

Polimorfismo floral em *Valeriana scandens* L. (Valerianaceae)¹

Erica Duarte-Silva, Milene Faria Vieira^{2,4}, Nelson Sabino Bittencourt Jr.³ e Flávia Cristina Pinto Garcia²

Recebido em 13/03/2010. Aceito em 29/06/2010

RESUMO – (Polimorfismo floral em *Valeriana scandens* L. (Valerianaceae)). Foram encontrados três morfos florais em *Valeriana scandens* L.: flor perfeita, flor pistilada 1 e flor pistilada 2. A perfeita possui corola maior que a dos demais morfos, com lobos reflexos na antese, giba proeminente e localizada na porção proximal do tubo floral; anteras maiores que as dos demais morfos, com pólen viável; estilete curto e estigma incluso, o menor ovário e saco embrionário estruturalmente normal, semelhante ao dos demais morfos. A pistilada 1 possui a giba menos proeminente, corola de tamanho intermediário em relação aos demais morfos, lobos radiais na antese; anteras pequenas, sem pólen e estilete longo e estigma exserto. A pistilada 2 possui lobos radiais na antese, anteras de comprimento semelhante às da perfeita, mas de menor largura, com pólen inviável; estilete mais curto, tal como o da flor perfeita, e estigma exserto, tal como o da flor pistilada 1. Nos três morfos, o nectário é formado por tricomas secretores unicelulares situados na epiderme da face interna da giba, e suas sementes são viáveis. As flores pistilada 2 e perfeita apresentam um septo que isola a giba do restante do tubo floral, formando uma câmara nectarífera. *V. scandens* L. é ginomonóica-ginodióica, expressão sexual inédita em Valerianaceae.

Palavras-chave: esterilidade masculina, ginomonóica-ginodióica, nectário floral, polimorfismo estilar

ABSTRACT – (Floral polymorphism in *Valeriana scandens* L. (Valerianaceae)). Three floral morphs were found in *Valeriana scandens* L.: perfect, pistillate 1, and pistillate 2. In perfect flowers, the corolla is longer than in the other morphs, with reflexed lobes at anthesis and a prominent gibbus at the tube base; anthers are longer and contain viable pollen grains; the pistil has a short included style/stigma and the smallest ovary, but a structurally normal embryo sac similar to that of the other morphs. In pistillate 1 flowers, the corolla is intermediate in size, and has radially displayed lobes at anthesis, and a softly prominent gibbus; anthers are small and devoid of pollen; the pistil shows a long exerted style/stigma. In pistillate 2 flowers, the corolla also has radially displayed lobes; anthers are similar in length to the perfect flower, but narrower, and contain nonviable pollen grains; the style/stigma is as short as in perfect flowers, and is exerted as in pistillate 1 flowers. The three morphs produce viable seeds, and have a nectary formed by single-celled trichomes located on the inner face of the gibbus. Pistillate 2 and perfect flowers have a septum that isolates the gibbus from the rest of the corolla tube, forming a nectariferous chamber. The gynomonoeious-gynodioecious sexual expression verified in *V. scandens* L. is a novelty for Valerianaceae.

Key words: floral nectary, gynomonoeicy-gynodioecy, male sterility, stilar polymorphism

Introdução

O gênero *Valeriana* L. engloba cerca de 67% das 350 espécies de Valerianaceae (Bell & Donoghue 2005). Sua flor caracteriza-se, morfológicamente, por possuir corola tubular e zigomorfa – devido à protuberância gibbosa na porção proximal, onde se situa o nectário – três estames epipétalos, ovário ínfero e tricarpelar, porém com apenas um carpelo fértil na maturidade (Wagenitz & Laing 1984; Eriksen 1989). O óvulo é anátropo, uni-egumentado e tenuinucelado e o saco embrionário é geralmente de origem monospórica e do tipo Polygonum (Johri *et al.* 1992).

Valeriana scandens L. tem sua distribuição restrita à região neotropical, mas possui a mais ampla distribuição geográfica do gênero (Xena de Enrech 1993). Suas flores têm sido descritas como perfeitas ou unissexuais e a espécie como hermafrodita ou subpolígama (Muller 1885), ginodióica (Meyer 1951; Cabrera 1953; Xena de Enrech 1993; Sobral 1999) ou monóica (Sobral 1999; Scalon *et al.* 2002). Esses estudos são controversos e indicam que *Valeriana scandens* L. pode apresentar três diferentes morfos florais: flores pistiladas, estaminadas e perfeitas.

