

Ary G. da Silva¹ & Maria Fernanda P. A. Pereira²

Sistemas de reprodução e sua abordagem populacional em plantas vasculares

Plant breeding systems, a populational approach in vascular plants

Resumo Este trabalho é resultado de uma revisão bibliográfica que procurou reunir trabalhos relativos ao sistema reprodutivo de plantas, que envolvessem questões ligadas a populações naturais. Os estudos dos vários sistemas reprodutivos procuram detectar fatores que atuam sobre eles, como: polinizadores interferindo no fluxo de pólen, alterações nas condições climáticas causando nova pressão seletiva ou perturbações antrópicas provocando fragmentação dos ecossistemas. Outro aspecto abordado são os efeitos na estrutura da população proporcionados por determinado sistema reprodutivo como: variação genética na população, entre populações e depressão endogâmica. Alguns temas foram selecionados, e foram levantadas as principais questões investigadas e discutidas em cada um deles.

Palavras-chave sistemas sexuais, demografia, alometria, polinização, variabilidade genética

Abstract This paper is a review on the papers including the plant breeding systems and its approach on plant natural populations. The studies on different plant breeding systems aimed to detect the factors that interact upon them, such as plant pollinators determining the pollen flow, climatic disturbances promoting selective pressure, as well as antropic disturbances leading to ecosystems fragmentation. Other aspects that are raised are the effects population structure caused by a plant breeding system, such as genetic variation within a population, among populations and endogamy depression. Some of these objects were elected and the main questions related to them were investigated and discussed.

Keywords sexual systems, demography, alometry, pollination, genetic variability

Introdução

Em meio à produção científica anual sobre plantas que tem crescido geometricamente, os trabalhos que tratam sobre populações vegetais têm representado 0,3-0,6% do volume anual de publicações, sem acompanhar, portanto, aquela mesma tendência de crescimento. Estudos sobre sistemas de reprodução em plantas vasculares são ainda menos numerosos e representam 0,05-0,11% do total anual de publicações sobre plantas nesta última década. Houve uma produção algo descontínua, mas com uma tendência de crescimento nos últimos cinco anos.

As questões abordadas pelos estudos realizados são pertinentes ao sentido mais amplo da definição de sistema de reprodução. Incluem-se todos os aspectos da expressão sexual nas plantas que, de alguma forma, interferem na contribuição genética relativa de uma geração de indivíduos de uma espécie para a geração seguinte (Wyatt 1983).

A expressão sexual (Figura 1) representa uma primeira demanda para uma abordagem populacional no mínimo demográfica, uma vez que os padrões expressos levam em conta a distribuição populacional dos gametófitos pelos morfos sexuais. As populações vegetais podem se organizar com um único morfo de expressão sexual de flores hermafroditas, caracterizando um sistema sexual homóico. Sistemas sexuais heteróicos se estabeleceriam ou por populações estruturadas por um único morfo que apresentasse os gametófitos em flores distintas de um mesmo indivíduo, ou diferentes morfos para diferentes flores numa população (Cruden & Lloyd 1995).

Os sistemas sexuais heteróicos que apresentam um único morfo de expressão sexual caracterizam a monoicia (Cruden & Lloyd 1995). Nela, o morfo poderia apresentar apenas flores díclinas (Richards 1997), separando os

¹Escola Superior São Francisco de Assis. Rua Bernardino Monteiro, 700, Bairro Dois Pinheiros, CEP 29650-000, Santa Teresa, ES, Brasil. arygomes@esfa.edu.br
²Pós-graduação em Biologia Vegetal. Departamento de Botânica Instituto de Biologia, Universidade Estadual de Campinas - Unicamp. CEP 13083-863, Campinas, SP, Brasil.

Homoícia	Heteroícia		
[♂]	[♂ ♀] Monoícia	[♂] [♀] Dioícia	[♂] [♀] [♂] ou [♂] [♀] [♂ ♀] Trioícia
	[♂ ♂] Andromonoícia	[♂] [♂] ou [♂] [♂ ♀] Androdioícia	
	[♀ ♀] Ginomonocícia	[♀] [♀] ou [♀] [♂ ♀] Ginodioícia	
	[♂ ♀ ♂] Trimonoícia		

Figura 1 Sistemas sexuais comuns em plantas vasculares, baseado em Cruden & Lloyd (1995). []: diferentes morfos de expressão sexual numa população de plantas. ♂: estruturas reprodutivas em flores monóclinas; ♂ ♀: estruturas reprodutivas em flores díclinas

gametófitos num mesmo indivíduo, ou misturas de flores díclinas e monóclinas, isolando ora um ora outro gametófito em flores díclinas, ou isolando ambos, caracterizando, respectivamente, a monoícia, a andromonoícia, a ginomonocícia e a trimonoícia (Cruden & Lloyd 1995).

Estabelecendo-se um paralelo, quando flores monóclinas e díclinas se distribuem em diferentes morfos de uma população de plantas, os sistemas sexuais heteroícos se expressam na forma da dioícia, podendo apresentar desde a dioícia, caracterizada pela existência de dois morfos, sendo ambos portadores de flores díclinas, passando respectivamente pela androdioícia, a ginodioícia e a trioícia (Cruden & Lloyd 1995)

Por esses aspectos, o sistema de reprodução tem um papel fundamental na estruturação genética de populações e no processo evolutivo das espécies vegetais (Richards 1997), incluindo a influência da propagação vegetativa na estruturação de populações (Yamamoto & Kadano 1990, Silva & Barroso 1995). Uma vez conhecida a procedência do pólen cujas gametas fertilizam o óvulo, é possível dimensionar desde o grau de restrição do fluxo gênico numa população (Handel 1983, Wyatt 1983), até a diferenciação microgeográfica e a sub-estruturação genética de populações (Kearns & Inouye 1993).

Apesar deste potencial, mais da metade dos trabalhos que enfocam o sistema de reprodução não vão além dos problemas relativos à biologia das espécies envolvidas. São poucas as considerações que podem ser pelo menos extrapoladas para uma abordagem mais ampla, no nível populacional.

Neles, os experimentos de polinização controlada (Dafni 1992) são ainda os mais freqüentes. Têm sido

aplicados para responder questões relativas à reprodução em espécies homóicas e heteroícas (Cruden & Lloyd 1995), nas quais flores hermafroditas e díclinas (Richards 1997) ocorrerem em indivíduos separados - andro- e ginodioícia. Muitos dos mecanismos de incompatibilidade também podem ser revelados com este tipo de tratamento, assim como podem ser obtidos fortes indícios para a investigação sobre a seleção de zigotos após a fecundação (Dafni 1992).

Devido a isto, a produção de sementes e a formação de embriões têm ganhado cada vez mais espaço, em relação à produção de frutos, na interpretação dos tratamentos de polinização controlada. Razões de frutificação entre autogamia e xenogamia na avaliação do grau de compatibilidade de um cruzamento (Bawa et al. 1985, Dafni 1992), podem ser mais bem elucidadas, até mesmo pela construção de modelos teóricos (Charlesworth 1989), por informações sobre o número de sementes, bem como pelos problemas que ocorrem no desenvolvimento dos embriões.

