



## UMA REVISÃO SOBRE A SELEÇÃO SEXUAL EM PLANTAS

*Cassio Augusto Patrocínio Toledo*<sup>1\*</sup>, *Narcísio Costa Bígio*<sup>2</sup> & *Joicelene Regina Lima da Paz*<sup>3</sup>

<sup>1</sup> Universidade Estadual de Campinas, Instituto de Biologia, Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal, Rua Monteiro Lobato, nº 970, CEP 13083-970, Campinas, SP, Brasil.

<sup>2</sup> Universidade Federal de Rondônia, Herbário Rondoniense, BR-364, s/n, CEP 76801-972, Porto Velho, RO, Brasil.

<sup>3</sup> Universidade Estadual de Feira de Santana, Departamento de Ciências Biológicas, Laboratório de Entomologia, Av. Universitária, s/n, Cidade Universitária, CEP 44031-460, Feira de Santana, BA, Brasil.

E-mails: [cassioxtoledo@gmail.com](mailto:cassioxtoledo@gmail.com) (\*autor correspondente); [narcisio@unir.br](mailto:narcisio@unir.br); [joicelene.lima@yahoo.com.br](mailto:joicelene.lima@yahoo.com.br)

**Resumo:** A seleção sexual em plantas é um assunto que tem sido discutido recentemente na literatura, considerando que a origem do termo foi proposta por Darwin em 1859. A seleção sexual pode ser entendida como um mecanismo que age no sentido de conferir sucesso reprodutivo aos diferentes indivíduos envolvidos. Nestes casos, as principais relações envolvidas na seleção sexual em plantas incluem: (1) competição intrasexual por polinização e fertilização; (2) escolha da função feminina para que os melhores gametas masculinos tenham acesso aos óvulos e (3) aborto seletivo de sementes para garantir que embriões de qualidade se desenvolvam. De acordo com os resultados aqui apresentados, foi possível identificar mais de 161 espécies vegetais em que processos relacionados à seleção sexual foram demonstrados. A grande maioria dos trabalhos foi conduzida a partir de experimentos comparativos de remoção e deposição de pólen e produção de sementes com os atrativos florais, sendo embasados por testes estatísticos, mas um número considerável deles foi feito com base em experimentos genéticos e químicos, e alguns ainda com base exclusivamente teórica. A seleção sexual também tem sido entendida como um dos mecanismos responsáveis por mudanças evolutivas nas plantas, tais como a morfologia floral (*e.g.*, tamanho das inflorescências, comprimento do estilete, receptividade do estigma) e evolução de sistemas sexuais (*e.g.*, dioécia). Para estudos futuros, ressalta-se a necessidade de incluir uma variedade maior de grupos taxonômicos em trabalhos de seleção sexual, além de buscar entender como os mecanismos de aptidão dos grãos de pólen e escolha da fêmea funcionam em escala molecular. Este trabalho de revisão objetiva apresentar como a seleção sexual ocorre nas plantas e como os experimentos sobre esta temática têm sido conduzidos.

**Palavras-chave:** aborto seletivo; competição polínica; escolha da fêmea; princípio de Bateman; sucesso reprodutivo.

**A REVISION OF SEXUAL SELECTION IN PLANTS.** Sexual selection in plants has been discussed only recently in the literature, considering that the term was originally proposed by Darwin in 1859. Sexual selection can be understood as a mechanism that acts in order to ensure reproductive success to different individuals. In these cases, the main relations involved in the sexual selection in plants are: (1) intrasexual competition for pollination and fertilization; (2) female choice to guarantee that more vigorous male gametophytes fertilize the ovules; and (3) selective abortion of seeds so that only high-quality embryos develop. According to our revision, we found more than 161 plant species in which events related to sexual selection were identified. Most of these works have been conducted base on comparative experiments of pollen removal and deposition

and seed production with floral attractiveness, corroborated by statistical tests, although a considerable number of studies has used genetic and chemical approaches, and a few are exclusively theoretical. Sexual selection has also been considered as one of the mechanisms that has driven evolutionary changes in plants, such as floral morphology (*e.g.*, inflorescence size, style length, stigma receptivity) and the evolution of sexual systems (*e.g.*, dioecy). For future studies, we stress the necessity to include more taxonomic groups in sexual selection experiments, as well as understand how the mechanisms of pollen ability and female choice operate in molecular scale. This revision aims to present how sexual selection occurs in plants and how experiments on this subject have been conducted.

**Keywords:** Bateman's principle; female choice; pollen competition; reproductive success; selective abortion.

## INTRODUÇÃO

O termo “seleção sexual” foi mencionado pela primeira vez por Darwin (1859). Em seu trabalho é proposta uma explicação sobre como a forma e a função das estruturas dos organismos evoluem ao longo do tempo por seleção natural. Esse princípio aponta que atributos herdáveis que melhorem as chances de sobrevivência e de produzir descendentes aumentam sua frequência na população ao longo do tempo. Neste sentido, emerge uma importante questão: como características exageradas, aberrantes e ornamentações, tais como chifres protuberantes e longas e chamativas penas, poderiam contribuir para o sucesso reprodutivo dos organismos sem comprometer a sobrevivência dos mesmos?

A seleção sexual pode ocorrer quando existe uma competição entre indivíduos por parceiros sexuais, de maneira que os atributos mais vantajosos de um indivíduo em relação a outro são selecionados pelo parceiro e com isso conferem sucesso reprodutivo. Por mais que a definição de seleção sexual seja ainda uma questão controversa e ampla (Moore & Pannell 2011), consideramos que esta deve ser vista como um processo em que há interação entre membros dos dois gêneros, de maneira que tais relações possam resultar na evolução de características por meio de competição qualitativa e quantitativa por aquisição de parceiros (Skogsmyr & Lankinen 2002). Assim, a seleção sexual ocorre quando há diferença de sucesso reprodutivos para os gêneros, causado pelas relações de competição por cruzamento (Arnold 1994).

Durante muito tempo, o conceito de seleção sexual foi aplicado somente para espécies animais, devido principalmente ao fato de a maioria das plantas ser hermafrodita (Moore & Pannell 2011), e a seleção sexual foi inicialmente empregada

para explicar eventos de competição dos machos e escolha da fêmea em espécies com sexos separados. Contudo, tal argumento não se justifica se considerarmos que nos vegetais ocorre um ciclo de vida com alternância de gerações, ou seja, existem dois tipos de indivíduos: os esporófitos e os gametófitos (Guerrant 1988). Apesar dos esporófitos (2n) serem de fato hermafroditas, os gametófitos (n), por outro lado, são unissexuados e, durante a reprodução, tanto microgametófitos como megagametófitos interagem de maneira independente e, portanto, podem ser interpretados como indivíduos que desempenham funções masculinas e femininas (Moore & Pannell 2011, Lankinen & Green 2015).

Bateman (1948) foi provavelmente o primeiro a sugerir a ocorrência de seleção sexual em plantas. Mesmo assim, foi somente depois de mais de um século da teoria de Darwin que boa parte da comunidade científica passou a considerar que as plantas também estariam sujeitas ao regime de seleção sexual. Por volta da metade dos anos 1970 e início de 1980, uma série de autores apontaram eventos de seleção sexual nos vegetais demonstrando a competição entre gametas masculinos na fertilização de gametas femininos, além de sugerirem que tais processos poderiam desempenhar papéis fundamentais na evolução das características florais, e até mesmo na evolução da dioecia e do dimorfismo sexual em plantas (Janzen 1977, Lloyd & Webb 1977, Willson 1979, Bawa 1980a,b, Charnov 1982,).

Após a publicação destes trabalhos, ficou claro que a seleção sexual também atua nas plantas e que o hermafroditismo e a aparente ausência de características exageradas não são impeditivos para que tal seleção ocorra nos vegetais. Isso foi demonstrado por Wilson *et al.* (1994) quando avaliaram os valores individuais preditivos para

a função feminina e masculina em cada fase da reprodução e constataram que cada uma delas pode apresentar diferentes sucessos reprodutivos dependendo da fase da reprodução, sugerindo que mesmo em flores bissexuadas as oportunidades de sucesso atingem separadamente as funções maternas e paternas.

A seleção sexual, tanto em plantas quanto em animais, pode ser dividida de duas maneiras: 1) intrasexual, na qual ocorre competição entre organismos do mesmo sexo para ter acesso ao sexo oposto (função masculina) e 2) intersexual, caracterizada pela escolha do parceiro (associado à função feminina). A seleção sexual também pode compreender duas fases distintas: 1) a pré-fertilização, que envolve a competição macho-macho e a escolha da fêmea e 2) pós-fertilização, que corresponde à fase onde eventos de aborto do embrião estariam relacionados com a seleção sexual.

O presente trabalho objetiva apresentar as maneiras pelas quais a seleção sexual atua nas plantas, considerando as fases pré e pós-fertilização e os diferentes tipos de competição e escolha da fêmea, além de descrever como os principais estudos têm sido abordados. Esta revisão, portanto, inclui um panorama recente sobre a seleção sexual em plantas.

## MATERIAL E MÉTODOS

Este trabalho foi elaborado com base no levantamento bibliográfico sobre seleção sexual em plantas. Utilizamos como referência os principais trabalhos de revisão sobre o tema (Stephenson & Bertin 1983, Willson 1994, Skogsmyr & Lankinen 2002, Moore & Pannell 2011, Lankinen & Green 2015, Beekman *et al.* 2016), e selecionamos os principais artigos citados nestas referências para elaboração do trabalho. Realizamos também uma busca pelo termo “sexual selection pollen” na base de dados *Web of Science*, sem restrição do ano de publicação. O termo e a base de dados foram escolhidos de acordo com a proposta de Lankinen & Green (2015).

Dos 600 artigos retornados na busca da base de dados, apenas 146 resultavam em evidências de seleção sexual em plantas, ainda que os autores não abordassem a temática com este termo (Material Suplementar 1). Aqui, é importante

esclarecermos que em muitos casos os autores não empregaram o termo “seleção sexual” ao longo do referido trabalho; mesmo assim, ao evidenciar que os resultados apresentados se tratavam de processos de seleção sexual na espécie estudada, optamos por incluir tal artigo/táxon no Material Suplementar 1. Também incluímos os artigos que haviam sido citados nos trabalhos de revisão sobre seleção sexual mencionados acima. Todos os nomes científicos citados tanto no texto quanto no Material Suplementar 1 foram consultados na base de dados *The Plant List* (<http://www.theplantlist.org>) e *Lista das Espécies da Flora do Brasil* (<http://floradobrasil.jbrj.gov.br>). Desta forma, utilizamos a grafia dos nomes científicos que são aceitos nestas duas plataformas e fizemos alterações nos casos em que o nome utilizado no artigo original é tratado atualmente como sinônimo.

Por fim, advertimos que nas seções que se seguem usaremos com frequência os termos “função masculina” e “função feminina”, em referência às estruturas de reprodução masculina (*e.g.*, estames, antera, grãos de pólen) e feminina (*e.g.*, pistilo, saco embrionário, oosfera), respectivamente.

