Juliana Hanna Leite El Ottra

# Estrutura floral de Galipeinae (Rutaceae) e suas implicações na sistemática, evolução e biologia do grupo

# Floral structure in Galipeinae (Rutaceae) and its implications in the evolution, systematics and biology of the group

Tese apresentada ao Instituto de Biociências da Universidade de São Paulo, para a obtenção de Título de Doutor em Ciências Biológicas, na Área de Botânica.

Orientador: José Rubens Pirani

Co-orientador: Emerson Ricardo Pansarin

São Paulo

Setembro de 2014

**RESUMO**

Galipeinae (Galipeeae, Rutoideae) é a subtribo mais diversificada de Rutaceae na região Neotropical. Evidências moleculares recentes sustentam a monofilia do grupo. Embora a delimitação dos gêneros e espécies da subtribo seja baseada principalmente em características florais, existem poucos estudos detalhados sobre a estrutura floral de representantes da subtribo, o que dificulta o uso acurado dos caracteres florais em estudos sobre sistemática e evolução do grupo. Além disso, pouco se sabe sobre as implicações funcionais dessas características na biologia das espécies, sendo necessários mais estudos ecológicos, ainda escassos sobre o grupo. Neste contexto, analisamos comparativamente a estrutura floral de diversos gêneros de Galipeinae e de gêneros americanos proximamente relacionados, apresentando descrições detalhadas e discutindo a implicação dos resultados na sistemática e evolução do grupo. Adicionalmente, investigamos as implicações funcionais de algumas características florais de Galipeinae, por meio do estudo da biologia floral e polinização de três táxons do grupo (*Almeidea rubra*, *Conchocarpus macrophyllus* e *Angostura bracteata*), e com base em dados da literatura e de observações pontuais feitas sobre outras espécies. Como principais resultados das análises estruturais, encontramos diversas características florais que sustentam a monofilia de Galipeinae, excluindo-se uma espécie, *Adiscanthus*, como a prefloração coclear ascendente ou oblíqua da corola, filetes achatados dorsiventralmente, carpelos com região sincárpica basal curta alcançando menos da metade do comprimento do ovário. Encontramos ainda características florais sustentando o par de gêneros-irmãos *Adiscanthus* e *Hortia*, como a conexão posgenital das pétalas apenas na fase de botão, por meio da conexão de células epidérmicas curtas com projeções cuticulares, antera com feixe vascular ramificado no ápice bem como na base, ápice das pétalas inflexo no centro do botão. Outras feições florais reportadas no presente trabalho auxiliam na sustentação de relações filogenéticas recentes no nível genérico ou infragenérico. Em relação ao papel funcional das feições florais de Galipeinae, a sinorganização das peças de diferentes verticilos revelou padrões variados nas espécies aqui estudadas e a arquitetura floral resultante parece refletir diretamente no acesso ao néctar e na polinização. Discutimos essas questões ecológicas ao nível familiar, notadamente em relação a polinizadores nectarívoros de língua e/ou bico relativamente longo, como lepidópteros e aves. Destaca-se ainda a evidência de que a hercogamia seja amplamente distribuída nas Galipeinae, e alguns aspectos funcionais da monossimetria do androceu de algumas espécies são apresentados. Finalmente, os atributos florais analisados em algumas espécies indicam maior especialização floral voltada aos principais grupos de polinizadores, os lepidópteros, notadamente características ligadas ao

tubo floral, ao volume e concentração do néctar, ao odor floral e à presença de delicadas plataformas de pouso na flor. Este estudo permitiu identificar diversas hipóteses a serem exploradas em futuros estudos integrativos sobre a estrutura floral, biologia, polinização e evolução em Rutaceae.

