



UNIVERSIDADE DE BRASÍLIA
INSTITUTO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS
DEPARTAMENTO DE BOTÂNICA
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BOTÂNICA

EVOLUÇÃO DE ESTRATÉGIAS DE FLORAÇÃO NA ORDEM MYRTALES

THAÍS NOGALES DA COSTA VASCONCELOS

BRASÍLIA

AGOSTO/2013

UNIVERSIDADE DE BRASÍLIA

INSTITUTO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS
DEPARTAMENTO DE BOTÂNICA
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BOTÂNICA

EVOLUÇÃO DE ESTRATÉGIAS DE FLORAÇÃO NA ORDEM MYRTALES

THAÍS NOGALES DA COSTA VASCONCELOS

ORIENTADORA: Dr^a. CAROLYN ELINORE BARNES PROENÇA

Dissertação submetida ao Departamento
de Botânica, do Instituto de Ciências
Biológicas, da Universidade de Brasília,
como requisito parcial para a obtenção do
título de Mestre em Botânica

BRASÍLIA

AGOSTO/2013

THAÍS NOGALES DA COSTA VASCONCELOS

EVOLUÇÃO DAS ESTRATÉGIAS DE FLORAÇÃO NA ORDEM MYRTALES

Dissertação aprovada junto ao Programa de Pós-Graduação em Botânica da Universidade de Brasília como requisito parcial para obtenção do título de Mestre em Botânica.

Banca examinadora

Profª. Carolyn Elinore Barnes Proença
Orientadora – UnB

Prof. Marcelo Fragomeni Simon
Membro titular – UnB

Prof. Paulo Eugenio Alvez Macedo de Oliveira
Membro Titular – UFU

Profª. Rosana Tidon
Membro Suplente - UnB

Brasília, 05 de Agosto de 2013

FICHA CATALOGRÁFICA

Vasconcelos, Thaís Nogales da Costa
Evolução de Estratégias de Floração na Ordem Myrtales / Thaís Nogales da Costa Vasconcelos; Orientação de Carolyn Elinore Barnes Proença – Brasília, 2013.
139 p.
Dissertação de Mestrado (M) – Universidade de Brasília/ Instituto de Ciências Biológicas, 2013.
1. Polinização 2. Sinal filogenético 3. *Trade-off* (palavras chave)

REFERÊNCIA BIBLIOGRÁFICA

VASCONCELOS, T. N. C. 2013. **Evolução das Estratégias de Floração na Ordem Myrtales**. Brasília: Instituto de Ciências Biológicas, Universidade de Brasília. 139 p. Dissertação de Mestrado.

CESSÃO DE DIREITOS

NOME DO AUTOR: Thaís Nogales da Costa Vasconcelos

TÍTULO DA DISSERTAÇÃO DE MESTRADO: Evolução das Estratégias de Floração na Ordem Myrtales

GRAU: Mestre ANO: 2013

É concedida à Universidade de Brasília permissão para reproduzir cópias desta dissertação de mestrado e para emprestar ou vender tais cópias somente para propósitos acadêmicos e científicos. O autor reserva-se a outros direitos de publicação e nenhuma parte desta dissertação de mestrado pode ser reproduzida sem a autorização por escrito do autor.

Thaís Nogales da Costa Vasconcelos

Email: thais.nogales@gmail.com

Agradecimentos especiais:

Aos meus pais e minha irmã,

Ao Marcel e a família Papa,

À Carol, minha orientadora,

Ao pessoal do Kew e do JBRJ, por toda a prestatividade durante a coleta de dados,

À CAPES pela bolsa, ao DPP-UnB e a FAP-DF por financiarem minhas viagens de coleta de dados;

Aos especialistas que contribuíram enviando e confirmando a identificação de fotos,

Aos amigos e conhecidos que me deram ideias para pesquisa (mesmo sem querer),

A todos os professores do IB que contribuíram na minha formação e à galera da ilustração científica,

Aos professores que aceitaram participar da minha banca de defesa,

Muito obrigada!

RESUMO

A polinização é a grande responsável pelo controle da reprodução das angiospermas e um dos processos ecológicos mais importantes em ecossistemas terrestres. A polinização biótica, além de ser mais eficaz, também é responsável por uma maior taxa evolutiva em angiospermas, já que a pressão seletiva imposta por constantes mudanças na oferta de polinizadores estimula a especiação. Por ser uma interação tão importante, os pesquisadores tentam desvendar como ocorreu o surgimento da relação entre plantas e polinizadores na evolução das angiospermas. Dois tipos de padrões evolutivos são observados: espécies filogeneticamente próximas que compartilham estratégias de floração semelhantes e espécies pouco relacionadas que também compartilham de estratégias de floração semelhantes. É possível analisar como esses padrões evolutivos se comportam em um clado monofilético de plantas através de cálculos de sinal filogenético dos caracteres significativos e distâncias filogenéticas médias entre as espécies. Além disso, um outro padrão evolutivo é observado no *display* floral de vários grupos de plantas: um *trade-off* entre tamanho e número de flores por inflorescência, causado por um *constraint* nos recursos energéticos da floração. O objetivo desse trabalho foi estimar como eram as estratégias de floração e polinização dos primeiros representantes da ordem Myrtales e analisar padrões evolutivos nessas estratégias de floração, como *constraints* filogenéticos, evolução convergente e *trade-off* no *display* floral. Utilizamos, para isso, dados obtidos através da análise de exsicatas, literaturas específicas e especialistas, sobre doze características morfológicas em 99 espécies de Myrtales. Para as informações de filogenia, utilizamos dois marcadores moleculares de cloroplasto disponíveis no GenBank. Utilizando o método de reconstrução de caracteres ancestrais, estimamos que as flores das primeiras espécies de Myrtales eram generalistas e, provavelmente, adaptadas a polinização por insetos, dados parcialmente suportados pela análise de flores fósseis do período. Em seguida, utilizamos agrupamento por UPGMA para selecionar doze tipos florais em Myrtales a partir de dados morfológicos. Nossos resultados mostram que há uma forte carga filogenética na evolução desses tipos florais, demonstrado pelo alto valor de sinal filogenético de síndromes florais, e que tipos filogeneticamente próximos possuem uma probabilidade maior de adaptação entre si, assim como tipos morfológicamente mais próximos possuem uma maior probabilidade de compartilhar polinizadores similares. Por fim, nosso trabalho confirma a existência de um *trade-off* entre tamanho e número de flores por inflorescência no

display floral, demonstrando, ainda, que características florais que aparentam ter um maior custo energético no *display* floral também são aquelas mais evolutivamente maleáveis.

Palavras chave: Evolução, polinização, sinal filogenético, *constraint* filogenético, *trade-off*.

