



ASPECTOS FLORAIS E REPRODUTIVOS DE *Psychotria capitata* RUIZ & PAVON (RUBIACEAE), UM CASO DE DISTILIA TÍPICA NO CERRADO

Christiano Peres Coelho^{1*}, *Hélder Nagai Consolaro*² & *Paulo Eugênio Oliveira*³

¹ Universidade Federal de Jataí, Unidade Acadêmica Especial de Ciências Biológicas, Campus Jatobá, BR 364, km 195, nº 3800 CEP 75801-615, Jataí, GO, Brasil.

² Universidade Federal de Catalão, Unidade Acadêmica de Biotecnologia, Av. Dr. Lamartine Pinto de Avelar, 1120 - St. Universitário – CEP 75704-020 Catalão, GO, Brasil.

³ Universidade Federal de Uberlândia, Instituto de Biologia, campus Umuarama, Av. Amazonas, 20 - Umuarama, CEP 38405-302, Uberlândia, MG, Brasil.

E-mail: pcbio@ufg.edu.br (*autor correspondente); helderconsolaro@gmail.com; poliveiragm@gmail.com.

Resumo: A integração fenotípica observada em flores é uma estratégia evolutiva que visa o aumento do fluxo de pólen entre indivíduos, favorecendo o cruzamento e a manutenção da variabilidade genética. Esse sucesso tem relação direta com a estrutura floral, como o hermafroditismo, e com o comportamento dos visitantes, podendo gerar conflitos entre as estruturas florais, sendo selecionadas características que reduzem esse conflito e ampliam o fluxo de pólen, como é o caso da heterostilia. O objetivo do estudo foi descrever as características florais, o sistema reprodutivo, e a polinização em *Psychotria capitata* Ruiz & Pavon (Rubiaceae). Para tal foram medidas e observadas as estruturas florais, realizados cruzamentos controlados, observados os visitantes florais e avaliado a produção de néctar. *Psychotria capitata* é uma espécie distílica típica, arbustiva com no máximo 3 metros de altura, com altos índices de hercogamia recíproca entre os morfos florais. Apresenta flores brancas, tubulares, visitadas por uma ampla gama de insetos, incluindo mariposas, abelhas, vespas e moscas. Houve formação maior de frutos em polinização cruzada intermorfo (> 60 %) e menor formação em polinização intramorfo (< 20 %) e autopolinização (< 15 %), caracterizando a auto e intramorfo incompatibilidade. Esses dados foram confirmados pelo não crescimento de tubos polínicos em pistilos autopolinizados e polinizados de forma intramorfo. A floração é anual, e ocorre entre os meses de outubro e janeiro, com pico de floração em novembro e dezembro. Os dados reprodutivos avaliados se mostram similares a outras espécies de Rubiaceae do sub-bosque de ambientes florestais do Cerrado. Esses dados enriquecem o conhecimento reprodutivo das espécies de Rubiaceae de sub bosque, tão importantes para a manutenção da fauna em fragmentos florestais.

Palavras-chave: heterostilia; hercogamia recíproca; polinização.

BREEDING SYSTEMS AND POLLINATION OF THE *Psychotria capitata* RUIZ & PAVON (RUBIACEAE): A CASE THE TYPICAL DISTYLY IN CERRADO: The phenotypic integration observed in flowers is an evolutionary strategy that aims to increase the pollen flow between individuals, favoring the crossing and maintenance of genetic variability. This success is directly related to the floral structure, such as hermaphroditism, and to the behavior of visitors, and can generate conflicts between the floral structures,

being selected characteristics that reduce this conflict and amplify the pollen flow, as is the case of heterostyly. The objective of the study was to describe the floral characteristics, the reproductive system, and pollination in *Psychotria capitata* Ruiz & Pavon (Rubiaceae). For this purpose, the floral structures were measured and observed, controlled crossings were carried out, the floral visitors were observed and the nectar production was evaluated. *Psychotria capitata* is a typical dystylic species, shrub with a maximum height of 3 meters, with high rates of reciprocal herkogamy between the floral morphs. It has white tubular flowers, visited by a wide range of insects, including moths, bees, wasps and flies. There was higher fruit formation in intermorphic cross-pollination (> 60 %) and lower formation in intramorphic (< 20 %) and self-pollination (< 15 %), characterizing self and intramorphic incompatibility. These data were confirmed by the non growth of pollen tubes in self-pollinated pistils and intramorphic pollinators. Blooming is annual, and occurs between the months of October and January, with peak blooming in November and December. The reproductive data evaluated are similar to other Rubiaceae species in the Cerrado forest sub forest. These data enrich the reproductive knowledge of Rubiaceae's sub-forest species, so important for the maintenance of fauna in forest fragments.

Keywords: heterostyly; pollination; reciprocal herkogamy.

INTRODUÇÃO

As flores são estruturas fenotipicamente integradas que evoluíram para aumentar o sucesso na doação e recepção de pólen entre indivíduos dentro de populações naturais, favorecendo o cruzamento e a manutenção da variabilidade genética. A variabilidade é crucial para a sobrevivência a longo prazo, pois pode gerar novas características que irão proporcionar caminhos evolutivos distintos diante de pressões seletivas impostas pelo ambiente, podendo ser, adaptativamente vantajosa (Bell 1985, Harder & Barrett 2006, Ordano *et al.* 2008, Armbruster *et al.* 2009). O hermafroditismo floral, condição predominante nas Angiospermas (Gibbs & Bianchi 1999), potencializa a troca de gametas, pois coloca os órgãos sexuais (masculino e feminino) dentro da mesma flor e facilita a polinização biótica e o compartilhamento dos custos para a atração e recompensa floral entre as funções materna e paterna (Barrett & Shore 2008). Mas também aumenta a autofertilização e a interferência entre as funções sexuais, o que pode reduzir o fitness feminino e as oportunidades de cruzamento com pólen de outros indivíduos (Barrett 2002).

A consequência mais direta da interferência entre as estruturas reprodutivas dentro de uma flor é a autopolinização, que pode causar consequências negativas, a longo prazo, sobre a variabilidade genética e viabilidade das populações (Takebayashi & Morrell 2001), diminuindo a aptidão dos indivíduos, quando,

óvulos e pólen que poderiam ser cruzados são autofecundados (Eckert & Herlihy 2004). Além dos efeitos diretos da autogamia, a interferência entre funções pode atuar de maneiras mais sutis, que vão afetar processos pré-zigóticos, como estames ou estiletos obstruindo a deposição ou remoção de pólen, “entupimento” de estigmas e estiletos com grãos de pólen, tubos polínicos incompatíveis, além da redução na fertilização de óvulos, afetando o sucesso reprodutivo (Shore & Barrett 1984, Waser & Price 1991, Harder & Barrett 1995, Sage *et al.* 1999).

Como a reprodução cruzada é adaptativamente favorável, a autofecundação e a auto-interferência entre as estruturas sexuais, têm sido descritas como importantes causas para a evolução de um sistema de incompatibilidade e também variações morfológicas nas funções sexuais das plantas (Lloyd & Webb 1986, Webb & Lloyd 1986, Barrett *et al.* 2000). Como exemplo dessas variações morfológicas nas Angiospermas, podemos citar: unissexualidade; dicogamia e herkogamia (Lloyd & Webb 1986, Webb & Lloyd 1986).

