

INSTITUTO NACIONAL DE PESQUISAS DA AMAZÔNIA - INPA

PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BOTÂNICA

**ESTUDO TAXONÔMICO DE HUMIRIACEAE NO PARQUE NACIONAL DO
VIRUÁ E BIOLOGIA REPRODUTIVA DE DUAS VARIEDADES DE
Humiria balsamifera AUBL.**

ANA SOFIA SOUSA DE HOLANDA

Manaus, Amazonas

Julho, 2013

ANA SOFIA SOUSA DE HOLANDA

**ESTUDO TAXONÔMICO DE HUMIRIACEAE NO PARQUE NACIONAL DO
VIRUÁ E BIOLOGIA REPRODUTIVA DE DUAS VARIEDADES DE
Humiria balsamifera AUBL.**

Orientador: Dr. Charles Eugene Zartman

Co-orientador: Dr. Michael J. G. Hopkins

Dissertação apresentada à Coordenação do Programa de Pós-Graduação em Botânica do INPA, como parte dos requisitos para obtenção do título de Mestre em Ciências Biológicas, área de concentração em Botânica.

Manaus, Amazonas

Julho, 2013

AULA DE QUALIFICAÇÃO

PARECER

Aluno(a): **Ana Sofia Sousa de Holanda**
Curso: BOTÂNICA
Nível: Mestrado
Orientador(a): Charles Eugene Zartman (INPA)

Título:

"Estudo Taxonômico de Humiriaceae no Parque Nacional do Viruá com ênfase na biologia reprodutiva de duas variedades de *Humiria balsamifera* Aubl."

BANCA JULGADORA:

TITULARES:

ANTONIO CARLOS WEBBER (UFAM)
VERIDIANA VIZONI SCUDELLER (UFAM)
VALDELY FERREIRA KINUPP (UFAM)

SUPLENTES:

CRISTIANE KRUG (EMBRAPA)
ELIANA STORTI (INPA)

EXAMINADORES	PARECER	ASSINATURA
ANTONIO CARLOS WEBBER	(X) Aprovado () Reprovado	<i>Antonio C. Webber</i>
VERIDIANA VIZONI SCUDELLER	(x) Aprovado () Reprovado	<i>Veridiana V. Scudeller</i>
VALDELY FERREIRA KINUPP	(X) Aprovado () Reprovado	<i>Valdeley F. Kinupp</i>

Manaus (AM), 27 de Março de 2012.

OBS: _____



ATA DA DEFESA PÚBLICA DA DISSERTAÇÃO DE MESTRADO DE DISCENTE DO PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BOTÂNICA DO INSTITUTO NACIONAL DE PESQUISAS DA AMAZÔNIA

Aos vinte dias do mês de junho 2013, às 14h00min, na sala de seminários da biblioteca do INPA, reuniu-se a Comissão Examinadora da Defesa Pública, composta pelos seguintes membros: **Dr. Alberto Vicentini**, do Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia, **Dr. Antonio Carlos Webber**, da Universidade Federal do Amazonas, **Dr. Felipe Wanderley Amorim**, Universidade Federal do ABC - UFABC, tendo como suplentes: **Dra. Veridiana Vizoni Scudeller**, da Universidade Federal do Amazonas e **Dr. Erich Fischer**, Universidade Federal de Mato Grosso do Sul, sob a presidência do primeiro, a fim de proceder a arguição pública da **DISSERTAÇÃO DE MESTRADO** da discente ANA SOFIA SOUSA DE HOLANDA, intitulada "Estudo Taxonômico de Humiriaceae no Parque Nacional do Viruá e Biologia Reprodutiva de duas Variedades de *Humiria Balsamifera* Aubl." sob a orientação do **Dr. Charles Eugene Zartman** e Co-orientação **Dr. Michael John Gilbert Hopkins**.

Após a exposição, dentro do tempo regulamentar, o (a) discente foi argüido (a) oralmente pelos membros da Comissão Examinadora, tendo recebido o conceito final:

EXAMINADORES	PARECER	ASSINATURA
ALBERTO VICENTINI	<input checked="" type="checkbox"/> Aprovado	<input type="checkbox"/> Reprovado
ANTONIO CARLOS WEBBER	<input checked="" type="checkbox"/> Aprovado	<input type="checkbox"/> Reprovado
FELIPE WANDERLEY AMORIM	<input checked="" type="checkbox"/> Aprovado	<input type="checkbox"/> Reprovado

Manaus (AM), 20 de Junho de 2013.

OBS: _____

Nada mais havendo, foi lavrado a presente ata, que, após lida e aprovada, foi assinada pelos membros da Comissão Examinadora.

FICHA CATALOGRÁFICA

H722 Holanda, Ana Sofia Sousa de
Estudo taxonômico de Humiriaceae no Parque Nacional do Viruá e
biologia reprodutiva de duas variedades de *Humiria balsamifera* aubl. / Ana
Sofia Sousa de Holanda. --- Manaus : [s.n], 2013.
xii, 83 f. : il. color.

Dissertação (Mestrado) --- INPA, Manaus, 2013.
Orientador : Charles Eugene Zartman.
Coorientador : Michael J. G. Hopkins.
Área de concentração : Biodiversidade vegetal da Amazônia, reprodução e
crescimentos de vegetais.

1. Humiriaceae. 2. Humiria balsamifera. 3. Taxonomia. I. Título.

CDD 583.214

Sinopse: Neste estudo foi feito um levantamento da família Humiriaceae no Parque Nacional do Viruá em Roraima, foram caracterizados aspectos da biologia reprodutiva de duas variedades do complexo *Humiria balsamifera* Aubl., além da avaliação de possíveis barreiras pré-zigóticas entre duas variedades deste complexo.

Palavras-chave: Taxonomia, biologia reprodutiva, variedades, isolamento reprodutivo.

Dedico este trabalho a minha mãe Maria Sousa de Holanda, meu pai José Jorge de A. de Holanda (em memória) e meus irmãos José Jorge e Geovana Ceres, pelo amor, incentivo e confiança.

AGRADECIMENTOS

Ao programa PNADB, Programa Nacional de Apoio e Desenvolvimento da Botânica, da CAPES, pelo financiamento das excursões ao campo.

A CAPES e ao CNPQ pela bolsa de estudos concedida ao longo destes dois anos.

Aos meus orientadores Charles Zartman e Mike Hopkins pelo grande esforço e por todo o conhecimento repassado ao longo destes anos, pela oportunidade de trabalhar em uma área espetacular e por tornar possível a realização do meu projeto.

Ao INPA pelas instalações e pela oportunidade de ter cursado o mestrado. À Secretaria do Curso de Botânica, à Neide, Jéssica e Léia, pela paciência, e por sempre atender-nos quando necessário, e a todos os professores pelo enorme conhecimento repassado em todas as disciplinas.

Ao ICMBio, Instituto Chico Mendes de Conservação da Biodiversidade de Roraima, e ao IBAMA, Instituto Brasileiro do Meio Ambiente e dos Recursos Naturais Renováveis, pelo apoio logístico, acomodações e todo apoio no campo.

A “Família” do Parque Nacional do Viruá, que não mediram esforços para atender a todos os nossos pedidos e por toda a logística que não falhou em nenhum momento. Agradeço especialmente ao senhor Iran e aos seus filhos “Miúdo”, Bruno e “Branco” que tornaram todos os dias no parque muito mais agradáveis.

Um agradecimento especial a Beatriz Lisboa e Antônio Lisboa pelos seus esforços em tornarem possíveis todas as nossas expedições e por sempre estimularem a pesquisa no Parque Nacional do Viruá bem como ao Tiago, Hudson e Samuel que também foram fundamentais para a realização e andamento da pesquisa.

Agradeço também aos ajudantes de campo Miranda, Chico “buzina”, Adalberto, Oziel, Maranhense e principalmente ao Wicles pelo acompanhamento e ajuda e por tornar os incansáveis dias em campo sob sol e chuva mais divertidos e a Val pelas saborosas refeições feitas e muito apreciadas depois de um longo dia de trabalho.

Ao Dr. Márcio Oliveira e Alexandre Somavilla pela identificação dos insetos, Paulo Rubim, Alberto Vicentini e ao colega Mário Terra pela ajuda com as análises estatísticas e dicas sobre

o programa R. Aos colegas Marcos Melo e Amauri pela ajuda na coleta e manuseio dos insetos e ao professor Antonio Webber e André Rech pelas preciosas dicas sobre o projeto e revisão da dissertação.

A todos os colegas da minha turma de mestrado Amauri, Patrícia, Carol, Juliana, Genise, Stefan e Camilo, pelo companheirismo e linda amizade que se construiu durante esses anos e que pretendo manter para sempre. E a todos os outros colegas do laboratório pelas agradáveis e divertidas conversas e encontros de turma, todos estarão igualmente no coração.

Ao meu companheiro de vida e de todas as horas Jefferson Valsko, que esteve comigo nos momentos mais importantes na minha jornada, por toda a ajuda que me deu neste trabalho e pelas palavras de incentivo e encorajamento sempre, além de todo amor e carinho durante o tempo em que estamos juntos.

E a todos que fizeram parte direta ou indiretamente da realização deste trabalho, vão os meus sinceros agradecimentos.

RESUMO

O Parque Nacional do Viruá (PNV) na região Sul de Roraima, tem sido alvo de estudos taxonômicos e ecológicos por ser considerado um local altamente diverso e pelo pouco conhecimento dessa diversidade. O presente trabalho realizou o levantamento florístico e tratamento taxonômico das espécies de Humiriaceae e fez um estudo detalhado sobre aspectos da biologia reprodutiva de duas variedades do complexo *Humiria balsamifera*. O trabalho foi realizado entre julho de 2011 e dezembro de 2012. No PNV, Humiriaceae está representada por três espécies e quatro variedades, sendo *Humiria balsamifera* com duas variedades, *Sacoglottis guianensis* também com duas variedades e *Schistostemon macrophyllum*. Foram feitos três novos registros, apresentadas chaves de identificação, pranchas fotográficas e informações sobre a distribuição geográfica das espécies no PNV e outros locais. *Humiria balsamifera* var. *guianensis* e *Humiria balsamifera* var. *balsamifera* f. *attenuat* apresentam diferenças morfológicas significativas, tem floração estendida ao longo de todo ano, com pico em agosto. As abelhas *Trigona* spp. são consideradas como as principais polinizadoras. Ambas as variedades são autoincompatíveis, no entanto, apresentaram compatibilidade cruzada, ou seja, as diferentes variedades podem se cruzar. A sobreposição fenológica, compartilhamento de polinizadores e o potencial cruzamento indicam que as barreiras pré-zigóticas não são efetivas no isolamento reprodutivo entre as variedades, e que é necessária a investigação da presença de possíveis barreiras pós-zigóticas que permitam que estas variedades possam coexistir em simpatria.

ABSTRACT

The Viruá National Park (PNV) in the south of Roraima state, lies in an area predicted to have high botanical diversity. It has recently been the subject of a series of taxonomic and ecological. The present study, conducted between July 2011 and December 2012 consists of a taxonomic treatment of the species of Humiriaceae present in the area, and a study on the reproductive biology of two varieties of the complex *Humiria balsamifera*. In PNV, Humiraceae is represented by three species: *Humiria balsamifera* with two varieties, *Sacoglottis guianensis* also with two varieties, and *Schistostemon macrophyllum*. Three taxa were not previously recorded from Roraima, The taxonomic treatment includes descriptions, identification keys, photographic plates, and information on the geographical distribution of species in the PNV and other locations. *Humiria balsamifera* var. *guianensis* and *Humiria balsamifera* var. *balsamifera* f. *attenuata* have significant morphological differences. They have extended flowering throughout the year, with a peak in august. The bees *Trigona* spp. Were found to be the main pollinators. Both varieties are self-incompatible and xenogamous. However, they are cross-compatible, thus different varieties may interbreed. The phenological overlap, sharing pollinators and potential interbreeding indicate that pre-zygotic barriers are not effective in reproductive isolation between the varieties. Post-zygotic barriers that allow these varieties can coexist in sympatry.

SUMÁRIO

Introdução geral

Taxonomia de plantas	1
Conceito biológico de espécie e biologia reprodutiva	2

Objetivos

Objetivo geral	3
Objetivos específicos	3

Capítulo 1. Humiriaceae Juss. no Parque Nacional do Viruá, Roraima, Brasil..... 4

Introdução	6
Material e métodos	8
Resultados e discussão	11
Levantamento	11
Tratamento taxonômico	12
Conclusão	24
Referências	24
Glossário	27
Pranchas	30

Capítulo 2. Biologia reprodutiva de duas variedades de <i>Humiria balsamifera</i> Aubl. (Humiriaceae).	37
Introdução	39
Material e métodos	41
Resultados	47
Discussão	65
Conclusão	72
Referências	73
Conclusão geral	81
Referências	82

LISTA DE TABELAS

Capítulo 1

Tabela 1. Lista de espécies de Humiriaceae no PNV.....	12
---	----

Capítulo 2

Tabela 1. Características florais de <i>H. balsamifera</i> var. <i>guianensis</i> e <i>H. balsamifera</i> var. <i>attenuata</i>	48
--	----

Tabela 2. Variáveis utilizadas para morfometria.....	51
---	----

Tabela 3. Visitantes florais de <i>H. balsamifera</i> var. <i>guianensis</i> e <i>H. balsamifera</i> f. <i>attenuata</i>	62
---	----

Tabela 4. Produção de frutos por <i>H. balsamifera</i> var. <i>guianensis</i> e <i>H. balsamifera</i> var. <i>balsamifera</i> f. <i>attenuata</i>	64
--	----

Tabela 5. Razão pólen/óvulo para <i>H. balsamifera</i> var. <i>guianensis</i> e <i>H. balsamifera</i> f. <i>attenuata</i>	65
--	----

LISTA DE FIGURAS

Capítulo 1.

Figura 1. Mapa de distribuição dos gêneros de Humiriaceae	6
Figura 2. Mapa do estado de Roraima.....	9
Figura 3: <i>Humiria balsamifera</i> var. <i>balsamifera</i> f. <i>attenuata</i>	30
Figura 4. <i>Humiria balsamifera</i> var. <i>guianensis</i>	31
Figura 5. <i>Sacoglottis</i> var. <i>guianensis</i> f. <i>guianensis</i>	32
Figura 6. <i>Schistostemon macrophyllum</i>	33
Figura 7. Flor de <i>H. balsamifera</i> . var. <i>guianensis</i>	34
Figura 8: Flor de <i>H. balsamifera</i> var. <i>balsamifera</i> f. <i>attenuata</i>	34
Figura 9. Flor de <i>Sacoglottis guianensis</i> var. <i>guianensis</i> f. <i>guianensis</i>	35
Figura 10. Flor de <i>Sacoglottis guianensis</i> var. <i>hispidula</i>	35
Figura 11. Flor de <i>Schistostemon macrophyllum</i>	36
Figura 12. Diferença entre <i>S. guianensis</i> f. <i>guianensis</i> e <i>S. guianensis</i> var. <i>hispidula</i>	36

Capítulo 2

Figura 1. Mapa da distribuição geográfica das variedades.....	42
Figura 2. Inflorescências e flores das variedades de <i>H. balsamifera</i>	49
Figura 3. Dendrograma mostrando a divisão entre <i>H. balsamifera</i> var. <i>guianensis</i> e <i>H. balsamifera</i> f. <i>attenuata</i>	50
Figura 4. Gráfico resultado da análise de componentes principais entre <i>H. balsamifera</i> var. <i>guianensis</i> e <i>H. balsamifera</i> f. <i>attenuata</i>	50
Figura 5. Representação gráfica da fenologia das variedades <i>H. balsamifera</i> var. <i>guianensis</i> e <i>H. balsamifera</i> f. <i>attenuata</i>	53

Figura 6. Gráficos de distribuição circular das fenofases de botões florais, floração, frutos imaturos e frutos maduros para as variedades <i>H.balsamifera</i> var. <i>guianensis</i> e <i>H. balsamifera</i> f. <i>attenuata</i>	55
Figura 7. Resultados dos testes para detecção de osmóforos (vermelho neutro) e zonas de reflexão UV (hidróxido de amônia) em ambas as variedades.....	57
Figura 8. Visitantes florais observados durante o estudo.....	60
Figura 9. Gráfico comparativo dos visitantes florais que tiveram mais que duas visitas (durante todo o período de observação)em <i>H. balsamiferavar. guianensis</i> e <i>H.balsamifera</i> f. <i>attenuata</i>	61

INTRODUÇÃO GERAL

1. Taxonomia de plantas

Floras tropicais são em geral pouco conhecidas e esse panorama pode ser verificado com relação à vegetação da bacia amazônica (Judd *et al.* 2009), como consequência disso, o mapeamento da diversidade desses locais é severamente comprometido (Hopkins 2007). Existem diversas lacunas geográficas no conhecimento da flora amazônica, tais lacunas podem ser atribuídas à baixa densidade de coletas, coletas restritas a determinados locais ou grandes centros urbanos, poucas coleções e deficiência na identificação e descrição do material coletado, estes fatores dificultam o planejamento adequado de estratégias de conservação e uso sustentável da biota regional (Hopkins 2007, Milliken *et al.* 2011, Godfray 2002).

Nesse contexto, a taxonomia biológica é um amplo campo de conhecimento que envolve a descrição de espécies ou outros táxons, a produção de meios de identificação, resolução de nomenclatura e reconstrução filogenética (Clark *et al.* 2009), bem como, exerce papel fundamental na conservação (Mace 2004). Além disso, definir entidades biológicas contribui para o entendimento do percurso evolutivo desenvolvido pelas linhagens que hoje são visualizadas.

Na taxonomia, espécie é uma categoria taxonômica a partir da qual se organiza toda uma hierarquia e dela parte a base de conhecimentos úteis tanto para conservação quanto para avaliação e gestão da biodiversidade.

Existem hoje vários conceitos a partir do qual pode-se delimitar espécies. Um dos conceitos muito utilizados por botânicos é baseado somente na morfologia (conceito tipológico de espécie), onde o grau de diferença fenotípica é o critério para o *status* de espécie. Sob este conceito, espécies eram tratadas como agregados aleatórios de indivíduos que tem em comum as propriedades essenciais (características) de uma espécie tipo, ou seja, eram membros de uma classe que eram determinados estritamente com base na similaridade. A adoção deste conceito foi um dos maiores impedimentos tanto para aceitação da evolução como para reconhecimento teorias de mudança evolutiva (Mayr 1963; 1992). Em detrimento de sua disseminada utilização, o conceito tipológico de espécie contribui pouco

para o entendimento da dinâmica evolutiva e das relações sistemáticas entre as entidades em comparação, bem como a relação entre as espécies na natureza.

Dessa forma, caso assuma a responsabilidade de contribuir para o entendimento das relações entre os organismos, a taxonomia precisa incorporar outras ferramentas para além da morfologia na delimitação de espécies. Entre as áreas do conhecimento biológico que podem contribuir para a delimitação de espécies estão a biologia reprodutiva, a fisiologia e a bioquímica, a biologia molecular e a genética entre outras.

2. Conceito biológico de espécie e biologia reprodutiva

Mais recentemente, com base no conceito biológico de espécies (Mayr 1942, 1992), uma espécie passou a ser definida como um grupo de organismos ou uma população de organismos reprodutivamente isolada de outros grupos ou populações. Usualmente o desenvolvimento do isolamento reprodutivo tem sido considerado base para a especiação.

Neste contexto, a verificação experimental no campo do isolamento reprodutivo efetivo entre populações, poder ser realizada a partir de estudos de biologia reprodutiva que podem ajudar a esclarecer o *status* e entender os limites entre espécies e/ou variedades, além do que, entender a reprodução das plantas é de imensa importância prática para a conservação da biodiversidade (Barrett 2010). Igualmente, o conhecimento acerca da reprodução é essencial para o entendimento de padrões de fluxo gênico e diferenciação genética dentro e entre populações. Dessa forma, pesquisas em biologia reprodutiva são de fundamental relevância, pois fornecem informações que podem vir a serem modelos para tratar uma grande variedade de questões ecológicas e evolutivas (Bawa 1974, 1990).

Stuessy (2009) mostra a importância da biologia reprodutiva (biologia floral, fenologia, vetores de polinização, sistemas reprodutivos entre outros) na resolução de problemas taxonômicos nos níveis específico e infraespecífico. Tais informações podem ajudar a entender melhor a função de caracteres estruturais utilizados por taxonomistas, além de ajudar a explicar variações no estado de caracteres dentro e entre populações.

No intuito de estudar os limites entre espécies e no reconhecimento da diversidade amazônica escolheu-se alguns representantes da família Humiriaceae como modelo de estudo.

OBJETIVOS

Objetivo geral

Realizar o levantamento florístico das espécies de Humiraceae Juss. no Parque Nacional do Viruá (Roraima) e entender, por meio de comparações de aspectos da biologia reprodutiva, se *Humiria balsamifera* var. *guianensis* e *Humiria balsamifera* var. *balsamifera* f. *attenuata* estão reprodutivamente isoladas e, portanto, são espécies.

Objetivos específicos

- Realizar tratamento taxonômico com descrições detalhadas das espécies bem como elaborar chaves de identificação dicotômicas e pranchas ilustradas (com fotografias) para facilitar a identificação no campo de todas as espécies e variedades encontradas.
- Investigar aspectos reprodutivos como morfologia e biologia floral, fenologia, polinização e sistemas reprodutivos de *Humiria balsamifera* var. *guianensis* e *Humiria balsamifera* var. *balsamifera* f. *attenuata*.
- Verificar a presença de barreiras reprodutivas pré-zigóticas entre as duas variedades por meio de comparações das características reprodutivas e experimentos para a constatação do isolamento reprodutivo entre as variedades.

Capítulo 1

Holanda, A. S. S.; Zartman, C. E; & Hopkins, M. J. G. 2013. Humiriaceae Juss. no Parque Nacional do Viruá, Roraima, Brasil. Acta Amazonica.

Humiriaceae Juss. no Parque Nacional do Viruá, Roraima, Brasil.

Ana Sofia Sousa de HOLANDA^{1a}, Michael John Gilbert HOPKINS^{1b} & Charles Eugene ZARTMAN^{1c}

¹Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia – INPA - Manaus – Amazonas. (a) anasofiaufpa@hotmail.com, (b) mikehopkins44@hotmail.com, (c) chaszartman@gmail.com

RESUMO

Humiriaceae é uma família nativa da América Tropical com centro de distribuição na bacia amazônica, inclui oito gêneros, cerca de 50 espécies e diversas variedades e formas. *Humiria balsamifera* merece atenção especial dentro dessa família, uma vez que representa um amplo complexo infraespecífico. Este trabalho consistiu em um estudo taxonômico da família Humiriaceae no Parque Nacional do Viruá (PNV), bem como na elaboração de chaves de identificação, descrições/pranchas fotográficas e informações sobre distribuição geográfica das espécies e variedades. No PNV, Humiriaceae está representada por três gêneros e três espécies sendo: *Humiria*, com duas variedades, *Sacoglottis*, também com duas variedades e *Schistostemon*, destas um gênero e duas variedades são novas ocorrências para o estado de Roraima.

Palavras-chave: Taxonomia, variedades, formas, Viruá.

ABSTRACT

Humiriaceae is a family native to tropical America, with a distribution centered in the Amazon basin. It includes eight genera, about 50 species and several varieties and forms. *Humiria balsamifera*, which has a large infraspecific complex merits special attention. This is a taxonomic study of the Humiriaceae from Viruá National Park (PNV), including identification keys, descriptions and photographic plates, and information about the geographical distribution of the species. In the PNV three genera and three species were found: *Humiria*, with two varieties, *Sacoglottis* also with two varieties, and *Schistostemon*, of which one genus and two varieties are new records for Roraima.

Key words: Taxonomy, varieties, forms, and Viruá.

INTRODUÇÃO

Humiriaceae Juss. é nativa da América Tropical, cujo centro de origem ocorreu nas terras pouco elevadas no entorno da bacia amazônica. Em função das características morfo-anatômicas, no passado, a família era posicionada na ordem Geraniales, subordem Geraniineae de Engler, mas também possuía afinidades com os membros lenhosos de Linaceae e Erythroxylaceae (Cuatrecasas 1961).

Na circunscrição atual, Humiriaceae, encontra-se na ordem Malpighiales Mart., inclui oito gêneros, cerca de 50 espécies e diversas variedades e formas (Cuatrecasas 1961, Herrera *et al.* 2010), distribuídas principalmente em florestas do neotrópico, bem como em formações de savanas, campos, restingas e caatingas, estendendo-se da Costa Rica ao sudeste do Brasil, com uma única espécie que ocorre no oeste da África (figura 1).

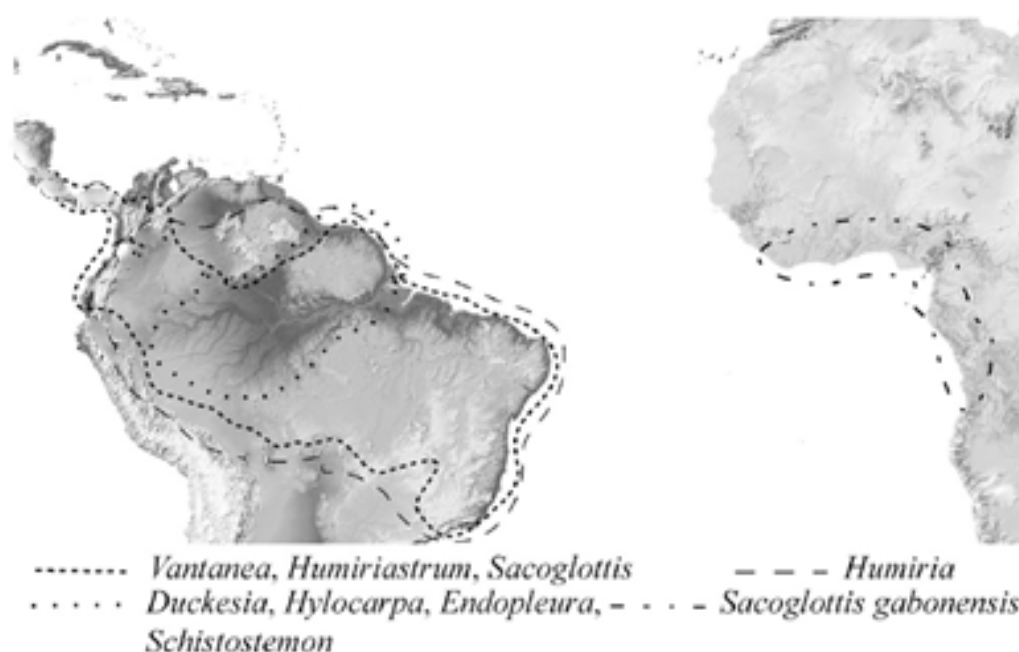


Figura. 1. Mapa de distribuição dos gêneros de Humiriaceae modificado de Herrera *et al.* (2010).

No Brasil as Humiriaceae estão distribuídas em toda a região Norte, Centro-Oeste e Sudeste e em partes da região Nordeste e Sul. No país ocorrem 35 espécies distribuídas em oito gêneros, sendo que em Roraima (onde se localiza a área de estudo) estão registradas apenas três espécies, inseridas nos gêneros *Humiria* A.St.-Hil. e *Sacoglottis* Mart, e cinco variedades, sendo quatro destas pertencentes a espécie *Humiria balsamifera* Aubl. e somente uma pertencente à *Sacoglottis guianensis* Benth. (Amorim & Medeiros 2013).

