

Fêmeas de *Clitoria* sp. (Fabaceae) selecionam parceiros sexuais?

Gustavo Requena, Manoela Borges, Thiago Gonçalves-Souza & Wanessa Almeida

Introdução

Gametas masculinos são aqueles que apresentam tamanho pequeno, possuem poucas reservas energéticas e, conseqüentemente, são pouco custosos de serem produzidos, enquanto os gametas femininos são grandes, possuem uma alta quantidade de reservas energéticas e, dessa maneira, são muito custosos (Krebs & Davies, 1996). Normalmente, a diferença entre os gametas predispõe os machos a competirem entre si pelo acesso às fêmeas, que devem selecionar dentre os machos disponíveis aquele de melhor qualidade para fecundar seus ovos. A seleção das fêmeas pode se manifestar em três níveis para decidir entre os parceiros sexuais com as melhores características: a) antes da cópula, e.g. escolhendo parceiros com melhores ornamentações (Zahavi & Zahavi, 1997); b) durante a cópula, e.g. escolhendo parceiros que melhor as estimulem e, conseqüentemente, apresentem um melhor cortejo copulatório (Eberhard, 1991); e c) após a cópula, e.g. escolhendo cripticamente o melhor esperma em seus tratos reprodutivos (Eberhard, 1996).

A teoria de seleção sexual não se restringe apenas a animais, podendo se aplicar

a qualquer organismo que apresente reprodução sexuada, uma vez que o investimento diferencial dos sexos para a prole deveria seguir o mesmo padrão. Em angiospermas, por exemplo, o número de pólen que chega à superfície do estigma geralmente é maior do que o número de óvulos disponíveis para a fertilização (Mulcahy *et al.*, 1983). Essa grande quantidade de gametas masculinos permite que o indivíduo que os está recebendo selecione aqueles de melhor qualidade. Após atingir o gineceu, uma primeira barreira que o grão de pólen deve atravessar é a avaliação de suas características genéticas por parte do receptor. Os grãos de pólen que apresentam características semelhantes às das fêmeas são fisiologicamente impedidos de crescer, podendo ser eliminados ainda no estigma, processo chamado de incompatibilidade genética (Dafni, 1992).

Aqueles gametas que ultrapassam essa barreira inicial irão competir com outros grãos de pólen durante o crescimento do tubo polínico ao longo do estilete. Pode-se encontrar neste tecido um microambiente fisiologicamente hostil que seleciona os tubos polínicos mais resistentes a estas possíveis condições

adversas. Assim, aquele que conseguir atingir o óvulo mais rápido deveria ser escolhido pelos gametas femininos (Dafni, 1992). Por fim, após a fecundação e durante a formação dos frutos, as fêmeas podem investir diferencialmente nos embriões formados a partir de óvulos fecundados pelos melhores gametas masculinos. Em condições de recursos limitados, pode ocorrer o aborto seletivo de alguns embriões, principalmente aqueles de pior qualidade (Dafni, 1992).

Em plantas que apresentam ovário unicarpelar e unilocular com placentação parietal, a seleção durante o crescimento do tubo polínico pode produzir padrões específicos de abortos seletivos. Os tubos polínicos que fecundarem os óvulos mais distantes do pedúnculo (região distal do fruto) e, conseqüentemente, mais próximos do estigma, teriam ultrapassado menos barreiras fisiológicas do que aqueles que fecundaram os óvulos mais proximais ao pedúnculo (região proximal). Dessa maneira, o objetivo deste trabalho foi investigar se fêmeas de *Clitoria* sp. (Fabaceae), uma espécie cujo gineceu apresenta ovário unicarpelar, unilocular com placentação parietal, selecionam parceiros sexuais. A hipótese é que as fêmeas (gineceu) são capazes de selecionar embriões fecundados por machos (grãos de pólen) de melhor qualidade. Se isso ocorre, é esperado que elas abortem sementes mais

frequentemente na região distal do legume e invistam mais na massa das sementes da região proximal. Como a disponibilidade de nutrientes pode ser um fator limitante para a produção de sementes, uma segunda questão investigada é se a disponibilidade de recursos no ambiente influencia a intensidade de seleção sexual. A hipótese é que, em ambientes com menos recursos, as fêmeas são mais seletivas do que em ambientes com mais recursos. Se isso ocorre, espera-se que o padrão de abortos seletivos e investimento em massa de sementes seja mais evidente em ambientes mais pobres em nutrientes do que em ambientes mais ricos.

