

ÉRICA DUARTE-SILVA

MORFOLOGIA FLORAL E EXPRESSÃO SEXUAL

DE

***Valeriana scandens* L. (VALERIANACEAE)**

Tese apresentada à
Universidade Federal de
Viçosa, como parte das
exigências do Programa de Pós-
Graduação em Botânica, para
obtenção do título de “Magister
Scientiae”

**VIÇOSA
MINAS GERAIS – BRASIL
2006**

**Ficha catalográfica preparada pela Seção de Catalogação e
Classificação da Biblioteca Central da UFV**

T

S586m
2006

Silva, Érica Duarte, 1980-
Morfologia floral e expressão sexual de
Valeriana scandens L. (Valerianaceae) / Érica Duarte
Silva. – Viçosa : UFV, 2006.
xii, 46f. : il. ; 29cm.

Inclui anexo.
Orientador: Milene Faria Vieira.
Dissertação (mestrado) - Universidade Federal de
Viçosa.
Referências bibliográficas: f. 37-43.

1. *Valeriana scadens* - Morfologia.
2. *Valeriana scadens* - Reprodução. 3. *Valeriana scadens*
- Biologia. 4. *Valeriana scadens* - Fenologia.
5. *Valeriana scadens* - Anatomia. I. Universidade Federal
de Viçosa. II. Título.


CDD 22.ed. 583.92146

ÉRICA DUARTE-SILVA

MORFOLOGIA FLORAL E EXPRESSÃO SEXUAL DE
***Valeriana scandens* L. (VALERIANACEAE)**

Tese apresentada à
Universidade Federal de Viçosa,
como parte das exigências do
Programa de Pós-graduação em
Botânica, para obtenção do título
de “Magister Scientiae”

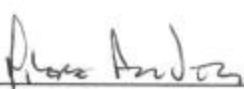
APROVADA: 24 de fevereiro de 2006


Nelson Sabino Bittencourt Jr
(Conselheiro)


Flavia Cristina Pinto Garcia
(Conselheira)


Marília Contin Ventrella


Rita Maria de Carvalho-Okano


Milene Faria Vieira
(Orientadora)

**Aos meus avós, Pedro e Bárbara
que desde muito jovem me introduziram
no mundo das flores e ervas medicinais.**

“Cada pessoa em sua existência pode ter duas atitudes: construir ou plantar. Os construtores podem demorar anos em suas tarefas, mas um dia terminam aquilo que estavam fazendo. Então param e ficam limitados por suas próprias paredes. A vida perde o sentido quando a construção acaba. Mas existem os que plantam. Estes, às vezes, sofrem com tempestades, com as estações e raramente descansam. Mas, ao contrário de um edifício, o jardim jamais pára de crescer. E, ao mesmo tempo que exige atenção do jardineiro, também permite que para ele, a vida seja uma grande aventura. Os jardineiros sabem que, na história de cada planta, está o crescimento de toda a terra.”

Paulo Coelho

AGRADECIMENTO

À Universidade Federal de Viçosa pela oportunidade de efetivação, de forma motivadora e prazerosa, de mais uma etapa em minha vida.

Ao CNPQ, pelo financiamento da pesquisa.

À EPTEA- Mata do Paraíso por permitir a realização do estudo de campo.

À minha orientadora, Prof.^a Milene Faria Vieira pelo seu voto de confiança, dando-me oportunidade de desenvolver esse trabalho e pelo seu “magnífico olho clínico” na escolha da espécie estudada .

Ao Prof. Nelson Sabino Bittencourt Jr. por sua dedicação e por suas valiosas contribuições ao trabalho que, por fim, tornaram-se indispensáveis ao objetivo proposto.

À Prof. Flávia Cristina Pinto Garcia pelas suas contribuições e discussões que ampliaram minha visão sobre o presente estudo.

Aos professores e alunos do Laboratório de Anatomia pela amizade, incentivo e apoio ao longo do trabalho.

À Vânia, funcionária do Laboratório de Anatomia, um agradecimento especial, pois sem sua ajuda, nada disso seria possível.

Aos professores, funcionários e estagiários do Herbário VIC pelo apoio à pesquisa e pelos constantes incentivos na reta final do trabalho.

À Celice pelo apoio dado nas análises estatísticas.

Ao meu estagiário Tiago Shizen Toma, pelo seu comprometimento, dedicação e entusiasmo no acompanhamento do trabalho, tanto nos laboratórios, nas “aventuras” de campo e nos “cafés filosóficos”. E à nossa companheira, L. Zeiss, que ampliou minha visão, revelando um universo ainda desconhecido sobre as valerianas.

Ao inesquecível “clube da Luluzinha”, Laura, Roberta, Silvana, Dayana, Andréa, e porque não, Heitor, pelos memoráveis e incentivadores papinhos nos intervalos dos estudos, nas “madrugadas conjuntas” e nos almoços de domingo.

Ao também inesquecível amigo Cláudio, presidente da APPIRB e dono do ERDLES, pela sua amizade inestimável e apoio em dias de sol e de chuva.

A todas as amigas e amigos da Soka Gakkai que conheci em Viçosa, pelos momentos maravilhosos que compartilhamos juntos e que foram imprescindíveis para tornar, nesta jornada, todas as adversidades em oportunidades de vitória.

À Angela e Joel, pelo inestimável apoio e incentivo nos tempos de laboratório, quando conversávamos nas madrugadas ao telefone, e nos tempos da redação da tese, quando tomávamos um gostoso café na nublada casa de Dumont city ou uma água de coco no sobrado da tia Silvia, onde, aliás, havia um sol escaldante e tentador.

Ao Josué, Ângela e pequena Bil que fizeram alegre companhia, aos meus pais e minha avó Beta, na minha ausência.

E especialmente, agradeço aos meus pais e minha amiga Kênia, que me ensinaram, neste período, a arte de sorrir independentemente se o mundo nos diz “sim” ou “não”.

BIOGRAFIA

ÉRICA DUARTE-SILVA, filha de Joel Antônio da Silva e Angela Maria Hauck Duarte

Silva, nasceu em 6 de agosto de 1980, em Santos Dumont, Estado de Minas Gerais.

Em agosto de 2001, diplomou-se em Turismo pela Faculdade de Turismo de Santos
Dumont.

Em abril de 2002, tornou-se Bacharel em Ciências Biológicas pela Universidade Federal
de Juiz de Fora.

Em Janeiro de 2003, recebeu o título de especialista em Gestão Ambiental em
municípios pela Universidade Federal de Juiz de Fora.

Em março de 2004, iniciou o Programa de Mestrado em Botânica na Universidade
Federal de Viçosa, concentrando seus estudos na área de Morfologia Floral e Biologia
Reprodutiva.

ÍNDICE

RESUMO.....	ix
ABSTRACT.....	xi
INTRODUÇÃO.....	1
2. MATERIAL E MÉTODOS.....	5
2.1 Área de estudo.....	5
2.2 Espécie estudada.....	5
2.3 Metodologia.....	6
3. RESULTADOS.....	11
3.1 Morfologia floral.....	11
3.2 Expressão sexual: fenologia reprodutiva e distribuição dos morfos sexuais na população estudada da EPTEA-Mata do Paraíso.....	22
3.3 Fenologia reprodutiva e distribuição dos tipos florais e dos morfos sexuais em outras populações.....	26
4. DISCUSSÃO.....	29
4.1 Floração e tipos florais.....	29
4.2 Histologia floral.....	32
4.3 Expressão sexual.....	33

5. CONCLUSÕES.....	36
6. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	37
ANEXO	44

RESUMO

SILVA, Érica Duarte. M.S., Universidade Federal de Viçosa, fevereiro de 2006.
Morfologia floral e expressão sexual em *Valeriana scandens* L. (Valerianaceae).
Orientadora: Milene Faria Vieira. Conselheiros: Nelson Sabino Bittencourt Júnior e Flávia Cristina Pinto Garcia.

O gênero *Valeriana* possui espécies potencialmente medicinais. *Valeriana scandens* é a espécie do gênero com mais ampla distribuição no Neotrópico. A espécie apresenta polimorfismo floral e inexistem estudos detalhados sobre a morfologia dos seus tipos florais. Além disso, sua expressão sexual é controversa. Os objetivos do presente estudo foram descrever morfológica e funcionalmente os tipos florais de *V. scandens* e verificar a fenologia reprodutiva e a distribuição desses tipos nos indivíduos e na população estudada, para definir sua expressão sexual. Para tanto, foram realizadas análises de morfometria, histologia, aspectos de biologia floral e do sistema reprodutivo. Os estudos foram conduzidos em população natural na Estação de Pesquisa, Treinamento e Educação Ambiental Mata do Paraíso, em Viçosa, MG, Brasil, nos anos de 2004 e 2005. Além dessa população, foram analisados espécimes de outras localidades do Brasil, Argentina, México e Venezuela, por meio da análise de 49 exsicatas. A floração de *V. scandens* foi contínua para a espécie como um todo e anual para a população de Viçosa. A espécie apresentou três tipos florais: pistilada e dois tipos de flores perfeitas (P1 e P2). As pistiladas possuíam corola branca, de tamanho intermediário se comparado aos demais, lobos radiais na antese, anteras inclusas, reduzidas, estéreis, maior estilete, estigmas exsertos e saco embrionário do tipo Polygonum, estruturalmente normal. As P1 apresentaram menor corola, também branca com lobos radiais na antese, anteras de tamanho intermediário, subexsertas, férteis, com poucos grãos de pólen viáveis ($4,63\% \pm 1,26$) e em menor número por flor ($250,5 \pm 72,0$), se comparado ao registrado em flores P2, e estilete também subexserto. As P2 possuem

a maior corola, de cor creme e com lobos reflexos na antese, anteras exsertas, grandes e férteis, com grãos de pólen viáveis ($94,50\% \pm 3,23$) e maior número por flor ($448,5 \pm 105,0$), estilete incluso e saco embrionário do tipo Polygonum, estruturalmente, normal e semelhante ao das flores pistiladas. Todos os tipos florais apresentaram corola com uma giba, raro duas, e uma epiderme secretora na região ventral da giba (nectário). As flores perfeitas apresentaram protandria. Os três tipos florais formaram frutos com sementes viáveis. As flores P2 foram as mais numerosas, seguidas das pistiladas e P1. Provavelmente, as flores P2 atuam como doadoras de pólen. Entretanto, as flores P1 produziram o maior número de frutos, seguidas das P2 e pistiladas, indicando que atuam como receptoras de pólen. Os tipos florais encontravam-se distribuídos, na população, em morfos: femininos (15%), inflorescências com flores pistiladas; hermafroditas (52%), inflorescências com flores P1 ou com flores P2 ou, ainda, com flores P1 e P2; e ginomonóicos (33%), inflorescências com flores pistiladas e P1, ou com flores pistiladas e P2 ou com os três tipos florais. Portanto, a expressão sexual de *V. scandens* é ginomonóica-ginodióica, rara entre as angiospermas e inédita em Valerianaceae. Por morfo, a maior frutificação natural foi do hermafrodita com flores P1, seguido do hermafrodita com flores P1 e P2, ginomonóico, feminino e hermafrodita com flores P2. Flores pistiladas de morfos femininos, quando ensacadas na pré-antese, produziram frutos, revelando a presença de agamospermia, sem possibilidade de pseudogamia.

ABSTRACT

SILVA, Érica Duarte. M.S., Universidade Federal de Viçosa, February, 2006. **Floral morphology and sexual expression in *Valeriana scandens* L. (Valerianaceae).** Adviser: Milene Faria Vieira. Committee Members: Nelson Sabino Bittencourt Júnior and Flávia Cristina Pinto Garcia.

Valeriana is a gender with potential medicine species. *Valeriana scandens* is the widest geographic distribution species on the Neotropic. The flowers of *V. scandens* present floral polymorphism and there are no detailed studies about its floral morphology. Moreover, the sexual expression is controversy. The objectives of this work are describe morphological and functionally the floral types of *Valeriana scandens* and investigate aspects of reproductive phenology and distribution of the floral types on the individual and on the population levels to characterize the sexual expression. Histological and morphometric analysis were made. Aspects of floral biology and reproductive systems were also investigated. The *V. scandens* analysed population is sited on Estação de Pesquisa, Treinamento e Educação Ambiental Mata do Paraíso, in the municipality of Viçosa, Minas Gerais state, Brazil, and it was observed for two years (2004 and 2005). Others 49 specimens of herbarium from other populations of Brazil, Argentina, Mexico and Venezuela were also analysed. The flowering period of *V. scandens* was continuous for species and annual for Viçosa population. The species presents three floral types: pistillate and two types of perfect flowers (P1 e P2). Pistillate flowers present an intermediate size white-colored corolla, radial corolla lobes at anthesis, sterile reduced include anthers, the longest style, exsert stigma and Polygonum type embryo sac. The P1 flowers present a white-colored small size corolla, radial lobes at anthesis, fertile subexsert intermediate size anthers, with few viable pollen grains ($4,63\% \pm 1,26$) and lower number of grains per flower ($250,5 \pm 72,0$), if compared with P2, and a subexsert style. The P2 flowers present the big size cream-colored corolla, reflexive corolla lobes

at anthesis, fertile large exert anthers with many viable pollen grains ($94,50\% \pm 3,23$) and higher number of grains per flower ($448,5 \pm 105,0$), include style and Polygonum type embryo sac, morphologically normal and similar to the same structure of the pistillate flowers. All of the floral types present a spur, rarely two, and a secretor epidermis on the ventral region of the spur (nectary). The perfect flowers present protandry. The three floral types set fruits with viable seeds. P2 were the most abundant followed by pistillate and P1 flowers. Probably, P2 flowers act as pollen donors. However P1 flowers produced the highest number of fruits, followed by P2 and pistillate flowers. This fact indicates that the first floral type cited act as pollen receiving. The floral types were distributed, at the population, in female plants (15%) that contain inflorescences with pistillate flowers, hermaphrodite plants (52%), that contain inflorescences with P1 or P2 flowers, or, P1 and P2 flowers and mixed plants (33%) that contains inflorescences with both pistillate and P1 flowers, pistillate and P2 flowers or the three floral types. The sexual expression of *Valeriana scandens* is gynomonoeious-gynodioecious, a rare sexual expression in angiosperms and unknown for Valerianaceae. Per plant, the highest natural fruit setting was from the hermaphrodite plants with P1 flowers, followed by hermaphrodite plants with flowers P1 and P2, mixed plants, female plants and hermaphrodite plants with P2 flowers. Pistillate flowers of female plants, bagged in pre-anthesis, set fruits, a case of agamospermy without possibilities of pseudogamy.

