além da granulação da exina; e Wodehouse (1935) também tratou em detalhe o aparato do poro nas gramíneas, apresentando numerosas descrições e ilustrações dos grãos de pólen. Contudo, Firbas (1937) foi o primeiro a separar dois grandes grupos nessa família, com base no tamanho dos grãos de pólen e espessura da exina (cereais cultivados e gramíneas silvestres), embora não tenha esse estudo um caráter taxonômico.

Faegri & Iversen (1964) também utilizaram diferenças nos tamanhos dos grãos de pólen para separar gramíneas silvestres das cultivadas, porém ainda fizeram considerações sobre diferenças na sexina, observando esculturas escabradas e areoladas entre as espécies estudadas. Ainda explorando grupos silvestres e cultivados, Rowley (1960) e Andersen & Bertelsen (1972) estudaram a estrutura da exina com uso de microscopia eletrônica de varredura, evidenciando novos elementos esculturais, como a presença de microespinhos observada por Rowley (1960) nas espécies anteriormente estudadas por Grohne (1957).

Outros autores (e.g., Grant, 1972; Paige, 1978; Watson & Bell, 1975) também utilizaram a microscopia eletrônica de varredura em suas análises, agregando mais caracteres às descrições dos grãos de pólen de Poaceae, mas sempre confirmando a natureza estenopolínica da família. Perveen (2006), através da análise dos grãos de pólen de 20 espécies do grupo, concluiu que realmente a análise da morfologia

polínica não separa as tribos em gramíneas, mas que pode ser significativamente útil em níveis taxonômicos mais baixos, como gênero e espécie.

Salgado-Labouriau *et al.* (1993) examinaram o pólen de onze espécies sul-americanas (incluindo espécies brasileiras) de bambus herbáceos do gênero *Pariana* Aubl. usando microscopias óptica, eletrônica de varredura e de transmissão, e através dos caracteres morfológicos separam as espécies em dois tipos polínicos, sendo que um destes foi relacionado a dez espécies de *Pariana*, e o outro a apenas uma (*Pariana campestris* Aubl.), devido principalmente à presença ou não de ânulo. Complementando essas informações, Skvarla *et al.* (2003) analisaram a relação do ânulo com o poro dos grãos de pólen de *Pariana*, através de microscopia eletrônica de varredura e transmissão.

No Brasil, estudos palinológicos em Poaceae são escassos, se restringindo a Campos & Salgado-Labouriau (1962) que estabeleceram distinções entre espécies do Cerrado, através de caracteres quantitativos, e Melhem *et al.* (1983) que perceberam algumas diferenças morfológicas quanto à escultura e tamanho dos grãos de pólen em espécies amplamente distribuídas no país, incluindo algumas exóticas. Contudo a palinologia da família também se encontra dispersa em estudos de palinoflora dos biomas Cerrado, Amazônia, Mata Atlântica e Caatinga (e.g. Salgado-Labouriau, 1973; Colinvaux *et al.*, 1999; Melhem *et al.*, 2003; Silva, 2007).

Devido à presença de características florais peculiares, tais como redução do perianto, ausência de nectários, muitas flores por inflorescências, grandes anteras produzindo abundante quantidade de grãos de pólen com exina psilada, intina espessa e apenas um poro germinativo, e reduzido número de óvulos, as gramíneas têm sido tradicionalmente consideradas como anemófilas, ou seja, polinizadas pelo

vento (Percival, 1965; Clayton & Renvoize, 1986; Koshy *et al.*, 2001), e tais caracteres morfológicos seriam facilitadores desse tipo de estratégia de polinização.

Embora pouca atenção venha sendo dada aos atributos da morfologia polínica e sua relação com as síndromes de polinização, Linder (2000) ressaltou que durante a adaptação dos grãos de pólen à anemofilia, a exina tornou-se não ornamentada (psilada), e o pólen associado a flores inconspícuas e em geral sem perianto, com anteras produzindo muitos grãos de pólen, pequenos e pulverulentos para facilitar a dispersão (Lorscheitter, 2006), especialmente em ambientes campestres e mais abertos.

Porém, grupos de plantas que ocorrem no sub-bosque de florestas, cujo fluxo de ar é reduzido, podem se deparar com barreiras físicas à polinização anemófila, conforme ressaltado por Soderstrom & Calderón (1971), o que é especialmente válido para espécies ocorrentes no estrato herbáceo. Whitehead (1969) postulou que o interior de florestas tropicais seria inadequado à anemofilia, devido à alta diversidade de espécies, que provoca um amplo espaçamento entre indivíduos de uma mesma espécie.

Florestas densamente estruturadas promovem quedas na velocidade do vento e estabelecem muitos obstáculos ao fluxo de pólen; não há estação de queda foliar e as chuvas são freqüentes ao longo do ano, limitando também o transporte de pólen; e há um potencial abundante de animais polinizadores. Nesses ambientes, mesmo espécies de grupos tipicamente anemófilos, provavelmente precisam desenvolver estratégias para que sua polinização seja mais eficiente (Soderstrom & Calderón, 1971).

Apesar das características morfológicas de Poaceae indicarem um sistema de polinização pelo vento, alguns trabalhos (Soderstrom & Calderón, 1971; Koshy *et al.*, 2001; Huang *et al.*, 2002) apontaram a visita de insetos às inflorescências de alguns dos seus representantes. Bogdan (1962) afirmou que abelhas e outros insetos foram observados coletando pólen, cuja contribuição para a polinização parecia ser pouca. Exceções seriam representantes de *Pariana* e *Olyra* L., nos quais a entomofilia seria evidentemente uma adaptação secundária (Clayton & Renvoize, 1986).

É amplamente conhecido que as síndromes de polinização foram definidas especialmente através de atributos da morfologia floral (Faegri & van der Pijl, 1966), porém outros aspectos também podem contribuir na identificação das síndromes, como os caracteres polínicos (Linder, 2000) e as estratégias da fenologia de floração, a exemplo da relação entre anemofilia e floração durante a estação seca, em que a baixa probabilidade de precipitação propicia um melhor deslocamento dos grãos de pólen no ar (Whitehead, 1969).

Embora Poaceae seja uma família muito bem estudada do ponto de vista taxonômico, ainda são poucos os estudos sobre sua biologia floral e fenologia, principalmente de espécies ocorrentes no Brasil. Guilherme & Ressel (2001) e Liebsch & Reginato (2009) são dois dos poucos estudos nesse sentido, sendo que os primeiros autores estudaram a fenologia e a biologia floral de *Merostachys riedeliana* Rupr., e os últimos, em um estudo de fenologia de comunidade, indicaram informações sobre outra espécie desse gênero (*Merostachys skvortzovii* Sendulsky), ambas ocorrentes no bioma Mata Atlântica.

Em outras regiões do mundo, pesquisas envolvendo aspectos da biologia floral e polinização têm sido realizadas especialmente com espécies de bambus lenhosos

(e.g. Venkatesh, 1984; Nadgouda *et al.*, 1993; Koshy *et al.*, 2001; Huang *et al.*, 2002), muito comuns inclusive na faixa tropical do Velho Mundo. Envolvendo espécie herbácea e campestre, há o exemplo de Adams *et al.* (1981) que abordaram a ocorrência de visitantes florais em *Paspalum dilatatum* Poir., em uma área com clima temperado, e para a qual também foram estudados os sistemas de polinização.

Para a região Neotropical, Davis & Richards (1933) descreveram a visitação de abelhas (*Melipona* spp.) a espécies de *Pariana* Aubl. ocorrentes na Guiana, assim como Soderstrom & Calderón (1971) observaram vários insetos coletando pólen nas inflorescências desse mesmo gênero e de *Olyra* L., ambos bambus herbáceos, em áreas de florestas tropicais úmidas na América Central e Norte da América do Sul.

Estudos fenológicos buscam avaliar a relação entre a frequência, duração e regularidade das fenofases das plantas, relacionando-as com fatores abióticos, tais como temperatura, umidade, precipitação e fotoperíodo, fatores bióticos, endógenos e de restrição filogenética (Newstrom *et al.*, 1994, Williams-Linera & Meave, 2002). Assim, a fenologia auxilia o entendimento da regeneração e da biologia reprodutiva das plantas, da organização temporal e espacial dos recursos vegetativos e reprodutivos em uma população ou comunidade (Talora & Morellato, 2000).

Segundo Williams-Linera & Meave (2002), o estudo dos ritmos biológicos cíclicos enfrenta grandes desafios devido à alta complexidade dos ecossistemas tropicais, principalmente a busca por padrões gerais se depara com obstáculos por conta da grande variedade de espécies com comportamentos fenológicos e histórias evolutivas distintas. Os dados sobre o ciclo de vida das espécies vegetais também são de grande valia para questões de manejo e conservação, principalmente se investigadas a influência dos fatores abióticos na determinação dos padrões

fenológicos e a relação das fenofases com possíveis agentes bióticos, como polinizadores, os quais são investigados por estudos de biologia floral.

O conhecimento sobre a biologia floral de uma espécie pode auxiliar o entendimento das relações entre as plantas e o ambiente em que vivem, além das estratégias de polinização e mecanismos reprodutivos. No caso especial da biologia floral de espécies florestais de Poaceae, existem indicações da visitação de agentes bióticos às inflorescências, contrastando com a tradicional anemofilia indicada para a família. O problema é que, enquanto em ecossistemas de clima temperado o vento é o principal agente de polinização, nas florestas tropicais a vegetação representa um grande obstáculo para a transferência de pólen entre as plantas e, por isso, faz-se necessário conduzir investigações que respondam como essas plantas se comportam em um ambiente em que o fluxo de ar é extremamente reduzido.

Nessa perspectiva, o presente trabalho visou ampliar o conhecimento sobre espécies de Poaceae que ocorrem em ambientes florestais, com a finalidade de realizar uma releitura de padrões palinológicos previamente indicados na literatura para a família, preencher lacunas relacionadas aos eventos fenológicos e testar hipóteses levantadas para o grupo, especialmente no que tange à biologia da polinização de espécies ocorrentes no interior de florestas.

As análises palinológicas incluídas no **Capítulo 1** envolveram representantes de quatro subfamílias predominantes em florestas Neotropicais, enfatizando padrões observados na ectexina e a potencialidade do uso de tais informações para subsidiar estudos com múltiplas aplicações na família, incluindo aqueles de cunho taxonômico e/ou filogenético. Além disso, foi analisado nesse capítulo se existe alguma relação

entre os padrões da superfície polínica, a morfologia das inflorescências e o sistema de polinização ocorrente nas espécies florestais dessa família.

Eventos ligados à fenologia reprodutiva foram analisados em espécies florestais dessa família, simpátricas em uma área incluída no bioma Mata Atlântica, cujos resultados são apresentados no **Capítulo 2**. A intenção foi avaliar se o comportamento fenológico reprodutivo exibido pelas espécies selecionadas seria influenciado por fatores abióticos e se os padrões observados diferem em função da abundância e distribuição das espécies, assim como se recebem influência dos prováveis modos de polinização e dispersão.

E finalmente, no **Capítulo 3**, caracteres da biologia floral de duas espécies típicas de interior de mata foram analisados no sentido de se entender se os mesmos corroboram o esperado para o modo de polinização que lhes é atualmente atribuído (anemofilia), e ainda se há intervenção biótica no processo de transferência polínica.

Referências Bibliográficas

- Adams, D.E.; Perkins, W.E. & Estes, J.R. 1981. Pollination systems in *Paspalum dilatatum* Poir. (Poaceae): an example of insect pollination in a temperate grass. American Journal of Botany 68(3): 389-394.
- Andersen, S. T. & Bertelsen, F. 1972. Scanning electron microscope studies of pollen of cereals and other grasses. Grana 12: 79-86.
- Bogdan, A.V. 1962. Grass pollination by bees in Kenya. Proceedings of the Linnean Society 173(10): 57-173.
- Boldrini, I.I.; Longhi-Wagner, H.M. & Boechat, S.C. 2005. Morfologia de taxonomia de gramíneas sul-rio-grandenses. UFRGS Editora, Porto Alegre, 94p.
- Campos, S.M. & Salgado-Labouriau, M.L. 1962. Pollen grains of plants the “Cerrado” – III. Grasses. Anais da Academia Brasileira de Ciências 34(1): 101-110.
- Chase, A. & Sendulsky, T. 1991. Primeiro livro das gramíneas: noções sobre a estrutura com exemplos da flora brasileira. Instituto de Botânica, São Paulo, 123p.
- Clayton, W.D. & Renvoize, S.A. 1986. Genera graminum: grasses of the world. Royal Botanic Gardens, Kew, 389p.
- Colinvaux, P.; De Oliveira, P.E. & Patiño, J.E.M. 1999. Amazon pollen manual and atlas. Harwood Academic Publishers, Amsterdam, 332p.
- Corrêa, A.M.S.; Guimarães, M.I.T.M.; Cruz-Barros, M.A.V. & Begale, F.F. 2005. Flora polínica da Reserva do Parque Estadual das Fontes do Ipiranga (São Paulo, Brasil). Família: 176 – Poaceae (Gramineae). Hoehnea, 32(2): 269-282.
- Davis, T. A. W. & Richards, P. W. 1933. The vegetation of Moraballi Creek, British Guiana, Parte 1. Journal of Ecology, 21: 350-384.
- Erdtman, G. 1966. Pollen morphology and plant taxonomy – Angiosperms. Alqvist &

- Wiksell, Stockholm, 553p.
- Faegri, K. & Iversen, J. 1964. Textbook of pollen analysis. Munksgaard, Copenhagen, 237p.
- Faegri, K & van der Pijl, L. 1966. Principles of pollination ecology. Pergamon Press, New York, 248p.
- Filgueiras, T.S., Longhi-Wagner, H.M., Viana, P.L., Zanin, A., Guglieri, A., Oliveira, R.C. de, Canto-Dorow, T.S., Shirasuna, R.T., Valls, J.F.M., Oliveira, R.P. 2010. Poaceae. *In*: Lista de Espécies da Flora do Brasil. Jardim Botânico do Rio de Janeiro. <http://floradobrasil.jbrj.gov.br/2010/FB000193>. Acesso: 04.set.2011.
- Firbas, F. 1937. Der pollenanalytische Nachweis des Getreidebau. Zeitschrift für Botanik 31: 447-478.
- Fritzsche, K. J. 1832. Beiträge zur Kenntniss des Pollen, I. Berlin, Stettin and Elbing.
- GPWG (Grass Phylogeny Working Group). 2001. Phylogeny and subfamilial classification of the grasses (Poaceae). Annals of the Missouri Botanical Garden 88: 373-457.
- Grant, C.A. 1972. A scanning electron microscope survey of some Maydeae pollen. Grana 12: 177-184.
- Grohne, U. 1957. Die Bedeutung des Phasenkontrastverfahrens für die Pollenanalyse, dargestellt am Beispiel der Gramineenpollen vom Getreidetyp. Photographische und Forschung 7: 237-248.
- Guilherme, F.A.G. & Ressel, K. 2001. Biologia floral e sistema de reprodução de *Merostachys riedeliana* (Poaceae: Bambusoideae). Revista Brasileira de Botânica 24(2): 205-211.
- Huang, S.-Q.; Yang C.-F.; Lu, B. & Takahashi, Y. 2002. Honeybee-assisted wind

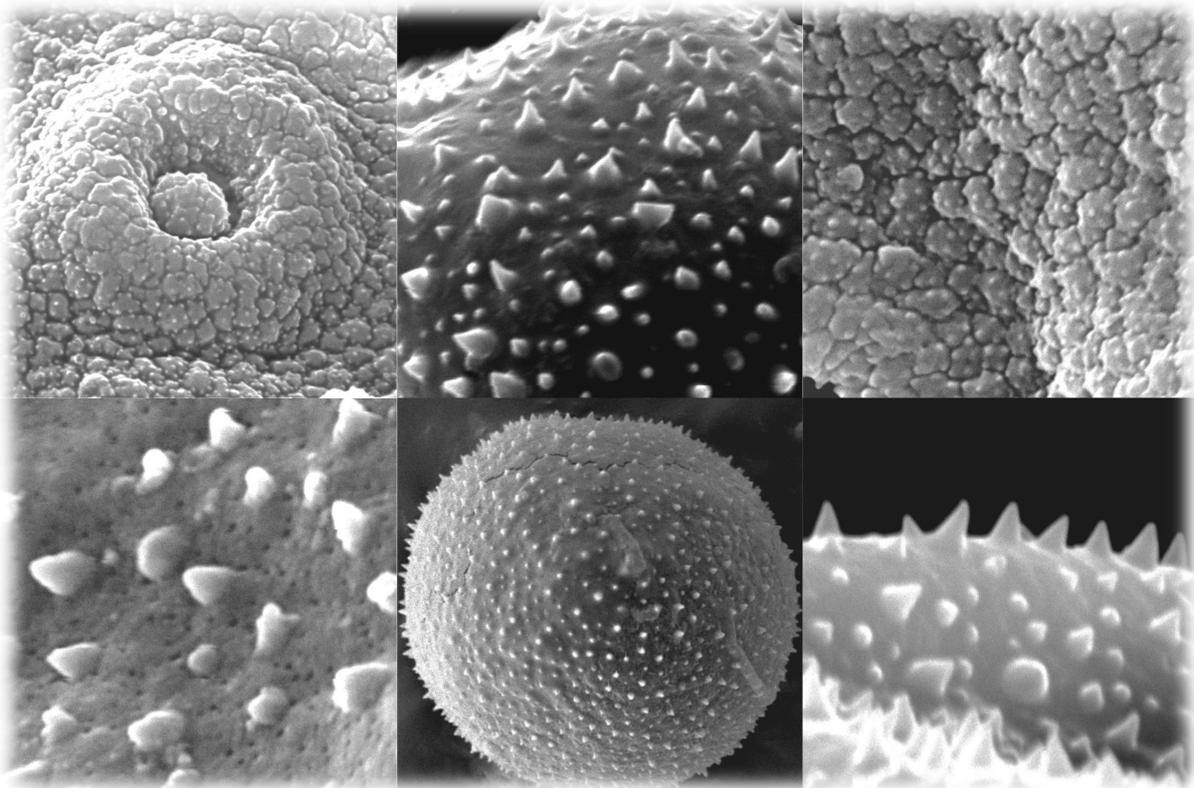
- pollination in bamboo *Phyllostachys nidularia* (Bambusoideae: Poaceae)?
Botanical Journal of the Linnean Society 138: 1-7.
- Koshy, K.C.; Harikumar, D. & Narendran, T.C. 2001. Insect visits to some bamboos of the Western Ghats, Índia. *Current Science* 81(7): 833-837.
- Liebsch, D & Reginato, M. 2009. Florescimento e frutificação de *Merostachys skvortzovii* Sendulsky (taquara-lixia) no estado do Paraná. *Iheringia, Série Botânica* 64(1): 53-56.
- Linder, H.P. 2000. Pollen morphology and wind pollination in angiosperms. *In*: Harley, M.M.; Morton, C.M. & Balckmore, S. *Pollen and Spores: morphology and biology*. Royal botanic Gardens, Kew, Pp. 73-88.
- Longhi-Wagner, H.M.; Bittrich, V.; Wanderley, M.G.L. & Shepherd, G.J. 2001. Introdução. *In*: Wanderley, M.G.; Shepherd, G.J. & Giulietti, A.M. *Flora fanerogâmica do estado de São Paulo*. vol. 1, Editora Hucitec, São Paulo, Pp.17-21.
- Longhi-Wagner, H. M. & Oliveira, R.P. 2011. Poaceae. *In*: Milliken, W., Klitgaard, B. & Baracat, A. *Neotropikey - Interactive key and information resources for flowering plants of the Neotropics*. www.kew.org/neotropikey. Acesso: 28.ago.2011).
- Lorscheitter, M.L. 2006. Contribuição da Palinologia aos estudos filogenéticos das Angiospermas. *In*: Mariath, J.E.A. & Santos, R.P. *Os avanços da Botânica no início do século XXI: morfologia, taxonomia, ecologia e genética*. Sociedade Botânica do Brasil, Porto Alegre, Pp.: 43-48.
- Melhem, T.S.; Cruz, M.A.V.; Makino, H. & Cristovam, M.A. 1983. Grãos de pólen de plantas alergógenas: Gramineae. *Hoehnea* 10: 9-32.
- Melhem, T.S.; Cruz-Barros, M. A.V. da; Corrêa, A.M. da S.; Makino-Watanabe, H.;

- Silvestre-Capelato, M.S.F. & Esteves, V.L. G. 2003. Variabilidade polínica em plantas de Campos do Jordão (São Paulo, Brasil). *Boletim do Instituto de Botânica* 16: 9-104.
- Mohl H. 1834. Beiträge zur anatomie und physiologie der Gewächse. Erstes Heft. Über den bau und die formen der pollenkörner. Bern. 1835: reprinted in French, *Annales des Sciences Naturelles; Botanique, série 2, 3*.
- Nadgauda, R.S.; John, C.K. & Mascarenhas A.F. 1993. Floral biology and breeding behavior in the bamboo *Dendrocalamus strictus* Nees. *The Physiology* 13: 401-408.
- Newstrom, L.E., Frankie, G.W. & Baker, H.G. 1994. A new classification for plant phenology based on flowering patterns in lowland tropical rain forest trees at La Selva, Costa Rica. *Biotropica* 26(2):141-159.
- Oliveira, R.P. 2006. Estudos taxonômicos, filogenéticos e biosistemáticos em *Raddia* Bertol. (Poaceae: Bambusoideae: Olyreae). Tese de doutorado. Universidade Estadual de Feira de Santana, Bahia.
- Page, J.S. 1978. A scanning electron microscope survey of grass pollen. *Kew Bulletin* 32: 313-319.
- Percival, M.S. 1965. *Floral Biology*. Pergamon Press, Oxford, 243p.
- Perveen, A. 2006. A contribution to the pollen morphology of family Gramineae. *World Applied Sciences Journal* 1 (2): 60-65.
- Rowley, J.R. 1960. The exine structure of cereal and wild type grass pollen. *Grana* 2: 9-16.
- Salgado-Laboriau, M.L. 1973. *Contribuição à palinologia dos Cerrados*. Academia Brasileira de Ciências, Rio de Janeiro, 291p.

- Salgado-Labouriau, M.L.; Nilsson, S. & Rinaldi, M. 1993. Exine sculpture in *Pariana* pollen (Gramineae). Grana 32: 243-249.
- Sánchez-Ken, J. G. & Clark, L.G. 2010. Phylogeny and a new tribal classification of the Panicoideae s.l. (Poaceae) based on plastid and nuclear sequence data and structural data. American Journal of Botany 97(10): 1732–1748.
- Silva, F.H.M. 2007. Contribuição à Palinologia das Caatingas. Tese de Doutorado. Feira de Santana, Universidade Estadual de Feira de Santana, 178p.
- Skvarla, J.J.; Rowley, J.R.; Hollowell, V.C. & Chissoe, W.F. 2003. Annulus-pore relationship in Gramineae (Poaceae) pollen: the pore margin of *Pariana*. American Journal of Botany 90(6): 924-930.
- Soderstrom, T.R. & Calderón, C.E. 1971. Insect pollination in tropical rain forest grasses. Biotropica 3: 1-16.
- Talora, D.C. & Morallato, L.P.C. 2000. Fenologia de espécies arbóreas em floresta de planície litorânea do sudeste do Brasil. Revista Brasileira de Botânica, 23; 13-26.
- Venkatesh, C.S. 1984. Dichogamy and breeding system in a tropical bamboo *Ochlandra travancorica*. Biotropica 16: 309-312.
- Watson, L. & Bell, E.M. 1975. A surface-structural survey of some taxonomically diverse grass pollens. Australian Journal of Botany 23: 981-990.
- Williams-Linera, G. & Meave, J. (2002) Patrones fenológicos. In: Guariguata, M.R. & Katan, G.H. Ecología y conservación de bosques neotropicales. Ediciones LUR, San Jose, Pp. 408-431.
- Whitehead, D. R. 1969. Wind pollination in the angiosperms: evolutionary and environmental considerations . Evolution 23(1): 28-35.
- Wodehouse, R.P. 1935. Pollen grains. McGraw-Hill Book Co., New York, 547p.

CAPÍTULO 1

PADRÕES DA ECTEXINA EM ESPÉCIES DE POACEAE OCORRENTES EM FLORESTAS NEOTROPICAIS: IMPLICAÇÕES SOBRE SUA POLINIZAÇÃO E EVOLUÇÃO*



*Artigo a ser submetido para publicação no *Review of Palaeobotany and Palynology*

RESUMO. Poaceae é historicamente reconhecida como tendo grãos de pólen homogêneos, porém, a maioria dos estudos disponíveis aborda espécies campestres, sendo escassos em relação a representantes florestais, incluindo grupos cujas hipóteses de polinização assistida por insetos contrastam com a tradicional anemofilia conhecida para a família. O presente trabalho visou ampliar a amostragem de espécies florestais de Poaceae, com ênfase em grupos neotropicais, com análise da ectexina através de MEV. Nenhuma das 86 amostras analisadas, pertencentes a quatro subfamílias e sete tribos, possui ectexina sem ornamentação, como esperado para pólen anemófilo. Foram descritos cinco padrões: *areolado-microequinado* (encontrado em todas as tribos, exceto Streptochaeteae, totalizando 57 spp.); *microequinado* (Bambuseae, Olyreae e Streptochaeteae, com 12 spp.); e os demais padrões (*areolado*: 7 spp.; *microequinado-perfurado*: 7 spp., e *microrrugulado*: 3 spp.) foram exclusivos de Olyreae, tribo de bambus herbáceos quase exclusiva de florestas neotropicais, com espécies típicas de interior das florestas. Os dados apresentados ampliam o conhecimento sobre a palinologia de espécies de Poaceae florestais, uma vez que 13 gêneros e 74 espécies tiveram o padrão da ectexina caracterizada pela primeira vez. Além disso, os interessantes padrões de variação na ectexina observados nas subfamílias Anomochlooideae e Bambusoideae, incluem diferenças entre as tribos, e dentro de alguns gêneros, com potenciais aplicações para estudos evolutivos no grupo. Nessas duas subfamílias, alguns padrões da ectexina são concordantes com a morfologia das inflorescências, o que pode ter algum significado para a biologia da polinização nesses grupos.

Palavras-chave: pólen, gramíneas, bambus, Mata Atlântica

ABSTRACT. Poaceae is traditionally known to exhibit homogeneous pollen grains. However, most of the studies available address grassland species with few representatives of forest, which include groups whose assisted pollination by insects contrast with the traditional anemophily identified for the family. This survey aimed to increase the pollen sampling of forest Poaceae species, with emphasis on Neotropical groups, with analyses of ektexine using SEM. None of the 86 analyzed samples, belonging to four subfamilies and seven tribes, had ektexine without ornamentation as expected for anemophilous pollen. Five patterns were described: *areolate-microechinate* (found in all tribes, except in Streptochaeteae, a total of 57 spp.); *microechinate* (Bambuseae, Olyreae and Streptochaeteae, with 12 spp.); and the others (*areolate*: 7 spp.; *microechinate-perforate*: 7 spp.; and *microrugulate*: 3 spp.) were restricted to Olyreae, a tribe of herbaceous bamboos almost exclusive of Neotropical forests, with species typical of the interior of them. The information presented here extends significantly the knowledge about palynological aspects of Poaceae species that occur in forests, due to 13 genera and 74 species had the ektexine patterns characterized for the first time. Furthermore, the interesting patterns of variation observed in subfamilies Anomochlooideae and Bambusoideae include differences among the tribes and within some genera, with potential applications for evolutionary studies in the group. In these two subfamilies, some ektexine patterns agree with the inflorescence morphology, which have some relations with pollination biology in these groups.

Key words: pollen, grasses, bamboos, Atlantic Forest

Introdução

Todas as áreas do conhecimento que utilizam a palinologia como ferramenta de análise têm na esporoderme os principais elementos para caracterização dos grãos de pólen (Moore *et al.*, 1991). Padrões da ectexina podem oferecer importantes informações que apontam para delimitações taxonômicas, afinidades entre táxons distintos, bem como para tendências evolutivas nos mais variados grupos de plantas e especialmente quando observados através de microscopia eletrônica de varredura (MEV) (Nowicke & Skvarla, 1979; Walker & Walker, 1981; Grayum, 1992; Lorscheitter, 2006; Saba, 2007).

Entre as monocotiledôneas, estudos palinológicos encontram-se disponíveis para famílias como Amaryllidaceae (Alves-Araújo *et al.*, 2007) Araceae (Grayum, 1992; van der Ham *et al.*, 2000), Orchidaceae (Lumaga *et al.*, 2006), entre outras, e mais especificamente para a ordem Poales, podem ser citados trabalhos em Bromeliaceae (Souza *et al.*, 2004; Moreira *et al.*, 2005) e Eriocaulaceae (Santos *et al.*, 2000; Borges *et al.*, 2009), nas quais, de forma geral, os dados sobre as variações na escultura da ectexina podem ser úteis para estudos taxonômicos e/ou filogenéticos.

Uma das maiores e mais importantes famílias de Poales, Poaceae, é historicamente reconhecida como estenopolínica, ou seja, com grãos de pólen morfológicamente muito homogêneos entre seus representantes (Wodehouse, 1935; Erdtman, 1943; 1966; Fraegri & Iversen, 1989; Corrêa *et al.*, 2005; Perveen, 2006). Isto tem sido inferido especialmente através de microscopia óptica, sendo os grãos de pólen dos membros dessa família tradicionalmente referidos como tendo superfície não ornamentada, psilada (Purkinje, 1830; Wodehouse, 1935; Erdtman,

1943; 1966), ou raramente com leve ornamentação (Campos & Salgado-Labouriau, 1962; Melhem *et al.*, 1983).

Através de análises envolvendo MEV, muitos estudos passaram a apontar elementos esculturais na ectexina dos grãos de pólen de Poaceae (Bradley, 1957; Rowley, 1960; Andersen & Bertelsen, 1972; Grant, 1972; Page, 1978; Watson & Bell, 1975; Salgado-Labouriau & Rinaldi, 1990; Salgado-Labouriau *et al.*, 1994; Corrêa *et al.*, 2005; Perveen, 2006), e tais detalhes esculturais, de difícil observação e interpretação controversa quando se utiliza apenas microscopia óptica, tornaram-se mais claros e compreensíveis (Andersen & Bertelsen, 1972). O maior número de caracteres revelados por MEV tem possibilitado ainda a reinterpretação de certos padrões previamente descritos na ectexina de Poaceae, o que pode ser especialmente interessante em uma família tão grande e com muitos táxons pouco explorados do ponto de vista palinológico.

Atualmente Poaceae está circunscrita em doze subfamílias (Anomochlooideae, Pharoideae, Bambusoideae, Erhartoideae, Pooideae, Aristidoideae, Danthonioideae, Chloridoideae, Arundinoideae, Micrairoideae, Panicoideae, Puelioideae), com base em informações morfológicas e moleculares (Sánchez-Ken & Clark, 2010), sendo que apenas Puelioideae não ocorre na região Neotropical (Longhi-Wagner & Oliveira, 2011). As três primeiras ocorrem especialmente em florestas, frequentemente com folhas pseudopecioladas e padrão fotossintético C_3 ou presumivelmente C_3 , enquanto as demais predominam em savanas ou ambientes campestres, com folhas geralmente lineares, não pseudopecioladas e com via fotossintética C_3 ou C_4 (GPWG, 2001). Exceção a isso é Panicoideae, bem representada tanto em ambientes campestres quanto florestais

(Sánchez-Ken & Clark, 2010), e a qual inclui atualmente os membros de Centothecoideae em sua delimitação.

Os representantes de Poaceae são tradicionalmente considerados como anemófilos, principalmente por sua peculiar estrutura floral, frequentemente associada a adaptações ao aumento da eficiência da polinização mediada pelo vento (Soderstrom & Calderón, 1971; Linder, 1998). Em função disso, há também uma expectativa de que os grãos de pólen possuam características adaptadas à anemofilia, como por exemplo, a ectexina psilada (Faegri & van der Pijl, 1979). Alguns estudos discutem a morfologia polínica em função do modo de polinização (e.g. Thanikaimoni, 1986; Ackerman, 2000) e sugerem que a ornamentação da ectexina teria uma relação com o mecanismo de transferência polínica (Ferguson & Skvarla, 1982; Ferguson & Pearce, 1986; Grayum, 1986; Stroo, 2000; Linder, 2000; Tanaka *et al.*, 2004; Lumaga *et al.*, 2006).

Como as flores em Poaceae são bastante inconspícuas, tanto os aspectos taxonômicos quanto a base reprodutiva estão mais associadas à estrutura das espiguetas, unidades que reúnem as flores e compõem as inflorescências, as quais apresentam morfologias muito variadas. A relação dos tipos de inflorescências com a eficiência dessas para a captura de pólen foi avaliada em espécies de Poaceae ocorrentes em ambientes campestres, com inflorescências paniculadas abertas e congestionadas (Niklas, 1987; Friedman & Harder, 2004). Porém, nenhum estudo ressalta se existe alguma relação destas com aspectos palinológicos nessa família.

A maioria dos estudos disponíveis envolvendo pólen de espécies de Poaceae inclui representantes de ambientes campestres, tanto das Américas quanto do Velho Mundo. Os poucos autores que abordaram espécies florestais, juntaram a estas uma

maioria campestre (e.g., Page, 1978; Salgado-Labouriau & Rinaldi, 1990; Corrêa *et al.*, 2005). Apenas em Salgado-Labouriau *et al.* (1993) foram analisadas exclusivamente espécies florestais dessa família, restritas a um único gênero de bambus herbáceos neotropicais (*Pariana* Aubl.).

Nesse sentido, os principais objetivos deste trabalho foram: (a) ampliar o conhecimento sobre os grãos de pólen de espécies florestais de Poaceae através da análise dos padrões observados na ectexina, e (b) explorar os padrões da ectexina como fonte de informação taxonômica e/ou evolutiva na família, além da disponibilização desses dados para subsidiar estudos futuros com outras finalidades, a exemplo da paleobotânica de ambientes florestais. Paralelamente, também se buscou esclarecer se os grãos de pólen das espécies analisadas possuem ou não ectexina psilada, como esperado para pólen anemófilo, e se existe alguma correlação entre os aspectos polínicos e a natureza das inflorescências desse grupo.

Material e métodos

Foi analisada a ectexina de grãos de pólen de 86 espécies pertencentes às quatro subfamílias de Poaceae com representantes tipicamente de florestas Neotropicais (Tab. 2), tomando como base as classificações mais recentes da família, e sendo amostradas as seguintes tribos (únicas com espécies florestais): Anomochloaeae e Streptochaeteae (Anomochlooideae); Bambuseae e Olyreae (Bambusoideae), Centotheceae e Paniceae (Panicoideae) e Phareae (Pharoideae).

O material polínico analisado foi proveniente de anteras férteis retiradas de espiguetas fechadas, coletadas durante o presente trabalho de acordo com herborização tradicional (Mori *et al.* 1989) e cujos espécimes estão depositados principalmente no Herbário da Universidade Estadual de Feira de Santana, HUEFS (Holmgren & Holmgren, 1998). Muitas amostras também foram obtidas através de exsicatas depositadas em herbários com coleções representativas para florestas Neotropicais (Tab. 2), especialmente do Brasil. Sempre que possível foi analisado mais de um espécime de cada espécie coletada, com a finalidade de verificar possíveis variações entre as amostras. A identificação de todas as espécies foi confirmada por especialistas, sendo que aquelas que constam como “sp.” na tabela 1, representam prováveis novas espécies.

As inflorescências dessas espécies foram classificadas com o auxílio de bibliografias tradicionais na família (*e.g.*, Judziewicz *et al.*, 1999; Longhi-Wagner *et al.*, 2001). Para espécies de bambus herbáceos (tribo Olyreae), representantes dos gêneros *Diandrolyra* Stapf, *Eremitis* Döll e *Piresia* Swallen, que apresentam tanto inflorescências bastante evidentes e terminais em colmos eretos, quanto outras menos visíveis, produzidas em colmos decumbentes, muitas vezes escondidas sob

a serapilheira ou na face abaxial das suas próprias folhas (Oliveira *et al.*, 2011), foi analisado separadamente material polínico oriundo de inflorescências produzidas em ambos os tipos de colmos.

Os grãos de pólen foram extraídos das anteras com auxílio de estilete e estereomicroscópio e depositados em porta-espécimes (*stubs*) contendo fita de carbono. As amostras foram posteriormente recobertas com ouro em metalizador Balzers SCD 050. Parte das amostras foi analisada em microscópio eletrônico de varredura LEO 1430VP da Zeiss na Universidade Estadual de Feira de Santana. Entretanto, a maioria das amostras foi elétron-micrografada em microscópio eletrônico de varredura JEOL JSM-6390LV da Plataforma de Microscopia Eletrônica do Centro de Pesquisas Gonçalo Muniz da Fundação Oswaldo Cruz (ME-CPqGM-FIOCRUZ). Procurou-se observar a presença ou ausência de ânulo externo e opérculo nos grãos de pólen. A terminologia palinológica adotada baseou-se nos glossários de Punt *et al.* (2007) e Hesse *et al.* (2009).

Resultados

Os grãos de pólen dos 120 espécimes que correspondem as 86 espécies estudadas foram todos mônades com uma única abertura, do tipo poro, cuja maioria apresentou ânulo e opérculo. Em 17 espécies distribuídas nas tribos Bambuseae (1), Olyreae (12), Paniceae (3) e Streptochaeteae (1) não foram observados opérculo e apenas em *Ichnanthus nemoralis* (Paniceae) não foram observados nem ânulo nem opérculo. Do mesmo modo, apenas *Olyra longifolia* (Olyreae) e *Paspalum corcovadense* (Paniceae) apresentaram grãos de pólen sem ânulo. Porém, a maior ênfase foi dada à descrição dos padrões de variação observados na ectexina (Fig. 1-21).

Foram reconhecidos padrões simples (3) e mistos (2) abaixo descritos para a ornamentação da ectexina das espécies estudadas (Tab. 2):

- (a) *microequinado* – caracterizado pela ectexina composta por elementos pontiagudos (espinhos) menores que 1 μm . Presente em representantes das tribos Bambuseae (*Aulonemia* Goudot), Olyreae (*Olyra* L., *Pariana* Aubl., *Piresia*, *Raddia* Bertol. *Reitzia* e *Sucrea* Soderstr.) e Streptochaeteae (*Streptochaeta* Schrad.) (Fig. 14-17).
- (b) *microrrugulado* – caracterizado pela presença de elementos alongados distribuídos irregularmente (rúgulas) e menores que 1 μm . Foi encontrado em espécies da tribo Olyreae (*Arberella* Soderstr. & Calderón e *Olyra*) (Fig. 19-20).
- (c) *areolado* - composto por áreas circulares ou poligonais (aréolas) separadas por sulcos formando um retículo negativo. Padrão reconhecido para as espécies de Olyreae (*Olyra* e *Raddia*) (Fig. 20-21).

(d) *areolado-microequinado* – associação entre aréolas e microespinhos, no qual os microespinhos encontram-se sobre as aréolas, formando uma ornamentação composta por ilhas de microespinhos. Este foi o padrão mais comum, encontrado em 56 espécies distribuídas entre todas as tribos analisadas, exceto Streptochaeteae (Fig. 1-14).

(e) *microequinado-perfurado* – padrão composto por microespinhos e perfurações nos espaços entre esses elementos. Foi exclusivamente reconhecido em Olyreae (*Diandrolyra*, *Olyra* e *Piresia*) (Fig. 17-18).

A análise dos padrões de ornamentação da ectexina dessas espécies só foi possível utilizando-se magnitudes superiores a 10.000x. Para a identificação dos microespinhos foi necessária a utilização de altas magnitudes de aumento, sendo muitas vezes necessária uma visualização lateral, para uma maior certificação quanto ao padrão observado (Fig. 1-19).

Esses elementos esculturais foram diminutos ($< 0,45 \mu\text{m}$, como visto em *Piresia leptophylla*) e distribuídos sobre a superfície dos grãos de pólen diferentemente conforme o táxon examinado. Nas figuras 18C e 18F, correspondentes a *Olyra juruana* e *O. lorentensis*, podem ser observados elementos densamente agrupados, enquanto nas figuras 17G e 18K, tais elementos são mais esparsos (*Diandrolyra pygmaea* e *Piresia bahiensis*, respectivamente).

Os microespinhos mais evidentes e de fácil detecção foram observados em espécies da tribo Olyreae, nos gêneros *Diandrolyra* e *Piresia*, além de *Pariana lanceolata*, *Olyra lorentensis*, *Reitzia smithii* e *Sucrea sampaiana* (Fig. 15-19). A variação desses processos pode ser percebida entre representantes de um mesmo gênero, como por exemplo, em *Piresia* (Olyreae) (Fig. 15J e 18K), assim como em

Lasiacis (Griseb.) Hitchc. (Paniceae), mas neste último caso, variando apenas o número de microespinhos por aréola (Fig. 8D e 8G).

Dentre as subfamílias examinadas, a única cujos representantes foram incluídos em todos os padrões de ectexina reconhecidos foi Bambusoideae, enquanto Panicoideae e Pharoideae foram bastante homogêneas, sendo identificado um único padrão, o areolado-microequinado (Tab. 2). Este foi exatamente o padrão mais comum entre as espécies analisadas, incluindo 56 espécies, seguido do microequinado (12), areolado (8), microequinado-perfurado (7) e microrrugulado (3) (Tab. 2).

Com exceção dos gêneros monoespecíficos (*Actinocladum* Soderstr., *Anomochloa* Brongn. e *Reitzia* Swallen) e daqueles em que apenas uma única espécie foi analisada (*Arberella*, *Alvimia* Soderstr. & Londoño, *Cryptochloa* Swallen, *Eremitis*, *Guadua* Kunth, *Orthoclada* P. Beauv., *Panicum* L., *Paspalum* L., *Pseudoechinolaena* Stapf, *Raddiella* Swallen, *Setaria* P. Beauv. e *Streptochaeta*), seis outros gêneros com mais de uma espécie analisada apresentaram um único padrão de ornamentação na ectexina (*Atracthanta* McClure, *Chusquea* Kunth, *Diandrolyra*, *Ichnanthus* P. Beauv., *Lasiacis*, *Merostachys* Sprengel, *Parodiolyra* Soderstr. & Zuloaga e *Pharus* P. Browne).

Por outro lado, boa parte dos gêneros, especialmente de bambus, teve suas espécies representadas em três padrões distintos: areolado (*Raddia angustifolia*, *R. lancifolia*, *R. megaphylla*, *R. portoi*, *R. soderstromii*, *R. stolonifera*); areolado-microequinado (*Aulonemia amplissima*, *A. aristulata*, *A. radiata*, *Pariana multiflora*, *Sucrea maculata*, *S. monophylla*); microequinado (*A. effusa*, *P. lanceolata*, *R. distichophylla*, *R. guianensis*, *S. sampaiana*).

Olyra foi o gênero que apresentou ectexina mais heterogênea entre as espécies, sendo representado por todos os padrões considerados: areolado (*O. glaberrima* Raddi) areolado-microequinado (*O. ecaudata*; *O. fasciculata*, *O. humilis*, *O. longifolia*, *O. taquara*); microrrugulado (*O. caudata* e *O. bahiensis*); microequinado (*O. ciliatifolia*, *O. latifolia*, *O. obliquifolia*), microequinado-perfurado (*O. juruana*, *O. loretensis*).