**ABSTRACT**

Galipeinae (Galipeeae, Rutoideae) is the most diversified subtribe of Rutaceae in the Neotropical region. Recent molecular phylogenies support the monophyly of the group. Even though the circumscription of taxa in the subtribe is based mainly on floral traits, there are few detailed studies on the floral structure of the group, preventing an accurate use of floral features in systematic and evolutionary studies. Furthermore, the functional implications of the floral features to the biology of the species in the group still need support from ecological studies, since these are scarce. In this context, we analyzed comparatively the floral structure of several genera of Galipeinae and closely related american genera, presenting detailed descriptions and discussing the relevance of the findings to the systematics and evolution of the group. Additionally we investigated the functional implications of some floral features on an ecological approach, through floral biology and pollination studies of three species of the group (*Almeidea rubra*, *Conchocarpus macrophyllus* e *Angostura bracteata*), as well as based on literature data and field observations on other species. Here we found that floral features strongly support the Galipeinae clade without *Adiscanthus*, such as cochlear aestivation of petals (either ascending or oblique), filaments dorsiventrally flattened, and a short basal syncarpous zone of carpels, with usually less than half-length of the ovary. The close relationship of *Adiscanthus* and *Hortia*, indicated by current molecular phylogenies, is supported by structural features, such as the postgenital connection of petals formed through the interlocking of short epidermal cells and cuticle projections only in bud stage; anthers with the vascular bundle forked towards its apex and base; and petal tips inwardly bent in the centre of the bud. Floral features further support other phylogenetic relationships recently found at the generic or infrageneric levels. Regarding the functional role of floral features, the synorganization of organs of different floral whorls shows several patterns among the studied species, and the resulting floral architecture seems to influence on the nectar access to pollinators. These ecological issues are discussed at the familiar level, notably their relation to long-tongued and/or long-beaked nectarivorous pollinators, such as lepidopterans and birds. Also, we found evidence that herkogamy is a widespread feature in Galipeinae, and the functional role of the androecium monosymmetry is now reported for some species. Finally, floral features indicate in some species floral specialization toward the main groups of pollinators found (lepidopterans), such as nectar volume and concentration, floral tube features, scent and delicate landing platforms. In this study we have also identified a series of hypotheses to be explored in future integrative studies with floral structure, biology, pollination and evolution in Rutaceae.

# INTRODUÇÃO GERAL

## 1. Galipeinae (Rutaceae): sistemática, evolução, estrutura floral e seus aspectos funcionais

A subtribo Galipeinae, da tribo Galipeeae [anteriormente Cuspariinae e Cusparieae em Engler, (1931); nomes inválidos de acordo com Kallunki & Pirani (1998)], é o grupo de Rutoideae (Rutaceae) mais diversificado da região Neotropical. Atualmente o grupo compreende 26 gêneros e cerca de 130 espécies, exclusivamente neotropicais, com numerosos casos de endemismos restritos a áreas de pequena extensão. Sua ocorrência abrange desde o sul do México e ilhas do Mar do Caribe, até a América do Sul, sendo que a maioria de seus representantes habita o interior de florestas úmidas de terras baixas (Groppo *et al.*, 2008; Kubitzki *et al.*, 2011). As plantas dessa subtribo são distintas dos demais grupos de Rutoideae principalmente por características florais. Suas flores são geralmente tubulares, polissimétricas a mais comumente monossimétricas, com estaminódios (geralmente três) e anteras basifixas (geralmente duas), apendiculadas em muitos gêneros (Morton & Kallunki, 1993; Kallunki & Pirani, 1998; Kubitzki *et al*., 2011). Elas exibem variados graus de união entre os verticilos florais, muitas vezes apenas superficiais, como entre filetes e entre estes e as pétalas, entre anteras e seus apêndices basais, e a conação completa ou parcial dos carpelos. Adicionalmente, possuem geralmente um disco nectarífero intraestaminal envolvendo o ovário, característica esta comum à maioria das outras famílias de Sapindales. Os frutos de Galipeinae são em maioria folículos ou cápsulas deiscentes, secos. Todas estas características foram tradicionalmente utilizadas para o reconhecimento dos gêneros e espécies no grupo (*e.g*., Engler, 1874, 1931), sendo de modo semelhante utilizadas também nos estudos modernos de morfologia e sistemática na subtribo (Ramp, 1988; Kallunki, 1992, 1998; Kallunki & Pirani, 1998; Pirani, 1999, 2004; Pirani *et al*., 2010; Kubitzki *et al.,* 2011; El Ottra *et al.,* 2013).