ABSTRACT

Pollination is the main responsible factor for Angiosperm reproduction control and one of the most important ecological processes of terrestrial ecosystems. Biotic pollination, besides being more efficient, is also responsible for a higher evolutionary rate in Angiosperms, since the selective pressure imposed by constant changes in pollinator offer stimulates speciation. As this is such an important interaction, researchers have tried to unravel how the relationship between plants and pollinators arose during Angiosperm evolution. Two different types of evolutionary patterns emerge: phylogenetically close species that share similar floral strategies and distantly related species that also share similar floral strategies. It is possible to analyse how these two patterns behave in a monophyletic clade of plants through the comparison of phylogenetic signal of significant characters and average phylogenetic distance between the species. Another evolutionary pattern observed is the trade-off that occurs in several groups of plants between flower size and numbers of flowers per inflorescence, caused by a *constraint* of energy resources available for flowering. The objective of this study is to estimate what were the flowering strategies of the first representatives of the order Myrtales and analyse evolutionary patterns in its flowering strategies, such as phylogenetic *constraints*, convergent evolution and trade-offs in floral display. We collected data by consulting herbarium specimens, specialized literature and taxonomic experts, regarding 12 morphological characters in 99 species of Myrtales. The phylogeny was inferred using two chloroplast molecular markers available in GenBank. Our results show that the flowers of the first species of Myrtales were generalists and, probably, adapted to insect pollination, this data is partially supported by the analysis of fossil flowers of the period. The next step was to use UPGMA to group species of Myrtales in 12 floral types using morphological data. Our results also show a strong phylogenetic signal in the evolution of floral syndromes in the order Myrtales, demonstrated by the high phylogenetic signal of floral types. Finally, our work confirms the existence of *trade-off* between size and number of flowers per inflorescence in floral *display*, demonstrating that the floral characters that apparently have a higher energetic cost in the floral display also appear to be most plastic from an evolutionary point of view.

Key words: Evolution, pollination, phylogenetic signal, phylogenetic constraint, trade-off.

SUMÁRIO

Lista de Figuras.....	12
Lista de Tabelas.....	14
INTRODUÇÃO GERAL.....	15
Referências Bibliográficas.....	32
CAPÍTULO I – DESVENDANDO AS ANTIGAS ESTRATÉGIAS DE FLORAÇÃO NA ORDEM MYRTALES.....	39
Introdução.....	39
Metodologia.....	41
Resultados.....	43
Discussão.....	59
Conclusão.....	64
Referências Bibliográficas.. ..	65
CAPÍTULO II – EXPLORANDO AS FRONTEIRAS ENTRE AS DIFERENTES ESTRATÉGIAS DE FLORAÇÃO NA ORDEM MYRTALES.....	71
Introdução.....	71
Metodologia.....	74
Resultados.....	77
Discussão.....	92
Conclusão.....	97
Referências Bibliográficas.....	98
CAPÍTULO III – SINAIS DE TRADE-OFF NA EVOLUÇÃO DO DISPLAY FLORAL NA ORDEM MYRTALES.....	108

Introdução.....	107
Metodologia.....	108
Resultados.....	110
Discussão.....	112
Conclusão.....	114
Referências Bibliográficas.....	114
ANEXOS.....	119

Lista de Figuras

Figura I.1: Árvore para relação filogenética entre família.....	26
Figura I.2: Árvore para relação filogenética entre espécies.....	27
Figura I.3: Exemplo de coleta de dados em exsiccatas.....	31
Figura 1.1: Reconstrução da história evolutiva para diâmetro da corola.....	44
Figura 1.2: Reconstrução da história evolutiva para nº de flores por inflorescência.....	45
Figura 1.3: Reconstrução da história evolutiva para tamanho das anteras.....	46
Figura 1.4: Reconstrução da história evolutiva para comprimento dos filetes.....	47
Figura 1.5: Reconstrução da história evolutiva para profundidade floral.....	48
Figura 1.6: Reconstrução da história evolutiva para tipo de ovário.....	49
Figura 1.7: Reconstrução da história evolutiva para coloração do principal atrativo floral.....	50
Figura 1.8: Reconstrução da história evolutiva para nº de estames.....	51
Figura 1.9: Reconstrução da história evolutiva para simetria da corola.....	52
Figura 1.10: Reconstrução da história evolutiva para posição da inflorescência.....	53
Figura 1.11: Reconstrução da história evolutiva para sexo floral.....	54
Figura 1.12: Reconstrução da história evolutiva para presença/ausência de pétalas.....	55
Figura 1.13: Árvore para estimativa de fenótipo em cada divergência de linhagem.....	56
Figura 1.14: <i>Eucalyptus globulus</i> e <i>Trapa natans</i>	57
Figura 1.15: <i>Alzatea verticillata</i>	59
Figura 1.16.: Árvore para localização de fósseis amostrados.....	61
Figura 2.1: Variedade de estratégias de polinização em Myrtales.....	73
Figura 2.2.: Dendograma resultante da análise de UPGMA e doze tipos florais.....	77

Figura 2.3.: resultado do cálculo de MDS.....	79
Figura 2.4.: MDS com indicação de tipos florais.....	81
Figura 2.5.: Filogenia da ordem com indicação de tipos florais.....	83
Figura 2.6.: Média de distância e desvio padrão entre representantes de cada tipo floral.....	85
Figura 2.7.: Diagrama de adaptação – Tipos A e B.....	86
Figura 2.8.: Diagrama de adaptação – Tipos C e D.....	87
Figura 2.9.: Diagrama de adaptação – Tipos E e F.....	88
Figura 2.10: Diagrama de adaptação – Tipos G e H.....	89
Figura 2.11.: Diagrama de adaptação – Tipos I e J.....	90
Figura 2.12.: Diagrama de adaptação – Tipos K e L.....	91
Figura 2.13.: Localização do ancestral comum no MDS.....	94
Figura 3.1.: Relação entre coeficiente de correlação e sinal filogenético.....	114

Lista de Tabelas

Tabela I.1.: Lista de espécies utilizadas.....	23
Tabela I.2.: Lista de características florais escolhidas e processo de coleta de dados....	29
Tabela 1.1.: Caracteres e categorias utilizados no cálculo de reconstrução.....	42
Tabela 1.2.: Tabela para estimativa de fenótipo em cada divergência de linhagem.....	56
Tabela 1.3.: Tabela de fósseis amostrado.....	61
Tabela 2.1.: Espécies amostradas.....	75
Tabela 2.2.:... Caracteres e categorias utilizados na análise MDS e UPGMA.....	76
Tabela 2.3.: Descrição morfológica dos tipos florais.....	80
Tabela 2.4.: Teste de sinal filogenético para tipos florais.....	82
Tabela 2.5.: Teste de correlação entre distância morfológica e filogenética.....	84
Tabela 3.1.: Testes de correlação entre tamanho e número de flores por inflorescência.....	110
Tabela 3.2.: Cálculo de sinal filogenético de cada característica do display floral...	110

INTRODUÇÃO GERAL

➤ Polinização e Evolução Floral

As estruturas florais são as grandes responsáveis por realizar e controlar a reprodução das angiospermas, que representam a maioria esmagadora das plantas terrestres. Esse controle é realizado principalmente através da polinização, o processo de transferência do grão de pólen contendo o gameta masculino até o ovário, através do estigma, entre flores da mesma espécie (Raven, 2010).

O tipo de polinização mais comum e mais efetivo em angiospermas é o modelo biótico de polinização (Renner, 1998), que utiliza animais, principalmente insetos, como vetores no carregamento de pólen entre flores. A polinização biótica é mais eficaz e por isso é também mais barata em termos de custo energético para a planta, além de ajudar a evitar a autofecundação, promover a fecundação cruzada mesmo entre populações de plantas afastadas e permitir que elas vivam em populações com densidade populacional mais baixa (Pellmyr, 2002). A polinização biótica também está associada a uma maior taxa evolutiva de angiospermas (Dodd *et al.*, 1999; Kay *et al.*, 2006). A interação entre plantas e animais na polinização faz com que as angiospermas sofram constantes pressões seletivas em suas estruturas florais, sobretudo quando há mudança na oferta de polinizador (Kay & Sargent, 2009), levando à frequente especiação e à alta diversidade de espécies observada atualmente.

