

Expressão sexual e as relações espaciais de vizinhança na reprodução sexuada em populações vegetais

Sexual expression and spatial neighborhood relationships in sexual reproduction in plant populations

Júlia R Riguete^{1,2,3,5*}, Anneleese C Rangel^{1,5} e Ary G Silva^{2,4,5}

1. Bolsista UUV de Iniciação Científica; 2. Programa de Pós-graduação em Ecologia de Ecossistemas; 3. Bolsista de Mestrado FAPES; 4. Professor Titular V, bolsista FUNADESP de Produtividade em Pesquisa; 5. Universidade Vila Velha - UUV, Rua Comissário José Dantas de Melo, 21, Boa Vista, Vila Velha, ES, Brasil. CEP: 20.102-770.

*Autor para correspondência: juliarizzi@hotmail.com

Resumo A forma como as plantas se reproduzem tem sido importante para a caracterização e o entendimento do funcionamento das comunidades. Os estudos de biologia reprodutiva compõem uma eficiente ferramenta para a conservação e manejo das espécies de plantas. Padrões de expressão sexual estão fortemente relacionados com a distribuição dos gametófitos pelos morfos populacionais. Os sistemas sexuais comuns em plantas vasculares são o sistema sexual homóico e o heteróico. O primeiro apresenta com um único morfo de expressão sexual de flores hermafroditas (monóclinas); e o segundo, pode ser representado por um morfo monóico, com gametófitos separados em flores distintas (díclinas) no mesmo indivíduo ou por uma mistura de flores monóclinas e díclinas distribuídas no mesmo morfo, e por morfos apresentando desde a dioícia, caracterizada pela existência de dois morfos de flores díclinas, passando respectivamente pela androdioícia, a ginodioícia e a trioícia. Formas sexuais distintas podem ser mais ou menos eficientes na produção de gametas, o que depende da biologia da espécie. O número total de gametas produzidos por um indivíduo pode influenciar a chance de sucesso de cada gameta, dependendo do mecanismo de polinização e dispersão de pólen e sementes. Desta forma, muito se questiona a respeito da evolução da dioícia, acerca da sua relação com as condições ecológicas. Em uma população de plantas, a distribuição espacial pode ser considerada um dos fatores que afetam o sistema de acasalamento, que através dos mecanismos de dispersão de sementes e pólen, são capazes de exercer grande consequência na estrutura espacial. Além disso, estrutura e processo podem estar intrinsecamente ligados e associados à influência de fatores ecológicos que afetam a reprodução, a dispersão e o tamanho do grupo de vizinhança, tornando-se particularmente importantes nesta determinação.

Palavras chaves: hermafroditismo, homoícia, heteroícia, monoícia, dioícia.

Abstract The ways of plants reproduction have been relevant for the characterization and understanding of the community functioning. Reproductive biology studies comprise an effective tool for the management and conservation of plant species. Patterns of sexual expression are strongly related to the distribution of the gametophyte among population morphs. In vascular plants, homoicy and heteroicy are the usual sexual system. Monocliny comprises a single morphological expression of sexual hermaphrodite flowers, while dicliny can be represented by a morfo monoecious, with separate gametophytes in distinct flowers (dicliny) in the same individual or by a mixture of flowers and monoclin diclinous distributed the same morph, morphs and presenting from dioecy, characterized by the existence of two morphs diclinous flowers from respectively the androdioicia the ginodioicia and trioicia. Distinct sexual morphs may be more or less efficient in the production of gametes, which depends on the biology of the species. The total number of gamete produced by an individual can influence the success rate of each gamete, depending on the pollination mechanism and pollen and seeds dispersal. Thus, questions remain about the evolution of dioecy, about his relationship with ecological conditions. In a population of plants, the spatial distribution can be considered one of the factors that affect the mating system, which through the mechanisms of dispersal of seeds and pollen, are able to exert great consequence in the spatial structure. Furthermore, the structure and process may be intrinsically linked and associated to the influence of ecological factors affecting reproduction, dispersion and group size neighborhood, becoming particularly important in this determination.

Keywords: hermaphroditism, homoecy, heteroecy, monoecy, dioecy.