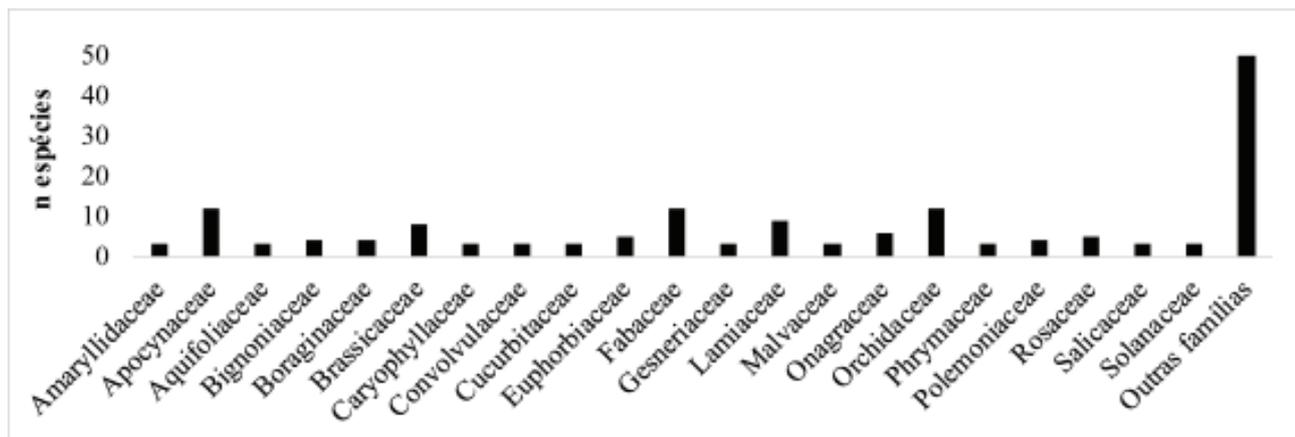
## RESULTADOS

Embora estudos sobre seleção sexual em plantas tenham sido negligenciados durante muito tempo, os cientistas atualmente têm consentido que tal seleção também ocorre nos vegetais. Mais precisamente, as relações de seleção sexual foram encontradas em 161 espécies de plantas, das quais apenas uma é gimnosperma (*Pinus sylvestris*, Pinaceae), sendo as demais angiospermas (Material Suplementar 1). Mesmo que não tenha sido encontrado nenhum trabalho demonstrando a seleção sexual em samambaias, Moore & Pannell (2011) e Beekman *et al.* (2016) argumentam que estes organismos também estariam sujeitos à eventos de competição gametofítica, isso porque os autores acreditam que os gametófitos das samambaias homosporadas, ao serem capazes de lançar hormônios no ambiente e induzir o desenvolvimento de gametófitos masculinos na vizinhança (Schedlbauer 1976, Banks 1994, Korpelainen 1994), também estariam sujeitos à seleção sexual uma vez que tais processos podem conferir maiores chances de cruzamento e conseqüente sucesso reprodutivo. Desta forma,

assume-se que a seleção sexual pode ocorrer tanto nas samambaias quanto gimnospermas e angiospermas.

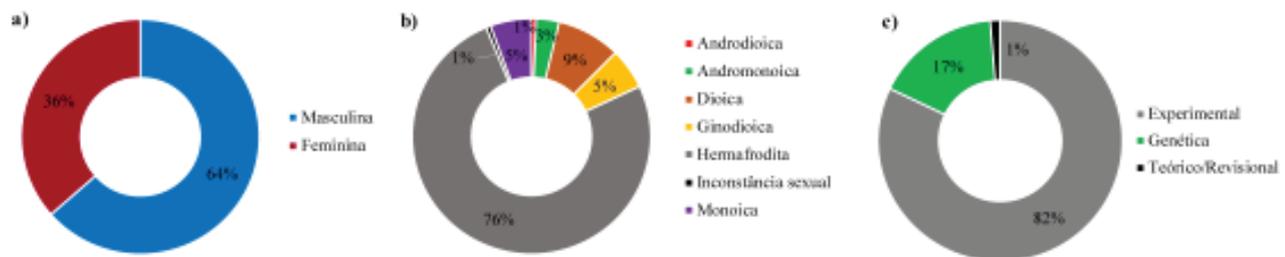
Com base em nosso levantamento, nota-se que as 161 espécies estão distribuídas em 63 famílias de plantas, sendo Apocynaceae (N = 12) e Orchidaceae (N = 12) aquelas com mais representantes (Figura 1). *Raphanus raphanistrum* (Brassicaceae) foi a espécie mais estudada, estando presente em 10 artigos. A seleção sexual atuando na função masculina foi demonstrada para 134 espécies, ao passo que na função feminina, 77 espécies (Figura 2a) (lembrando que em uma mesma espécie ambas as funções podem estar sujeitas à seleção). Com relação ao sistema sexual, do total de espécies apresentadas, 122 são hermafroditas, 14 dioicas, nove ginodioicas, nove monoicas (*i.e.*, díclinas), cinco andromonoicas, uma androdioica e apenas *Sagittaria latifolia* (Alismataceae) pode apresentar indivíduos dioicos ou indivíduos monoicos (Figura 2b).

Com base nos resultados, também foi possível notar que dos 151 trabalhos aqui levantados, 114 obtiveram suas conclusões a partir de experimentos comparativos corroborados por análises estatísticas (Figura 2c), de maneira que os eventos de seleção sexual foram identificados, por exemplo, por meio de correlações entre remoção e deposição de pólen com número de flores, tamanho das pétalas, produção de néctar e quantidade e qualidade de sementes geradas. Dois trabalhos tiveram conteúdo puramente teórico (Figura 2c). Como exceções destes tipos de abordagens, 35 artigos foram conduzidos por meio de análises genéticas ou fisiológicas/químicas (Figura 2c). Neste cenário, destacamos os trabalhos de Aagaard *et al.* (2013) que identificaram genes candidatos responsáveis por mecanismos de incompatibilidade; Zhang *et al.* (2010) que identificaram e quantificaram hormônios vegetais envolvidos durante a deposição de pólen e posterior fertilização; Dorken & Perry (2017) que compararam relações de paternidade



**Figura 1.** Número de espécies estudadas (N = 161) por família (N = 63) nos 151 estudos sobre seleção sexual em plantas utilizados na revisão.

**Figure 1.** Number of studied species (N = 161) per family (N = 63) in the 151 studies on sexual selection in plants used in the review.



**Figura 2.** a) Função sexual estudada nos artigos; c) Sistema reprodutivo das espécies estudadas; b) Metodologias utilizadas nos 151 trabalhos levantados.

**Figure 2.** a) Sexual function studied in the papers; b) Reproductive system of the studied species; c) Employed methodology in the 151 works presented.

por meio de diferenças genéticas utilizando marcadores de microssatélite; e Gerald *et al.* (2014) que mapearam *loci* de características quantitativas para identificar genes responsáveis pelo controle de escolha da fêmea, dentre outros.

Vale também ressaltar que no século passado, de 1928 (data de publicação do primeiro artigo sugerindo a seleção sexual em plantas) a 1999, apenas 61 artigos demonstraram que a seleção sexual ocorre em determinadas espécies vegetais (Figura 3). Por outro lado, de 2000 a 2018, houve um aumento impressionante no número de estudos sobre o assunto, representando 90 artigos em menos de 19 anos (Figura 3).

## SELEÇÃO SEXUAL EM PLANTAS

### ***Processos pré-fertilização I: competição macho-macho***

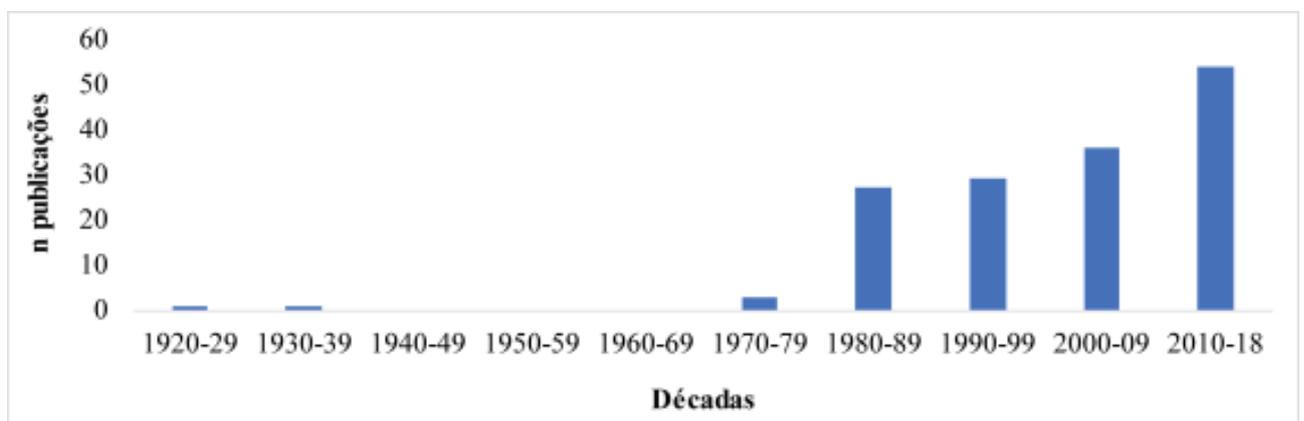
A competição pode ser entendida como um mecanismo no qual um indivíduo utiliza um determinado recurso, que passa a estar indisponível ou disponível de forma reduzida para outro indivíduo (Stephenson & Bertin 1983). Na competição entre as funções masculinas em plantas, o recurso seria representado pela disponibilidade de parceiros (*i.e.*, gametófitos femininos) e os competidores seriam os gametófitos masculinos (*i.e.*, grãos de pólen, tubo polínico). Com isso, existe uma arena de competição entre gametófitos masculinos (Skogsmyr & Lankinen 2002) e aqueles com maior aptidão para serem entregues e fertilizarem possuem um maior sucesso reprodutivo. Considerando que parte dos genes que são expressos no esporófito também o

é no gametófito (Mulcahy & Mulcahy 1987), então o sucesso reprodutivo de determinados grãos de pólen pode favorecer a seleção de indivíduos na fase esporofítica (Willson 1994).

O investimento energético da função masculina, contrariamente ao da função feminina que investe quase todo recurso para produção de sementes (Dickmann & Kozłowski 1969, Sweet 1973, Smith & Evenson 1978, Lovett-Doust & Harper 1980, Stephenson 1980), é direcionado principalmente para a produção de grãos de pólen, fazendo com que a competição intrasexual masculina ocorra para que o grão de pólen tenha acesso aos óvulos; lembrando que de maneira geral haverá mais grãos de pólen que óvulos para serem fertilizados (Stephenson & Bertin 1983).

Esses foram os argumentos utilizados para nortear o princípio de Bateman (1948) e fortalecem a ideia de que a seleção sexual atua mais na função masculina. Esse princípio só se aplica, contudo, se a produção de sementes for limitada por disponibilidade de recursos e não pelo sucesso de acasalamento (*i.e.*, número de parceiros disponíveis). Diante disso, trabalhos envolvendo limitação polínica desafiam a forma que a teoria da seleção sexual foi concebida inicialmente, já que buscam demonstrar se a produção de frutos e sementes é maior quando se suplementa flores com pólen, ou seja, se a função feminina teria maior sucesso reprodutivo quando houvesse um maior acesso por parceiros.

A competição intrasexual da função masculina em plantas pode ocorrer em três fases distintas: entrega do pólen, pré-fertilização e pós-fertilização (Willson 1994). Esta última fase será discutida



**Figura 3.** Número de publicações sobre seleção sexual em plantas ao longo das décadas no período entre 1920 e 2018.

**Figure 3.** Number of publications on sexual selection in plants over the decades in the period between 1920 and 2018.

quando tratarmos os mecanismos de escolha da fêmea. Com relação ao primeiro caso, considera-se que ocorre competição antes mesmo do momento em que uma fração ou todos os gametófitos masculinos sejam retirados do esporófito doador de pólen. No segundo caso, a competição ocorrerá se existir mais grãos de pólen viáveis a serem depositados do que óvulos no ovário. Espera-se que a competição macho-macho ocorra mais em plantas que não apresentem auto-polinização, dessa forma existe maior possibilidade de ganhos para competição da função masculina nas populações com polinização cruzada (Stephenson & Bertin 1983).

