



UNIVERSIDADE FEDERAL DE GOIÁS
INSTITUTO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BIODIVERSIDADE VEGETAL

**A ANDROMONOICIA DE *SOLANUM LYCOCARPUM* A. ST. HIL. (SOLANACEAE):
VARIAÇÃO NA MANIFESTAÇÃO DO SISTEMA SEXUAL AO LONGO DO TEMPO E
ESPAÇO**

VANESSA GONZAGA MARCELO

GOIÂNIA, GO

ABRIL DE 2018

**TERMO DE CIÊNCIA E DE AUTORIZAÇÃO PARA DISPONIBILIZAR VERSÕES ELETRÔNICAS
DE TESES E
DISSERTAÇÕES NA BIBLIOTECA DIGITAL DA UFG**

Na qualidade de titular dos direitos de autor, autorizo a Universidade Federal de Goiás (UFG) a disponibilizar, gratuitamente, por meio da Biblioteca Digital de Teses e Dissertações (BDTD/UFG), regulamentada pela Resolução CEPEC nº 832/2007, sem ressarcimento dos direitos autorais, de acordo com a Lei nº 9610/98, o documento conforme permissões assinaladas abaixo, para fins de leitura, impressão e/ou *download*, a título de divulgação da produção científica brasileira, a partir desta data.

- 1. Identificação do material bibliográfico:** Dissertação Tese
2. Identificação da Tese ou Dissertação:

Nome completo do autor: Vanessa Gonzaga Marcelo

Título do trabalho: A andromonoiccia de *Solanum lycocarpum* A. St. Hil. (Solanaceae): variação na manifestação do sistema sexual ao longo do tempo e espaço

3. Informações de acesso ao documento:

Concorda com a liberação total do documento SIM NÃO¹

Havendo concordância com a disponibilização eletrônica, torna-se imprescindível o envio do(s) arquivo(s) em formato digital PDF da tese ou dissertação.

Vanessa Gonzaga Marcelo
Assinatura do(a) autor(a)²

Ciente e de acordo:



Assinatura do(a) orientador(a)²

Data: 18 / 05 / 2018

¹ Neste caso o documento será embargado por até um ano a partir da data de defesa. A extensão deste prazo suscita justificativa junto à coordenação do curso. Os dados do documento não serão disponibilizados durante o período de embargo.

Casos de embargo:

- Solicitação de registro de patente
- Submissão de artigo em revista científica
- Publicação como capítulo de livro
- Publicação da dissertação/tese em livro

²A assinatura deve ser escaneada.

**TERMO DE CIÊNCIA E DE AUTORIZAÇÃO PARA DISPONIBILIZAR
VERSÕES ELETRÔNICAS DE TESES E DISSERTAÇÕES
NA BIBLIOTECA DIGITAL DA UFG**

Na qualidade de titular dos direitos de autor, autorizo a Universidade Federal de Goiás (UFG) a disponibilizar, gratuitamente, por meio da Biblioteca Digital de Teses e Dissertações (BDTD/UFG), regulamentada pela Resolução CEPEC nº 832/2007, sem ressarcimento dos direitos autorais, de acordo com a Lei nº 9610/98, o documento conforme permissões assinadas abaixo, para fins de leitura, impressão e/ou *download*, a título de divulgação da produção científica brasileira, a partir desta data.

O conteúdo das Teses e Dissertações disponibilizado na BDTD/UFG é de responsabilidade exclusiva do autor. Ao encaminhar o produto final, o(a) autor(a) e o(a) orientador(a) firmam o compromisso de que o trabalho não contém nenhuma violação de quaisquer direitos autorais ou outro direito de terceiros.

1. Identificação do material bibliográfico: **Dissertação** **Tese**

2. Identificação da Tese ou Dissertação:


Nome completo do(a) autor(a): Vanessa Gonzaga Marcelo

Título do trabalho: A andromonoicida de *Solanum lycocarpum* A. St. Hil. (Solanaceae): variação na manifestação do sistema sexual ao longo do tempo e espaço

3. Informações de acesso ao documento:

Concorda com a liberação total do documento **SIM** **NÃO**¹

Independente da concordância com a disponibilização eletrônica, é imprescindível o envio do(s) arquivo(s) em formato digital PDF da tese ou dissertação.


Assinatura do(a) autor(a)²

Ciente e de acordo:



Assinatura do(a) orientador(a)²

Data: 02 / 06 / 2021

¹ Neste caso o documento será embargado por até um ano a partir da data de defesa. Após esse período, a possível disponibilização ocorrerá apenas mediante: a) consulta ao(a) autor(a) e ao(a) orientador(a); b) novo Termo de Ciência e de Autorização (TECA) assinado e inserido no arquivo da tese ou dissertação. O documento não será disponibilizado durante o período de embargo.

Casos de embargo:

- Solicitação de registro de patente;
- Submissão de artigo em revista científica;
- Publicação como capítulo de livro;
- Publicação da dissertação/tese em livro.

² As assinaturas devem ser originais sendo assinadas no próprio documento. Imagens coladas não serão aceitas.

UNIVERSIDADE FEDERAL DE GOIÁS
INSTITUTO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BIODIVERSIDADE VEGETAL

**A ANDROMONOICIA DE *SOLANUM LYCOCARPUM* A. ST. HIL. (SOLANACEAE):
VARIAÇÃO NA MANIFESTAÇÃO DO SISTEMA SEXUAL AO LONGO DO TEMPO E
ESPAÇO**

VANESSA GONZAGA MARCELO

Orientador: Prof. Dr. Hélder Nagai Consolaro

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-graduação em Biodiversidade Vegetal da Universidade Federal de Goiás, como requisito final para obtenção do título de Mestre em Biodiversidade Vegetal.

GOIÂNIA, GO

ABRIL DE 2018

Ficha de identificação da obra elaborada pelo autor, através do Programa de Geração Automática do Sistema de Bibliotecas da UFG.

Gonzaga Marcelo, Vanessa

A andromonoiccia de *Solanum lycocarpum* A. St. Hil. (Solanaceae):
variação na manifestação do sistema sexual ao longo do tempo e espaço
[manuscrito] / Vanessa Gonzaga Marcelo. - 2018.
11, 32 f.: il.

Orientador: Prof. Dr. Hélder Nagai Consolaro.

Dissertação (Mestrado) - Universidade Federal de Goiás, Instituto
de Ciências Biológicas (ICB), Programa de Pós-Graduação em
Biodiversidade Vegetal, Goiânia, 2018.

Bibliografia.

Inclui fotografias, gráfico, tabelas, lista de figuras, lista de tabelas.

1. Sistema sexual. 2. Cerrado. 3. Lobeira. 4. Melitofilia. 5.
Polinização por vibração. I. Nagai Consolaro, Hélder, orient. II. Título.

CDU 581



SERVIÇO PÚBLICO FEDERAL
UNIVERSIDADE FEDERAL DE GOIÁS
INSTITUTO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS
COORDENAÇÃO DO PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BIODIVERSIDADE VEGETAL

ATA DA SESSÃO PÚBLICA DE DEFESA DE DISSERTAÇÃO DE Nº 44

1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12
13
14
15
16
17
18
19
20
21
22
23
24
25
26
27

ATA DA REUNIÃO DA BANCA EXAMINADORA DA DEFESA DE DISSERTAÇÃO EM NÍVEL DE MESTRADO. – Aos vinte e seis dias do mês de abril do ano de dois mil e dezoito (26/04/2018), às 14h00min, reuniram-se os componentes da Banca Examinadora: Prof. Dr. Hélder Nagai Consolaro – orientador; Prof. Dr. Paulo Eugênio Alves Macedo de Oliveira e Prof. Dr. Vinícius Lourenço Garcia de Brito para, sob a presidência do primeiro, e em sessão pública realizada na sala 307 do Bloco M, Regional Catalão, Campus I da Universidade Federal de Goiás, procederem à avaliação da defesa de Dissertação intitulada “A andromonoicida de *Solanum lycocarpum* A. St. Hil. (Solanaceae): variação na manifestação do sistema sexual ao longo do tempo e espaço” em nível de mestrado, área de concentração em Botânica, de autoria de **VANESSA GONZAGA MARCELO**, discente do Programa de Pós-Graduação em Biodiversidade Vegetal da Universidade Federal de Goiás. A sessão foi aberta pelo presidente da Banca Examinadora Prof. Dr. Hélder Nagai Consolaro que fez a apresentação formal dos membros da banca. A palavra a seguir foi concedida a autora da dissertação que, em 50 minutos procedeu à apresentação de seu trabalho. Terminada a apresentação, cada membro da banca arguiu a examinada, tendo-se adotado o sistema de diálogo sequencial. Terminada a fase de arguição, procedeu-se à avaliação da defesa. Tendo-se em vista o que consta na Resolução nº 1453/2017 do Conselho de Ensino, Pesquisa, Extensão e Cultura (CEPEC), que regulamenta o Programa de Pós-Graduação em Biodiversidade Vegetal e procedidas às correções recomendadas, a Dissertação foi aprovada por unanimidade, considerando-se integralmente cumprido este requisito para fins de obtenção do título de MESTRE EM BIODIVERSIDADE VEGETAL, na área de concentração em Botânica pela Universidade Federal de Goiás. A conclusão do curso dar-se-á quando da entrega na secretaria do PPGBV da versão definitiva da dissertação, com as devidas correções, em trinta dias a contar da data da defesa. A banca examinadora recomenda a publicação de artigo(s) científicos oriundos dessa dissertação em



SERVIÇO PÚBLICO FEDERAL
UNIVERSIDADE FEDERAL DE GOIÁS
INSTITUTO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS
COORDENAÇÃO DO PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BIODIVERSIDADE VEGETAL

28 periódicos de circulação nacional e, ou, internacional, depois de procedidas as modificações
29 sugeridas. Cumpridas as formalidades de pauta, às 15:40 horas a presidência da mesa
30 encerrou esta sessão de defesa de Dissertação de Mestrado e para constar eu, Prof. Dra. Simone
31 Maria Teixeira de Sabóia-Morais, secretária ad hoc do Programa de Pós-Graduação em
32 Biodiversidade Vegetal, lavrei a presente Ata, que após lida e aprovada, será assinada pelos
33 membros da Banca Examinadora em três vias de igual teor.

34
35
36
37
38
39
40
41
42
43
44
45
46
47
48
49
50
51
52
53
54
55

Prof. Dr. Hélder Nagai Consolaro
Presidente da Banca
Universidade Federal de Goiás- Regional Catalão - Goiás

Prof. Dr. Paulo Eugênio Alves Macedo de Oliveira
Universidade Federal de Uberlândia - Uberlândia - Minas Gerais

Prof. Dr. Vinícius Lourenço Garcia de Brito
Universidade Federal de Uberlândia - Uberlândia - Minas Gerais

Dedico essa dissertação à minha família, que sempre me apoiou e deu suporte para realizar os meus sonhos!

AGRADECIMENTOS

Meus agradecimentos a todos que contribuíram de alguma forma para o desenvolvimento do projeto e desta dissertação de mestrado. Agradeço em especial:

Ao maior mestre Deus, pelo dom da vida, pelas graças concedidas, por ser meu guia e autor do meu destino. Eu nada seria sem ti, Senhor!

Ao orientador Hélder, por primeiramente ter aceitado o desafio de orientar uma pessoa até então desconhecida, por isso, agradeço a confiança. Além disso, agradeço por todo o auxílio durante essa jornada, pelas oportunidades e paciência. Essa dissertação não seria possível sem seus ensinamentos.

A minha mãe Ângela, pelo suporte, amor, carinho e orações. Agradeço por sempre fazer o possível e impossível pela minha felicidade. Sempre que penso em desistir, me lembro de seu exemplo e esforço diário.

A toda minha família, em especial, as minhas irmãs (Dayane e Patrícia), minhas tias e meus avós. Aos meus amores Isaac e Heitor, minha vida não teria a menor graça sem vocês!

Ao meu ex-namorado João Henrique, por apoiar as minhas decisões. Agradeço ainda por todas as vezes que me levou e me fez companhia no campo, além daquelas várias outras vezes que me deu motivação para continuar. Meus agradecimentos também a sua família e a “Turma” que sempre comemoram comigo minhas conquistas.

A minha amiga Evelise, por compartilhar as emoções do mestrado e por me hospedar sempre que precisei de um cantinho para ficar em Catalão.

A minha tia Luciana, meu tio João, minha prima Luana e minha afilhada Débora, por ter me cedido a terceira área do meu estudo, e junto disso os almoços deliciosos e boa companhia aos domingos de campos.

As minhas colegas Dayane e Flávia, por dividirem comigo o apartamento, alegrias e preocupações. Obrigada pela amizade que perdura desde nossa infância.

A todos os membros do laboratório de Biologia Reprodutiva – Catalão, em especial: à Jessyca e Paola por tornar a minha permanência em Catalão menos solitária e monótona, além das ajudas no campo; ao Marco Túlio e Raphael pelos ensinamentos nas análises estatísticas e laboratoriais e aos demais membros que me deram força neste trabalho. Aproveito para agradecer também ao pessoal da Restauração Max, Monique, Matheus, Marlon e Calixto, pela companhia sempre muito

agradável e pelos auxílios com campos. A todos, agradeço pelo convívio diário na sala, pelas conversas de apoio e momentos alegres vividos, que tornaram, ao certo, tudo isso mais leve.

Aos colegas de turma do Programa de Pós-Graduação em Biodiversidade Vegetal, especialmente às minhas amigas da BioRep, Raysa e Geisa. Obrigada por compartilhar momentos, estarem nessa jornada comigo e me auxiliando de alguma forma.

A professora Dra. Edivani Franceschinelli, por permitir o uso dos materiais do Laboratório de Biologia Reprodutiva - Goiânia, e por sempre estar disponível em ajudar.

Ao professor Dr. Antônio Aguiar pela identificação das abelhas.

Aos membros da banca de defesa, pela disponibilidade e válidas contribuições ao trabalho.

À Universidade Federal de Goiás e ao Programa de Pós-Graduação em Biodiversidade Vegetal.

À Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (Capes), pela concessão da bolsa de pós-graduação.

"Primeiro, lembre-se de olhar para as estrelas e não para baixo, para seus pés. Segundo, nunca desista do trabalho. Trabalho dá significado e propósito, e a vida está vazia sem eles. Terceiro, se você tiver sorte o suficiente para encontrar o amor, não o deixe ir embora."