Material & métodos

Este trabalho foi realizado em uma floresta de igapó localizada no Arquipélago de Anavilhanas, Rio Negro, a 100 km de Manaus, estado do Amazonas (30°5' S; 59°59' O). Áreas do Arquipélago de Anavilhanas sofrem influência de sedimentos trazidos do escudo das Guianas pelas águas dos rios Demini e Branco, tributários da margem esquerda do Rio Negro, propiciando canais sob a influência das águas pretas e brancas. A água preta possui baixa concentração de sedimentos, de nutrientes e um pH ácido, entre 3,8 a 4,9, enquanto as águas brancas possuem alta concentração de sedimentos, de nutrientes e com pH próximo da neutralidade (Goulding *et al.*, 2003). Foram

amostrados dois canais do Rio Negro, um sob influência dos rios de água branca e o outro sob influência somente de águas pretas (Figura 1).

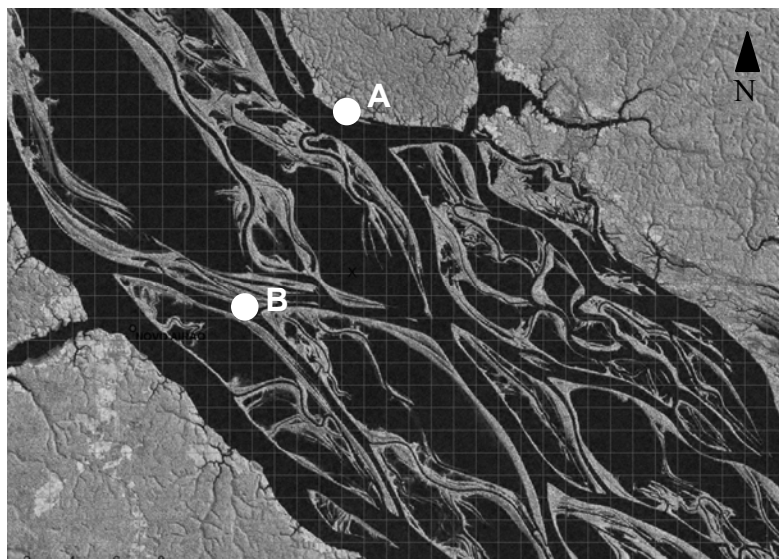


Figura 1. Pontos amostrados no Arquipélago de Anavilhanas: ponto (A), margem sob influência da água branca (rica em nutrientes) e (B), margem sob influência exclusiva de água preta (pobre em nutrientes).

Foram coletados todos os legumes acessíveis de indivíduos de *Clitoria* sp. nas margens de cada canal durante um período de 1:30 h em cada margem. Para testar se fêmeas selecionam parceiros sexuais, foi quantificado o número de sementes fecundadas e abortadas em cada legume, considerando como abortada as sementes atrofiadas. Para isso os legumes foram abertos e divididos em região proximal e distal, de acordo com a distância do pedúnculo. Foi comparada a proporção de embriões abortados na região proximal com a proporção na região distal em cada área amostrada. Além disso, foram pesadas as três sementes mais distais e as três mais proximais para caracterizar

a massa em cada uma das regiões. Caso uma dessas sementes estivesse abortada, sua massa foi considerada igual a zero. Foram comparadas as massas das sementes da região proximal com as massas das sementes da região distal. Ambas as comparações foram realizadas por meio de uma análise de variância hierárquica, aninhando-se os legumes amostrados do mesmo indivíduo, assim como os indivíduos de uma mesma área.