Dentre as estratégias, uma que chama a atenção devido à grande variação de formas de apresentação, evolução e manutenção, com mais de um século de estudos é a heterostilia. Um polimorfismo floral geneticamente controlado que pode apresentar populações com dois morfos (distilia) ou com três morfos (tristilia) com diferenças recíprocas no comprimento do estilete e das anteras associado com um sistema de autoincompatibilidade dialélico esporofítico,

de modo que somente cruzamentos entre os morfos correspondentes geram sementes férteis (Barrett & Shore 2008, Ganders 1979). Ocorre em plantas hermafroditas que coexistem em uma população e apresentam, teoricamente, uma razão de equilíbrio entre os morfos. Isso devido ao modelo genético da distilia apresentar indivíduos brevistílicos heterozigotos (Ss), enquanto os indivíduos longistílicos são homozigotos recessivos (ss) (Barrett 2019, Barrett & Shore 2008). Naiki (2012) cita não haver taxas heterostílicas em grupos basais das Angiospermas e Eudicotiledôneas. Descreve também a presença de heterostilia em 199 gêneros de 28 famílias em 15 ordens. Informa ainda que a distilia, o tipo mais comum de heterostilia, é encontrada em 13 ordens e em três clados: duas famílias em uma ordem das monocotiledôneas; 10 famílias em seis ordens das Rosidae e 14 famílias em sete ordens das Asteridae (APG IV 2016).

Entre as famílias que apresentam a distilia, Rubiaceae é a que possui a maior riqueza de espécies, mais que todas as outras famílias juntas, justificando as diferentes origens da característica (Hamilton 1990, Faivre & Mcdade 2001). Cento e nove gêneros, mais da metade dos gêneros distílicos reconhecidos, pertencem a família (Naiki 2012). Dentre os gêneros melhor representados está *Psychotria*, com cerca de 2000 espécies. A distilia é uma condição primitiva no gênero e pode ter originado diversos outros sistemas sexuais encontrados em *Psychotria* (Hamilton 1990).

Variações nas estruturas reprodutivas na flor podem ser avaliadas como estratégia para aumentar a polinização legítima (onde ocorre transferência de pólen entre morfos distintos na população), favorecendo a deposição de pólen em locais específicos do corpo do visitante, reduzindo o desperdício, ao mesmo tempo que evita interferência direta entre as funções masculinas e femininas na flor (Lloyd & Webb 1992, Barrett 2002, Barrett 2019) e consequentemente autopolinização. Buscando contribuir com o conhecimento da heterostilia na família Rubiaceae no Cerrado, o estudo visa levantar informações sobre: as características florais, o sistema reprodutivo, a polinização e a distilia em *Psychotria capitata* (Rubiaceae).

MATERIAL E MÉTODOS

Área de estudo

O trabalho foi realizado em um fragmento florestal entre os municípios de Itumbiara e Buriti Alegre de Goiás com cerca de 60 hectares (18°20'59,56"S; 49°4'18,38"W), tendo como vegetação predominante Floresta Estacional Semidecidual, em meio a áreas de cultivo (cana-de-açúcar) e pastagens. O clima é do tipo AW (Köppen 1948) com período seco de maio a setembro e chuvoso de outubro a abril. Além dessa área, foram visitados mais 19 fragmentos para avaliação da razão entre os morfos florais, totalizando 20 áreas com tamanhos variados (entre 12 e 123 ha) e distantes 300 km entre os extremos. Os fragmentos se localizam entre os municípios de Buriti Alegre de Goiás, Itumbiara e Jataí, em Goiás.

Biologia floral

A espécie é pouco dominante comparado a outras espécies de *Psychotria* na área, com indivíduos no sub-bosque. Apresenta arquitetura arbustiva/arbórea com no máximo 4 metros de altura. Sessenta botões florais em pré-antese foram marcados, em 20 indivíduos (três por indivíduo em ramos diferentes). Registrou-se o horário do início e final da antese floral, a receptividade estigmática (H₂O₂ – 3 %) e a liberação de pólen. Também foram registrados cor e odor das flores (Coelho & Barbosa 2003 e 2004, Consolaro *et al.* 2009).

Morfometria floral e razão entre morfos

Os caracteres florais, incluindo a distilia, foram avaliados em 80 flores (40 flores de cada morfo), coletadas em 20 indivíduos de cada morfo (duas flores por indivíduo). As medidas foram realizadas com paquímetro em milímetros. Mediu-se tamanho da corola, altura das anteras, tamanho das anteras, altura do estilete e tamanho do estigma (Consolaro 2008). A razão entre morfos foi avaliada através de transectos paralelos distantes 10 metros entre si, que tinham o comprimento do fragmento. Usou-se bússola para evitar sobreposição. Em média eram percorridos 20 transectos por fragmento e a metodologia foi repetida nos 20 fragmentos. Todos os indivíduos encontrados, percorrendo esses transectos,

foram contabilizados e morfotipados. Cerca de 30 escavações, em indivíduos diferentes, em 5 dos 20 fragmentos avaliados foram realizadas buscando indícios de crescimento clonal na espécie. As escavações foram realizadas ao redor do caule do indivíduo, com cerca de 20 cm de profundidade por 30 de diâmetro, buscando indícios de estruturas caulinares subterrâneas.

Hercogamia recíproca

As medidas de altura de estilete de um morfo com a altura dos estames de outro morfo (hercogamia recíproca) foram avaliadas usando-se o índice de inacurácia adaptativa (Armbruster *et al.* 2017) que foi calculada usando a equação (1) e a equação (2) para órgãos altos e baixos. Nas equações, (A) representa a altura das anteras brevistilas, (S) a altura dos estigmas longistilas, (a) a altura das anteras longistilas, e (s) a altura dos estigmas brevistilos. Os termos VA, VS, Va, e Vs representam a variação da altura da população de cada órgão, respectivamente, e as letras com barras representam os meios populacionais.

$$(1) \quad \text{Inacurácia}_{\text{high organs}} = (\bar{A} - \bar{S})^2 + VA + VS$$

$$(2) \quad \text{Inacurácia}_{\text{low organs}} = (\bar{a} - \bar{s})^2 + Va + Vs$$

As imprecisões resultantes de órgãos altos e baixos foram somadas para fornecer um valor total de imprecisão por população. Neste cálculo, quanto mais próximo de zero o valor obtido, menor a inexactidão e maior a reciprocidade dos órgãos sexuais.

Sistema de acasalamento

O sistema de acasalamento foi testado com polinizações manuais em flores de ambos os morfos previamente ensacadas em 10 indivíduos de cada morfo. Os indivíduos receberam todos os tratamentos ao mesmo tempo, com número de flor variado entre os indivíduos. Foram realizados tratamentos de: autopolinização (21 flores brevistilas (B) e 35 flores longistilas (L)), polinização cruzada intramorfo (ilegítima) (30B e 51L), polinização cruzada intermorfo (legítima) (27B e 37L), apomixia (15B e 10L) e polinização natural (controle), (39B e 49L) para avaliar a eficiência dos polinizadores. Foi calculado o Índice de Auto-Incompatibilidade (ISI) (Bullock 1985). Foi observado crescimento de tubos polínicos em 60 pistilos polinizados manualmente, coletados dez

horas após a polinização. Sendo 20 de polinizações cruzadas legítimas, 20 de cruzadas ilegítimas e 20 de autopolinizações (10 de cada morfo, sendo uma flor por indivíduo). Usou-se a técnica de coloração de Martin (1959) e microscopia de epifluorescência.

