

Universidade Federal de Pernambuco
Centro de Ciências Biológicas
Departamento de Biologia Vegetal

RAFAELLA GUIMARÃES PORTO

FENOLOGIA, FLORIVORIA E BIOLOGIA REPRODUTIVA DE *Solanum*
rhytidoandrum Sendtn (SOLANACEAE), UMA ESPÉCIE ANDROMONOICA

RECIFE, 2015

RAFAELLA GUIMARÃES PORTO

FENOLOGIA, FLORIVORIA E BIOLOGIA REPRODUTIVA DE *Solanum*
rhytidoandrum Sendtn (SOLANACEAE), UMA ESPÉCIES ANDROMONOICA

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal da Universidade Federal de Pernambuco, como parte dos requisitos necessários à obtenção do título de Mestre em Biologia Vegetal, sob orientação da Prof^a Dr.^a Ariadna Valentina de Freitas e Lopes.

RECIFE

2015

Catálogo na fonte
Elaine Barroso
CRB 1728

Porto, Rafaella Guimarães

Fenologia, florivoria e biologia reprodutiva de *Solanum rhytidoandrum* (Solanaceae), uma espécie andromonica. / Recife: O Autor, 2015.

65 folhas: il., fig., tab.

Orientadora: Ariadna Valentina de Freitas e Lopes

Dissertação (mestrado) – Universidade Federal de Pernambuco. Centro de Biociências. Biologia Vegetal, 2015. Inclui referências e anexos

1. Solanaceae 2. Fenologia Vegetal 3. Plantas-floração I. Lopes, Ariadna Valentina de Freitas e (orient.) II. Título

583.952

CDD (22.ed.)

UFPE/CCB-2017- 519

AGRADECIMENTOS

Gostaria de agradecer a minha orientadora Prof. Dra. Ariadna Lopes, pelo seu apoio e incentivo na realização do mestrado e por todos seus ensinamentos. Agradeço também a Prof. Dra. Laís Borges pelo exemplo profissional, por me receber de braços abertos e pela oportunidade de trabalhar ao seu lado. Ambas foram fundamentais na realização deste trabalho.

Agradeço a Euriko Yogi que esteve ao meu lado, me fazendo acreditar que posso mais que imagino. Obrigada por todos os momentos de amizade, paciência, compreensão, alegria e amor!

Pela formação, agradeço ao Programa de Pós Graduação em Biologia Vegetal - UFPE e a todos os seus professores, além de todos os professores do CCA-UFPB que passaram pela minha vida acadêmica. Agradecimento especial a minha (sempre) orientadora Lenyneves, pelos seus valiosíssimos puxões de orelha, a você serei sempre grata. Agradeço também aos funcionários, principalmente ao querido Hildebrando.

Muito obrigada as minhas queridas companheiras Michelly, Renata e Larissa, pelos maravilhosos dias que passaram ao meu lado durante essa incrível jornada!

Agradeço toda turma do ano 2012/2013, que apesar de não serem oficialmente, serão sempre minha querida turma de mestrado, em especial: Carol, Isabelle, Marcela Tomaz, Fabiola, Geadelande, James, Luiz, Marcela Wooley e Jessica.

Sobretudo, agradeço infinitamente a minha Mãe (Socorro), meu Pai (Porto) e minha querida irmã Carolina, por uma vida inteira de amor e dedicação! Cada um de vocês faz parte do que sou hoje!

Gratidão!

RESUMO

Nesta dissertação foram analisadas a fenologia, a biologia floral, os sistemas sexual e reprodutivo e o sucesso reprodutivo de *Solanum rhytidoandrum* Sendtn., além dos efeitos da florivoria no seu sucesso reprodutivo. As observações fenológicas foram realizadas mensalmente por dois anos e o tipo e a intensidade de florivoria foram avaliados mensalmente por um ano. Ao todo, foram analisadas 600 flores/botões florais, registrando-se: tamanho do pistilo, presença/ausência de dano floral, parte danificada, tipo e extensão do dano, contagens de pólen e óvulos. Para avaliação dos sistemas sexual e reprodutivo e do sucesso reprodutivo, bem como do efeito da florivoria sobre o sucesso reprodutivo da espécie, foram realizados tratamentos de polinização controlada e natural. *Solanum rhytidoandrum* apresentou padrão de floração contínuo, suas flores são melitófilas e apresentam mecanismo de polinização vibrátil. Foram observados dois morfotipos florais que ocorreram simultaneamente em cada indivíduo: 1) flores com pistilo longo, maior que as anteras, hermafroditas e 2) flores com pistilo curto, abaixo do nível das anteras, as quais não formaram frutos, sendo funcionalmente masculinas e a espécie, portanto, andromonoica. Observou-se que 51% das flores/botões estavam sadios, e 49% apresentavam algum tipo de dano. Destes, 72% eram de efeito direto e 28% de efeito direto e indireto. Foi identificada a ação de cinco prováveis florívoros: 1) *Trigona* sp., 2) *Lepidoptera* sp., 3) *Hymenoptera* sp.1, 4) *Hymenoptera* sp.2, 5) *Kapala* sp. (*Hymenoptera*: Chalcidoidea), os quais não mostraram preferência por algum dos dois morfotipos florais. A ocorrência de florivoria reduziu em 67% o sucesso reprodutivo da espécie.

Palavras Chave: Andromonoícia. Biologia floral. Florivoria. Interação planta-herbívoros.

ABSTRACT

We analyzed the phenology, floral biology, sexual and reproductive systems and the reproductive success of *Solanum rhytidoandrum* Sendtn., so as the effects of florivory in their reproductive success. The phenological observations were carried out monthly for two years and the type and intensity of florivoria were evaluated monthly for a year. Over all, 600 were analyzed flowers / buds, by registering: pistil size, presence / absence of floral damage, damaged part, type and extent of damage, pollen counts and eggs. For evaluation of the sexual and reproductive systems, reproductive success, and the effect of florivory on the reproductive success of the species, controlled and natural pollination treatments were performed in flower of *Solanum rhytidoandrum*. The species presented a pattern of continuous bloom, its flowers are melittophilous and feature pollination mechanism vibrating. Two morphs were observed that occurred simultaneously in each individual: 1) flowers with long pistil, greater than the anthers, hermaphrodites and 2) flowers with short pistil, below the level of the anthers, which failed to form fruits, and functional male and species, thus andromonoecious. It was observed that 51% of the flowers / buds were healthy, and 49% had some type of damage. Of these, 72% were of direct effect and 28% of direct and indirect effects. Action was identified five florivorous: 1). *Trigona* sp 2) *Lepidoptera* sp 3) sp.1 *Hymenoptera*, 4) *Hymenoptera* sp.2 5) *Kapala* sp.. (*Hymenoptera*: *Chalcidoidea*), which showed no preference for either of the two morphs. The occurrence of florivoria reduced by 67% the reproductive success of the species.

Keywords: Plant-herbivorous interaction. floral biology. florivory.

LISTA DE FIGURAS

MANUSCRITO 1.

- Figura. 1. Precipitação média mensal (linha contínua), intensidade de floração (linha tracejada) e de frutificação (linha pontilhada) no período de agosto de 2012 a dezembro de 2014, de *Solanum rhytidoandrum* em Areia, Paraíba, Brasil.....38
- Figura. 2. Flores com pistilo longo, hermafroditas (A) e com pistilo curto, funcionalmente masculinas (B) de *Solanum rhytidoandrum* em Areia, Paraíba, Brasil.....39
- Fig. 3. Média de frequência dos visitantes florais de 6h às 13h; em *Solanum rhytidoandrum* em Areia, Paraíba, Brasil.....40

MANUSCRITO 2.

- Figura. 1. Flores demonstrando o teste de florivoria simulada em *Solanum rhytidoandrum* ocorrente em Areia, Paraíba, Brasil: (A) flor intacta (controle); (B) tratamento 1 (remoção de 1/3 do cone de anteras); (C) tratamento 2 (remoção de 2/3 do cone de antera..... 56
- Figura. 2. Danos às pétalas em botões florais de *Solanum rhytidoandrum* em Areia, Paraíba, Brasil..... 57
- Figura. 3. Proporção das partes florais danificadas de *Solanum rhytidoandrum* de julho de 2013 a junho de 2014, com exceção dos meses sem floração (abril e maio de 2014), em Areia, Paraíba, Brasil..... 58
- Figura. 4. Frequência dos florívoros nas flores de *Solanum rhytidoandrum* no período de julho de 2013 a junho de 2014, com exceção dos meses sem floração (abril e maio de 2014), em Areia, Paraíba, Brasil..... 59
- Figura. 5. Flores de *Solanum rhytidoandrum* sendo danificadas e partes das anteras caídas sobre a folha no lado esquerdo (A) e após o dano (B) por *Trigona* sp. em Areia, Paraíba, Brasil..... 60
- Figura. 6. *Kapala* sp. (Hymenoptera: Chalcidoidea), Família Eucharitidae: (A) larva encontrada entre grãos de pólen, detalhe grão de pólen de *Solanum rhytidoandrum* no canto superior direito; (B) vespa adulta ovipositando nos botões jovens de *S.*

rhytidoandrum; (C) vista frontal da larva (adaptado de ARMAS 2008); (D) Imagem lateral da vespa adulta coletada em Areia, Paraíba, Brasil..... 61

LISTA DE TABELAS

MANUSCRITO 1:

Tabela. 1. Morfometria floral comparada de flores hermafroditas (pistilo longo) e funcionalmente masculinas (pistilo curto) de <i>Solanum rhytidoandrum</i> , em Areia, Paraíba, Brasil.....	35
Tabela. 2. Tratamentos de polinização controlada e natural em flores com pistilo longo e curto de <i>Solanum rhytidoandrum</i> em Areia, Paraíba, Brasil.....	36
Tabela. 3. Visitantes florais de <i>Solanum rhytidoandrum</i> com seus respectivos tamanho, frequência e comportamento em Areia, Paraíba, Brasil.	37

MANUSCRITO 2.

Tabela 1. Número de flores utilizadas nos tratamentos de polinização controlada, frutificação, total de sementes, sementes por frutos e sucesso reprodutivo em indivíduos com flores intactas e danificadas de <i>Solanum rhytidoandrum</i> em Areia, Paraíba, Brasil.....	54
--	----

SUMÁRIO

1	APRESENTAÇÃO	11
1.1	FUNDAMENTAÇÃO TEÓRICA	13
1.2.1	A família Solanaceae e o gênero <i>Solanum</i>	13
1.2.2	Anteras poricidas e polinização por vibração	13
1.2.3	Interações animal-planta.....	14
1.2.4	Andromonoicidia e florivoria	16
1.2	REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	17
2	FENOLOGIA E BIOLOGIA REPRODUTIVA DE <i>Solanum rhytidoandrum</i> Sendtn (SOLANACEAE), UMA ESPÉCIE ANDROMONOICA	24
2.1	INTRODUÇÃO.....	26
2.2	METODOLOGIA.....	27
2.2.1	Área de estudo	27
2.2.2	Fenologia reprodutiva.....	27
2.2.3	Biologia Floral.....	27
2.2.4	Sistemas sexual e reprodutivo e sucesso reprodutivo.....	28
2.2.5	Ecologia da Polinização.....	29
2.3	RESULTADOS	29
2.4	DISCUSSÃO	31
2.5	AGRADECIMENTOS	41
2.6	REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS	41
3	FLORIVORIA EM <i>Solanum rhytidoandrum</i> Sendtn (SOLANACEAE), UMA ESPÉCIE ANDROMONOICA	44
	RESUMO	45
3.1	INTRODUÇÃO.....	46
3.2	MATERIAL E METODOS.....	47

3.2.1 Área de estudo	47
3.2.2 Espécie modelo.....	47
3.2.3 Intensidade e tipos de florivoria em <i>Solanum rhytidoandrum</i>	47
3.3 RESULTADOS	49
3.4 DISCUSSÃO	51
3.5 AGRADECIMENTOS	63
3.6 REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	63

1 APRESENTAÇÃO

Considerando o conhecimento sobre a biologia reprodutiva dos organismos, uma rede complexa se estabelece ligando plantas e animais pelos serviços bióticos de polinização. Nesta interação participam vertebrados e invertebrados com variados graus de dependência e especialização para recursos florais. As consequências destas interações são marcantes para biologia reprodutiva de plantas e animais envolvidos, seja pela diversificação do fluxo polínico para as plantas, seja pela pressão que a disponibilidade de recursos florais exerce sobre o ajustamento dos ciclos reprodutivos dos animais

O consumo de partes florais por herbívoros pode influenciar o sucesso reprodutivo das plantas. Efeitos indiretos ocorrem pela diminuição da visita de polinizadores, pois danos às pétalas ou sépalas podem alterar a aparência e simetria da flor ou da inflorescência, o que pode impedir a visitação ou diretamente como um resultado dos custos de danos fisiológicos. Além disso, a florivoria pode influenciar diretamente destruindo tecidos reprodutivos primários, como as anteras, pistilos ou ovários, reduzindo diretamente o número de gametas. Sabe-se que o dano causado por florívoros não é aleatório em espécies com gêneros dimórficos. A florivoria é muitas vezes direcionada às plantas portadoras de pólen ou funcionalmente masculinas. Portanto, se existir uma predominância na predação de uma forma sexual, florívoros podem determinar as proporções sexuais em populações.

Só recentemente a importância da florivoria na reprodução de plantas vem sendo investigado mais frequentemente, muito provável porque tradicionalmente os trabalhos sobre biologia floral estavam mais relacionados com os processos de polinização e os de herbivoria se concentravam em partes vegetativas. Essa compartimentalização levou a uma simplificação artificial dos sistemas em estudo que resultou em um atraso na nossa compreensão da ecologia e evolução de interações entre plantas e animais. Nesta dissertação, procuramos abordar tanto interações mutualistas (polinizadores) quanto antagonistas (florívoros), investigando como estas relações ecológicas influenciam a biologia reprodutiva da espécie *Solanum rhytidoandrum* Sendtn (Solanaceae).

O trabalho está dividido em duas partes: uma fundamentação teórica abordando particularidades da família Solanaceae e características morfológicas florais predominantes, além de um enfoque sobre florivoria e suas implicações sobre o sistema sexual andromonoico. A segunda parte é constituída por dois capítulos abordando

aspectos da biologia floral e reprodutiva de *S. rhytidoandrum* e as consequências da interação com indivíduos antagonistas.