1. INTRODUÇÃO

Valerianaceae compreende de 13 a 17 gêneros e, aproximadamente, 400 espécies, distribuídas, em sua maioria, no hemisfério norte e na América do Sul, onde a maior diversificação ocorre nos Andes (Cronquist 1981; Barroso *et al.* 1991; Sobral 1999; Xena de Enrech 1993; Hidalgo *et al.* 2004; Souza & Lorenzi 2005).

O gênero *Valeriana* é o mais abundante, com 200 espécies (Cronquist 1981; Judd *et al.* 1999; Hidalgo *et al.* 2004). No Brasil ocorrem 17 espécies em regiões montanhosas de Minas Gerais ao Rio Grande do Sul, em ambientes de temperaturas baixas e umidades elevadas (Sobral 1999; von Poser *et al.* 2004; Souza & Lorenzi 2005).

O posicionamento taxonômico de *Valeriana* é controverso. De acordo com Judd *et al.* (1999), esse gênero pertence à Caprifoliaceae *sensu lato*. Hidalgo *et al.* (2004) o mantiveram em Valerianaceae, mesmo sendo um gênero parafilético e, por isso, modificações taxonômicas ainda podem ocorrer. No presente trabalho adotou-se a classificação de Hidalgo *et al.* (2004).

As flores de *Valeriana* caracterizam-se por serem entomófilas, monóclinas ou díclinas, actinomorfas ou zigomorfas; o cálice é modificado em papilho e inconspícuo; a corola é gamopétala, pentâmera e, frequentemente, gibosa; o nectário é formado por tricomas secretores da epiderme interna da corola; o androceu é trímero, epipétalo, possui anteras ditecas e rimosas e estaminódios podem, eventualmente, estar presentes

em flores pistiladas; o estilete é cilíndrico, trífido, com estigma terminal; o ovário é ínfero, tricarpelar, unilocular e uniovular, com placentação apical (Barroso *et al.* 1991; Xena de Enrech 1993; Judd *et al.* 1999; Sobral 1999; Souza & Lorenzi, 2005). A protandria é freqüente para as espécies do gênero (Xena de Enrech 1993).

A maioria das pesquisas realizadas sobre as valerianas envolve aspectos do seu potencial medicinal (Salles *et al.* 2002; Silva *et al.* 2002; von Poser *et al.* 2004). Suas raízes são ricas em valepotriatos que, por hidrólise, convertem-se em ácido valerênico, do qual são produzidos fitoterápicos e chás medicinais com ação calmante (von Poser *et al.* 2004). Estudos sobre a biologia reprodutiva são escassos e estão apresentados a seguir.

Quanto à embriologia, *Valeriana*, dentre outros gêneros de Valerianaceae, possui, segundo Johri *et al.* (1992), óvulo anátropo, unitegmentado e tenuinucelado; a célula mãe do megásporo, através de divisões meióticas, produz uma tétrade linear, da qual o megásporo calazal desenvolve-se em saco embrionário do tipo Polygonum; na fase madura, os núcleos polares fundem-se, antes da fertilização, formando um núcleo secundário; as antípodas são persistentes e o desenvolvimento do endosperma é do tipo celular; a embriogênese corresponde à do tipo Asteraceo; a semente é exalbuminosa e contém um embrião estreito. Os autores citados anteriormente estudaram apenas espécies do hemisfério norte. O estudo realizado por Nukhimovskii & Seminikhin (1989) também se refere a uma espécie da Eurásia, *V. officinalis*, abordando, especificamente, sua embriogênese. Inexistem informações sobre a embriologia de espécies neotropicais de *Valeriana*, tampouco de *Valeriana scandens*, que é a espécie com mais ampla distribuição geográfica no Neotrópico.

A expressão sexual de 14 espécies de *Valeriana* foi investigada por Yampolsky & Yampolsky (1922), que as descreveram como hermafroditas ou dióicas, baseando-se

em dados taxonômicos. Posteriormente, diversas expressões sexuais foram registradas para *Valeriana*, demonstrando a complexidade do grupo, sobre esse aspecto, tais como: hermafroditismo¹ (*V. bractescens*, *V. granataea*, *V. phyllicoides*, *V. spicata* e *V. triphylla*) (Xena de Enrech 1993); a subdioícia² (*V. ciliata*) (Faivre & Windus 2002); a monoícia³ (*V. polystachia*); a dioícia⁴ (*V. eupatoria*, *V. reitziana* e *V. ulei*); e a ginodioícia⁵ (*V. bornmuelleri*, *V. catharinensis*, *V. cerosifolia*, *V. laurifolia*, *V. parviflora*, *V. pilosa*, *V. quiroana*, *V. rosaliana*, *V. sorbifolia*, *V. tachirensis*, *V. tajuvensis*, *V. triplinervis*, *V. venezuelana*) (Xena de Enrech 1993; Sobral 1999). A expressão sexual em outras quatro espécies foi descrita como controversa: em *V. eichleriana* e *V. salicariifolia*, aparentemente dióicas, em *V. gleichomifolia*, dióica ou ginodióica, e em *V. scandens*, monóica ou ginodióica (Sobral 1999). Os outros gêneros de Valerianaceae possuem um quarto das suas espécies hermafroditas (11 gêneros e cerca de 100 espécies); apenas dois gêneros são, na sua totalidade, díclinos: *Phuodendron* (monoespecífico e dióico) e *Belonanthus* (espécies monóicas ou poligamomonóicas⁶) (Yampolsky & Yampolsky 1922).

Valeriana scandens L., espécie estudada, é trepadeira herbácea, que ocorre em formações florestais da Flórida (SE dos EUA), México, América Central e América do Sul (Xena de Enrech 1993; Sobral 1999). No Brasil, sua distribuição estende-se do sudeste do Estado de Minas Gerais até o Rio Grande do Sul (Sobral 1999). Os estudos

¹ O hermafroditismo consiste na presença de flores perfeitas em todos os indivíduos da população (Sakai & Weller 1999).

² A subdioícia consiste na presença, em uma população, de indivíduos com flores estaminadas e indivíduos com flores pistiladas, com um ou ambos os morfos contendo também flores perfeitas (Sakai & Weller 1999).

³ A monoícia consiste na presença de flores estaminadas e pistiladas em todos os indivíduos da população (Sakai & Weller 1999).

⁴ A dioícia consiste na presença, em uma determinada população, de indivíduos com flores estaminadas e indivíduos com flores pistiladas (Sakai & Weller 1999).

⁵ A ginodioícia consiste na presença, em uma determinada população, de indivíduos com flores perfeitas e indivíduos com flores pistiladas (Sakai & Weller 1999).

⁶ A poligamomonóica é a presença de flores pistiladas, estaminadas e perfeitas em todos os indivíduos da população (Sakai & Weller 1999).

taxonômicos têm demonstrado que *V. scandens* apresenta polimorfismo floral (Muller 1885; Xena de Enrech 1993; Sobral 1999). A sua expressão sexual, entretanto, é controversa, pois foi descrita como hermafrodita ou subpolígama por Muller (1885), ginodióica por Xena de Enrech (1993) e monóica ou ginodióica por Sobral (1999). Muller (1885) considerou as flores de *V. scandens* como pistiladas e estaminadas, Xena de Enrech (1993) as descreveu como perfeitas e pistiladas e Sobral (1999) não descreveu o sexo das flores individualmente. Em observações preliminares, realizadas no município de Viçosa, Minas Gerais, foram constatados, em *V. scandens*, diferentes tipos de flores perfeitas, que apresentavam estames e pistilos em diferentes alturas. Essas diferenças indicaram que as flores, embora morfológicamente perfeitas, podem ser funcionalmente unissexuais, com a presença de órgãos não-funcionais do sexo oposto.

Com base no exposto acima, objetivou-se descrever, morfológica e funcionalmente, os tipos florais de *V. scandens* e verificar a distribuição desses tipos nos indivíduos e na população estudada, visando definir a expressão sexual da espécie. Para tanto, foram realizadas análises de morfometria e histologia floral. Além disso, investigou-se aspectos da biologia floral e do sistema reprodutivo de *V. scandens*.

2. MATERIAL E MÉTODOS

2.1. Área de estudo

Os estudos foram realizados em 2004 e 2005, em indivíduos de *V. scandens* localizados na Estação de Pesquisa, Treinamento e Educação Ambiental Mata do Paraíso (EPTEAMP), no município de Viçosa (20°48'07"S e 42°51'31"W), Zona da Mata de Minas Gerais. O clima de Viçosa caracteriza-se por apresentar verões quentes e úmidos e invernos frios e secos (Leal-Filho 1992). A média pluviométrica nos anos de 1991 a 1999 foi de 1248,7 mm/ano, a temperatura média nesses anos foi de 20°C e a umidade relativa foi de, aproximadamente, 81% (Soares-Junior 2000).

A EPTEAMP é um fragmento de Floresta Estacional Semidecidual, no domínio de Floresta Atlântica (Veloso *et al.* 1991), com cerca de 194 hectares. No século XIX, a área dessa estação foi desmatada e utilizada para cultivos e pastagens (Leal-Filho 1992). Atualmente, a floresta existente é de regeneração secundária (Castro 1980).

Para estudos complementares, seis mudas de *V. scandens*, com apenas 30 cm de altura, provenientes da EPTEAMP, foram cultivadas, em 2004, no Horto Botânico da Universidade Federal de Viçosa.

2.2. Espécie estudada

V. scandens é trepadeira herbácea, volúvel, com caule fistuloso glabro, embora possua tricomas esparsos; a filotaxia é oposta e as folhas são simples inteiras ou

tripartidas, podendo ocorrer as duas formas no mesmo indivíduo; as inflorescências são axilares ou apicais, paniculadas, com ramificações secundárias dicotômicas e ramificações distais dicasiais; as flores são inconspícuas (0,9-2 mm) e zigomorfas; o cálice é persistente e modificado em papilho, formado por 12 a 14 segmentos de cerdas, enroladas na antese e desenroladas na ocasião da dispersão do diásporo (cálice e fruto); a corola é branca a creme, pentâmera, tubulosa, levemente assimétrica devido à presença, na região proximal, de uma giba; o androceu é constituído por três estames epipétalos; o gineceu é tricarpelar, unilocular e uniovular, com ovário ínfero com placentação apical; o fruto é elíptico, biconvexo, seco, indeiscente, monospermico, semelhante à cipsela de Asteraceae, coroado pelo papilho (Muller 1885; Borsini 1944; Barroso *et al.* 1991; Sobral 1999; Xena de Enrech 1993; Souza & Lorenzi 2005). Na EPTEAMP, *V. scandens* habita clareiras e bordas da floresta, quando estas estão associadas a ambientes úmidos.

Espécimes contendo os diferentes tipos florais foram coletados e incorporados ao Herbário VIC (n° 30.129; 30.130; 30.131; 30.132) do Departamento de Biologia Vegetal da Universidade Federal de Viçosa.

2.3 Metodologia

Morfologia floral – Foram analisadas flores, no campo, e dissecadas 2.616 flores dos diferentes tipos. Para a morfometria, foram utilizados 13 indivíduos e três a cinco flores por tipo floral por indivíduo (total de 76 flores), coletadas no primeiro dia de antese e estocadas em etanol 70%. As flores foram clarificadas com fluido de Herr, segundo metodologia adaptada da clarificação de óvulos em desenvolvimento, de Herr (1971), e imediatamente observadas em microscópio óptico acoplado à câmara clara. Foi mensurado, como demonstrado na figura 1, o maior comprimento da corola, incluindo

os lobos, maior altura do filete (da base da corola até o conectivo), comprimento e maior largura da antera, altura do estilete, maior comprimento e largura do ovário. Para fins de análises estatísticas, as médias das estruturas dos três tipos florais foram comparadas utilizando-se o teste de Tukey. As análises foram realizadas utilizando-se o programa Statistica 5.5 (StatSoft 2000).

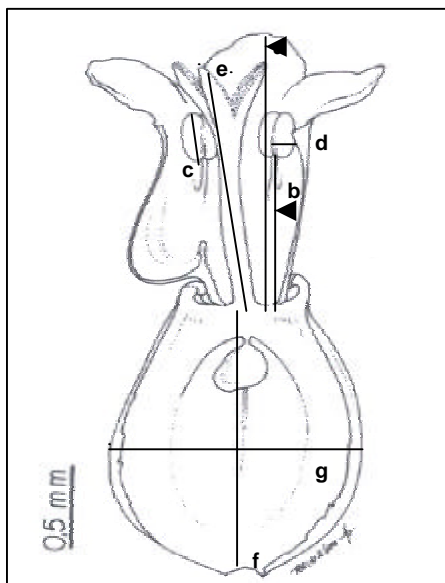


Figura 1. Medidas realizadas em flores de *V. scandens*: (a) comprimento da corola; (b) comprimento do filete; (c) comprimento da antera; (d) largura da teca, a largura da antera corresponde a duas vezes a largura da teca (e) comprimento do estilete; (f) comprimento do ovário (g) largura do ovário.