Stephen Hawking

SUMÁRIO

RESUMO.....	11
ABSTRACT	12
1 INTRODUÇÃO	13
2 REVISÃO DE LITERATURA.....	15
3 OBJETIVOS	18
3.1 OBJETIVO GERAL	18
3.2 OBJETIVOS ESPECÍFICOS	18
4 MATERIAL E MÉTODOS.....	18
5 RESULTADOS.....	22
6 DISCUSSÃO	35
7 CONSIDERAÇÕES FINAIS	39
8 REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	40

LISTA DE TABELAS

Tabela 1. Características das flores de *Solanum lycocarpum* A. St. Hil (Solanaceae) comparadas entre os tipos florais (hermafroditas e masculinas) e populações (Fazenda UFG, Catalão, GO, Campo Alegre de Goiás, GO e Fazenda Pontinhas, Orizona, GO). Para as análises das variáveis foi utilizado uma ANOVA, obtendo os valores do desvio (dF), valores de F e de p. Além destes, há os valores das médias (X) gerais de flores hermafroditas (H) e masculinas (M), o desvio padrão (DP) e número amostral (N). *valores significativos..... 25

Tabela 2. Morfometria floral de *Solanum lycocarpum* A. St. Hil (Solanaceae) em três populações. População 1: Fazenda UFG, Catalão-GO, População 2: Campo Alegre de Goiás-GO, População 3: Fazenda Pontinhas, Orizona-GO, sendo X: média, DP: desvio padrão e N: número de flores.... 26

Tabela 3. Quantidade e viabilidade do pólen e dos óvulos em flores hermafroditas e masculinas em *Solanum lycocarpum* A. St. Hil (Solanaceae) de três populações (Fazenda UFG, Catalão, GO, Campo Alegre de Goiás, GO e Fazenda Pontinhas, Orizona, GO). Valor da mediana das variáveis em flores hermafroditas (H) e masculinas (M) e o número de flores avaliadas (N). Foram comparados os dados entre os tipos florais, população e entre os tipos florais das populações (interação entre os fatores tipo-população), utilizando o GLMM, mostrando os valores de desvio (dF), Qui-quadrado (χ^2) e valores de p. *valores significativos. 30

Tabela 4. Resultados dos testes do sistema reprodutivo realizados nos tipos florais (hermafroditas e masculinas) na Fazenda Pontinhas, Orizona, GO. 32

LISTA DE FIGURAS

- Figura 1.** Flores de *Solanum lycocarpum* A. St. Hil (Solanaceae) na Fazenda UFG, Catalão, Goiás. A: Flor hermafrodita, com flecha evidenciando o estigma acima do cone de anteras, B: Flor masculina, com flecha mostrando o pistiloide.....23
- Figura 2.** Características florais das flores hermafroditas (H) e masculinas (M) em *Solanum lycocarpum* A. St. Hil (Solanaceae) sendo os valores referentes a três populações: Fazenda UFG, Catalão, GO, Campo Alegre de Goiás, GO e Fazenda Pontinhas, Orizona, GO. A: Comprimento da corola; B: Largura da corola; C: Comprimento da antera; D: Largura da antera e E: Comprimento do estilete.....24
- Figura 3.** Porcentagem de indivíduos andromonoicos e masculinos de *Solanum lycocarpum* A. St. Hil (Solanaceae) na população 1 (Fazenda UFG, Catalão, GO), população 2 (Campo Alegre de Goiás, GO) e população 3 (Fazenda Pontinhas, Orizona, GO). A: Indivíduo que foram, exclusivamente, andromonoicos e masculinos ao longo do período de estudo nas três populações. B: Indivíduos andromonoicos e masculinos ao longo dos meses na população 1. C: Indivíduos andromonoicos e masculinos ao longo dos meses na população 2. D: Indivíduos andromonoicos e masculinos ao longo dos meses na população 3.28
- Figura 4.** Número de flores hermafroditas (H) e masculinas (M) produzidas em três populações de *Solanum lycocarpum* A. St. Hil (Solanaceae) (Pop 1: Fazenda UFG, Catalão, GO; Pop 2: Campo Alegre de Goiás, GO e Pop 3: Fazenda Pontinhas, Orizona, GO).....29
- Figura 5.** Índice de Intensidade de flores (- -•- -) e frutos (—•—) produzidos nos indivíduos de *Solanum lycocarpum* A. St. Hil (Solanaceae) ao longo dos meses de janeiro a dezembro de 2017. Os dados fenológicos foram trabalhos seguindo Fournier (1974) e são referentes a três populações (Fazenda UFG, Catalão, GO, Campo Alegre de Goiás, GO e Fazenda Pontinhas, Orizona, GO)..31
- Figura 6.** Sincronismo dos indivíduos andromonoicos (- -•- -) e masculinos (—•—) de *Solanum lycocarpum* A. St. Hil (Solanaceae) que produziram flores ao longo dos meses de janeiro a dezembro de 2017 (Índice de Atividade). Os dados fenológicos dos gráficos são referentes a três

populações (Fazenda UFG, Catalão, GO, Campo Alegre de Goiás, GO e Fazenda Pontinhas, Orizona, GO).32

Figura 7. Frequência de visitas das abelhas em diferentes horários das 06:00 às 18:00 horas em *Solanum lycocarpum* A. St. Hil (Solanaceae) na Fazenda UFG, Catalão, GO.33

Figura 8. Abelhas observadas com frequência em flores de *Solanum lycocarpum* A. St. Hil (Solanaceae) em três populações (Fazenda UFG, Catalão, GO, Campo Alegre de Goiás, GO e Fazenda Pontinhas, Orizona, GO) e seu comportamento na polinização por vibração. A: *Exomalopsis fulvofasciata* e B: *Augochloropsis* sp.....34

RESUMO: A andromonoicéia é um sistema sexual no qual o mesmo indivíduo produz flores hermafroditas e masculinas. Nesse sentido, o objetivo da dissertação foi analisar variações funcionais, populacionais e temporais na expressão deste sistema sexual em *Solanum lycocarpum* A. St. Hil. As flores dos tipos florais tiveram suas medidas tomadas, analisadas quanto à produção e viabilidade do pólen, contagem de óvulos e a formação dos frutos e sementes. Foi analisada a fenologia por meio do índice de intensidade e atividade. Foram realizados experimentos do sistema de acasalamento nos dois tipos florais e observações focais para verificar o comportamento dos visitantes. Em *S. lycocarpum*, a expressão sexual dos indivíduos variou ao longo do tempo e entre as populações, de forma que a distribuição dos tipos de flores pode indicar que os indivíduos possam responder às diferenças nas condições ambientais. Houve ainda indivíduos que foram apenas masculinos, fazendo com que tal sistema encontrado não corresponde ao sistema andromonoico. Além disso, observou-se que as flores hermafroditas, além de possuírem o estilete maior do que as masculinas são maiores em comprimento e largura. Em relação à quantidade e viabilidade polínica, esta diferenciou entre os tipos florais, sendo que as hermafroditas possuem maior quantidade de grãos de pólen e, enquanto que as flores masculinas possui maior viabilidade do que as hermafroditas. Nas flores hermafroditas, 85% dos óvulos formam sementes, enquanto que nas masculinas os “óvulos” não são férteis. Assim, o menor gasto energético na produção de flores masculinas menores, com pistilos reduzidos e com óvulos inviáveis, poderia fazer com que essas sejam mais abundantes e produzam mais pólen viável. A redução no número de flores foi acompanhada pela produção dos frutos, o que poderia indicar uma economia dos recursos que já estaria sendo utilizado na produção dos frutos, já que estes são grandes e com muitas sementes. A espécie é autoincompatível, sendo que somente as flores hermafroditas geram frutos. *S. lycocarpum* se enquadra na síndrome de *buzz pollination*, sendo os polinizadores abelhas com capacidade de vibração. Abelhas de menor tamanho corporal vibraram as anteras de forma individual, havendo nenhum ou pouco contato com o estigma, diferentemente das maiores que vibravam o cone, havendo contato entre o estigma e o abdome da abelha. Em *S. lycocarpum*, a menor porcentagem de viabilidade polínica nas flores hermafroditas, além da presença de indivíduos, exclusivamente, masculinos, poderia indicar um sistema em caminho evolutivo para outros sistemas sexuais, como a androdioicéia.

Palavras-chave: Sistema sexual. Cerrado. Melitofilia. Lobeira. Polinização por vibração.

ABSTRACT: Andromonoecy is a sexual system in which the same individual produces hermaphroditic and male flowers. In this sense, the objective of this dissertation was to analyze functional, population and temporal variations in the expression of this sexual system in *Solanum lycocarpum* A. St. Hil. The flowers of the floral types had their measurements taken, analyzed as to the production and viability of the pollen, ovules count and the formation of the fruits and seeds. The phenology was analyzed through the index of intensity and activity. Mating system experiments were carried out on the two floral types and focal observations to verify the behavior of the visitors. In *S. lycocarpum*, the sexual expression of individuals varied over time and between populations, so that the distribution of flower types may indicate that individuals may respond to differences in environmental conditions. There were still individuals who were only male, making such a system found does not correspond to the andromonoecious system. In addition, it was observed that the hermaphroditic flowers, besides having the larger stylet than the male ones, are larger in length and width. In relation to the quantity and pollen viability, this differentiated between the floral types, being that the hermaphrodites have a greater quantity of pollen grains and, whereas the male flowers have a greater viability than the hermaphrodites. In hermaphrodites flowers, 85% of the ovules form seeds, while in the male, the "ovules" are not fertile. Thus, the lower energy expenditure in the production of smaller male flowers, with reduced pistils and with unviable ovules, could make them more abundant and produce more viable pollen. The reduction in the number of flowers was accompanied by the production of the fruits, which could indicate an economy of the resources that would already be used in the production of the fruits, since these are large and with many seeds. The species is self-incompatible, and only the hermaphrodite flowers produce fruit. *S. lycocarpum* fits into the *buzz pollination* syndrome, being pollinators bees with vibration capacity. Bees of smaller body size vibrated the anthers individually, having no or little contact with the stigma, unlike the larger ones that vibrated the cone, having contact between the stigma and the abdomen of the bee. In *S. lycocarpum*, the lower percentage of pollen viability in the hermaphrodite flowers, besides the presence of exclusively male individuals, could indicate a system in evolutionary path for other sexual systems, such as androdioecia.

Key-words: Sexual system. Cerrado. Melitophily. Lobeira. Buzz pollination.

1 INTRODUÇÃO

A andromonoiccia é um sistema sexual, no qual os indivíduos produzem flores hermafroditas e masculinas (Diggle 1994). Esse sistema ocorre em cerca de 4.000 espécies em 33 famílias botânicas, não filogeneticamente afins (Yampolsky & Yampolsky 1922, Miller & Diggle 2003), o que faz pensar que o mesmo tenha evoluído, independentemente, diversas vezes na história das angiospermas (Vallejo-Marín & Rausher 2007a, Miller & Diggle 2007). Discute-se que o sistema andromonoico tenha como uma das funções a otimização da função masculina das flores, aumentando o *display* floral e a atração de polinizadores (Vallejo-Marín & Rausher 2007a) sem os custos da produção de pistilos, que por sua vez regula a alocação de energia à função feminina (Miller & Diggle 2007), pois plantas andromonoicas comumente produzem frutos grandes e, energeticamente, custosos (Oliveira & Maruyama 2014). Foram descritas algumas funções das flores masculinas no sistema andromonoico, sendo que uma função seria a de alocar recursos, já que as flores masculinas por terem menor custo energético, podem otimizar recursos que serão alocados para outras funções femininas ou masculinas na flor (Miller & Diggle 2007). Outra função dessas flores seria potencializar o sucesso masculino, servindo como doadores de pólen e atração dos polinizadores (Anderson & Symon 1989); e ainda aumentar o sucesso feminino pela maior carga de pólen no estigma das flores hermafroditas (Podolsky 1992).

Algumas espécies diferem pela força de expressão da andromonoiccia, muito embora elas sejam consideradas, morfologicamente, andromonoicas e tenham herdado este sistema sexual de um antepassado comum (Miller & Diggle 2003). Essas espécies com variação na sexualidade são denominadas fracamente andromonoicas, pois produzem menores proporções de flores masculinas, ou fortemente andromonoicas, quando existe uma maior proporção de flores masculinas (Miller & Diggle 2007). Além disso, a expressão sexual pode variar em resposta ao conjunto de frutos formados (Diggle 1991) e, também, há uma considerável relação entre número de flores hermafroditas, tamanho da planta e diâmetro do fruto (Whalen & Costish 1986, Miller & Diggle 2007). Sendo assim, para o entendimento da dinâmica da produção de flores masculinas e hermafroditas, torna-se necessário uma caracterização dos padrões espaciais e temporais da variação desse sistema, uma vez que esta pode ser sensível às condições ambientais locais e ao longo do tempo (Vallejo-Marín & Rausher 2007a). Nesse sentido, a evolução e manutenção da andromonoiccia, assim como de outros sistemas sexuais, podem ser influenciadas pelas condições ambientais variáveis (Reuther & Bockhoff 2013), danos por herbivoria (Bertin 1982), pela morfologia das flores e dinâmica dos polinizadores (Quesada-Aguilar et al. 2008), entre outros.

Muitas espécies de plantas possuem características florais que restringem o acesso ao pólen pelos visitantes (Buchmann & Hurley 1978). Por exemplo, o pólen em anteras poricidas, as quais

são polinizadas principalmente por abelhas que vibram os músculos indiretos de voo durante a visita, fazendo com que os grãos sejam liberados, diretamente, no corpo da abelha (De Luca et al. 2013), síndrome essa conhecida por polinização por vibração (Buchmann & Hurley 1978). A polinização por vibração evoluiu, independentemente, diversas vezes nas angiospermas, ocorrendo em espécies de 65 famílias (De Luca & Vallejo-Marín 2013), a exemplo das famílias Fabaceae, Melastomataceae e Solanaceae (Nunes-Silva et al. 2010). As abelhas utilizam a vibração para a coleta de pólen em várias espécies de plantas com diversos tipos de anteras, mostrando que a polinização por vibração não está associada a apenas uma estrutura floral (De Luca & Vallejo-Marín 2013). No entanto, as flores *Solanum-type* possuem características morfológicas que parecem ter evoluído, especificamente, em resposta à coleta de pólen por vibração, tais como liberação do pólen por pequenos poros apicais, ausência de outra recompensa energética aos polinizadores, grande quantidade de grãos de pólen e anteras dispostas, centralmente, em um cone, parcialmente, fechado (Buchmann & Hurley 1978, Anderson & Symon 1989, De Luca & Vallejo-Marín 2013, Agostini et al. 2014).

No gênero *Solanum* (Solanaceae), é possível encontrar diversas variedades de sistemas sexuais (Anderson & Symon 1989), sendo a andromonoiccia um dos sistemas mais comuns (Anderson et al. 2015). Dessa forma, é possível citar diversos trabalhos que abordam as espécies de *Solanum* e as possíveis variações no sistema sexual (Coleman & Coleman 1982, Solomon 1986, Anderson & Symon 1989, Diggle 1991, 1994, Elle 1998, Elle 1999, Elle & Meagher 2000, Miller & Diggle 2003, Dupont & Olesen 2006, Miller & Diggle 2007, Vallejo-Marín & Rausher 2007a, Vallejo-Marín & Rausher 2007b, Quesada-Aguilar et al. 2008, Diggle & Miller 2013 e outros). Muito embora esses trabalhos evidenciem diferentes sistemas sexuais e suas variações, como andromonoiccia, androdioiccia, monoiccia e dioiccia funcional, há uma lacuna no que diz respeito às variações interpopulacionais da andromonoiccia e a manifestação desse sistema sexual ao longo do tempo.

Solanum lycocarpum é uma espécie típica e abundante no Cerrado do Brasil, ocupando, principalmente, ambientes antropizados (Moura et al. 2010). A espécie tem grande importância ecológica para essas áreas (Barreto et al. 2006), pois é fonte de recurso alimentar do lobo-guará (*Chrysocyon brachyurus* Illiger) (Motta-Junior & Martins 2002) e oferece recurso a um considerável número de espécies que visitam suas flores (Lamim-Guedes et al. 2011). Estudos sobre os visitantes florais da espécie já foram realizados (Oliveira-Filho & Oliveira 1988, Barreto et al. 2006, Lamim-Guedes et al. 2011, Tavares et al. 2017), porém pouco se sabe a respeito da relação do sistema de polinização com o sistema sexual. Quanto ao sistema sexual, estudo com uma única população de *S. lycocarpum* relata, de fato, a andromonoiccia (Oliveira-Filho & Oliveira 1988), contudo nenhuma dessas informações destacam a variação da sexualidade dos indivíduos

ao longo do tempo e espaço. Nesse sentido, o presente estudo auxiliará na compreensão das variações populacionais, temporais e funcionais na expressão deste sistema sexual, além de buscar a interação dessas variações com o sistema reprodutivo e de polinização da espécie. Nesse contexto, é possível dizer que estudos como este, que abordam os sistemas reprodutivos, de polinização e sexuais são fundamentais para a compreensão da evolução e relações sistemáticas de espécies (Anderson et al. 2015), além de fornecer informações sobre a biologia reprodutiva do gênero e da família.