De maneira geral, a heterogeneidade nos padrões de ectexina e na arquitetura das inflorescências esteve associada exclusivamente entre espécies da subfamília Anomochlooideae, e alguns gêneros de Bambusoideae, especialmente da tribo Olyreae, como indicado na tabela 2.

Discussão

Os dados aqui apresentados ampliam significativamente o conhecimento sobre aspectos palinológicos de espécies de Poaceae ocorrentes em ambientes florestais, uma vez que 13 gêneros (*Actinocladum*, *Alvimia*, *Arberella*, *Atractantha*, *Aulonemia*, *Cryptochloa*, *Eremitis*, *Guadua*, *Merostachys*, *Orthoclada*, *Raddia*, *Reitzia* e *Sucrea*) e 74 espécies, cinco delas provavelmente novas e pertencentes a subfamílias distintas, tiveram o padrão da ectexina aqui caracterizados pela primeira vez. Esse número foi especialmente ampliado para a subfamília Bambusoideae (12 gêneros), que tem alta diversidade registrada para o Brasil (Judziewicz *et al.*, 1999), sendo as áreas de Mata Atlântica na região sul do estado da Bahia indicadas como um dos mais importantes centros de diversidade de bambus na região Neotropical (Soderstrom *et al.*, 1988; Clark, 1990; Oliveira *et al.*, 2011).

O pequeno tamanho dos elementos ornamentais identificados na ectexina (< 1 μ m) dificulta substancialmente a interpretação dos padrões, e provavelmente por isso, algumas espécies foram previamente caracterizadas como psiladas, granuladas, escabradas, piladas ou reticuladas (e.g. Erdtman, 1943; Wodehouse, 1935; Page, 1978; Corrêa *et al.*, 2005). Com base nos dados do presente trabalho, a maioria das espécies apresenta aréolas e microespinhos, processos previamente interpretados como retículos (Erdtman, 1943; 1966; Cranwell, 1953) e grânulos (Wodehouse, 1935; Salgado-Labouriau e Rinaldi, 1990) em estudos com microscopia óptica, e esses últimos foram igualmente considerados sob microscopia eletrônica de varredura por autores como Page (1978) e Longhi e Kozuka (1994).

Isso concorda com o argumento de Hesse *et al.* (2009), de que em Poaceae, quando os grãos de pólen são examinados em MEV com alta resolução, os grânulos

são revelados como microespinhos, o que foi constatado para 77 das 86 espécies examinadas no presente trabalho. Também em Corrêa *et al.* (2005), certas espécies cuja ectexina foi analisada em MEV, foi constatada a presença de aréolas e microespinhos, classificada entretanto como rugulado-pilada quando vista sob microscopia óptica.

A associação entre aréolas e microespinhos foi o padrão mais comum, com pequenas variações relacionadas especialmente ao tamanho das aréolas e número de microespinhos por aréola, às vezes observadas entre espécies de um mesmo gênero, ou entre gêneros distintos, sendo¹¹ porém difícil quantificar tais variações. Autores anteriores também relataram variações no arranjo desses elementos, a exemplo de Watson & Bell (1975) e Longhi & Kozuka (1994), que indicaram tais variações para espécies campestres, e Page (1978), para espécies florestais, descrevendo variações similares na distribuição de grânulos ao longo da superfície polínica, em *Anomochloa marantoidea* Brongn., *Pariana campestris* Aubl., *P. vulgaris* Tutin e *Parodiolyra micrantha* (Kunth) Davidse & Zuloaga.

De modo geral, as diferenças detectadas na ectexina das amostras analisadas não delimitaram nenhuma das categorias taxonômicas analisadas (subfamílias, tribos, gêneros ou espécies), já que certos padrões observados foram compartilhados entre táxons distintos, especialmente no que diz respeito às subfamílias Pharoideae e Panicoideae, basicamente com o mesmo padrão. Isso concorda com estudos prévios que indicaram Poaceae como uma família estenopolínica, tanto com base em microscopia óptica quanto eletrônica (Wodehouse, 1935; Erdtman, 1943; 1966; Fraegri & Iversen, 1989; Corrêa *et al.*, 2005; Perveen, 2006).

Contudo, os interessantes padrões de variação na ectexina evidenciados nas subfamílias Anomochlooideae e Bambusoideae, incluem diferenças entre as tribos e dentro de alguns gêneros, às vezes reunindo grupos de espécies, com potenciais aplicações para o esclarecimento de relações evolutivas nesses grupos, contrastando com a suposta homogeneidade nos grãos de pólen da família.

Anomochloa marantoidea (Anomochloaeae) e *Streptochaeta spicata* (Streptochaeteae) são membros de Anomochlooideae, subfamília considerada nas filogenias moleculares como a que primeiro divergiu na evolução de Poaceae (GPWG, 2001). O padrão da ectexina identificado em *A. marantoidea* (areolado-microequinado) difere do padrão microequinado apresentado por *S. spicata*. Essa diferença foi muito útil para confirmar a heterogenia previamente indicada para esse grupo, especialmente com base na unidade das inflorescências, as quais são bissexuadas em ambas.

Anomochloa é um gênero monotípico, representado apenas por *A. marantoidea*, conhecida de apenas duas populações confinadas ao interior de florestas úmidas no sul do estado da Bahia, Brasil (Oliveira *et al.*, 2009). Suas inflorescências racemosas terminais incluem estruturas florais pouco diferenciadas, não homólogas às das demais da família e por isso tratadas, juntamente com as de *Streptochaeta*, como equivalentes às espiguetas verdadeiras da maioria das Poaceae (GPWG, 2001), sendo distribuídas em “zig-zag” ao longo da ráquis (Judziewicz *et al.* 1999) (Fig. 22).

Em *Streptochaeta*, com três espécies e uma delas de ampla distribuição nas florestas Neotropicais (*S. spicata*), as inflorescências também são racemosas, terminais, e as estruturas equivalentes às espiguetas, entretanto, são longamente

aristadas, têm distribuição espiralada, e são consideradas morfologicamente intermediárias entre aquelas de *A. marantoidea* e as espiguetas verdadeiras das demais Poaceae, dos grupos mais derivados (Sajo *et al.*, 2008) (Fig. 22).

As mais substanciais variações foram encontradas em Bambusoideae, porém a tribo Bambuseae, que inclui os bambus lenhosos neotropicais, de espiguetas tipicamente bissexuadas, apresentou apenas o padrão areolado-microequinado em seis dos sete gêneros amostrados. Exceção decorre apenas do gênero *Aulonemia*, distribuído em florestas montanas e páramos do sudeste do México, América Central e Norte da América do Sul até Bolívia e Brasil, especialmente na Mata Atlântica (Judziewicz *et al.*, 1999). Três das quatro espécies analisadas compartilharam o padrão areolado-microequinado (*A. amplissima*, *A. aristulata* e *A. radiata*), enquanto apenas *A. effusa* apresentou ectexina microequinada.

Isso concorda com os aspectos macromorfológicos reconhecidos para o gênero, uma vez que *A. effusa*, espécie característica de cerrados e de áreas de contato deste com florestas, é bem distinta das demais e vegetativamente similar aos membros de *Myriocladus* Swallen, do Planalto das Guianas, mas com espiguetas típicas das demais espécies de *Aulonemia* (Judziewicz *et al.*, 1999). Segundo Viana (2010), a relação entre esses dois gêneros está sendo avaliada através de regiões do DNA e o aumento da amostragem polínica para essas espécies também tende a ser bastante esclarecedor.

A maior variação nos padrões observados da ectexina, entretanto, foi evidenciada para os bambus herbáceos (tribo Olyreae), um grupo característico por suas espiguetas unissexuadas, o qual é quase exclusivo da região Neotropical, exceto por um gênero endêmico da Nova Guiné e uma espécie pantropical (Oliveira

et al., 2011). Esse grupo também é o que apresenta a maior diversidade de inflorescências, sendo a estrutura destas, assim como sua posição no corpo da planta, caracteres amplamente utilizados para sua classificação (Oliveira, 2001).

Olyra, o único gênero que apresentou todos os cinco padrões de ectexina identificados, é um dos maiores no grupo em número de espécies (23), e de distribuição mais ampla, também considerado bastante heterogêneo do ponto de vista das inflorescências (Fig. 22). Estas são basicamente paniculadas e/ou racemosas, mas a separação de sexos das espiguetas e distribuição destas conferem às suas espécies diferentes conformações na arquitetura floral (Judziewicz *et al.*, 1999). As filogenias preliminares em Olyreae apresentadas por Oliveira (2006) indicaram o polifiletismo desse gênero, sendo pouco conclusivas no que diz respeito às relações entre suas espécies, uma vez que foram baseadas em um pequeno número de representantes.

Algumas hipóteses filogenéticas baseadas em seqüências do DNA plastidial e nuclear indicadas por Oliveira (2006) estão sendo aqui corroboradas pelos padrões da ectexina e pelos aspectos morfológicos descritos em Oliveira (2001). Como exemplo, está a estreita relação entre *Arberella bahiensis* e *Olyra bahiensis*, ambas endêmicas da Mata Atlântica do sul da Bahia, que compartilham o mesmo padrão de pilosidade no antécio feminino e a ectexina microrrugulada; entre *Cryptochloa capillata* e *O. fasciculata*, de ampla distribuição na América do Sul e as quais apresentam um característico estípite na base do antécio feminino, além da ectexina areolada-microequinada; além das espécies de *Raddiella* e *Parodiolyra*, gêneros de distribuição semelhante à anterior e que compartilham entre si inúmeros caracteres relativos à morfologia das espiguetas (Oliveira, 2006).

Raddia Bertol., composto por nove espécies e das quais apenas uma ocorre fora do Brasil, cuja amostragem aqui apresentada cobriu todas elas, apresentou uma clara variação nos padrões da ectexina associada à morfologia das inflorescências. Sete das suas espécies apresentam inflorescências terminais paniculadas incluindo apenas espiguetas masculinas, assim como outras axilares racemosas, formadas apenas por espiguetas femininas (Oliveira, 2006), todas elas demonstrando pólen com ectexina areolada. As duas outras espécies (*R. distichophylla* e *R. guianensis*), com inflorescências todas axilares e racemosas, apresentaram ectexina microequinada. Embora os estudos filogenéticos prévios não tenham sustentado essa relação, interessantemente, tais espécies já foram consideradas como um gênero à parte, demonstrando que podem ser realmente duas entidades distintas.

O mesmo ocorre entre as três espécies que compõem o gênero *Sucrea*, endêmico da Mata Atlântica (Oliveira *et al.*, 2011). Duas delas são muito similares morfologicamente, tendo inflorescências paniculadas abertas (*S. maculata* e *S. monophylla*), e ectexina areolado-microequinada. Por outro lado, *S. sampaiana*, que apresenta panículas substancialmente congestionadas, apresenta ectexina claramente microequinada. Todos os estudos filogenéticos em andamento indicam os gêneros *Raddia* e *Sucrea* como irmãos, e tais aspectos da ectexina estão fornecendo fortes implicações para uma reavaliação da delimitação dos mesmos (Oliveira *et al.*, 2011) (Fig. 22).

A presença de perfurações associadas à ectexina também evidenciou dois grupos de espécies em *Piresia*, gênero com cinco espécies de distribuição disjunta entre a Bacia Amazônica e Mata Atlântica (Carvalho *et al.*, no prelo). As espécies amazônicas (*P. goeldii* e *P. sympodica*) de ectexina microequinada diferiram

daquelas da Mata Atlântica (*P. leptophylla*, *Piresia bahiensis* e *Piresia hygrophila*), claramente microequinado-perfuradas. Corroborando essas informações, as espiguetas dos indivíduos de *Piresia* coletados na Mata Atlântica apresentam espiguetas bissexuadas, mas funcionalmente masculinas (com pistilódio), ou são funcionalmente femininas (com estaminódios), enquanto nas Amazônicas, são verdadeiramente unissexuadas e as masculinas muito menores que as femininas (Soderstrom & Calderón, 1974) (Fig. 22).

Assim, tais espécies estão aparentemente divididas em duas linhagens, uma delas diversificada no leste do Brasil, e a outra na bacia Amazônica, e tal argumento está sendo sustentado com base nos padrões da ectexina aqui observados. Uma fina avaliação das divergências morfológicas e demais aspectos relacionados à história evolutiva de *Piresia* estão sendo avaliados através de filogenias moleculares (M.L.S. Carvalho, com. pess.), cujos padrões da ectexina também devem ser ampliados para as demais espécies do gênero.

As espiguetas nesse gênero se desenvolvem predominantemente em colmos decumbentes (Oliveira, 2001). São complexos racemosos com folhas reduzidas ou quase ausentes, muitas vezes escondidas no chão das florestas, tendo uma aparência sempre-estéril (Soderstrom, 1982). Ocasionalmente, além dessas inflorescências produzidas em colmos decumbentes, outras aparecem também no ápice de colmos aéreos, entre muitas folhas. Porém não foram evidenciadas diferenças na ectexina cujo pólen foi obtido a partir de espiguetas nos dois tipos de inflorescências, nem em *Piresia*, nem nos demais gêneros de Olyreae com esses colmos tipicamente dimórficos (*Diandrolyra* e *Eremitis*) (Fig. 22).

Esses colmos dimórficos aproximam morfologicamente *Piresia* de *Diandrolyra*, outro gênero de bambus herbáceos que inclui três espécies conhecidas e é endêmico da Mata Atlântica (Oliveira & Clark 2009), cujas espécies aqui analisadas não apresentaram variação na escultura da ectexina. Embora as filogenias preliminares na tribo Olyreae (Oliveira 2006) não tenham sustentado essa relação, esses dois gêneros compartilham ectexina microequinado-perfurada, pelo menos em relação às *Piresia* ocorrentes na mata atlântica, e o que pode ser indício de relacionamento filogenético entre ambos.

Embora os grãos de pólen de Poaceae tenham sido muitas vezes considerados como psilados, o que teoricamente facilitaria a aerodinâmica e seriam facilitadores da anemofilia, modo de polinização tradicionalmente aceito para essa família (Faegri & van der Pijl, 1979), nenhuma das espécies analisadas no presente trabalho apresentou grãos de pólen desse tipo. Entretanto, todos os elementos de ornamentação são muito pequenos ($< 1\mu\text{m}$), o que não deve interferir no transporte dos grãos de pólen pelo vento.

Por outro lado, a presença de tais elementos na ectexina pode auxiliar no eventual transporte dos grãos por vetores bióticos (Ferguson & Skvarla, 1982; Grayum, 1986; Stroo, 2000), a exemplo de *Olyra latifolia* L., que apresenta ectexina microequinada e cujas observações recentes indicaram a presença de visitantes florais e uma possível anemofilia assistida por insetos (Capítulo 3).

Dentre os fatores que podem explicar a ocorrência de tantos tipos diferentes de pólen na tribo Olyreae está sua maior ocorrência no interior das florestas, em locais muito fechados e sombreados, provocando a necessidade de investimento em

estratégias reprodutivas acessórias à anemofilia, como ressaltado por Soderstrom & Calderón (1971).

Outro grupo de Poales que demonstra resultados similares é Eriocaulaceae, também tradicionalmente reconhecida como anemófila e estenopolínica. Observações em espécies de *Syngonanthus* Ruhl., típicas de ambientes campestres da Cadeia do Espinhaço da Bahia, foram realizadas por Ramos *et al.* (2005) que detectaram a visita de dípteros, coleópteros e abelhas indicando que a polinização poderia ser realizada por vetores bióticos, e posteriormente, Borges *et al.* (2009) demonstraram em suas análises palinológicas, a presença de ectexina ornamentada por espinhos (a maioria microespinhos), com certas implicações filogenéticas na família.

Assim, os dados aqui apresentados contribuem para o conhecimento sobre os grãos de pólen de Poaceae, sobretudo de espécies pouco estudadas, ocorrentes em ambientes florestais na região Neotropical. Os padrões da ectexina confirmam muitas relações filogenéticas com base em dados morfológicos e moleculares, auxiliando no esclarecimento de aspectos evolutivos na família, e indicando a potencialidade desses estudos em outros grupos não explorados aqui, especialmente de bambus.

Os elementos ornamentais observados, especialmente em Olyreae, são congruentes com a morfologia das inflorescências em alguns grupos, inclusive com hipóteses prévias de polinização associada a vetores bióticos. Assim, deve-se destacar a necessidade de estudos relacionando aspectos palinológicos a estudos da biologia de polinização no grupo.

Tabela 1. Exemplos de Poaceae florestais utilizados para análise dos padrões da ectexina. Acrônimos dos herbários segundo Holmgren e Holmgren (1998). *Material cultivado.

SUBFAMÍLIA/TRIBO/ESPÉCIE	LOCAL DE COLETA	TESTEMUNHO	HERBÁRIO
Anomochloideae			
Anomochloae			
<i>Anomochloa marantoidea</i> Brongn.	Ilhéus – BA*	Oliveira, R.P. 976	HUEFS
Streptochaeteae			
<i>Streptochaeta spicata</i> Schrad. ex Nees	Linhares – ES Porto Seguro – BA	Folli, D.A. 2909 Oliveira, R.P. 581	HUEFS HUEFS
Bambusoideae			
Bambuseae			
<i>Actinocladum verticillatum</i> (Nees) McClure ex Soderstr.	Brasília – DF Brasília – DF	Filgueiras, T. 1151 Filgueiras, T. 1156	RB RB
<i>Alvimia lancifolia</i> Soderstr. & Londoño	Ituberá – BA	Pimenta, K.M. 145	HUEFS
<i>Atractantha falcata</i> McClure	Ituberá – BA	Guedes, M.L. 12667	ALCB
<i>Atractantha radiata</i> McClure	Itacaré – BA	Valadão, R.M. 17	ALCB
<i>Aulonemia amplissima</i> (Nees) McClure	Itatiaia – RJ	Brade, A.M. 17244	RB
<i>Aulonemia aristulata</i> (Döll) McClure	Rio de Janeiro – RJ Itatiaia – RJ	McClure 21293 Campos, P. 1832	RB RB
<i>Aulonemia effusa</i> (Hack.) McClure	Conselheiro Matta – MG Brumadinho – MG	Brade, A.M. 13401 Martinelli, G. 9152	RB RB
<i>Aulonemia radiata</i> McClure & L.B.Sm.	Rancho Queimado – SC	Reitz, P.R. 9706	RB
<i>Chusquea acuminata</i> Döll	Campo das Antas – RJ	Pereira, E. 221	RB
<i>Chusquea anelythroides</i> Rupr. ex Döll	Morretes – PR	Hatschbach, G. 14058	RB
<i>Chusquea baculifera</i> Silveira	Serra do Caparaó – MG	Brade, A.C. 17009	RB
<i>Chusquea bahiana</i> L.G.Clark	Itacaré – BA	Mota, A.C. 294	HUEFS
<i>Chusquea bambusoides</i> (Raddi) Hack.	Camacan – BA	Amorim, A.M. 6532	CEPEC
<i>Chusquea capitata</i> Nees	São José dos Pinhais – PR Engenheiro Passos – RJ	Silva, J.M. 2114 Clark, L. 631	ALCB RB
<i>Chusquea capituliflora</i> Trin.	Teresópolis – RJ Teresópolis – RJ	Barros, D.W. 1067 Clark, L. 681	RB RB
	Santa Teresa – ES Santa Teresa – ES	Mota, A.C. 303f Mota, A.C. 303g	HUEFS HUEFS
<i>Chusquea heterophylla</i> Nees	Itatiaia – RJ	Brade, A.C. 15633	RB
<i>Chusquea ibiramae</i> McClure & L.B.Sm.	Bocaiúva do Sul – PR	Silva, J.M. 2856	RB
<i>Chusquea leptophylla</i> Nees	Itatiaia – RJ	Brade, A.C. 17305	RB

Continua...

Tabela 1. Continuação

SUBFAMÍLIA/TRIBO/ESPÉCIE	LOCAL DE COLETA	TESTEMUNHO	HERBÁRIO
<i>Chusquea oligophylla</i> Rupr.	Quatro Barras – PR	Cordeiro, J. 1161	RB
	Parque Nacional de Itatiaia – RJ	Clark, L. 669	RB
<i>Chusquea oxylepis</i> Ekman	São Paulo – SP	Sendulsky, T. 1402	ALCB
	Paraty – RJ	Mota, A.C. 310	HUEFS
<i>Chusquea pinifolia</i> (Nees) Nees	Tijuca do Sul – PR	Cordeiro, J. 2272	ALCB
<i>Chusquea</i> sp.	Graciosa – PR	Mota, A.C. 323	HUEFS
	Antonina – PR	Hatschbach, G. 33640	HRB
<i>Guadua tagoara</i> (Nees) Kunth	Teresópolis – RJ	Braz, R. 28	RB
<i>Merostachys pluriflora</i> Munro ex E.G.Camus	Santa Maria Madalena – RJ	Marinete, R. 2050	RB
<i>Merostachys riedeliana</i> Rupr. ex Döll	Lavras – MG	Guilherme, F.L.G. 178	RB
<i>Merostachys sparsiflora</i> Rupr.	Serra do Cipó – MG	Duarte, A. 2013	RB
<i>Merostachys ternata</i> Nees	Cachoeira – BA	Lima, J.C.A. 204	RB
<i>Merostachys</i> sp.	Ilhota – SC	Reitz, P.R. 6858	RB
Olyreae			
<i>Arberella bahiensis</i> Soderstr. & Zuloaga	Barro Preto – BA	Amorim, A.M. 4843	HUEFS
	Ituberá – BA	Pimenta, K.M. 75	HUEFS
<i>Cryptochloa capillata</i> (Trin.) Soderstr.	Peruíbe – SP	Souza, V.B. 9307	HUEFS
<i>Diandrolyra pygmaea</i> Soderstr. & Zuloaga	Ilhéus – BA	Ferreira, F.M. 1926	HUEFS
ex R.P.Oliveira & L.G.Clark	Itanhém – BA	Amorim, A.M. 4590	HUEFS
<i>Diandrolyra</i> sp.	Itamarajú – BA	Oliveira, R.P. 1050	HUEFS
<i>Eremitis</i> sp.	Ilhéus – BA	Ferreira, F.M. 1924	HUEFS
<i>Olyra bahiensis</i> R.P.Oliveira & Longhi-Wagner	Uma – BA	Oliveira, R.P. 977	HUEFS
<i>Olyra caudata</i> Trin.	Belém – PA	Guedes, T. 190	HUEFS
<i>Olyra ciliatifolia</i> Raddi	Caiuá – SP	Souza, J.P. 403	HUEFS
	Goiânia – GO	Rizzo, J.A. 319	HUEFS
<i>Olyra ecaudata</i> Döll	Guyana Francesa	Mori, S. 15636	MG
<i>Olyra fasciculata</i> Trin.	Ubaira – BA	Jardim, J.G. 5425	CEPEC
	Itanhém – BA	Thomas, W.W. 12345	HUEFS
<i>Olyra glaberrima</i> Raddi	Santa Teresa – ES	Verveloet, R. 2206	HUEFS
<i>Olyra humilis</i> Nees	Campinas – SP	Bernacci, L.C. 2164	HUEFS
<i>Olyra juruana</i> Mez	Porto Velho – RO	Santos, J.V. 176	MG
<i>Olyra latifolia</i> L.	Campinas – SP	Silva, M.M. 577	HUEFS

Continua...

Tabela 1. Continuação

SUBFAMÍLIA/TRIBO/ESPÉCIE	LOCAL DE COLETA	TESTEMUNHO	HERBÁRIO
<i>Olyra longifolia</i> Kunth	Castanhal – PA	Barros, F. 1418	HUEFS
<i>Olyra loretensis</i> Mez	São Paulo – SP Manaus – AM	Sendulsky, T. 617 Loweise, S.R. 73	HUEFS MG
<i>Olyra obliquifolia</i> Steud.	Rod. Belém-Pará, Km 93 – PA São Domingos – PA	Kuhlmann, M. 145 Cavalcanti, P. 2991	HUEFS MG
<i>Olyra taquara</i> Sw.	Uberlândia – MG	<i>Imaculata</i> , I.R. s/n (HUEFS 75171)	HUEFS
<i>Pariana lanceolata</i> Trin.	Ilhéus – BA	Thomas, W.W. 11068	HUEFS
<i>Pariana mutiflora</i> R.P.Oliveira <i>et al.</i>	Santa Teresa – ES	Oliveira, R.P. 849	HUEFS
<i>Parodiolyra micrantha</i> (Kunth) Davidse & Zuloaga	Serra Azul de Minas – MG Ituberá – BA	Menandro, M.S. 227 Pimenta, K.M. 116	HUEFS HUEFS
<i>Parodiolyra ramosissima</i> (Trin.) Soderstr. & Zuloaga	Santa Terezinha – BA Camamú – BA Salvador – BA Salvador – BA	Carvalho-Sobrinho, J.G. 67 Mattos-Silva, L.A. 4387 Equipe de botânica s/n (ALCB 20893) Queiroz, E.P. 148	HUEFS HUEFS ALCB HRB
<i>Piresia goeldii</i> Sw.	Manaus – AM	Carvalho, M.L.S. 289	HUEFS
<i>Piresia leptophylla</i> Soderstr.	Canavieiras – BA Salvador – BA	Jardim, J.G. 4071 Carvalho, M.L.S. 282	HUEFS HUEFS
<i>Piresia bahiensis</i> Soderstr. & Zuloaga ex. M.L.S.Carvalho & R.P.Oliveira	Ituberá – BA Santa Terezinha – BA	Pimenta, K.M. 61 Neves, M.L.C. 74	HUEFS HUEFS
<i>Piresia hygrophila</i> M.L.S.Carvalho & R.P.Oliveira	Ituberá – BA Igrapiúna – BA	Pimenta, K.M. 48 Pimenta, K.M. 190	HUEFS HUEFS
<i>Piresia sympodica</i> (Döll) Sw.	Manaus – AM	Carvalho, M.L.S. 284	HUEFS
<i>Raddia angustifolia</i> Soderstr. & Zuloaga	Madre de Deus – PE	Silva, A.G. 292	HUEFS
<i>Raddia brasiliensis</i> Bertol.	Maranguape – CE São Lourenço da Mata – PE	Oliveira, R.P. 972 Oliveira, R.P. 974	HUEFS HUEFS
<i>Raddia distichophylla</i> (Schrad. ex Nees) Chase	Pau Brasil – BA	Paixão, J.F. 386	HUEFS
<i>Raddia guianensis</i> (Brongn.) Hitchc.	Cachoeira – BA	Oliveira, R.P. 993	HUEFS
<i>Raddia lancifolia</i> R.P.Oliveira & Longhi- Wagner	Linhares – ES	Folli, D.A. 3308	HUEFS
<i>Raddia megaphylla</i> R.P.Oliveira & Longhi-Wagner	Barra de São Francisco – ES	Kollmann, L. 3523	HUEFS
<i>Raddia portoi</i> Kuhlman.	Itiúba – BA	Harley, R.M. 16190	IPA

Continua...

Tabela 1. Continuação

SUBFAMÍLIA/TRIBO/ESPÉCIE	LOCAL DE COLETA	TESTEMUNHO	HERBÁRIO
<i>Raddia soderstromii</i> R.P.Oliveira <i>et al.</i>	Lagedo do Tabocal – BA	Oliveira, R.P. 1031	HUEFS
<i>Raddia stolonifera</i> R.P.Oliveira & Longhi-Wagner	Jussari – BA	Oliveira, R.P. 1078	HUEFS
<i>Raddiella esenbeckii</i> (Steud.) Calderón & Soderstr.	Santarém – PA Oriximiná – PA Mata de São João – BA	Oliveira, R.P. 1181 Silva, J.B.F. 1409 Oliveira, R.P. 664	HUEFS HUEFS HUEFS
<i>Reitzia smithii</i> Sw.	Parati – RJ	Sarahyba, LS 816	RB
<i>Sucrea maculata</i> Soderstr.	Santa Teresa – ES	Oliveira, R.P. 851	HUEFS
<i>Sucrea monophylla</i> Soderstr.	Itapebi – BA	Oliveira, R.P. 1072	HUEFS
<i>Sucrea sampaiana</i> Soderstr.	Campos do Goytacazes – RJ	Oliveira, R.P. 991	HUEFS
Panicoideae			
Paniceae			
<i>Ichnanthus calvescens</i> (Nees ex Trin.) Döll	Camacan – BA	Ferreira, F.M. s/n (CEPEC 117619)	CEPEC
<i>Ichnanthus nemoralis</i> (Schrad. ex Schult.) Hitchc. & Chase	Santa Terezinha – BA	Oliveira, R.P. 1369	HUEFS
<i>Ichnanthus pallens</i> (Sw.) Munro ex Benth.	Camacan – BA	Amorim, A.M. 6994	CEPEC
<i>Ichnanthus tenuis</i> (J. Presl & C. Presl) Hitchc. & Chase	Camacan – BA	Mota, A.C. 61	CEPEC
<i>Ichnanthus</i> sp.	Ituberá – BA	Pimenta, K.M. 45	HUEFS
<i>Lasiacis divaricata</i> Hitchc.	Boa Nova – BA	Fiaschi, P. 1392	CEPEC
<i>Lasiacis ligulata</i> Hitchc. & Chase	Murici – AL Itacaré – BA	Rodal, M.J.N. 1302 Querino, R.N. s/n (CEPEC 97328)	CEPEC CEPEC
<i>Lasiacis sorghoidea</i> (Desv. ex Ham.) Hitchc. & Chase	Oliveira dos Brejinhos – BA Encruzilhada – BA	Sant'Ana, S.C. 775 Carvalho, A.M. 6973	CEPEC CEPEC
<i>Panicum pilosum</i> Sw.	Camacan – BA	Mota, A.C. 184	HUEFS
<i>Paspalum corcovadense</i> Raddi	Camacan – BA	Ferreira, F.M. 1311	CEPEC
<i>Pseudechinolaena polystachya</i> (Kunth) Stapf	Camacan – BA	Oliveira, R.P. 1236	HUEFS
<i>Setaria sulcata</i> Raddi	Arataca – BA	Lopes, M.M.M. 1197	CEPEC
Centothecaeae			
<i>Orthoclada laxa</i> (Rich.) P.Beauv.	Ituberá – BA Ituberá – BA	Pimenta, K.M. 02 Pimenta, K.M. 135	HUEFS HUEFS

Continua...

Tabela 1. Continuação.

SUBFAMÍLIA/TRIBO/ESPÉCIE	LOCAL DE COLETA	TESTEMUNHO	HERBÁRIO
Pharoideae			
Phareae			
<i>Pharus lappulaceus</i> Aubl.	Itamaraju – BA Porto Seguro – BA Camacan – BA	<i>Longhi-Wagner, H.M. 9218</i> <i>Oliveira, R.P. 880</i> <i>Mota, A.C. 231</i>	HUEFS HUEFS HUEFS
<i>Pharus latifolius</i> L.	Marliéria – MG Aveiro – PA Cachoeira – BA	<i>Bautista, H.P. 578</i> <i>Oliveira, R.P. 1191</i> <i>Oliveira, R.P. 996</i>	HUEFS HUEFS HUEFS

Tabela 2. Padrões de ectexina e tipos de inflorescências encontrados nas espécies florestais de Poaceae analisadas. (Morfologia das inflorescências indicadas em Judziewicz *et al.*, 1999; Longhi-Wagner *et al.*, 2001; Oliveira, 2001). Os asteriscos (*) correspondem a espécies cuja ectexina foi previamente descrita na literatura.

TAXON	PADRÃO DA ECTEXINA	INFLORESCÊNCIAS
Anomochlooideae		
Anomochloaeae		
<i>Anomochloa marantoidea</i> *	areolado-microequinado	terminais; racemosas; "espiguetas" bissexuadas, dísticas, em "zig-zag"
Streptochaeteae		
<i>Streptochaeta spicata</i>	microequinado	terminais; racemosas; "espiguetas" bissexuadas, aristadas, espiraladas
Bambusoideae		
Bambuseae		
<i>Actinocladum verticillatum</i>	areolado-microequinado	axilares; paniculadas, espiguetas bissexuadas
<i>Alvimia lancifolia</i>	areolado-microequinado	terminais; paniculadas; pseudo-espiguetas bissexuadas
<i>Atractantha falcata</i>	areolado-microequinado	terminais; racemosas; pseudo-espiguetas bissexuadas
<i>Atractantha radiata</i>	areolado-microequinado	terminais; paniculadas, congestas; pseudo-espiguetas bissexuadas
<i>Aulonemia amplissima</i>	areolado-microequinado	terminais; paniculadas; espiguetas bissexuadas
<i>Aulonemia aristulata</i>	areolado-microequinado	terminais; paniculadas; espiguetas bissexuadas
<i>Aulonemia effusa</i>	microequinado	terminais; paniculadas; espiguetas bissexuadas
<i>Aulonemia radiata</i>	areolado-microequinado	terminais; paniculadas; espiguetas bissexuadas
<i>Chusquea acuminata</i>	areolado-microequinado	terminais; paniculadas, abertas; espiguetas bissexuadas
<i>Chusquea anelythroides</i>	areolado-microequinado	terminais; paniculadas, abertas; espiguetas bissexuadas
<i>Chusquea baculifera</i>	areolado-microequinado	terminais; paniculadas, congestas; espiguetas bissexuadas
<i>Chusquea bahiana</i>	areolado-microequinado	terminais; paniculadas, congestas; espiguetas bissexuadas
<i>Chusquea bambusoides</i>	areolado-microequinado	terminais; paniculadas, abertas; espiguetas bissexuadas
<i>Chusquea capitata</i>	areolado-microequinado	terminais; paniculadas, congestas; espiguetas bissexuadas
<i>Chusquea capituliflora</i>	areolado-microequinado	terminais; capitadas, congestas; espiguetas bissexuadas
<i>Chusquea heterophylla</i>	areolado-microequinado	terminais; paniculadas, abertas; espiguetas bissexuadas
<i>Chusquea ibiramae</i>	areolado-microequinado	terminais; paniculadas, abertas; espiguetas bissexuadas
<i>Chusquea leptophylla</i>	areolado-microequinado	terminais; paniculadas, abertas; espiguetas bissexuadas
<i>Chusquea oligophylla</i>	areolado-microequinado	terminais; paniculadas, abertas; espiguetas bissexuadas
<i>Chusquea oxylepis</i>	areolado-microequinado	terminais; paniculadas, congestas; espiguetas bissexuadas
<i>Chusquea pinifolia</i>	areolado-microequinado	terminais; paniculadas, congestas; espiguetas bissexuadas
<i>Chusquea</i> sp.	areolado-microequinado	terminais; paniculadas, congestas; espiguetas bissexuadas
<i>Guadua tagoara</i>	areolado-microequinado	terminais; paniculadas; espiguetas bissexuadas
<i>Merostachys pluriflora</i>	areolado-microequinado	terminais; racemosas; espiguetas bissexuadas, unilaterais
<i>Merostachys riedeliana</i>	areolado-microequinado	terminais; racemosas; espiguetas bissexuadas, unilaterais
<i>Merostachys sparsiflora</i>	areolado-microequinado	terminais; racemosas; espiguetas bissexuadas, unilaterais
<i>Merostachys ternata</i>	areolado-microequinado	terminais; racemosas; espiguetas bissexuadas, unilaterais
<i>Merostachys</i> sp.	areolado-microequinado	terminais; racemosas; espiguetas bissexuadas, unilaterais

Tabela 2. Continuação.

TAXON	PADRÃO DA ECTEXINA	INFLORESCÊNCIAS
Bambusoideae		
Olyreae		
<i>Arberella bahiensis</i>	microrrugulado	terminais e axilares; paniculadas, abertas; espiguetas unissexuadas, as masculinas basais, com uma feminina apical em cada panícula
<i>Cryptochloa capillata</i>	areolado-microequinado	terminais; paniculadas, abertas; espiguetas unissexuadas, as masculinas basais e uma feminina apical em cada ramo
<i>Diandrolyra pygmaea</i>	microequinado-perfurado	terminais; racemosas, produzidas em colmos dimórficos; espiguetas unissexuadas, pelo menos funcionalmente
<i>Diandrolyra</i> sp.	microequinado-perfurado	terminais; racemosas, produzidas em colmos dimórficos; espiguetas unissexuadas, pelo menos funcionalmente
<i>Eremitis</i> sp.	areolado-microequinado	terminais; espiciformes; produzidas em colmos dimórficos, muitas vezes crescendo paralelos ao solo; espiguetas unissexuadas
<i>Olyra bahiensis</i>	microrrugulado	terminais; paniculadas, abertas; espiguetas unissexuadas, as masculinas na metade inferior, as femininas na metade superior
<i>Olyra caudata</i>	microrrugulado	terminais; paniculadas, abertas; espiguetas unissexuadas, as masculinas basais e uma feminina apical em cada ramo
<i>Olyra ciliatifolia</i>	microequinado	terminais; paniculadas, abertas; espiguetas unissexuadas, as masculinas basais e uma feminina apical em cada ramo
<i>Olyra ecaudata</i>	areolado-microequinado	terminais; paniculadas, abertas; espiguetas unissexuadas, as masculinas basais e uma feminina apical em cada ramo
<i>Olyra fasciculata</i>	areolado-microequinado	terminais; racemosas, subdigitadas; espiguetas unissexuadas, as masculinas basais e uma feminina apical em cada ramo
<i>Olyra glaberrima</i> *	areolado	terminais; paniculadas, abertas; espiguetas unissexuadas, as masculinas basais e uma feminina apical em cada ramo
<i>Olyra humilis</i>	areolado-microequinado	terminais; paniculadas, abertas; espiguetas unissexuadas, as masculinas basais e uma feminina apical em cada ramo
<i>Olyra juruana</i>	microequinado-perfurado	terminais; paniculadas, abertas; espiguetas unissexuadas, as masculinas na metade inferior, as femininas na metade superior
<i>Olyra latifolia</i> *	microequinado	terminais; paniculadas, abertas; espiguetas unissexuadas, as masculinas basais e uma feminina apical em cada ramo
<i>Olyra longifolia</i>	areolado-microequinado	terminais e axilares; paniculadas; espiguetas unissexuadas, em inflorescências distintas
<i>Olyra loretensis</i>	microequinado-perfurado	terminais; paniculadas, abertas; espiguetas unissexuadas, as masculinas basais e uma feminina apical em cada ramo
<i>Olyra obliquifolia</i>	microequinado	terminais; racemosas, digitadas; espiguetas unissexuadas, as masculinas basais e uma feminina apical em cada ramo
<i>Olyra taquara</i>	areolado-microequinado	terminais, paniculadas, abertas; espiguetas unissexuadas, as masculinas basais e uma feminina apical em cada ramo

Tabela 2. Continuação.

TAXON	PADRÃO DA ECTEXINA	INFLORESCÊNCIAS
Bambusoideae		
Olyreae		
<i>Pariana lanceolata</i>	microequinado	terminais; espiciformes, espiguetas unissexuadas
<i>Pariana mutiflora</i>	areolado-microequinado	terminais; espiciformes, espiguetas unissexuadas
<i>Parodiolyra micrantha</i> *	areolado-microequinado	terminais; paniculadas, abertas; espiguetas unissexuadas, as masculinas na metade inferior, as femininas na metade superior
<i>Parodiolyra ramosissima</i>	areolado-microequinado	terminais; paniculadas, abertas; espiguetas unissexuadas, as masculinas na metade inferior, as femininas na metade superior
<i>Piresia goeldii</i>	microequinado	terminais; racemosas, produzidas em colmos dimórficos; espiguetas unissexuadas
<i>Piresia leptophylla</i>	microequinado-perfurado	terminais; racemosas, produzidas em colmos dimórficos; espiguetas bissexuadas, funcionalmente unissexuadas
<i>Piresia bahiensis</i>	microequinado-perfurado	terminais; racemosas, produzidas em colmos dimórficos; espiguetas bissexuadas, funcionalmente unissexuadas
<i>Piresia hygrophila</i>	microequinado-perfurado	terminais; racemosas, produzidas em colmos dimórficos; espiguetas bissexuadas, funcionalmente unissexuadas
<i>Piresia sympodica</i> *	microequinado	terminais; racemosas, produzidas em colmos dimórficos; espiguetas unissexuadas
<i>Raddia angustifolia</i>	areolado	terminais e axilares; espiguetas unissexuadas, em inflorescências distintas, as masculinas paniculadas, terminais; as femininas racemosas, axilares
<i>Raddia brasiliensis</i>	areolado	terminais e axilares; espiguetas unissexuadas, em inflorescências distintas, as masculinas paniculadas, terminais; as femininas racemosas, axilares
<i>Raddia distichophylla</i>	microequinado	axilares; racemosas; espiguetas unissexuadas, em inflorescências distintas
<i>Raddia guianensis</i>	microequinado	axilares; racemosas; espiguetas unissexuadas, em inflorescências distintas
<i>Raddia lancifolia</i>	areolado	terminais e axilares; espiguetas unissexuadas, em inflorescências distintas, as masculinas paniculadas, terminais; as femininas racemosas, axilares
<i>Raddia megaphylla</i>	areolado	terminais e axilares; espiguetas unissexuadas, em inflorescências distintas, as masculinas paniculadas, terminais; as femininas racemosas ou paniculadas, axilares
<i>Raddia portoi</i>	areolado	terminais e axilares; espiguetas unissexuadas, em inflorescências distintas, as masculinas paniculadas, terminais; as femininas racemosas, axilares
<i>Raddia soderstromii</i>	areolado	terminais e axilares; espiguetas unissexuadas, em inflorescências distintas, as masculinas paniculadas, terminais; as femininas racemosas, axilares
<i>Raddia stolonifera</i>	areolado	terminais e axilares; espiguetas unissexuadas, em inflorescências distintas, as masculinas paniculadas, terminais ou axilares; as femininas racemosas, axilares

Tabela 2. Continuação.