O objetivo foi caracterizar os morfos florais de *Valeriana scandens* L. e, para tanto, foram feitas análises morfométricas,

biológicas e histológicas de suas flores, além da viabilidade de sementes produzidas em cada morfo.

Material e métodos

Local de estudo – O trabalho foi realizado de agosto a dezembro, em 2004 e 2005, utilizando-se indivíduos de *Valeriana scandens* L. de população natural localizada na Estação de Pesquisa, Treinamento e Educação Ambiental – Mata do Paraíso (MP) (20°48'07"S, 42°51'31"W), maior fragmento florestal do município de Viçosa, Zona da Mata do estado de Minas Gerais, sudeste do Brasil. O clima de Viçosa apresenta uma estação seca e fria, que se estende de abril a setembro, e uma estação chuvosa, de outubro a março. A pluviosidade anual varia de 1.300 a 1.400 mm e a temperatura anual é de 19°C, em média (Castro *et al.* 1983).

A vegetação da MP é de Floresta Estacional Semidecídua e faz parte do domínio da Floresta Atlântica (Rizzini 1997). No século 19, após o desmatamento, a área do fragmento foi utilizada para o plantio de café e pastagem. Atualmente, a floresta é de sucessão secundária e ocupa 194,36 hectares. Espécie estudada – *Valeriana scandens* L. é trepadeira e suas inflorescências são axilares, cimosas; as flores são inconspícuas (2-4,5 mm); o cálice é modificado em cerdas; a corola é tubulosa, zigomorfa, com cinco, raro seis, lobos e apresenta, na porção proximal, uma giba, raro duas; o androceu é composto por três estames; o estigma é trifido e o ovário uniovular; o fruto é seco, monospermico, do tipo cipsela, coroado pelo cálice que auxilia na dispersão anemocórica (Muller 1885; Sobral 1999; Xena de Enrech 1993). No Brasil, essa espécie ocorre de Minas Gerais ao Rio Grande do Sul (Sobral 1999; von Poser *et al.* 2004). Na MP, os indivíduos de *Valeriana scandens* L. são comuns em clareiras e bordas de trilhas. Material testemunho foi depositado no Herbário VIC (30129, 30130, 30131, 30132).

¹ Parte da dissertação de Mestrado da primeira Autora

² Universidade Federal de Viçosa, Departamento de Biologia Vegetal, Viçosa, MG, Brasil

³ Universidade Estadual Paulista, Departamento de Zoologia e Botânica, São José do Rio Preto, SP, Brasil

⁴ Autor para correspondência: mfvieira@ufv.br

Análises morfométricas, biológicas e histológicas dos morfos florais – Foram identificados os morfos florais de 30 indivíduos e, para tanto, em cada indivíduo foram coletadas duas inflorescências. Flores de cada morfo foram clarificadas em fluido de Herr (Herr 1971), observadas em microscópio de luz, acoplado a uma câmara clara, sendo efetuadas as seguintes medidas: comprimento da corola, do filete, do estilete/estigma, comprimento e maior largura da antera e do ovário. O comprimento total da flor resultou da soma das medidas de comprimento da corola e do ovário. Para a análise estatística dos dados de morfometria utilizou-se o teste de Tukey no programa Statistica 5.5 (StatSoft 2000).

A viabilidade do pólen foi estimada pela presença ou ausência de conteúdo protoplasmático nos grãos de pólen. Foram utilizadas cinco flores, em pré-antese, de cada morfo floral, de cinco diferentes indivíduos. As anteras, de cada flor, foram maceradas em lâmina sobre uma gota de carmim acético (Radford *et al.* 1974). Foram contados até 200 grãos de pólen por lâmina. Além disso, o número de grãos de pólen por flor foi estimado por meio da contagem total de grãos de pólen corados com carmim acético, em 10 flores por morfo floral (Cruden 1977).

Para as análises em microscopia de luz, flores em pré-antese e em antese foram coletadas, fixadas em glutaraldeído 2% em solução tampão fosfato de sódio (pH 6,8) 0,1M (Gabriel 1982), desidratadas em série etanólica ascendente e embebidas em hidroxietilmetacrilato (Gerrits & Smith 1983). Foram efetuadas seções transversais e, ou longitudinais com 6 µm de espessura. As seções foram coradas com Azul de Toluidina O, com o dobro da concentração recomendada por O'Brien & McCully (1981). A descrição anatômica foi efetuada principalmente para o saco embrionário, antera e nectário.