Estudos que tratam dos sistemas de reprodução em espécies heteroícas têm ainda a característica de demandarem um tratamento no mínimo demográfico para que atinjam seus objetivos. Por isto mais facilmente alcançam o nível do estudo de populações, uma vez que o fluxo gênico envolve indivíduos que separam entre si pelo menos um dos sexos (Richards 1997).

As possibilidades de abordagem dos sistemas de reprodução, sob um enfoque populacional para as espécies, foram bastante diversificadas entre os trabalhos levantados. Em alguns casos, informações bastante úteis foram obtidas por métodos pouco convencionais aos estudos de campo de populações ou às polinizações controladas. Um exemplo disto consiste na eletroforese de enzimas.

Considerando todos esses aspectos, este levantamento teve como objetivos reunir os trabalhos que pudessem fornecer algum tipo de informação sobre o sistema de reprodução em plantas vasculares, tratado ao nível de suas populações naturais e evidenciar as questões levantadas sobre o assunto, bem como os processos utilizados para respondê-las.

Marcadores de Variabilidade Genética

A partir de caracteres morfológicos, entretanto, uma avaliação morfométrica realizada em campo permitiu distinguir 4 séries populacionais marcadas pelas diferenças de posição relativa entre estames e estilete, em 27 populações de *Alonsoa meridionalis* (Scrophulariaceae) do Equador. Nelas, diferentes graus de hercogamia produzem um gradiente entre séries predominantemente alógamas até

outras com elevados níveis de endogamia. As diversas medidas das 27 populações foram analisadas por Análise de Discriminante Canônica (Astholm & Nyman 1994).

A utilização da eletroforese de enzimas foi o processo mais freqüentemente relatado para detectar a variabilidade de expressão gênica em populações de plantas. As enzimas tiveram, contudo, um uso bem mais amplo e diversificado, tendo produzido dados capazes de dimensionar desde riscos de extinção de espécies (Lesica et al. 1988) até estratégias de conservação de recursos vegetais (Hamrick & Murawski 1990), baseando-se na estruturação e fluxo gênicos inter- e intrapopulacionais (Hamrick & Murawski 1990, Chung 1994, Watson et al. 1994).

Ainda através da eletroforese de enzimas, foram produzidas as únicas informações desta década, em relação ao sistema de reprodução de fetos arborescentes da Costa Rica, sendo duas espécies da família Cyatheaceae e uma outra da família Lophosoriaceae. Objetivando determinar os níveis de fecundação intragametofítica, foi verificado que os gametófitos das três espécies sofrem, predominantemente, fecundação cruzada, havendo variações inter-populacionais quanto ao sistema de reprodução (Soltis et al. 1991).

Um outro aspecto da utilização da eletroforese de enzimas consiste em estabelecer relações entre as medidas de distância genética e geográfica, de modo a organizar uma estratégia de conservação (Leeton & Fripp 1991, Les et al. 1991, Cabe & Werth 1995), ao mesmo tempo em que permite distinguir gerações autógamas de outras agamospérmicas (Lyons & Antonovics 1991) e níveis de heterozigose em sistemas sexuais ginodióicos (Ellis & Sedgley 1993).

Estudos populacionais baseados em eletroforese de enzimas também têm sido úteis à delimitação de distâncias genéticas capazes de sustentar o *status* de categorias taxonômicas de populações geograficamente isoladas (Wyatt et al. 1992), como também entre espécies cogenéricas (Scacchi 1991).

Elevados níveis de variabilidade genética foram estudados pela eletroforese de enzimas, em três populações de *Hosta yingeri* (Liliaceae) isoladas entre si e com distribuição restrita a três ilhas coreanas. Este fato causou certa surpresa, pois os dados eletroforéticos evidenciaram um fluxo gênico bastante reduzido entre as ilhas. Tais níveis de variabilidade foram associados ao tamanho relativamente grande das populações nas ilhas, à persistência intrapopulacional de diferentes gerações, à elevada fecundidade dos indivíduos, ao sistema de reprodução quase totalmente auto-incompatível da espécie e a um serviço de polinização envolvendo visitantes de

grande poder de deslocamento (Chung & Chung 1994).

Sistemas Sexuais Homóicos

Os sistemas homóicos (Figura 1) se caracterizam pela pelo fato dos gametófitos masculinos e femininos se localizarem num mesmo tipo de flor, portanto monoclina, havendo apenas um único morfo populacional (Fig 1). Eles têm levantado questões bastante diversificadas, incluindo desde barreiras reprodutivas inter- e intrapopulacionais até a separação temporal das funções masculina e feminina.

O termo heteromorfia está associado à morfologia floral. Em espécies, que apresentam heteromorfia, pode-se encontrar um morfo com estiletos longos, estames curtos, pólen pequeno e papila estigmática longa e outro morfo com estilete relativamente mais curto, estames longos, pólen maior e papila estigmática menor. Podem ocorrer flores longistilas, brevistilas e homostilas. Os trabalhos foram realizados utilizando uma ou várias populações, comparando morfos (Ornduff 1992, Shivaïke et al. 1996) ou duas populações em ambientes diferentes e apresentando morfos diferentes (Shivaïke et al. 1995) ou ainda várias espécies dentro de um gênero (Ornduff 1996) Numa população que apresenta distilia, presença de dois morfos diferentes, pode-se avaliar qual morfo está sofrendo pressão seletiva para alocar funções masculinas ou femininas, a partir da quantidade de pólen compatível que cada um recebe e da limitação de fertilidade feminina que pode ocasionar (Charlesworth 1989).

A ocorrência de incompatibilidade inter e intra morfos tem sido investigada. Para isso são realizados cruzamentos inter-morfos (longistila X brevistila, brevistila X longistila) e cruzamentos intra-morfos. Os resultados levaram a uma análise de como a população se comporta em relação ao sistema de reprodução idealizado para espécies que apresentam distilia (Ornduff 1992, Ornduff 1996).

Os trabalhos envolvendo estes sistemas verificaram as características morfológicas de cada morfo, tais como o comprimento de estilete e de anteras, a morfologia do estigma e o tamanho do grão de pólen (Ornduff 1992, Shivaïke et al. 1995). Uma mesma espécie pode apresentar populações com morfos diferentes e isto pode ser investigado para verificar alguma associação com o ambiente ou ainda se a morfologia pode estar favorecendo a autogamia ou a alogamia. As conseqüências dos diferentes graus de cruzamentos intra e inter morfos na variabilidade genética da população também é questionada (Shivaïke et al. 1996). A origem dos diferentes morfos é uma das questões discutidas (Shivaïke et al. 1995).