TAXON	PADRÃO DA ECTEXINA	INFLORESCÊNCIAS
Bambusoideae		
Olyreae		
<i>Raddiella esenbeckii</i> *	areolado-microequinado	axilares; racemosas; espiguetas unissexuadas, em inflorescências distintas
<i>Reitzia smithii</i>	microequinado	terminais; racemosas; espiguetas unissexuadas
<i>Sucrea maculata</i>	areolado-microequinado	terminais; paniculadas, abertas; espiguetas unissexuadas, as masculinas basais e as feminina apicais em cada ramo
<i>Sucrea monophylla</i>	areolado-microequinado	terminais; paniculadas, abertas; espiguetas unissexuadas, as masculinas basais e as feminina apicais em cada ramo
<i>Sucrea sampaiana</i>	microequinado	terminais; paniculadas, contraídas; espiguetas unissexuadas, as masculinas na metade inferior, as femininas na metade superior
Panicoideae		
Paniceae		
<i>Ichnanthus calvescens</i>	areolado-microequinado	terminais; paniculadas, abertas; espiguetas bissexuadas
<i>Ichnanthus nemoralis</i>	areolado-microequinado	terminais; paniculadas, abertas; espiguetas bissexuadas
<i>Ichnanthus pallens</i> *	areolado-microequinado	terminais; paniculadas, abertas; espiguetas bissexuadas
<i>Ichnanthus tenuis</i>	areolado-microequinado	terminais; paniculadas, abertas; espiguetas bissexuadas
<i>Ichnanthus</i> sp.	areolado-microequinado	terminais; paniculadas, congestas; espiguetas bissexuadas
<i>Lasiacis divaricata</i> *	areolado-microequinado	terminais; paniculadas, abertas; espiguetas bissexuadas
<i>Lasiacis ligulata</i>	areolado-microequinado	terminais; paniculadas, abertas; espiguetas bissexuadas
<i>Lasiacis sorghoidea</i> *	areolado-microequinado	terminais; paniculadas, abertas; espiguetas bissexuadas
<i>Panicum pilosum</i> *	areolado-microequinado	terminais; ramos unilaterais; espiguetas bissexuadas
<i>Paspalum corcovadense</i>	areolado-microequinado	terminais; ramos unilaterais; espiguetas bissexuadas
<i>Pseudechinolaena polystachya</i> *	areolado-microequinado	terminais; ramos unilaterais; espiguetas bissexuadas
<i>Setaria sulcata</i>	areolado-microequinado	terminais; ramos unilaterais; congestas; espiguetas bissexuadas
Centothecaeae		
<i>Orthoclada laxa</i>	areolado-microequinado	terminais; paniculadas, abertas; espiguetas bissexuadas
Pharoideae		
Phareae		
<i>Pharus lappulaceus</i> *	areolado-microequinado	terminais; paniculadas, abertas; espiguetas unissexuadas
<i>Pharus latifolius</i>	areolado-microequinado	terminais; paniculadas, abertas; espiguetas unissexuadas

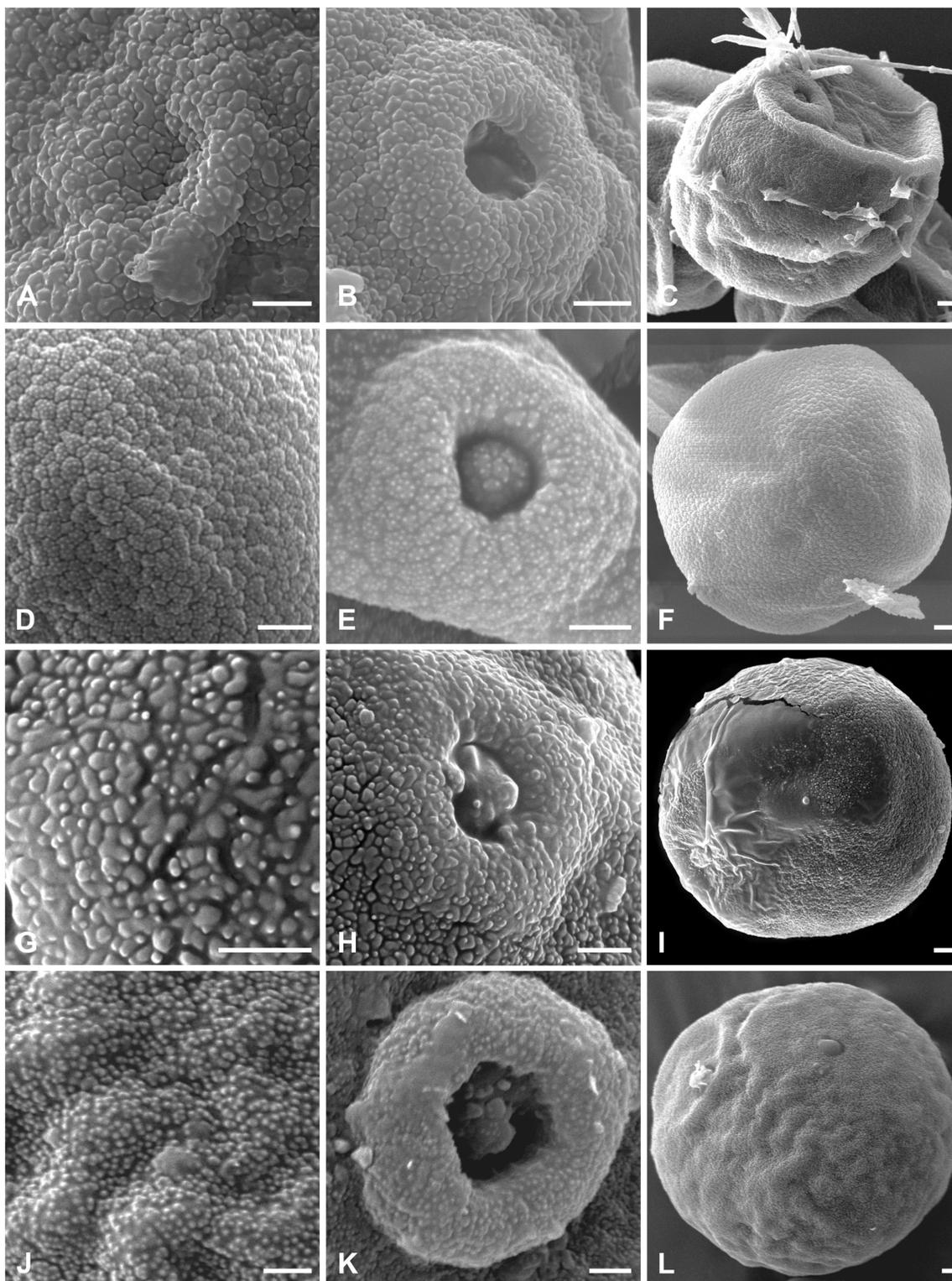


Fig. 1. Padrões da ectexina dos grãos de pólen de espécies florestais de Poaceae: Areolado-microequinado - **A-C.** *Actinocladum verticillatum*. **D-F.** *Alvimia lancifolia*. **G-I.** *Anomochloa marantoidea*. **J-L.** *Atractantha falcata*. Escala = 2 μ m.

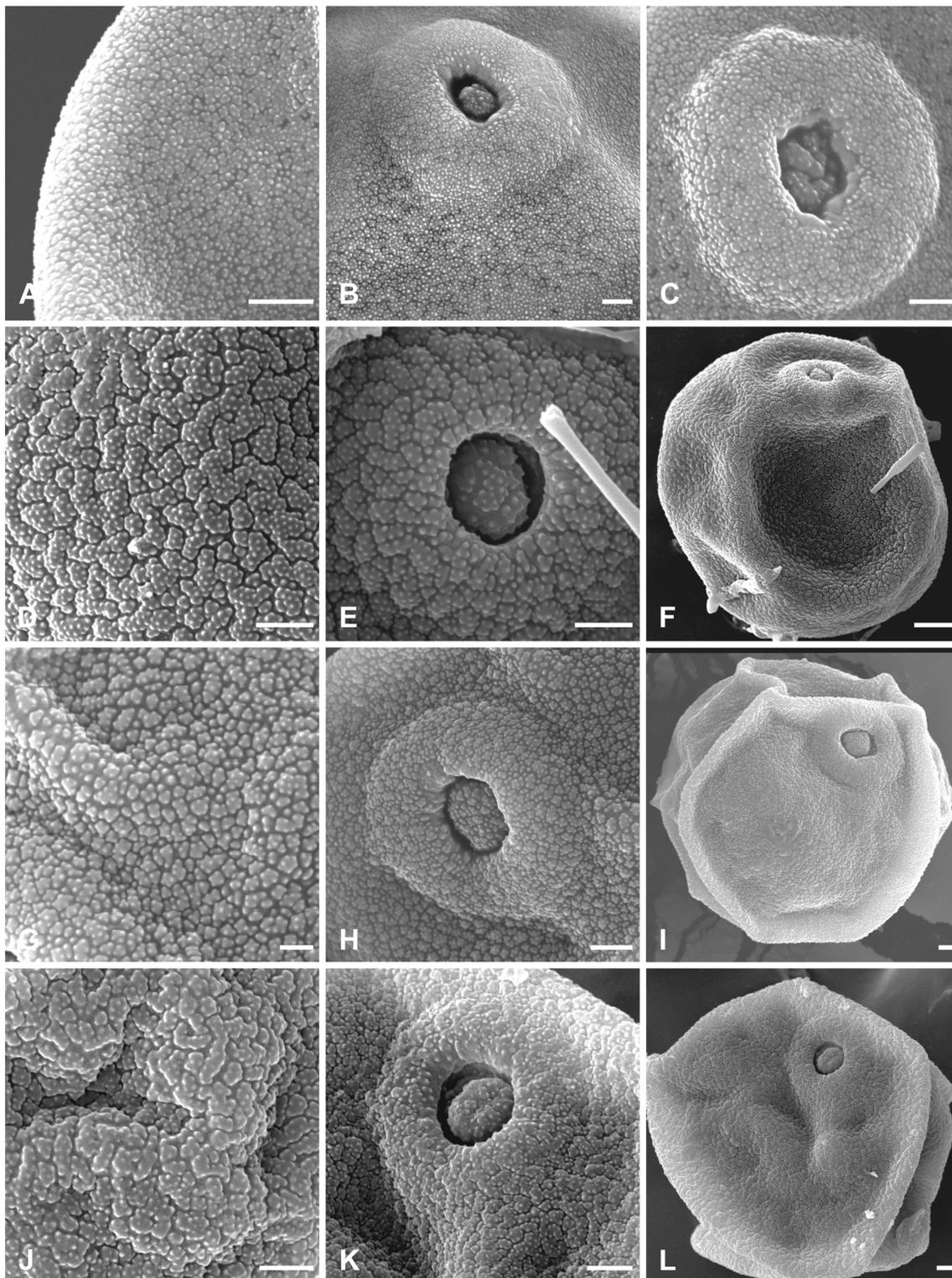


Fig. 2. Padrões da ectexina dos grãos de pólen de espécies florestais de Poaceae: Areolado-microequinado - **A-C.** *Atractantha radiata*. **D-F.** *Aulonemia amplissima*. **G-I.** *Aulonemia aristulata*. **J-L.** *Aulonemia radiata*. Escala = 2 μ m.

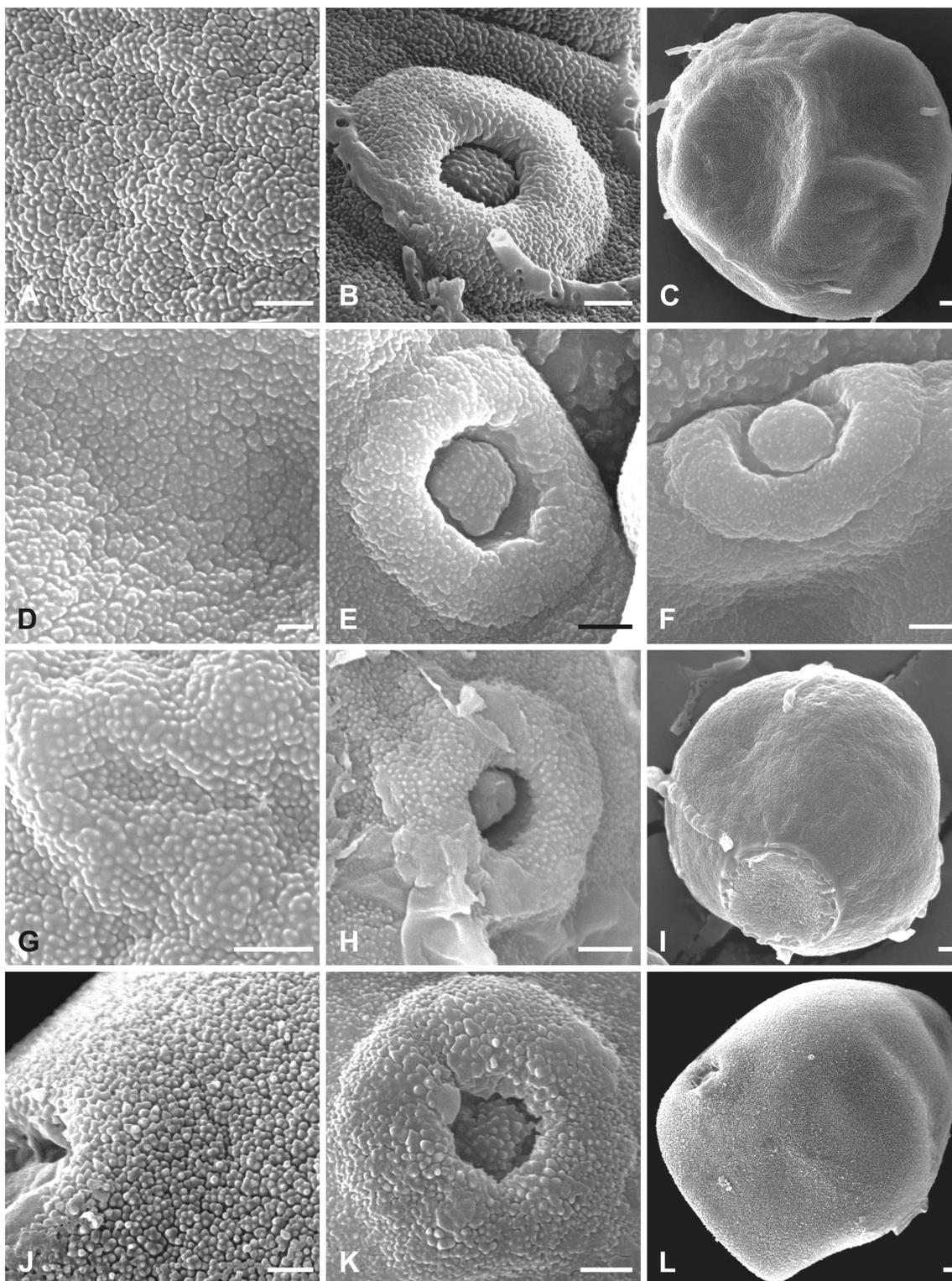


Fig. 3. Padrões da ectexina dos grãos de pólen de espécies florestais de Poaceae: Areolado-microequinado - **A-C.** *Chusquea acuminata*. **D-F.** *Chusquea anelythroides*. **G-I.** *Chusquea baculifera*. **J-L.** *Chusquea bahiana*. Escala = 2 μm .

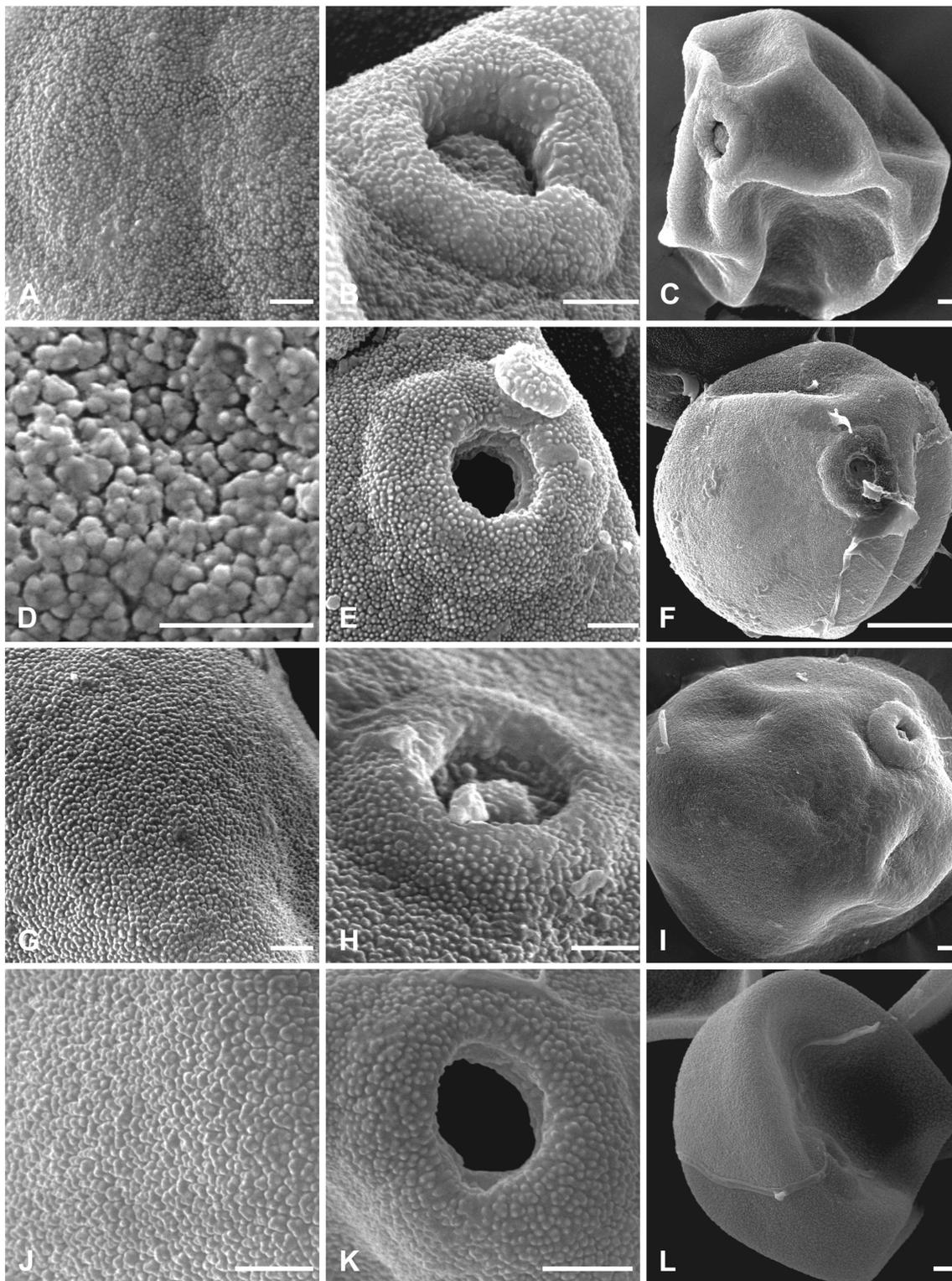


Fig. 4. Padrões da ectexina dos grãos de pólen de espécies florestais de Poaceae: Areolado-microequinado - **A-C.** *Chusquea bambusoides*. **D-F.** *Chusquea capitata*. **G-I.** *Chusquea capitiflora*. **J-L.** *Chusquea heterophylla*. Escala = 2 μ m.

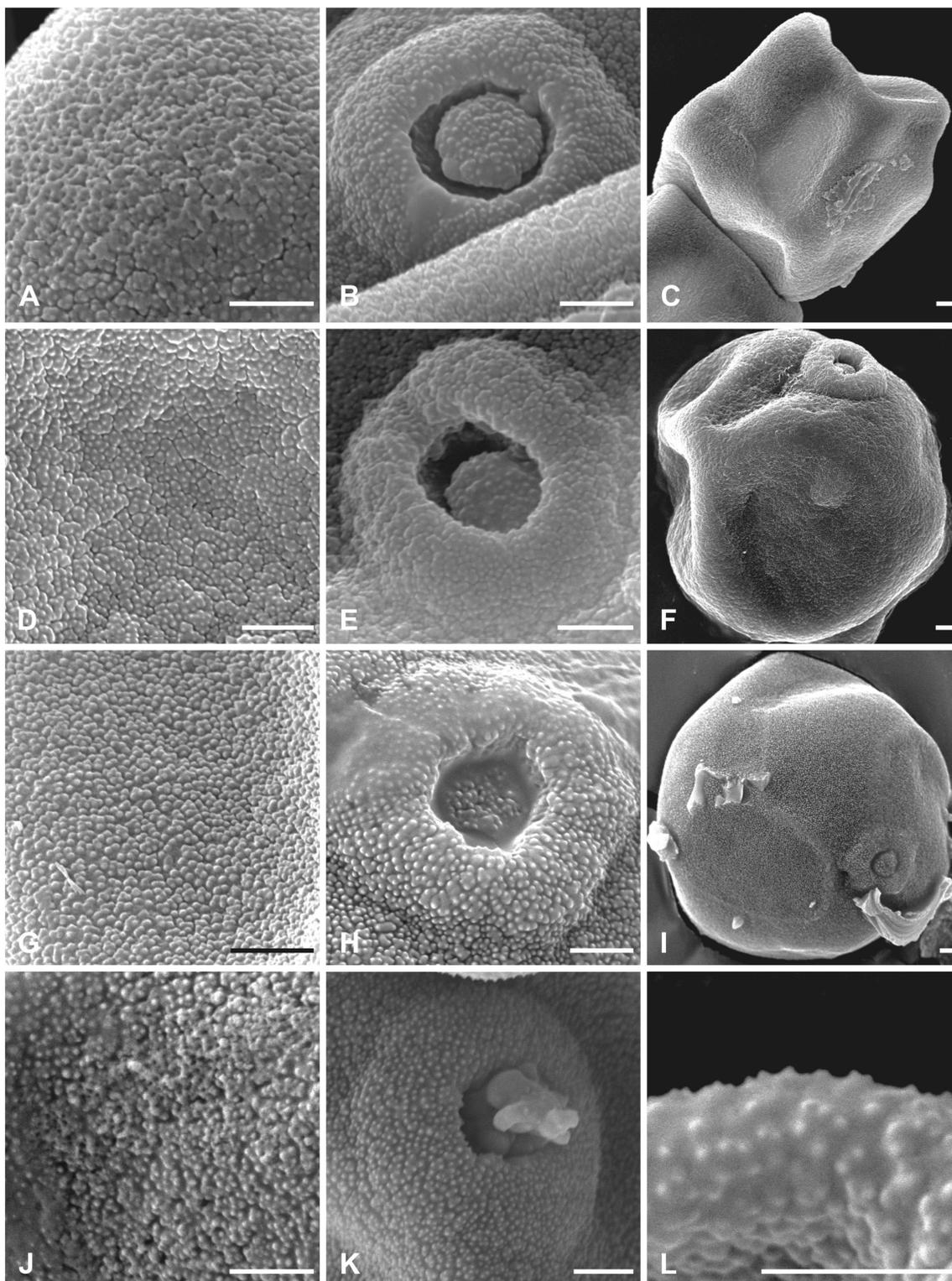


Fig. 5. Padrões da ectexina dos grãos de pólen de espécies florestais de Poaceae: Areolado-microequinado - **A-C.** *Chusquea ibiramae*. **D-F.** *Chusquea leptophylla*. **G-I.** *Chusquea oligophylla*. **J-L.** *Chusquea oxylepis*. Escala = 2 μ m.

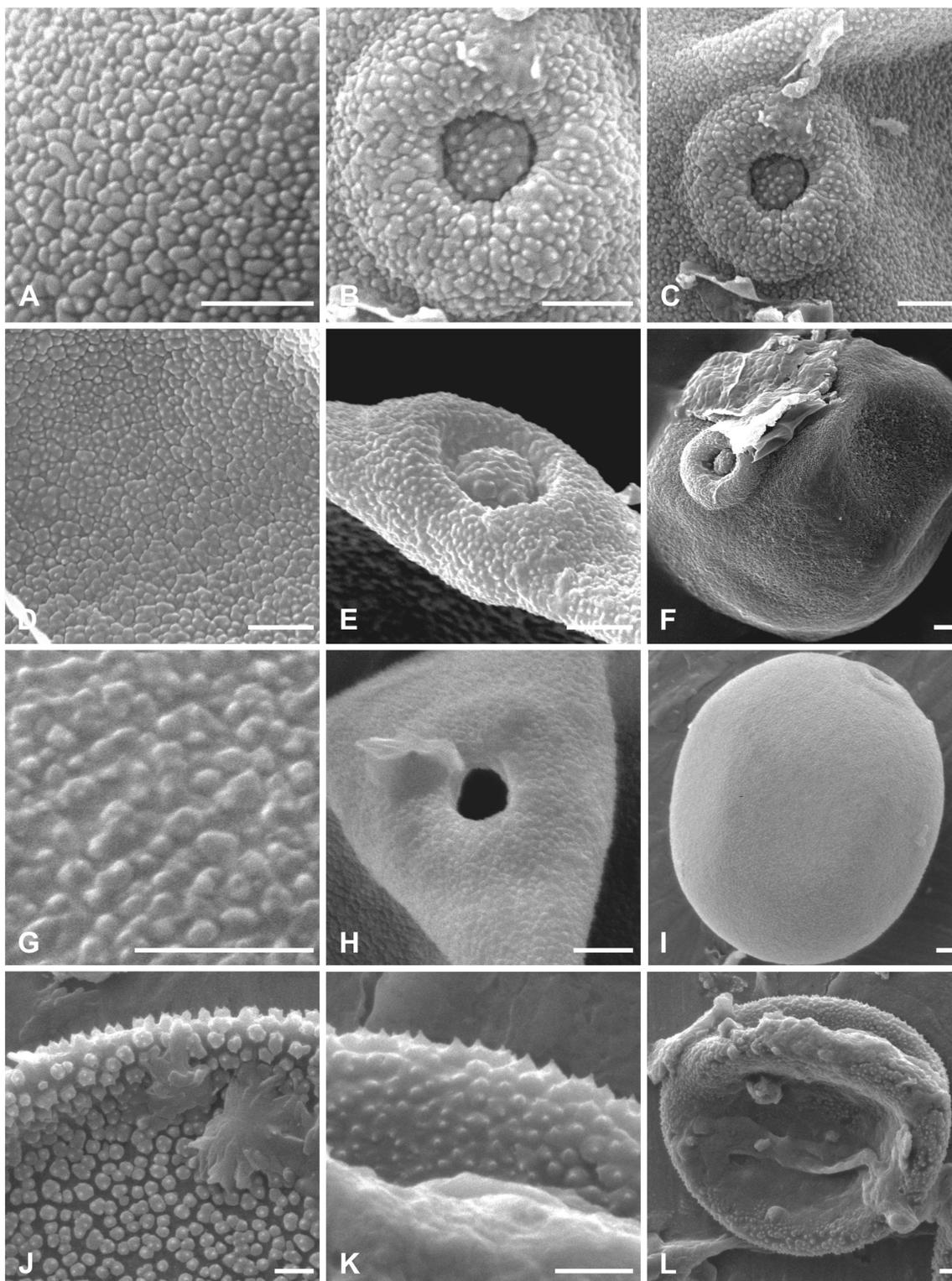


Fig. 6. Padrões da ectexina dos grãos de pólen de espécies florestais de Poaceae: Areolado-microequinado - **A-C.** *Chusquea pinifolia*. **D-F.** *Chusquea* sp. **G-I.** *Cryptochloa capillata*. **J-L.** *Eremitis* sp. Escala = 2 μ m.

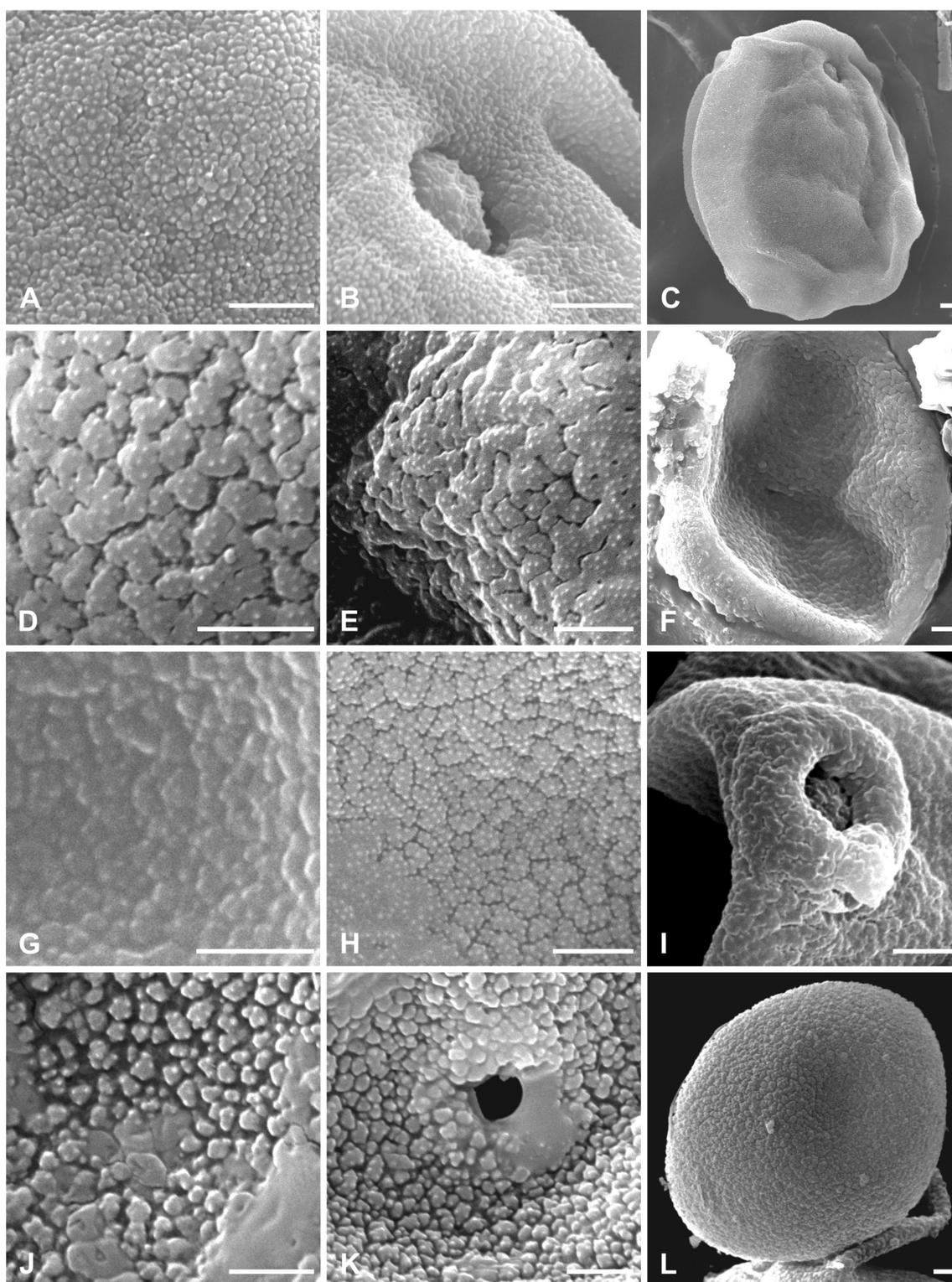


Fig. 7. Padrões da ectexina dos grãos de pólen de espécies florestais de Poaceae: Areolado-microequinado - **A-C.** *Guadua tagoara*. **D-F.** *Ichnanthus calvescens*. **G.** *Ichnanthus nemoralis*. **H-I.** *Ichnanthus palens*. **J-L.** *Ichnanthus* sp. Escala = 2 μ m.

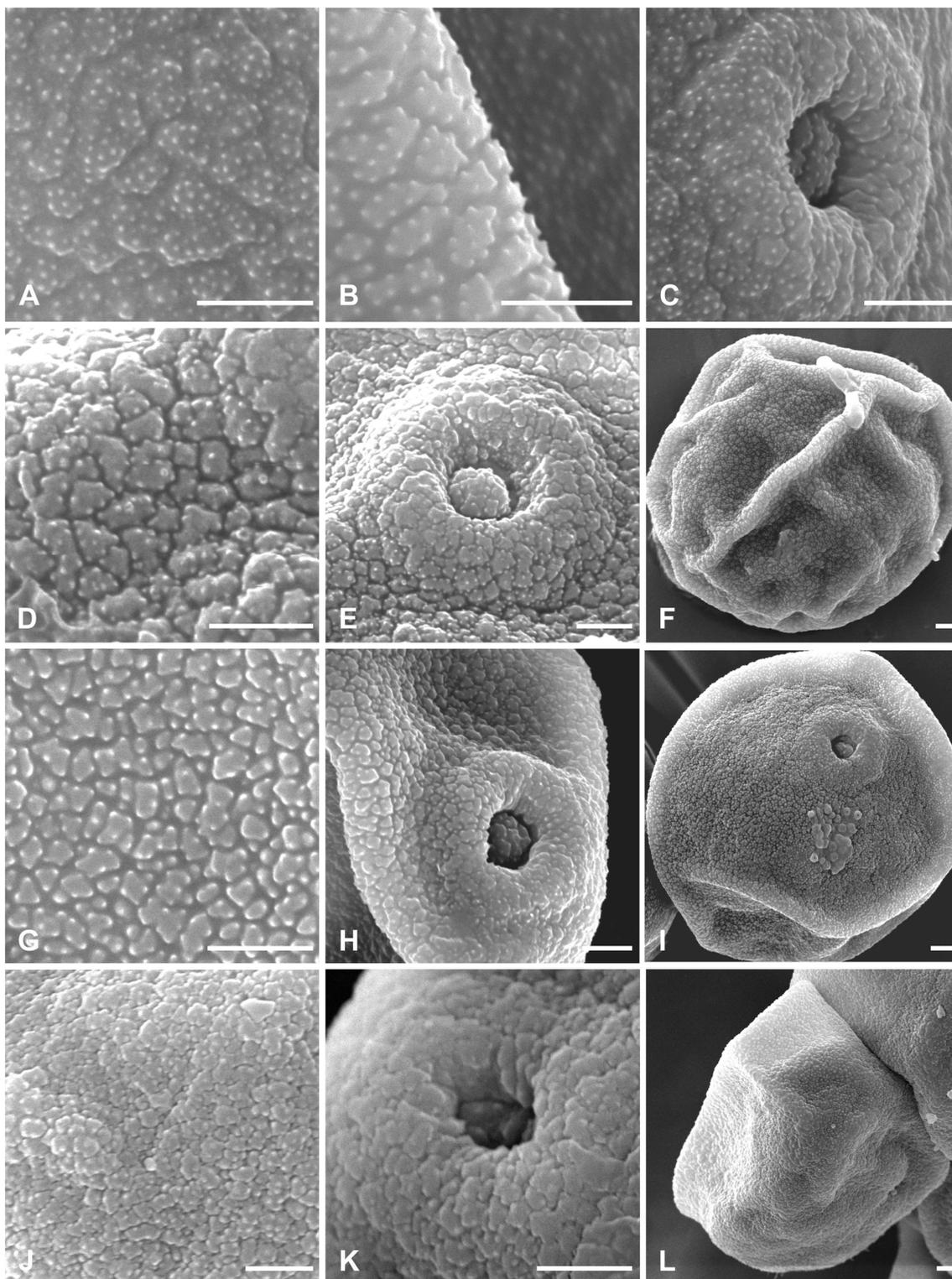


Fig. 8. Padrões da ectexina dos grãos de pólen de espécies florestais de Poaceae: Areolado-microequinado - **A-C.** *Ichnanthus tenuis*. **D-F.** *Lasiacis divaricata*. **G-I.** *Lasiacis ligulata*. **J-L.** *Lasiacis sorghoidea*. Escala = 2 μm .

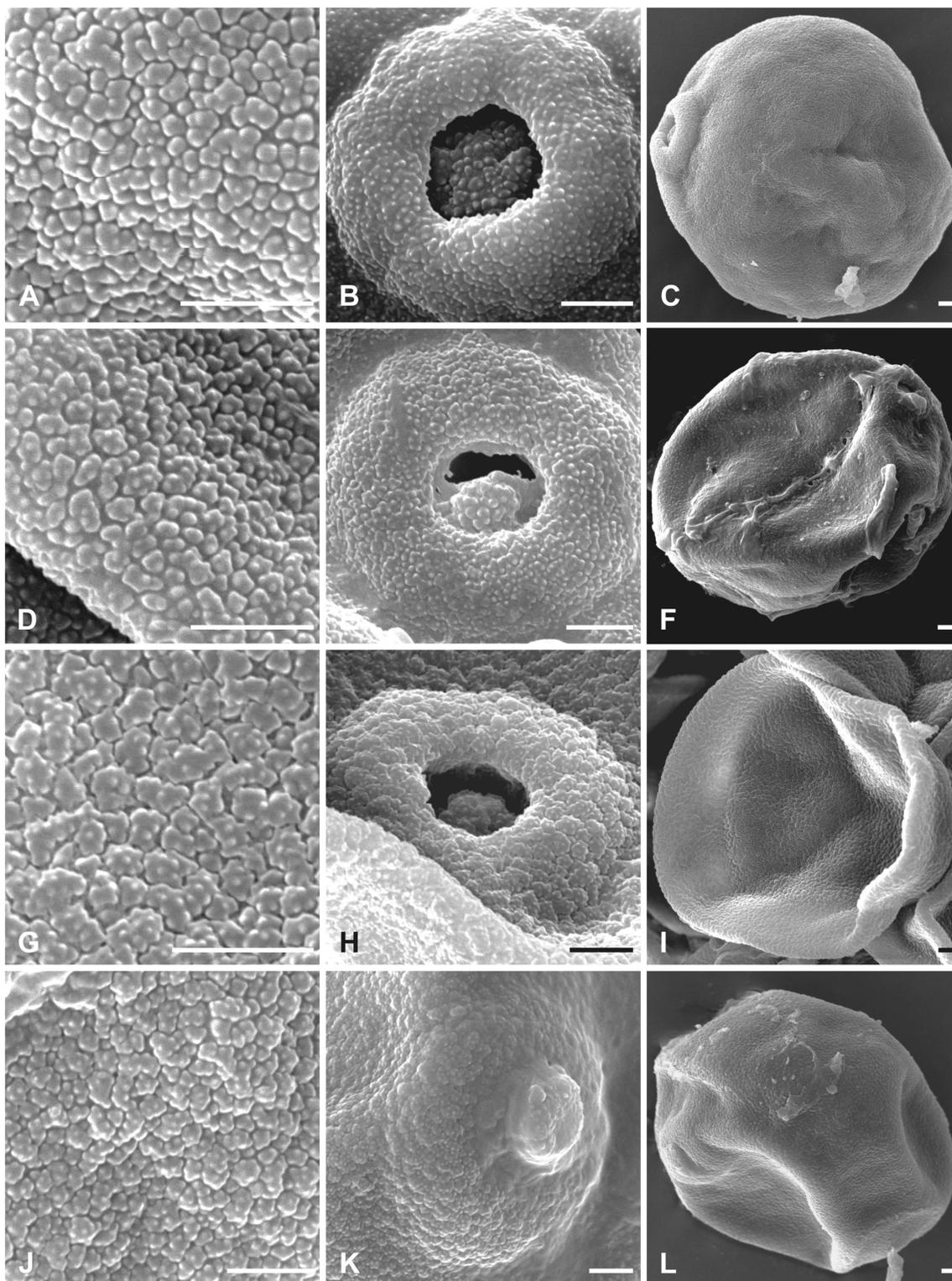


Fig. 9 Padrões da ectexina dos grãos de pólen de espécies florestais de Poaceae: Areolado-microequinado - **A-C.** *Merostachys pluriflora*. **D-F.** *Merostachys riedeliana*. **G-I.** *Merostachys sparsiflora*. **J-L.** *Merostachys ternata*. Escala = 2 μ m.

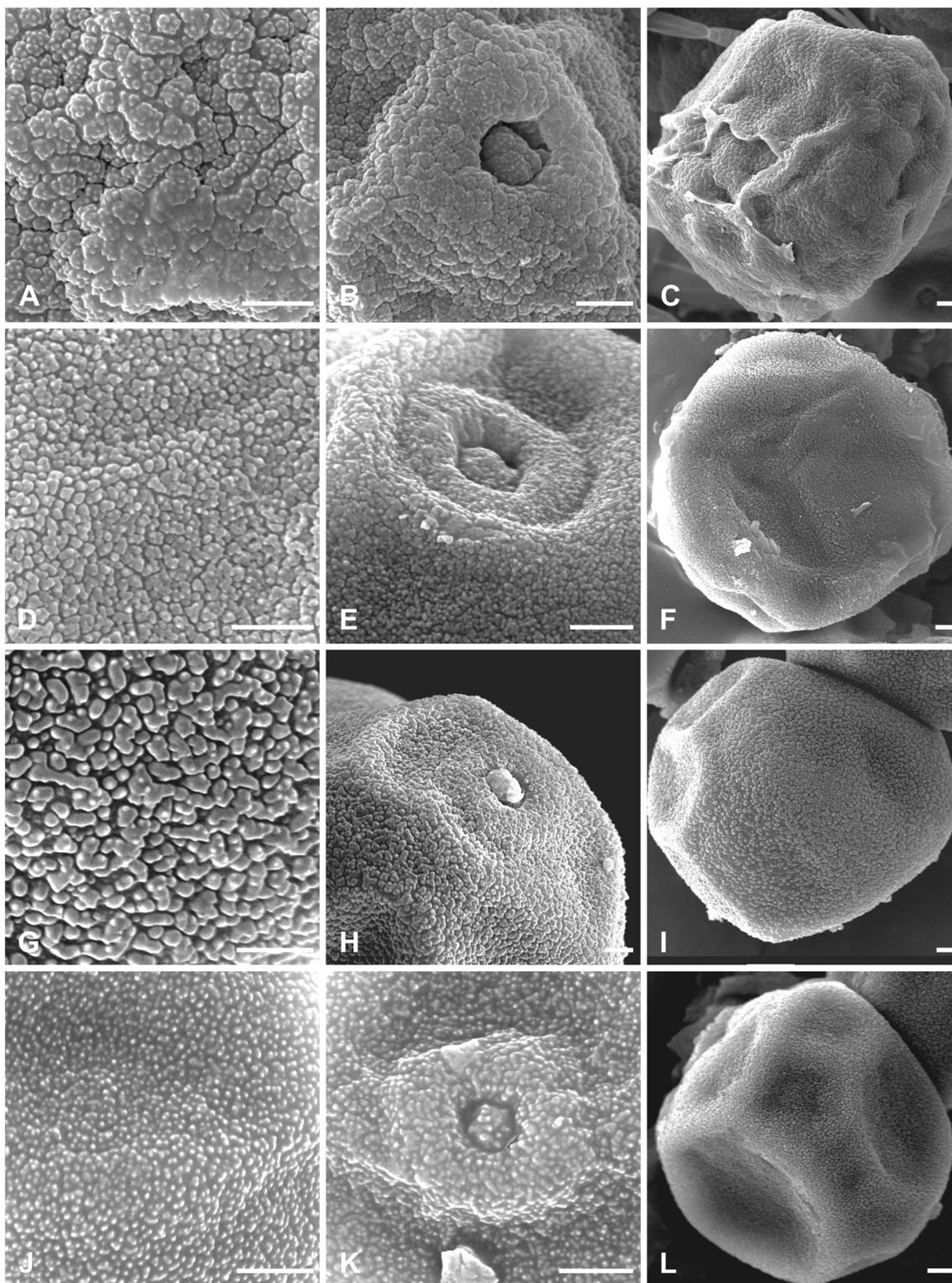


Fig. 10. Padrões da ectexina dos grãos de pólen de espécies florestais de Poaceae: Areolado-microequinado - **A-C.** *Merostachys* sp. **D-F.** *Olyra ecaudata.* **G-I.** *Olyra fasciculata.* **J-L.** *Olyra humilis.* Escala = 2 μ m.