Para as análises histológicas, em microscopia de luz, foram selecionadas 40 flores de cada tipo floral investigado (flores pistiladas e perfeitas do tipo P2), em quatro diferentes estádios: pré-antese, primeiro, quarto e oitavo dia de antese. As flores foram fixadas em glutaraldeído 2% em tampão fosfato de sódio 0,1M ph 6,8 (Gabriel 1982), à temperatura ambiente. Após a fixação, o material foi estocado em etanol 70% e mantido em refrigerador. Após a completa desidratação em série etílica, as peças foram infiltradas em hidroetilmacrilato (historesina) e seccionadas transversal e longitudinalmente em micrótomo rotativo de avanço manual, com espessura de 6 μ m.

Após seccionados, os cortes foram corados com azul-de-toluidina O, com o dobro da concentração recomendado por O'Brien & McCully (1981), durante cinco minutos, e montados em lâmina e lamínula com resina sintética (Permount). Foi analisada a morfologia das anteras, do óvulo e do saco embrionário maduro, nos tipos florais. A localização e caracterização do nectário, que segundo Judd *et al.* (1999) está situado na parede interna da corola, em espécies de Caprifoliaceae *sensu lato*, foi investigada utilizando-se flores pistiladas e perfeitas (P2), em pré-antese, e efetuando a mesma metodologia descrita acima.

Biologia floral – Para a determinação da viabilidade dos grãos de pólen, foram coletados cinco botões, em pré-antese, de cinco indivíduos diferentes, de cada tipo floral. Os botões foram estocados em etanol 70%. Posteriormente, as anteras, de cada botão, foram maceradas em lâmina, sobre uma gota de carmim acético para averiguar a presença/ausência de citoplasma nos grãos de pólen (Radford *et al.* 1974) e, em cada lâmina, foram contados 200 grãos (Kearns & Inouye 1993). O número de grãos de pólen produzidos por cada tipo floral foi estimado por meio da contagem de todos os grãos de pólen de uma antera (Cruden 1997). A amostragem foi realizada em 10 flores, em pré-antese, de cada tipo floral.

Testes de receptividade do estigma foram realizados nos diferentes tipos florais com peróxido de hidrogênio a 10%, em flores frescas e durante todo o período de longevidade das flores (Dafni 1994). A reação foi observada sob lupa e as flores utilizadas pertenciam aos indivíduos cultivados no Horto Botânico da UFV.

Fenologia reprodutiva e distribuição dos tipos florais e dos morfos sexuais na população estudada – De julho a dezembro de 2004, foram coletadas, mensalmente, duas inflorescências de 15 indivíduos, marcados previamente para definir o período de

floração, e estocadas em etanol 70%. Deste modo, foram determinados os períodos de floração dos indivíduos, o sexo das flores e dos indivíduos, a proporção dos diferentes tipos florais por indivíduo, e dos morfos sexuais⁷ na população.

No ano de 2005, no mesmo período, foi repetido este mesmo procedimento em outros 18 indivíduos marcados previamente. Além disso, em 15 dos indivíduos amostrados, foram marcadas duas inflorescências e nelas observadas a duração das inflorescências e das flores nos três tipos florais, o número máximo de flores abertas simultaneamente por inflorescência e, semanalmente, foi efetuada a contagem do número de cada tipo floral e os frutos produzidos por tipo floral por inflorescência. Os objetivos desta análise foram: definir os morfos sexuais e estimar as proporções⁷ de cada tipo floral por indivíduo.

Também em 2005, foram realizados testes para verificar a presença de autogamia⁸ e agamospermia⁹. O teste de autogamia foi realizado para os morfos hermafrodita com flores P1, hermafrodita com flores P1 e P2 e ginomonóico. Inflorescências, desses morfos, tiveram suas flores ensacadas na pré-antese e mantidas assim até a queda da flor ou a frutificação. O teste de agamospermia foi realizado somente em flores pistiladas do morfo feminino. Essas flores foram ensacadas e mantidas assim até a queda da flor ou a frutificação. Em inflorescências com mais de um tipo floral, semanalmente, os pedicelos das flores abertas foram marcados com

⁷ Consiste nos tipos de indivíduos existentes na população.

⁸ Autogamia é um tipo de reprodução sexuada, com fecundação intrafloral ou autofecundação (Richards 1997).

⁹ Agamospermia é um tipo de apomixia, derivada da reprodução sexual, que pode ser definida como a formação de sementes férteis na ausência de fecundação da oosfera (Richards 1997).

linhas coloridas para diferenciar os tipos florais em inflorescências com mais de um tipo.

Diásporos, originados de cada tipo floral, foram coletados e suas sementes foram submetidas a testes de germinação. Para tanto, foram acondicionados em placas de petri, sobre papel de filtro umedecido com água filtrada, e mantidos em condições ambientais de temperatura e luminosidade. As plântulas consideradas viáveis foram as que apresentaram todas as estruturas (radícula, hipocótilo e cotilédones) normais (Brasil 1992).

Fenologia reprodutiva e distribuição dos tipos florais e dos morfos sexuais em outras populações – Foram analisadas 49 exsiccatas de *V. scandens* incorporadas nos Herbários VIC e MBM, do Museu do Jardim Botânico Municipal de Curitiba, PR. Essas exsiccatas foram coletadas em 32 localidades das regiões do sul e sudeste do Brasil e algumas outras na Argentina (5), México (1) e Venezuela (1). Os objetivos da análise deste material foram: verificar se o período de floração é o mesmo para populações de outras localidades, se o polimorfismo pode ser detectado em exsiccatas, bem como, se esse é um caráter que também se expressa em outras populações.

Os dados sobre período de floração foram obtidos a partir das datas de coleta das etiquetas de herbário e da observação do estágio fenológico das exsiccatas examinadas. Para averiguar quais e quantos tipos florais estão presentes nos espécimes amostrados, foram observadas em microscópio estereoscópio 10 flores por inflorescência por exsicata e determinado o seu tipo floral.

2. RESULTADOS

3.1. Morfologia floral

Tipos florais – Foram encontrados três tipos florais em *V. scandens*: flores pistiladas (figura 1) e dois tipos de flores perfeitas, denominadas, no presente estudo, de perfeita 1 (P1, figura 2) e de perfeita 2 (P2, figura 3).

As flores pistiladas (figura 1) possuem corola branca, com cinco lobos radiais, na antese, e uma giba pouco proeminente, se comparada à mesma estrutura das flores P2 (figura 3). Algumas flores pistiladas apresentaram duas gibas (figura 4) e seis pétalas. Na região ventral da giba encontra-se uma epiderme secretora, constituída por tricomas unicelulares (figura 5). A epiderme secretora forra a região ventral da giba e, provavelmente, é um tecido nectarífero. Cortes transversais da giba em flores pistiladas mostraram que, a câmara nectarífera comunica-se livremente com o restante do interior do tubo da corola (figuras 1, 6), diferindo do observado nas flores P1 e P2; estas flores apresentaram a câmara nectarífera parcialmente isolada do restante do interior do tubo da corola por meio de um septo (figuras 2, 3 e 7).

O androceu das flores pistiladas é composto por três estaminódios, com anteras inclusas (figura 1), reduzidas (tabela 1). Cortes transversais e longitudinais da antera de flores pistiladas, nos dias que precedem a antese, revelaram que nelas o endotécio não

possui espessamento parietal e não ocorre produção de grãos de pólen (figura 9). O gineceu apresenta estilete cilíndrico, longo e exserto (figura 1, tabela 1). No ápice trífido do estilete encontram-se a superfície estigmática, nas quais observa-se epiderme glandular papilosa (figura 8). A receptividade da superfície estigmática ocorreu a partir do terceiro dia de antese, quando os lobos da corola tornaram-se radiais, e permaneceram receptivos até o fim da antese, no oitavo dia. O ovário ínfero apresenta placentação apical (figura 11) com dois lóculos estéreis e um lóculo fértil. O óvulo anátropo e unitegumentado apresenta endotélio muito desenvolvido, com células alongadas anticlinalmente (figura 12). As células das camadas intermediárias do tegumento, à exceção da região micropilar, possuem as paredes celulares fortemente coradas de púrpura pelo azul-de-toluidina O, tal qual as paredes das células da hipóstase (figura 12). O saco embrionário é, estruturalmente, normal (figura 13), nos dias que antecedem a antese, apresentando um aparelho oosférico pendente (“hooked”), com a parede espessa na zona micropilar (figura 12). O aparelho oosférico, composto pelas sinérgides e a oosfera, apresenta núcleos com nucléolos conspícuos que, no final da antese, são ainda maiores (figura 14); a oosfera possui citoplasma denso com vacúolo no pólo micropilar e núcleo no pólo calazal (figuras 14, 15); na célula média, os núcleos polares fundem-se antes da fecundação (figura 16), formando um núcleo secundário conspícuo (figuras 13-15). Esse núcleo apresenta vários vacúolos nucleolares o que denota alta atividade metabólica, nos últimos dias da antese. Nesta mesma fase, o protoplasto da célula média fica repleto de plastídeos com substâncias de reserva (figura 14), possivelmente amido. Testes histoquímicos são necessários para a verificação desta substância. As três antípodas são igualmente pendentes e, em todos os estádios observados, possuem citoplasma denso e núcleo com nucléolos pouco conspícuos se comparados as mesmas estruturas das demais células do saco embrionário (figura 12).

Em algumas flores, em pré-antese, foi observado o ovário bem dilatado, semelhante, em tamanho, a fruto imaturo.

As flores P1 (figura 2) são de difícil distinção, à vista desarmada, das flores pistiladas (figura 1), devido às semelhanças morfológicas, dentre elas, o comprimento da corola e do ovário (tabela 1), altura do filete e do ovário e largura de antera (tabela 1). Também possuem corola branca, com cinco lobos radiais, na antese, e uma giba pouco proeminente (figura 2), com a epiderme secretora na região ventral. Algumas flores também apresentaram duas gibas e seis pétalas (figura 4).

Tabela 1. Morfometria (mm) em flores pistiladas e perfeita do tipo 1 (P1) e do tipo 2 (P2) de *Valeriana scandens*. Teste de Tuckey (* p < 0,01; ** p < 0,05; ns= diferença não significativa entre as médias).

Medições	Flores Média ± DP (variação)			F
	Pistilada (n = 28)	P 1 (n=18)	P 2 (n=30)	
Comprimento da corola	2,0 ±0,2 (1,8 – 2,5)	1,9 ±0,3 (1,1 – 2,2)	2,7 ±0,2 (2,4 – 3,1)	102,6 *
Altura do filete	1,0 ±0,2 (0,8 – 1,3) ns	1,09 ±0,2 (0,7 – 1,3) ns	1,6 ±0,4 (0,8 – 1,1)	31,6 *
Comprimento da antera	0,2 ±0,03 (0,1 – 0,3)	0,3 ±0,05 (0,2 – 0,4) ns	0,5 ±0,06 (1,3 – 2,0) ns	40,4 *
Largura da antera	0,07 ±0,02 (0,05 – 0,09) ns	0,09 ±0,03 (0,05 – 0,1) ns	0,2 ±0,04 (0,4 – 0,7)	34,3 *
Altura do estilete	1,8 ±0,4 (1,2 – 2,6)	1,3 ±0,2 (0,9 – 1,6) ns	1,1 ±0,1 (0,1 – 0,2) ns	16,81 **
Comprimento do ovário	1,3 ±0,2 (0,9 – 1,8) ns	1,2 ±0,2 (0,9 – 1,6) ns	1,0 ±0,2 (0,9 – 1,4)	12,6 *
Largura do ovário	1,0 ±0,2 (0,7 – 1,5) ns	0,9 ±1,4 (0,6 – 1,2) ns	0,8 ±0,1 (0,7 – 1,4)	15,31*

A câmara nectarífera, diferentemente das flores pistiladas, é parcialmente isolada, por um septo, do restante do interior do tubo da corola (figura 2). O androceu é composto por três estames, com anteras subexsertas (figura 2). O número de grãos de pólen produzidos e a sua viabilidade encontram-se na tabela 2. Esse tipo floral apresenta protandria, com grãos de pólen liberados na pré-antese e aderidos em tricomas dispostos na epiderme ventral da região mediana e distal da corola. No quarto e oitavo dia da antese, as anteras encontravam-se completamente vazias. O período de receptividade das superfícies estigmáticas é semelhante ao das flores pistiladas. O estilete posiciona-se ligeiramente acima das anteras (figura 2), é subexserto e significativamente menor que o estilete das flores pistiladas (tabela 1, figura 17). O saco embrionário não foi analisado, mas parece ser, estruturalmente, normal, dada a alta frutificação das flores P1 (veja tópico 3.2).

Tabela 2. Número de grãos de pólen e porcentagem de viabilidade dos grãos em flores perfeitas do tipo 1 (P1) e do tipo 2 (P2) de *Valeriana scandens*.

Flores	Grãos de pólen (no.) (Média ± DP)	Viabilidade do pólen (%) (Média ± DP)
P 1	250,5 ± 72,0	4,63 ± 1,26
P 2	448,5 ± 105,0	94,50 ± 3,23

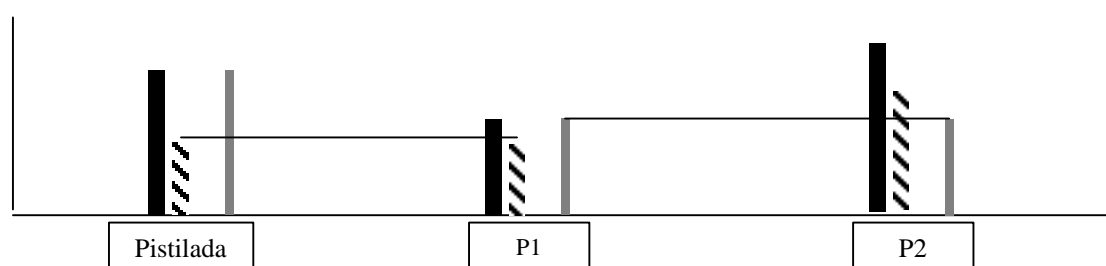


Figura 17. Comparação das médias (em mm) do comprimento da corola (preto) e da altura do filete (hachurado) e do estilete (cinza) de flores pistiladas e perfeitas do tipo 1 (P1) e do tipo 2 (P2) de *Valeriana scandens*.