Viabilidade das sementes – Foi testada utilizando-se 30 cipselas de cada morfo floral. Os frutos intactos e sem tratamentos prévios foram colocados em placas de petri forradas com papel filtro umedecido e mantidos em luz e temperatura ambientes. Foram consideradas viáveis as sementes que desenvolveram plântulas com raiz primária, hipocótilo e cotilédones.

Resultados

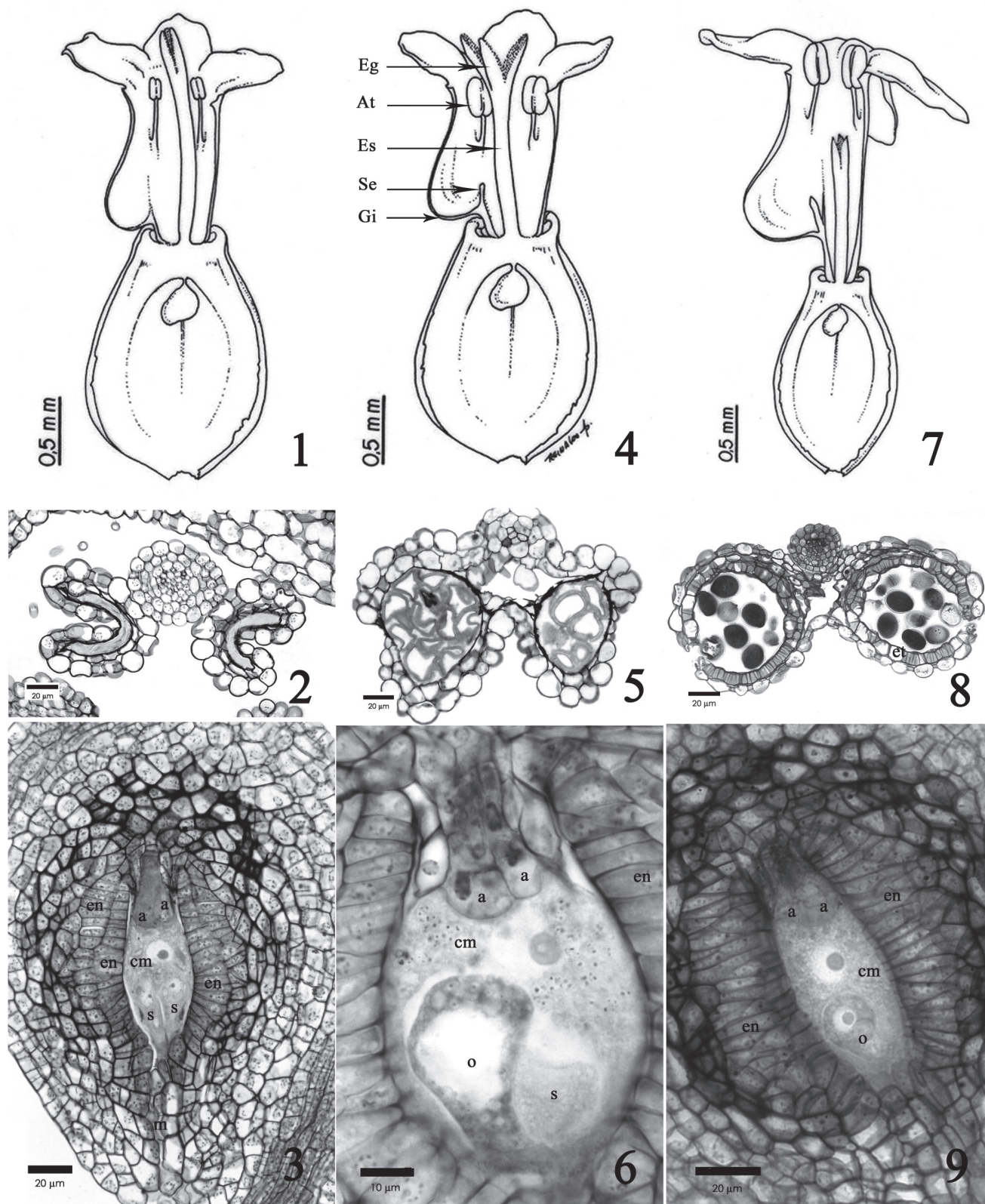
Foram encontrados três morfos florais: dois tipos de flores pistiladas, aqui denominadas pistilada 1 e pistilada 2, e flores perfeitas (Fig. 1, 4, 7; Tab. 1).