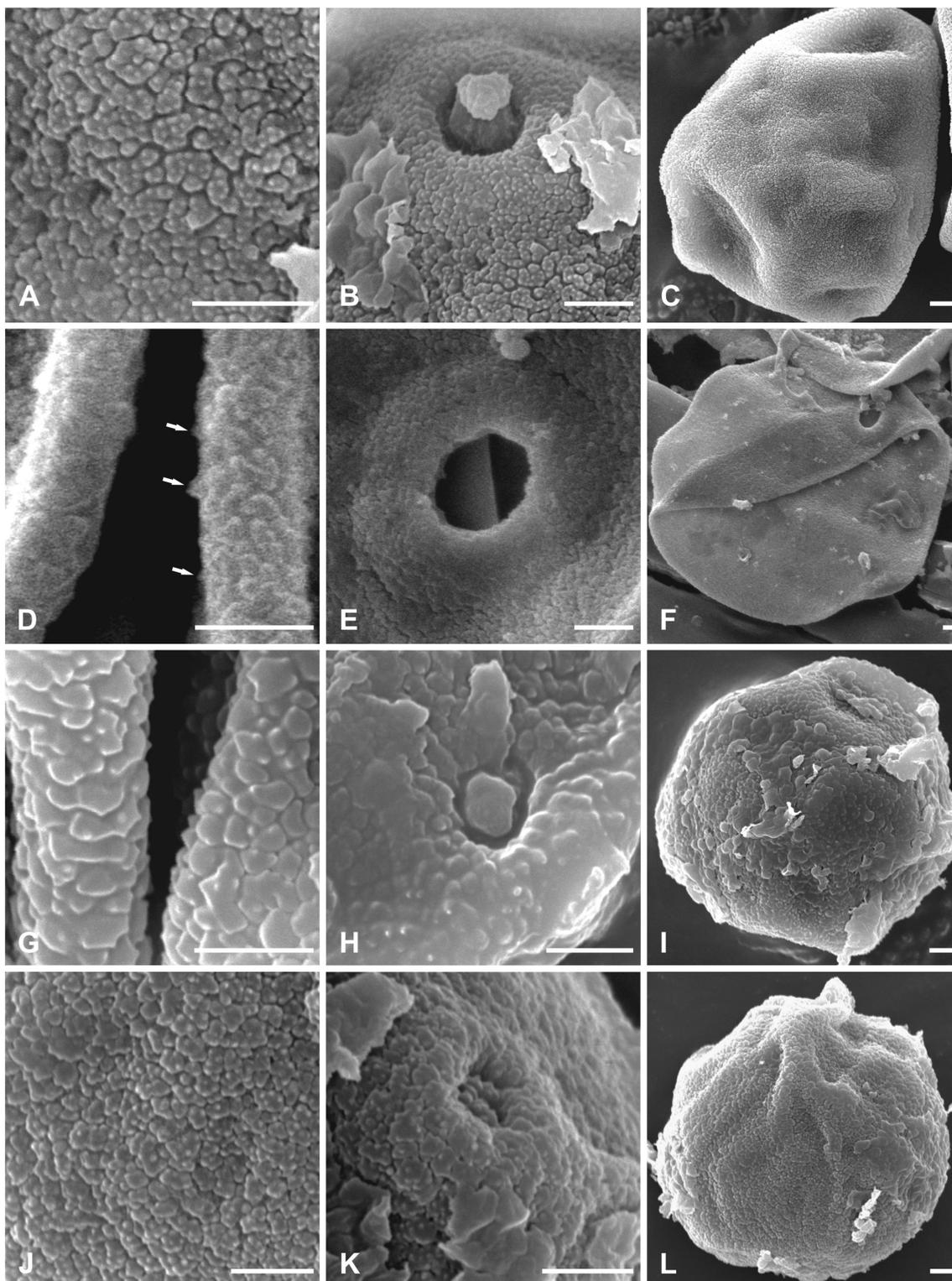


Fig. 11. Padrões da ectexina dos grãos de pólen de espécies florestais de Poaceae: Areolado-microequinado - **A-C.** *Olyra longifolia*. **D-F.** *Olyra taquara*. **G-I.** *Orthoclada laxa*. **J-L.** *Panicum pilosum*. Escala = 2 μ m. (seta indicando os microespinhos)

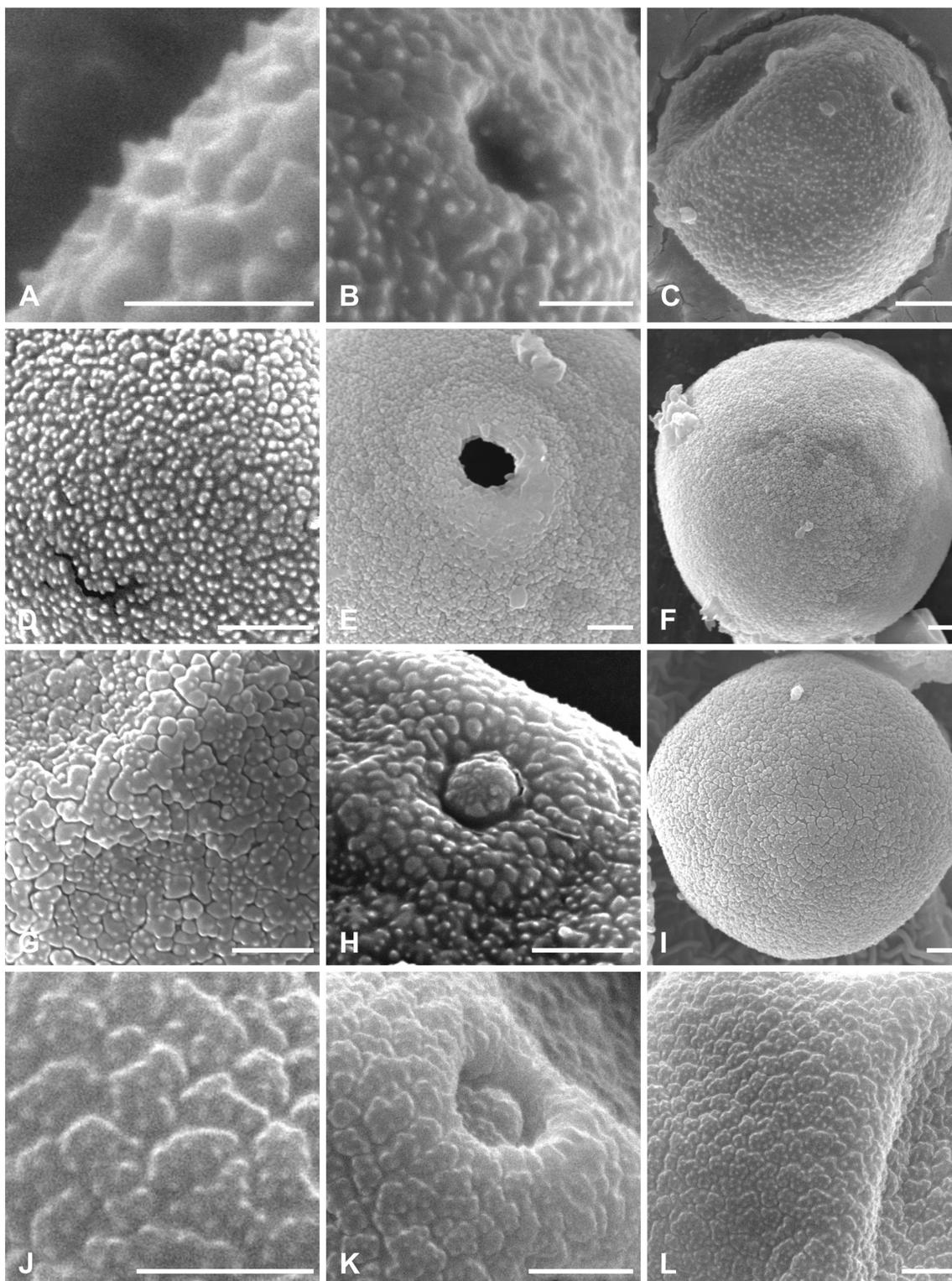


Fig. 12. Padrões da ectexina dos grãos de pólen de espécies florestais de Poaceae: Areolado-microequinado - **A-C.** *Pariana mutiflora*. **D-F.** *Paradiolyra micrantha*. **G-I.** *Paradiolyra ramosissima*. **J-L.** *Paspalum corcovadense*. Escala = 2 μm .

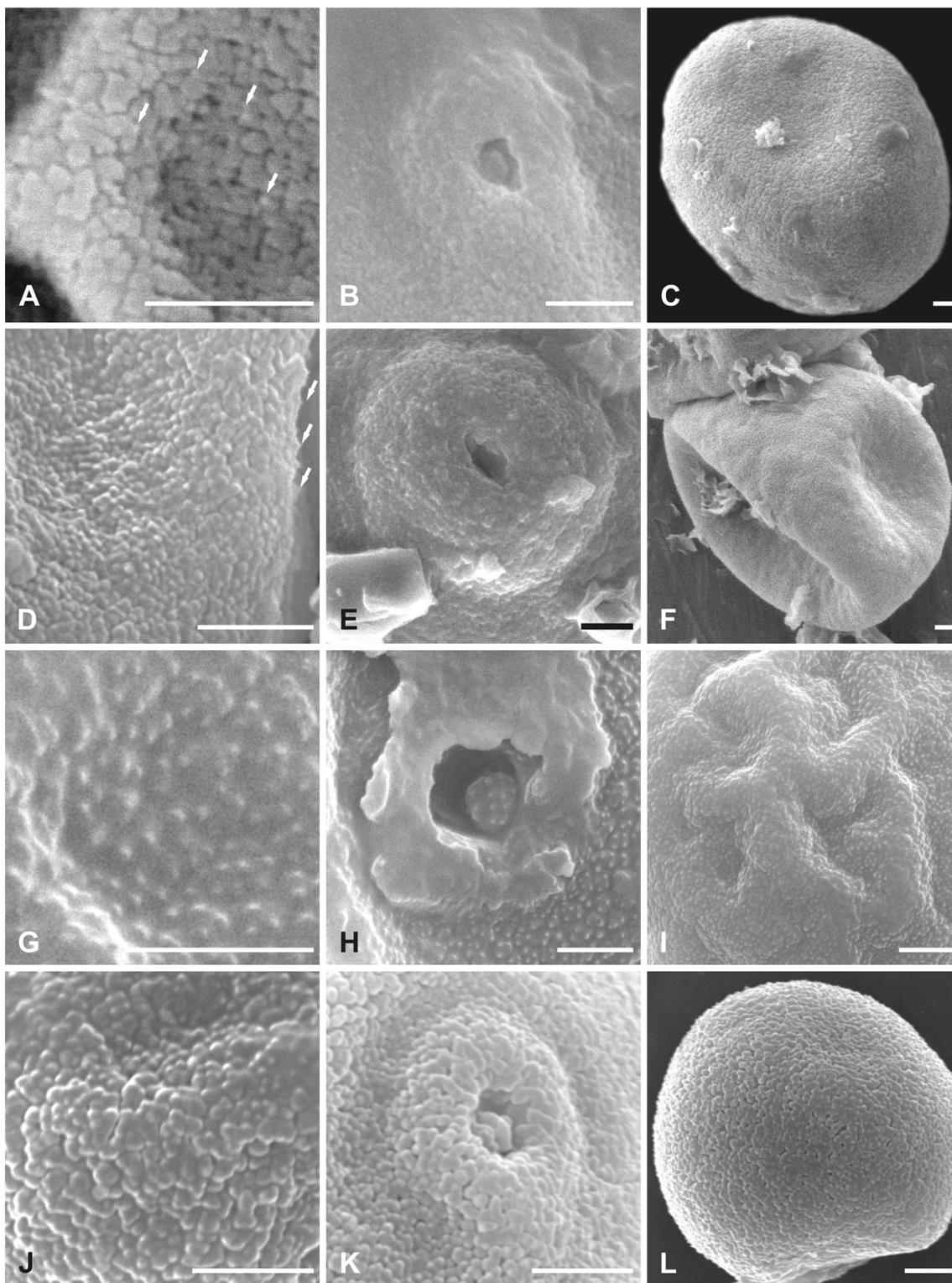


Fig. 13. Padrões da ectexina dos grãos de pólen de espécies florestais de Poaceae: Areolado-microequinado - **A-C.** *Pharus lappulaceus*. (seta indicando os microespinhos). **D-F.** *Pharus latifolius*. **G-I.** *Pseudechinolaena polystachya*. **J-L.** *Raddiella esenbeckii*. Escala = 2 μ m. (seta indicando os microespinhos)

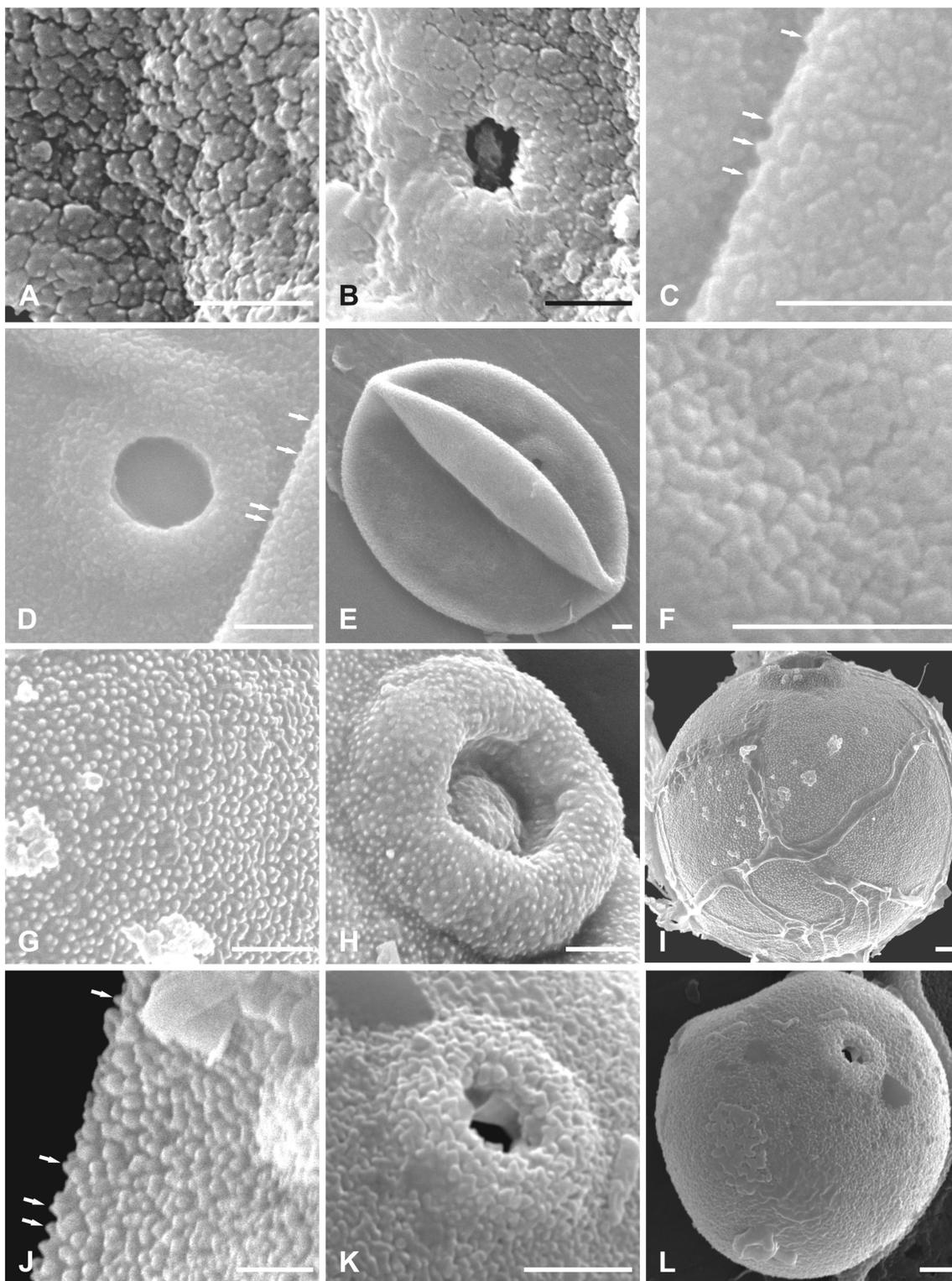


Fig. 14. Padrões da ectexina dos grãos de pólen de espécies florestais de Poaceae: Areolado-microequinado - **A-B.** *Setaria sulcata*. **C-D.** *Sucrea maculata*. **E-F.** *Sucrea monophylla*. Microequinado - **G-I.** *Aulonemia effusa*. **J-L.** *Olyra ciliatifolia*. Escala = 2 μ m. (seta indicando os microespinhos)

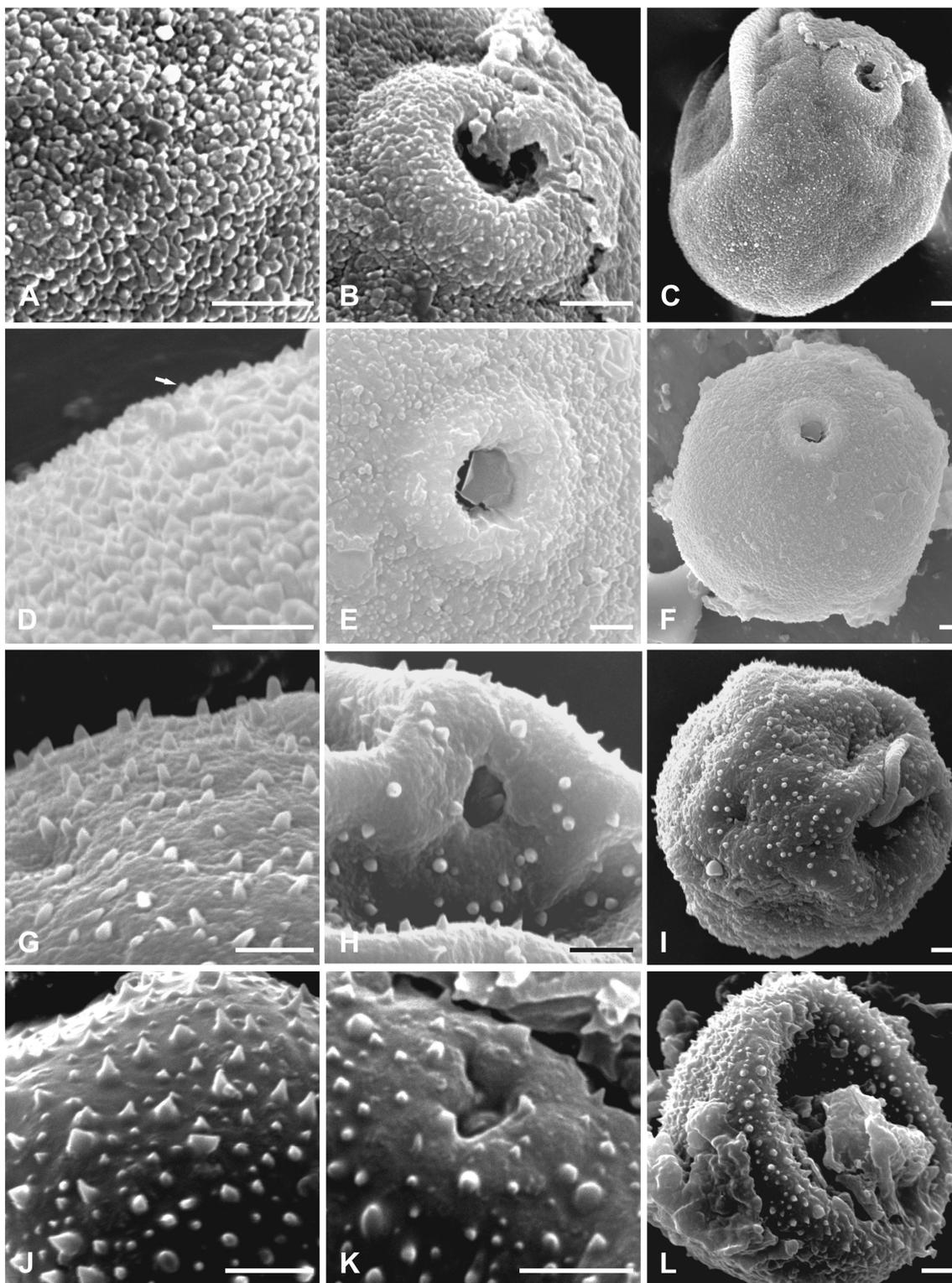


Fig. 15. Padrões da ectexina dos grãos de pólen de espécies florestais de Poaceae: Microequinado - **A-C.** *Olyra latifolia*. **D-F.** *Olyra obliquifolia*. **G-I.** *Pariana lanceolata*. **J-L.** *Piresia goeldii*. Escala = 2 μm . (seta indicando os microespinhos)

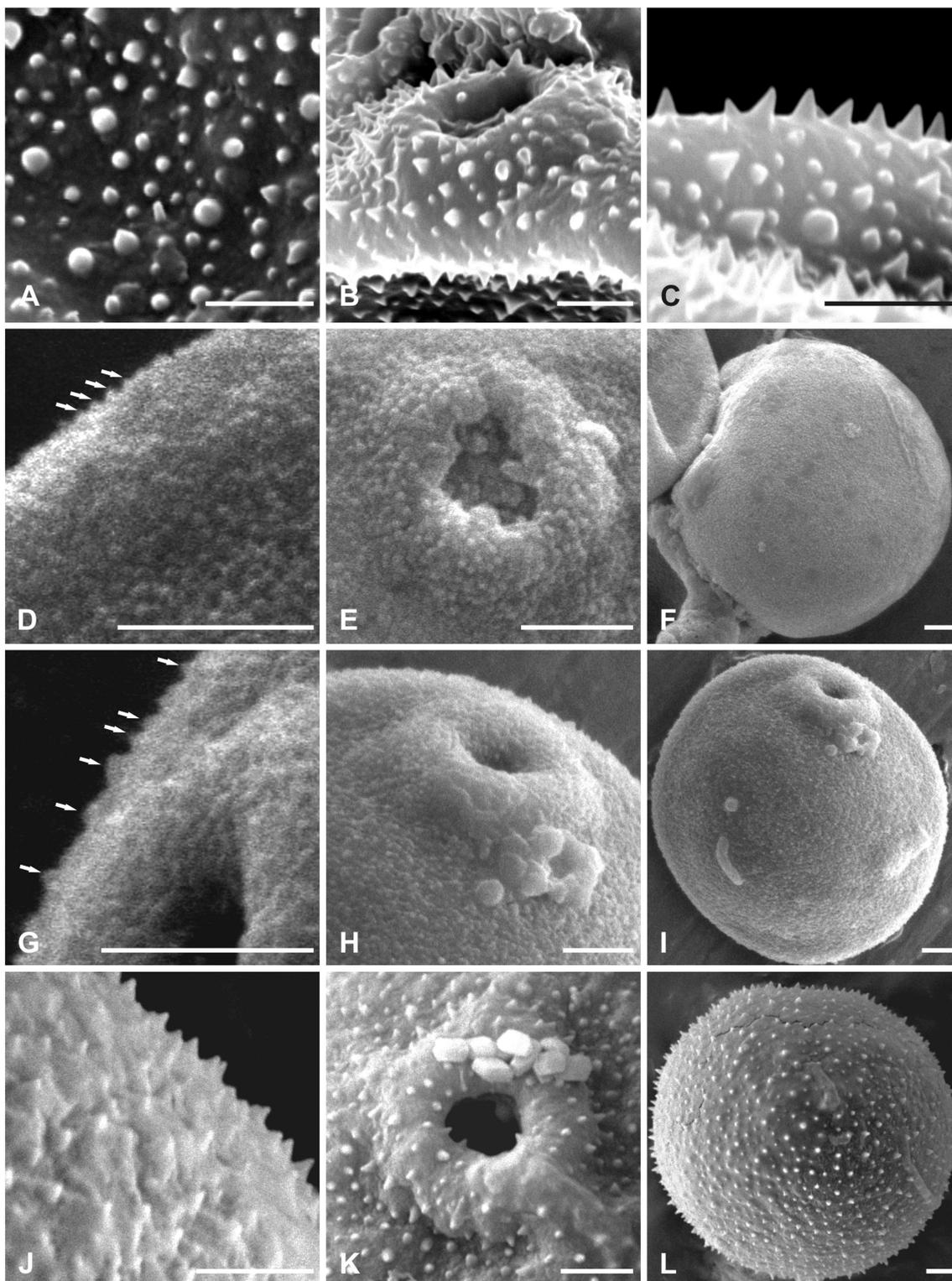


Fig. 16. Padrões da ectexina dos grãos de pólen de espécies florestais de Poaceae: Microequinado - **A-C.** *Piresia sympodica*. **D-F.** *Raddia distichophylla*. **G-I.** *Raddia guianensis*. **J-L.** *Reitzia semithii*. Escala = 2 μm . (seta indicando os microespinhos)

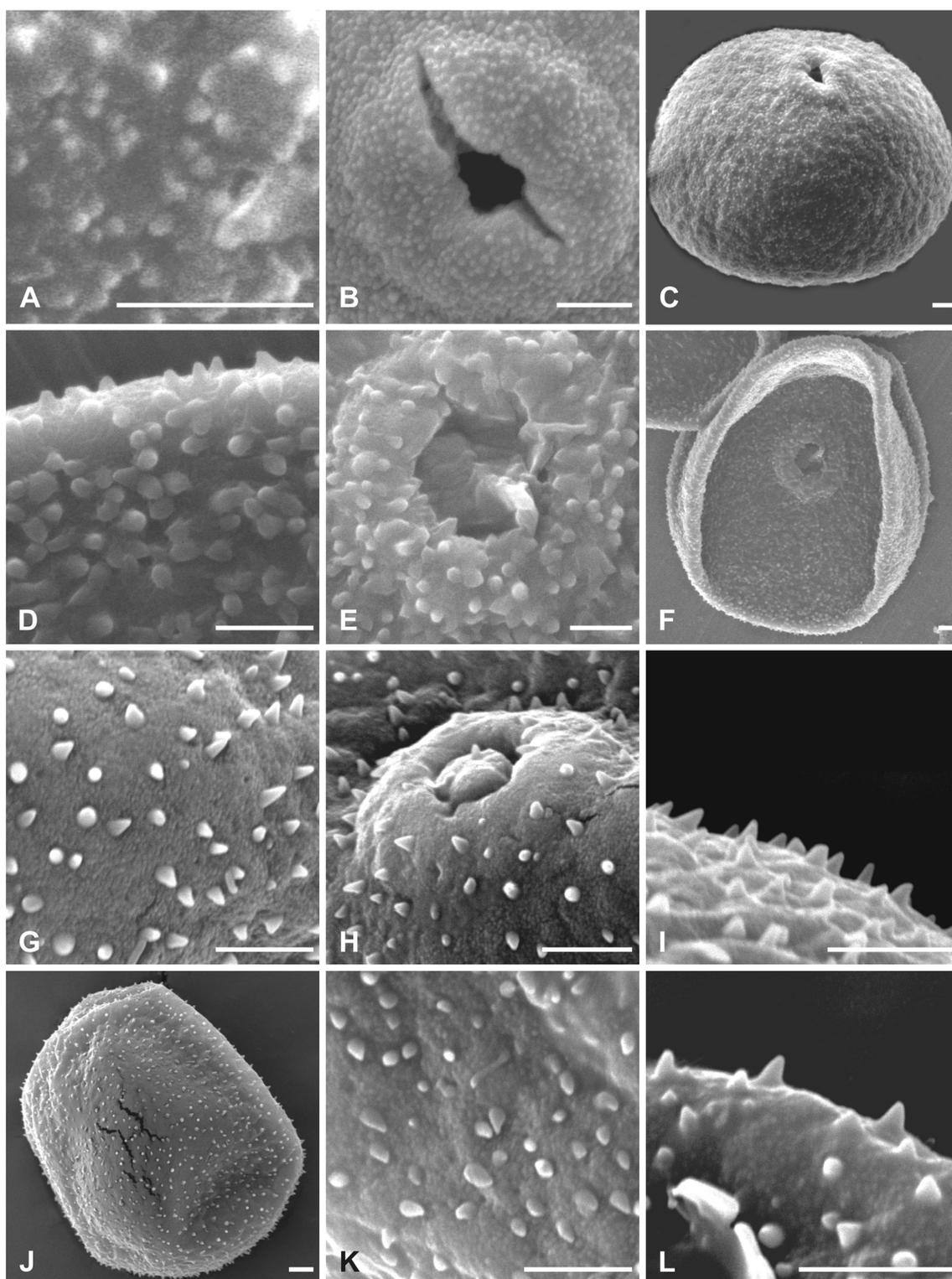


Fig. 17. Padrões da ectexina dos grãos de pólen de espécies florestais de Poaceae: Microequinado - **A-C.** *Streptochaeta spicata*. **D-F.** *Sucrea sampaiana*. Microequinado-perfurado - **G-J.** *Diandrolyra pygmaea*. **K-L.** *Diandrolyra* sp. Escala = 2 μm .

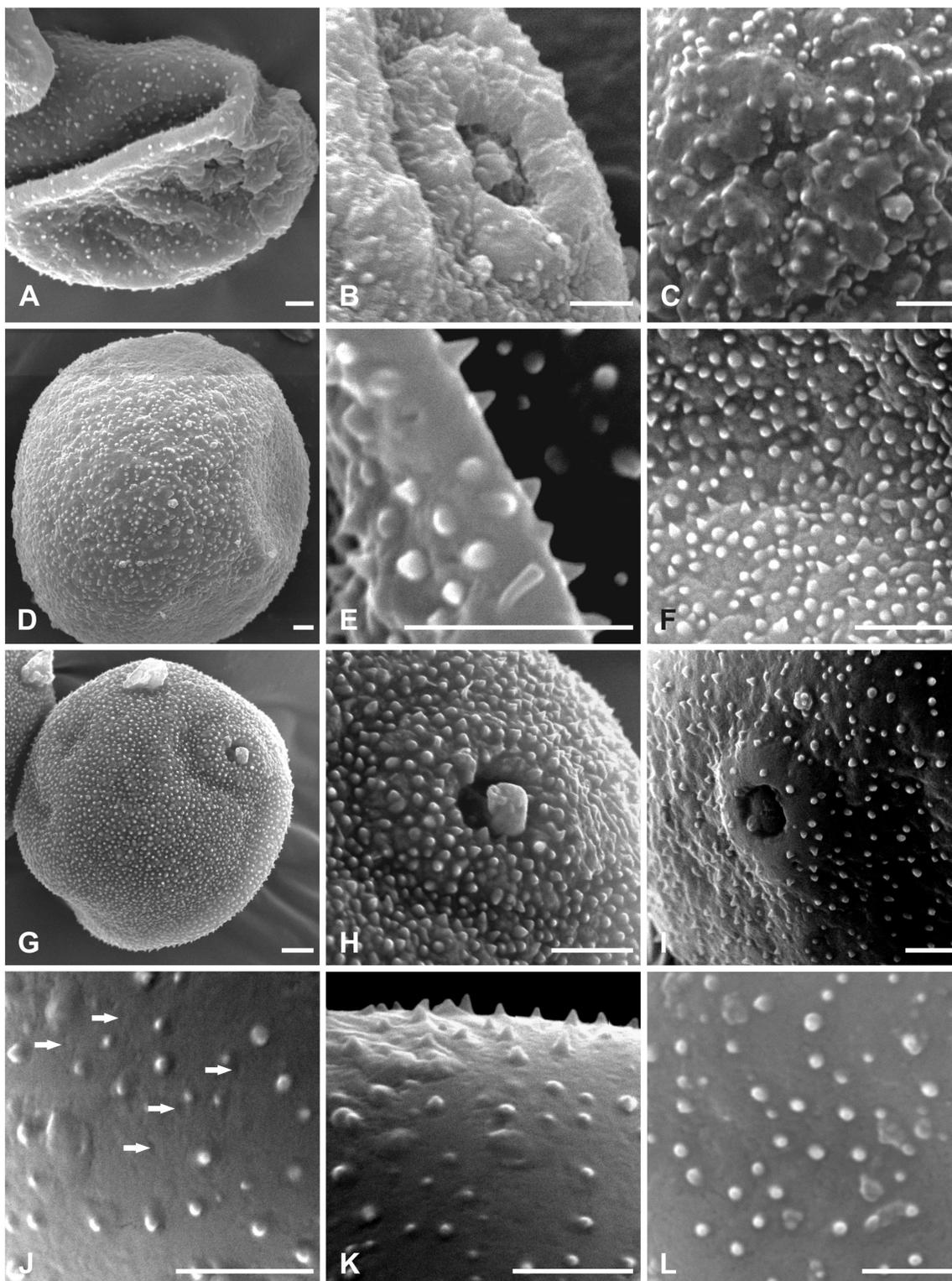


Fig. 18. Padrões da ectexina dos grãos de pólen de espécies florestais de Poaceae: Microequinado-perfurado - **A.** *Diandrolyra* sp. **B-D.** *Olyra juruana*. **E-H.** *Olyra lorentensis*. **I-K.** *Piresia bahiensis*. **L.** *Piresia hygrophila* Escala = 2 μ m. (seta indicando as perfurações)

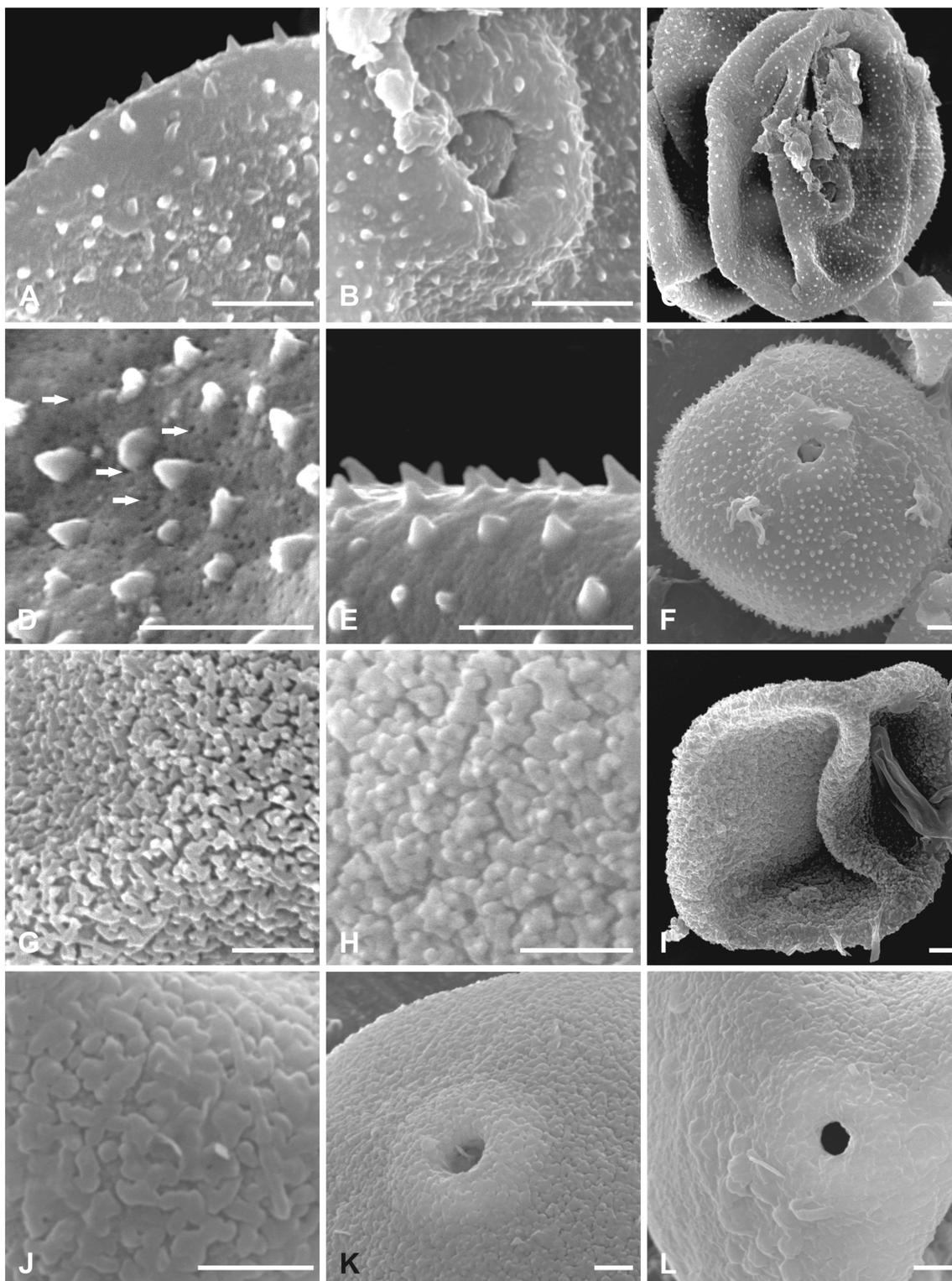


Fig. 19. Padrões da ectexina dos grãos de pólen de espécies florestais de Poaceae: Microequinado-perfurado - **A-C.** *Piresia hygrophila* **D-F.** *Piresia leptophylla*. Microrrugulado - **G-I.** *Arberella bahiensis*. **J-L.** *Olyra bahiensis*. Escala = 2 μ m. (seta indicando as perfurações)

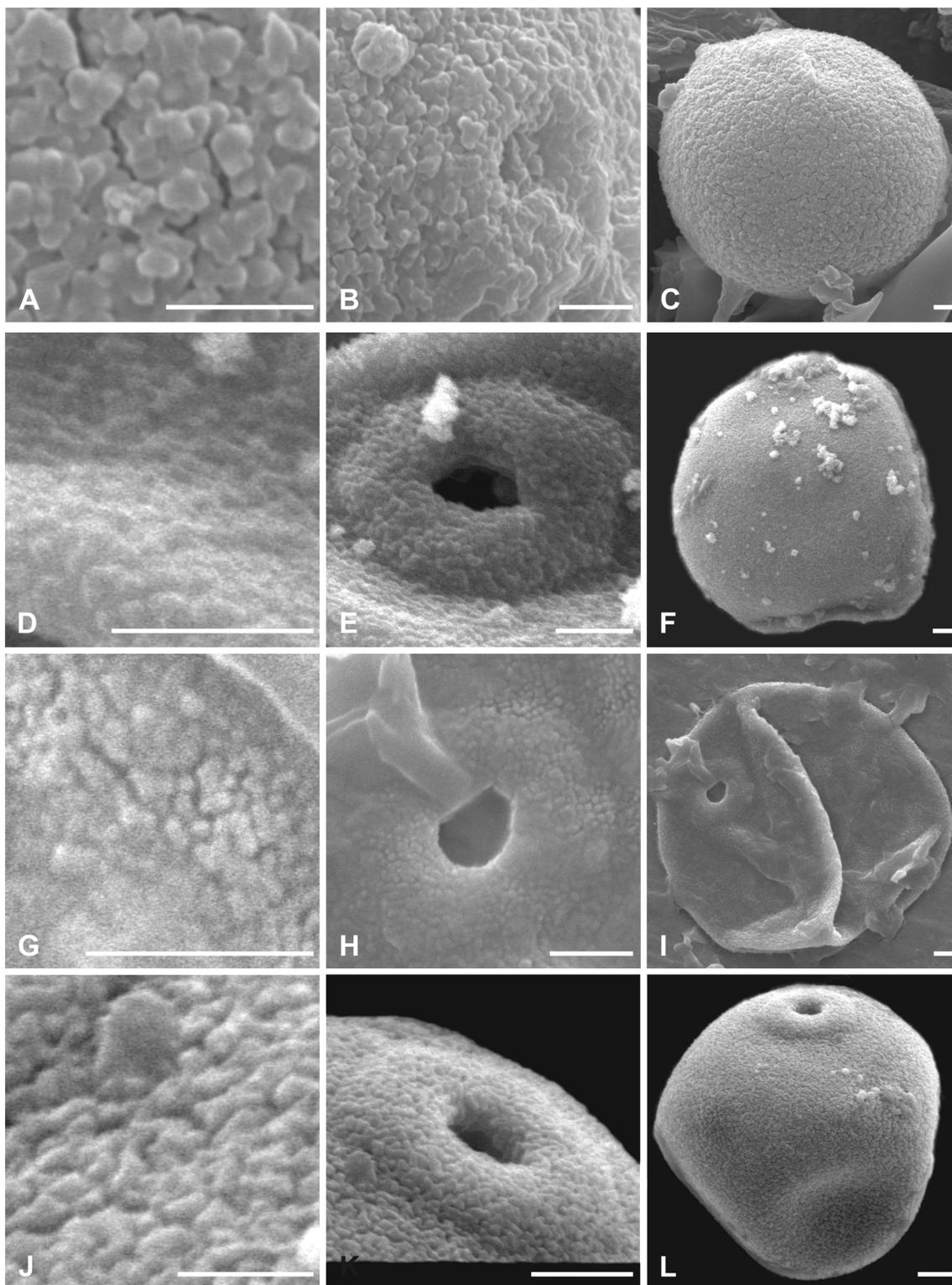


Fig. 20. Padrões da ectexina dos grãos de pólen de espécies florestais de Poaceae: Microrrugulado - **A-C.** *Olyra caudata*. Areolado - **D-F.** *Olyra glaberrima*. **G-I.** *Raddia angustifolia*. **J*-L.** *Raddia brasiliensis*. Escala = 2 μm . (*Exceto, J = 1 μm).

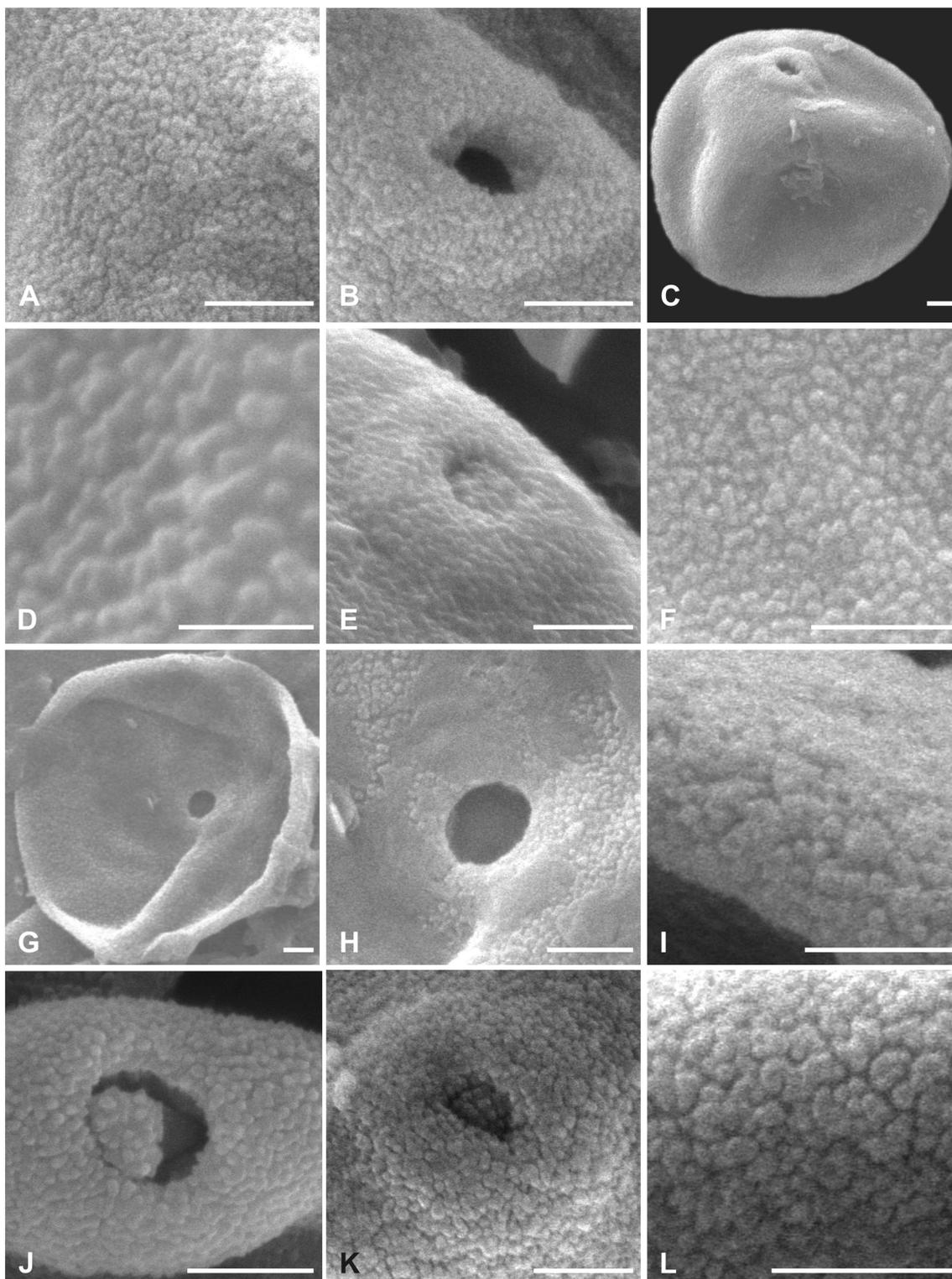


Fig. 21. Padrões da ectexina dos grãos de pólen de espécies florestais de Poaceae. Areolado. **A-C.** *Raddia lancifolia*. **D*-E.** *Raddia megaphylla*. **F-H.** *Raddia portoi*. **I-J.** *Raddia soderstromii*. **K-L.** *Raddia stolonifera*. Escala = 2 μm . (*Exceto D = 1 μm).

