



UNIVERSIDADE ESTADUAL DA PARAÍBA – UEPB
CENTRO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS E SOCIAIS APLICADAS – CCBSA –
CAMPUS V
CURSO DE BACHARELADO EM CIÊNCIAS BIOLÓGICAS

JEANE KARLA DA SILVA

SISTEMA DISTÍLICO E VARIAÇÕES ATÍPICAS EM ESPÉCIES DO
GÊNERO *Psychotria* L. (RUBIACEAE) NO BRASIL – UMA REVISÃO
BIBLIOGRÁFICA

JOÃO PESSOA – PB

2022

JEANE KARLA DA SILVA

**SISTEMA DISTÍLICO E VARIAÇÕES ATÍPICAS EM ESPÉCIES DO
GÊNERO *Psychotria* L. (RUBIACEAE) NO BRASIL – UMA REVISÃO
BIBLIOGRÁFICA**

Trabalho de Conclusão de Curso apresentado ao Curso de Bacharelado em Ciências Biológicas da Universidade Estadual da Paraíba, como forma de obtenção do Grau de Bacharel em Ciências Biológicas.

Área de concentração: Botânica.

Orientador: Prof. Dr. Ênio Wocylí Dantas.

Coorientador: Dr. Túlio Freitas Filgueira de Sá.

JOÃO PESSOA – PB

2022

É expressamente proibido a comercialização deste documento, tanto na forma impressa como eletrônica. Sua reprodução total ou parcial é permitida exclusivamente para fins acadêmicos e científicos, desde que na reprodução figure a identificação do autor, título, instituição e ano do trabalho.

S586s Silva, Jeane Karla da.

Sistema distílico e variações atípicas em espécies do gênero *Psychotria* L (Rubiaceae) no Brasil – uma revisão bibliográfica [manuscrito] / Jeane Karla da Silva. - 2022.

32 p. : il. colorido.

Digitado.

Trabalho de Conclusão de Curso (Graduação em Ciências Biológicas) - Universidade Estadual da Paraíba, Centro de Ciências Biológicas e Sociais Aplicadas, 2022.

"Orientação : Prof. Dr. Ênio Wocylí Dantas, Coordenação do Curso de Ciências Biológicas - CCBSA."

"Coorientação: Prof. Dr. Túlio Freitas Filgueira de Sá, UFRPE - Universidade Federal Rural de Pernambuco"

1. *Psychotria*. 2. Distília. 3. Variações atípicas. I. Título

21. ed. CDD 578.76

JEANE KARLA DA SILVA

SISTEMA DISTÍLICO E VARIAÇÕES ATÍPICAS EM ESPÉCIES DO GÊNERO
Psychotria L. (RUBIACEAE) NO BRASIL – UMA REVISÃO BIBLIOGRÁFICA

Trabalho de Conclusão de Curso apresentado ao Curso de Bacharelado em Ciências Biológicas da Universidade Estadual da Paraíba, como forma de obtenção do Grau de Bacharel em ciências biológicas.

Área de concentração: Botânica.

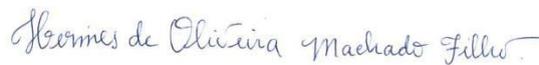
Aprovada em: 01/04/2022.

BANCA EXAMINADORA



Prof. Dr. Ênio Wocylí Dantas. (Orientador)

Universidade Estadual da Paraíba (UEPB)



Prof. Dr. Hermes de Oliveira Machado Filho

Instituto Federal de Educação, Ciência e Tecnologia da Paraíba (IFPB)



Profa. Dra. Thainá Alves Lycarrião

Instituto Federal de Educação, Ciência e Tecnologia da Paraíba (IFPB)

AGRADECIMENTOS

Em primeiro lugar, a Deus, pela minha vida, e por me permitir alcançar os meus objetivos e ultrapassar todos os obstáculos encontrados ao longo da realização desse trabalho e dessa graduação.

À minha mãe, que me criou sozinha e sempre fez o possível para eu conseguir chegar a esse momento, eu sou imensamente grata. Sem o seu apoio eu não teria conseguido completar mais esse ciclo. A senhora sempre foi a minha força e o meu alicerce. Aos meus familiares e amigos, por todo o apoio e incentivo, que me fizeram continuar, mesmo em momentos difíceis, sabiam que eu sereia sempre grata por poder contar com vocês.

Ao meu orientador, Ênio, que me guiou na realização deste trabalho com muita dedicação e sempre com muito carinho. Sem ele nada disso seria possível, então, a você externo a minha imensa gratidão. Obrigada por aceitar me auxiliar na realização desse trabalho e realmente se colocar a disposição sempre que precisei

Agradeço a meu coorientador, Tulio, por quem tenho um imenso carinho. Obrigada por sua orientação, paciência e apoio durante todo esse processo.

À minha querida amiga Lari, que esteve presente comigo em toda essa jornada. Você sempre esteve ao meu lado, sorrindo, chorando, correndo atrás dos ônibus. Obrigada por me presentear com uma nova família. As Gerônimo todo o meu coração.

Em especial, agradeço a Amanda e a Gabriel, por não me deixarem enlouquecer nessa pandemia. Vocês meus fufus, estiveram comigo em todo o processo de formação desse trabalho. Me ouviram surtar e me ouviram chorar, mas sempre me apoiaram e me deram forças para que eu continuasse. Sou muito grata por ter vocês.

À minha amada amiga Júlia, que acreditou sempre mais em mim, do que eu mesma. Obrigada pelo incentivo, pelos conselhos, pelo carinho. É ótimo saber que sempre posso contar com você.

E por fim, mas não menos importante, eu agradeço as amigas de curso, Beca, Nath e Vika. Vocês tornaram a minha caminhada pela graduação mais agradável. Obrigada por compartilharem seus conhecimentos comigo e principalmente por aturar meu péssimo humor. Amo vocês e espero carregá-las comigo por toda a minha vida.

**SISTEMA DISTÍLICO E VARIAÇÕES ATÍPICAS EM ESPÉCIES DO
GÊNERO *Psychotria* L (RUBIACEAE) NO BRASIL – UMA REVISÃO
BIBLIOGRÁFICA**

Jeane Karla da Silva¹

RESUMO

A heterostilia é uma estratégia reprodutiva associada a mecanismos fisiológicos, que agem a partir de um sistema de incompatibilidade responsável por tornar incapaz que uma planta fértil forme sementes quando fertilizada com seu próprio pólen. Desta forma, promove apenas a formação de frutos entre indivíduos diferentes e que possuam anteras posicionadas no mesmo nível que do estigma, reduzindo assim a autopolinização e favorecendo a alogamia. A forma mais comumente encontrada da heterostilia é a distilia, que é caracterizada por apresentar flores com estigmas longos e anteras curtas (morfo longistilo) e estigmas curtos e anteras longos (morfo brevistilo). Assim, o sistema de incompatibilidade e a hercogamia recíproca (HR) são fundamentais para que uma espécie seja considerada tipicamente distílica e quando essas características sofrem alterações, essas espécies passam a ser atípicas. Em vista disso, esse trabalho teve como objetivo compilar dados referentes ao sistema reprodutivos do gênero *Psychotria*, que é considerado um dos maiores grupos distílicos dentre as angiospermas, afim de avaliar a presença de espécies com distilia atípicas no gênero. A pesquisa é um estudo de revisão de onde se extraiu dados quantitativos de morfologia floral e do sistema reprodutivo, de diversos estudos sobre *Psychotria* no Brasil de modo a verificar o sistema distílico das espécies descritas nestes artigos. Desta forma, foi avaliado o sistema reprodutivo e morfológico de 11 espécies do gênero. Esse trabalho obteve como resultado, que existem variações tanto no sistema de incompatibilidade, como na hercogamia recíproca de 4 populações do gênero, sendo 3 populações da espécie *P. carthagenensis*, e uma da espécie *P. stachyoides* e viu que essas variações que tornam essas espécies atípicas, parecem estar ocorrendo de forma independente. Já as outras espécies, apresentaram um sistema típico de uma espécie distílica.

Palavras-chave: *Psychotria*; Distilia; Atípica.

¹ Graduanda em Ciências Biológicas (bacharelado) pela UEPB.
Jeaneekarlaa@hotmail.com

ABSTRACT

Heterostyly is a reproductive strategy associated with physiological mechanisms, which act from an incompatibility system responsible for making a fertile plant incapable of forming seeds when fertilized with its own pollen, promoting only the formation of fruits between different individuals that have anthers positioned at the same level as stigma (HR), thus reducing self-pollination and favoring allogamy. The most commonly found form of heterostyly is distyly, which is characterized by having flowers with long stigmas and short anthers (longstyle morph) and short stigmas and long anthers (brevisty morph). Thus, the incompatibility system and reciprocal herkogamy (HR) are fundamental for a species to be considered typically distylous and when these characteristics change, these species become atypical. In view of this, this work aimed to compile data on the reproductive system of the *Psychotria* genus, which is considered one of the largest distylous groups among angiosperms, in order to evaluate the presence of species with atypical distyly in the genus. The research is a review study from which quantitative data on floral morphology and reproductive system were extracted from several studies on *Psychotria* in Brazil in order to verify the distylic system of the species described in these articles. In this way, the reproductive and morphological systems of 23 species of the genus were evaluated. This work obtained as a result, that there are variations both in the incompatibility system, as in the reciprocal herkogamy of the species *P. ipecacuanha*, *P. carthagenensis*, *P. birotula*, *P. prunifolia*, *P. goyazensis*, *P. hygrophiloides* and saw that these variations that make these species atypical, appear to be occurring independently.