A flor pistilada 1 possui comprimento (corola + ovário) intermediário (2,7-4,3 mm) se comparado aos demais morfos (Tab. 1). A corola é de cor branca, os lobos são radiais na antese e a giba é a menos proeminente se comparada a dos demais morfos florais (Fig. 1, 4, 7). Na face ventral da giba, em todos os morfos, localiza-se o tecido nectarífero formado por uma epiderme constituída de tricomas responsáveis pela produção e secreção de néctar (Fig. 10). Os tricomas nectaríferos são unicelulares, capitados, constituídos de uma 'base' (porção proximal, mais estreita e inserida na epiderme) e uma 'cabeça' (porção distal alargada) apresentando projeções labirínticas na face secretora da parede celular (Fig. 11). O androceu é formado por três estames epipétalos e filete tão curto quanto o da flor pistilada 2 (Tab. 1). As anteras possuem o menor tamanho dentre os morfos florais (Figuras 1, 4, 7; Tab. 1) e são destituídas de grãos de pólen. Em corte transversal mediano, a antera madura apresenta epiderme e endotécio uniestratificados, sendo que as células deste último não apresentam espessamento parietal (Fig. 2). O gineceu apresenta estigma trifido e exserto, e estilete/estigma mais comprido que nos demais morfos florais (Tab. 1; Fig. 1). O ovário é tão largo e comprido quanto o da flor pistilada 2 (Tab.

1), apresentando dois carpelos estéreis com lóculos residuais e tecido placentóide, e um carpelo fértil com um óvulo anátropo e unitegumentado (Fig. 3). Este último contém um saco embrionário maduro estruturalmente normal, apresentando aparelho oosférico e antípodas proeminentes, projetando-se para o interior da célula média, a qual contém núcleo secundário conspicuo (Fig. 3, 6, 9). A oosfera apresenta citoplasma mais denso do que o das sinérgides (Fig. 6, 9) e o aparelho oosférico prende-se à superfície interna da cavidade do saco embrionário apenas na região próxima à abertura interna do canal micropilar (Fig. 3, 6, 9). O saco embrionário é envolvido lateralmente por um endotécio biestratificado (Fig. 3, 9), apresentando células tangencialmente alongadas, com citoplasma denso e núcleo proeminente. As células esporofíticas da região calazal (nucelar) do óvulo, bem como as da região mesotestal que contorna o endotécio, apresentam paredes ligeiramente espessadas e fortemente coradas pelo azul-de-toluidina (Fig. 3, 9).

A flor pistilada 2 (Fig. 4) possui o menor comprimento (2,0-3,8 mm) dentre os morfos florais. A corola é branca, os lobos são radiais na antese e a giba é um pouco mais proeminente que a da flor pistilada 1 (Fig. 1, 4). A giba é isolada do restante da porção proximal do tubo da corola devido à formação de um septo (Fig. 4), ausente na flor pistilada 1 (Fig. 1). Devido a esse isolamento, forma-se uma câmara nectarífera, também observada na flor perfeita (Fig. 7, 10). O androceu difere da pistilada 1 em relação ao comprimento das anteras (Tab. 1). Além disso, as anteras possuem deiscência rimosa e abrem-se antes da antese. A antera madura é formada por uma epiderme unisseriada e endotécio com células sem espessamento parietal; os grãos de pólen não apresentaram conteúdo protoplasmático. Quando corados com carmim acético, cerca de 95% dos 250,5 ($\pm 72,0$) grãos de pólen por flor são inviáveis e apresentaram má disjunção, mantendo a conformação de tétrades até o estágio maduro. O gineceu apresenta estigma trifido e exserto e estilete/estigma mais curto que o da pistilada 1 (Tab. 1). O ovário é semelhante ao da pistilada 1 (Tab. 1), assim como o óvulo e o saco embrionário, que é estruturalmente normal (Fig. 6).