Davis *et al.* (2005) realizaram um estudo filogenético de Malpighiales, no qual Humiriaceae aparece como grupo irmão de Caryocaraceae e Irvingiaceae. Essas afinidades sistemáticas foram alteradas quatro anos depois em um estudo mais acurado, o qual apresentou a família como grupo irmão de Linaceae e Ixonanthaceae, com grande suporte para esta relação (Wurdack & Davis 2009). Já as relações filogenéticas dentro da família foram inferidas por meio de análises cladísticas de dados morfológicos na qual a monofilia para a família foi suportada com pelo menos três sinapomorfias. As sinapomorfias de suporte foram os estames com conectivos espessos, o fruto com endocarpos lenhosos e os elementos de vaso com perfurações escalariformes (Bove 1997).

Vantanea foi suportado como grupo irmão do restante dos gêneros seguido de *Humiria* tanto no estudo de Bove (1997) como no de Herrera *et al.* (2010) dados morfológicos e fósseis respectivamente, porém a posição dos outros gêneros na filogenia divergiu. A hipótese mais recente é de que os gêneros formam clados de dois pares, sendo eles *Duckesia* mais *Hylocarpa* e um grande clado que conta com *Endopleura* mais *Humirium* e *Sacoglottis* mais *Schistostemon*.

Na revisão taxonômica da família feita por Cuatrecasas em 1961, merece especial atenção *Humiria balsamifera*, que representa um amplo complexo infraespecífico com um grande número de diferentes variedades e formas, todas possíveis tipos transicionais da forma básica de *H. balsamifera*. A espécie e suas variedades são importantes constituintes de comunidades de savanas e colinas de arenito da Guiana, Guiana Francesa e Suriname (Cuatrecasas 1961). A variação mais importante em *H. balsamifera* diz respeito à forma e tamanho das folhas e ao indumento que, juntamente com a forma do endocarpo, foram utilizados por Cuatrecasas (1961) para separar e distinguir as diversas variedades dessa espécie criando este complexo que ainda precisa ser melhor compreendido no que diz respeito ao significado biológico/evolutivo dessa variação.

As Humiriaceae apresentam fruto com exocarpo carnoso e rico em óleo, muito utilizado na economia doméstica e medicina caseira bem como indústria alimentícia na Amazônia como o “uchi amarelo” (*Endopleura uchi* (Huber) Cuatr.), “uchirana” (*Sacoglottis guianensis* Benth.) (Cuatrecasas 1961; Ribeiro *et al.* 1999) além do uso na construção civil por ter madeira muito resistente (Nascimento *et al.* 2006).

O Parque Nacional do Viruá (PNV), localizado no centro-sul do estado de Roraima, região norte do Brasil, abriga vários tipos de vegetação e está sobre uma área indicada como

um lugar onde a biodiversidade poder ser alta (Hopkins 2007). No entanto, poucas coletas botânicas existem para esta área, o que resulta em uma grande lacuna de conhecimento. Ultimamente, o parque vem sendo alvo de vários estudos ecológicos e taxonômicos, mas ainda necessita de informações básicas sobre a composição florística em seus diversos ambientes.

Dessa forma, este trabalho teve como objetivo realizar um estudo taxonômico da família Humiriaceae no Parque Nacional do Viruá, bem como elaborar chaves de identificação, descrições e pranchas com fotografias das espécies. Informações sobre a distribuição geográficas das espécies também são fornecidas.

MATERIAL E MÉTODOS

Área de estudo

O Estado de Roraima, localizado no extremo setentrional da Amazônia brasileira, abriga uma grande variedade de tipologias de vegetação, em função da diversidade de climas, solos e relevos (Gribel *et al.* 2009). O Parque Nacional do Viruá (PNV) (figura 2) foi criado em 1998 (Decreto s/nº de 29.04.1998), com o objetivo de preservar integralmente grandes extensões de “campinas” e “campinaranas”, tipos de vegetação caracterizadas por ocorrerem em solos arenosos (Schaefer *et al.* 2009). O PNV cobre uma área de 227.011 hectares e é limitada a oeste pelo Rio Branco, a leste pelo traçado da BR-174 e de seu trecho abandonado, (conhecido como “Estrada Perdida”), e ao sul pelo Rio Anauá (Gribel *et al.* 2009). Atualmente o parque é mantido e gerenciado pelo Instituto Chico Mendes de Conservação da Biodiversidade (ICMBio).

No PNV podem ser encontrados dois tipos de clima segundo a classificação de Köppen. O setor Sul do parque é definido como Amw (chuvas do tipo monção), apresenta uma estação seca de duração muito curta, com alta umidade, enquanto na porção nordeste do parque é Aw (verão úmido e inverno seco) possui uma estação seca bem acentuada com pluviosidade inferior a 60 mm. A temperatura média anual desta região é de 26°C (Brasil 1975; Schaefer *et al.* 2009).

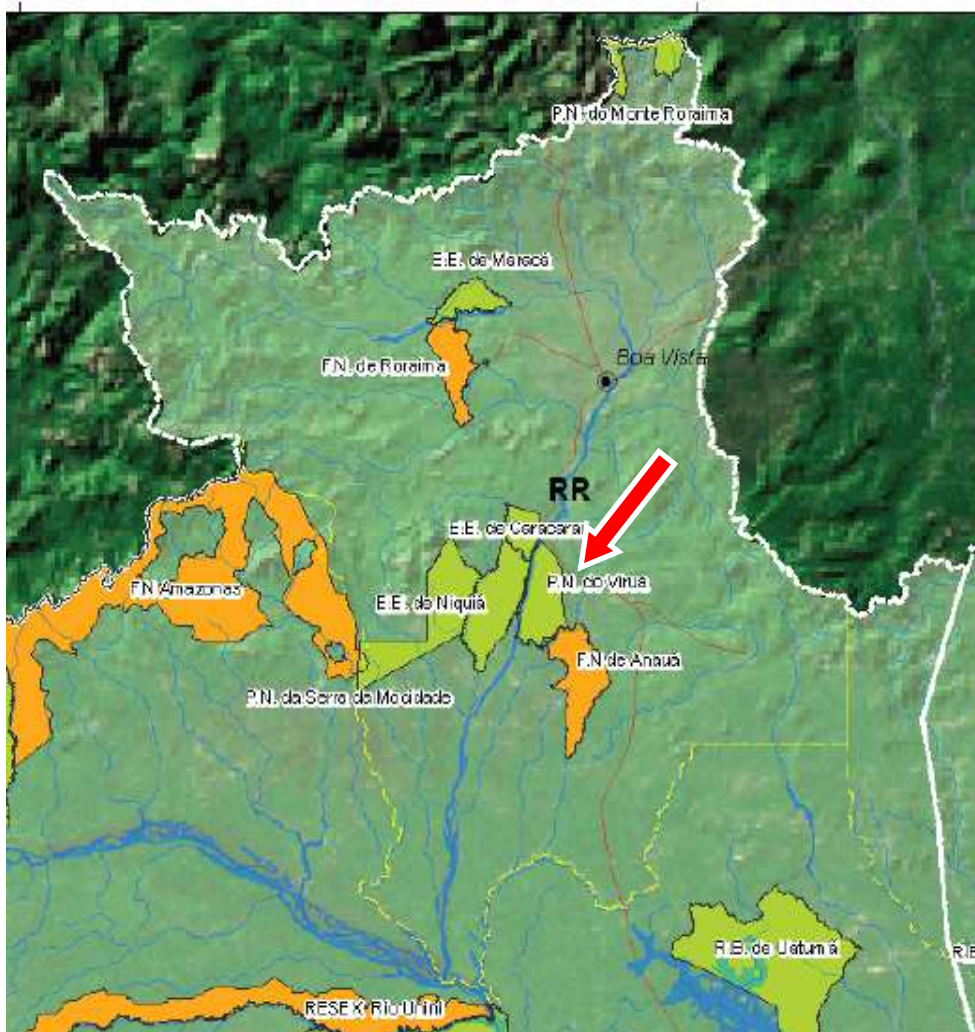


Figura 2. Mapa do estado de Roraima, indicando (seta vermelha) a localização do Parque Nacional do Viruá e demais Unidades de Conservação Federais. Modificado de ICMBio (2011).

No PARNA Viruá são encontradas diversas fisionomias florestais e não-florestais típicas da Bacia Amazônica e do Planalto Guiano, formando um mosaico de habitats e formações vegetais (Gribel *et al.* 2009). Entre as formações não-florestais, as campinaranas dominam a paisagem do parque. De acordo com Schaefer *et al.* (2009) seguindo a classificação de Veloso *et al.* (1991), também ocorrem na área do parque, a Floresta Ombrófila Densa e Aberta de Terras Baixas, a Floresta Ombrófila Densa Aluvial ao longo dos rios e pequenas áreas de Floresta Ombrófila Densa e Aberta Submontana, nas Serras baixas e *inselbergs*.

Levantamento e coleta botânica

O levantamento das Humiriaceae foi realizado na grade do PPBio (Programa de Pesquisa em Biodiversidade) bem como em áreas fora da grade, buscando-se abranger todos os possíveis ambientes presentes no parque e levando em consideração a acessibilidade aos locais. As coletas botânicas foram realizadas percorrendo as trilhas já estabelecidas na grade que possui área total de 5 x 5 km bem como em áreas fora das trilhas, além de expedições ao longo dos principais rios dentro da área do parque, onde coletou-se apenas exemplares férteis, utilizando-se tesoura de poda ou podão quando necessário. Em casos de localização de indivíduos em estado estéril, estes foram marcados para posterior visita e nova tentativa de coleta fértil. As coletas foram georreferenciadas com GPS (Garmin GPSMAP 62) para mapear a distribuição das coletas bem como para posterior localização em expedições subsequentes.

O material coletado foi prensado no campo, secado em estufas e acondicionado em sacos plásticos. Amostras de folhas frescas também foram desidratadas rapidamente em sílica, para permitir futuros estudos utilizando material genético. O material coletado foi depositado no herbário INPA (Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia), as duplicatas encaminhadas as demais instituições envolvidas no programa PNADB (Programa Nacional de Desenvolvimento da Botânica) da CAPES (Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior) (UFRR (Universidade Federal de Roraima), UFPE (Universidade Federal de Pernambuco) e UNICAMP (Universidade de Campinas).

Tomaram-se notas de campo sobre o ambiente de coleta (descrição geral), hábito, altura, assim como todas as características que são perdidas após a herborização das amostras. Com as notas tomadas em campo, foi construído um banco de dados utilizando-se o software de gestão de dados de herbário BRAHMS 6 (Botanical Research and Herbarium Management System).

Identificação

As plantas coletadas foram identificadas até nível de espécie e/ou variedades e formas com o auxílio de chaves de identificação contidas na revisão taxonômica das Humiriaceae (Cuatrecasas 1961) e outras fontes, tais como: Cuatrecasas & Huber (1999), Gentry (1993) e

Ribeiro *et al.* (1999), além de comparações com material de herbário identificado por especialistas.

Descrição

Foram feitas descrições morfológicas detalhadas tanto de estruturas vegetativas como reprodutivas, salientando-se as diferenças entre as espécies e variedades (quando coletadas). Observaram-se as características morfológicas a partir de material fresco e material fixado em FAA e álcool 70% glicerinado com o auxílio de microscópio estereoscópio.

Registro fotográfico

Todas as plantas férteis coletadas foram fotografadas utilizando-se câmera digital Nikon modelo D90, destacando-se as estruturas reprodutivas e vegetativas bem como outras características taxonomicamente importantes para o grupo. As fotografias foram tomadas em diferentes escalas a fim de permitir a visualização dos caracteres em detalhe. As estruturas fotografadas foram: pecíolo, base, nervura central, margem e ápice da face adaxial e abaxial do limbo foliar, estípulas, coléteres, glândulas, indumento, flores e frutos, casca (interna e externa), tronco e exudato, além de outras características peculiares de cada espécie.

Construção de chaves de identificação e pranchas ilustradas

As informações sobre os caracteres morfológicos foram organizados para a elaboração de chaves de identificação dicotômicas. O material fotográfico foi organizado em pranchas que podem se utilizados como ferramentas para facilitar o reconhecimento e identificação das espécies em campo tanto por visitantes como para pessoas em treinamento botânico no parque.

RESULTADOS E DISCUSSÃO

Levantamento

No PNV, Humiriaceae está representada por três gêneros e três espécies sendo: (1) *Humiria*, com duas variedades, (2) *Sacoglottis*, também com duas variedades e (3) *Schistostemon* com uma espécie somente (tabela 1).

Tabela 1. Lista de espécies de Humiriaceae no PNV.

Família	Espécie
	* <i>Humiria balsamifera</i> var. <i>balsamifera</i> f. <i>attenuata</i> Cuatr.
	<i>Humiria balsamifera</i> var. <i>guianensis</i> (Benth.) Cuatr.
Humiriaceae	<i>Sacoglottis guianensis</i> var. <i>guianensis</i> f. <i>guianensis</i>
	* <i>Sacoglottis guianensis</i> var. <i>hispidula</i> Cuatr.
	* <i>Schistostemon macrophyllum</i> (Benth.) Cuatr.

* novos registros para o Estado de Roraima, de acordo com a lista de espécies da flora do Brasil (Amorim & Medeiros 2012).

Tratamento taxonômico

Humiriaceae

Arbustos a grandes árvores. Folhas simples, alternas, coriáceas a subcoriáceas, margem crenada a levemente serrada, peciolada ou raramente séssil, algumas vezes decurrente nos ramos, glândulas pontuadas próximas à margem na face abaxial. Estípulas muito pequenas ou ausentes. Inflorescência axilar, subterminal, paniculada, corimbiforme. Brácteas persistentes ou decíduas, pequenas, amplexantes. Flores hermafroditas, completas e actinomorfas. Sépalas 5, persistentes, espessas e carnosas, finas em direção a margem, suborbicular ou orbicular, glabras ou pubescentes. Pétalas 5, algumas vezes decíduas ou persistentes, oblongas, lineares ou oblongas-lanceoladas. Estames monadelfos, números indefinidos ou seriados, 30-10 e 1-2 series, glabros ou papilosos. Filamentos filiformes (quando numerosos), delgados ou espessos, lineares e agudos no ápice, glabros ou papilosos. Anteras dorsifixas ou subbasifixas, com 2 tecas biloculares, 4 tecas uniloculares ou 2 uniloculares. Disco infraestaminal circundando o ovário, membranoso a subcoriáceo. Gineceu sincárpico, 5 carpelos (raramente 4, 6, ou 7), opostos as sépalas ou alternados. Ovário ovóide ou elipsóide, placentação axilar, uniovulado ou biovulado. Estilete simples, inteiro, piloso ou glabro. Estigma capitado com 5 lóbulos (5-capitado). Óvulos anátropos. Fruto drupáceo, exocarpo carnosos a fibroso, textura subcoriácea. Endocarpo lenhoso, muito rígido, preenchido com muitas cavidades, superfície

lisa, bulada, rugosa ou levemente estriada, deiscência germinal com opérculos ou valvas, forames apicais presentes; comumente com 1-2, raramente 3, 4 ou 5 sementes desenvolvidas.

Chave de identificação para os gêneros de Humiriaceae do PNV

- 1. Androceu com 10 estames *Sacoglottis*
- 1. Androceu com 20 estames 2
 - 2. Tecas das anteras, pilosas *Humiria*
 - 2. Tecas das anteras glabras *Schistostemon*

Chave de identificação para espécies de Humiriaceae do Parque Nacional do Viruá

- 1. Folha séssil *Humiria balsamifera* var. *balsamifera* f. *attenuata*
- 1. Folha peciolada 2
 - 2. Ápice da folha obtuso ou emarginado, sem glândulas na base da folha.....
..... *Humiria balsamifera* var. *guianensis*
 - 2. Ápice da folha acuminado a atenuado, um par de glândulas na base da folha..3
 - 3. Androceu com 20 estames, sendo 5 destes trianteríferos
..... *Schistostemon macrophyllum*
 - 3. Androceu com 10 estames monoanteríferos 4
 - 4. Botões florais glabros.....
..... *Sacoglottis guianensis* var. *guianensis* f. *guianensis*
 - 4. Botões florais pubescentes
..... *Sacoglottis guianensis* var. *hispidula*

Humiria Aubl., Hist. pl. Guiane 564. 1775.

Árvores ou arbustos sempre verdes. Ramos pubescentes ou glabros, achatados. Folhas alternas, lâmina glabra, ovada a obovada ou oblonda, coriácea ou subcoriácea, séssil ou peciolada, ápice arredondado, retuso, obtuso ou levemente acuminado, base arredondada ou atenuada, margem levemente crenulada, glândulas próximas à margem na face abaxial. Nervura central e secundária conspícua ou inconspícua, com ou sem tricomas na nervura

central. Inflorescência do tipo panícula ou corimbo, axilar ou subterminal, com ramos alternados ou dicotômicos, Brácteas persistentes. Flores pequenas hermafroditas Cálice 5 sépalas, suborbiculares, imbricadas, sépalas unidas na parte basal, glabras ou pubescentes. Corola 5 pétalas, brancas, livres, espessas, membranáceas, oblongas ou lineares, ápice agudo ou obtuso, prefloração quincuncial ou coclear, glabras ou pubescentes. Androceu com estames 20, alternando-se entre 10 longos e 10 curtos. Anteras ovoides ou lanceoladas, basais, dorsifixas, pilosas, 2 tecas uniloculares globosas e conectivo espesso. Gineceu com estigma capitado 5-lobulado. Ovário com 5 lóculos, 2 óvulos por lóculo, piloso ou glabro, globoso a subgloboso. Fruto do tipo drupa, pequeno, ovoide, elipsoide ou oblonga, epicarpo fino; mesocarpo carnosos, levemente adocicado, aromático e comestível; endocarpo lenhoso, 8-10 finos sulcos longitudinais equidistantes marcando 5 valvas germinais estreitas alternando com 5 pequenos forames no ápice; 1-2 sementes.

O gênero possui quatro espécies, no PNV foram encontradas apenas duas variedades de *Humiria balsamifera* Aubl., que se trata de um complexo infraespecífico com 16 variedades e duas formas. Ocorrem na Guiana Francesa, Guiana, Suriname, Venezuela, Colômbia e Brasil. No Brasil ocorrem três espécies do gênero e nove variedades de *H. balsamifera*.

***Humiria balsamifera* Aubl., Hist. Pl. Guiane 1: 564-566. 1775.**

Árvores ou arbustos 1,5-15 m. Tronco cilíndrico com fissuras longitudinais. Ramos glabros, os jovens mais ou menos alados pela decurrência na base das folhas. Folha 4,2-11,4 x 3,0-5,1 cm, séssil ou peciolada, lâmina ovada ou obovada, ápice arredondado, emarginado ou retuso, base arredondada ou atenuada, glabra, lustrosa na face adaxial, coriácea, discolor. Nervação broquidódroma, nervura central evidente em ambas as faces, glabra ou com tricoma, nervuras secundárias com 12-22 pares, conspícuas ou inconspícuas, 3,2-7,4 cm distantes entre si, intersecundárias reticuladas. Inflorescência 3,0-8,5 cm, axilar - subterminal, paniculada, com ramos rígidos, frequentemente alados, dicotômicos, densamente ou pouco pubescentes, verde claros, com 55-121 flores. Brácteas triangulares, 1,0-3,6 x 1,3-3,0 mm, amplexantes ou não. Flores hermafroditas. Cálice 5, sépalas suborbiculares, 0,7-2 x 0,6-1,7 mm, unidas na parte basal, glabras ou pubescentes. Corola 5, pétalas lanceoladas, 3,4-6,6 x 1,1-1,5 mm, ápice agudo ou obtuso, espessas, brancas, glabras ou pubescentes. Androceu com 20 estames eretos,

rígidos, alternados em 2 tamanhos, sendo 10 maiores medindo 4,5-4,8 mm, alternados por 10 menores 3,8-4,5 mm, unidos do meio em direção a base, a parte livre abundantemente papilosa. Anteras elipsoides ou ovoides, as dos estames maiores medindo 0,6-1,0 mm, e dos estames menores 0,3-0,9 mm, basais, pilosas, com 2 tecas uniloculares globosas ou ovoides, conectivo espesso Gineceu com estigma capitado 5-lobulado, estilete 2,4-4,4 mm, piloso do meio para a parte basal. Ovário subgloboso 0,9-1,7 mm, 5 lóculos, 2 óvulos por lóculo. Disco nectarífero circundando o ovário, 0,6-1,3 mm. Fruto drupa pequena, 0,7-1,2 x 0,4-0,6 cm. , ovoide, verde quando imaturo e roxo a enegrecido quando maduro, exocarpo fino, mesocarpo carnoso, adocicado, palatável, endocarpo lenhoso, com 5 forames apicais e 10 finos sulcos longitudinais. Sementes 1- 2.

No PNV foram registradas apenas duas variedades nos ambientes de campinarana e campina. Estas e as demais variedades de *H. balsamifera* podem ser facilmente distinguidas umas das outras vegetativamente, utilizando a folha como caráter. Neste estudo também se tentou separá-las observando características do endocarpo, entretanto não foi possível diferenciá-las uma vez que os endocarpos das variedades encontradas são bastante similares.

Humiria balsamifera var. *balsamifera* f. *attenuata* Cuatrec., **Contr. U. S. Natl. Herb. 35(2): 97-99, f. 21B – C , G, 22D, 23P. 1961.** (figuras 3 e 8)

Árvore 2-15 (6,5) m. Ritidoma marrom, alburno laranja-avermelhado. Folha séssil, 6,3-11,4 (8,2) x 3-5,1 (3,8) cm, lâmina obovada, ápice levemente retuso, base atenuada. Nervura central glabra, nervuras secundárias com 13-22 (16) pares, conspícuas na face abaxial, 3,6-7,4 (4,9) cm distantes entre si. Inflorescência com ramos pouco pubescentes, 3,9-8,5 (5,8) cm, 41-121 (64) flores. Brácteas amplexantes, 1,1-2,4 (1,6) x 1,3-2,6 (1,8) mm. Sépalas glabras 0,7-1,2 (1) x 0,6-1,4 (1,1) mm. Pétalas glabras, 4,4-6,6 (5,8) x 1,1-1,5 (1,3) mm, ápice agudo. Estames maiores medindo 4,5-4,8 (4,6) mm e os menores 3,8-4,5 (4,0) mm. Anteras elipsoides, as dos estames maiores têm 0,6-1,0 (0,8) mm e dos estames menores 0,3-0,9 (0,6) mm, tecas ovoides. Estilete 2,4-4,4 (5,5) mm. Ovário 0,9-1,7(1,4) x 0,9-1,4(1,2) mm. Disco nectarífero 0,6-1,3 (0,9) mm, unidos na parte basal. Fruto 0,8-1,2 (1,0) x 0,5-0,6 (0,5) cm. Sementes 1-2.

Distribuição: Ocorre na Colômbia, Venezuela, Guiana, Guiana Francesa, Suriname e Peru. No Brasil segundo Cuatrecasas (1961), esta variedade ocorre em Acre, Amazonas e Pará, contudo, segundo (Amorim & Medeiros 2013).

Material examinado: BRASIL. Roraima: Parque Nacional do Viruá, município de Caracaraí, Holanda, A.S.S. et al.467 (INPA 240770), 1°3'29" N, 60°58'55" W. Alt: 70m, 23 jul 2011, fo, fl; Holanda, A.S.S. et al.474 (INPA 240777), 3 aug 2011, fo, fl; Holanda, A.S.S. et al.475 (INPA 240778), 3 aug 2011, fo, fl; Holanda, A.S.S. et al.477 (INPA), 9 sep 2011, fo, fr; Holanda, A.S.S. et al.478 (INPA), 8 sep 2011, fo, fl, fr; Holanda, A.S.S. et al.485 (INPA 242116), 14 oct 2011, fo, fr; Holanda, A.S.S. et al.487 (INPA 242118), 14 oct 2011, fo, fr.

Material adicional: VENEZUELA. Sabanas de ricones de Cachorro, Huber, O. 4738 (INPA 124425), 05°48'N, 67° 20'W, Alt: 80m, 26 nov 1979. BRASIL. Amazonas, Huber, O. 2895 (INPA 136775), 03° 29'N, 66° 41'W, 6 dec 1978. Manaus, Igarapé dos Franceses, Coelho, L. s/n (INPA 4064), 9 aug 1956. Pará, Oriximiná, campina do rio Trombetas, Cid. et al. 1493 (INPA 94994), 13 jul 1980.

Humiria balsamifera var. *guianensis* (Benth.) Cuatrec., Contr. U. S. Natl. Herb. 35(2): 103. 1961. (figuras 4 e 7)

Árvore ou arbusto 1,5-4 (2,0) m. Ritidomaacinzentado, alburno avermelhado. Folhapeciolada 1,2-2,3 (1,6) cm, lâmina ovada a obovada, 4,2-7,8 (6,0) x 3,5-5,1 (4,4) cm, ápice arredondado, levemente emarginado, às vezes acuminado-atenuado, base arredondada. Nervura central pubescente do meio em direção à base na face abaxial, nervuras secundárias com 12-17 (14,8) pares, conspícuas, 3,2-6,2 (4,8) cm distantes entre si. Inflorescência com ramos pubescentes, 3- 6,9 (5,1) cm, 55-95 (75) flores. Brácteas 1-3,6 (1,8) x 1,4-3 (2,2) mm. Sépalas pubescentes, 0,9-2 (1,4) x 1-1,7 (1,3) mm. Pétalas pubescentes, 3,4-5 (4,3) x 1,1-1,5 (1,3) mm, ápice obtuso. Estames maiores medindo 4,5-4,6 (4,6) mm e os menores 3,8-3,9 (3,9) mm. Anteras ovoides, as dos estames maiores tem 0,6-0,9 (0,8) mm e dos estames menores 0,4-0,6 (0,8) mm, tecas globosas. Estilete 2,4-3,9 (3,2) mm. Ovário 1,2-1,5 (1,4) x 1,2-1,4 (1,3) mm. Disco nectarífero 0,6-0,9 (0,8) mm, unidos até quase o ápice. Fruto 0,7-1 (0,8) x 0,4-0,5 (0,4) cm. Sementes 1-2.

Distribuição: Ocorre na Colômbia, Venezuela, Guiana e Suriname. No Brasil ocorre no Acre, Amazonas e Pará de acordo com Cuatrecasas (1961), segundo Amorim & Medeiros (2012) ocorre na região Norte (Amazonas e Roraima), Nordeste (Bahia) e Sudeste (Minas Gerais), nos domínios fitogeográficos da Amazônia, Caatinga e Cerrado. Não foi relatada a ocorrência desta variedade para os estados do Acre e Pará por Amorim & Medeiros (2013).

Material examinado: BRASIL. Roraima: Parque Nacional do Viruá, município de Caracaraí, Holanda, A.S.S. et al. 452 (INPA 240755), 21 jul 2011, fo, fl, fr; Holanda, A.S.S. et al. 486 (INPA 242117), 14 oct 2011, fo, fl, fr; Holanda, A.S.S. et al. 497 (INPA 242128), 24 oct 2011, fo, fr; Carvalho, F.A. 952 (INPA 223492), 28 nov 2006, fo, fr; Cabral, F.N. et al 267 (INPA 237518), 12 sep 2010, fo, fl; Martins, M.V. 129 (INPA 235024), 19 jul 2010, fo, fl; Luz, G.O. et al (INPA 242007) 17 out 2011, fo fr; Felix H.C. (INPA 235209), 22 jul 2010, fo; Zartman, C.E. et al. 8540 (INPA 242259), 0° 34' 57" N, 61° 12' 59" W, 31 jul 2011, fo, fr; Pessoa, E. et al. 725 (INPA 241081), 1° 28' 07" N, 61° 00' 27" W, 23 sep 2011, fo; Siniscalchi, C.M. et al. 54 (INPA 237058), 1° 24' 59" N, 60° 59' 16" W. Alt: 56m. 12 sep 2010, fo, fl; Carvalho, F.A. et al. 964 (INPA 223497), 28 nov 2006, fo, fr.