Keywords: *Psychotry*; Distyly; Atypical.

LISTA DE ILUSTRAÇÕES

- Figura 1**– Representação mostrando a presença da hercogamia recíproca em espécies distílicas. A linha indica a altura recíproca entre as anteras e o estigma. A maior reciprocidade é alcançada quando o pólen legítimo se move entre os órgãos no mesmo nível 12
- Figura 2** – Representação do sistema de incompatibilidade, onde o x significa a incapacidade de uma planta fértil formar sementes quando fertilizada com seu próprio pólen. E na imagem ao lado, a polinização cruzada, onde a transferência de pólen representada pelos pontos, é passado da antera de uma flor para o estigma de uma outra flor de morfo diferente..... 13
- Figura 3** – Representação do sistema de incompatibilidade intramorfo (A) intermorfo (B). A linha pontilhada indica o fluxo de pólen, onde no intramorfo, uma flor de um morfo recebe o grão de pólen de uma flor do mesmo morfo, mas de indivíduos diferentes, já no intremorfo, uma flor de um morfo pode receber o grão de pólen de uma flor de outro morfo. 14
- Figura 4** – Fluxograma das etapas de seleção dos artigos revisados 17
- Figura 5** – Representação do sistema distílico da espécie *Psychotria ipecacuanha* (Brot.) Stokes. A. Morfo brevistilo. B. Morfo longistilo 20
- Figura 6** – Análise de sobreposição dos órgãos sexuais de espécies do gênero *Psychotria*. As linhas indicam o ajuste de distribuição especial entre as anteras e os estigmas, respectivamente. A área cinza indica a proporção de sobreposição entre os órgãos baixos e altos. A, B e C representam três populações de *P. ipecacuanha*. D. *P. trichophoroides*. E. *P. nitidula*. F: *P. deflexa*..... 22

LISTA DE TABELAS

Tabela 1 – Dados sobre o sistema reprodutivo (SR), razão dos morfos, padrão distílico e reciprocidade de 19 populações do gênero *Psychotria* no Brasil. Legenda: A (autocompatível), AI1 (autoincompatibilidade incompleta), AI2 (autocompatível intramorfo), CI (compatibilidade intramorfo), IA (incompatibilidade auto), II (incompatibilidade intramófica), IH (incompatibilidade heteromórfica)21

SUMÁRIO

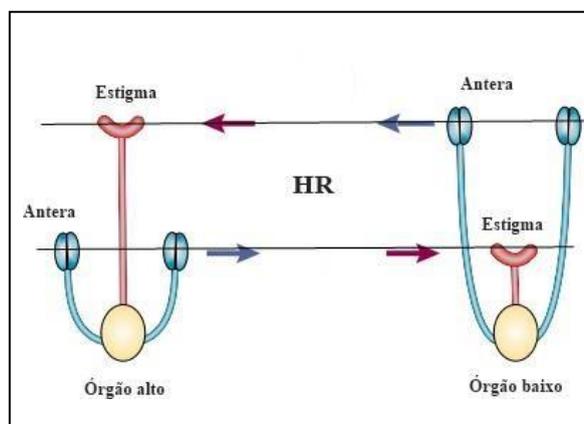
1 INTRODUÇÃO	11
2 MATERIAIS E MÉTODOS	15
2.1 Revisão Sistemática	15
2.2 Sistema reprodutivo	17
2.3 Razão dos morfos	18
2.4 Análise da morfologia floral	18
3 RESULTADOS	19
3.1 Distribuição geográfica dos artigos selecionado	19
3.2 Sistema reprodutivo	19
3.3 Razão dos morfos	19
3.4 Hercogamia reciproca	20
4 DISCUSSÃO	23
4.1 Distribuição geográfica dos estudos	23
4.2 Sistema reprodutivo	23
4.3 Razão dos morfos	24
4.4 Hercogamia reciproca	25
5 CONSIDERAÇÕES FINAIS	26
REFERÊNCIAS	28
APÊNDICE	32

1 INTRODUÇÃO

A heterostilia é uma estratégia reprodutiva apresentada por algumas famílias de angiospermas para favorecer a polinização cruzada, por meio da existência de um ajuste morfológico nas estruturas florais que potencializam o fluxo de pólen cruzado e limita a perda de gametas, além de estabelecer uma barreira fisiológica para evitar a autogamia. (BARRET, 2002; FURTADO, 2019). Em populações heterostílicas é comum encontrar a presença de dois (distilia) ou três (tristilia) morfos que diferem quanto ao tamanho das anteras e do estigma. (COELHO & BARBOSA, 2003). Sendo a distilia a forma mais comum da heterostilia, presente em 26 famílias de angiospermas (NAIKI, 2011) que é caracterizada por apresentar anteras altas e estigma baixo (morfo brevistilo) e flores que apresentam estigma alto e as anteras baixas (morfo longistilo) (GANDERS 1979; MATIAS *et al*, 2016).

Essa relação entre a altura das anteras e do estigma dentre os morfos é denominado como hercogamia recíproca (HR) e esse aspecto morfológico, é responsável pela potencialização do fluxo de pólen entre os morfos (Figura 1) (MATIAS *et al*, 2016). Deste modo, a produtividade de frutos em espécies distílicas está relacionada com a dependência desse fluxo de pólen, e o seu sucesso reprodutivo é essencialmente associado a frequências desse morfotipos na população (CONSOLARO, 2008). Portanto, espera-se que nessas espécies, cada indivíduo manifeste um tipo de morfo floral, sendo geralmente observada uma razão equilibrada (isopleitia) de 1:1 dos morfos na população. Sendo essa proporção equilibrada dentro das populações e o posicionamento recíproco entre as anteras e o estigma, o que caracteriza uma espécie tipicamente distílica (BIRBAHADUR, 1968).

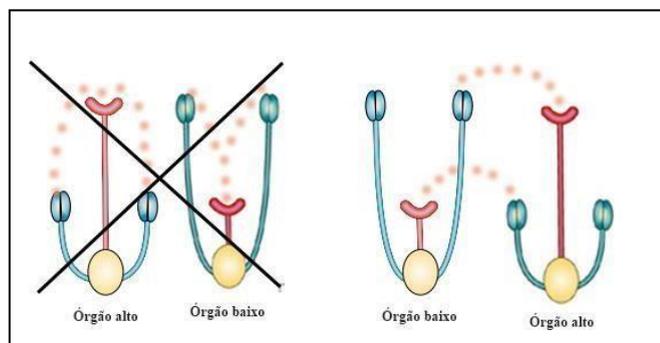
Figura 1– Representação mostrando a presença da hercogamia recíproca em espécies distílicas. A linha indica a altura recíproca entre as anteras e o estigma. A maior reciprocidade é alcançada quando o pólen legítimo se move entre os órgãos no mesmo nível.



Fonte: BARRETT (2002, com adaptação)

Variações nos graus de hercogamia podem causar uma ineficiência na transferência de pólen por parte dos polinizadores, podendo facilitar a propagação do fluxo de pólen assimétrico, ocasionando em uma alteração no sistema reprodutivo da população, levando a uma heterostilia atípica (SÁ, 2018). Caso ocorra alguma falha no sistema de incompatibilidade heteromórfico, que é responsável por tornar incapaz que uma planta fértil forme sementes quando fertilizada com seu próprio pólen (Figura 2) a tendência é haver um desequilíbrio nas razões dos morfos. Sendo esse desequilíbrio responsável por causando a anisopleτία, ou a quebra da distílica, resultando em flores homostílicas (que apresentam o mesmo nível entre o estigma e as anteras) ou até mesmo causando o desaparecimento de um dos morfos (monomorfismo) (RICHARDS, 1997; ENDELS *et al*, 2002; TREVIZAN *et al*, 2021). Em vista dessas alterações, a hercogamia recíproca raramente é considerada perfeita (FURTADO, 2019) e sendo considerada como um requisito básico para admitir uma espécie como distílica, a forma mais adequada para se caracterizar a hercogamia recíproca é utilizando o índice de HR, que avalia a relação entre a altura das anteras com o estigma dos morfos opostos (SÁ, 2018).

Figura 2 – Representação do sistema de incompatibilidade, onde o x significa a incapacidade de uma planta fértil formar sementes quando fertilizada com seu próprio pólen. E na imagem ao lado, a polinização cruzada, onde a transferência de pólen representada pelos pontos, é passado da antera de uma flor para o estigma de uma outra flor de morfo diferente.