Introdução

A forma como as plantas se reproduzem tem sido sugerida como importante para a caracterização e o entendimento do funcionamento das comunidades (Sigiliano 2009). O período reprodutivo é uma fase de grande importância para a dinâmica das populações e sobrevivência das espécies, desta forma, os estudos de biologia reprodutiva compõem uma eficiente ferramenta para a conservação e manejo das espécies de plantas (Lenzi e Orth 2004), estes, por sua vez podem englobar diversos aspectos, dentre eles a morfologia e fenologia das flores, os mecanismos de polinização e a atuação dos polinizadores, o levantamento dos visitantes florais e as recompensas florais (Silva *et al.* 2006).

Os fatores ecológicos estão entre as principais influências sobre a evolução dos sistemas de reprodução de plantas, interferindo na sobrevivência ou perda de populações e no surgimento de diferentes sistemas (Charlesworth 2006). Estes sistemas têm efeito sobre estrutura genética das populações influenciando nas adaptações dentro e entre elas e no processo evolutivo da espécie (Richards 1997, Hereford 2010).

Padrões de expressão sexual estão fortemente relacionados com a distribuição dos gametófitos pelos morfos populacionais. Os sistemas sexuais comuns em plantas vasculares são o sistema sexual homóico e o heteróico. O primeiro apresenta com um único morfo de expressão sexual de flores hermafroditas (monóclinas); e o segundo, pode ser representado por um morfo monóico, com gametófitos separados em flores distintas (díclinas) no mesmo indivíduo ou por uma mistura de flores monóclinas e díclinas distribuídas no mesmo morfo, e por morfos apresentando desde a dioicia, caracterizada pela existência de dois morfos de flores díclinas, passando respectivamente pela androdioicia, a ginodioicia e a trioicia (Cruden e Lloyd 1995). A homoicia tem levantado questões relacionadas com a separação temporal das funções masculinas e femininas e barreiras reprodutivas inter e intrapopulacionais (Silva e Pereira 2005).

A autoincompatibilidade é definida como a incapacidade de uma planta hermafrodita produzir zigotos a partir de uma autopolinização (Richards 1997). A perda da autoincompatibilidade é considerada uma das mudanças mais frequentes na evolução do grupo das angiospermas, há uma tendência na constante diminuição de sistemas de fecundação cruzada e são raros os episódios em que populações autogâmicas evoluem para exogâmicas (Charlesworth 2006, Goldberg *et al.* 2010).

Um dos pontos negativos da autocompatibilidade é o aumento na frequência de homozigotos na população, ocorrendo depressão endogâmica (Charlesworth 2006, Schoen e Busch 2008). As altas taxas de autofecundação promovem a redução de genes neutros e dos potencialmente adaptativos, limitando a capacidade de responder adaptativamente às mudanças do ambiente (Schoen e Busch 2008). Os indivíduos passam a expressar os caracteres recessivos ou parcialmente recessivos e as mutações deletérias, que, em longo prazo, diminuem a probabilidade de sobrevivência, a

fertilidade e a frequência de mutações na espécie, levando a extinção de populações e até mesmo de espécies, não sendo claro ainda como estes fatores levam a isto (Charlesworth 2006).

As consequências para a genética de populações de plantas

Processos genéticos que predominam em populações com sistema de reprodução autocompatíveis, como a deriva genética, podem limitar a adaptação em certos ambientes de modo mais frequente que o fluxo de genes, fator limitante nas espécies de fecundação cruzada. Entretanto, sistemas de autofecundação indiretamente promovem adaptação local devido ao menor fluxo de genes do que no sistema de cruzamento (Hereford 2010). A entrada de novas mutações em populações endogâmicas é altamente difundida, o que não acontece com populações de cruzamento onde é necessário que estas apresentem algum grau de dominância para serem expressas nos indivíduos (Charlesworth 2006).

A intensa endogamia pode reduzir o tamanho efetivo de uma população. Populações de homozigotos apresentam metade do tamanho efetivo das de cruzamento, tendo como base o mesmo número de indivíduos. Existe um maior efeito da deriva genética, reduzindo a seleção natural que elimina mutações não vantajosas aumentando a frequência entre as vantajosas (Charlesworth 2006). A autofecundação independe da densidade da população, sendo uma garantia reprodutiva, porém deprecia as sementes geradas através da depressão endogâmica, ao passo que a fecundação cruzada é dependente da densidade e garante maior variabilidade genética (Dornier *et al.* 2008).

