

**REVISTA TRÓPICA: Ciências Agrárias e Biológicas****Biologia Floral de duas espécies de *Dombeya* (Malvaceae) no Jardim Botânico da UFRRJ****Rejane Gomes Pimentel¹ & Gabrielle Carvalho Rangel²**

¹Departamento de Botânica, Universidade Federal Rural do Rio de Janeiro, RJ. ²Graduada em Ciências Biológicas pela Universidade Federal Rural do Rio de Janeiro, RJ.

RESUMO – No presente trabalho foi estudada a biologia floral de duas espécies de *Dombeya* no Jardim Botânico da Universidade Federal Rural do Rio de Janeiro (UFRRJ). As análises dos resultados mostram que as espécies apresentam floração massiva nos meses de junho a agosto e apresentam frutos maduros e deiscentes nos meses de agosto a setembro. As flores são hermafroditas, odoríferas, nectaríferas, hercogâmicas e protândricas. A abertura floral é assincrônica, ocorrendo ao longo de todo o dia. As espécies de *Dombeya* foram visitadas por insetos representados pelas ordens: Hymenoptera, Lepidoptera, Coleoptera, Hemiptera e Diptera.

Palavras-chave: Astrapéia, biologia floral, reprodução.

Flower biology of two species of *Dombeya* (Malvaceae) in the botanical garden of UFRRJ

ABSTRACT – In the present study the flower biology of two species of *Dombeya* in the Botanical Garden of the Federal Rural University of Rio de Janeiro (UFRRJ) was studied. Analysis of the results showed that species have massive flowering from June to August and have mature and dehiscent fruits in the months from August to September. The flowers are perfect, fragrant, nectar, herkogamous and protandrous. The flower opening is asynchronous, occurring throughout the day. *Dombeya* species were visited by insects represented by orders: Hymenoptera, Lepidoptera, Coleoptera, Hemiptera and Diptera.

Key words: Astrapéia, flower biology, reproduction.

Introdução

A família Malvaceae compreende aproximadamente 204 gêneros e 2330 espécies de hábitos arbóreo, arbustivo, liana ou erva. Os gêneros mais conhecidos são: *Hibiscus*, *Sterculia*, *Dombeya*, *Sida*, *Pavonia*, *Cola*, *Abutilon* e *Bombax* (Judd *et al.*, 2009). Suas flores são morfologicamente

diversas e atraem visitantes como vespas, formigas e coleópteros. A família é polinizada principalmente por abelhas, beija-flores, morcegos e dípteros (Pleasants & Wendel, 2010; Silva *et al.*, 2010). O néctar é a recompensa floral, geralmente secretado na superfície interna das sépalas conatas. Apresenta uma considerável importância econômica, sendo utilizada na alimentação: *Theobroma cacao* (cacau) e o *Hibiscus* (quiabo). Pertence ainda a esta família o gênero *Gossypium* (algodão), com sementes abundantemente pilosas das quais se prepara o fio para tecidos (Judd *et al.*, 2009).

Dombeyaceae (Malvaceae) inclui 20 gêneros e 350 espécies (Bayer & Kubitzki, 2003). Um importante centro de diversificação da família é Madagascar onde sete gêneros e 200 espécies ocorrem. *Dombeya wallichii* (Lindl.) K. Schum (astrapéia rosa) e *Dombeya natalensis* Sond. (astrapéia branca) são espécies introduzidas, oriundas da África, que estão bem distribuídas pelo território brasileiro, com grande importância no paisagismo e nos apiários, sendo também utilizada em projetos de urbanização (Lorenzi, 2002). As espécies apresentam hábito arbustivo, produzem uma grande quantidade de flores e atraem muitos insetos (Pirani & Cortopassi-Laurino, 1994; Lorenzi *et al.*, 2003).

Neste trabalho objetivou-se conhecer a biologia reprodutiva de duas espécies de *Dombeya* (Malvaceae) no *campus* da Universidade Federal Rural do Rio de Janeiro (UFRRJ) e responder as seguintes questões: a) Qual o período de floração, frutificação e liberação das sementes?; b) Qual o período de antese?; c) Quais são os visitantes florais?; d) As espécies compartilham polinizadores?

