

SISTEMAS DE INCOMPATIBILIDADE: IDÉIAS A PARTIR DE PLANTAS DE CERRADO

Paulo Eugênio Oliveira¹

RESUMO

Sistemas de incompatibilidade são os únicos mecanismos de seleção sexual pós-polinização razoavelmente conhecidos e estudados geneticamente. Os três mecanismos clássicos de incompatibilidade conhecidos envolvem reações ao nível do estigma ou estilete, mas estudos recentes têm encontrado uma grande frequência de sistemas de incompatibilidade onde nenhuma diferença perceptível no desenvolvimento dos tubos polínicos, de auto-polinização e polinização cruzada, pode ser identificada. Estes sistemas de incompatibilidade de ação tardia são comuns especialmente entre árvores tropicais e tem sido sugerido que a pequena importância relativa da biomassa de flores nestas plantas possibilitaria a seleção de ovários após a fertilização. Plantas lenhosas de cerrado apresentam uma diversidade de sistemas de polinização e de reprodução semelhantes àsquelas de plantas de florestas tropicais. Mecanismos de incompatibilidade "clássicos" e de ação tardia foram encontrados inclusive em *taxa* relacionados filogeneticamente. A avaliação da biomassa relativa de flores e de frutos numa amostra de plantas de cerrado, sugere que aquelas com sistemas "clássicos" de incompatibilidade apresentam maior biomassa relativa de flores que aquelas com incompatibilidade de ação tardia. Melhores estudos são necessários para confirmar esta tendência.

ABSTRACT

Self-incompatibility systems are the only post-pollination sexual selection mechanisms known in detail so far and genetically studied. The three classical self-incompatibility mechanisms involved incompatibility reactions at the stigma or style level but recent studies have frequently found incompatibility systems were no difference in self- and cross-pollination pollen tubes appear. These late-acting self-incompatibility systems seems to be particularly common among tropi-

¹ Dept. Biociências. Universidade Federal de Uberlândia. Cx.Postal 593. Uberlândia -MG. CEP 38400-902

cal trees and have been suggested that the relatively insignificant biomass of flowers in these trees would allow post zygotic selection of ovaries. Cerrado (Neotropical savannas in Brazil) woody plants present a great diversity of pollination and breeding systems which is similar to tropical forests. Classical and late-acting self-incompatibility systems have been found even in related taxa. Analysis of dry biomass of flowers and fruits in a sample of cerrado woody plants suggest that those with classical incompatibility systems have a higher relative biomass of flowers than these with late-acting self-incompatibility systems. Better sample and more accurate studies would be necessary to confirm this trend.

INTRODUÇÃO

Como em todos os organismos vivos, a reprodução sexuada nas plantas é vista como a principal forma de aumentar a variação gênica nas populações e as possibilidades de uma adaptação destas populações às mudanças ambientais e a competição (Arroyo 1979, Lloyd 1979). Mas, ao contrário dos animais, as plantas dependem de vetores bióticos ou abióticos do pólen (andrósporos) para completar o seu ciclo reprodutivo. Apesar de seleção sexual e escolha de parceiros serem mencionadas para plantas (Willson & Burley 1983), esta seleção é muito limitada, na medida que as plantas são sésseis e dependentes de polinizadores para a sua reprodução. Basicamente a seleção sexual nas plantas poderia acontecer em dois níveis: na manipulação do comportamento dos vetores, ou através de mecanismos de seleção atuando entre a germinação do pólen e a formação da semente. A manipulação de vetores, polinizadores, envolve as estruturas morfológicas da flor, recompensa e eventos florais que caracterizam a especialização dos sistemas de polinização (Bertin 1989). Mecanismos de seleção pós-polinização são mais complexos e menos conhecidos. Interações entre tecidos do andrósporo (grão de pólen) e do pistilo podem afetar a velocidade de crescimento dos tubos polínicos e consequentemente as chances de tubos de origem diferentes chegarem até ao óvulo (Mulcahy & Mulcahy 1987). Mas as bases genéticas destas interações ainda são pouco conhecidas.