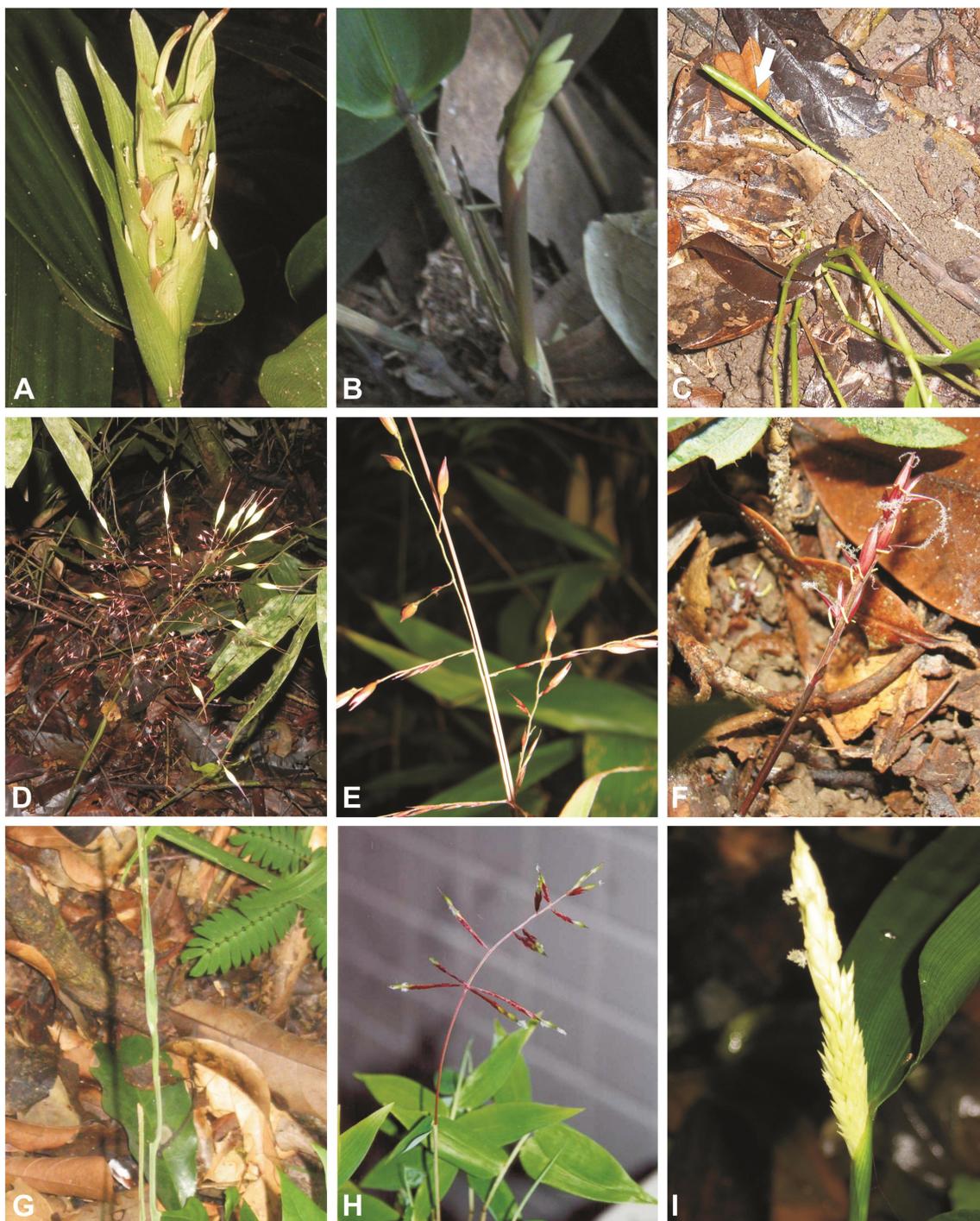


Fig. 22. Diversidade morfológica das inflorescências em espécies florestais de Poaceae. **A.** *Anomochloa marantoideae*. **B.** *Diandrolyra* sp. **C.** *Eremitis* sp. **D.** *Olyra loretensis*. **E.** *Olyra ecaudata*. **F.** *Piresia hygrophila*. **G.** *Streptochaeta spicata*. **H.** *Sucrea maculata*. **I.** *Sucrea sampaiana*.

Referências bibliográficas

- Ackerman, J.D. 2000. Abiotic pollen and pollination: ecological, functional, and evolutionary perspectives. *Plant Systematics and Evolution* 222: 167–185.
- Alves-Araújo, A.; Santos, F. A. R. & Alves, M. 2007. Caracterização palinológica de espécies de *Amaryllidaceae sensu stricto* ocorrentes no nordeste brasileiro. *Acta Botanica Brasilica* 21(4): 967-976.
- Andersen, S. T. & Bertelsen, F. 1972. Scanning electron microscope studies of pollen of cereals and other grasses. *Grana* 12: 79-86.
- Borges, R. L. B.; Giulietti, A. M. & Santos, F. A. R. 2009. Comparative pollen morphology and taxonomic considerations in *Eriocaulaceae*. *Review of Palaeobotany and Palynology* 154: 91-105.
- Bradley, D. E. 1957. The study of pollen grains surface in the electron microscope. *The New Phytologist* 57(2): 226-229.
- Campos, S.M. & Salgado-Labouriau, M.L. 1962. Pollen grains of plants the “Cerrado” – III. Grasses. *Anais da Academia Brasileira de Ciências* 34(1): 101-110.
- Carvalho, M.L.S.; Pimenta, K.M.; Dorea, M.C. & Oliveira, R.P. *Piresia palmula*: a new species of herbaceous bamboo (Poaceae, Olyreae) endemic to the Atlantic Rainforest, Southern Bahia, Brazil. *Systematic Botany*. No prelo.
- Clark, L. G. 1990. Diversity and Biogeography of Neotropical Bamboos (Poaceae: Bambusoideae). *Acta Botanica Brasilica* 4: 125-132.
- Corrêa, A. M. S.; Guimarães, M. I. T. M.; Cruz-Barros, M. A. V. & Begale, F. F. 2005. Flora polínica da Reserva do Parque Estadual das Fontes do Ipiranga (São Paulo, Brasil). *Família 176 – Poaceae (Gramineae)*. *Hoehnea* 32(2): 269-282.

- Cranwell, L.M., 1953: New Zealand pollen studies. The Monocotyledons. Bulletin of the Auckland Institute and Museum 3: 1-91.
- Erdtman, G. 1943. A introduction to pollen analysis. Chronica Botanica Company, Waltham, 239p.
- Erdtman, G. 1966. Pollen morphology and plant taxonomy – Angiosperms. Alqvist & Wiksell. Stockolm, 553p.
- Fægri, K. & Iversen, J. 1989. Textbook of pollen analysis. 4a. ed. John Wiley & Sons, Chichester. 328p.
- Faegri, K. & van der Pijl, L. 1979. The principles of pollination ecology. 3rd. ed. Pergamon Press, Oxford, 248p.
- Ferguson, I. K & Skvarla, J. J. 1982. Pollen morphology in relation to pollinators in Papilionoideae (Leguminosae). Botanical Journal of the Linnean Society 84:183-193.
- Ferguson, I. K. & Pearce, K. J. 1986. Observation on the pollen morphology of the genus *Bauhinia* L. (Leguminosae: Caesalpinioideae) in the neotropics. *In*: Blackmore, S. & Ferguson, I. K. Pollen and Spores: form and function. Academic Press, London, Pp.: 283-296.
- Friedman, J. & Harder, L.D. 2004. Inflorescence architecture and wind pollination in six grass species. Functional Ecology 18: 851-860.
- GPWG (Grass Phylogeny Working Group). 2001. Phylogeny and subfamilial classification of the grasses (Poaceae). Annals of the Missouri Botanical Garden 88: 373-457.
- Grant, C.A. 1972. A scanning electron microscope survey of some Maydeae pollen. Grana 12: 177-184.
- Grayum M. H. 1986. Correlations between pollination biology and pollen

- morphology in the Araceae, with some implications for angiosperm evolution. *In*: Blackmore, S. & Ferguson, I. K. Pollen and Spores: form and function. Academic Press, London, Pp.: 313-327.
- Grayum, M. H. 1992. Comparative external pollen ultrastructure of the Araceae and putatively related taxa. Monographs in Systematic Botany of the Missouri Botanical Garden 43: 1-167.
- Hesse, M; Halbritter, H.; Zetter, R.; Weber, M.; Buchner, R.; Frosch-Radivo, A. & Ulrich, S. 2009. Pollen terminology: an illustrated handbook. Springer-Verlag, Wien, 268p.
- Holmgren, P. K. & Holmgren, N. H. 1998. Index Herbariorum. New York Botanical Garden, New York. <http://sciweb.nybg.org/science2/IndexHerbariorum.asp>. Acesso: 15.ago.2011.
- Judziewicz, E. J. L.; Clark, L. G.; Londoño, X. & Stern, M. J. 1999. American Bamboos. Smithsonian Institution Press, Washington, 392p.
- Linder HP: Pollen morphology and wind pollination in Angiosperms. 2000 *In*: Harley, M. M.; Morton, C. M. & Blackmore, S. Pollen and Spores: Morphology and Biology. Royal Botanic Gardens, Kew, Pp.: 73-88.
- Linder, H.P. 1998. Morphology and the evolution of wind pollination. *In*: Owens, S.J. & Rudall, P.J. Reproductive Biology. Royal Botanic Gardens, Kew, Pp. 123–135.
- Longhi, M. M. & Kozuka, Y. 1994. Polen de gramineas y sus aspectos botánicos, taxonómicos y ecológicos. *Revista de Biología Tropical* 42(1): 21-39.
- Longhi-Wagner, H. M. & Oliveira, R.P. 2011. Poaceae. *In*: Milliken, W., Klitgaard, B. & Baracat, A. Neotropikey - Interactive key and information

- resources for flowering plants of the Neotropics. www.kew.org/neotropikey
Acesso: 28.ago.2011.
- Longhi-Wagner, H.M.; Bittrich, V.; Wanderley, M.G.L. & Shepherd, G.J. 2001. Introdução. *In*: Wanderley, M.G.; Shepherd, G.J. & Giulietti, A.M. Flora fanerogâmica do estado de São Paulo. vol. 1, Editora Hucitec, São Paulo, Pp.17-21.
- Lorscheitter, M.L. 2006. Contribuição da Palinologia aos estudos filogenéticos das Angiospermas. *In*: Mariath, J.E.A. & Santos, R.P. Os avanços da Botânica no início do século XXI: morfologia, taxonomia, ecologia e genética. Sociedade Botânica do Brasil, Porto Alegre, Pp.: 43-48.
- Melhem, T. S.; Cruz, M.A. V.; Makino, H. & Cristovam, M. A. 1983. Grãos de pólen de plantas alergógenas: Gramineae. *Hoehnea* 10: 9-32.
- Moore P. D., Webb J. A., Collinson M. (1991) *Pollen analysis*. Blackwell, London. 216p.
- Moreira, B. A.; Cruz-Barros, M. A. V. & Wanderley, M. G. L. 2005. Morfologia polínica de algumas espécies dos gêneros *Neoregelia* L.B. Sm. e *Nidularium* Lem. (Bromeliaceae) do estado de São Paulo, Brasil. *Acta Botanica Brasilica* 19(1): 61-70.
- Mori, S.A.; Silva, L.A.M.; Lisboa, G. & Coradin, L. 1989. Manual de manejo do herbário fanerogâmico. 2 ed. Centro de Pesquisas do Cacau, Ilhéus, 97p.
- Niklas, K.J. 1987. Pollen capture and wind- induced movement of compact and diffuse grass panicles: implications for pollination efficiency. *American Journal of Botany* 74: 74–89.
- Nowicke, J. W. & Skvarla, J. J. 1979. Pollen morphology: the potential influence in higher-order systematic. *Annals Missouri Botanical Garden* 66: 633-700

- Oliveira, R.P. & Clark, L.G. 2009. A tiny new Brazilian species of *Diandrolyra* (Poaceae: Bambusoideae: Olyreae), with notes on Systematics of this genus. *Novon* 19: 209-214.
- Oliveira, R.P. 2006. Estudos taxonômicos, filogenéticos e biosistemáticos em *Raddia* Bertol. (Poaceae: Bambusoideae: Olyreae). Tese de doutorado. Universidade Estadual de Feira de Santana, Bahia.
- Oliveira, R.P., Longhi-Wagner, H.M. & Jardim, J.G. 2011. Diversidade e conservação de bambus herbáceos (Poaceae: Bambusoideae: Olyreae) da Mata Atlântica, Brasil. *Anais do Seminário Nacional de Bambu, Brasília, 2006*, Pp.: 62-66.
- Oliveira, R.P.; Longhi-Wagner, H.M.; Filgueiras, T.S.; Mota, A.C. & Viana, P.L. 2009. Poaceae *In*: Giuliatti, A. M.; Queiroz, L. P.; Rapini, A. & Silva, J. M. C. (Eds.). *Catálogo de espécies de plantas raras no Brasil. Conservação Internacional do Brasil e Universidade Estadual de Feira de Santana*.
- Page, J.S. 1978. A scanning electron microscope survey of grass pollen. *Kew Bulletin* 32: 313-319.
- Perveen, A. 2006. A contribution to the pollen morphology of family Gramineae. *World Applied Sciences Journal* 1 (2): 60-65.
- Punt, W; Hoen, P. P.; Blackmore, S.; Nilsson, S. & Le Thomas, A. 2007. Glossary of pollen and spore terminology. *Review of Palaeobotany and Palynology* 143: 1–81
- Purkinje J. 1830. *De cellulis antherarum fibrosis nec non de granorum pollinarium formis commentatio phytotomica. Accedunt Tabulae Lithographicae XVIII. Vratislaviae*.

- Ramos, C. O. C.; Borba, E. L. & Funch, L. S. 2005. Pollination in brazilian *Syngonanthus* (Eriocaulaceae) species: evidence for entomophily inseeded of anemophily. *Annals of Botany* 96: 387-397.
- Rowley, J. R. 1960. The exine structure of cereal and wild type grass pollen. *Grana* 2: 9-16.
- Saba, M. D. 2007. Morfologia polínica de Malvaceae: implicações taxonômica e filogenéticas. Tese de doutorado. Universidade Estadual de Feira de Santana, Bahia.
- Sajo, M. G.; Longhi-Wagner, H. M. & Rudall, P. J. 2008. Reproductive morphology of the early-divergent grass *Streptochoeta* and its bearing on the homologies of the grass spikelet. *Plant Systematics and Evolution* 275: 245–255.
- Salgado-Labouriau, M. L. & Rinaldi, M. 1990. Palynology of Gramineae of the Venezuelan Mountains. *Grana* 29: 119-128.
- Salgado-Labouriau, M. L.; Nilsson, S. & Rinaldi, M. 1993. Exine sculpture in *Pariana* pollen (Gramineae). *Grana* 32: 243-249.
- Sánchez-Ken, J. G. & Clark, L.G. 2010. Phylogeny and a new tribal classification of the Panicoideae s.l. (Poaceae) based on plastid and nuclear sequence data and structural data. *American Journal of Botany* 97(10): 1732–1748.
- Santos, F. A. R.; Sano, P. T. & Giulietti, A. M. 2000. Pollen morphology of brazilian species of *Paepalanthus* Mart. *Taxon* 53(1): 216-218.
- Soderstrom, T. R.; Judziewicz, E. J. L.; Clark, L. G. 1988. Distribution patterns in Neotropical bamboos". *In: Proceedings of the Neotropical Biotic*

- Distribution Pattern Workshop. Academia Brasileira de Ciências, Rio de Janeiro, 1988. Pp.: 120-156.
- Soderstrom, T.R. & Calderón, C.E. 1971. Insect pollination in tropical rain forest grasses. *Biotropica* 3: 1-16.
- Soderstrom, T. R. & Calderón, C.E. 1974. Primitive forest grasses and evolution of the Bambusoideae. *Biotropica* 6(3): 141-153.
- Souza, F. C.; Mendonça, C. B. F. & Gonçalves-Esteves, V. L. 2004. Estudo polínico de espécies de Pticairnioideae e Tillandsioideae (Bromeliaceae Juss.) ocorrentes na restinga de Carapebus, estado do Rio de Janeiro. *Arquivos do Museu Nacional* 62(1): 15-23.
- Stroo, A. 2000. Pollen morphological evolution in bat pollinated plants. *Plant Systematics and Evolution* 222:225-242.
- Tanaka, N; Uehara, K. & Murata J. 2004. Correlation between pollen morphology and pollination mechanisms in the Hydrocharitaceae. *Journal of Plant Research* 117:265-276.
- Thanikaimoni, G. 1986. Pollen apertures: form and function. *In*: Blackmore, S. & Ferguson, I. K. *Pollen and Spores: form and function*. Academic Press, London. Pp.: 119-133.
- Van der Ham, R. W. J. M.; Hettterscheid, W. L. A.; Van Heuven, B. J. & Star, W. 2000. Exine architecture in echinate pollen of *Amorphophallus* (Araceae) in relation to taxonomy. – *In*: Harley, M.M.; Morton, C.M. & Blackmore, S. *Pollen and spores: morphology and biology*. Royal Botanic Gardens, Kew, Pp.: 241–248.
- Viana, P.L. 2010. O gênero *Aulonemia* Goudot (Poaceae: Bambusoideae) no Brasil. Tese de doutorado. Universidade Federal de Minas Gerais, Brasil.

Walker, J. W. & Walker, A. G. 1981. Comparative pollen morphology of the Madagascan genera of Myristicaceae (*Maulotchia*, *Brochoneura*, and *Haematodendron*). Grana 20: 1-17.

Watson, L. & Bell, E.M. 1975. A surface-structural survey of some taxonomically diverse grass pollens. Australian Journal of Botany 23: 981-990.

Wodehouse, R.P. 1935. Pollen grains. McGraw-Hill Book Co., New York, 547p.

CAPÍTULO 2

ATUAÇÃO DE FATORES ABIÓTICOS E BIÓTICOS NA FENOLOGIA REPRODUTIVA DE ESPÉCIES DE POACEAE SIMPÁTRICAS NA MATA ATLÂNTICA, BRASIL*



*Artigo a ser submetido para publicação na *Annals of Botany*.

RESUMO. Estudos fenológicos nas várias formações associadas à Mata Atlântica do Brasil têm abordado principalmente o estrato arbóreo-arbustivo, sendo escassos os que envolvem espécies ocorrentes em seu estrato herbáceo, como os representantes da família Poaceae. Esta é considerada uma das dez famílias de angiospermas de maior riqueza nesse bioma, com muitas espécies endêmicas. Foi avaliada a fenologia reprodutiva em oito espécies simpátricas no sul da Bahia, especialmente de bambus herbáceos, visando verificar se existe relação entre a heterogeneidade de micro-habitats na mesma localidade com padrões fenológicos de floração e frutificação; quais as variáveis ambientais e em que momento são mais correlacionadas a esses eventos, e ainda se estratégias fenológicas reprodutivas diferem entre níveis de abundância e padrões de distribuição das espécies. Além disso, foi avaliado se as fenofases são influenciadas por caracteres ecomorfológicos de inflorescências, flores e frutos relacionados aos seus prováveis modos de polinização e dispersão. Foram encontradas correlações significativas principalmente com fotoperíodo e insolação, e ainda, que houve variação no comportamento fenológico das espécies de acordo com diferenças entre micro-habitats ocupados, presença de visitantes florais, herbivoria e o modo de dispersão dos frutos.

Palavras-chave: bambus herbáceos, padrões fenológicos, micro-habitats

ABSTRACT. Phenological studies in different formations allied to the Brazilian Atlantic Forest mainly referred to the woody life forms, and there are few of that involve herbaceous life forms, such as representatives of Poaceae. This family is considered one of the richest Angiosperm families in this biome, with many endemic species. In this paper, the reproductive phenology of eight sympatric species in Southern Bahia, especially herbaceous bamboos, was evaluated in order to verify whether a relationship between micro-habitats heterogeneity in a same location with phenological patterns of flowering and fruiting. Moreover, it was observed the environmental variables, in what moment they are more correlated to the events cited, and if the phenological reproductive strategies differ between abundance levels and distribution patterns of species. It was also analyzed if the phenophases are influenced by ecomorphological characters of inflorescences, flowers and fruit related to its pollination and dispersal behaviors. The results showed correlations in particular with photoperiod and daily insolation, emphasizing that there was a variation in the phenological activities of species according to the differences between micro-habitats occupied, presence of floral visitors, herbivorous and fruit dispersal system.

Key words: herbaceous bamboos, phenological patterns, micro-habitats

Introdução

Ecossistemas florestais tropicais possuem uma grande diversidade fenológica, o que torna o conhecimento dos eventos fenológicos de grande importância para auxiliar o entendimento da ecologia e evolução das espécies e comunidades ocorrentes nessas áreas (Newstrom *et al.*, 1994). Os eventos fenológicos envolvem desde a queda e brotamento foliar, até a floração, frutificação, dispersão e germinação de sementes, a partir dos quais são estudadas a temporalidade e a relação com forças seletivas bióticas, abióticas e filogenéticas que podem determinar diferentes padrões (Lieth, 1974; Williams-Linera & Meave, 2002).

Os eventos fenológicos podem afetar profundamente o sucesso reprodutivo das espécies, populações e comunidades, com grandes implicações para sua sobrevivência. Nesse sentido, além de fatores abióticos, como temperatura, umidade, precipitação e fotoperíodo, os elementos bióticos, incluindo herbivoria, competição, polinização e dispersão, também podem servir como agentes seletivos aos padrões fenológicos observados (Sakai *et al.*, 2005).

Portanto, o calendário do ciclo reprodutivo das plantas não afeta somente a elas, mas também a animais que dependem dos recursos por elas produzidos, além de apresentar forte implicação nas interações planta-planta, tais como a competição por recursos ou por polinizadores (Rivera & Cozza, 2008). Também pode servir como um importante mecanismo de isolamento entre as espécies vegetais, enquanto que a sincronia da atividade de polinizadores e dispersores pode limitar o alcance de uma dada espécie de planta no ambiente.

Compreender a dinâmica fenológica associada a fatores bióticos e abióticos é também importante na avaliação dos impactos de mudanças

climáticas sobre o sucesso reprodutivo das plantas (Strauss & Whittall, 2006), correspondendo a um modelo de estudo apropriado especialmente para ecossistemas que representam *hotspots* de diversidade, e ao mesmo tempo são altamente ameaçados de extinção, a exemplo do bioma Mata Atlântica, na costa leste do Brasil.

Os estudos fenológicos nas várias formações associadas à Mata Atlântica têm abordado principalmente o estrato arbóreo-arbustivo (e.g. Almeida & Alves, 2000; Morellato *et al.*, 2000; Talora & Morellato, 2000; Bencke & Morellato, 2002; Martin-Gajardo & Morellato, 2003; Santos & Takaki, 2005; Lenza & Oliveira, 2006; Fonseca *et al.*, 2008; Liebsch & Mikich, 2009), sendo muito escassos aqueles que envolvem espécies que predominam em seu estrato herbáceo, como os membros de monocotiledôneas, especialmente das ordens Poales (e.g., Poaceae, Cyperaceae, Bromeliaceae) e Zingiberales.

Poaceae, ou família das gramíneas, cobre amplas áreas no interior e bordos da Mata Atlântica e é considerada a quinta entre as dez famílias de angiospermas de maior riqueza nesse bioma, com 782 espécies registradas, cerca de 200 delas endêmicas (Stehmann *et al.*, 2009, Filgueiras *et al.*, 2010). As áreas cobertas pela Mata Atlântica também se destacam por incluir um dos mais importantes centros de diversidade de bambus nas Américas, em especial na região sul do estado da Bahia (Soderstrom *et al.*, 1988; Clark, 1990; Oliveira *et al.*, 2011).

Trabalhos envolvendo aspectos fenológicos de espécies dessa família são extremamente escassos. Mesmo para as espécies ocorrentes em ambientes campestres, são poucos os estudos encontrados na literatura e geralmente associados a comunidades (e.g. Dickinson & Dodd, 1976; Munhoz & Felfili,

2005; Tannus *et al.*, 2006). Para a Mata Atlântica, os dados acerca da fenologia de membros de Poaceae são resumidos a Guilherme & Ressel (2001), Liebsch & Mikich (2009) e Liebsch & Reginato (2009) todos incluindo espécies de bambus lignificados do gênero *Merostachys* Spreng. (tribo Bambuseae).

As espécies de Poaceae encontradas na Mata Atlântica têm sido registradas tanto para o seu interior, em áreas mais fechadas e sombreadas, quanto para áreas mais ensolaradas em seu bordo, dependendo especialmente do grupo taxonômico ao qual pertencem (ver Mota, 2009; Oliveira *et al.*, 2011, Pimenta *et al.*, no prelo). A maioria das espécies de Poaceae com representantes nas florestas tropicais, e o que também é válido para áreas de Mata Atlântica, está atualmente circunscrita nas subfamílias Bambusoideae e Panicoideae, sendo essa última também muito freqüente em ambientes campestres (Longhi-Wagner & Oliveira, 2011).

Como o estrato herbáceo das florestas em geral é o primeiro a ser dizimado, e dada a importância das espécies de Poaceae na biodiversidade da Mata Atlântica, foi realizado um estudo sobre a fenologia reprodutiva de espécies simpátricas desse grupo em uma área selecionada no sul do estado da Bahia, com o intuito de diminuir a lacuna existente relacionada aos dados fenológicos desse grupo.

Através da avaliação da fenologia reprodutiva de oito espécies de Poaceae simpátricas no sul da Bahia, esse estudo analisou as estratégias das plantas tentando responder às seguintes questões:

- 1) existe relação entre a heterogeneidade de habitats na mesma localidade e os padrões fenológicos de floração e frutificação, considerando freqüência e duração?

2) quais as variáveis ambientais (precipitação, umidade, temperatura, fotoperíodo e insolação) e em que momento (imediate ou tardio, até três meses antes da fenofase) são mais fortemente correlacionadas aos eventos fenológicos?

3) as estratégias fenológicas reprodutivas diferem entre níveis de abundância e padrões de distribuição das espécies (raras/endêmicas e abundantes/distribuição ampla)?

4) os padrões de floração e frutificação são influenciados por caracteres ecomorfológicos de inflorescências, flores e frutos relacionados aos seu prováveis modos de polinização e dispersão?

Material e Métodos

Área de estudo

O acompanhamento fenológico foi conduzido na Reserva Ecológica Michelin (REM), localizada entre os municípios de Ituberá e Igrapiúna (13°50'S; 30°10'W), na microrregião Litoral Sul do estado da Bahia (ver Fig. 1, Capítulo 3). A REM possui 3.096 ha. e está inserida em uma localidade caracterizada por grande variedade de ecossistemas, incluindo floresta ombrófila pluvial atlântica costeira, restinga de *Attalea funifera* Mart. ex Spreng., restingas de *Brodriguesia santosii* R.S.Cowan, estuários com manguezais, rios, várzeas, mar, incluindo também áreas com sistemas agroflorestais (K. Flesher, com. pess.). A região possui clima úmido a subúmido, com precipitação anual de 2.051 mm (chuvas mais fortes entre fevereiro e julho com períodos de menor precipitação entre agosto e janeiro) e temperaturas que variam entre 18 e 30 °C (SEI, 2011).

Esta reserva está dividida em quatro fragmentos de Mata Atlântica, todos eles bastante expressivos em espécies de Poaceae (Pimenta *et al.*, no prelo), sendo as denominadas “Mata de Vila Cinco” e “Mata de Pancada Grande”, os remanescentes florestais onde foram desenvolvidos os estudos fenológicos como parte do presente trabalho. A “Mata de Vila Cinco” possui 180 ha. (com 2,5 km de comprimento e 800 m de largura), com a cobertura vegetal recobrando quatro morros com cumes que vão de 160 a 288 m, enquanto que a “Mata de Pancada Grande” de 172 ha fica na ribanceira norte do Rio Cachoeira Grande, entre o rio e as terras agroflorestais da Colônia, com topografia levemente ondulada, uma elevação de 120 m ao longo do rio e 186-190 m no cume dos dois morros.

Através de dados locais de temperatura, precipitação e umidade, percebeu-se que na área, todo o período de estudo foi marcado por chuvas com alguns picos de precipitação em junho de 2008, maio de 2009, além de fevereiro, abril e julho de 2010 (Fig. 1). A temperatura manteve-se entre 20 e 30 °C, assim como a umidade relativa foi registrada acima de 70% (Fig. 1). O comprimento do dia (fotoperíodo) foi menor nos meses de junho e julho dos dois anos, e as menores insolações também foram registradas para o mesmo período, com picos de fotoperíodo e insolação registrada para os meses de dezembro e janeiro (Fig. 1).

Espécies estudadas e seus aspectos morfológicos

Foram selecionadas oito espécies de Poaceae pertencentes às subfamílias Bambusoideae e Panicoideae, sendo sete representantes da primeira, pertencentes à tribo Olyreae (bambus herbáceos), incluindo *Olyra latifolia* L. e *Parodiolyra micrantha* (Kunth) Davidse & Zuloaga, esta última amplamente distribuída na região Neotropical, e a primeira, pantropical; *Piresia hygrophila* M.L.S.Carvalho & R.P.Oliveira, ocorrente em Pernambuco e Bahia; *Piresia bahiensis* Soderstrom & Zuloaga ex. M.L.S.Carvalho & R.P.Oliveira, *Arberella bahiensis* Soderstr. & Zuloaga e *Pariana lanceolata* Trin., endêmicas da Mata Atlântica do sul da Bahia, e *Piresia palmula* M.L.S.Carvalho & R.P.Oliveira, endêmica da REM (Fig. 2-3). *Lasiacis ligulata* Hitchc. & Chase é a única representante da tribo Paniceae (Panicoideae), selecionada para análise por funcionar como um controle em relação às Olyreae.

Todas as espécies da tribo Olyreae incluem inflorescências com espiguetas unifloras e predominantemente unissexuadas, pelo menos funcionalmente,

uma vez que algumas possuem pistilódio e/ou estaminódio. Já em *Lasiacis* as espiguetas são bifloras, tendo um antécio inferior neutro e o superior bissexuado. As inflorescências de *Lasiacis ligulata* são paniculadas, abertas, enquanto nas Olyreae estudadas podem ser muito variadas (ver Capítulo 1). O tipo de inflorescência e sua posição no corpo da planta estão entre os principais critérios para diferenciação dos gêneros, assim como a distribuição das espiguetas masculinas e femininas nas inflorescências (Oliveira, 2001).

Os frutos nessas espécies são sempre do tipo cariopse, ocorrendo no grupo variadas estratégias de dispersão, conforme Davidse (1987). Em *Olyra*, ocorrem adaptações para dispersão interna animal, pois o antécio feminino funciona como um diásporo endurecido e sem arista, sendo os pássaros granívoros seus principais dispersores. Em *Arberella*, *Parodiolyra* e *Piresia*, o mecanismo de dispersão é o mesmo, sendo que nessas espécies, o antécio apresenta pilosidade ou perfurações. Em *Pariana*, a unidade de dispersão é constituída por todo o verticilo contendo espiguetas masculinas e femininas. Por outro lado, em *Lasiacis* o antécio é liberado juntamente com a espiguetas, a qual se torna totalmente enegrescida na maturação.

Os indivíduos das espécies selecionadas foram monitorados em sua maioria na “Mata de Vila Cinco”, sendo que apenas a população de *Piresia hygrophila* (Olyreae) foi acompanhada na “Mata de Pancada Grande”, único local onde essa espécie foi encontrada na reserva.

Observações fenológicas

Observações mensais foram realizadas entre abril de 2008 e março de 2010, exceto para *A. bahiensis*, cujo acompanhamento foi iniciado em junho de

2008, estendendo-se até maio de 2010; e para *Piresia hygrophila* e *P. palmula*, que foram acompanhadas de novembro de 2008 a outubro de 2010.

Os espécimes de Poaceae selecionados se apresentam em forma de touceiras ou moitas, e por isso essas unidades foram tratadas como indivíduos de cada espécie. Portanto, foram marcados aleatoriamente 20 indivíduos (touceiras) de cada espécie, com placas numeradas, ao longo de uma trilha de 5 km que cortava todo o interior da mata. A exceção foi *A. bahiensis* cuja população estudada se restringiu a apenas nove indivíduos e por isso foi toda marcada.

Inicialmente foram determinadas sete fenofases para um melhor entendimento do comportamento fenológico das espécies estudadas: *inflorescência coberta*, quando as inflorescências encontravam-se recobertas pela bainha foliar; *inflorescência parcialmente coberta*, quando parte das espiguetas estavam expostas; *inflorescência exposta*, quando todas as espiguetas estavam livres da bainha foliar; *espiguetas jovens*, fenofase equivalente ao estado das flores em botão; *espiguetas abertas*, quando as flores se encontravam em antese, *fruto imaturo*, fase seguinte à provável polinização das flores em antese, em que fruto apresentava coloração clara característica; e *fruto maduro*, quando o diásporo aparentava estar pronto para a dispersão, apresentando uma consistência mais rígida e coloração amarronzada (ou negra no caso da *L. ligulata*), diferenciando assim da fase imatura.

Contudo, para facilitar a análise da fenologia reprodutiva foram determinadas fenofases com denominações análogas, nas quais a espiguetas foi considerada como a unidade flora. Portanto, foram analisadas fenofases de

botão (espiguetas jovens), flor (espiguetas abertas), e fruto. Nas fenofases relacionadas à floração (botão e flor) foram considerados separadamente os eventos das flores (espiguetas) femininas e masculinas.

Análises fenológicas

Para todas as espécies foi feita a contagem das flores e frutos em suas respectivas fenofases. Apenas para *L. ligulata* foi usado o método semiquantitativo de Fournier (1974), devido a sua característica de floração massiva, o que dificultou a contagem de cada espiguetas.

A determinação dos padrões de floração e frutificação foi baseada na classificação de Newstrom *et al.* (1994), que considera critérios de frequência e duração de cada evento fenológico.

Foi observada a sincronia entre os indivíduos de cada população na floração e frutificação de acordo com o índice de atividade proposto por Bencke & Morellato (2002), no qual é considerado como: assincrônico (< 20% de indivíduos na fenofase), baixa sincronia (20–60% de indivíduos na fenofase) e alta sincronia (> 60% de indivíduos na fenofase).

Os dados de pluviosidade, temperatura, umidade e fotoperíodo foram fornecidos pela estação climatológica da REM. Essas variáveis climatológicas foram correlacionadas com os dados quantitativos de cada fenofase, por mês, para o cálculo da correlação de Spearman (Zar, 1996). Dados sobre fotoperíodo foram obtidos através do *site* <http://www.sci.fi/~benefon/sol.html>, enquanto que a insolação foi obtida através do *site* da NASA (<http://aom.giss.nasa.gov/srlocat.html>), o qual calcula a insolação em local específico através das coordenadas geográficas.

Para o cálculo das correlações foram considerados dados ambientais de até três meses anteriores (*time lag* 0-3) à floração e frutificação, para assim serem avaliadas as possíveis significâncias.

Resultados

De maneira geral, as espécies estudadas apresentaram floração e frutificação ao longo de todo o período amostral, com alguns picos de produção relacionados aos padrões anual e sub-anual predominantes nas espécies. Os maiores picos de floração coincidiram com aqueles de temperatura, fotoperíodo e insolação em dezembro de 2008 e janeiro de 2009, enquanto que o maior pico de frutificação (fevereiro de 2010) acompanhou valores altos de todas as variáveis ambientais avaliadas.

As características dos micro-habitats e padrões de distribuição e abundância das espécies de Poaceae florestais estudadas encontram-se apresentadas na Tabela 1. A partir dessas informações contrapostas com os padrões fenológicos, pode-se notar que apenas a distribuição e abundância das espécies não interferiram na fenologia. A diferença de substrato, umidade do solo (seco ou alagadiço) e sombreamento apontaram ter relação com os padrões fenológicos encontrados para as espécies estudadas.

Floração

A maioria das espécies estudadas apresentou floração com baixa sincronia (20–60% dos indivíduos na fenofase), porém em *Piresia hygrophila* houve alta sincronia na fase de botão. *Arberella bahiensis* foi a única assincrônica dentre todas as espécies estudadas (Fig. 4).

Foram encontrados padrões de floração distintos de acordo com a fenofase (botão ou flor) e com o sexo da unidade floral (femininas ou masculinas). Os botões masculinos de *Arberella bahiensis* e os bissexuados de *Lasiacis ligulata* apresentaram freqüência anual (Tab. 2; Fig. 6). Os botões femininos de *A.*

bahiensis não foram observados durante todo o período do estudo. A única espécie cujos indivíduos marcados não floresceram durante todo o período de análise foi *Parodiolyra micrantha*, para a qual não são indicados dados de floração nem tampouco de frutificação.

Os bambus herbáceos *Olyra latifolia*, *Pariana lanceolata*, *Piresia bahiensis* e *Piresia palmula* apresentaram botões femininos e masculinos com padrão sub-anual. *Piresia hygrophila* foi a única que apresentou padrão contínuo para os botões de ambos os sexos (Tab. 2; Fig. 6-7).

Na fenofase de flor foram determinados os padrões: (1) anual, atribuído às flores femininas e masculinas de *A. bahiensis* e as bissexuadas de *L. ligulata*; (2) sub-anual, apresentado pelas flores femininas e masculinas de *O. latifolia*, *Pariana lanceolata*, *Piresia bahiensis* e *Piresia palmula*; e (3) contínuo, atribuído às flores de ambos os sexos de *Piresia hygrophila*.

Quanto à duração dos eventos de floração, também de acordo com a fase e o sexo da espiguetta, foi observado que entre os botões masculinos apenas em *A. bahiensis* essa fenofase foi curta, ressaltando que as espiguetas femininas não foram observadas. A duração variou de curta a intermediária, em botões femininos e masculinos de *L. ligulata*, *O. latifolia*, *Pariana lanceolata*, *Piresia bahiensis* e *Piresia palmula*.

Para a floração, as correlações avaliadas com até três meses de antecedência a esse evento, os resultados de um mês anterior à fenofase (*time lag* 1) apresentaram correlações significativas para um número maior de espécies e de variáveis ambientais. Nesse caso, apenas pluviosidade não apresentou correlação significativa com a floração, e apenas *Arberella*

bahiensis e *Piresia palmula* não tiveram suas florações significativamente correlacionadas às variáveis ambientais (Tab. 3).

A floração em *L. ligulata* apresentou correlação negativa com a temperatura ($r_s = -0,79$; $p < 0,05$), fotoperíodo e insolação ($r_s = -0,67$; $p < 0,05$) e positiva com a umidade ($r_s = 0,62$; $p < 0,05$). Para *Olyra latifolia* a correlação foi positiva para temperatura ($r_s = 0,68$; $p < 0,05$), fotoperíodo ($r_s = 0,50$; $p < 0,05$) e insolação ($r_s = 0,53$; $p < 0,05$). Para *Pariana lanceolata* foi observado correlações positivas com fotoperíodo ($r_s = 0,43$; $p < 0,05$) e insolação ($r_s = 0,40$; $p < 0,05$), enquanto que negativa com a umidade ($r_s = -0,41$; $p < 0,05$).

Entre as espécies de *Piresia*, *P. bahiensis* e *P. hygrophila* tiveram a floração correlacionada positivamente com fotoperíodo ($r_s = 0,45$ e $r_s = 0,69$; $p < 0,05$, respectivamente) e insolação ($r_s = -0,47$ e $r_s = 0,71$; $p < 0,05$, respectivamente). A floração em *P. hygrophila*, entretanto, foi ainda negativamente correlacionada à umidade ($r_s = -0,64$; $p < 0,05$).

Frutificação

A maioria das espécies estudadas apresentou frutificação com baixa sincronia, contudo em *Piresia bahiensis* e *Piresia hygrophila* houve alta sincronia na emissão de frutos. *Arberella bahiensis* foi a única assincrônica para a frutificação dentre as espécies estudadas (Fig. 5).

A frutificação entre as espécies estudadas apresentou padrão anual e curto para *A. bahiensis* e anual e intermediário para *L. ligulata*. Para as demais espécies (*O. latifolia*, *Pariana lanceolata*, *Piresia bahiensis*, *Piresia hygrophila* e *Piresia palmula*) a frutificação foi contínua (Tab. 2; Fig. 6-7).

Os dados das correlações (Tab. 3) calculadas para três meses de antecedência (*time lag* 3) para a frutificação das espécies estudadas apresentaram o maior número de espécies e variáveis ambientais correlacionadas significativamente, assim como a floração em *time lag* 1. *Arberella bahiensis* e *Pariana lanceolata* foram as únicas espécies a não apresentarem correlações significativas com as variáveis abióticas.

A frutificação em *L. ligulata* foi altamente correlacionada com a temperatura ($r_s = -0,80$; $p < 0,05$), fotoperíodo e insolação ($r_s = -0,88$; $p < 0,05$), e umidade ($r_s = 0,76$; $p < 0,05$). *Olyra latifolia* também apresentou alta correlação, porém positiva para temperatura ($r_s = 0,72$; $p < 0,05$), fotoperíodo e insolação ($r_s = 0,74$; $p < 0,05$), e negativa para umidade ($r_s = -0,76$; $p < 0,05$).