Material e Métodos

O estudo foi desenvolvido no período de março de 2010 a outubro de 2012, no Jardim Botânico da Universidade Federal Rural do Rio de Janeiro (UFRRJ) e nas proximidades do mesmo, no município de Seropédica-RJ, situado entre os paralelos 22°49' 22°45'S e 43°38' 43°42'W, com altitude média de 30 metros (Figueiredo, 2007). O clima da região é classificado como tropical chuvoso com inverno seco (Koppen 1948 *loc cit* Mattos *et al.*, 1989). O mês mais frio é julho, com temperatura média de 20°C e o mês mais quente é fevereiro, com temperatura média de 26,5°C.

A análise do período de antese foi realizada registrando-se as atividades referentes aos períodos de pré-antese, antese e pós-antese, destacando-se os seguintes eventos: abertura floral, deiscência das anteras, liberação dos grãos de pólen, receptividade do estigma, liberação do odor e longevidade das flores; medições das partes florais também foram realizadas (n=30 flores/espécie). O número de flores por inflorescência foi obtido a partir da média de 20 inflorescências.

O índice de viabilidade dos grãos de pólen foi calculado a partir de coloração com carmin acético (Alexander, 1980).

A presença de odor foi testada dissecando-se os verticilos florais e colocando-os em diferentes recipientes de vidro, mantidos fechados por cerca de 20 minutos e, em seguida, utilizados para detectar a emissão de odor por essas estruturas. Flores frescas (n=5) foram mergulhadas em solução de vermelho neutro 1:1000 durante 15 minutos para testar a presença de osmóforos. Após 15 minutos, as flores foram lavadas em água destilada para registrar as áreas coradas (Vogel, 1983).

A área estigmática foi caracterizada morfológicamente e fisiologicamente de acordo com Heslop-Harrison & Shivanna (1977).

Para realizar os experimentos de polinização natural foram utilizadas flores (n=222 de *D. wallichii* e n=247 de *D. natalensis*) de diferentes plantas (n= 2 indivíduos/espécie), marcadas com etiquetas, para avaliar a produção de frutos em condições naturais. Os frutos foram acompanhados desde o início do desenvolvimento até a maturação, sendo coletada, quinzenalmente uma amostra de 10 frutos para medições com o auxílio de um paquímetro (Vernier Caliper 005x150mm).

Os visitantes florais foram observados entre 8h00-17h00 (totalizando 80h), durante os episódios de floração, registrando-se o horário das visitas, o comportamento e a área de contato com as estruturas reprodutivas. Os visitantes florais foram considerados polinizadores efetivos quando encostavam parte do seu corpo nas anteras e/ou estigmas e polinizadores ocasionais quando tocavam as anteras ou estigmas e em outras visitas coletavam o recurso néctar sem contato com tais estruturas.

As observações das fenofases de floração e frutificação foram realizadas mensalmente ao longo de todo o período de estudo e semanalmente durante a floração. Segundo padrões descritos por Newstrom *et al.* (1994). As observações foram realizadas em quatro indivíduos (dois de cada espécie).

Resultados e discussão

Dombeya wallichii apresenta floração anual, com produção massiva de flores. A emissão de botões ocorre nos meses de maio a junho e o período de floração de junho a agosto. O desenvolvimento dos frutos ocorre nos meses de julho a agosto, com liberação das sementes de agosto a setembro. *Dombeya natalensis* apresenta floração bianual, com produção massiva de flores. A emissão de botões ocorre nos meses de maio a julho, sendo o primeiro episódio de floração em junho e julho. Após o primeiro episódio de floração, a espécie produz novos botões e flores, caracterizando o segundo episódio de floração no mês de agosto. Os períodos de frutificação ocorrem nos meses de julho a outubro, com liberação das sementes de agosto a outubro. As espécies aqui estudadas apresentam grande importância na disponibilidade dos recursos florais (néctar e pólen) para os visitantes. Segundo Figueiredo (2007) o florescimento das espécies ocorrentes no Campus da UFRRJ

se concentra nos meses de período úmido (dezembro), enquanto que a frutificação nos meses de período seco (junho a agosto).

Dombeya wallichii e *D. natalensis* possuem flores reunidas em inflorescências do tipo umbela, pendentes e sustentadas por longos pedúnculos (Figura 1a. d). Em *D. wallichii* são emitidas, em média, 19 flores por inflorescência enquanto que em *D. natalensis* ocorrem 23 flores (n=20) (Tabela 1). As flores de ambas as espécies são hermafroditas.