As flores P2 (figura 3) são mais robustas que as flores pistiladas e as P1 (figuras 1, 2), especialmente em relação ao comprimento da corola, altura do filete (tabela 1, figura 17) e largura das anteras (tabela 1). Flores P2 possuem corola creme, com cinco lobos radiais no terceiro, quarto e quinto dia da antese e reflexos, nos demais dias, e uma giba proeminente, com a epiderme secretora na região ventral. A câmara nectarífera também é parcialmente isolada, por um septo, do restante do interior do tubo da corola (figuras 3, 7). Algumas flores também apresentaram duas gibas e seis pétalas (figura 4). O androceu é composto por três estames, com as medidas dos filetes (altura) e das anteras (largura) com valores significativamente maiores que os mesmos parâmetros para filetes e anteras das demais flores (tabela 1). As anteras são subxertas, nos primeiros dias de antese, e exsertas, nos últimos dias. A parede da antera, na pré-antese, em corte transversal, apresenta uma fina camada biestratificada: a epiderme e o endotécio que é unisseriado com espessamento parietal (figura 10). A ruptura do estômio ocorreu na pré-antese e alguns grãos de pólen ficaram aderidos aos tricomas da superfície interna da corola, tal como observado nas flores P1. Os grãos de pólen são viáveis e em maior número, em relação às flores P1 (tabela 2). O período de receptividade das superfícies estigmáticas é semelhante ao das demais flores. Nesse tipo floral também ocorre a protandria. O estilete, entretanto, é incluso, com dimensões semelhantes ao estilete das P1 (tabela 1, figura 17). O comprimento e largura do ovário são significativamente menores que os mesmos parâmetros para os ovários dos demais tipos florais (tabela 1). O saco embrionário é, estruturalmente, normal (figura 15) e semelhante ao das flores pistiladas (figura 13).

A germinação dos diásporos das flores P1 e P2 ocorreu cerca de 21 dias após a coleta dos frutos. As sementes das flores pistiladas germinaram de 49 a 56 dias. A

germinação de sementes das flores pistiladas foi de 66,4% (n = 30), das flores P1 70% (n = 30) e das flores P2 93,4% (n = 30).

Em resumo, na tabela 3, estão apresentadas as semelhanças e as diferenças morfo-funcionais dos tipos florais, incluindo produção de frutos.

Tabela 3. Semelhanças e diferenças morfo-funcionais de flores pistiladas e perfeitas do tipo 1 (P1) e do tipo 2 (P2) de *Valeriana scandens*. (+) presença; (-) ausência. A tabela 1 fornece dados numéricos, que esclarecem os termos: curto, longo, reduzido, intermediário e grande.

Características	Flores		
	Pistilada	P1	P2
Corola	Média	Curta	Longa
Septo na giba	-	+	+
Filete	Curto	Curto	Longo
Antera	Reduzida	Intermediária	Grande
Posição da antera	Inclusa	Subexserta	Exserta e Subexserta
Grãos de pólen	-	+	+
Pólen viável	-	+	+
Estilete	Longo	Curto	Curto
Posição do estigma	Exserta	Subexserta	Inclusa
Estigma receptivo	+	+	+
Formação de frutos viáveis	+	+	+

Figura 1-4 Tipos florais em *Valeriana scandens* e suas variações. 1 - Flor pistilada; 2 - Flor perfeita 1 (P1); 3 - Flor perfeita 2 (P2); 4 – Flor com duas gibas. (An) antera, (Et) estilete, (Gi) giba, (Se) septo.

Figura 5-8 Epiderme secretora da giba e superfície estigmática de *Valeriana scandens*. 5 – Corte longitudinal da região do fundo da giba, onde se localiza a epiderme secretora do nectário. 6 – Corte transversal do tubo da corola de uma flor pistilada na altura da giba mostrando que a câmara nectarífera comunica-se livremente com o restante do tubo da corola. 7 – Corte transversal do tubo da corola de flor perfeita do tipo 2, na altura da giba, mostrando septo que isola a câmara nectarífera do restante do tubo da corola. 8 – Corte longitudinal da porção apical do estilete mostrando a superfície estigmática formada por papilas. (Cn) câmara nectarífera, (Es) epiderme secretora, (Et) estilete, (Pe) papilas estigmáticas, (Se) septo.

Figuras 9 – 12 Antera, ovário e óvulo de flores pistiladas e perfeitas (P2) de *Valeriana scandens*. 9 – Corte transversal da antera estéril de flor pistilada formada pela epiderme, endotécio sem espessamento parietal, e ausência de grãos de pólen. 10 – Corte transversal da antera fértil de flor perfeita (P2), formada pela epiderme, endotécio com espessamento parietal e grãos de pólen no interior. 11- Corte longitudinal do ovário com placentação apical. 12 – Corte longitudinal do óvulo e saco embrionário (At) antípoda, (Cm) canal micropilar, (Ed) endotélio, (En) endotécio, (Ep) epiderme, (Gp) grão de pólen, (Hi) hipóstase, (Or) ovário, (Ov) óvulo, (Si) sinérgide.

Figura 13-16. Cortes longitudinais do óvulo e saco embrionário de flores pistiladas e perfeitas do tipo 2 de *Valeriana scandens*. 13. Saco embrionário de flor pistilada. 14. Saco embrionário de flor pistilada nos últimos dias da antese. Figura 15. Saco embrionário de flor perfeita (P2). Figura 16. Saco embrionário de flor perfeita (P2) na pré-antese, no momento da fusão dos nucleólos para a formação do núcleo secundário (At) antípoda, (No) núcleo da oosfera, (Ns) núcleo secundário da célula média, (Sr) substância de reserva.

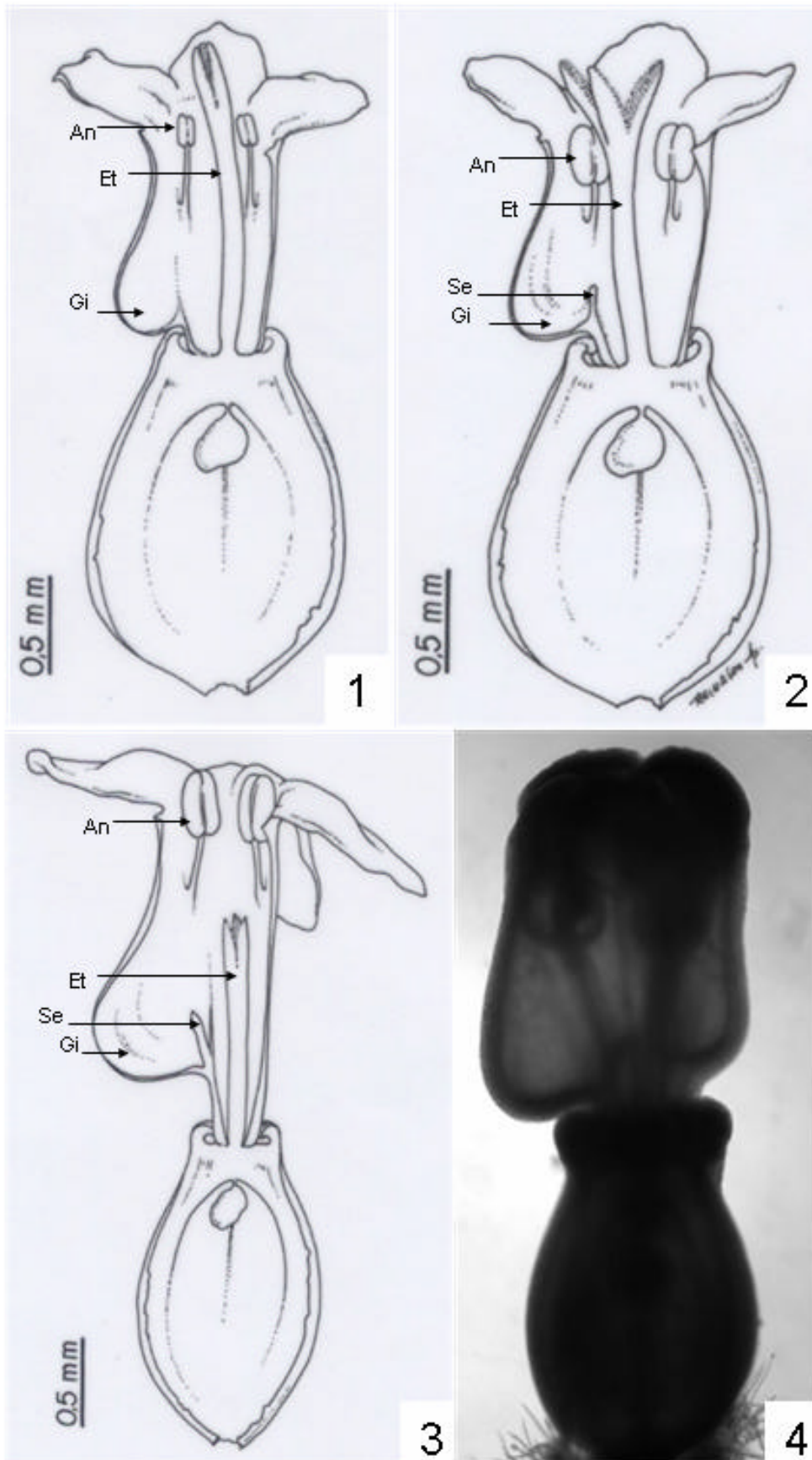


Figura 1-4 Tipos florais em *Valeriana scandens* e suas variações. 1 - Flor pistilada; 2 - Flor perfeita 1 (P1); 3 - Flor perfeita 2 (P2); 4 - Flor com duas gibas. (An) antera, (Et) estilete, (Gi) giba, (Se) septo.