O primeiro capítulo traz as fases fenológicas e a biologia floral, indicando que a espécie é andromonoica e mostra as diferenças entre os dois tipos florais. Além disso, o capítulo aborda os visitantes observados em flores e botões de *S. rhytidoandrum*, apontando insetos polinizadores, pilhadores e parasita. O segundo capítulo trata da interação entre *S. rhytidoandrum* e insetos antagonistas, demonstrando as consequências da florivoria no sucesso reprodutivo tanto através da redução de gametas, como da redução da atratividade floral. Além disso, o capítulo relata pela primeira vez a relação de oviposição da vespa *Kapala* sp. em botões florais, até então relatado somente em animais. Em síntese, esta dissertação traz informações sobre a biologia reprodutiva da espécie e algumas de suas relações com a fauna local.

1.1 FUNDAMENTAÇÃO TEÓRICA

1.2.1 A família Solanaceae e o gênero *Solanum*

A família Solanaceae é uma das maiores das angiospermas, com cerca de 3.000 espécies subordinadas a 106 gêneros (OLMSTEAD *et al.* 1999). Sua distribuição cosmopolita é principalmente em regiões tropicais e temperadas, Austrália e a América Latina são os principais centros de dispersão (BARROSO *et al.* 1991). Porém a maior diversidade de espécies ocorre na América do Sul e esta área é reconhecida como o centro de origem da família (HUNZIKER 1979).

É um grupo de grande relevância econômica, com diversas espécies cultivadas para a alimentação, como a batatinha (*Solanum tuberosum* L.), a pimenta malagueta (*Capsicum frutescens* L.), o tomate (*S. lycopersicum* L.); como ornamentais (*Brunfelsia* spp., *Petunia* spp., *Solandra grandiflora*); medicinais (*Atropa beladonna*, *Mandragora officinalis*) além daquelas espécies de importância farmacológica, que apresentam alcalóides esteróides, como a solasodina, que pode ser empregada na síntese de hormônios e esteroides (AGRA & BHATTACHARYYA, 1999), entre outros.

O gênero *Solanum* compreende mais de 1.400 espécies com distribuição cosmopolita e preferencialmente tropical (D'ARCY 1973) e tendo sido objeto de vários estudos em biologia floral (D'ARCY 1973; BUCHMANN *et al.* 1977; STORT 1988; 1979; OLIVEIRA-FILHO & OLIVEIRA 1988; AVANZI & CAMPOS 1997; BEZERRA & MACHADO 2003).

A maioria das espécies do gênero *Solanum* têm flores hermafroditas, porém, pode-se encontrar uma grande variedade de formas sexuais, incluindo espécies andromonoicas, androdioicas e até dioicas (HOKCHE & RAMÍREZ 2006). A espécie *S. rhytidoandrum* apresenta flores hermafroditas, com pistilo curto e outras com pistilo longo, na mesma inflorescência, e a sexualidade da espécie será verificada. A ocorrência de andromonoicidia é comum em outras espécies do gênero (COLEMAN & COLEMAN 1982; FORNI-MARTINS *et al.* 1998; BEZERRA & MACHADO 2003; HOKCHE & RAMÍREZ 2006; OLIVEIRA-FILHO & OLIVEIRA 1988) e é um sistema sexual raro, presente em cerca de 2% das angiospermas, comum em espécies polinizadas por animais e pelo vento (HOKCHE & RAMIREZ 2006).

1.2.2 Anteras poricidas e polinização por vibração

A deiscência poricida está presente em 6 a 8% das angiospermas, enquanto o restante das espécies com flores possui deiscência longitudinal (NUNES-SILVA *et al.* 2010). Nesse tipo de deiscência o pólen sai da antera através de poros, normalmente apicais (BUCHMANN 1977). A retirada de pólen de anteras poricidas requer comportamento especial das abelhas, sendo a polinização destas flores denominada de polinização vibrátil (BUCHMANN *et al.* 1977).

Em 1962 MICHENER descreveu a polinização por vibração como “um interessante método de coleta de pólen pelas abelhas em flores com anteras tubulares”. O que chamou a atenção desse pesquisador foi a produção de um som audível (“loud buzzing sounds”) pelas abelhas durante a coleta de pólen em certas flores, principalmente de plantas do gênero *Cassia* (Leguminosae) e *Solanum* (Solanaceae).

Durante esse tipo de coleta de pólen, as abelhas usam sua musculatura torácica para vibrar as anteras e liberar o pólen, processo chamado de polinização por vibração (buzz pollination) (NUNES-SILVA *et al.* 2010). Não se sabe se esse comportamento é instintivo (BUCHMANN 1977) ou aprendido durante as primeiras visitas às flores (MICHENER 1962).

Em flores de anteras poricidas, primeiramente, as abelhas pousam sobre as anteras da flor, curvam-se em volta ou no ápice do cone de anteras e agarram fortemente os estames. Ao contrair seus músculos torácicos, vibrações são transmitidas para as anteras através do tórax e das pernas, causando ressonância dentro dela e liberando o pólen (BUCHMANN & HURLEY 1978). Após a visita, normalmente as anteras apresentam marcas necróticas em sua superfície. Estas marcas são causadas pelas garras das pernas das abelhas quando elas se agarram nas anteras para vibrar. Além disso, algumas abelhas permanecem agarradas às flores, pelas pernas e/ou mandíbulas, enquanto limpam o pólen do corpo para armazenar em estruturas especializadas (escopas ou corbículas dependendo da espécie de abelha), o que também causa essas marcas (NUNES-SILVA *et al.* 2010).

Apesar desse modo de polinização estar relacionado às anteras poricidas, há estudos em plantas que possuem anteras com deiscência longitudinal que são polinizadas por vibração, como algumas espécies brasileiras de Myrtaceae (MICHENER 1962, BUCHMANN & HURLEY 1978, BUCHMANN 1977, PROENÇA 1992, GOTTSBERGER & SILBERBAUER-GOTTSBERGER 2006) e em algumas espécies de Leguminosae, como *Swartia pickelii* (LOPES & MACHADO 1996).

1.2.3 Interações animal-planta

Relações mutualísticas entre plantas e insetos datam desde o período cretáceo, quando estes iniciaram sua busca por alimento em visitas às flores, que eram beneficiadas através do fluxo polínico promovido entre os indivíduos de diferentes populações (DAFNI 1992; FAEGRI & VAN DER PIJL 1979).

À medida que as angiospermas começam a evoluir, as relações com os visitantes se tornaram cada vez mais solidas e benéficas às duas partes. As flores passaram a proteger suas estruturas reprodutivas (carpelo fechado) e a apresentar elaborados mecanismos atrativos, onde a oferta de recompensas florais, nutritivas ou não, proporcionavam a repetição das visitas dos animais (FAEGRI & VAN DER PIJL 1979; VOGEL 1962; PROCTOR *et al.*, 1996).

Nas últimas décadas estudos de biologia floral têm focado as interações planta-polinizador e quase nada se sabe sobre florivoria (MCCALL 2008; MCCALL & IRWIN, 2006; THOMSON *et al.*, 2004), que é o fenômeno basal, a polinização é um resultado evolutivo, sendo assim, um fenômeno secundário. Portanto, os florívoros foram também personagens importantes na evolução das adaptações vegetais e das características florais (ver FRAME 2003).

As adaptações na morfologia floral como coloração, tamanho, odor, simetria e horário de antese, possibilitaram a sua utilização por vários grupos animais: abelhas, vespas, esfingídeos, borboletas, aves, mamíferos, entre outros (ENDRESS 1994), servindo de indicativos das fontes de recurso oferecidas aos polinizadores como recompensa (DAFNI 1992, ENDRESS 1994). As abelhas, por exemplo, são de todos os grupos de polinizadores, o mais adaptado à polinização, uma vez que possuem inúmeras adaptações morfológicas e fisiológicas associadas aos diversos padrões de comportamento em suas visitas às flores (FAEGRI & VAN DER PIJL 1979; ENDRESS 1994).

Em populações naturais, a maioria das plantas com flores experimentam simultaneamente interações mutualistas com polinizadores, bem como visitantes antagonistas, como florívoros, ladrões de néctar e predadores de sementes (CARIVEAU *et al.*, 2004; PROCTOR *et al.* 1996). Florívoros em geral apresentam comportamento generalista (CARDEAL & KOPTUR 2010), e as próprias características para atrair polinizadores também pode atraí-los (CARDEAL & KOPTUR 2010; MCCALL & IRWIN, 2006).

Os florívoros podem diminuir a aptidão da planta de duas maneiras principais: diretamente, destruindo tecidos reprodutivos primários, como as anteras, pistilos ou

ovários, reduzindo diretamente o número de gametas (MCCALL 2008; MCCALL & IRWIN 2006; KRUPNICK & WEIS 1999), por exemplo, o desenvolvimento de larvas nos botões florais, provoca taxas de aborto de aproximadamente 80% sobre as plantas infestadas, enquanto plantas protegidas contra os ataques têm taxas de aborto abaixo de 20% (KRUPNICK & WEIS 1999). Indiretamente, os florívoros podem danificar os tecidos reprodutivos assessoriais, pétalas, sépalas ou brácteas, causando assim redução no sucesso reprodutivo pela diminuição da visita de polinizadores, pois danos às pétalas ou sépalas podem alterar a aparência e simetria da flor ou da inflorescência, o que pode impedir a visitação (MCCALL 2008; KARBAN E STRAUSS, 1993; KRUPNICK & WEIS 1999).

Contudo, os efeitos da florivoria podem variar, podendo ser neutros, negativos e até positivos (THOMSON *et al.*, 2004). Segundo FRAME (2003) as mudanças na forma floral como consequência da florivoria comumente não inibe a polinização (embora as visitas de polinizadores efetivos possam ser diminuídas), em casos raros, podem até ser positivos se a ação do florívoro tornar o néctar exposto. Os efeitos dependem de diversos fatores, incluindo o grau do dano causado, o momento em que a flor foi submetida à predação (botão jovem, botão pré-antese, senescência) e as partes florais que foram afetadas (THOMSON *et al.*, 2004).

1.2.4 Andromonoiccia e florivoria

A morfologia da flor influencia os polinizadores que podem visita-la e quão eficiente eles são como vetores de pólen (QUESADA-AGUILAR *et al.* 2008; FUKUDA *et al.* 2001; FENSTER *et al.* 2004). Em particular, as mudanças morfológicas e florais que ocorrem nos órgãos sexuais primários (androceu e gineceu) ou em caracteres sexuais secundários (características da inflorescência, largura da corola) podem alterar a relação planta-polinizador e influencia a dinâmica de remoção e deposição de pólen (CRESSWELL 2000; FETSCHER 2001; FUKUDA *et al.* 2001).

Assim como diferentes atributos para atração de polinizadores, as plantas podem apresentar diferentes tipos de sistemas sexuais. Sabe-se que fatores ambientais mediam a dinâmica dos sistemas sexuais, porém pouca atenção tem sido dada a influencia biótica nesse fenômeno (ASHMAN 2002; JANZEN 1971; BAWA 1980; COX 1982).

A inclusão de fatores bióticos (polinizadores, florívoros, herbívoros ou patógenos) nesses estudos gera novos *insights* sobre os fatores mediadores da evolução dos sistemas sexuais (FINEBLUM & RAUSHER 1997, SHYKOFF *et al.* 1997). O dano causado por

florívoros não é aleatório em espécies com gêneros dimórficos. A florivoria é muitas vezes direcionada às plantas portadoras de pólen (i. é. funcionalmente masculinas) (ASHMAN 2002).

Se existir uma predominância na predação de uma forma sexual, florívoros podem determinar as proporções sexuais em populações. Danos em botões, flores e frutos em plantas hermafroditas rotineiramente induziu uma mudança na proporção de flores funcionalmente femininas e masculinas (ASHMAN 2002). Por exemplo, a destruição de partes florais resultou num aumento na proporção de flores hermafroditas em três de quatro espécies andromonóicas, *Heracleum lanatum* (HENDRIX 1984), *Pastinaca sativa* (HENDRIX & TRAPP 1981), e *Isomeris arborea* (KRUPNICK & WEIS 1998), mas não em *Sanicula arctopoides* (LOWENBERG 1997).

Na espécie andromonóica *Isomeris arborea*, os efeitos da alta taxa de florivoria levaram ao aumento na proporção de flores de pistilo longo e baixa produção de frutos, enquanto que, após eventos moderados de florivoria, as flores de pistilo curto foram mais produzidas e resultou numa maior formação de frutos. Além disso, flores sadias produziram três vezes mais néctar e o dobro de anteras que flores com danos. As consequências da alteração na razão sexual induzida pelo florívoro podem levar a efeitos indiretos nos sucessos reprodutivos de ambos os sexos (KRUPNICK & WEIS 1998).

1.2 REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- AGRA M. DE F., BHATTACHARYYA J. Ethnomedicinal and phytochemical investigation of *Solanum* species in northeast Brazil. In Nee, M., Symon, D.E., Lester, R.N. & Jessop, J.P. Solanaceae IV: advances in biology and utilization. **Royal Botanic Gardens**, Kew, p. 341-343. 1999.
- AGRA, M. DE F., NURIT-SILVA, K. & BERGER, L. R.. Flora da Paraíba, Brasil: *Solanum* L. (Solanaceae). **Acta Botanica Brasilica**, v. 23, n. 3, p. 826-842. 2009.

- ASHMAN, T.L. The role of herbivores in the evolution of separate sexes from hermaphroditism. **Ecology**, v. 83, n. 5, p. 1175–1184. 2002.
- AUGSPURGER, C.K. Phenology, flowering synchrony, and fruit set of six Neotropical shrubs. **Biotropica**, v. 15, p. 257-267. 1983.
- AVANZI, M. R. & CAMPOS, M. J. O. Estrutura de guildas de polinização de *Solanum aculeatissimum* Jacq. e *S. variable* Mart. (Solanaceae). **Revista Brasileira de Biologia**, v. 57, p. 247-256. 1997.
- BARROSO G.M. **Sistemática de Angiospermas do Brasil**. Vol 3. Universidade Federal de Viçosa. Brasil. 1991. 326 p.
- BAWA, K. S. Evolution of dioecy in flowering plants. **Annual Review of Ecology and Systematics**, v. 11, p. 15–39. 1980.
- BEZERRA, E. L. & MACHADO, I. C. Biologia floral e sistema de polinização de *Solanum stramonifolium*. **Acta bot. bras**, v. 17, n. 2, p. 247 - 257. 2003.
- BUCHMANN, S. L.; JONES, C. E. & COLIN, L. J. Vibratile pollination of *Solanum douglasii* and *Solanum xantii* (Solanaceae) in Southern California. **The Wasman Journal Biology**, v. 35, p. 1- 25. 1977.
- BUCHMANN, S.L. & HURLEY, J.P. A biophysical model for buzz pollination in angiosperms. **Journal of Theoretical Biology**, v. 72, p. 639-657. 1978.
- CAMPBELL, D.R. Experimental tests of sex allocation theory in plants. **Trends in Ecology and Evolution** 15: 227-231. 2000.
- CARDEL Y.J. & KOPTUR, S. Effects of florivory on the pollination of flowers: an experimental field study with a perennial plant. **Int. J. Plant Sci.** 171(3):283–292. 2010.
- CARIVEAU D., BRODY A. K., GARCIA-MAYEYA L.S., VON DER OHE A. Direct and indirect effects of pollinators and seed predators to selection on plant and floral traits. **OIKOS** 104: 15–26. 2004.