D. wallichii têm flores de cor rosa, com 40 mm de comprimento, enquanto que as flores de *D. natalensis* são brancas, com média de 29 mm de comprimento (n=30). A corola de ambas as espécies é actinomorfa, pentâmera e dialipétala. Na base das pétalas, podemos observar a presença de manchas de cor rosa, consideradas como guias de néctar, sendo mais intensas em *D. wallichii*. O ápice das pétalas apresenta muitos tricomas, onde são encontrados muitos grãos de pólen. As flores apresentam odor forte e agradável, semelhante ao mel. O teste com vermelho neutro indicou a possível ocorrência de glândulas de odor (osmóforos) nas pétalas e nas sépalas.

O cálice é dialissépalo, actinomorfo e pentâmero, com sépalas de cor verde recobertas com tricomas. Cada flor apresenta três brácteas verdes e pilosas que ficam deflexas durante a abertura floral.

O néctar é a recompensa floral para polinizadores; segundo Rocha *et al.* (2010), os nectários em *D. wallichii* e *D. natalensis* localizam-se na face adaxial da base de cada sépala, sendo suas estruturas e componentes químicos semelhantes.

O androceu de *D. wallichii* e *D. natalensis* é polistêmone, constituído, respectivamente por 20 e 15 estames, distribuídos ao longo de um tubo estaminal e, cerca de cinco estaminódios petalóides (n=30), dispostos alternadamente com os estames. Segundo Skema & Don (2010) o mesmo ocorre para outras espécies de *Dombeya*. É possível observar a presença de grãos de pólen depositados nos estaminódios, fato observado em espécies de Malvaceae polinizadas por besouros, o que pode ser caracterizado como uma exposição secundária de grãos de pólen (Walker-Larsen & Harder, 2000). As anteras são bitecas e apresentam deiscência rimosa. Os grãos de pólen apresentam viabilidade de 93% (1350 grãos, n=5 flores) para *D. wallichii* e de 98,7% (1164 grãos, n=5 flores) para *D. natalensis*.

Nos membros da família Malvaceae, os filetes são unidos formando uma coluna, denominada de estames monadelfos. Esta coluna envolve o estile e forma uma hercogamia, com o estigma localizado acima dos estames, o que pode reduzir a interferência entre os órgãos feminino e masculino (Zhang, 2004) e a frequência da auto-polinização (Webb & Lloyd, 1986; Lloyd & Schoen, 1992).

As espécies estudadas apresentam ovário súpero, pentacarpelar, gamocarpelar, pentalocado e pluriocular. Os estigmas de *D. wallichii* e *D. natalensis* possuem grande superfície (4,1 e 4,6mm, respectivamente), cinco lóbulos, sendo recoberto por papilas unicelulares.

O ovário de *D. wallichii* apresenta cor rosa, sendo recoberto por tricomas brancos, com óvulos coloração vinácea; em *D. natalensis* são rosados, coloração que persiste durante o desenvolvimento das sementes.

As flores de ambas as espécies são perfeitas. De um modo geral as espécies da família Malvaceae são perfeitas (bissexuais) ou raramente unissexuais (Judd *et al.*, 2009; Souza & Lorenzi, 2005). Segundo Humeau (1999) no gênero *Dombeya* há espécies que são dióicas (*D. ciliata*, *D. reclinata*, *D. pilosa*, *D. punctata*, *D. ficulnea*, *D. elegans* e *D. delislei*), sendo possível observar diferenças no tamanho da flor masculina e feminina. Além disso, as flores femininas apresentam estames, porém eles não se tornam deiscentes, e as flores masculinas podem apresentar um resquício de ovário, estilete e estigma.

A antese de *D. wallichii* e *D. natalensis* é diurna e assincrônica, caracterizada pelo leve afastamento das pétalas (fase de botão), sendo possível observar a presença de alguns insetos visitando. As espécies apresentam uma longevidade floral de cerca de dois dias e demoram aproximadamente oito horas da fase de botão e estilete exteriorizado (flor aberta).