Dentro desta temática, talvez uma das dificuldades seja entender em que ponto as relações de competição masculina se iniciam. Existe uma forte correlação entre a produção de pólen e a atração das partes florais, como número de flores e tamanho de estruturas atrativas (Wilson 1990, 1994, Stephenson & Bertin 1983). Neste sentido, entendemos que a competição macho-macho se inicia quando há produção de grãos de pólen, uma vez que a quantidade de pólen produzido e a atratividade dos recursos florais podem influenciar na atração de polinizadores e a consequente troca e transporte de gametas masculinos.

As plantas não possuem controle do movimento dos grãos de pólen, mas podem influenciar o recolhimento e movimento do pólen por meio de modificações que afetam a aquisição de energia/recursos por parte dos polinizadores (Stephenson & Bertin 1983). Não iremos tratar aqui os processos evolutivos que levaram à evolução através da seleção natural para atração de polinizadores, mas buscaremos explicar como determinados atributos florais (tamanho das inflorescências, tamanho das pétalas, cores e néctar) se correlacionam com eventos de seleção sexual da função masculina. Desta forma, apresentaremos as vias pelas quais indivíduos com maior quantidade de flores nas inflorescências, pétalas mais chamativas, presença de néctar, dentre outras características e apêndices florais, podem influenciar os processos de competição da função masculina (Stephenson & Bertin 1983, Skogsmyr & Lankinen 2002).

**Quantidade de flores e tamanho das inflorescências:** Plantas hermafroditas com maior número de flores e inflorescências por indivíduo

umentam a frequência de polinizadores. Alguns trabalhos com diferentes espécies de *Asclepias* (Apocynaceae) (Wilson & Rathcke 1974, Wilson & Price 1977, Bell 1985, Wolfe 1987) demonstram claramente uma relação positiva entre a remoção das polínias e o tamanho da inflorescência, o que pode levar a um aumento do sucesso reprodutivo masculino, enquanto que o sucesso reprodutivo feminino é menos afetado. Bell (1985) percebeu que as flores femininas mantêm a quantidade de sementes produzidas mesmo se o tamanho da inflorescência é reduzido, enquanto que neste caso o sucesso reprodutivo da função masculina é diminuído, evidenciando que o tamanho das inflorescências influenciou mais intensamente a remoção de grãos de pólen do que a deposição deles. Por outro lado, quanto maior o número de flores nas inflorescências de espécies de *Habenaria* (Orchidaceae), maiores quantidades de polínias são removidas (Moré *et al.* 2012). Um maior número de flores também pode levar à maior geitonogamia (cruzamento entre flores do mesmo indivíduo) em plantas auto compatíveis, o que representa um custo para a função masculina (de Jong *et al.* 1993). Uma das principais desvantagens da geitonogamia é que tal evento pode diminuir a competição entre grãos de pólen, o que influencia negativamente na quantidade e qualidade da progênie (Waser & Price 1991, de Jong *et al.* 1993, Yang *et al.* 2005), resultando em uma considerável diminuição do sucesso reprodutivo masculino. Desta forma, a geitonogamia seria vantajosa em ocasiões em que há pouca disponibilidade de agentes polinizadores ou para plantas geograficamente mais isoladas, mas poderia causar diminuições significativas no sucesso reprodutivo da função masculina. Considerando que o número de flores pode influenciar positiva (*i.e.*, por aumento de competição de pólen) ou negativamente (*i.e.*, quando há geitonogamia) o sucesso reprodutivo da função masculina, então é possível que haja um equilíbrio de saturação onde o ganho por aptidão desacelera quando a planta produz flores em excesso (de Jong *et al.* 1993).

A seleção sexual imposta na função masculina (*i.e.*, competição por produção e remoção de pólen) tem sido apontada como um dos principais motivos pelos quais indivíduos podem produzir flores em excesso (Skogsmyr & Lankinen 2002). Uma possível evidência é que em plantas dioicas os

indivíduos masculinos apresentam inflorescências maiores e com mais flores (Moore & Pannell 2011). Em *Wurmbea dioica* (Colchicaceae) (Vaughton & Ramsey 1998), por exemplo, indivíduos masculinos apresentam inflorescências mais robustas e com flores mais numerosas.

**Pétalas mais chamativas e presença de néctar:**

Uma das hipóteses propostas por Wilson (1994) implica que as flores com corola mais atrativa aumentarão o sucesso reprodutivo masculino. Em um experimento conduzido em *Achillea ptarmica* (Asteraceae), a remoção das brácteas presentes nos capítulos reduziu apenas as taxas de remoção de pólen, mas não interferiu significativamente na produção de sementes, sugerindo que apenas a função masculina seria afetada pela exposição floral (Andersson 1991). Já o sucesso reprodutivo em função da redução da corola em *Impatiens capensis* (Balsaminaceae) reduz apenas o sucesso da função masculina, não apresentando afeito na função feminina (Bell 1985). A correlação positiva entre tamanho da corola e produção de pólen também foi confirmada para *Raphanus raphanistrum* (Brassicaceae) (Stanton & Preston 1988). Tal como sugerido nestes estudos, o tamanho das pétalas pode garantir uma maior taxa de remoção de pólen, contribuindo assim para o aumento da competição entre gametas masculinos e consequente ganho de sucesso reprodutivo da função masculina. Por outro lado, os atributos florais irão atrair mais polinizadores e por consequência contribuirão também para o sucesso da função feminina, principalmente em espécies andromonoicas, as quais apresentam este tipo de sistema reprodutivo para evitar autopolinização e, portanto, deposição de pólen “inadequado” favorecendo a aptidão feminina (Podolsky 1992).

Além do tamanho da corola, experimentos envolvendo coloração das pétalas em duas variedades de *Raphanus raphanistrum* (Brassicaceae) – espécie com elevada variação de cor da corola – demonstraram que a cor também pode aumentar o sucesso reprodutivo masculino (Stanton *et al.* 1986, Stanton *et al.* 1989, Devlin & Ellstrand 1990). Nestes trabalhos, foi verificado que as sementes geradas possuíam como doadores de pólen os indivíduos com maiores taxas de visitantes, sugerindo que a coloração da corola, ao atrair mais polinizadores, contribuiu para o sucesso

reprodutivo da função masculina, ao passo que os componentes da função feminina (*e.g.*, número de sementes geradas) não apresentaram tal correlação. Além disso, estes estudos também constataram a discriminação por parte dos polinizadores a favor das flores com pétalas amarelas, sugerindo que a coloração das pétalas desempenha papel importante no sucesso reprodutivo paterno.

Outro recurso floral que pode influenciar no sucesso reprodutivo da função masculina é a quantidade de néctar. O número de visitantes aumenta em flores e indivíduos que possuem maior quantidade de néctar, influenciando diretamente a polinização. Em *Asclepias quadrifolia* (Apocynaceae), a alta produção de néctar aumenta o sucesso reprodutivo masculino, sem alterar o sucesso reprodutivo feminino (Pleasants & Chaplin 1983). Em *Jacaratia dolichaula* (Caricaceae), observou-se que o conteúdo nectarífero foi somente produzido por flores masculinas ou pelo menos em fases onde a função masculina estava ativa (Bawa 1980a). Já as flores de *Angelica sylvestris* (Apiaceae) produziram néctar quando ambas as funções masculina e feminina estavam ativas, porém há redução, na ordem de 3:1, na quantidade de néctar produzido quando a função feminina estava ativa (Stpiczynska *et al.* 2015).

**Competição entre as funções masculinas através do impedimento de acesso à função feminina:**

A competição entre as funções masculinas por interferência foi demonstrado por Cocucci *et al.* (2014). Este trabalho apresenta uma descrição de como funcionam os mecanismos de polinização de alguns representantes da tribo Oxypetalinae (Apocynaceae, subfamília Asclepiadoideae). Em algumas espécies da tribo, dois grandes agregados de pólen, cada um reconhecido como uma polínia, estão interligados por uma estrutura acessória estéril que une as polínias por meio de dois “braços”, formando assim um complexo chamado de polinário (Harder & Johnson 2008). Assim, cada polinário é constituído pela estrutura estéril com dois braços que se conectam a duas polínias. Quando um polinário é removido de uma flor, ele passa a estar aderido ao corpo de um polinizador que, por sua vez, ao visitar outras flores, pode fazer com que um novo polinário seja adicionado em um dos apêndices do polinário inicial, criando uma espécie de corrente em que polinários provenientes

de diferentes flores podem ser carregados por um mesmo polinizador. Este fenômeno é conhecido como concatenação. Quando ocorre esta concatenação, o polinário localizado na porção distal da corrente é mais facilmente depositado na superfície estigmática, conferindo vantagem de acordo com esta posição. Algumas espécies da tribo Oxypetalinae apresentam estruturas similares a chifres, localizadas nos braços que unem as duas polínias (Cocucci *et al.* 2014). Estes “chifres” são responsáveis por evitar que ocorra a concatenação de diferentes polinários, conferindo vantagem ao polinário que foi inicialmente aderido ao corpo do polinizador, e podem ter sido originados por conta da intensa competição entre polinários (*i.e.*, função masculinas) em uma determinada linhagem dentro de Oxypetalinae (Harder & Johnson 2008). Assumimos, portanto, que estes eventos caracterizam uma competição entre as funções masculinas por meio do impedimento de acesso à função feminina.

**Competição macho-macho após deposição de pólen:** Para que ocorra competição intrasexual depois da deposição de pólen, é necessário que grãos provenientes de diferentes doadores atinjam a superfície estigmática de uma flor (Willson 1994, Skogsmyr & Lankinen 2002). Com isso, espera-se que exista uma diferença genética entre os gametófitos e que isso se manifeste de acordo com distintas características fenotípicas, tais como habilidade competitiva e crescimento do tubo polínico (Willson 1994). O tamanho do pólen tem sido apontado como uma característica fenotipicamente variável (Plitmann & Levin 1983), embora não seja a melhor maneira de medir a habilidade competitiva dos gametas masculinos. A taxa de crescimento do tubo polínico, por outro lado, tem sido apontada como principal indicativo de aptidão da função masculina e apresenta considerável variação fenotípica (Buchholz & Blakeslee 1930, Bookman 1984, Snow & Spira 1991). Uma importante vantagem em se produzir tubos polínicos com crescimento acelerado é que os tecidos maternos podem alocar mais recursos para os óvulos que são fertilizados primeiros, o que representa uma grande vantagem reprodutiva, já que as sementes produzidas terão maior vigor (Havens & Delph 1996, Delph *et al.* 1998,).

Além do tamanho do pólen e crescimento do

tubo, outras características também podem conferir vantagens competitivas aos gametas masculinos. Na espécie *Viola diversifolia* (Violaceae), o número de poros na superfície do pólen variou e aqueles com o maior número obtiveram maior sucesso reprodutivo (Dajoz *et al.* 1991). Em outros casos, a habilidade competitiva dos gametas masculinos pode ser analisada quando existe um ambiente com intensa competição após a deposição de pólen. Há um aumento da taxa de germinação quando existe uma quantidade maior de grãos de pólen depositados no estigma – em alguns casos quando a deposição era reduzida, as taxas de germinação foram quase nulas (Brewbaker & Majumder 1961, Schemske & Fenster 1983, Holm 1994). A liberação de  $Ca^{2+}$  por grãos de pólen adjacentes tem sido apontada como a principal causa deste fenômeno (Bertin 1988).

Uma importante maneira de se testar a competição intrasexual em plantas tem sido por meio de experimentos com deposição de grãos de pólen na superfície estigmática e posterior avaliação da qualidade e quantidade da progênie. Diversos estudos têm apontado uma relação positiva entre a quantidade de pólen depositado e o número de doadores de pólen com a produção de sementes, embora uma concentração excessiva de pólen pode levar ao impedimento de acesso de gametas masculinos de alta qualidade (Harder *et al.* 2016a), o que reduziria o sucesso reprodutivo nestes casos. Em *Campsis radicans* (Bignoniaceae) (Bertin 1990), *Fagopyrum esculentum* (Polygonaceae) (Björkman 1995), *Dianthus chinensis* (Caryophyllaceae) (Mulcahy & Mulcahy 1975) e *Cucurbita pepo* (Cucurbitaceae) (Schlichting *et al.* 1990), foi observado que o aumento da competição entre grãos de pólen provenientes de diferentes doadores melhorou a qualidade e/ou aumentou a quantidade de sementes geradas, sugerindo que a competição intrasexual ocorre em plantas e pode influenciar o sucesso reprodutivo dos indivíduos. Exceção foi apontada em *Chamaecrista fasciculata* (Fabaceae) (Sork & Schemske 1992), em que o sucesso da progênie ocorreu de forma aleatória e portanto não relacionada à competição.