Todas as espécies de *Piresia* apresentaram eventos de frutificação correlacionados com as variáveis ambientais, exceto pluviosidade. *Piresia bahiensis* apresentou correlação positiva para temperatura ($r_s = 0,63$; $p < 0,05$), fotoperíodo ($r_s = 0,42$; $p < 0,05$) e insolação ($r_s = 0,43$; $p < 0,05$), e negativa para umidade ($r_s = -0,56$; $p < 0,05$). Para *P. palmula* foi observada correlação positiva apenas com a temperatura ($r_s = 0,58$; $p < 0,05$), sendo em *P. hygrophila*, positiva com fotoperíodo ($r_s = 0,77$; $p < 0,05$) e insolação ($r_s = 0,76$; $p < 0,05$) e negativa com a umidade ($r_s = -0,52$; $p < 0,05$).

Discussão

Floração

Os membros de Olyreae avaliados, em sua maioria apresentaram uma floração contínua durante o período amostral, exibindo picos entre os meses de novembro e abril, sendo observadas sobreposições como, por exemplo, entre as espécies do gênero *Piresia*.

São escassos os trabalhos abordando exclusivamente o estrato herbáceo da Mata Atlântica, contudo alguns estudos envolveram diferentes formas de vida do sub-bosque desse ecossistema (e.g. Lima & Vieira, 2006; Leite & Machado, 2007; Liesch & Mikich, 2009).

Leite & Machado (2007) observaram que duas espécies de Maranthaceae (*Ischnosiphon gracilis* (Rudge) Koern. e *Stromanthe porteana* A. Gris) apresentaram floração contínua em um fragmento de Mata Atlântica no Nordeste, assim como foi observado por Lima e Vieira (2006) em *Ruellia brevifolia* (Pohl) C.Ezcurra e *R. subsessilis* (Nees) Lindau (Acanthaceae) em um remanescente no Sudeste. Esses resultados diferem daqueles observados para as Olyreae aqui estudadas, as quais a maioria apresentou um padrão sub-anual, com a exceção de *Arberella bahiensis* que foi anual.

Correlacionando as fenofases de árvores e outras formas de vida do sub-bosque (exceto ervas) com os fatores abióticos na floresta ombrófila mista na região Sul, Liesch & Mikich (2009) observaram que as flores apresentaram correlação positiva com fotoperíodo e temperatura, comportamento semelhante ao observado na REM com as Olyreae.

Talora & Morellato (2000) apesar de terem estudado apenas o estrato arbóreo da Mata Atlântica do sudeste do país, relataram o padrão de floração

sub-anual e atribuíram a uma possível consequência dos dias mais longos e da maior temperatura média nesse período do ano.

Frankie *et al.* (1974) e Morellato & LeitãoFilho (1990) sugeriram que, em ambientes pouco sazonais, os fatores ambientais devem ter menor influência sobre as fenofases do que em ambientes notadamente sazonais. Sendo assim, Calle *et al.*, 2010 discutem que essa pouca sazonalidade torna o controle fotoperiódico (fotoperíodo e insolação diária) o componente ambiental mais provável de ser o “gatilho” para os eventos fenológicos, a exemplo da floração. Entretanto, vale salientar que os diversos estudos que sugerem essa explicação, foram desenvolvidos, em sua maioria, com observações do estrato arbóreo, o que certamente confere alguma diferenciação do sub-bosque.

Ainda assim, dentre os cinco fatores abióticos correlacionados à floração das Poaceae estudadas, fotoperíodo e insolação foram os que apresentaram correlação com a maioria das espécies. Mesmo não sofrendo a incidência direta dos raios solares, como o dossel, as Poaceae estudadas no sub-bosque da Mata Atlântica são conhecidas por sua alta sensibilidade ao excesso de luminosidade ou exposição direta ao sol, desaparecendo em caso de desmatamento (Oliveira *et al.*, 2011). Portanto, é possível que, mesmo com pequenas variações de luminosidade no sub-bosque, fotoperíodo e insolação exerçam influência sobre as fenofases.

A existência de correlação significativa de fotoperíodo e insolação com o evento da floração foi explicada por Calle *et al.* (2010), com base em espécies de árvores tropicais, nas quais as mudanças entre os eventos fenológicos através de indução fotoperiódica ocorre entre 2-3 semanas antes do primeiro sinal do desenvolvimento floral tornar-se visível. Apesar das espécies

estudadas no presente trabalho serem herbáceas, notou-se que as variáveis ambientais foram correlacionadas à maioria das espécies com um mês de antecedência (*time lag* 1) à floração.

A única espécie com padrão de floração distinto foi *Arberella bahiensis*, com frequência anual e duração curta, cuja floração coincidiu com períodos de queda de temperatura, fotoperíodo e insolação, e aumento de pluviosidade e umidade, porém, sem qualquer correlação com tais variáveis ambientais. As características do micro-habitat ocupado por *A. bahiensis* envolvem, perceptivelmente, alta umidade, baixa luminosidade a qualquer momento do dia por conta do denso dossel, além de pouca variação de temperatura. Isso reflete em um micro-ambiente com pouca sazonalidade e, provavelmente, por isso nenhuma das variáveis ambientais apresentou correlação significativa com sua floração.

Esta é uma espécie rara, endêmica da Mata Atlântica do sul da Bahia e conhecida somente de três pequenas populações (Oliveira, 2001), exatamente sob as mesmas condições observadas na REM. É possível que tais condições de micro-habitat realmente influenciem os padrões reprodutivos de *A. bahiensis*, uma vez que a heterogeneidade dos padrões individuais, reflexo da baixa sincronia, pode ser resultado de diferenças micro-ambientais (Newstrom *et al.*, 1994).

Lasiacis ligulata, único representante da tribo Paniceae, apresentou floração com comportamento um pouco distinto das demais, já que floresceu em um período de queda de temperatura, fotoperíodo e insolação. O padrão de floração observado para essa espécie foi confirmado pelas correlações negativas calculadas para essas variáveis ambientais. Essa espécie também

possui um micro-habitat particular se comparado às demais, uma vez que ocupa áreas de clareiras, as quais recebem maior influência de alguns fatores climáticos, como a irradiação solar.

Ainda assim, o baixo sincronismo observado entre os indivíduos de *L. ligulata* durante a floração, pode ser influenciado por outros fatores que atuem como pressão sobre essa espécie na Mata Atlântica, como por exemplo, a visita de dípteros (Cecidomyiidae) às inflorescências dessa espécie no primeiro dia de floração intensa (Cap. 3), os quais possivelmente ovopositam nas espiguetas interferindo no processo reprodutivo. Com isso, o baixo sincronismo pode ser estratégico contra a intensa visitação dos insetos.

De acordo com Aide (1988), ambientes cuja sazonalidade climática é pouco pronunciada, são determinantes da fenologia pressões seletivas bióticas, tais como a ação de herbívoros, predadores, competidores, polinizadores e dispersores.

As particularidades de micro-habitat de *Piresia hygrophila* e *P. palmula* também podem ser consideradas como influências aos padrões de floração, já que foram semelhantes em frequência e duração das espiguetas abertas de ambos os sexos, tendo ainda picos de floração em épocas muito próximas (dezembro/2008 e janeiro/2009). Essas espécies foram as únicas que ocuparam áreas muito próximas a leito dos rios, mesmo ocorrendo em matas diferentes, porém diferindo nas condições de sombreamento e substrato em cada um dos micro-habitats.

Piresia hygrophila, ocorrente no Sul da Bahia e Pernambuco (M.L.S. Carvalho, com. pess.), foi encontrada na “Mata de Pancada Grande” sobrevivendo em solo argiloso e alagadiço em determinadas épocas do ano, e

sob um dossel mais aberto que aquele observado para *Piresia palmula*. Esta última foi recentemente descrita e considerada microendêmica da “Mata de Vila Cinco”, onde ocupa áreas rochosas (gnaisse), muitas vezes diretamente sobre a rocha, em densa serapilheira e numa área bem sombreada (Carvalho *et al.*, 2012).

Dentro de cada espécie, foi observada baixa sincronia entre os indivíduos em relação aos períodos de floração, com poucos espécimes sustentando esse evento ao longo de todo o período amostral. Em estudos voltados para espécies arbóreas zoófilas, Bawa (1983) argumentou que uma baixa sincronia na floração pode ocorrer quando a competição intraespecífica por polinizadores é intensa, mas de modo contrário, Augspurger (1981) esclarece que a sincronia em uma população atrai um maior número de visitantes florais e conseqüentemente elevam a frequência de polinização, sendo assim considerada como requisito básico à eficiência da polinização cruzada (Calle *et al.*, 2010).

Apesar de Poaceae ser uma família tradicionalmente considerada anemófila com base em suas características florais (Faegri & van der Pijl, 1979), a visita de insetos às inflorescências de alguns dos seus membros (ver Capítulo 3), representantes das mesmas duas tribos cuja fenologia foi aqui avaliada (Olyreae e Paniceae). Ainda que sejam consideradas anemófilas, mesmo num ambiente com pouca circulação de ar, a visita de insetos às inflorescências das Poaceae deve exercer alguma interferência no comportamento fenológico dos indivíduos.

De forma geral, os dados sobre a fenologia reprodutiva de membros dessa família restringem-se àqueles que indicam apenas o período de floração, como

em Guilherme & Ressel (2001) e Liebsch & Reginato (2009), ambos desenvolvidos na Mata Atlântica do Sudeste e Sul do Brasil (floresta semi-decídua e ombrófila mista, respectivamente), sem apresentar análises de correlações com variáveis ambientais e não permitindo comparação com os dados do presente trabalho. Além desses, Liebsch & Mikich (2009), incluíram em seu estudo de comunidade o bambu lenhoso *Merostachys skvortzovii* Sendulsky (tribo Bambuseae), e também observaram correlação significativa entre floração e fotoperíodo.

Demais trabalhos que envolveram fenologia de comunidade em ecossistemas predominantemente campestres (Munhoz & Felfili, 2005; Tannus *et al.*, 2006; Conceição *et al.*, 2007), indicaram correlação da floração com a precipitação, exceto para uma área de “campo sujo” no cerrado paulista, onde não foi encontrada qualquer correlação entre floração e variáveis ambientais (Tannus *et al.*, 2006). Segundo esses autores, as espécies campestres de Poaceae apresentam floração durante o período chuvoso, similar ao observado na Mata Atlântica, contudo a sazonalidade da pluviosidade nas áreas campestres é muito maior, com isso talvez exercendo uma pressão maior sobre as fenofases.

Frutificação

Os maiores picos de frutificação entre os indivíduos das espécies de Poaceae estudadas ocorrem nos meses que coincidem com o período chuvoso da região (abril de 2009 e fevereiro de 2010), apesar de não ter sido encontrada correlação significativa entre essa fenofase e a pluviosidade. Carmo & Morellato (2001), estudando a fenologia em matas ciliares do sul do

país obtiveram resultados semelhantes e atribuíram essa relação à alta proporção de espécies zoocóricas na área e esse é um padrão de frutificação frequentemente associado à manutenção de recursos para os animais dispersores de sementes (Smythe, 1970; Wheelwright, 1985). Espécies zoocóricas têm sido observadas com padrões semelhantes em florestas semi-decídua e Atlântica (Morellato *et al.*, 1989; Morellato, 1995; Talora & Morellato, 2000), em algumas espécies amazônicas (Castaño, 2003; Arbeláez & Parrado-Rosselli, 2005), além dos campos rupestres da Cadeia do Espinhaço, na Bahia (Conceição *et al.*, 2007).

Considerando aspectos morfológicos dos frutos relacionados ao seu provável modo de dispersão, foi observado que todas elas apresentam frutos tipicamente zoocóricos, com peso e tamanho presumidamente grandes e sem quaisquer adaptações à dispersão pelo vento. Os achados de Davidse (1986) reforçam essa constatação, o qual, em seu estudo sobre dispersão de frutos em Poaceae, indica que frutos lisos (como os observados nas espécies estudadas) são uma típica adaptação para dispersão interna animal. Para Olyreae, esse autor argumentou que formigas são as grandes responsáveis pela dispersão dos diásporos, e em Paniceae, *Lasiacis* foi considerado como um dos mais especializados, com seus frutos negros brilhantes que atraem aves dispersoras.

Além dessas evidências, o baixo fluxo de ar, comum ao sub-bosque das florestas tropicais úmidas, é um grande empecilho para a dispersão de diásporos anemocóricos de plantas herbáceas (Augspurger, 1986; Greene & Quesada, 2005).

Em *Pariana lanceolata*, há intensa predação dos frutos imaturos por artrópodos, possivelmente dípteros ou coleópteros, os quais interrompem o desenvolvimento dos mesmos, através da ovoposição no interior da espigeta, fato constatado pela observação de larvas no ovário em amadurecimento. Isso pode ter implicações tanto para explicar a falta de sincronia na floração dos indivíduos dessa espécie, quanto para a manutenção da mesma na natureza, uma vez que possui distribuição restrita, é endêmica do sul da Bahia (Oliveira *et al.*, 2008) e durante todo o período de estudo não foram observadas plântulas da mesma oriundas dos indivíduos marcados.

Interações com animais não-polinizadores, como “florívoros” (herbívoros que se alimentam de partes florais), predadores de sementes em pré-dispersão e dispersores das mesmas, claramente afetam a fenologia reprodutiva (Strauss & Whittall, 2006). Segundo Krupnick & Weis (1999), a “florivoria” pode afetar diretamente o tempo de floração, por danificar os órgãos reprodutores nas flores, ou indiretamente através da diminuição da atratividade aos polinizadores, provocando a limitação desses, e com isso interferir diretamente na frutificação (Krupnick *et al.*, 1999; McCall, 2006).

Assim, através da avaliação dos padrões da fenologia reprodutiva nas espécies florestais de Poaceae selecionadas, pode-se concluir que existe uma influência dos micro-habitats ocupados por essas espécies nos padrões de floração e frutificação, demonstrada principalmente pela heterogeneidade desses padrões entre espécies congênicas. Por outro lado, os níveis de abundância e os padrões de distribuição das espécies não parecem interferir na fenologia das mesmas, uma vez que uma espécie de ampla distribuição

(como *O. latifolia*) compartilhou padrões de floração e frutificação semelhantes, por exemplo, a *P. palmula*, micro-endêmica da REM.

Fotoperíodo e insolação foram as variáveis ambientais mais fortemente correlacionadas aos eventos fenológicos (com um mês de antecedência para a floração e três meses para frutificação), provavelmente devido a sua natureza sazonal nas florestas tropicais, apesar de ser mais comumente relatada sua influência direta sobre o estrato arbóreo. Ainda assim, como as Poaceae florestais são reconhecidamente muito sensíveis às variações na luminosidade, esses fatores abióticos devem influir no comportamento fenológico das espécies dessa família. E por fim, os processos ecológicos que envolvem polinização e dispersão por vetores bióticos também apresentaram influência sobre o comportamento fenológico reprodutivo das espécies florestais de Poaceae, apesar da morfologia floral desse grupo indicar, no caso floração, a atuação apenas do vetor abiótico (vento) para a transferência polínica, a presença de visitantes florais deve interferir na fenologia.

Tabela 1. Características das espécies de Poaceae estudadas na REM quanto a sua distribuição, abundância local, substrato e micro-habitat.

Poaceae	Distribuição	Abundância na REM	Substrato	Micro-habitat
<i>Arberella bahiensis</i>	Endêmica (sul da Bahia)	Rara	Arenoso	Sombreado/Alagadiço
<i>Lasiacis ligulata</i>	Ampla (Caribe-América do Sul)	Abundante	Arenoso	Clareira/Seco
<i>Olyra latifolia</i>	Ampla (pantropical)	Abundante	Arenoso	Sombreado/Seco
<i>Parina lanceolata</i>	Endêmica (sul da Bahia)	Rara	Arenoso	Sombreado/Seco
<i>Parodiolyra micrantha</i>	Ampla (neotrópico)	Rara	Arenoso	Sombreado/Seco
<i>Piresia bahiensis</i>	Endêmica (sul da Bahia)	Abundante	Arenoso/Pedregoso	Sombreado/Seco
<i>Piresia hygrophila</i>	Ampla (Pernambuco-Bahia)	Rara	Arenoso	Sombreado/Alagadiço
<i>Piresia palmula</i>	Endêmica (REM)	Rara	Pedregoso	Sombreado/Seco

Tabela 2. Padrões de floração e frutificação (frequência e duração) das espécies florestais de Poaceae estudadas na Reserva Ecológica Michelin, Igrapiúna, Bahia, de abril/2008 a março/2010. *Espiguetas bissexuadas.

Padrões de Floração (frequência)					
Botão			Flor		
feminino		masculino	feminina		masculina
Anual			Anual		
<i>Arberella bahiensis</i>		<i>Arberella bahiensis</i>	<i>Arberella bahiensis</i>		<i>Arberella bahiensis</i>
<i>Lasiacis ligulata*</i>		<i>Lasiacis ligulata*</i>	<i>Lasiacis ligulata*</i>		<i>Lasiacis ligulata*</i>
Sub-anual			Sub-anual		
<i>Olyra latifolia</i>		<i>Olyra latifolia</i>	<i>Olyra latifolia</i>		<i>Olyra latifolia</i>
<i>Pariana lanceolata</i>		<i>Pariana lanceolata</i>	<i>Pariana lanceolata</i>		<i>Pariana lanceolata</i>
<i>Piresia bahiensis</i>		<i>Piresia bahiensis</i>	<i>Piresia bahiensis</i>		<i>Piresia bahiensis</i>
<i>Piresia palmula</i>		<i>Piresia palmula</i>	<i>Piresia palmula</i>		<i>Piresia palmula</i>
Contínua			Contínua		
<i>Piresia hygrophila</i>		<i>Piresia hygrophila</i>	<i>Piresia hygrophila</i>		<i>Piresia hygrophila</i>
Padrões de Frutificação (frequência)					
Anual			Contínua		
<i>Arberella bahiensis</i>			<i>Olyra latifolia</i>		
<i>Lasiacis ligulata</i>			<i>Pariana lanceolata</i>		
			<i>Piresia bahiensis</i>		
			<i>Piresia hygrophila</i>		
			<i>Piresia palmula</i>		

Tabela 2. Continuação.

Padrões de Floração (duração)					
Botão			Flor		
feminino		masculino	feminina		masculina
Curta			Curta		
<i>Arberella bahiensis</i>		<i>Arberella bahiensis</i>	<i>Arberella bahiensis</i>		<i>Arberella bahiensis</i>
			<i>Piresia bahiensis</i>		<i>Piresia palmula</i>
Curta/Intermediária			Curta/Intermediária		
<i>Olyra latifolia</i>		<i>Olyra latifolia</i>	<i>Olyra latifolia</i>		<i>Olyra latifolia</i>
<i>Lasiacis ligulata*</i>		<i>Lasiacis ligulata*</i>	<i>Lasiacis ligulata*</i>		<i>Lasiacis ligulata*</i>
<i>Pariana lanceolata</i>		<i>Pariana lanceolata</i>	<i>Pariana lanceolata</i>		<i>Pariana lanceolata</i>
<i>Piresia bahiensis</i>		<i>Piresia bahiensis</i>	<i>Piresia bahiensis</i>		<i>Piresia bahiensis</i>
<i>Piresia palmula</i>		<i>Piresia palmula</i>	<i>Piresia palmula</i>		<i>Piresia palmula</i>
Padrões de Frutificação (duração)					
Curta			Intermediária		
<i>Arberella bahiensis</i>			<i>Lasiacis ligulata</i>		

Tabela 3. Correlações significativas entre as variáveis ambientais e a fenofase de floração e frutificação (*time lag* 1 e 3, respectivamente) de espécies florestais de Poaceae da Reserva Ecológica Michelin, Igrapiúna, Bahia ($p < 0,05$).

FLORAÇÃO	Pluviosidade	Temperatura	Umidade	Fotoperíodo	Insolação
<i>Arberella bahiensis</i>	-	-	-	-	-
<i>Lasiacis ligulata</i>	-	-0,79	0,62	-0,67	-0,67
<i>Olyra latifolia</i>	-	0,68	-	0,50	0,53
<i>Pariana lanceolata</i>	-	-	-0,41	0,43	0,41
<i>Piresia bahiensis</i>	-	-	-	0,45	0,47
<i>Piresia palmula</i>	-	-	-	-	-
<i>Piresia hygrophila</i>	-	-	-0,64	0,69	0,71
FRUTIFICAÇÃO					
<i>Arberella bahiensis</i>	-	-	-	-	-
<i>Lasiacis ligulata</i>	-	-0,80	0,76	-0,88	-0,88
<i>Olyra latifolia</i>	-	0,72	-0,75	0,74	0,74
<i>Pariana lanceolata</i>	-	-	-	-	-
<i>Piresia bahiensis</i>	-	0,63	-0,56	0,42	0,43
<i>Piresia palmula</i>	-	0,58	-	-	-
<i>Piresia hygrophila</i>	-	-	-0,52	0,77	0,76

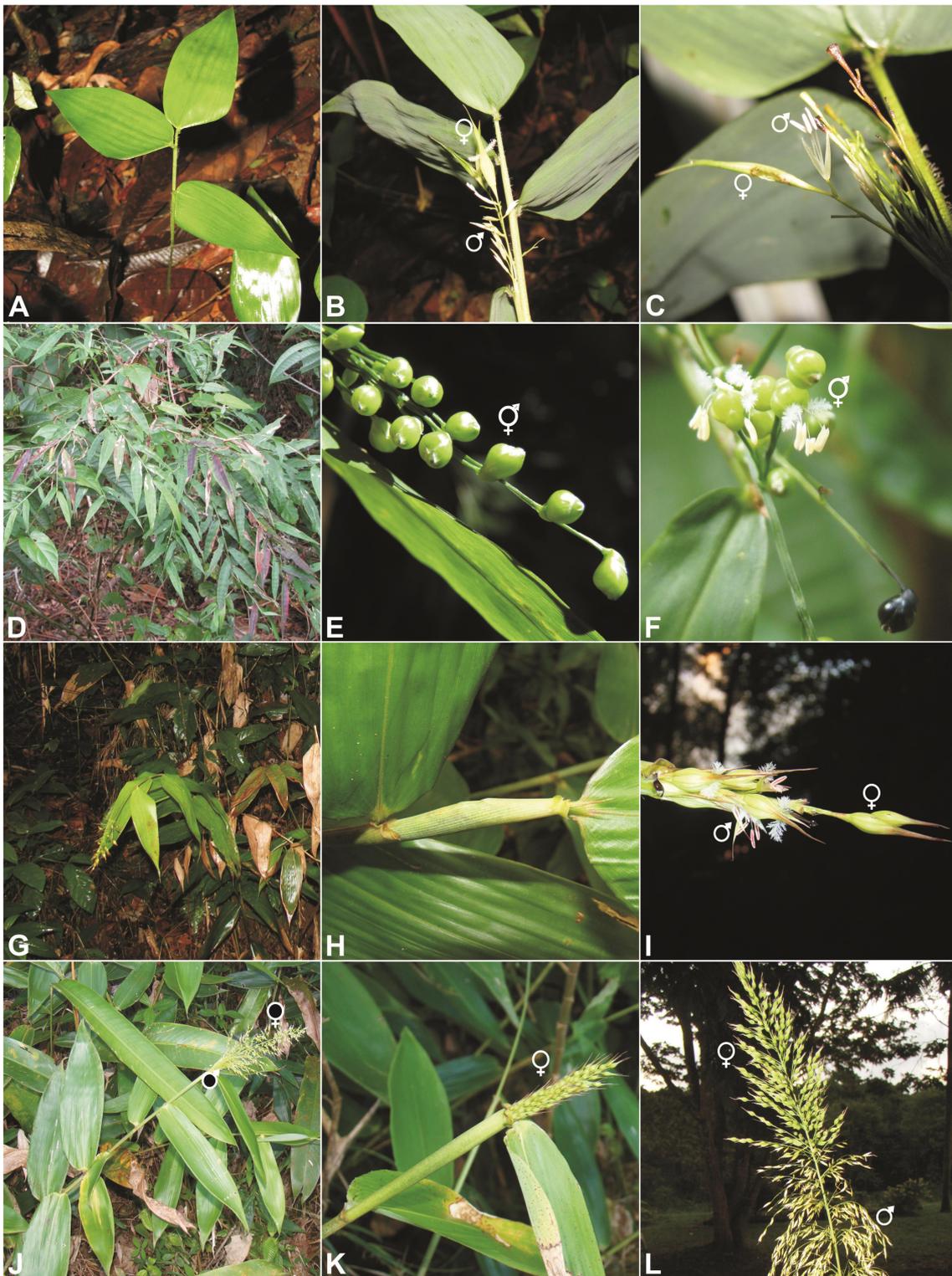


Fig. 1. Espécies florestais de Poaceae estudadas na Mata Atlântica do sul da Bahia. **A-C.** *Arberella bahiensis*. **D-F.** *Lasiacis ligulata*. **G-I.** *Olyra latifolia*. **J-L.** *Parodiolyra micrantha*.



Fig. 2. Espécies florestais de Poaceae estudadas na Mata Atlântica do sul da Bahia. **A-C.** *Pariana lanceolata*. **D-F.** *Piresia bahiensis*. **G-I.** *Piresia hygrophila*. **J-L.** *Piresia palmula*. (setas indicando as inflorescências decumbentes)

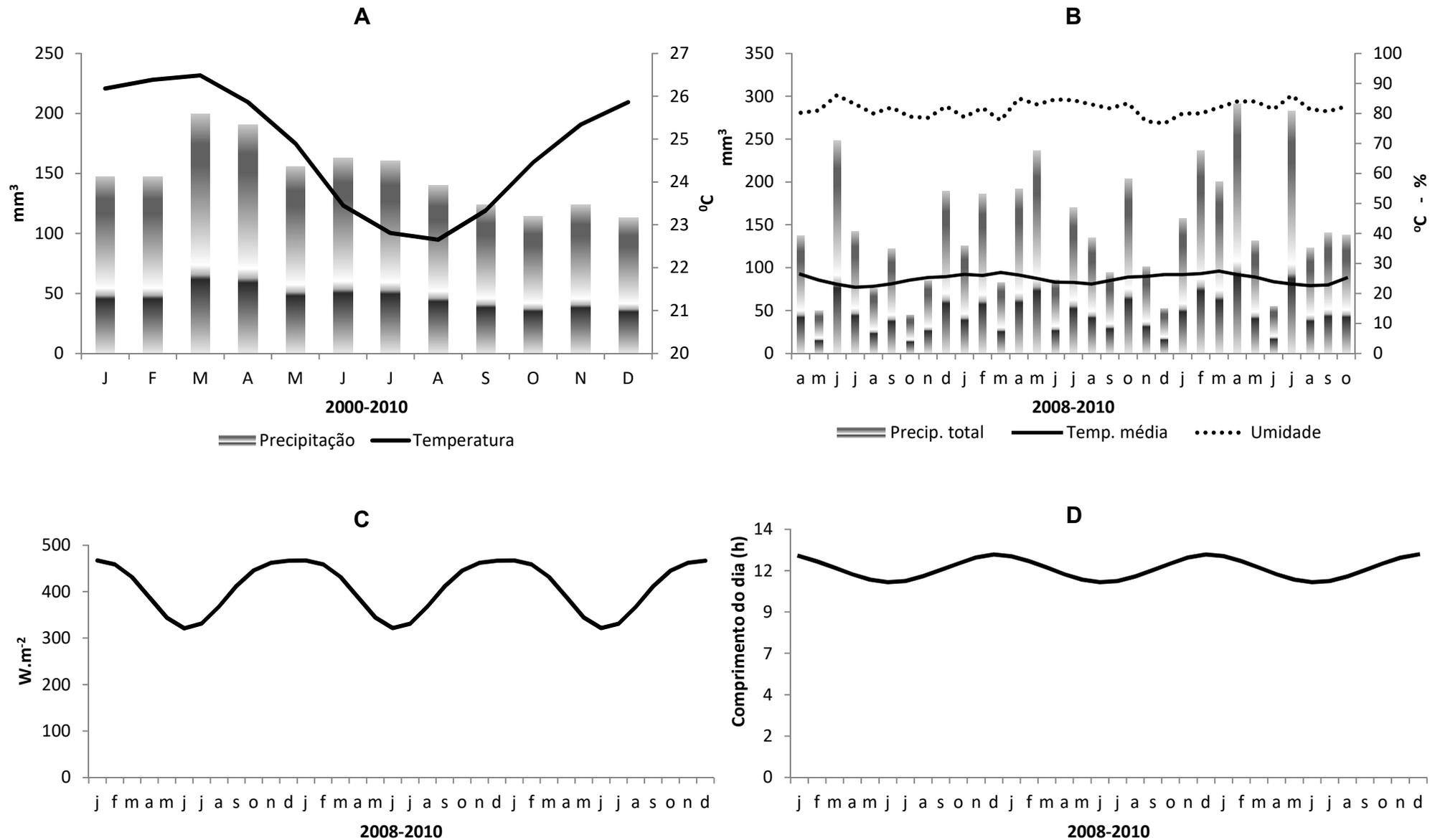


Fig. 3. Componentes climáticos na Mata Atlântica da Reserva Ecológica Michelin, Igrapiúna, Bahia. **A.** Média histórica (2000-2010) de precipitação e temperatura. **B.** Precipitação (barras), temperatura (linha) e umidade (tracejado) de abril de 2008 a outubro de 2010. **C.** Insolação diária de janeiro/2008 a dezembro/2010. **D.** Fotoperíodo de janeiro/2008 a dezembro/2010.

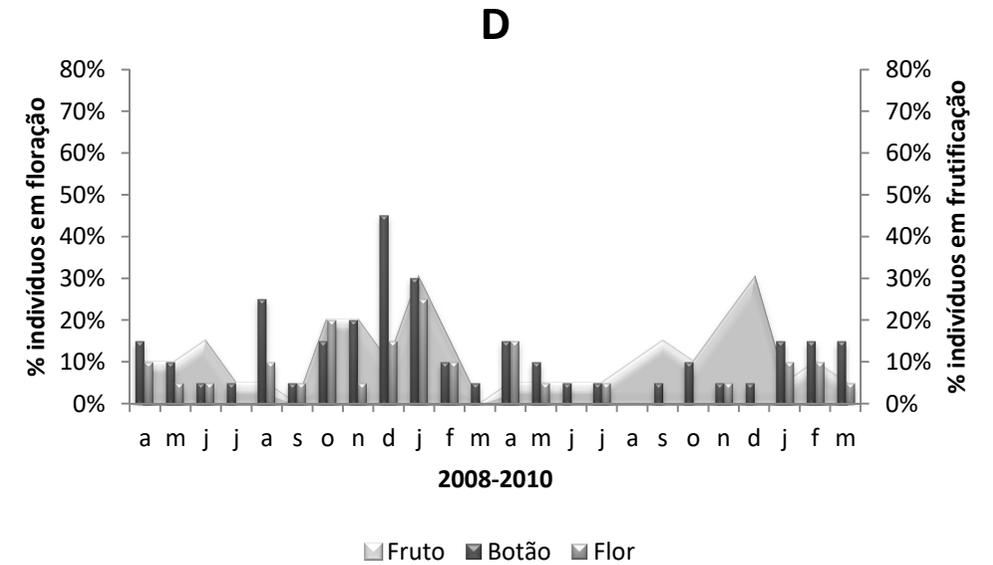
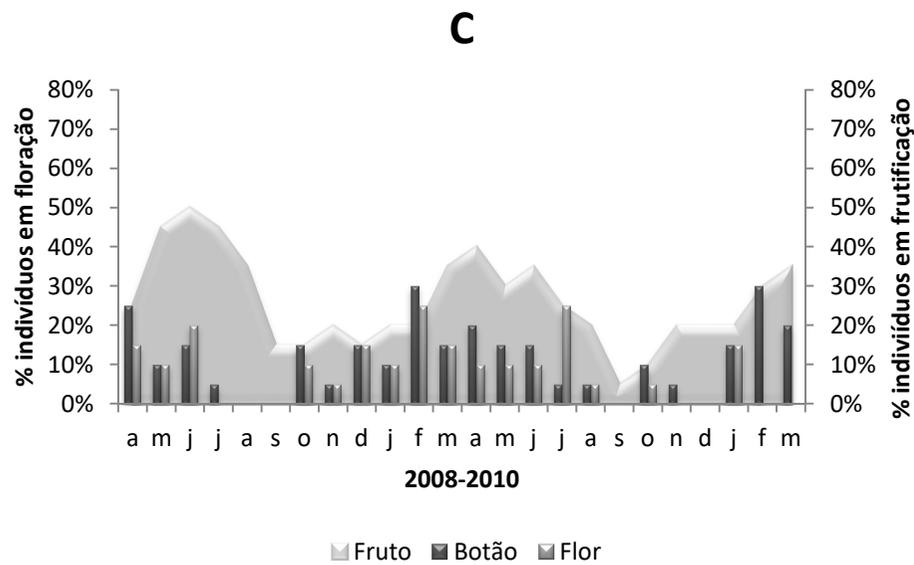
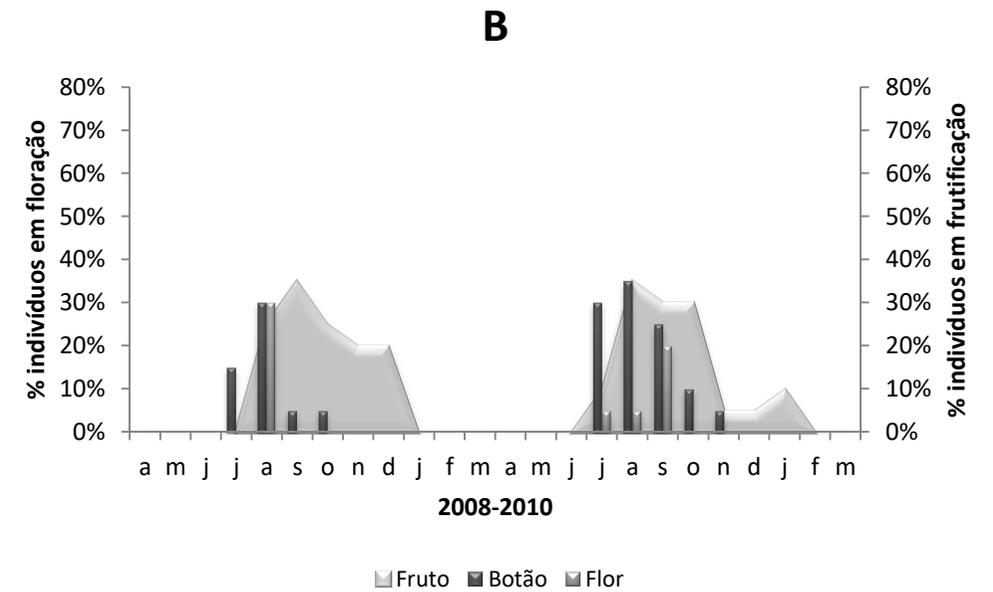
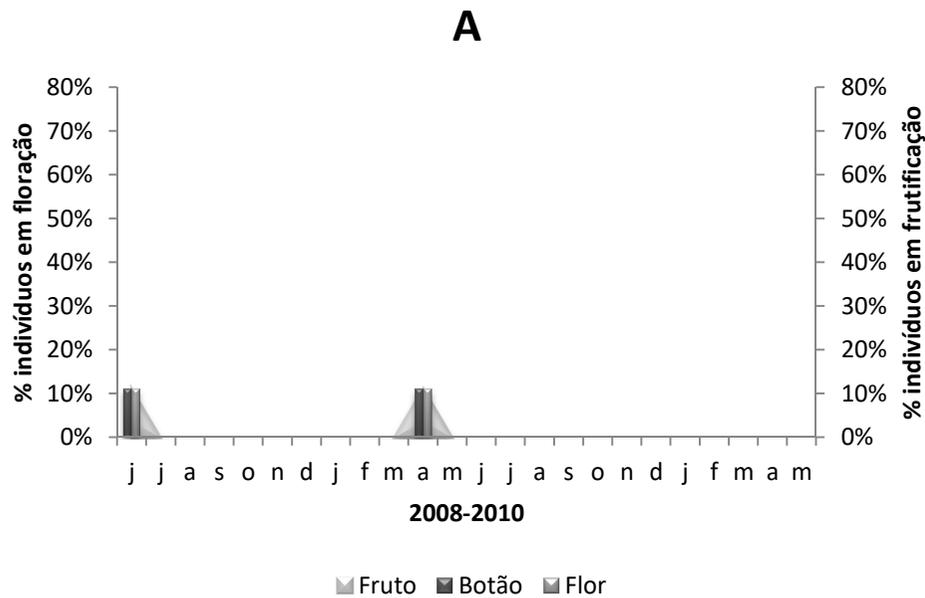


Fig. 4. Percentual de indivíduos em floração (barras) e frutificação (sombra) de *Arberella bahiensis* (A), *Lasiacis ligulata* (B), *Olyra latifolia* (C) e *Pariana lanceolata* (D) na Reserva Ecológica Michelin entre abril de 2008 e março de 2010.

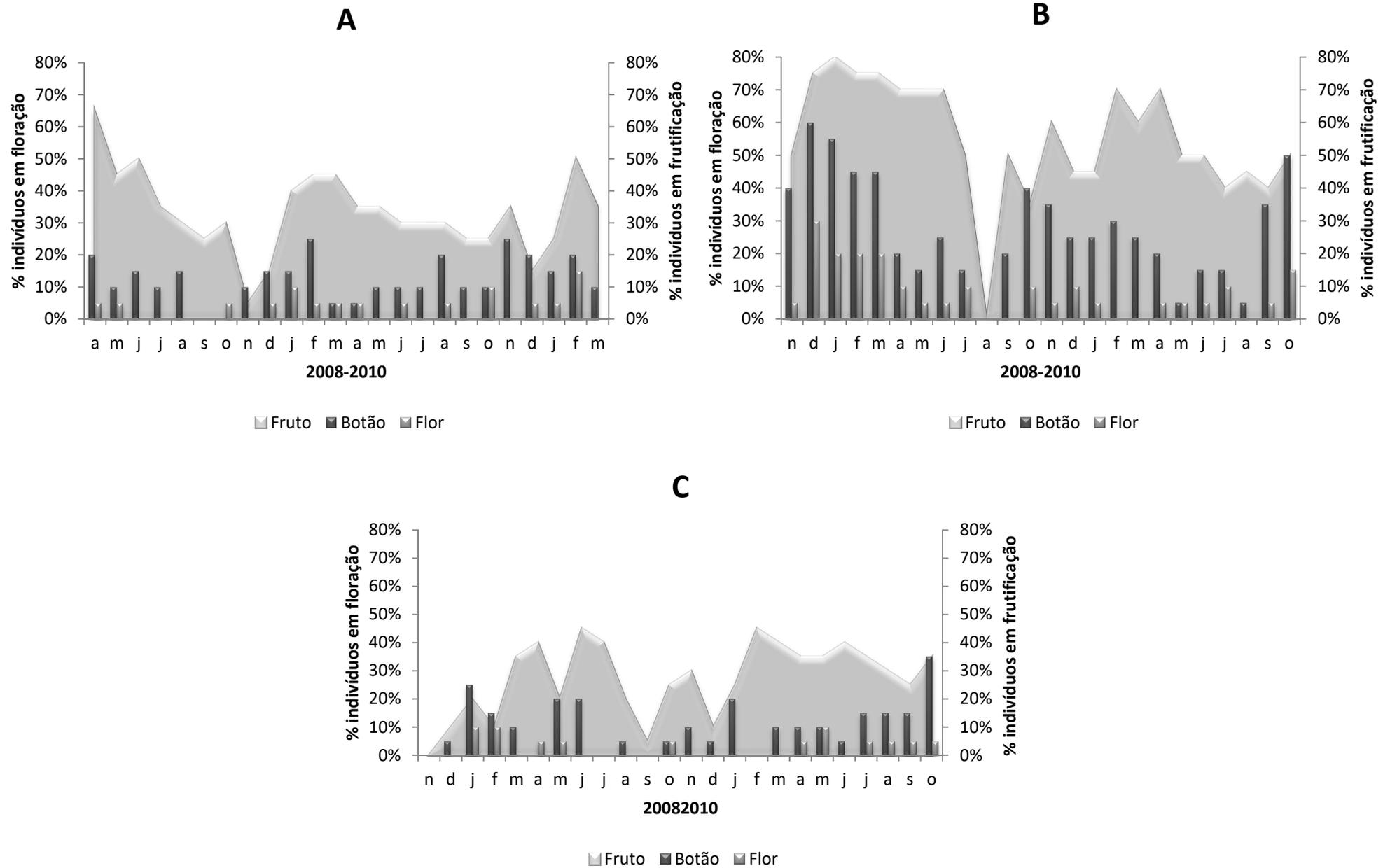


Fig. 5. Percentual de indivíduos em floração (barras) e frutificação (sombra) de *Piresia bahiensis* (A), *Piresia hygrophila* (B) e *Piresia palmula* (C) na Reserva Ecológica Michelin entre abril de 2008 e outubro de 2010.

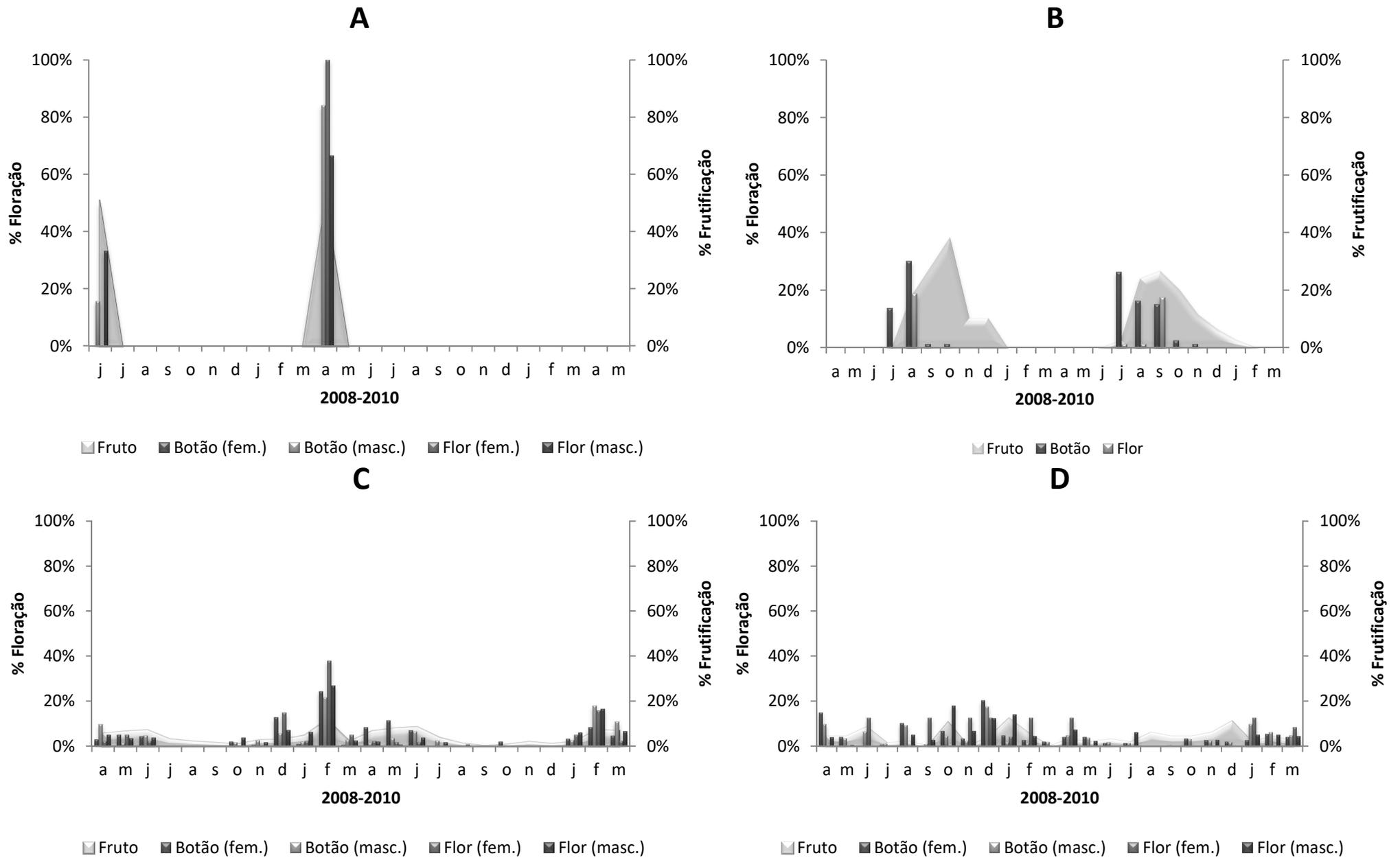


Fig. 6. Percentual da intensidade de floração (barras) e frutificação (sombra) de *Arberella bahiensis* (A), *Lasiacis ligulata* (B), *Olyra latifolia* (C) e *Pariana lanceolata* (D) na Reserva Ecológica Michelin entre abril de 2008 e março de 2010.