As anteras encontram-se deiscentes no interior do botão e os lóbulos do estigma encontram-se unidos. Além disso, os estaminódios envolvem praticamente todo o estilete e estigma, dificultando o contato dos grãos de pólen com a superfície estigmática. A presença de anteras deiscentes nos botões indica dicogamia protândrica para as espécies aqui estudadas (Endress, 1994). Nessa fase, ocorre à exteriorização do estigma não receptivo, com os lóbulos unidos, ocorre também à emissão de odor forte, doce e agradável. A dicogamia consiste na separação temporal da expressão sexual das flores, caracterizando-se pela receptividade estigmática e a liberação dos grãos de pólen em diferentes momentos, podendo ser completa ou incompleta, em função do grau de separação dessas duas funções (Webb & Lloyd, 1986). A protandria pode ser observada em outras espécies da família Malvaceae, tais como: *Abutilon indicum* (Rubina Abid *et al.*, 2010), *Tilia americana* (Sargent & Otto, 2004) e *Althaea rosea* (Ruan *et al.*, 2010).

Quando a flor abre, os estaminódios permanecem ao redor do estilete e do estigma não receptivo, ocorrendo à liberação dos grãos de pólen (fase masculina) com a passar das horas ocorre uma movimentação dos estaminódios se afastando do estilete e os lóbulos do estigma ficam expandidos e receptivos (fase feminina). O movimento dos estaminódios em flores protândricas como do gênero *Dombeya*, *Theobroma* e *Herrania* previne a autofecundação mediando o movimento dos insetos dentro da flor.

O fruto é do tipo cápsula loculicida, recobertos por muitos tricomas. Os frutos de *D. wallichii* apresentam 8 mm de comprimento, com cerca de 6-11 sementes (3 mm) e de *D. natalensis* apresentam 7 mm de comprimento, com 0-7 sementes (2,9 mm, n=30). As pétalas, sépalas, tubo estaminal, estilete e brácteas são persistentes nos frutos maduros até a deiscência (Figura 1). As curvas de crescimento

de frutos e das sementes de *D. wallichii* e *D. natalensis* desde a polinização até a liberação das sementes podem ser vistas na Figura 2. Em *D. wallichii*, os frutos levaram aproximadamente 30 dias (4 semanas) para a maturação a qual foi marcada pela mudança na cor do pericarpo de rosáceo para amarronzado. Em *D. natalensis*, os frutos levaram cerca de 40 dias (6 semanas) para a maturação, quando o pericarpo mudou da cor branca para amarelado. De acordo com Pivetta & Silveira-Filho (2002) há uma grande necessidade de estudos sobre a biologia reprodutiva de *Dombeya* devido à grande dificuldade de encontrar frutos e sementes.

As flores de *D. wallichii* e *D. natalensis* compartilham polinizadores, sendo visitadas durante todo o dia por insetos representados pelas ordens: Hymenoptera, Lepidoptera, Coleoptera, Hemiptera e Diptera (Figuras 3 e 4). As flores foram visitadas a partir do momento que apresentaram uma pequena abertura (fase de botão). As flores de Malvaceae são morfologicamente diversas e atraem abelhas, vespas, formigas, moscas, mariposas, aves e morcegos (Judd *et al.*, 2009). A morfologia das flores de *D. wallichii* e *D. natalensis* associada com a produção massiva de flores e a presença de recursos florais (pólen e néctar), de fácil acesso, atrai uma ampla variedade de animais visitantes (Pirani & Cortopassi-Laurino, 1994).

As abelhas e as vespas visitam as flores em diferentes fases. A abelha *Apis mellifera* (Linnaeus, 1758), principal polinizador, visita muitas flores em uma mesma planta, percorrendo toda a flor (Figuras 3d e 4f). Nas suas visitas sempre há contato do corpo com o estigma, anteras e estaminódios, apoiando suas pernas no tubo estaminal para a coleta de néctar, sendo possível observar a presença de grãos de pólen em todo o seu corpo. As visitas ocorrem em diferentes horários do dia, utilizando como recurso o néctar. Segundo Humeau *et al.* (1999) Muitas espécies de *Dombeya* são visitadas por abelhas *Apis mellifera*, borboletas: *Euplhoa gaudotii* (Boisduval, 1833), *Henostesia narcissus* (Fabricius, 1798), *Parnara marchalii* (Boisduval, 1834) e pássaros: *Zosterops borbonica* e *Zosterops olivaceus* (Pelzeln, 1868).

Pirani & Cortopassi-Laurino (1994) observaram *D. wallichii* sendo visitada por *A. mellifera*, *Trigona spinipes* (Fabricius, 1753), *Tetragonisca angustula* (Latreille, 1811), *Paratrigona subnuda* (Moure), *Plebeia* sp. e *Melina* sp. no Módulo de Apicultura no Campus da Universidade Federal do Paráiba.