Os únicos tipos de mecanismos de seleção pós-polinização razoavelmente bem conhecidos e geneticamente estudados são os sistemas de auto-incompatibilidade. Estes sistemas são conhecidos desde o século XVIII e os mecanismos genéticos envolvidos nestes processos foram definidos desde a década de 20 (Richards 1986). Basicamente, três mecanismos geneticamente diferentes parecem estar envolvidos nestes processos: Sistemas gametofíticos, esporofíticos homomórficos e esporofíticos heteromórficos (Gibbs 1990). Na verdade, mesmo

estes sistemas parecem ser mais complexos e o controle genético pode ser mais difícil de definir do que pensado inicialmente (Mulcahy & Mulcahy 1987).

SISTEMAS DE AUTO-INCOMPATIBILIDADE

Os sistemas gametofíticos, envolvem interações entre o genótipo do palem (andrósporos) e aquele dos óvulos (ginósporos). Estes sistemas são os mais comumente encontrados e estudados, e parecem estar associados a grupos mais primitivos de plantas (Bernhardt & Thien 1987). Têm sido associados à plantas com estigma úmido e a mecanismos de incompatibilidade atuando ao nível do estilete (Nettancourt 1977, Wyatt 1983, Gibbs 1990). Ao que parece, substâncias produzidas pelo ginósporo produzem ruptura precoce dos tubos polínicos com alelos iguais, numa reação de incompatibilidade "clássica" que envolve a deposição excessiva de calose no final dos tubos rompidos (Nettancourt 1977, Richards 1986).

Nos sistemas esporofíticos homomórficos ocorre uma relação de dominância entre os alelos associados ao mecanismo de incompatibilidade, e as reações de incompatibilidade são definidas pelo genótipo dos tecidos do esporófito (Gibbs 1986, Richards 1986). Nestes sistemas, genes associados a reação de incompatibilidade se expressam nos tecidos do tapetum e não no interior do grão de palem. As proteínas produzidas parecem se depositar na exina do palem. Genes semelhantes são expressos na superfície estigmática, indicando que proteínas produzidas pelos esporófitos são responsáveis pelas interações que conduzem à reação de incompatibilidade (Nasrallah *et. al.* 1991). Estes sistemas tem sido observados em grupos restritos de plantas, Asteraceae e Brassicaceae, de um modo geral filogeneticamente avançadas. A reação de incompatibilidade geralmente ocorre na superfície estigmática, usualmente seca e com papilas, ocorrendo ou não germinação dos grãos de palem (Richards 1986).

Os sistemas esporofíticos heteromórficos são associados a plantas com heterostilia. Nestas flores, além do fluxo unidirecional de palem provocado pelas diferenças morfológicas, os cruzamentos errôneos resultam em reações de incompatibilidade (Richards 1986). Tanto as diferenças morfológicas quanto a auto-incompatibilidade podem ser definidas por um super-gene passível de recombinação, com conseqüente ruptura do mecanismo de incompatibilidade (Richards 1986, Barrett *et. al.* 1989). Nestes sistemas as reações de incompatibilidade podem ser semelhantes àquelas ocorrentes nos sistemas esporofíticos homomórficos, mas em algumas plantas tropicais a reação de incompatibilidade pode ocorrer ao nível do estilete (Bawa & Beach 1983). Gibbs (1986) reviu e discutiu as diferenças e

semelhanças entre os sistemas homomórficos e heteromórficos, sugerindo uma origem independente destes dois sistemas.

Estes sistemas "clássicos" de incompatibilidade foram estudados para muitos grupos de plantas, mas em alguns casos os resultados obtidos são de difícil interpretação. Cope (1962) estudando os mecanismos de incompatibilidade em raças auto-incompatíveis de *Theobroma cacao*, encontrou uma situação onde a reação de incompatibilidade não ocorria até a penetração dos tubos polínicos nos óvulos. Algum mecanismo parece controlar a fusão dos núcleos neste tipo de auto-incompatibilidade de ação tardia, que apresenta ainda um comportamento misto entre gametofítico e esporofítico quanto a regulação genética. Seavey & Bawa (1986) reviram observações e mostraram que mecanismos semelhantes de incompatibilidade de ação tardia, agindo ao nível do ovário ou até após a fertilização, longe de serem exceções parecem ser muito comuns em árvores tropicais. Eles sugerem a possibilidade de que a pequena importância relativa da biomassa das flores nestas plantas, torne desnecessários mecanismos de seleção pré-fertilização. A seleção dos gametas poderia ser retardada até a formação do zigoto, e a habilidade do zigoto em crescer e requisitar nutrientes da planta-mãe seria uma forma mais completa de avaliar e selecionar o genótipo da progênie (Seavey & Bawa 1986).