Estudos mais detalhados acerca do crescimento do tubo polínico exploraram minuciosamente como o tubo polínico pode se desenvolver nas diferentes etapas do processo pós-deposição, e como o tipo e intensidade da competição pode

variar dentro de cada uma das etapas. Harder *et al.* (2016b) identificaram oito combinações diferentes de interação pólen-pólen e destes com os tecidos maternos, onde gametófitos masculinos podem apresentar densidades independentes, medida a partir de características individuais de taxa de crescimento, vigor, germinação, incompatibilidade, e dependentes, dependendo da concentração de outros gametófitos ocupando a região estilar. Ainda, podem interagir, espacialmente, de forma repelida (*i.e.*, quando se evitam) ou aleatória (*i.e.*, quando não há tal interação) e, temporalmente, de maneira sequencial (*i.e.*, quando diferentes tubos germinam e crescem continuamente) ou simultânea (*i.e.*, quando acontecem concomitantemente) (Harder *et al.* 2016b). Tais interações também podem variar quando acontecem antes ou depois de eventos de competição (Harder *et al.* 2016b). Nesse estudo de Harder *et al.* (2016b), os eventos descritos acima foram analisadas para nove espécies distintas, de maneira que cada combinação variou nos diferentes táxons e, inclusive, para flores do mesmo indivíduo. As oito situações referidas foram também corroboradas por modelos estatísticos teóricos e empíricos (Harder *et al.* 2016a)

Tais observações possuem implicações diretas muito importantes quando estudamos as relações de competição nos tecidos maternos, principalmente considerando que os trabalhos publicados até o momento não incluem em suas análises todas as variáveis às quais os gametófitos estão sujeitos do momento que o pólen é depositado no estigma até o desenvolvimento do tubo polínico. Assim sendo, as contribuições de Harder *et al.* (2016a) e Harder *et al.* (2016b) desafiam a forma como os estudos eram conduzidos e apresentam informações valiosas que deveriam ser levadas em consideração para futuros estudos na área da seleção sexual.

### ***Processos pré-fertilização II: escolha da fêmea***

Como foi discutido na seção anterior, pode haver competição entre as funções masculinas antes da deposição dos grãos de pólen e quando existem mais grãos de pólen na superfície do estigma do que óvulos a serem fecundados. Neste último caso, os grãos de pólen são depositados no estigma, germinam, penetram na superfície e então produzem o tubo polínico, que irá crescer ao longo do estilete em direção aos óvulos (Herrero

& Hormoza 1996). Assim, considerando que existe uma disponibilidade grande de grãos de pólen, uma nova etapa da seleção sexual pode ocorrer: a escolha de gametas masculinos pela função feminina. É importante esclarecer, contudo, que as funções femininas das plantas não selecionam deliberadamente seus parceiros, assim como ocorre nos animais quando a fêmea escolhe o macho com base em características e comportamentos de coorte. Além disso, em muitos casos fica difícil diferenciar se de fato os tecidos maternos agem no sentido de selecionar os gametas masculinos ou se apenas estabelecem uma condição para que haja aumento da competição masculina (Arnold 1994, Moore & Pannell 2011). De qualquer forma, para fins didáticos e para manter a harmonia entre a maioria dos autores, optamos por manter o que tem sido convencional e chamar de “escolha da fêmea” os processos em que os tecidos maternos restringem e selecionam determinados grãos de pólen e tubos polínicos, bem como são capazes de abortar sementes.

A escolha da fêmea é uma etapa muito importante dentro da seleção sexual, tendo em vista que a função feminina irá selecionar os gametas masculinos com melhor qualidade genética, garantindo o sucesso reprodutivo daqueles com maior aptidão. De uma maneira geral, entende-se que os tecidos maternos selecionam seus parceiros à medida que criam um ambiente propício à competição, fazendo com que estilete e estigma funcionem como uma espécie de arena para competição de gametas (Skogsmyr & Lankinen 2002). Já foi demonstrado, por exemplo, que pistilos com estiletos mais longos podem intensificar a competição, pois permitem que mais tubos polínicos se desenvolvam, além de garantir que eles percorram um maior trajeto em um maior período de tempo (Mulcahy 1979, Yang & Wang 2015).

Um outro mecanismo semelhante no sentido de aumentar as relações de competição dos gametas masculinos é a maturação tardia do tecido carpelar. Neste caso, foi demonstrado em *Anemone canadensis* (Ranunculaceae) que a maturação tardia do tecido materno garante que diversos grãos de pólen sejam depositados ao longo de vários dias, de maneira que este processo além de aumentar a competição entre os tubos polínicos também permite que os gametas masculinos alcancem o

ovário simultaneamente (Douglas & Cruden 1994). Este tipo de mecanismo aumenta as chances da função feminina selecionar os melhores gametas e diminuir a possibilidade de que tubos polínicos com menor vigor fertilizem os óvulos puramente por acaso (Moore & Pannell 2011).

Os sistemas de incompatibilidade, por outro lado, são provavelmente os eventos mais conhecidos – e talvez os que de fato caracterizam uma “escolha” – de seleção por parte da função feminina. Tais sistemas têm sido tradicionalmente vistos como mecanismos para evitar autopolinização, resultando em um sistema de autoincompatibilidade no qual ocorre uma falha de aderência, germinação ou crescimento do tubo polínico quando um grão de pólen é depositado na superfície do estigma (Richards 1997). O tecido pistilar, portanto, é capaz de restringir a germinação e o crescimento do tubo polínico e assim selecionar quais gametas masculinos poderão ter acesso aos óvulos (Richards 1997). Durante estes processos, pode haver incompatibilidade esporofítica e gametofítica (Elleman & Dickison 1994, Nettancourt 1997a). Neste contexto, os sistemas de incompatibilidade garantem a identificação de certos componentes genéticos do doador de pólen ou do gameta masculino, conferindo caráter seletivo ao tecido materno. Mesmo quando mecanismos de incompatibilidade não estão envolvidos, a planta receptora é capaz de influenciar o crescimento do tubo polínico ao alterar a suplementação nutricional em seus tecidos (Herrero & Hormoza 1996).

Diversos fatores genéticos têm sido apontados como responsáveis por governar os eventos de incompatibilidade, como, por exemplo, o número de *loci* que compõe o sistema em determinada espécie ou o número de alelos em cada *locus* em uma população, bem como fenômenos de dominância de genes, epistasia e padrões de ligação (Nettancourt 1977b). O complexo de genes presentes no locus-S, expresso em tecidos maternos e paternos, tem sido apontado como a principal região gênica relacionada ao sistema de incompatibilidade e funciona por meio de interações entre glicoproteínas e receptores de quinase (Elleman & Dickison 1994, Nettancourt 1997a, Takayama & Isogai 2005). Em *Brassica napus* (Brassicaceae), uma espécie auto-incompatível, a supressão da proteína ARC1, expressa em maior

escala na região estigmática e que interage com um receptor de quinase (SRK), resultou na produção de sementes quando indivíduos de uma mesma linhagem foram auto-polinizados (Stone *et al.* 1999). Há diversos tipos de glicoproteínas na superfície do grão de pólen em quatro gêneros de Brassicaceae e tais proteínas poderiam ser responsáveis por mediar o reconhecimento do pólen por parte do tecido materno (Fiebig *et al.* 2004). Além disso, as plantas possuem determinados genes que em conjunto formam um complexo de compatibilidade de tecidos (MCH, em inglês) e tal complexo está também presente em animais atuando no sistema de imunidade (Potts & Wakeland 1993).

Recentemente, estudos mais avançados envolvendo genômica de plantas têm começado a identificar genes relacionados à seleção de gametas durante eventos pré-zigóticos. Em um estudo proteômico para identificar quais proteínas estariam presentes durante o desenvolvimento do tubo polínico em espécies do gênero *Mimulus* (Phrymaceae), foram identificadas mais de duas mil proteínas presentes nos gametas masculinos durante a germinação do tubo e deste total, 159 estariam correlacionadas a processos que contribuem com a criação de barreiras reprodutivas durante a fertilização (Aagaard *et al.* 2013). Essas proteínas participam, em sua grande maioria, de processos catalíticos, estruturais, de ligação e de transporte, e estão associadas principalmente às funções metabólicas e de rápido crescimento. Estudos desta magnitude sugerem que genes podem interagir durante processos pré-zigóticos e que mecanismos de reconhecimento do tecido materno podem resultar em isolamento reprodutivo e consequente seleção de gametas.

Uma importante vantagem em se selecionar gametas masculinos é que a qualidade do pólen pode interferir na produção de sementes. Pistilos que aumentam as chances dos óvulos serem fertilizados por propiciar competição entre os grãos de pólen podem, como consequência, aumentar a qualidade das sementes (Skogsmyr & Lankinen 2002). Há uma relação positiva entre a taxa de crescimento e a produção de sementes em *Viola tricolor* (Violaceae): maiores taxas de crescimento do tubo polínico resultaram em maior produção de sementes (Skogsmyr & Lankinen 2000). Outros estudos também têm apontado uma relação positiva entre o vigor dos grãos de pólen (maiores

taxas de germinação) e a qualidade das sementes (sementes mais pesadas) (Mulcahy 1971, Marshall & Whittaker 1989, Pasonen *et al.* 2001).

Embora os trabalhos discutidos nesta seção sugiram que a escolha da fêmea seja um mecanismo relacionado com a seleção sexual, Arnold (1994) e Moore & Pannell (2011) acreditam que existem poucas evidências diretas que confirmem tal relação, pois entendem que os tecidos maternos funcionam primordialmente como facilitadores da competição macho-macho. Contudo, diante do que foi apresentado nesta seção, entende-se que os mecanismos de incompatibilidade, bem como os processos relacionados ao reconhecimento das proteínas presentes nos gametas masculinos por parte dos tecidos maternos, fornecem evidências de que existe seleção de gametas durante a fase pré-zigótica. Skogsmyr & Lankinen (2002) argumentam que a função feminina poderia ter sido selecionada para evitar gametas masculinos indesejáveis e não simplesmente escolher aqueles com maior aptidão, diferentemente do que é observado em animais. Por mais que os eventos de escolha da fêmea de fato sejam diferentes entre animais e plantas, as informações apontadas aqui indicam que os vegetais também apresentam maneiras de discriminar parceiros.

### **Processos pós-fertilização: aborto seletivo**

Outro mecanismo de seleção sexual por meio de escolha da fêmea pode ocorrer após a fertilização: o aborto seletivo. Nestes casos, as funções maternas da planta podem abortar sementes em desenvolvimento, devido, por exemplo, a defeitos observados nos embriões como resultado de auto-incompatibilidade (Crowe 1971, Skogsmyr & Lankinen 2002). Assim, o aborto seletivo pode ocorrer no sentido de eliminar embriões defeituosos ou para selecionar melhores genomas parentais (Casper 1988, Stephenson *et al.* 1988, Skogsmyr & Lankinen 2002).