Fonte: BARRETT (2002, com adaptação)

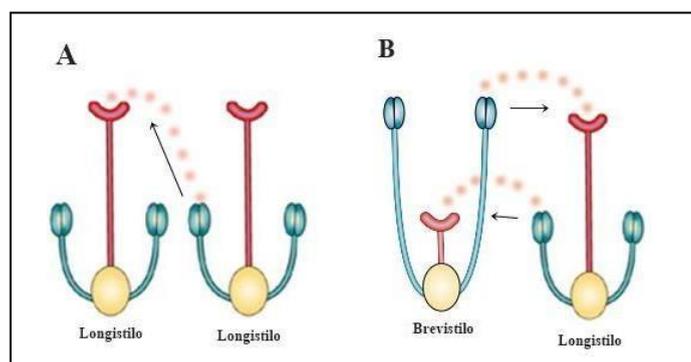
Muitas espécies tipicamente distílicas em alguns estudos, apresentaram diferentes variações nas suas características distílicas, como a ausência de hercogamia, autocompatibilidade, anisopleia, populações homostílicas e monomórficas, caracterizando-se como distílicas atípicas. (HAMILTON, 1990; CONSOLARO *et al*, 2010). Em pesquisas realizados no Brasil com as espécies distílicas, têm-se constatado que várias dessas espécies vêm demonstrando algum grau de autocompatibilidade devido as variações nas reações de incompatibilidade das espécies. Em populações monomórficas ou homostílicas que por apresentarem um único morfo e precisar manter o seu sucesso reprodutivo, a mudança para um sistema autocompatível se torna mais vantajoso para a propagação das espécies. (SÁ, 2013).

Outros exemplos vistos em estudos realizados com populações distílicas de *Primula sieboldii* (Primulaceae) demonstraram uma autocompatibilidade parcial no morfo longistilo, que pode acarretar em desvio na distília típica (COELHO, 2013) assim como *Guettarda platypoda* que também apresentou autocompatibilidade no morfo longistilo (NOVO, 2010), em *Psychotria carthagenensis* que se verificou autocompatibilidade nos dois morfos (FARIA *et al*, 2011) e *Psychotria ipecacuanha* que se mostrou intramorfo compatível (flor de um morfo que recebe o grão de pólen de uma flor do mesmo morfo, mas de indivíduos diferentes (ROSSI *et al*, 2005).

Uma característica que merece destaque é a autocompatibilidade que torna as espécies independentes de visitantes florais mais especializados, o que as diferem das que são distílicas e autoincompatíveis e é mais frequentemente observado no morfo longistilo

(COELHO, 2013). A interrupção do crescimento do tubo polínico nesse morfo, acontece de forma similar às espécies que possuem sistemas de incompatibilidade gametofíticos, o que demonstra que o SI (sistema de incompatibilidade) pode ser mais complexo, homogêneo e forte quanto se parece. Então, o morfo longistilo com a autoincompatibilidade forte não é tão frequente, usando como exemplos as espécies dos gêneros *Hedyotis*, *Pentas* e *Oldenlandia* (Rubiaceae). Algumas pesquisas relacionadas com os táxons, contem indicações de que a quebra da autoincompatibilidade e da incompatibilidade intramorfo (Figura 3) tenha ocorrido repetidas vezes em ambos os sistemas homomórficos e heteromórficos. Desta forma, tornando possível a estabilização de uma nova forma de abordagem da hercogamia levando a espécies e se tornar auto-fértil (NETTANCOURT, 1977; BARRETT, 1988; SÁ, 2013).

Figura 3 – Representação do sistema de incompatibilidade intramorfo (A) intermorfo (B). A linha pontilhada indica o fluxo de pólen, onde no intramorfo, uma flor de um morfo recebe o grão de pólen de uma flor do mesmo morfo, mas de indivíduos diferentes, já no intermorfo, uma flor de um morfo pode receber o grão de pólen de uma flor de outro morfo.



Fonte: BARRETT (2002, com adaptação)

Psychotria é o gênero que possui o maior número de espécies distílicas entre as angiospermas (BAKER, 1958) apresentando cerca de 2.000 espécies, que são distribuídas nos trópicos e subtropicais. No Brasil, segundo o site Flora do Brasil (2020), existem cerca de 140 espécies aceitas e 103 delas consideradas endêmicas. A maior parte destas espécies tem registros na região Sudeste do país. Seus representantes mais comuns são arbustos e ervas (ROBBRECHT, 1988). Possui flores pequenas e geralmente são polinizadas por abelhas, mariposas, moscas e aves. A distílica em *Psychotria* é considerada uma característica basal, deste modo outros sistemas de reprodução no gênero são associados a alguma variação evolutiva do polimorfismo, como o monomorfismo (HAMILTON, 1990).

Acredita-se que essas alterações ocorreram por meio de uma provável falha na transferência de pólen legítimo, eventualmente ocasionado devido à uma falta de hercogamia recíproca entre os morfos florais e a ineficiência do polinizador, que pode ser potencializado pela fragmentação dos habitats. (CONSOLARO, 2008; RODRIGUES & CONSOLARO, 2013.) Há uma diversidade de estudos envolvendo o gênero *Psychotria* que mencionam variações na expressão da distílica (SAKAI & WRIGHT, 2008; CONSOLARO *et al.*, 2011; FARIAS *et al.*, 2012; NAIKI, 2012; RODRIGUES & CONSOLARO, 2013). Alguns trabalhos recentes que foram desenvolvidos com dados florais coletados de herbários apontam que várias espécies de *Psychotria* possuem variações na manifestação dos morfos (CONSOLARO, 2008). Assim sendo, estudo que avaliem o sistema distílico e os possíveis fatores relacionados as suas mudanças, se mostram de grande importância e podem auxiliar no entendimento dos padrões gerais de diversidade, nas estruturas de comunidades, como também a ajudarem na identificação de gargalos desenvolvidos pela devastação de habitats naturais. (BAWA, 1990).

Diante desse contexto, esse trabalho tem como objetivo compilar dados do sistema reprodutivo e morfológico de espécies do gênero *Psychotria* no Brasil, afim de avaliar o sistema distílico do grupo e discutir os possíveis fatores associados ao padrão típico ou atípico nas espécies.

2 MATERIAIS E MÉTODOS

2.1 Revisão Sistemática

A pesquisa trata-se de uma abordagem qualitativa-quantitativa, que objetiva consultar a literatura especializada na temática, que se encontra disponível em artigos a fim de explorar o assunto. Desta forma, esse trabalho adotou como metodologia a revisão sistemática da literatura, que nos permite englobar pesquisas com o objetivo de responder uma pergunta chave.

Na elaboração dessa revisão sistemática foram abordadas as fases de construção da pesquisa, que foram: a) delimitação da questão a ser tratada na revisão; b) a seleção das bases de dados bibliográficos para consulta e coleta; c) elaboração de estratégias para busca avançada e a seleção dos artigos e sistematização de informações encontradas. (GALVÃO, 2019)

2.1.1 Delimitação da questão a ser tratada na revisão

A primeira fase trata-se do reconhecimento do tema a ser adotado, da delimitação e elaboração da questão que conduziu essa revisão sistemática. Desta forma, a pergunta que norteou essa pesquisa foi: Há variações nos graus de hercogamia recíproca e no sistema reprodutivo nas espécies do gênero *Psychotria*? Caso sim, será realizado uma discussão sobre quais os fatores poderiam estar associados a essas mudanças atípicas no sistema distílico das espécies, utilizando informações contidas na literatura e não na revisão.

2.1.2 Seleção das bases de dados

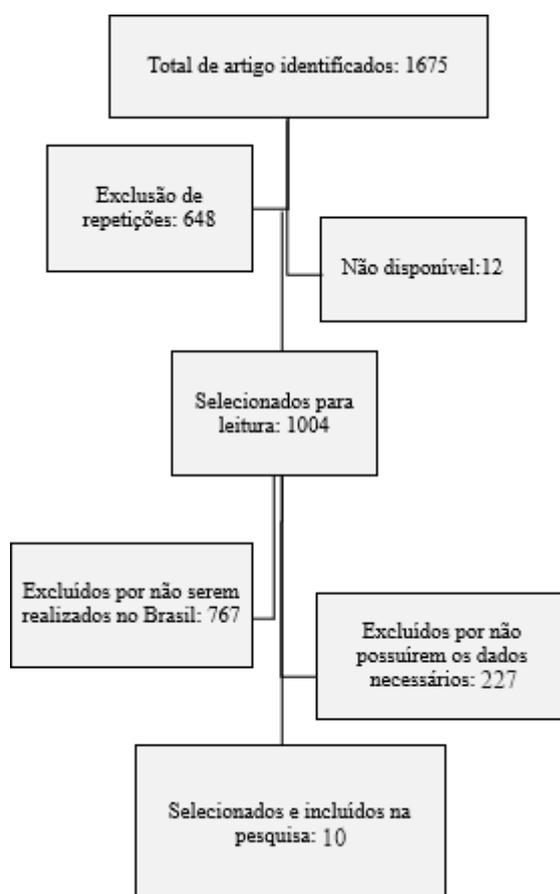
A seleção dos artigos foi feita através do Portal Brasileiro de Informação Científica, mais conhecido como Portal de Periódicos da Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (Capes), que consiste em uma biblioteca virtual vinculada a diversas plataformas de pesquisas científicas (CAPES, 2019).