No entanto a taxonomia da subtribo é complexa. Além da existência de muitos gêneros monotípicos (dez) ou com menos de cinco espécies (oito), os limites genéricos muitas vezes não são claros (*e.g*. *Conchocarpus*, Kallunki & Pirani, 1998). Existem exceções em todos os caracteres morfológicos supracitados (*e.g*., algumas espécies ou gêneros apresentam os cinco estames férteis e/ou flores de pétalas livres, Groppo *et al.*, 2008; Kubitzki *et al*., 2011). Adicionalmente, todos os gêneros de Galipeinae são

definidos por combinações únicas de poucos estados de caracteres, sendo qualquer um destes isoladamente também compartilhado com um ou mais gêneros, o que torna difícil a delimitação de alguns grupos. Aparentemente, estados de caracteres similares teriam surgido independentemente ou por reversão na subtribo (Kallunki, 1998).

Apesar da dificuldade na taxonomia de alguns grupos, estudos filogenéticos revelam que a maioria das espécies de Galipeinae parece constituir um grupo monofilético bem sustentado por dados macromoleculares, exceto por uma espécie (*Adiscanthus fusciflorus* Ducke, Groppo *et al*., 2008, 2012; Kallunki & Groppo, 2007; Groppo *et al*., in prep.). Ainda, o clado onde se inserem as Galipeinae constitui um grupo monofilético composto por outros grupos americanos de Rutoideae (denominado "American clade" por Groppo *et al*., 2012). No entanto até o momento nenhuma possível sinapomorfia morfológica foi encontrada sustentando o clado Americano, bem como para a maioria das relações entre seus gêneros. Apenas uma breve caracterização morfológica, utilizando-se principalmente dados de morfologia floral, foi apresentada para o clado das Galipeinae sem *Adiscanthus* e grupos proximamente relacionados (Groppo *et al*., 2008). Além disso, nota-se certa imprecisão na delimitação dos estados de caracteres florais nos poucos estudos de evolução de caráter a nível familiar (*e.g*. "carpelos mais ou menos unidos", Groppo *et al*., 2008), o que é uma consequência da falta de estudos detalhados sobre a estrutura floral do grupo (El Ottra *et al.*, 2013, anexo).

De fato, existem poucos estudos morfoanatômicos florais relevantes sobre Rutaceae e ainda insuficientes para o entendimento profundo da ampla diversidade de flores existente no grupo (Souza *et al*., 2003). Dentre as Galipeinae e grupos Americanos proximamente relacionados, há escasso trabalhos detalhados sobre a estrutura floral. Dentre estes, a maioria é de cunho descritivo, como os de Marquete (1981) e Souza *et al.* (2003), descrevendo a estrutura floral de espécies de *Pilocarpus*; o de Souza *et al.* (2004) sobre *Metrodorea nigra* A.St.-Hil, enfocando principalmente a histologia da flor e na estrutura dos óvulos e anteras. Dentre os trabalhos comparativos mais amplos tratando de diversos representantes da família, apenas o de Gut (1966) e Ramp (1988) incluiram espécies de Galipeeae, enfocando sobretudo a estrutura do gineceu de *Pilocarpus pennatifolius* Lem. (Pilocarpinae), e *Erythrochiton brasiliensis* Nees & Mart. (Galipeinae). Apenas mais recentemente novos trabalhos foram feitos dentro do contexto comparativo, buscando não apenas elucidar a estrutura floral em

detalhe, mas também buscando subsídios para a sistemática e evolução floral de Galipeinae: Pirani *et al.* (2010) estudaram detalhadamente a estrutura floral de cinco representantes de *Galipea*, e El Ottra *et al*. (2013, anexo) efetuaram uma análise avaliando como e por qual extensão os órgãos florais são unidos em cinco representantes da subtribo. Como um dos principais achados deste último estudo, concluiu-se que a extensão e diversidade de fusões dos órgãos florais de Galipeinae exibe muitas singularidades dentro da ordem Sapindales (El Ottra *et al.*, 2013, anexo).