Resultados

Na margem esquerda do arquipélago, rica em nutrientes, foram coletados 66 frutos, com $14,13 \pm 1,97$ (média \pm desvio-padrão)

sementes por fruto. Na margem direita, pobre em nutrientes, foram coletados 44 frutos, com $14,93 \pm 1,85$ sementes por fruto. Não foram encontradas diferenças significativas entre as regiões proximal e distal dos frutos de *Clitoria* sp. quanto à proporção de embriões abortados ($F_{(1,78)}=1,507$; $p=0,223$; Figura 2A) e quanto à

massa das sementes ($F_{(1,77)}=0,475$; $p=0,521$; Figura 2B). Da mesma forma, os ambientes sob influência da água branca e água preta não influenciaram a proporção de embriões abortados ($F_{(1,78)}=0,911$; $p=0,343$; Figura 2A) nem a massa das sementes ($F_{(1,77)}=0,122$; $p=0,727$; Figura 2B).

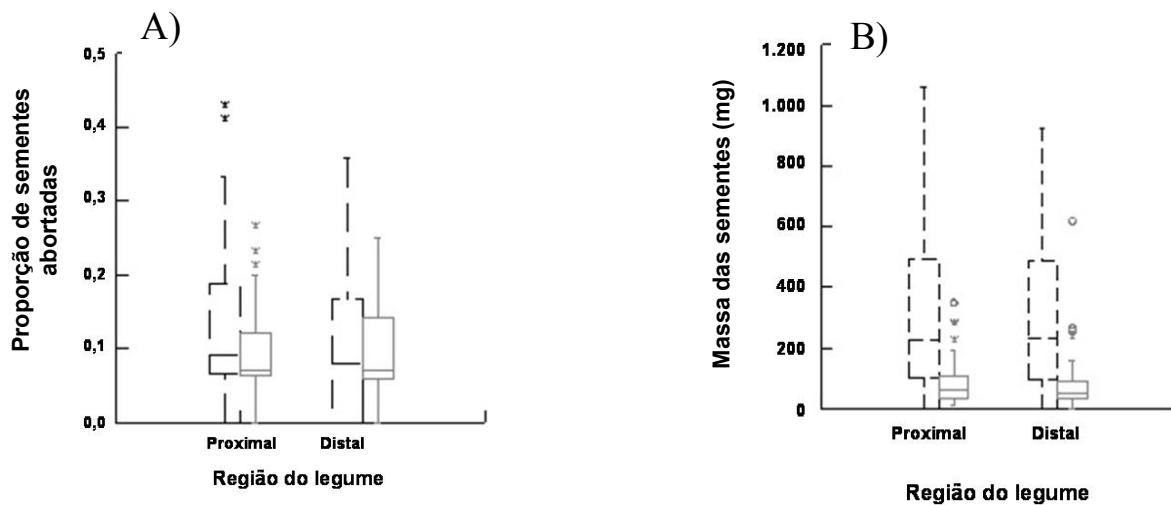


Figura 2. A) Proporção de sementes abortadas e B) massa das sementes em cada região do legume de *Clitoria* sp., em ambientes sob influência de água branca (linha tracejada) e sob influência somente de água preta (linha contínua). As linhas verticais representam a amplitude, as caixas, o IC 95% e a linha horizontal, a média.

Discussão

Ao contrário do esperado, fêmeas de *Clitoria* sp. aparentemente não selecionam grãos de pólen após a produção do tubo polínico, pois não foi encontrada diferença no número de sementes abortadas e na massa destas sementes entre as regiões distal e proximal dos frutos. A disponibilidade de nutrientes disponível na água dos rios não

influenciou a intensidade da seleção sexual, uma vez que não foi encontrada diferença entre os ambientes de água preta (pobre em nutrientes) e sob influência de água branca (rica em nutrientes) tanto em relação à quantidade de sementes abortadas quanto em relação à massa das sementes. Em outras espécies da família Fabaceae, os indivíduos apresentam uma grande proporção das sementes de um mesmo

fruto fecundadas pelo mesmo macho (Hamrick & Nason, 1996). Se este padrão também ocorre na espécie estudada, a seleção sexual deve atuar fortemente antes do crescimento do tubo polínico, principalmente no estigma da planta, selecionando geneticamente os pólenes recebidos (Dafni, 1992). Outra possibilidade é que a premissa de que existe seleção sexual atuando no estilete não esteja de acordo com a biologia de *Clitoria* sp. e as fêmeas são incapazes de impor barreiras ao crescimento do tubo polínico. Independente da via, a seleção sexual após a fecundação dos óvulos não deve ser relevante e os abortos encontrados são resultantes de eventos estocásticos durante o próprio desenvolvimento dos embriões, o que poderia explicar o padrão aleatório de abortos encontrados em diferentes regiões do fruto.