2.1.3 Elaboração de estratégias de busca e a seleção dos artigos e sistematização de informações encontradas

A seleção de artigos foi realizada entre os dias 11 e 12 de outubro de 2021 utilizando as combinações “*Psychotria* and reproduction”; “*Psychotria* and pollination”; “*Psychotria* and breakdown of distyly”; “*Psychotria* and distyly”; “*Psychotria* e reprodução”; “*Psychotria* e polinização”; “*Psychotria* e distilia” como palavras chaves. Não houve limites quanto ao ano de publicação, assim, foram encontrados 1675 artigos que foram baixados para serem analisados posteriormente. Como critério de exclusão, foram excluídos aqueles que foram realizados em outros países, restando 237 selecionados por serem realizados no Brasil. Destes, 221 foram excluídos por não conter os dados necessários para a realização deste trabalho. Sendo a maior parte desses 227 estudos não relacionados diretamente com o gênero dessa pesquisa, 118 desses artigos só citavam o gênero. Enquanto os outros 113, abordavam assuntos como: conservação e regeneração; visitantes florais; dinâmica florestal; flores medicinais; controle de pragas; toxicidade; biotecnologia; genética; ou apresentavam espécies consideradas como sinônimos e outros gêneros. 10 foram considerados elegíveis, pois possuíam dados referente a morfologia e ao sistema reprodutivo do gênero, e por trazerem dados referentes as populações coletadas no Brasil.

No Excel foi criado um banco de dados onde foram inseridos os valores retirados dos artigos referentes ao sistema reprodutivo, razão dos mofos e morfologia. Em algumas espécies foi necessário fazer uma renomeação, pois elas possuíam nomes que são considerados como sinônimo.

Figura 4 – Fluxograma das etapas de seleção dos artigos revisados.



Fonte: Elaborado pela autora. (2022)

2.2 Sistema reprodutivo

Para verificar a ocorrência de variações no sistema de incompatibilidade, foram utilizados os dados de polinização (Autopolinização espontânea e manual; polinização cruzada intra e intermorfos; polinização legítima e ilegítima; e polinização natural.) referentes a razão de frutos formados que estavam presentes nos artigos selecionados.

2.3 Razão dos morfos

Para constatar a isopleτία ou a anisopleτία nas espécies, foi analisado os dados referentes a proporção dos morfos presentes nos artigos utilizados na realização deste trabalho.

2.4 Análise da morfologia floral

Dos artigos selecionados foram retirados os valores de média e desvio padrão das anteras e dos estigmas de cada morfo (brevistilo e longistilo) e através desses valores foi realizado as medidas de sobreposição para avaliar a hercogamia recíproca das espécies presente nesse trabalho. Para isso foi utilizado o método proposto por Lau e Bosque (2003) que busca avaliar quais as chances da transferência de pólen dentre e entre os morfos florais, influenciarem o grau da hercogamia recíproca. Esse método fornece informações sobre os padrões potenciais de transferência de pólen e reprodução em uma população baseando-se em características florais, porém, não leva em consideração mecanismos pós-polinização que podem causar alterações. O método utiliza amostras de flores do morfo longistilo e do brevistilo, de onde são retirados os comprimentos do estilete, estigma e anteras que são medidos com o uso de um paquímetro digital. Mas nesse trabalho, foi usado as medidas que já estavam disponíveis nos artigos.

A análise se baseia nos cálculos de sobreposição entre os órgãos reprodutivos (Figura 1). Para isso, foi utilizado um intervalo de 0,4 mm para avaliar a distribuição da frequência do estigma e da altura das anteras de cada morfo, utilizando os dados contido nos artigos selecionado para essa revisão. Foi usado a função de distribuição normal para ajustar as distribuições e os parâmetros que foram estimados através do método de máxima verossimilhança (MLE) feito no R v 4.1.2 (R Development Core Team, 2021). Então, foi avaliado a razão de sobreposição entre as distribuições de estigma e altura das anteras entre e dentre os morfos florais. Os valores da sobreposição sofrem variações entre 0 e 1, sendo 1 considerado a hercogamia perfeita e quanto mais próximo de 0, menor seu grau de hercogamia recíproca, ou seja, menor sua reciprocidade (SÁNCHEZ et al, 2013).

3 RESULTADOS

3.1 Distribuição geográfica dos artigos selecionado

No geral, foram encontrados 10 artigos desenvolvidos no Brasil que mencionavam algum tipo de informação referente ao sistema reprodutivo ou a morfologia do gênero. Totalizando 11 espécies que continham alguns dos dados necessários para a realização da análise de sobreposição e do sistema reprodutivo, o que corresponde a 7,86% das espécies aceitas existentes no Brasil, com distribuição por todo o território nacional, mas principalmente em fisionomias florestais ombrófilas e estacionais (ANDRADE et al, 2018). Dos 10 estudos, 7 se localizam na região Sudeste, que apresenta o maior número de espécies aceitas, 2 na região Centro-Oeste e 1 na região Nordeste. Embora o gênero apresente uma ampla distribuição na região nordeste (FLORA DO BRASIL, 2020), essa apresentou apenas 1 estudo, enquanto o Norte e o Sul não apresentaram nenhum artigo.

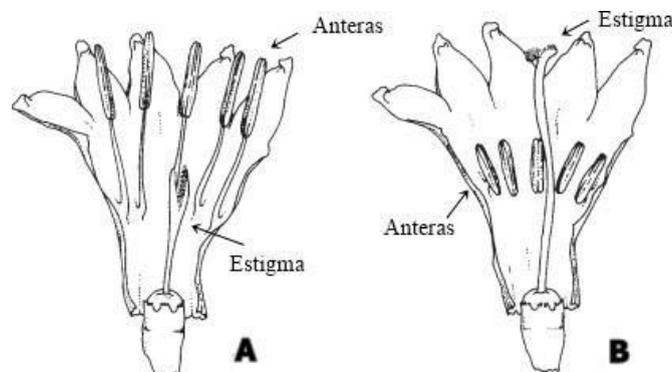
3.2 Sistema reprodutivo

Dentre os artigos considerados para a realização desse trabalho, foi analisado o sistema reprodutivo de 11 populações. Onde 7 delas apresentaram o sistema de incompatibilidade típico de uma espécie distilica e 3 demonstraram compatibilidade total, sendo assim consideradas, espécies atípicas (três populações de *P. carthagenensis* Jacq). E uma delas (*P. pubigera* Schltdl) apresentou dados inconclusivos, pois o tamanho da sua amostra era pequeno para a realização de qualquer tratamento (Tabela 1).

3.3 Razão dos morfos

Das 11 espécies analisadas 10 delas apresentaram morfos florais brevistilo e longistilo (Figura 5) que ocorreram na mesma proporção, ou seja, na mesma frequência, o que indica uma isopletia (1:1) para essas espécies. Apenas 1 das espécies possuíam a presença de um único morfo (*P. stachyoides* Benth) sendo assim consideradas espécies anisopléticas. Uma das espécies não apresentou o valor da razão dos morfos (*P. suterella* Müll.Arg) sendo assim, não foi possível determinar se a espécie é isopletica ou não.

Figura 5 – Representação do sistema distílico. A. Morfo brevistilo. B. Morfo longistilo. (Espécie: *Carapichea ipecacuanha* (Brot.) L. Andersson.)



Fonte: Rossi et al. (2005)

3.4 Hercogamia reciproca

Analisando os dados de sobreposição entre os morfos das espécies, foi observado que no geral, os valores de sobreposição entre as anteras e os estigmas, são semelhantes entre os dois órgãos, onde os órgãos baixos e altos apresentaram médias de 0,84. A espécie que demonstrou uma menor reciprocidade entre um dos órgãos foi a *P. pubigera*, que no órgão alto (antera do morfo B e estigma do morfo L) apresentou uma reciprocidade de 0,76, já nos órgãos baixo (antera do morfo L e estigma do morfo B), sua sobreposição foi de 0,55, resultando em uma baixa reciprocidade para os dois órgãos, mas principalmente para o órgão baixo. *P. carthagenensis* apresentou valores aproximados de 1 para dos dois órgãos, o que indicam uma hercogamia quase perfeita, possuindo assim, uma alta reciprocidade. Porém, a espécie apresentou variações dentro da sua população, como pode ser visto na figura 6, a primeira população se mostrou menos recíproca no seu órgão baixo (0,76). A espécie que apresentou o menor índice da reciprocidade entre dos dois órgãos foi *P. nitidula* Cham. & Schltl., com 0,29 para o órgão baixo e 0,27 para o alto. Já *P. suterella* apresentou valor de sobreposição maior no órgão baixo (0,84) que no órgão alto (0,68). O contrário ocorreu com as espécies *P. nuda* (Cham. & Schltl.) Wawra que demonstrou valor menor para o órgão baixo (0,55) e maior para o órgão alto (0,76). Já as outras espécies apresentaram índices de reciprocidade semelhantes dentre os dois órgãos, com valores maiores que 0,80 de sobreposição (Tabela 1).