- COLEMAN, J.R. & COLEMAN, M.A. Reproductive biology of an andromonoecious *Solanum*. (*S. palinacanthum* Dunal). **Biotropica** 14:69-75. 1982.
- CONNOLLY, B. A., AND G. J. ANDERSON . Functional significance of the androecium in staminate and hermaphroditic flowers of *Solanum carolinense* (Solanaceae). **Plant Systematics and Evolution** 240: 235 – 243. 2003.
- COX, P. A. Vertebrate pollination and the maintenance of dioecism in *Freycinetia*. *American Naturalist* **120**:65–80. 1982.
- CRESSWELL, J. E. Manipulation of female architecture in flowers reveals a narrow optimum for pollen deposition. **Ecology** 81: 3244 – 3249. 2000.
- CRUDEN, R.W. Pollen-ovule ratios: a conservative indicator of breeding systems in flowering plants. **Evolution** 31:32-46. 1977.
- D'ARCY, W. G. Em **The biology and taxonomy of the Solanaceae**; Hawkes, J. G.; Lester, R. N.; Skelding, A., eds.; Academic Press: London, 1979, p.3.
- DARWIN, C. **The Effects of Cross and Self Fertilisation in the Vegetable Kingdom**. John Murray, London, 1876.
- DAFNI, A. **Pollination ecology**. Oxford University Press, Oxford. 1992.
- ENDRESS P.K. Diversity and evolutionary biology of tropical flowers. Cambridge: **Cambridge University Press**. 1994.
- FAEGRI, K. & VAN DER PIJL, L. **The principles of pollination ecology**. 3a ed. Pergamon Press, London. 1979.
- FENSTER, C. B., W. S. ARMBRUSTER, P. WILSON, M. R. DUDASH, J. D. THOMPSON. Pollination syndromes and floral specialization. **Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics** 35: 375 – 403. 2004
- FINEBLUM, W. L., AND M. D. RAUSHER. Do floral pigmentation genes also influence resistance to enemies? The locus in *Ipomoea purpurea*. **Ecology** **78**:1646–1654. 1997.

- FORNI-MARTINS, E. R; MARQUES, M. C. MENDES E L, MARISTERRA R.
Biología floral e reprodução de *Solanum paniculatum* L. (Solanaceae) no estado de São Paulo, Brasil. **Rev. bras. Bot.**, vol.21, n.2. 1998.
- FOURNIER, L.A. Un método cuantitativo para la medición de características fenológicas en árboles. **Turrialba** 24:422-423. 1974.
- FRAME, D. Generalist Flowers, Biodiversity and Florivory: Implications for Angiosperm Origins. **Jstor** 52: 681-685. 2003.
- FUKUDA, Y., K. SUZUKI, AND J. MURATA. The function of each sepal in pollinator behavior and effective pollination in *Aconitum japonicum* var. *montanum*. **Plant Species Biology** 16: 151 – 157. 2001.
- GALEN, C. & PLOWRIGHT, R.C. Testing the accuracy of using peroxidase activity to indicate stigma receptivity. **Canadian Journal of Botany** 65:107-111. 1977.
- GENTRY, A.H. Flowering phenology and diversity in tropical Bignoniaceae. **Biotropica** 6:64-68. 1974.
- GOTTSBERGER, G. & SILBERBAUER-GOTTSBERGER, I. Life in the Cerrado: a South American Tropical Seasonal Vegetation. Vol. II. **Pollination and seed dispersal** (First Edition). Reta Verlag, Ulm. 2006. 384 p.
- HENDRIX, S. D. Reactions of *Heracleum lanatum* to floral herbivory by *Depressaria pastinacella*. **Ecology** 65: 191–197. 1984.
- HENDRIX, S. D., TRAPP, E. J. Plant–herbivore interactions: insect induced changes in host plant sex expression and fecundity. **Oecologia** 49:119–122. 1981.
- HOKCHE D; RAMÍREZ O. N. Biología reproductiva y asignación de biomasa floral en *Solanum gardneri* Sendth. (Solanaceae): una especie andromonoica. **Acta Bot. Venez.**, Jun 2006, v.29, n.1, p.69-88.
- HUANG, S. Q. Flower dimorphism and the maintenance of andromonoecy in *Sagittaria guyanensis* ssp. *lappula* (Alismataceae). **New Phytologist** 157 : 357 – 364. 2003.

- HUNZIKER AT **The genera of Solanaceae**. Ruggell: A.R.G. Gantner Verlag K.G. 2001.
- MCCALL, A. R. E. & IRWIN, A. C. Florivory: the intersection of pollination and herbivory. **Ecology Letters** **9**: 1351-1365. 2006.
- JANZEN, D. H. Seed predation by animals. **Annual Review of Ecology and Systematics** **2**:465–492. 1971.
- KARBAN, R. & S. Y. STRAUSS. Effects of insect herbivores on the growth and reproduction of their long-lived host plant, **Erigeron glaucus**. *Ecology* **74**:39-46. 1993.
- KRUPNICK G. A. & WEIS A.E. The Effect of Floral Herbivory on Male and Female Reproductive Success in *Isomeris arborea* **Ecology** **80**: 135-149. 1999.
- KRUPNICK, G. A., AND A. E. WEIS. Floral herbivore effect on the sex expression of an andromonoecious plant, *Isomeris arborea* (Capparaceae). **Plant Ecology** **134**:151–162. 1998.
- KRUPNICK. A. E. & WEIS, G. A. The Effect of Floral Herbivory on Male and Female Reproductive Success in *Isomeris arborea* **Ecology** **80**: 135-149. 1999.
- LOWENBERG, G. J. Effects of floral herbivory, limited pollination, and intrinsic plant characteristics on phenotypic gender in *Sanicula arctopoides*. **Oecologia** **109**:279–285. 1997.
- MCCALL, A. C. Florivory affects pollinator visitation and female fitness in *Nemophila menziesii*. **Oecologia** **155**: 729-737. 2008.
- MICHENER, C.D. An interesting method of pollen collecting by bees from flowers with tubular anthers. **Revista de Biologia Tropical**, v. 10, n. 2, p. 167-175. 1962.
- NEWSTROM, L.E., FRANKIE, G.W. & BAKER, H.G. 1994. A new classification for plant phenology based on flowering patterns in lowland Tropical Rain Forest Trees at La Selva, Costa Rica. **Biotropica** **26**:141-159.

- NUNES-SILVA, P; HRNCIR M; IMPERATRIZ-FONSECA, V. L Polinização por Vibração Oecol. **Aust.** v.14, n. 1, p. 140-151. 2010.
- OLIVEIRA-FILHO, A.T. & OLIVEIRA, L.C.A. Biologia floral de uma população de *Solanum lycocarpum* St. Hil. (Solanaceae) em Lavras, MG. **Revista Brasileira de Botânica** **11**: 23-32. 1988.
- OLMSTEAD, R.G.R.; Sprangler, E.; Bohs, L. & Palmer, J.D. Phylogeny and provisional classification of the Solanaceae based on chloroplast DNA. In: NEE, M. & SYMON, D.E. (Eds.). Solanaceae IV. **Kew, Royal Botanic Gardens.** p.111–138. 1999.
- PARAÍBA. Secretaria da Educação. Universidade Federal da Paraíba. **Atlas Geográfico da Paraíba.** João Pessoa: GRAFSET, 1985.
- PAULINO NETO, H. F & TEIXEIRA, R. C. Florivory and sex ratio in *Annona dioica* St. Hil. (Annonaceae) in the Pantanal at Nhecolândia, southwestern Brazil. **Acta bot. bras.** 20(2): 405-409. 2006.
- PROENÇA, C.E. Buzz pollination – older and more widespread than we think? **Journal of Tropical Ecology**, 8: 115-120. 1992.
- QUESADA-AGUILAR, A.; KALISZ, S.; ASHMAN, T. L. Flower morphology and pollinator dynamics in *Solanum carolinense* L. (Solanaceae): implications for the evolution of andromonoecy. **Am. J. Bot.** 95: 974–984. 2008.
- ROE, K.E. A Revision of *Solanum* section *Brevantherum* (Solanaceae). **Brittonia** **29**: 239-278. 1972.
- SHYKOFF, J. A., E. BUCHELI, AND O. KALTZ. Anther smut disease in *Dianthus silvester* (Caryophyllaceae): natural selection on floral traits. **Evolution** **51**:383–392. 1997.
- STORTI, E.F. Biologia floral de *Solanum sessiliflorum* Dun. var. *sessiliflorum*, na região de Manaus, AM. **Acta Amazonica** **18**: 55-65. 1988.
- SYMON, D.E. Sex forms in *Solanum* (Solanaceae) and the role of pollen collecting insects. Pp.385- 398. In: J. G. Hawkes; R. N. Lester, & A. D. Skelding, (Eds.). **The biology and taxonomy of the Solanaceae.** Academic Press, London. 1979.

THOMSON, V. P., Cunningham A. B. N. Herbivory differentially affects male and female reproductive traits of *Cucumis sativus*. **Plant Biol.** **6**: 621-628. 2004.

VOGEL, S. **Die Duftdrüsen der Orchideen**. Akad. Wiss. Lit. Abh-Math.-Naturwiss-Kl. 10:603-763. 1962.

2 FENOLOGIA E BIOLOGIA REPRODUTIVA DE *Solanum*
rhytidoandrum Sendtn (SOLANACEAE), UMA ESPÉCIE ANDROMONOICA

Manuscrito a ser enviado ao periódico Plant Species Biology

RESUMO

Este estudo teve como objetivo analisar a fenologia reprodutiva, a biologia floral, os sistemas sexual e reprodutivo, o sucesso reprodutivo e a ecologia da polinização de *Solanum rhytidoandrum* Sendtn. (Solanaceae). Solanaceae é uma das maiores famílias de angiospermas, com cerca de 3.000 espécies subordinadas a 106 gêneros, dentre os quais *Solanum*, com representantes hermafroditas, andromonoicos, androdioicos e até dioicos. O estudo foi realizado nas proximidades do Parque Estadual Mata do Pau-Ferro, localizado no município de Areia, estado da Paraíba, nordeste do Brasil (6°97'52'S e 35°74'28'O). As observações sobre a fenologia reprodutiva foram realizadas mensalmente de agosto de 2012 a julho de 2014. Foram registrados dados de morfologia e morfometria floral, horário, duração e sequência de antese, e visitantes florais. Para avaliar os sistemas sexual e reprodutivo e o sucesso reprodutivo da espécie, foram realizados testes de polinização controlada. A espécie apresentou floração e frutificação em padrão contínuo. Suas flores são diurnas, melitófilas e foram observados dois tipos florais, classificados a partir do comprimento do pistilo e da função desempenhada: (i) flores com pistilo longo ($7,8 \pm 0,57$ mm), hermafroditas e (ii) flores com pistilo curto ($2,85 \pm 0,53$ mm), funcionalmente masculinas, portanto a espécie é andromonoica e apresenta sucesso reprodutivo de 87%. Os visitantes florais de *S. rhytidoandrum* foram seis espécies de abelhas (*Trigona* sp., Halictidae sp.1., Halictidae sp.2., Apidae sp., *Xylocopa* sp., *Augochloropsis* sp) e uma vespa: (*Kapala* sp).

Palavras-chave: andromonoica, biologia floral, fenologia, sistema reprodutivo, melitofilia, *Solanum*.

2.1 INTRODUÇÃO

A maioria das espécies de *Solanum* (Solanaceae) têm flores hermafroditas, porém, pode-se encontrar uma grande variedade de formas sexuais, incluindo espécies andromonoicas, androdioicas e até dioicas. (HOKCHE & RAMÍREZ 2006). A ocorrência de andromonoicia é comum em espécies do gênero (COLEMAN & COLEMAN 1982; FORNI-MARTINS *et al.*, 1998; BEZERRA & MACHADO 2003; HOKCHE & RAMÍREZ 2006; OLIVEIRA-FILHO & OLIVEIRA 1988), contudo, entre as angiospermas é um sistema sexual raro, presente em ca. de 2%, sobretudo em espécies polinizadas por animais e pelo vento (HOKCHE & RAMIREZ 2006).

Solanaceae é uma das maiores famílias de angiospermas, com cerca de 3.000 espécies subordinadas a 106 gêneros (OLMSTEAD *et al.* 1999). Apresenta distribuição cosmopolita, principalmente em regiões tropicais e temperadas, e Austrália e América Latina são os principais centros de dispersão do grupo (BARROSO *et al.*, 1991). A maior diversidade de espécies ocorre na América do Sul, e esta área é reconhecida como o centro de origem da família (HUNZIKER, 1979). O gênero *Solanum* compreende mais de 1.400 espécies com distribuição cosmopolita e preferencialmente tropical (D'ARCY 1973), tendo sido objeto de vários estudos em biologia floral (D'ARCY 1973; BUCHMANN *et al.* 1977; STORT 1988; 1979; OLIVEIRA-FILHO & OLIVEIRA 1988; AVANZI & CAMPOS 1997; BEZERRA & MACHADO 2003). A espécie *Solanum rhytidoandrum* é um arbusto perene encontrado em bordas de mata e com comportamento de espécie pioneira, heliófila, habitando solos argilosos, argilo-humosos e rupestres (AGRA *et al.* 2009). É uma espécie neotropical, exclusiva da América do Sul, com distribuição no Brasil, Bolívia e Paraguai, ocorrendo em áreas do semiárido. Tem como sinonímia *S. apaense*, *S. baturitense*, *S. dryadeum*, *S. eccremocarpum*, *S. haematocladum* e *S. pauciflorum* (STEHMANN *et al.* 2015).