Os mecanismos de incompatibilidade têm estimulado pesquisas em sistemas sexuais homóicos, abrangendo sistemas homo- e heteromórficos (Richards 1997). Entre os heteromórficos, questões têm sido levantadas envolvendo casos de di- e de tristilia. Casos de distilia têm repetidamente demonstrado que os indivíduos de cada morfo são auto-incompatíveis. Entretanto, um grau variável de compatibilidade tem sido verificado em polinizações cruzadas entre indivíduos diferentes de um mesmo morfo (Ornduff 1988). Da mesma forma, também foram levantadas diferenças no grau de compatibilidade entre os diferentes morfos, como um deles sendo mais autocompatível que o outro (Ornduff 1992). No caso de tristilia em *Pontederia cordata* (Pontederiaceae) foram até encontrados diferentes mecanismos de auto-incompatibilidade entre indivíduos de os diferentes morfos (Anderson & Barret 1986).

A auto-incompatibilidade em sistemas homóicos homomórficos já foi tratada por simulação em computador para levantar questões relativas aos efeitos da restrição a eventuais parceiros sobre a aptidão da espécie, tanto ao nível da produção individual de sementes, quanto ao nível da variação dessa produção entre indivíduos, dependendo das relações espaciais da vizinhança compatível (Byers & Meagher 1992). A simulação também já foi associada a protocolos experimentais para estudar a limitada variação genética de isoenzimas e também dos alelos do *locus S* de auto-incompatibilidade em *Aster furcatus* (Asteraceae). Foram obtidos indicativos de que esta espécie estaria evoluindo para um sistema autocompatível através de perdas no número de alelos envolvidos, de modo a aumentar a proporção de indivíduos capazes de produzir cruzamentos compatíveis (Reinartz & Les 1994).

Os estudos sobre mecanismos de incompatibilidade têm se mostrado úteis para elucidar casos de profunda redução na formação de frutos e semente que não estão ajustados à restrição de recursos alocáveis para a reprodução em populações naturais (Beardsell et al. 1993, Medan 1993), incluindo os casos em que a auto-incompatibilidade ou está associada a limitações quanto ao serviço de polinização (Lavery & Plowright 1988, Cabrera & Dieringer 1992, Dodd & Linhart 1994) ou a restrições etológicas de visitantes que promovem, predominantemente, autopolinizações (Talavera et al. 1993). Conseqüências desses mecanismos são refletidas na dinâmica de populações, no que diz respeito ao dimensionamento do recrutamento, em função do banco de sementes (Cabrera & Dieringer 1992, Inoue et al. 1994, Watson et al. 1994) ou mesmo para o isolamento reprodutivo e a evolução entre espécies (Molau 1993, Boaz et al. 1994).

Os mecanismos de incompatibilidade apresentados anteriormente mostram uma característica comum, ou seja,

a restrição à endogamia evita a fecundação quando ocorre autopolinização. Em muitos casos, as relações espaciais de vizinhança também afetam e devem ser consideradas nos casos de fecundidade de cruzamentos compatíveis (Talavera et al. 1993, Reinartz & Les 1994). Há situações onde a atividade de polinizadores pode até induzir a autofecundação em sistemas incompatíveis pela ação mecânica de insetos sobre os estigmas (Koach & Galil 1986).

A seleção *a posteriori* de zigotos tem tido, entretanto, muitos relatos como uma estratégia capaz de garantir algumas sementes e certa variabilidade genética (Charlesworth & Charlesworth 1990), principalmente quando as espécies envolvidas são pluri-espérmicas. Já relatada nos sistemas sexuais de androdioicia (Thomson et al. 1989, Fleming et al. 1994, Philbrick & Rieseberg 1994, Travaset 1994) e ginodioicia (Eckhart 1992, Ellis & Sedgley 1993), a depressão endogâmica tem sido evidenciada em espécies que produzem frutos por autopolinização, mas que apresentam um número expressivamente mais reduzido de sementes que os de polinização cruzada (Charlesworth & Charlesworth 1990, Krauss 1994). Também há casos em que ela vai se manifestar apenas na progênie (Comes 1994).

Quando ocorre autocompatibilidade nos indivíduos, a reprodução sexuada pode ocorrer de maneira simétrica e irrestrita (Fleming et al. 1994, Petanidou et al. 1995). Diferenças de compatibilidade entre indivíduos podem ocorrer entre populações alopátricas dos extremos de um gradiente geográficos, entremeados por populações auto-incompatíveis (Fritz-Sheridan 1988). Essas diferenças também podem ocorrer dentro de uma mesma população (Vasek & Weng 1988), levando a uma investigação sobre as relações espaciais entre indivíduos verdadeiramente intercruzantes (Crome & Irvine 1986, Schlichting & Devlin 1992). Outras vezes, essas variações de compatibilidade podem ocorrer entre populações de uma mesma espécie (Whelan & Goldingay 1986, Vaughton 1989).

Sistemas Sexuais Heteróicos

Os sistemas sexuais heteróicos (Figura 1) caracterizam-se pela separação de pelo menos um dos sexos em flores diferentes. Porém, mesmo na monoicia em que é reconhecido um único morfo populacional, variações quantitativas e temporais na expressão sexual

têm provocado a separação de indivíduos predominantemente masculinos ou femininos, funcionando como mecanismo modulador da alocação de recursos na reprodução (Jordano 1991).

A andromonoiccia, sistema sexual em que um mesmo indivíduo produz flores estaminadas e flores hermafroditas (Richards 1997) representou uma particularidade, com apenas 2 relatos. Num deles, ela foi apontada como modulador na alocação de recursos para a reprodução de *Cneorum tricoccon* (Cneoraceae), chamando a atenção para o fato da expressão sexual e da razão sexual da espécie variarem sazonalmente entre 1993 e 1994. Além desta variação intrapopulacional, houve diferenças de fecundidade entre as populações das Ilhas Baleares (Travaset 1995).

Uma andromonoiccia funcional chegou a ser sugerida como mecanismo modulador da alocação de recursos para produção de sementes para *Passiflora incarnata* (Passifloraceae), uma espécie auto-incompatível de flores hermafroditas. Este mecanismo estaria ligado à dinâmica de módulos, envolvendo uma deflexão insuficiente dos estiletos para capacitá-los à polinização, criando assim flores funcionalmente masculinas ou hermafroditas nos indivíduos de uma população (May & Spears 1988).

A separação temporal de funções reprodutivas masculinas e femininas permitiu distinguir características de duração das respectivas fases diferenciadas em populações autocompatíveis e auto-incompatíveis de duas espécies de *Campanula*, Campanulaceae (Inoue 1990).

Quando os gametófitos estão separados em morfos diferentes de uma população, podem ocorrer casos em que existem flores pistiladas e hermafroditas (ginodioiccia), flores estaminadas e hermafroditas (androdioiccia) e a separação completa entre os sexos, com indivíduos que portam apenas flores estaminadas e outros com flores pistiladas (dioiccia). Nesses dois últimos casos, quando comparados a um sistema sexual homóico, o número de indivíduos efetivamente reprodutivos diminui nas populações, reduzindo assim a aptidão da espécie, se comparado com um modelo hermafrodita (Richards 1997).