Tabela 1 – Dados sobre o sistema reprodutivo (SR), razão dos morfos, padrão distílico e reciprocidade de 11 populações do gênero *Psychotria* no Brasil. Legenda: A (autocompatível), IA (incompatibilidade auto), II (incompatibilidade intramórfica), IH (incompatibilidade heteromórfica)

Espécie	SR	Razão Morfos	Padrão Distílico	Reciprocidade		Referência
				Órgãos altos	Órgãos baixos	
<i>P. carthagenensis</i> ¹	A	Isoplética	Atípica	0,96	0,76	Faria et al, 2011
<i>P. carthagenensis</i> ²	A	Isoplética	Atípica	0,88	0,92	Faria et al, 2011
<i>P. carthagenensis</i> ³	A	Isoplética	Atípica	0,92	0,96	Faria et al, 2011
<i>P. jasminoides</i>	IA, II	Isoplética	Típica	0,88	1	Castro, 2004
<i>P. nitidula</i>	IH	Isoplética	Típica	0,27	0,29	Sá et al, 2016
<i>P. nuda</i>	IA, II	Isoplética	Típica	0,76	0,55	Castro e Araujo 2004
<i>P. pedunculosa (mapourioides)</i>	IA, II	Isoplética	Típica	0,84	0,92	Castro, 2004
<i>P. pubigera</i>	II	Inconclusiva	Típica	0,76	0,54	Castro, 2004
<i>P. stachyoides (hygrophiloides)</i>	IA, II	Anisoplética	Atípica	-	-	Pereira et al., 2006
<i>P. suterella</i>	IH	-	Típica	0,68	0,84	Lopes e Buzato, 2005
<i>P. tenuinervis</i>	A, II	Isoplética	Típica	0,88	0,92	Virillo e Ramos, 2007

Fonte: Elaborado pela autora. (2022)

Figura 6 – Análise de sobreposição dos órgãos sexuais de espécies do gênero *Psychotria*. As linhas indicam o ajuste de distribuição especial entre as anteras e os estigmas, respectivamente. A área cinza indica a proporção de sobreposição entre os órgãos baixos e altos. A, B e C representam três populações de *P. carthagenensis*. D; *P. nuda*. E; *P. nitidula*. F; *P. suterella*.

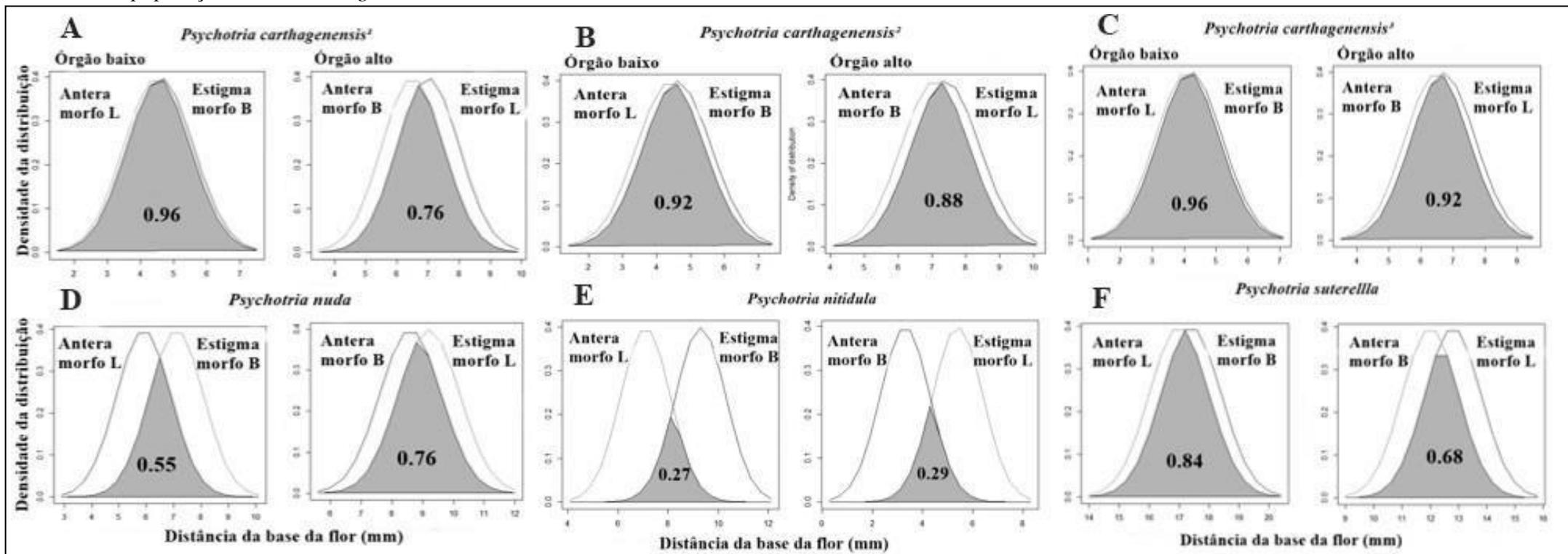


Figura 7: Elaborado pela autora. (2022)

4 DISCUSSÃO

4.1 Distribuição geográfica dos estudos

Analisando a distribuição geográfica dos artigos que entraram para esse trabalho, podemos observar que algumas regiões como o sul, o norte e o nordeste, são regiões pouco exploradas, embora o gênero apresente uma ampla distribuição, e um bom número de espécies aceitas nessas localidades, com exceção do sul. O Sul e o Norte foram as regiões que não entraram nas pesquisas. No Sul e isso pode estar relacionado com as poucas espécies existentes na região, já que o seu clima frio não é um fator que favorece o desenvolvimento deste gênero. Porém, na região Norte, onde se localiza o segundo maior número de espécies do gênero, se esperava encontrar mais estudos, principalmente pelo fato de ser localizada em uma zona tropical, o que favorece o desenvolvimento do gênero, assim como o Nordeste (FLORA DO BRASIL, 2020). Essa análise demonstra uma escassez de estudos sobre a biologia floral e sistema reprodutivo do gênero nessas regiões.

Psychotria é o maior gênero da família Rubiaceae e possui uma ampla distribuição pelo Brasil, principalmente na zona tropical (HAMILTON, 1990; DAVIS et al, 2001). Mas apesar do seu grande número de espécies, poucos estudos sobre reprodução e com relação ao sistema heterostílico desse gênero são desenvolvidos no país. Tendo em vista que, trabalhos como esses trazem toda essa importância para o entendimento das espécies, fornecendo informações sobre a sua evolução, manutenção ou perda da heterostilia, além de contribuir para compreender a dinâmica do ecossistema onde essas espécies estão inseridas. Assim, verifica-se que a realização de pesquisas com essa temática, se mostram cada vez mais necessárias. (CASTRO & OLIVEIRA, 2004; TEIXEIRA & MACHADO, 2004; VIRILLO & RAMOS, 2007).

4.2 Sistema reprodutivo

A principal característica da presença do sistema de incompatibilidade em uma espécie tipicamente distílica, é que a formação de frutos somente ocorre através da polinização legítima. No entanto, existem uma ampla variação no sistema de incompatibilidade no gênero *Psychotria*, que é relatada em algumas espécies que

apresentam desvios para a autocompatibilidade e essa mudança é frequentemente mais observada em populações monomórficas e homostilas, pois como possuem apenas um morfo, precisam manter seu sucesso reprodutivo (SÁ et al, 2013).

Nesse estudo, as espécies analisadas afirmam essa variação, pois das 11 populações, 3 delas apresentaram compatibilidade total. Sendo a presença dessa compatibilidade associada a vários fatores, incluindo morfologia floral e falta de polinizadores (BARRET, 1988). Como visto nas populações de *P. carthagenensis*, que se mostraram autocompatíveis completas, assim foram consideradas por esse trabalho como uma espécie atípica pois foge do que é esperado em uma espécie tipicamente distílica. Porém, a espécie apresentou proporções equilibradas entre os seus morfos, sendo caracterizadas como isopleticas, mas segundo Pereira (2007) isso não parece ser uma regra em *P. carthagenensis* e pode ser explicado pela presença de uma fauna de polinizadores eficientes (FARIA et al, 2011).

Outra informação importante que foi observado analisando os graus de reciprocidade dessa espécie (*P. carthagenensis*) é que a hercogamia recíproca não parece estar relacionada com o sistema de incompatibilidade, já que a espécie se mostrou autocompatível, mas demonstrou graus de reciprocidade muito próximos à perfeição. Sendo essa situação, onde as espécies possuem autocompatibilidade completa e uma elevada reciprocidade, considerada com um possível estágio intermediário na evolução das espécies heterostilicas. (FARIA et al, 20011). As outras 8 populações, apresentaram o sistema de incompatibilidade, responsável por promover o fluxo entre os morfos e impedir que as espécies possam se autopolinizarem, como esperado em espécies tipicamente distilica, que é a uma particularidade desse gênero. (Tabela 1).