A flor perfeita (Fig. 7) possui o maior comprimento (3,3-4,5 mm) dentre os morfos florais. A corola é de cor creme, os lobos são reflexos na antese e a giba é a mais proeminente dentre os morfos florais e também é isolada do restante da porção proximal do tubo da corola pelo septo. O septo forma, juntamente com a giba, uma câmara nectarífera, e impede que o néctar secretado alcance a porção mais proximal do tubo da corola, que circunda a base do estilete (Fig. 7, 10). O androceu difere dos demais morfos por apresentar os filetes mais compridos e as anteras mais largas (Tab. 1). A antera possui deiscência rimosa e se abre antes da antese. As anteras são grandes e férteis. Quando corados com carmim acético, 94,5% ($\pm 3,23$) dos 448,5 ($\pm 105,0$) grãos de pólen por flor



Figuras 1-9. Morfos florais em *Valeriana scandens* L. 1-3 Flor pistilada 1. 1. Esquema em corte longitudinal. 2. Corte transversal da antera estéril. 3. Corte longitudinal do óvulo e saco embrionário estruturalmente normal de uma flor em pré-antese. 4-6. Flor pistilada 2. 4. Esquema em corte longitudinal. 5. Corte transversal da antera com grãos de pólen sem conteúdo protoplasmático. 6. Corte longitudinal do óvulo e saco embrionário estruturalmente normal de uma flor em pré-antese. 7-9. Flor perfeita. 7. Esquema em corte longitudinal. 8. Corte transversal da antera com grãos de pólen viáveis. 9. Corte longitudinal do óvulo e saco embrionário estruturalmente normal de uma flor em pré-antese. a = antípodas, At = antera, cm = célula média, Eg = estigma, Es = estilete, Gi = giba, m = canal micropilar, en = endotélio, et = endotécio, o = oosfera, s = sinérgide.

Tabela 1. Medidas de partes da flor – média e desvio padrão (mm) – nos morfos florais de *Valeriana scandens* L. Teste de Tuckey (* $p < 0,01$; ** $p < 0,05$; NS = diferença não significativa entre as médias).

Atributos florais	Morfos florais			F
	Pistilada 1	Pistilada 2	Perfeita	
Comprimento da corola	2,0 ± 0,2 (1,8 – 2,5)	1,9 ± 0,3 (1,1 – 2,2)	2,7 ± 0,2 (2,4 – 3,1)	102,6*
Comprimento do filete	1,0 ± 0,2 (0,8 – 1,3) NS	1,09 ± 0,2 (0,7 – 1,3) NS	1,6 ± 0,4 (0,8 – 1,1)	31,6*
Comprimento da antera	0,2 ± 0,03 (0,1 – 0,3)	0,3 ± 0,05 (0,2 – 0,4) NS	0,5 ± 0,06 (1,3 – 2,0) NS	40,4*
Largura da antera	0,07 ± 0,02 (0,05 – 0,09) NS	0,09 ± 0,03 (0,05 – 0,1) NS	0,2 ± 0,04 (0,4 – 0,7)	34,3*
Comprimento do estilete	1,8 ± 0,4 (1,2 – 2,6)	1,3 ± 0,2 (0,9 – 1,6) NS	1,1 ± 0,1 (0,1 – 0,2) NS	16,81**
Comprimento do ovário	1,3 ± 0,2 (0,9 – 1,8) NS	1,2 ± 0,2 (0,9 – 1,6) NS	1,0 ± 0,2 (0,9 – 1,4)	12,6*
Largura do ovário	1,0 ± 0,2 (0,7 – 1,5) NS	0,9 ± 1,4 (0,6 – 1,2) NS	0,8 ± 0,1 (0,7 – 1,4)	15,31*

apresentam conteúdo protoplasmático. Em corte transversal, as anteras maduras apresentam uma epiderme unisseriada e endotécio com espessamento parietal (Fig. 8). O gineceu apresenta estigma trifido e estilete/estigma de comprimento semelhante ao da pistilada 2 (Tab. 1). Entretanto, o estigma é incluso devido ao maior comprimento da corola (Fig. 7; Tab. 1). O ovário apresenta o menor comprimento e largura dentre os morfos florais (Tab. 1). O óvulo e o saco embrionário maduro são estruturalmente normais, semelhantes aos dos demais morfos florais (Fig. 9).

Todos os morfos apresentaram sementes viáveis. As porcentagens de germinação das sementes foram: 66,4% nas oriundas de flores pistiladas 1, 70% nas pistiladas 2 e 93,4% nas perfeitas. Esses dados confirmam que os sacos embrionários são funcionais em todos os morfos, ainda que a eficácia de frutificação dos diferentes morfos não tenha sido estimada no presente estudo.