2 REVISÃO DE LITERATURA

Solanaceae é uma família de Angiosperma distribuída principalmente nos trópicos, com os indivíduos muitas vezes associados a ambientes alterados (Judd et al. 2009). Ainda de acordo com o autor, as flores são normalmente vistosas e atraem diversos visitantes, sendo as abelhas em busca de pólen os principais. O gênero mais representativo da família é *Solanum* L., no qual as flores com anteras poricidas, geralmente, de cores contrastantes com as pétalas e grande quantidade de pólen (*Solanum*-type) fazem deste táxon um típico exemplar da síndrome de polinização por vibração (Buchmann & Hurley 1978, Anderson & Symon 1989, De Luca & Vallejo-Marín 2013, Agostini et al. 2014). Essas características morfológicas das flores são importantes no entendimento da forma de coleta do pólen pelos polinizadores o que contribuiu para com que o gênero *Solanum* fosse alvo de diversos estudos evolutivos (De Luca & Vallejo-Martín 2013).

Estudos apontam que as espécies de *Solanum* sp. são polinizadas efetivamente por vibração realizada por grandes abelhas, que penduram das flores e vibram seus músculos de voo, fazendo com que o pólen seja ejetado de um poro terminal na antera (Bezerra & Machado 2003). Segundo Oliveira-Filho & Oliveira (1988) as abelhas maiores são mais eficientes já que leva o contato seguro entre a região estigmática e as partes com mais pólen no corpo da abelha, embora espécies menores também possam ser importantes visitantes na ausência ou redução na população dos polinizadores efetivos (abelhas maiores) (Quesada-Aguilar et al. 2008). Os principais gêneros que visitam frequentemente as flores de *Solanum* e podem ser potenciais polinizadores são *Bombus*, *Xylocopa*, *Augochloropsis*, *Centris*, *Exomalopsis*, *Oxaea*, dentre outros (Forni-Martins et al. 1998, Bezerra & Machado 2003, Hokche & Ramírez 2006, Quesada-Aguilar et al. 2008, Montemor & Souza 2009, Ramos et al. 2016). Dessa forma, diferentes polinizadores podem selecionar diferentes morfologias e, portanto, as interações polinizadores-específicos com a morfologia floral desempenham um papel importante na evolução e manutenção do sistema sexual, como a andromonoiccia (Quesada-Aguilar et al. 2008). Da mesma forma, Oliveira-Filho &

Oliveira (1988) afirmam que a evolução do sistema sexual pode ser resultado das pressões seletivas do sistema de polinização.

As espécies do gênero *Solanum* exibem uma variedade de sistemas sexuais, incluindo verdadeiras hermafroditas, andromonoicia e dioicia funcional (Anderson & Symon 1989). Devido a essas variações no sistema sexual no gênero, este tem se tornado alvo de diversos estudos no aspecto da biologia reprodutiva e do sistema sexual funcional, sendo que alguns têm evidenciado prováveis derivações desse comportamento para algumas espécies (Coleman & Coleman 1982; Oliveira-Filho & Oliveira 1988; Storti 1988; Anderson & Symon 1989; Diggle 1994; Elle 1998; Forni-Martins et al. 1998; Elle & Meagher 2000; Bezerra & Machado 2003; Miller & Diggle 2003; Hokche & Ramírez 2006; Dupont & Olesen 2006; Miller & Diggle 2007; Vallejo-Marín & O'Brien 2007; Vallejo-Marín & Rausher 2007; Montemor & Souza 2009; Krohling et al. 2010; Diggle & Miller 2013; Vallejo-Marín et al. 2013; Anderson et al. 2015 e outros).

A andromonoicia (flores hermafroditas e estaminadas no mesmo indivíduo) é particularmente comum e variável em muitos membros do gênero *Solanum* (Diggle & Miller 2004). Dentre essas variações, estima-se ainda que os indivíduos possuam mais flores masculinas do que hermafroditas e, ao longo do tempo alguns indivíduos só abrem flores masculinas fazendo com que, na prática, o sistema andromonoico oscile na população. Dessa forma, afere-se que existem variações ao longo do tempo e espaço no sistema sexual das referidas espécies. Diggle (1991) mostrou em seus estudos que a expressão sexual em *S. hirtum* é lábil, sendo que a proporção de flores estaminadas tende a aumentar ao longo do tempo e em resposta a quantidade de frutos formados. Esse sistema é comum em plantas que tem frutos grandes e custosos, e permite otimizar a função masculina sem os custos na produção de pistilos (Oliveira & Maruyama 2014). Algumas espécies variam na força da expressão da andromonoicia, como as espécies *S. candidum*, *S. ferox* e *S. hirtum* que produzem poucas flores estaminadas e são consideradas fracamente andromonoicas. Em contraste, *S. quitoense* é fortemente andromonoica e produz alto número de flores estaminadas por inflorescência, na ausência de produção de frutos. Ou seja, embora todas estas espécies sejam morfologicamente andromonoicas, diferem na expressão deste sistema sexual, apesar de compartilhar de uma origem comum da andromonoicia (Miller & Diggle 2003).

A dioicia em *Solanum* é incomum, mas é também interessante, dado que todas as espécies são morfologicamente hermafroditas, sendo mais bem reconhecido como dioicia “críptica ou funcional” (Anderson et al. 2015a). Assim a dioicia nestes casos seria a presença de flores funcionalmente masculinas e funcionalmente femininas em indivíduos diferentes (Knapp et al. 1998). Segundo Oliveira & Maruyama (2014) há duas rotas possíveis na evolução da dioicia: o surgimento por mutação na esterilidade masculina ou feminina, resultando em androdioicia ou

ginodioicia, ou uma seleção disruptiva de uma variação existente (como monoicia). Além disso, esse sistema sexual tem evoluído de forma independente várias vezes no gênero, sendo que a maioria das *Solanum* dioicas têm andromonoicas próximas (Knapp et al. 1998). Pode-se levar a ideia de que a dioicia evoluiu a partir de andromonoicia, mas talvez seja um reflexo da plasticidade já verificada em outros trabalhos (Diggle 1991, 1993, 1994). Devido a essa expressão variável, *Solanum* se torna um modelo interessante para estudos que visam avaliar possíveis variações temporais e/ou espaciais na expressão de sistemas sexuais, como andromonoicia.

Quanto ao sistema de acasalamento em *Solanum*, a autoincompatibilidade é menos comum do que autocompatibilidade (Knapp et al. 1998), parecendo estar mais restrita aos subgêneros *Lycopersicon* e *Potatoe* de *Solanum* (Whalen & Anderson 1981). As espécies de *Solanum* serviram como um sistema modelo para estudos da dinâmica evolutiva da autoincompatibilidade e estudos sugerem que a autoincompatibilidade é o estado ancestral em *Solanum* e o mecanismo de autoincompatibilidade é gametofítico (Vallejo-Marín & O'Brien 2007). Em relação aos sistemas reprodutivos e sexuais, as espécies autocompatíveis foram tanto andromonoicas como dioicas. De acordo com Knapp et al. (1998), muitas das espécies de *Solanum* dioicas ocorrem em grupos que são predominantemente autocompatíveis, já que é muito mais fácil geneticamente e fisiologicamente para os táxons de autocompatíveis tornarem-se dioicos, do que tornar-se autoincompatíveis (Whalen & Anderson 1981) para favorecer a polinização cruzada.

No contexto das características reprodutivas citadas presentes no gênero *Solanum*, deixam claro que o gênero é interessante para os estudos que dizem respeito às variações do sistema sexual, de polinização e de acasalamento. Assim, a espécie escolhida como modelo do estudo foi *Solanum lycocarpum*, que é uma espécie nativa do Brasil (Stehmann et al. 2018) e típica do Cerrado (Souza & Lorenzi 2008). Esta espécie é considerada invasora em áreas perturbadas e em pastagens (Oliveira-Filho & Oliveira 1988), e descrita como rara na vegetação nativa de Cerrado (Felfili et al. 2002). *S. lycocarpum* foi utilizada como modelo em diversos estudos, tendo como foco a anatomia e fitoquímica das folhas (Elias et al. 2003, Araújo et al. 2010, Gallon et al. 2015), efeitos alelopáticos (Oliveira et al. 2004, Aires et al. 2005, Oliveira et al. 2012) e estrutura genética de populações (Martins et al. 2006, Moura et al. 2011, Moura et al. 2012), entre outros. Já em relação à biologia reprodutiva, há estudos sobre a fenologia (Moura et al. 2010), anatomia (Oliveira et al. 2008) e os seus visitantes florais (Oliveira-Filho & Oliveira 1988, Barreto et al. 2006, Lamim-Guedes et al. 2011). Para o sistema sexual, apenas uma população dessa espécie foi estudada, por Oliveira-Filho & Oliveira (1988), porém há uma lacuna quanto à variação na manifestação do sistema andromonoico na espécie.

3 OBJETIVOS

3.1 OBJETIVO GERAL

- Analisar variações funcionais, populacionais e temporais na expressão de um sistema sexual andromonoico, além de outros aspectos da biologia reprodutiva de *Solanum lycocarpum* A. St. Hil..

3.2 OBJETIVOS ESPECÍFICOS

- Analisar a fenologia reprodutiva e biologia floral de *Solanum lycocarpum*;
- Identificar os principais polinizadores e descrever a biologia da polinização;
- Averiguar o sistema de acasalamento da espécie;
- Avaliar variações do sistema sexual andromonoico ao longo do tempo e espaço.

4 MATERIAL E MÉTODOS

ÁREA DE ESTUDO - Três populações foram selecionadas para o acompanhamento dos indivíduos. A primeira população se encontra na Fazenda Pé-do-Morro, que pertence à Universidade Federal de Goiás, Regional Catalão, estando situada a sete quilômetros da cidade de Catalão, Goiás, Brasil. Essa área localiza-se entre as coordenadas 47°59'55,6" O e 18°06'51,9" S, possui altitude de 830 metros acima do nível do mar e temperatura média acima de 18°C (Ferreira & Cardoso 2013). Embora a cobertura vegetal nativa de Cerrado seja a predominante na área, cerca de 20% se apresenta como cerrado antropizado e pastagens (Cardoso & Moreno 2013), ambientes estes nos quais a espécie em estudo é encontrada. A segunda população está situada numa região rural do município de Campo Alegre de Goiás, Goiás, Brasil, entre as coordenadas 47°62'48,37" O e 17°76'09,34" S possuindo temperatura média de 20°C (Costa et al. 2008) e cerca de 760 metros de altitude (Peixoto 2015). Tal área é representada por pastagem de gramínea braquiária, com vegetação arbóreo-arbustiva entremeada. A terceira população está localizada em uma propriedade privada denominada Fazenda Pontinhas, situada a dez quilômetros do município de Orizona, Goiás, Brasil, entre as coordenadas 48°23'30,9" O e 16°98'10,9" S. Essa região possui temperatura média de 22°C (Ascheri et al. 2009) e cerca de 860 metros de altitude (Guimarães 2008). O local possui uma pequena área de cerrado e predominância de ambientes de agricultura e pastagens. A região onde as áreas estudadas estão localizadas possui clima Aw com duas estações definidas: verão chuvoso (outubro a abril) e inverno seco (maio a setembro) (Köppen 1948) e precipitação média anual de 1500 mm (Klink & Machado 2005).

BIOLOGIA E MORFOLOGIA FLORAL – Foram marcadas 15 flores em cinco indivíduos na população 3 a fim de registrar o horário da antese. Para a identificação da abertura floral foi utilizado como critério a separação dos lobos da corola. Como parâmetro de senescência para a longevidade, foi verificado o murchamento, perda do brilho e mudança da cor dos verticilos.

Para a morfometria, foram coletadas 15 flores hermafroditas (H) e 15 masculinas (M) (sendo uma flor de cada tipo coletadas em 15 indivíduos, em cada população), sendo estas fixadas em álcool 70% para mensurações posteriores. Em laboratório, as flores foram fotografadas juntamente com uma régua, sendo esta utilizada como uma escala. Após as fotos foram analisadas e as flores mensuradas utilizando o programa Image J versão 1.51 (Rasband 2016). As medidas tomadas em ambos os tipos florais foram: comprimento e largura da corola, comprimento e largura das anteras (sendo a largura medida pela porção mais larga da antera) e comprimento do estilete. As medidas foram utilizadas na avaliação dos diferentes tipos florais.

SISTEMA SEXUAL - Associada às análises morfométricas, a sexualidade foi confirmada por meio da verificação da viabilidade polínica e complementada pelos resultados do sistema de acasalamento (detalhes abaixo). A produção das flores ao longo do tempo foi acompanhada mensalmente por indivíduo, sendo 30 indivíduos por população, em três populações. Por meio desse acompanhamento, foi possível averiguar a sexualidade dos indivíduos e a proporção sexual ao longo do tempo e entre populações.

Para avaliar a quantidade de pólen produzida pelos tipos florais, foram coletados 15 botões H e 15 M, sendo um botão de cada tipo em 15 indivíduos, em cada população. Os mesmos foram fixados em álcool 70% para posterior contagem por meio da câmara de Neubauer. Para a preparação da lâmina, procedeu-se a abertura das tecas de uma antera por flor, sendo depois acrescentados três mL de álcool. Em seguida, a antera e o álcool foram submetidos à agitação manual, resultando em uma solução homogênea com grãos de pólen. Desta solução foram pipetados 0,5 mL na câmara para a contagem ao microscópio óptico utilizando a objetiva de 10x. Na câmara de Neubauer, foi contado o quadro B e em cinco quadrantes (A, B, C, D, E). Após a contagem, o total foi submetido à seguinte fórmula: N° de grãos contados \times 2000 \times 3 \times 2 = N° de grãos na antera (adaptado de Maêda 1985). Posteriormente, multiplicou-se o número encontrado por cinco, devido ao número de anteras, resultando no número total de grãos de pólen em uma flor. Para a contagem dos óvulos, foi coletada uma flor de cada tipo em dez indivíduos, em cada

população. Após, em um estereomicroscópio, foi realizada a contagem dos óvulos presentes em um carpelo, sendo o resultado multiplicado por dois (devido ao ovário bicarpelar).

A estimativa da viabilidade polínica por meio da coloração com carmim acético (Radford et al. 1974) foi realizada para a análise da funcionalidade do sistema sexual. Para tanto, 100 grãos de pólen por lâmina foram contados (Câmara de Neubauer), sendo utilizada uma antera de cada flor, sendo utilizados 15 botões H e 15 M (um botão de cada tipo em 15 indivíduos, em cada população). O critério de determinação da viabilidade foi a coloração do citoplasma, sendo considerados viáveis os grãos corados e inviáveis os não corados. Para verificar a transformação de frutos a partir das flores hermafroditas, foi avaliado o número de óvulos e a quantidade de sementes presentes nos frutos (N= 8). Para as flores masculinas, foi analisada a presença de óvulos e a formação dos frutos.