As plantas, em sua maioria, produzem mais óvulos do que maturam sementes (Lee 1984). Existem diversos fatores relacionados a isso, como alocação de recursos, estresse ambiental e sazonalidade (Melser & Klinkhamer 2001, Mena-Alí & Rocha 2005, Meyer *et al.* 2014), mas diversos autores também têm apontado que as plantas abortam seletivamente suas sementes como forma de melhorar o sucesso reprodutivo (Bookman

1984, Lee 1984, Casper 1988, Skogsmyr & Lankinen 2002). Diversos experimentos têm demonstrado o aborto seletivo como uma importante força de seleção sexual por parte da função feminina. Marshall (1988) demonstrou que em *Raphanus raphanistrum* (Brassicaceae) uma mistura de grãos de pólen provenientes de diferentes doadores resultou em uma menor taxa de aborto seletivo do que a mistura contendo grãos provenientes de apenas um doador. Já em *Asclepias speciosa* (Apocynaceae), Bookman (1984) mostrou que houve diferença na produtividade de sementes quando as plantas eram submetidas a diferentes intensidades de competição de grãos de pólen. Estes experimentos sugerem que a competição intrasexual promove uma condição na qual a função feminina pode abortar sementes para selecionar os gametas masculinos com melhor qualidade genética.

Alguns estudos também têm sugerido que a alocação de recursos para produção de determinado conjunto de sementes pode variar de acordo com o tipo de doador de gametas masculinos. Por exemplo, em *Oenothera organensis* (Onagraceae) os indivíduos alocam proporcionalmente mais recursos quando os óvulos são fertilizados a partir de um doador em específico, sugerindo um mecanismo pelo qual a planta pode cessar o desenvolvimento de uma semente como um fator seletivo (Havens & Delph 1996).

O aborto seletivo também tem sido tratado como um processo no qual ocorre uma rivalidade entre zigotos recém-fertilizados (*i.e.*, uma competição por desenvolvimento e sobrevivência) (Arathi *et al.* 1996, Shaanker & Ganeshaiyah 1997). Nestes casos, a competição por desenvolvimento do zigoto pode resultar na maior absorção de recursos por parte de embriões “dominantes”, que deixam seus parentes maternos com disponibilidade reduzida de nutrientes, ou então pode culminar na liberação de hormônios ou outras substâncias nocivas que interferem negativamente no desenvolvimento dos embriões vizinhos (Arathi *et al.* 1996, Mohan-Raju *et al.* 1996, Shaanker & Ganeshaiyah 1997). Em *Dalbergia sissoo* (Fabaceae), os embriões localizados nas porções apicais do carpelo tem uma maior probabilidade de se desenvolverem até a maturidade e, quando extratos produzidos *in vitro* por tais embriões foram adicionados nas lâminas contendo embriões jovens, estes tiveram

altas taxas de inibição de desenvolvimento (Mohan-Raju *et al.* 1996). O aborto dos embriões das posições basais do carpelo não teve correlação com disponibilidade de pólen, já que a fertilização ocorreu, e nem com a disponibilidade de recursos, uma vez que as taxas de aborto eram baixas na presença de nutrientes e ausência de embriões dominantes. Ao observar a atividade inibidora dos extratos dos embriões dominantes e identificar a presença de hormônios nestes extratos, observa-se uma disputa por recursos e que certos embriões apresentam vantagens competitivas em relação a outros (Mohan-Raju *et al.* 1996). Conclusões semelhantes foram apontadas por Arathi *et al.* (1996).

Tais trabalhos podem fornecer importantes indícios para explicar por que diversos grupos de plantas produzem mais óvulos do que maturam sementes. Vale ressaltar, por fim, que o aborto seletivo em plantas pode ser interpretado como um processo causado por diversos fatores, desencadeado tanto pela função masculina quanto feminina, tais como competição e qualidade dos grãos de pólen, capacidade seletiva materna, alocação de recursos e rivalidade entre zigotos.

### ***A seleção sexual e a evolução de atributos florais***

Nesta seção, discutiremos como atributos florais, tais como tamanho e número de flores, tamanho do estilete e presença de apêndices, poderiam ter evoluído a partir de eventos de seleção sexual. Nesse contexto, ressaltamos que a maioria dos trabalhos aqui levantados aponta que as relações entre a função masculina são as que mais influenciam as mudanças evolutivas nas características florais. A literatura ainda sugere que a seleção sexual atua mais nos componentes paternos do que maternos, uma vez que o sucesso reprodutivo destes últimos é limitado mais por recursos do que pela disponibilidade de parceiros, tal como prediz o princípio de Bateman (Bateman 1948, Queller 1983, Arnold 1994, Moore & Pannell 2011).

Quando observamos as características exageradas que estão relacionadas com processos de coorte em animais, fica claro que tais traços evoluíram nos indivíduos masculinos no sentido de aumentar suas chances de acasalamento e conseqüentemente conferir sucesso reprodutivo. Em plantas, por mais que as características

secundárias não sejam aparentemente tão marcantes quanto em animais, existem fortes indícios de que atributos florais evoluíram através de eventos de seleção sexual da função masculina (Stanton *et al.* 1986, Campbell 1989, Bond & Maze 1999, Lau *et al.* 2008). Como seria possível, contudo, identificar tais processos evolutivos?

De maneira intuitiva, é plausível pensar que a seleção sexual pode influenciar diretamente os padrões de reprodução de uma determinada espécie, como por exemplo um retardamento na maturação do tecido pistilar, e que uma variação nestes padrões resultaria na escolha de diferentes atributos sexuais mais vantajosas por parte do parceiro, como taxas de crescimento do tubo polínico mais altas (Kirkpatrick & Ravigné 2002, Maan & Seehausen 2011). Com isso, mudanças evolutivas podem ocorrer por meio da seleção de atributos sexuais. Para as plantas, no entanto, as evidências de que a seleção sexual atua na evolução das formas florais ficam mais claras quando consideramos as espécies que possuem esporófitos com funções sexuais separadas (*i.e.*, plantas dioicas).

A seleção sexual pode atuar na evolução da exposição floral em plantas dioicas. Avaliações do número de inflorescências produzidas, a atração de polinizadores e a sobrevivência de indivíduos de *Leucadendron xanthoconus* (Proteaceae), uma espécie de arbusto com dimorfismo sexual bem marcante na qual os indivíduos masculinos são visualmente maiores, sugerem que os indivíduos com função masculina investem muito mais do que os de função feminina para expor as flores e atrair polinizadores, evidenciado pelas inflorescências mais ramificadas e com mais flores (Bond & Maze 1999). O sucesso reprodutivo masculino é aparentemente proporcional ao número de inflorescências, o que pode influenciar a competição entre as funções masculinas de diferentes indivíduos, e tais processos estariam relacionados ao dimorfismo sexual nesta espécie (Bond & Maze 1999). De acordo com Willson (1994), a competição entre as funções masculinas de diferentes indivíduos, imposta por pressões de seleção, foi o motivo que levou à evolução de inflorescências maiores nos esporófitos masculinos.

As bases genéticas que levaram à evolução do dimorfismo têm sido intensivamente estudadas

na literatura. Em teoria, mesmo que em uma determinada espécie cada sexo tenha um valor ótimo para uma dada característica (*e.g.*, tamanho das pétalas), existe uma arquitetura genética que restringe os sexos de evoluírem independentemente em direção a tal traço (Barrett & Hough 2013). Contudo, uma variação na demanda (*trade-off*), ou seja, uma “compensação” entre o investimento no sucesso reprodutivo e qualidade da progênie e crescimento e longevidade do organismo, pode levar a uma alocação irregular de recursos dependendo da fase de vida ou período reprodutivo, o que poderia levar à evolução de dimorfismo sexual (Delph & Meagher 1995, Moore & Pannell 2011, Barrett & Hough 2013). Essas divergências, ainda, podem ser facilitadas por seleção natural e sexual (Lande 1980). Quando isso acontece, pode haver uma quebra da arquitetura genética compartilhada entre ambos os sexos, levando a uma seleção assimétrica entre machos e fêmeas (Lande 1980). Além disso, a presença de cromossomos sexuais tem sido associada com a evolução de algumas plantas dioicas, o que pode nos ajudar a entender as bases genéticas do dimorfismo (Charlesworth *et al.* 2005, Barrett & Hough 2013).

As diferenças nas características florais, contudo, também podem evoluir a partir da seleção sexual observada em plantas hermafroditas. Em *Asclepias exaltata* (Apocynaceae) há diminuição no número de flores e a exposição das mesmas a um menor período de tempo levou a uma alteração no período de floração da população, garantindo que a proporção de frutos formados fosse constante (Queller 1983). Com isso, constatou-se que a seleção sexual atuava na função masculina e que algumas características florais, tais como número de flores, longevidade das inflorescências e distribuição sazonal das flores, foram selecionadas por conta dos seus efeitos na competição entre as funções masculinas. Mesmo em espécies que apresentam andromonoiccia, como *Toxicoscordion paniculatum* (Melanthiaceae), as características das inflorescências parecem estar mais relacionadas com a função masculina (Emms *et al.* 1997).

A produção de néctar também tem sido analisada na literatura (Carlson & Harms 2006, Carlson 2007, Varga *et al.* 2013, Stpiczyńska *et al.* 2015). Ao estudar a espécie *Chrysothemis friedrichsthaliana* (Gesneriaceae), Carlson (2007) mensurou a produção de néctar, número de

visitas do polinizador e fecundidade durante três temporadas de floração. Seus resultados mostraram que a produção de néctar foi maior durante a fase reprodutiva masculina; os indivíduos da planta estudada tiveram que competir por polinizador; e que este visitou com maior frequência as flores na fase masculina (Carlson 2007). Ainda, observou que a fecundidade da função feminina foi ótima com apenas uma única visita, mas a fecundidade da função masculina foi maximizada quando as visitas aumentavam (Carlson 2007). Com base nisso, constatou-se que a produção de néctar é assimétrica e tem mais relação com as estruturas masculinas, sugerindo que a competição por produção de pólen pode ter influenciado a seleção desta característica secundária (Carlson 2007). Uma importante revisão sobre este tema alerta que a evolução de estruturas altamente produtoras de néctar não deve ser atribuída unicamente a eventos de seleção sexual, mas que tal produção assimétrica de néctar pode ser uma adaptação para evitar geitonogamia, já que isso mudaria o comportamento dos polinizadores ao visitarem flores com concentrações distintas de néctar e em indivíduos distintos (Carlson & Harms 2006).

Tal como discutido anteriormente, longos estiletes são um dos responsáveis por intensificar as relações de competição dos grãos de pólen. Assim, uma das hipóteses discutidas na literatura sugere que longos estiletes foram selecionados à medida que intensificam as relações de competição entre os tubos polínicos e favorecem a seleção de gametas mais aptos (Mulcahy 1979, Mulcahy & Mulcahy 1987, Willson 1994, Dai & Galloway 2013). Por exemplo, em 14 gêneros da família Polemoniaceae, relações entre comprimento do estilete, largura dos estigmas, tamanho do pólen e diâmetro do tubo polínico mostraram uma significativa variação nestas relações e que elas não variavam independentemente (Plitmann & Levin 1983). Curiosamente, estas variações apresentavam valores particulares para cada um dos diferentes gêneros, e as maiores correlações foram encontradas entre tamanho do pólen e comprimento do estigma. Tais evidências sugerem que (1) longos estiletes podem ter sido selecionados a partir de eventos de competição do pólen e (2) essa relação pode refletir tendências evolutivas dentro da família. Embora o posicionamento dos gêneros em Polemoniaceae ainda seja controverso

(Johnson *et al.* 1996, Porter 1996, Prather *et al.* 2000, Johnson *et al.* 2008), é possível utilizar a relação estilete-tamanho do pólen em um contexto taxonômico (Plitmann & Levin 1983).