Dos 30 indivíduos da população estudada, 40% apresentaram apenas flores pistiladas; 27% apresentaram apenas flores perfeitas, e 33% apresentaram tanto flores pistiladas como perfeitas, caracterizando *Valeriana scandens* L. como ginomonóica-ginodióica.

Discussão

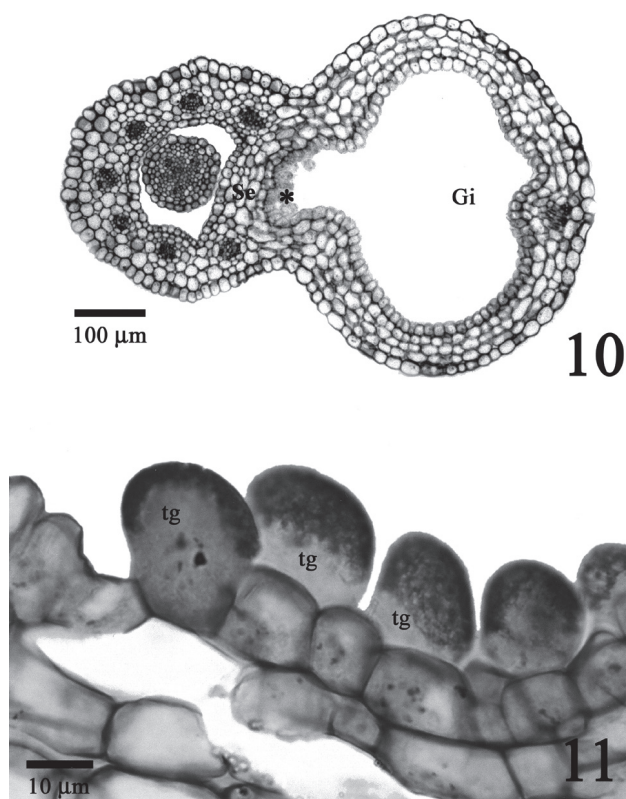
Os três morfos florais, flores pistiladas 1 e 2 e perfeita, registrados em *Valeriana scandens* L. no presente estudo, diferem dos registrados para a espécie por outros autores. Muller (1885) descreveu flores perfeita e pistilada. Esta última não foi observada no presente estudo, pois é, segundo o autor, destituída de estames. Outros autores (Meyer 1951; Cabrera 1953; Xena de Enrech 1993) descreveram dois morfos florais em *Valeriana scandens* L.: flor pistilada (semelhante à pistilada 1 do presente estudo) e perfeita. As características observadas que levaram a esses morfos florais foram a presença de anteras vestigiais na flor pistilada (Meyer 1951; Cabrera 1953; Xena de Enrech 1993) e a produção de frutos por ambos os morfos, além do pólen produzido na flor perfeita (Xena de Enrech 1993). Nestes trabalhos, entretanto, não foi reconhecida a presença da flor pistilada 2. O

reconhecimento dessa flor parece ser dificultado devido às características em comum com a flor pistilada 1: comprimento do filete, largura da antera e comprimento e largura do ovário, além da corola branca com os lobos radiais e estigma exserto.

O maior tamanho da flor perfeita em comparação às flores pistiladas é uma condição frequente em espécies de *Valeriana* L. que possuem esses morfos florais (Meyer 1951; Shugaeva 1979). Essa característica também foi observada em 98% das 131 espécies ginodióicas e ginomonóicas estudadas por Delph (1996). Essa autora comentou que, na flor perfeita, a presença do androceu com anteras maiores e produtoras de grãos de pólen viáveis, ausentes na flor pistilada, além do gineceu funcional, podem ter resultado nas diferenças em tamanho dos morfos florais.

Verificou-se uma inversão da posição das anteras e dos estigmas entre as flores pistilada e perfeita, simulando uma hercogamia recíproca (*sensu* Lloyd & Webb 1992), tipicamente observada em espécies distílicas. Entretanto, com a esterilidade masculina, os diferentes tamanhos de estiletes, curtos nas flores perfeita e pistilada 2 e longo na pistilada 1, caracterizam um polimorfismo estilar (Barrett *et al.* 2000). Essa inversão parece ser uma estratégia para maximizar as funções estaminada e pistilada. Nas angiospermas, essa inversão é resultado do conflito entre essas funções, aumentando a eficiência na recepção e na dispersão de pólen (Barrett *et al.* 2000; Barrett 2002). Em *Valeriana scandens* L., as flores perfeitas são doadoras de pólen para a população e essa função é favorecida por suas características florais, como, por exemplo, o estilete curto e o estigma incluso.