A androdioiccia é tida como relativamente rara, com poucos casos suficientemente documentados (Fleming et al. 1994). Numa população de 53 indivíduos de *Ricinocarpos pinifolius* (Euphorbiaceae) foram encontradas, contudo, plantas que produziam apenas flores pistiladas, bem como outros indivíduos que produziam tanto flores estaminadas como pistiladas. Apesar desse desvio do estrito senso da definição, o caso foi sugerido como androdioiccia funcional, pois nos indivíduos hermafroditas ocorre separação temporal entre as funções masculinas e femininas. Além disso, parte das sementes autogâmicas foi abortada mais tardiamente, durante seu desenvolvimento (Thomson et al. 1989).

As premissas do modelo para manutenção da

androdioiccia estabelecem que os indivíduos masculinos devam ter uma fertilidade, no mínimo, duas vezes maior que a fertilidade masculina dos indivíduos hermafroditas, para que ela seja selecionada (Fleming et al. 1994, Philbrick & Rieseberg 1994). Utilizando duas populações do único caso indubitavelmente documentado de androdioiccia, *Datisca glomerata* (Datiscaceae), foram detectadas altas taxas de fecundação cruzada, usando DNA polimórfico como marcador. Esses dados associados à ocorrência de anteras estéreis e depressão endogâmica foram suficientemente satisfatórios para atender às premissas teóricas do modelo (Fleming et al. 1994).

Em duas espécies de *Phillyrea* (Oleaceae) a androdioiccia se caracteriza pelo fato dos morfos masculinos apresentarem um gineceu estéril (Wyatt 1983, Aronne & Wilcoc 1994). Numa população de *P. latifolia*, do sul da Itália, a proporção de morfos masculinos era bem maior e produziam mais flores que os hermafroditas, mas não houve indicativos de outras diferenças intrapopulacionais (Aronne & Wilcoc 1994). Por outro lado, em *P. angustifolia* a comparação de populações continentais ao sul da Península Ibérica com outras populações das Ilhas Baleares, revelou evidências de diferenças entre elas quanto ao grau de fecundidade de cruzamentos entre morfos e à proporção de ocorrência de depressão endogâmica (Travaset 1994).

Ao utilizar a produção de pólen como indicador de fecundidade masculina para os morfos sexuais de *D. glomerata*, foi verificado que os hermafroditas produziam 12,6% a mais de pólen que os masculinos. Essa diferença que provocou redução na fecundidade dos morfos masculinos não foi suficiente, entretanto, para inadequação à premissa do modelo de manutenção da androdioiccia (Philbrick & Rieseberg 1994).

Um exemplo de abordagem demográfica da androdioiccia foi dado com *Orbignya phalerata* (Arecaceae), o babaçu. Nesta espécie as inflorescências podem ser ou estaminadas ou hermafroditas, sendo que as hermafroditas podem sofrer grande variação na relação numérica entre flores estaminadas e pistiladas. Em função disto, os indivíduos hermafroditas variam consideravelmente expressão sexual na população, podendo produzir predominantemente ou flores estaminadas ou flores pistiladas. Além disto, nos indivíduos hermafroditas ocorre separação temporal das funções reprodutivas masculina e feminina, levando a uma baixa frequência de autopolinização (Anderson et al. 1988).

Os casos de ginodioiccia foram mais numerosos, apresentando como evento comum o fato dos morfos femininos apresentarem um androceu com anteras estéreis (Sugawara et al. 1991, Eckhart 1992, Ellis & Sedgley 1993, Jordano 1993). Os modelos teóricos que tratam deste

sistema sexual têm demonstrado que se a expressão sexual estiver sob controle genético nuclear, então a ginodioicia só pode se estabelecer quando os morfos femininos possuem uma vantagem grande em pelo menos um dos fatores que compõem a aptidão da espécie. Essa vantagem deve ser tal que a expectativa de sobrevivência útil para a produção de sementes, nos morfos femininos, seja maior que o dobro em relação aos morfos hermafroditas. Mas, também é possível que o controle genético envolva uma herança citoplasmática (Eckhart 1992).

Particularidades desse sistema sexual envolvem questões relativas a variações na expressão sexual e fecundidade relativa entre autopolinização dos indivíduos hermafroditas e as polinizações cruzadas entre morfos. Em *Silene acaulis* (Caryophyllaceae) foram registradas interferências na razão sexual pela esterilização de indivíduos de ambos os morfos pela infecção por fungos (Hermanutz & Innes 1994).

Em *Phacelia linearis* (Hydrophyllaceae) há indícios de que a expressão sexual seja uma herança nuclear, na qual os indivíduos hermafroditas apresentam baixa proporção de sementes autógamas. Os femininos ocorrem em proporções relativamente baixas (0,16) e apresentam androceu estéril. A vantagem dos morfos femininos esteve mais ligada às diferenças de alocação de recursos para crescimento e reprodução, produzindo mais sementes que os hermafroditas, para qualquer biomassa caulinar tomada como referência (Eckhart 1992).

Apesar das flores dos morfos hermafroditas de *Eucalyptus leucoxylon* (Myrtaceae) receberem mais pólen que as flores dos morfos femininos, estas últimas apresentaram uma produção de sementes significativamente maior que os hermafroditas. Além disto, nos tratamentos de autopolinização houve baixa produção de sementes, indicando ocorrência de depressão endogâmica (Ellis & Sedgley 1993).

Numa comparação entre morfos hermafroditas e femininos, a produção de frutos e de sementes também tem sido abordada em casos de ginodioicia (Jordano 1993, Aronne & Wilcock 1994). Algumas vezes, chegam a sugerir ligações entre razões demográficas de morfos e mecanismos de dispersão de sementes (Jordano 1993).

As questões relativas à dioicia têm se direcionadas mais para os padrões espaciais e relações de vizinhança, com ênfase nas distâncias entre indivíduos masculinos doadores de pólen e os respectivos receptores femininos (Smith et al. 1988, House 1992). Outra abordagem consistiu em avaliar, comparativamente, o sistema reprodutivo quando existem níveis taxonômicos infra-específicos. Um exemplo disto é dado por *Ecballium eleaterium* (Cucurbitaceae), da Península Ibérica. Esta espécie compreende uma subespécie monóica, de flores díclinas, que ocupa as regiões mais úmidas ao norte, e uma outra subespécie dióica que ocupa as regiões mais secas ao sul.

Utilizando seis canteiros colocados ao longo do gradiente climático em que elas ocorrem, foi evidenciada uma gama de respostas que variavam e outras que eram independentes daquele gradiente (Costich 1995).