O valor da autoincompatibilidade está na prevenção da endogamia, contudo limitam a capacidade de autofecundação em situações onde não é possível o cruzamento (Goldberg *et al.* 2010). A autocompatibilidade é favorecida pelas garantias reprodutivas que permitem a manutenção de populações onde a fecundação cruzada é menos frequente (Schoen & Busch 2008), devido à baixa disponibilidade de parceiros em potencial, a baixa densidade populacional e deficiência de agentes polinizadores que promovam a fertilização cruzada entre os indivíduos (Charlesworth 2006).

O modo de polinização é outro fator que afeta a seleção entre a fecundação cruzada e a autofecundação, permitindo, em muitas situações, taxas intermediárias de autofecundação (Charlesworth 2006). As taxas de autofecundação podem ser inversamente proporcionais a atividade dos polinizadores, ou seja, quanto maior a atividade dos polinizadores as plantas irão se reproduzir predominantemente por fecundação cruzada, do contrário, quando há falha na ação dos polinizadores ou estes são perdidos, o sistema autofecundação automaticamente prevalecerá. Permitir a autofecundação possibilitaria a espécie sobreviver durante períodos de falta dos polinizadores, amortecendo a instabilidade demográfica (Schoen e Busch 2008). Esta escolha influencia profundamente a evolução floral, afetando o design e a alocação de recursos sexuais (Barrett e Harder 1996).

As demanda sobre os polinizadores

As plantas por serem sésseis e necessitarem de vetores para a transferência de pólen entre os indivíduos usam comumente animais como agentes polinizadores. Esta dependência promove a evolução de diversas adaptações florais, que são associadas aos agentes dispersores de pólen. As características individuais das flores como a estrutura, cor, aroma e produção de néctar descrevem o design floral, enquanto, o número de flores abertas ao mesmo tempo e a disposição destas em uma inflorescência caracterizam o display floral (Barrett e Harder 1996).

Os polinizadores são atraídos até as plantas pelas características das flores individuais e da inflorescência. A disponibilidade de néctar e o número de flores abertas ao mesmo tempo são traços importantes que influenciam a atividade dos agentes, atraindo-os, geralmente, mais do que o necessário. O movimento dos polinizadores nas inflorescências com muitas flores abertas aumentam a autopolinização entre as flores da mesma inflorescência, caracterizando a geitonogamia (Kudo e Harder 2005), que, assim como a autopolinização, leva a depressão por endogamia e o pólen utilizado fica indisponível para a possível fecundação cruzada, reduzindo a atuação da planta como fonte de pólen (Barrett e Harder 1996). Os fatores que variam as taxas de autopolinização estão relacionados com o tamanho do display floral, em displays grandes a probabilidade de autofecundação por geitonogamia é maior, a transição de pólen limitada, e as investidas sucessivas dos polinizadores, sondando diversas flores em sequência (Karron *et al.* 2009).

As consequências da dioícia

O sistema sexual conhecido por dioícia é caracterizado pela presença de indivíduos masculinos e femininos em uma população de plantas (Renner e Ricklefs 1995, Lenzi e Oliveira 2004). Como implicação desta separação sexual, flores estaminadas, as masculinas, e pistiladas, as femininas, detêm características sexuais secundárias, como diferenças entre tamanho e recursos atrativos, avaliadas também como estratégias adaptativas para possibilitar o fluxo direcional de pólen (Cesário e Gaglianone 2008).

Desde Darwin, biólogos evolutivos tentam explicar a origem da dioícia em plantas com flores, mas nas últimas décadas é notável o crescente interesse por estes estudos acerca do caminho deste sistema sexual (Gleiser e Verdú 2004). É provável que a dioícia tenha evoluído a partir de uma espécie monóica por um processo gradual de alteração das proporções relativas de flores masculinas e femininas, ao invés de via ginodioícia com essencialmente esterilidade masculina completa das fêmeas. A ginodioícia portanto, é um estágio intermediário na evolução da dioícia (Charlesworth e Charlesworth 1978).