Visitantes florais e produção total de néctar

Foram realizadas observações diretas para definição dos visitantes florais, totalizando 60 horas, distribuídas ao longo de todo o dia, além da avaliação do Índice de Eficiência Reprodutiva dos polinizadores (IER) (Ruiz & Arroyo 1978). Cada toque do visitante na flor foi considerado uma visita, registrando o número de visitas por intervalo de tempo, observado em todas as flores abertas por indivíduo, sendo observados 20 indivíduos (10 de cada morfo floral). Foi considerado visita legítima aquela onde se observava visitantes se movimentando entre flores de diferentes indivíduos de diferentes morfos. Insetos foram coletados para identificação por especialistas.

Para registro do volume total de néctar, foram ensacadas 137 flores brevistilas e 150 flores longistilas em pré-antese de 20 indivíduos de cada morfo floral e, ao final da tarde do dia seguinte (ca. 16h), o néctar foi totalmente retirado com auxílio de capilares de vidro (10µl). A concentração média em equivalentes de sacarose foi medida com o auxílio de refratômetro manual (Atto, WYT-32ATC) e os dados transformados em miligramas de açúcar disponível por flor (Dafni *et al.* 2005).

Análises estatísticas

Dados morfométricos foram comparados pelo teste t de Student. O teste Exato de Fisher comparou a frequência de formação de frutos entre os testes de polinização. Para avaliar a razão entre os morfos nas áreas usou-se Qui-quadrado (frequências iguais). O teste não paramétrico Kruskal-Wallis foi utilizado para avaliação das médias e desvio padrão da produção de néctar. As análises dos dados foram realizadas utilizando os programas estatísticos Systat 10.2 e Bioestat 5.0.

RESULTADOS

Biologia floral

P. capitata possui flores brancas, tetrâmeras

ou pentâmeras, dispostas em inflorescências cimosas piramidais (~ 10 cm) (Figura 1A). As flores possuem antese de ~ 12 horas, odor adocicado, néctar e o pólen como recursos disponíveis aos visitantes. A floração é anual e ocorre entre os meses de outubro e janeiro (Observação pessoal). Na abertura da corola é possível visualizar um anel de tricomas de coloração amarela, que pode funcionar como atrativo para os visitantes (Figura 1C-D). O início da antese da flor ocorre entre 05:00 e 07:30 horas. O estigma está receptivo e o pólen já está disponível logo após a abertura floral. O ovário apresenta dois óvulos que se desenvolvem em sementes em 80 % dos frutos formados (N = 50). A senescência é em torno de 16:00 h com perda de brilho, ausência de receptividade estigmática e murchamento da corola, que no dia seguinte cai. A distília é bem evidente, com estruturas florais diferentes em tamanho (Figura 1C-D). Os estames são epipétalos.

Morfometria e razão entre morfos

P. capitata se mostrou, morfologicamente, como distílica típica, sendo caracterizados dois morfos distintos, com separação espacial entre anteras e estigmas nos morfos (Figura 1C-D). O tamanho da corola não apresentou diferença significativa entre os morfos. Houve diferença significativa entre os morfos no comprimento dos estiletos, dos filetes e no tamanho da superfície estigmática (Tabela 1).

A razão entre morfos foi avaliada em 14 áreas das 20 visitadas, sendo que todas as populações foram consideradas isopléticas (Material Suplementar). Não foi identificado nenhum indício de crescimento clonal na espécie, confirmado por escavações realizadas.

Hercogamia recíproca

Avaliando o índice de inacurácia de Armbruster *et al.* (2017), observamos valores para as estruturas altas e baixas (Tabela 1), sendo mais recíproco



Figura 1. *Psychotria capitata* em Mata estacional semi decidual no sul de Goiás-Brasil. A – Detalhe da inflorescência, B – Detalhe dos frutos, C – Flor longistilada com estigma acima da corola (seta), D – Flor brevistilada com anteras acima da corola (seta). Barras equivalem a 1 cm.

Figure 1. *Psychotria capitata* in a semi-deciduous seasonal forest in southern of Goiás-Brazil. A - Detail of the inflorescence, B - Detail of the fruits, C - Pin flower with stigma above the corolla (arrow), D - Thrum flower with anthers above the corolla (arrow). Bars equal to 1 cm.

Tabela 1. Morfometria floral (em milímetros) e Índice de reciprocidade em *Psychotria capitata* (Rubiaceae) no sub-bosque em Floresta Estacional Semi decidual no Sul de Goiás-Brasil. * Morfos florais apresentam diferença significativa $p < 0,05$. ** R_H - Índice de reciprocidade entre os órgãos altos (anteras de flores brevistilas e estigma de flores longistilas; R_L - Índice de reciprocidade entre órgãos baixos (anteras de flores longistilas e estigma de flores brevistilas).

Table 1. Floral morphometry (millimeters) and reciprocity indice in *Psychotria capitata* (Rubiaceae) in the understory in Semi deciduous seasonal forest in southern of Goiás-Brazil. * Floral morphs show significant difference $p < 0.05$. ** R_H - Reciprocity index between high organs (anthers of brevistilic flowers and stigma of longistilic flowers; R_L - Index of reciprocity between low organs (of longistilic flowers' anthers and brevistilic flowers' stigma).

Caracteres florais	Longistila – Pin	Brevistila - Thrum
Tamanho da corola	8,88 ± 0,94	8,80 ± 0,98
Altura da Estilete *	12,06 ± 1,08	8,02 ± 0,90
Altura do Antera *	7,97 ± 1,12	12,33 ± 1,01
Tamanho do estigma *	1,37 ± 0,51	2,57 ± 0,61
Tamanho da antera	1,65 ± 0,51	1,85 ± 0,55
Separação estigma antera	4,09 ± 1,17	4,31 ± 0,96
Índice de Inacurácia de Armbruster <i>et al.</i> (2017)**	R_H : 2,78	R_L :1,94

nas estruturas baixas, e ainda um valor total de inacurácia de 4,72.

Sistema de acasalamento

P. capitata mostrou-se auto e intramorfo incompatível (ISI < 0,25, Bullock 1985), com uma formação de frutos bem maior em polinizações cruzadas intermorfos, comparada com os outros tipos de polinizações (Tabela 2). Nos testes de crescimento de tubos polínicos, tanto autopolinizações, quanto polinizações cruzadas intramorfo – ilegítimas, os tubos polínicos não alcançaram a base do estilete, sendo interrompidos

na porção média do estilete para o morfo longistílico e no estigma para o morfo brevistílico, ficando evidente uma maior deposição de calose nos locais de interrupção (Figura 2).