Alguns outros estudos também têm demonstrado uma relação entre os atributos florais e as funções femininas. Em *Ipomopsis aggregata* (Polemoniaceae), traços florais influenciam tanto as funções masculinas quanto as femininas em uma mesma intensidade, mas traços diferentes favorecem cada função: enquanto a função feminina é favorecida por flores com corola reduzida e estigmas mais alongados, a função masculina é favorecida por maiores corolas e estigmas mais curtos (Campbell 1989). O sucesso reprodutivo da função materna foi medido a partir da quantidade de pólen depositado, de maneira que em alguns casos isso superou o sucesso reprodutivo da função paterna (medido pela quantidade de pólen removido). Resultados similares foram observados em *Asclepias syriaca* (Apocynaceae) (Morgan & Schoen 1997). Os estágios envolvidos na polinização e fecundação da função feminina, como receptividade do estigma, fertilização dos óvulos e produção de sementes, são mais afetados pelas características atrativas das flores do que os estágios da função masculina (Wilson *et al.* 1994). Tal constatação foi feita com base nos valores individuais preditivos de cada componente (*i.e.*, estágio) e sugerem uma maior relação entre os atributos florais e a função feminina.

Muitos destes autores argumentam que tais resultados são evidências para contestar o princípio de Bateman (1948). É perfeitamente plausível considerar que determinadas características florais poderiam contribuir para um maior aumento de aptidão da função feminina em comparação com a função masculina, mas os trabalhos que contestam o princípio de Bateman (1948) avaliam a aptidão materna com base principalmente na quantidade de pólen depositado e não incluem a limitação de pólen (*e.g.*, diminuição de pólen depositado) ou a produção de sementes como fatores associados à relação atributos florais *versus* ganho de aptidão. Ao nosso entendimento, uma análise mais robusta do ganho de aptidão da função feminina deveria incluir a limitação de pólen a fim de avaliar se a função feminina é limitada pela disponibilidade de parceiros e a produção e qualidade das sementes geradas, o que não foi medido nos trabalhos que contestam o princípio de Bateman (1948).

Considerando que as plantas são organismos sésseis, a evolução das características florais deve ser vista como um fenômeno estreitamente relacionado com a maneira pela qual o pólen é disperso (Beekman *et al.* 2016), e por consequência, estabelece traços relacionados com a seleção de polinizadores (Skogsmyr & Lankinen 2002). A ideia de que a evolução dos traços florais está intimamente atrelada à adaptação de grupos específicos de polinizadores tem sido proposta na literatura (Rosas-Guerrero *et al.* 2014), sugerindo, inclusive, tal interação como um dos componentes na diversificação de diferentes clados taxonômicos (Barrett & Harder 2017). Mesmo com isso, poucos estudos têm inserido tais animais como um dos componentes responsáveis pela seleção sexual em plantas. Biernaskie & Elle (2007) argumentam que traços florais exagerados só seriam selecionados quando existisse uma vantagem reprodutiva. Considerando que esta vantagem depende das habilidades sensoriais e cognitivas dos polinizadores em “enxergar” a atratividade da flor, então estes animais seriam indispensáveis para que determinados atributos fossem selecionados na natureza. Desta forma, por mais que os atributos florais não tenham sido interpretados como “extravagantes” pela maioria dos cientistas, tais traços poderiam ser observados como exagerados somente aos olhos dos polinizadores que, em última instância, são os agentes mediadores da reprodução, ao menos em grande parte das angiospermas. Com base em modelos de investimento adaptativo, Biernaskie & Elle (2007) mostram que as competições por reprodução e por visita de polinizadores sofrem pressões seletivas similares àquelas observadas em animais, sugerindo que características secundárias também estariam presentes em plantas.

## CONCLUSÃO

Quando consideramos os processos pré-fertilização, fica claro que tanto a geração esporófitica quanto a gametófitica estão sujeitas à seleção sexual. Os esporófitos, por exemplo, desenvolvem estruturas florais responsáveis por atrair polinizadores e por isso contribuem com os processos de seleção sexual, além de suprirem as exigências energéticas dos gametófitos. A geração gametófitica, contudo, representa a fase de vida

mais diretamente relacionada ao cruzamento das plantas e assim mais sujeita à seleção sexual, uma vez que é nesta fase que ocorrem eventos de competição intrasexual e escolha da fêmea. Tendo isso em vista e considerando que os gametófitos são indivíduos unissexuados e que atuam de maneira independente, descartamos o argumento de que as plantas não estão sujeitas à seleção sexual puramente por serem hermafroditas.

Embora a definição de seleção sexual ainda seja uma questão em aberto, ela pode ser entendida, ainda que de forma abrangente, como os processos de cruzamento que podem levar ao sucesso reprodutivo individual e inclusive favorecer a evolução de atributos florais ou até mesmo vegetativos. A literatura tem sugerido que em plantas a seleção sexual é mais intensa na função masculina: a competição entre grãos de pólen coespecíficos pode aumentar a aptidão dos mesmos e conseqüentemente conferir vantagens reprodutivas, enquanto que o sucesso reprodutivo da função feminina dependeria da disponibilidade de recursos (Bateman 1948). Contudo, alguns autores têm sugerido que a função feminina também seria limitada pelo número de parceiros disponíveis, o que poderia ser utilizado como argumento para questionar o princípio de Bateman (1948). Consideramos que esta é ainda uma discussão não totalmente esclarecida, principalmente porque é difícil diferenciar se a função feminina é de fato limitada por pólen ou se a relação estabelecida se trata de uma seletividade por parte dos tecidos maternos.

Com base bibliografia apresentada (Material Suplementar 1), entendemos que o número de trabalhos que tratam da seleção sexual em plantas é considerável e fornece um importante panorama sobre o assunto, e pode contribuir para nortear a escolha de pesquisas futuras. Contudo, alertamos que ainda existem muitas lacunas a serem preenchidas, como, por exemplo, uma amostragem mais ampla e inclusão de diferentes grupos taxonômicos dentro da temática, já que existe um viés muito grande de trabalhos conduzidos com espécies dos gêneros *Arabidopsis*, *Asclepias*, *Brassica* e *Raphanus*. Além disso, é necessário avaliar os eventos de seleção sexual em ambientes naturais, uma vez que grande parte dos experimentos têm sido feitos em locais controlados, com abundância de indivíduos e por isso favoráveis a polinizadores,

o que não ocorre na natureza (Wilson *et al.* 1994).

Outro ponto negativo se refere ao tipo de metodologia empregado para se avaliar eventos de seleção sexual em plantas. Como foi apresentado, quase todos os trabalhos aqui levantados realizam experimentos comparativos corroborados por análises estatísticas, mas em muitos casos as conclusões podem ser puramente especulativas. Desta forma, é importante que mais estudos mostrem como as relações de seleção sexual em plantas acontecem em escala microscópica e molecular. Até o momento, poucos artigos buscam integrar o mapeamento da trajetória de um grão de pólen desde sua produção até a fertilização, o que representaria uma informação valiosa no sentido de entender quais processos e/ou características influenciam a aptidão dos gametas masculinos. Outro problema se refere à falta de um esclarecimento detalhado sobre como funcionam os mecanismos de escolha de parceiro, uma vez que ainda é necessário entender melhor os padrões e variações de fertilização, bem como aspectos do desenvolvimento do embrião (Skogsmyr & Lankinen 2002).

## AGRADECIMENTOS

Os autores agradecem primeiramente aos professores Vinícius Garcia Brito, Felipe Wanderley de Amorim, Francismeire Jane Telles, Pedro Joaquim Bergamo e Pietro Maruyama Mendonça, responsáveis pela disciplina de “Biologia da polinização” realizada na Universidade Estadual de Campinas no primeiro semestre de 2018, por terem idealizado este trabalho e também pelos comentários feitos ao longo da elaboração do manuscrito. Menção também deve ser feita aos revisores anônimos que sugeriram importantes modificações no trabalho. Agradecemos também às instituições de fomento CAPES pelas bolsas concedidas ao primeiro e terceiro autores, CNPq ao segundo autor, além das universidades às quais os autores são afiliados.

## REFERÊNCIAS

Aagaard, J. E., George, R. D., Fishman, L., MacCoss, M. J., & Swanson, W. J. 2013. Selection on plant male function genes identifies candidates for reproductive isolation of yellow monkeyflowers.

- PLoS Genetics, 9(12), e1003965. DOI: 10.1371/journal.pgen.1003965
- Andersson, S. 1991. Floral display and pollination success in *Achillea ptarmica* (Asteraceae). *Holarctic Ecology*, 14(3), 186–191. DOI: 10.1111/j.1600-0587.1991.tb00651.x
- Arathi, H. S., Ganeshaiyah, K. N., Shaanker, R. U., & Hegde, S. G. 1996. Factors affecting embryo abortion in *Syzygium cuminii* (L.) skeels (Myrtaceae). *International Journal of Plant Sciences*, 157(1), 49–52. DOI: 10.1086/297319
- Arnold, S. J. 1994. Is there a unifying concept of sexual selection that applies to both plants and animals? *American Naturalist*, 144, S1–S12. DOI: 10.1086/285650
- Banks, J. A. 1994. Sex-determining genes in the homosporous fern *Ceratopteris*. *Development*, 120, 1949–1958.
- Barrett, S. C. H., & Harder, L. D. 2017. The ecology of mating and its evolutionary consequences in seed plants. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 48(1), 135–157. DOI: 10.1146/annurev-ecolsys-110316-023021
- Barrett, S. C. H., & Hough, J. 2013. Sexual dimorphism in flowering plants. *Journal of Experimental Botany*, 64(1), 67–82. DOI: 10.1093/jxb/ers308
- Bateman, A. J. 1948. Intra-sexual selection in *Drosophila*. *Heredity*, 2(3), 349–368.
- Bawa, K. S. 1980a. Mimicry of male by female flowers and intrasexual competition for pollinators in *Jacaratia dolichauda* (D. Smith) Woodson (Caricaceae). *Evolution*, 34(3), 467–474. DOI: 10.1111/j.1558-5646.1980.tb04836.x
- Bawa, K. S. 1980b. Evolution of dioecy in flowering plants. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 11(1), 15–39.
- Beekman, M., Nieuwenhuis, B., Ortiz-Barrientos, D., & Evans, J. P. 2016. Sexual selection in hermaphrodites, sperm and broadcast spawners, plants and fungi. *Physiological Transactions B*, 371, 20150541. DOI: 10.1098/rstb.2015.0541
- Bell, G. 1985. On the function of flowers. *Proceedings of the Royal Society of London B*, 224(1235), 223–265. DOI: 10.1098/rspb.1985.0031
- Bertin, R. I. 1988. Paternity in plants. In: J. L. Doust & L. L. Doust (Eds.), *Plant reproductive ecology: patterns and strategies*. pp. 30–59. New York: Oxford University Press.
- Bertin, R. I. 1990. Effects of pollination intensity in *Campsis radicans*. *American Journal of Botany*, 77(2), 178–187. DOI: 10.1002/j.1537-2197.1990.tb13544.x
- Biernaskie, J. M., & Elle, E. 2007. A theory for exaggerated secondary sexual traits in animal-pollinated plants. *Evolutionary Ecology*, 21(4), 459–472. DOI: 10.1007/s10682-006-9112-1
- Björkman, T. 1995. The effect of pollen load and pollen grain competition on fertilization success and progeny performance in *Fagopyrum esculentum*. *Euphytica*, 83(1), 47–52. DOI: 10.1007/BF01677860
- Bond, W. J., & Maze, K. E. 1999. Survival costs and reproductive benefits of floral display in a sexually dimorphic dioecious shrub, *Leucadendron xanthoconus*. *Evolutionary Ecology*, 13(1), 1–18. DOI: 10.1023/A:1006581412580
- Bookman, S. S. 1984. Evidence for selective fruit production in *Asplepias*. *Evolution*, 38(1), 72–86. DOI: 10.1111/j.1558-5646.1984.tb00261.x
- Brewbaker, J. L., & Majumder, S. K. 1961. Cultural studies of the pollen population effect and the self-incompatibility inhibition. *American Journal of Botany*, 48(6), 457–464. DOI: 10.1002/j.1537-2197.1961.tb11669.x
- Buchholz, J. T., & Blakeslee, A. F. 1930. Pollen tube growth and control of gametophytic selection in cocklebur, a 25-chromosome *Datura*. *Botanical Gazette*, 90(4), 366–383. DOI: 10.1086/334110
- Campbell, D. R. 1989. Measurements of selection in a hermaphroditic plant: variation in male and female pollination success. *Evolution*, 43(2), 318–34. DOI: 10.1111/j.1558-5646.1989.tb04230.x
- Carlson, J. E. 2007. Male-biased nectar production in a protandrous herb matches predictions of sexual selection theory in plants. *American Journal of Botany*, 94(4), 674–682. DOI: 10.3732/ajb.94.4.674
- Carlson, J. E., & Harms, K. E. 2006. The Evolution of gender-biased nectar production in hermaphroditic plants. *Botanica Review* 72(2), 179–205. DOI: <http://doi.org/cmzz94>
- Casper, B. B. 1988. Evidence for selective embryo abortion in *Cryptantha flava*. *American Naturalist*, 132(3), 318–326. DOI: 10.1086/284855
- Charlesworth, D., Charlesworth, B., & Marais, G. 2005. Steps in the evolution of heteromorphic sex chromosomes. *Heredity*, 95(2), 108–128.
- Charnov, E. L. 1982. *The theory of sex allocation*. Princeton, NJ: Princeton University Press: p. 355.
- Cocucci, A. A., Marino, S., Baranzelli, M., Wiemer, A.