A presença de anteras reduzidas, não funcionais, em flores pistiladas, como observado em *Valeriana scandens* L., é característica frequente em espécies de *Valeriana* L. (Cabrera 1953; Xena de Enrech 1993; Eriksen 1989; Shugaeva 1979). Shugaeva (1979) analisou a microsporogênese de estames estéreis em *Valeriana officinallis* L. e identificou alterações no desenvolvimento do tecido esporogênico e do tapete, no período da meiose. Em *Valeriana nitida* Kreyer, segundo esse autor, a esterilidade estaminal originou-se da poliploi-



Figuras 10-11. Nectário em uma flor perfeita de *Valeriana scandens* L. 10. Corte transversal da porção proximal da corola, onde se localiza a giba (Gi) e a região nectarífera (asterisco). A câmara nectarífera encontra-se separada da base do estilete por um septo (Se). 11. Tricomas nectaríferos (tg) da epiderme secretora.

dia, que provocou distúrbios na meiose e a degeneração das tétrades de micrósporos. A poliploidia também foi detectada em *Valeriana scandens* L. por Xena de Enrech (1993); essa autora identificou três variedades em populações naturais da Venezuela; uma das variedades, *Valeriana scandens* Loeffl. ex L. var. *candolleana* (Gardner) K.A.E.Müll., é poliplóide. Essa informação é importante para o entendimento da esterilidade masculina em *Valeriana scandens* L., se considerados os resultados obtidos por Shugaeva (1979). Estudos citogenéticos do comportamento meiótico da antera, em populações brasileiras, são necessários para averiguar se a causa da esterilidade estaminal em *Valeriana scandens* L. deve-se a falhas nesse processo.

As características do nectário de *Valeriana scandens* L. assemelham-se às de *Valeriana officinalis* L. (Wagenitz & Laing 1984; Cheng *et al.* 2005) e a ginomonoiccia-ginodioiccia, tal como verificada na população estudada, é considerada uma expressão sexual rara entre as angiospermas (Yampolsky & Yampolsky 1922; Kaul 1988). Essa situação se deve, em parte, ao fato de que, em populações com essa expressão, indivíduos ginomonóicos são frequentemente ignorados ou incluídos nas análises como indivíduos hermafroditas (Collin & Shykoff 2003). Esta expressão sexual em *Valeriana scandens* L. é um registro inédito para Valerianaceae e amplia o número de famílias com espécies ginomonóicas-ginodióicas,

tais como: Caryophyllaceae (consultar Collin & Shykoff 2003) e Plantaginaceae (Yampolsky & Yampolsky 1922; Koelewijn 1996).

Agradecimentos

Ao CNPq pela bolsa de mestrado concedida à primeira autora e pela bolsa de PQ concedida à segunda autora, ao Departamento de Engenharia Florestal por permitir os estudos na “Mata do Paraíso” e ao Reinaldo Pinto pelas ilustrações.