Esta idéia talvez pudesse ser testada. Considerando-se o processo reprodutivo como uma alocação seqüencial de recursos para reprodução (Lloyd 1980), esta alocação poderia ser, por exemplo, constante ao longo do processo ou retardada até o início do crescimento dos frutos definitivos. Nos casos de flores grandes e custosas, o investimento poderia seguir algo como a curva I da Figura 1 enquanto naquelas plantas onde as flores são relativamente pouco custosas a alocação de recursos poderia ter um padrão semelhante a curva II. Seguindo-se o raciocínio proposto por Seavey & Bawa (1986), mecanismos clássicos de incompatibilidade seriam mais necessários para as primeiras plantas, enquanto mecanismos de ação tardia seriam suficientes para aquelas do segundo tipo. A relação entre a biomassa alocada para a formação de cada flor e aquela destinada a formação do fruto poderia ser um estimador razoável do padrão de alocação.

SISTEMAS DE INCOMPATIBILIDADE EM PLANTAS DE CERRADO

Ao contrário do que poderia ser sugerido pelas idéias relativas a ineficiência da reprodução sexuada de plantas de cerrado (Ferri 1961, Rizzini 1965, 1971), pelo menos no caso das plantas lenhosas não foram observadas diferenças entre as características reprodutivas destas plantas e daquelas de plantas de comu-

nidades florestais (Oliveira 1991). Uma diversidade grande de sistemas de polinização e a predominância de plantas xenógamas obrigatórias parecem ser características comuns a estes tipos de comunidades. Similaridade florística com as florestas e condições favoráveis para trabalhos com biologia reprodutiva de plantas, fazem das comunidades de cerrado excelente campo para testar idéias sobre a reprodução de plantas lenhosas tropicais (Oliveira 1991).

Estudos sobre os mecanismos de incompatibilidade nestas plantas também têm fornecido dados interessantes. Estes estudos têm focado principalmente o crescimento de tubos polínicos e características associadas aos sistemas de incompatibilidade, sendo ainda necessários estudos sobre a regulação genética destes processos (Gibbs 1990). De qualquer maneira, o que parece emergir da nossa amostra limitada é uma heterogeneidade de sistemas onde os mecanismos de ação tardia parecem constituir, como em plantas de floresta, os mecanismos mais comuns (Gibbs 1990, Oliveira 1991, Oliveira *et al.* 1991, 1992, Gibbs & Bianchi 1993)). Apresento aqui um resumo das características deste sistemas baseados principalmente nos dados, muitos ainda não publicados, de um estudo com uma comunidade de cerrado em Brasília (Oliveira 1991). Uma lista das espécies estudadas e das características principais observadas é apresentada na Tabela 1. Informações provenientes de outros estudos são referenciadas.

Nenhuma planta apresentou características que sugerissem a presença de sistemas de incompatibilidade esporofítica homomórfica. É digno de nota que polinização de flores de *Strychnos pseudoquina* resultou numa reação ao nível do estigma, mas não foram feitas observações de formação de frutos e definição do sistema de reprodução.

Algumas plantas na área apresentam heterostilia e são efetivamente auto-incompatíveis. As espécies arbustivas de *Erythroxylon* estudadas por Barros (1989) apareceram na comunidade estudada e são incluídas na amostra. Estas plantas apresentam reação de incompatibilidade as vezes no estilete, mas de maneira geral os tubos polínicos não chegam ao ovário.

Poucas plantas na amostra apresentaram reação de incompatibilidade no estilete. Estas plantas, todas do gênero *Vochysia* (Vochysiaceae), apresentam uma reação bem característica e usualmente associada a sistemas de incompatibilidade do tipo gametofítico. Nas espécies aqui incluídas, como em outras do mesmo gênero (Oliveira & Gibbs 1994), os tubos polínicos de auto-polinização germinam e crescem normalmente até o primeiro terço do estilete, quando começam a parar formando deposições de calose características.