Visitantes florais e avaliação de néctar

P. capitata recebeu visitas de abelhas, vespas, mariposas, moscas (Figura 3 e Tabela 3), além de formigas e coleópteros, sendo estes últimos pilhadores. As abelhas médias e grandes buscaram néctar (Figura 3A e B), enquanto as pequenas coletaram pólen na entrada da corola (Figura 3E) ou pilharam e coletaram néctar na

Tabela 2. Avaliação do sistema de acasalamento em *Psychotria capitata* (Rubiaceae) no sub bosque em Floresta Estacional Semi decidual no Sul de Goiás-Brasil. Letras minúsculas diferentes na mesma coluna indicam diferença significativa entre os tratamentos $p < 0,005$. Letras maiúsculas diferentes na mesma linha indicam diferença significativa entre os morfos $p < 0,005$.

Table 2. Evaluation of the reproductive system in *Psychotria capitata* (Rubiaceae) in the understory in Semi deciduous seasonal forest in southern of Goiás-Brazil. Different lowercase letters in the same column indicate a significant difference between treatments $p < 0.005$. Different capital letters on the same line indicate a significant difference between morphs $p < 0.005$.

Tratamento	Morfo Brevistílico			Morfo Longistílico				
	Nº Flores	Nº Frutos	%	Nº Flores	Nº Frutos	%		
Auto polinização manual	21	3	14.3	aA	35	5	14.3	aA
Polinização cruzada Intermorfo - Legítima	27	18	66.7	bA	37	29	78.4	bA
Polinização cruzada Intramorfo - Ilegítima	30	5	16.7	aA	51	1	2.0	aB
Apomixia	15	0	0.0	cA	10	0	0.0	cA
Polinização Natural – Controle	39	23	59.0	bA	49	26	53.1	bA
Índice de Auto Incompatibilidade (ISI)		0.21				0.18		
Eficiência Reprodutiva dos Polinizadores (IER)		0.89				0.68		

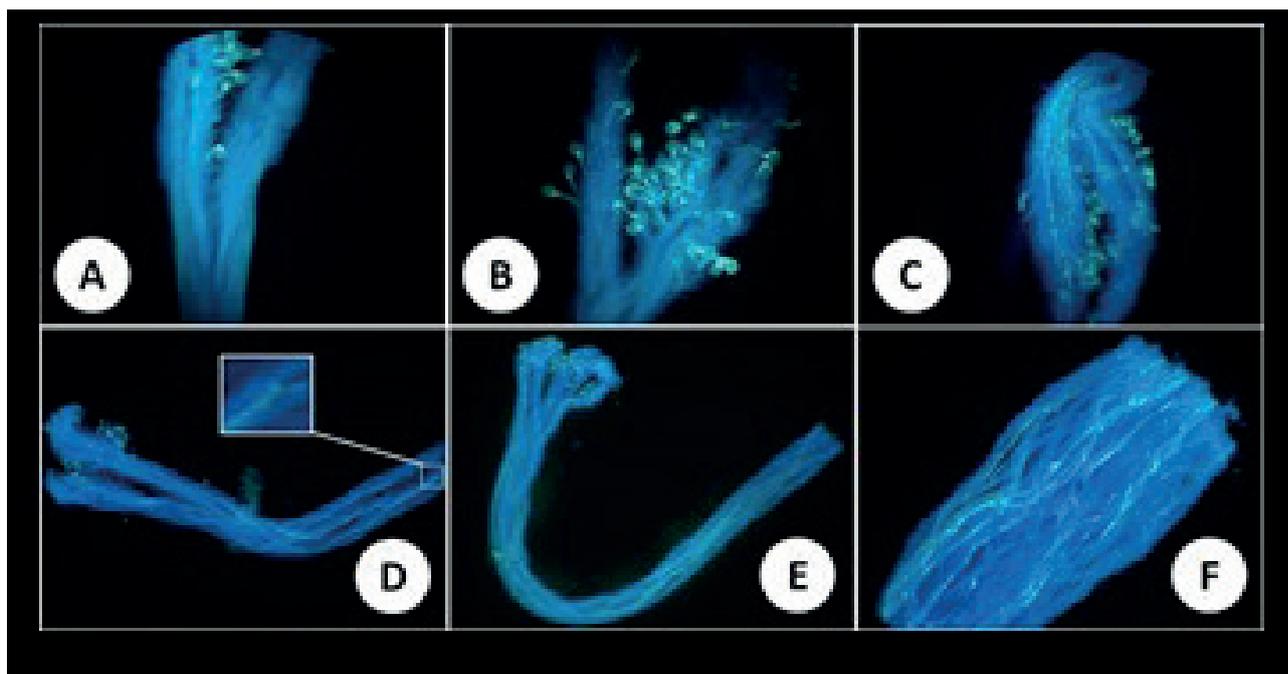


Figura 2. Crescimento de tubos polínicos em pistilos manualmente polinizados de *Psychotria capitata* (Rubiaceae) em Floresta Estacional Semi decidual no Sul de Goiás-Brasil – 10 horas após a polinização. **A**– Auto polinização - brevistílico – interrupção no estigma. **B**– Polinização cruzada intramorfo (Ilegítima), brevistílico – interrupção no estigma. **C**– Polinização cruzada intermorfo (Legítima), brevistílico – nenhuma interrupção. **D**– Auto polinização - longistílico – interrupção no estilete – detalhe ampliado. **E**– Polinização cruzada intramorfo (Ilegítima) - longistílico – interrupção no estilete. **F**– Polinização cruzada intermorfo (Legítima), longistílico– nenhuma interrupção.

Figure 2. Growth of pollen tubes in manually pollinated pistils of *Psychotria capitata* in Semi deciduous seasonal forest in southern of Goiás-Brazil - 10 hours after pollination. **A** – Self-pollination - brevistilic - interruption in stigma. **B** – Intramorphic cross-pollination (illegitimate), brevistilic - interruption in stigma. **C** – Intermorphic cross-pollination (legitimate), brevistilic - no interruption. **D** – Auto pollination - longistilic - interruption in the stylet - enlarged detail. **E** – Intramorphic cross pollination (Illegitimate) - longistilic - interruption in the stylet. **F** – Intermorphic cross-pollination (Legitimate), longistilic- no interruption.

base da corola (*Trigona* sp.). As vespas visitaram de forma legítima, buscando néctar dentro do tubo floral (Figura 3G e H), mas com menos frequência. As mariposas realizaram visitas legítimas (Figura 3C e D). As moscas visitaram as flores buscando néctar (Figura 3F) com menos visitas do que abelhas e mariposas.

A produção de néctar foi diferente entre os morfos, de modo que o morfo longistilo produziu maior volume e apresentou maior concentração do que o morfo brevistilo (Tabela 4). Mesmo apresentando, potencialmente, mais recursos no morfo longistílico, não houve diferença no número e comportamento entre os visitantes.