Foi estimada a razão P/O, segundo Cruden (1977), sendo esta obtida pela média do número de grãos de pólen existentes na flor, dividida pela média do número de óvulos. Para esclarecer a relação entre a formação de frutos a partir de flores H, frutos foram avaliados quanto ao peso, diâmetro e número de sementes (n= 8).

FENOLOGIA - Para o levantamento dos dados de fenologia foram acompanhados 30 indivíduos em cada população, sendo analisadas três populações, totalizando 90 indivíduos. As avaliações desses indivíduos foram mensais, sendo estas realizadas do mês de janeiro a dezembro de 2017. Para a verificação da fenofase floração, foi verificada a presença de flores abertas, sendo estas contadas e diferenciadas em H e M. Além da presença de flores, foi verificada a presença e quantidade de frutos. Após, os dados de número total de flores e frutos foram convertidos para porcentagem por meio do número máximo de flores e frutos produzidos pelos indivíduos considerados como 100% e os demais valores proporcionais. Depois, essas porcentagens foram enumeradas de acordo com o Índice de Intensidade de Fournier, que consiste em 5 classes, classificadas de 0 a 4, sendo que: 0 representa a ausência da fenofase, 1 é a presença da fenofase de 1 a 25%, 2 de 26 a 50%, 3 de 51 a 75% e 4 que vai de 76 a 100%. Após, os dados foram analisados com base na equação de Fournier (1974): % de Fournier = $\Sigma F_{\text{Fournier}} \times 100/4 \times N$. A sincronia dos indivíduos que manifestaram os diferentes sexos foi avaliada por meio do Índice de Atividade, sendo registrado 0 na ausência de fenofase floração e 1 para presença da fenofase, tendo por fim a porcentagem de indivíduos com flores nas populações.

SISTEMA DE ACASALAMENTO - Para o estudo do sistema de acasalamento da espécie e, paralelamente, a confirmação da sexualidade floral, foram utilizadas 15 flores M e 15 flores H por tratamento distribuídas em diferentes indivíduos (15), totalizando 150 flores testadas. Essas flores em pré-antese foram ensacadas com sacos de organza (exceto para polinizações naturais, nos quais foram apenas marcadas), sendo submetidas aos seguintes tratamentos: 1) Autopolinizações manuais: pólen de uma flor depositado, manualmente, no estigma da própria flor; 2) Polinizações cruzadas: flores polinizadas com pólen de flores de indivíduos diferentes e distantes, 3) Polinizações naturais (controle): flores foram apenas marcadas e disponibilizadas aos polinizadores, 4) Autopolinização espontânea: botões apenas ensacados e 5) Agamospermia: flores apenas emasculadas.

BIOLOGIA DA POLINIZAÇÃO - Foram realizadas observações diretas no campo a fim de verificar a abundância e riqueza dos polinizadores, além do horário, comportamento e modo de visita. Para avaliar o horário das visitas, foram realizadas 24 horas de observações focais na População 1, sendo estas divididas em dois dias não consecutivos de 12 horas (06:00 às 18:00hs). Para avaliar os visitantes mais frequentes nas populações, foram realizadas observações em diferentes meses do ano, totalizando 20 horas em cada população.

Os visitantes florais foram coletados utilizando rede entomológica, sacrificados com acetato de etila, congelados e fixados para identificações. Além disso, os visitantes foram fotografados juntamente com uma régua, sendo esta utilizada como uma escala. Após as fotos foram analisadas e os insetos mensurados e medidos utilizando o programa Image J, sendo tomadas as seguintes medidas: comprimento e largura do tórax, comprimento e largura do abdômen e comprimento total. Os visitantes foram classificados como grandes (comprimento igual ou superior a 12 mm) e pequenos (comprimento inferior a 12 mm) (Frankie et al. 1983). Os visitantes coletados foram identificados pelo Prof. Dr. Antônio Aguiar da Universidade de Brasília (UnB).

ANÁLISES ESTATÍSTICAS - Os dados de morfometria foram submetidos ao teste de normalidade Shapiro-Wilk e analisados utilizando uma ANOVA para comparação entre os tipos florais e populações. Todas as análises estatísticas foram realizadas no programa estatístico R (R Development Core Team 2017).

Para analisar os dados da funcionalidade do sistema sexual foi realizada, inicialmente, a verificação da normalidade dos dados utilizando o teste de Shapiro-Wilk. Assim, para analisar quais fatores influenciam na disponibilidade polínica dos tipos florais, foi utilizado um Modelo Linear Generalizado Misto (GLMM) com distribuição de Poisson. Já para análises de viabilidade polínica, foi utilizado um GLMM com distribuição binomial. Para ambas as análises, foram utilizadas como variáveis explicativas o tipo floral e população e como variável randômica população. Além da comparação da quantidade e viabilidade polínica entre os tipos florais, esses dados foram analisados a fim de verificar possíveis diferenças nas populações e dos tipos florais entre populações (interação tipo-população).

5 RESULTADOS

BIOLOGIA E MORFOLOGIA FLORAL - *Solanum lycocarpum* possui flores H e M agrupadas em inflorescências (Figura 1), sendo esta do tipo monocásio helicoidal, abrindo geralmente de uma a duas flores por dia por inflorescência. As flores H têm a presença de estames e pistilo longo (Figura 1A), enquanto as flores M, naturalmente, também possuem estames, mas o pistilo é reduzido (pistiloide) (Figura 1B). Além disso, as flores hermafroditas, geralmente, estão localizadas na base da inflorescência, sendo as primeiras a abrirem. O cálice é verde com tricomas e se divide de três a cinco sépalas. As flores são azuis quando novas, clareando em tons de violeta ao longo da longevidade. Essas flores são pentâmeras, actinomorfas e gamopétalas com corola plicada. Os cinco estames são amarelos vivos na antese, agrupados em cone e possuem deiscência poricida (Figura 1). O pólen é o único recurso oferecido. O pistilo possui um estigma ovoide e esverdeado que o diferencia do estilete, tornando-se brilhante quando receptivo. Os estames e estilete são ligeiramente curvos, sendo-os voltados para a face superior da flor e, oportunamente, arranjados na face inferior do corpo do visitante (Figura 1A).

As flores de *S. lycocarpum* possuem 48 horas de longevidade. A abertura dessas flores, independentemente do sexo, é diurna, sendo que as primeiras flores abrem das 06:00 até às 09:00hs da manhã, porém algumas poucas flores foram observadas abrindo ao longo do dia. Dessa forma, todas as flores, independentemente do horário de abertura, permaneceram abertas até às 18:00hs e se fechavam abrindo novamente no dia seguinte no mesmo horário.

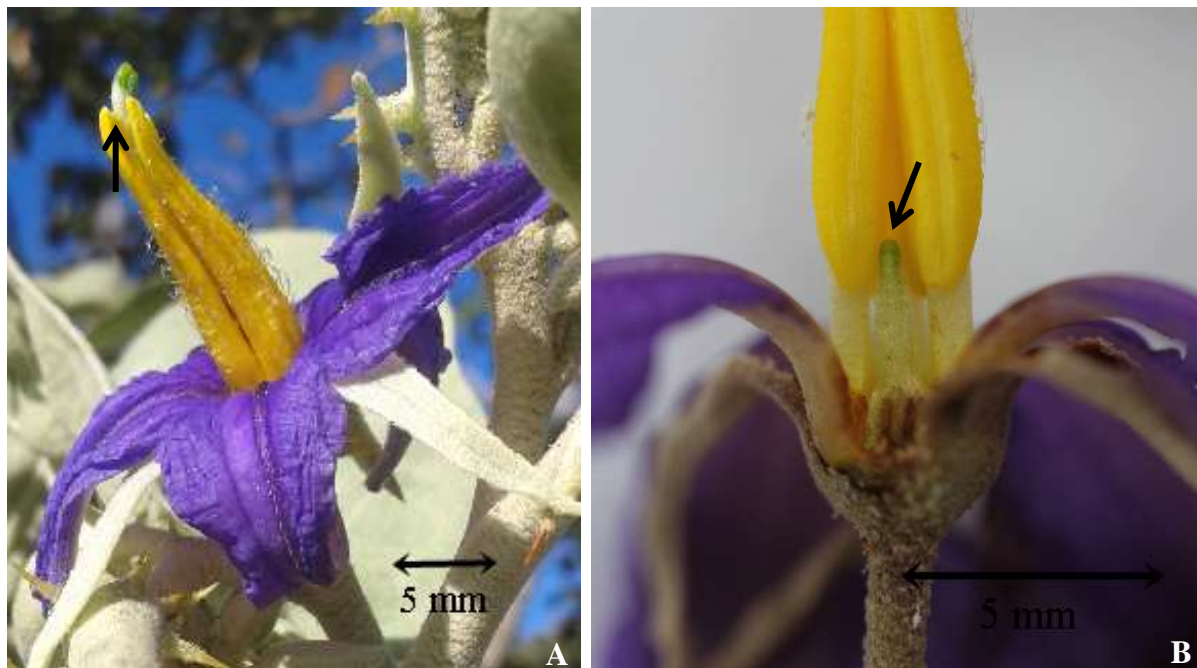


Figura 1. Flores de *Solanum lycocarpum* A. St. Hil (Solanaceae) na Fazenda UFG, Catalão, Goiás. A: Flor hermafrodita, com flecha evidenciando o estigma acima do cone de anteras, B: Flor masculina, com flecha mostrando o pistiloide.

Os detalhes das análises estatísticas e de morfometria floral são mostrados na Tabela 1 e 2, respectivamente. Ao comparar as características florais, foi observado que o comprimento e largura da corola são significativamente diferentes entre os tipos florais, sendo as flores H maiores que as M (Figura 2A, 2B). Em relação ao comprimento das anteras, não houve diferença significativa entre os tipos florais (Figura 2C), porém a largura das anteras nas flores H foi maior (Figura 2D). As flores M possuem o pistilo reduzido (pistiloide), de forma que o estilete e estigma não ultrapassam o cone das anteras, enquanto que nas flores H, o estilete e estigma são exsertos ultrapassando as anteras com cerca de quatro mm acima do cone (Figura 2E). Sendo assim, o comprimento do estilete é maior nas flores H do que em M. Ao comparar as características florais entre as populações e entre os tipos florais das populações (interação tipo-população), nenhuma dessas características teve diferença significativa (Tabela 1).

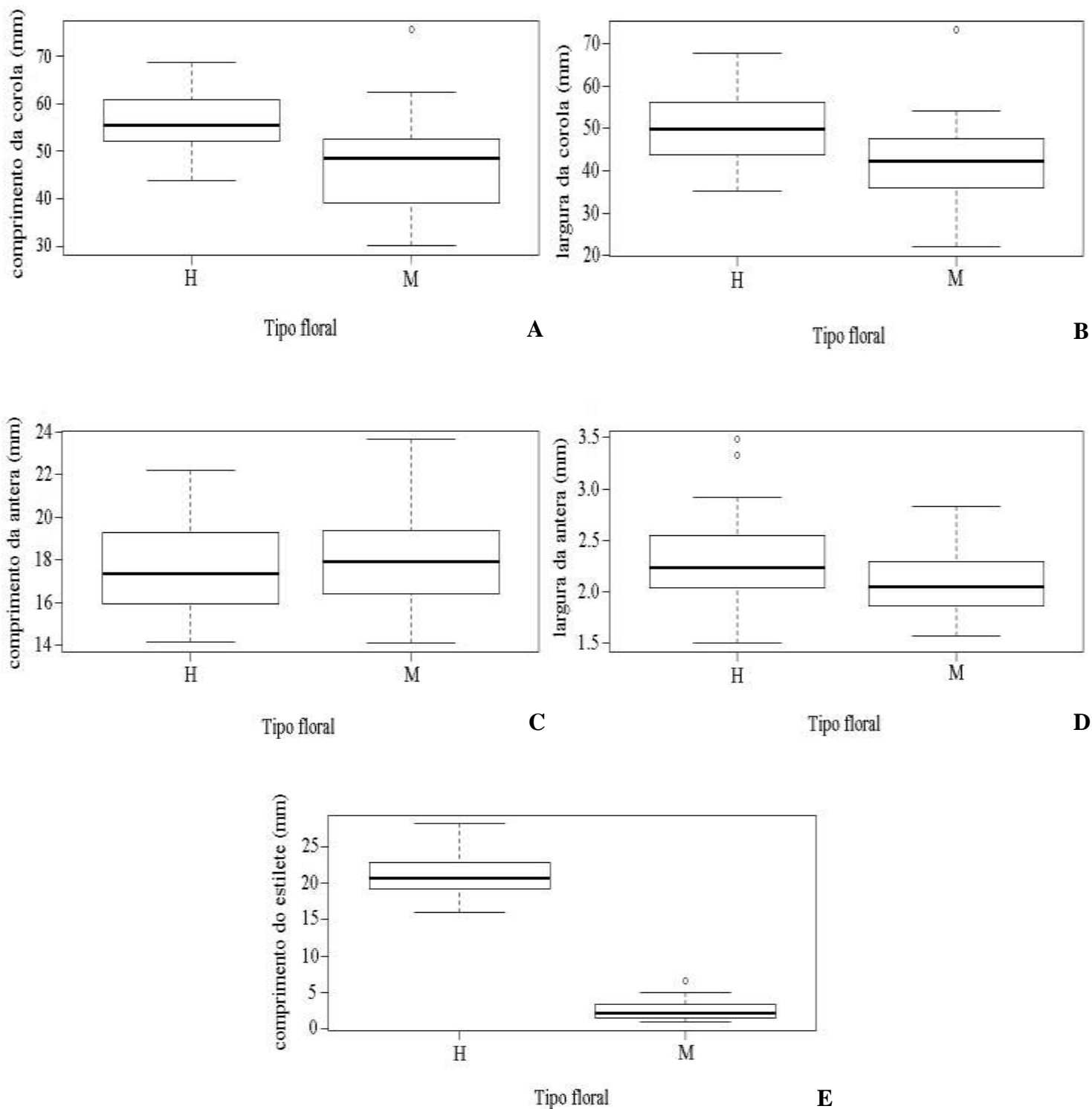


Figura 2. Características florais das flores hermafroditas (H) e masculinas (M) em *Solanum lycocarpum* A. St. Hil (Solanaceae) sendo os valores referentes a três populações: Fazenda UFG, Catalão, GO, Campo Alegre de Goiás, GO e Fazenda Pontinhas, Orizona, GO. A: Comprimento da corola; B: Largura da corola; C: Comprimento da antera; D: Largura da antera e E: Comprimento do estilete.

Tabela 1. Características das flores de *Solanum lycocarpum* A. St. Hil (Solanaceae) comparadas entre os tipos florais (hermafroditas e masculinas) e populações (Fazenda UFG, Catalão, GO, Campo Alegre de Goiás, GO e Fazenda Pontinhas, Orizona, GO). Para as análises das variáveis foi utilizado uma ANOVA, obtendo os valores do desvio (dF), valores de F e de p. Além destes, há os valores das médias (X) gerais de flores hermafroditas (H) e masculinas (M), o desvio padrão (DP) e número amostral (N). *valores significativos.