Material adicional: GUIANA. Gunn's, Essequibo river, Jacobs. J.M.J. et al. s/n (INPA 1937), 01° 39' N, 58° 38' W Alt: 240m, 2 sep 1989. BRASIL. Roraima: município de Equador, Cordeiro, C.D.A. et al. 16 (INPA 144183), 0° 05' S, 60° 09' W, 14 jun 1985. Amazonas: São Gabriel da Cachoeira, Acevedo, R. et al. 14. 699 (INPA 228697), 1° 24' S, 68° 09' W, 21 aug 2008. Manaus, BR 174, Zarucchi, J.L. et al. 2561 (INPA 90032), 14 sep 1979. Itacoatiara, rio Urubú, Prance, G.T. et al. 4750 (INPA 4064), 9 aug 1956.

Vegetativamente, a presença ou não de pecíolo pode ser usada para separar estas duas variedades. Reprodutivamente as duas variedades são muito similares, porém existem sutis diferenças que não foram registradas por Cuatrecasas (1961), como as pétalas em *H. balsamifera* f. *attenuata* que são maiores que as de *H. balsamifera* var. *guianensis*, além do disco nectarífero que é composto por “dentes” (pequenas unidades que compõem o disco) praticamente livres em *H. balsamifera* f. *attenuata* e em *H. balsamifera* var. *guianensis* “dentes” encontram-se unidos até quase no ápice.

Na variedade *guianensis* a folha é um caráter bastante variável, principalmente quanto a forma do ápice e base. Cuatrecasas (1961) descreveu o ápice obtuso e emarginado, porém alguns dos indivíduos encontrados no PNV apresentaram ápice acuminado-atenuado. Em consulta a coleção do herbário do Instituto Nacional de pesquisas da Amazônia-INPA, muitos indivíduos que apresentam este tipo de ápice são comumente confundidos com *H. balsamifera* var. *floribunda* (não encontrada neste estudo), porém *H. balsamifera* var. *guianensis* pode ser diferenciada desta variedade pela inserção do pecíolo à folha, pela base arredondada e pelo pecíolo levemente alado.

H. balsamifera f. *attenuata* também poder ser confundida com *H. balsamifera* var. *floribunda* uma vez que suas folhas são bastante similares quanto a forma da lâmina e ápice, contudo distingui-se uma da outra observando-se a base da folha, onde *H. balsamifera* var. *balsamifera* f. *attenuata* possui folha séssil e base atenuada e *H. balsamifera* var. *floribunda* (Martius) Cuatr. Que possui base cuneada e é subpeciolada de acordo com Cuatrecasas (1961).

Um fato interessante que foi observado em ambas as variedades foi a grande frequência da presença de galhas em algumas flores, notou-se que ambas as variedades apresentaram galhas diferentes uma da outra, indicando que elas podem responder diferentemente à ação de insetos galhadores. De acordo com Julião *et al.* (2005), Fernandes *et al.* (1995) e Fernandes & Negreiros (2006) a associação de insetos galhadores com suas plantas hospedeiras podem ser utilizados como bons indicadores das condições ambientais e qualidades de hábitats.

H. balsamifera var. *guianensis* está restrita as áreas de Campina gramíneo-lenhosa enquanto que *H. balsamifera* f. *attenuata* foi observada ocorrendo tanto na Campinarana quanto em um área de Campina gramíneo-lenhosa, ocorrendo em simpatria com a *H. balsamifera* var. *guianensis*. Este é um fato interessante e que pode servir como modelo de estudo sobre processos de especiação, uma vez que se pode testar a presença de barreiras que levam ao isolamento reprodutivo entre as populações destas variedades, para confirmar, de fato, que se tratam mesmo de variedades, como observado por Cuatrecasas (1961), ou se já houve algum processo isolamento reprodutivo entre elas.

***Sacoglottis* Mart., Nov. Gen. Sp. Pl. 2:146. 1827.**

Árvores de pequeno a grande porte, sempre verdes, folhas alternas, coriáceas ou subcoriáceas, pecioladas, margem inteira ou crenada. Estípulas pequenas, caducas ou ausentes. Inflorescência paniculada com ramos dicotômicos ou tricotômicos, axilar ou subterminal. Brácteas persistentes ou decíduas. Flores pequenas, hermafroditas. Sépalas 5, suborbiculares, imbricadas. Pétalas 5, livres, espessas, membranáceas, prefloração coclear ou quincuncial. Estames 10, glabros, 5 opostos as sépalas e longos e outros 5 alternando-se entre eles, filamentos espessos unidos na base. Anteras ovoides ou ovoide-oblongas, 2 tecas uniloculares elipsoides, conectivo ovado-acuminado ou agudo. Estigma capitado 5-lobulado. Ovário com 5 lóculos, uniovulares, carpelos opostos as sépalas. Fruto do tipo drupa com

exocarpo carnosos; endocarpo lenhoso, bulado, com 10 estreitos sulcos; 5 septos em transecção irregular; preenchido com cavidades resinosas ou vazias; 1-2 sementes.

Este gênero possui sete espécies, sete variedades e cinco formas, porém são encontradas na literatura mais cinco espécies e duas variedades que foram descritas após a última revisão, totalizando então 13 espécies e sete variedades até o momento. Ocorrem principalmente em países da América do Sul como Guiana, Guiana Francesa, Suriname, Colômbia e Brasil. Encontra-se também no Leste dos Andes em uma porção de drenagem do Pacífico, na Costa Rica e com uma única espécie que ocorre no Oeste da África. No Brasil ocorrem cinco espécies e cinco variedades distribuídas em quase todas as regiões do país com exceção da região Sul. No PNV foram encontradas apenas duas variedades.

Sacoglottis guianensis **Benth., Hooker's J. Bot. Kew Gard. Misc. 5: 104. 1853**

Árvore 1,2-3 m. Troncocilíndrico, ritidoma marrom claro. Folha 5,3-9,3 x 2,3-4 cm, peciolada 4,1-13 mm lâmina elíptica a oblonga, ápice acuminado, base arredondada ou cuneada, com duas glândulas próximas a nervura central, margem levemente serrada com glândulas pontuadas, glabra, lustrosa na face adaxial, pouco discolor, coriácea. Nervação broquidódroma, nervuras secundárias com 10-14 pares, finas e conspícuas em ambas as faces, 4,9-9,3 cm distantes entre si, nervuras intersecundárias reticuladas. Inflorescência axilar, paniculada, ramos dicotômicos, pubescentes, 2,3-4,5 cm, verde claros com 61-116 flores. Brácteas triangulares, 0,9-1,6 x 0,6-1,3 mm. Flores hermafroditas. Cálice com 5 sépalas, 0,4-0,9 x 0,5-0,7 mm, verde claras, glabras ou pubescentes, orbiculares. Corola com 5 pétalas, 2,4-3,8 x 0,3-1,2 mm, verde claras, espessas, membranáceas, glabras ou pubescentes, lanceoladas, com ápice agudo ou estreito. Androceu 10 estames, sendo 5 longos opostos as sépalas alternados por 5 curtos, os maiores medindo 2,7-2,9 mm e os menores 2-2,2 mm. Anteras romboides, as dos estames maiores tem 0,8-1,0 mm e dos estames menores 0,7-0,9 mm, lateral-basal, glabras, com 2 tecas uniloculares oblongas. Gineceu com estigma capitado 5-lobulado, estilete 1,4-1,6 mm, glabro. Ovário globoso, 0,9 x 1,1-1,2 mm, 5 lóculos, 1 óvulo por lóculo. Disco nectarífero circundando o ovário, 0,6 mm. Fruto drupa, 1,5-1,8 (1,6) x 1-1,4 (1,2) cm, ovoide, verde quando imaturo e laranja quando maduro, exocarpo fino, lustroso, mesocarpo carnosos, endocarpo lenhoso, bulado com pequenas cavidades resinosas, 5 sulcos longitudinais coberto por 5 valvas. Sementes 1-2.

Sacoglottis guianensis var. *guianensis* f. *guianensis*, **Contr. U. S. Natl. Herb. 35(2): 176. 1961.** (figura 5 e 9)

Árvore 2-3 (2,5) m. Folha 5,3-9 (6,9) x 2,6-3,4 (3,0) cm. Pecíolo 4,1-13 (10,5) mm. Nervuras secundárias com 10-14 (11,7) pares, 4,9-9,3 (6,6) cm distantes entre si. Inflorescência 2,3-2,7 (2,5) cm, com 77-116(94,3) flores. Brácteas 1,1-1,6 (1,3) x 0,6-1,3 (1,1) mm. Sépalas glabras, 0,4-0,7 (0,6) x 0,5-0,7 (0,6) mm. Pétalas glabras, 2,4-2,5 (2,5) x 0,3-0,6 (0,4) mm. Estames maiores medindo 2,9 mm e os menores 2,2 mm. Anteras maiores dos estames 0,8 mm e dos estames menores 0,7 mm. Estilete 1,6 mm. Ovário 0,9 x 1,2 mm. Disco nectarífero 0,6 mm. Fruto 1,5-1,8 (1,6) x 1- 1,4 (1,2) cm. Sementes 1-2.

Material examinado: BRASIL. Roraima, município de Caracaraí. Parque Nacional do Viruá. Estrada Perdida. *Holanda, A.S.S. 479. sep 2011.* fl, fo; *Holanda, A.S.S. & P.A. Pereira. 501. Jan 2012.* fo, fr.

Distribuição: Ocorre na Venezuela, Guiana, Suriname e Guiana Francesa. No Brasil segundo Cuatrecasas (1961) ocorre nos estado do Pará, Amazonas, Roraima e Goiás, além destes estados, Amorim & Medeiros (2012) relatam a ocorrência desta variedade também para o Acre e o Mato Grosso.

Sacoglottis guianensis var. *hispidula* Cuatr., **U. S. Natl. Herb. 35(2): 180. 1961** (figura 10)

Árvore 1,2-2,5 (1,9) m. Folha 5,5-9,3 (7,4) x 2,3-4 (3,2) cm. Pecíolo 3,9 – 12 (10,3) Nervuras secundárias com 11-13 (11,7) pares, 6-8 (7,0) cm distantes entre si. Inflorescência 2,3-4,5 (3,4) cm com 61-95 (76,7) flores. Brácteas 0,9-1,6 (1,1) x 0,6-0,8 (0,7) mm. Sépalas pubescentes, 0,7-0,9 (0,8) x 0,5-0,7 (0,6) mm. Pétalas pubescentes, 3,4-3,8 (3,6) x 0,9-1,2 (1,1) mm. Estames maiores medindo 2,7 mm e os menores 2 mm. Anteras dos estames maiores tem 1 mm e dos estames menores 0,9 mm. Estilete 1,4 mm. Ovário 0,9 x 1,1 mm. Disco nectarífero 0,6 mm. Fruto 1,7 x 1,0 cm. Sementes 1-2.

Material examinado: BRASIL. Roraima, município de Caracaraí. Parque Nacional do Viruá. Estrada Perdida. *Holanda, A.S.S. 483. sep.2011.* fl, fo; *Holanda, A.S.S. 516. jan 2012.* fo, fr.

Distribuição: Venezuela, Suriname e no Brasil, somente nos estados do Amazonas (Cuatrecasas 1961) e em Rondônia (Amorim & Medeiros 2012).

Estas duas variedades são muito similares tanto vegetativamente quanto reprodutivamente, podendo ser confundidas entre si. Uma das poucas características que permitiu distinguí-las foi a presença ou não de tricomas no botão floral e pétalas, onde *S. guianensis* var. *guianensis* f. *guianensis* possui botões florais glabros e *S. guianensis* var. *hispidula* botões pubescentes (figura 12).

Schistostemon (Urb.) Cuatrec., *Contr. U. S. Natl. Herb.* 35(2): 146. 1961.

Árvores, sempre verdes. Folhas simples, alternas, coriáceas a subcoriáceas, sésseis ou pecioladas, margem levemente crenada. Inflorescências cimosas ou paniculadas, com ramos dicotômicos ou tricotômicos. Brácteas persistentes. Flores pequenas, hermafroditas. Sépalas 5, suborbiculares, mais ou menos unidas na base. Pétalas 5, livres, espessas. Estames 20, glabros, muito desiguais; 5 são opostos as sépalas, longos e distalmente trifurcados e trianteríferos, 5 opostos as pétalas, curtos e inteiros com um única antera e outros 10 intermediários com uma única antera. Anteras ovadas, 2 tecas, uniloculares, elipsoides ou oblongas, fixadas na parte de baixo; conectivo espesso, levemente lanceolado e raramente obtuso. Ocasionalmente, as anteras laterais dos estames trifurcados são estéreis. Disco nectarífero cupular, dentado, circundando o ovário. Ovário com 5 lóculos, uniovulados. Estilete curto e estigma capitado e 5-lobado. Fruto é uma drupa grande, lisa. Exocarpo espesso, carnosos. Endocarpo lenhoso, bulado, com 10 sulcos estreitos, preenchido por cavidades resinosas, 5 septos em transecção irregular conspícuos, 5 valvas indo do ápice a base. Sementes 1-2.

Schistostemon inclui nove espécies e duas variedades conhecidas, sendo que duas destas espécies também foram publicadas após a última revisão da família, uma por Sabatier (1987) e outra por Cuatrecasas (1990). Este gênero abrange a Guiana, Guianas Francesa, Venezuela, Peru, Colômbia, Suriname e Brasil. No Brasil são registradas quatro espécies e duas variedades, distribuídas apenas nos estados do Amazonas e Acre. A partir do presente trabalho inclui-se o estado de Roraima com o novo registro para o gênero. No PNV apenas uma espécie é conhecida.

Schistostemon macrophyllum (Benth.) Cuatr., Contr. U. S. Natl. Herb. 35(2): 159. 1961.
(figuras 6 e 11)

Árvore 8-15 (10,5) m. Tronco cilíndrico, ritidoma variando de marrom a acinzentado. Folha 9,5-13 (11,5) x 3,5-6,5 (5,2) cm, lâmina ovada-oblonga a ovada-elíptica, ápice acuminado-atenuado, base arredondada, com duas glândulas próximas a nervura central, margem levemente crenulada, glândulas pontuais ao longo da margem, glabra, lustrosa na face adaxial, discolor, coriácea. Pecíolo 8,3-14,5 (12,2) mm. Nervação broquidódroma, nervura central evidente em ambas as faces, nervuras secundárias com 11-14 (12) pares, conspícuas na face adaxial, 6,9-18,8 (11,9) cm distantes entre si, nervuras intersecundárias reticuladas. Inflorescência axilar, paniculada, ramos dicotômicos, achatados, pouco pubescente, 4,1-7 (5,3) cm, verde claro com 44-119 (85) flores. Brácteas ovadas a triangulares, 1,1-1,7 (1,4) x 1,3-1,8 (1,9) mm. Flores hermafroditas. Cálice com 5 sépalas, 0,9-1,3 (1,2) x 1,2- 1,5 (1,4) mm, verde claras, glabras, suborbiculares, margem ciliada. Corola com 5 pétalas, 4,1-4,6 (4,4) x 1,2-1,6 (1,4) mm, esverdeadas, espessas, membranáceas, glabras. Androceu 20 estames, sendo 5 maiores trifurcados e trianteríferos, 5 menores e monoanteríferos e 10 intermediários e monoanteríferos, unidos em um tubo do meio em direção a base, os maiores medindo 3,3-3,7 (3,5) mm , menores 2,3-2,8 (2,6) mm e os intermediários 2,7-3,2 (3) mm. Anteras romboides, as dos estames maiores tem 0,8-1(0,9) mm, dos estames menores 0,5-0,6 (0,6) mm e dos intermediários 0,7 mm basais, glabras, com 2 tecas uniloculares oblongas. Gineceu com estigma capitado 5-lobulado, estilete curto, 0,6 mm, glabro. Ovário subgloboso, 0,9-1 (1) x 1,2-1,4 (1,3) mm, 5 lóculos, 1 óvulo por lóculo. Disco nectarífero circundando o ovário, 0,6 mm, com escalas unidas entre si. Fruto 1.5-2.3 cm (*in sicco*) imaturo. Sementes 1-2.

Distribuição: Ocorre no Brasil, nos estados do Amazonas, Acre (Cuatrecasas 1961; Amorim & Medeiros 2013) e Roraima a partir deste estudo.

Material examinado: BRASIL. Roraima: Parque Nacional do Viruá, município de Caracaraí, Holanda, A.S.S. et al. 472 (INPA 240775), 1°02'18" N, 61°14'29" W, 30 jul 2011, fo, fr; Zartman, C.E. et al. 8496 (INPA 242215), 1°02'18" N, 61°14'29" W, 29 jul 2011, fo, fr; Melo, A. et al 898 (INPA 240989), 1°20'50" N, 60°51'01" W, Alt: 62m, 21 sep 2011, fo, fr. Amazonas, Manaus: Rio Negro, Rivila, J&C.D, Coelho 4169 (INPA 82147), 13 feb 1979, fr.

Material adicional: BRASIL. Amazonas, Manaus: Parque Nacional do Jaú, Zartman, C.E et al. 7190 (INPA 224180), 1°50'54" S, 61°35'40" W, feb 2008.; Novo Airão, Silva, W.S & E. Souza 103 (INPA227889), 1°58'53" S, 61°41'57" W, 13 may 2008.; Cachoeira Grande dos Bilhares, Chagas, J. s/n (INPA3093), 12 dec 1955.; Ponta Negra, Rodrigues, W & D, Coelho 5005 (INPA13666) 6 mar 1973.; Rio Araras, Loureiro, A. et al s/n (INPA 37819), 27 apr 1973.

As espécies de *Schistostemon* estão principalmente associadas à margens de rios e a igapós. No Brasil são encontradas nas margens de diversos rios que compõem a bacia amazônica especialmente no rio Negro. *Schistostemon macrophyllum* foi coletada em Roraima às margens do rio Iruá, um rio de águas escuras que apresenta em seu entorno grandes extensões de floresta de igapó.

Os espécimes foram coletados na fase de floração em julho e frutificação com frutos imaturos em setembro. A coleta e registro desta espécie no estado de Roraima estabelecem um novo limite para a distribuição geográfica do gênero e espécie no Brasil.

Nas coleções visitadas há grande número de coletas, porém, notamos um número relativamente grande de espécimes indeterminados. Observamos também que identificações no nível infraespecífico principalmente no que concerne às variedades do complexo de *H. balsamifera* encontram-se sem qualquer identificação.

A falta de identificação correta nas coleções pode ser um entrave para futuros estudos, não apenas para a taxonomia como também para outras áreas que venham a utilizar dados imprecisos ou erroneamente identificados. Isto pode acarretar em cadeias consecutivas de erros ou mesmo prejudicar o desenvolvimento de estratégias de conservação e uso destas espécies. Como exemplos de possíveis implicações podemos citar o trabalho de Silva et al. (2004) que estudaram constituintes químicos e a potencial atividade antimalárica de *Humiria balsamifera* e o de Rodrigues (2006) que citam o uso desta mesma espécie por comunidades tradicionais no tratamento de processos inflamatórios, nestes dois casos não foi citada qual variedade foi utilizada nos estudos, isso pode acarretar em serias consequências, uma vez que os compostos químicos podem variar no mesmo táxon (Sangwanet al. 2001). Pode-se citar também o estudo sobre a vegetação no próprio parque (PNV) feito por (Gribel et al. 2009) no qual espécimes de Humiriaceae foram apenas identificadas no nível de espécie.

A distribuição geográfica das espécies e variedades encontradas neste estudo ainda está relativamente controversa, há certo impasse quanto aos estados do Brasil onde ocorrem as espécies quando consideramos a última revisão taxonômica do grupo (Cuatrecasas 1961) e a lista de espécies da flora do Brasil (Amorim & Medeiros 2013).

Há necessidade de uma nova revisão taxonômica para a família, primeiro porque que um número razoável de táxons foram descritos após a publicação da última revisão tanto para os gêneros citados neste trabalho quanto para os demais. Além disso, Humiriaceae é uma família relativamente pequena em número de espécies comparada a outras famílias botânicas o que diminui os esforços necessários para a tarefa.

CONCLUSÃO

Este trabalho contribuiu para o aumento do número de coletas e um maior conhecimento sobre Humiriaceae, a partir do qual foram encontrados 3 novos registros para Roraima. As informações aqui apresentadas colaboram com o entendimento da biogeografia da família no Brasil, aumentando esta distribuição em alguns casos.

Humiriaceae, bem como o complexo *H. balsamifera* com toda essa diversidade de variedades e formas, podem ser considerados como bons modelos de estudo para processos de especiação em plantas.

Humiria balsamifera var. *balsamifera* f. *attenuata* e *Humiria balsamifera* var. *guianensis* além de diferenças vegetativas como já citado por Cuatrecasas (1961) também possuem diferenças reprodutivas que devem ser levadas em consideração em futuros estudos sobre o complexo infraespecífico.

REFERÊNCIAS

- Amorim, A.; Medeiros, H. 2012. Humiriaceae in **Lista de Espécies da Flora do Brasil**. Jardim Botânico do Rio de Janeiro. (<http://floradobrasil.jbrj.gov.br/2010/FB000129>).
- Bove, C. P. 1997. Phylogenetic analysis of Humiriaceae with notes on the Monophyly of Ixonanthaceae. *Journal of Plant Systematics and Evolution*, 2 (1): 19 – 24.

Brasil, 1975. Ministério das Minas e Energia. Projeto RADAM BRASIL. *Levantamento dos Recursos Naturais*. Folha NA. 20 Boa Vista e parte das Folhas NA -21 Tumuquaque, NB – 20 Roraima e NB – 21, rio de Janeiro, v.8, 428 p.

Cuatrecasas, J; Huber, O. 1999. Humiriaceae. *In*: Steyermark, J. A., Berry, P. E.; Holst, B. K. 1999. *Flora of the Venezuelan Guayana*. Volume 5.1ª ed. st. Louis - Missouri. EUA.

Cuatrecasas, J. 1990. Miscellaneous notes on Neotropical Flora XVIII. New species in the Humiriaceae. *Phytologia*, 68 (4): 260 – 266.

Cuatrecasas, J 1961. A taxonomic revision of the Humiriaceae. *Contributions from the United States National Herbarium*, 35: 25–214.

Davis C. C.; Webb, C. O.; Wurdack, K. J.; Jaramillo, C. A.; Donoghue, M. J. 2005 Explosive radiation of Malpighiales supports a mid- Cretaceous origin of modern tropical rain forests. *The American Naturalist*, 165 (3): E36 – E65.

Fernandes, G. W.; A. S. de Paula.; Loyola Jr.R.. 1995. Distribuição diferencial de insetos galhadores entre habitats e seu possível uso como bioindicadores. *Vida Silvestre Neotropical*, 4: 133 – 139.

Fernandes, G. W; Negreiros, D. 2006. A comunidade de insetos galhadores da RPPN Fazenda Bulcão, Aimorés, Minas Gerais, Brasil. *Lundiana*, 7(2): 111 – 120.

Gentry, A. H. 1993. *A field guide to the families and genera of woody plants of northwest South America*. Conservation Internacional. Washington. 895p.

Gribel, R; Ferreira, C.A.C.; Coelho, L.S.; Santos, J.L.; Ramos, J.F.; Silva, K A F. 2009. Vegetação do Parque Nacional do Viruá – RR. *Relatório para ICMBio*. 59p.

Herrera, F; Manchester, S. R; Jamarillo, C; MacFadden, B.; Caminhat-Silva S. A. 2010. Phytogeography history and phylogeny of the Humiriaceae. *Internacional Journal of Plant Sciences*, 171(4): 1 – 18.

Icmbio (Instituto Chico Mendes de Biodiversidade) 2011. *Mapa de Unidades de Conservação Federais*. Fonte. <http://www.icmbio.gov.br/images/mapaweb1.pdf>. Acesso em 15.08.2011.

- Julião, G. R.; Fernandes, G. W.; Negreiros, D.; Bedê, L.; Araújo, R. C. 2005. Insetos galhadores associados a duas espécies de plantas invasoras de áreas urbanas e peri-urbanas. *Revista Brasileira de Entomologia*, 49 (1): 97 – 106.
- Nascimento, S. M.; Carvalho, J. O. P.; Francez, L. M. B.; Quanz, B.; Conceição, C. S.; Hirai, E. H. 2006. Mudanças ocorridas na população de quatro espécies arbóreas da família Humiriaceae em consequência da exploração florestal de impacto reduzido, no município de Paragominas, PA. *Comunicado Técnico Embrapa*, 181: 1 – 4.
- Ribeiro, J.E.L.S.; Hopkins, M.J.G.; Vicentini, A.; Sothers, C.A.; Costa, M.A.S.; Brito, J.M.; Souza, M.A.D.; Martins, L.H.P.; Lohmann, L.G.; Assunção, P.A.C.L.; Pereira, E.C.; Silva, C.F.; Mesquita, M.R.; Procópio, L.C. 1999. *Flora da Reserva Ducke*: Guia de identificação das plantas vasculares de uma floresta de terra firme na Amazônia Central. Manaus, INPA. 816p.
- Rodrigues, E. 2006. Plants and animals utilized as medicines in the Jaú National Park (JNP), Brazilian Amazon. *Phytotherapy Research*, 20: 378 – 391.
- Sabatier, D. 1987. Studies on the flora of the Guianas 12: quelques nouveautés chez les Humiriaceae. *Proceedings C*, 90 (2): 203 – 210.
- Sangwan, N. S.; Farooqi, A. H. A.; Shabih, F. & R. S. Sangwan. 2001. Regulation of essential oil production in plants. *Plant Growth Regulation*, 34: 3 – 21.
- Schaefer, C.E.G.R.; Mendonça, B.A.F.; Fernandes Filho, E.I. 2009. Geoambientes e Paisagens do Parque Nacional do Viruá – RR: esboço de integração da geomorfologia, climatologia, solos, hidrologia e ecologia (Zoneamento Preliminar). *Relatório para ICMBio*. 59p.
- Silva, T. B. C.; Alves, V. L.; Mendonça, L. V. H.; Conserva, L. M.; Rocha, E. M. M.; Andrade, E. H. A.; Lemos, R.P.L. 2004. Chemical Constituents and Preliminary Antimalarial Activity of *Humiria balsamifera*. *Pharmaceutical Biology*, 42(2): 94 – 97.
- Veloso, H.P., Rangel Filho, A. L. R.; Lima, J. C. A. 1991. *Classificação da vegetação brasileira, adaptada a um sistema universal*. IBGE. Rio de Janeiro.

Wurdack, K, J.; Davis, C. C. 2009. Malpighiales phylogenetics: gaining ground on one of the most recalcitrant clades in the angiosperm tree of life. *American Journal of Botany*, 96(8): 1551–1570.

GLOSSÁRIO

Abaxial: superfície inferior de uma folha ou outro órgão laminar.

Actinomorfas: corola ou flor inteira com simetria radial, isto é, poder ser dividida em duas metades exatamente iguais em mais de um plano passando pelo eixo central da flor.

Adaxial: superfície superior de uma folha ou outro órgão laminar.

Alburno: porção periférica da madeira, formados por tecidos condutivos do xilema

Amplectantes: qualquer estrutura botânica que envolve outra estrutura. Diz-se de folhas que envolvem o caule ou brácteas que envolvem as flores.

Anátropo: óvulo voltado 180° em relação à posição ortótropa, de forma que a micrópila aponta em direção a placenta e o funículo encontra-se fundido ao integumento.

Brácteas: folhas usualmente modificadas que ocorrem no eixo floral.

Broquidódroma: tipo de nervação cujas nervuras laterais ou secundárias estão unidas entre si por arcos normalmente curvados.

Bulado: folhas ou outras estruturas com processos similares a bolhas ou bolsas de ar em sua superfície.

Capitado: estigma bem desenvolvido e intumescido, formando uma estrutura hemisférica, esférica ou levemente cilíndrica.

Coclear: tipo de prefloração quando um elemento externo do perianto recobre dois elementos mais internos, que por sua vez também recobre um ou dois elementos mais internos.