DISCUSSÃO

De acordo com as informações acerca da biologia floral do presente estudo, podemos destacar que *Psychotria capitata* é tipicamente uma

espécie entomófila, uma vez que Faegri & Pijl (1979) e Endress (1994) também consideram que essa espécie apresenta características para a polinização por abelhas e vespas. Entre as principais características das flores estão: flores actinomorfas, pétalas brancas, corola com tubo curto (< 10 mm) e pouca produção de néctar e pólen, além de antese diurna e odor levemente adocicado. A definição de flores polinizadas por abelhas requer uma produção de néctar mais concentrado e em menor volume, além de uma corola que restringe a visitação, o que pode ser caracterizado para *P. capitata* visto que a concentração e volume de néctar estão na média para a melitofilia de acordo com Opler (1983) e Proctor *et al.* (1996). Outras características como liberação de pólen e receptividade estigmática logo após a antese, também refletem no comportamento da visitação por abelhas, que forrageiam nas primeiras horas do dia e favorece

Tabela 3. Principais visitantes florais em *Psychotria capitata* (Rubiaceae) em Floresta Estacional Semi decidual no Sul de Goiás. * Considerados polinizadores efetivos devido ao comportamento e frequência das visitas.

Table 3. The main floral visitors in *Psychotria capitata* (Rubiaceae) in Semi deciduous seasonal forest in the southern of Goiás. * Considered effective pollinators due to the behavior and frequency of visits.

Ordem	Família	Espécie	Total de visitas	%	
Hymenoptera	Apidae	<i>Trigona</i> sp.	435	15.4	
		<i>Eulaema nigrita</i> *	512	18.1	
		<i>Apis mellifera</i>	254	9.0	
		<i>Epicharis flava</i>	53	1.9	
		Abelha pequena amarela	85	3.0	
	Vespidae	sp1	62	2.2	
		sp2	87	3.1	
		Sphingidae	<i>Aellopos titan</i> *	822	29.0
	Lepidoptera	Nymphalidae	<i>Heliconius erato</i>	75	2.6
		Hesperiidae	<i>Urbanus</i> sp.	47	1.7
<i>Drephalys oriander</i>			84	3.0	
Diptera	Tachinidae	sp1 *	315	11.1	

o fluxo de pólen, característica também vista em outros trabalhos de *Psychotria* (Coelho & Barbosa 2004, Pereira *et al.* 2006, Rodrigues & Consolaro 2013).

P. capitata apresenta os caracteres auxiliares básicos de espécies distílicas típicas, como dois morfos com diferença significativa na altura de estames e pistilos entre os morfos (Sakai & Wright 2008), além de variação no tamanho da superfície estigmática. Essas características se mostram com ampla variação entre outras espécies de *Psychotria* (Bawa & Beach 1983, Faivre & MacDade 2001, Castro & Araújo 2004, Coelho & Barbosa 2004, Pereira *et al.* 2006, Sakai & Wright 2008, Oliveira 2008). Os dados de morfometria descritos nesse trabalho apresentam valores distintos dos dados encontrados por Consolaro (2008) para a mesma espécie. Mesmo apresentando o mesmo padrão de diferenças entre estruturas masculinas e femininas entre os morfos, os valores absolutos são distintos o que pode demonstrar uma ampla diferenciação entre as populações dessa espécie.

Das populações avaliadas quanto a razão entre morfos, todas apresentaram isopleτία, destacando um equilíbrio dentro da espécie com relação a estabilidade do sistema distílico, também encontrado por Consolaro (2008) para a mesma espécie. Em outro trabalho similar, Stehlik *et al.* (2006) encontraram uma relação direta entre a

densidade e a identidade do morfo circunvizinho, com o sucesso reprodutivo de determinado morfo, ou seja, quanto maior a densidade e a frequência de morfos opostos próximos a um indivíduo, maior será o fitness reprodutivo deste indivíduo, descrito pelo autor como “frequência dependência negativa”.

Dessa forma, a distribuição e a razão entre os morfos florais em uma população são essenciais na manutenção da fecundidade da espécie, o que pode ser descrito para *P. capitata* na área de estudo e nas áreas avaliadas, visto que os indivíduos se distribuem de forma aleatória e formam frutos em proporções similares. O desequilíbrio entre os morfos em uma população distílica pode trazer problemas relacionados à questão genética e a questão demográfica, principalmente quando afeta o fluxo de pólen, aumentando o risco de extinção de pequenas populações (Washitani 1996, Pereira *et al.* 2006), o que parece não acontecer nas populações estudadas.

Com relação à reciprocidade, avaliada pelo índice de inacurácia de Armbruster *et al.* (2017), a população de *Psychotria capitata* estudada pode ser considerada distílica, mesmo com valores acima de zero. Hamilton (1990) já destaca que em *Psychotria* a hercogamia recíproca perfeita pode não ser encontrada, mas a funcionalidade dessa hercogamia se mantém (Jacquemyn