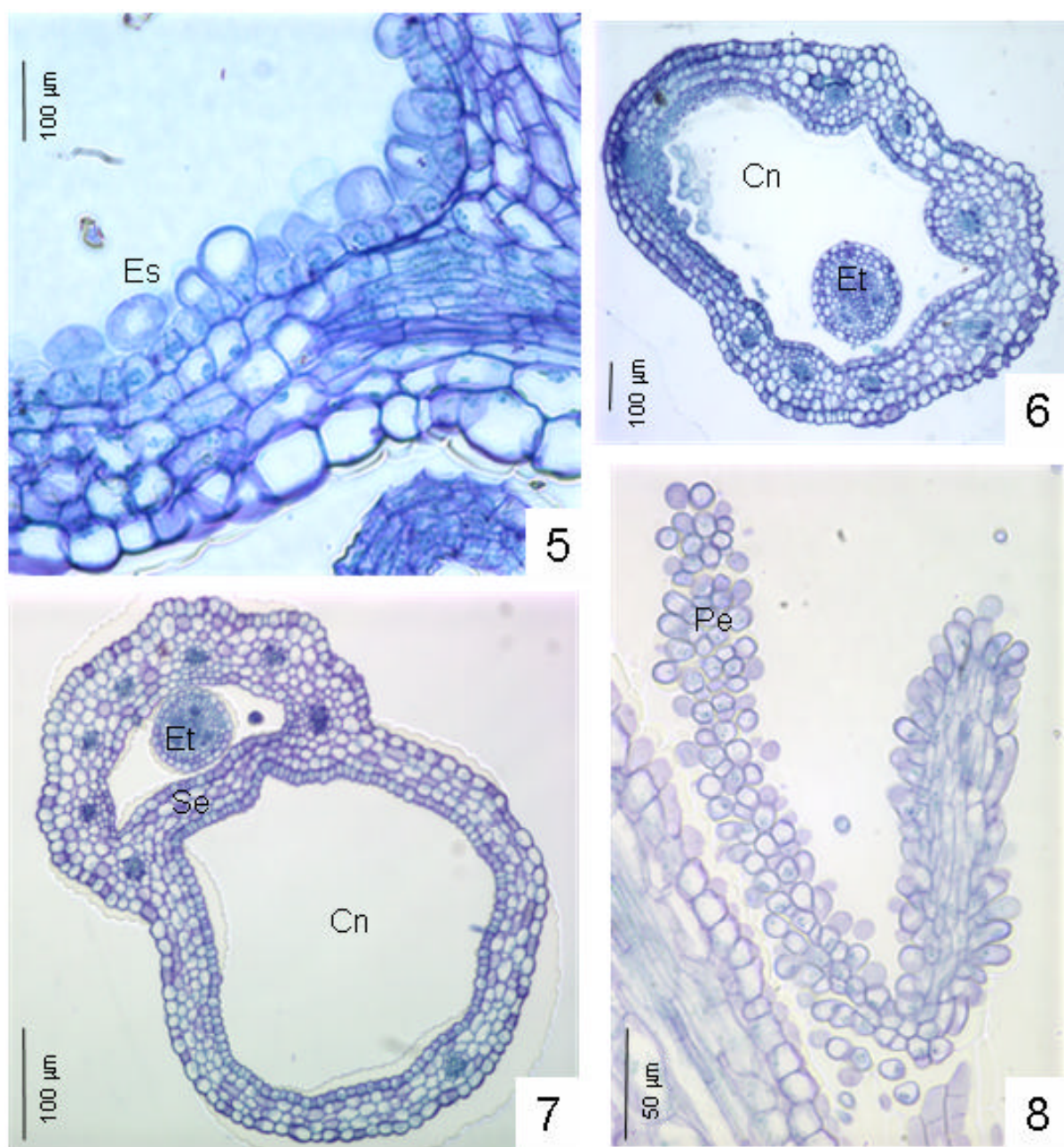
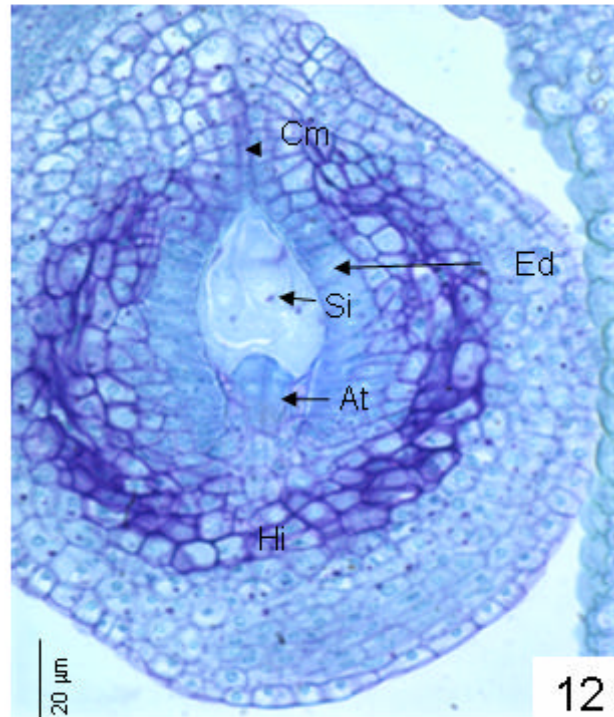
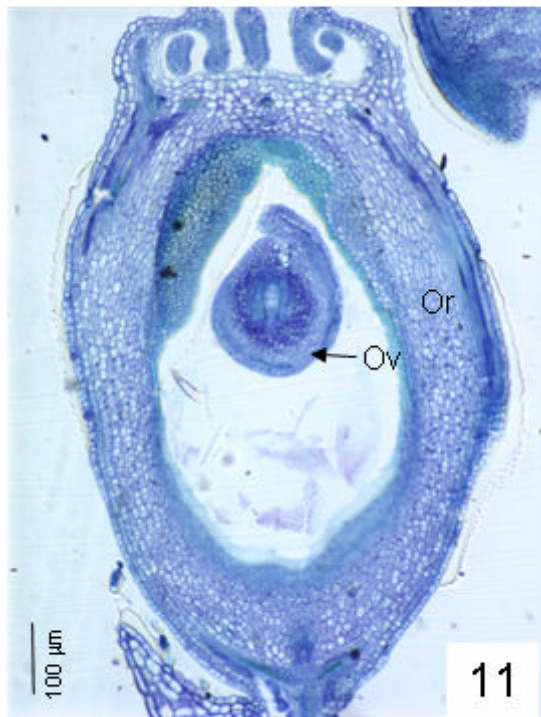
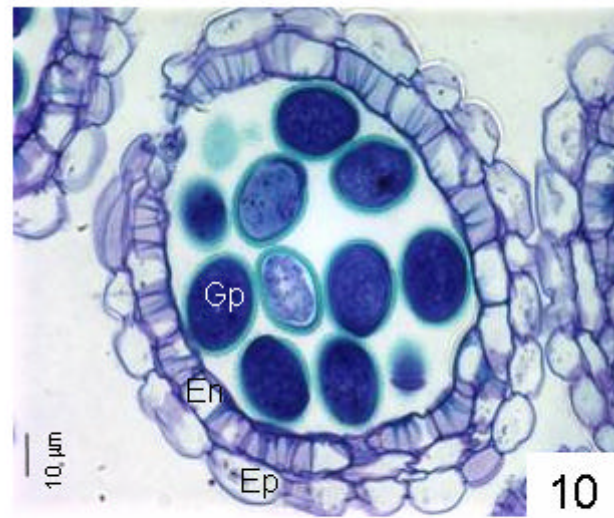
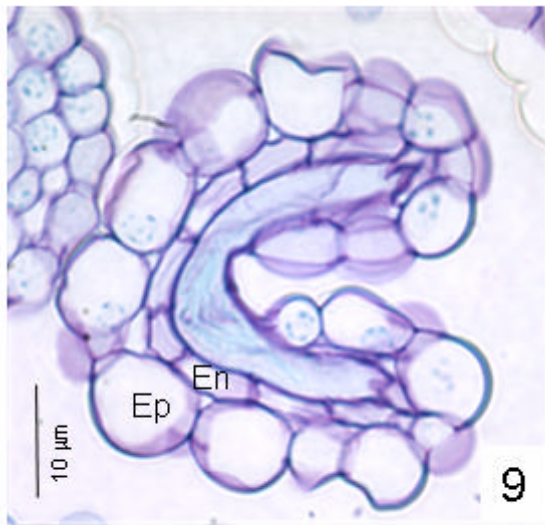


Figura 5-8 Epiderme secretora da giba e superfície estigmática de *Valeriana scandens*. 5 – Corte longitudinal da região do fundo da giba, onde se localiza a epiderme secretora do nectário. 6 – Corte transversal do tubo da corola de uma flor pistilada na altura da giba mostrando que a câmara nectarífera comunica-se livremente com o restante do tubo da corola. 7 – Corte transversal do tubo da corola de flor perfeita do tipo 2, na altura da giba, mostrando septo que isola a câmara nectarífera do restante do tubo da corola. 8 – Corte longitudinal da porção apical do estilete mostrando a superfície estigmática formada por papilas. (Cn) câmara nectarífera, (Es) epiderme secretora, (Et) estilete, (Pe) papilas estigmáticas, (Se) septo.



Figuras 9 – 12 Antera, ovário e óvulo de flores pistiladas e perfeitas (P2) de *Valeriana scandens*. 9 – Corte transversal da antera estéril de flor pistilada formada pela epiderme, endotécio sem espessamento parietal, e ausência de grãos de pólen. 10 – Corte transversal da antera fértil de flor perfeita (P2), formada pela epiderme, endotécio com espessamento parietal e grãos de pólen no interior. 11- Corte longitudinal do ovário com placentação apical. 12 – Corte longitudinal do óvulo e saco embrionário (At) antípoda, (Cm) canal micropilar, (Ed) endotécio, (En) endotécio, (Ep) epiderme, (Gp) grão de pólen, (Hi) hipóstase, (Or) ovário, (Ov) óvulo, (Si) sinérgide.

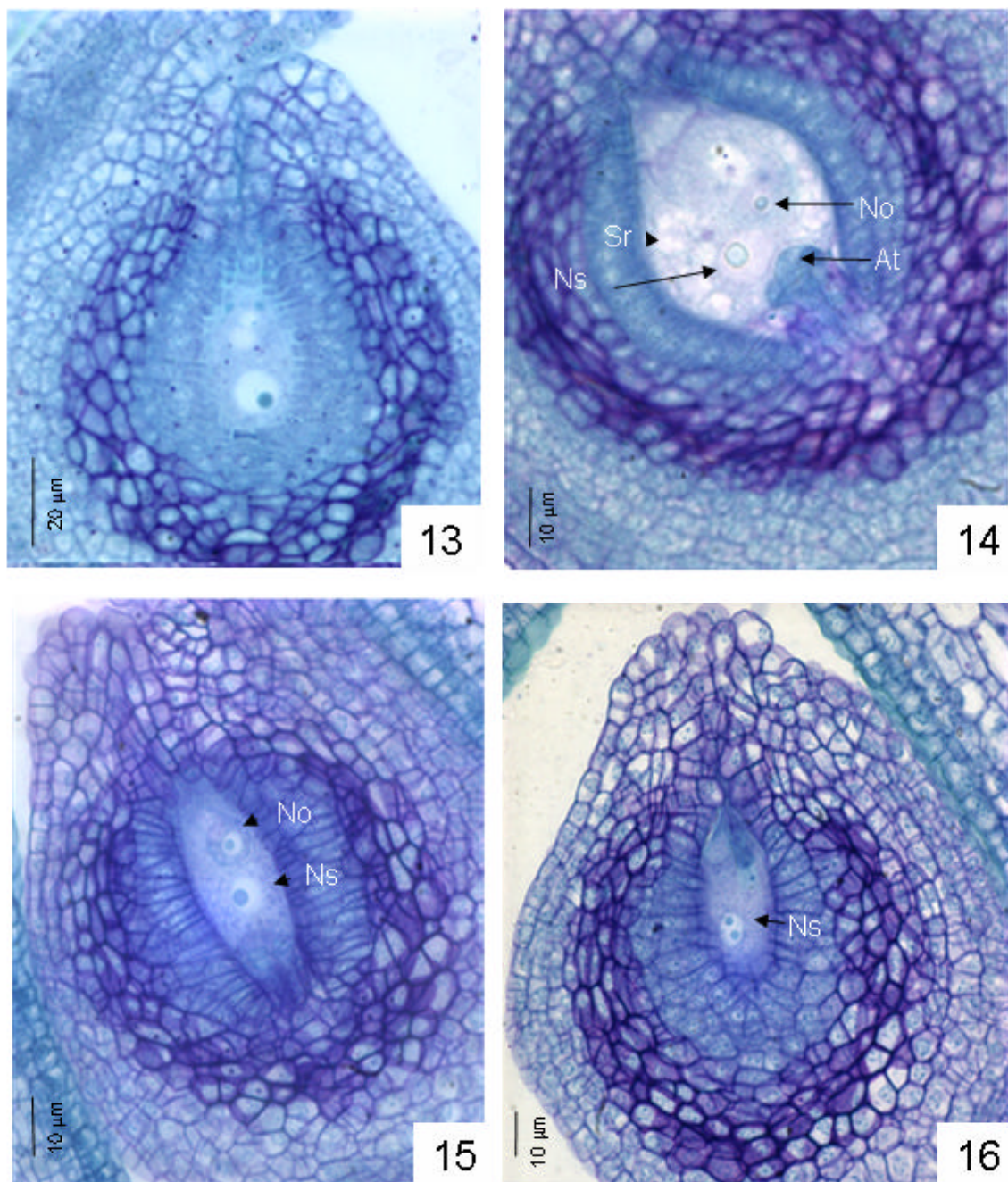


Figura 13-16. Cortes longitudinais do óvulo e saco embrionário de flores pistiladas e perfeitas do tipo 2 de *Valeriana scandens*. 13. Saco embrionário de flor pistilada. 14. Saco embrionário de flor pistilada nos últimos dias da antese. Figura 15. Saco embrionário de flor perfeita (P2). Figura 16. Saco embrionário de flor perfeita (P2) na pré-antese, no momento da fusão dos nucleólos para a formação do núcleo secundário (At) antípoda, (No) núcleo da oosfera, (Ns) núcleo secundário da célula média, (Sr) substância de reserva.

3.2. Fenologia reprodutiva e distribuição dos tipos florais e dos morfos sexuais na população estudada

A floração de *V. scandens* estendeu-se de julho a janeiro, em 2004, e de julho a novembro, em 2005 (figura 18), ou seja, a floração iniciou na estação seca e prolongou-se até a estação chuvosa. O maior número de indivíduos floridos ocorreu em outubro e setembro, nos respectivos anos. A floração foi assincrônica, com inflorescências em diferentes estádios de desenvolvimento, no indivíduo e entre indivíduos. Nas inflorescências marcadas, sua durabilidade variou de 27 a 76 dias (em média, 40 dias). As flores pistiladas, P1 e P2 duraram, em média, oito dias ($DP = 2,0$; $n = 90$). Na população, os três tipos florais coocorreram em proporções similares (34% de indivíduos com flores pistiladas, 27% com flores P1 e 39% com P2) e apresentaram picos de floração coincidentes (figura 18). As flores P1 apresentaram um segundo pico de floração, em novembro, após o decréscimo do número de flores dos demais tipos florais (figura 18).

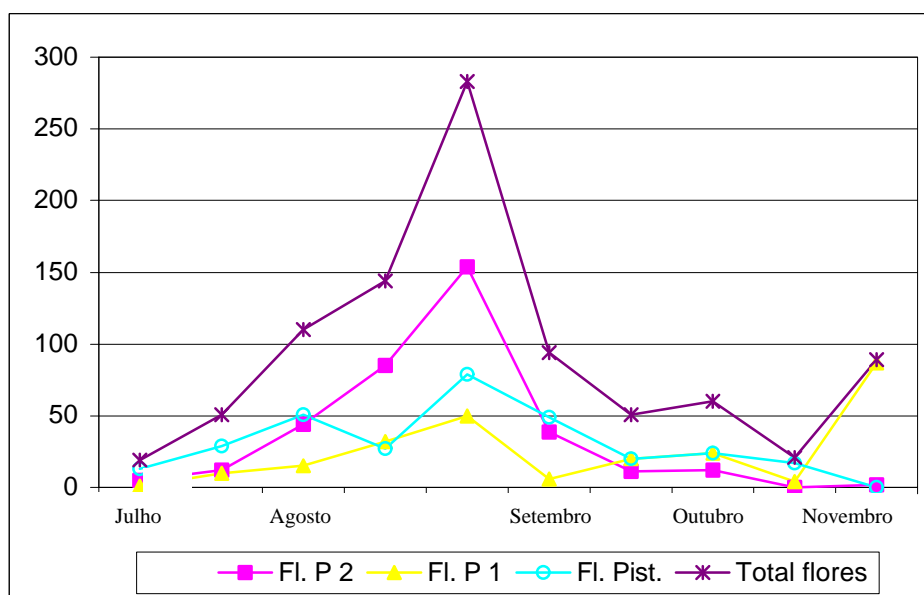


Figura 18. Número de flores pistiladas e perfeitas do tipo 1 (P1) e do tipo 2 (P2), produzidas em inflorescências de *Valeriana scandens*, em 2005, em Viçosa, MG.