As espécies de *Qualea*, um outro gênero da família Vochysiaceae, apresentaram um comportamento diferente (Oliveira 1991). Tubos polínicos de polini-

zação cruzada e auto-polinização apresentam comportamento semelhante. Eles se desenvolvem rapidamente até atingir o ovário. No ovário, crescem de maneira diferenciada, formando um enovelamento próximo da micrópila dos óvulos, mas nenhuma penetração ou fertilização foi observada antes de uma semana após as polinizações. Fertilizações finalmente se seguiam em ambos os tratamentos, sugerindo mecanismos de incompatibilidade de ação tardia ao nível do óvulo, já que as plantas são auto-incompatíveis (Barbosa 1983). Estas observações são importantes no sentido em que indicam que mecanismos "clássicos" e de ação tardia podem aparecer em grupos próximos filogeneticamente, reforçando a idéia que os dois tipos de mecanismo possam ter controle genético semelhante (Gibbs 1991).

Várias espécies incluídas na amostra apresentavam crescimento de tubos polínicos de auto-polinização até o ovário, suficiente para caracterizar auto-incompatibilidade de ação tardia. Mas em muitas delas foi impossível acompanhar o que acontecia após a chegada dos tubos polínicos ao ovário. A técnica de microscopia de fluorescência utilizada (Martin 1959 modificada como em Proença & Gibbs 1994), pode originar reações com compostos fenólicos que impedem observações do interior do ovário. Para estas espécies podemos, afirmar, apenas que o sítio de incompatibilidade se encontra em algum lugar no ovário. Para outras espécies, como em *Qualea*, foi possível acompanhar a penetração do tubo polínico no óvulo, e em alguns casos confirmar a fertilização e observar alguns eventos pós-zigóticos. A reação de incompatibilidade nestas espécies foi considerada verdadeiramente de ação tardia.

Pelo menos em duas espécies de cerrado, *Eriotheca gracilipes* (Oliveira *et. al.* 1992) e *Vellozia squamata* (Oliveira *et. al.* 1991), foi possível observar a formação de um zigoto e o início das divisões do endosperma após a fertilização. Outros estudos com as espécies incluídas na amostra (*Dalbergia miscolobium*, Regina Sassazaki, comunicação pessoal) ou com espécies congêneras (*Qualea cordata* Silvia Godoy Aveiro, comunicação pessoal) têm mostrado comportamentos semelhantes, sugerindo que os processos de seleção que levam a não formação de frutos auto-polinizados está ocorrendo após a fertilização. É ainda difícil, no entanto, precisar o momento exato e os mecanismos envolvidos na rejeição destes pistilos (Gibbs & Bianchi 1993).

ALOCAÇÃO SEQÜENCIAL DE RECURSOS E MECANISMOS DE INCOMPATIBILIDADE

Associados aos dados reprodutivos (Tabela 1) foram obtidas pesagens de massa seca de flores e frutos das espécies observadas (Oliveira 1991). A análise

destes dados em função dos sistemas de reprodução e mecanismos básicos de incompatibilidade tem implicações interessantes. A figura 3 mostra a média e erro padrão da razão entre o peso seco das flores e frutos das espécies incluídas na Tabela 1, separadas quanto ao sistema de reprodução e o sítio da reação de incompatibilidade. O que se pode notar é um comportamento como o esperado pelas idéias de Seavey & Bawa (1986). As plantas com sistema de incompatibilidade clássico parecem apresentar uma razão flor/fruto maior, implicando que a alocação relativa de recursos (estimados pela biomassa seca) por cada ovário é maior nas plantas com estes sistemas clássicos do que naquelas com sistemas de incompatibilidade de ação tardia. Na verdade, as limitações da amostra estudada não permitem uma definição melhor destas tendências. Uma análise estatística preliminar (teste t; Sokal & Rohlf 1981) falhou em indicar diferenças significativas entre os valores da Figura 3. Entretanto, os dados são sugestivos e estudos mais amplos podem ser tentados para relacionar a alocação de recursos em reprodução, e a seleção da ocorrência e características dos mecanismos de incompatibilidade nas Angiospermas.

AGRADECIMENTOS

Este trabalho reúne dados coletados no Jardim Botânico de Brasília durante a minha tese de Doutorado. Agradeço a Germana Reis e aos funcionários do Jardim que sempre apoiaram este trabalho. Ao CNPq que proviu a bolsa de doutorado durante o trabalho e a possibilidade de vir ao Brasil para a coleta de dados. Este trabalho foi apresentado inicialmente numa mesa redonda sobre reprodução de plantas do Congresso Nacional de Botânica em São Leopoldo-RS, em Janeiro de 1994.