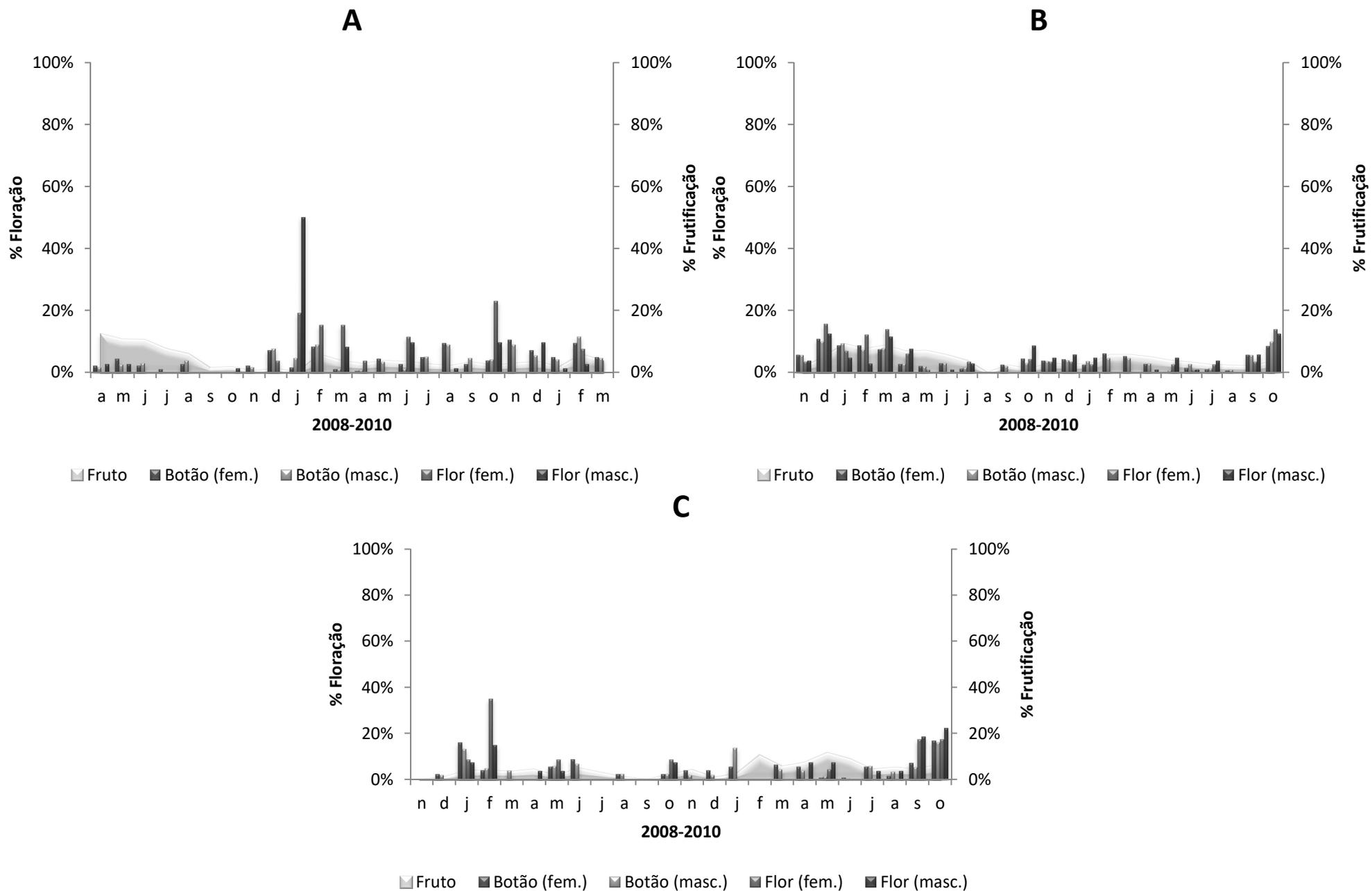


Fig. 7. Percentual da intensidade de floração (barras) e frutificação (sombra) de *Piresia bahiensis* (A), *Piresia hygrophila* (B) e *Piresia palmula* (C) na Reserva Ecológica Michelin entre abril de 2008 e outubro de 2010.

Referências

- Aide, T. M. 1988. Herbivory as a selective agent on the timing of leaf production in a tropical understory community. *Nature* 336: 574-575.
- Almeida, E. M. & Alves, M. A. 2000. Fenologia de *Psychotria nuda* e *P. brasiliensis* (Rubiaceae) em uma área de Floresta Atlântica no sudeste do Brasil. *Acta Botanica Brasilica* 14: 335-346.
- Arbeláez, M. V. & Parrado-Rosselli, A. 2005. Seed dispersal modes of the sandstone plateau vegetation of the middle Caquetá River region, Colombian Amazonia. *Biotopica* 37(1): 64-72.
- Augspurger C. K. 1981. Reproductive synchrony of a tropical shrub: experimental studies on effects of pollinators and seed predators on *Hybanthus prunifolius* (Violaceae). *Ecology* 62: 775–788.
- Augspurger, C.K. 1986. Morphology and dispersal potential of wind-dispersed diaspores of Neotropical trees. *American Journal of Botany* 73: 353-363.
- Bawa, K. S. 1983. Patterns of flowering in tropical plants. *In*: Jones C. E. & Little R. J. *Handbook of experimental pollination biology*. Van Nostrand Reinhold, New York, Pp.: 394-410
- Bencke, C. S. C. & Morellato, L. P. C. 2002. Estudo comparativo da fenologia de nove espécies arbóreas em três tipos de Floresta Atlântica no sudeste do Brasil. *Revista Brasileira de Botânica* 25(2): 237-248.
- Calle, Z.; Strahler, A. H. & Borchert, R. 2009. Declining insolation induces synchronous flowering of *Montanoa* and *Simsia* (Asteraceae) between Mexico and the Equator. *Trees* 23: 1247-1254.

- Calle, Z.; Schlumpberger, B. O.; Piedrahita, L.; Leftin, A.; Hammer, S. A.; Tye, A. & Borchert, R. 2010. Seasonal variation in daily insolation induces synchronous bud break and flowering in the tropics. *Trees* 24: 865-877.
- Carmo, M. R. B. & Morellato, L. P. C.. 2001. Fenologia de árvores e arbustos das matas ciliares da bacia do rio Tibagi, estado do Paraná, Brasil. *In*: Rodrigues, R. R. & Leitão-Filho, H. Matas ciliares, conservação e recuperação. Editora da Universidade de São Paulo, São Paulo, Pp.: 125-141.
- Carvalho, M.L.S.; Dórea, M.C.; Pimenta, K.M. & Oliveira, R.P. 2012. *Piresia palmula*: a new species of herbaceous bamboo (Poaceae, Olyreae) endemic to the Atlantic Rainforest, Southern Bahia, Brazil. *Systematic Botany* 37(1): 134-138.
- Castaño, N. 2003. Estimación de la oferta de frutos em el gradiente vertical de um bosque de tierra firme del medio Rio Caquetá, Amazonía colombiana. B.Sc. Thesis. Universidade Nacional de Colombia, Bogotá.
- Clark, L. G. 1990. Diversity and Biogeography of Neotropical Bamboos (Poaceae: Bambusoideae). *Acta Botanica Brasilica* 4: 125-132.
- Conceição, A. A.; Funch, L. S. & Pirani, J. R. 2007. Reproductive phenology, pollination and seed dispersal syndromes on sandstone outcrop vegetation in the “Chapada Diamantina”, northeastern Brazil: population and community analyses. *Revista Brasileira de Botânica* 30(3): 475-485.
- Davidse, G. 1987. Fruit dispersal in Poaceae. *In*: Soderstrom, T.R; Hilu, K.W.; Campbell, C.S. & Barkworth, M.E. (Eds.). *Grass Systematics and Evolution*. Smithsonian Institution Press, Washington, D.C., p. 27-31.

- Dickinson, C. E. & Dodd, J. L. 1976. Phenological pattern in the shortgrass prairie. *American Midland Naturalist* 96(2): 367-378.
- Faegri, K. & van der Pijl, L. 1979. *The principles of pollination ecology*. 3rd. ed. Pergamon Press, Oxford, 248p.
- Filgueiras, T.S., Longhi-Wagner, H.M., Viana, P.L., Zanin, A., Guglieri, A., Oliveira, R.C. de, Canto-Dorow, T.S., Shirasuna, R.T., Valls, J.F.M., Oliveira, R.P. 2010. Poaceae *In: Lista de Espécies da Flora do Brasil*. Jardim Botânico do Rio de Janeiro. (<http://floradobrasil.jbrj.gov.br/2010/FB000193>). Acesso em: 26.abr.2011.
- Fonseca, L. C. N.; Almeida, E. M. & Alves, M. A. S. 2008. Fenologia, morfologia floral e visitantes de *Psychotria brachypoda* (Müll. Arg.) Britton (Rubiaceae) em uma área de Floresta Atlântica, sudeste do Brasil. *Acta Botanica Brasilica* 22(1): 63-69.
- Fournier, L. A. 1974. Un método cuantitativo para la medición de características fenológicas en árboles. *Turrialba* 24: 422-423.
- Frankie, G. W.; Baker, H. G. & Opler, P. A. 1974. Comparative phenological studies of trees in tropical lowland wet and dry forest sites of Costa Rica. *Journal of Ecology* 62:881-913.
- Greene, D.F. & Quesada, M. 2005. Seed size, dispersal, and aerodynamic constraints within the Bombacaceae. *American Journal of Botany* 92(6): 998-1005.
- Guilherme, F.A.G. & Ressel, K. 2001. Biologia floral e sistema de reprodução de *Merostachys riedeliana* (Poaceae: Bambusoideae). *Revista Brasileira de Botânica* 24(2): 205-211.

- Krupnick G. A. & Weis A. E. 1999. The effect of floral herbivory on male and female reproductive success in *Isomeris arborea*. *Ecology* 80: 135–49.
- Krupnick, G. A., Weis, A. E. & Campbell, D. R. 1999. The consequences of floral herbivory for pollinator service to *Isomeris arborea*. *Ecology* 80: 125-134.
- Leite, A. V. & Machado, I. C. 2007. Fenologia reprodutiva, biologia floral e polinizadores de duas espécies simpátricas de Maranthaceae em um fragmento de Floresta Atlântica, Nordeste do Brasil. *Revista Brasileira de Botânica* 30(2): 221-231.
- Lenza, E. & Oliveira, P. E. 2006. Biologia reprodutiva e fenologia de *Virola sebifera* Aubl. (Myristicaceae) em mata mesofítica de Uberlândia, MG, Brasil. *Revista Brasileira de Botânica* 29(3): 443-451.
- Liebsch, D. & Mikich, S. B. 2009. Fenologia de species vegetais da floresta ombrófila mista do Paraná, Brasil. *Revista Brasileira de Botânica* 32(2): 375-391.
- Liebsch, D. & Reginato, M. 2009. Florescimento e frutificação de *Merostachys skvortzovii* Sendulsky (taquara-lixá) no estado do Paraná. *Iheringia – Série Botânica* 64(1): 53-56.
- Lieth, H. 1974. Purpose of a phenology book. *In*: Lieth, H. *Phenology and Seasonality modeling*. Springer, Berlin, Pp.: 2-19.
- Lima, N. A. S. & Vieira, M. F. 2006. Fenologia de floração e sistema reprodutivo de três espécies de *Ruellia* (Acanthaceae) em fragmento florestal de Viçosa, sudeste brasileiro. *Revista Brasileira de Botânica* 29(4): 681-687.
- Longhi-Wagner, H. M. & Oliveira, R.P. 2011. Poaceae. *In*: Milliken, W., Klitgaard, B. & Baracat, A. *Neotropikey - Interactive key and information*

- resources for flowering plants of the Neotropics. www.kew.org/neotropikey
Acesso em: 28.ago.2011.
- Martin-Gajardo, I. S. & Morellato, L. P. C. 2003. Fenologia de Rubiaceae do sub-bosque em Floresta Atlântica no sudeste do Brasil. *Revista Brasileira de Botânica* 26(3): 200-309.
- McCall, A. C. & Irwin, R. E. 2006. Florivory: the intersection of pollination and herbivory. *Ecology Letters* 9: 1351-1365.
- Morellato, L. P. C. 1995. As estações do ano na floresta. *In*: Morellato, L. P. C. & Leitão-Filho, H. F. *Ecologia e preservação de uma floresta tropical urbana*. Ed. da Unicamp, Campinas, Pp.: 37-41.
- Morellato, L. P. C. & Leitão-Filho, H. L. F. 1990. Estratégias fenológicas de espécies arbóreas em floresta mesófila Serra do Japi, Jundiaí, São Paulo. *Revista Brasileira de Biologia* 50(1): 163-173.
- Morellato, L. P. C.; Rodrigues, R.R.; Leitão-Filho, H. L. F. & Joly, C. A. 1989. Estudo comparativo da fenologia de espécies arbóreas de floresta de altitude e floresta mesófila semidecídua na Serra do Japi, Jundiaí, São Paulo. *Revista Brasileira de Botânica* 12: 85-98.
- Morellato, L. P. C.; Romera, E. C.; Talora, D. C.; Takahashi, A.; Bencke, C. C. & Zipparro, V. B. 2000. Phenology of Atlantic rain Forest trees: a comparative study. *Biotropica* 32: 811-823.
- Mota, A. C. 2009. Poaceae em uma área de floresta montana no Sul da Bahia, Brasil. Dissertação de Mestrado, Universidade Estadual de Feira de Santana, Bahia.

- Munhoz, C. B. R. & Felfili, J. M. 2005. Fenologia do estrato herbáceo-subarbustivo de uma comunidade de campo sujo na Fazenda Água Limpa no Distrito Federal, Brasil. *Acta Botanica Brasilica* 19(4): 979-988.
- Newstrom, L.E., Frankie, G.W. & Baker, H.G. 1994. A new classification for plant phenology based on flowering patterns in lowland tropical rain forest trees at La Selva, Costa Rica. *Biotropica* 26(2):141-159.
- Oliveira, R. P.; Longhi-Wagner, H. M.; Leite, K. R. B. & Hollowell, V. C. 2008. *Pariana multiflora* (Poaceae: Bambusoideae: Olyreae): a new species from Brazil and notes on the leaf anatomy of this genus in Eastern Coast Brazil. *Systematic Botany* 33(2): 262-266.
- Oliveira, R.P., Longhi-Wagner, H.M. & Jardim, J.G. 2011. Diversidade e conservação de bambus herbáceos (Poaceae: Bambusoideae: Olyreae) da Mata Atlântica, Brasil. *Anais do Seminário Nacional de Bambu, Brasília, 2006*. pp.: 62-66.
- Oliveira, R.P. 2001. A Tribo Olyreae (Poaceae: Bambusoideae) no estado da Bahia, Brasil. Dissertação de Mestrado, Universidade Federal de Feira de Santana, Bahia.
- Pimenta, K. M.; Dorea, M. C. & Oliveira, R. P. Panicoideae (Poaceae) de remanescentes florestais na Reserva Ecológica Michelin, Igrapiúna, Bahia. *Rodriguesia*. No prelo.
- Rivera, J. & Cozza, J. 2008. Reduced photoperiod induces partially synchronous flowering in an understory rain forest herb, *Begonia urophylla* in Costa Rica. *Biotropica* 40(3): 363–365.
- Sakai, S.; Momose, K.; Yumoto, T.; Nagamitsu, T.; Nagamasu, H.; Karim, A. A. H. Nakashizuka, T. & Inoue, T. 2005. Plant reproductive phenology and

- general flowering in a mixed dipterocarp Forest. *In*: Roubik, D.; Sakai, S. & Hamid, A. A. Pollination ecology and the rain forest. Ecological studies, v. 174, Springer, New York, Pp.: 35-50.
- Santos, D. L. & Takaki, M. 2005. Fenologia de *Cedrela fissilis* Vell. (Meliaceae) na região rural de Itirapina, SP, Brasil. *Acta Botanica Brasilica* 19(3): 625-632.
- SEI – Superintendência de Estudos Econômicos e Sociais da Bahia, Secretaria de Planejamento do Estado da Bahia. 2011. *Municípios em síntese*. Disponível em: http://www.sei.ba.gov.br/municipio/index_mun_mapa.php. Acesso em: 26.abr.2011.
- Smythe, N. 1970. Relationships between fruiting seasons and seed dispersal methods in a neotropical forest. *American Naturalist* 104: 25-35.
- Soderstrom, T. R.; Judziewicz, E. J. L.; Clark, L. G. 1988. Distribution patterns in Neotropical bamboos". *In*: Proceedings of the Neotropical Biotic Distribution Pattern Workshop. Academia Brasileira de Ciências, Rio de Janeiro, Pp.: 120-156.
- Stehmann, J. R.; Forzza, R. C.; Salino, A.; Sobral, M.; Costa, D. P. & Kamino, L. H. Y. 2009. Diversidade taxonômica da Floresta Atlântica. *In*: Stehmann, J. R.; Forzza, R. C.; Salino, A.; Sobral, M.; Costa, D. P. & Kamino, L. H. Y. Plantas da Floresta Atlântica. Jardim Botânico do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro, Pp.: 3-12.
- Strauss, S. Y. & Whittall, J. B. 2006. Non-pollinator agents of selection on floral traits. *In*: Harder, L. D. & Barrett, S. C. H. Ecology and evolution of flowers. Oxford University Press Inc., New York, Pp.: 120-138.

- Talora, D. C. & Morellato, P. C. 2000. Fenologia de espécies arbóreas em floresta de planície litorânea do sudoeste do Brasil. *Revista Brasileira de Botânica* 23(1): 13-26.
- Tannus, J. L. S.; Assis, M. A. & Morellato, L. P. C. 2006. Fenologia reprodutiva em campo sujo e campo úmido numa área de Cerrado no sudeste do Brasil, Itirapina SP. *Biota Neotropica* 6(3): www.biotaneotropica.org.br/v6n3/pt/abstract?article+bn02806032006. Acesso em: 15.jul.2011.
- Wheelwright, N. T. 1985. Competition for dispersers, and the time of flowering and fruiting in a guild of tropical trees. *Oikos* 44: 465-477.
- Williams-Linera, G. & Meave, J. (2002) Patrones fenológicos. *In*: Guariguata, M.R. & Katan, G.H. *Ecología y conservación de bosques neotropicales*. Costa Rica, Ediciones LUR, San José. Pp. 408-431.
- Zar, J. H. 1996. *Bioestatistical analysis*. Prentice-Hall, New Jersey, 662p.

CAPÍTULO 3

BIOLOGIA FLORAL DE DUAS ESPÉCIES DE POACEAE SIMPÁTRICAS NA MATA ATLÂNTICA: ANEMOFILIA ASSISTIDA POR INSETOS?*



*Artigo submetido para publicação na *Biotropica*

RESUMO. Duas espécies de gramíneas florestais, *Olyra latifolia* L. (Bambusoideae) e *Lasiacis ligulata* Hitchc. & Chase (Panicoideae), simpátricas em um fragmento de Mata Atlântica na Reserva Ecológica Michelin (13°50'S; 30°10'W) no município de Igrapiúna, Bahia, Brasil, foram estudadas quanto à sua biologia floral, a fim de entender se os caracteres morfológicos da inflorescência corroboram com o esperado para anemofilia e se há intervenção biótica no processo de polinização. Ambas possuem hábito herbáceo, com inflorescências paniculadas, portam espiguetas unifloras e bifloras, respectivamente, com flores inconspícuas, e o único recurso oferecido é o pólen. As duas espécies são protogínicas e apresentam disponibilidade de pólen apenas pela manhã. O pólen de *L. ligulata* e *O. latifolia* é ornamentado e desprovido de *pollenkitt* e lipídios, mas possui amido. Apesar de possuírem atributos florais concordantes com anemofilia, essas espécies foram visitadas por dípteros (Cecidomyiidae), coleópteros (Chrysomelidae) e formigas (*Brachymyrmex* sp.), que promoveram a liberação dos grãos de pólen auxiliando na polinização.

Palavras-chave: bambus herbáceos, florestas tropicais, gramíneas, polinização, ambifilia

ABSTRACT. The floral biology of two grass species occurring sympatrically in the Michelin Ecological Reserve in the Brazilian Atlantic Forest, *Olyra latifolia* L. (Bamboosoideae) and *Lasiacis ligulata* Hitchc. & Chase (Panicoideae), were studied to determine if the morphological characteristics of their inflorescences were compatible with those expected for anemophily and if there were any biotic interventions in the pollination. Both species have herbaceous habits, paniculate inflorescences, unifloral and bifloral spikelets, inconspicuous flowers, and only pollen offered as a resource. The two species are protogynic and their pollen is only available in the morning. The pollen of *L. ligulata* and *O. latifolia* is ornamented and without pollenkit or lipids, but contains starch. Although these two species have floral attributes consistent with anemophily, they were visited by flies (Cecidomyiidae), beetles (Chrysomelidae), and ants (*Brachymyrmex* sp.) that aided in liberating pollen grains and therefore in the pollination process.

Keywords: herbaceous bamboos, tropical forests, grasses, pollination, ambophily

Introdução

Poaceae é uma família cosmopolita, que inclui atualmente 12 subfamílias em sua delimitação (Sánchez-Ken & Clark, 2010). Apesar de ocorrerem principalmente em ambientes campestres, algumas dessas subfamílias possuem membros tipicamente florestais, a exemplo de Bambusoideae e Panicoideae (GPWG, 2001). As gramíneas têm sido indicadas como bastante representativas nas florestas do Brasil (Filgueiras *et al.*, 2010), especialmente no bioma Mata Atlântica, destacando-se por incluir um dos mais importantes centros de diversidade de bambus nas Américas, na região Sul do estado da Bahia (Soderstrom *et al.*, 1988; Clark, 1990; Oliveira *et al.*, 2006).

Os representantes de Poaceae são tradicionalmente considerados como anemófilos, principalmente por sua peculiar estrutura floral, incluindo redução do perianto, ausência de nectários, muitas flores por inflorescência, produção abundante de grãos de pólen, estigma plumoso e reduzido número de óvulos (geralmente um), caracteres frequentemente entendidos como adaptações ao aumento da eficiência da polinização mediada pelo vento (Soderstrom & Calderón, 1971; Linder, 1998).

Controversamente, desde o começo do século XX existem registros da visita de insetos a representantes dessa família, cujos dados disponíveis são relacionados especialmente a plantas ocorrentes em áreas campestres (Bogdan, 1962), onde a disponibilidade de vento é normalmente muito grande. A maioria desses trabalhos envolve membros de Panicoideae, a exemplo de Adams *et al.* (1981) que abordaram a ocorrência de visitantes florais em *Paspalum dilatatum* Poir. em uma região temperada na América do Norte,

indicando aumento na taxa de frutificação associada à polinização pelo vento mediada por abelhas solitárias, sugerindo a possível ocorrência de ambifilia.

Para espécies florestais de Poaceae ocorrentes na região Neotropical, estudos envolvendo tanto a biologia floral quanto polinização são ainda mais escassos, podendo ser citadas as informações de Davis e Richards (1933), que descreveram a visitação de abelhas (*Melipona* spp.) a espécies de *Pariana* Aubl. ocorrentes na Guiana, assim como Soderstrom e Calderón (1971), que observaram vários insetos coletando pólen no mesmo gênero, assim como em *Olyra* L., ambos bambus herbáceos, em áreas de florestas tropicais úmidas na América Central e Norte da América do Sul.

No Brasil, uma única espécie até o momento foi incluída em estudos mais detalhados nesse sentido (ver Guilherme & Ressel, 2001). Trata-se de *Merostachys riedeliana* Rupr. ex Döll, um bambu lenhoso endêmico de áreas de Mata Atlântica (Judziewicz *et al.*, 1999). Guilherme e Ressel (2001) observaram visitas de abelhas às flores promovendo a liberação de pólen, porém também sem contato com a região estigmática. Contudo visitantes raros, como dípteros e coleópteros, coletaram pólen e entraram em contato com o estigma das flores, sugerindo certa funcionalidade no processo de polinização.

Apesar de alguns desses trabalhos citados apresentarem dados a cerca da morfologia floral, não exploraram a relação entre caracteres morfológicos das inflorescências ou das espiguetas ao tipo de pólen encontrado nessas espécies, ou às estratégias de polinização ocorrentes nas mesmas.

Com o intuito de ampliar o conhecimento acerca da biologia floral e sistemas de polinização em espécies de Poaceae Neotropicais, foram

selecionadas duas espécies simpátricas dessa família ocorrentes em uma área de Mata Atlântica do nordeste do Brasil, pertencentes a duas subfamílias distintas: *Lasiacis ligulata* Hitchc. & Chase (Panicoideae) e *Olyra latifolia* L. (Bambusoideae), ambas com ampla ocorrência no Brasil. A partir desse estudo buscou-se responder as seguintes questões: (1) os caracteres morfológicos das inflorescências, espiguetas e grãos de pólen de *L. ligulata* e *O. latifolia* corroboram as características esperadas para anemofilia ou entomofilia? (2) Essas espécies são polinizadas pelo vento, por insetos ou por ambos?

Material e Métodos

Área de estudo

O estudo da biologia floral de *Lasiacis ligulata* e *Olyra latifolia* foi desenvolvido na Reserva Ecológica Michelin (REM), localizada entre os municípios de Ituberá e Igrapiúna (13°50'S; 30°10'W), na microrregião Litoral Sul do estado da Bahia (Fig. 1). A REM possui 3.096 ha. e está inserida numa localidade caracterizada por uma variedade de ecossistemas distintos incluindo floresta ombrófila pluvial atlântica costeira, restinga de *Attalea funifera* Mart. ex Spreng., restingas de *Brodriguesia santosii* R.S.Cowan, estuários com manguezais, rios, várzeas, mar e diversos sistemas agroflorestais com mais de 60 cultivos plantados (K. Flesher, com. pess.). A região possui clima úmido a subúmido, com precipitação anual de 2.051 mm e temperaturas que variam entre 18 e 30 °C (SEI, 2011).

A Reserva está dividida em quatro fragmentos de Mata Atlântica, sendo a denominada Mata de Vila Cinco o remanescente florestal onde foram desenvolvidos os estudos. Essa área possui 180 ha. (com 2,5 km de comprimento e 800 m de largura), com a cobertura vegetal recobrando quatro morros com cumes que vão de 160 a 288 m.

Observações sobre a biologia floral e visitantes

Indivíduos (touceiras) de *L. ligulata* e *O. latifolia* foram acompanhados ao longo de oito dias consecutivos durante o mês de setembro de 2010, quanto foram encontrados alguns floridos simultaneamente. Foram registradas informações sobre hábito, número de espiguetas por inflorescência, morfologia floral, horário de antese, duração da flor, receptividade estigmática, viabilidade polínica, horário de disponibilidade de pólen, presença de *pollenkitt*, lipídios e

amido, morfologia polínica e visitantes florais. Também foram realizadas mensurações nas inflorescências e espiguetas, com auxílio de paquímetro e estereomicroscópio, sempre a partir de material fresco. A terminologia utilizada seguiu Gibson (2009), sendo que para *O. latifolia* foi adotada a terminologia “espiguetas masculinas” para estruturas morfologicamente bissexuadas, mas funcionalmente masculinas.

A receptividade estigmática foi testada com uso de peróxido de hidrogênio (H_2O_2) e lupa de mão (Dafini *et al.*, 2005). Para a observação da ectexina dos grãos de pólen, anteras (de pelo menos três indivíduos de cada espécie) foram dissecadas sobre fita de carbono aderida ao porta-espécime (*stub*), para em seguida cada amostra ser recoberta com ouro em metalizador Balzers SCD 050. Após metalizadas, cada amostra foi analisada em microscópio eletrônico de varredura (MEV) JEOL JSM-6390LV da Plataforma de Microscopia Eletrônica do Centro de Pesquisas Gonçalo Muniz da Fundação Oswaldo Cruz (ME-CPqGM-FIOCRUZ).

A viabilidade polínica foi verificada utilizando-se duas técnicas de coloração do citoplasma, uma com vermelho neutro e outra com lactofenol-azul de anilina, assim como a presença de lipídios através de coloração por sudan IV, presença de *pollenkitt* através da liberação dos grãos de pólen em água destilada, e a presença de amido com uso de lugol (Kearns & Inouye, 1993; Dafni *et al.*, 2005).

A velocidade do vento foi medida à altura da inflorescência, com o auxílio de anemômetro digital com precisão de $0,1 \text{ m.s}^{-1}$, a cada 15 minutos durante os dias de observação. Foi observado o comportamento e a duração da presença dos visitantes florais nas espiguetas desde o momento de abertura floral até às

18:00 ao longo dos oito dias de observação, sendo coletados e sacrificados em câmara mortífera contendo acetato de etila, em seguida transferidos para microtubos com álcool 70%, para posteriormente serem identificados por especialistas e depositados na Coleção Entomológica do Museu de Zoologia da Universidade Estadual de Feira de Santana (MZ/UEFS).



Fig.1. Localização da Costa do Dendê (Baixo Sul), microrregião Litoral Sul do estado da Bahia. (Fonte: Fundação Odebrecht, 2011)

Resultados

Lasiacis ligulata

Lasiacis ligulata foi encontrada sempre em clareiras ao longo da Mata de Vila Cinco, onde a luminosidade era maior do que em outras áreas do sub-bosque. Os indivíduos observados eram escandentes, com número variado de ramos às vezes eretos (geralmente quando da planta jovem), podendo alcançar mais de 2 m de altura apoiados em outras plantas vizinhas. As plantas eram rizomatosas, com colmos ramificados, sublignificados, com folhas desenvolvidas ao longo de todo o colmo e inflorescências terminais (Fig. 2). As folhas eram sésseis, compostas por bainha e lâmina, além de uma lígula membranosa e evidente.

Os indivíduos de *L. ligulata* apresentaram inflorescências paniculadas, que quando jovens são congestas e à medida que as espiguetas se desenvolviam e alcançavam o período de abertura floral, tornavam-se laxas (Fig. 2). As inflorescências eram constituídas por até dois estágios de ramificação possuindo ramos primários e ramos secundários, que portavam um número variável de espiguetas bifloras compostas por um antécio neutro e outro bissexuado (Tab. 2).

Lasiacis ligulata apresentou uma florada massiva, pelo menos nos indivíduos mais velhos, e com isso um grande número de espiguetas florescem ao mesmo tempo ao longo de poucos meses e por poucas horas por dia. As espiguetas de *L. ligulata* ficaram totalmente expostas da bainha ainda muito jovens (Fig. 2). Durante o período de floração, antes da antese, ocorreu a movimentação dos ramos da inflorescência, de modo que esses se afastaram do eixo principal expondo melhor as espiguetas. Em contrapartida, as

espiguetas permaneceram com os pedúnculos alinhados aos seus ramos, afastando-se deles logo após o período de floração. O mesmo aconteceu com os ramos primários e secundários, que após a floração afastaram-se mais do ramo principal, quase formando um ângulo de 180°.

As espiguetas iniciaram a abertura por volta das 04:30, com exposição das anteras e logo em seguida do estigma plumoso. Nesse momento a abertura do lema e da pálea foi suficiente para a passagem apenas aos verticilos reprodutivos (as glumas permaneceram unidas ao lema e pálea). Após a exposição desses verticilos, lema e pálea fecharam-se de modo que apenas estames e estigmas eram visualizados. Às 05:30 já eram encontradas espiguetas com os verticilos florais totalmente expostos, porém com as anteras ainda fechadas, as quais iniciaram a deiscência por volta das 08:00. As anteras possuíam coloração amarelada e, quando totalmente expostas, eram pêndulas (Fig. 3) e assim o movimento destas provocava a liberação dos grãos de pólen. A velocidade do vento foi próxima a 0 m.s^{-1} em todas as tomadas.

As primeiras anteras (visualmente) vazias foram notadas por volta das 10:30, ocorrendo a partir daí uma redução gradativa da disponibilidade de pólen, finalizada em torno das 12:30.

O teste do H_2O_2 foi aplicado a dez estigmas, e apontou receptividade desde o início da exposição estigmática (Fig. 3), mesmo em estigmas provenientes de espiguetas fechadas. Contudo, a observação do aspecto morfológico do estigma confirmou possível receptividade, uma vez que possuía coloração branca, brilhante, com aspecto umedecido e ereto, perdendo essas características algum tempo depois.

A observação da ectexina em MEV revelou que os grãos de pólen de *L. ligulata* possuíam uma ornamentação do tipo areolado-microequinada (Fig. 4).

Testes de viabilidade polínica com o uso de corantes, como lactofenol-azul de anilina e vermelho neutro, apontaram todos os grãos como viáveis. A avaliação para detectar presença de *pollenkitt* nos grãos de *L. ligulata* foi negativa. A detecção de amido nos grãos de pólen foi positiva, ao passo que o teste para observação de presença de lipídios foi negativo.

Apenas durante um dia de campo (em oito dias de observação) e pela manhã foi observada a presença de visitantes nas inflorescências dessa espécie. A partir das 08:30 houve uma visitação massiva de dípteros (Cecidomyiidae), que freneticamente se movimentavam entre as espiguetas aparentando ovopositarem nas mesmas (Fig 4). A ação desses insetos visivelmente promovia a liberação dos grãos de pólen, os quais eram liberados no ar, e outras vezes, de tão numerosos, foram visualizados se acumulando nas folhas (Fig. 3) e assim posteriormente carregados pelo pouco vento. À medida que a disponibilidade de pólen decrescia (a partir das 10:30) percebeu-se a diminuição das visitas. Porém, a visitação terminou às 11:00, deixando ainda algumas anteras com pólen e estigmas receptivos até às 12:30.

Olyra latifolia

Olyra latifolia pode ser encontrada ao longo de quase toda a trilha do remanescente florestal estudado, ocupando inclusive clareiras, mas geralmente foi vista em áreas sombreadas do sub-bosque. Os indivíduos observados eram eretos até escandentes, com número variado de ramos, podendo alcançar cerca de 2 m de altura (Fig. 5). Eram plantas que possuíam rizoma, e com colmos geralmente não ramificados, lignificados e monomórficos, isto é, com

folhas desenvolvidas e inflorescências terminais. As folhas eram compostas por bainha, pseudopecíolo e lâmina, tendo ainda uma lígula membranoso-ciliada pouco evidente.

As inflorescências de *O. latifolia* eram paniculadas constituídas por ramos que portavam um número variável de espiguetas unifloras masculinas e espiguetas femininas (Tab. 2). As espiguetas são dimórficas, sendo as femininas maiores e localizadas geralmente no ápice de cada ramo portador de várias espiguetas masculinas (Fig. 5). Ambas as espiguetas eram pedunculadas, mas apenas as femininas possuíam glumas em número de duas, membranosas e caudadas (Fig. 5).

As inflorescências de *O. latifolia* eram congestionadas e à medida que saem da bainha, durante os dias de floração tornam-se laxas (Fig. 5; 6). O período que antecedeu a antese foi longo, durante a noite até a madrugada. As primeiras espiguetas iniciaram a abertura das glumas às 19:00, seguida da abertura do lema e da pálea por volta de 01:00. As espiguetas femininas de *O. latifolia* foram as primeiras a expor seus órgãos reprodutivos, estigmas plumosos por volta de 02:00, sendo o ápice de exposição às 04:30. No entanto, o horário de emergência do estigma pareceu ser variável, uma vez que durante o acompanhamento houve espiguetas femininas às 02:00 que estavam com o verticilo reprodutivo completamente exposto. Contudo, o horário inicial de abertura das glumas foi mantido durante o período de observação.

No antécio, o lema e a pálea permaneceram abertos durante a emergência do estigma, porém no momento da exposição total fecharam entre si, deixando apenas espaço para passagem do estilete, de modo que ao final da manhã (por volta das 12:00) fecharam totalmente aparentando seccionar o

estilete, coincidindo com o aspecto senescente do estigma (Fig. 5; 6). As espiguetas entraram em antese à medida que as inflorescências saíram da bainha, ou seja, mesmo com cerca de 90% da inflorescência coberta as espiguetas apicais abriram (Fig. 5). No primeiro dia de antese, foram observadas apenas espiguetas femininas se abrindo. Entre 07:30 e 08:00, os estigmas começaram a aparentar o início de senescência, tornando-se um pouco opacos e arqueados, mas ainda reagindo positivamente ao teste do H_2O_2 , o qual apontou receptividade desde o início da antese.

Contudo, a observação do aspecto morfológico do estigma indicou possível receptividade, uma vez que possuía coloração branca, brilhante, com aspecto umedecido e ereto, perdendo as características algumas horas depois (Fig. 6).

Apenas no segundo dia de acompanhamento pode ser vista a antese das espiguetas masculinas. Essas iniciaram a exposição dos verticilos por volta das 02:30, sempre após a antese das espiguetas femininas, indicando protoginia. As anteras, de coloração rósea, foram expostas uma a uma, de modo que no final do processo encontraram-se eretas e ainda fechadas. Vale ressaltar que nenhuma espiguetas feminina abriu após a exposição das anteras, e isso se repetiu por todos os dias de observação.

A deiscência das anteras se deu em torno das 05:30 seguida pela liberação dos grãos de pólen. Pode ser visualizado perfeitamente “nuvens de grãos de pólen” sendo liberadas das anteras à medida que todo o ramo era deslocado pelo ar ou por gotas de água vindas do dossel da floresta, que atingiam o ramo florífero ou as folhas, de modo que a planta era movimentada. Como as anteras eram eretas, era necessário o deslocamento de todo o ramo

para a liberação do pólen (Fig. 6). O anemômetro registrou velocidades próximas a 0 m.s^{-1} em todas as tomadas.

A disponibilidade de pólen coincidiu com o alvorecer, e poucas horas depois (a partir das 07:30) as primeiras anteras que emergiram na madrugada já encontravam-se visivelmente com uma menor disponibilidade de pólen. As anteras foram identificadas vazias e com aspecto senescente às 9:00 (Fig. 6). Porém, em alguns dias de observação ocorreram chuvas pela manhã, e desse modo às 9:30 as anteras ainda continham considerável quantidade de pólen, ficando visivelmente vazias e senescentes em torno de 11:00.

A inflorescência de *O. latifolia* levou oito dias para se tornar totalmente exposta da bainha, apenas a partir do quarto dia foi presenciada a abertura dos primeiros ramos (Fig. 6).

As espiguetas femininas abriram até o quarto ou quinto dia, e apesar de haver inflorescências ainda portando espiguetas femininas jovens, estas não abriram nos dias seguintes, aparentando estarem abortadas. A partir daí, restaram muitas espiguetas masculinas jovens, que permaneceram além dos oito dias ainda fornecendo pólen.

A observação da superfície polínica em microscopia eletrônica de varredura mostrou que os grãos de pólen de *O. latifolia* possuíam uma ectexina ornamentada do tipo microequinado (Fig. 7).

Testes colorimétricos para viabilidade polínica apontaram todos os grãos de pólen como viáveis. A avaliação para detectar presença de *pollenkitt* nos grãos de pólen de *O. latifolia* foi negativa. A detecção de lipídios e amido apontou apenas a presença deste polissacarídeo no citoplasma dos grãos de pólen.

Somente durante o quarto dia de campo e pela manhã foi observada a presença de visitantes florais. Um indivíduo de Chrysomelidae (Coleoptera) coletando pólen das anteras (em dois períodos, às 07:45 e 08:30), e durante essa visita a diferentes espiguetas, caminhou várias vezes pelos estigmas plumosos com duração de cerca de cinco minutos em cada período (Fig. 7). Ainda pela manhã (das 10:30 até 11:05), foi visto outro indivíduo de *Brachymyrmex* sp. (Hymenoptera: Formicidae) coletando pólen depositado sobre as glumas das espiguetas e nas anteras, e assim como o visitante anterior também percorreu os estigmas das espiguetas femininas (Fig. 7).

Discussão

Arquitetura da inflorescência

As inflorescências de *L. ligulata* e *O. latifolia* são localizadas no ápice dos ramos, característica que pode tornar a polinização mais eficiente. Porém, a disposição das anteras é distinta nessas espécies. Na primeira, os filetes flexíveis permitem que as anteras fiquem pêndulas e vibrem mais facilmente com o baixo fluxo de ar ou com a presença de visitantes. Em *O. latifolia*, os estames inteiros são mantidos eretos, demandando o deslocamento de todo o ramo da planta para sua vibração, o que foi percebido inclusive com o gotejamento advindo do dossel da floresta, quando atingia as folhas e os ramos nas primeiras horas da manhã.

Essa diferença morfológica pode estar relacionada aos locais onde essas espécies foram encontradas. *Lasiacis ligulata* ocupa locais mais abertos no interior da mata (assim como o bordo desses ambientes), onde as correntes de ar, apesar de baixas, devem se comportar de forma distinta de onde são encontrados os indivíduos de *O. latifolia* (locais mais sombreados e portanto mais fechados). No caso dessa última, os estames eretos facilitam a exposição das anteras em meio às demais espiguetas, já que nos primeiros dias de abertura floral a inflorescência permaneceu congesta (compacta).

A capacidade de dispersar ou de receber o pólen geralmente aumenta com a posição da inflorescência acima da vegetação (Cruden, 2000), com mudanças na estrutura, ou com o movimento na corrente de ar (Niklas, 1987).

As inflorescências paniculadas com flores inconspícuas de *L. ligulata* e *O. latifolia* apresentam atributos que as enquadram na síndrome da anemofilia descrita por Faegri e van der Pijl (1966).

Apesar de possuírem a arquitetura das inflorescências semelhantes, *L. ligulata* e *O. latifolia* apresentaram padrões distintos de deslocamento dos ramos nas inflorescências, ao longo do seu amadurecimento, e é possível que tal mudança de conformação da inflorescência, durante a floração, seja uma estratégia de adaptação à polinização pelo vento.