Como implicação desta separação sexual, flores estaminadas, as masculinas, e pistiladas, as femininas, detêm características sexuais secundárias, como diferenças entre tamanho e recursos atrativos, avaliadas também como estratégias adaptativas para possibilitar o fluxo direcional de pólen (Cesário e Gaglianone 2008). Esta, portanto, vem sendo estudado por inúmeros autores, que o consideram um fator seletivo, sendo um mecanismo para evitar a endogamia, podendo desta forma, conduzir a uma especialização sexual ou competência sexual (Lenzi e Orth 2004).

Formas sexuais distintas podem ser mais ou menos eficientes na produção de gametas, o que depende da biologia da espécie. O número total de gametas produzidos por um indivíduo pode influenciar a chance de sucesso de cada gameta, dependendo do mecanismo de polinização e dispersão de pólen e sementes. Desta forma, muito se questiona a respeito da evolução da dioícia, acerca da sua relação com as condições ecológicas (Maurice *et al.* 1993).

Sendo assim, estas correlações da dioícia com a distribuição espacial de plantas, ambientes e alocação de recursos tem sido sugeridas como fator de manutenção e evolução deste sistema sexual. Algumas análises confirmam tais relações, e destacam a diversificação das linhagens associadas com as características ecológicas (Matallana *et al.* 2005).

Além disso, correlações entre certos atributos ecológicos e a dioícia tem sido evidenciados através de estudos baseados em registros dos sistemas sexuais das espécies, e várias hipóteses foram propostas para explicar tais correlações, como por exemplo, a dioícia parecer ser mais freqüente entre espécies com frutos carnosos grandes, o que tem como consequência maior proporção de dioícia em floras tropicais (Sigiliano 2009).

Através da observação da fenologia reprodutiva, em espécies dióicas, pode-se indicar as proporções de indivíduos de cada sexo que contribuem, efetivamente, para o total de gametas de uma população (Sousa & Hattemer 2003). Além disso, em uma população de plantas, a distribuição espacial pode ser considerada um dos fatores que afetam o sistema de polinização, que através dos mecanismos de dispersão de sementes e pólen, são capazes de exercer grande consequência na estrutura espacial (Soares *et al.* 2008).

A fenologia de uma espécie está sujeita às suas características adaptativas e às condições ambientais às quais a espécie está submetida. Os principais fatores abióticos que podem influenciar a produção de flores e frutos em uma espécie são: o fotoperíodismo, a temperatura, a umidade relativa e os nutrientes (Nogueira e Arruda 2006) além de alterações promovidas no hábitat, que podem também decorrer em modificações nas condições abióticas, tendo como consequência alterações na intensidade e regularidade da floração (Lopes e Buzato 2005).

Através da observação da fenologia reprodutiva, em espécies dioícas, pode-se indicar as proporções de indivíduos de cada sexo que contribuem, efetivamente, para o total de gametas de uma população (Sousa e Hattemer 2003). Segundo Amorim e

Oliveira (2006), a reprodução vegetativa vem sendo influenciada pelo efeito da perturbação antrópica, o que pode contribuir na distribuição espacial dos morfos sexuais e proporção variada entre indivíduos masculinos e femininos.

De maneira geral, as flores detêm um conjunto de características que são relacionadas a um determinado agente de polinização em particular, evidenciando a importância das características morfológicas, bioquímicas e funcionais das flores, em relação a esta adaptação. Estes sistemas de polinização envolvem todos os aspectos de expressão sexual das plantas, que podem ter diferentes implicações nos mecanismos de polinização e no comportamento dos polinizadores (Silva *et al.* 2006). Sendo assim, o sucesso neste processo de polinização vai depender do sistema de reprodução da planta e da disponibilidade e eficiência do agente polinizador ao longo do período de floração (Nogueira e Arruda 2006).

Além disso, os padrões espaciais ou estrutura da diversidade genética dentro de populações é um elemento muito significativo dos processos genético-ecológicos e evolucionários de populações naturais de vegetais, onde o agregamento genético espacial é determinado pelos mecanismos de dispersão do pólen e sementes (Gusson *et al.* 2005).

Para os polinizadores em particular, a disponibilidade de recursos se encontra distribuída de forma irregular nos habitats, tendo em vista que o comportamento de forrageio destes animais pode ser influenciado pela heterogeneidade de recursos no ambiente (Lopes e Buzato 2005).