BIBLIOGRAFIA

- ARROYO, M.T.K. Comments on breeding systems in neotropical forests. *In* : Tropical botany (K. Larsen, & Hohn-Nielsen ed.). London: Academic press, 1979, p. 371-380.
- BARBOSA, A.A.A. Aspectos da ecologia reprodutiva de 3 espécies de *Qualea* (Vochysiaceae) num cerrado de Brasília. Tese de Mestrado, Universidade de Brasília. 1983.
- Barrett, S., Morgan, M.T., & Husband, B.C. The dissolution of a complex genetic polymorphism: the evolution of self-fertilization in tristylous *Eichornia paniculata* (Pontederiaceae). *Evolution*, v. 43, p. 1398-1416. 1989.

- BARROS, M.A.G. Studies on Pollination Biology and Breeding Systems of some Genera with Sympatric Species in The Brazilian Cerrados. PhD, University of St. Andrews. 1989.
- BAWA, K.S., & BEACH, J.H. Self incompatibility systems in the Rubiaceae of a tropical lowland wet forest. *Amer.J.Bot.*, v. 70, p. 1281-1288. 1983.
- BERNHARDT, P.B., & THIEN, L.B. Self isolation and insect pollination in the primitive Angiosperms: New evaluations of older hypotheses. *Plant Syst. Evol.*, v. 156, p. 159-176. 1987.
- BERTIN, R.I. Pollination biology. *In* : Plant-Animal Interaction (W.G. Abrahamson ed.). New York: McGraw-Hill, 1989, p. 23-86.
- COPE, F.W. The mechanism of incompatibility in Theobroma cacao. *Heredity*, v. 17, p. 157-182. 1962.
- FERRI, M.G. Aspects of the soil-water-plant relationships in connection with some brazilian types of vegetation. *In* : Tropical Soils and Vegetation: Proceedings of the Abidjan Symposium, 1959 UNESCO, 1961, p. 103-109.
- GIBBS, P.E. Do homomorphic and heteromorphic self-incompatibilities have the same sporophytic mechanisms ? *Pl.Syst.Evol.*, v. 154, p. 285-323. 1986.
- GIBBS, P.E. Self-incompatibility in flowering plants: a neotropical perspective. *Revta.bras.Bot*, v. 13, p. 125-136. 1990.
- GIBBS, P.E. The "Zavada hypothesis" a rebuttal rebutted. *Taxon*, v. 40, p. 583-595. 1991.
- GIBBS, P.E., & Bianchi, M. Post-pollination events in species of Chorisia (Bombacaceae) and Tabebuia (Bignoniaceae) with late-acting self-incompatibility. *Bot.Acta*, v. 106, p. 64-71. 1993.
- GRIBEL, R., & Hay, J.D. Pollination ecology of Caryocar brasiliense (Caryocaraceae) in Central Brazil Cerrado vegetation. *J.Trop.Ecol.*, v. 9, p. 199-211. 1993.
- LLOYD, D.G. Parental strategies of angiosperms. *N.Z.J.Bot.*, v. 17, p. 595-606. 1979.
- LLOYD, D.G. Sexual strategies in plants I. An hypothesis of serial adjustment of maternal investment during one reproductive session. *New Phytol.*, v. 86, p. 69-79. 1980.
- MARTIN, F.N. Staining and observing pollen tubes in the style by means of fluorescence. *Stain Tech.*, v. 34, p. 125. 1959.
- MULCAHY, D.L., & MULCAHY, G.B. The effects of pollen competition. *Amer.Sci.*, v. 75, p. 44-50. 1987.