O processo de estabelecimento de sistemas de polinização e reprodução se dá por pressões seletivas exercidas por diversos fatores (Aronne & Wilcock 1994). Vários trabalhos procuram relacionar diferentes sistemas de reprodução com o ambiente. Para isso, usam populações de uma mesma espécie, localizadas em habitats com diferenças climáticas ou geográficas, por exemplo, e analisam aspectos reprodutivos na tentativa de encontrar respostas à pressão seletiva que cada população estaria sofrendo (Aronne & Wilcock 1994, Costich 1995, Fleming et al. 1994).

Comparações de sucesso reprodutivo de espécies monóicas e dióicas, seguindo um gradiente climático, com diferentes condições de umidade, indicam que diferentes caminhos são tomados quanto ao estabelecimento de um sistema de reprodução, levando em conta a alocação de funções reprodutivas masculinas e femininas (Charlesworth 1989). Locais onde a depressão endogâmica é favorecida, como por exemplo, em ilhas, a androдиоicia pode ser uma vantagem adaptativa (Fleming et al. 1994).

Depressão endogâmica, sucesso reprodutivo em polinizações cruzadas e autopolinizações são investigados, pois podem dar indícios de fatores que estão atuando na manutenção da estratégia reprodutiva em estudo (Aronne & Wilcock 1994, Jordano 1991, Jordano 1993, Philbrick & Rieseberg 1994) ou ainda ajudam para se avaliar a contribuição genética de cada morfo (Garcia & Arroyo 1995) e a conhecer a variabilidade genética dentro da população ou entre populações (Ellis & Sedgley 1993).

Uma questão bastante freqüente em trabalhos com espécies que apresentam, além da flor hermafrodita, mais um morfo, masculino ou feminino, é a existência desse segundo morfo. Comparações são feitas entre os diferentes morfos (hermafrodita x masculino ou hermafrodita x feminino ou masculino x hermafrodita x feminino) de uma mesma população ou entre populações. São avaliadas, então, características reprodutivas consideradas importantes para a manutenção de determinado morfo.

Entre estas características estão: a morfologia floral, incluindo a alometria, (Garcia & Arroyo 1995, Sugawara et al. 1994), a habilidade reprodutiva (Sugawara et al. 1994), a produção de frutos e sementes (Sugawara et al. 1994, Jordano 1993, Talavera et al. 1996), a fenologia floral (Sugawara et al. 1994, Thomson et al. 1989, Traveset 1995), a produção de flores (Philbrick & Rieseberg 1994), a fertilidade de pólen (Traveset 1995, Fleming et al. 1994), a produção de pólen (Philbrick & Rieseberg 1994), a produção de néctar (Jordano 1993), a razão sexual na população (Traveset 1995, Fleming et al. 1994, Thomson

et al. 1989, Garcia & Arroyo 1995, Sawyer & Anderson 1998), a expressão sexual (Hermanutz & Innes 1994, Eckhart 1992), o tamanho da planta (Traveset 1994) e a depressão endogâmica (Traveset 1994, Thomson et al. 1989). Há abordagens envolvendo tamanho da população e densidade dos morfos (Sawyer & Anderson 1998).

Os aspectos citados são avaliados e confrontados com teorias já existentes que explicam a manutenção de flores morfológica e/ou funcionalmente diferentes numa população (Fritsch & Rieseberg 1992). Os polinizadores, responsáveis pelo fluxo de pólen inter-morfos também podem atuar na manutenção de diferentes morfos na população e, por isso, são investigados (Traveset 1994, Jordano 1993, Talavera et al. 1996, Fleming et al. 1998). O grau de autogamia e cruzamentos intra- e interpopulacionais é explorado em alguns trabalhos (Ellis & Sedgley 1993, Fritsch & Rieseberg 1992). Agentes infecciosos podem agir diferentemente nos morfos e o impacto causado na população é um aspecto estudado dentro destes sistemas de reprodução (Hermanutz & Innes 1994).

Entre as questões que apareceram nestes trabalhos estão: a maneira como a população está organizada quanto aos morfos existentes e sua distribuição; o sucesso reprodutivo dos morfos em cruzamentos inter- e intrapopulacionais; o sucesso reprodutivo de um morfo em sua manutenção na população; os fatores externos que contribuem para a existência e manutenção de um morfo, como por exemplo, o sistema de polinização.

Autoincompatibilidade

A autoincompatibilidade é definida como a incapacidade de uma planta hermafrodita produzir zigotos a partir de uma autopolinização (Richards, 1997). Os trabalhos envolvendo espécies auto-incompatíveis procuram resolver questões como o funcionamento do mecanismo de auto-incompatibilidade (Talavera et al. 1993), as relações de vizinhança visando a polinização cruzada (Talavera et al. 1993), o efeito do polinizador (Cabrera & Dieringer 1992), o efeito da auto-incompatibilidade em populações pequenas ou de espécies raras (Byers & Meagher 1992) e a variação genética (Les et al. 1991).

As conseqüências de um sistema auto-incompatível em populações pequenas e/ou de espécies raras constituem uma das questões abordadas nos trabalhos. Nessas populações o número possível de cruzamentos entre indivíduos pode ser insuficiente, mantendo uma baixa variação genética e colocando a população em risco de extinção (Byers & Meagher 1992, Les et al. 1991).

O fluxo de pólen entre indivíduos é essencial em

populações que apresentam auto-incompatibilidade. São investigadas, portanto, a fenologia, as características morfológicas das flores e a produção de frutos (Talavera et al. 1993). A presença e a eficiência dos polinizadores são estudadas, pois a produção de frutos pode ser determinada por eles (Cabrera & Dieringer 1992). Ainda com o objetivo de avaliar a disponibilidade de pólen exógeno na população, a produção de frutos é comparada entre plantas que estão mais isoladas e aquelas que ocorrem em manchas, onde há maiores chances de troca de pólen entre indivíduos (Talavera et al. 1993).

Espécies preferencialmente xenógamas, em que a transferência de pólen depende de vetores para seu transporte, podem apresentar uma morfologia e/ou fenologia floral que não impeçam totalmente a autopolinização. A partir da análise da produção de frutos e sementes viáveis por autopolinização pode ser possível detectar alguma autoincompatibilidade que esteja garantindo o sistema xenógamo (Medan 1993).

As principais questões que aparecem nos trabalhos são a maneira como se estabelece a auto-incompatibilidade na população; suas conseqüências para a população, principalmente quando é pequena e formada por espécies raras; a avaliação da atuação dos polinizadores como vetores de pólen, e a avaliação da oferta de pólen na população, considerando a proximidade ou não de outros indivíduos.

Comparação entre *crosser* e *selfer*

As espécies autocompatíveis podem ter o sistema reprodutivo direcionado preferencialmente para a ocorrência de polinização cruzada ou autopolinização podendo ocorrer variações entre populações numa mesma espécie (Vasek & Weng 1988).