Adicionalmente, nestes trabalhos mais recentes, algumas das características florais mais marcantes de Galipeinae foram discutidas considerando as possíveis implicações funcionais destas feições na ecologia das espécies. Notadamente, o papel do tubo floral em relação à canalização do acesso ao néctar pelos visitantes florais, bem como na proteção do néctar pela diluição pela chuva foi discutido, não apenas em Galipeinae, bem como em relação a outras Rutaceae com flores tubulosas (El Ottra *et al*., 2013, anexo). Também, a ocorrência de duas anteras na porção posterior da flor da maioria dos representantes de Galipeinae, sendo estas usualmente fundidas posgenitalmente (*e.g*. *Galipea*, Pirani *et al*., 2010), foi relacionada à estabilização da estrutura do androceu nesta porção da flor, bem como à polinização nototríbica. No entanto, essas discussões se basearam em estudos provenientes de outros grupos com feições florais semelhantes (*e.g*. Faegri & van der Pijl, 1979; Endress, 1994; Westerkamp & Claßen-Bockhoff, 2007) ou nos escassos dados sobre biologia floral e polinização de Galipeinae [*i.e*., apenas um estudo detalhado, sobre *Galipea jasminiflora* (A.St.-Hil.) Engl., Piedade & Ranga, 1994]. Ainda, a análise dos trabalhos de cunho taxonômico de representantes de Galipeinae nos permite notar que outras feições florais, como flores hercogâmicas, estaminódios e simetria floral variável (*e.g*. Engler, 1931; Kallunki & Pirani, 1998; Piedade & Ranga, 1994) seriam também interessantes características a serem abordadas em estudos de biologia floral e polinização. De fato, estas características já foram reportadas influenciando os modos de polinização, reprodução e evolução das espécies em outros grupos de Angiospermas (*e.g*. Webb & Lloyd, 1986; Neal *et al.*, 1998; Walker-Larsen & Harder, 2000; Ronse Decraene & Smets, 2001; Endress, 2011). A evolução da morfologia floral pode ser influenciada por vários fatores, dentre estes, notadamente, a pressão seletiva por parte dos polinizadores (Stebbins, 1970; Fenster *et al*., 2004). Portanto, dada a diversidade e importância das características florais na sistemática de Galipeinae, o estudo das mesmas, considerando

a polinização e biologia floral das espécies, poderia contribuir com novas informações acerca dos fatores que podem ter atuado na evolução floral deste grupo tão diverso de Rutoideae.

## 2. Objetivos

Frente às informações acima expostas, os objetivos gerais desta tese são:

(1) Analisar a estrutura floral de diversos gêneros de Galipeinae, apresentando descrições detalhadas e discutindo a implicação dos resultados na sistemática e evolução do grupo, bem como em hierarquias sistemáticas mais abrangentes quando possível;

(2) Investigar as possíveis implicações funcionais de algumas características florais de Galipeinae no contexto da ecologia das espécies, por meio do estudo da biologia floral e polinização de três táxons do grupo, bem como baseado em dados da literatura e de observações feitas sobre outras espécies ao longo deste projeto.

Para alcançar os objetivos gerais acima mencionados, três estudos diferentes foram realizados durante este doutorado, cujos objetivos específicos e demais tópicos são apresentados nas partes seguintes desta tese.

## 3. Estrutura geral da tese

A tese é composta por esta introdução geral, seguida por três capítulos (em formato de manuscritos), considerações finais e um anexo. Cada capítulo apresenta formatação adequada à revista que submetemos ou planejamos submeter cada manuscrito. Em linhas gerais, os capítulos e o anexo contêm os seguintes estudos:

❖ Capítulo 1 - consiste no primeiro estudo comparativo sobre a estrutura floral de Galipeinae e gêneros americanos proximamente relacionados, abrangendo uma ampla amostragem de espécies da subtribo. Além de apresentar as descrições e ilustrações das características florais estudadas, também buscamos detectar entre os caracteres analisados quais seriam possíveis sinapomorfias de diferentes clados do grupo, considerando o contexto atual da sistemática e filogenia de Rutoideae. Adicionalmente,

discutimos as possíveis trajetórias evolutivas de alguns caracteres florais, bem como sua relevância considerando a macrossistemática atual de Sapindales e rosídeas. Finalmente, discutimos as implicações funcionais de outros caracteres florais estudados relacionados à biologia floral e polinização das espécies, gerando novas hipóteses a serem testadas em estudos futuros integrando estrutura e função destas feições florais. Planejamos submeter este capítulo na forma de dois manuscritos para a revista *Botanical Journal of the Linnean Society*, com a co-autoria de Diego Demarco, José Rubens Pirani e Peter K. Endress.