- NASRALLAH, J.B., NISHIO, T., & NASRALLAH, M.E. Self-incompatibility genes of Brassica: expression and use in genetic ablation of floral tissues. *Annu.Rev.Plant Physiol.Plant Mol. Biol.*, v. 42, p. 393-422. 1991.
- NETTANCOURT, D. Incompatibility in Angiosperms. Berlin: Springer-Verlag, 1977.
- OLIVEIRA, P.E. The Pollination and Reproductive Biology of a Cerrado Woody Community in Brazil. PhD, University of St. Andrews (Scotland). 1991.
- OLIVEIRA, P.E., & Gibbs, P.E. Pollination and breeding systems of some Vochysia species (Polygalales-Vochysiaceae) in Central Brazil. *J.Trop.Ecol.*, v. p. 1994.
- OLIVEIRA, P.E., Gibbs, P.E., Barbosa, A.A., & Talavera, S. Contrasting breeding systems in two *Eriotheca* (Bombacaceae) species of the Brazilian cerrados. *Pl.Syst.Evol.*, v. 179, p. 207-219. 1992.
- OLIVEIRA, P.E., Gibbs, P.E., & Bianchi, M. Pollination and breeding biology of *Vellozia squamata* (Liliales-Velloziaceae): a species of the Brazilian cerrados. *Botanica Acta*, v. 104, p. 392-398. 1991.
- PROENÇA, C.E.B., & GIBBS, P.E. Reproductive biology of eight sympatric Myrtaceae from Central Brazil. *New Phytol.*, v. 126, p. 343-354. 1994.
- RICHARDS, A.J. Plant Breeding System. London: George Allen & Unwin, 1986, v., Page
- RIZZINI, C.T. Experimental studies on seedling development of cerrado woody plants. *Ann. Missouri Bot. Gardn.*, v. 52, p. 410-426. 1965.
- RIZZINI, C.T. Aspectos ecológicos da regeneração em algumas plantas do cerrado. *In* : III Simpósio sobre o Cerrado (M.G. Ferri ed.). Belo Horizonte: Itatiaia, 1971, p. 61-64.
- SARAIVA, L.C., CESAR, O., & MONTEIRO, R. Biologia da polinização e sistema de reprodução de *Styrax camporum* Pohl e *Styrax ferrugineus* Nees & Mart. (Styracaceae). *Revta.brasil.Bot.*, v. 11, p. 71-80. 1988.
- SEAVEY, S.R., & BAWA, K.S. Late-acting self-incompatibility in Angiosperms. *Bot. Review*, v. 52, p. 195-219. 1986.
- SOKAL, R.R., & ROHLF, F.J. Biometry. New York: Freeman, 1981.
- WILLSON, M.F., & BURLEY, N. Mate Choice in Plants: Tactics, Mechanisms, and Consequences. Princeton: Princeton University Press, 1983.
- WYATT, R. Pollinator-plant interactions and the evolution of breeding systems. *In* : Pollination Biology (L. Real ed.). New York: Academic Press, 1983, p. 51-95.

Tabela 1. Sistema de reprodução e biomassa de flores e frutos em espécies de cerrado. A tabela apresenta a lista das espécies estudadas num cerrado de Brasília-DF (Oliveira 1991). Nos sistemas de polinização são indicados os principais tipos de polinizadores (MOR - Morcegos, PQI - pequenos insetos como moscas, vespas e abelhas pequenas, ABG - Abelhas grandes, maiores que 12mm, MAR - mariposas noturnas, IMP - Insetos muitos pequenos tais como dípteros, micro-Hymenoptera e Tysanoptera). Os sistemas de reprodução incluem autogamia (AG, auto-compatibilidade + agamosperma) auto-incompatibilidade (AI), e dioécia (DI, incluindo dioécia funcional). Quanto ao sítio de incompatibilidade algumas plantas não apresentavam estes mecanismos (NO), outras apresentavam mecanismos clássicos de incompatibilidade com reação no estigma ou estilete (CL), outras ainda apresentavam reação de incompatibilidade no ovário mas sem que fosse definido o ponto exato (OV) e finalmente algumas espécies comprovadamente apresentam mecanismos de ação tardia (AT). O fruit-set seria a formação de frutos por polinização natural. Dados originais adaptados de Oliveira 1991. Dados sobre sistemas de reprodução de vários trabalhos citados abaixo.