Variáveis	ANOVA			X ± DP (N)	
	dF	F	P	H	M
Comprimento da corola				56,35 ± 0,35 (45)	47,65 ± 3,02 (45)
Tipo floral	1	27.74	<0.001*		
População	1	1.13	0.29		
Interação tipo-população	1	1.84	0.18		
Largura da corola				49,98 ± 1,92 (45)	42,33 ± 1,20 (45)
Tipo floral	1	16.73	<0.001*		
População	1	0.09	0.76		
Interação tipo-população	1	0.38	0.53		
Comprimento da antera				17,63 ± 0,29 (45)	17,86 ± 0,96 (45)
Tipo floral	1	0.26	0.61		
População	1	0.92	0.34		
Interação tipo-população	1	2.83	0.09		
Largura da antera				2,29 ± 0,11 (45)	2,09 ± 0,09 (45)
Tipo floral	1	6.63	0.01*		
População	1	1.55	0.21		
Interação tipo-população	1	0.78	0.37		
Comprimento do estilete				21,14 ± 0,73 (45)	2,50 ± 0,23 (45)
Tipo floral	1	1684.76	<0.001*		
População	1	0.13	0.71		
Interação tipo-população	1	0.08	0.77		

Tabela 2. Morfometria floral de *Solanum lycocarpum* A. St. Hil (Solanaceae) em três populações. População 1: Fazenda UFG, Catalão-GO, População 2: Campo Alegre de Goiás-GO, População 3: Fazenda Pontinhas, Orizona-GO, sendo X: média, DP: desvio padrão e N: número de flores

Medidas	Populações	Mensurações em mm: X ± DP (N)	
		Flores Hermafroditas	Flores Masculinas
Comprimento da corola	1	56,75 ± 4,47 (15)	46,21 ± 5,34 (15)
	2	56,14 ± 5,45 (15)	45,61 ± 7,45 (15)
	3	56,16 ± 6,05 (15)	51,12 ± 8,21 (15)
Largura da corola	1	49,26 ± 6,96 (15)	41,61 ± 5,02 (15)
	2	52,16 ± 6,60 (15)	41,67 ± 8,11 (15)
	3	48,53 ± 6,58 (15)	43,71 ± 7,52 (15)
Comprimento da antera	1	17,71 ± 1,43 (15)	17,47 ± 1,42 (15)
	2	17,87 ± 1,90 (15)	17,16 ± 1,95 (15)
	3	17,31 ± 1,69 (15)	18,95 ± 1,66 (15)
Largura da antera	1	2,20 ± 0,40 (15)	2,12 ± 0,24 (15)
	2	2,27 ± 0,21 (15)	1,98 ± 0,21 (15)
	3	2,41 ± 0,37 (15)	2,16 ± 0,29 (15)
Comprimento do estilete	1	20,74 ± 1,89 (15)	2,76 ± 1,05 (15)
	2	21,98 ± 2,15 (15)	2,34 ± 1,03 (15)
	3	20,69 ± 2,30 (15)	2,40 ± 1,13 (15)

SISTEMA SEXUAL – O sistema sexual nas populações de *Solanum lycocarpum* possui indivíduos andromonoicos e outros, exclusivamente, masculinos (Figura 3A), sendo que a proporção destes variou ao longo dos meses de estudo (Figura 3B, 3C, 3D). O mesmo se enquadra aos indivíduos, pois houve aqueles que sempre produziram flores M e, em outro momento, algumas flores H (muitas vezes constatados pela presença de frutos) e outros que produziram apenas flores M (Figura 3A). Tal comportamento não corresponde ao sistema andromonoico, tanto no âmbito específico, populacional e individual, não existindo na literatura uma nomenclatura específica que descreva a configuração encontrada.

Ao longo dos meses de estudo, ainda tiveram alguns indivíduos que não apresentaram nenhuma flor e fruto, não podendo identificar qual a expressão sexual do indivíduo em tal mês. No que diz respeito à proporção sexual dos indivíduos nas populações, na população 1 de janeiro a março houveram mais indivíduos masculinos do que andromonoicos, já de abril a novembro a

quantidade de indivíduos andromonoicos foi maior que masculinos e após em dezembro a proporção se igualou (Figura 3B). Já a população 2, houve diversas variações ao longo do tempo. De janeiro a março, a maioria dos indivíduos foi masculina, igualando em abril, enquanto em maio e junho os indivíduos foram andromonoicos, em julho foram em maior porcentagem masculina, agosto e setembro andromonoicos. Em outubro, voltaram a ser a maioria masculina, em novembro se igualou, voltando a maior parte de indivíduos masculinos em dezembro (Figura 3C). Na população 3, no mês de janeiro os indivíduos foram em maioria masculinos, em fevereiro e março houve maior porcentagem de indivíduos andromonoicos que masculinos, em abril essa porcentagem se igualou, de maio a julho os indivíduos andromonoicos voltaram a ser maioria, porém de agosto a dezembro houveram mais indivíduos masculinos que andromonoicos (Figura 3D). Nesse sentido, a expressão do sistema sexual nos indivíduos variou entre as populações e ao longo do tempo.

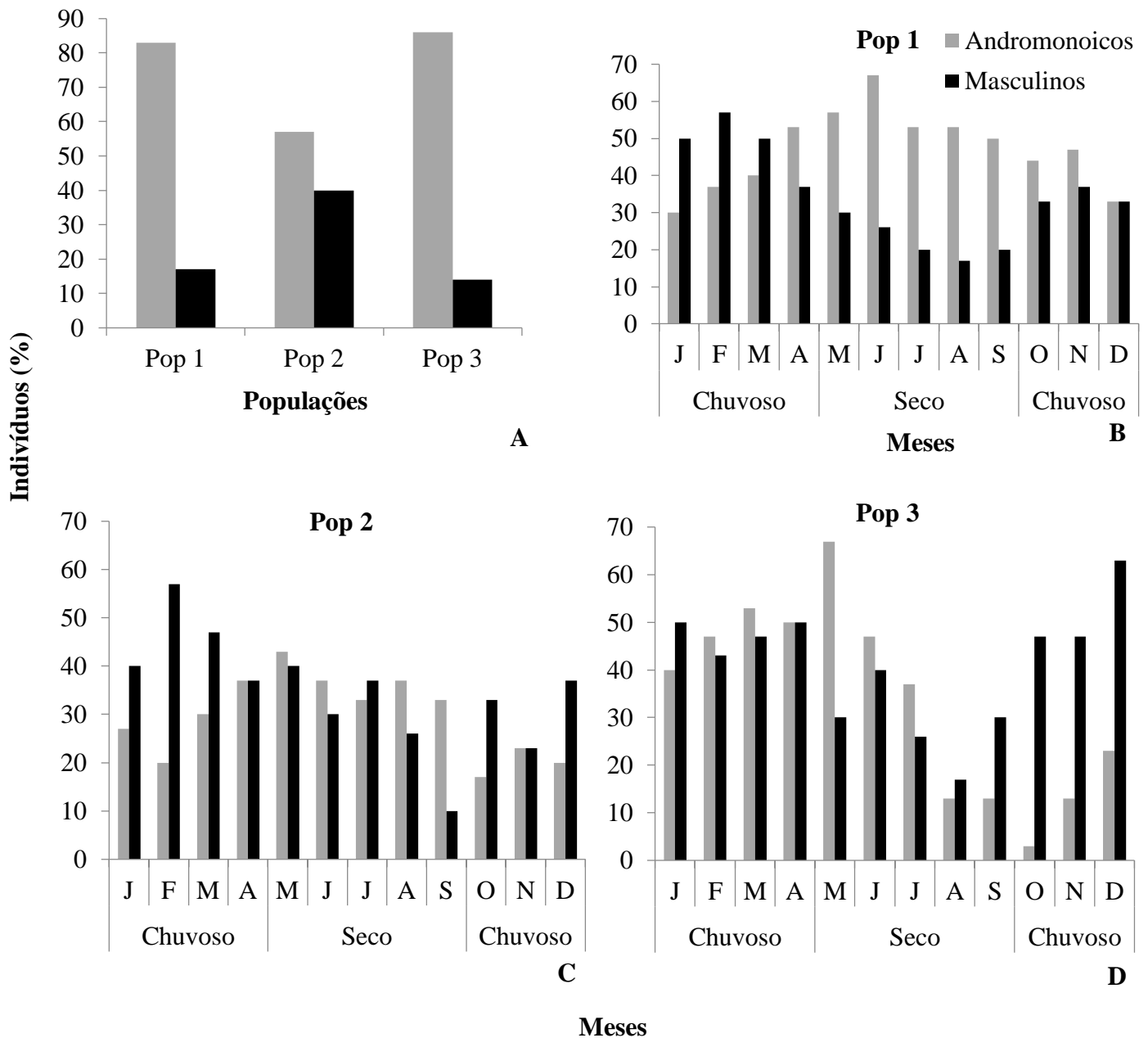


Figura 3. Porcentagem de indivíduos andromonoicos e masculinos de *Solanum lycocarpum* A. St. Hil (Solanaceae) na população 1 (Fazenda UFG, Catalão, GO), população 2 (Campo Alegre de Goiás, GO) e população 3 (Fazenda Pontinhas, Orizona, GO). A: Indivíduo que foram, exclusivamente, andromonoicos e masculinos ao longo do período de estudo nas três populações. B: Indivíduos andromonoicos e masculinos ao longo dos meses na população 1. C: Indivíduos andromonoicos e masculinos ao longo dos meses na população 2. D: Indivíduos andromonoicos e masculinos ao longo dos meses na população 3.

A razão sexual de flores H para flores M, foi de 1:41, sendo a média de cinco flores hermafroditas para 205 masculinas (n=90) (Figura 4). Além disso, o número mensal de flores M produzidas no período de estudo foi sempre superior (97%) em relação à de flores H (3%) em todas as populações.

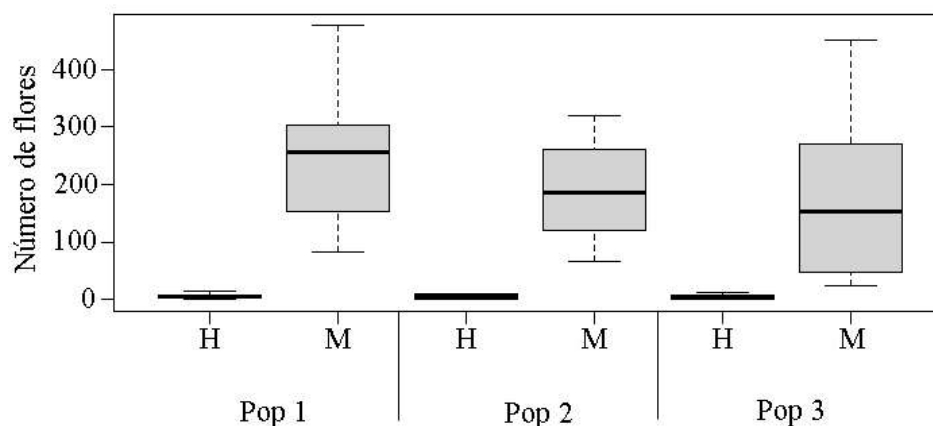


Figura 4. Número de flores hermafroditas (H) e masculinas (M) produzidas em três populações de *Solanum lycocarpum* A. St. Hil (Solanaceae) (Pop 1: Fazenda UFG, Catalão, GO; Pop 2: Campo Alegre de Goiás, GO e Pop 3: Fazenda Pontinhas, Orizona, GO).

Em relação à funcionalidade do sistema sexual, as flores de *S. lycocarpum* se diferem, significativamente, na quantidade de grãos de pólen produzidos entre os tipos florais, sendo que as flores H produzem mais pólen que as M. Do mesmo modo, houve diferença na quantidade polínica produzida nas populações e nos tipos florais entre populações (interação tipo-população). Em relação à viabilidade polínica, as flores M possuem, significativamente, mais pólen viáveis do que as H (detalhes na Tabela 3). Quanto aos óvulos, as flores M também os possuem, porém estes são em menor quantidade (Tabela 3) e claramente, com tamanho reduzido, quando comparado aos óvulos das flores H. Além da diferença significativa da quantidade de óvulos produzidos entre os tipos florais, o número de óvulos foi distinto nas populações e entre os tipos (interação tipo-população na Tabela 3). Ao analisar a quantidade de óvulos das flores hermafroditas (ca. 400) e o número de sementes por fruto (ca. 340), constata-se que 85% desses óvulos formaram sementes.

De acordo com a quantidade de grãos de pólen (mediana de 1.620.000) e com a quantidade de óvulos (ca. 400), a proporção pólen/óvulo foi de, aproximadamente, 4.050 P/O. Em oito frutos

avaliados, foram encontradas 337±116 sementes, com ca. de 500g (±220g) e, aproximadamente, 10 mm de diâmetro (±1,6mm).

Tabela 3. Quantidade e viabilidade do pólen e dos óvulos em flores hermafroditas e masculinas em *Solanum lycocarpum* A. St. Hil (Solanaceae) de três populações (Fazenda UFG, Catalão, GO, Campo Alegre de Goiás, GO e Fazenda Pontinhas, Orizona, GO). Valor da mediana das variáveis em flores hermafroditas (H) e masculinas (M) e o número de flores avaliadas (N). Foram comparados os dados entre os tipos florais, população e entre os tipos florais das populações (interação entre os fatores tipo-população), utilizando o GLMM, mostrando os valores de desvio (dF), Qui-quadrado (x²) e valores de p. *valores significativos.

Variáveis	Mediana (N)		dF	GLMM	
	H	M		x ²	p
Quantidade polínica	1.740.000 (45)	1.620.000 (45)			
Tipo floral			1	157180	<0.001*
População			2	736101	<0.001*
Interação tipo-população			2	12279	<0.001*
Viabilidade polínica	72% (45)	87% (45)			
Tipo floral			1	41.75	<0.001*
População			2	5.95	0.051
Interação tipo-população			2	7.15	0.03*
Quantidade de óvulos	402 (30)	136 (30)			
Tipo floral			1	3295.50	<0.001*
População			2	28.74	<0.001*
Interação tipo-população			2	23.66	<0.001*
Óvulos que formaram sementes	85% (8)	0% (8)			

FENOLOGIA – Embora haja oscilações, *Solanum lycocarpum* produz flores e frutos ao longo de todo o ano (Figura 5). Pode-se observar que, embora existam diferenças na fenologia das populações, de forma geral, em todas elas as maiores porcentagens de flores produzidas foram no período chuvoso, com pico no mês de fevereiro (64%), reduzindo a floração no período seco. Já as maiores porcentagens de frutos foram no período seco, com pico no mês de maio (36%). Além disso, no mês de julho houve mais flores do que frutos nos indivíduos (Figura 5).