Coriácea: qualquer órgão laminar que se apresenta seco e levemente endurecido, como couro.

Corimbo: inflorescência semelhante ao racemo, cujas flores têm pedúnculos de tamanhos diferentes, sendo as mais basais aquelas com pedúnculos mais longos.

Crenadas: margem de uma folha ou outro órgão laminar dividida em pequenos lobos obtusos e arredondados.

Cuneada: base ou ápice de uma folha ou qualquer outro órgão foliáceo quando as margens junta-se em um ângulo de 45° com a nervura central.

Dicotômicos: estrutura total ou parcialmente dividida em duas porções iguais e divergentes. Designa toda e qualquer estrutura aparentemente bifurcada.

Discolor: quando duas porções da mesma estrutura possuem cores distintas.

Dorsifixas: antera cuja inserção do filete ocorre na sua porção mediana.

Drupa: fruto com um único endocarpo lenhoso, como os de azeitona.

Endocarpo: estrutura originária da proliferação da parede interna do ovário, incluindo tricomas.

Epicarpo: estrutura origina da epiderme do ovário, que pode proliferar-se e/ou adquirir cores e texturas bastante distintas.

Estípulas: estruturas presentes geralmente em pares na base das folhas, na forma de pequenas lâminas.

Forames: perfurações naturais em uma estrutura.

Glabro: superfície sem pelos.

Hermafroditas: flores onde estruturas de ambos os sexos estão presentes.

Imbricadas: prefloração quando existe uma peça floral totalmente externa, uma totalmente interna e duas ou três intermediárias.

Membranáceas: órgão laminar cujo sua consistência é bastante tênue e amplamente flexível, como uma pele fina.

Mesocarpo: estrutura originária da proliferação do tecido fundamental da parede do ovário, posicionando-se entre o epicarpo e o endocarpo.

Monadelfos: todos os estames fundidos em um só feixe ou conjunto, formando um feixe ou um tubo ao redor do estilete.

Panícula: cacho de cachos, ou seja, um racemo onde, no lugar das flores no eixo principal, estão racemos menores.

Pubescentes: superfície coberta por pelos curtos, frágeis, porém densos.

Quincuncial: tipo de prefloração de um verticilo com cinco peças, onde duas são internas, duas são externas e uma quinta peça cobre parte de uma peça interna e parte de uma peça externa.

Ritidoma: efeito causado pela formação de uma ou mais peridermes no floema secundário, empurrando para a fora a epiderme antiga (e usualmente parte do floema), muitas vezes formando uma casca que descama em profusão.

Sésseis: estrutura vegetal qualquer diretamente ligada ao eixo principal, sem nenhum pecíolo, pedicelo ou haste visível.

Sincárpico: carpelos fundidos entre si, formando um único ovário.

Valva: abertura ou deiscência de um fruto. Em geral, a quantidade de valvas de um fruto corresponde ao número de carpelos ou ao dobro deste número.

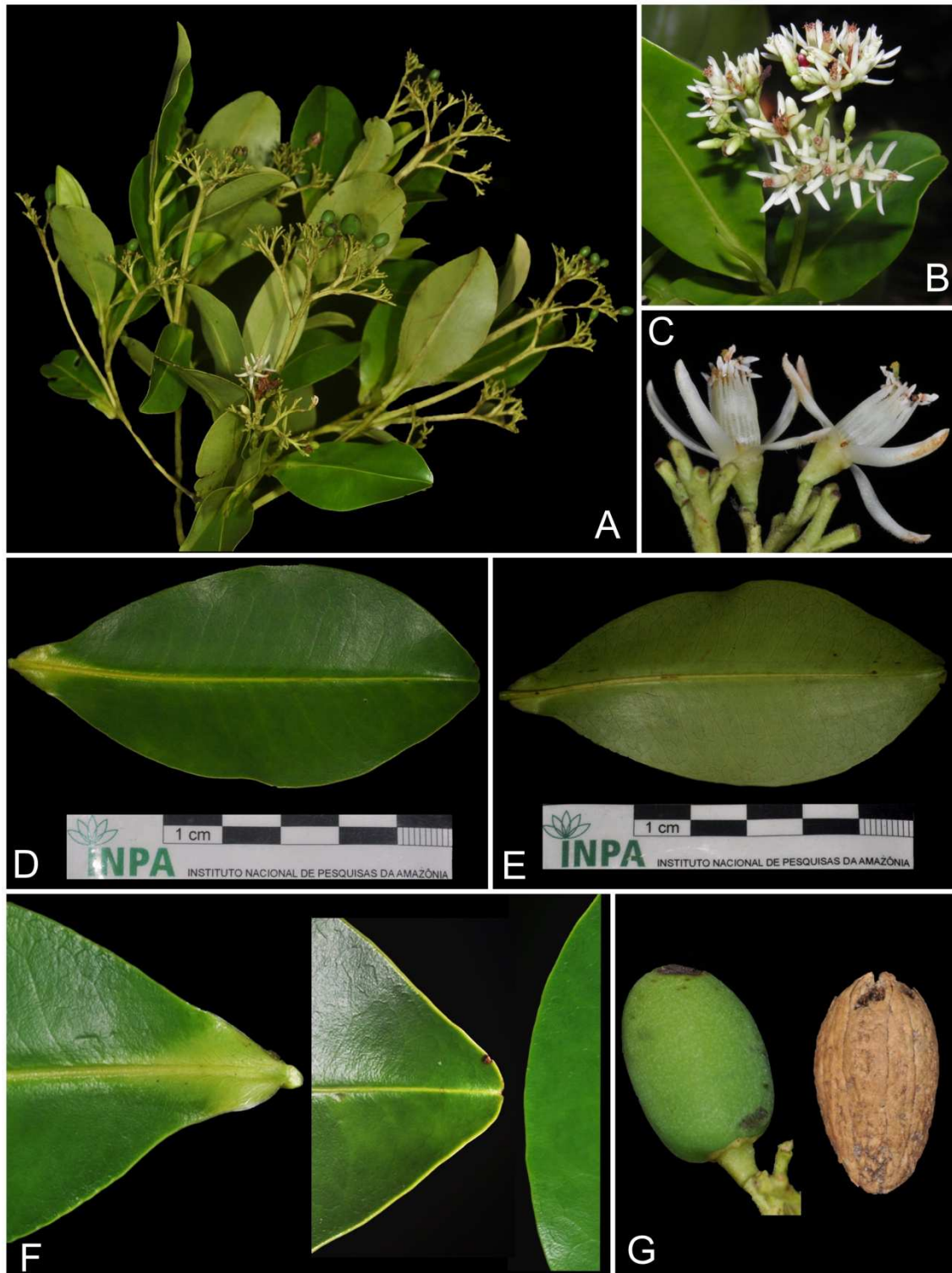


Figura 3: *Humiria balsamifera* var. *balsamifera* f. *attenuata*: A, hábito; B, inflorescência; C, flores; D, folhas, face adaxial; E, folha face abaxial; F, base, ápice e margem da folha; G, fruto imaturo e endocarpo.

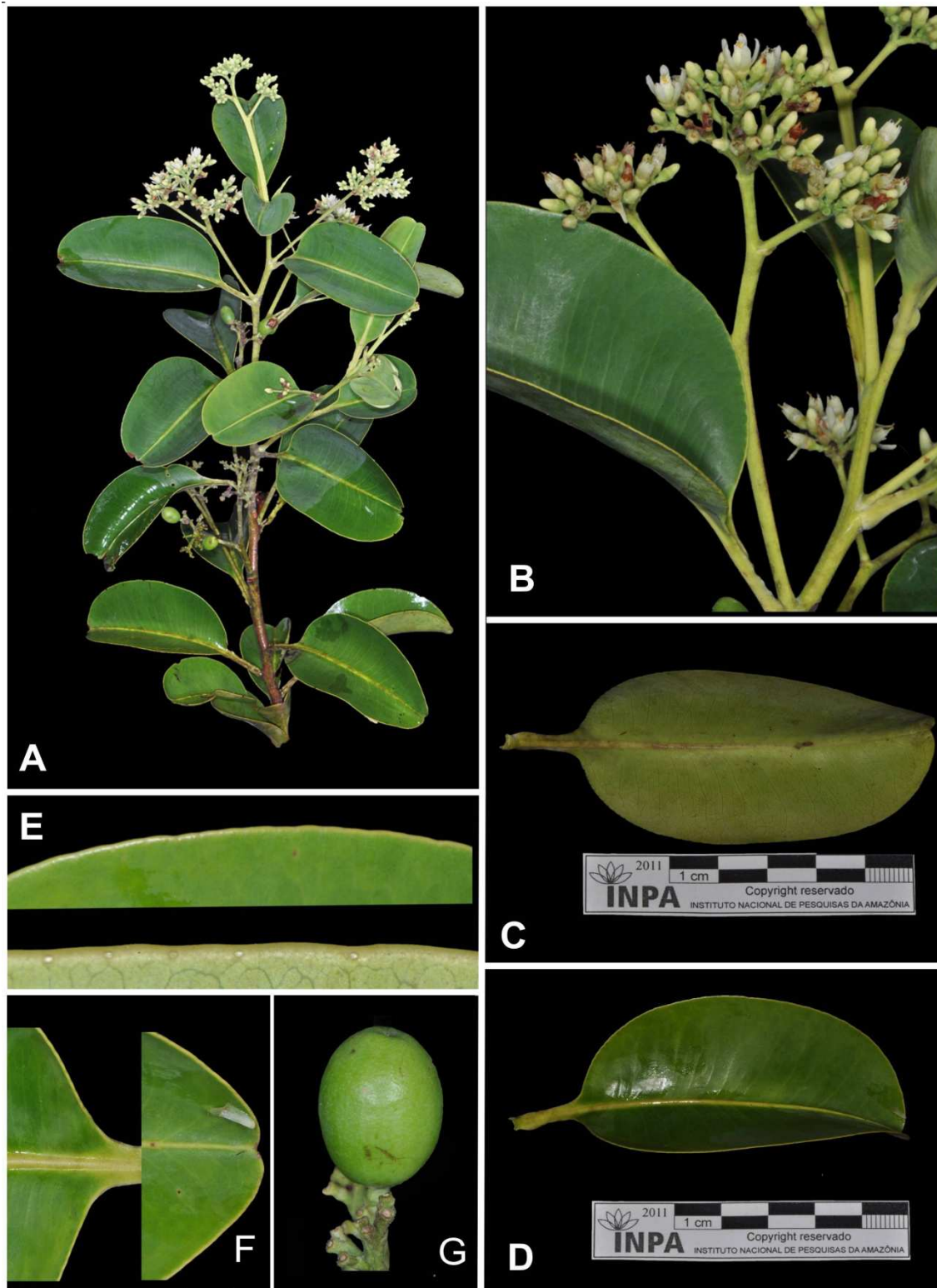


Figura 4. *Humiria balsamifera* var. *guianensis* : A, hábito; B, inflorescência; C, folha face abaxial; D, folha face adaxial; E, margem da folha, destacando as glândulas pontuadas próximas a margem; F, base e ápice e G, fruto imaturo.

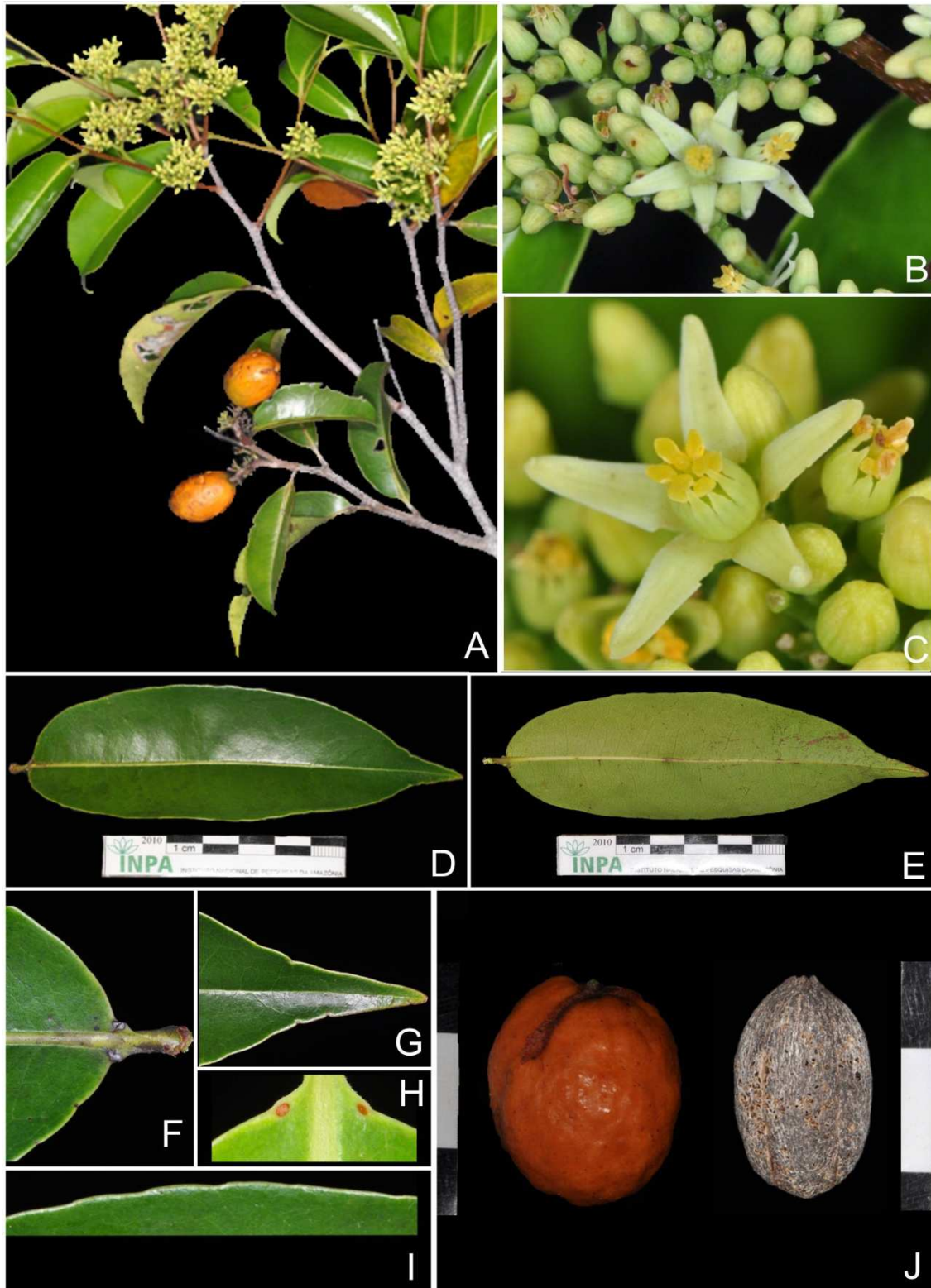


Figura 5. *Sacoglottis* var. *guianensis* f. *guianensis* : A, hábito; B, inflorescência; C, flor; D, folha face adaxial; E, folha face abaxial; F, base; G, ápice; H, par de glândulas na base as folha; I, margem e J, fruto maduro e endocarpo.

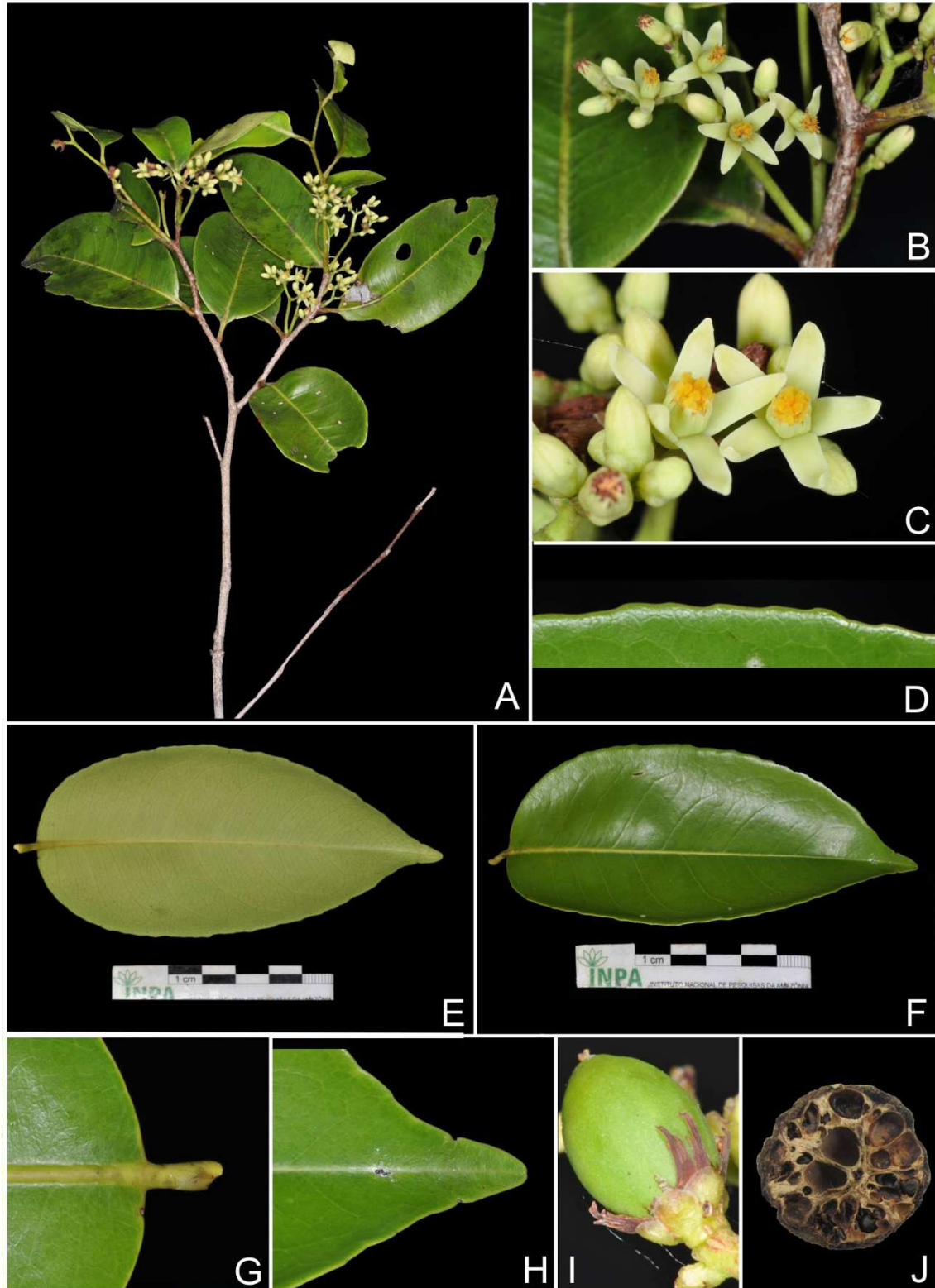


Figura 6. *Schistostemon macrophyllum*: A, hábito; B, inflorescência; C, flores; D, margem; E, folha face abaxial; F, folha face adaxial; G, base; H, ápice; I, fruto imaturo; J, corte transversal do endocarpo lenhoso, mostrando as cavidades resinosas.



Figura 7. Flor de *H. balsamifera* var. *guianensis*: em A, partes florais dissecadas; B, detalhe dos estames maiores e menores; C gineceu com estilete piloso e estigma capitado; D, botão floral, com sépalas pubescentes. Barras 1 mm.

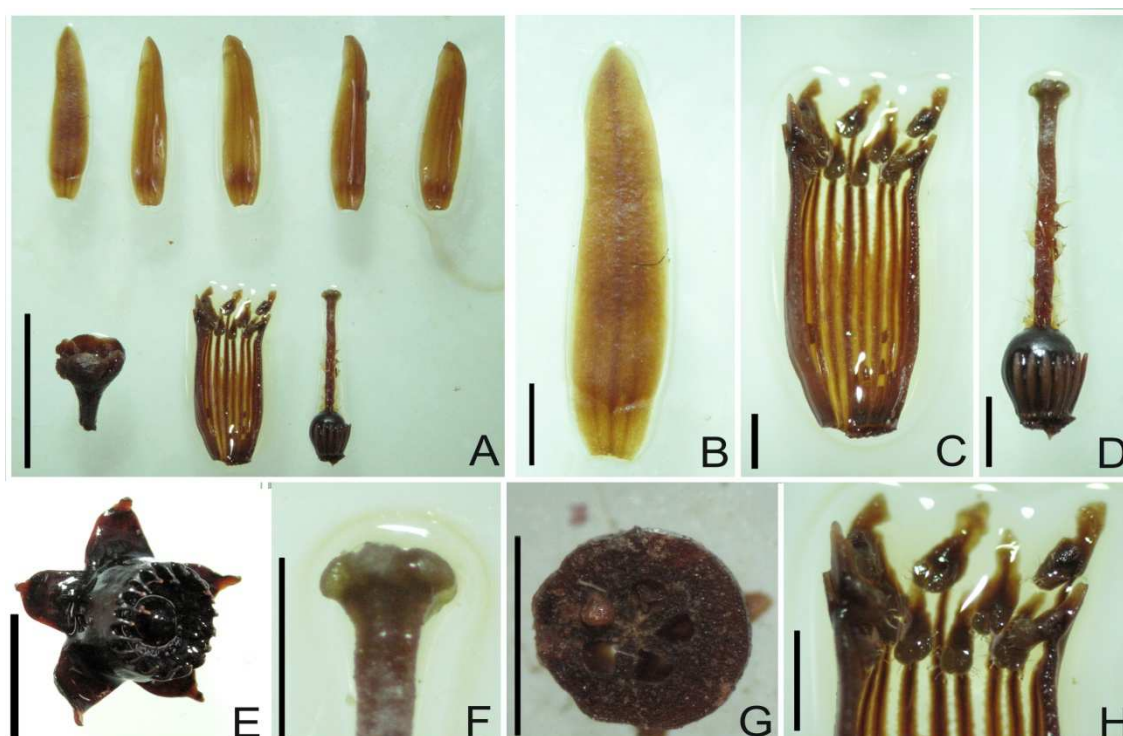


Figura 8: Flor de *H. balsamifera* var. *balsamifera* f. *attenuata*: A, peças florais dissecadas; B, pétalas glabras; C, tubo de estames; D, gineceu com estilete piloso, e disco nectarífero circundando o ovário; E, galha muito comum nas flores desta variedade; F, estigma capitado; G, corte transversal do ovário 5-locular; H, detalhe das anteras com conectivo espesso. Barra de A, 5mm e demais 1mm.

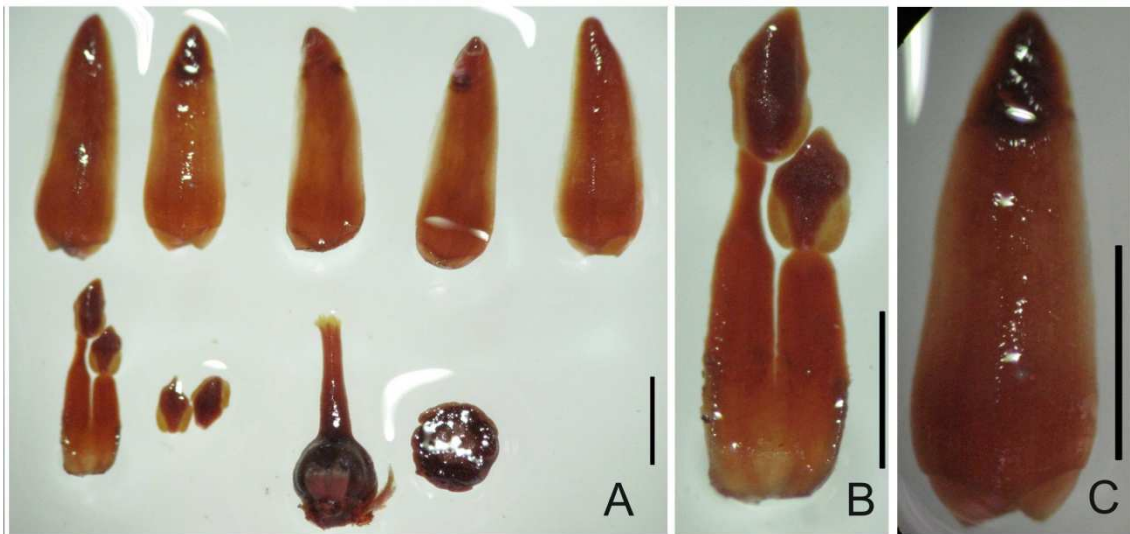


Figura 9. Flor de *Sacoglottis guianensis* var. *guianensis* f. *guianensis* : A, peças florais dissecadas; B, estames longos e curtos e C, pétala. Barras 1 mm.

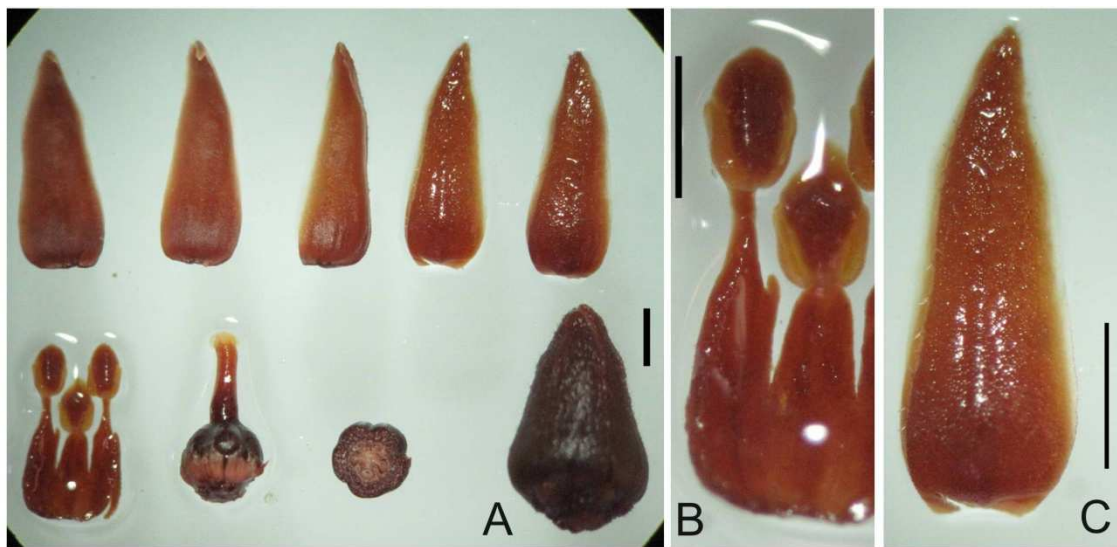


Figura 10. Flor de *Sacoglottis guianensis* var. *hispidula*: A, peças florais dissecadas; B, estames longos e curtos; C, pétala. Barras 1 mm.