Espécie	Sistema polinização	Sistema de Sítio de reprodução Incomp.		Peso da flor (mg)	Peso de fruto (mg)	Razão flor/fruto
<i>Caryocar brasiliense</i>	MOR	AG ¹	NO	982	43964	0.02
<i>Didymopanax macrocarpum</i>	PQI	AG ²	NO	12	154	0.08
<i>Eriotheca pubescens</i>	ABG	AG ²	NO	459	12648	0.04
<i>Miconia burchellii</i>	ABG	AG ²	NO	4	31	0.13
<i>Miconia ferruginata</i>	PQI	AG ²	NO	3	50	0.05
<i>Erythroxylum suberosum</i>	PQI	AI ³	CL	5	24	0.20
<i>Erythroxylum tortuosum</i>	PQI	AI ³	CL	5	23	0.23
<i>Vochysia elliptica</i>	ABG	AI ²	CL	80	1429	0.06
<i>Vochysia rufa</i>	ABG	AI ²	CL	47	1714	0.03
<i>Vochysia thyrsoidea</i>	ABG	AI ²	CL	59	5696	0.01
<i>Aspidosperma macrocarpon</i>	ABG	AI ²	OV	26	76400	0.00
<i>Kielmeyera coriacea</i>	ABG	AI ⁴	OV	622	20583	0.03
<i>Kielmeyera speciosa</i>	ABG	AI ⁴	OV	907	11562	0.08
<i>Qualea grandiflora</i>	MAR	AI ⁵	OV	411	33530	0.01
<i>Roupala montana</i>	MAR	AI ²	OV	4	360	0.01
<i>Sclerolobium paniculatum</i>	PQI	AI ²	OV	5	718	0.01
<i>Styrax ferrugineus</i>	ABG	AI ⁶	OV	45	117	0.39
<i>Dalbergia miscolobium</i>	ABG	AI ⁷	AT	5	213	0.02
<i>Hymenaea stigonocarpa</i>	MOR	AI ²	AT	1166	39729	0.03
<i>Qualea multiflora</i>	ABG	AI ⁵	AT	58	3210	0.02
<i>Qualea parviflora</i>	ABG	AI ⁵	AT	24	3060	0.01
<i>Tabebuia ochracea</i>	ABG	AI ³	AT	100	4279	0.02
<i>Vellozia squamata</i>	PQI	AI ²	AT	1048	4900	0.21
<i>Butia leiostachya</i>	PQI	MO ²	NO	112	1346	0.08
<i>Ocotea spixiana</i>	PQI	DI ²	NO	1	196	0.00
<i>Pouteria ramiflora</i>	IMP	DI ²	NO	6	3473	0.00
<i>Rapanea guianensis</i>	PQI	DI ²	NO	1	27	0.03
<i>Syagrus comosa</i>	PQI	MO ²	NO	90	937	0.10
<i>Syagrus flexuosa</i>	PQI	MO ²	NO	82	4447	0.02
<i>Symplocos rhamnifolia</i>	PQI	DI ²	NO	2	63	0.04

1- Gribel & Hay 1993, 2- Oliveira 1991, 3- Barros 1989, 4- Oliveira & Sazima 1990, 5- Barbosa 1983, 6- Saraiva et al. 1988, 7- R. Sasaki com.pessoal

Fig.1

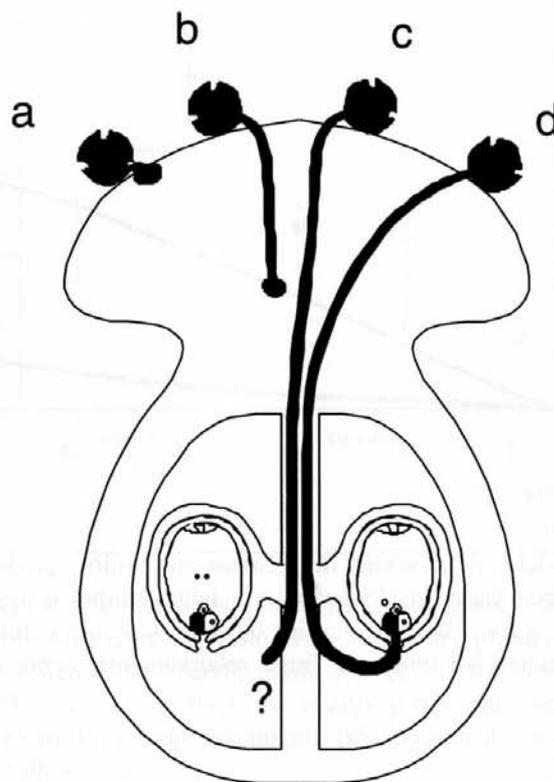


Figura 1. Sítio de atuação de mecanismos de incompatibilidade em plantas. Reações clássicas de incompatibilidade incluem reações ao nível do estigma (a), relacionadas com sistemas esporofíticos, e ao longo do estilete (b), relacionadas com sistemas gametofíticos. Mecanismos de ação tardia incluem situações variadas, desde casos onde o tubo polínico chega ao ovário mas não existe uma idéia clara do sítio da reação de incompatibilidade (c), até casos onde foi comprovada a fertilização e observado o início do desenvolvimento do endosperma (d).