Características da morfologia floral e aspectos reprodutivos como largura da flor, comprimento de pétala, posição das anteras, capacidade de produzir sementes na ausência do polinizador, são investigadas a fim de verificar a variação genética intra e interpopulacionais para uma possível associação com o sistema reprodutivo (Lyons & Antonovics 1991, Vasek & Weng 1988). A razão pólen/óvulo é estudada em várias espécies para uma possível associação ao sistema reprodutivo (Vasek & Weng 1988).

O sucesso reprodutivo em populações, onde ocorrem principalmente polinizações cruzadas, comparado com aquelas onde ocorre autopolinização

(endogamia) é avaliado. Em populações onde ocorrem cruzamentos, preferencialmente, a eficiência do polinizador é estudada, pois pode limitar ou não a disponibilidade de pólen e interferir na taxa de produção de frutos (Lyons, 1996, Lyons & Antonovics 1991). Aspectos da reprodução como a fertilização no ovário, o aborto, o peso da semente são também investigados a fim de diagnosticar com maior profundidade os fatores que determinam o maior sucesso reprodutivo de um ou outro sistema (Lyons, 1996, Lyons & Antonovics 1991).

Populações em diferentes ambientes foram estudadas com o objetivo de relacionar o sistema de reprodução com o habitat e considerar uma possível alteração reprodutiva como resposta à pressão exercida pelo ambiente (Cugen et al. 1989, Lyons 1996). A autocompatibilidade, por exemplo, pode ser associada a áreas onde há escassez de polinizadores (Gugerli 1998). A variabilidade genética, proporcionada por um sistema onde ocorra a polinização cruzada, parece ser importante para a manutenção de uma população onde o ambiente é adverso e imprevisível (Gugerli 1998).

A estrutura genética de várias populações tem sido estudada a fim de avaliar a variação genética entre elas, incluindo o papel do sistema reprodutivo nesta variação (Charlesworth & Charlesworth 1995). A partir da associação do grau de variação genética e com o tipo de sistema reprodutivo é possível fazer inferências como considerar a autogamia responsável pela pouca variação genética ou a alogamia promovendo maior diversidade genética na população, ou ainda questionar o papel do sistema de reprodução na variação genética de determinada população (Charlesworth & Charlesworth 1995).

Variação genética e fluxo gênico

Conhecer a variação genética pode indicar se está ocorrendo fluxo gênico entre as populações de dada espécie. Investigar a variação cromossômica entre populações de espécies ameaçadas pode mostrar se diferentes populações contribuem diferentemente para a variação genética da espécie indicando a importância de conservá-las (Leeton & Fripp 1991). A variação genética intra- e interpopulacional, o sistema de reprodução, a amplitude ecológica de espécies raras e/ou ameaçadas são investigados a fim de avaliar o risco de extinção da espécie e indicar os meios para se evitar a extinção (Lesica et al. 1988).

Formas de vida e sistemas de reprodução são estudados com o objetivo de fazer associações como a de

que espécies de famílias predominantemente lenhosas apresentam maior diversidade e menor diferenciação interpopulacional comparativamente com espécies pertencentes a famílias preferencialmente herbáceas (Hamrick & Godt 1996). Investigam a ocorrência de polimorfismo, o grau de heterozigose, a variação genética na espécie, na população e entre populações (Chung 1994, Cabe & Werth 1995).

O isolamento ou a fragmentação de populações podem acarretar uma diminuição na variação genética, dentro da população, e aumentar a diferenciação entre populações. Ampliar estas informações, estudando vários sistemas de reprodução é necessário para a formulação de planos de manejo para estas populações (Bauert et al. 1996).

Outro aspecto investigado nos trabalhos é o papel do sistema de reprodução na manutenção ou não de genes na população, uma vez que o cariótipo da população sofre influência do sistema de reprodução e da taxa de endogamia (Wang & Uchino 1998)

Polinizadores

O comportamento de polinizadores é investigado, pois estes podem ser responsáveis pelo fluxo de pólen na população ou ainda entre populações (Dodd & Linhart 1994). Podem, ainda ocasionar uma limitação na disponibilidade de pólen quando visitam espécies diferentes, levando à competição entre pólenes heteroespecíficos (Petanidou et al. 1995). A ausência de um polinizador em determinada área, pode acarretar uma pressão seletiva para o estabelecimento de determinado sistema reprodutivo que supra esta falta (Washitani 1996).

Considerações finais

Esses achados ao nível populacional têm conduzido a uma avaliação mais restritiva quanto ao poder das generalizações sobre os sistemas de reprodução, demandando mais atenção para detalhes que, em outras épocas, poderiam ter sido considerados refinamentos e, portanto, questões supérfluas e irrelevantes para a biologia da reprodução.

Referências

Anderson AB, Overal WL & Henderson A (1988) Pollination ecology of a forest-dominant palm (*Orbignya phalerata* Mart.) in northern Brazil **Biotropica** 20: 192-205.