Apis mellifera é a espécie de abelha mais abundante e o principal polinizador das flores de *Gossypium hirsutum* no Brasil (Malerbo-Souza *et al.*, 2002) e de *Melochia tomentosa* na caatinga (Machado & Sazima, 2007).

Em algumas visitas é possível observar *Apis mellifera* sobre o limbo foliar de *D. wallichii* e *D. natalensis*, como se estivesse coletando grãos de pólen das folhas também.

Foram observadas as abelhas *Xylocopa* sp. e *Trigona spinipes*, apresentando comportamento intrafloral semelhante ao da *Apis mellifera*, no entanto, *Trigona spinipes* também pílha grãos de pólen em algumas flores.

De um modo geral é muito comum encontrar outras espécies de insetos visitando as flores de *D. wallichii* e *D. natalensis*, tais como: borboletas, moscas, mosquitos, besouros, percevejos e formigas. Tais visitantes foram considerados polinizadores ocasionais, pois em algumas visitas tocam as anteras ou estigmas e em outras visitas coletam o recurso néctar sem contato com tais estruturas.

Conclusões

1. As espécies *Dombeya wallichii* e *D. natalensis* florescem nos meses de junho a agosto e produzem muitas flores com recurso néctar de fácil acesso, o que atrai uma grande variedade e quantidade de insetos, insetos representados pelas ordens: Hymenoptera, Lepidoptera, Coleoptera, Hemiptera e Diptera.
2. As flores são hermafroditas, odoríferas, nectaríferas, hercogâmicas e protândricas. A abertura floral é assincrônica, ocorrendo ao longo de todo o dia.

AGRADECIMENTOS

Ao Jardim Botânico da Universidade Federal Rural do Rio de Janeiro pela Bolsa de Apoio Técnico, concedida ao longo do estudo.

Referências

- ALEXANDER, M.P. 1980. **A versatile stain for pollen, fungi yeast and bacteria**. *Satin Technology* 55:13-18.
- BAYER, C. & KUBITZKI, K. 2003. **Malvaceae**. *In: K. Kubitzki & C. Bayer (Eds). The family and genera of vascular plants. V. Flowering plants-dicotyledons: Malvales, Capparales and non-betalain Caryophyllales*. Springer-Verlag, Berlin.
- ENDRESS, P.K. 1994. **Diversity and evolutionary biology of tropical flowers**. Cambridge University Press, Cambridge.
- FIGUEIREDO, E. **Fenologia reprodutiva de espécies arbóreas no campus da Universidade Federal Rural do Rio de Janeiro. Seropédica, RJ**. Monografia do curso de Engenharia Florestal. Instituto de Florestas – UFRRJ. 2007.
- HESLOP-HARRISON, Y. & SHIVANNA, K.R. 1977. **The receptive surface of the Angiosperm stigma**. *Annals of Botany* 41:1233-1258.
- HUMEAU, L.; PAILLER, T.; THOMPSON, J.D. **Cryptic dioecy and leadky dioecy in endemic species of *Dombeya* (Sterculiaceae) on La Réunion**. *American Journal of Botany*. v. 86, n.10,p. 1437-1447, 1999.