4.3 Razão dos morfos

A análise da razão dos morfos demonstrou que 10 das espécies eram isopléticas, ou seja, distílicas típicas. Enquanto *Psychotria stachyoides* que foi a única espécie que expressou apenas um morfo, sendo consideradas como anisopléticas. Outros estudos também observaram a ocorrência do monomorfismo nessa espécie e a associou com a ocorrência de um único fator ou a um conjunto deles, tais como: a polinização ilegítima e polinização intramorfos; autopolinização; propagação vegetativa e sobrevivência diferenciada; fatores históricos. (GANDERS 1979, SAKAI & WRIGHT, 2008;

CONSOLARO et al, 2011; BARBOSA & CONSOLARO, 2012; COELHO, 2013; CONSOLARO, 2018). Já Pereira (2006) relacionou o registro de apenas um morfo nessa espécie com a propagação vegetativa. A fragmentação florestal também pode ser um dos fatores que favorece a quebra da distília em algumas espécies, pois ela acaba afetando o seu sucesso reprodutivo, o seu período de floração, alterando sua estrutura genética e reduzindo a interação entre planta e polinizador (CUNNINGHAM, 2000; CASCANTE et al, 2002; STONER et al, 2002). Deste modo, estabelecendo um único morfo, como visto no presente estudo para a espécie supracitada.

4.4 Hercogamia recíproca

Nesse estudo, foi visto que as espécies apresentaram variações em seu grau de hercogamia recíproca entre espécies, como também entre populações. Outros estudos relatam que a reciprocidade geralmente se mostra mais presente entre os órgãos baixos (antras longistilas e estigmas brevistila) do que nos órgãos altos (antras brevistilas e estigma longistila) (ARMBRUSTER *et al*, 2017; JACQUEMYN *et al*, 2018). Porém, nesse trabalho, foi observado uma reciprocidade equilibrada entre os dois órgãos, com valores médios de 0,84 tanto para o órgão alto como para o baixo.

A espécie que demonstrou uma menor reciprocidade entre um dos órgãos foi a *P. pubigera*, que apresentou uma reciprocidade de 0,55 para o órgão baixo. Alguns artigos sugerem que essa baixa reciprocidade geralmente é mais encontrada nos órgãos altos, pois eles levam mais tempo para se desenvolver, assim apresentam uma maior instabilidade e ficam mais expostos a sofrerem variações pelo meio (ARMBRUSTER *et al*, 2017, JACQUEMYN *et al*, 2018, MATIAS, 2018). Contudo, nossos dados não reforçam essa hipótese, pois foi verificado que as variações nas posições dos estigmas e antras são semelhantes, o que aponta que a pressão seletiva atua igualmente entre os dois órgãos.

Segundo autores com Jacquemyn (2018) variações nas reciprocidades entre os morfos florais é mais comumente observado em populações distílicas, que a reciprocidade perfeita e isso pode acabar causando uma má deposição do grão de pólen legítimo e assim, culminar em uma interferência nos padrões reprodutivos das espécies, pois a hercogamia recíproca é um dos mecanismos que contribui para a evolução e a estabilidade da distília, já que ela favorece a transferência de pólen legítimo entre os morfos. (DARWIN, 1877; GANDERS, 1979; BARRETT, 1992; VALOIS-CUESTA, et al. 2011; BRYN &

JACQUEMYN, 2015) E a presença de falhas na reciprocidade, pode alterar os padrões de deposição de pólen legítimo, e isso pode levar a uma quebra da distília, ocorrendo assim, a perda de um dos morfos.

5 CONSIDERAÇÕES FINAIS

De acordo com a revisão sistemática realizada na intenção de se estudar a distília em espécies de *Psychotria* no Brasil, nossos resultados mostraram um baixo número de estudos (11), além de uma baixa representatividade de espécies do gênero (7,86%), com informações consistentes sobre dados reprodutivos e morfológicos. Apesar da ampla distribuição do gênero pelo país, verificou-se que existe uma desigualdade nos estudos pelo país, inclusive com a ausência de estudos nas regiões Norte e Sul. Isso tudo só deixa evidente que é preciso investir em novas pesquisas para preencher as lacunas científicas na área e aumentar tanto o conhecimento sobre o número de espécies, como o território onde elas se encontram.

Quanto aos dados analisados, foi observado que a presença da distília é predominante nas espécies presente nesse estudo. Contudo, foi visto que 4 populações se mostraram atípicas, apresentando variações ou no grau de hercogamia recíproca, ou no sistema de incompatibilidade. E foi visto que essas variações podem estar ocorrendo de forma independente, já que a espécie *P. carthagenensis* que mesmo sendo autocompatível, apresentou uma hercogamia recíproca quase perfeita. Logo nesse trabalho acreditamos que essas variações podem ocorrer devido a uma interferência entre a relação planta e polinizador, assim as espécies precisam se tornarem compatíveis para assegurar a sua reprodução mesmo na ausência de polinizadores. No entanto, os estudos referenciados nesta pesquisa não continham informações consistentes sobre polinizadores que fundamentasse essa hipótese, o que abre a possibilidade para que outros estudos venham a ser fomentados para um melhor esclarecimento sobre os fatores associados à essas variações na distília em populações de *Psychotria* brasileiras.

Um outro ponto visto nessa revisão, foi a presença de espécies com apenas um morfo e a presença do sistema de incompatibilidade, como, por exemplo, a espécie *P. stachyoides*, que foi discutido que a perda do seu morfo pode ter uma associação com a fragmentação florestal e de habitats. Se já são escassos os estudos sobre a reprodução floral desse gênero no Brasil, estudos que conectem a distília com a

ecologia do ambiente em que as espécies estão inseridas são esporádicos e precisam ser incentivados.

Algumas espécies presentes nos artigos utilizados para a realização deste trabalho não foram incluídas pois se tratavam de espécies consideradas sinônimos e que segundo o site Flora do Brasil (2020) passaram a fazer parte de outros gêneros, sendo assim, as espécies *P. birotula* (*Eumachia cymuligera*), *P. sessilis* (*Palicourea sessilis*), *P. prunifolia* (*Palicourea prunifolia*); *P. trichophoroides* (*Palicourea trichophora*); *P. deflexa* (*Palicourea deflexa*) não foram utilizadas nas análises realizadas nessa pesquisa e outras como *P. mapourioides* (*P. pedunculosa*) e *P. hygrophiloides* (*P. stachyoides*) precisaram ter seus nomes alterados, pois os usados nos artigos não eram nomes considerados aceitos.

Em razão deste trabalho ter se restringido aos periódicos científicos, com a finalidade de centralizar a pesquisa, algumas publicações como teses e dissertações podem ter sido desconsideradas, pois muitos dos trabalhos realizados no Brasil infelizmente são difíceis de serem encontrados, muitas vezes possuem acesso restrito e até mesmo se encontram indisponíveis. Assim, várias pesquisas que poderiam ser interessantes para abranger o conhecimento sobre essas espécies acabam sendo eliminados.

REFERÊNCIAS

- ARMBRUSTER, W. Scott et al. A medida e a má medida da reciprocidade em flores heterostílicas. **New Phytologist**, v. 215, n. 2, pág. 906-917, 2017.
- BARRETT, S. C. H. Heterostylous genetic polymorphisms: model systems for evolutionary analysis. In: **Evolution and function of heterostyly**. Springer, Berlin, Heidelberg, 1992. p. 1-29.
- BARRETT, S. C. H. The evolution, maintenance and loss of self-incompatibility system. **Plant reproductive ecology: patterns and strategies (J. Lovett-Doust & L. Lovett-Doust, eds.)**. Oxford University Press, Oxford, p. 98-123, 1988.
- BARRETT, Spencer CH. A evolução da diversidade sexual das plantas. **Nature revisa genetics**, v. 3, n. 4, pág. 274-284, 2002.
- BAKER, H. G. Studies in the reproductive biology of West African Rubiaceae. **Journal of the West African Science Association**, v. 4, p. 9-24, 1958.
- BAWA, Kamaljit S. Interações planta-polinizador em florestas tropicais. **Revista anual de Ecologia e Sistemática**, v. 21, n. 1, pág. 399-422, 1990.
- BIR BAHADUR, B. Heterostyly in Rubiaceae: a review. 1968.
- BRYN, Rein; JACQUEMYN, Hans. Disruption of the distylous syndrome in *Primula veris*. **Annals of botany**, v. 115, n. 1, p. 27-39, 2015.
- CARDOSO DE CASTRO, Cibele; CARDOSO ARAUJO, Andrea. Distyly and sequential pollinators of *Psychotria nuda* (Rubiaceae) in the Atlantic rain forest, Brazil. **Plant Systematics and Evolution**, v. 244, n. 3, p. 131-139, 2004.
- CASCANTE, Alfredo et al. Efeitos da fragmentação da floresta tropical seca no sucesso reprodutivo e na estrutura genética da árvore *Samanea saman*. **Biologia da Conservação**, v. 16, n. 1, pág. 137-147, 2002.
- CASTRO, CC; OLIVEIRA, PEAM; ALVES, MC Sistema reprodutivo e morfometria floral de espécies distílicas de *Psychotria L.* na Mata Atlântica, SE do Brasil. **Plant Biology**, v. 6, n. 06, pág. 755-760, 2004.
- COELHO, Christiano Peres; BARBOSA, Ana Angélica Almeida. Biologia reprodutiva de *Psychotria poeppigiana* Mull. Arg.(Rubiaceae) em mata de galeria. **Acta Botanica Brasilica**, v. 18, n. 3, p. 481-489, 2004.
- COELHO, Christiano Peres et al. Sistema reprodutivo, distília e grau de reciprocidade em Rubiaceae arbustivas do sub-bosque de formações florestais do Cerrado. 2013.
- CONSOLARO, Hélder Nagai. A distília em espécies de Rubiaceae do bioma Cerrado. 2008.
- CONSOLARO, Hélder et al. Distília e homostília em espécies de *Palicourea* Aubl. (Rubiaceae) do Cerrado do Brasil Central. **Brazilian Journal of Botany**, v. 32, n. 4, p. 677-689, 2009.