A polinização biótica é, portanto, um importante mutualismo entre dois grandes reinos de organismos: a planta ganha sucesso reprodutivo e o animal, geralmente, ganha uma recompensa em alimento (néctar ou o próprio pólen) quando visita a planta. Como há benefícios óbvios para ambas as partes, há também um potencial custo, pois o animal não “deseja” conscientemente ser um bom polinizador e por isso a planta precisa dispor de recursos que o estimule a seguir em frente carregando o pólen até outra flor. Na prática, estima-se que apenas 1% do pólen produzido chega ao estigma de outro indivíduo da mesma espécie com sucesso (Harder, 2000).

Portanto, é importante que a planta invista tanto em recompensa quanto em atrativos para que esses polinizadores visitem suas flores. Além disso, a planta geralmente também tem que competir com outras plantas da mesma e de outras espécies, para obter uma parcela dos “bons” polinizadores, aqueles que irão transportar

o pólen de maneira mais efetiva. Dessa maneira, a planta tem que constantemente manter suas ofertas e atratividade em um patamar ótimo, principalmente se vive em uma comunidade razoavelmente diversa (Willmer, 2011).

Dentro desse contexto, uma importante questão envolve a morfologia da flor. O plano floral vai influenciar quais animais conseguem visitar a flor e quais serão polinizadores efetivos. Para tal, os sinais florais devem estar aptos ao campo sensorial desse animal e a morfologia da flor deve possibilitar ao animal alcançar a recompensa desejada depositando e carregando o pólen (Pellmyr, 2002). Algumas dessas características florais que mais influenciam o sucesso da polinização biótica são:

❖ Coloração

A coloração floral é muito importante no estudo da polinização biótica porque a atração visual que as flores exercem sobre os polinizadores é altamente influenciada por essa característica. Cor não é uma propriedade de um objeto, mas sim o resultado da adaptação da capacidade de processamento visual e sensitivo de um determinado animal e, por isso, diferentes animais enxergam diferentes amplitudes no espectro de cores (Gumbert *et al.*, 1999; Chittka *et al.*, 2001; Altshuler, 2003). Chittka *et al.* (2001) considera que houve coevolução entre as cores dos principais atrativos florais e a capacidade de visão dos animais polinizadores. A capacidade de visão desses animais surgiu primeiro na história evolutiva, então, provavelmente, as flores passaram por um processo de adaptação, sofrendo pressões seletivas pela habilidade de enxergar cores dos polinizadores e as variantes mais notadas pelos polinizadores foram selecionadas positivamente e mantidas por seleção natural.

Preferência por certas tonalidades de cor ocorre em diferentes animais e é comprovado que animais polinizadores mais sofisticados como vertebrados, abelhas e mariposas, são mais fortemente atraídos por certos padrões de coloração em flores (Lunau & Maier, 1995) e que, em alguns casos, esses animais podem adotar uma preferência por diferentes cores através do aprendizado e experiência relacionada à disponibilidade de recompensa (Goyret *et al.*, 2008; Gumbert, 2000).

❖ *Display* floral

O tamanho das flores e número de flores por inflorescência quando analisadas em conjunto na exibição de uma inflorescência formam o chamado *display* floral,

característica também relacionada à visibilidade de uma inflorescência pelo animal polinizador (Willmer, 2011). O *display* floral influencia a atração do polinizador, a transferência e recepção do pólen, o sucesso reprodutivo e o valor adaptativo de toda a planta (Jong & Klinkhamer, 1994; Conner & Rush, 1996; Harder & Barrett, 1996).

Além de seu papel no *display* floral, uma flor maior é essencial se um animal de maior porte é o principal polinizador daquela espécie, já que a flor precisa acomodar uma recompensa maior e precisa ser resistente para suportar o esforço mecânico causado pela polinização por esses animais. Por outro lado, flores menores contêm recompensas menores que satisfazem a maior parte dos pequenos insetos polinizadores (Kettle *et al.*, 2011). Além disso, o tamanho aparente da flor ou da inflorescência também influencia o quão distante o principal polinizador pode visualizar a flor ou inflorescência (Willmer, 2011).

Verifica-se então que há vários fatores relevantes que levaram as plantas com flores a coevoluir com seus principais polinizadores e apresentar um determinado *display* floral. Dessa maneira, o tamanho da flor e o número de flores por inflorescência variam menos dentro de uma espécie em comparação com outras partes da planta, pois precisam estar sempre adequados a determinado tipo de polinizador (Worley & Berrett, 2000).

❖ Posição da Inflorescência na Planta

Há alguns meios possíveis pelos quais a planta pode aumentar seu sucesso reprodutivo em decorrência de um determinado padrão espacial de inflorescências na planta. O comportamento dos polinizadores pode, por exemplo, ser parcialmente influenciado pela posição das flores no exterior ou no interior de plantas grandes. Aquelas no interior provavelmente vão contribuir menos para o *display* floral por serem menos visíveis, mas elas podem oferecer um tipo diferente de recompensa, como proteção de predadores e oportunidade de encontrar um parceiro reprodutivo (Stone 1995, com abelhas *Anthophora*).

❖ Pólen

O pólen, além de fazer parte do aparato de atratividade da planta, especialmente em flores com muitos estames e anteras grandes, é a recompensa pela qual, possivelmente, os animais primeiro procuraram recurso nas flores (Willmer, 2011). Sua

estrutura básica – pequenos grãos de nutrientes fáceis de ser carregados – o tornou um recurso alimentar útil e de fácil exploração, coletado por quase todos os animais polinizadores. É uma recompensa de grande importância a animais comedores e carregadores de pólen, como alguns mosquitos, besouros e praticamente todas as abelhas (Michener, 1979; 2000; Roubik 1989).

❖ Néctar

O néctar surgiu posteriormente ao pólen na história evolutiva, mas muito frequentemente torna-se a principal oferta de uma planta, tendo em vista que a planta prefere proteger o investimento de energia em pólen para a reprodução (Barrera & Nobel, 2004). Recentemente, muitos estudos tem também demonstrado como características secundárias do néctar como gosto, toxicidade, aroma, cor, composição de açúcares e amino-ácidos também afetam o comportamento de animais polinizadores (Hansen, 2007).

❖ Sistema sexual

A maioria das espécies de angiospermas possuem flores hermafroditas (Barret, 2002). Em flores hermafroditas, um único visitante pode carregar o pólen da própria flor e ao mesmo tempo depositar o pólen oriundo de outro indivíduo no estigma simultaneamente, o que gera grandes benefícios, pois um único visitante pode satisfazer as funções masculinas e femininas daquela flor ao mesmo tempo. Entretanto, o hermafroditismo da flor também aumenta a taxa de autopolinização, e com isso a planta sofre uma diminuição na dispersão de embriões viáveis (Charlesworth & Charlesworth, 1987).

Por outro lado, algumas espécies de angiospermas possuem sistemas sexuais mais complexos. Em alguns casos, a planta produz tanto flores hermafroditas quanto flores unissexuais masculinas (andromonoiccia) ou femininas (ginomonoiccia) ou ainda produz exclusivamente flores unissexuais femininas e masculinas, seja no mesmo indivíduo ou em indivíduos diferentes (dioiccia). Nessas espécies, é comum que as flores femininas amadureçam anteriormente às masculinas (protoginia) (Stephenson & Bertin, 1983). Dessa forma, evita-se a autofecundação, já que flores de diferentes sexos no mesmo indivíduo amadurecem em épocas diferentes. Esse sistema também é mais comum em plantas que utilizam polinização pelo vento (Friedman, 2008).