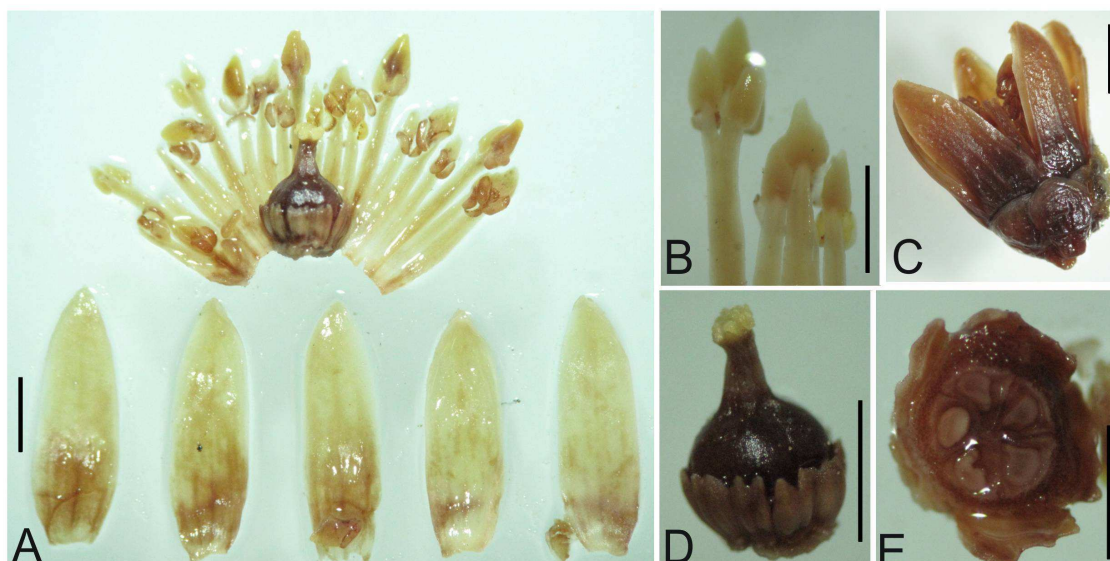


Figura 11. Flor de *Schistostemon macrophyllum*: A, flor dissecada; B, detalhe do conjunto de estames, filete maior trianterífero; C, botão flora; D, gineceu cm estilete curto, estigma capitado e disco nectarífero circundando o ovário; E, ovário 5-locular.

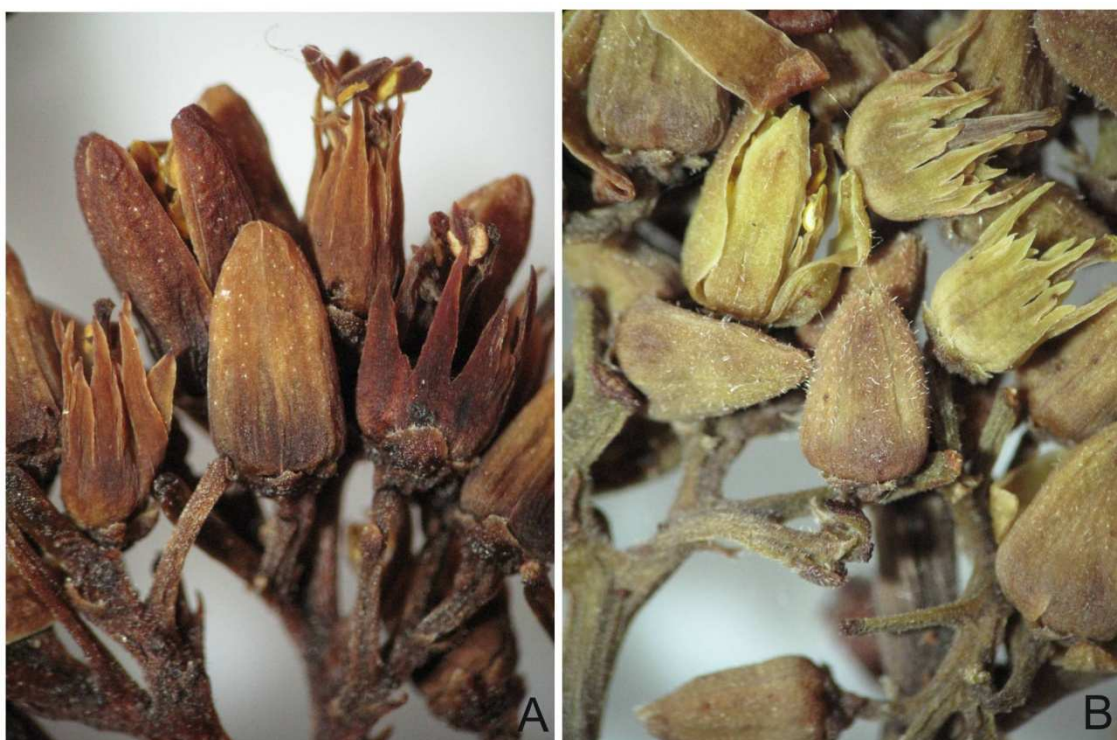


Figura 12. Diferença entre *S. guianensis* f. *guianensis* A e *S. guianensis* var. *hispidula* B: em A botões glabras e B botões pubescentes.

Capítulo 2

Holanda, A. S. S.; Zartman, C. E; & Hopkins, M. J. G. 2013. Biologia reprodutiva de duas variedades de *Humiria balsamifera* Aubl. (Humiriaceae).

Biologia reprodutiva de duas variedades de *Humiria balsamifera* Aubl. (Humiriaceae).

Ana Sofia Sousa de HOLANDA^{1a} Charles Eugene ZARTMAN^{1b} & Michael John Gilbert HOPKINS^{1c}

¹Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia – INPA - Manaus – Amazonas. (a) anasofiaufpa@hotmail.com, (b) chaszartman@gmail.com, (c) mikehopkins44@hotmail.com

RESUMO:

A discussão sobre definição de espécies em plantas tem sido um grande em estudos botânicos com especiação. Uma das diversas questões desafiante em estudos sobre especiação é definir qual o critério para distinguir espécies de variedades e quais os fatores que contribuem para a origem das espécies. Há muito tempo o desenvolvimento do isolamento reprodutivo tem sido considerado a base para a especiação bem como um dos maiores critérios para a delimitação de espécies. Neste contexto o objetivo deste trabalho foi investigar a existência de possíveis mecanismos de isolamento pré-zigóticos entre populações de variedades simpátricas do complexo *Humiria balsamifera* a fim de entender os limites infraespecíficos, bem como caracterizar aspectos da biologia reprodutiva das variedades. Os resultados das análises morfológicas mostraram a diferença significativa entre *Humiria balsamifera* var. *guianensis* e *Humiria balsamifera* var. *balsamifera* f. *attenuata*, houve sobreposição dos períodos de floração e funcionamento do flor e ambas as variedades compartilharam os mesmos visitantes e possíveis polinizadores, portanto, as barreiras reprodutivas pré-zigóticas não são efetivas para o isolamento entre as variedades.

Palavras-chave: Variedades, barreiras pré-zigóticas, isolamento reprodutivo.

ABSTRACT:

The definition of species in plants has been a major impediment to botanical studies with speciation. One of the many challenging issues in studies of speciation is to define what criteria to distinguish species and varieties, and which factors contribute to the origin of species. A long time the development of reproductive isolation has been considered as the base of speciation as well as the major criteria for delimiting species. In this context, the goal of this study was to investigate the existence of possible mechanisms of prezygotic isolation between sympatric populations of varieties of complex *Humiria balsamifera* in order to

understand the infraspecific boundaries as well as to characterize the reproductive biology of varieties. The results of morphological analysis showed significant difference between *Humiria balsamifera* var. *guianensis* and *Humiria balsamifera* var. *balsamifera* f. *attenuata*, there was overlap of flowering periods and behavior of the flowers, and both varieties shared the same visitors and possible pollinators, therefore the prezygotic reproductive barriers are not effective for isolation between varieties.

Key words: Varieties, prezygotic barriers, reproductive isolation

INTRODUÇÃO

A definição de espécies em plantas tem sido um grande impedimento para estudos botânicos com especiação (Rieseberg & Willis 2007). Considerando que espécie é uma unidade fundamental em estudos tanto taxonômicos quanto biológicos, sua robusta delimitação é essencial para muitos campos como evolução, ecologia, sistemática, biogeografia e biologia da conservação (Mace 2004, Bacon *et al.* 2012).

Um grande desafio nas pesquisas sobre processos de especiação é identificar e entender os mecanismos ecológicos e evolucionários que levam populações a se diferenciarem uma das outras. Subsequentemente, uma das diversas questões desafiadoras que surgem é como distinguir espécies de variedades e quais os fatores que contribuem para a origem das espécies (Schemske 2010).

A base da especiação está usualmente sendo considerada como o estabelecimento e evolução de barreiras extrínsecas e intrínsecas ao fluxo gênico entre populações intimamente relacionadas pelo desenvolvimento do isolamento reprodutivo, que há muito tempo tem sido considerado o maior critério para a delimitação de espécies (Mayr 1992, Coyne 1994, Grant 1981). O isolamento reprodutivo total entre populações pode ser causado por múltiplas barreiras reprodutivas pré ou pós-zigóticas (Coyne & Orr, 2004; McPeck & Gavrillets, 2006). Estas incluem barreiras pré-polinização que limitam a transferência do pólen do indivíduo de uma espécie para outra. A falha na fertilização dos óvulos (incompatibilidade gamética) que age após a polinização, porém antes da fertilização, resultando em pós-polinização sendo considerado um isolamento pré-zigótico, além de uma série de outras que agem depois da fertilização, barreiras pós-zigóticas, como a inviabilidade da semente do híbrido, esterilidade,

falha ou redução na reprodução das gerações subsequentes (Rieseberg & Willis 2007, Levin 1971, Morrison 1994).

As diferentes síndromes de polinização (Grant 1994) bem como o comportamento de forrageio (Kephart & Theiss 2004) exercem um importante papel e podem conferir isolamento entre espécies simpátricas intimamente relacionadas. Diferenças mecânicas na flor podem ser cruciais no isolamento de espécies de orquídeas (Sun *et al.* 2011) e gengibre (Kay 2006) As variações nos períodos de floração podem ter importantes consequências sobre a seleção e estrutura genética da população (Garrison *et al.* 2008 ; Hirao & Kudo 2008, Matsumoto *et al.* 2013) algumas vezes levando ao isolamento reprodutivo e especiação simpátrica (Monteiro & Furness 1998).

A maioria dos trabalhos que investigaram o isolamento reprodutivo busca, no geral, entender os mecanismos que isolam e/ou permitem a coexistência de espécies já bem delimitadas taxonomicamente (Morrison *et al.* 1994, Ramsey *et al.* 2003, Pascarella 2007, Wendt *et al.* 2008, Brock 2009 e Dell’Olivo 2011). Alguns dos poucos trabalhos que investigaram os mecanismos de isolamento para tentar resolver problemas de delimitação em complexos infraespecíficos podem ser citados, por exemplo, os estudos Kellogg (1990), Phadnis & Orr (2009), Esteves & Vicentini (2012).

Humiria St. Hil é um pequeno gênero de Humiriaceae constituído por apenas quatro espécies, no entanto, uma das espécies, *Humiria balsamifera* Aubl. é um grande complexo infraespecífico com 16 diferentes variedades e formas propostas por Cuatrecasas (1961). O principal caráter utilizado para a diferenciação entre as variedades e formas do complexo foi a forma da folha e o endocarpo, porém na prática, com tanta variação dentro de uma única espécie se torna difícil estabelecer um limite entre estas variedades, uma vez que dentro das próprias variedades existe variação.

Neste contexto o objetivo deste trabalho foi investigar a existência de possíveis mecanismos de isolamento pré-zigótico entre duas populações de variedades simpátricas do complexo *Humiria balsamifera* a partir de estudo detalhado da biologia reprodutiva para assim determinar se as mesmas são variedades ou já se tornaram espécies diferentes.

MATERIAL E MÉTODOS

Área de estudo

O Estado de Roraima, localizado no extremo setentrional da Amazônia brasileira, abriga uma grande variedade de tipologias de vegetação, em função da diversidade de climas, solos e relevos (Gribel *et al.* 2009). O Parque do Nacional Viruá-PNV (figura 2) foi criado em 1998 (Decreto s/nº de 29.04.1998), com o objetivo de preservar integralmente grandes extensões de “campinas” e “campinaranas”, que são caracterizadas por ocorrerem em solos arenosos (Schaefer *et al.* 2009). O PNV cobre uma área de 227.011 hectares e é limitada a oeste pelo Rio Branco, a leste pelo traçado da BR-174 e de seu trecho abandonado, (conhecido como “Estrada Perdida”) onde o estudo foi conduzido, e ao sul pelo Rio Anauá (Gribel *et al.* 2009). Atualmente o parque é mantido e gerenciado pelo Instituto Chico Mendes de Conservação da Biodiversidade (ICMBio).

No PNV podem ser encontrados dois tipos de clima segundo a classificação de Köppen. O setor Sul do parque é definido como Amw (chuvas do tipo monção), apresenta uma estação seca de duração muito curta, com alta umidade, enquanto na porção nordeste do parque é Aw (verão úmido e inverno seco) possui uma estação seca bem acentuada com pluviosidade inferior a 60 mm. A temperatura média anual desta região é de 26°C (Brasil 1975; Schaefer 2009).

Variedades do estudo

Humiria balsamifera var. *guianensis* (Benth.) Cuatrec podem ser árvores ou arbustos e *Humiria balsamifera* var. *balsamifera* f. *attenuata* Cuatrec são árvores, ambas podem ser encontradas em áreas abertas com solos arenosos como as Campinas gramíneo-lenhosas, Campinaranas e Savanas bem como Florestas Abertas. *Humiria balsamifera* var. *balsamifera* f. *attenuata* ocorre na Colômbia, Venezuela, Guiana, Guiana Francesa, Suriname e Peru. No Brasil esta variedade ocorre nos estados do Acre, Amazonas, Pará e Goiás. Já *Humiriabalsamifera* var. *guianensis* ocorre na Colômbia, Venezuela, Guiana e Suriname. No Brasil ocorre no Acre, Amazonas, Pará, Roraima e Bahia (figura 1).

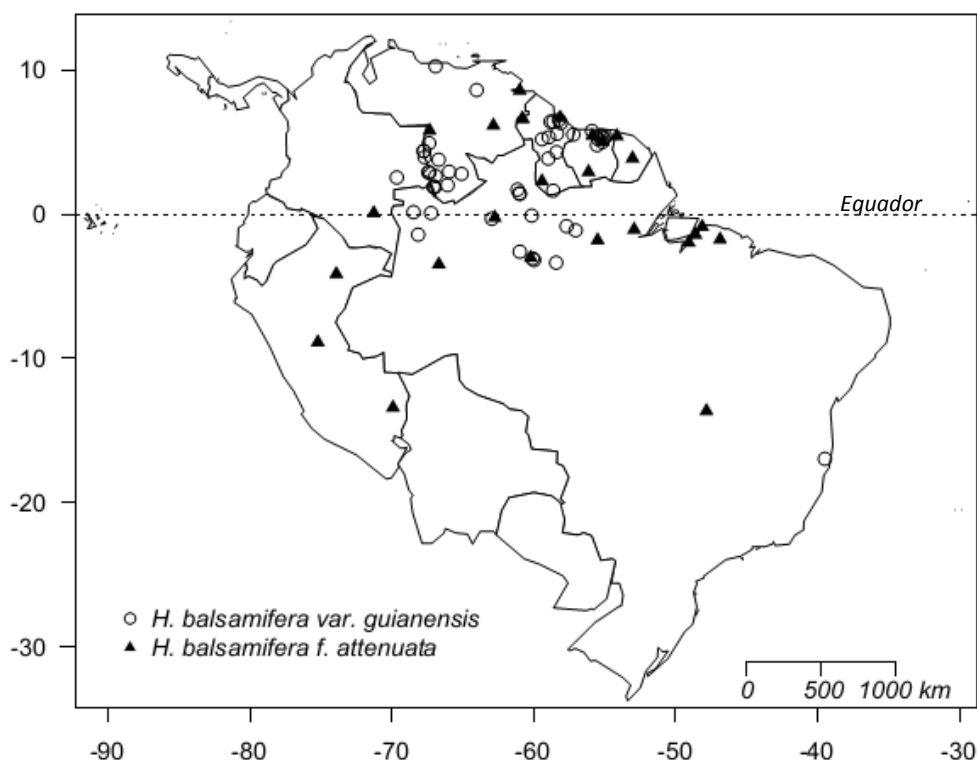


Figura 1. Mapa da distribuição geográfica das variedades baseado nas coletas de Cuatrecasas (1961) e dados de coleções de herbários como INPA (Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia), NYBG (New York Botanical Garden) e MO (Missoure Botanical Garden).

No Parque Nacional do Viruá, *H. balsamifera* var. *guianensis* é uma importante constituinte das áreas de Campina gramíneo-lenhosa onde são comumente encontradas populações, já *H. balsamifera* var. *balsamifera* f. *attenuata* é uma variedade característica das áreas de Campinarana, porém também ocorre em simpatria com *H. balsamifera* var. *guianensis* em uma área de Campina gramíneo-lenhosa.

Morfologia e morfometria

Para quantificar a diferença entre as duas variedades, flores (n=100) de 10 indivíduos para cada variedade foram coletadas e fixadas em álcool 70% glicerinado para análises detalhadas de morfologia, onde foram examinadas com o auxílio de microscópio estereoscópico e medidas com paquímetro digital as seguintes características: largura e comprimento da folha, largura e comprimento das sépalas, largura e comprimento das pétalas, comprimento do estilete, comprimento e diâmetro do ovário e comprimento do disco

nectarífero. Outras variáveis que foram mensuradas, porém, não incluídas na análise multivariada (PCA) são: forma do ápice e base das folhas, cor da flor, presença de tricomas e posição da união dos “dentes” dos discos nectaríferos.

Fenologia

Para o estudo da fenologia reprodutiva, foram observadas as seguintes fenofases: botões florais, floração (flores), frutificação (frutos imaturos e frutos maduros). As observações fenológicas foram realizadas de janeiro a dezembro de 2012 em 15 indivíduos de *H. balsamifera* var. *guianensis* e 13 de *H. balsamifera* var. *balsamifera* f. *attenuata*. Ambas as populações ocorriam em simpatria sendo que a distância mínima entre os indivíduos da população da var. *guianensis* variou de 20 até 60 m, já entre os indivíduos da f. *attenuata* foi superior a 100 metros. As informações sobre antese (receptividade do estigma e liberação do pólen) foram tomadas somente no pico de floração e foram detalhadas na seção de biologia floral.

Para a quantificação das fenofases, utilizamos uma metodologia adaptada de Kearns & Inoye (1993) na qual a copa foi dividida em quatro regiões, em cada região uma área de 25 x 25 cm é amostrada totalizando 2.500 cm². Optou-se por este método devido a impossibilidade de se contar todas as flores da planta, uma vez *H. balsamifera* possui muitas flores diminutas.

Para a quantificação da intensidade da floração foram consideradas as seguintes categorias de acordo com a metodologia de Founier (1974), seguindo as escalas de zero a quatro onde: 0 = ausência da fenofase; 1 = presença da fenofase com magnitude entre 1% e 25%; 2 = presença da fenofase entre 26% e 50%; 3 = presença da fenofase entre 51% e 75% e 4 = presença da fenofase entre 76% e 100%.

Além disso foram obtidos dados pluviométricos mensais do ano de 2012 da estação meteorológica da município de Caracaraí em Roraima, obtidos no site do INMET (Instituto Nacional de Meteorologia), para verificar a relação das fenofases com a pluviosidade.

Biologia floral

As informações sobre a biologia floral foram obtidas por meio de observações em campo das seguintes características: horário e duração da antese, longevidade da flor, emissão de odor, presença, volume e porcentagem de açúcar no néctar.

A receptividade estigmática foi avaliada através do método químico de peroxidase, aplicando-se com auxílio de seringa subepidérmica ou tubo capilar, gotas de peróxido de hidrogênio a 6% sobre o estigma de três flores previamente isoladas (ensacadas com voile) de 10 indivíduos para a var. *guianensis* e 10 para a f. *attenuata*. A receptividade do estigma é indicada pela formação de bolhas na superfície estigmática ou pela mudança na coloração do estigma que pode variar de branco a azul. Tomou-se o cuidado para resultados de falso positivo devido à presença de pólen sobre o estigma ou danos no mesmo (Dafni & Maués 1998).

A definição dos locais de liberação de odor (osmóforos) foi realizada utilizando-se coloração com vermelho neutro ($C_{15}H_{17}N_4Cl$) de acordo com Vogel (1963). Cinco flores de cada variedade foram imersas em solução aquosa de vermelho neutro (1:10.000) por 30 minutos e depois lavadas em água corrente, observando-se assim as regiões coradas como possíveis locais com presença de osmóforos (Kearns & Inouye 1993, Dafni & Maués 1998). A avaliação subjetiva da produção de odores foi feita por meio da caracterização olfativa pela parte da manhã em flores abertas e recém abertas.

Para a quantificação do volume de néctar foram coletadas 10 flores (isoladas com voile pré-antese) durante o período da manhã e com o auxílio de um microcapilar de 2µl o volume de néctar foi aferido. A quantificação da porcentagem de açúcar no néctar foi realizada utilizando-se um refratômetro portátil com três escalas de medidas dadas em grau brix segundo Cruden e Hermann (1983) citado por Kearns & Inouye (1993).

Dados sobre a reflexão de luz ultravioleta foram obtidos utilizando-se hidróxido de amônia (NH_4OH) segundo o método de Gertz (1983) citado por Storti *et al.* (2011), no qual 5 flores de cada variedade foram colocadas em um frasco em atmosfera de amônia durante 10 minutos. Após esse período, foi verificada a coloração das partes florais, e comparadas eventuais diferenças entre as variedades.

Visitantes florais

Os visitantes florais foram registrados a partir de observações focais e fotografias. As observações iniciaram de acordo com o horário de antese floral por volta das 7 horas e encerraram por volta das 18 horas, ou até que o último visitante deixasse o local. Foram realizadas 120 horas de observações para cada variedade. As observações foram feitas a cada 30 minutos, sendo que os 10 minutos iniciais para quantificar a intensidade de visitas e o tempo restante para observações dos aspectos comportamentais do visitante floral. Registrou-se a duração das visitas e o número de flores visitadas, bem como filmagens para melhor visualização e compreensão do comportamento dos visitantes. Além disso, foi averiguado se os visitantes deslocavam-se entre as variedades enquanto forrageavam.

Os visitantes florais foram capturados com o auxílio de rede entomológica após visitarem a flor. Os insetos coletados foram montados de acordo com os procedimentos usuais descritos por Almeida *et al.* (1998) e identificados por meio de chaves de identificação e literatura especializada. Os materiais testemunhos estão depositados na Coleção Entomológica do Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia – INPA.

Para avaliar a eficiência da polinização e identificar possíveis polinizadores, foi feito o teste de exclusão de polinizadores (Kearns & Inoye 1993) no qual 50 flores (para cada variedade) foram isoladas com sacos de voile antes da antese, e logo após a abertura das flores, os sacos foram retirados e as flores monitoradas até a visita do primeiro possível agente polinizador. Após a visitação a flor foi ensacada novamente e observada até a possível formação de frutos. Quando as visitas resultaram na formação de fruto, o visitante floral era considerado como potencial polinizador ou polinizador efetivo. Não foi possível diferenciar as espécies de abelhas no momento do teste, uma vez que elas são muito semelhantes entre si e somente um especialista poderia diferenciá-las em campo.

Com base nas observações sobre o comportamento, os visitantes foram classificados de acordo com sua possível função na polinização sendo eles: PP = polinizador potencial, coletor de pólen ou néctar grande maior porcentagem de visitação e formação de frutos; PE = polinizador eventual, coletor de pólen ou néctar com razoável ou baixa porcentagem de visitação e podendo formar frutos, e PN = pilhador de néctar, retirava o néctar das flores sem tocar as anteras e o estigma.

Sistema reprodutivo

O sistema reprodutivo foi caracterizado através de testes diretos (n= 75). Para a verificação de apomixia (ou agamospermia, ou seja, formação de sementes sem fusão sexual entre gametas) botões foram emasculados e ensacados até verificação da formação de frutos. A autogamia (autopolinização espontânea) foi verificada por meio isolamento das flores em pré-antese (flores ensacadas com voile) e observação das mesmas até a formação dos frutos, sem a manipulação das mesmas flores. Para a avaliação de xenogamia (polinização cruzada) foi feita a polinização entre diferentes indivíduos da população, verificando-se depois a taxa de conversão em frutos. Além destes testes alguns botões foram mantidos em condições naturais, neste tratamento foi feita a contagem dos botões florais em ramos identificados, para obter-se a taxa de formação de frutos em condições naturais, não havendo qualquer tipo de manipulação.

Foi calculada a razão pólen/óvulo proposta por Cruden (1977), utilizada como indicativo indireto do sistema reprodutivo das variedades. Sendo assim foi estimado o número de grãos de pólen por flor e dividida pelo número de óvulos por flor de cindo flores de cada variedade. A contagem dos grãos de pólen foi realizada retirando-se os grãos de pólen das anteras e observando-os ao microscópio óptico em um aumento de 100 x, foram contados todos os grãos de pólen da lâmina. O número de óvulos foi determinado através de cortes realizados no ovário e contagem dos óvulos com auxílio de microscópio estereoscópio.

O índice de autoincompatibilidade foi determinado pela razão entre frutos resultantes de autopolinizações manuais e polinizações cruzadas. Considerando Bullock (1985), o limite superior adotado para determinação de espécies autoincompatíveis foi de 0,25.

Para a constatação do isolamento reprodutivo entre as variedades, realizou-se o cruzamento entre variedades, colocando-se reciprocamente pólen de uma flor no estigma de outras flores (n: 75) isoladas pré-antese, após a polinização artificial, as flores foram isoladas novamente e permaneceram no campo para acompanhamento da conversão ou não em frutos.

Sucesso reprodutivo

O Sucesso reprodutivo pré-emergente (SRPE) foi calculado através da razão de fruto/flor multiplicado pela razão semente/óvulo, proposta por Weins *et al.* (1987).

Análise de dados

Os dados morfométricos foram analisados utilizando-se análises de dissimilaridade e agrupamento (clusters), foi realizada uma análise de componentes principais (PCA), método de distância euclidiana para visualizar a possível formação de grupos e quais as variáveis que melhor explicam os eixos. Foram realizados testes t entre as variáveis (tabela 1) para ver quais as diferenças entre as variedades no que diz respeito às variáveis medidas. As análises foram executadas no software livre R 2.15.5 (2008), pacotes *vegan* e *permut*.

A análise dos dados fenológicos foi feita utilizando-se os índices de intensidade de Fournier (1974) e o índice de atividade de presença e ausência em conjunto, pois fornecem informações distintas e complementares sobre o comportamento fenológico em amostras populacionais além de facilitar a análise e a interpretação da fenologia da espécie (Bencke e Morellato 2002 (a)), análises circulares contidas nos pacotes (*CircStats*, *circular*, *season* e *stats*) no programa R, para detectar a ocorrência de sazonalidade bem como análise de variância circular (ANOVA) para detectar diferenças nas fenofases entre as duas variedades. Para verificar a correlação das fenofases com a pluviosidade, foram feitas regressões lineares simples, também no programa R, sendo a pluviosidade a variável independente e cada fenofase (botões florais, floração, frutos imaturos e frutos maduros) como variáveis dependentes.

RESULTADOS

Morfologia e morfometria

Humiria balsamifera var. *guyanensis* é representada por arbustos ou árvores com folhas simples, alternas, pecioladas, base arredondada e ápice arredondado às vezes emarginado e *H. balsamifera* var. *balsamifera* f. *attenuata* é representada por árvores com folhas simples, alternas, sésseis, base atenuada e ápice retuso. As inflorescências das duas variedades (figura 2) são do tipo panícula, terminal ou subterminal e possuem cerca de 55 a 95 (n=10) flores em *H. balsamifera* var. *guyanensis* e 41 a 121 (n=10) em *H. balsamifera* f. *attenuata*. As flores de ambas as variedades são hermafroditas, actinomorfas, pentâmeras, pétalas livres de cor branca. O androceu possui 20 estames eretos, rígidos, alternados em 2 tamanhos, sendo 10 maiores alternados por 10 menores, unidos formando um tubo do meio

em direção a base, a parte livre é abundantemente papilosa. Gineceu com estigma capitado 5-lobulado, estilete piloso do meio para a parte basal. Ovário subgloboso com 5 lóculos, 2 óvulos por lóculo. Disco nectarífero circundando o ovário. As características morfológicas mais precisas e suas respectivas medidas são mostradas comparativamente na tabela 1.