- Anderson JM & Barrett SCH (1986) Pollen tube growth in tristylous *Pontederia cordata* (Pontederiaceae) **Canadian Journal of Botany** 64: 2602-2607.
- Aronne G & Wilcock CC (1994) Reproductive characteristics and breeding system of shrubs of the Mediterranean region **Functional Ecology** 8: 69-76.
- Astholm F & Nyman Y (1994) Morphometric variation in the *Alonsoa meridionalis* complex (Scrophulariaceae) **Plant Systematics and Evolution** 193: 53-68.
- Bauert MR, Baltisberger M & Edwards PJ (1996) Genetic structure of fragmented plant populations: A comparison of two arctic-alpine species with contrasting breeding systems (a new project) **Bulletin of the Geobotanical Institute ETH** 62: 83-88.
- Bawa KS, Perry DR & Beach JH (1985) Reproductive biology of tropical lowland trees I: sexual systems and incompatibility mechanisms **American Journal of Botany** 72(3): 167-169.
- Beardsell DV, Knox RB & Williams EG (1993) Breeding system and reproductive success of *Thryptomene calycina* (Myrtaceae) **Australian Journal of Botany** 41: 333-353.
- Boaz M, Plitmann U & Heyn CC (1994) Reproductive effort in desert versus mediterranean crucifers: the allogamous *Erucaria rostrata* and *E. hispanica* and the autogamous *Erophila minima* **Oecologia** (Berlin) 100: 286-292.
- Byers DL & Meagher TR (1992) Mate availability in small populations of plant species with homomorphic sporophytic self-incompatibility **Heredity** 68: 353-359.
- Cabe PR & Werth C (1995) The *Trillium pusillum* Michaux (Liliaceae) complex in Virginia. II. isozyme evidence **Castanea** 60: 15-29.
- Cabrera RL & Dieringer G (1992) Reproductive biology of a population of *Acourtia runcinata* (Asteraceae: Mutisieae) at the northeastern limit of its range **American Midland Naturalist** 128: 83-88.
- Charlesworth D (1989) Allocation to male and female function in hermaphrodites, in sexually polymorphic populations **Journal of Theoretical Biology** 138: 327-342.
- Charlesworth D & Charlesworth B (1990) Inbreeding depression with heterozygote advantage and its effect on selection for modifiers changing the outcrossing rate **Evolution** 44: 870-888.
- Charlesworth D & Charlesworth B (1995) Quantitative genetics in plants: the effect of the breeding system on genetic variability **Evolution** 49: 911-920.
- Chung MG (1994) Genetic variation and population structure in Korean endemic species: III. *Hosta minor* (Liliaceae) **Journal of Plant Research** 107: 377-383.
- Chung MG & Chung HG (1994) Allozyme diversity and population genetic structure in Korean endemic plant species: II. *Hosta yingeri* (Liliaceae) **Journal of Plant Biology** 37: 141-149.
- Comes HP (1994) Selfing ability and male sterility in *Senecio vernalis* Waldst. et Kit. (Asteraceae) from Israel **Israel Journal of Plant Sciences** 42: 89-103.
- Costich DE (1995) Gender specialization across a climatic gradient: experimental comparison of monoecious and dioecious *Ecballium* **Ecology** (Washington D C) 76: 1036-1050.
- Crome FHJ & Irvine AK (1986) "Two bob each way": the pollination and breeding system of the Australian rain forest tree *Syzygium cormiflorum* (Myrtaceae) **Biotropica** 18: 115-125.
- 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.
- Cugen J, Acheroy M, Loutif A L, Petit D & Vernet P (1989) Breeding system differentiation in *Arrhenatherum elatius* populations: Evolution toward selfing? **Evolutionary Trends in Plants** 3: 17-24.
- Dafni A (1992) Breeding systems. In: **Pollination ecology**. New York: Oxford University Press pp 25-58.
- Dodd RJ & Linhart YB (1994) Reproductive consequences of interactions between *Yucca glauca* (Agavaceae) and *Tegeticula yuccasella* (Lepidoptera) in Colorado **American Journal of Botany** 81: 815-825.
- Eckhart VM (1992) Resource compensation and the evolution of gynodioecy in *Phacelia linearis* (Hydrophyllaceae) **Evolution** 46: 1313-1328.
- Ellis MF & Sedgley M (1993) Gynodioecy and male sterility in *Eucalyptus leucoxylon* F. Muell. (Myrtaceae) **International Journal of Plant Sciences** 154: 314-324.
- Fleming TH, Maurice S & Hamrick JL (1998) Geographic variation in the breeding system and the evolutionary stability of trioecy in *Pachycereus pringlei* (Cactaceae) **Evolutionary Ecology** 12: 279-289.
- Fleming TH, Maurice S, Buchmann SL & Tuttle MD (1994) Reproductive biology and relative male and female fitness in a trioecious cactus, *Pachycereus pringlei* (Cactaceae) **American Journal of Botany** 81: 858-867.
- Fritsch P & Rieseberg LH (1992) High outcrossing rates maintain male and hermaphrodite individuals in populations of flowering plant *Datisca glomerata*. **Nature** 359: 633-636.
- Fritz-Sheridan JK (1988) Reproductive biology of *Erythronium grandiflorum* varieties *grandiflorum* and *candidum* (Liliaceae) **American Journal of Botany** 75: 1-14.
- Garcia FJG & Arroyo MTK (1995) Breeding system, sex ratio and individual size of the gynodioecious *Nototriche compacta* (Malvaceae) in the Andes of central Chile **Plant Species Biology** 10: 147-153.
- Gugerli F (1998) Effect of elevation on sexual reproduction in alpine populations of *Saxifraga oppositifolia* (Saxifragaceae) **Oecologia Berlin** 114: 60-66.
- Hamrick JL & Godt MJW (1996) Effects of life history traits on genetic diversity in plant species **Philosophical Transactions of the Royal Society of London B Biological Sciences** 351: 1291-1298.
- Hamrick JL & Murawski DA (1990) The breeding structure of tropical tree populations **Plant Species Biology** 5: 157-166.
- Handel SN (1983) Pollination ecology, plant population structure, and gene flow. In: REAL, L. (ed) **Pollination biology** Orlando: Academic Press pp 163-211.
- Hermanutz LA & Innes DJ (1994) Gender variation in *Silene acaulis* (Caryophyllaceae) **Plant Systematics and Evolution** 191: 69-81.
- House SM (1993) Pollination success in a population of dioecious rain forest trees **Oecologia** (Heidelberg) 96: 555-561.
- Inoue K (1990) Dichogamy, sex allocation, and mating system of *Campanula microdonta* and *Campanula punctata* **Plant Species Biology** 5: 197-204.