❖ Simetria

Flores com simetria radial (actinomorfas) podem ser reconhecidas para o pouso por polinizadores em qualquer direção e também são associadas por estes a uma oferta de recompensa radial (Willmer, 2011). Por outro lado, flores com simetria bilateral (zigomorfas) são geralmente consideradas uma novidade evolutiva (Cubas, 2004) e forçam o polinizador a se aproximar e visitar a flor de uma forma específica, geralmente de modo a aumentar a eficiência do carregamento de pólen (Regal, 1977; Takhtajan, 1991). Há também evidências de que a bilateralidade da flor pode estar relacionada a uma maior diversificação em linhagens de angiospermas (Sargent, 2003; parcialmente confirmado por Kay *et al.*, 2006).

❖ Posição do Ovário

O ovário é um órgão crucial para a reprodução das plantas com flores e a posição deste no receptáculo floral é importante do ponto de vista da evolução da polinização. Os ovários são classificados como ínferos quando estão localizados abaixo do ponto de inserção das sépalas, pétalas e estames, e súperos, quando localizados acima. Há vários estados intermediários possíveis, chamados de ovários semi-ínferos, mas em algumas das maiores famílias de angiospermas essa característica é relativamente fixa e pode ser útil na identificação (Simpson, 1998).

Ovários ínferos são raros em famílias mais primitivas de angiospermas e geralmente estão associados a uma novidade evolutiva, um carácter derivado resultante da seleção para aumento da proteção pelo receptáculo floral. Provavelmente surgiu em alguns grupos como uma forma de proteção contra herbivoria e danos causados pelos polinizadores (Grant, 1950; Stebbins, 1974).

❖ Presença/ Ausência de pétalas

A maioria das angiospermas atuais parece ter perianto diferenciado em cálice e corola (Ronse De Craene, 2007). Algumas angiospermas, entretanto, sofrem redução do desenvolvimento das pétalas ou possuem o perianto indiferenciado em sépalas e pétalas. Essas características parecem estar relacionadas com a história evolutiva da planta e com mudanças na estratégia de polinização, sendo que a perda de pétalas está geralmente associada à evolução da polinização abiótica em um grupo. Além disso, a perda de pétalas leva a uma diminuição na formação de sementes em espécies que

utilizam principalmente a polinização biótica (Johnson, 1995), apesar de que, em alguns desses casos, as sépalas assumem o papel de atratividade principal da flor (ver família Penaeaceae, por exemplo).

•

Essas características morfológicas estão intimamente relacionadas à estratégia de polinização adotada por uma espécie de angiosperma. Tendo em vista sua relevância nos ecossistemas terrestres atuais, a evolução da interação planta-polinizador tem sido alvo de grande interesse da biologia evolutiva e vários trabalhos levantam diferentes hipóteses sobre a origem evolutiva dessa interação (Wettstein, 1907; Bessey, 1897, 1915).

Além disso, é observado que, em muitos casos, espécies filogeneticamente próximas tendem a compartilhar características florais semelhantes, utilizando estratégias similares de polinização e reprodução. Essa tendência evolutiva é chamada inércia filogenética, que é mensurada pelo sinal filogenético (Blomberg & Garland, 2002). Essa mensuração é importante para detectar a conservação de nicho filogenético de uma linhagem, ou seja, a tendência da linhagem filogenética de manter funções ecológicas ao longo do tempo (Peterson *et al.*, 1999; Wiens, 2004). Valores altos de sinal filogenético estão geralmente associados a características com fenótipos estáveis dentro de uma linhagem, com alta inércia filogenética ou *constraints* filogenéticos (Ossi & Kamlar, 2006; Revell *et al.*, 2008).

Entretanto, muitas vezes, plantas com relações filogenéticas distantes também apresentam morfologia e estratégias de floração semelhantes por evolução convergente, demonstrando que pressões seletivas semelhantes “moldaram” certas características ao longo da história evolutiva. Essas pressões seletivas exercidas por uma mesma categoria de polinizador, muitas vezes, levam ao compartilhamento de características florais chamadas de síndrome de polinização, ou o conjunto de traços florais associados a grupos específicos de animais polinizadores e desenvolvidos através de eventos evolutivos independentes (Delpino, 1868, 1875; revisado por Fenster *et al.*, 2004). O cálculo de sinal filogenético também é importante aqui: um baixo valor de sinal filogenético geralmente corresponde a características com grande variabilidade de fenótipos dentro de uma linhagem e alta taxa de homoplasia (Gittleman *et al.*, 1996; Silvertown *et al.*, 2006), portanto, provavelmente associados a síndromes de polinização. O fato de que a maioria das flores se encaixa em alguma síndrome de

polinização é uma prova de que há uma boa evidência para evolução floral mediada por pressão seletiva exercida pelo polinizador principal de cada espécie.

Outra questão evolutiva interessante acerca das estruturas florais é o *trade-off* entre número de flores por inflorescência e tamanho da flor no *display* floral, comprovado por vários estudos (por exemplo Cohen & Dukas, 1990; Morgan, 1993; Harder & Barret, 1995; Harder & Barrett, 1996; Sakai, 2000; Worley, 2001; Sargent, 2007). Esse *trade-off* é causado provavelmente por um *constraint* energético no *display* floral, que impossibilita a planta investir tanto em tamanho quanto em número de flores simultaneamente.

•

➤ A Ordem Myrtales

Myrtales é uma ordem bem delimitada, anteriormente definida com base em caracteres morfológicos (van Vliet & Baas, 1984) e confirmada, mais recentemente, por estudos moleculares (APG III, 2009) utilizando principalmente o marcador *rbcL*, os quais reconheceram nove famílias dentro da ordem: Alzateaceae, Combretaceae, Crypteroniaceae, Lythraceae, Melastomataceae, Myrtaceae, Onagraceae, Penaeaceae e Vochysiaceae. A relação entre as famílias dentro da ordem já foi controversa, mas atualmente a grande maioria das relações é bem resolvida e apenas a relação entre Combretaceae, Onagraceae e Lythraceae ainda permanece com baixa resolução.

Em Myrtales, folhas são tipicamente opostas, simples e com margens inteiras. As flores em Myrtales são, na maioria das vezes, hermafroditas, tetra ou pentâmeras, actinomorfas ou um pouco zigomorfas e com estames numerosos, mas há exceções. Sabe-se, também, que as flores da ordem Myrtales são, em geral, adaptadas ao modelo de polinização biótica, principalmente por insetos e aves (Conti *et al.*, 1996).

A ordem Myrtales foi selecionada para esse trabalho por ser uma ordem ampla, com grande variedade de estratégias de floração, ampla distribuição geográfica e uma grande quantidade de literatura associada à biologia reprodutiva (por exemplo, Renner, 1989; Lughadha & Proença, 1996) e filogenia (Conti *et al.*, 1996; Conti *et al.*, 1997; Conti, 2002; Sytsma *et al.*, 2004; Rutschmann *et al.*, 2007). Além disso, Myrtales é uma ordem que teve sua origem evolutiva a aproximadamente 110 milhões de anos (Sytsma,

2004), período de maior expansão de fósseis florais com característica de polinização biótica no Cretáceo (Crane, 2004).