❖ Capítulo 2 – consiste em um primeiro estudo de caso, sobre a biologia floral e polinização *Almeidea rubra* A.-St.-Hil. (Galipeinae) em uma área de Mata Atlântica do Espírito Santo. Adicionalmente neste trabalho contextualizamos a funcionalidade dos tubos florais em Angiospermas, dado que é uma característica bem marcante das Galipeinae, ponderando também as implicações funcionais desta e de outras feições florais no contexto ecológico observado. Ainda, comparamos estes achados com os dados de morfologia floral e polinização já documentados sobre outros representantes da família com arquitetura floral semelhante, notadamente alguns representantes australianos da tribo Boronieae. Com esta comparação buscamos mais subsídios para corroborar a hipótese de evolução floral convergente nestes dois grupos de Rutaceae (El Ottra *et al.*, 2013). Este manuscrito foi submetido para a revista *Australian Journal of Botany*, com a co-autoria de José Rubens Pirani e Emerson Ricardo Pansarin.

❖ Capítulo 3 – consiste em um segundo estudo de caso, sobre a biologia floral e polinização de duas espécies coocorrentes e co-florescentes de Galipeinae em uma área de Mata Atlântica no Espírito Santo. Neste capítulo discutimos também as implicações funcionais das feições florais no contexto ecológico observado, articulando estes resultados com os demais já apresentados nos capítulos 1 e 2 a esse respeito. Planejamos submeter este capítulo na forma de um manuscrito para a revista *Plant Systematics and Evolution*, com a co-autoria de José Rubens Pirani e Emerson Ricardo Pansarin.

❖ Anexo: Trata-se de um estudo iniciado em período prévio ao doutorado, motivado pela complexidade e variados graus de união e fusão entre verticilos florais e sua importância na sistemática de Galipeinae. Nele avaliamos como e por qual extensão os órgãos florais são unidos em cinco representantes da subtribo, e discutimos as implicações dos resultados encontrados na sistemática e evolução do grupo. Este

trabalho foi publicado nos *Annals of Botany*, em co-autoria com José Rubens Pirani e Peter K. Endress.

## CONSIDERAÇÕES FINAIS

Neste trabalho realizamos um estudo detalhado da estrutura floral de Galipeinae (morfologia, anatomia e histologia), buscando subsídios para sistemática e evolução do grupo, e também analisamos alguns aspectos funcionais das feições florais, por meio do estudo da biologia floral e polinização de alguns táxons. Com a integração destes dois tipos de estudo, buscamos contribuir para um entendimento mais abrangente sobre as características florais de Galipeinae.

O grande número de espécies de Galipeinae analisadas quanto à sua estrutura floral preencheu consideravelmente a lacuna de conhecimento sobre a diversidade neste grupo. Adicionalmente a análise detalhada e comparativa dos resultados possibilita agora que muitos dos caracteres florais da subtribo sejam codificados com maior precisão em futuros estudos de evolução de caracteres. Também, as hipóteses levantadas acerca da evolução dos mesmos poderão ser testadas em futuros estudos filogenéticos. Em relação à sistemática de Galipeinae, algumas características florais aqui estudadas vêem corroborar as relações de parentesco recuperadas pelas análises filogenéticas moleculares recentes, sobretudo dentro do "clado americano" de Rutoideae. Notadamente, encontramos sustentação dos dados florais à hipótese de monofilia do clado das Galipeinae excluindo-se *Adiscanthus*, e à relação de *Adiscanthus* e *Hortia* como grupos-irmãos. Ainda, encontramos que a estrutura floral corrobora a relação próxima de parentesco entre *Ravenia* e *Ertela*, bem como em relação à segregação de parte das espécies de *Conchocarpus* (*C. cyrtanthus* e *C. concinnus*) deste gênero, além da inclusão das espécies de *Almeidea* como parte de *Conhocarpus* (Capítulo 1).