- JUDD, W.S.; CAMPBELL, C.S.; KELLONG, E.A.; STEVENS, P.F. & DONOUGHUE, M.J. 2009. **Sistemática Vegetal. Um enfoque filogenético**. 3. ed. Rio Grande do Sul: Editora ARTMED, 632 p.
- LLOYD, D.G. & SCHOEN, D.J. 1992. **Self and cross fertilization in planta, I: Functional dimensions**. Int. J. Plant. Sci. 153:358-369.
- LORENZI, H. 2002. **Árvores brasileiras: manual de identificação e cultivo de plantas arbóreas do Brasil**. 2. ed. Nova Odessa: Instituto Plantarum. v. 2, 368 p.
- LORENZI, H.; SOUZA, H.M.; TORRES, M.A.B. & BACHER, L.B. **Árvores exóticas no Brasil. Madeiras, ornamentais e aromáticas**. Nova Odessa, SP: Editora Instituto Plantarum, 368 p. 2003.
- MACHADO, I.C. & SAZIMA, M. 2007. **Pollination and breeding system of *Melochia tomentosa* L. (Malvaceae), a keystone floral resource in the Brazilian Caatinga**. Flora. Acesso em 16/09/2014. http://www.cpatia.embrapa.br/public_eletronica/downloads/OPB1810.pdf.
- MALERBO-SOUZA, D. T.; SANCHEZ JUNIOR, J. L. B.; ROSSI, M. M. 2002. **Insetos associados às flores do algodoeiro (*Gossypium hirsutum* L.)**. In: Encontro sobre Abelhas, 5. Anais. Ribeirão Preto: Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras da USP. 345 p. MCGREGOR, S. E. 1959.
- MATTOS, C.C.L.V.; SILVA, M.A.R.; NOGUEIRA, I.B. & BATISTA, I.M. 1989. **Caracterização climática da área da Universidade Federal Rural do Rio de Janeiro**. Arq. Univ. Fed. Rur. Rio de J., Itaguaí.
- NEWSTRON, L.E.; FRANKIE, G.W. & CASTELLS, A.R.C. 1994. **A new classification for plant phenology based on flowering patterns in lowland tropical rain forest trees at la selva**. Costa Rica. Biotropica26(2):141-159.
- PIRANI, J.R. & CORTOPASSI-LAURINO, M. **Flores e abelhas de São Paulo**. 2. Ed. São Paulo: Editora EDUSP, 192 p. 1994.
- PIVETTA, K.E.L. & SILVEIRA-FILHO, D.F. 2002. **Arborização Urbana. Boletim acadêmico**. Série Urbanização Urbana UNESP/FCAV/FUNEP, Jaboticabal. www.revistas.ufg.br. acesso em: 30/08/14.
- PLEASANTS, J.M. & WENDEL, J.F. 2010. **Reproductive and Pollination of the endemic Hawaiian Cotton, *Gossypium tomentosum***. Pacific Science 64(1):45-55.
- ROCHA, J.F.; PIMENTEL, R.R.; TEIXEIRA DA ROSA, M.M. & MACHADO, S.R. **Anatomia e histoquímica dos nectários florais de *Dombeya wallichii* (lindl.) K. schum. E *Dombeya natalensis* sond. (Malvaceae)**. Rev. Biol. Neotrop. 7(1): 27-36. 2010.
- RUAN, C.J.; SILVA, J.A.T. & QIN, P. 2010. **Style curvature and its adaptive significance in the Malvaceae**. Plant Syst. Evol. 288:13-23.
- RUBINA ABID; ALAM, J. & QAISER, M. 2010. **Pollination Mechanism and role of insects in *Abutilon indicum* (L.) Sweet**. Pak. J. Bot. 42(3):1395-1399.
- SARGENT, R.D. & OTTOP, S. 2004. **A phylogenetic analysis of pollination mode and the evolution of dichogamy in angiosperms**. Evolutionary Ecology Research6:1183-1199.

SILVA, C.A.; FERREIRA, D.S.; KOCH, A.K. & ARAÚJO-SILVA, L.E. 2010. **Varição na arquitetura floral e sucesso reprodutivo de duas espécies de *Helicteres* (Malvaceae), na região sudoeste do Mato Grosso.** Acta Botânica Brasiliensis 24(2):462-468.

SKEMA, C. & DON, L.J. 2010. ***Dombeya gautieri* (Dombeyaceae), a remarkable new species from Madagascar.** KewBulletin 65:305-310.

SOUZA, V.C. & LORENZI, H. **Botânica Sistemática: guia ilustrado para identificação das famílias de Angiospermas da flora brasileira, baseado em APG II.** Ed. Instituto Platarum, Nova Odessa, 639 p. 2005.

VOGEL, S. 1983. **Ecophysiology of zoophilic pollination.** In: **Physiological Plant Ecology III. Encyclopedias of plant physiology.** New Series, (O.L. Lange, P.S. Nobel, C.B. Osmond & H. Ziegler, eds.). Springer-Verlag Berlin. Heidelberg 12c:559-624.

ZANG, D. Y. 2004. **Plant life-history evolution and reproductive ecology.** Science Press, Beijing (in Chinese).

WALKER-LARSEN, J. & HARDER, L.D. **The evolution of staminodes in angiosperms: patterns of stamen reduction, loss, and functional re-invention.** American Journal of Botany. 87, n. 10, p. 1367-1384, 2000.

WEBB, C.J. & LLOYD, D.G. 1986. **The avoidance in interference between the presentation of pollen and stigmas in angiosperms, II: Herkogamy.** New Zeal. J. Bot. 24:163-178.