- Inoue K, Washitani I, Kuramoto N & Takenaka A (1994) Factors controlling the recruitment of *Aster kantoensis* (Asteraceae): I. Breeding system and pollination system **Plant Species Biology** 9: 133-136.
- Jordano P (1991) Gender variation and expression of monoecy in *Juniperus phoenicea* (L.) (Cupressaceae) **Botanical Gazette** 152: 476-485.
- Jordano P (1993) Pollination biology of *Prunus mahaleb* L.: Deferred consequences of gender variation for fecundity and seed size **Biological Journal of the Linnean Society** 50: 65-84.
- Kearns CA & Inouye DW (1993) Mating systems. In: **Techniques for pollination biologists** Niwot: University Press of Colorado pp 217-261.
- Koach J & Galil J (1986) The breeding system of *Arisarum vulgare* Targ-Tozz **Israel Journal of Botany Basic and Applied Plant Sciences** 35: 79-90.
- Krauss SL (1994) Preferential outcrossing in the complex species *Persoonia mollis* R. Br. (Proteaceae) **Oecologia** (Heidelberg) 97: 256-264.
- Laverty TM & Plowright RC (1988) Fruit and seed set in Mayapple (*Podophyllum peltatum*): Influence of intraspecific factors and local enhancement near *Pedicularis canadensis* **Canadian Journal of Botany** 66: 173-178.
- Leeton P & Fripp YJ (1991) Breeding system, karyotype and variation within and between populations of *Rutidosis leptorrhynchoides* F. Muell (Asteraceae: Inuleae) **Australian Journal of Botany** 39: 85-96.
- Les DH, Reinartz JA & Esselman EJ (1991) Genetic consequences of rarity in *Aster furcatus* (Asteraceae), a threatened, self-incompatible plant **Evolution** 45: 1641-1650
- Lesica P, Leary RF, Allendorf FFW & Bilderback DE (1988) Lack of genic diversity within and among populations of an endangered plant, *Howellia aquatilis* **Conservation Biology** 2: 275-282.
- Lyons EE (1996) Breeding system evolution in *Leavenworthia*. II. Genetic and nongenetic parental effects on reproductive success in selfing and more outcrossing populations of *Leavenworthia crassa* **American Naturalist** 147: 65-85.
- Lyons EE & Antonovics J (1991) Breeding system evolution in *Leavenworthia*: Breeding system variation and reproductive success in natural populations of *Leavenworthia crassa* (Cruciferae) **American Journal of Botany** 78: 270-287.
- May PG & Spears EE Jr (1988) Andromonoecy and variation in phenotypic gender of *Passiflora incarnata* (Passifloraceae) **American Journal of Botany** 75: 1830-1841.
- Medan D (1993) Breeding system and maternal success of a perennial hermaphrodite, *Discaria americana* (Rhamnaceae) **New Zealand Journal of Botany** 31: 175-184.
- Molau U (1993) Reproductive ecology of the three Nordic *Pinguicula* species (Lentibulariaceae) **Nordic Journal of Botany** 13: 149-157.
- Ornduff R (1988) Distyly and incompatibility in *Villarsia congestiflora* (Menyanthaceae), with comparative remarks on *Villarsia capitata* **Plant Systematics and Evolution** 159: 81-84.
- Ornduff R (1992) Intrapopulation variation in the breeding system of *Villarsia lasiosperma* (Menyanthaceae), a distylous species **Plant Systematics and Evolution** 180: 227-233.
- Ornduff R (1996) The breeding system of *Villarsia exaltata* (Menyanthaceae), a distylous species **Telopea** 6: 805-811.
- Petanidou T, den Nijs JC & Oostermeijer JGB (1995) Pollination ecology and constraints on seed set of the rare perennial *Gentiana cruciata* L. in the Netherlands **Acta Botanica Neerlandica** 44: 55-74.
- Philbrick CT & Rieseberg LH (1994) Pollen production in the androdioecious *Datisca glomerata* (Datisceae): Implications for breeding system equilibrium **Plant Species Biology** 9: 43-46.
- Reinartz JA & Les DH (1994) Bottleneck-induced dissolution of self-incompatibility and breeding system consequences in *Aster furcatus* (Asteraceae) **American Journal of Botany** 81(4): 446-455
- Richards AJ (1997) **Plant breeding systems**. 2 ed London: George Allen & Unwin.
- Sawyer NW & Anderson GJ (1998) Reproductive biology of the carrion-flower, *Smilax herbacea* (Smilacaceae) **Rhodora** 100: 1-24.
- Scacchi R, de-Angelis G & Corbo RM (1991) Effect of the breeding system on the genetic structure in three *Cephalanthera* spp. (Orchidaceae) **Plant Systematics and Evolution** 176: 53-62.
- Schlichting CD & Devlin B (1992) Pollen and ovule sources affect seed production of *Lobelia cardinalis* (Lobeliaceae) **American Journal of Botany** 79: 891-898.
- Shibaike H, Ishiguri Y & Kawano S (1995) Reproductive biology of *Oxalis corniculata* (Oxalidaceae): Style length polymorphisms and breeding systems of Japanese populations **Plant Species Biology** 10: 83-93.
- Shibaike H, Ishiguri Y & Kawano S (1996) Population differentiation in floral and life history traits of *Oxalis corniculata* L. (Oxalidaceae) with style length polymorphism **Journal of Plant Research** 109: 315-325
- Silva AG da & Barroso GM (1995) A biologia da reprodução de *Bonnetia stricta* (Theaceae). **Arquivos do Jardim Botânico do Rio de Janeiro** 33: 115-138.
- Smith CC, Hamrick JL & Kramer CL (1988) The effects of stand density on frequency of filled seeds and fecundity in lodgepole pine (*Pinus contorta* Dougl.) **Canadian Journal of Forest Research** 18: 453-460.
- Soltis DE, Soltis PS & Smith AR (1991) Breeding systems of three tree ferns: *Alsophila firma* (Cyatheaceae), *Cyathea stipularis* (Cyatheaceae), and *Lophosoria quadripinnata* (Lophosoriaceae) **Plant Species Biology** 6: 19-26.
- Sugawara T, Nakamura A, Kanbayashi M, Hoshi H & Mikami M (1994) Floral and reproductive biology of gynodioecious *Dianthus superbus* L. var. *superbus* (Caryophyllaceae) **Acta Phytotaxonomica et Geobotanica** 45: 23-31.
- Talavera S, Arista M & Salgueiro FJ (1996) Population size, pollination and breeding system of *Silene stockenii* Chater (Caryophyllaceae), an annual gynodioecious species of southern Spain **Botanica Acta** 109: 333-339.
- Talavera S, Gibbs PE & Herrera J (1993) Reproductive biology of *Cistus ladanifer* (Cistaceae) **Plant Systematics and Evolution** 186: 123-134.
- Thomson JD, Shivanna KR, Kenrick J & Knox RB (1989) Sex expression, breeding system, and pollen biology of *Ricinocarpos pinifolius*: a case of androdioecy? **American Journal of Botany** 76: 1048-1059.
- Traveset A (1994) Reproductive biology of *Phillyrea angustifolia* L. (Oleaceae) and effect of galling-insects on its reproductive output **Botanical Journal of the Linnean Society** 114: 153-166.

- Traveset A (1995) Reproductive ecology of *Cneorum tricoccon* L. (Cneoraceae) in the Balearic Islands **Botanical Journal of the Linnean Society** 117: 221-232.
- Vasek FC & Weng V (1988) Breeding systems of *Clarkia* section *Phaeostoma* (Onagraceae): I. Pollen-ovule ratios **Systematic Botany** 13: 336-350.
- Vaughton G (1989) Pollination and seed set of *Banksia spinulosa*: Evidence for autogamy **Australian Journal of Botany** 36: 633-642.
- Wang L & Uchino A (1998) Cytogenetic structure and breeding system of natural populations of *Paris tetraphylla* A. Gray **Cytologia** (Tokyo) 63: 87-97.
- Washitani I (1996) Predicted genetic consequences of strong fertility selection due to pollinator loss in an isolated population of *Primula sieboldii* **Conservation Biology** 10: 59-64.
- Watson LE, Uno GE, McCarty NA & Kornkven AB (1994) Conservation biology of a rare plant species, *Eriocaulon kornickianum* (Eriocaulaceae) **American Journal of Botany** 81: 980-986.
- Whelan RJ & Goldingay RL (1986) Do pollinators influence seed-set in *Banksia paludosa* Sm. and *Banksia spinulosa* R. Br.? **Australian Journal of Ecology** 11: 181-186.
- Wyatt R (1983) Pollinator-plant interactions and the evolution of breeding systems In: REAL, L. (ed) **Pollination biology**. Orlando: Academic Press pp 51-95.
- Wyatt R, Evans EA & Sorenson JC (1992) The evolution of self-pollination in granite outcrop species of *Arenaria* (Caryophyllaceae): VI. Electrophoretically detectable genetic variation **Systematic Botany** 17: 201-209.
- Yamamoto I & Kadono Y (1990) A study on the reproductive biology of aquatic *Utricularia* species in south