OBJETIVOS

Nesse contexto, os objetivos desse trabalho foram:

1. Reconstruir a história evolutiva das estratégias e características florais propostas na ordem Myrtales, a fim de inferir seus possíveis fenótipos florais e estratégias de polinização ancestrais;
2. Identificar tipos morfológicos florais e calcular o sinal filogenético desses tipos florais, a fim de analisar padrões de evolução convergente, inércia filogenética e adaptabilidade entre os tipos florais e espécies de Myrtales selecionadas;
3. Verificar a existência de *trade-off* entre o tamanho e o número de flores por inflorescência na ordem Myrtales, quais características florais melhor expressam esse *trade-off* e como as estratégias de *display* floral evoluíram ao longo do tempo.

METODOLOGIA

- Escolha da lista de espécies trabalhadas.

A lista de espécies escolhidas para esse trabalho foi selecionada a partir da disponibilidade de marcadores moleculares depositados no GenBank. Os marcadores moleculares escolhidos para análise filogenética foram o *ndhF* e o *rbcL* (ambos de cloroplasto) por serem os mais frequentes entre os marcadores disponíveis no GenBank para espécies da ordem Myrtales. Até a data de início da coleta de dados (Fevereiro de 2012), havia 101 espécies de Myrtales com os dois marcadores disponíveis no GenBank. Dessas, duas foram retiradas (*Syzygium cumini* e *Syzygium cordatum*) por aparentes erros de sequenciamento (alinhamento não obteve sucesso). A lista completa encontra-se na Tabela I.1 abaixo. As 99 espécies restantes abrangem todas as famílias da ordem, 91 gêneros (22,8% dos da diversidade de gênero da ordem) e contemplam todos os continentes, praticamente todos os tipos de formações vegetais.

Além disso, como a escolha desses gêneros/espécies foi feita por taxonomistas que as utilizaram em seus trabalhos e as disponibilizaram o sequenciamento no

GenBank em seguida, é esperado que elas tenham sido selecionadas de forma a abranger uma certa variedade de táxons e linhagens da ordem. De fato, analisando a variedade de estratégias de polinização em cada família da ordem, observa-se representantes de gêneros polinizados por todos os tipos de polinizadores possíveis para cada família, demonstrando uma variedade de estratégias florais proporcional à ordem como um todo.

Tabela I.1. Lista de espécies utilizada na pesquisa.

Família	Espécie
Alzateaceae	<i>Alzatea verticillata</i> Ruiz & Pav.
Combretaceae	<i>Bucida macrostachya</i> Standl.
Combretaceae	<i>Conocarpus erectus</i> L.
Combretaceae	<i>Quisqualis indica</i> L.
Combretaceae	<i>Terminalia catappa</i> L.
Crypteroniaceae	<i>Axinandra zeylanica</i> Thwaites
Crypteroniaceae	<i>Crypteronia griffithii</i> C.B. Clarke
Crypteroniaceae	<i>Crypteronia paniculata</i> Blume
Crypteroniaceae	<i>Dactylocladus stenostachys</i> Oliv.
Lythraceae	<i>Cuphea hyssopifolia</i> Kunth
Lythraceae	<i>Cuphea llavea</i> Lex.
Lythraceae	<i>Duabanga moluccana</i> Blume
Lythraceae	<i>Lawsonia inermis</i> L.
Lythraceae	<i>Lythrum salicaria</i> L.
Lythraceae	<i>Nesaea aspera</i> (Guill. & Perr.) Koehne
Lythraceae	<i>Trapa natans</i> L.
Melastomataceae	<i>Amphiblemma cymosum</i> Naudin *
Melastomataceae	<i>Arthrostemma ciliatum</i> Pav. ex D. Don
Melastomataceae	<i>Astronia macrophylla</i>
Melastomataceae	<i>Astronia smilacifolia</i>
Melastomataceae	<i>Bertolonia maculata</i> DC. *
Melastomataceae	<i>Blakea trinervia</i> L. *
Melastomataceae	<i>Calvoa orientalis</i> Taub.
Melastomataceae	<i>Clidemia rubra</i> (Aubl.) Mart.
Melastomataceae	<i>Dichaetanthera asperrima</i> Cogn.
Melastomataceae	<i>Diplectria divaricata</i> *
Melastomataceae	<i>Graffenrieda rotundifolia</i> (Bonpl.) DC.
Melastomataceae	<i>Heterocentron subtriplinervium</i> (Link & Otto) A. Braun & C.D. Bouché
Melastomataceae	<i>Heterotis rotundifolia</i> (Sm.) Jacq.-Fél.
Melastomataceae	<i>Lavoisiera cordata</i> Cogn. ex Glaz.
Melastomataceae	<i>Leandra mexicana</i> (Naudin) Cogn.
Melastomataceae	<i>Macrocentrum repens</i> (Gleason) Wurdack
Melastomataceae	<i>Maieta guianensis</i> Aubl.
Melastomataceae	<i>Medinilla humbertiana</i> H. Perrier *
Melastomataceae	<i>Melastoma malabathricum</i> L.

Melastomataceae	<i>Memecylon edule</i> Roxb. *
Melastomataceae	<i>Meriania nobilis</i> Triana (unresolved)
Melastomataceae	<i>Miconia calycina</i> (?)
Melastomataceae	<i>Miconia dodecandra</i> Cogn.
Melastomataceae	<i>Miconia pyramidalis</i> (Desr.) DC.
Melastomataceae	<i>Microlicia fasciculata</i> Mart. ex Naud. *
Melastomataceae	<i>Monochaetum calcaratum</i> (DC.) Triana
Melastomataceae	<i>Monolena primuliflora</i> Hook. f.
Melastomataceae	<i>Mouriri guianensis</i> Aubl.
Melastomataceae	<i>Osbeckia stellata</i> Buch.-Ham. ex Ker Gawl.
Melastomataceae	<i>Pternandra caerulea</i> Jack
Melastomataceae	<i>Rhexia virginica</i> L.
Melastomataceae	<i>Rhynchanthera grandiflora</i> (Aubl.) DC.
Melastomataceae	<i>Tetrazygiopsis urbanii</i> (Cogn.) Borhidi
Melastomataceae	<i>Tibouchina urvilleana</i> (DC.) Cogn.
Melastomataceae	<i>Tococa guianensis</i> Aubl.
Melastomataceae	<i>Triolena obliqua</i> (Triana) Wurdack
Myrtaceae	<i>Angophora hispida</i> (Sm.) Blaxell
Myrtaceae	<i>Backhousia citriodora</i> F.Muell.
Myrtaceae	<i>Callistemon citrinus</i> (Curtis) Skeels
Myrtaceae	<i>Eucalyptus globulus</i> Labill.
Myrtaceae	<i>Eugenia uniflora</i> L.
Myrtaceae	<i>Euryomyrtus ramosissima</i> (A.Cunn.) Trudgen
Myrtaceae	<i>Heteropyxis natalensis</i> Harv.
Myrtaceae	<i>Kunzea ericifolia</i> (Sm.) Heynh.
Myrtaceae	<i>Leptospermum scoparium</i> J.R.Forst. & G.Forst.
Myrtaceae	<i>Lophostemon confertus</i> (R.Br.) Peter G.Wilson & J.T.Waterh.
Myrtaceae	<i>Melaleuca quinquenervia</i> (Cav.) S.T.Blake
Myrtaceae	<i>Metrosideros nervulosa</i> C.Moore & F.Muell.
Myrtaceae	<i>Myrcianthes fragrans</i> (Sw.) McVaugh
Myrtaceae	<i>Myrtus communis</i> L.
Myrtaceae	<i>Psidium cattleianum</i> Afzel. ex Sabine
Myrtaceae	<i>Psiloxylon mauritianum</i> (Bouton ex Hook.f.) Baill.
Myrtaceae	<i>Syzygium smithii</i> (Poir.) Nied.
Myrtaceae	<i>Uromyrtus metrosideros</i> (F.M.Bailey) A.J.Scott
Onagraceae	<i>Calylophus hartwegii</i> (Benth.) P.H.Raven
Onagraceae	<i>Clarkia xantiana</i> A.Gray
Onagraceae	<i>Circaea alpina</i> L.
Onagraceae	<i>Epilobium angustifolium</i> L.
Onagraceae	<i>Epilobium rigidum</i> Hausskn.
Onagraceae	<i>Eremothera boothii</i> (Douglas) W.L.Wagner & Hoch
Onagraceae	<i>Fuchsia cyrtandroides</i> J.W.Moore
Onagraceae	<i>Fuchsia paniculata</i> Lindl.
Onagraceae	<i>Gaura mutabilis</i> Cav.
Onagraceae	<i>Gayophytum heterozygum</i> F.H.Lewis & Szweyk.
Onagraceae	<i>Gongylocarpus fruticosus</i> (Benth.) Brandegees
Onagraceae	<i>Hauya elegans</i> DC.