A ocasião, duração e magnitude do período de floração em espécies de vegetais, demarca as distâncias que os polinizadores percorrem para obtenção de alimento e ainda predispõe a migração destes relacionada a variações espaço-temporais na distribuição de recursos florais (Lopes e Buzato 2005).

As análises dos padrões espaciais de plantas podem ser utilizadas para melhor compreensão das interações intra e interespecíficas, pois há evidências de que tais interações são frequentemente preservadas nestes padrões (Nanami *et al.* 1999).

Estudos anteriores de padrões espaciais de plantas têm foco em espécies hermafroditas ou espécies monóicas, onde todas as plantas-mãe podem produzir sementes, no caso de espécies dioicas, no entanto, assumindo que o número de plantas masculinas e femininas em uma população é a metade, só mesmo os indivíduos masculinos contribuem com a dispersão de sementes (Nanami *et al.* 1999).

Em uma população de plantas, a distribuição espacial pode ser considerada um dos fatores que afetam o sistema de acasalamento, que através dos mecanismos de dispersão de sementes e pólen, são capazes de exercer grande consequência na estrutura espacial. Além disso, estrutura e processo podem estar intrinsecamente ligados e associados à influência de fatores ecológicos que afetam a reprodução, a dispersão e o tamanho do grupo de vizinhança, tornando-se particularmente importantes nesta determinação (Soares *et al.* 2008). Desta forma, a densidade e distribuição espacial dos indivíduos dentro das populações

desempenham uma função importante na determinação e variação no sucesso reprodutivo (Stehlik *et al.* 2005).

O conjunto das características genéticas e demográficas de uma espécie, isto é, sua estrutura populacional, é resultado da ação e das interações de uma série de mecanismos evolutivos e ecológicos (Martins 1987). A interação da vizinhança com as plantas se dá através de competição por limite de recursos, ou seja, luz, água e nutrientes, basicamente. Além disso, o crescimento e mortalidade de ambos são influenciados por suas densidades de separação, local, tamanho e a composição das espécies (Nanami *et al.* 1999).

Em ambientes de restinga, fatores como topografia, movimento da areia, as propriedades físico-químicas e concentração de nutrientes no solo, podem influenciar na distribuição da vegetação e caracterização das espécies em comunidades de restinga, sendo considerados também, segundo Beduschi e Castellani (2008) como fatores limitantes para o estabelecimento e desenvolvimento de comunidades vegetais, tornando assim a distribuição geográfica de plantas sujeitas às relações nutricionais do solo (Lourenço e Cuzzuol 2008).

A distribuição espacial das formações vegetais permite deduzir as preferências ecológicas das espécies nativas fundamentais para o manejo e revegetação das restingas sendo tais dados desejáveis para a compreensão da dinâmica da distribuição espacial em florestas tropicais costeiras (Lourenço e Cuzzuol 2008).

Dados a respeito do sistema reprodutivo poderão determinar frequências genotípicas em gerações seguintes e contribuir para o estabelecimento de parâmetros genéticos populacionais, como o tamanho de vizinhança, fluxo gênico e seleção, tanto no âmbito taxonômico como evolutivo. Tais parâmetros podem ter utilidade, como subsídio, para projetos de conservação, de recomposição de ambientes, sugerindo a disponibilidade de recursos para a fauna de polinizadores e dispersores, e a capacidade de regeneração natural dos plantios que forem estabelecidos (Santana *et al.* 2009).

Referências

- Amorim FW, Oliveira PE (2006). Estrutura sexual e ecologia reprodutiva de *Amaioua guianensis* Aubl. (Rubiaceae), uma espécie dioica de formações florestais de cerrado. **Revista Brasileira de Botânica** 29: 353-362.
- Araújo F.P., Farias, Y.E.F. e Oliveira, P.E. 2011. Biologia floral e visitantes de *Gaylussacia brasiliensis* (Spr.) Meissner (Ericaceae) - uma espécie com anteras poricidas polinizada por beija-flores. **Acta Botanica Brasílica** 25: 387-394.
- Assis AM, Pereira OJ, Thomaz LD (2004) Fitossociologia de uma floresta de restinga no Parque Estadual Paulo César Vinha, Setiba, município de Guarapari (ES). **Revista Brasileira de Botânica**. 27: 349-361.
- Barrett SCH, Harder LD (1996) Ecology and evolution of plant mating. **TREE** 2: 73-79.
- Beduschi, T, Castellani, T.T. 2008. Estrutura populacional de *Clusia criuva*