Este estudo teve como objetivo analisar a fenologia reprodutiva, a biologia floral, a ecologia da polinização, os sistemas sexual e reprodutivo e o sucesso reprodutivo de *Solanum rhytidoandrum* Sendtn (Solanaceae).

2.2 METODOLOGIA

2.2.1 Área de estudo

O trabalho de campo foi realizado em populações naturais de *Solanum rhytidoandrum* localizadas nas proximidades do Parque Estadual Mata do Pau-Ferro, localizado no município de Areia, estado da Paraíba, nordeste do Brasil (6°97'52'S e 35°74'28'O), distante ca. 130 km do litoral. Situa-se a uma altitude de aproximadamente 600m, com precipitação anual entre 800 e 1600mm, concentrada nos meses de junho a agosto, e temperaturas anuais máximas e mínimas de 26°C e 18°C, respectivamente (SILVA *et al.* 2006). O tipo climático segundo Köppen, é “As” – quente e úmido com chuvas de outono e inverno (PARAÍBA, 1985).

2.2.2 Fenologia reprodutiva

A análise da fenologia reprodutiva foi realizada através de observações mensais em 10 indivíduos, de agosto de 2012 a julho de 2014. A intensidade de floração e frutificação foram estimadas segundo método proposto por FOURNIER (1974). O padrão fenológico foi analisado de acordo com GENTRY (1974) e NEWSTROM *et al.* (1994). Os dados sobre precipitação pluviométrica foram cedidos pela Agência Executiva de Gestão das Águas do Estado da Paraíba (AESA 2015).

2.2.3 Biologia Floral

Foram registrados dados de morfologia e morfometria floral, horário, duração e sequência da antese. A receptividade estigmática foi testada em campo utilizando-se

solução 0,25% de permanganato de potássio (KMnO₄) (*sensu* Robinsohn 1924). Os testes foram feitos das 06:00 às 15:00h, em 20 flores previamente ensacadas em fase de botão (10 com pistilo curto e 10 com pistilo longo). Foram realizadas contagens de óvulos e pólen em flores de ambos os morfos e calculada a proporção entre o número de grãos de pólen e o número de óvulos (Razão P:O, *sensu* Cruden, 1977) para cada tipo floral.

2.2.4 Sistemas sexual e reprodutivo e sucesso reprodutivo

Para verificar os sistemas sexual e reprodutivo da espécie, foram realizados testes de polinização controlada em flores previamente ensacadas com sacos de *voil* em estágio de botão. Foram realizados os seguintes tratamentos: (1) agamospermia: emasculação dos botões florais, os quais foram novamente ensacados até o final do período de antese, (2) autopolinização espontânea, onde as flores foram apenas mantidas ensacadas e isoladas, (3) autopolinização manual, utilizando pólen da própria flor, reensacando-a posteriormente, (4) polinização cruzada manual, utilizando pólen de outros indivíduos, tanto de flores com pistilo longo (L), como de flores com pistilo curto (C), entre flores com o mesmo morfo (L x L e C x C) e entre flores com morfos diferentes (L x C e C x L). As polinizações manuais foram realizadas vibrando cada uma das anteras em um movimento semelhante a uma catapulta, expelindo os grãos de pólen das flores doadoras sobre o estigma das flores receptoras. Além disso, o sucesso reprodutivo foi verificado através da formação natural de frutos, marcando-se flores em pré-antese, as quais foram mantidas sob condições naturais. Todos os tratamentos foram feitos com 30 flores de cada morfo. Também foi calculado o Índice de auto-incompatibilidade (a relação entre a porcentagem de frutos formados por autopolinização manual e da porcentagem de frutos formados por polinização cruzada manual) (ZAPATA & ARROYO, 1978) e da eficácia reprodutiva (a razão entre a porcentagem de frutos formados por polinização natural e a

porcentagem de frutos formados por polinização cruzada manual) (sensu BULLOCK, 1985, adaptada de ZAPATA & ARROYO, 1978). Estes índices permitem estimar o limite do indicativo de autoincompatibilidade e a eficiência relativa da polinização natural (controle), respectivamente.

2.2.5 Ecologia da Polinização

Em campo foi destinado um período de observação de 144h aos visitantes florais. Foram registrados aspectos referentes ao horário, frequência de visitas, duração e comportamento de visita, bem como o local de contato do pólen e do estigma no corpo do visitante. As observações foram complementadas com fotografias. Os visitantes foram classificados de acordo com a frequência de visitas em: raros (de 0 a 5% das observações), comuns (de 5 a 15%) e muito comuns (15 a 45%); quanto ao tamanho segundo Frankie *et al.* (1983) em: grandes (comprimento igual ou superior a 12mm) e pequenos (menores do que 12mm de comprimento); quanto ao comportamento em: pilhadores e polinizadores. Exemplares foram coletados para identificação.

2.3 RESULTADOS

Os indivíduos e a população de *Solanum rhytidoandrum* observados apresentaram floração e frutificação em padrão contínuo, com exceção dos meses de abril e maio de 2014 (Fig. 1). Os picos de floração e frutificação coincidiram com os períodos de menores taxas de precipitação pluviométrica (Fig. 1).

As flores de *S. rhytidoandrum* estão dispostas em inflorescências racemosas apresentando, em média, 12,2 ($\pm 1,7$; n=30) botões por inflorescência e cerca de três flores abertas por dia. São actinomorfas, pentâmeras, com pétalas brancas, e anteras poricidas de cor amarelo vivo, dispostas ao redor do estilete. A espécie apresenta fruto do tipo baga

subglobosa (BARROSO *et al.* 2004) de coloração marrom com $1,8 \pm 0,10$ cm de diâmetro (n=10).

Solanum rhytidoandrum apresentou dois tipos florais (Tabela 1), classificados a partir do comprimento do pistilo e da função desempenhada, de acordo com os resultados dos tratamentos de polinização controlada, descritos a seguir: (i) flores com pistilo longo ($7,8 \pm 0,57$ mm) e hermafroditas (Figura 2A) e (ii) flores com pistilo curto ($2,85 \pm 0,53$ mm), funcionalmente masculinas (Figura 2B). No primeiro tipo floral, o estilete ultrapassa a altura do cone de anteras, enquanto no segundo tipo o estigma permanece inacessível aos visitantes florais, abaixo do cone das anteras. Também foram encontradas, esporadicamente, flores trímeras e tetrâmeras e pistilos com tamanhos intermediários. A proporção sexual da população foi de 1,92 flores hermafroditas : 1 flor masculina. Em todas as inflorescências de todos os indivíduos analisados predominaram as flores de pistilo longo (66%), enquanto flores de pistilo curto foram 34% do total.

Além do comprimento do pistilo, flores hermafroditas apresentaram óvulos maiores e em maior número do que flores funcionalmente masculinas (tabela 1). Entretanto, flores masculinas apresentaram maior número de grãos de pólen por flor (tabela 1). Tanto flores com pistilo curto quanto flores com pistilo longo apresentaram grãos com alta viabilidade polínica (acima de 95%).

A antese inicia em horários variados, estando a maioria das flores abertas às 6:00h, enquanto outras abrem-se no decorrer do dia, até o entardecer. As flores permanecem abertas por 4 a 5 dias. O estigma das flores está receptivo (n=20) desde o início da antese e a liberação de pólen inicia após a abertura da flor. Com o passar do tempo as anteras apresentaram desgaste causado pelas abelhas que se agarram à flor durante as visitas, causando ferimentos, passando a apresentar coloração mais escura. Ao final da antese, corola e anteras tornam-se amarronzadas.

Não houve formação de frutos por agamospermia, autopolinização espontânea e autopolinização manual (Tabela 2). A frutificação ocorreu apenas em flores hermafroditas (pistilo longo) nos tratamentos formação natural e polinização cruzada manual, com pólen oriundo tanto de flores hermafroditas como de flores funcionalmente masculinas (Tabela 2). Obteve-se um índice de autoincompatibilidade (ISI) de zero, indicando a espécie como autoincompatível e a eficácia reprodutiva (RE) foi de 1,24 sugerindo que não há restrição para formação de frutos de maneira natural. e, portanto, a presença e eficácia das abelhas polinizadoras exercem papel fundamental na reprodução da espécie.

Durante as 144 horas de observação em campo foram registradas 296 visitas às flores de *S. rhytidoandrum*. Foram observadas seis espécies de abelha (*Trigona* sp., Halictidae sp1., Halictidae sp2., Apidae sp., *Xylocopa* sp., *Augochloropsis* sp.) e uma vespa (*Kapala* sp Fig. 3) (Tabela 3). *Augochloropsis* sp., Halictidae sp.1., Halictidae sp.2. e *Xylocopa* sp. vibram todo o cone de anteras, liberando uma nuvem de pólen. A vespa parasita do gênero *Kapala* (Eucharitidae) foi observada ovipositando em botões florais jovens e indivíduos dessa espécie em estágio inicial de desenvolvimento, também foram observados entre os grãos de pólen. *Trigona* sp. não apresenta comportamento vibratório capaz de liberar o pólen das anteras poricidas e coleta-o cortando com sua mandíbula o cone das anteras.

2.4 DISCUSSÃO

Os picos de floração e de frutificação de *Solanum rhytidoandrum* ocorreram nos períodos menos chuvosos da região. A disponibilidade de recursos para a sobrevivência da fauna de herbívoros e polinizadores indica a importância dessa espécie para a manutenção da fauna local, principalmente no período seco (MACHADO *et al.* 1997). A população observada não apresentou floração e frutificação nos meses abril e maio de

2014, provavelmente devido à alta herbivoria sofrida nas partes vegetativas em toda a população observada.

Solanum rhytidoandrum apresentou atributos que a enquadra na síndrome de polinização de melitofilia (FAEGRI & PIJL 1979) e, em especial, na síndrome de polinização vibrátil (*buzz pollination*) (BUCHMANN 1983), pois apresentou caracteres como: antese diurna; estames coloridos, vistosos; anteras poricidas coniventes ao redor do estilete, com grãos de pólen pequenos e leves, liberados por vibração mecânica direta. O único recurso floral ofertado aos polinizadores foi o pólen, que é coletado exclusivamente por abelhas fêmeas que utilizam o recurso na alimentação de suas larvas (BUCHMANN 1983).

Os testes sobre o sistema reprodutivo e características florais como maior número de grãos de pólen, óvulos menores e em menor número em flores de pistilo curto, permitem concluir que *S. rhytidoandrum* é uma espécie andromonoica, em que as flores de pistilo longo têm androceu e gineceu funcionais e as flores de pistilo curto são funcionalmente masculinas. A consequência mais clara da condição andromonoica é a maior proporção de pólen/óvulos e conseqüentemente uma maior formação de sementes (OLIVEIRA-FILHO & OLIVEIRA 1988), pois flores funcionalmente masculinas destinam-se apenas às funções de atração de polinizadores e dispersão de pólen (SYMON 1979). A ocorrência de flores hermafroditas representa quase o dobro de flores funcionalmente masculinas.

A espécie é autoincompatível, pois não houve formação de frutos nos tratamentos de autopolinização espontânea e manual. Estes resultados são compatíveis com os encontrados por outros estudos feitos com diferentes espécies de *Solanum* (STORTI, 1988; FORNI MARTINS *et al.*, 1998; COLEMAN & COLEMAN, 1982; OLIVEIRA-

FILHO & OLIVEIRA 1988) e indicam que a espécie depende de polinizadores para se reproduzir.

O índice de autoincompatibilidade (ISI) de zero, indicando a espécie como autoincompatível e a eficácia reprodutiva (RE) de 1,24 sugerindo que não há restrição para formação de frutos de maneira natural, deixa clara a importância da reprodução cruzada e principalmente do papel fundamental das abelhas polinizadoras na reprodução da espécie.

A maior formação de frutos e sementes em condições naturais em relação aos tratamentos de polinização cruzada manual pode estar relacionada à dificuldade de retirar o pólen das flores para realizar o cruzamento manual, mesma dificuldade também observado por FRACASSO & SAZIMA (2004). Além disso, visitas repetidas às mesmas flores nas formações naturais, já que estão receptivas por vários dias, podem ter contribuído para esta diferença no sucesso reprodutivo. Portanto, uma nova deposição de pólen durante os experimentos de polinização manual poderiam aumentar consideravelmente a formação de sementes neste tratamento.

Com exceção de *Trigona* sp, Apidae sp. e *Kapala* sp. as características morfológicas e comportamentais apresentadas pelas abelhas visitantes coincidiram com as relacionadas à síndrome da polinização vibrátil, isto é, as abelhas inspecionam as flores, pousam e agarram o androceu, vibrando o corpo. Nessa ocasião, o abdome encurvado da abelha entra em contato com o estigma e recebe o pólen expelido pela vibração (BUCHMANN 1983).

Os visitantes em geral foram os esperados para o gênero, também observados em outras espécies como *S. stramonifolium* (BEZERRA & MACHADO 2003), *S. lycocarpum* (OLIVEIRA-FILHO & OLIVEIRA 1988), e *S. paniculatum* (FORNI-MARTINS *et al.* 1998). Entretanto, algumas abelhas polinizadoras observadas para

outras espécies do gênero, como *Bombus* sp., *Centris* sp. e *Oxaea* sp. (OLIVEIRA-FILHO & OLIVEIRA 1988; FORNI-MARTINS *et al.* 1998) não foram observadas explorando as flores de *S. rhytidoandrum*, possivelmente devido ao tamanho reduzido da flor, comparado ao de outras espécies do gênero. No caso de *S. rhytidoandrum* as abelhas menores certamente são os polinizadores mais eficientes. Segundo BEZERRA & MACHADO (2003), os representantes da família Halictidae, por exemplo, são polinizadores mais eficientes nas flores pequenas, nas quais conseguem vibrar todo o cone de anteras e tocar o estigma das flores hermafroditas.

Tabela 1. Morfometria floral comparada de flores hermafroditas (pistilo longo) e funcionalmente masculinas (pistilo curto) de *Solanum rhytidoandrum*, em Areia, Paraíba, Brasil.