Onagraceae	<i>Kneiffia fruticosa</i> (L.) Spach ex Raim.
Onagraceae	<i>Lopezia riesenbachia</i> Plitmann, P.H.Raven & Breedlove*
Onagraceae	<i>Ludwigia peploides</i> (Kunth) P.H.Raven
Onagraceae	<i>Ludwigia peruviana</i> (L.) H.Hara
Onagraceae	<i>Megacorax graciolanus</i> M. González & W.L. Wagner
Onagraceae	<i>Oenothera elata</i> Kunth
Onagraceae	<i>Stenosiphon linifolius</i> (Nutt. ex E. James) Heynh.
Onagraceae	<i>Xylonagra arborea</i> (Kellogg) Donn. Sm. & Rose
Penaeaceae	<i>Brachysiphon acutus</i> (Thunb.) A.Juss.
Penaeaceae	<i>Endonema retzioides</i> Sond.
Penaeaceae	<i>Olinia emarginata</i> Burt Davy
Penaeaceae	<i>Olinia ventosa</i> (L.) Cufod.
Penaeaceae	<i>Penaea mucronata</i> L. *
Penaeaceae	<i>Rhynchocalyx lawsonioides</i> Oliv. *
Penaeaceae	<i>Saltera sarcocolla</i> Bullock
Vochysiaceae	<i>Erisma floribundum</i> Rudge
Vochysiaceae	<i>Qualea albiflora</i> Warm.
Vochysiaceae	<i>Vochysia guatemalensis</i> Donn. Sm.

* Espécies com taxonomia ainda não resolvida (The Plant List 2013)

As árvores filogenéticas que mostram as relações entre as famílias e espécies da Ordem encontram-se nas Figuras I.1 e I.2 abaixo. Elas foram utilizadas como base para os cálculos de sinal filogenético e reconstrução da história evolutiva da ordem. A relação filogenética entre as famílias da ordem está de acordo com o APG III (2009).

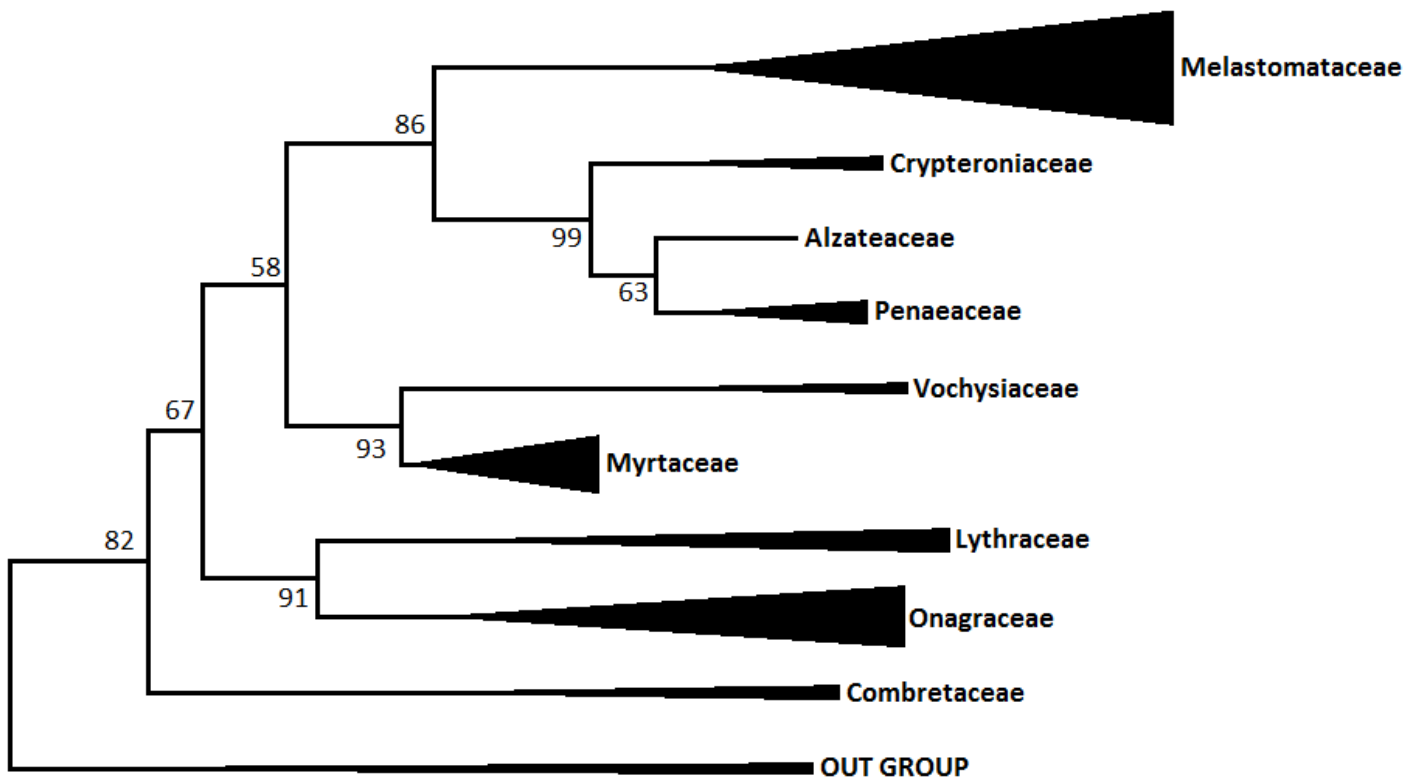


Figura I.1. Árvore mostrando as relações filogenéticas entre as famílias da ordem Myrtales. Relação entre as famílias está de acordo com o APG III. A análise utilizou sequências da região de cloroplasto *rbcL* e *ndhF* e o método de Máxima Verossimilhança (*bootstrap consensus* e foi inferida através de 1000 replicações) do software MEGA (versão 5.1).

Figura I.2. Árvore mostrando as relações filogenéticas entre espécies da ordem Myrtales. A análise utilizou sequências da região de cloroplasto *rbcL* e *ndhF* e o método de Máxima Verossimilhança (e foi inferida através de 1000 replicações) do software MEGA (versão 5.1). Valores de *bootstrap* abaixo de 50 não mostrados.