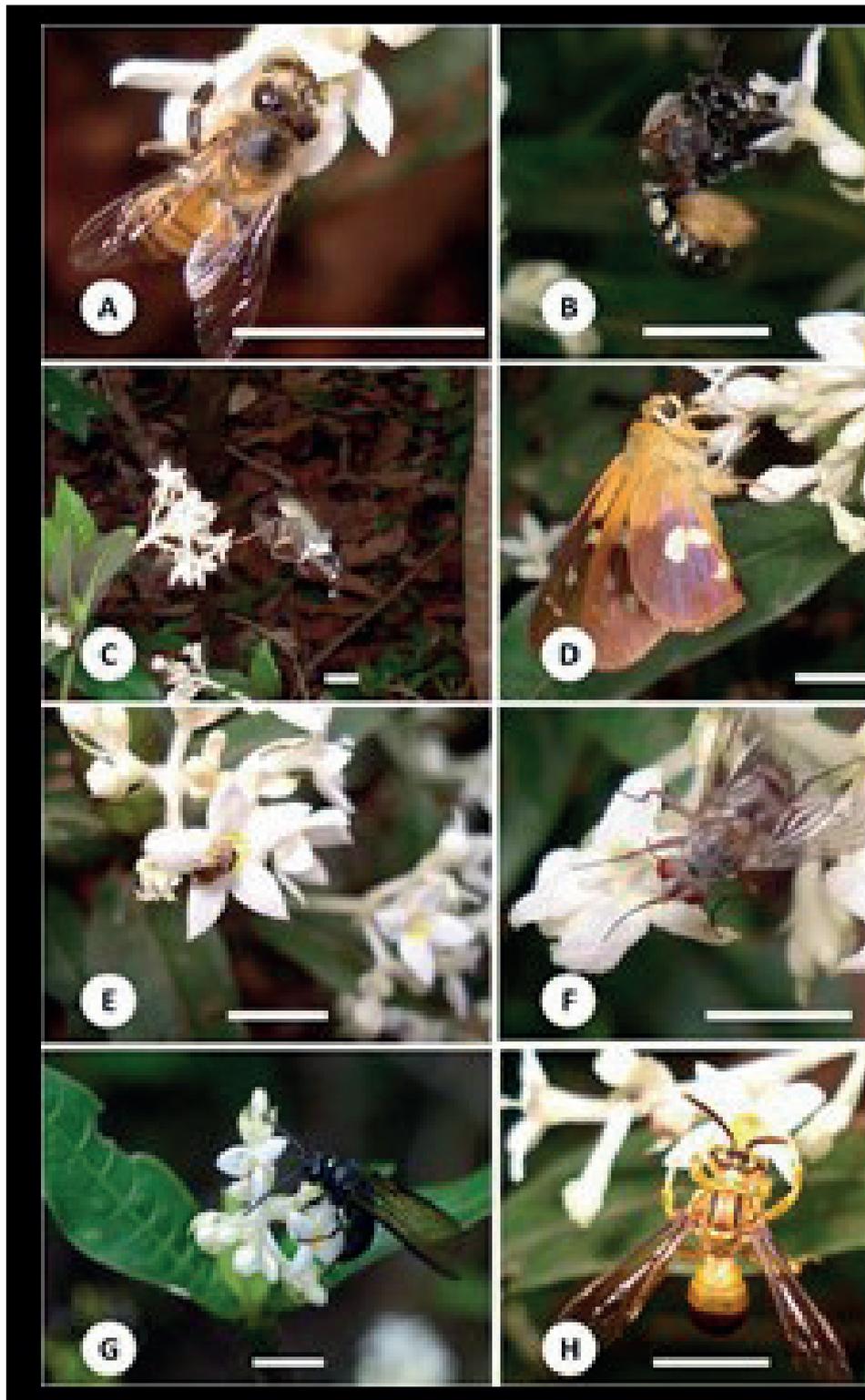


Figura 3. Principais visitantes florais em *Psychotria capitata* (Rubiaceae) em Mata estacional semi decidual no Sul de Goiás. A – *Apis mellifera*, buscando néctar. B – *Epicharis flava* coletando néctar. C – *Aellopos titan* (Cramer 1777) (Lepidoptera – Sphingidae) coletando néctar. D – *Drephalys oriander* (Latreille, 1824) (Hesperiidae, Eudaminae) coletando néctar. E – F – espécie da família Tachinidae coletando néctar. G – H – Vespas não identificadas coletando néctar. Barras equivalem a 1 cm.

Figure 3. Main floral visitors in *Psychotria capitata* in a semi deciduous forest in southern Goiás. A - *Apis mellifera* to take nectar. B - *Epicharis flava* collecting nectar. C - *Aellopos titan* (Cramer 1777) (Lepidoptera - Sphingidae) collecting nectar. D - *Drephalys oriander* (Latreille, 1824) (Hesperiidae, Eudaminae) collecting nectar. E - F - species of the family Tachinidae collecting nectar. G - H - Vespas not identified collecting nectar. Bars equal to 1 cm.

Tabela 4. Avaliação do néctar nos morfos florais em *Psychotria capitata* (Rubiaceae) em Floresta Estacional semi decidual no Sul de Goiás. Letras diferentes na mesma linha indicam diferença significativa entre os morfos - $p < 0,05$.

Table 4. Evaluation of nectar in floral morphs in *Psychotria capitata* (Rubiaceae) in semi deciduous seasonal forest in southern of Goiás. Different letters on the same line indicate a significant difference between the morphs - $p < 0.05$.

<i>Psychotria capitata</i>	Morfos	
	Longistilo	Brevistilo
Volume microlitros - μ l	2,07 \pm 0,65 a	1,56 \pm 0,76 b
Concentração sacarose - %	30,71 \pm 4,24 a	28,94 \pm 5,25 b
Quantidade açúcar - mg	0,72 \pm 0,27 a	0,51 \pm 0,26 b

et al. 2018). Em trabalhos usando o teste de inacurácia de Armbruster *et al.* (2017), quando somados a inacurácia dos órgãos altos e baixos, para Rubiaceae, o valor encontrado para este estudo está dentro do esperado para *Psychotria* e *Palicourea*, demonstrando padrões similares de reciprocidade e também difere de outros valores, bem maiores, encontrados em outras famílias (Matias *et al.* 2020, Raupp *et al.* 2020).

O grau de hercogamia recíproca encontrado em *Psychotria capitata* sofre uma variação entre a altura das estruturas, com maior reciprocidade nas estruturas baixas pelo índice de Armbruster *et al.* (2017), demonstrando a complexidade de avaliação da reciprocidade. Esses valores diferem do valor de inacurácia nos órgãos baixos encontrado por Souza (2019) para outras Rubiaceae. Também difere do descrito para espécies de *Primula*, que apresentaram maior nível de hercogamia entre as estruturas altas (Keller *et al.* 2012). As variações nos níveis de hercogamia não afetaram a formação de frutos em polinizações naturais em *P. capitata*, isso pode ter uma relação direta com a grande gama de visitantes que a espécie recebe, tanto de língua longa, quanto de língua curta, o que pode favorecer um fluxo simétrico.

P. capitata é preferencialmente xenógama, apresentando sistema de auto e intramorfo incompatibilidade, observados pela formação de frutos e pelo crescimento de tubos polínicos. Resultados semelhantes foram encontrados para outras espécies de Rubiaceae (Sobrevila *et al.* 1983, Barrett & Shore 1987, Passos & Sazima 1995, Coelho & Barbosa 2004). Estes autores sugerem que o sistema de incompatibilidade nestas

espécies não é muito rigoroso, o que pode estar ocorrendo com a população de *P. capitata*, devido a pressões diversas, podendo, futuramente, ocorrer a quebra da distília e a formação de populações com desvios da distília, como encontrado em outras espécies de *Psychotria* (Consolaro 2008, Oliveira 2008, Consolaro *et al.* 2011, Rodrigues & Consolaro 2013).

A existência de espécies de *Psychotria* sincronopátricas no fragmento estudado, apresentando corola branca, com volume e concentração de néctar similar a de plantas melitófilas podem favorecer as abelhas, as colocando como os principais visitantes (Bawa & Beach 1983, Teixeira & Machado 2004, Castro *et al.* 2004, Sakai & Wright 2007, Consolaro 2008, Rodrigues & Consolaro 2013).

Os visitantes florais registrados indicam que *P. capitata* não apresenta um mecanismo eficiente de restrição às visitas, provavelmente devido seu tubo floral reduzido (~9mm), o que facilitaria o acesso ao néctar. Porém, muitos dos visitantes não são polinizadores efetivos, devido à baixa frequência e comportamento durante as visitas. Outros visitantes, mesmo considerados efetivos, visitam outras espécies que florescem simultaneamente na área (Observação pessoal). Um exemplo disso é a mariposa *Aellopos titan* Cramer (Lepidoptera, Sphingidae), um dos principais visitantes em *P. capitata* e registrada em outras *Psychotria* (Bawa & Beach 1983, Faivre & McDade 2001). Além de abelhas e mariposas, também foi registrado vespas, (Faivre & McDade 2001, Sakai & Wright 2008) e moscas (Oliveira 2008, Rodrigues & Consolaro 2013), demonstrando o quanto é diverso os visitantes e a importância de

Psychotria como fonte de recursos no sub-bosque de ambientes florestais.

Diferenças na produção de néctar entre os morfos, como o encontrado para *Psychotria capitata*, foi parcialmente semelhante ao trabalho de Castro & Oliveira (2002) que observaram diferença entre os morfos com relação à concentração de açúcares, sendo maior no morfo brevistilo, mas sem nenhuma diferença no volume nas espécies *Psychotria mapourioide* e *P. pubigera*. Outros trabalhos com *Psychotria* destacam que a produção de néctar não apresentou diferença entre os morfos (Teixeira e Machado 2004, Castro & Araujo 2004, Coelho & Barbosa 2004). Diferenças na produção e qualidade do néctar já foram descritos em diversos trabalhos e estão relacionados a manutenção de um determinado comportamento do visitante (Teixeira & Machado 2004), favorecendo a movimentação dos animais entre indivíduos e entre áreas, ampliando as chances de cruzamento.