Considerando a implicação das feições florais aqui estudadas em níveis hierárquicos mais abrangentes da sistemática, podemos destacar que características observadas no gineceu foram bastante relevantes nesse sentido. Características relacionadas aos óvulos, ginóforos, apocarpia e cômpito forneceram maior suporte à caracterização da estrutura floral para os clados contendo representantes de Sapindales, bem como de rosídeas. Adicionalmente a função protetora das pétalas aos órgãos internos dos botões foi aqui reportada pela primeira vez para representantes neotropicais de Rutaceae, sendo esta característica uma potencial sinapomorfia morfológica para

ordem Sapindales (Capítulo 1). Diferentemente, com relação a outras características estudadas, encontramos claras evidências indicando evolução homoplástica, notadamente a presença de tubos florais na família. Ao elucidarmos as diferenças estruturais entre os tubos florais de Galipeinae e de Boronieae australianas (*i.e.*, *Correa*), encontramos forte sustentação para a não homologia entre os mesmos (Anexo). Ainda, o estudo detalhado sobre a simetria floral de Galipeinae forneceu evidência de que alguns tipos de simetria observados sejam homoplásticos, ao menos na história evolutiva de alguns gêneros (Capítulo 1).

Em relação às características florais avaliadas sob uma perspectiva funcional (Capítulos 1, 2 e 3), podemos destacar sete, para as quais encontramos evidência de desempenharem importantes funções florais: monossimetria, tubo floral, hercogamia, odor floral, plataformas de pouso formadas pelos lobos da corola e estaminódios, e volume e concentração do néctar. Apesar da monossimetria floral ser gerada por variados fatores estruturais (Capítulo1), nas diversas espécies analisadas o principal componente da monossimetria é a conformação do androceu em muitos táxons. Nestes, comumente observamos a ocorrência de dois estames férteis na porção posterior da flor, e estaminódios na porção anterior da flor. Destacamos a função dos estaminódios em *Angostura bracteata*, relacionados à apresentação secundária do pólen na porção ventral da flor, e consequentemente ampliando as possibilidades de locais de deposição do pólen no corpo dos polinizadores (Capítulo 3). As funções observadas ou inferidas para os estaminódios nos táxons analisados nos levam a crer que sua ocorrência quase que universal nas flores de Galipeinae deve estar relacionada às funções assumidas por eles ao longo da evolução floral do grupo (Capítulo 1 e 3). Porém tal hipótese ainda deve ser avaliada por meio de mais estudos ecológicos com outras espécies, conjuntamente com estudos comparativos filogenéticos.

Em relação à hercogamia, mostramos no Capítulo 1 que tal feição é mais amplamente distribuída no grupo do que previamente reportado na literatura. Ainda, encontramos evidência de que a hercogamia do tipo reversa provavelmente esteja funcionalmente ligada à ocorrência do tubo floral, dado que este aumentaria a precisão no mecanismo de segregação espacial dos órgãos reprodutivos e contato ordenado destes aos polinizadores. Esta ideia baseou-se na observação das anteras e/ou estigmas inclusos no tubo floral, ao longo da antese ou em parte desta, conforme observado em várias espécies (Capítulo 1 e 3). Ainda, a hercogamia é vista como um mecanismo que

reduz tanto a autopolinização espontânea como a interferência do componente feminino e masculino da flor (Capítulo 3). Tal aspecto seria interessante de ser abordado em futuros estudos sobre a biologia reprodutiva das espécies, bem como em estudos sobre possíveis padrões evolutivos desta característica.

Ainda em relação aos aspectos funcionais do tubo floral, sua ocorrência indicaria uma morfologia floral relativamente especializada, na medida em que restringe o espectro de animais aptos a prestar o serviço de polinização (Capítulo 2). Adicionalmente, dado a observação de que um disco principalmente vascularizado por floema está presente no fundo do tubo floral de todas as Galipeinae aqui analisadas (Capítulo 1), podemos inferir que o néctar é um importante recurso floral oferecido pelas flores do grupo, conforme observado nos estudos de biologia floral das espécies estudadas (Capítulo 2 e 3). Porém este seria acessível aos polinizadores com partes bucais apropriadas a alcançá-lo no fundo do tubo floral, notadamente aos animais nectarívoros com língua e/ou bico longo. De fato, nos estudos feitos até o momento em Galipeinae, borboletas, mariposas, beija-flores e alguns grupos de abelhas de língua relativamente longa foram os principais grupos funcionais de polinizadores observados, ou então foram polinizadores secundários, mas vistos em maior frequência do que outros animais que atuaram apenas como pilhadores de pólen (no caso outras abelhas; Capitulo 2, 3).