Dentre os 33 indivíduos analisados, os tipos florais encontravam-se distribuídos, na população, em morfos: femininos (15%), ou seja, as inflorescências apresentaram apenas flores pistiladas; hermafroditas (52%), as inflorescências apresentaram apenas flores P2 (54%) ou apenas flores P1 (23%) ou, ainda, apresentaram flores P2 e P1 (23%); e ginomonóicos (33%), ou seja, as inflorescências apresentaram flores pistiladas e P2 (18%), ou pistiladas e P1 (36%) ou, ainda, os três tipos florais (46%). Esses resultados indicam que *V. scandens* é ginodióica, além de ginomonóica.

Nos onze indivíduos ginomonóicos, houve a tendência de um tipo floral apresentar maior número de flores sobre o outro: dez indivíduos possuíam mais de 80% de flores perfeitas (P1 e P2) e apenas um apresentou flores pistiladas e perfeitas em proporções equivalentes. Nos indivíduos com predominância de flores perfeitas, as flores pistiladas ocorreram no início do desenvolvimento da inflorescência, juntamente com as perfeitas. No estágio final, essas inflorescências apresentaram apenas flores perfeitas.

Os morfos sexuais apresentaram períodos de floração sobrepostos (figura 19). Os femininos floresceram de julho a outubro, os hermafroditas de julho a novembro e os ginomonóicos durante todo o período de floração da espécie, ou seja, de julho a janeiro (figura 19).

Morfos sexuais	Meses						
	Jul	Ago	Set	Out	Nov	Dez	Jan
Feminino (flores pistiladas)	■	■	■	■			
Hermafrodita (flores P2)		■	■				
Hermafrodita (flores P1)	■	■	■	■	■		
Hermafrodita (flores P1 e P2)		■	■	■			
Ginomonóico (flores pistiladas e P2)			■	■	■		
Ginomonóico (flores pistiladas e P1)		■	■	■	■	■	■
Ginomonóico (flores pistiladas, P1 e P2)	■	■	■	■	■	■	■

Figura 19. Floração dos morfos sexuais de *Valeriana scandens*, de julho a dezembro de 2004 e janeiro de 2005, em Viçosa, Minas Gerais. P1 = flor perfeita do tipo 1 e P2 = flor perfeita do tipo 2, Pist. = flores pistiladas

Em 2004, o período de frutificação iniciou-se cerca de 21 dias após o início da floração e estendeu-se até abril. Nas inflorescências marcadas, a frutificação ocorreu a partir do final da estação seca, em agosto, com a produção, no pico de frutificação, de 960 frutos (figura 20). A dispersão dos frutos ocorreu no início de setembro, transição da estação seca para a chuvosa. Os três tipos florais apresentaram, em 2005, frutificação diferenciada. Flores P1 e P2 produziram a maior quantidade de frutos, no final de agosto (figura 20). Entretanto, as flores P1 mantiveram alta produção de frutos até novembro e as P2 reduziram a produção em setembro (figura 20). Considerando a produção total de frutos, as flores pistiladas e P2 resultaram em baixa frutificação, se comparada com a frutificação das flores P1; estas últimas produziram cerca de quinze vezes mais frutos que as flores pistiladas e mais de duas vezes que as P2 (pistiladas produziram 146 frutos; P2, 946; e P1, 2.193). As maiores médias de produção de frutos foram encontradas para os morfos que possuíam flores P1.

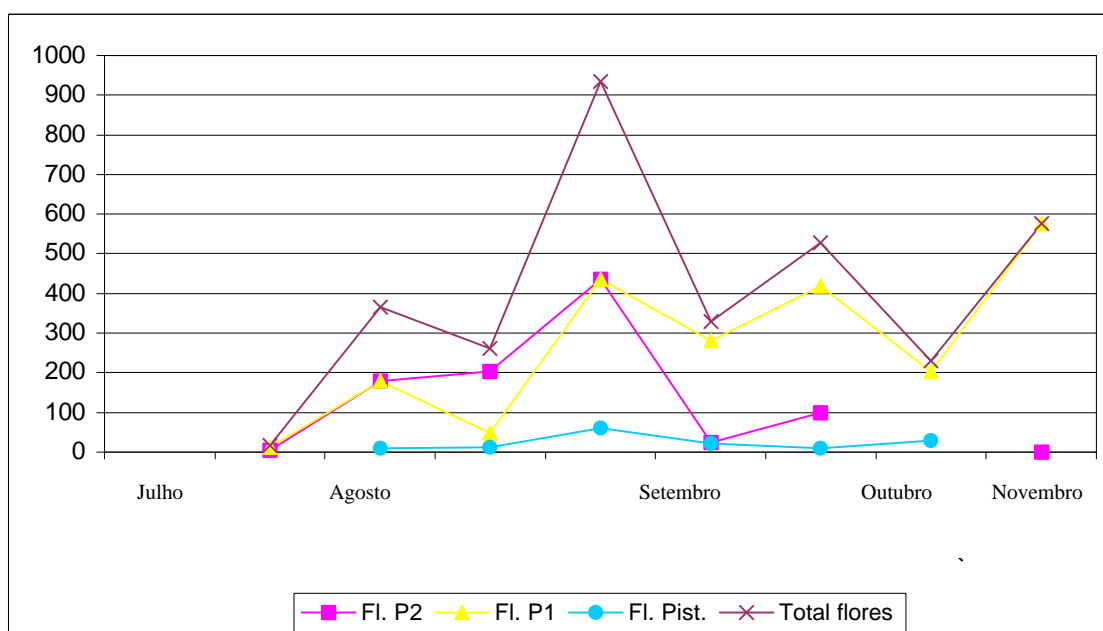


Figura 20. Número de frutos produzidos por cada tipo floral de *Valeriana scandens*, em 2005, em Viçosa, Minas Gerais. P1 = flor perfeita do tipo 1 e P2 = flor perfeita do tipo 2.

Por morfo sexual, ou seja, feminino, hermafrodita ou ginomonóico, o maior número de frutos produzidos foram provenientes do hermafrodita com flores P1, seguido do hermafrodita com flores P1 e P2, ginomonóicos, feminino e hermafrodita com flores P2 (figura 21). A maior produtividade de frutos do morfo hermafrodita com flores P1, pode ser devido à maior produção de flores por esse tipo floral, mencionado anteriormente.

Flores P1 e P2, ensacadas na pré-antese, apresentaram baixa produção de frutos (menos de 6%), indicando que a autogamia pode ocorrer, mas demonstra ser pouco relevante no sucesso reprodutivo dos morfos hermafrodita e ginomonóico. Por outro lado, flores pistiladas, quando ensacadas na pré-antese, também frutificaram, indicando a possibilidade de agamospermia com ausência de pseudogamia.

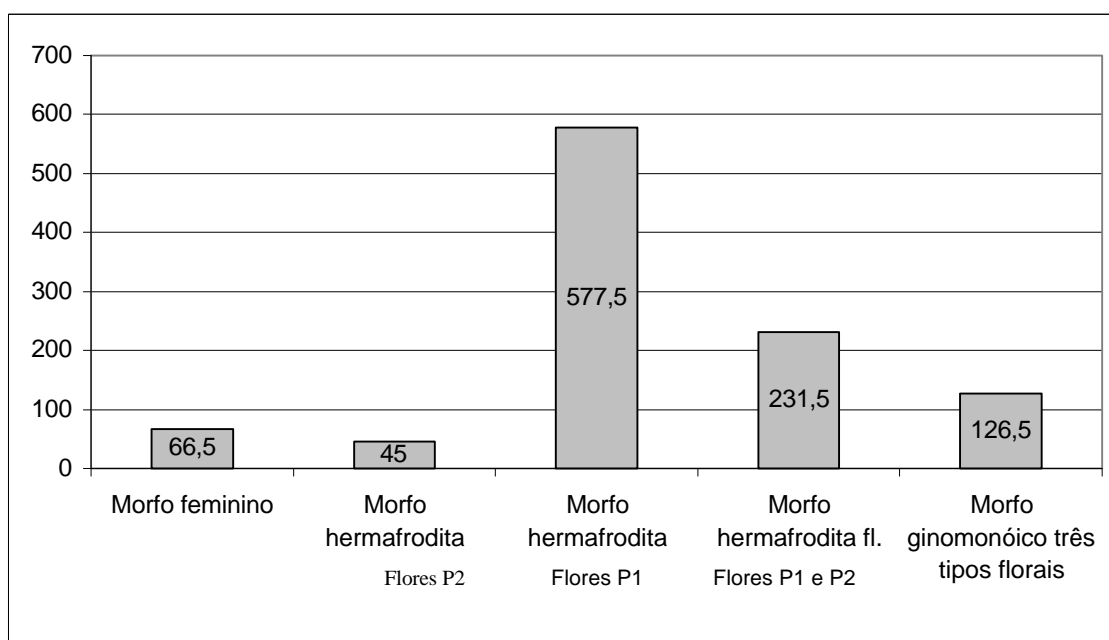


Figura 21. Número médio de frutos produzidos por um indivíduo de cada morfo sexual de *Valeriana scandens*, em 2005, em Viçosa, Minas Gerais. P1 = flor perfeita do tipo 1 e P2 = flor perfeita do tipo 2.

3.3. Fenologia reprodutiva e distribuição dos tipos florais e dos morfos sexuais em outras populações

O período de floração de *V. scandens* variou de acordo com a área de coleta do material consultado (figura 22, Anexo). No Brasil, os espécimes coletados na zona tropical (Minas Gerais e parte de São Paulo) floresceram na estação seca, em julho e agosto e nos meses de setembro e outubro, na estação chuvosa (figura 22). Os coletados na zona subtropical floresceram praticamente durante todo o ano (figura 22).

Estados (no. de exsicatas consultadas)	Meses											
	Jan	Fev	Mar	Abr	Mai	Jun	Jul	Ago	Set	Out	Nov	Dez
MG (n=3)									—	—		
SP (n=2)							—	—				
PR (n=28)		—	—	—	—	—	—	—	—	—		
SC (n=4)			—				—		—	—		—
RS (n=9)				—					—	—		—

Figura 22. Período de floração de *Valeriana scandens*, em cinco estados brasileiros. Dados obtidos em etiquetas de exsicatas de herbários.

A floração dos espécimes coletados na Argentina seguiu o mesmo período de floração apresentado pelos coletados no subtropical brasileiro (figura 23). O espécime da Venezuela, florido em setembro (figura 23), era procedente da região andina e localizava-se a 2.400 m de altitude. O espécime procedente do México foi o único observado do hemisfério norte e floresceu em maio (figura 23).

Países (no. de exsicatas consultadas)	Meses											
	Jan	Fev	Mar	Abr	Mai	Jun	Jul	Ago	Set	Out	Nov	Dez
México (n=1)					—							
Venezuela (n=1)									—			
Argentina (n=6)				—	—			—		—		—

Figura 23. Período de floração de *Valeriana scandens*, em três países. Dados obtidos em etiquetas de exsicatas de herbários.

Quanto ao sexo das flores dos espécimes amostrados, não foi constatada a presença, nas inflorescências, de mais de um tipo floral. Diante disso, acredita-se que a

observação de 10 flores de uma única inflorescência e de um único espécime representando a população, tal como realizado no presente estudo, é insuficiente para constatar a presença de indivíduos ginomonóicos e caracterizar, com propriedade, a expressão sexual da espécie. Esta hipótese é corroborada pelo fato de que nas inflorescências contendo mais de um tipo floral, tal como as de indivíduos ginomonóicos, geralmente há grande predominância de um tipo floral sobre o outro, como exposto anteriormente (tópico 3.2).

Considerando todos os 49 espécimes analisados, o polimorfismo floral foi registrado: em 20,4% dos espécimes ocorreram flores pistiladas, em 39,2% flores P1 e em 40,4% flores P2 (Anexo).

4. DISCUSSÃO

4.1. Floração e tipos florais

A floração de *V. scandens* é contínua (*sensu* Newstrom *et al.* 1994), se considerados os períodos registrados dessa fenofase, em toda a sua área de distribuição. Houve tendência de floração anual (*sensu* Newstrom *et al.* 1994) em áreas mais quentes, tropicais, como, por exemplo, no local do presente estudo, e de floração contínua em áreas subtropicais, como, por exemplo, no sul do Brasil. Estudos são necessários para averiguar os fatores climáticos relacionados à floração de *V. scandens*, considerando essas tendências.

O registro de três tipos florais em *V. scandens* (pistilada e duas perfeitas) é inédito e caracteriza um polimorfismo sexual *sensu* Barret (2002). Muller (1885) identificou dois tipos florais nessa espécie, denominando-as de flores pistilada e estaminada; esse último tipo não foi registrado no presente estudo. Xena de Enrech (1993) também constatou, em material herborizado, flores pistiladas com anteras vestigiais e flores morfologicamente perfeitas que produziram frutos; essa autora, entretanto, não reconheceu os dois tipos de flores perfeitas. Sobral (1999) descreveu *V. scandens* como ginodióica ou monóica, sem caracterizar os tipos florais. Compreendendo a monoicia como a presença de flores estaminadas e pistiladas em um mesmo indivíduo (Richards 1997; Sakai & Weller 1999), este termo não se aplica à espécie estudada, pela ausência de flores estaminadas.

A maior dificuldade na identificação dos tipos florais de *V. scandens*, em material herborizado e no campo, parece estar relacionada ao reconhecimento das flores P1. Em material herborizado, as flores P1 podem ser confundidas com as pistiladas por ambas possuírem estigmas subexsertos ou exsertos e anteras reduzidas e com as P2 por ambas possuírem anteras subexsertas e produzirem grãos de pólen. No campo, as flores P1 podem ser confundidas, principalmente, com as flores pistiladas, pois ambas possuem corola branca de tamanho semelhante e menor que a da flor P2 e lobos das pétalas radiais, na antese. As flores P2, nessa situação, são mais facilmente diferenciadas, das demais flores, por apresentarem corola maior e de cor creme, os lobos reflexos na antese, grandes anteras exsertas e o estilete curto e incluso. Por causa dessas duas últimas características das flores P2, Muller (1885) e Sobral (1999), autores mencionados anteriormente, devem ter identificado-as como flores estaminadas; o estilete curto e incluso pode ter sido interpretado como um órgão não-funcional.