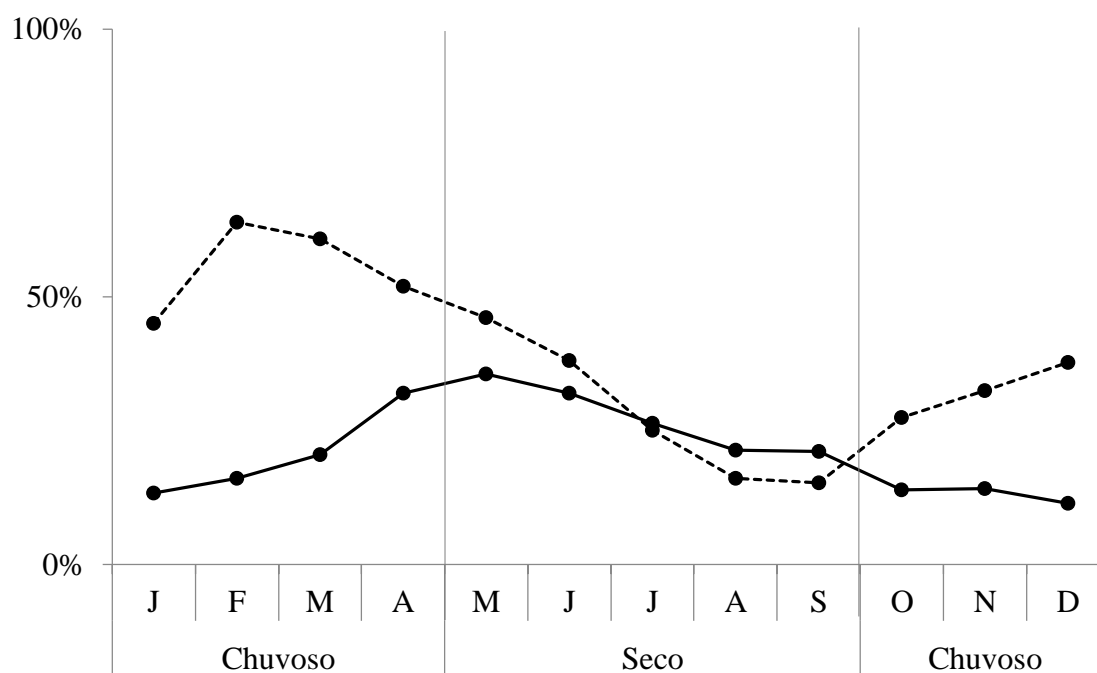


Figura 5. Índice de Intensidade de flores (- - -) e frutos (—•—) produzidos nos indivíduos de *Solanum lycocarpum* A. St. Hil (Solanaceae) ao longo dos meses de janeiro a dezembro de 2017. Os dados fenológicos foram trabalhos seguindo Fournier (1974) e são referentes a três populações (Fazenda UFG, Catalão, GO, Campo Alegre de Goiás, GO e Fazenda Pontinhas, Orizona, GO).

Foi observado que os indivíduos andromonoicos foram mais sincrônicos na floração do que os masculinos, com maior sincronia no período chuvoso (Figura 6). O mês com maior número de indivíduos andromonoicos foi o mês de abril com 94%. Já os indivíduos masculinos estiveram em maior sincronia de floração no mês de maio (86%). No mesmo mês de maio, a porcentagem de indivíduos masculinos e andromonoicos com flores foram iguais (86%). Já no período seco, principalmente no mês de agosto e setembro, houve menos indivíduos andromonoicos e masculinos com flores.

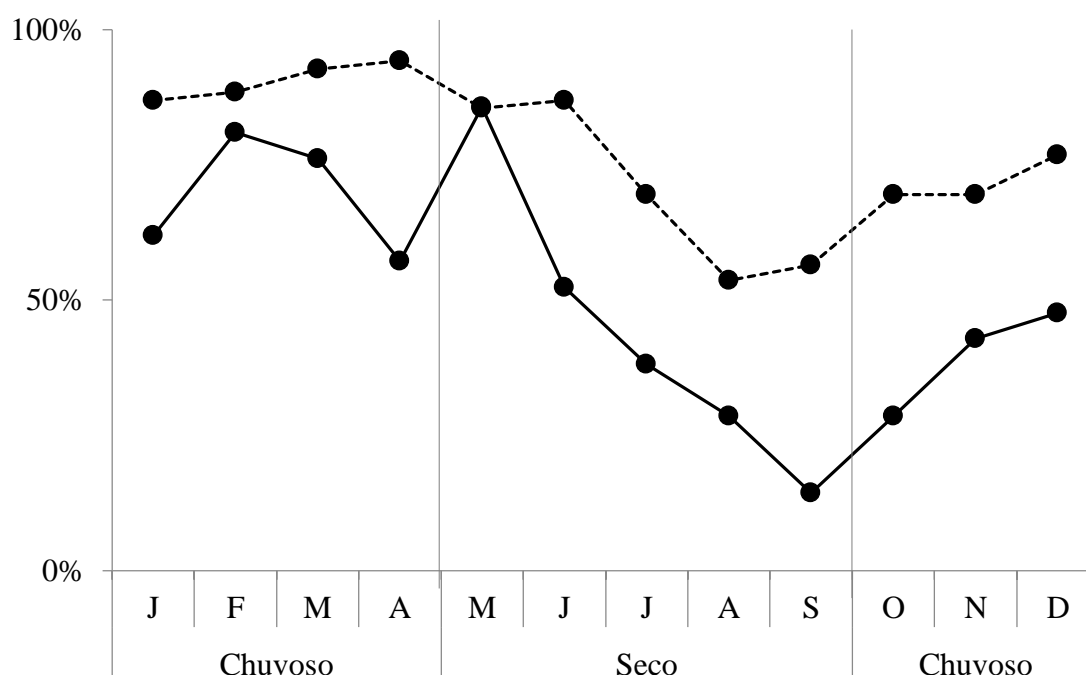


Figura 6. Sincronismo dos indivíduos andromonoicos (- - -) e masculinos (—•—) de *Solanum lycocarpum* A. St. Hil (Solanaceae) que produziram flores ao longo dos meses de janeiro a dezembro de 2017 (Índice de Atividade). Os dados fenológicos dos gráficos são referentes a três populações (Fazenda UFG, Catalão, GO, Campo Alegre de Goiás, GO e Fazenda Pontinhas, Orizona, GO).

SISTEMA DE ACASALAMENTO – Os frutos foram formados apenas por polinização natural e cruzada, sendo então *Solanum lycocarpum* uma espécie autoincompatível. Ainda nos testes, foi verificado que apenas as flores hermafroditas desenvolveram frutos (Tabela 4).

Tabela 4. Resultados dos testes do sistema de acasalamento realizados nos tipos florais (hermafroditas e masculinas) na Fazenda Pontinhas, Orizona, GO.

Tratamentos	Frutos obtidos (Flores testadas) – Porcentagem de sucesso	
	Flores Masculinas	Flores Hermafroditas
Polinização natural	0 (15) – 0%	8 (15) – 54%
Polinização cruzada	0 (15) – 0%	10 (15) – 67%
Autopolinização manual	0 (15) – 0%	0 (15) – 0%
Autopolinização espontânea	0 (15) – 0%	0 (15) – 0%
Agamospermia	0 (15) – 0%	0 (15) – 0%

BIOLOGIA DA POLINIZAÇÃO - Foram verificadas 275 visitas em 24 horas de observação. Observou-se visitantes florais a partir das 07:00 até às 18:00hs, porém houve maior frequência de visitas às 08:00, às 12:00 e às 14:00hs, sendo o último horário com maior número de visitas (Figura 7). *Solanum lycocarpum* corresponde a uma espécie, tipicamente, melitofílica, uma vez que possui a respectiva síndrome e todas as visitas foram realizadas por abelhas, sobretudo as que possuem a capacidade de vibração da musculatura para a liberação do pólen (*buzz pollination*). Dentre esses indivíduos de abelhas, dois deles foram observados com comportamento pilhador (*Apis mellifera* e *Trigona spinipes*), no qual coletava pólen nas pétalas das flores.

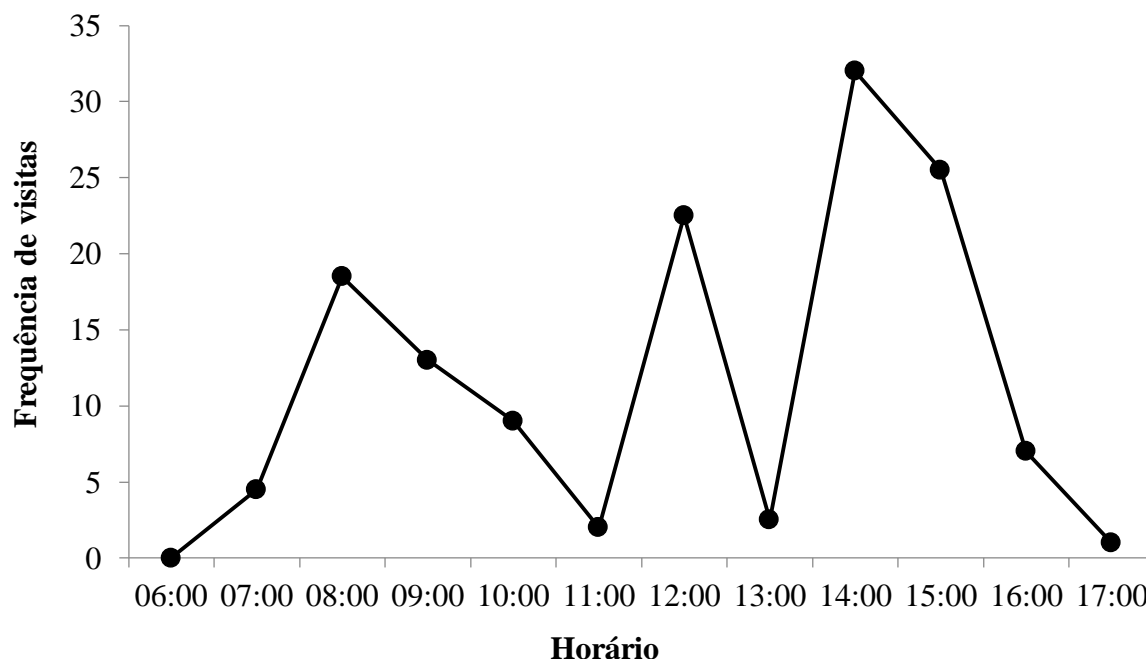


Figura 7. Frequência de visitas das abelhas em diferentes horários das 06:00 às 18:00 horas em *Solanum lycocarpum* A. St. Hil (Solanaceae) na Fazenda UFG, Catalão, GO.

Foram observadas 17 espécies de abelhas visitantes de *Solanum lycocarpum* pertencentes às famílias Apidae, Andrenidae e Halictidae, sendo essas abelhas de vários tamanhos, de pequenas com 7 mm, a abelhas grandes com 33 mm. As espécies visitantes foram semelhantes nas três populações, porém a frequência foi diferente. Na População 1, as abelhas responsáveis pela maior parte das visitas foram *Epicharis flava* e *E. analis* (27% do total de visitas), seguido das abelhas *Augochloropsis* sp. 3 (22%), *Bombus* spp. (*B. morio*, *B. brevivillus*, *B. pauloensis*) (17%), *Oxaea* cf. *flavescens* (16%) e *Exomalopis fulvofasciata* (6%). Na População 2, as abelhas que realizaram mais visitas foram: *O. flavescens* (26%), *E. fulvofasciata* (22%), *Augochloropsis* sp. 3 (21%) e *Ephicaris* sp.(4%). Já na População 3, a abelha *Centris scopipes* foi responsável por 29% do total

de visitas, seguidos das abelhas *Xylocopa suspecta* (17%), *O. flavescens* (16%), além de *Ephicaris* sp. e *E. fulvofasciata* com 10% cada.

Como pode ser notado na Figura 8, abelhas de menor tamanho corporal (10 e 11 mm de comprimento), como *Augochloropsis* sp. e *Exomalopsis fulvofasciata*, agarram as anteras de flores M, lateralmente, e vibram as mesmas de forma individual (Figura 8A, 8B). O mesmo comportamento dessas abelhas foi observado em flores H (estigma exsertos), no qual vibravam as anteras individualmente havendo pouco contato com o estigma. Enquanto isso, abelhas de maior tamanho corporal, como *Oxaea flavescens*, *Ephicaris* sp. e *Xylocopa suspecta* (18 e 20 mm de comprimento), vibravam o cone de estames havendo contato direto entre o estigma e o abdome do visitante.



Figura 8. Abelhas observadas com frequência em flores de *Solanum lycocarpum* A. St. Hil (Solanaceae) em três populações (Fazenda UFG, Catalão, GO, Campo Alegre de Goiás, GO e Fazenda Pontinhas, Orizona, GO) e seu comportamento na polinização por vibração. A: *Exomalopsis fulvofasciata* e B: *Augochloropsis* sp..

A maior parte das visitas observadas foi em flores masculinas, devido à maior proporção destas nos indivíduos. Embora os dados tenham mostrado que as flores hermafroditas são maiores e produzem mais pólen (embora mais inviáveis) do que as masculinas, não foram observadas maior número de visitas e nenhuma preferência a este tipo floral, principalmente pelo seu número reduzido nos indivíduos. Em indivíduos que possuíam ambos os tipos florais, foram observados que 24% das flores masculinas foram visitadas (n=126 flores visitadas de 516 flores presentes nos

indivíduos), enquanto que as flores hermafroditas foram 20% (n=9 flores visitadas de 45 flores presentes nos indivíduos).

6 DISCUSSÃO

Alguns indivíduos presentes nas populações de *S. lycocarpum* foram andromonoicos (observados pela presença de flores masculinas e hermafroditas/frutos), enquanto outros foram, exclusivamente, masculinos (presença apenas de flores masculinas e ausência de frutos ou indícios deles). Esse comportamento não corresponde ao andromonoico, tanto no âmbito específico, quanto populacional e individual, não existindo na literatura uma nomenclatura específica que descreva a configuração encontrada. É fato que a expressão da andromonoicia tem se mostrado variável entre indivíduos, populações e anos, contudo em *S. lycocarpum* o que parece existir é um sistema sexual que investe com mais afinco na produção de indivíduos/flores masculinas. É válido pensar que os indivíduos que se apresentaram somente como masculinos em todo o período de estudo não atuam somente como doadores de pólen, pois o papel reprodutivo das flores masculinas envolve, além da doação de pólen, a atração de polinizadores (Anderson & Symon 1989). Além disso, a maior proporção de indivíduos/flores masculinas durante o período de estudo, coincidente com a época de máxima floração, pode prevenir uma superprodução de frutos comumente custosos (Coleman & Coleman 1982). Ainda, o período com maior porcentagem de frutos foi o mesmo em que houve uma queda na produção de flores, indicando a economia dos recursos que já estaria sendo utilizado na produção dos diásporos, já que em *S. lycocarpum* eles são grandes, carnosos e com muitas sementes (Lorenzi 1998, Castellani et al. 2008). Além do mais, a baixa proporção de flores hermafroditas (3% do total de flores) pode indicar uma segurança energética por meio de uma menor produção de frutos.

Apesar do sistema sexual encontrado em *S. lycocarpum* não ser o andromonoico, as vantagens e desvantagens de se manter indivíduos/flores masculinas pode ser compartilhado com o referido sistema. Muitos autores discutem que a andromonoicia seria um mecanismo de alocação de recursos, no qual as flores masculinas, com seus ovários reduzidos e menores custos energéticos na produção de verticilos menores, reduzem o investimento e permitem que a energia sobressalente seja redistribuída para outras funções na planta, como crescimento vegetativo, armazenamento e/ou aumento do potencial reprodutivo (Primack & Lloyd 1980, Bertin 1982, Solomon 1986, Spalik 1991, Emms 1993, Elle 1999, Miller & Diggle 2007). Se os recursos são imprevisíveis em estágios anteriores, deve ser vantajoso regular o investimento para a fase de frutificação, porque o desenvolvimento do fruto representa um dreno significativo sobre os

recursos disponíveis (Lloyd 1980). Assim, se a produção de flores masculinas é um mecanismo para regular a alocação para a função feminina (produção de frutos), então as espécies de com frutos grandes devem ser mais, fortemente, andromonoicas do que as de frutos pequenos, uma vez que mais recursos são necessários para amadurecer seus frutos (Symon 1979, Miller & Diggle 2003). A previsão de que a forte andromonoiccia esteja associada a flores e ovários grandes, que se tornam frutos avantajados (Miller & Diggle 2007), assume que os recursos limitam a produção de frutos (Whalen & Costich 1986). Essa associação é consistente com a hipótese de que andromonoiccia é um mecanismo de regulação pré-antese do conjunto de frutos (Bertin 1982, Whalen & Costich 1986). Outra consequência natural da andromonoiccia é aumentar os índices de pólen/óvulo (Coleman & Coleman 1982). Em *S. lycocarpum*, o alto índice P/O (4.050) se deu, principalmente, pela grande quantidade de grãos de pólen produzidos, devido, provavelmente, ao pólen ser o único recurso oferecido aos visitantes (Cruden 2000), exercendo, dessa forma, uma dupla função, gametófito masculino e alimentação aos polinizadores (Agostini et al. 2014).