Considerando todos os grupos funcionais de polinizadores das espécies analisadas no Capítulo 3, observamos que pequenas diferenças na estrutura do tubo floral e no volume e concentração do néctar podem indicar especialização floral ao principal grupo funcional de polinizadores de cada espécie. Tanto em *Conhocarpus macrophyllus*, como em *Angostura bracteata*, o néctar é produzido em muito pouco volume e em baixa concentração. Tal fato, somado à ocorrência de atributos como um tubo curto e muito constrito no ápice, ausência de odor, e delicadas plataformas de pouso formadas pelos lobos da corola, no caso de *C. macrophyllus*, foram vistos em conjunto como evidência uma maior especialização floral às borboletas. Já *A. bracteata*, espécies coocorrente e com floração simultânea na área da espécie acima citada, apresentou além das delicadas plataformas de pouso, um tubo floral comparativamente mais longo, porém menos fino, e odor floral acentuadamente adocicado à noite, dentre outras características falenófilas. Estes atributos foram então considerados como

evidência de uma maior especialização floral a lepidópteros como um todo (borboletas e mariposas noturnas; Capítulo 3).

Buscamos com estes estudos incrementar o conhecimento a respeito da biologia floral e polinização de Galipeinae, concatenados aos estudos sobre a estrutura floral. O volume de resultados obtidos nos permitiu discutir extensivamente a estrutura floral da subtribo, bem como investigar a funcionalidade de algumas das feições florais do grupo para um número mais restrito de espécies. Como consequência, interessantes questões foram levantadas ao longo do trabalho, notadamente as relacionados à polinização, biologia e evolução floral da subtribo. Dessa maneira, esperamos que diversidade de formas, odores, cores, simetrias, dentre outras características aqui descritas, sejam motivadoras para novos estudos futuros sobre as flores.

## Referências


**El Ottra JHL, Pirani JR, Endress PK. 2013.** Fusion within and between whorls of floral organs in Galipeinae (Rutaceae): structural features and evolutionary implications. *Annals of Botany* **111**: 821–837.

**Endress PK. 1994.** *Diversity and evolutionary biology of tropical flowers*. Cambridge: Cambridge University Press.

**Endress PK. 2011.** Evolutionary diversification of the flowers in angiosperms. *American Journal of Botany* **98**: 370–396.

**Engler A. 1874.** Rutaceae. In Martius, CPF, Eichler, AG, eds. *Flora brasiliensis*, 12. Leipzig: Friedrich Fleischer, 75-196.

**Engler A. 1931.** Rutaceae. In: Engler A, Prantl K, eds. *Die natürlichen Pflanzenfamilien*, 2nd edn, 19a. Leipzig: Engelmann, 187–359.

**Faegri L, van der Pijl L. 1979.** *The principles of pollination ecology*, 3rd edn. New York: Pergamon Press.

**Fenster CB, Armbruster WS, Wilson P, Dudash MR, Thomson, JD. 2004.** Pollination syndromes and floral specialization. *Annual Review of Ecology Evolution and Systematic* **35**: 375-403.

**Groppo M, Pirani JR, Salatino MLF, Blanco SR, Kallunki JA. 2008.** Phylogeny of Rutaceae based on two noncoding regions from cpDNA. *American Journal of Botany* **95**: 985-1005.

**Groppo M, Kallunki JA, Pirani JR, Antonelli, A. 2012.** Chilean *Pitavia* more closely related to Oceania and Old World Rutaceae than neotropical groups: evidence from two cpDNA non-coding regions, with a new subfamilial classification of the family. *PhytoKeys* **19**: 9-29.

**Gut BJ. 1966.** Beiträge zur Morphologie des Gynoeceums und der Blütenachse einiger Rutaceen. *Botanische Jahrbücher für Systematik* **85**: 151–247.