Tabela 1. Características florais de *H. balsamifera* var. *guianensis* e *H. balsamifera* var. *balsamifera* f. *attenuata*. Os valores das medidas correspondem ao mínimo, máximo, média e desvio padrão respectivamente.

Caracter	<i>H. balsamifera</i> var. <i>guianensis</i>	<i>H. balsamifera</i> f. <i>attenuata</i>
Número de flores por inflorescência	55-95 (75) ± 14,8 (n=10)	41-121 (64) ± 24,7 (n=10)
Tricomas	presentes	ausentes
Anteras	ovoides	elipsoides
Forma das tecas	globosas	ovóides
União do disco nectarífero	unido próximo ao ápice	unido na parte basal

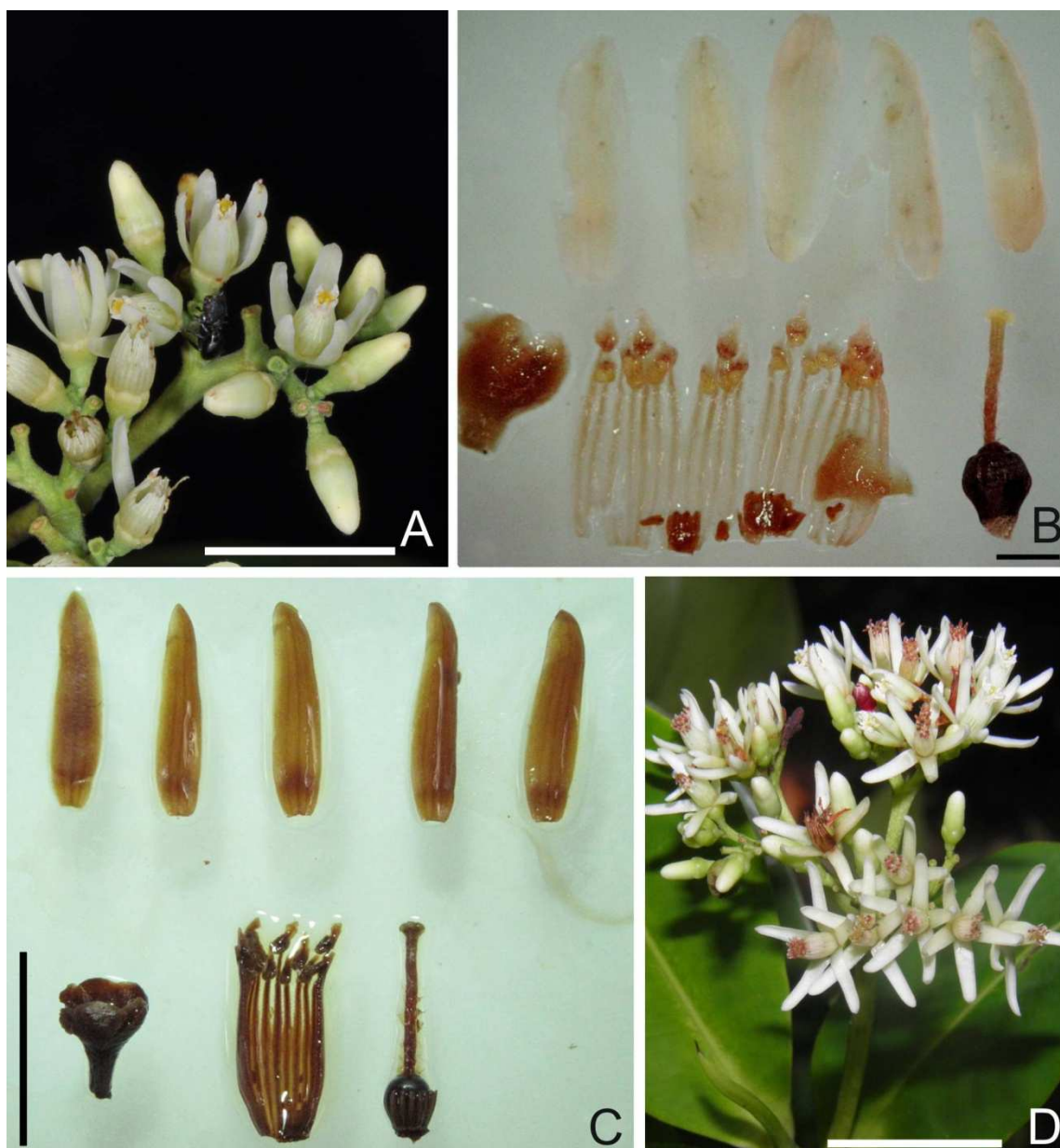


Figura 2. Inflorescências e flores das variedades de *H. balsamifera*. Em A, inflorescência (barra 1 cm) e B, detalhes da flor dissecada de *Humiria balsamifera* var. *guianensis*, barra 1mm. Em C, detalhes da flor dissecada, barra 5 mm e D, inflorescência de *Humiria balsamifera* var. *balsamifera* f. *attenuata* (barra 1 cm).

A análise de grupamento utilizando caracteres vegetativos e reprodutivos mostrou claramente as diferenças entre as variedades (figura 3). A partir da análise de componentes principais PCA (figura 4), foi possível identificar as variáveis que mais influenciaram na separação morfológicas das variedades. O primeiro eixo da PCA explicou 48% da variação encontrada entre os grupos, e as variáveis que tiveram maior peso neste eixo foram o comprimento dos estames, comprimento do estilete e comprimento das pétalas e folhas. Todas

estas bem como as demais variáveis quando comparadas entre as variedades, apresentaram diferenças significativas (tabela 2), corroborando os resultados encontrados pela análise multivariada.

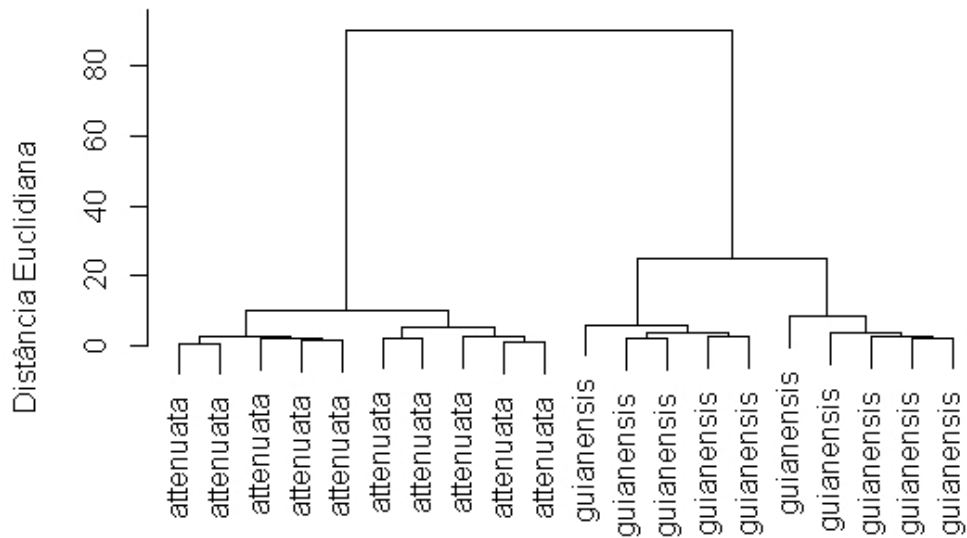


Figura 3. Dendrograma mostrando a divisão entre *Humiria balsamifera* var. *guianensis* e *Humiria balsamifera* var. *balsamifera* f. *attenuata*. Método de distância Euclidiana.

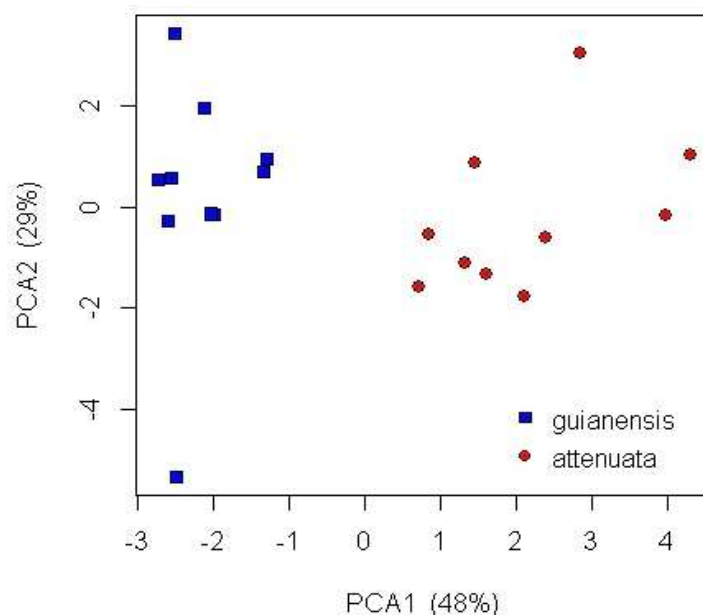


Figura 4. Análise de componentes principais entre *Humiria balsamifera* var. *guianensis* e *Humiria balsamifera* var. *balsamifera* f. *attenuata*. Nos eixos entre parênteses está a porcentagem de variação explicada pelo eixo.

Tabela 2. Variáveis utilizadas para morfometria, valor médio e desvio padrão da variável para cada variedade e resultado dos testes T, ns = resultado não significativo. Entre parênteses estão o comprimento (comp), largura (larg) e diâmetro (diam), ns= não significativo. N=100 para cada variável.

Variáveis	Média + DP	Média + DP	T. teste. Pv
	<i>f. attenuata</i>	<i>var. guianensis</i>	
Folha (comp)	89.2 ± 16.04	77.2 ± 13.25	p< 0.05
Folha (larg)	41 ± 6.62	44.57 ± 7.20	p< 0.05
Sépala (comp)	1.066 ± 0.124	1.133 ± 0.150	ns
Sépala (larg)	1.247 ± 0.140	1.314 ± 0.148	ns
Pétala (comp)	5.646 ± 0.471	4.92 ± 0.350	p< 0.05
Pétala (larg)	1.53 ± 0.27	1.691 ± 0.243	p< 0.05
Estame maior (comp)	5.116 ± 0.419	4.288 ± 0.325	p< 0.05
Estame menor (comp)	4.425 ± 0.389	3.717 ± 0.325	p< 0.05
Estilete (comp)	3.472 ± 0.540	2.774 ± 0.327	p< 0.05
Ovário (comp)	1.522 ± 0.151	1.583 ± 0.172	ns
Ovário (diam)	1.162 ± 0.130	1.374 ± 0.144	p< 0.05
Disco nectarífero (comp)	1.013 ± 0.146	0.858 ± 0.117	p< 0.05

Fenologia

A população de *Humiria balsamifera* var. *guianensis* apresentou botões florais ao longo do ano inteiro, porém com índices de atividade e intensidade variados nos diferentes meses. Foram detectados dois picos de atividade e intensidade de botões florais para esta

variedade, um no mês de julho e outro em outubro. Já na população de *Humiria balsamifera* var. *balsamifera* f. *attenuata*, o único mês que não apresentou botões florais foi fevereiro. Os meses em que foram observados índices de atividade e intensidade mais altos foram julho e agosto, no qual 95% dos indivíduos estavam com botões florais, com 50% e 55% de intensidade em julho e agosto respectivamente (figura 5).

Observou-se que ambas as variedades apresentaram o pico de atividade de botões florais no segundo pico de precipitação, e o pico de intensidade ocorreu logo após a uma diminuição na precipitação, entretanto a var. *guianensis* também apresentou pico de atividade no período de menor precipitação que ocorreu em outubro. No entanto as análises de regressão linear simples indicaram que não houve qualquer relação significativa de nenhuma das fenofases observadas com a pluviosidade em nenhuma das variedades.

O período de floração para *Humiria balsamifera* var. *guianensis* se estendeu ao longo do ano, onde foram identificados dois picos, um em agosto, no qual 95% dos indivíduos apresentaram tal fenofase com intensidade de cerca de 40% e outro pico de floração em outubro, onde 100% dos indivíduos da população estavam floridos com intensidade de 30%. A floração em *Humiria balsamifera* var. *balsamifera* f. *attenuata* iniciou no mês de maio, atingiu o seu pico também em agosto, com índice de atividade de 90% e percentual de intensidade de 50%, porém em setembro, ao contrário de *Humiria balsamifera* var. *guianensis*, apresentou uma queda brusca na produção de flores e continuou até dezembro com poucos indivíduos produzindo um baixo número de flores.

Humiria balsamifera var. *guianensis* apresentou frutos um mês depois dos picos de floração. *Humiria balsamifera* var. *balsamifera* f. *attenuata* apresentou frutos imaturos de junho a dezembro, com pico de atividade de setembro a outubro, onde 90% dos indivíduos apresentam frutos imaturos com intensidades diferentes. No que diz respeito aos frutos maduros os índices de atividade e intensidade reduziram bastante com relação à fase de frutos imaturos em ambas as variedades. As duas variedades apresentaram dois picos de atividade de frutos maduros que ocorreram nos meses de setembro e dezembro. O maior índice de atividade de frutos maduros foi de 50% com intensidade de apenas 10% em *Humiria balsamifera* var. *guianensis* no mês de dezembro e 45% de atividade com intensidade de 15% em *Humiria balsamifera* var. *balsamifera* f. *attenuata* também em dezembro.

H. balsamifera var. *guianensis*

H. balsamifera f. *attenuata*

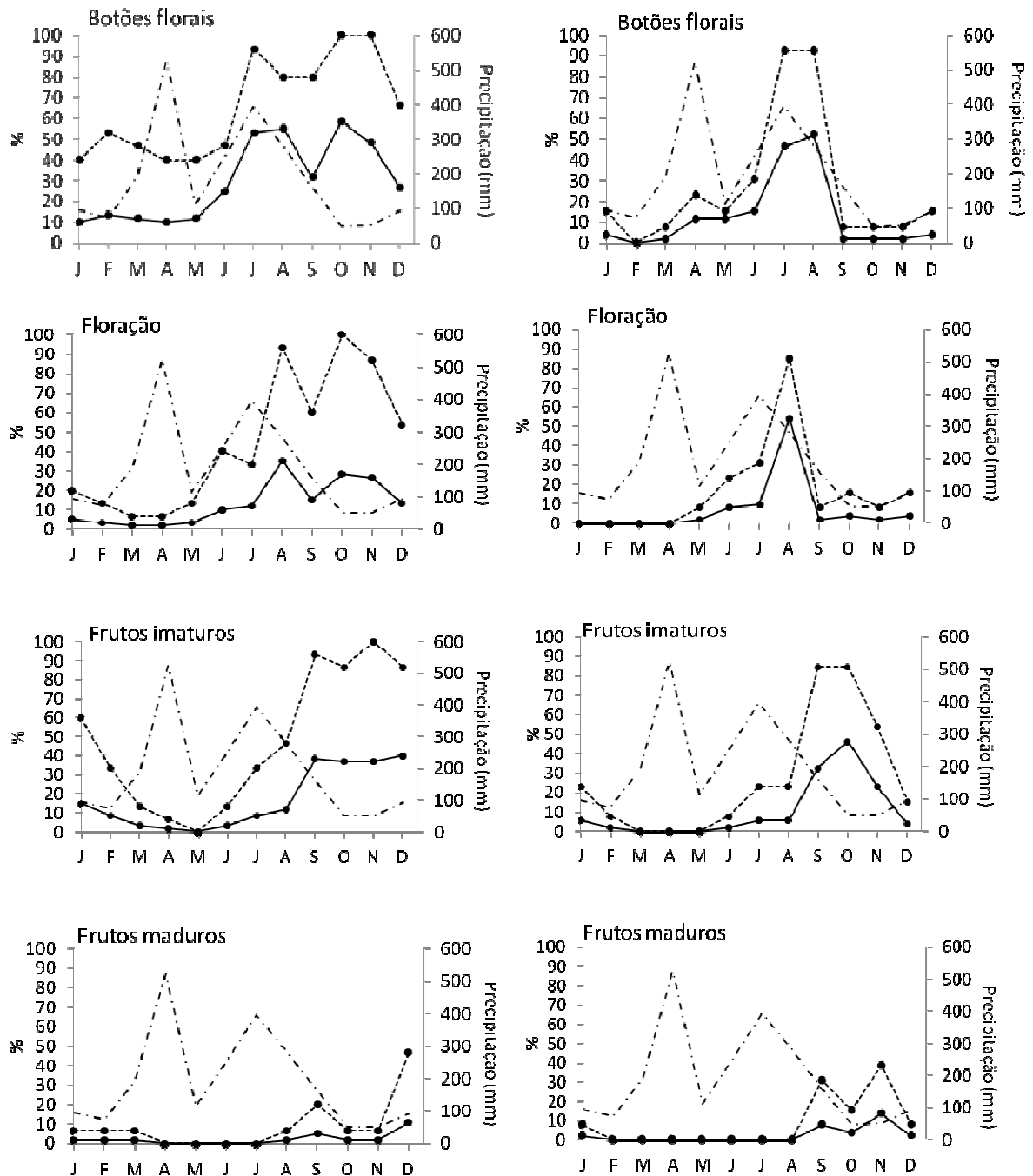


Figura 5. Representação gráfica da fenologia das variedades *H. balsamifera* var. *guianensis* e *H. balsamifera* f. *attenuata* de acordo com dois métodos de análise de dados: índice de atividade (- - -) e percentual de intensidade de Fournier (—•—), e dados de precipitação para o ano de 2012 (-·-·-) obtidos no site INMET (Instituto Nacional de Meteorologia) da estação do município de Caracaraí-RR.

Houve coincidência nos picos de atividade e intensidade em todas as fenofases para *Humiria balsamifera* var. *balsamifera* f. *attenuata*, e praticamente todas para *Humiria balsamifera* var. *guianensis*, exceto a fenofase de frutos imaturos, mostrando que os dois métodos para a análise dos dados foram correlacionados neste estudo (figura 5).

Os resultados da análise de estatística circular (figura 6) mostraram que *Humiria balsamifera* var. *guianensis* não apresenta sazonalidade marcada para fenofases observadas, enquanto que *Humiria balsamifera* var. *balsamifera* f. *attenuata* apresentou sazonalidade para as fenofases de botões florais (Rayleigh test: 0.509, P-value: 0.0412) e frutos maduros (Rayleigh test: 0.6507, P-value: 0.0041), apesar desta variedade não apresentar frutos maduros concentrados somente em um mês.

Não houve diferença significativa entre as fenofases para nenhuma variedade. A fenofase de botões florais apresentou valor de significância de ($p=0.66$), floração ($p=0.27$), frutos imaturos ($p=0.26$) e frutos maduros ($p=0.17$).

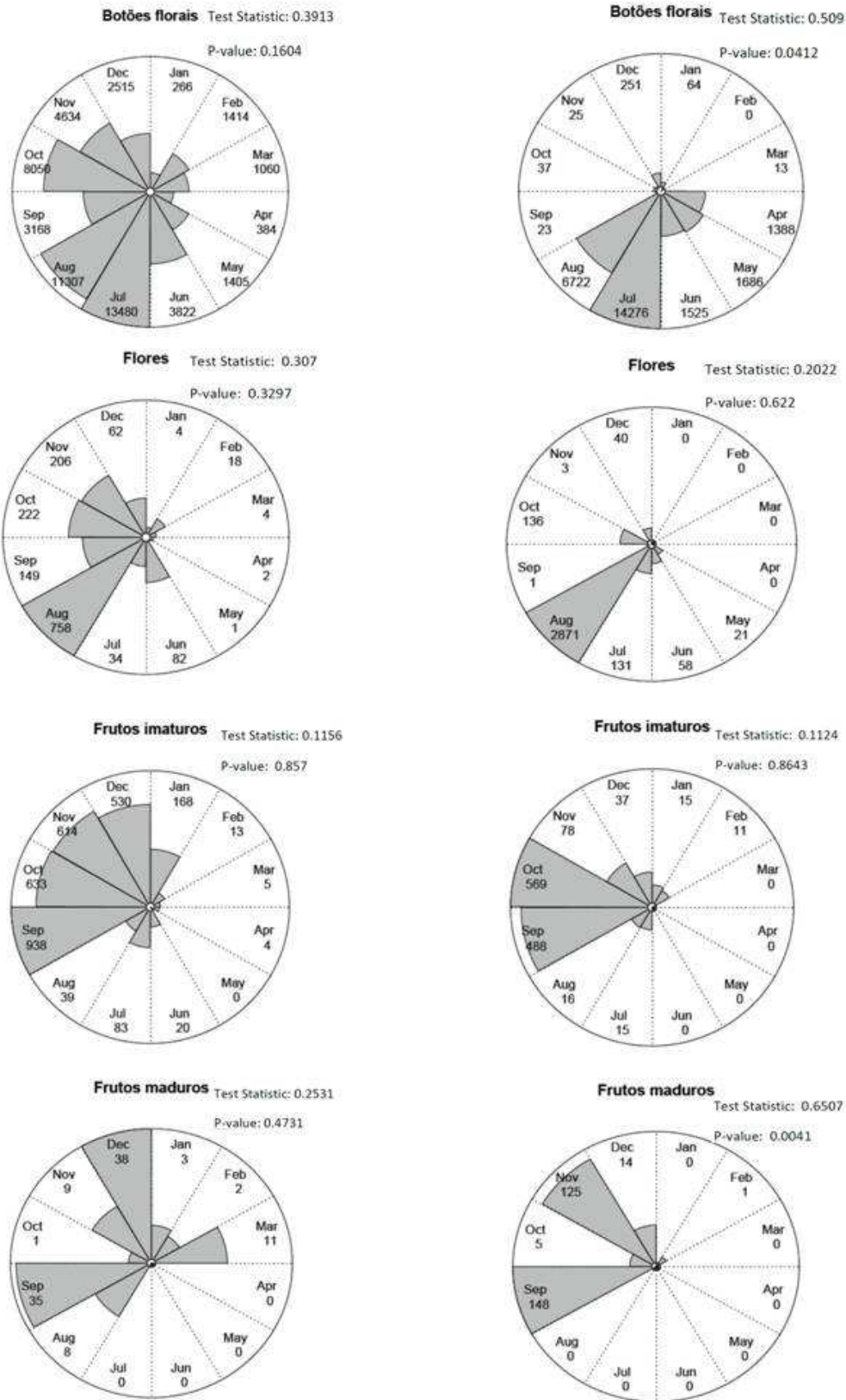


Figura 6. Gráficos de distribuição circular das fenofases e botões florais, floração, frutos imaturos e frutos maduros para as variedades *H. balsamifera* var. *guianensis* e *H. balsamifera* f. *attenuata*, abaixo dos meses estão valores totais observados para a população. Na legenda os valores resultados do teste de Rayleigh que mede a uniformidade de uma distribuição circular e os valores de significância do teste.

Biologia floral

Todos os indivíduos estudados das populações de ambas as variedades não apresentaram diferença espacial marcante entre as anteras e os estigmas, estando estes praticamente ao mesmo nível, caracterizando assim a condição de homostilia.

Não foi detectado um padrão de abertura das flores em relação à sua posição na inflorescência para as duas variedades. As flores abriram em qualquer região da inflorescência de acordo com a formação/maturação do botão, assim, foi observada uma grande quantidade de flores que se abriam todos os dias, em posições variadas na inflorescência, durante período de floração.

As flores de ambas as variedades iniciam a abertura entre as 7 e 8 horas da manhã, estando com as pétalas totalmente separadas às 10 da manhã. Antes mesmo da abertura e separação total das pétalas, por volta de 7:50, observou-se que o estigma apresentava aspecto viscoso e reativo quando em contato com peróxido de hidrogênio, indicando que o mesmo estava receptivo.

A exposição do pólen ocorreu poucos minutos depois ou ao mesmo tempo da receptividade estigmática. O período de antese da flor se estende até cerca de 11:00 para *Humiria balsamifera* var. *balsamifera* f. *attenuata* e 13:00 para *Humiria balsamifera* var. *guianensis*, quando as anteras já estavam se desprendendo e caindo do conectivo e o estigma apresentava sinais de ressecamento.

Por volta das 18 horas, as flores das duas variedades começaram a apresentar sinais de senescência, ou seja, pétalas de cor marrom e caindo, anteras caídas e conectivo arroxeados. Na manhã do dia seguinte, observou-se que as flores que foram polinizadas permaneceram na inflorescência e as que não foram polinizadas haviam caído, sendo assim, o tempo de vida da flor é de um dia apenas.

Por conta da coincidência no horário de receptividade estigmática com a exposição e liberação do pólen as variedades foram consideradas homogâmicas. A sobreposição dos períodos de antese das diferentes variedades pode levar a possível troca de polén entre elas, podendo, portanto, ocasionar o cruzamento entre as diferentes variedades.

As flores da família Humiriaceae apresentam discos nectaríferos circundando a base do ovário (Cuatrecasas 1961). Tanto em *Humiria balsamifera* var. *guianensis* quanto em *Humiria balsamifera* var. *balsamifera* f. *attenuata* o néctar começa a ser secretado antes mesmo da abertura total das flores. O volume de néctar nas duas variedades foi relativamente pequeno. *Humiria balsamifera* var. *guianensis*, apresentou volume de cerca de 1µl de a porcentagem de açúcar variou de 24 a 26%, já em *Humiria balsamifera* var. *balsamifera* f. *attenuata*, o volume foi de 0,25µl, cerca de ¼ do volume observado em *Humiria balsamifera* var. *guianensis*, todavia a concentração de açúcar foi de maior, caracterizando um néctar mais concentrado, cerca de 32 a 33%. Foi observada a reposição de néctar, porém em quantidades muito pequenas que não puderam ser mensuradas. Foi notado que mesmo depois da perda das tecas e da exposição total do pólen, ainda havia visitação pelas abelhas coletoras de néctar.

As flores de ambas as variedades liberavam um suave odor levemente adocicado (caracterização olfativa subjetiva) logo pela manhã após a abertura das flores quando as mesmas eram expostas aos primeiros raios solares, este odor permanecia até o início da tarde.

Não foi observada na posição dos osmóforos entre as duas variedades (figura 7, A e C), as partes coradas em vermelho neutro foram as pétalas e o conectivo das anteras, sendo que os conectivos apresentaram pequenas pontuações em sua superfície, já nas pétalas a coloração foi relativamente fraca e se deu principalmente na região apical e nas margens.

O teste de hidróxido de amônio indicou a luz ultravioleta é refletida intensamente nas pétalas, sépalas, filetes e conectivos das anteras. Ambas as variedades apresentaram o mesmo padrão de reflexão (figura 7, B e D).

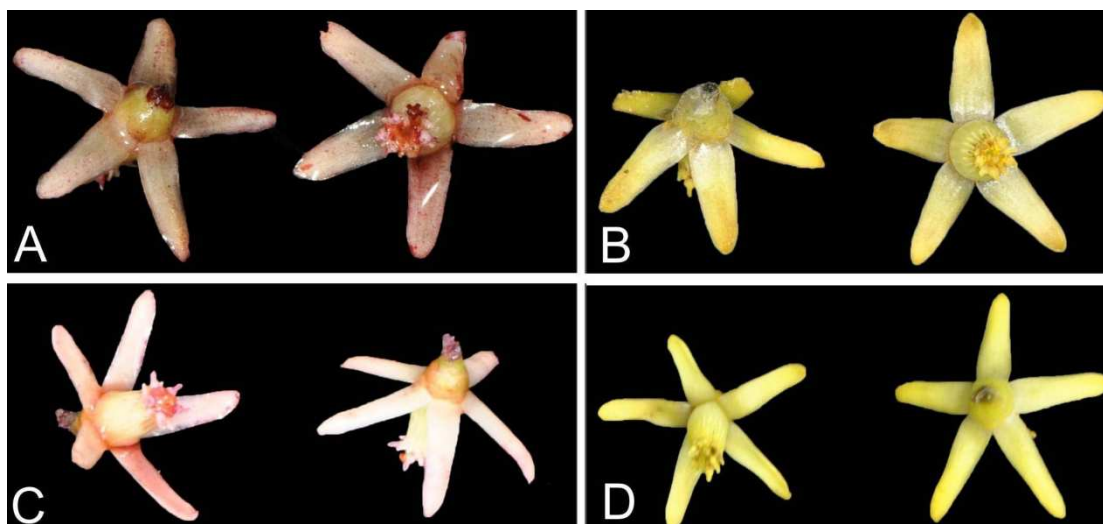


Figura 7. Resultados dos testes para detecção de osmóforos (vermelho neutro), flores em vermelho e zonas de reflexão UV (hidróxido de amônia) flores em amarelo. Em A e B, *Humiria balsamifera* var. *guianensis* e C e D, *Humiria balsamifera* var. *balsamifera* f. *attenuata*.