Em *L. ligulata* mesmo com a abertura dos ramos primários e secundários, as espiguetas se mantiveram compactas aos seus respectivos ramos, que juntamente com a floração massiva, podem levar aos efeitos de eficiência esperados para o sucesso da polinização. Já *O. latifolia* apresentou inflorescência compacta durante os primeiros dias de floração, tornando-se em seguida difusa e coincidindo com o final da floração das espiguetas femininas. Deste momento em diante, a inflorescência ainda portando muitas espiguetas masculinas e femininas possivelmente fecundadas (frutos imaturos), tornou-se cada vez mais difusa. É provável que essa abertura dos ramos facilite tanto a dispersão dos frutos, quanto os grãos de pólen das espiguetas masculinas.

A eficiência das inflorescências para a captura de pólen foi testada em *Setaria parviflora* (Poir.) M. Kerguelen (sob *Setaria geniculata* (Lam.) Beauv.) e *Agrostis hyemalis* (Walter) Britton, Sterns & Poggenb. (gramíneas com inflorescências paniculadas compactas e difusas, respectivamente), num experimento de túnel de vento (Niklas, 1987). Nesse estudo foi sugerido que as inflorescências compactas seriam mais eficientes na captura de pólen, à medida que o fluxo de ar era acrescido.

Para Friedman e Harder (2004), que testaram em experimentos naturais a hipótese de Niklas (1987), as inflorescências compactas também foram mais eficientes que as difusas na transferência de pólen, apesar de concordarem

que ambas dependem de mecanismos aerodinâmicos contrastantes para efeitos de polinização. Ainda assim esses autores afirmaram que seus resultados podem ilustrar que inflorescências compactas permitem uma maior eficiência da polinização cruzada. Entretanto, inflorescências compactas também estão sujeitas à captura do seu próprio pólen, devido o impulso da inflorescência ser numa área de turbulência a sotavento, que promove a recirculação dos grãos de pólen no ar (Niklas, 1987).

Longevidade floral e disponibilidade de pólen

O processo de abertura floral em *O. latifolia* foi mais longo que em *L. ligulata*, porém a longevidade das flores foi bem curta para as duas espécies, sendo em ambas observada liberação de pólen e receptividade estigmática apenas durante a manhã. Seres e Ramírez (1995) estudaram a biologia floral e polinização de algumas monocotiledôneas de uma floresta úmida na Venezuela, obtendo resultados bem distintos para as gramíneas analisadas (*O. latifolia* e *Pariana stenolemma* Tutin). Assim como os indivíduos de *O. latifolia* estudados no presente trabalho, os da Venezuela também apresentaram protoginia, mas a antese foi bem distinta, variando nas espiguetas femininas de 08:00 às 16:00 e nas masculinas de 08:00 às 14:00, com longevidade de 72 h e 7-10 h, respectivamente.

A antese e a longevidade das espiguetas nas espécies analisadas foram bem efêmeras, com as espiguetas femininas de *O. latifolia* durando ca. 10 h e as masculinas 3,5 h a 6 h, considerando-se apenas o período de disponibilidade polínica, e em *L. ligulata*, ca. 4,5 h e cujas espiguetas são bissexuadas.

Koshy *et al.* (2001) constataram que quatro das seis espécies de bambus que estudaram também apresentaram floração curta, com antese e longevidade restritas apenas ao período da manhã, e duração de no máximo 6,5 horas. Esses autores também observaram que as espiguetas de *Bambusa* spp. fechavam-se após a polinização, característica que também pode ser observada nos indivíduos estudados de *O. latifolia*, com os estigmas senescentes ao final da manhã, fato que pode significar o fim da receptividade estigmática e também uma reação à provável polinização.

Esse fenômeno foi de difícil visualização em *L. ligulata*, porque as glumas ficam aderidas ao lema e pálea. Porém, foi perceptível a abertura da espiguetas para a exposição dos verticilos reprodutivos e seu posterior fechamento, não podendo ser detectado o mesmo grau de movimentação como visto em *O. latifolia*, e por isso não é descartada a possibilidade desse mesmo fenômeno ocorrer em *Lasiacis*.

Adams *et al.* (1981) observaram que *P. dilatatum* emergiu os estigmas antes da deiscência das anteras 30-60 min, característica também observada em *L. ligulata* na floresta que levou 2,5 h entre a emergência total dos estigmas e a deiscência das anteras. Apesar das espiguetas serem bissexuadas e a emergência dos verticilos sexuais sempre praticamente ao mesmo tempo, isso pode representar um comportamento protogíneo de *Lasiacis*.

Adams *et al.* (1981) ainda perceberam que em *P. dilatatum* houve um atraso de 2-3 h na abertura das espiguetas quando a umidade relativa do ar foi muito alta (RH > 80%). Isso não foi percebido para *Lasiacis*; no entanto, durante as observações de *O. latifolia* ocorreu um dia de chuva em que houve um atraso de 3,5 h na liberação de pólen, provocando a extensão da

disponibilidade polínica até o fim da manhã. Segundo esses autores, esse atraso provocado pela alta umidade resulta em uma baixa concentração de pólen na atmosfera, o que afeta diretamente a polinização anemófila. Nesse contexto, vetores bióticos teriam um papel importante na manutenção da transferência de pólen entre os indivíduos em floração.

Morfologia polínica

Lasiacis ligulata e *O. latifolia* possuem grãos de pólen com alguns caracteres típicos daqueles de plantas anemófilas, como o tamanho entre 10-50 μm , exina fina ou reduzida e ausência de *pollenkitt* (Faegri & van der Pijl, 1966; Whitehead, 1969; Culley *et al.*, 2002). Alguns estudos discutem a morfologia polínica em função do modo de polinização (e.g. Thanikaimoni, 1986; Ackerman, 2000) e tratam que a ornamentação da ectexina teria uma relação com o mecanismo de transferência polínica. Visto que tradicionalmente Poaceae é considerada uma família tipicamente anemófila (Faegri & van der Pijl, 1966) e com grãos de pólen com ectexina psilada (não ornamentada) (Woodhouse, 1935, Erdtman, 1943; 1986), pode-se perceber que as gramíneas aqui estudadas não compartilham essa caracterização.

Tanto *Lasiacis* quanto *Olyra* apresentaram ectexina ornamentada com aréolas e microespinhos e apenas microespinhos, respectivamente. Contudo, esses elementos ornamentais são muito reduzidos em tamanho (menores que 1 μm), sugerindo que esses processos suprategmiais não interferem no transporte dos grãos de pólen pelo ar (já que também são desprovidos de *pollenkitt*), mas podem auxiliar na transferência por vetores bióticos, uma vez que a ornamentação aumenta a capacidade de aderência do grão de pólen a

esses vetores. Essa morfologia polínica também é evidente em Asteraceae, na qual gêneros anemófilos como *Artemisia* L. e *Ambrosia* L. têm grãos de pólen com espinhos bastante reduzidos (Whitehead, 1969).

Anemofilia e visitantes florais

Em anemofilia, a transferência polínica entre indivíduos compatíveis é mais eficaz se a velocidade do vento for suficientemente alta para retirar os grãos de pólen da antera e transportá-lo até o estigma receptivo. Porém, essa velocidade inicial não deve superar a terminal, devendo ser decrescente para não dificultar a captura pela superfície estigmática (Whitehead, 1969; Niklas, 1985). A velocidade terminal do pólen em algumas espécies anemófilas tem intervalos de 0,02-0,06 m.s⁻¹, enquanto que as velocidades médias do vento variam de 1 a 10 m.s⁻¹ em florestas (Whitehead, 1969). Contudo, no sub-bosque da área de estudos a velocidade do vento registrada foi muito abaixo desse intervalo, tornando esse dado como um fator limitante ao sucesso da anemofilia no interior da mata. Nesse contexto a entomofilia pode ser uma saída para manter a polinização das espécies afetadas pelo baixo fluxo de ar. Os vetores bióticos podem diretamente fazer a transferência do pólen ou durante a visita ajudar na liberação dos grãos de pólen para eventualmente serem levados por alguma corrente de ar adequada ao transporte.

Soderstrom e Calderón (1971) foram pioneiros na observação de insetos visitando as inflorescências de *Olyra* e *Pariana* nas florestas tropicais da América Central e norte da América do Sul. Para as espécies estudadas foi observada presença (entre outros grupos) de indivíduos de Chrysomelidae

(Coleoptera), Diptera e Formicidae (Hymenoptera), os quais foram vistos nas inflorescências de *L. ligulata* e *O. latifolia* na Mata Atlântica.

Em *L. ligulata* e *O. latifolia*, a ausência de nectários florais torna o pólen como único recurso a ser oferecido para possíveis visitantes. Porém a ausência de lipídios e a presença apenas de amido nos grãos de pólen dessas espécies tornam-nos pouco atrativos, pois o amido é de pouco valor como fonte de alimento para alguns insetos e isso também limitaria a perda desse recurso para visitantes não polinizadores (Baker & Baker, 1979). Dafni *et al.* (2005) argumentam que algumas abelhas digerem amido polínico em diferentes graus e que coleópteros se alimentam de partes florais ricas em amido, fato que poderia explicar a presença dos Chrysomelidae nas anteras de *O. latifolia*.

Seres e Ramírez (1995), apesar de não detectarem nenhuma visitação às espiguetas de *O. latifolia* na Venezuela e por isso concluíram que esta espécie é anemófila, observaram visita de representantes de Chrysomelidae e Cecidomyiidae (Diptera) às inflorescências de *P. stenolemma*, percebendo que esses insetos carregavam pólen por todo o corpo.

Cecidomídeos foram observados em muitas inflorescências de *L. ligulata* na Mata Atlântica em suposta atividade de ovoposição nas espiguetas, mas tocando visivelmente os verticilos reprodutivos das flores. Uma vez que esses insetos carregam pólen por todo o corpo, é muito provável que promovam a polinização. Contudo, existe a possibilidade desses insetos também auxiliarem a anemofilia e não se envolverem diretamente no processo de polinização, uma vez que cada visita a uma espiguetas produzia vibrações que provocavam a liberação de pólen, o qual era carregado pelo vento.

Huang *et al.* (2002) sugeriram que *Apis cerana* assistia a polinização pelo vento em *Phyllostachys nidularia* quando nas visitas produzia “nuvens de grãos de pólen” ao redor das inflorescências transferindo grãos de pólen que carregado pelo vento alcançavam distâncias de pelo menos 2 m. Algo semelhante ocorreu em *L. ligulata*, na qual pôde ser visto grandes quantidades de pólen depositado sobre as folhas, após a visita das dípteras, e em seguida dispersado pelo ar.

Entre os trabalhos que abordam a visita de insetos às Poaceae, o de Adams *et al.* (1981) foi o único que sugeriu uma possível ambifilia em *Paspalum dilatatum*, principalmente pela indicação de aumento na taxa de frutificação quando a polinização foi realizada pelo vento e abelhas solitárias. Entretanto outros autores afirmaram que vários insetos visitaram anteras de bambus, mas não entravam em contato com os estigmas plumosos (Venkatesh, 1984; Nadgouda, 1993; Koshy *et al.*, 2001, Guilherme & Ressel, 2001), contudo provocavam a liberação do pólen nas correntes de ar.

Lasiacis ligulata e *Olyra latifolia* possuem atributos de morfologia floral e polínica de espécies tipicamente anemófilas. Todavia, o fato de estarem presentes em um ambiente que a circulação de ar é muito reduzida e o potencial de polinizadores considerado grande, é provável que essas espécies busquem estratégias adicionais ao seu sucesso reprodutivo.

Neste estudo com *L. ligulata* e *O. latifolia*, as velocidades do vento foram muito baixas ($< 0,1 \text{ m.s}^{-1}$) durante o período de observação. Além da possibilidade dos visitantes carregarem pólen em seus corpos, os insetos promoveram a liberação desse recurso por movimentação das inflorescências, lançando os grãos de pólen no baixo fluxo de ar, de modo a alcançarem pelo

menos os estigmas mais próximos. Existem dúvidas quanto à ambifilia, principalmente pela necessidade de estudos de polinização controlada que não foram aqui abordados. Entretanto, é fato que a visita de insetos às inflorescências das gramíneas estudadas no interior da Mata Atlântica de alguma forma interfere na polinização das espécies, principalmente no que diz respeito a liberação dos grãos de pólen, em um ambiente com o fluxo de ar tão reduzido.

Tabela 1. Características das inflorescências de *Lasiacis ligulata* Hitchc. & Chase e *Olyra latifolia* L. (n= 10).

Caracteres	<i>Lasiacis ligulata</i>	<i>Olyra latifolia</i>
Tipo de inflorescência	Paniculada (aberta)	Paniculada (aberta)
Tamanho da inflorescência (mm)	93±7,38	114,2±5,5
Nº. de ramos primários	9±0,71	25±1,56
Nº. de ramos secundários	23,4±2,91	-
Tipo de espiguetas	Biflora	Uniflora
Nº. de espiguetas	52,9±8,28 (25-87)	24,7±1,43 ♀ e 144,2±20,26 ♂
Tamanho das espiguetas (mm)	3,45±0,16	13,6±0,45 ♀ e 7,7±0,37 ♂
<i>Pollenkitt</i>	Negativo	Negativo
Lípidios	Ausente	Ausente
Amido	Presente	Presente
Antese	05:30	02:00
Viabilidade polínica	100%	100%
Receptividade estigmática	04:30-12:30	02:30-12:30
Disponibilidade polínica	08:00-12:30	05:30-09:00
Visitantes florais	Cecidomyiidae	Chrysomelidae e <i>Brachymyrmex</i> sp.

Fig. 2. *Lasiacis ligulata* Hitchc. & Chase - **A.** Vista geral de um indivíduo em campo (hábito). **B.** Detalhe da florada massiva. **C.** Colmo com folhas desenvolvidas e inflorescência terminal. **D.** Inflorescência congestionada com espiguetas jovens ainda em desenvolvimento. **E.** Inflorescência congestionada com espiguetas jovens já desenvolvidas. **F.** Inflorescência iniciando a abertura dos ramos; espiguetas jovens desenvolvidas e outras ainda em desenvolvimento. **G.** Inflorescência paniculada quase totalmente laxa, com a maioria das espiguetas bem desenvolvidas.



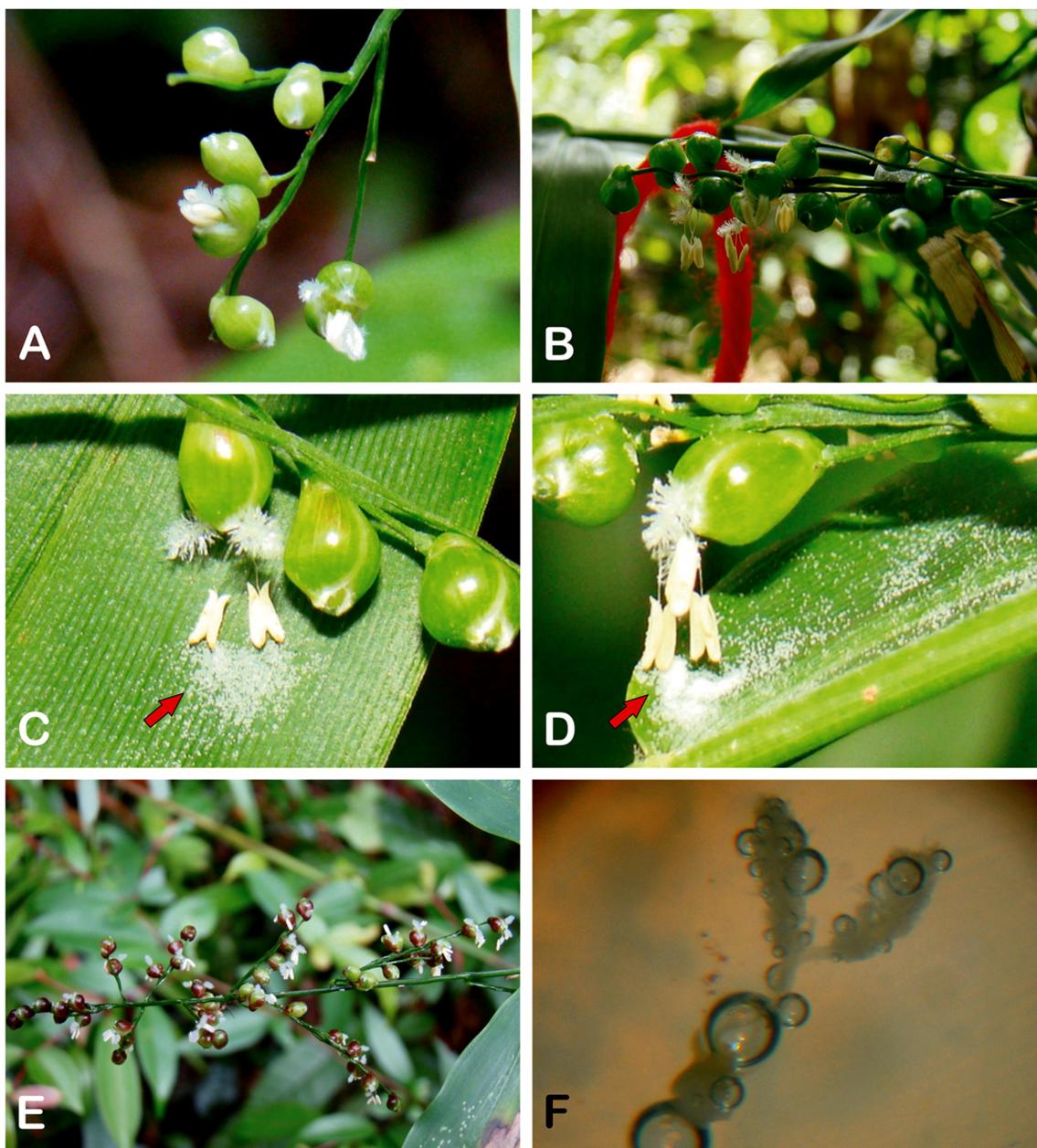


Fig. 3. *Lasiacis ligulata* Hitchc. & Chase - **A.** Espiguetas expõem anteras e estigmas ao mesmo tempo durante antese. **B.** Detalhe das anteras pêndulas. **C-D.** Grãos de pólen sendo liberados pelas anteras e se acumulando sobre as folhas (seta). **E.** Inflorescência portando diversas espiguetas com flores em antese. **F.** Estigma plumoso emerso em H_2O_2 evidenciando receptividade.

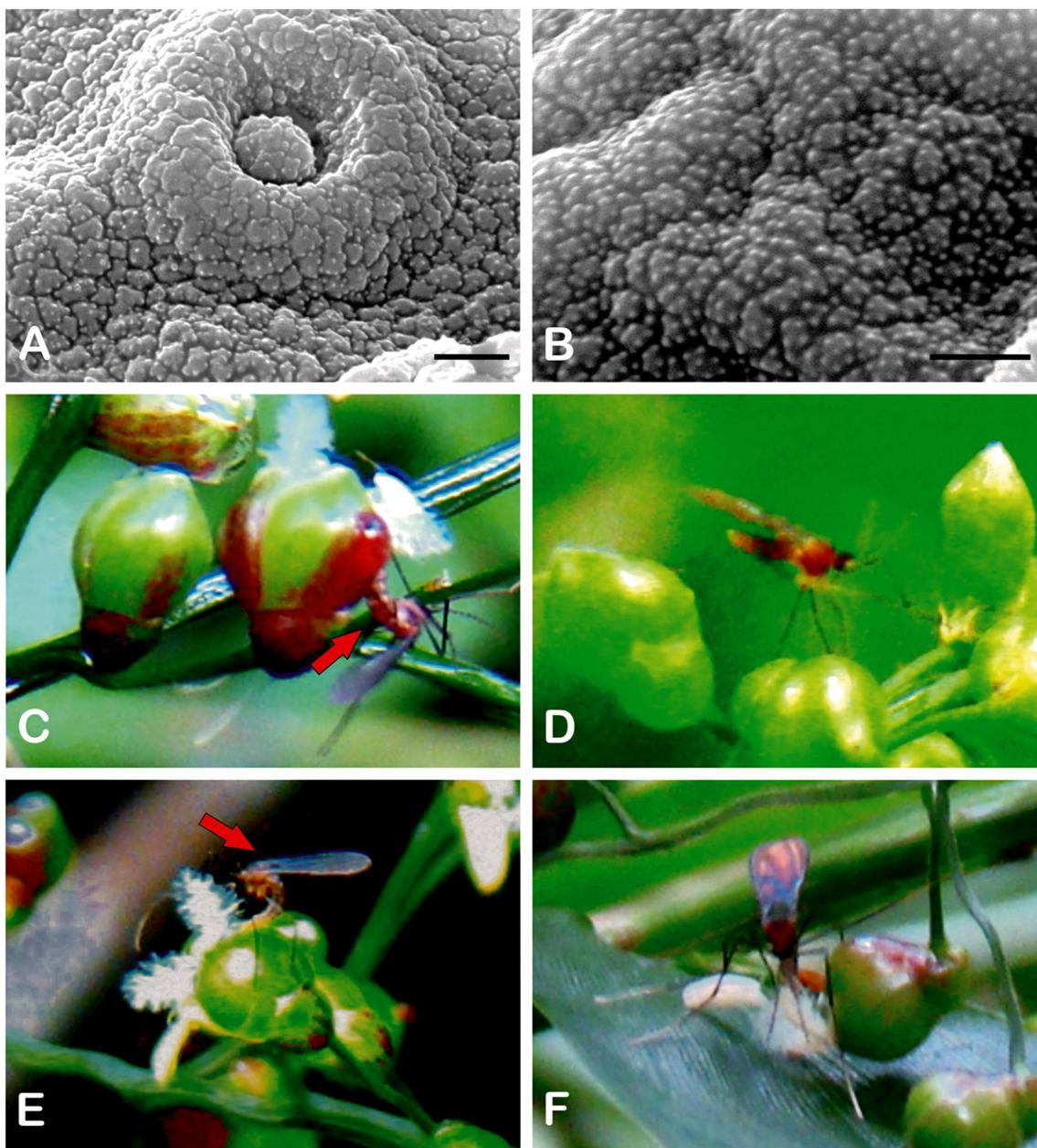


Fig. 4. *Lasiacis ligulata* Hitchc. & Chase - **A-B.** Grãos de pólen (poro com ânulo e opérculo, ectexina areolado-microequinada, repectivamente). **C-F.** Indivíduos de Cecidomyiidae (Diptera) (seta) visitando as espiguetas férteis. Escala = 2 μm .

Fig. 5. *Olyra latifolia* L. - **A.** Inflorescência envolvida pela bainha foliar. **B.** Inflorescência parcialmente exposta da bainha foliar. **C.** Vista geral do indivíduo em campo (hábito). **D.** Inflorescência parcialmente exposta com espiguetas femininas em antese. **E.** Inflorescência parcialmente exposta com espiguetas femininas e masculinas em antese. **F.** Espiguetas femininas em antese; detalhe para abertura do lema e pálea (seta). **G.** Espiguetas bissexuadas funcionalmente masculinas; detalhe para o estigma vestigial.

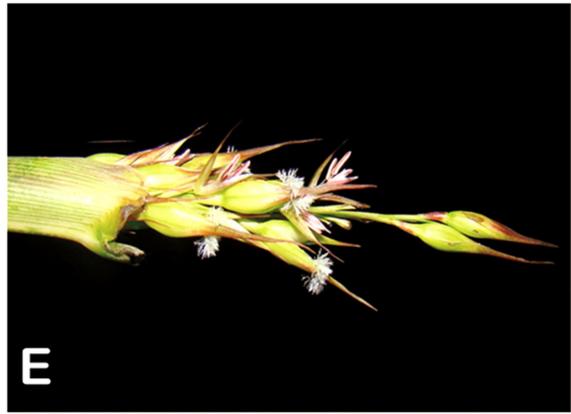


Fig. 6. *Olyra latifolia* L. - **A.** Antécio feminino ainda portando estigma. **B.** Início da exposição do estigma (seta) na espiguetta feminina. **C-D.** Aspecto morfológico do estigma receptivo (C) e senescente (D) da espiguetta feminina. **E-F.** Espiguetas masculinas com anteras indeiscentes carregadas com pólen (E) e senescentes com as cargas polínicas liberadas (F). **G.** Inflorescência iniciando a aberturas dos ramos primários. **H.** Inflorescência totalmente exposta e laxa com frutos e espiguetas masculinas ainda jovens.

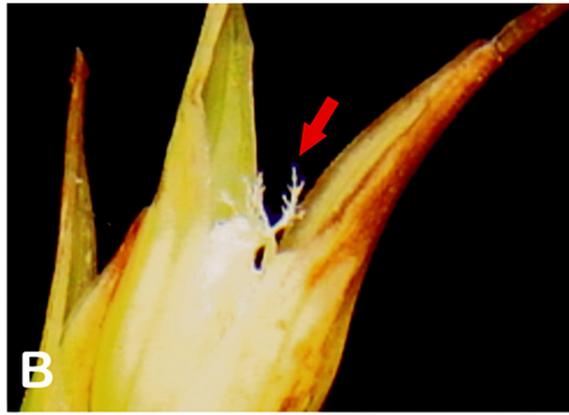
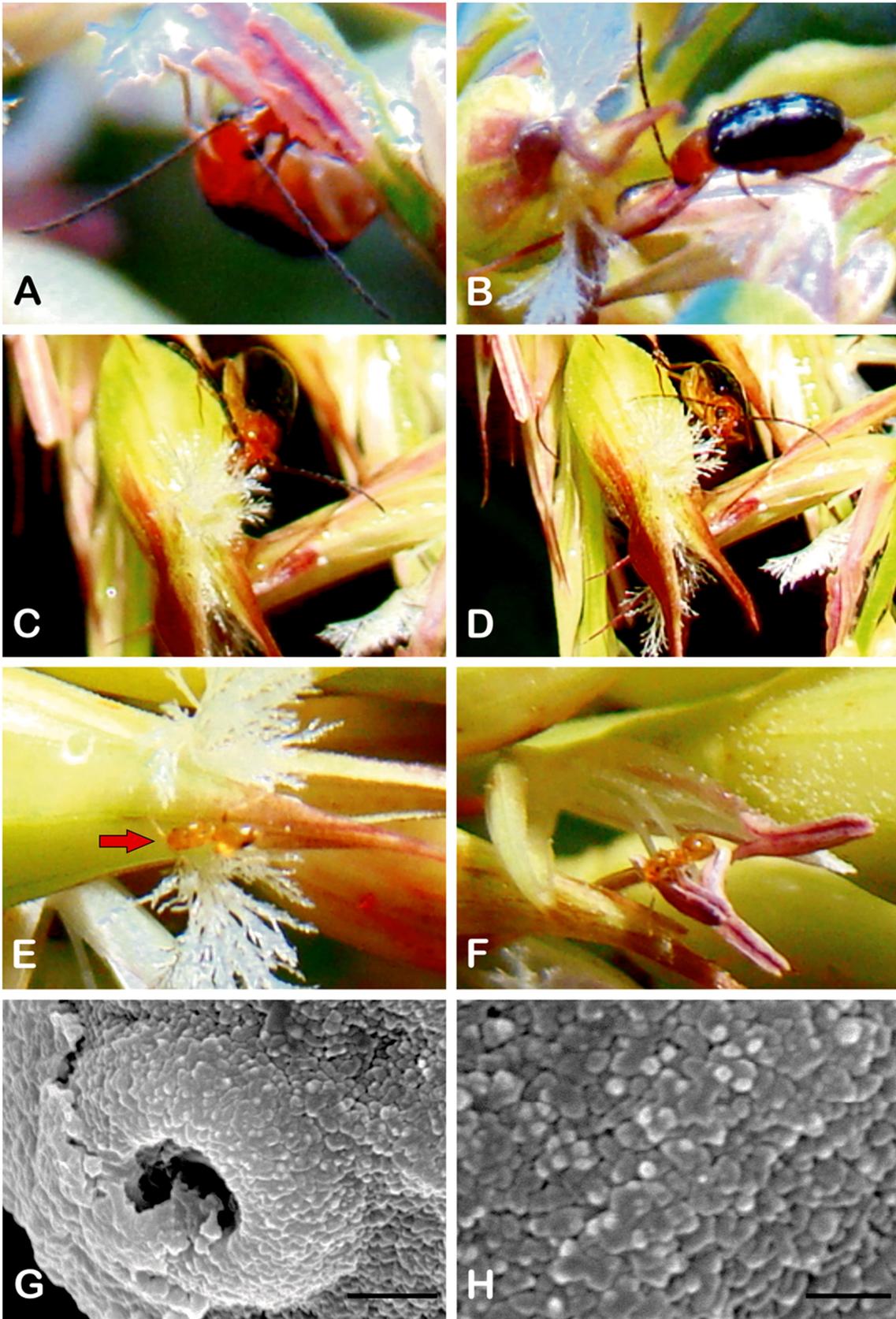


Fig. 7. *Olyra latifolia* L. - **A.-D.** Indivíduos de Chrysomelidae (Coleoptera) visitando espiguetas masculinas (A) e femininas (B-D). **E-F.** Indivíduo de *Brachymyrmex* sp. (Hymenoptera, Formicidae) em visita às espiguetas feminina e masculina. **G-H.** Grãos de pólen (poro com ânulo e ectexina microequinada, respectivamente). Escala = 2 μm (A) e 1 μm (B).



Referências

- Ackerman, J.D. 2000. Abiotic pollen and pollination: ecological, functional, and evolutionary perspectives. *Plant Systematics and Evolution* 222: 167–185.
- Adams, D.E.; Perkins, W.E. & Estes, J.R. 1981. Pollination systems in *Paspalum dilatatum* Poir. (Poaceae): an example of insect pollination in a temperate grass. *American Journal of Botany* 68(3): 389-394.
- Baker, H.G. & Baker, I. 1979. Starch in angiosperm pollen grains and its evolutionary significance. *American Journal of Botany* 66(5): 591-600.
- Bogdan, A.V. 1962. Grass pollination by bees in Kenya. *Proceedings Linnean Society* 173(10): 57-173.
- Carvalho, M.L.S.; Pimenta, K.M.; Dorea, M.C. & Oliveira, R.P. *Piresia palmula*: a new species of herbaceous bamboo (Poaceae, Olyreae) endemic to the Atlantic Rainforest, Southern Bahia, Brazil. *Systematic Botany*. No prelo.
- Clark, L. G. 1990. Diversity and Biogeography of Neotropical Bamboos (Poaceae: Bambusoideae). *Acta Botanica Brasilica* 4: 125-132.
- Cruden, R.W. 2000. Pollen grains: why so many? *Plant Systematics and Evolution* 222: 143–165.
- Culley, T.M.; Weller, S.G. & Sakai, A.K. 2002. The evolution of wind pollination in angiosperms. *Trends in Ecology & Evolution* 17(8): 361-369.
- Dafni, A.; Kevan, P.G. & Husband, B.C.. 2005. *Practical pollination biology*. Enviroquest, Ontario, 590p.
- Davis, T.A. & Richards, P.W. 1933. The vegetation of Moraballi Creek, British Guiana. Part 1. *Journal of Ecology* 21: 350-384.
- Erdtman, G. 1943. *An introduction to pollen analysis*. Chronica Botanica Co., Waltham, 239p.

- Erdtman, G. 1986. Pollen morphology and plant taxonomy: angiosperms (an introduction to palynology). E.J. Brill, Leiden, 553p.
- Faegri, K. & van der Pijl, L. 1966. The principles of pollination ecology. Pergamon Press, New York, 248p.
- Filgueiras, T.S., Longhi-Wagner, H.M., Viana, P.L., Zanin, A., Guglieri, A., Oliveira, R.C. de, Canto-Dorow, T.S., Shirasuna, R.T., Valls, J.F.M., Oliveira, R.P. 2010. Poaceae *In*: Lista de Espécies da Flora do Brasil. Jardim Botânico do Rio de Janeiro. (<http://floradobrasil.jbrj.gov.br/2010/FB000193>). Acesso em : 26.abr.2011.
- Friedman, J. & Harder, L.D. 2004. Inflorescence architecture and wind pollination in six grass species. *Functional Ecology* 18: 851-860.
- Fundação Odebrecht. 2011. Baixo Sul da Bahia – Localização. Disponível em: <http://www.fundacaoodebrecht.org.br/PDIS/localizacao.php>. Acesso em: 15.mai.2011.
- Gibson, D.J. 2009. Grasses and grassland ecology. Oxford University Press, New York, 305p.
- GPWG (Grass Phylogeny Working Group). 2001. Phylogeny and subfamilial classification of the grasses (Poaceae). *Annals of the Missouri Botanical Garden* 88: 373-457.
- Guilherme, F.A.G. & Ressel, K. 2001. Biologia floral e sistema de reprodução de *Merostachys riedeliana* (Poaceae: Bambusoideae). *Revista Brasileira de Botânica* 24(2): 205-211.
- Huang, S.-Q.; Yang C.-F.; Lu, B. & Takahashi, Y. 2002. Honeybee-assisted wind pollination in bamboo *Phyllostachys nidularia* (Bambusoideae: Poaceae)? *Botanical Journal of the Linnean Society* 138: 1-7.

- Judziewicz, E. J. L.; Clark, L. G.; Londoño, X. & Stern, M. J. 1999. American Bamboos. Smithsonian Institution Press, Washington, 392p.
- Kearns, C.A. & Inouye, D.W.1993. Techniques for pollination biologists. University Press of Colorado, Colorado, 583p.
- Koshy, K.C.; Harikumar, D. & Narendran, T.C. 2001. Insect visits to some bamboos of the Western Ghats, Índia. *Current Science* 81(7): 833-837.
- Linder, H.P. 1998. Morphology and the evolution of wind pollination. *In*: Owens, S.J. & Rudall, P.J. *Reproductive Biology*. Royal Botanic Gardens, Kew, Pp. 123–135.
- Longhi-Wagner, H.M.; Bittrich, V.; Wanderley, M.G.L. & Shepherd, G.J. 2001. Introdução. *In*: Wanderley, M.G.; Shepherd, G.J. & Giuliatti, A.M. *Flora fanerogâmica do estado de São Paulo*. vol. 1, Editora Hucitec, São Paulo, Pp.17-21.
- Nadgauda, R.S.; John, C.K. & Mascarenhas A.F. 1993. Floral biology and breeding behavior in the bamboo *Dendrocalamus strictus* Nees. *The Physiology* 13: 401-408.
- Niklas, K.J. 1987. Pollen capture and wind- induced movement of compact and diffuse grass panicles: implications for pollination efficiency. *American Journal of Botany* 74: 74–89.
- Percival, M.S. 1979. *Floral Biology*. Pergamon Press, Oxford, 243p.
- Pimenta, K. M.; Dorea, M. C. & Oliveira, R. P. *Panicoideae (Poaceae) de remanescentes florestais na Reserva Ecológica Michelin, Igrapiúna, Bahia. Rodriguesia*. No prelo
- Proctor, M., Yeo, P. & Lack, A. 1996. *The natural history of pollination*. Harper Collins Publishers, London, 479p.

- Sánchez-Ken, J. G. & Clark, L.G. 2010. Phylogeny and a new tribal classification of the Panicoideae s.l. (Poaceae) based on plastid and nuclear sequence data and structural data. *American Journal of Botany* 97(10): 1732–1748.
- SEI – Superintendência de Estudos Econômicos e Sociais da Bahia, Secretaria de Planejamento do Estado da Bahia. 2011. Municípios em síntese. Disponível em: http://www.sei.ba.gov.br/municipio/index_mun_mapa.php. Acesso em: 26.abr.2011.
- Seres, A. & Ramírez, N. 1995. Biología floral y polinización de algunas monocotiledoneas de un bosque nublado venezolano. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 82: 61-81.
- Silva, F.H.M. 2007. Contribuição à Palinologia das Caatingas. Tese de Doutorado. Feira de Santana, Universidade Estadual de Feira de Santana, 178p.
- Soderstrom, T.R. & Calderón, C.E. 1971. Insect pollination in tropical rain forest grasses. *Biotropica* 3: 1-16.
- Soderstrom, T. R.; Judziewicz, E. J. L.; Clark, L. G. 1988. Distribution patterns in Neotropical bamboos". *In: Proceedings of the Neotropical Biotic Distribution Pattern Workshop*. Academia Brasileira de Ciências, Rio de Janeiro, Pp.: 120-156.
- Venkatesh, C.S. 1984. Dichogamy and breeding system in a tropical bamboo *Ochlandra travancorica*. *Biotropica* 16: 309-312.
- Whitehead, D.R. 1969. Wind pollination in the angiosperms: evolutionary and environmental considerations. *Evolution* 23: 28–35.
- Wodehouse, R.P. 1935. Pollen grains. McGraw-Hill Book Co., New York, 547p.

CONSIDERAÇÕES FINAIS

Os aspectos da morfologia polínica, da fenologia reprodutiva e biologia floral de espécies de Poaceae aqui analisados ampliam o conhecimento acerca de padrões e mecanismos ocorrentes em espécies florestais da família, os quais são pouco explorados na literatura. Em parte, essa escassez de dados pode estar relacionada ao tamanho reduzido das flores e grande complexidade morfológica apresentada por alguns grupos dessa família, o que se traduz na dificuldade de realizar estudos tanto macro quanto micromorfológicos.

Nessa perspectiva, o presente trabalho envolveu espécies das subfamílias Anomochlooideae, Bambusoideae, Panicoideae e Pharoideae, sendo reavaliados vários padrões previamente descritos para os grãos de pólen da família e demonstrando que existe uma notável heterogeneidade na ectexina de representantes das duas primeiras, especialmente entre os bambus herbáceos (tribo Olyreae). Contudo, essa heterogeneidade escultural na parede dos grãos de pólen só é melhor observada sob MEV, e em altas magnitudes. Dessa forma, a natureza estenopolínica tradicionalmente reconhecida para Poaceae pode ser ratificada, especialmente devido à natureza críptica dos caracteres esculturais da ectexina, e considerando que a maioria dos pesquisadores se vale do microscópio óptico em seus estudos aplicados à taxonomia.

As variações observadas não foram úteis taxonomicamente, pelo menos na maioria dos casos. Entretanto, muitos relacionamentos (ou divergências) previamente apontados nas subfamílias através de filogenias moleculares, foram confirmados através dos dados da ectexina, o que representa um

conjunto de dados ainda pouco explorado na família, mas que demonstrou uso bastante satisfatório.

Além disso, foi analisada a existência de relação entre os padrões da ectexina e o sistema de polinização na família, e ainda desse com a morfologia das inflorescências encontrados nas espécies estudadas. Foi constatado que os mesmos dois grupos (Anomochlooideae e Bambusoideae) com ectexina mais heterogênea, são aqueles com morfologia das inflorescências mais variadas, e, muitas vezes, espécies com padrões divergentes na ectexina, também apresentavam inflorescências distintas. Tornou-se evidente também que os grãos de pólen das Poaceae florestais estudadas apresentam a ectexina totalmente ornamentada, diferindo de uma superfície psilada, esperada para pólen anemófilo. Porém, os elementos observados são diminutos, visualizados apenas em altas magnitudes de microscopia eletrônica de varredura, como citado antes, o que provavelmente não deve limitar seu transporte pelo vento, mas também pode facilitar seu transporte por vetores bióticos.

As informações sobre a fenologia reprodutiva das espécies selecionadas, simpátricas em uma área incluída no bioma Mata Atlântica, envolveram especialmente espécies de bambus herbáceos (Bambusoideae), além de uma espécie de Paniceae (Panicoideae) selecionada para fins de comparação. Os dados demonstraram que há correlação entre as fenofases e as variáveis ambientais, principalmente fotoperíodo e insolação, fatores mais sazonais em florestas tropicais e mais relacionados com a floração e frutificação nos períodos que antecederam esses eventos.

As características dos micro-habitats ocupados pelas espécies estudadas, todas ocorrentes no interior da floresta, esclareceram que a heterogeneidade ambiental pode interferir diretamente sobre os padrões fenológicos, inclusive entre espécies de um mesmo gênero, localizadas em ambientes distintos dentro da mesma floresta. Assim como essas características, a relação com a visita de insetos às inflorescências, ocorrência de predação das espiguetas em algumas espécies e o modo de dispersão dos diásporos também exerceram influência sobre padrões fenológicos reprodutivos encontrados. Apenas os níveis de abundância e os padrões de distribuição das espécies não demonstraram interferir na fenologia reprodutiva das espécies estudadas.

As informações sobre a fenologia da floração serviram de base para o desenvolvimento de um estudo sobre os mecanismos associados à biologia floral de duas espécies, selecionadas entre cada uma das subfamílias cuja fenologia foi avaliada (*Lasiacis ligulata*, de Panicoideae; e *Olyra latifolia*, de Bambusoideae). *Lasiacis ligulata* e *O. latifolia* possuem atributos de morfologia floral e polínica relacionados com espécies tipicamente anemófilas. Todavia, o fato de estarem presentes em um ambiente que a circulação de ar é muito reduzida e o potencial para polinizadores é considerado grande, isto demonstra que essas espécies buscam estratégias adicionais ao seu sucesso reprodutivo.

Como a velocidade do vento foi muito baixa ($< 0,1 \text{ m.s}^{-1}$) durante todo o período de observação, além da possibilidade dos visitantes carregarem pólen em seus corpos, foi observado que insetos promoveram a liberação desse recurso por movimentação das inflorescências, lançando os grãos de pólen no baixo fluxo de ar, de modo a alcançarem pelo menos os estigmas mais próximos. Por isso, mesmo havendo dúvidas quanto à ambifilia, a polinização

nas gramíneas estudadas no interior da Mata Atlântica sofre interferência biótica (por insetos) em alguns momentos. Contudo, é importante salientar a necessidade de se conduzir estudos de polinização controlada para ser avaliada a potencialidade desses visitantes.

Os resultados aqui obtidos demonstram a grande necessidade para o desenvolvimento de estudos futuros que abordem outros aspectos da biologia reprodutiva das espécies estudadas, como exemplo, para uma maior elucidação sobre os sistemas reprodutivos utilizados por essas espécies. E ainda, estudos similares precisam envolver outros gêneros e espécies ocorrentes no mesmo ambiente, com padrões de inflorescências distintos, para ampliar ainda mais o conhecimento sobre tais mecanismos nesse grupo.

A crescente retração de áreas florestais por desmatamentos atinge diretamente o estrato herbáceo, adaptado a condições ambientais muito específicas, principalmente de umidade e insolação. Com a retirada parcial ou total do dossel, essas espécies exclusivas do sub-bosque sofrem a pressão ampliada das variáveis climáticas, ocasionando a diminuição do número de indivíduos, às vezes de uma população inteira, com sérias implicações também para o desaparecimento das espécies.

É exatamente essa a realidade que vem ocorrendo com as espécies da tribo Olyreae, que geralmente encontram-se confinadas ao sub-bosque das florestas, e estão se tornando cada vez mais raras, devido ao porte muitas vezes delicado, e com isso serem as primeiras a serem dizimadas durante o desmatamento ou secundariamente com a abertura de clareiras no interior das florestas. Portanto, a continuação de estudos que incrementem o conhecimento sobre essas e outras espécies de Poaceae florestais, subsidiará ainda estudos

futuros com múltiplas abordagens, especialmente de cunho evolutivo e reprodutivo, gerando também importantes informações que possam ser usadas para promover a conservação dessas espécies.