**Kallunki JA. 1992.** A revision of *Erythrochiton* sensu latu (Cuspariinae, Rutaceae). *Brittonia* **44**: 107-139.

**Kallunki JA. 1998.** Revision of *Ticorea* Aubl. (Rutaceae, Galipeinae). *Brittonia* **50**: 500-513.

**Kallunki JA, Pirani JR. 1998.** Synopses of *Angostura* Roem. & Schult. and *Conchocarpus* J. C. Mikan. *Kew Bulletin* **53**: 257-334.

**Kallunki JA, Groppo M. 2007.** Phylogenetic analyses of the subtribe Galipeinae (Rutaceae).URL:2007.botanyconference.org/engine/search/index.php?func=detail&aid=1344 . Date of last access: 12 Mar. 2014.

**Kubitzki K, Kallunki JA, Duretto M, Wilson PG. 2011.** Rutaceae. In: Kubitzki K, ed. *Flowering Plants. Eudicots: Sapindales, Cucurbitales, Myrtaceae (The Families and Genera of Vascular Plants)*. Hamburg: Springer, 276-356.

**Marquete O. 1981**. Anatomia e vascularização foliar e floral de *Pilocarpus organensis* Occhioni & Rizzini (Rutaceae). *Arquivos do Jardim Botânico do Rio de Janeiro* **25**: 117-159.

**Morton CM, Kallunki JA. 1993.** Pollen Morphology of the subtribe Cuspariinae (Rutaceae). *Brittonia* **45**: 286-314.

**Neal PR, A Dafni, M Giurfa. 1998.** Floral symmetry and its role in plant-pollinator systems: terminology, distribution, and hypotheses. *Annual Review of Ecology and Systematics*. **29**:345–373.

**Pirani JR. 1999.** *Estudos taxonômicos em Rutaceae: revisão de* Helietta *e* Balfourodendron *(Pteleinae). Análise cladística de Pteleinae. Sinopse de Rutaceae do Brasil*. Tese de livre docência, Universidade de São Paulo, Brasil.

**Pirani JR. 2004.** Three new species of *Galipea* (Rutaceae, Galipeinae) from Brazil. *Botanical Journal of the Linnean Society* **144**: 365-373.

**Pirani JR, El Ottra JHL, Menezes NL. 2010.** Morfoanatomia da flor de cinco espécies de *Galipea* Aubl. e seu significado na evolução de flores tubulosas entre as Rutaceae neotropicais. *Revista Brasileira de Botânica* **33**: 301-318.

**Piedade LH, Ranga NT. 1993.** Ecologia da polinização de *Galipea jasminiflora* Engler (Rutaceae). *Revista Brasileira de Botânica* **16**: 151-157.

**Ramp E. 1988.** *Struktur, Funktion und systematische Bedeutung des Gynoeciums bei den Rutaceae und Simaroubaceae*. PhD Thesis, Universität Zürich: Switzerland.

**Ronse Decraene LP, Smets EF. 2001.** Staminodes: Their Morphological and Evolutionary Significance. *The Botanical Review* **67**: 351-402.

**Souza LA, Mourão KSM, Moscheta IS, *et al.* 2003.** Morfologia e anatomia da flor de *Pilocarpus pennatifolius* Lem. (Rutaceae). *Revista Brasileira de Botanica* **26**: 175-184.

**Souza LA, Moscheta IS, Mourão KSM, Rosa SM. 2004.** Morphology and anatomy of the flowers and anthesis of *Metrodorea nigra* St. Hill (Rutaceae). *Brazilian archives of Biology and. Technology* **47**: 107-112.

**Stebbins GL. 1970.** Adaptive radiation of reproductive characteristics in angiosperms. I. Pollination mechanisms. *Annual Review of Ecology and Systematics* **1**: 307-326.

**Walker-Larsen J, Harder LD. 2000.** The evolution of staminodes in angiosperms: patterns of stamen reduction, loss, and functional re-invention. *American Journal of Botany* **87**: 1367-1384

**Webb CJ, Lloyd DG. 1986.** The avoidance of interference between the presentation of pollen and stigmas in angiosperms II: Herkogamy. *New Zealand Journal of Botany* **24**: 163-178.

**Westerkamp C, Claβen-Bockhoff R. 2007.** Bilabiate flowers: the ultimate response to bees? *Annals of Botany* **100**: 361-374.