As informações levantadas nesse trabalho enriquecem a descrição do comportamento reprodutivo de espécies distílicas de Rubiaceae no Cerrado, demonstrando que da mesma forma que existem espécies com sistemas atípicos de distilia, existem outras com sistemas típicos mais estáveis, se mantendo assim em diversas áreas. Isso pode demonstrar a riqueza dos processos reprodutivos na família, mesmo em ambientes com intensa fragmentação.

REFERÊNCIAS

- APG IV Angiosperm Phylogeny Group. 2016 An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG IV. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 161, 105–121.
- Armbruster, W. S., Hansen, T. F., Pélabon, C., Pérez-Barrales, R. & Maad, J. 2009. The adaptive accuracy of flowers - measurement and microevolutionary patterns. *Annals of Botany*, 103, 1529–1545.
- Armbruster, W. S., Bolstad, G. H., Hansen, T. F., Keller, B., Conti, E. 2017. Methods the measure and mismeasure of reciprocity in heterostylous flowers. *New Phytologist*, 215, 906–917. <https://doi.org/10.1111/nph.14604>.
- Barrett, S. C. H., Jesson, L. K. & Baker, A. M. 2000. The evolution and function of stylar polymorphisms in flowering plants. *Annals of Botany*, 85, 253–265.
- Barrett, S. C. H. 2002. The evolution of plant sexual diversity. *Nature reviews. Genetics*, 3(4), 274–84. DOI:10.1038/nrg776.
- Barrett, S. C. H. 2019. A most complex marriage arrangement': recent advances on heterostyly and unresolved questions. *New Phytologist*, 224, 1051–1067. DOI: 10.1111/nph.16026.
- Barrett, S. C. H. & Shore, J.S. 1987. Variation and evolution of breeding systems in *Turnera ulmifolia* L. complex (Turneraceae). *Evolution*, 41(2), 340–354. <https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.1987.tb05802.x>
- Barrett S. C. H. & Shore J. S. 2008. New insights on heterostyly: Comparative biology, ecology and genetics. In: V. Franklin-Tong, ed. *Self-incompatibility in flowering plants: Evolution, diversity and Mechanisms*. pp. 3–32. Springer-Verlag. Berlin, GER.
- Barrett, S. C. H., Jesson, L. K. & Baker, A. M. 2000. The evolution and function of stylar polymorphisms in flowering plants. *Annals of Botany*, 85(A), 253–265. DOI:10.1006/anbo.1999.1067.
- Bawa, K. S. & Beach, J. H. 1983. Self-Incompatibility systems in the Rubiaceae of a Tropical Lowland set forest. *American Journal of Botany*, 70(9), 1281–1288. DOI: 10.2307/2443418.
- Bell, G. 1985. On the Function of Flowers. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 224(1235), 223–265.
- Bullock, S. H. 1985. Breeding systems in the flora of a tropical deciduous forest. *Biotropica*, 17(4), 287–301. DOI: 10.2307/2388591.
- Castro, C. C. & Oliveira, P. E. 2002. Pollination biology of distylous Rubiaceae in the Atlantic Rain Forest, SE Brazil. *Plant Biology*, 4(5), 640–646. DOI: 10.1055/s-2002-35433.
- Castro, C. C. & Araújo, A. C. 2004. Distyly and sequential pollinators of *Psychotria nuda* (Rubiaceae) in the Atlantic rain forest, Brazil. *Plant Systematics and Evolution*, 244, 131–139. DOI: 10.1007/s00606-003-0036-8.
- Castro, C. C., Oliveira, P. E. & Alves, M. C. 2004. Breeding system and floral morphometry of distylous *Psychotria* L. species in the Atlantic Rain Forest, SE Brazil. *Plant Biology*, 6(6), 755–760. DOI: 10.1055/s-2004-830349.

- Coelho, C. P. & Barbosa, A. A. 2003. Biologia reprodutiva de *Palicourea macrobotrys* Ruiz & Pavon (Rubiaceae): um possível caso de homostilia no gênero *Palicourea* Aubl. *Revista Brasileira de Botânica*, 26(3), 403–413. DOI:10.1590/S0100-84042003000300013.
- Coelho, C. P. & Barbosa, A. A. 2004. Biologia reprodutiva de *Psychotria poeppigiana* Mull. Arg. (Rubiaceae), em mata de galeria. *Acta Botanica Brasílica*, 18(3), 481–489. DOI: 10.1590/S0102-33062004000300008.
- Consolaro, H. 2008. A distilia em espécies de Rubiaceae do bioma cerrado. Doctoral thesis. Universidade de Brasília, Programa de Pós-graduação em Ecologia, p. 161.
- Consolaro, H. Toledo, R. D. P., Ferreguti, R. L., Hay, J. & Oliveira, P. E. 2009. Distilia e homostilia em espécies de *Palicourea* Aubl. (Rubiaceae) do Cerrado do Brasil Central. *Revista Brasileira de Botânica*, 32(4), 677–689. DOI:10.1590/S0100-84042009000400007.
- Consolaro, H. Silva, S. C. S. & Oliveira, P. E. 2011. Breakdown of distyly and pin-monomorphism in *Psychotria carthagenensis* Jacq. (Rubiaceae). *Plant Species Biology*, 26(1), 24–32. DOI:10.1111/j.1442-1984.2010.00300.x.
- Dafni, A., Kevan P. G. & Husband B. C. (Eds.). 2005. *Practical Pollination Biology*. Enviroquest, Ltd. Cambridge, Ontario, Canada. p. 590.
- Eckert, C. G. & Herlihy, C. R. 2004. Using a cost-benefit approach to understand the evolution of self-fertilization in plants- the perplexing case of *Aquilegia canadensis* (Ranunculaceae). *Plant Species Biology*, 19, 159–173.
- Endress, P. K. 1994. *Diversity and evolutionary biology of tropical flowers*. Cambridge University Press, Cambridge. p. 420.
- Faegri, K. & Pijl, L. 1979. *The principles of pollination ecology*. London, Pergamon Press. p. 244.
- Faivre, A. M. & Mcdade, L. A. 2001. Population-level variation in the expression of heterostyly in three species of Rubiaceae: does reciprocal placement of anthers and stigmas characterize heterostyly? *American Journal of Botany*, 88(5), 841–853. <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/11353709/>.
- Ganders, F. R. 1979. The biology of heterostyly. *New Zealand Journal of Botany*, 17, 607–635. doi/pdf/10.1080/0028825X.1979.10432574.
- Gibbs, P. E. & Bianchi, M. B. 1999. Does Late-acting self-incompatibility (LSI) Show family Clustering? Two more species of Bignoniaceae with LSI: *Dolichandra cynanchoides* and *Tabebuia nodosa*. *Annals of Botany*, London, 84, 449–457.
- Hamilton, C. W. 1990. Variations on a distylous theme in Mesoamerican *Psychotria* subgenus *Psychotria* (Rubiaceae). *Memoirs of the New York Botanical Garden*, 55, 65–75.
- Harder, L. D. & Barrett, S. C. H. 1995. Mating cost of large floral displays in hermaphrodite plants. *Nature*, 373, 512–515.
- Harder L. D. & Barrett, S. C. H. 2006. *Ecology and evolution of flowers*. Oxford: Oxford University Press. p. 384.
- Jacquemyn, H., Gielen, M. & Brys R. 2018. Is sexual organ reciprocity related to legitimate pollen deposition in distylous *Pulmonaria* (Boraginaceae)? *Oikos*, 127(8), 1216–1224. DOI: 10.1111/oik.05122.
- Köppen, W. 1948. *Climatologia: con un estudio de los climas de la Tierra*. México: Fondo de Cultura Economica. p. 478.
- Lloyd, D. G. & Webb, C. J. 1986. The avoidance of interference between the presentation of pollen and stigmas in angiosperms I. Dichogamy of pollen and stigmas in angiosperms. *New Zealand Journal of Botany*, 24, 135–162.
- Lloyd D. G. & Webb C. J. 1992. The evolution of heterostyly. In: Barrett S. C. H. (Ed.). *Evolution and Function of Heterostyly*. pp. 151–178. Springer-Verlag, Berlin.
- Martin, F. N. 1959. Staining and observing pollen tubes in the style by means of fluorescence. *Stain technology*, 34, 125–128. DOI: 10.3109/10520295909114663.
- Matias, R., Pérez-Barrales, R. & Consolaro, H. 2020. Patterns of variation in distylous traits and reproductive consequences in *Erythroxylum* species and populations. *American Journal of Botany* 107(6), 1–13. DOI: 10.1002/ajb2.1478
- Naiki, A. 2012. Heterostyly and the possibility of its breakdown by polyploidization. *Plant Species Biology*, 27(1), 3–29. DOI: 10.1111/j.1442-1984.2011.00363.x.
- Oliveira, A. S. 2008. Fenologia e biologia reprodutiva de cinco espécies de *Psychotria* L. (Rubiaceae) em um remanescente florestal urbano, Araguari, MG. Master Thesis.