Caracteres analisados	Hermafroditas	F. Masculinas	Estatística
Comprimento do pistilo (mm)	7,8 ± 0,57a	2,85 ± 0,53b	p<0,001
Comprimento da antera (mm)	6,34 ± 0,45a	6,28 ± 0,58a	p=0,025
Largura da corola (mm)	18,6 ± 2,14a	17,5 ± 1,45a	p=0,070
Nº de grãos de pólen/flor	451.500 ± 115144,3b	524.750 ± 130154,9a	p<0,001
Nº de óvulos/flor	40,8 ± 6,8a	26,3 ± 5,1b	p<0,001
Razão pólen/óvulo	11.257,7 ± 3359,2b	20.206,1 ± 5060,3a	p<0,001
Tamanho do grão de pólen (µm)	0,802 ± 0,14a	0,866 ± 0,14a	p=0,032
Tamanho do ovulo (mm)	1,183 ± 0,026a	0,786 ± 0,031b	p<0,001

Tabela 2. Tratamentos de polinização controlada e natural em flores com pistilo longo e curto (*receptor de pólen) de *Solanum rhytidoandrum* em Areia, Paraíba, Brasil.

TRATAMENTO	Flores (n)	Frutos (n)	Nº sementes /fruto	Sucesso reprodutivo
AGAMOSPERMIA				
Pistilo longo	15	0	0	0%
Pistilo curto	15	0	0	0%
FORMAÇÃO NATURAL				
Pistilo longo	15	13	35,92 ($\pm 3,32$)	87%
Pistilo curto	15	0	0	0%
AUTO POLINIZAÇÃO ESPONTÂNEA				
Pistilo longo	15	0	0	0%
Pistilo curto	15	0	0	0%
AUTO POLINIZAÇÃO MANUAL				
Pistilo longo	15	0	0	0%
Pistilo curto	15	0	0	0%
POLINIZAÇÃO CRUZADA				
Pistilo longo X Pistilo longo*	15	10	32,45 ($\pm 10,22$)	67%
Pistilo curto X Pistilo longo*	15	11	32,16 ($\pm 9,60$)	73%
Pistilo longo X Pistilo curto*	15	0	0	0%
Pistilo curto X Pistilo curto*	15	0	0	0%

Tabela 3. Visitantes florais em *Solanum rhytidoandrum* com seus respectivos tamanho, frequência e comportamento em Areia, Paraíba, Brasil.

Visitante	Tamanho	Frequência	Comportamento
Abelhas			
Hymenoptera - Apidae			
<i>Trigona</i> sp.	Pequeno	Muito comum	Pilhador
Apidae sp.	Grande	Raro	Pilhador
<i>Xylocopa</i> sp.	Grande	Muito comum	Polinizador
<i>Augochloropsis</i> sp.	Pequeno	Comum	Polinizador
Hymenoptera - Halictidae			
Halictidae sp1.	Pequeno	Muito comum	Polinizador
Halictidae sp2.	Pequeno	Raro	Polinizador
Vespa			
Hymenoptera- Eucharitidae			
<i>Kapala</i> sp.	Pequeno	Comum	Parasita

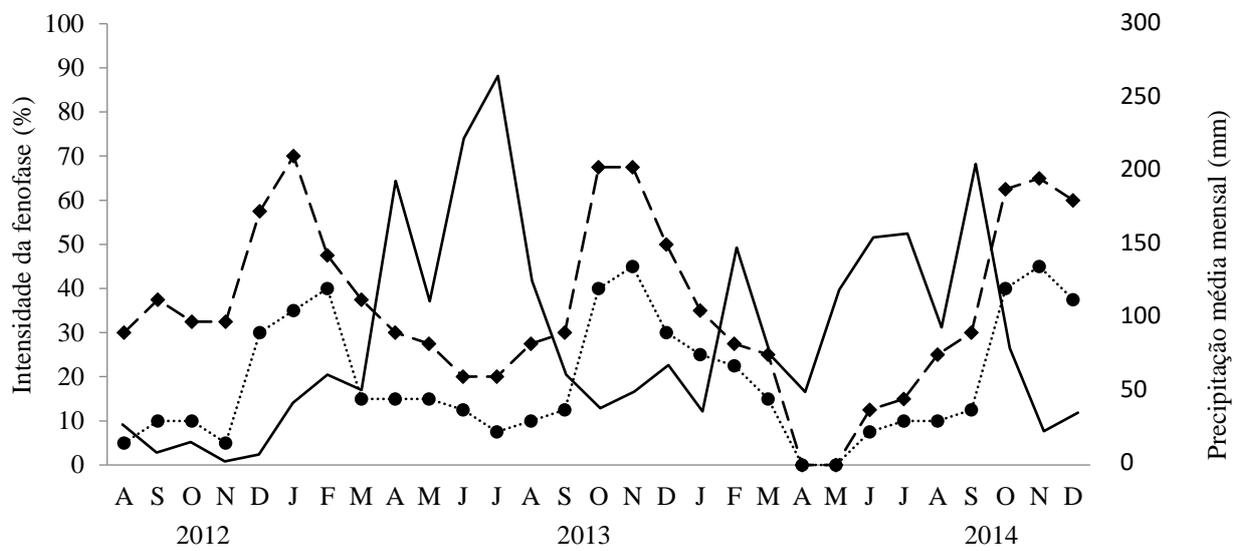


Figura. 1. Precipitação média mensal (linha contínua), intensidade de floração (linha tracejada) e de frutificação (linha pontilhada) no período de agosto de 2012 a dezembro de 2014, de *Solanum rhytidoandrum* em Areia, Paraíba, Brasil.



Figura. 2. Flores com pistilo longo, hermafroditas (A) e com pistilo curto, funcionalmente masculinas (B) de *Solanum rhytidoandrum* em Areia, Paraíba, Brasil.

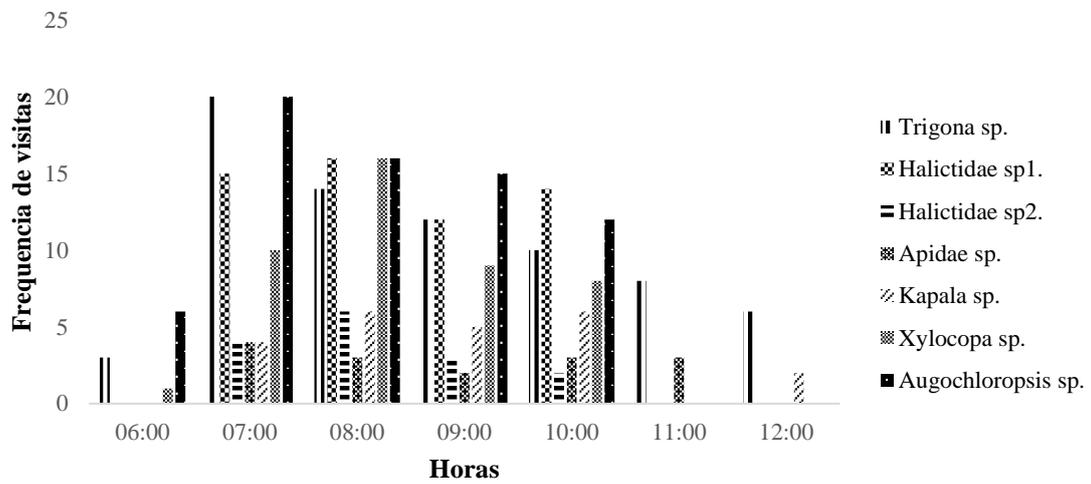


Fig. 3. Média de frequência dos visitantes florais de 6h às 13h; em *Solanum rhytidoandrum* em Areia, Paraíba, Brasil.

2.5 AGRADECIMENTOS

Agradecemos à Universidade Federal de Pernambuco, ao Programa de Pós-graduação em Biologia Vegetal e à Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) pelo apoio financeiro (bolsa de Mestrado concedida à R. G. Porto). Ao CNPq pela bolsa de Produtividade em Pesquisa concedida à A. V. Lopes.

2.6 REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Avanzi, M. R. & Campos, M. J. O. (1997). Estrutura de guildas de polinização de *Solanum aculeatissimum* Jacq. e *S. variable* Mart. (Solanaceae). *Revista Brasileira de Biologia* 57: 247-256.
- Barroso, G. M. (2004). **Frutos e sementes: morfologia aplicada à sistemática de dicotiledôneas**. Viçosa, MG: Universidade Federal de Viçosa. 443p.
- Bezerra, E. L. & Machado, I. C. (2003). Biologia floral e sistema de polinização de *Solanum stramonifolium*. **Acta bot. bras.** 17 (2): 247-257.
- Buchmann, S. L.; Jones, C. E. & Colin, L. J. (1977). Vibratile pollination of *Solanum douglasii* and *Solanum xantii* (Solanaceae) in Southern California. **The Wasman Journal Biology** 35: 1- 25.
- Buchmann, S.L. & Hurley, J.P. (1978). A biophysical model for buzz pollination in angiosperms. **Journal of Theoretical Biology**, 72: 639-657.
- Bullock, S.H. (1985). Breeding systems in the flora of a tropical deciduous forest in Mexico. **Biotropica** 17 (3): 287–301.
- Cruden, R.W. (1977). Pollen-ovule ratios: a conservative indicator of breeding systems in flowering plants. **Evolution** 31:32-46
- D'arcy, W. G. (1979). **The biology and taxonomy of the Solanaceae**; Hawkes, J. G.; Lester, R. N.; Skelding, A., eds.; Academic Press: London, , p.3.
- Dafni, A. (1992). **Pollination ecology**. Oxford University Press, Oxford.
- Darwin, C. (1877). The different forms of flowers on plants of the same species. J. Murray, London.

- Faegri, K. & Van Der Pijl, L. (1979). **The principles of pollination ecology**. 3a ed. Pergamon Press, London.
- Forni-martins, E. R; Marques, M. C. Mendes E L, Maristerra R.. (1998). Biologia floral e reprodução de *Solanum paniculatum* L. (Solanaceae) no estado de São Paulo, Brasil. **Rev. bras. Bot.**, vol.21, n.2
- Fournier, L.A. (1974). Un método cuantitativo para la medición de características fenológicas en árboles. *Turrialba* 24:422-423.
- Fracasso, C. M. & Sazima, M. (2004). Polinização de *Cambessedesia hilariana* (Kunth) DC. (Melastomataceae): sucesso reprodutivo versus diversidade, comportamento e frecuencia de visitas de abelhas. *Revista Brasileira de Botânica* 27(4):797 - 804.
- Galen, C. & Plowright, R.C. (1977). Testing the accuracy of using peroxidase activity to indicate stigma receptivity. **Canadian Journal of Botany** 65:107-111.
- Hokche D; Ramírez O. N. (2006) Biología reproductiva y asignación de biomasa floral en *Solanum gardneri* Sendth. (Solanaceae): una especie andromonoica. **Acta Bot. Venez.**, vol.29, no.1, p.69-88.
- Machado, I. C.; Barros, L. M.; Sampaio, E. V. S. B. (1997). Phenology of caatinga species at Serra Talhada - PE, Northeastern Brazil. **Biotropica**, v.29, n.1, p.57-68.
- Newstrom, L.E., Frankie, G.W. & Baker, H.G. (1994). A new classification for plant phenology based on flowering patterns in lowland Tropical Rain Forest Trees at La Selva, Costa Rica. **Biotropica** 26:141-159.
- Oliveira-filho, A.T. & Oliveira, L.C.A. (1988). Biologia floral de uma população de *Solanum lycocarpum* St. Hil. (Solanaceae) em Lavras, MG. **Revista Brasileira de Botânica** 11: 23-32.
- Olmstead, R.G.R.; Sprangler, E.; Bohs, L. & Palmer, J.D. (1999). Phylogeny and provisional classification of the Solanaceae based on chloroplast DNA. In: NEE, M. & SYMON, D.E. (Eds.). *Solanaceae IV*. **Kew, Royal Botanic Gardens**. p.111–138.
- Paraíba. (1985). Secretaria da Educação. Universidade Federal da Paraíba. **Atlas Geográfico da Paraíba**. João Pessoa: GRAFSET.

- Paulino Neto, H. F & Teixeira, R. C. (2006). Florivory and sex ratio in *Annona dioica* St. Hil. (Annonaceae) in the Pantanal at Nhecolândia, southwestern Brazil. **Acta bot. bras.** 20(2): 405-409.
- Pereira T.S.; Mantovani, W. (2007). Fenologia reprodutiva de *Miconia cinnamomifolia* (DC.) Naudin (Melastomataceae), em floresta submontana no estado do Rio de Janeiro. **Revista de Biologia Neotropical** 4: 31-45
- Stehmann, J.R.; Mentz, L.A.; Agra, M.F.; Vignoli-Silva, M.; Giacomini, L.; Rodrigues, I.M.C. (2015). *Solanaceae* in: **Lista de Espécies da Flora do Brasil**. Jardim Botânico do Rio de Janeiro. Disponível em: <<http://www.floradobrasil.jbrj.gov.br/jabot/floradobrasil/FB21172>>. Acesso em: 14 Jan. 2015
- Silva, M.C.; Queiroz, J.E.R.; Araujo, K.D. & Pazera JR, E. (2006). Condições ambientais da Reserva Ecológica Estadual da Mata Pau Ferro, AreiaPB. *Revista Geografia* 15(1): 51-63
- Storti, E.F. (1988). Biologia floral de *Solanum sessiliflorum* Dun. var. *sessiliflorum*, na região de Manaus, AM. **Acta Amazonica** 18: 55-65.
- Symon, D.E. (1979). Sex forms in *Solanum* (Solanaceae) and the role of pollen collecting insects. Pp.385- 398. In: J. G. Hawkes; R. N. Lester, & A. D. Skelding, (Eds.). **The biology and taxonomy of the Solanaceae**. Academic Press, London.
- Thomson, V. P., Cunningham A. B. N. (2004). Herbivory differentially affects male and female reproductive traits of *Cucumis sativus*. **Plant Biol.** 6: 621-628.
- Vogel, S. (1962). **Die Duftdrüsen der Orchideen**. Akad. Wiss. Lit. Abh-Math.-Naturwiss-Kl. 10:603-763.