A aparência híbrida das flores P1, isto é, com anteras e estigmas aparentes, deve favorecê-la, auxiliando na atratividade e aumentando as chances de polinização. Segundo Barret *et al.* (2000), o posicionamento dos órgãos reprodutivos em alturas similares parece aumentar a precisão de deposição de pólen, pois ambos os órgãos contatam partes similares do corpo do polinizador. De fato, nessas flores foi registrado o maior número de frutos produzidos, assim como os morfos contendo esse tipo floral (hermafroditas e ginomonóicos) também apresentaram maior frutificação. Esses frutos podem ser resultantes de polinizações cruzadas ou de autopolinizações, devido à ausência da hercogamia. As autopolinizações, entretanto, parecem ser pouco relevantes, devido à baixa frutificação obtida no teste de autopolinização espontânea e à baixa viabilidade dos grãos de pólen. Na população, as flores P1, assim como as pistiladas, devem atuar como receptoras de pólen.

Por outro lado, as flores P2 parecem ser, principalmente, doadoras de pólen, pois nos morfos contendo apenas esse tipo floral foi registrada a menor frutificação, embora essas flores tenham sido as mais numerosas na população. Em espécies andromonóicas e dióicas, normalmente, há produção de um maior número de flores estaminadas do que, respectivamente, de flores perfeitas ou pistiladas (Oliveira & Sazima 1990; Piratelli et al. 1998). O estilete incluso das flores P2 é, possivelmente, um caráter derivado, que a levará a uma total funcionalidade masculina, como sugerido por Muller (1885).

A inversão das alturas do filete e estilete, como registrado nas flores pistiladas e P2, poderia ser interpretada como um mecanismo para maximizar as funções, respectivamente, feminina e masculina. Barret *et al.* (2000) comentaram que essa inversão, nas angiospermas, é solução para o conflito entre essas funções, aumentando a eficiência na recepção (flores pistiladas) e na dispersão do pólen (flores estaminadas) e reduzindo os custos de um sistema de auto-incompatibilidade. Essa hipótese, entretanto, deve ser analisada com cautela em espécies com polimorfismo floral, tal como *V. scandens*, pois suas flores P1, com anteras e estigmas posicionados em alturas semelhantes, resultaram em maior sucesso reprodutivo, de acordo com o exposto anteriormente.

As flores pistiladas de *V. scandens* são menores que as flores P2, característica também registrada por Xena de Enrech (1993) e Sobral (1999), em espécies ginodióicas de *Valeriana*, dentre elas *V. tajuvensis* e *V. scandens*, nativas do Brasil, e por outros autores (p.ex., Baker 1948; Delph 1996; Gibson & Diggle 1997) em espécies ginodióicas de outros grupos taxonômicos. Segundo Williams *et al.* (2000), as flores pistiladas são menores porque alocariam recursos para alta produção de sementes viáveis e vigorosas e evitariam gastos com a atratividade de polinizadores e com a

produção de grãos de pólen; por outro lado, as flores perfeitas, além de frutificarem, doariam pólen e investiriam na atratividade. Essa hipótese, em parte, parece não se aplicar à *V. scandens*, pois as flores pistiladas, dentre os seus tipos florais, apresentaram a menor frutificação; as flores perfeitas, incluindo as P1, parecem ser, de fato, as mais atrativas e acumularam a função feminina (as flores P1), com alta frutificação, além da masculina (as flores P2).

A presença de estaminódios em flores pistiladas, tal como observado em *V. scandens*, é característica comum, nesse tipo floral, em espécies de *Valeriana* (Xena de Enrech 1993). Nas angiospermas, estruturas reprodutivas não-funcionais foram registradas desde Darwin e, segundo Richards (1997), elas são observadas, freqüentemente, em flores unissexuais. A presença de anteras estéreis e reduzidas sugere que flores unissexuais tiveram sua origem a partir de flores perfeitas (Charlesworth 1999).

4.2. Histologia floral

Os nectários de Valerianaceae são classificados como nectários em esporão (Fahn 1979), possivelmente devido a presença dessa estrutura em flores de algumas espécies que são esfingófilas, e dentre essas espécies, cita-se *Valeriana officinalis*, *Valeriana sambucifolia* e *Valeriana dioica* (Wahlberg 2001). *V. scandens*, entretanto, não possui esporão, mas uma giba na porção basal do tubo da corola que pode ser uma estrutura homóloga, adaptada a outros grupos de polinizadores. Estudos ontogenéticos da giba de *V. scandens* e do esporão de outras espécies de *Valeriana* são necessários para indicar essas relações, bem como são necessários estudos para identificar os visitantes florais de *V. scandens*.

O nectário de *V. scandens* se assemelha morfológicamente com o de *Lonicera japonica* (Caprifoliaceae), também localizado na parte basal da superfície interna da corola (Fahn 1979). O nectário de *L. japonica* também é constituído por tricomas epidérmicos unicelulares, igualmente constricto na porção inferior, no pé, e esférico-oblatto na porção superior, na cabeça; e abaixo destes tricomas postam-se células epidérmicas comuns (Fahn 1979). A presença de nectário formado por tricomas na superfície interna da corola em espécies de *Valeriana* é um dos caracteres que corrobora o posicionamento deste gênero na família Caprifoliaceae *sensu lato*, segundo o sistema filogenético de Judd *et al.* (1999).

O ovário uniovular é um caráter comum às espécies de *Valeriana* e *Dipsacus*, os dois gêneros mais derivados de Caprifoliaceae *sensu* Judd *et al.* (1999).

As presenças, no saco embrionário de *V. scandens*, de aparelho oosférico pendente (“hooked”) e de núcleo secundário são características também descritas para outras espécies de *Valeriana* (*cf.* Johri *et al.* 1992).

4.3. Expressão sexual

A população estudada de *V. scandens* é ginodióica-ginomonóica (*sensu* Collin & Shykof 2003) e a proporção de indivíduos hermafroditas (H), ginomonóicos (G) e femininos (F) foi de 1,0H:0,7G:0,3F. Trata-se de uma expressão sexual rara, mas conhecida desde Yampolsky & Yampolsky (1922), em seu trabalho clássico sobre expressões sexuais. As espécies ginodióica-ginomonóicas pertencem a quatro diferentes famílias, a saber: Caryophyllaceae, *Dianthus silvester* (Shykoff *et al.* 1997), *Silene* sp. (Shykoff 1992; Talavera *et al.* 1996; Andersson 1999; Maurice 1999; Guitián & Medrano 2000) e *Stellaria longipes* (Phillip 1980); Geraniaceae, *Erodium* sp. (Yampolsky & Yampolsky 1922) e *Geranium sylvestris* (Colin & Shykof 2003);

Plantaginaceae, *Plantago coronopus* (Koelewijn 1996; Koelewijn & van Damme 1996; Yampolsky & Yampolsky 1922); e Lamiaceae, *Salvia* sp. (Yampolsky & Yampolsky 1922). Em Valerianaceae, especificamente em *V. scandens*, o registro dessa expressão sexual é novo.

Em populações ginodióica-ginomonóicas, os indivíduos ginomonóicos têm sido ignorados pelo pequeno número em que se apresentam, ao contrário do observado na população estudada de *V. scandens* e, por isso, as populações são, erroneamente, consideradas apenas ginodióicas (Collin & Shykof 2003). Esses autores, em estudo realizado com *Geranium sylvestris*, constataram que os morfos ginomonóicos, em diferentes populações, apresentam-se em números variados, podendo ocorrer em proporções insignificantes ou constituírem até um terço dos indivíduos da população; essa última condição assemelha-se ao observado na população estudada de *V. scandens*. Estudos semelhantes aos de Collin & Shykof (2003), em diferentes populações de *V. scandens*, poderão demonstrar se pode haver variação na proporção de indivíduos ginomonóicos nessa espécie.

A manutenção de indivíduos femininos, em populações ginodióicas, ocorre, principalmente, quando eles produzem mais sementes que os morfos hermafroditas (Williams *et. al.* 2000; Asikainen & Mutikainen 2003), o que não vem ocorrendo em *V. scandens*. Alta produção de sementes por morfos femininos foi encontrada em várias espécies ginodióicas, nas quais estes morfos produziram de 1.5 até duas vezes mais sementes que os hermafroditas (*cf.* Asikainen & Mutikainen 2003).

A proporção dos morfos femininos, na população estudada, foi a mais baixa e sugere que eles podem estar apresentando limitações reprodutivas, incluindo a menor porcentagem de germinação de sementes e a germinação lenta, se comparada à dos demais tipos florais.

Em *Valeriana*, a ginodioicia é a expressão sexual mais comum, ocorrendo em 13 das 21 espécies neotropicais: em *V. bornmuelleri*, *V. catharinensis*, *V. tajuvensis* (Sobral 1999), *V. rosaliana*, *V. triplinervis*, *V. quirorana*, *V. parviflora*, *V. tachirensis*, *V. cerosifolia*, *V. pilosa*, *V. venezuelana*, *V. sorbifolia* e *V. laurifolia* (Xena de Enrech 1993). Como os trabalhos de Xena de Enrech (1993) e de Sobral (1999) são de cunho taxonômico, há possibilidades de algumas dessas espécies apresentarem expressão sexual semelhante à de *V. scandens*, uma vez que não foi detectada a ginomonoicia em material herborizado dessa espécie.

A ginodioicia é rara, descrita em cerca de 7% das fanerógamas (Yampolsky & Yampolsky 1922; Richards 1997; Sakai & Weller 1999; Williams *et al.* 2000), e mais comumente registrada em espécies de regiões temperadas (Richards 1997). Considerando a distribuição de *V. scandens*, inclusive no Brasil, principalmente em regiões subtropicais (Barroso *et al.* 1991; Xena de Enrech 1993; Sobral 1999; Souza & Lorenzi 2005), essa tendência é confirmada.

Dentre as duas possíveis linhas evolutivas que levam à ginodioicia na natureza (*cf.* Charlesworth 1999), a de *V. scandens* assemelha-se à ginodioicia instável, ou seja, representa um estágio intermediário na via que leva à dioicia, a partir do hermafroditismo. Essa hipótese é reforçada pelas variações morfológicas registradas nos tipos florais (tópico 4.1), que incluem heteromorfismo estilar e presença de órgãos vestigiais, tais como estaminódios. A ginodioicia estável ocorre quando um mutante feminino invade e torna-se membro constante de uma população, inicialmente, apenas de morfos hermafroditas (Geber *et al.* 1999; Asikainen & Mutikainen 2003).

5. CONCLUSÕES

- A floração de *Valeriana scandens* é contínua, nas zonas subtropicais, e anual nas áreas mais quentes, incluindo a área de estudo, nas quais a espécie floresce de julho a janeiro;
- A espécie apresenta três tipos florais: pistiladas e dois tipos de flores perfeitas, denominadas P1 e P2, sendo este registro inédito para a espécie;
- A câmara nectarífera localiza-se na porção ventral da giba, formada por uma epiderme secretora. Nas flores perfeitas, a câmara nectarífera é parcialmente isolada do restante do tubo da corola por um septo; as flores pistiladas não possuem o septo e a câmara nectarífera comunica-se livremente com o restante do tubo da corola;
- A espécie é ginodióica-ginomonóica, ou seja, possui morfos femininos, hermafroditas e ginomonóicos, sendo esta expressão sexual também inédita em Valerianaceae;
- As flores pistiladas dos morfos femininos frutificaram quando ensacadas na pré-antese, sendo detectado agamospermia autônoma.

6. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

Anderson, H. 1999. Female and hermaphrodite flowers on a chimeric gynomonoeious *Silene vulgaris* plant produce offspring with different genders: a case of heteroplasmic sex determination? **Journal of Heredity** **90**: 563–565.

Asikainen, E.; Mutikainen, P. 2003. Female frequency and relative fitness of females and hermaphrodites in gynodioecious *Geranium sylvaticum* (Geraniaceae). **American Journal of Botany** **90**: 226-234.

Baker, H.G. 1948. Corolla size in gynodioecious and gynomonoeious species of flowering plants. **Proceedings of the Leeds Philosophical Society** **5**: 136-139.

Barret, S.C.H.; Jesson, L.K.; Baker, A.M. 2000. The evolution and function of stylar polymorphism in flowering plants. **Annals of Botany** **85** (Supplement A): 253-265.

Barroso, G. M.; Peixoto, A. L.; Costa, C. G.; Ichaso, C. L. F.; Guimarães, E. F.; Lima, H. C. 1991. **Sistemática de Angiospermas do Brasil**. Volume 3. Viçosa: UFV.

Borsini, O.E. 1944. Valerianaceae. In: Descole, H.R. **Genera et Especies Plantarum Argentinorum**. Buenos Aires, 2: 1-372, tab. 1-160.

Brasil, Ministério da Agricultura e Reforma Agrária. 1992. **Regras para análise de sementes**. Brasília.

Castro, P.S. 1980. **Influência da cobertura florestal na qualidade da água de duas bacias hidrográficas da região de Viçosa, MG.** Dissertação de Mestrado. Piracicaba: Escola Superior de Agricultura Luis de Queiroz.

Charlesworth, D. 1999. The evolution of dioecy. In: Geber M.A.; Dawson T.E. & Delph L.E. (Eds.) **Gender and sexual dimorphism in flowering plants.** Alemanha: Springer.

Collin, C.L.; Shikof, J.A. 2003. Outcrossing rates in the gynodioecious-gynomonoecious species *Dianthus sylvestris* (Caryophyllaceae). **American Journal of Botany** **90**: 579-585.

Cronquist, A. 1981. **The evolution and classification of flowering plants.** Nova York: The New York Botanical Garden.