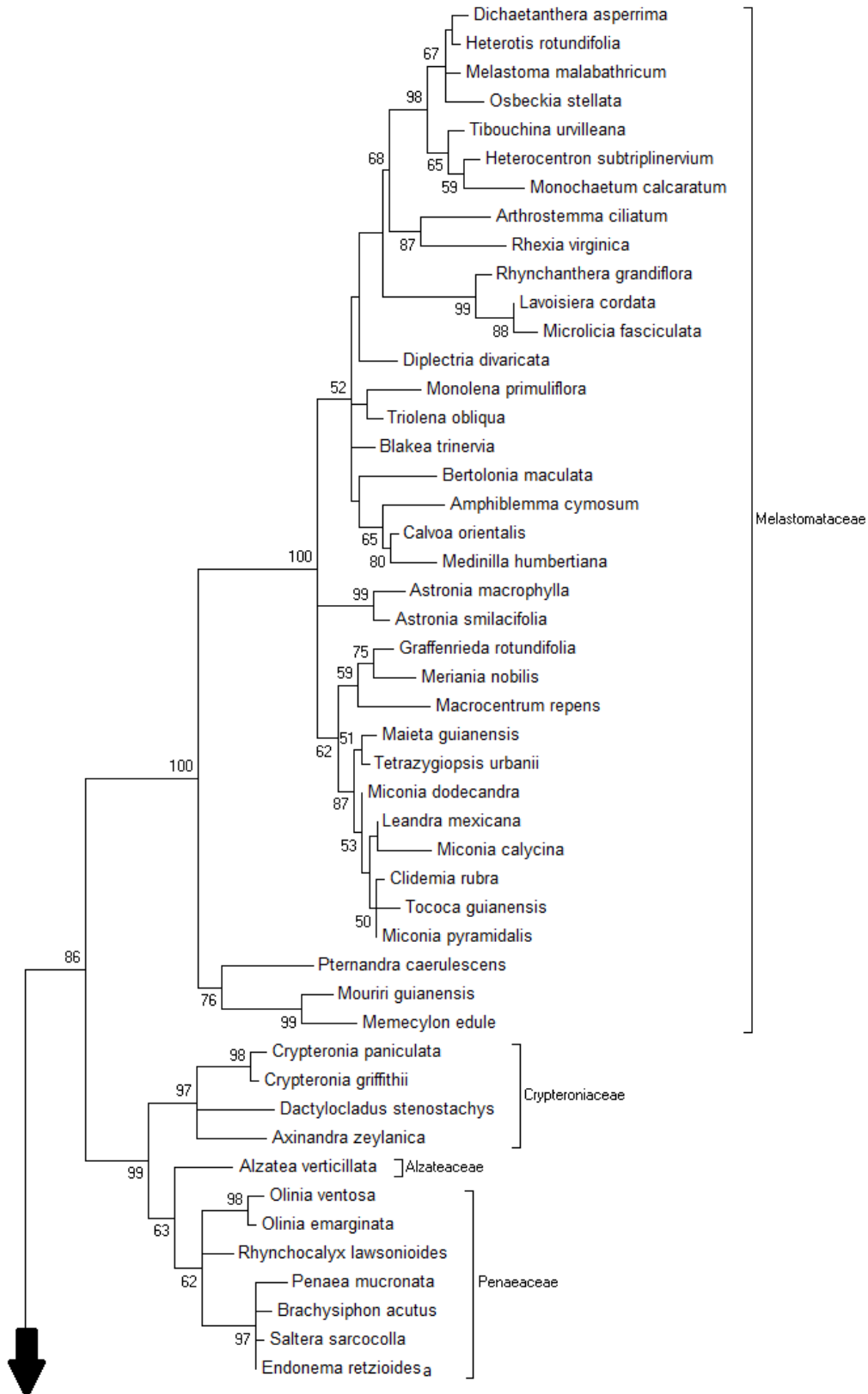
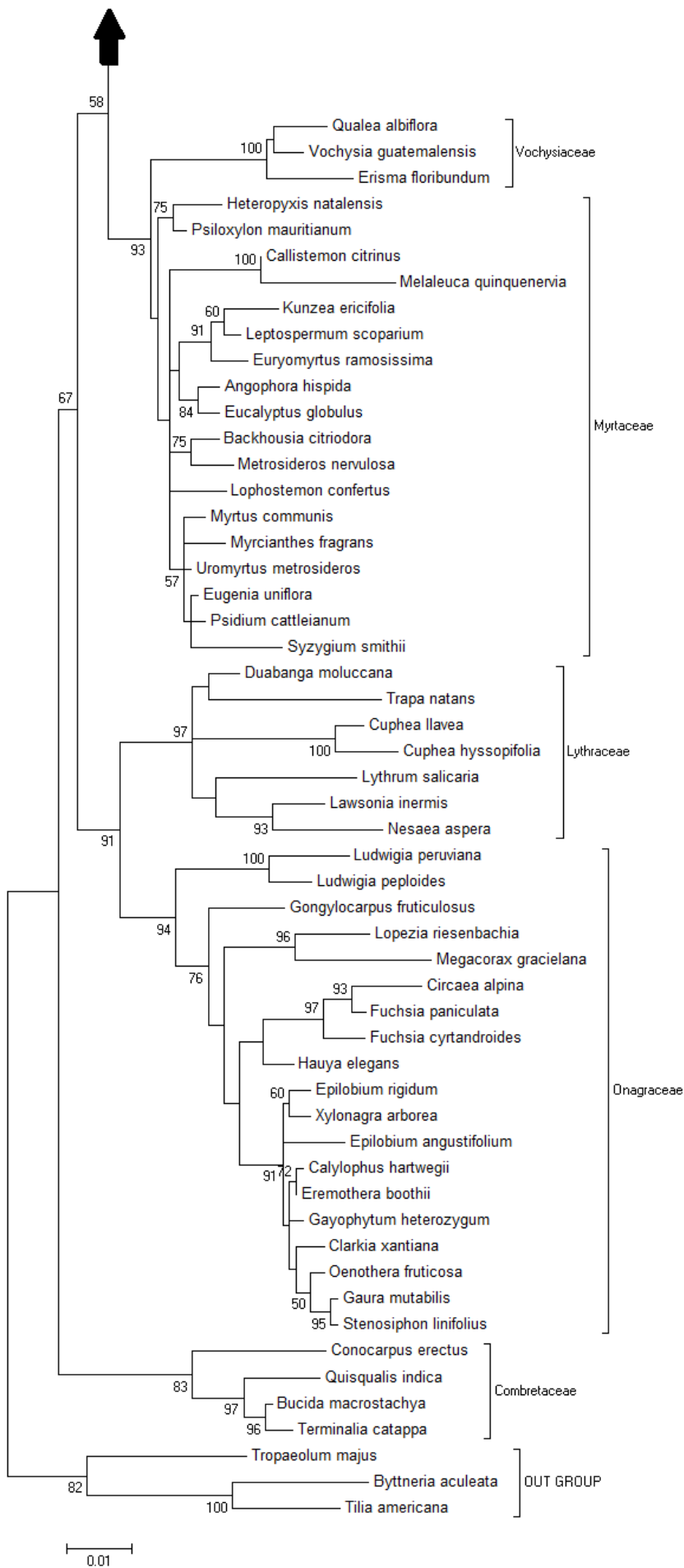


Figura I.2: continuação



Essa filogenia é a melhor hipótese encontrada para relações de parentesco entre as espécies escolhidas e está de acordo com outros trabalhos de filogenia da ordem, que foram realizados utilizando os mesmos marcadores e a partir de métodos bastante similares (Conti, 1996; Conti, 1997; Conti, 2002; Sytsma, 2004; Rutschmann *et al.*, 2007).