3 FLORIVORIA EM *Solanum rhytidoandrum* Sendtn (SOLANACEAE), UMA
ESPÉCIE ANDROMONOICA

Manuscrito a ser enviado ao periódico Journal of Plant Sciences

RESUMO

Florivoria é o consumo de partes florais por herbívoros. A ação destes animais pode diminuir a aptidão da planta diretamente, destruindo tecidos reprodutivos primários, como as anteras ou ovários, e/ou indiretamente, através de danos aos tecidos reprodutivos assessoriais, causando alterações na atratividade floral. Este estudo teve como objetivo analisar os padrões de florivoria e identificar seus efeitos no sucesso reprodutivo vegetal, utilizando como modelo *Solanum rhytidoandrum* Sendtn (Solanaceae), uma espécie andromonoica. Para isso, foram analisados 600 flores e botões florais. Foram classificados o tipo floral (flor hermafrodita ou funcionalmente masculina) atacado, a localização do dano (cálice, corola, androceu, gineceu) e o provável florívoro. Do total das flores e botões florais analisados, 51% estavam sadios e 49% apresentavam danos. Destes, 72% eram de efeito direto e 28% de efeito direto e indireto. Botões de flores hermafroditas apresentaram redução em média de 55,1% de óvulos e 35,2% de grãos de pólen por flor, enquanto botões de flores funcionalmente masculinas apresentaram redução em média de 62% de óvulos e 25,2% de grãos de pólen por flor. Foi identificada a ação de cinco prováveis florívoros: 1) *Trigona* sp. 2) *Lepidoptera* sp., 3) *Hymenoptera* sp.1, 4) *Hymenoptera* sp.2, 5) *Kapala* sp. (*Hymenoptera*). Conclui-se que a ação de florívoros em *S. rhytidoandrum* não foi direcionada a nenhum tipo floral, ocorreu principalmente por efeito direto (consumo de gametas) e reduziu em 67% o sucesso reprodutivo da espécie.

Palavras-chave: atratividade floral, florívoro, florivoria, sucesso reprodutivo.

3.1 INTRODUÇÃO

Plantas com flores enfrentam um *trade-off* na atratividade de organismos (GALEN 1999), pois podem atrair simultaneamente uma grande variedade tanto de mutualistas (e.g., polinizadores) quanto antagonistas (e.g. florívoros) (KARBAN & BALDWIN 1997, CARIVEAU *et al.* 2004) sobretudo por apresentam em geral comportamento generalista (CARDEAL & KOPTUR 2010; MCCALL E IRWIN, 2006).

A ação dos florívoros pode diminuir a aptidão da planta de duas maneiras: diretamente, destruindo tecidos reprodutivos primários, como as anteras, ou ovários, reduzindo diretamente o número de gametas (MCCALL & IRWIN 2006; KRUPNICK & WEIS 1999); e/ou indiretamente, através de danos aos tecidos reprodutivos assessoriais, como pétalas e sépalas. Nesse caso, a redução no sucesso reprodutivo ocorre pela diminuição da visita de polinizadores, pois danos às pétalas ou sépalas podem alterar a aparência e simetria da flor ou da inflorescência, o que pode diminuir ou impedir a visitação (MCCALL 2008; KARBAN E STRAUSS, 1993; KRUPNICK & WEIS 1999).

Outra importante consequência da herbivoria floral pode ocorrer em populações de espécies vegetais com flores dimórficas, onde a ação do florívoro pode não ser aleatória e muitas vezes são direcionadas às flores portadoras de pólen ou funcionalmente masculinas (KRUPNICK & WEIS 1999; THOMSON *et al.* 2004). Portanto, se existir uma predominância na predação de uma forma sexual, florívoros podem determinar as proporções sexuais das populações.

Observações em campo indicaram a ocorrência de florivoria em *Solanum rhytidoandrum* Sendtn (Solanaceae), uma espécie andromonoica que apresenta flores hermafroditas, com pistilo longo, e flores funcionalmente masculinas, com pistilo curto. A espécie oferece pólen como único recurso, obtido apenas por abelhas com capacidade vibratória (*buzz pollination*), portanto, devido sua morfologia floral (anteras poricidas) o consumo de pólen, por certos florívoros, pode ocasionar simultaneamente um efeito direto e indireto, já que estas são as partes de maior atratividade floral.

Com base no exposto, nosso objetivo foi analisar os padrões de florivoria e identificar seus efeitos no sucesso reprodutivo vegetal, utilizando como modelo a espécie *S. rhytidoandrum* Sendtn (Solanaceae).

3.2 MATERIAL E METODOS

3.2.1 Área de estudo

O estudo de campo foi realizado em populações naturais de *Solanum rhytidoandrum* localizadas nas proximidades do Parque Estadual Mata do Pau-Ferro, localizado no município de Areia, estado da Paraíba, nordeste do Brasil (6°97'52'S e 35°74'28'O), distante ca. 130 km do litoral. Situa-se a uma altitude de aproximadamente 600m, com precipitação anual entre 800 e 1600mm, concentrada nos meses de junho a agosto, e temperaturas anuais máximas e mínimas de 26°C e 18°C, respectivamente (SILVA *et al.* 2006). O tipo climático segundo Köppen, é “As” – quente e úmido com chuvas de outono e inverno (PARAÍBA, 1985).

3.2.2 Espécie modelo

Solanum rhytidoandrum é uma espécie neotropical, exclusiva da América do Sul, com distribuição no Brasil, Bolívia e Paraguai, ocorrendo em áreas do semiárido. É um arbusto perene encontrado em bordas de mata e com comportamento de espécie pioneira, heliófila, habitando solos argilosos, argilo-humosos e rupestres (AGRA *et al.* 2009). Tem como sinonímia *S. apaense*, *S. baturitense*, *S. dryadeum*, *S. eccremocarpum*, *S. haematocladum* e *S. pauciflorum* (STEHMANN *et al.* 2015).

As flores de *Solanum rhytidoandrum* estão dispostas em inflorescências racemosas apresentando em média três flores abertas por dia, abrindo-se pelo menos uma por dia em cada inflorescência. São actinomorfas, pentâmeras, com pétalas brancas, anteras porcidas de cor amarelo vivo, dispostas ao redor do estilete. Apresenta padrões de floração e frutificação contínuos. A antese inicia em horários variados, estando abertas às 6:00h e permanecem abertas por período de quatro a cinco dias. Apresentam sistema sexual andromonoico, com dois tipos florais, sendo um hermafrodita e outro funcionalmente masculino (primeiro capítulo desta dissertação).

3.2.3 Intensidade e tipos de florivoria em *Solanum rhytidoandrum*

Foi realizada uma análise temporal da intensidade e dos tipos de florivoria encontrados em *S. rhytidoandrum*. Para isso, 30 indivíduos foram marcados e acompanhados mensalmente, de julho de 2013 a junho 2014. A cada mês, com exceção de abril e maio de 2014, por ausência de floração, 30 botões e 30 flores recém-abertas foram coletados e fixados em álcool 70% (n = 600). As amostras foram analisadas em

laboratório com auxílio de lupa e microscópio com câmera acoplada e classificadas de acordo com os seguintes critérios: presença/ausência de dano, tipo sexual, localização do dano (cálice, corola, androceu, gineceu) e o provável florívoro. A partir disso os danos foram categorizados em direto, indireto e simultaneamente direto e indireto. Devido aos danos causados ao pistilo, foi impossível determinar o tipo floral em 27% flores e botões florais.

O número de grãos de pólen por antera foi estimado utilizando-se uma câmara de Neubauer (MOURA *et al.* 1987) e a contagem de óvulos foi realizada em estereomicroscópio, em 100 botões florais, sendo 50 com ocorrência de florívoros e 50 saudáveis, e o resultado foi comparado através de um teste t.

Os florívoros encontrados nas amostras e em observações de campo foram classificados de acordo com Silingardi (2007) em endofíticos (florívoros que se alimentam e se desenvolvem no interior das partes florais) ou exofíticos (que se alimentam de partes florais, mas não se desenvolvem no interior da flor).

A identificação dos florívoros exofíticos foi feita a partir de observações em campo por 144h, fotografias e coletas. A identificação dos florívoros endofíticos foi feita através do material fixado em álcool e de material fresco e acondicionado em um terrário, para o completo desenvolvimento dos insetos. Para isso, ramos com flores e botões contendo florívoros endofíticos foram coletados e depositados em um terrário de vidro. Os ramos foram mantidos em contato com água, através de uma folha de isopor furada e sobre ela foi depositada areia autoclavada contendo o antifúngico Metil Parabeno P.A. Nipagim. Toda a caixa foi coberta com uma tela semipermeável de *voil* e observada diariamente. Após a eclosão, os indivíduos foram coletados e devidamente armazenados para identificação.

3.2.4 Efeitos da florivoria em *Solanum rhytidoandrum*

Foram realizados em campo dois experimentos para avaliar o efeito dos florívoros: (i) na formação de frutos de *S. rhytidoandrum* após o consumo de gametas e (ii) na frequência de visita dos polinizadores através da simulação da redução da atratividade das flores.

Para o primeiro experimento, 30 botões de flores hermafroditas (15 intactos e 15 com ocorrência de Lepidoptera sp.) foram ensacados (sacos de *voil*) em pré-antese e, por ocasião da antese, as flores foram polinizadas com pólen compatível (*i.e.* polinização cruzada) e novamente protegidas com sacos de *voil* até o final da antese, sendo marcadas

com linhas e acompanhadas para observação da formação de frutos e contagem das sementes. Os resultados foram comparados com um teste qui-quadrado.

Para o segundo experimento 40 indivíduos contendo uma flor aberta foram selecionados aleatoriamente. Quando necessário, as flores excedentes foram retiradas. Cada indivíduo recebeu apenas um tipo de tratamento que foi identificado posteriormente pela cor da linha de algodão utilizada na marcação das flores. Após cada tratamento, cada flor foi observada por uma hora. Os tratamentos foram: (1) controle, flores intactas, sem simulação de florivoria; (2) florivoria simulada com o corte de 1/3 do cone das anteras, (3) florivoria simulada com o corte de 2/3 do cone das anteras; e (4) florivoria simulada com o corte de 3/3 do cone das anteras (procedimento adaptado de Ferreira *et al.* 2003) (Fig. 1). A única recompensa floral oferecida por *S. rhytidoandrum* é o pólen, que é coletado exclusivamente por abelhas fêmeas que utilizam o recurso na alimentação de suas larvas (VOGEL 1978). Portanto, para o teste de florivoria simulada, a fim de visualizar a influência da florivoria na atratividade floral de polinizadores, foi considerado como visita apenas a ocorrência de abelha com capacidade vibratória. As taxas de visitação dos tratamentos foram comparadas através de um teste ANOVA.

3.3 RESULTADOS

Dos 600 botões e flores analisados, 51% estavam sadios e 49% apresentaram algum tipo de dano. Destes, ca. 72% eram de efeito direto e 28% de efeito indireto. Pela ausência de danos exclusivamente ao cálice e corola, não foram observados danos somente de efeito indireto. Danos à corola ocorreram provavelmente no momento de oviposição em fase de botão floral (Fig. 2).

Do total de flores com dano cujo tipo floral pôde ser identificado, 69% eram hermafroditas e 31% masculinas. No entanto, uma vez que a proporção sexual da população foi de 1,92 flores hermafroditas para uma flor masculina, proporcionalmente não houve diferença significativa na ocorrência de dano entre os tipos florais ($df=9$; $p=0,2$).

Das flores e botões danificados, 41% (249) apresentaram danos no androceu, 30% (181) no gineceu e 7% (21) apresentaram danos à corola. Flores com corolas danificadas foram observadas a partir de outubro de 2013, enquanto flores com o gineceu e androceu danificados ocorreram por todo o período de observação (Fig. 3).

Botões florais com florívoros endofíticos apresentaram redução na quantidade de gametas quando comparados a botões intactos. Botões de flores hermafroditas

apresentaram redução em média de 55,1% de óvulos ($p < 0,05$) e 35,2% de grãos de pólen por flor ($p < 0,01$), enquanto botões de flores funcionalmente masculinas apresentaram redução em média de 61,9% de óvulos ($p < 0,05$) e 25,2% de grãos de pólen por flor ($p < 0,01$).

Durante o período de observação foram encontrados cinco florívoros em *S. rhytidoandrum*, sendo um exofítico e quatro endofíticos (Fig. 4). O florívoro *Trigona* sp. foi classificado como exofítico: por não apresentar comportamento vibratório capaz de liberar o pólen das anteras porcidas, coleta-o cortando o cone das anteras; apresentou ocorrência nos meses de junho a dezembro de 2013 (Fig. 5), e sua ação foi identificada em 26 flores, apresentando ocorrência em 4% das flores amostradas.

Dentre os florívoros endofíticos observados nas flores de *S. rhytidoandrum*, a larva de *Lepidoptera* sp., com ocorrência em todo o período de floração, apresentou maior frequência que os demais florívoros, sendo observada em 222 flores ou botões florais (27%). A larva de *Lepidoptera* sp. se desenvolve ingerindo tecido das anteras, grãos de pólen e pistilo e pode ser encontrada dentro de uma das cinco anteras ou no centro do cone.

A espécie *Hymenoptera* sp.1. apresentou baixa ocorrência e foi relativamente constante, com ausência em janeiro de 2014. Presente em 2% do total das amostras, foi encontrada no centro das anteras e, devido a sua baixa ocorrência, não foi possível quantificar a redução de gametas. A oviposição por *Lepidoptera* sp. e *Hymenoptera* sp.1 e o desenvolvimento dos primeiros estágios larvais não impediu que os botões de *S. rhytidoandrum* continuassem seu desenvolvimento.

Hymenoptera sp.2, contendo de seis a oito ovos por flor, ocorreu em quatro flores em junho de 2013, maio e julho de 2014, totalizando 0,05% de ocorrência. A ocorrência de oviposição por este florívoro, permite o desenvolvimento do botão floral até a antese, porém, o cone das anteras e todo o seu conteúdo ficou totalmente danificado, ocupado pelos ovos, permanecendo apenas uma fina camada de tecido externo das anteras.

A vespa *Kapala* sp. (*Hymenoptera*: Chalcidoidea, Eucharitidae) foi observada ovipositando em botões florais jovens, alguns indivíduos em estágio larval também foram observados entre os grãos de pólen de 12 flores (Fig. 6).

A florivoria, testada através de testes de polinização controlada em flores hermafroditas que apresentavam a larva do *Lepidoptera* sp. reduziu o sucesso reprodutivo de *S. rhytidoandrum* (Tabela 1). O grupo de flores intactas (controle) formou cerca de quatro vezes mais frutos do que flores danificadas ($p < 0,01$) e os frutos oriundos de flores

intactas desenvolveram 12,6 vezes mais sementes do que frutos oriundos de flores danificadas ($p < 0,001$) (Tabela 1).