Cruden, R.W. 1997. Pollen-ovule ratios: A conservative indicator of breeding systems on flowering plants. **Evolution** **31**: 32-46.

Dafni, A. 1994. **Pollination ecology – A practical approach.** Oxford University Press, Oxford.

Darwin, C.R. 1877. **The different forms of flowers on plants of the same species.** Murray, London, UK.

Delph, L.F. 1996. Flower size dimorphism in plants with unisexual flowers. In: D. G. Lloyd and S. C. H. Barrett (eds.), **Floral biology: studies on floral evolution in animal-pollinated plants**, 217–237. New York: Chapman and Hall.

Fahn A. 1979. **Secretory Tissues in Plants.** London: Academic Press.

Faivre, A.E.; Windus, J.L. 2002. Genetic variation among populations of *Valeriana ciliate* T & G (Prairie valerian) in Midwestern prairie fens. **The Journal of the Torrey Botanical Society** **129**: 39-47.

Gabriel, B.L. 1982. **Biological electron microscopy**. New York: Van Nostrand Reinhold.

Gibson, J.P.; Diggle, P.K. 1997. Structural analysis of female and hermaphroditic of gynodioecious tree, *Ocotea tenera* (Lauraceae). **American Journal of Botany** **84**: 298-

Gutián, N.P.; Medrano, M. 2000. Sex expression and fruit set in *Silene littorea* (Caryophyllaceae): variation among populations. **Nordic Journal of Botany** **20**: 467–473.

Gütlein R. & Weberling F. 1982. Fruchtanatomische Untersuchungen an Valerianaceae. **Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft** **95**: S. 35-43.

Herr Jr, J.M. 1971. A new clearing-squash technique for the study of ovule development in angiosperms. **American Journal of Botany** **58**: 785-790.

Hidalgo, O.; Garnatje, T.; Susanna, A.; Mathez, J. 2004. Phylogeny of Valerianaceae based on *matk* and ITS markers, with reference to *matk* individual polymorphism. **Annals of Botany** **93**: 283-293.

Johri, B.M.; Ambegaokar, K.B.; Srivastava, P.S. 1992. **Comparative embryology of angiosperms**. Volume 2. Berlin: Springer-Verlag.

Judd, W.S.; Campbell, C.S.; Kellogg E.A.; Stevens P.F., 1999. **Plant Systematics: a phylogenetic approach**. Massachusetts: Sinauer Associates, Inc.

Kearns, C.A.; Inouye, D.W. 1993. **Techniques for pollination biologists**. Colorado: University Press.

Koelewijn, H.P. 1996. Sexual differences in reproductive characters in gynodioecious *Plantago coronopus*. **Oikos** **75**: 443–452.

Koelewijn, H.P.; van Damme J. M. M. 1996. Gender variation, partial male sterility and labile sex expression in gynodioecious *Plantago coronopus*. **New Phytologist** **132**: 67–76.

Kultonow A. M.; Grossniklaus U. 2003. Apomixis: a development perspective. **Annual Review of Plant Biology** **54**: 547- 574.

Leal-Filho, N. 1992. **Caracterização do banco de sementes de três estádios de uma sucessão vegetal na Zona da Mata de Minas Gerais**. Dissertação de Mestrado. Viçosa: Universidade Federal de Viçosa.

Martin, F.W. 1959. Staining and observing pollen tubes in style by means of fluorescence. **Stain Technology** **34**: 125-128.

Maurice, S. 1999. Gynomonoecy in *Silene italica* (Caryophyllaceae): sexual phenotypes in natural populations. **Plant Biology** **1**: 346–350.

Muller, C.A. 1885. Valerianaceae. In: Martius, K.F.P. (Org.) **Flora Brasiliensis, Monachii**, **6**: 339-350.

Newstrom, L.E.; Frankie, G.W.; Baker, H.G. 1994. A new classification for plant phenology based on flowering patterns in lowland tropical rain forest trees at La Selva, Costa Rica. **Biotropica** **26**: 141-159.

Nukhimovskii E.L.; Seminikhin, I.D. 1989. Biomorphology and embryogenesis of *Valeriana officinalis* L. cultivated in Moscow Oblast (Russian, SFSR, USSR). **Rastitel'Nye Resursy** **25**: 16-32.

O'Brien, Y.P.; McCully, M.E. 1981. **The study of plant structure principles and selected methods**. Melbourne: Termarcarphi Pty.

Oliveira, P.E.A.M. de; Sazima, M. 1990. Pollination biology of two species of *Kielmeyera* (Guttiferae) from Brazilian cerrado vegetation. **Plant Systematics and Evolution** **172**: 35-49

Philipp, M. 1980. Reproductive biology of *Stellaria longipes* Goldie as revealed by a cultivation experiment. **New Phytologist** **85**: 557–569.

Piratelli, A. J.; Piña-Rodrigues, F. C. M.; Gandara, F. B.; Santos, E. M. G.; Costa, L. G.S. 1998. Biologia da polinização de *Jacaratia spinosa* (Aubl.) A. DC. (Caricaceae) em mata residual do sudeste brasileiro. **Revista Brasileira de Biologia** **58**: 671 - 679.

Radford, A.E.; Dickison, W.C.; Massey, J.R.; Bell, C.R. 1974. **Vascular plant systematics**. New York: Harper and Row.

Richards, A.J. 1997. **Plant breeding systems**. UK: Chapman & Hall. 2° ed.

Roberston, A.W. 1992. The relationship between floral display size, pollen carryover and geitonogamy in *Myosotis colensoi* (Kirk) McBride (Boraginaceae). **Biological Journal of the Linnean Society** **46**: 333–349.

Sakai, A.K.; Weller, S.G. Gender and sexual dimorphism in flowering plants: a review of terminology, biogeographic patterns, ecological correlates and phylogenetic approaches. In: Geber M.A.; Dawson T.E. & Delph L.E. (Eds.) 1999. **Gender and sexual dimorphism in flowering plants**. Alemanha: Springer.

Salles, L.; Silva, A.L.; Fett-Neto, A.; von Poser, G.L.; Rech, S.B. 2002. *Valeriana glechomifolia*: in vitro propagation and production of valepotriates. **Plant Science** **163**: 165-168.

Silva, A.L.; Rech, S.B.; von Poser, G.L. 2002. Quantitative determination of valepatriates from *Valeriana* native to south Brazil. **Planta Medica** **68**: 570-573.

Shykoff, J.A. 1992. Sex polymorphism in *Silene acaulis* (Caryophyllaceae) and the possible role of sexual selection in maintaining females. **American Journal of Botany** **79**: 138–143.

Shykoff, J.A.; Bucheli, E.; Kaltz, O. 1997. Anther smut disease in *Dianthus silvester* (Caryophyllaceae): natural selection on floral traits. **Evolution** **51**: 383–392.

Soares-Junior, F. 2000. Composição florística e estrutura fitossociológica de um fragmento de Floresta Estacional Semi-decidual na fazenda Tico-Tico. Viçosa: Dissertação de Mestrado em Botânica, Universidade Federal de Viçosa – MG.

Sobral, M. 1999. Valerianaceae. **Boletim do Instituto de Biociências UFRGS**, série Flora Ilustrada do Rio Grande do Sul **58**: 1-61.

Souza, V.C.; Lorenzi, H. 2005. **Botânica sistemática: guia ilustrado das famílias de Angiospermas da flora brasileira, baseado em APG II**. Nova Odessa: São Paulo: Instituto Plantarum.

StatSoft, Inc. 2000. STATISTICA for Windows (Computer program manual) Tulsa, OK.

Talavera, S.; Arista, M.; Salgueiro, F. J. 1996. Population size, pollination and breeding system of *Silene stockenii* Chater (Caryophyllaceae), an annual gynodioecious species of southern Spain. **Acta Botanica** **109**: 333–339.

Veloso, H.P.; Rangel-Filho, A.L.R.; Lima, J.C.A. 1991. **Classificação da vegetação brasileira, adaptada a um sistema universal**. Rio de Janeiro: IBGE - Departamento de Recursos Naturais e Estudos Ambientais.

von Poser, G.L.; Rech, S.B.; Silva, A.L.; Sobral, M. 2004. Valerianas brasileiras. Potencial terapêutico de espécies do sul do país. **Ciência Hoje** **32**: 35-38.

Xena de Enrech, N. 1993. Contribución al estudio del género *Valeriana* en Venezuela: distribución geográfica, caracteres morfoanatomicos, cariologicos y palinologicos de interés taxonomico y evolutivo. **Acta Botanica Venezuelica** **16**: 105-136.

Wahlberg, N. 2001. The phylogenetics and biochemistry of host-plant specialization in Melitaeine butterflies (Lepdoptera: Nymphalidae). **Evolution** **55(3)**: 522-537.

Williams, C.F.; Kuchenreuther, M.A.; Drew, A. 2000. Floral dimorphism, pollination and self-fertilization in gynodioecious species of *Geranium richardisonni* (Geraniaceae). **American Journal of Botany** **8**: 661-669.

Yampolsky, C.; Yampolsky, H. 1922. Distribution of sex forms in the phanerogamic flora. **Bibliotheca Genetica** **3**: 1-62.

ANEXO

N° exicata	País	Localidade	Data	Tipo floral observado
MBM 170714	Argentina	Misiones; Dep. Iguazú. Parque Nacional Iguazú	14/10/1993	Flores perfeitas-1
MBM 95768	Argentina	Misiones, Dep. San Javier, Ayo. Portera	18/12/1983	Flores pistiladas
MBM 242650	Argentina	Misiones; Dep. Guaraní; Predio Guaraní	28/04/1999	Flores perfeitas-1
MBM 231434	Argentina	Jujuy; Dep. Santa Bárbara; Santa Clara	14/05/1998	Flores perfeitas-1
MBM 231435	Argentina	Jujuy, Dep. Gral. San Martin. Parque Nacional Calilegua	18/04/1998	Flores perfeitas-1
MBM 201853	Argentina	Misiones, Dep. Guaraní, Predio Guaraní	24/08/1996	Flores perfeitas-2
VIC 9802	Brasil	Minas Gerais, Araponga	08/10/1986	Flores perfeitas-2
VIC 5836	Brasil	Minas Gerais, Parque Nacional do Caparaó	27/09/1977	Flores perfeitas-2
MBM 75202	Brasil	_____ Paraná, Almirante	13/02/1951	Flores pistiladas
MBM 188225	Brasil	Tamandaré	23/08/1995	Flores perfeitas-2

MBM 22416	Brasil	Paraná, Balsa Nova	18/09/1970	Flores perfeitas-1
MBM 83897	Brasil	Paraná, Bocaiúva do Sul	23/03/1983	Flores pistiladas
MBM 3218	Brasil	Paraná, Campina Grande do Sul	17/08/1966	Flores perfeitas-1
MBM 721	Brasil	Paraná, Campina Grande do Sul	05/04/1966	Flores pistiladas
MBM 141280	Brasil	Paraná, Campo Largo	04/03/1990	Flores pistiladas
MBM 294895	Brasil	Paraná, Campo Mourão	27/03/2004	Flores perfeitas-2
MBM 298231	Brasil	Paraná, Colombo	01/03/2004	Flores perfeitas-2
MBM 30814	Brasil	Paraná, Contenda	17/11/1972	Frutos
MBM 168183	Brasil	Paraná, Curitiba	07/02/1993	Flores perfeitas-2
MBM 156696	Brasil	Paraná, Curitiba	11/10/1992	Flores perfeitas-1
MBM 4066	Brasil	Paraná, Curitiba	06/02/1950	Flores perfeitas-2
MBM 302	Brasil	Paraná, Galinhas	10/02/1966	Flores perfeitas-2
MBM 239131	Brasil	Paraná, Guaratuba	11/09/1998	Flores perfeitas-1
MBM 233036	Brasil	Paraná, Guaratuba	04/06/1998	Flores perfeitas-2
MBM 239130	Brasil	Paraná, Guaratuba	12/03/1999	Flores perfeitas-2
MBM 161707	Brasil	Paraná, Piraquara	04/09/1973	Flores perfeitas-1
MBM 234000	Brasil	Paraná, Piraquara	26/07/1998	Flores perfeitas-2

MBM 299844	Brasil	Paraná, Piraquara	29/09/2004	Flores perfeitas-1
MBM 30817	Brasil	Paraná, Pitanga	19/10/1973	Flores perfeitas-2
MBM 3219	Brasil	Paraná, Ponta Grossa	05/09/1966	Flores perfeitas-1
MBM 294029	Brasil	Paraná, Tunas do Paraná	27/06/2002	Flores pistiladas
MBM 271432	Brasil	Paraná, 48 km de Curitiba. Estrada Curitiba-Paranaguá	06/04/1948	Flores pistiladas
MBM 271197	Brasil	Paraná, 48 km de Curitiba. Estrada Curitiba-Paranaguá	06/04/1948	Flores perfeitas-1
MBM 131014	Brasil	Rio Grande do Sul, Agudo	27/09/1985	Flores perfeitas-2
MBM 58006	Brasil	Rio Grande do Sul, Canela	Abr/1962	Flores perfeitas-1
MBM 263020	Brasil	Rio Grande do Sul, Gramado	Dez/ 2000	Flores pistiladas
MBM 249140	Brasil	Rio Grande do Sul, Liberato Salzano	13/04/1997	Flores perfeitas-2
MBM 227059	Brasil	Rio Grande do Sul, Paim Filho	29/12/1997	Flores perfeitas-1
MBM 165934	Brasil	Rio Grande do Sul, Porto Alegre	25/09/1987	Flores perfeitas-1
MBM 165935	Brasil	Rio Grande do Sul, São Francisco de Paula	14/10/1988	Flores perfeitas-1
MBM 165933	Brasil	Rio Grande do Sul, Tenente Portela	17/10/1989	Flores perfeitas-2
MBM 262804	Brasil	Santa Catarina, Campo	29/09/2001	Flores perfeitas-1