Fig. 2

Alocação de
Biomassa

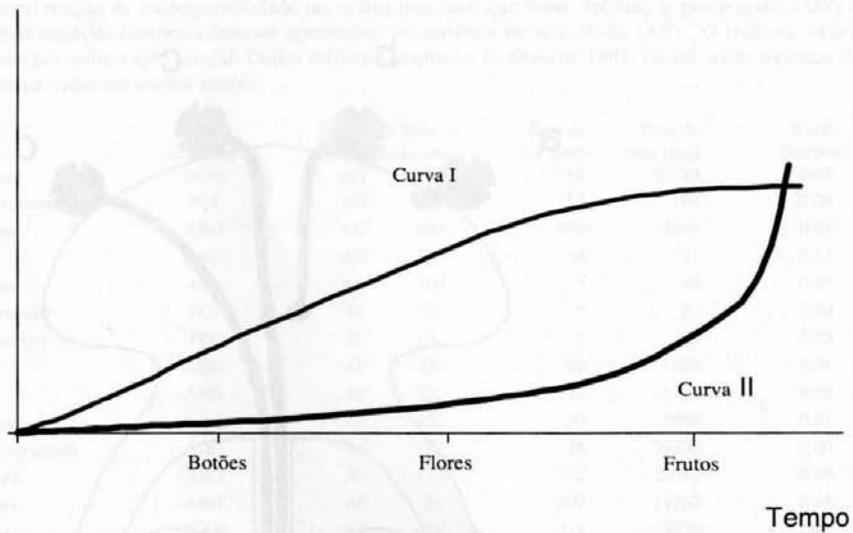


Figura 2. Modelos de alocação de recursos em óvulos (ginósporos) de Angiospermas. Na curva I, boa parte da alocação seria feita durante o desenvolvimento das flores, enquanto na curva II a alocação de recursos seria retardada até o início do desenvolvimento dos frutos, e as flores relativamente menos importantes em termos de biomassa.

Fig. 3

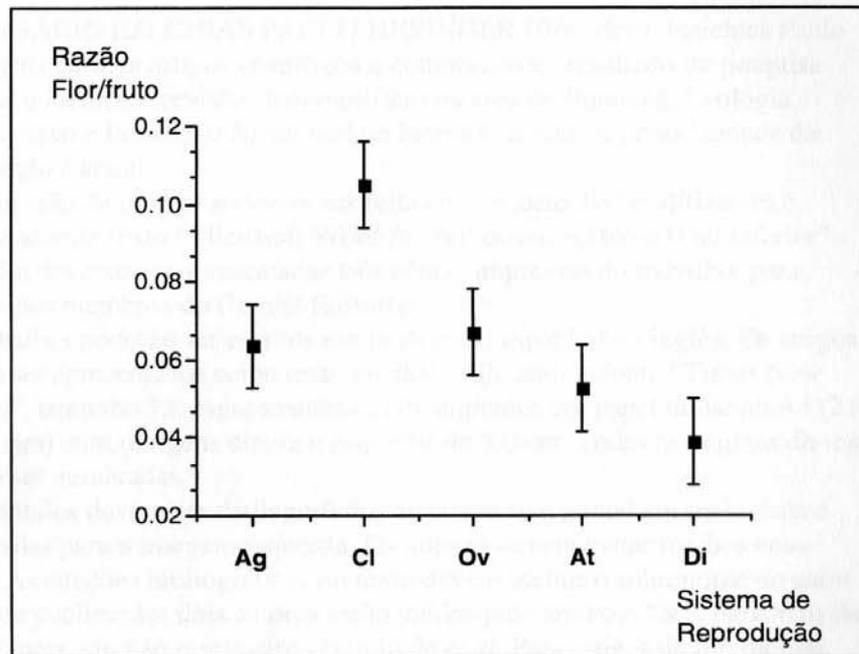


Figura 3. Relação entre o peso seco de flores e de frutos, e o sistema de reprodução de plantas do cerrado. Foi feita a média da razão flor/fruto entre plantas autogâmicas (AG), com sistemas "clássicos" de incompatibilidade (Cl), com mecanismos de incompatibilidade de ação tardia ao nível do ovário (Ov), com mecanismo de incompatibilidade de ação tardia comprovadamente pós-fertilização, e entre plantas dióicas ou funcionalmente dióicas (Di).