Em *S. lycocarpum*, a expressão sexual dos indivíduos variou ao longo do tempo e entre as populações, sendo que esta distribuição dos tipos de flores pode sugerir que os indivíduos possam responder, sensivelmente, às condições ambientais (Primack & Lloyd 1980) e/ou as mudanças na disponibilidade de recursos à reprodução (May & Spears-Jr 1988, Diggle 1994, Miller & Diggle 2003). Na espécie andromonoica *Cneorum tricoccon* (Cneoraceae), a expressão e a razão sexual variaram sazonalmente ao longo do tempo e entre populações, indicando que fatores como nutrientes do solo, luz, precipitação, temperatura etc. podem influenciar nos recursos sexuais alocados (Traveset 1995). Diferenças significativas no investimento de recursos foram encontradas entre flores masculinas e hermafroditas (Zhang & Tan 2009), sendo que a expressão sexual é, parcialmente, determinada pelo estado de recurso do indivíduo (Diggle 1993), no qual o ambiente tem uma forte influência na expressão de caracteres vegetais e florais (Elle 1999). Estudos mostram que quando os recursos estavam em abundância no ambiente, a função feminina foi priorizada (Diggle 1993). Porém, com o ambiente em estresse e com limitação dos recursos houve maior produção de flores masculinas (Diggle 1994), condição essa comum em ambientes perturbados onde *S. lycocarpum* é encontrada. Junto ao fator ambiental, a quantidade de polinizadores pode também influenciar no número de flores hermafroditas produzidas, sendo que na falta de polinizadores poderá haver um acréscimo no número de flores hermafroditas a fim de aumentar a chance de formação dos frutos, enquanto com polinizadores frequentes, a maior produção de flores masculinas em abundância seria vantajosa para diminuir o investimento de recursos sem reduzir a função masculina (Whalen & Costich 1986, Diggle & Miller 2013).

Ao comparar as características morfológicas de ambos os tipos florais, foi observado que as flores hermafroditas de *S. lycocarpum* são maiores que as masculinas em largura e comprimento da corola, como relatado também por Tavares et al. (2017). Flores hermafroditas foram maiores que as masculinas em diversos estudos com espécies de *Solanum* andromonoicas (Solomon 1986, Elle 1998, Diggle & Miller 2004, Zambon & Agostini 2017). Algumas explicações precursoras foram dadas afirmando que essas diferenças no tamanho da flor poderiam não ser pelo seu fenótipo sexual, mas devido à localização na inflorescência (Diggle & Miller 2004), porém estudos posteriores indicaram que mesmo estando na mesma posição das hermafroditas na inflorescência, as flores masculinas são menores do que as flores hermafroditas (Vallejo-Marín & Rausher 2007b). Outros trabalhos acreditam que flores hermafroditas maiores têm como função principal a atração de um número maior de polinizadores, porém o observado nas populações estudadas de *S. lycocarpum* é que os visitantes não possuem uma preferência por algum tipo floral e que 15% dos óvulos não são fecundados. O que parece acontecer é que como o teor de nitrogênio é semelhante para os dois tipos florais (Solomon 1986), o menor tamanho das flores masculinas pode significar que menos nitrogênio e energia são gastos na síntese de verticilos vegetativos maiores, o que poderia sinalizar alocação de recursos para funções femininas das flores H dos indivíduos andromonoicos e/ou investimento em grãos de pólen viáveis nas flores M.

Em *S. lycocarpum*, as flores e os indivíduos M possuem grãos de pólen mais viáveis do que as flores H, mostrando que essas flores têm um maior potencial na função masculina do que as flores hermafroditas (Elle & Meagher 2000) e que os indivíduos masculinos somatizam à fonte doadora de pólen. Nesse sentido, em *S. lycocarpum*, o menor gasto energético na produção de uma flor menor, com pistilos reduzidos e a não produção de óvulos viáveis, faz com que as flores masculinas sejam mais abundantes e produzam mais pólenes viáveis, apontando uma especialização em função do sexo masculino, destacando o seu papel na população. Plantas que produzem uma maior proporção de flores masculinas apresentaram maior fitness masculino (Dai & Galloway 2012), o que sugere que essas flores são mais eficientes do que flores hermafroditas na exportação de pólen (Elle & Meagher 2000). Isso representa uma vantagem, já que a presença de indivíduos masculinos, assim como as flores masculinas nos indivíduos andromonoicos, nas populações de *S. lycocarpum*, podem aumentar tanto o fitness masculino, quanto o feminino, devido ao aumento da disponibilidade de pólen (Traveset 1995, Vallejo-Marín & Rausher, 2007b). Em contraste, outro estudo não encontrou nenhuma diferença no sucesso entre flores hermafroditas e masculinas, sendo que as flores masculinas não têm uma maior doação de pólen em relação às flores hermafroditas (Vallejo-Marín & Rausher 2007b). Esses achados

contraditórios a respeito do aumento na doação de pólen podem ser explicados pelo fato de que em populações diferentes o sucesso feminino ou masculino pode ser diferente (Vallejo-Marín & Rausher 2007a) em função das diferenças na composição dos polinizadores (Quesada-Aguilar et al. 2008).

A permanência da produção de grãos de pólen não funcionais nas flores hermafroditas de *S. lycocarpum* poderia fazer com que os visitantes continuem as visitas pelo fato do recurso ainda estar presente nestas flores, funcionalmente, femininas (Conolly & Anderson 2003). Além disso, as flores hermafroditas de *S. lycocarpum* produzem maior quantidade de grãos de pólen do que as masculinas, sendo esse pólen nas anteras um incentivo para as abelhas gastarem um longo tempo nas flores (Conolly & Anderson 2003) ou garantir mais visitas nessas flores, havendo a transferência de pólen ao estigma. Além de diferenças de quantidade e viabilidade polínica entre os tipos florais, variações entre os tipos florais das populações foram encontradas. As variações na produção de pólen nos tipos florais entre as populações (além dos tamanhos distintos das flores) podem indicar também mais uma forma de alocação de recursos pós-frutificação (Spalik & Woodell 1994), como a alta capacidade de germinação das sementes de *S. lycocarpum* (comm. pers., Nilo, A. N.).

Os testes de autopolinização mostraram que *Solanum lycocarpum* é autoincompatível, evidenciando a importância de vetores bióticos na transferência do pólen (Oliveira-Filho & Oliveira 1988). A espécie é melitofílica, no qual os polinizadores efetivos são abelhas que possuem a capacidade de vibrar a sua musculatura torácica para liberar o pólen presente nas anteras, processo chamado de polinização por vibração (*buzz pollination*) (Buchmann & Hurley 1978). Como as abelhas visitantes foram de diversos tamanhos (de 7 a 33 mm), foram observados diferentes comportamentos destas nas flores. Abelhas de menor tamanho corporal (10 e 11 mm de comprimento) como *Augochloropsis* sp. e *Exomalopsis fulvofasciata*, tanto em flores de pistilo curto quanto nas de pistilo longo, agarravam as anteras lateralmente, vibrando-as de forma individual, havendo nenhum ou pouco contato com o estigma (interferência sexual). Já as abelhas de maior tamanho corporal, como *Oxaea flavescens*, *Ephicaris* sp., *Centris scopipes* e *Xylocopa suspecta* (de 17 a 30 mm de comprimento), vibravam o cone de anteras, havendo contato entre o estigma e o abdome da abelha. Em outro estudo com *S. lycocarpum*, as abelhas mais eficientes na formação de frutos em primeira visita foram as de maior tamanho corporal, diferentemente das de menor tamanho (Tavares et al. 2017). Esses achados mostram que o tamanho corporal da abelha parece ser um fator importante para uma polinização efetiva, como foi confirmado em *S. rostratum*, no qual o tamanho do inseto, em relação à flor, foi o principal determinante na eficiência do serviço de polinização (Solís-Montero et al. 2015). Em *S. carolinense*, a função

primária das flores (como doador de pólen ou receptor de pólen) variou de acordo com o polinizador que visitava a flor, de forma que as flores hermafroditas seriam melhores receptoras de pólen, enquanto as masculinas doadoras (Quesada-Aguilar et al. 2008).

Uma vez que as flores masculinas de *S. lycocarpum* ainda possuem pistilos vestigiais (assim como outras *Solanum* andromonoicas), é evidente que o sistema sexual presente na espécie é uma característica derivada, diretamente, da condição hermafrodita (Lewis 1942, Coleman & Coleman 1982, Zhang & Tan 2009). A menor porcentagem de viabilidade polínica nas flores hermafroditas e estas atuando melhor na recepção do que na doação de pólen (indicando uma especialização a função feminina), além da presença de indivíduos, exclusivamente, masculinos, indica que o sistema sexual de *S. lycocarpum* pode ser um dos caminhos evolutivos para outros sistemas sexuais, como a dioicia (Primack & Lloyd 1980, Solomon 1986). Em *Solanum*, espécies no qual as flores hermafroditas possuíam grãos de pólen inviáveis foram consideradas como funcionalmente dioicas (Anderson & Symon 1989). Sendo assim, há duas rotas possíveis na evolução da dioicia: o surgimento por mutação da esterilidade masculina ou feminina, resultando em androdioicia ou ginodioicia, respectivamente, ou uma seleção disruptiva de uma variação existente (distilia, monoicia) (Charlesworth 1984, Oliveira & Maruyama 2014). Acredita-se que a dioicia pode ter evoluído do hermafroditismo também através da andromonoicia, por meio de um passo adicional para a androdioicia (Anderson & Symon 1989), principalmente em espécies em que a produção de flores hermafroditas é baixa e alguns indivíduos podem não produzir frutos (Charlesworth 1984), como ocorre nas populações estudadas de *S. lycocarpum*.

7 CONSIDERAÇÕES FINAIS

A expressão sexual de *Solanum lycocarpum* variou ao longo do tempo e entre populações. Além disso, alguns indivíduos apresentaram apenas flores masculinas, não apresentando flores hermafroditas ou frutos em todo o período de estudo. Nesse sentido, torna-se necessário a caracterização desses indivíduos “masculinos” quanto às suas características vegetativas e a distribuição destes nas populações. Assim será possível identificar os fatores que podem estar influenciando na expressão sexual da população. Além de que é possível afirmar que esse sistema torna-se interessante para a alocação de recursos para a produção de frutos custosos, sendo que a espécie possui alguns mecanismos compensatórios, reduzindo os custos energéticos à reprodução, como menor viabilidade polínica e dos óvulos, menor tamanho floral e pistilos reduzidos. Quanto ao sistema de polinização, experimentos de eficiência dos polinizadores são necessários a fim de esclarecer quais são os polinizadores mais efetivos. Ainda, seria interessante testar o papel dos

diferentes tipos florais na formação dos frutos o que poderia reforçar a hipótese de especialização em função do sexo.

8 REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

Agostini, K., Lopes, A.V. & Machado, I.C. 2014. Recursos Florais. In: Rech, A.R., Agostini, K., Oliveira, P.E. & Machado I.C. (Orgs.). *Biologia da Polinização*. Rio de Janeiro: Projeto Cultural. p. 130-150.

Aires, S.S., Ferreira, A.G. & Borghetti, F. 2005. Efeito alelopático de folhas e frutos de *Solanum lycocarpum* A. St.-Hil. (Solanaceae) na germinação e crescimento de *Sesamun indicum* L. (Pedaliaceae) em solo sob três temperaturas. *Acta bot. bras.* 19(2): 339-344

Anderson, G.J., Bernardello, G. & Santos-Guerra, A. 2015. Reproductive biology of *Solanum vespertilio* (Solanaceae), a zygomorphic, heterantherous, enantiostylous, and andromonoecious rare Canary Islands endemic. *Plant Syst Evol.* 301:1191–1206.

Anderson, G.J. & Symon, D.E. 1989. Functional dioecy and andromonoecy in *Solanum*. *Evolution* 43(1): 204-219.

Araújo, N.D., Coelho, V.P.M. & Agra, M.F. Estudo farmacobotânico comparativo de folhas de *Solanum crinitum* Lam., *Solanum gomphodes* Dunal e *Solanum lycocarpum* A. St.-Hil., Solanaceae. *Revista Brasileira de Farmacognosia* 20(5): 666-674.

Ascheri, D.P.R., Moura, W.S., Ascheri, J.L.R. & Junior, E.A.F. 2009. Propriedades termodinâmicas de adsorção de água do amido de rizomas do lírio-do-brejo (*Hedychium coronarium*). *Ciênc. Technol. Aliment.* 29(2): 1-9.

Barreto, L.S., Oliveira, F.F. & Castro, M.S. 2006. Abelhas visitantes florais de *Solanum lycocarpum* St. Hil. (Solanaceae) no Morro do Pai Inácio, Palmeiras, Bahia, Brasil. *Sitentibus Série Ciências Biológicas* 6(4): 267-271.

Bertin, R.I. 1982. The evolution and maintenance of andromonoecy. *Evolutionary Theory* 6: 25–32.

Bezerra, E.L. & Machado, I.C. 2003. Biologia floral e sistema de polinização de *Solanum stramonifolium* Jacq. (Solanaceae) em remanescente de Mata Atlântica, Pernambuco. *Acta bot. bras.* 17(2): 247-257.

- Buchmann, S.L. & Hurley, J.P. 1978. A biophysical model for buzz pollination in Angiosperms. *J. theor. Biol.* 12: 639-657.
- Cardoso, E. & Moreno, M.I.C. 2013. Considerações sobre aspectos da vegetação na Fazenda Pé do Morro, da Universidade Federal de Goiás, Campus Catalão. *Brazilian Geographical Journal* 4(1): 169-180.
- Castellani, E.D., Damião-Filho, C.F., Aguiar, I.B. & De Paula, R.C. 2008. Morfologia de frutos e sementes de espécies arbóreas do gênero *Solanum* L. *Revista Brasileira de Sementes* 30 (1): 102-113.
- Charlesworth, D. 1984. Androdioecy and the evolution of dioecy. *Biological Journal of the Linnean Society* 23: 333-348
- Coleman, J.R. & Coleman, M.A. 1982. Reproductive biology of a andromonoecious *Solanum* (*S. palinacanthum* Dunal). *Biotropica* 14(1): 69-75.
- Conolly, B.A. & Anderson, G.J. 2003. Functional significance of the androecium in staminate and hermaphroditic flowers of *Solanum carolinense* (Solanaceae). *Plant Syst. Evol.* 240: 235–243.
- Costa, R.A., Lambert, R.A. & Perin, G.F. 2008. Infiltração de água em solo saturado em diferentes usos e sistemas de manejo. *Anais da 4ª Semana do Servidor e 5ª Semana Acadêmica da Universidade Federal de Uberlândia*. Uberlândia-MG.
- Cruden, R.W. 1977. Pollen-ovule ratios: a conservative indicator of breeding systems in flowering plants. *Evolution*, 3: 1-46.
- Cruden, R.W. 2000. Pollen grains: why so many? *Plant Syst. Evol.* 222:143-165.
- Dai, C. & Galloway, L.F. 2012. Male flowers are better fathers than hermaphroditic flowers in andromonoecious *Passiflora incarnate*. *New Phytologist* 193: 787–796.
- De Luca, P.A., Bussière, L.F., Souto-Vilaros, D., Goulson, D., Mason, A.C. & Vallejo-Marín, M. 2013. Variability in bumblebee pollination buzzes affects the quantity of pollen released from flowers. *Oecologia* 172: 805–816.
- De Luca, P.A. & Vallejo-Marín, M. 2013. What's the 'buzz' about? The ecology and evolutionary significance of buzz-pollination. *Current Opinion in Plant Biology* 16:1–7.
- Diggle, P.K. 1991. Labile sex expression in andromonoecious *Solanum hirtum*: floral development and sex determination. *American Journal of Botany* 78(3): 377-393.