- P., & Sérsic, A. 2014. The buck in the milkweed: evidence of male-male interference among pollinaria on pollinators. *New Phytologist*, 203(1), 280–286. DOI: 10.1111/nph.12766
- Crowe, L. K. 1971. The polygenic control of outbreeding in *Borago officinalis*. *Heredity*, 27(1), 111–118. DOI: 10.1038/hdy.1971.75
- Dai, C., & Galloway, L. F. 2013. Sexual selection in a hermaphroditic plant through female reproductive success. *Journal of Evolutionary Biology*, 26(12), 2622–2632. DOI: 10.1111/jeb.12254
- Dajoz, I., Till-Bottraud, I., & Gouyon, P.-H. 1991. Evolution of pollen morphology. *Science*, 253(5015), 66–68. DOI: 10.1126/science.253.5015.66
- Darwin, C. 1859. *The origin of species by means of natural selection*. London: John Murray: p. 502
- De Jong, T. J., Waser, N. M., & Klinkhamer, P. G. L. 1993. Geitonogamy: The neglected side of selfing. *Tree*, 8(9), 321–325. DOI: 10.1016/0169-5347(93)90239-L
- Delph, L. F., & Meagher, T. R. 1995. Sexual dimorphism masks life history trade-offs in the dioecious plant *Silene latifolia*. *Ecology*, 76(3), 775–785. DOI: 10.2307/1939343
- Delph, L. F., Weinig, C., & Sullivan, K. 1998. Why fast-growing pollen tubes give rise to vigorous progeny: the test of a new mechanism. *Proceedings of the Royal Society of London Series B: Biological Sciences*, 265(1399), 935–939. DOI: 10.1098/rspb.1998.0381
- Devlin, B., & Ellstrand, N. C. 1990. Male and female fertility variation in wild radish, a hermaphrodite. *American Naturalist*, 136(1), 86–107. DOI: 10.1086/285083
- Dickmann, D. I., & Kozłowski, T. T. 1969. Seasonal growth patterns of ovulate strobili of *Pinus resinosa* in central Wisconsin. *Canadian Journal of Botany*, 47(6), 839–848. DOI: 10.1139/b69-121
- Dorken, M. E., & Perry, L. E. 2017. Correlated paternity measures mate monopolization and scales with the magnitude of sexual selection. *Journal of Evolutionary Biology*, 30(2), 377–387. DOI: 10.1111/jeb.13013
- Douglas, K. L., & Cruden, R. W. 1994. The reproductive biology of *Anemone Canadensis* (Ranunculaceae). *American Journal of Botany*, 81(3), 314–321. DOI: 10.1002/j.1537-2197.1994.tb15449.x
- Elleman, C. J., & Dickison, H. G. 1994. Pollen-stigma interaction during sporophytic self-incompatibility in *Brassica oleracea*. In: E. G. Williams, A. E. Clarke & R. B. Knox (Eds.), *Genetic control of self-incompatibility and reproductive development in flowering plants*. *Advances in cellular and molecular biology of plantas*. pp. 67–87. Dordrecht: Springer-Science+Business Media. DOI: 10.1007/978-94-017-1669-7
- Emms, S. K., Stratton, D. A., & Snow, A. A. 1997. The effect of inflorescence size on male fitness: experimental tests in the andromonoecious lily, *Zigadenus paniculatus*. *Evolution*, 51(5), 1481–1489. DOI: 10.1111/j.1558-5646.1997.tb01471.x
- Fiebig, A., Kimport, R., & Preuss, D. 2004. Comparisons of pollen coat genes across Brassicaceae species reveal rapid evolution by repeat expansion and diversification. *PNAS*, 101(9), 3286–3291. DOI: 10.1073/pnas.0305448101
- Gerald, J. N. F., Carlson, A. L., Smith, E., Maloof, J. N., Weigel, D., Chory, J., Borevitz, J. O., & Swanson, R. J. 2014. New *Arabidopsis* advanced intercross recombinant inbred lines reveal female control of nonrandom mating. *Plant Physiology*, 165(1), 175–185. DOI: 10.1104/pp.113.233213
- Guerrant Jr, E. O. 1988. Heterochrony in plants. In: M. L. McKinney (Ed.), *Heterochrony in evolution*. pp. 111–133. Boston, MA: Springer. DOI: 10.1007/978-1-4899-0795-0\_7
- Harder, L. D., Aizen, M. A., & Richards, S. A. 2016a. The population ecology of male gametophytes: the link between pollination and seed production. *Ecology Letters*, 19(5), 497–509. DOI: 10.1111/ele.12596
- Harder, L. D., Aizen, M. A., Richards, S. A., Joseph, M. A., & Busch, J. W. 2016b. Diverse ecological relations of male gametophyte populations in stylar environments. *American Journal of Botany*, 103(3), 484–497. DOI: 10.3732/ajb.1500269
- Harder, L. D., & Johnson, S. 2008. Function and evolution of aggregated pollen in angiosperms. *International Journal of Plant Sciences*, 169(1), 59–78. DOI: 10.1086/523364
- Havens, K., & Delph, L. F. 1996. Differential seed maturation uncouples fertilization and siring success in *Oenothera organensis* (Onagraceae). *Heredity*, 76, 623–632. DOI: 10.1038/hdy.1996.89
- Herrero, M., & Hormoza, J. I. 1996. Pistil strategies controlling pollen tube growth. *Sexual Plant Reproduction*, 9(6), 343–347. DOI: 10.1007/BF02441953
- Holm, S. O. 1994. Pollination density effects on pollen germination and pollen tube growth in *Betula pubescens* Ehrh. in northern Sweden. *New Phytologist*, 126(3), 541–547. DOI: 10.1111/j.1469-8137.1994.tb04253.x
- Janzen, D. H. 1977. A note on optimal mate selection by plants. *American Naturalist*, 111(978), 365–371. DOI: 10.1086/283166
- Johnson, L. A., Chan, L. M., Weese, T. L., Busby L. D., & McMurry, S. 2008. Nuclear and cpDNA sequences combined provide strong inference of higher phylogenetic relationships in the phlox family (Polemoniaceae). *Molecular*

- Phylogenetics and Evolution, 48(3), 997–1012. DOI: 10.1016/j.jympev.2008.05.036
- Johnson, L. A., Schultz J. L., Soltis, D. E., & Soltis, P. S. 1996. Monophyly and generic relationships of Polemoniaceae based on matK sequences. *American Journal of Botany*, 83(9), 1207–1224. DOI: 10.2307/2446205
- Kirkpatrick, M., & Ravigné, V. 2002. Speciation by natural and sexual selection: models and experiments. *American Naturalist*, 159(S3), 22–35. DOI: 10.1086/338370
- Korpelainen, H. 1994. Growth, sex determination and reproduction of *Dryopteris filix-mas* (L.) Schott gametophytes under varying nutritional conditions. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 114(4), 357–366. DOI: 10.1111/j.1095-8339.1994.tb01840.x
- Lande, R. 1980. Sexual dimorphism, sexual selection, and adaptation in polygenic characters. *Evolution* 34(2), 292–305. DOI: 10.2307/2407393
- Lankinen, A., & Green, K. K. 2015. Using theories of sexual selection and sexual conflict to improve our understanding of plant ecology and evolution. *AoB Plants*, 7(plv008), 1–18. DOI: 10.1093/aobpla/plv008
- Lau, J. A., Miller, R. E., & Rausher, M. D. 2008. Selection through male function favors smaller floral display size in the common morning glory *Ipomoea purpurea* (Convolvulaceae). *American Naturalist*, 172(1), 63–74. DOI: 10.1086/588080
- Lee, T. D. 1984. Patterns of fruits maturation: a gametophyte competition hypothesis. *American Naturalist*, 123(3), 427–432. DOI: 10.1086/284213
- Lloyd, D. G., & Webb, C. J., 1977. Secondary sex characters in plants. *Botanical Review*, 43(2), 177–216. DOI: 10.1007/BF02860717
- Lovett-Doust, J., & Harper, J. L. 1980. The resource costs of gender and maternal support in an andromonoecious umbellifer, *Smyrniolum olusatrum* L. *New Phytologist*, 85(2), 251–264. DOI: 10.1111/j.1469-8137.1980.tb04467.x-
- Maan, M. E., & Seehausen, O. 2011. Ecology, sexual selection and speciation. *Ecology Letters*, 14(6), 591–602. DOI: 10.1111/j.1461-0248.2011.01606.x
- Marshall, D. L. 1988. Postpollination effects on seed paternity: mechanisms in addition to microgametophyte competition operate in wild radish. *Evolution*, 42(6), 1256–1266. DOI: 10.1111/j.1558-5646.1988.tb04185.x
- Marshall, D. L., & Whittaker, K. L. 1989. Effects of pollen donor identity on offspring quality in wild radish, *Raphanus sativus*. *American Journal of Botany*, 76(7), 1081–1088. DOI: 10.1002/j.1537-2197.1989.tb15089.x
- Melser, C., & Klinkhamer, P. 2001. Selective seed abortion increases offspring survival in *Cynoglossum officinale* (Boraginaceae). *American Journal of Botany*, 88(6), 1033–40. DOI: 10.2307/2657085
- Mena-Alí, J. I., & Rocha, O. J. 2005. Selective seed abortion affects the performance of the offspring in *Bauhinia unguolata*. *Annals of Botany*, 95(6), 1017–1023. DOI: 10.1093/aob/mci109
- Meyer, K. M., Soldaad, L. L., Suge, H., & Thulke, H. H. 2014. Adaptive and selective seed abortion reveals complex conditional decision making in plants. *American Naturalist*, 183(3), 376–383. DOI: 10.1086/675063
- Mohan-Raju, B., Uma-Shaanker, R., & Ganeshaiyah, K. N. 1996. Intra-fruit seed abortion in a wind dispersed tree, *Dalbergia sissoo* Roxb: proximate mechanisms. *Sexual Plant Reproduction*, 9(5), 273–278. DOI: 10.1007/BF02152702
- Moore, J. C., & Pannell, J. R. 2011. Sexual selection in plants. *Current Biology*, 21(5), 176–182. DOI: 10.1016/j.cub.2010.12.035
- Moré, M., Amorim, F. W., Benitez-vieyra, S., Medina, A. M., Sazima, M., & Cocucci, A. A. 2012. Armament imbalances: match and mismatch in plant pollinator traits of highly specialized long-spurred orchids. *PLoS ONE*, 7(7), 1–9. DOI: 10.1371/journal.pone.0041878
- Morgan, M. T., & Schoen, D. J. 1997. Selection on reproductive characters: floral morphology in *Asclepias syriaca*. *Heredity*, 79, 433–41. DOI: 10.1038/hdy.1997.178
- Mulcahy, D. L. 1971. A correlation between gametophytic and sporophytic characteristics in *Zea mays* L. *Science*, 171(3976), 1155–1156. DOI: 10.1126/science.171.3976.1155
- Mulcahy, D. L. 1979. The rise of the angiosperms: a genecological factor. *Science*, 206(4414), 20–23. DOI: 10.1126/science.206.4414.20
- Mulcahy, D. L., & Mulcahy, G. B. 1975. The influence of gametophytic competition on sporophytic quality in *Dianthus chinensis*. *Theoretical and Applied Genetics*, 46(6), 277–280. DOI: 10.1007/BF00281149
- Mulcahy, D. L., & Mulcahy, G. B. 1987. The effects of pollen competition. *American Scientist*, 75(1), 44–50.
- Nettancourt, D. 1977a. Incompatibility in angiosperms. *Sex Plant Report*, 10, 185–199.
- Nettancourt, D. 1977b. Incompatibility in angiosperms. Berlin and New York: Springer-Verlag; p. 230.
- Pasonen, H. L., Pulkkinen, P., & Käpylä, M. 2001. Do pollen donors with fastest-growing pollen tubes sire the best offspring in an anemophilous tree, *Betula pendula* (Betulaceae)? *American Journal of Botany*, 88(5), 854–860. DOI: 10.2307/2657037
- Pleasants, J. M., & Chaplin, S. J. 1983. Nectar production rates of *Asclepias quadrifolia*: causes and consequences of individual variation.