- Cambess. (Clusiaceae) e relação espacial com espécies de bromélias no Parque Municipal das Dunas da Lagoa da Conceição, Florianópolis, SC. **Biotemas**. 21: 41-50.
- Camargo TCC, Novaes LL, Magenta MAG, Moura C, Pastore JA (2009) Caracterização do estágio sucessional da vegetação da restinga da Vila Barra do Uma, Peruíbe- SP. **Instituto Florestas Série Registros** 40: 83- 87.
- Cesário LF, Gaglianone MC (2008) Biologia floral e fenologia reprodutiva de *Schinus terebinthifolius* Raddi (Anacardiaceae) em Restinga do Norte Fluminense. **Acta Botanica Brasilica** 22: 828-833.
- Charlesworth D, Charlesworth B (1978) Population genetics of partial male-sterility and the evolution of monoecy and dioecy. **Heredity** 41: 137-153.
- Charlesworth D (2006) Evolution of plant breeding system. **Current Biology** 16: R726-R735.
- CONAMA (1996) Resolução nº 07, de 23 de julho de 1996. Aprova os parâmetros básicos para análise da vegetação de restinga no Estado de São Paulo. **Diário Oficial da União** 165: 16386-16390.
- Cruden RW, Lloyd RM (1995) Embryophytes have equivalent sexual phenotypes and breeding systems: why not a common terminology to describe them? **American Journal of Botany** 82: 816-825.
- Dornier D, Munoz F, Cheptou PO (2008) Allele effect and self-fertilization in hermaphrodites: reproductive assurance in a structured metapopulation. **Evolution** 62: 2558-2569.
- Gleiser G, Verdú M (2004) Repeated evolution of dioecy from androdioecy in *Acer*. **New Phytologist** 165: 633-640.
- Goldberg EE, Kohn JR, Lande R, Robertson KA, Smith SA, Igin B (2010) Species selection maintains self-incompatibility. **Science** 330: 493-495.
- Guedes D, Barbosa LM, Martins SE (2006) Composição florística e estrutura fitossociológica de dois fragmentos de floresta de restinga no Município de Bertoga, SP, Brasil. **Acta Botanica Brasilica**. 20: 299-311.
- Gusson E, Sebbenn AM, Kageyama PY (2005). Diversidade e estrutura genética espacial em duas populações de *Eschweilera ovata*. **Scientia Forestalis** 67: 123-135.
- Hereford J (2010) Does selfing or outcrossing promote local adaptation? **American Journal of Botany** 97: 298-302.
- Karron JD, Holmquist KG, Flanagan RJ, Mitchell RJ (2009) Pollinator visitation patterns strongly influence among-flower variation in selfing rate. **Annals of Botany** 103: 1379-1383.
- Klein AS, Zanette VC, Santos R (2007) Florística e estrutura comunitária de restinga herbácea no município de Araranguá, Santa Catarina. **Biotemas**. 20: 15-26.
- Kudo G, Harder LD (2005) Floral and inflorescence effects on variation in pollen removal and seed production among six legume species. **Functional Ecology** 19: 245-254.
- Lenzi M, Orth AI (2004) Fenologia reprodutiva, morfologia e biologia floral de *Schinus terebinthifolius* Raddi (Anacardiaceae), em restinga da Ilha de Santa Catarina, Brasil. **Biotemas** 17: 67-89.
- Lopes L, Buzato S (2005) Biologia reprodutiva de *Psychotria suterella* Muell. Arg. (Rubiaceae) e a abordagem de escalas ecológicas para a fenologia de floração e frutificação. **Revista Brasileira de Botânica** 28: 785-795.
- Lourenço JJ, Cuzzuol GRF (2008) Caracterização de solos de duas formações de restinga e sua influência na constituição química foliar de *Passiflora mucronata* Lam. (Passifloraceae) e *Canavalia rosea* (Sw.) DC. (Fabaceae)1. **Acta Botanica Brasilica** 23: 239-246.