Os resultados de florivoria simulada (Fig. 7) demonstraram diferença significativa nas taxas de visitação dos diferentes tratamentos ($p < 0,01$, $f = 2,86$). O grupo de flores intactas (controle) apresentou maior taxa de visitação quando comparado aos outros 3 tratamentos. Não houve diferença significativa nas taxas de visitação entre controle e o tratamento 1 (com redução de 1/3) ($p = 0,22$). Contudo, houve diferença nas taxas de visitação entre o grupo controle e os tratamentos 2 e 3 ($p < 0,01$) que apresentaram redução gradativa na taxa de visitação.

3.4 DISCUSSÃO

A preferência de florívoros por um determinado tipo floral é mais comum em espécies dioicas ou androdioicas, cujas flores apresentam diferenças na quantidade e qualidade do recurso alimentar para os florívoros, como na espécie androdioica *Annona dioica*, cujo dano causado pela larva de *Conotrachelus* foi maior do que o esperado em flores hermafroditas (PAULINO & TEIXERA 2006). Em *S. rhytidoandrum*, por ambos os tipos florais apresentarem basicamente a mesma estrutura, ou seja, presença de estames e pistilo, independentemente da fertilidade e do tamanho (capítulo 1) são igualmente consumidos pelos florívoros endofíticos, isso provavelmente ocorre porque os florívoros endofíticos ovipositam antes da antese, sendo impossível distinguir os tipos florais, além disso, o exofítico (*Trigona* sp.) não deve conseguir perceber que flores masculinas têm mais pólen de flores femininas.

Em *Solanum rhytidoandrum*, os florívoros se concentraram na ingestão de gametas, em comparação com as partes assessoriais da flor. O cone de anteras poricidas, comum no gênero *Solanum*, serve como um abrigo seguro para o desenvolvimento de larvas, sendo imperceptível até mesmo para os polinizadores efetivos (observação pessoal). Sendo assim, as larvas permanecem em local seguro, com disponibilidade de alimento, até que seu desenvolvimento seja finalizado.

O principal efeito causado pelos florívoros foi direto, através da ingestão de gametas por florívoros endofíticos, o que não muda a aparência da flor e é praticamente imperceptível. Efeitos indiretos, ou seja, diminuição da atratividade floral, foi gerada somente pela abelha *Trigona* sp. Esse florívoro foi considerado o mais agressivo, mesmo em menor frequência, visitando as flores de *S. rhytidoandrum* somente em 2013, reduzindo não somente número de grãos de pólen, como também a atratividade floral,

pela redução do comprimento do cone das anteras (dependendo da intensidade do dano pode inclusive inviabilizar totalmente a flor). Danos causados por herbivoria floral de abelhas *Trigona* sp. já foram relatados para botões de *Eriotheca pubescens* e *E. gracilipes* (Bombacaceae) (OLIVEIRA 1991). Nessas espécies, as abelhas perfuraram a corola no dia anterior à antese floral, destruindo parcialmente os estames e inutilizando-os para a coleta do pólen, porém, em alguns casos o pistilo foi preservado e a flor manteve a função feminina, chegando a produzir frutos. Nas flores de *Passiflora cincinnata*, essas abelhas cortaram partes florais, principalmente os filamentos da corona, deixando as flores danificadas e pouco atrativas aos polinizadores efetivos (KIILL & SIQUEIRA 2006). São considerados polinizadores efetivos de algumas importantes culturas agrícolas como *Sechium edule* (MALERBO-SOUZA *et al.* 2002), *Citrus sinensis* (MALERBO-SOUZA *et al.* 2003), *Curcubita mixta* (VASCONCELOS *et al.* 2008) e polinizadores em potencial de espécies nativas como *Spondias tuberosa* (BARRETO *et al.* 2006). Entretanto na maioria dos casos são considerados pilhadores (ODA & ODA 2007; ALVES *et al.* 2010).

Há relatos na literatura de oviposição sem impedir o desenvolvimento dos botões florais, assim como ocorreu nos botões ovipositados por Lepidoptera sp. e Hymenoptera sp.1, também foi observado em outras espécies, como *Ouratea hexasperma* (Ochnaceae) (BAKER-MEIO 2001) e várias espécies de *Kielmeyera* (Guttiferae) (MARTINS 1980).

Ocorrência de oviposição pela vespa parasita do gênero *Kapala* foram relatados em escorpiões (ARMAS & CRUZ 1984; ARMAS & MARCANO FONDEUR 1987, 1992; ARMAS 2003, 2008), e formigas (LACHAUD *et al.* 2011), entretanto não há nenhuma ocorrência na literatura de oviposição em flores ou botões florais.

A atratividade floral de *S. rhytidoandrum* provavelmente não se encontra nas pétalas de coloração branca, mas basicamente na disposição e coloração das anteras. A redução gradual das anteras gerou uma diminuição na atratividade e por consequência na visitação às flores. COLEMAN & COLEMAN (1982) mostraram que a retirada das corolas de *S. palinacanthum* causou pequena diminuição na frequência de visitas, ao contrário do que ocorreu com a retirada das anteras, indicando que o padrão de coloração das anteras tem importante efeito atrativo para as abelhas. Os resultados obtidos por SOBER *et al.* (2010) se assemelham aos obtidos nesse estudo: os autores estudaram a florivoria em *Verbascum nigrum* e registraram que a taxa de visitação diminuiu com a intensidade de florivoria.

No gênero *Solanum* é comum a ocorrência de estratégias de defesa contra herbívoros por vários caminhos, seja por estruturas convencionais como espinhos ou

pelos urticantes, ou ainda por sofisticadas defesas químicas (MONTEIRO *et al.* 2005; AGRA *et al.* 2009). Por consequência, *S. rhytidoandrum* sofreu relativamente poucos ataques às partes vegetativas (observação pessoal). LUCAS-BARBOSA *et al.* (2011) discutiram como as defesas contra herbivoria podem influenciar as interações entre flores e insetos e a necessidade das plantas em se manter no ambiente investindo em defesa e crescimento e reprodução. Essas interações que ocorrem entre os organismos são de grande importância para a sobrevivência e reprodução das espécies envolvidas, e as diferentes formas que elas ocorrem geram diversidade ecológica e possibilitam a formação de ecossistemas ricos, compostos por espécies que co-evoluíram (THOMPSON 2012).

O sucesso reprodutivo de *S. rhytidoandrum* é garantido principalmente pela floração contínua, grande quantidade de flores por indivíduo e provavelmente o fato da espécie ser andromonoica. Portanto, a ocorrência de florívoros endofíticos e exofíticos acarretaram menor quantidade de gametas, frutos e sementes, contudo, não impediram o sucesso reprodutivo da espécie. Além disso, a espécie mostrou-se importante fonte de recurso para polinizadores e florívoros, praticamente durante todo o período do ano.

Tabela 1. Número de flores utilizadas nos tratamentos de polinização controlada, frutificação, total de sementes, sementes por frutos e sucesso reprodutivo em indivíduos com flores intactas e danificadas de *Solanum rhytidoandrum* em Areia, Paraíba, Brasil.

TRATAMENTOS	Nº flores	Nº frutos	Sementes/Fruto	Sucesso %
INTACTAS	15	13	35,9	87%
DANIFICADAS	15	3	12,3	20%

Tabela 2. Visitantes florais em *Solanum rhytidoandrum* com seus respectivos tamanho, frequência e comportamento em Areia, Paraíba, Brasil.

Visitante	Tamanho	Frequência	Comportamento
Abelhas			
Hymenoptera - Apidae			
<i>Trigona</i> sp.	Pequeno	Muito comum	Pilhador
Apidae sp.	Grande	Raro	Pilhador
<i>Xylocopa</i> sp.	Grande	Muito comum	Polinizador
<i>Augochloropsis</i> sp.	Pequeno	Comum	Polinizador
Hymenoptera - Halictidae			
Halictidae sp.1.	Pequeno	Muito comum	Polinizador
Halictidae sp.2.	Pequeno	Raro	Polinizador
Vespa			
Hymenoptera- Eucharitidae			
<i>Kapala</i> sp.	Pequeno	Comum	Parasita

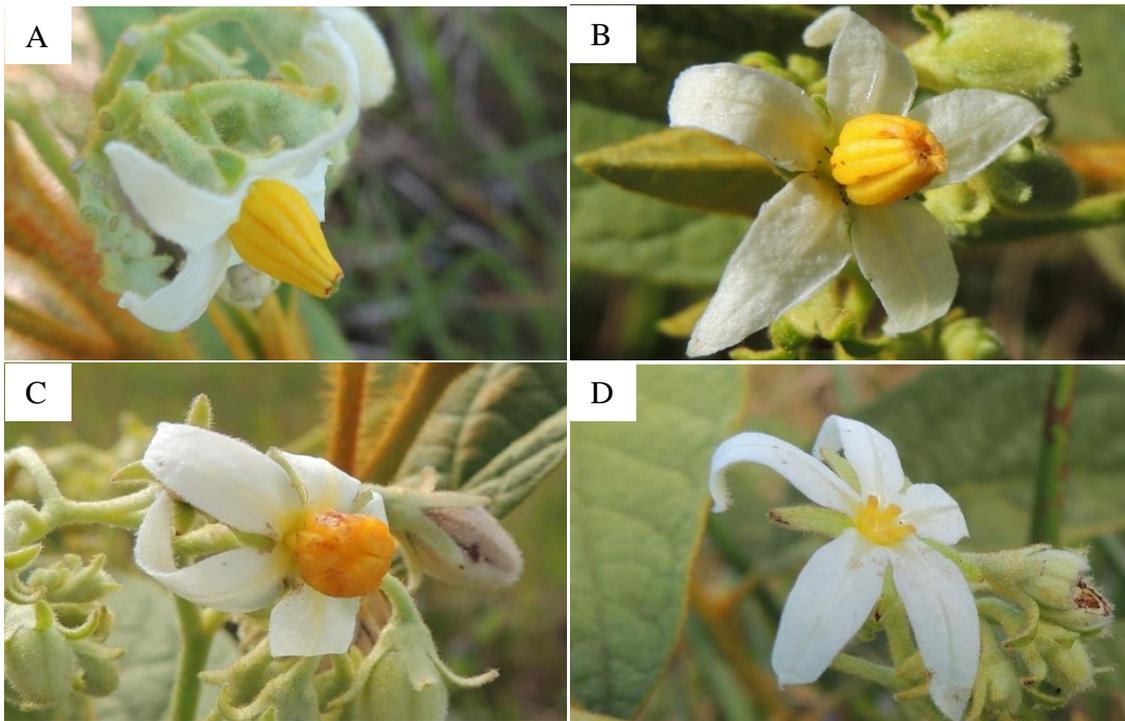


Figura. 1. Flores demonstrando o teste de florivoria simulada em *Solanum rhytidoandrum* ocorrente em Areia, Paraíba, Brasil: (A) flor intacta (controle); (B) tratamento 1 (remoção de 1/3 do cone de anteras); (C) tratamento 2 (remoção de 2/3 do cone de antera); (D) tratamento 3 (remoção total das anteras).



Figura. 2. Danos às pétalas em botões florais de *Solanum rhytidoandrum* em Areia, Paraíba, Brasil.

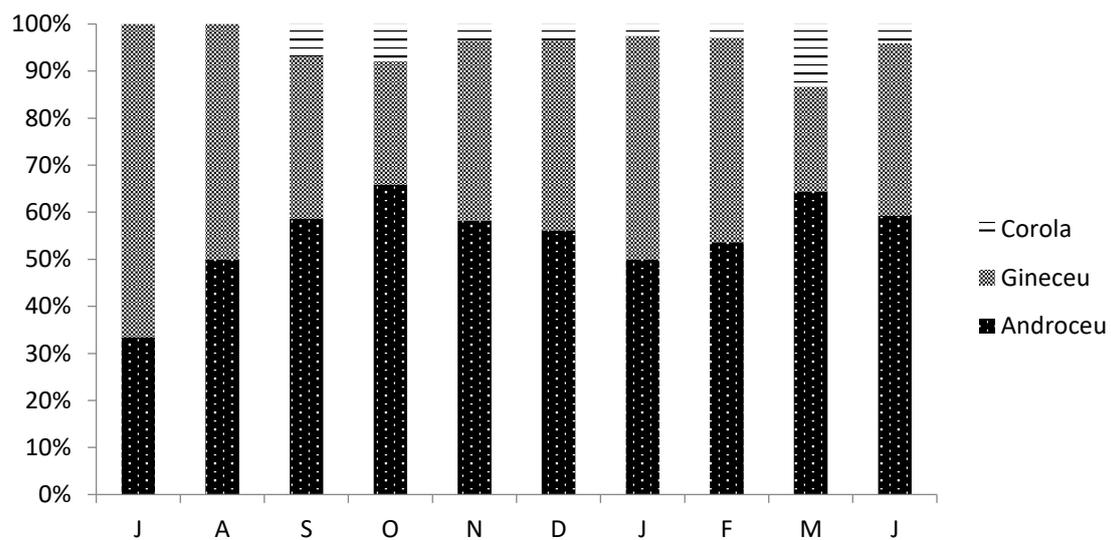


Figura. 3. Proporção das partes florais danificadas de *Solanum rhytidoandrum* de julho de 2013 a junho de 2014, com exceção dos meses sem floração (abril e maio de 2014), em Areia, Paraíba, Brasil.