- CONSOLARO, Helder; SILVA, SIMONE CS; OLIVEIRA, Paulo E. Decomposição de distília e monomorfismo de pinos em *Psychotria carthagenensis* Jacq. (Rubiaceae). **Plant Species Biology**, v. 26, n. 1, pág. 24-32, 2011.
- CUNNINGHAM, Saul A. Polinização deprimida em fragmentos de habitats causa baixa frutificação. **Anais da Royal Society de Londres. Série B: Ciências Biológicas**, v. 267, n. 1448, pág. 1149-1152, 2000.
- DARWIN, Charles. **The various contrivances by which orchids are fertilised by insects**. John Murray, 1877.
- DAVIS, AARON P. et al. A tipificação e caracterização do gênero *Psychotria* L. (Rubiaceae). **Botanical Journal of the Linnean Society**, v. 135, n. 1, pág. 35-42, 2001.
- DE NETTANCOURT, Dreux. Incompatibilidade em angiospermas. **Reprodução Sexual de Plantas**, v. 10, n. 4, pág. 185-199, 1997.
- ENDELS, Patrick et al. Mudanças nas relações pin-thrum em populações do heterostilo *Primula vulgaris* Huds.: O desequilíbrio afeta a persistência da população?. **Flora-Morfologia, Distribuição, Ecologia Funcional de Plantas**, v. 197, n. 5, pág. 326-331, 2002.
- FARIA, Rogério Rodrigues et al. Sistema de acasalamento flexível em populações distílicas de *Psychotria carthagenensis* Jacq. (Rubiaceae) no Cerrado brasileiro. **Plant Systematics and Evolution**, v. 298, n. 3, pág. 619-627, 2012.
- FLORA DO BRASIL 2020 em construção. Jardim Botânico do Rio de Janeiro. Disponível em: < <http://floradobrasil.jbrj.gov.br/> >. Acesso em: 15 de mar. de 2022.
- FURTADO, Marco Túlio Rodrigues. Biologia da polinização de *Palicourea* Aubl. e *Psychotria* L. (Rubiaceae): variações e funcionalidade da hercogamia recíproca e dos polinizadores. 2019.
- GALVÃO, Maria Cristiane Barbosa; RICARTE, Ivan Luiz Marques. Revisão sistemática da literatura: conceituação, produção e publicação. **Logeion: Filosofia da informação**, v. 6, n. 1, p. 57-73, 2019.
- GANDERS, Fred R. A biologia da heterostilia. **New Zealand Journal of Botany**, v. 17, n. 4, pág. 607-635, 1979.
- HAMILTON, CLEMENT W. Variations on a distylous theme in Mesoamerican *Psychotria* subgenus *Psychotria* (Rubiaceae). **Memoirs of the New York Botanical Garden**, v. 55, p. 65-75, 1990.
- JACQUEMYN, Hans; GIELEN, Maria; BRYNS, Rein. A reciprocidade dos órgãos sexuais está relacionada à deposição legítima de pólen em *Pulmonaria* distílica (Boraginaceae)? **Oikos**, v. 127, n. 8, pág. 1216-1224, 2018.
- KOCH, Ana Kelly; SILVA, Patrícia Campos da; SILVA, Celice Alexandre. Biologia reprodutiva de *Psychotria carthagenensis* (Rubiaceae), espécie distílica de fragmento florestal de mata ciliar, Centro-Oeste do Brasil. **Rodriguésia**, v. 61, p. 551-558, 2010.

- LAU, Paulo; BOSQUE, Carlos. Fluxo polínico na distílica *Palicourea fendleri* (Rubiaceae): um teste experimental da hipótese do fluxo polínico desassortativo. **Oecologia**, v. 135, n. 4, pág. 593-600, 2003.
- LOPES, Luciano E.; BUZATO, Silvana. Biologia reprodutiva de *Psychotria suterella* Muell. Arg. (Rubiaceae) e a abordagem de escalas ecológicas para a fenologia de floração e frutificação. **Brazilian Journal of Botany**, v. 28, n. 4, p. 785-795, 2005.
- MATIAS, Raphael et al. Sistema reprodutivo atípico de duas espécies de Rubiaceae: distílica com autoincompatibilidade parcial no morfo brevistilo?. **Rodriguésia**, v. 67, p. 357-368, 2016.
- NAIKI, Akiyo. Heterostilia e a possibilidade de sua quebra por poliploidização. **Plant Species Biology**, v. 27, n. 1, pág. 3-29, 2012.
- NOVO, R. R. Biologia reprodutiva de *Guettarda platypoda* DC. **Rubiaceae) em uma área de restinga no estado de Pernambuco**, 2010.
- PEREIRA, Zefa V.; VIEIRA, Milene F.; CARVALHO-OKANO, Rita M. de. Fenologia da floração, morfologia floral e sistema de incompatibilidade em espécies distílicas de Rubiaceae em fragmento florestal do Sudeste brasileiro. **Brazilian Journal of Botany**, v. 29, n. 3, p. 471-480, 2006.
- PEREIRA, Z. V. Rubiaceae Juss. do Parque Estadual das Várzeas do Rio Ivinhema, Mato Grosso do Sul: florística, sistema reprodutivo, distribuição espacial e relações alométricas de espécies distílicas. **Universidade Estadual De Campinas**, 2007.
- RICHARDS, Jennifer H.; KOPTUR, Suzanne. Variação floral e distílica em *Guettarda scabra* (Rubiaceae). **American Journal of Botany**, v. 80, n. 1, pág. 31-40, 1993.
- ROBBRECHT, E. Rubiaceae lenhosas tropicais. **Opera Botânica Bélgica**, v. 1, n. 272, pág. 599-602, 1988.
- RODRIGUES, Ebenezer Barbosa; CONSOLARO, Hélder. Distílica atípica em *Psychotria goyazensis* Mull. Arg. (Rubiaceae), uma espécie intramorfo autocompatível. **Acta Botânica Brasilica**, v. 27, n. 1, pág. 155-161, 2013.
- ROSSI, Ana Aparecida B.; OLIVEIRA, Luiz Orlando de; VIEIRA, Milene F. Distílica e variação de caracteres florais em populações naturais de *Psychotria ipecacuanha* (Brot.) Stokes (Rubiaceae). **Revista Brasileira de Botânica**, v. 28, n. 2, pág. 285-294, 2005.
- SÁ, Túlio Freitas Filgueira de et al. Sistema distílico e biologia reprodutiva de cinco espécies de *Psychotria* L. (Rubiaceae) em dois fragmentos do Sudeste Goiano. 2013.
- SÁ, Túlio et al. Biologia floral, hercogamia recíproca e sistema reprodutivo em quatro espécies de *Psychotria* (Rubiaceae) no Brasil. **Botanical Journal of the Linnean Society**, v. 182, n. 3, pág. 689-707, 2016.
- SÁ, Túlio Freitas Filgueira de et al. Polimorfismo floral e polinização em *Palicourea coriacea* (Cham.) K. Schum. (Rubiaceae) no cerrado do Brasil. 2018.

SAKAI, Shoko; WRIGHT, S. José. Ecologia reprodutiva de 21 espécies coexistentes de *Psychotria* (Rubiaceae): quando a heterostilia se perde?. **Biological Journal of the Linnean Society**, v. 93, n. 1, pág. 125-134, 2008.

SÁNCHEZ, JM; FERRERO, V.; NAVARRO, L. Quantificando a reciprocidade em populações de plantas distílicas e tristílicas. **Plant Biology**, v. 15, n. 3, pág. 616-620, 2013.

SANTOS, Otilene dos Anjos; WEBBER, Antonio Carlos; COSTA, Flávia Regina Capellotto. Biologia reprodutiva de *Psychotria spectabilis* Steyrm. e *Palicourea* cf. *virens* (Poepp & Endl.) Standl.(Rubiaceae) em uma floresta tropical úmida na região de Manaus, AM, Brasil. **Acta Botanica Brasilica**, v. 22, n. 1, p. 275-285, 2008.