- Oecologia, 59(2–3), 232–238. DOI: 10.1007/BF00378842
- Plitmann, R. D., & Levin, D. A. 1983. Pollen-pistil relationships in the Polemoniaceae. *Evolution*, 37(5), 957–967. DOI: 10.1111/j.1558-5646.1983.tb05624.x
- Podolsky, R.D. 1992. Strange floral attractors: pollinator attraction and the evolution of plant sexual systems. *Science*, 258(5083), 791–793. DOI: 10.1126/science.258.5083.791
- Porter J. M. 1996. Phylogeny of Polemoniaceae based on nuclear ribosomal internal transcribed spacer DNA sequences. *Aliso*, 15(1), 57–77. DOI: 10.5642/aliso.19961501.06
- Potts, W. K., & Wakeland, E. K. 1993. Evolution of MHC genetic diversity: a tale of incest, pestilence and sexual preference. *Trends in Genetics*, 9(12), 408–412. DOI: 10.1016/0168-9525(93)90103-O
- Prather, L. A., Ferguson C. J., & Jansen, R. K. 2000. Polemoniaceae phylogeny and classification: implications of sequence data from the chloroplast gene *ndhF*. *American Journal of Botany*, 87(9), 1300–1308. DOI: 10.2307/2656723
- Queller, D. C. 1983. Sexual selection in a hermaphroditic plant. *Nature*, 305, 706–707. DOI: 10.1038/305706a0
- Richards, A.J. 1997. Multi-allelic self-incompatibility. In: A. J. Richards (Ed.), *Plant breeding systems*. pp. 200–241. London: Chapman and Hall.
- Rosas-Guerrero, V., Aguilar, R., Martén-Rodríguez, S., Ashworth, L., Lopezaraiza-Mikel, M., Bastida, J. M., & Quesada, M. 2014. A quantitative review of pollination syndromes: do floral traits predict effective pollinators? *Ecology Letters*, 17(3), 388–400. DOI: 10.1111/ele.12224
- Schedlbauer, M. D. 1976. Fern gametophyte development: controls of dimorphism in *Ceratopteris thalictroides*. *American Journal of Botany*, 63(8), 1080–1087. DOI: 10.1002/j.1537-2197.1976.tb13192.x
- Schlichting, C. D., Stephenson, A. G., & Small, L. E. 1990. Pollen loads and progeny vigor in *Cucurbita pepo*: the next generation. *Evolution*, 44(5), 1358–1372. DOI: 10.1111/j.1558-5646.1990.tb05238.x
- Schemske, D.W., & Fenster, C. B. 1983. Pollen-grain interactions in a neotropical *Costus*: effects of clump size and competitors. In: D. L. Mulcahy & E. Ottaviano (Eds.), *Pollen: biology and implications for plant breeding*. pp. 405–410. New York: Elsevier.
- Shaanker, R. U., & Ganeshiah, K. N. 1997. Conflict between parent and offspring in plants: predictions, processes and evolutionary consequences. *Current Science*, 72(12), 932–939.
- Skogsmyr, I., & Lankinen, A. 2000. Female assessment of good genes in stylar tissue. *Evolutionary Ecology Research*, 2, 965–979.
- Skogsmyr, I., & Lankinen, A. 2002. Sexual selection: an evolutionary force in plants? *Biological Reviews*, 77(4), 537–562. DOI: 10.1017/S1464793102005973
- Smith, C. A., & Evenson, W. E. 1978. Energy distribution in reproductive structures of *Amaryllis*. *American Journal of Botany*, 65(6), 714–716. DOI: 10.1002/j.1537-2197.1978.tb06128.x
- Snow, A. A., & Spira, T. P. 1991. Differential pollen-tube growth rates and nonrandom fertilization in *Hibiscus moscheutos* (Malvaceae). *American Journal of Botany*, 78(10), 1419–1426. DOI: 10.1002/j.1537-2197.1991.tb12608.x
- Sork, V. K., & Schemske, D. W. 1992. Fitness consequences of mixed-donor pollen loads in the annual legume *Chamaecrista fasciculata*. *American Journal of Botany*, 79(5), 508–515. DOI: 10.1002/j.1537-2197.1992.tb14586.x
- Stanton, M. L., & Preston, R. E. 1988. Ecological consequences and phenotypic correlates of petal size variation in wild radish, *Raphanus sativus* (Brassicaceae). *American Journal of Botany*, 75(4), 68–76. DOI: 10.1002/j.1537-2197.1988.tb13471.x
- Stanton, M. L., Snow, A. A., & Handel, S. N. 1986. Floral evolution: attractiveness to pollinators increases male fitness. *Science*, 232(4758), 1625–1627. DOI: 10.1126/science.232.4758.1625
- Stanton, M. L., Snow, A. A., Handel, S. N., & Berczky, J. 1989. The impact of a flower-color polymorphism on mating patterns in experimental population of wild radish (*Raphanus raphanistrum* L.) *Evolution*, 43(2), 335–346. DOI: 10.1111/j.1558-5646.1989.tb04231.x
- Stephenson, A. G. 1980. Fruit reduction, and the fruiting strategy of *Catalpa speciosa* (Bignoniaceae). *Ecology*, 61(1), 57–64. DOI: 10.2307/1937155
- Stephenson, A. G., & Bertin, R. I. 1983. Male competition, female choice and sexual selection in plants. In: L. Real (Ed.), *Pollination biology*. pp. 109–149. New York: Academic Press.
- Stephenson, A. G., Johnson, R. S., & Winsor, J. A. 1988. Effects of competition on the growth of *Lotus corniculatus* L. seedlings produced by random and natural patterns of fruit abortion. *American Midland Naturalist*, 120(1), 102–10. DOI: 10.2307/2425890
- Stone, S. L., Arnoldo, M., & Goring, D. R. 1999. A breakdown of *Brassica* self-incompatibility in ARC1 antisense transgenic plants. *Science*, 286(5445), 1729–1731. DOI: 10.1126/science.286.5445.1729
- Stpiczyńska, M., Nepi, M., & Zyck, M. 2015. Nectaries and male-biased nectar production in protandrous flowers of perennial umbellifer

- Angelica sylvestris* L. (Apiaceae). *Plant System and Evolution*, 301(4), 1099–1113. DOI: 10.1007/s00606-014-1152-3
- Sweet, G. B. 1973. Shedding of reproductive structures in forest trees. In: T. T. Kozłowski (Ed.), *Shedding of plant parts*. pp. 341–382. New York: Academic Press.
- Takayama, S., & Isogai, A. 2005. Self-incompatibility in plants. *Annual Review of Plant Biology*, 56(1), 467–489. DOI: 10.1146/annurev.arplant.56.032604.144249
- Varga, S., Nuortila, C., & Kytöviita, M-M. 2013. Nectar sugar production across floral phases in the gynodioecious protandrous plant *Geranium sylvaticum*. *PLoS One*, 8(4), e62575. DOI: 10.1371/journal.pone.0062575
- Vaughton, G., & Ramsey, M. 1998. Floral display, pollinator visitation and reproductive success in the dioecious perennial herb *Wurmbea dioica* (Liliaceae). *Oecologia*, 115(1–2), 93–101. DOI: 10.1007/s004420050495
- Waser, N. M., & Price, M. V. 1991. Reproductive costs of self-pollination in *Ipomopsis aggregata* (Polemoniaceae): are ovules usurped. *American Journal of Botany*, 78(8), 1036–1046. DOI: 10.2307/2444892
- Willson, M. F. 1979. Sexual selection in plants. *American Naturalist* 113(6), 777–790. DOI: 10.1086/283437
- Willson, M. F. 1990. Sexual selection in plants and animals. *Tree*, 5(7), 210–214. DOI: 10.1016/0169-5347(90)90133-X
- Willson, M. F. 1994. Sexual selection in plants: perspective and overview. *American Naturalist*, 144(1), 13–39. DOI: 10.1086/285651
- Willson, M. F., & Price, P. W. 1977. The evolution of inflorescence size in *Asclepias* (Asclepiadaceae). *Evolution*, 31(3), 495–511. DOI: 10.1111/j.1558-5646.1977.tb01040.x
- Willson, M. F., & Rathcke, B. J. 1974. Adaptive design of the floral display in *Asclepias syriaca* L. *American Midland Naturalist*, 92(1), 47–57.
- Wilson, P., Thomson, J. D., Stanton, M. L., & Rigney, L. P. 1994. Beyond floral batemanism: gender biases in selection for pollination success. *American Naturalist*, 143(2), 283–296. DOI: 10.1086/285604
- Wolfe, L. M. 1987. Inflorescence size and pollinaria removal in *Asclepias curassavica* and *Epidendrum radicans*. *Biotropica*, 19(1), 86–89. DOI: 10.2307/2388464
- Yang, C. F., Sun, S. G., & Guo, Y. H. 2005. Resource limitation and pollen source (self and outcross) affecting seed production in two louseworts, *Pedicularis siphonantha* and *P. longiflora* (Orobanchaceae). *Botanical Journal of the Linnean Society*, 147(1), 83–89. DOI: 10.1111/j.1095-8339.2005.00363.x
- Yang, C. F., & Wang, Q. F. 2015. Nectarless flowers with deep corolla tubes in *Pedicularis*: does long pistil length provide an arena for male competition? *Botanical Journal of the Linnean Society*, 179(3), 526–532. DOI: 10.1111/boj.12331
- Zhang, C., Tateishi, N., & Tanabe, K. 2010. Pollen density on the stigma affects endogenous gibberellin metabolism, seed and fruit set, and fruit quality in *Pyrus pyrifolia*. *Journal of Experimental Botany*, 61(15), 4291–4302. DOI: 10.1093/jxb/erq232

**Material Suplementar 1:** Espécies de plantas em que a seleção sexual foi estudada.

**Supplementary Material 1:** Plant species in which sexual selection has been studied.

Submitted: 27 August 2018

Accepted: 10 August 2019

Published online: 10 August 2019

Associate Editor: Nuria Pistón