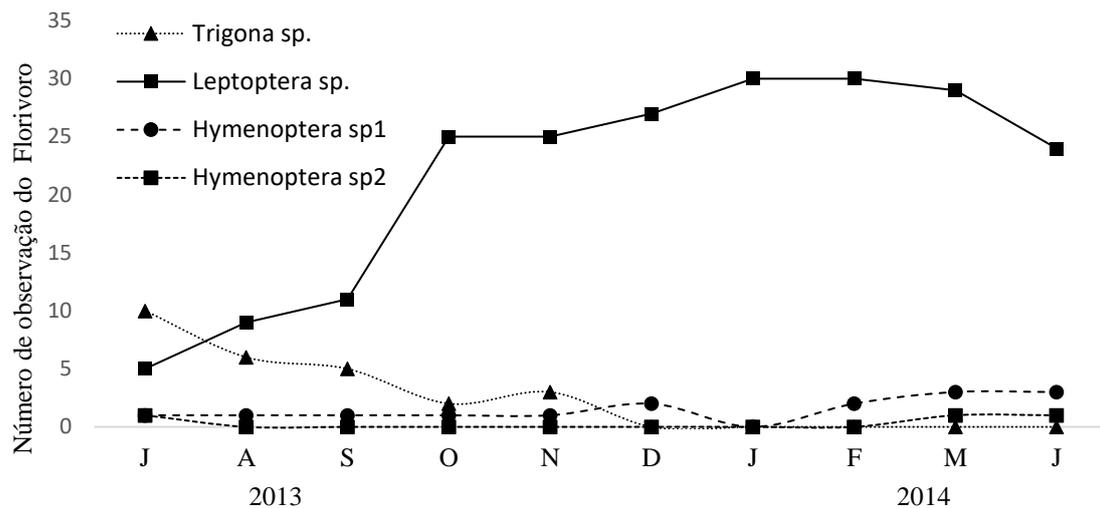


Figura. 4. Frequência dos florívoros nas flores de *Solanum rhytidoandrum* no período de julho de 2013 a junho de 2014, com exceção dos meses sem floração (abril e maio de 2014), em Areia, Paraíba, Brasil.

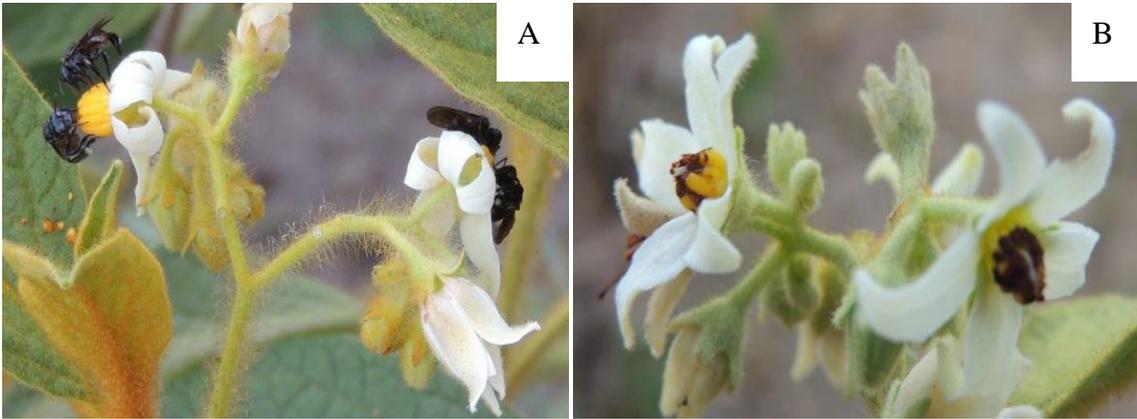


Figura. 5. Flores de *Solanum rhytidoandrum* sendo danificadas e partes das anteras caídas sobre a folha no lado esquerdo (A) e após o dano (B) por *Trigona* sp. em Areia, Paraíba, Brasil.

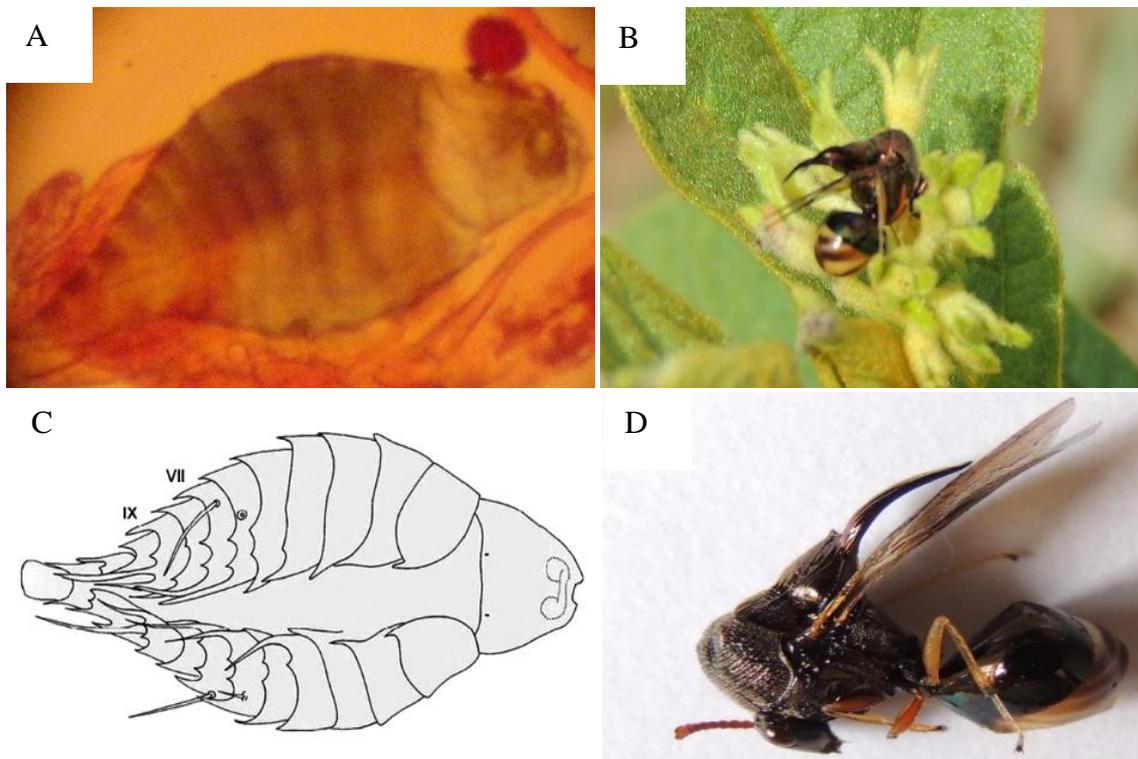


Figura. 6. *Kapala* sp. (Hymenoptera: Chalcidoidea), Família Eucharitidae: (A) larva encontrada entre grãos de pólen, detalhe grão de pólen de *Solanum rhytidoandrum* no canto superior direito; (B) vespa adulta ovipositando nos botões jovens de *S. rhytidoandrum*; (C) vista frontal da larva (adaptado de ARMAS 2008); (D) Imagem lateral da vespa adulta coletada em Areia, Paraíba, Brasil.

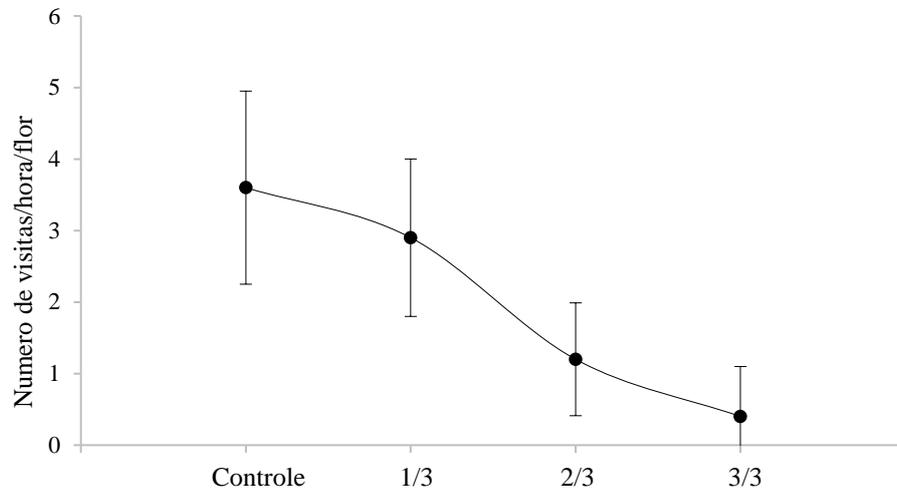


Figura. 7. Taxa de visitação média de polinizadores nos diferentes tratamentos de florivoria simulada em *Solanum rhytidoandrum* em Areia, Paraíba, Brasil.

3.5 AGRADECIMENTOS

Agradecemos à Universidade Federal de Pernambuco, ao Programa de Pós-graduação em Biologia Vegetal e à Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) pelo apoio financeiro (bolsa de Mestrado concedida à R. G. Porto). Ao CNPq pela bolsa de Produtividade em Pesquisa concedida à A. V. Lopes.

3.6 REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Agra, M. DE F., Nurit-Silva, K. & Berger, L. R. 2009. Flora da Paraíba, Brasil: *Solanum* L. (Solanaceae). **Acta Botanica Brasilica**, 23(3), 826-842
- Anderson, G.J. & D.E. Symon. 1989. Functional dioecy and andromonoecy in *Solanum*. *Evolution* 43: 204-219.
- Avanzi, M. R. & Campos, M. J. O. 1997. Estrutura de guildas de polinização de *Solanum aculeatissimum* Jacq. e *S. variable* Mart. (Solanaceae). **Revista Brasileira de Biologia** 57: 247-256.
- Bezerra, E. L. & Machado, I. C. Biologia floral e sistema de polinização de *Solanum stramonifolium*. **Acta bot. bras.** 17 (2): 247-257. 2003
- Buchmann, S. L.; Jones, C. E. & Colin, L. J. 1977. Vibratile pollination of *Solanum douglasii* and *Solanum xantii* (Solanaceae) in Southern California. **The Wasman Journal Biology** 35: 1- 25.
- Cardel Y.J. & Koptur, S. 2010 Effects of florivory on the pollination of flowers: an experimental field study with a perennial plant. **Int. J. Plant Sci.** 171(3):283–292
- Cariveau D., Brody A. K., Garcia-Mayeya L.S., Von Der Ohe A. 2004. Direct and indirect effects of pollinators and seed predators to selection on plant and floral traits. **OIKOS** 104: 15–26.
- Coleman, J. R. & Coleman, M. A. 1982. Reproductive biology of andromonoecius *Solanum* (*Solanum palinacanthum* Dunal). *Biotropica* 14: 69-75.

- D'arcy, W. G. 1973. Flora of Panama. Fam. Solanaceae. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 60: 573-780.
- Forni-Martins, E.R., M.C. Mendes Marques & M.R. Lemes. 1998. Biología floral e reprodução de *Solanum paniculatum* L. (Solanaceae) no estado de São Paulo, Brasil. *Revista Brasil. Bot.* 21: 117-124.
- Galen, C. & Plowright, R.C. 1977. Testing the accuracy of using peroxidase activity to indicate stigma receptivity. *Canadian Journal of Botany* 65:107-111.
- Hokche D; Ramírez O. N. 2006. Biología reproductiva y asignación de biomasa floral en *Solanum gardneri* Sendth. (Solanaceae): una especie andromonoica. *Acta Bot. Venez.*, vol.29, no.1, p.69-88.
- Karban, R. & S. Y. Strauss. 1993. Effects of insect herbivores on the growth and reproduction of their long-lived host plant, *Erigeron glaucus*. *Ecology* 74:39-46.
- Karban, R. & Baldwin, I. T. 1997. Induced responses to herbivory. – Univ. of Chicago Press. 330 pp.
- Kill, L. H. P.; Siqueira, K. M. M. Diagnóstico de polinizadores no vale do São Francisco: estratégias de manejo de polinizadores de fruteiras no Sub-médio do Vale do São Francisco. Petrolina: Embrapa Semi-árido: PROBIO, 2006.
- Krupnick. A. E. & Weis, G. A. 1999. The Effect of Floral Herbivory on Male and Female Reproductive Success in *Isomeris arborea* *Ecology* 80: 135-149.
- Longo, J. M.; Fischer, E. 2006. Efeito da taxa de secreção de néctar sobre a polinização e a produção de sementes em flores de *Passiflora speciosa* Gardn. (Passifloraceae) no Pantanal. *Rev. bras. Bot.*, São Paulo, v. 29, n. 3.
- Malerbo-Souza, D.T.; Nogueira-Couto, R.H.; Couto, L.A. Polinização em cultura de laranja (*Citrus sinensis* L. Osbeck, var. Pera-rio). *Brazilian journal of Veterinary Research and Animal Science*, São Paulo, v.40 n.4, p.237-242, 2003.
- McCall, A. C. 2008. Florivory affects pollinator visitation and female fitness in *Nemophila menziesii*. *Oecologia* 155: 729-737.

- McCall, A. R. E. & Irwin, A. C. 2006. Florivory: the intersection of pollination and herbivory. **Ecology Letters** **9**: 1351-1365.
- Moura, R. A.; Wada, C. S.; Purchio, A. & Almeida, T.V. 1987. Técnicas de laboratório. Atheneu, Rio de Janeiro.
- Oliveira-filho, A.T. & Oliveira, L.C.A. 1988. Biologia floral de uma população de *Solanum lycocarpum* St. Hil. (Solanaceae) em Lavras, MG. **Revista Brasileira de Botânica** **11**: 23-32.
- Paraíba. Secretaria da Educação. Universidade Federal da Paraíba. **Atlas Geográfico da Paraíba**. João Pessoa: GRAFSET, 1985.
- Paulino Neto, H. F & Teixeira, R. C. 2006 Florivory and sex ratio in *Annona dioica* St. Hil. (Annonaceae) in the Pantanal at Nhecolândia, southwestern Brazil. **Acta bot. bras.** 20(2): 405-409.
- Storti, E.F. 1988. Biologia floral de *Solanum sessiliflorum* Dun. var. *sessiliflorum*, na região de Manaus, AM. **Acta Amazonica** **18**: 55-65.
- Symon, D.E. 1979. Sex forms in *Solanum* (Solanaceae) and the role of pollen collecting insects. Pp.385- 398. In: J. G. Hawkes; R. N. Lester, & A. D. Skelding, (Eds.). **The biology and taxonomy of the Solanaceae**. Academic Press, London.
- Thomson, V. P., Cunningham A. B. N. 2004. Herbivory differentially affects male and female reproductive traits of *Cucumis sativus*. **Plant Biol.** **6**: 621-628.
- Vasconcelos, G. R.; Halak, A. L.; Silva, F. A. S.; Roncolato, A. P.; Malerbo-Souza, D. T. 2008. Agentes polinizadores na cultura de abóbora caipira. In: Encontro Sobre Abelhas, Ribeirão Preto: FUNPEC, 2008
- Vogel, S. 1962. **Die Duftdrüsen der Orchideen**. Akad. Wiss. Lit. Abh-Math.-Naturwiss-Kl. 10:603-763.
- Zapata, T.R., Arroyo, M.T.K., (1978). Plant reproductive ecology of a secondary deciduous tropical forest in Venezuela. **Biotropica** **10**: 221–230.