As restrições nutricionais promovidas pelos dois ambientes amostrados, um rico em nutrientes e outro pobre, podem se manifestar em uma escala diferente da estudada. Ao invés das plantas investirem menos energia em sementes de pior qualidade ou abortarem mais embriões, uma possível resposta à falta de nutrientes poderia ser a produção de menos frutos por planta. Neste caso, os indivíduos sob influência exclusiva da água preta alocariam recursos na produção de poucos frutos, mas com sementes de boa qualidade, como aquelas produzidas pelos indivíduos sob influência de

água branca. Assim, o sucesso reprodutivo global de cada planta (estimado como o número total de sementes viáveis produzidas) seria maior na área rica em nutrientes do que na área pobre. Portanto, trabalhos futuros poderiam comparar a produção total de sementes por indivíduo nas duas áreas para investigar se realmente existe relação a quantidade de nutrientes disponível para os indivíduos de *Clitoria* sp e a quantidade de sementes produzidas.

A seleção sexual promovida pelas fêmeas se manifesta em diversos níveis, desde a chegada do grão do pólen ao estigma até o aborto seletivo de alguns embriões depois do fruto já ter sido formado. Pode-se sugerir que, para *Clitoria* sp., o nível mais importante de seleção provavelmente ocorra no estigma, durante o reconhecimento fisiológico das características do macho. Por isso, a quantidade de nutrientes disponível para os indivíduos de *Clitoria* sp. não influencia os padrões de aborto e o investimento diferencial da planta nas sementes. Os mecanismos de seleção sexual após a chegada do grão de pólen na flor não são muito claros e outros estudos deveriam investigar como eles se manifestam em outras espécies, considerando o formato e a anatomia dos ovários. Finalmente, seria interessante entender como as fêmeas selecionam os grãos de pólen antes do desenvolvimento do tubo

polínico e quais as conseqüências desta seleção sobre características sexuais dos machos.

Referências bibliográficas

- Dafni, A. 1992. Pollination ecology: a practical approach. Oxford University Press, Oxford.
- Eberhard, W.G. 1991. Copulatory courtship in insects. *Biological Reviews*, 66: 1-31.
- Eberhard, W.G. 1996. Female control: sexual selection by cryptic female choice. Princeton University Press, Princeton.
- Goulding, M.; M.L. Carvalho & E.G. Ferreira. 1988. Rio Negro, rich life in poor water: Amazonian diversity and foodchain ecology as seen through fish communities. SPB Academy Publishing, Netherlands.
- Hamrick, J.L. & J.D. Nason. 1996. Consequences of dispersal in plants, pp. 203-236. In: Population dynamics in ecological space and time (O.E. Rhodes; R.A. Chesser & M.H. Smith, eds.). University of Chicago Press, Chicago.
- Krebs, J.R. & N.B. Davies. 1996. Introdução à ecologia comportamental. Atheneu Editora, São Paulo.
- Mulcahy, D.L.; P.S. Curtis & A.A. Snow. 1983. Pollen competition in a natural population, pp. 330-337. In: Handbook of experimental pollination biology (C.E. Jones & R.J. Little, eds.). Van Nostrand Reinhold Publishing, Ontario.
- Oliveira, A.A. & C.D. Daly. 2001. Florestas do Rio Negro. Editora Schwarcz, São Paulo.
- Zahavi, A. & A. Zahavi. 1997. The handicap principle. A missing piece of Darwin's puzzle. Oxford University Press, Oxford.

Orientação: Glauco Machado & Rogelio Macías-Ordóñez