Visitantes florais

Foram registradas visitas de 18 espécies, sendo nove de abelhas, uma de vespa, duas formigas, uma de borboleta, uma de mosca, um besouro e três espécies de aves (tabela 3). As abelhas foram responsáveis por mais de 90% das visitas em ambas as variedades.

As espécies mais frequentes (maior porcentagem de visitação) foram abelhas da família Apidae, onde *Trigona branneri*, *Melipona* aff. *illustris*, *Trigona fulviventris* e *Apis mellifera scutellata* foram mais representativas em *Humiria balsamifera* var. *guianensis*, totalizando 84,1% das visitas nesta variedade. Para *Humiria balsamifera* var. *balsamifera* f. *attenuata* os visitantes mais representativos foram *Trigona cilipes*, *Trigona branneri* e *Melipona* aff. *illustris*, somando 88,8% das visitas. As demais espécies apresentaram menos que 3,5% de visitação, ou seja, foram registradas de uma a oito vezes durante todo o período de observação (tabela 3).

Trigona branneri foi a primeira espécie a visitar ambas as variedades, suas visitas iniciavam antes mesmo da abertura total das flores por volta de 7:30 da manhã e perduravam ao longo do dia até o início da noite, por volta de 18:30, quando o último visitante deixava o local.

Durante o processo de abertura da flor, *Trigona branneri* pousava sobre o tubo de estames e iniciava a coleta de pólen em ambas as variedades. O pólen coletado era armazenado em suas corbículas. No momento da coleta, a mesma introduzia a cabeça no tubo de estames na altura das anteras e coletava o pólen das tecas seguindo movimento circular até completar a volta no tubo, neste momento, o pólen também aderiria em sua cabeça e em parte do seu abdome. Após cerca de 5 segundos na flor, ela partia para outras flores e após explorar todas as flores da inflorescência, partia para outras inflorescências. Esta espécie permanecia bastante tempo explorando o mesmo indivíduo, uma vez que os indivíduos apresentavam uma grande quantidade de flores todos os dias. Foi observada também para *T. branneri* que alguns indivíduos forrageavam tanto em *Humiria balsamifera* var. *guianensis* quanto em *Humiria balsamifera* var. *balsamifera* f. *attenuata* quando estas encontravam-se próximas uma das outras, tornando-se possível o fluxo de pólen entre variedades.

Outras espécies que também foram observadas coletando pólen foram *Melipona* aff. *illustris* nas duas variedades e *Aparatrigona impuctata* somente em *Humiria balsamifera* var. *guianensis*. Estas espécies permaneciam cerca de 3 segundos sobre a flor e apresentaram comportamento semelhante a *Trigona branneri* na coleta do pólen, porém *Aparatrigona impuctata* apresentou baixo número de visitas.

A coleta de néctar iniciou concomitantemente á coleta do pólen. Dentre as espécies coletoras de néctar tanto em *Humiria balsamifera* var. *guianensis* quanto em *Humiria balsamifera* var. *balsamifera* f. *attenuata* estão *Trigona cilipes*, que assim como *T. branneri*, também foi frequente em suas visitas a ambas as variedades, porém teve maior taxa de visitação na forma *attenuata* e foi observada na maioria das vezes atuando na coleta de néctar, *Apis mellifera scutellata*, *Ptilotrigona lurida*, a vespa *Brachygastra bilineolata*, e somente na var. *guianensis* estão *Trigona fulviventris* e *Melipona seminigra merrillae* (figura 8).

Todas as espécies coletoras de néctar, exceto *Trigona branneri*, o coletavam por meio de furos e fissuras feitas na parte externa do tubo de estames, no qual introduziam a probóscide e sugavam o néctar por meio destes furos sem tocar as anteras, este comportamento as classificou como pilhadoras néctar. Já *T. branneri* apresentou comportamento diferente, em vez de furos ela cortava com seu aparelho bucal o tubo de estames, ou seja, emasculava a flor para acessar o néctar. As demais espécies também foram observadas coletando néctar de flores emasculadas por *T. branneri*. Este comportamento foi

observado logo no início da antese, antes mesmo da liberação do pólen, porém com maior frequência após a sua liberação.

O teste de exclusão de polinizadores, feito somente com as abelhas que foram as principais visitantes, revelou que as *Trigona* spp. foram as polinizadoras potenciais das duas variedades, porém o sucesso reprodutivo apresentado foi muito baixo, apenas 0.75% (n=25) de frutos formados em *Humiria balsamifera* var. *guianensis* e 0.5% (n=25) em *Humiria balsamifera* var. *balsamifera* f. *attenuata*.

Com base nos resultados dos testes, observações do comportamento e porcentagem de visitação, os visitantes foram classificados quanto a sua função na polinização (tabela 3), sendo considerados assim polinizadores potenciais e/ou eventuais de as abelhas *Trigona branneri*, *Trigona cilipes*, *Melipona* aff. *illustris* e *Trigona fulviventris* para *Humiria balsamifera* var. *guianensis* e *Trigona branneri*, *Trigona cilipes*, *Melipona* aff. *illustris* para *Humiria balsamifera* var. *balsamifera* f. *attenuata*

Aves das espécies *Amazilia fimbriata*, *Coereba flaveola* e *Dacnis cayana* foram observados visitando flores somente *Humiria balsamifera* var. *balsamifera* f. *attenuata* nos indivíduos mais altos, estes foram considerados também como polinizadores eventuais, uma vez que podem tocar as anteras e o estigma no momento da coleta do néctar. O número de visitas dos demais visitantes, sendo Lepidoptera, Formicidae, Coleoptera e Diptera foi baixo >1,5% e seu possível papel na polinização é mostrado na tabela 3.

Ambas as variedades compartilharam a maioria dos visitantes que as únicas espécies que foram exclusivas para uma única variedade foram *Melipona seminigra* que visitou somente a f. *attenuata* e *Trigona fulviventris* que visitou somente a var. *guianensis* (figura 9).

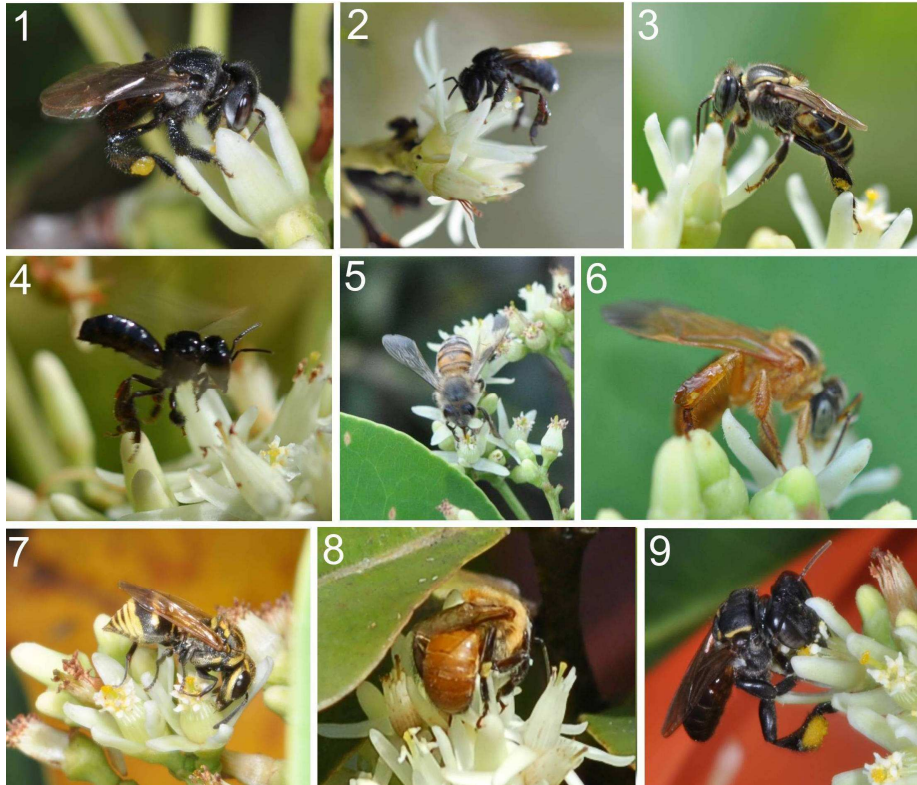


Figura 8. Visitantes florais observados durante o estudo: 1. *Trigonabranneri*; 2. *Trigona cilipes*; 3. *Melipona* aff. *illustris*; 4. *Trigona fulviventris*; 5. *Apis mellifera scutellata*; 6. *Ptilotrigona lurida*; 7. *Brachygastra bilineolata*; 8. *Melipona seminigramerrilae*; 9. *Aparatrigona impuctata*.

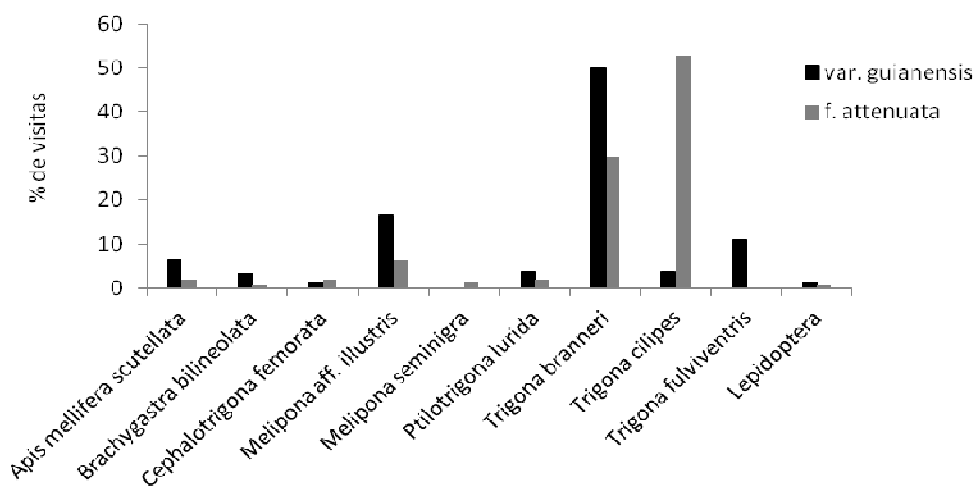


Figura 9. Gráfico comparativo dos visitantes florais que tiveram mais que duas visitas (durante todo o período de observação) na var. *guianensis* e f. *attenuata*.

Tabela 3. Visitantes florais de *H. balsamifera* var. *guianensis* e *H. balsamifera* f. *attenuata*, porcentagem de visitação e papel na polinização: PP = polinizador potencial; PE = polinizador eventual; PN= pilhador de néctar; (-) visitante floral não observado.

Visitantes	<i>H. balsamifera</i> var. <i>guianensis</i>		<i>H. balsamifera</i> f. <i>attenuata</i>	
	% de visitas	Função na polinização	% de visitas	Função na polinização
HYMENOPTERA				
Apidae				
<i>Apis mellifera scutellata</i> (Lepelletier, 1836)	6.3	PN	3	PN
<i>Aparatrigona impuctata</i> (Ducke, 1916)	0.4	PE	0	-
<i>Cephalotrigona femorata</i> (Smith, 1854)	1.3	PE	1.9	PE
<i>Ptilotrigona lurida</i> (Smith, 1854)	3.8	PE	1.9	PE
<i>Melipona</i> aff. <i>Illustris</i> (Schwarz, 1932)	16.7	PE	6.2	PE
<i>Melipona seminigra merrillae</i> (Cockerell, 1919)	0	-	1.2	PN
<i>Trigona branneri</i> (Cockerell, 1912)	50.2	PP	29.8	PP
<i>Trigona cilipes</i> (Fabricius, 1804)	3.8	PE	52.8	PP
<i>Trigona fulviventris</i> (Guérin, 1835)	10.9	PE	0	-
Vespidae				
<i>Brachygastra bilineolata</i> (Spinosa, 1841)	3.3	PN	0.6	PN
Formicidae				
<i>Ectatomma brunneum</i> (Smith, 1858)	0.8	PN	0.6	PN
<i>Pseudomyrmex termitarius</i> (Smith, 1855)	0.4	PN	0	-
DIPTERA				
Indeterminada sp.1	0.4	PN	0.6	PN
LEPIDOPTERA				
Indeterminada sp.1	1.3	PE	0.6	PE
COLEOPTERA				
Indeterminada sp.1	0.4	PN	0	-
PASSARIFORMES				
Trochilidae				
<i>Amazilia fimbriata</i> (Gmelin, 1788)	0	-	0.6	PE
Coerebidae				
<i>Coereba flaveola</i> (Linnaeus, 1758)	0	-	0.6	PE
Thraupidae				
<i>Dacnis cayana</i> (Linnaeus, 1766)	0	-	0.6	PE

Sistema reprodutivo

Humiria balsamifera var. *guianensis* apresentou muito baixa formação de frutos tanto no teste de autopolinização espontânea quanto no de autopolinização manual (tabela 4). *Humiria balsamifera* var. *balsamifera* f. *attenuata* também apresentou baixa taxa de formação de frutos por autopolinização manual, todavia, apresentou maior taxa de autopolinização espontânea em relação à variedade *Humiria balsamifera* var. *guianensis*.

Apesar de ter ocorrido formação de frutos por autopolinização manual nas duas variedades, estas apresentaram valores muito baixos índice de autoincompatibilidade (Bullock 1985), sendo que a *Humiria balsamifera* var. *guianensis* apresentou um índice de 0,12 e *Humiria balsamifera* var. *balsamifera* f. *attenuata* 0,03, ou seja, valores menores que o estipulado (0,25) para serem consideradas autocompatíveis, sendo assim ambas as variedades foram consideradas autoincompatíveis.

Quanto à formação de frutos sem a presença do grão de pólen (apomixia), não foi encontrada evidência deste tipo de reprodução para nenhuma das variedades estudadas. Foi verificado também que as taxas de formação de frutos em condições naturais foram relativamente baixas, sendo 2,1% para *Humiria balsamifera* var. *guianensis* e apenas 1,2% em *Humiria balsamifera* var. *balsamifera* f. *attenuata*.

Observaram-se altas taxas de frutificação resultantes de polinizações cruzadas tanto dentro como entre as variedades. As taxas de polinização cruzada dentro das variedades foram de 68% e 50,7% para *Humiria balsamifera* var. *guianensis* e *Humiria balsamifera* var. *balsamifera* f. *attenuata* respectivamente e de polinização cruzada entre as variedades foram muito similares, sendo de 50,6% de formação de frutos resultantes do cruzamento de *guianensis* vs. *attenuata* (*attenuata* como receptora do pólen de *guianensis*) e de 63,2% para o cruzamento entre *attenuata* vs. *guianensis* (*guianensis* como receptora do pólen de *attenuata*), portanto nenhum tipo de autoincompatibilidade cruzada foi detectado.

Tabela 4. Produção de frutos por *H. balsamifera* var. *guianensis* e *H. balsamifera* var. *balsamifera* f. *attenuata* resultados de polinizações manuais, espontâneas e naturais.

Espécies / Tratamento	<i>H. balsamifera</i> var. <i>guianensis</i>			<i>H. balsamifera</i> var. <i>balsamifera</i> f. <i>attenuata</i>		
	Nº flores	Nº frutos formados	%	Nº flores	Nº frutos formados	%
Apomixia	83	0	0	75	0	0
Autopolinização espontânea	672	2	0.3	558	26	4.7
Autopolinização manual	76	6	7.9	75	1	1.3
Polinização natural	479	10	2.1	507	6	1.2
Polinização cruzada dentro de variedades	75	51	68.0	75	38	50.7
Polinização cruzada entre variedades	76	48	63.2	79	40	50.6

Diante das altas taxas de cruzamento tanto dentro como entre as variedades e da baixa formação de frutos por autopolinização, as duas variedades foram consideradas como xenógamas facultativas. Este resultado foi confirmado também pelo o cálculo da razão pólen/óvulo (teste indireto para a determinação do sistema reprodutivo) (Cruden 1977), no qual também permitiu incluir as variedades entre as plantas xenógamas facultativas (tabela 5).

Tabela 5. Razão pólen/óvulo para *H. balsamifera* var. *guianensis* e *H. balsamifera* f. *attenuata*, onde P é o número de grãos de pólen , seguido do seu desvio padrão e O, o número de óvulos.

Variedades	Número			
	de flores	P	O	P/O
<i>H. balsamifera</i> var. <i>guianensis</i>	10	5352 ± 1606.0	10	535.2 ± 160.6
<i>H. balsamifera</i> f. <i>attenuata</i>	10	2508 ± 919.9	10	250.8 ± 102.8

Sucesso reprodutivo

O sucesso reprodutivo pré-emergente de ambas as variedades foi extremamente baixo. A variedade *guianensis* apresentou uma porcentagem de 1% de sucesso, enquanto que a forma *attenuata* 0,8%. Esses baixos valores pode ser reflexo grande taxa (acima de 90%) de aborto de flores e/ou embriões observada nestas variedades, além disso, nenhuma plântula nova ou semente germinando foi observada durante os 15 meses de observações e estudos de campo nas populações destas variedades.

DISCUSSÃO

Morfologia e morfometria – Os resultados das análises morfométricas mostraram a diferença morfológica significativa entre a *Humiria balsamifera* var. *guianensis* e *Humiria balsamifera* var. *balsamifera* f. *attenuata*. Além de confirmarem a diferença vegetativa que foi proposta por Cuatrecasas (1961), os resultados revelaram que existem diferenças significativas também na flor, que não foram citadas e nem analisadas na revisão taxonômica feita por Cuatrecasas, demonstrando que a flor pode ser um caráter importante na diferenciação entre as variedades do complexo *Humiria balsamifera*.

A plasticidade fenotípica poderia ser uma explicação plausível para as diferenças morfológicas encontradas entre as variedades, entretanto, o fato de *Humiria balsamifera* var. *guianensis* e *Humiria balsamifera* var. *balsamifera* f. *attenuata* ocorrerem lado a lado, indica que as diferenças morfológicas podem ter uma base genética.

A variação na morfologia relacionada à plasticidade fenotípica é esperada para caracteres vegetativos (Bradshaw 1965), no entanto, nas duas variedades foram encontradas diferenças também no tamanho das flores, pétalas, estilete e disco nectarífero. Os resultados deste estudo mostram que apesar das diferenças morfológicas não foram encontradas diferenças de comportamento fenológico e polinizadores, indicando que as barreiras reprodutivas extrínsecas não são efetivas no isolamento entre as variedades como visto adiante.

Fenologia – Este estudo mostrou que tanto *Humiria balsamifera* var. *guianensis* e *Humiria balsamifera* f. *attenuata* apresentaram padrão de floração estendida (> 5 meses) de acordo com a classificação de padrões fenológicos de Newstrom *et al.* (1994), estes padrões foram semelhantes aos encontrados em três espécies de *Retiniphyllum* Bonpl. (Rubiaceae) estudadas por Schwade *et al.* (dados não publicados) em ambiente de campinaranas na Amazônia Central. Este tipo de floração pode prolongar a disponibilidade de recursos tanto para polinizadores quanto para dispersores.

Em algumas regiões tropicais a precipitação pode não ser o principal fator climático iniciando a floração em árvores (Dainou *et al.* 2012) . Segundo Bawa & Ng (1990), Rathcke & Lacey (1985) e Morellato *et al.* (1989, 1990, 2002), em florestas tropicais úmidas, onde a pluviosidade é bem distribuída ao longo do ano e não há estação seca pronunciada, o desencadeamento das fases de brotamento, floração e frutificação pode estar relacionado com outros fatores como comprimento de dia (fotoperíodo), umidade e temperatura. Ramírez & Briceño (2011) em um estudo com 223 arbustos e herbáceas na Gran Sabana (Venezuela) verificaram a independência das fenofases em relação ao regime de precipitação além da sazonalidade de floração e frutificação em todas as formas de vida observadas (árvores, arbustos, ervas, lianas e parasitas).

A sincronia das populações, estimada através do índice de atividade de Bencke & Morellato (2002 (a)), foi considerada alta (>60%) em ambas as variedades somente nos picos de intensidade, seguindo com sincronia baixa ao longo do período de manifestação da fenofase. Auguspurger (1985) destaca que a sincronia na floração é um requisito para o sucesso reprodutivo em indivíduos xenógamos ou autoincompatíveis (como no caso das duas variedades deste estudo, tratado adiante), podendo ter influência sobre a seleção do “parceiro” bem como na estrutura genética da população e qualidade da descendência de um indivíduo. Além de igualmente influenciar a sincronização das etapas seguintes como a maturação dos

frutos, dispersão e germinação das sementes. Por outro lado, Rathcke & Lacey (1985) afirmam que certo grau de assincronia entre flores de um mesmo indivíduo também pode favorecer a polinização cruzada, uma vez que os polinizadores são "forçados" a moverem-se entre os indivíduos.

A alta redução nos índices de intensidade e percentual de atividade de frutos maduros quando comparada com as fenofases de frutos imaturos e floração, tanto em *Humiria balsamifera* var. *guianensis* quanto em *Humiria balsamifera* var. *balsamifera* f. *attenuata*, pode ser a princípio, atribuída tanto a um problema na resolução das observações, ou seja, o intervalo de um mês entre as observações pode ter sido muito grande se considerada a possibilidade de rápida maturação dos frutos, quanto por herbivoria ou até mesmo o aborto dos frutos causado pela presença de algum tipo barreira reprodutiva pós-zigótica. Neste caso seria necessário um menor intervalo de tempo entre as observações a partir do início da frutificação para a observação da provável causa da redução de frutos maduros. Deve ser levada em consideração também, como o observado neste estudo, a alta taxa de autoincompatibilidade (refletida no sucesso reprodutivo natural) que foi de fato constatada e será discutida adiante.

A sobreposição nos períodos de floração entre as variedades deste estudo faz com que o comportamento fenológico não atue como uma barreira reprodutiva pré-zigótica entre elas, havendo assim a possibilidade de troca de pólen umas vez que, segundo Augspurger (1983) a floração de tipo estendida promove a polinização cruzada entre indivíduos e aumenta o número de parceiros com que a planta pode cruzar, bem como promove o movimento interplanta.

Biologia floral- O hermafroditismo (dois sexos na mesma flor) é uma condição preponderante em muitas angiospermas (cerca de 80% das angiospermas são hermafroditas), esta condição unida a homostilia (sem diferença espacial entre estames e estigma, encontram-se a mesma altura) e homogamia (sem diferença temporal no funcionamento de estames e estigma) (encontrada nas variedades deste estudo) pode facilitar a autogamia (Proctor *et al.* 1996, Bawa 1990 & Barrett 2010). No entanto ambas as variedades apresentaram altos índices de autoincompatibilidade, a fim de evitar/minimizar a autogamia e suas consequências como a perda de variabilidade genética.

As flores das variedades não apresentaram algumas das características típicas da síndrome de polinização por abelhas proposta por Faegri & Van der Pijl (1979) como simetria bilateral e guias de néctar ou estandartes, no entanto apresentam antese diurna, flores inconspícuas de cor branca, néctar e pólen, que são os principais recursos utilizados por abelhas (Minckley & Roulston 2006). Estas características que também foram citadas por Gentry (1974), aliadas a alta frequência de visitação por abelhas sugerem que tanto em *Humiria balsamifera* var. *guianensis* quanto a *Humiria balsamifera* var. *balsamifera* f. *attenuata* são melitófilas.

De acordo com Levin (1971) táxons simpátricos podem alcançar alto grau de isolamento pelo tempo diferente (separação fenológica) de abertura das flores durante o dia. No entanto a coincidência nos períodos de antese entre as variedades estudadas não pode atuar como barreira reprodutiva.

Visitantes florais- As flores de ambas as variedades receberam visitas de uma ampla gama de visitantes, principalmente abelhas de pequeno a médio porte como observado para *Humiria balsamifera* por Ramirez (1993) na Venezuela. Sendo assim, tanto *Humiria balsamifera* var. *guianensis* como *Humiria balsamifera* var. *balsamifera* f. *attenuata* poderiam ser consideradas generalistas, porque segundo Waser (2006), são visitadas por vários grupos de insetos e animais, no entanto foram consideradas melitófilas pelo fato de somente abelhas terem sido consideradas como polinizadores potenciais ou eventuais.

Apesar da ampla visitação em ambas as variedades, poucos visitantes agiram como polinizadores efetivos. A participação de vários destes agentes no sucesso reprodutivo de ambas as variedades foi tida como baixa, uma vez que muitos atuaram como pilhadores, no entanto, alguns deles podem atuar como vetores ocasionais de pólen, podendo realizar a polinização, como observado neste estudo.

Cabral *et al.* (2011), em um estudo realizado na mesma área de estudo, observaram que as *Trigonas* pp. agiram como polinizadoras efetivas de *Clusia nitida* sp. nov (Clusiaceae), observaram também que o baixo sucesso reprodutivo a partir da visitação por abelhas (teste de exclusão de polinizadores) pode estar relacionada ao método utilizado, ou seja, o ensacamento das flores foi feito logo após a visita de apenas uma abelha, e isso pode refletir uma ausência de pólen nessas abelhas.

As abelhas Apidae (Meliponini) tiveram relativa importância na polinização das variedades deste estudo, principalmente as espécies de *Trigona* e *Melipona*. Em um estudo de Vásquez & Webber (2010), em uma floresta dentro da cidade de Manaus, estas também foram importantes visitantes e polinizadoras em duas espécies do gênero *Casearia* e uma de *Lindackeria* (Flacourtiaceae/Salicaceae).

Dentre os outros trabalhos citam a participação de abelhas Apidae (Meliponini) principalmente as *Trigona* spp. como principais visitantes e/ou polinizadores, estão Tokumoto *et al.* (2013) com *Dillenia suffrutuosa* (Dilleniaceae), Virilo *et al.* (2007) com *Psychotria tenuinervis* (Rubiaceae), Pansarin & Amaral (2006) com a orquídeas *Polystachya estrellensis* e *P. concreta* e no trabalho de Kennedy *et al.* (2013) que mostra a importância destas e outras abelhas na polinização sistemas agroflorestais como o de café. Estes e outros estudos demonstram que além do comportamento de pilhadoras, também observado em algumas espécies de *Trigona* neste estudo, estas abelhas representam grande importância na visitação e consequente polinização de um grande número de plantas.

Diante disso, a assembléia de polinizadores pode não ser considerada como uma barreira reprodutiva pré-zigótica efetiva entre as duas variedades, uma vez que ambas as variedades compartilharam grande parte dos visitantes florais observados neste estudo.

Sistema reprodutivo- Segundo Schwade, M. R. N; Neto, R. G. S; Webber, A. C (dados não publicados) a ausência de formação de fruto por apomixia e baixas taxas de autopolinização espontânea indicam que a atividade dos visitantes florais pode ser de fundamental importância para o sucesso reprodutivo.