- Diggle, P.K. 1993. Developmental Plasticity, Genetic Variation, and the Evolution of Andromonoecy in *Solanum hirtum* (Solanaceae). *American Journal of Botany* 80 (8): 967-973.
- Diggle, P.K. 1994. The expression of andromonoecy in *Solanum hirtum* (Solanaceae): phenotypic plasticity and antogenetic contingency. *American Journal of Botany* 81(10): 1354-1365.
- Diggle, P.K. & Miller, J.S. 2004. Architectural effects mimic floral sexual dimorphism in *Solanum* (Solanaceae). *American Journal of Botany* 91(12): 2030–2040.
- Diggle, P.K. & Miller, J.S. 2013. Developmental plasticity, genetic assimilation, and the evolutionary diversification of sexual expression in *Solanum*. *American Journal of Botany* 100(6): 1050–1060.
- Dupont, Y.L. & Olesen, J.M. 2006. Andromonoecy and buzz pollination in *Solanum* species (Solanaceae) endemic to the Canary Islands. *Anales del Jardín Botánico de Madrid* 63(1): 63-66.
- Elias, S.R.M., Assis, R.M., Stacciarini-Seraphin, E. & Rezende, M. H. 2003. Anatomia foliar em plantas jovens de *Solanum lycocarpum* A.St.-Hil. (Solanaceae). *Revista Brasil. Bot.* 26(2): 169-174.
- Elle, E. 1998. The quantitative genetics of sex allocation in the andromonoecious perennial, *Solanum carolinense* (L.). *Heredity* 80: 481-488.
- Elle, E. 1999. Sex allocation and reproductive success in the andromonoecious perennial *Solanum carolinense* (Solanaceae). I. Female Success. *American Journal of Botany* 86(2): 278–286.
- Elle, E. & Meagher, T.R. 2000. Sex allocation and reproductive success in the andromonoecious perennial *Solanum carolinense* (Solanaceae). *The American Naturalist* 156(6): 622-636.
- Emms, S.K. 1993. Andromonoecy in *Zigadenus paniculatus* (Liliaceae): spatial and temporal patterns of sex allocation. *American Journal of Botany*. 80 (8): 914-923.
- Ferreira, F.S.O & Cardoso, E. 2013. Estrutura fitossociológica de campo sujo no município de Catalão - GO. *Caminhos de Geografia* 14(45): 110–119.
- Forni-Martins, E.R., Marques, M.C.M. & Lemes, M.R. 1998. Biologia floral e reprodução de *Solanum paniculatum* L. (Solanaceae) no estado de São Paulo, Brasil. *Rev. bras. Bot.* 21(2):1-13.
- Fournier, L.A. 1974. Un método cuantitativo para la medición de características fenológicas en árboles. *Turrialba* 24: 422-423.
- Frankie, G.W., Haber, W.A., Opler, P.A. & Bawa, K.S. 1983. Characteristics and organization of large bee pollination systems in the Costa Rican dry forest. In: C.E. Jones & R.J. Little (Eds.).

- Handbook of experimental pollination biology* (Scientific and Academic Editions, New York. p. 411-447.
- Gallon, M.E., Barros, B.S.P., Silva, M.A., Dias, S.H.M. & Alves-da-Silva, G. 2015. Determinação dos parâmetros anatômicos, físico-químico e fitoquímicos das folhas de *Solanum lycocarpum* A. St.- Hill. *Rev. Bras. Pl. Med.* 17(4): 937-944.
- Guimarães, L.S. 2008. *Mancha parda (Septoria glycines Hemmi) da soja (Glycine max L.): aspectos etiológicos e de controle*. Tese de Doutorado em Fitopatologia. Universidade de Brasília, Brasília, DF.
- Hokche, O.D. & Ramírez, N. 2006. Biología reproductiva y asignación de biomassa floral en *Solanum gardneri* Sendth. (Solanaceae): uma especie andromonoica. *Acta Bot. Venez.* 29(1): 69-88.
- Judd, W.S. 2009. *Sistemática Vegetal: um enfoque filogenético*. 3.ed. Porto Alegre: Artmed. p. 459-462.
- Klink, C.A. & Machado, R.B. 2005. A conservação do Cerrado brasileiro. *Megadiversidade* 1(1): 147-155.
- Köppen, W. 1948. *Climatologia: con un estudio de los climas de la tierra*. Fondo de Cultura Econômica. México. 479p.
- Knapp, S, Persson, V. & Blackmore, S. 1998. Pollen morphology and functional dioecy in *Solanum* (Solanaceae). *Pl. Syst. Evol.* 210:113-139.
- Krohling, C.A., Eutrópio, F.J. & Silva, A.G. 2010. Interações inseto-planta em *Solanum hexandrum* Vell.(Solanaceae): polinização e herbivoria na Reserva Biológica de Duas Bocas, Cariacica, Espírito Santo. *Natureza on line* 8(2): 78-85.
- Lamim-Guedes, V., Martins, C. & Antonini, Y. 2011. Visitantes florais de lobeira (*Solanum lycocarpum* A. St. - Sil., Solanaceae) no sul de Minas Gerais. *X Congresso de Ecologia do Brasil*, São Lourenço-MG.
- Lewis, D. 1942. The evolution of sex in flowering plants. *Biological Reviews* 17: 46-67.
- Lorenzi, R. 1998. *Árvores brasileiras: manual de identificação e cultivo de plantas arbóreas nativas do Brasil*. Nova Odessa: Plantarum, v.2, p.326-327
- Llyod, D.G. 1980. Sexual strategies in plants. I. An hypothesis of serial adjustment of maternal investment during one reproductive session. *New Phytol.* 86: 69-79.

- Maêda, J.M. 1985. *Manual para uso da câmara de Newbauer para contagem de pólen em espécies florestais*. Universidade Federal Rural do Rio de Janeiro, Departamento de Silvicultura.
- Martins, K., Chaves, L.J., Buso, G.S.C. & Kageyama, P.Y. 2006. Mating system and fine-scale spatial genetic structure of *Solanum lycocarpum* St.Hil. (Solanaceae) in the Brazilian Cerrado. *Conservation Genetics* 7:957–969.
- May, P.G. & Spears-Jr., E.E. 1988. Andromonoecy and variation in phenotypic gender of *Passiflora incarnata* (Passifloraceae). *American Journal of Botany* 75 (12): 1830-1841.
- Miller, J.S. & Diggle, P.K. 2003. Diversification of andromonoecy in *Solanum* section *Lasiocarpa* (Solanaceae): the roles of phenotypic plasticity and architecture. *American Journal of Botany* 90(5): 707–715.
- Miller, J.S. & Diggle, P.K. 2007. Correlated evolution of fruit size and sexual expression in andromonoecious *Solanum* sections *Acanthophora* and *Lasiocarpa* (Solanaceae). *American Journal of Botany* 94(10): 1706–1715.
- Montemor, K.A. & Souza, D.T.M. 2009. Biodiversidade de polinizadores e biologia floral em cultura de berinjela (*Solanum melongena*). *Zootecnia Trop.* 27(1): 97-103.
- Motta-Junior, J.C. & Martins, K. 2002. The frugivorous diet of the maned Wolf: *Chrysocyon brachyurus* in Brazil: Ecology and conservation. In: Lercy, D.J. Silva, W.S. & Galetti, M. (Eds.). *Seed dispersal and frugivory: ecology, evolution and conservation*. CAB Internacional. p. 291-303.
- Moura, T.M., Martins K., Sujii, P.S., Sebbenn A.M. & Chaves, L.J. 2012. Genetic structure in fragmented populations of *Solanum lycocarpum* A. St.-Hil. with distinct anthropogenic histories in a Cerrado region of Brazil. *Genetics and Molecular Research* 11(3): 2674-2682.
- Moura, T.M., Oliveira, G.C.X. & Chaves, L.J. 2010. Correlação entre floração, frutificação e variáveis ambientais em *Solanum lycocarpum*. A. St. Hil, Solanaceae. *Biosci. J.* 26(3): 457-462.
- Moura, T.M., Sebben, A.M., Martins, K., Moreno, M.A., Oliveira, G.C.X., Chaves, L.J. & Kageyama, P.Y. 2011. Allelic diversity in populations of *Solanum lycocarpum* A. St.-Hil (Solanaceae) in a protected area and a disturbed environment. *Acta Botanica Brasilica* 25(4): 937-940.
- Nunes-Silva, P., Hrnccir, M & Imperatriz-Fonseca, V.L. 2010. A polinização por vibração. *Oecologia Australis* 14(1): 140-151.

- Oliveira, P.E. & Maruyama, P.K. 2014. Sistemas reprodutivos. In: Rech, A.R., Agostini, K., Oliveira, P.E. & Machado I.C. (Orgs.). *Biologia da Polinização*. Rio de Janeiro: Projeto Cultural. p. 71-92.
- Oliveira, S.C.C., Ferreira, A.G. & Borghetti, F. 2004. Efeito alelopático de folhas de *Solanum lycocarpum* A. St.-Hil. (Solanaceae) na germinação e crescimento de *Sesamum indicum* L. (Pedaliaceae) sob diferentes temperaturas. *Acta bot. bras.* 18(3): 401-406.
- Oliveira, S.C.C., Gualtieri, S.C.J., Domínguez, F.A.M., Molinillo, J.M.G. & Montoya, R.V. 2012. Estudo fitoquímico de folhas de *Solanum lycocarpum* A. St.-Hil (Solanaceae) e sua aplicação na alelopatia. *Acta Botanica Brasilica* 26(3): 607-618.
- Oliveira-Filho, A.T. & Oliveira, L.C.A. 1988. Biologia floral de uma população de *Solanum lycocarpum* St. Hil (Solanaceae) em Lavras-MG. *Revta. Brasil. Bot.* 11: 23-32.
- Peixoto, J.S.G. 2015. *A qualidade dos recursos hídricos superficiais no alto curso da bacia hidrográfica do córrego Campo Alegre – Goiás*. Dissertação de Mestrado em Geociências. Universidade de Brasília, Brasília, DF.
- Podolsky, R.D. 1992. Strange floral attractors: Pollinator attraction and the evolution of plant sexual systems. *Science* 258: 791-793.
- Primack, R.B. & Lloyd, D.G. 1980. Andromonoecy in the New Zealand montane shrub manuka, *Leptospermum scoparium* (Myrtaceae). *American Journal of Botany* 67 (3): 361-368.
- Quesada-Aguilar, A., Kalisz, S. & Ashman, T.L. 2008. Flower morphology and pollinator dynamics in *Solanum carolinense* (Solanaceae): implications for the evolution of andromonoecy. *American Journal of Botany* 95(8): 974–984.
- R Development Core Team. 2017. *R: A language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. Url: <https://www.R-project.org/>.
- Radford, A.E., Dickison, W.C., Massey, J.R. & Bell, C.R. 1974. *Vascular plant systematics*. Harper e Row, New York, USA, 220 pp.
- Rasband, W.S. 2016. ImageJ, National Institutes of Health, Bethesda, Maryland, USA, Url: <https://imagej.nih.gov/ij/>.
- Reuther, K. & Bockhoff, R.C. 2013. Andromonoecy and developmental plasticity in *Chaerophyllum bulbosum* (Apiaceae–Apioideae). *Annals of Botany* 112: 1495–1503.

- Solís-Montero, L., Vergara, C.H. & Vallejo-Marín, M. 2015. High incidence of pollen theft in natural populations of a buzz-pollinated plant. *Arthropod-Plant Interactions* 9: 599-611.
- Solomon, B.P. 1986. Sexual allocation and andromonoecy: resource investment in male and hermaphrodite flowers of *Solanum carolinense* (Solanaceae). *Amer. J. Bot.* 73(8): 1215-1221.
- Spalik, K. 1991. On evolution of andromonoecy and 'overproduction' of flowers: a resource allocation model. *Biological Journal of the Linnean Society* 42: 325-336.
- Spalik, K. & Woodell, S.R.J. 1994. Regulation of pollen production in *Anthriscus sylvestris*, an andromonoecious species. *Int. J. Plant Sci.* 155(6): 750-754.
- Stehmann, J.R., Mentz, L.A., Agra, M.F., Vignoli-Silva, M., Giacomini, L. & Rodrigues, I.M.C. 2018. Solanaceae. In: Lista de espécies da flora do Brasil 2020. Rio de Janeiro: Jardim Botânico do Rio de Janeiro. Disponível em: <http://floradobrasil.jbrj.gov.br/reflora/listaBrasil/PrincipalUC/PrincipalUC.do>. Acesso em: 21/05/2018.
- Symon, D.E. 1979. Sex forms in *Solanum* (Solanaceae) and the role of pollen collecting insects. In: Hawkes, J.G., Lester, R. N. & Skelding, A. D. [Eds.]. The biology and taxonomy of the Solanaceae, 385–397. Academic Press, London, UK.
- Tavares, P.R.A., Alves-Junior, V.V., Morais, G. A. & Polatto, L.P. 2017. A interrelação entre a morfologia floral de *Solanum lycocarpum* e o tamanho corporal das abelhas visitantes garante o sucesso reprodutivo? *Interciencia* 42(6): 375-379.
- Traveset, A. 1995. Reproductive ecology of *Cneorum tricoccon* L. (Cneoraceae) in the Balearic Islands. *Botanical Journal of the Linnean Society* 117: 221-232.
- Vallejo-Marín, M. & O'Brien, H.E. 2007. Correlated evolution of self-incompatibility and clonal reproduction in *Solanum* (Solanaceae). *New Phytologist* 173: 415–421.
- Vallejo-Marín, M. & Rausher, M.D. 2007a. Selection through female fitness helps to explain the maintenance of male flowers. *The American Naturalist*. 169 (5): 563-568.
- Vallejo-Marín, M. & Rausher, M.D. 2007b. The role of male flowers in andromonoecious species: energetic costs and siring success in *Solanum carolinense* L. *Evolution* 61(2): 404–412.
- Whalen M.D. & Anderson, G.J. 1981. Distribution of gametophytic self-incompatibility and infrageneric classification in *Solanum*. *Taxon*. 30(4): 761-767.

- Whalen, M.D. & Costish, D. E. 1986. Andromonoecy in *Solanum*. In: D'Arcy, W.G. (Ed.) Solanaceae. *Biology and systematics*. Columbia University Press, New York, pp 284–302.
- Yampolsky, C. & Yampolsky, H. 1922. Distribution of sex forms in the phanerogamic flora. *Bibliogr Genet* 3: 1–62.
- Zambon, V. & Agostini, K. 2017. Polimorfismo floral e suas implicações em sistemas sexuais: o caso de *Solanum melongena* (Solanaceae). *Rodriguésia* 68(4): 1187-1199.
- Zhang, T. & Tan, D.Y. 2009. An examination of the function of male flowers in an andromonoecious shrub *Capparis spinosa*. *Journal of Integrative Plant Biology* 51 (3): 316–324.