- Programa de Pós-Graduação da Universidade Estadual de Campinas. p. 64.
- Opler, P.A. 1983. Nectar production in a tropical ecosystem. In: Bentley, B. & Elias, T. (Eds.) *The biology of nectaries*. pp. 30–79. Columbia University Press, New York.
- Ordano, M., Fornoni, J., Boege, K. & Domínguez, C. A. 2008. The adaptive value of phenotypic floral integration. *The New phytologist*, 179(4), 1183–1192.
- Passos, L. & Sazima, M. 1995. Reproductive biology of the distylous *Mannetia luteo-rubra* (Rubiaceae). *Botanica Acta*, 108(4), 309–313. DOI: 10.1111/j.1438-8677.1995.tb00499.x.
- Pereira, Z. V., Vieira, M. F. & Carvalho-Okano, R. M. 2006. Fenologia da floração, morfologia floral e sistema de incompatibilidade em espécies distílicas de Rubiaceae em fragmento florestal do Sudeste brasileiro. *Revista Brasileira de Botânica*, 29(3), 471–480. DOI: 10.1590/S0100-84042006000300014.
- Proctor, M., Yeo, P. & Lack, A. 1996. *The natural history of pollination*. Harper Collins Publishers, London. p. 479.
- Raupp, P. P., Matias, R., Furtado, M. T. & Consolaro, H. 2020. The role of distyly in pollen flow of the hummingbird-pollinated *Palicourea rigida* (Rubiaceae). *Flora*, 271, 151681. DOI: 10.1016/j.flora.2020.151681
- Rodrigues, E. B. & Consolaro, H. 2013. Atypical distyly in *Psychotria goyazensis* Mull. Arg. (Rubiaceae), an intramorph self-compatible species. *Acta Botanica Brasilica*, 27(1), 155–161. DOI: 10.1590/S0102-33062013000100016.
- Ruiz, T.Z. & Arroyo, M.T.K. 1978. Plant reproductive ecology of a secondary deciduous tropical forest. *Biotropica*, 10(3), 221–230. DOI: 10.2307/2387907.
- Sage, T. L., Strumas, F., Cole, W. W. & Barrett, S. C. H. 1999. Differential ovule development following self- and cross-pollination: the basis of self-sterility in *Narcissus triandrus* (Amaryllidaceae). *American Journal of Botany*, 86(6), 855–70.
- Sakai S. & Wright S. J. 2008. Reproductive ecology of 21 coexisting *Psychotria* species (Rubiaceae): heterostyly lost? *Biological Journal of the Linnean Society*, 93(1), 125–134. DOI:10.1111/j.1095-8312.2007.00890.x.
- Shore, J. S. & Barrett, S. C. H. 1984. The effect of pollination intensity and incompatible pollen on seed set in *Turnera ulmifolia* (Turneraceae). *Canadian Journal of Botany*, 62, 1298–1303. DOI: 10.1139/b84-175.
- Sobrevila, C., Ramirez, N. & Enrech, N. X. 1983. Reproductive biology of *Palicourea fendleri* and *P. petiolares* (Rubiaceae), heterostylous shrubs of a tropical cloud forest in Venezuela. *Biotropica*, 15(3), 161–169. DOI: 10.2307/2387824.
- Souza, R. T. T. 2019. Inacurácia em espécies distílicas de Rubiaceae. Master Thesis. Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal da Universidade Federal de Uberlândia. p. 70.
- Stehlik, I., Caspersen, J. P. & Barrett, S. C. H. 2006. Spatial ecology of mating success in a sexually polymorphic plant. *Proceedings of the Royal Society of London B, Biological Sciences*, 273(1585), 387–394. DOI: 10.1098/rspb.2005.3317.
- Takebayashi, N. & Morrell, P. L. 2001. Is self-fertilization an evolutionary dead end? Revisiting an old hypothesis with genetic theories and a macroevolutionary approach. *American Institute of Biological Science*, 88(7), 1143–1150. DOI: 10.2307/3558325.
- Teixeira, L. A. G. & Machado, I. C. 2004. Biologia da polinização e sistema reprodutivo de *Psychotria barbiflora* DC. (Rubiaceae). *Acta Botanica Brasilica*, 18(4), 853–862. DOI: 10.1590/S0102-33062004000400016.
- Waser, N. M. & Price, M. V. 1991. Outcrossing Distance Effects in *Delphinium nelsonii*: Pollen Loads, Pollen Tubes, and Seed Set. *Ecology*, 72(1), 171–179. DOI: 10.2307/1938912.
- Washitani, I. 1996. Predicted genetic consequences of strong fertility selection due to pollinator loss in an isolated population of *Primula sieboldii*. *Conservation Biology*, 10(1), 59–64.
- Webb, C. J. & Lloyd, D. G. 1986. The avoidance of interference between the presentation of pollen and stigmas in angiosperms II. *Herkogamy*. *New Zealand Journal of Botany*, 24, 163–178.

Submitted: 22 May 2020

Accepted: 2 March 2021

Published ahead: 23 March 2021

Associate Editor: Edson Moura-Júnior