SILVA, Celice Alexandre; VIEIRA, Milene Faria. Sucesso reprodutivo de espécies distílicas de *Psychotria* (Rubiaceae) em sub-bosque de floresta atlântica. **Revista árvore**, v. 37, p. 289-297, 2013.

SILVA, Patrícia Campos da et al. Risk of genetic vulnerability and aspects of the reproductive biology of *Psychotria ipecacuanha* (Rubiaceae), a threatened medicinal plant species of Brazilian forests. **Acta Botanica Brasilica**, v. 33, p. 548-557, 2019.

STONER, Kathryn E. et al. Efeitos da fragmentação florestal no forrageamento do morcego de nariz comprido Colima (*Musonycteris harrisoni*) na floresta tropical seca de Jalisco, México1. **Biotropica**, v. 34, n. 3, pág. 462-467, 2002.

TEIXEIRA, Luciana Almeida Gomes; MACHADO, Isabel Cristina. Biologia da polinização e sistema reprodutivo de *Psychotria barbiflora* DC.(Rubiaceae). **Acta botanica brasilica**, v. 18, p. 853-862, 2004.

TAYLOR, Charlotte M. Visão geral da *Psychotria* em Madagascar (Rubiaceae, Psychotrieae), e do estudo fundamental de Bremekamp sobre este grupo. **Candollea**, v. 75, n. 1, pág. 51-70, 2020.

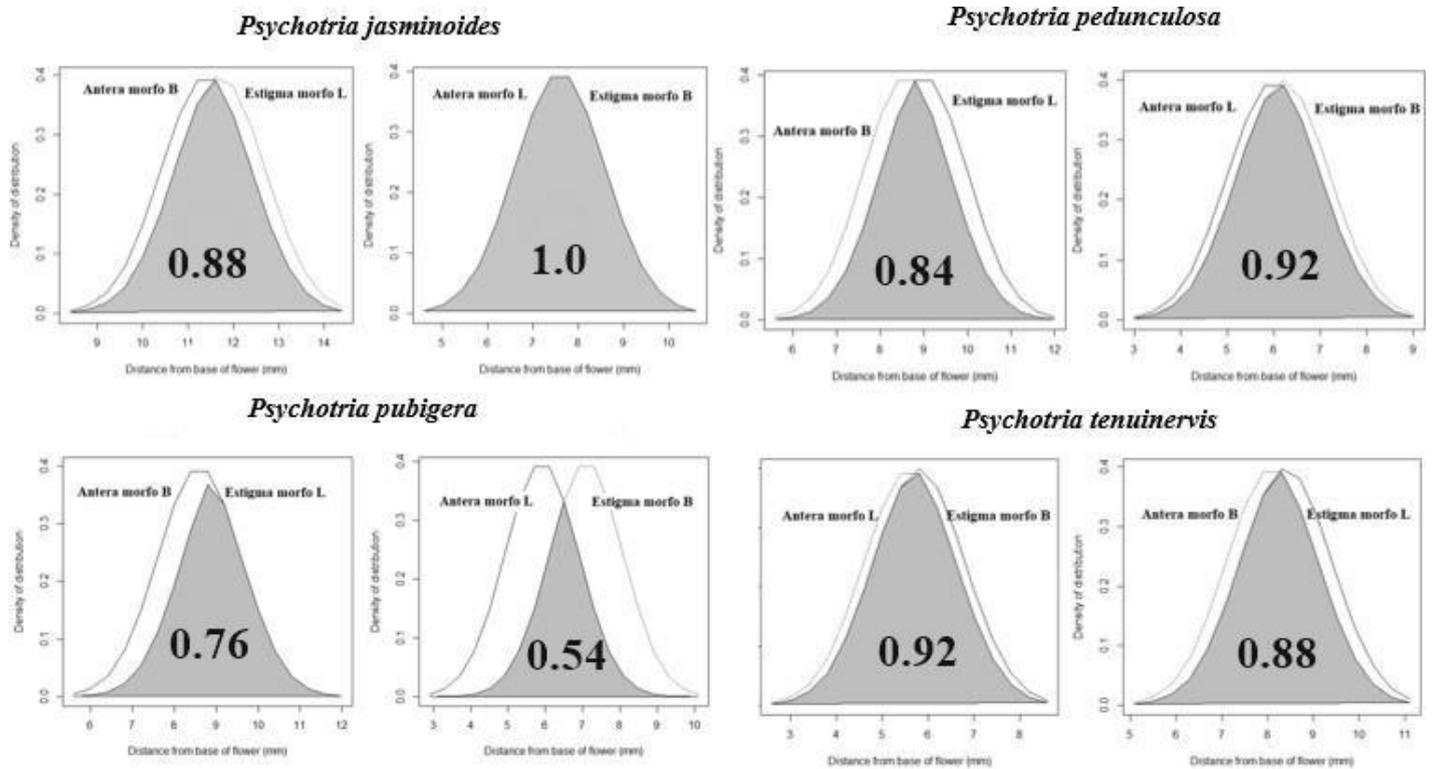
TREVIZAN, Renata et al. Padrões de imprecisão e polinização precisa entre distílicas *Palicourea* e *Psychotria* (Rubiaceae). **Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics**, v. 53, p. 125645, 2021.

VALOIS-CUESTA, Hamleth; SORIANO, Pascual J.; ORNELAS, Juan Francisco. Asymmetrical legitimate pollination in distylous *Palicourea demissa* (Rubiaceae): the role of nectar production and pollinator visitation. **Journal of Tropical Ecology**, v. 27, n. 4, p. 393-404, 2011.

VIRILLO, Carolina Bernucci et al. Biologia floral e sistema de reprodução de *Psychotria tenuinervis* Muell. Arg.(Rubiaceae) na Mata Atlântica, SE do Brasil. **Acta Botânica Brasilica**, v. 21, p. 879-884, 2007.

APÊNDICE

Figura 1: Análise de sobreposição dos órgãos sexuais de algumas espécies do gênero *Psychotria*. As linhas indicam o ajuste de distribuição especial entre as anteras e os estigmas, respectivamente. A área cinza indica a proporção de sobreposição entre os órgãos baixos e altos.



Fonte: Elaborado pela autora. (2022)

Tabela 1 - Dados de identificação dos estudos incluídos na Revisão Sistemática.

Nº	Autores	Título do artigo	Espécies	Ano
1	Castro et al.	Breeding System and Floral Morphometry of Distylous <i>Psychotria</i> L. Species in the Atlantic Rain Forest, SE Brazil	<i>P. mapourioides</i> ; <i>P. jasminoides</i> ; <i>P. birotula</i> ; <i>P. pubigera</i> .	2004
2	Castro & Araujo.	Distyly and sequential pollinators of <i>Psychotria nuda</i> (Rubiaceae) in the Atlantic rain forest, Brazil.	<i>P. nuda</i> .	2004
3	Coelho et Barbosa.	Biologia reprodutiva de <i>Psychotria poeppigiana</i> Mull. Arg. (Rubiaceae) em mata de galeria.	<i>P. poeppigiana</i> .	2003
4	Faria et al.	Flexible mating system in distylous populations of <i>Psychotria carthagenensis</i> Jacq. (Rubiaceae) in Brazilian Cerrado.	<i>P. carthagenensis</i> .	2011
5	Koch et al.	Biologia reprodutiva de <i>Psychotria carthagenensis</i> (Rubiaceae), espécie distílica de fragmento florestal de mata ciliar, Centro-Oeste do Brasil.	<i>P. carthagenensis</i> .	2010
6	Lopes & Buzato.	Biologia reprodutiva de <i>Psychotria suterella</i> Muell. Arg. (Rubiaceae) e a abordagem de escalas ecológicas para a fenologia de floração e frutificação.	<i>P. suterella</i> .	2005
7	Pereira et al.	Fenologia da floração, morfologia floral e sistema de incompatibilidade em espécies distílicas de Rubiaceae em fragmento florestal do Sudeste brasileiro ¹ .	<i>P. conjugens</i> ; <i>P. hastisepala</i> ; <i>P. hygrophiloides</i> ; <i>P. nuda</i> ; <i>P. sessilis</i> .	2006
8	Sá et al.	Floral biology, reciprocal herkogamy and breeding system in four <i>Psychotria</i> species (Rubiaceae) in Brazil.	<i>P. prunifolia</i> ; <i>P. trichophoroides</i> ; <i>P. deflexa</i> ; <i>P. nitidula</i> .	2016
9	Silva & Vieira.	Sucesso reprodutivo de espécies distílicas de <i>Psychotria</i> (Rubiaceae) em sub-bosque de Floresta Atlântica ¹ .	<i>P. hastisepala</i> ; <i>P. conjugens</i> ; <i>P. sessilis</i> .	2013

- 10 Virillo et al. Floral biology and breeding system of *Psychotria tenuinervis* Muell. Arg. (Rubiaceae) in the Atlantic rain forest, SE Brazil. *P. tenuinervis*. 2007
- Fonte: Elaborado pela autora (2022)