Apesar de ambas as variedade apresentarem a condição de homostilia e homogamia que são características que favorecem a autogamia (Barrett 2010), os indivíduos tanto de *Humiria balsamifera* var. *guianensis* quanto de *Humiria balsamifera* var. *balsamifera* f. *attenuata* foram considerados autoincompatíveis, seguindo os critérios de Bullock (1985). Segundo Richards (1997), Brewbaker (1957) e Schifino-Wittman & Dall'Agnol (2002), autoincompatibilidade é um mecanismo que promove a alogamia (xenogamia- como verificado neste trabalho), permitindo então a manutenção da variabilidade genética das populações.

Assim como as vantagens a autoincompatibilidade, em alguns casos, pode levar a certa ineficiência reprodutiva, como visto por Suthelard & Deldh (1984) onde comparando 316

espécies, observaram que a média de produção de frutos em plantas autocompatíveis é maior que em autoincompatíveis. Schifino-Wittman & Dall'Agnol (2002) afirmam que os mecanismos de autoincompatibilidade em plantas são complexos e diversos tanto em seus aspectos fisiológicos e morfológicos quanto bioquímicos e genéticos.

Plantas xenógamas de acordo com Proctor *et al.* (1996), beneficiam-se pela recombinação cromossômica e consequente variabilidade genética adquirida por meio da polinização cruzada. Esta variabilidade genética pode ser essencial para o desenvolvimento de resistência contra ataque de herbívoros ou doenças causadas por fungos. Além do mais a seleção recombinação genética garantida pela polinização cruzada pode ser particularmente forte em ambientes onde as interações bióticas com competidores, patógenos, parasitas e predadores são intensas (Jansen 1970 & Levin 1975).

Sucesso reprodutivo- Em geral, algumas angiospermas frequentemente têm uma baixa razão de frutos/flores (<25% de flores formam frutos em espécies hermafroditas xenógamas) (Sutherland & Delph, 1984). Anderson & Hill (2002), observaram formação de frutos extremamente baixa em *Hamamelis virginiana* (Hamamelidaceae) (<1% de frutos formados). A explicação mais plausível para essa superprodução de flores foi a atração de polinizadores, dentro de um contexto de autoincompatibilidade.

Wiens *et al.* (1987) em uma investigação sobre de sucesso reprodutivo, mostrou que plantas que se reproduzem por xenogamia possuem baixo sucesso reprodutivo pré-emergente e consequentemente, altas taxas de aborto. Segundo estes autores, altas taxas de aborto em plantas xenógamas podem ser explicadas por muitos fatores, dentre eles ambientais, disponibilidade de recursos e polinizadores, porém, em seu estudo, foi mais fortemente explicada por fatores genéticos, como a carga genética e seleção no desenvolvimento do embrião.

Quando observado o baixo sucesso reprodutivo em condições naturais, aliado ao fato destas variedades serem xenógamas e autoincompatíveis, pode-se considerar que o comportamento de forrageio dos visitantes pode ter contribuído para o limitado sucesso reprodutivo destas variedades, uma vez que foi observado que os visitantes permaneciam muito tempo explorando recursos sobre um único indivíduo, resultando em baixo movimento tanto dentro como entre as variedades.

Cruzamento entre variedades - A alta taxa de formação de frutos observada a partir dos cruzamentos artificiais feitos entre a var. *guianensis* e a f. *attenuata* mostraram a existência de compatibilidade cruzada entre as variedades, indicando portanto que as barreiras reprodutivas pré-zigóticas não são efetivas no isolamento reprodutivo entre as duas variedades.

Wendt *et al.* (2008) investigaram a aparente ausência de isolamento reprodutivo pré-zigótico em 42 espécies simpátricas de Bromeliaceae, e verificaram que a maioria das espécies apresentaram sinais florais semelhantes, sobreposição nos períodos de floração em grande parte das espécies, compartilhamento dos mesmos polinizadores e a formação de híbridos a partir de cruzamentos artificiais, indicando que as barreiras reprodutivas pré-zigóticas não foram efetivas para impedir o fluxo gênico entre as espécies, no entanto foi observado somente um híbrido entre duas espécies em condições naturais, indicando tanto as que as barreiras reprodutivas pós-zigóticas merecem atenção.

Um estudo que foi realizado por Ramsey *et al.* (2003) com duas espécies de *Mimulus* (Phrymaceae) em uma área montanhosa, uma ocorrendo em alta elevação e outra em baixa elevação, sendo que ambas ocorriam em simpatria em elevações médias, mostrou que híbridos interespecíficos eram facilmente produzidos em laboratório, porém raramente encontrados na natureza. Por conta de barreiras pré e pós-zigóticas como polinizadores e infertilidade dos híbridos, tais espécies foram consideradas quase completamente isoladas e provou-se seu status de espécie biológica, uma vez que mantiveram suas distintas características quando ocorriam em simpatria.

Estes estudos demonstram a importância de se avaliar tanto os mecanismos pré-zigóticos quanto os pós-zigóticos que podem contribuir para o isolamento reprodutivo total ou parcial de populações, no entanto, não foi possível neste estudo, testar barreiras pós-zigóticas como viabilidade, germinação das sementes e principalmente a inviabilidade de um possível “híbrido”, uma vez que nada se conhece sobre germinação e crescimento em *Humiria balsamifera*.

Embora Schemske (2010) a partir de revisões de estudos com plantas e animais e Wendt *et al.* (2008) partir de uma investigação com plantas considerarem que os mecanismos de isolamento pré-zigóticos sejam mais efetivos que os pós-zigóticos, Phadnis & Orr (2009) demonstram forte barreira pós-zigótica entre duas subespécies de mosca da fruta (*Drosophila*

pseudoobscura pseudoobscura e *D. pseudoobscura bogotana*), onde apenas uma única segregação deturpa o gene causando esterilidade nos híbridos, sendo considerada uma forte barreira reprodutiva entre os taxa. No entanto tanto Schemske (2010) quanto Wendt *et al.* (2008) comentam necessidade de estudos futuros sobre barreira pré e pós-zigóticas usando uma variedade de abordagens para melhor avaliação da generalidade das conclusões.

Por razões práticas, o isolamento reprodutivo por si só é raramente usado como um critério para diagnosticar o *status* de espécies. Mais frequentemente, descontinuidades morfológicas e genéticas entre populações servem como substitutos para o isolamento reprodutivo segundo Schemske (2010).

Schemske (2010) afirma que parte do desafio no estudo da especiação é desenvolver e definir critérios para distinguir espécies de outras categorias tais como variedades, subespécies, raças e ecótipos, entretanto isto é raramente um problema em taxa simpátricos porque a manutenção de diferenças morfológicas e genéticas é uma clara evidência de que populações simpátricas funcionam como distintas espécies.

CONCLUSÃO

Humiria balsamifera var. *guianensis* e *H. balsamifera* var. *balsamifera* f. *attenuata* além das diferenças morfológicas nas folhas verificadas por Cuatrecas (1961) apresentam diferenças morfológicas significativas em suas flores.

Ambas as variedades não apresentam sazonalidade marcada e a floração é estendida ao longo do ano no PNV. São polinizadas por abelhas de pequeno e médio porte, sendo consideradas as principais polinizadoras as *Trigona* spp.

Apesar das diferenças morfológicas significativas entre as variedades nenhum dos componentes reprodutivos observados (fenologia, polinizadores e sistema reprodutivo) agiu como barreira reprodutiva pré-zigótica, uma vez que houve sobreposição nos picos de floração e funcionamento da flor, compartilhamento de visitantes e polinizadores e compatibilidade cruzada entre as variedades, sugerindo uma especiação incipiente pela ação barreiras pós-zigóticas, no entanto, para se fazer generalizações sobre questões taxonômicas e evolutivas no que concerne o complexo *Humiria balsamifera* faz-se necessário o estudo de

barreiras pós-zigóticas bem como uso de ferramentas genéticas que auxiliem na identificação da ocorrência ou não de fluxo gênico entre as variedades englobando tanto as variedades simpátricas como alopátricas.

REFERÊNCIAS

Almeida, L. M.; Ribeiro-Costa, C. S.; Marinoni, L. 1998. *Manual de coleta, conservação, montagem e identificação de inseto*. Ribeirão Preto, SP: Ed. Holos.

Anderson, G. J.; Hill, J. D. 2002. Many to flower, few to fruit: the reproductive biology of *Hamamelis virginiana* (Hamamelidaceae). *American Journal of Botany*, 89 (1): 67–78.

Augspurger, C.K. 1983. Phenology, flower synchrony, and fruit set of six neotropical shrubs. *Biotropica*, 15 (4): 257 – 267.

Augspurger, C.K. 1985. Flowering synchrony of neotropical plants. In *The botany and natural history of Panama* (W.G. D'Arcy & M.D. Correa, eds.). Missouri Botanical Garden, Saint Louis, p.235 – 243.

Bacon, C. D. McKenna, M. J; Simmons, M. P.; Wagner, W. L. 2012. Evaluating multiple criteria for species delimitation: an empirical example using Hawaiian palms (Arecaceae). *Evolutionary Biology*, 12: 23 – 40.

Bawa, K. S.; Ng, F. S. P. 1990. Phenology, comentay. In *Reproductive ecology of tropical forest plants*. Ed. Bawa, K. and Hadley, M. Unesco series. 17 – 20p.

Barrett, S. C. H. 2011. Understanding plant reproductive diversity. *Philosophical Transactions of the Royal Society*, 365: 99 – 109.

Bencke, C.S.C.; Morellato, L.P. 2002. Comparação de dois métodos de avaliação da fenologia de plantas, sua interpretação e representação. *Revista Brasileira de Botânica*, 25 (3): 269 – 275.

Bencke, C.S.C.; Morellato, L.P. 2002. Estudo comparativo da fenologia de nove espécies arbóreas em três tipos de floresta atlântica no sudeste do Brasil. *Revista Brasileira de Botânica*, 25(2): 237 – 248.

- Bradshaw, A.D. 1965. *Evolutionary significance of phenotypic plasticity in plants*, p.115-155. In: Caspary, E.M.; Thoday, J.M. (Eds.). *Advances in genetics*. Academic Press, New York.
- Brasil, 1975. Ministério das Minas e Energia. Projeto RADAM BRASIL. *Levantamento dos Recursos Naturais*. Folha NA. 20 Boa Vista e parte das Folhas NA -21 Tumuquamaque, NB – 20 Roraima e NB – 21, rio de Janeiro, v.8, 428 p.
- Block, T. 2009. Prezygotic barriers to gene flow between *Taraxacum ceratophorum* and the invasive *Taraxacum officinale* (Asteraceae). *Oecologia*, 161:241–251.
- Brewbaker, J. L. Pollen cytology and self-incompatibility systems in plants. 1957. *The Journal of Heredity*, 48: 271 – 277.
- Bullock, S. H. 1985. Breeding Systems in the Flora of a Tropical Deciduous Forest in Mexico. *Biotropica*, 17 (4): 287 – 301.
- Cabral, F.N.; Bittrich, V.; Hopkins, M. J. G. 2011. Biologia reprodutiva de *Clusia nitida* Bittrich, ined. (Clusiaceae). *Acta Amazônica* (no prelo).
- Coyne, J.A. ; Orr, H.A. 2004. *Speciation*. Sinauer Associates, Sunderland, MA.
- Coyne, J. 1994. Ernest Mayr and the origin of species. 1994. *Evolution*, 48 (1): 19 – 30.
- Cruden, R.W. 1977. Pollen-ovule ratios: a conservative indicator of breeding systems in flowering plants. *Evolution*, 31: 32-46
- Cruden, R. W.; Hermann, S. M. 1983. Studying nectar? Some observations and art. In: *Biology of nectarines*. Columbia University Press, New York, USA. 223-241p.
- Cuatrecasas, J. 1961. A taxonomic revision of the Humiriaceae. *Contributions from the United States National Herbarium*, 35:25–214.
- Dafni, A. 1992. *Pollination ecology: a practical approach*. Oxford University Press, New York. 272pp.

- Dafni, A.; Maués, M. M. 1998. A rapid and simple procedure to determine stigma receptivity. *Sexual Plant Reproduction*, 11: 177 – 180.
- Dell’Olivo, A.; Hoballah, M. E.; Gübitz, T.; Kuhlemeier, C. 2011. Isolation barriers between *Petunia axillaris* and *Petunia integrifolia* (Solanaceae). *Evolution*, 65 (7): 1979–1991.
- Dainou, K.; Laurenty, E.; Mahy, G.; Hardy, O. J.; Brostaux, Y.; Tagg, N.; Doucet, J. L. 2012. Phenological patterns in a natural population of a tropical timber tree species, *Milicia Excelsa* (Moraceae): evidence of isolation by time and its interaction with feeding strategies of dispersers. *American Journal of Botany*, 99(9): 1453 – 1463.
- Esteves, S. M.; Vicentini, A. 2012. Cryptic species in *Pagamea coriacea* sensu lato (Rubiaceae): evidence from morphology, ecology and reproductive behavior in a sympatric context. *In prep.* 32p.
- Fournier, L.A. 1974. Un método cuantitativo para la medición de características fenológicas en árboles. *Turrialba*, 24: 422-423.
- Faegri, K.; Van Der Pijl, L. 1979. *The principles of pollination ecology*. Pergamon Press, London. 244p.
- Garrison, B. A.; Koenig, W. D.; Knops, M. H. 2008. Spatial synchrony and temporal patterns in acorn production of California black oaks. *Proceedings of the Sixth Symposium on Oak Woodlands: Ecology and management*. USDA Forest Service General Technical Report PSW-GTR-217, Pacific Southwest Research Station, Albany, California, USA.
- Gentry, A. 1974. A flowering phenology and diversity in Bignoniaceae. *Biotropica*, 6 : 64 – 68.
- Gertz, O. 1938. Ueber die Verbreitung des Anthochlors bei den Compositen. *Kgl. Fysiogr. Sällsk. Lund. Förh.*, 8: 62-70. (Apud Scogin, R.; Young, D.A.; Jones Jr., C.E. 1977. Anthochlor pigments and pollination biology. II. The ultraviolet floral pattern of *Coreopsis gigantea* (Asteraceae). *Bulletin of the Torrey Botanical Club*, 104: 155-159).
- Grant, V. 1994. Modes and origins of mechanical and ethological isolation in angiosperms. *Proceeding Natural Academy Science USA* 91:3–10
- Grant, V. 1981. *Plant Speciation*. Columbia University Press. New York, NY, EUA. 563 pp.

- Gribel, R; Ferreira, C.A.C.; Coelho, L.S.; Santos, J.L.; Ramos, J.F.; Silva, K A F. 2009. Vegetação do Parque Nacional do Viruá – RR. *Relatório para ICMBio*. 59p.
- Hirao, A. S.; Kudo, G. 2008 . The effect of segregation of flowering time on fine-scale spatial genetic structure in an alpine-snowbed herb *Primula cuneifolia*. *Heredity*, 100: 424 – 430 .
- Janzen, D. H. 1970. Herbivores and the number of tree species in tropical forests. *American Naturalist*, 104: 501 – 528.
- Kay, K.M. 2006. Reproductive isolation between two closely related hummingbird-pollinated neotropical gingers. *Evolution*, 60: 538–52.
- Kearns, C.A.; Inouye, D.W. 1993. *Techniques for pollination biologists*. University Press of Colorado, Niwot. 583pp.
- Kellogg, E. A. 1990. Variation and species limits in agamospermous grasses. *Systematic Botany*, 15 (1): 112 – 123.
- Kennedy, C. M.; Lonsdorf, E.; Neel, M. C.; Williams, N. M.; Ricketts, T. H.; Winfree, R.; Bommarco, R.; Brittain, C.; Burley, A. L.; Cariveau, D.; Carvalheiro, L. G.; Chacoff, N. P. ; Cunningham, S. A.; Danforth, B. N.; Dudenhoffer, J. H.; Elle, E.; Gaines, h. R.; Garibaldi, L. A.; Gratton, C.; Holzschuh, A.; Isaacs, R.; Javorek, S. K.; Jha, S.; Klein, A. M.; Krewenka, K.; Mandelik, Y.; Mayfield, M. M.; Morandin, L.; Neame, L. a.; Otieno, O.; Park, M.; Potts, S. G.; Rundlof, M.; Saez, A.; Steffan-Dewenter, I.; Taki, H.; Viana, B. F.; Westphal, C.; Wilson, J. K.; Greenleaf, S. S.; Kremen, C. 2013. A global quantitative synthesis of local and landscape effects on wild bee pollinators in agroecosystems. *Ecology Letters*, 1 – 16.
- Kephart, S.; Theiss, K. 2004. Pollinator-mediated isolation in sympatric milkweeds (*Aclepias*): do floral morphology and insect behavior influence species boundaries? *New Phytologist*, 161: 265–77.
- Levin, D.A. 1971. The origin of reproductive isolating mechanisms in flowering plants. *Taxon*, 20 (1): 91 – 113.
- Levin, D. A. 1975. Pest pressure and recombination systems in plants. *American Naturalist*, 190: 437 – 451.

- Mace, G. M. 2004. The role taxonomy in species conservation. *Philosophical Transactions Royal Society London B*, 359: 711 – 719.
- Mayr, E. 1992. A local flora and the biological species concept. *American Journal of Botany*, 79(2): 222 – 238.
- Matsumoto, T.; Yasumoto, A. A.; Nitta, K.; Yahara, T.; Tachida, H. 2013. Difference in flowering time as an isolating barrier. *Journal of Theoretical Biology*, 317 161–167.
- McPeck, M.A.; Gavrillets, S. 2006. The evolution of female preferences: differentiation from species with promiscuous males can promote speciation. *Evolution*, 60: 1967–1980.
- Minckley, R. L.; Roulson, T. H. 2006. Incidental mutualisms and pollen specialization among bees. In: *Plant-pollinator interactions, from specialization to generalization*. The University Chicago Press, Chicago. 445p.
- Monteiro, L. R.; Furness, R. W. 1998. Speciation through temporal segregation of Madeiran storm petrel (*Oceanodroma castro*) populations in the Azores? *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B*, 353: 945 – 953.
- Morellato, L.P.C., Rodrigues, R.R., Leitão-Filho, H.F.; Joly, C.A. 1989. Estudo fenológico comparativo de espécies arbóreas de floresta de alti-tude e floresta mesófila semidecídua na Serra do Japi, Jundiá, SP. *Revista Brasileira de Botânica*, 12:85-98
- Morellato, L.P.C.; Leitão-Filho, H.F. 1990. Estratégias fenológicas de espécies arbóreas em floresta mesófila na Serra do Japi, Jundiá, SP. *Revista Brasileira de Biologia*, 50: 163-173.
- Morrison, D. A.; McDonald, M.; Bankoff, P.; Quirico, P. 1994. Reproductive isolation mechanisms among four closely-related species of *Conospermum* (Proteaceae). *Botanical Journal of the Linnean Society*, 116: 13 – 31.
- Newstrom, L.E.; Frankie, G. W.; Barker, H. G. 1994. A new classification for plant phenology based on flowering patterns in lowland tropical forest trees at La Selva, Costa Rica. *Biotropica*, 26(2): 141 – 159.
- Pansarin, E. R.; Amaral, M. C. E. 2006. Biologia reprodutiva e polinização de duas espécies de *Polystachya* Hook. no Sudeste do Brasil: evidência de pseudocleistogamia em *Polystachyae* (Orchidaceae). *Revista Brasileira de Botânica*, 29 (3): 423 – 432.

- Pascarella, J.B. 2007. Mechanisms of prezygotic reproductive isolation between two sympatric species, *Gelsemium rankinii* and *G. sempervirens* (Gelsemiaceae), in the Southeastern United States. *American Journal of Botany*, 94(3): 468 – 476.
- Phadnis, N.; Orr, H. A. 2009. A single gene causes both male sterility and segregation distortion in *Drosophila* hybrids. *Science*, 323: 376 – 379.
- Proctor, M.; Yeo, P.; Lack, A. 1996. *The natural history of pollination*. British Wildlife Publishing. 479p.
- Ramírez, N.; Briceño, H. 2011. Reproductive phenology of 233 species from four herbaceous – shrubby communities in the Gran Sabana Plateau of Venezuela. *Aob Plants*, 14: 1 – 17.
- Ramírez, N. 1993. Reproductive biology in a tropical shrubland of Venezuelan Guayana. *Journal of Vegetation Science*, 4: 5 – 12.
- Ramsey, J.; Bradshaw Jr, H. D.; Schemske, D. W. 2003. Components of reproductive isolation between the monkeyflowers *Mimulus lewisii* and *M. cardinalis* (Phrymaceae). *Evolution*, 57 (7): 1520 – 1534.
- R Development Core Team (2008). *R: A language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0, disponível em <http://www.R-project.org>. acesso em 10 de janeiro de 2013.
- Rathcke, B.; Lacey, E. P. 1985. Phenological patterns of terrestrial plants. *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics*, 16: 179 – 214.
- Richards, A. J. 1997. *Plant breeding systems*. Chapman & Hall. Second edition. 529p.
- Rieseberg, L. H.; Willis, J. H. 2007. Plant Speciation. *Science*, 317 (5840): 910 – 914.
- Schaefer, C.E.G.R.; Mendonça, B.A.F.; Fernandes Filho, E.I. 2009. Geoambientes e Paisagens do Parque Nacional do Viruá – RR: esboço de integração da geomorfologia, climatologia, solos, hidrologia e ecologia (Zoneamento Preliminar). *Relatório para ICMBio*. 59p.
- Schifino-Wittmann, M. T.; Dall’Agnol, M. 2002. Auto-incompatibilidade em plantas. *Ciência Rural*, 32 (6): 1083 – 1090.

Schwade, M. R. M.; Neto, R. G. S.; Webber, A. C. 2010. Biologia reprodutiva de três espécies de *Retiniphyllum* Bonpl. (Rubiaceae) em campinaranas na Amazônia central. *Acta Amazônica*. (no prelo).

Schemske, D. W. 2010. Adaptation and The origin of species. *The American Naturalist*, 176 (S1): 4 – 25.

Schlichting, C. 1986. The evolution of phenotypic plasticity in plants. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 17: 667 – 93.

Storti, E. F.; Braga, P. I. S.; Storti – Filho, A. 2011. Biologia reprodutiva de *Cattleya eldorado*, uma espécie de Orchidaceae das campinas amazônicas. *Acta Amazonica*, 41 (3): 361 – 368.

Sun, H.Q., Huang, B.Q., Yu, X.H., Kou, y., An, D.J., Luo, Y.B. 2011. Reproductive isolation and pollination success of rewarding *Galearis diantha* and non-rewarding *Ponerorchis chusua* (Orchidaceae). *Annals of Botany* 107: 39–47

Sutherland, S.; Delph, L. 1984. On the importance of male fitness in plants: patterns of fruit-set. *Ecology*, 65: 1093–1104.

Tokumoto, Y.; Itioka, T.; Ohkubo, T.; Tadauchi, O.; Nakagawa, M. 2013. Assemblage of flower visitors to *Dillenia suffruticosa* and possible negative effects of disturbances in Sarawak, Malaysia. *Entomological Science*, 16 (2): 144 – 152.

Vázquez, S. P. F.; Webber, A. C. 2010. Biologia floral e polinização de *Casearia grandiflora*, *Casearia javitensis* e *Lindackeria paludosa* (Flacourtiaceae) na região de Manaus, AM. *Revista Brasileira de Botânica*, 33 (1): 131 – 141.

Virillo, C. B.; Ramo, F. N.; Castro, C. C.; Semir, J. 2007. Floral biology and breeding system of *Psychotria tenuinervis* Muell. Arg. (Rubiaceae) in the Atlantic rain forest, SE Brazil. *Acta Botânica Brasilica*, 21(4): 879 – 884.

Vogel, S. 1963. Duftdrüsen im Dienste der Bestäubung: Über Bau und Funktion der Osmophoren. *Abhandlungen der Akademie der Wissenschaften und der Literatur in Mainz Mathematisch-Naturwissenschaftlichen Klasse*, 10, 601 – 763.

Waser, N. W. 2006. Specialization and Generalization in plant-pollinator interactions, a historical perspective. In: *Plant-pollinator interactions, from specialization to*

generalization. The University Chicago Press, Chicago. 445p.

Weins, D.; Calvin, C. L.; Wilson, C. A.; Davern, C. I.; Frank, D.; Seavey, S. R. 1987. Reproductive success, spontaneous embryo abortion, and genetic load in flowering plants. *Oecologia*, 71: 501 – 509.

Wendt, T.; Coser, T. S.; Matallana, G.; Guilherme, F. A. G. 2008. An apparent lack of prezygotic reproductive isolation among 42 sympatric species of Bromeliaceae in southeastern Brazil. *Plant Systematic Evolution*, 275: 31 – 41.

CONCLUSÃO GERAL

Este estudo contribuiu com o aumento do conhecimento taxonômico sobre Humiriaceae bem como ampliou o número de coletas e informações sobre a distribuição geográfica de algumas espécies da família no Brasil. Além do conhecimento detalhado sobre a biologia reprodutiva de *Humiria balsamifera* que era praticamente inexistente, este estudo pode ser considerado como o primeiro passo para o entendimento de processos de especiação dentro de um grupo e quais os fatores ecológicos e biológicos que influenciam na diferenciação e origem de espécies. No entanto, são necessários outros estudos com maior número de populações em diferentes locais, envolvendo mais representantes do complexo *Humiria balsamifera* para um melhor entendimento e para se fazer conclusões mais precisas sobre esta intrigante questão.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Aleixo, A. 2007. Conceitos de espécie e o eterno conflito entre continuidade e operacionalidade: uma proposta de normatização de critérios para o reconhecimento de espécies pelo Comitê Brasileiro de Registros Ornitológicos. *Revista Brasileira de Ornitologia*, 15(2) 297 – 310.
- Barrett, S. C. H. 2010. Understanding plant reproductive diversity. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, 365: 90 – 109.
- Bawa, K. S. 1974. Breeding systems of tree species of a lowland Tropical community. *Evolution*, 28:85 – 92.
- Bawa, K. S. 1990. Plant-pollinator interactions in Tropical Rain Forests. *Annual Review Ecology Systems*, 21:399 – 422.
- Bremer, K; Chase, M. W. & Peter, F. S. 1998. The angiosperm phylogeny Group: an ordinal classification for the families of flowering plants. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 85(4): 531 – 553.
- Clark, B. J; Godfray, H. C. J; Kitching, I. J; Mayo, S. J; Scoble. M. J. 2009. Taxonomy as an eScience. *Philosophical Transactions Royal Society A*, 367: 953 – 966.
- Godfray, H. C. J. 2002. Challenges for taxonomy: the discipline will have to reinvent itself if it is to survive and flourish. *Nature*, 417. MacMillian Magazine Ltda.
- Hopkins, M. J. G. 2007. Modelling the known and unknown plant biodiversity of the Amazon Basin. *Journal of Biogeography*, 34: 1400–1411.
- Judd, W. S; Campbel, C. S; Kellogg, E.A; Stevens, P. F; Donogue, M. J. 2009. *Sistemática Vegetal: um enfoque filogenético*. 3 ed. Atmed, RS. 612p.
- Mace, G. M. 2004. The role taxonomy in species conservation. *Philosophical Transactions Royal Society London B*, 359: 711 – 719.
- Mayr, E. 1942. *Systematics and the origin of species*. New York: Columbia University Press.

Mayr, E. 1992. A local flora and the biological species concept. *American Journal of Botany*, 79(2): 222 – 238.

Milliken, W; Zappi, D; Sasaki, D; Hopkins, M; Pennington, R. T. 2011. Amazon vegetation: how much don't we know and how much does it matter? *Kew Bulletin*, 65: 1– 19.

Stevens, P. F. (2001 em diante). *Angiosperm Phylogeny Website*. Version 9, June 2008 <http://www.mobot.org/MOBOT/research/APweb/>.

Stuessy, T. F. 2009. *Plant Taxonomy: the systematic evaluation of comparative data*. Second edition. Columbia University Press. 514p.