Referências bibliográficas

- Barrett, S.C.H. 2002. The evolution of plant sexual diversity. *Nature* **3**: 274-284.
- Barrett, S.C.H.; Jesson, L.K. & Baker, A.M. 2000. The evolution and function of stylar polymorphism in flowering plants. *Annals of Botany* **85**: 253-265.
- Bell, C.D. & Donoghue, M.J. 2005. Phylogeny and biogeography of Valerianaceae (Dipsacales) with special reference to the South American valerians. *Organisms, Diversity & Evolution* **5**: 147-159.
- Cabrera, A.L. 1953. *Manual de la flora de los alrededores de Buenos Aires*. ACME S.A., Argentina.
- Castro, P.S.; Valente, O.F.; Coelho, D.T. & Ramalho, R.S. 1983. Interceptação da chuva por mata natural secundária na região de Viçosa, MG. *Revista Árvore* **7**: 76-89.
- Cheng, Q.; Wang, Y.J. & Wang, Y.W. 2005. Study on the reproductive biological characteristics of *Valeriana officinalis* L. var. *latifolia* Miq. *Journal of Wuhan Botanical Research* **23**: 169-173.
- Collin, C.L. & Shykoff, J.A. 2003. Outcrossing rates in the gynodioecious-gynodioecious species *Dianthus sylvestris* (Caryophyllaceae). *American Journal of Botany* **90**: 579-585.
- Cruden, R.W. 1977. Pollen-ovule ratios: A conservative indicator of breeding systems on flowering plants. *Evolution* **31**: 32-46.
- Delph, L.F. 1996. Flower size dimorphism in plants with unisexual flowers. Pp. 217-237. In: Lloyd, D.G & Barrett, C.H.S. (eds.). *Floral biology: studies on floral evolution in animal-pollinated plants*. New York, Chapman & Hall.
- Eriksen, B. 1989. Notes on generic and infrageneric delimitation in the Valerianaceae. *Nordic Journal of Botany* **9**: 179-187.
- Gabriel, B.L. 1982. *Biological electron microscopy*. New York, Van Nostrand Reinhold.
- Gerrits, P.O. & Smith, L. 1983. A new, less toxic polymerization system for the embedding of soft tissues in glycol methacrylate and subsequent preparing of serial sections. *Journal of Microscopy* **132**: 81-85.
- Herr, J.M. 1971. A new clearing-squash technique for the study of ovule development in angiosperms. *American Journal of Botany* **58**: 785-790.
- Johri, B.M.; Ambegaokar, K.B. & Srivastava, P.S. 1992. *Comparative embryology of angiosperms*. Vol. 2. Berlin, Springer-Verlag.
- Kaul, M.L.H. 1988. *Male sterility in higher plants*. Monographs on the theoretical and applied genetics, 10. Berlin, Springer-Verlag.
- Koelewijn, H.P. 1996. Sexual differences in reproductive characters in gynodioecious *Plantago coronopus*. *Oikos* **75**: 443-452.
- Lloyd, D.G. & Webb, C.J. 1992. The selection of heterostyly. Pp. 179-207. In: S.C.H. Barrett (ed.). *Evolution and function of heterostyly*. Monographs on theoretical and applied genetics. Berlin, Springer-Verlag.
- Meyer, F.G. 1951. *Valeriana* in North America and the West Indies (Valerianaceae). *Annals of the Missouri Botanical Garden* **38**: 377-503.
- Muller, C.A. 1885. Valerianaceae. In: Martius, K.F.P. (org.). *Flora Brasiliensis*. Monachii, 6: 339-350.
- O'Brien, Y.P. & McCully, M.E. 1981. *The study of plant structure principles and selected methods*. Melbourne, Termarcaphi Pty.
- Radford, A.E.; Dickison, W.C.; Massey, J.R. & Bell, C.R. 1974. *Vascular plant systematics*. New York, Harper and Row.
- Rizzini, C.T. 1997. *Tratado de fitogeografia do Brasil: aspectos ecológicos, sociológicos e florísticos*. Rio de Janeiro, Âmbito Cultural Edições LTDA.

- Scalon, V.R.; Souza, V.C. & Rodrigues R.R. 2002. Valerianaceae. Pp. 349-351. In: M.G.L. Wanderley, G.J. Shepherd, A.M. Giulietti, T.S. Melhem, V. Bittrich & C. Kameyama (eds.). **Flora fanerogâmica do Estado de São Paulo**. Vol. 2. São Paulo, Editora Hucitec.
- Shugaeva, E.V. 1979. Male sterility of *Valeriana officinalis* L. s.l. **Soviet Genetics** 15:138-143.
- Sobral, M. 1999. Valerianaceae. **Boletim do Instituto de Biociências UFRGS, série Flora Ilustrada do Rio Grande do Sul** 58: 1-61.
- Statsoft, Inc. 2000. **Statistica for Windows** (Computer program manual) Tulsa, OK.
- Von Poser, G.L.; Rech, S.B.; Silva, A.L. & Sobral, M. 2004. Valerianas brasileiras: potencial terapêutico de espécies do sul do país. **Ciência Hoje** 32: 35-38.
- Xena de Enrech, N. 1993. Contribución al estudio del género *Valeriana* en Venezuela: distribución geográfica, caracteres morfoanatomicos, cariologicos y palinologicos de interés taxonomico y evolutivo. **Acta Botanica Venezuelica** 16: 105-136.
- Wagenitz, G. & Laing, B. 1984. Die Nektarien der Dipsacales und ihre systematische Bedeutung. **Botanische Jahrbücher für Systematik, Pflanzengeschichte und Pflanzengeographie** 104: 483-507.
- Yampolsky, C. & Yampolsky, H. 1922. Distribution of sex forms in the phanerogamic flora. **Bibliotheca Genetica** 3: 1-62.