- Martins PS (1987) Estrutura populacional, fluxo gênico e conservação "in situ". **Instituto de Pesquisas e Estudos Florestais** 35: 71-78.
- Matallana G, Wendt T, Araújo DSD, Scarano FR (2005) High abundance of dioecious plants in a tropical coastal vegetation **American Journal of Botany** 92: 1513-1519.
- Maun MA (1994) Adaptations enhancing survival and establishment of seedlings on coastal dune systems. **Vegetatio** 111: 59-70.
- Maurice S, Belhassenj E, Couvet D, Gouyon PH (1993) Evolution of dioecy: can nuclear cytoplasmic interactions select for maleness? **Heredity** 73: 346-354.
- Montezuma RCM, Araújo DSD (2007) Estrutura da vegetação de uma Restinga Arbustiva Inundável no Parque Nacional da Restinga de Jurubatiba, Rio de Janeiro. **Pesquisas Botânica** 58: 157-176.
- Nanami S, Kawaguchi H, Yamakura T (1999). Dioecy- induced spatial patterns of two codominant tree species, *Podocarpus nagi* and *Neolitsea aciculate*. **Journal of Ecology** 87: 678-687.
- Nogueira EML, Arruda VLV (2006) Fenologia reprodutiva, polinização e sistema reprodutivo de *Sophora tomentosa* L. (Leguminosae-Papilionoideae) em restinga da praia da Joaquina, Florianópolis, sul do Brasil. **Biotemas** 19: 29-36.
- Renner SS, Ricklefs RE (1995) Dioecy and its correlates in the flowering plants. **American Journal of Botany** 82: 596-606.
- Richards AJ (1997) **Plant breeding systems**. 2 ed. London, George Allen e Unwin.
- Santana WMS, Mann RS, Ferreira RA, Blank MFA, Blank AF, Poderoso JCM (2009) Morfologia de flores, frutos e sementes de pau-pombo (*Tapirira guianensis* Aublet- Anacardiaceae) na região de São Cristóvão, SE, Brasil. **Scientia Forestalis** 37: 047-054.
- Scherer A, Maraschin-Silva F, Baptista LRM (2005) Florística e estrutura do componente arbóreo de matas de Restinga arenosa no Parque Estadual de Itapuã, RS, Brasil. **Acta Botanica Brasilica** 19: 717-726.
- Scherer A, Silva MF, Baptista LRM (2007) Regeneração arbórea num capão de restinga no Rio Grande do Sul, Brasil. **Iheringia, Série Botânica** 62: 89-98.
- Schoen, D.J. e Busch, J.W. 2008. On the evolution of self-fertilization in a metapopulation. **International Journal of Plant Sciences** 169: 119-127.
- Sigiliano MI, Freitas L (2009) Sistemas sexuais de espécies arbóreas em mata atlântica Montana. In: Anais do IX Congresso de Ecologia do Brasil. São Lourenço, Minas Gerais.
- Silva AG, Pereira MFPA (2005) Sistemas de reprodução e sua abordagem populacional em plantas vasculares. **Natureza on line** 3: 30-40.
- Silva LMM, Aguiar IB, Viégas RA, Mendonça IFC (2006) Biologia reprodutiva de *Cnidoscopus juercifolius* Pax e K. Hoffm (Euphorbiaceae). **Revista de Biologia e Ciências da Terra** 6: 2-34.
- Silva SSL, Zickel CS, Cestaro IA (2008) Flora vascular e perfil fisionômico de uma restinga no litoral sul de Pernambuco, Brasil. **Acta Botanica Brasilica** 22: 1123-1135.
- Soares TN, Chaves LJ, Telles MPC, Diniz JAF, Resende IV (2008) Distribuição espacial da variabilidade genética intrapopulacional de *Dipteryx alata*. **Pesquisa Agropecuária Brasileira** 43: 1151-1158.
- Sousa VA, Hattemer HH (2003) Fenologia reprodutiva da *Araucaria angustifolia* no Brasil. **Boletim de Pesquisas Florestais Colombo** 4: 19-32.
- Stehlik I, Caspersen JP, Barrett SCH (2005) Spatial ecology of mating success in a sexually polymorphic plant. **Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences** 273: 387-394.