➤ Características florais trabalhadas

A coleta dos dados de características florais das espécies escolhidas foi realizada por consulta de exsicatas de herbários e da literatura específica. Foram escolhidas algumas das características florais de maior importância para a polinização biótica: características de atração de polinizadores (coloração, *display* floral, posição da inflorescência na planta e presença e ausência de corola), características de recompensa de polinizadores (pólen e néctar) e características estruturais da flor que também possuem papel fundamental na estratégia de polinização e reprodução (sexo, simetria e posição do ovário).

Como não houve trabalho de campo, a coleta de dados de algumas das características florais escolhidas teve que ser “adaptada” para coleta de dados possíveis de serem obtidos em literatura e herbários. A lista completa das características escolhidas e como foram coletadas encontra-se na Tabela I.2 abaixo.

Tabela I.2. Lista de características florais escolhidas para a pesquisa e descrição da coleta de dados

Característica floral	Dados coletados	Descrição da coleta de dados
<i>Display</i> floral	- Média de número de flores por inflorescência; - Diâmetro da corola.	O número de flores na inflorescência e o diâmetro da corola de cada espécie são dados comumente encontrados na literatura e que podem ser mensurados em exsicata. Na literatura, esses dados no geral são informados como um mínimo e um máximo de possibilidade. Nesse caso, foi considerado o valor intermediário entre a possibilidade mínima e máxima.
Atratividade e carregamento do pólen	- Relação estames por pétalas; - Tamanho médio das anteras (maior eixo). - Comprimento médio dos filetes	Para avaliar dados relacionados a pólen, foram escolhidos os dados de relação estames por pétalas, tamanho do maior eixo das anteras e tamanho dos filetes. Esses dados foram escolhidos porque o número de estames e o tamanho das anteras influenciam a atratividade visual da flor, e o comprimento do filete está relacionado a qual o

tamanho ideal do polinizador para que ele consiga carregar o pólen enquanto alcança a recompensa da flor (Willmer, 2011). Dados de tamanho de antera, representado pela mensuração de seu maior eixo, comprimento de filetes e quantidade de estames por flor em relação ao número de pétalas são mais facilmente encontrados na literatura e podem ser medidos em exsicatas.

Néctar	- Profundidade floral	Para avaliar a quantidade e acessibilidade do néctar sem a possibilidade de coletar dados em campo, calculamos a profundidade da flor, tendo em vista que ela está diretamente relacionada à quantidade e concentração de néctar produzido (Ornelas, 2007; Harder, 1990), e influencia a acessibilidade por parte do animal polinizador a esse néctar (Ornelas, 2007).
Simetria	- Simetria da corola	A simetria floral pode dizer respeito à simetria da corola ou a simetria total, que leva em consideração também ovário e estames. Foi interpretada apenas a simetria da corola, que é a que mais tem influência na atratividade da flor para o polinizador e é a mais comumente encontrada na literatura. Não foram contabilizados diferentes mecanismos de bilateralização da simetria, como perda de pétalas ou mudança de ângulo, apenas a simetria final.
Posição da inflorescência na planta	- Posição axilar/terminal da inflorescência	Dentro da categoria posição da inflorescência na planta, o dado passível de ser obtido na literatura e em exsicatas é quanto à posição axilar ou terminal de uma inflorescência.
Sexo	- Sexo floral	O dado de sexo floral foi coletado assim como descrito na literatura consultada. Diistilia e triistilia em Lythraceae não foram consideradas.
Tipo de ovário	- Posição do ovário segundo literatura	Os dados de tipo de ovário foram incluídos no banco de dados conforme se encontram na literatura. Quando encontrada divergência entre dois autores, o dado daquela espécie foi retirado do cálculo final.
Coloração	- Coloração dos principais atrativos florais	Os dados de coloração da flor foram coletados através de fotos obtidas ou confirmadas por especialistas de cada família. Consideramos apenas uma cor principal na estrutura floral, ou seja, aquela que representa o maior atrativo visual na flor ou inflorescência.
Perianto	- presença ou ausência de corola	Utilizamos dados presentes em literatura para indicar ausência e presença de corola nas espécies escolhidas.

Ao início do projeto, havia-se decidido coletar, além dos dados já citados, dados sobre aroma, fenologia e distância média entre flores na inflorescência. Essas

características tiveram que ser retiradas da coleta de dados ou foram coletadas apenas parcialmente por causa da falta de informação na literatura e foram utilizadas apenas para checar dados, quando necessário.

➤ Trabalho em herbários

Foram utilizadas informações obtidas em consulta pessoal aos herbários da Universidade de Brasília (UB), Jardim Botânico do Rio de Janeiro (R) e Royal Botanic Gardens, Kew (K), além de consulta online aos herbários do Missouri Botanical Garden (MO), University of Texas (TEX) e Arizona State University (ASU).

As visitas aos herbários do Jardim Botânico do Rio de Janeiro e Royal Botanic Gardens, Kew foram financiadas, respectivamente, pelo Decanato de Pesquisa e Pós-Graduação da Universidade de Brasília (DPP-UnB) e pelo Fundo de Apoio a Pesquisa do Distrito Federal (FAP-DF).

A medição das características em exsicatas foi realizada com o auxílio de um paquímetro de 15 centímetros, uma pinça cirúrgica e um microscópio estereoscópio. Foram examinadas pelo menos cinco exsicatas com flor de cada espécie, escolhidas entre aquelas que representassem bem os extremos de cada característica e/ou que estivessem em boas condições para a mensuração.

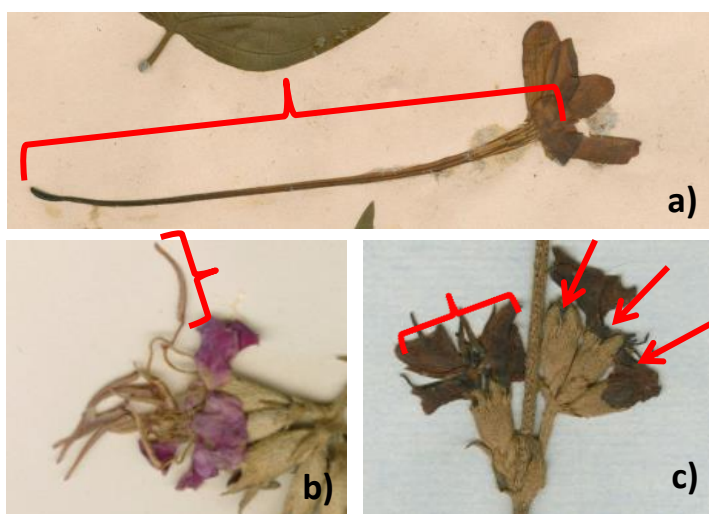


Figura I.3: Exemplos de coleta de dados em exsicatas. a) Mensuração da profundidade floral b) Mensuração do tamanho médio da antera c) Mensuração do diâmetro da corola e número médio de flores por inflorescência (imagens retiradas do site do herbário K)

➤ Coleta de dados em literatura

A coleta de dados na literatura foi efetuada em trabalhos específicos obtidos *online* e em visitas às bibliotecas dos herbários UB, R e K. Foram consultadas várias descrições de espécies presentes em floras e livros sobre a ordem ou famílias da ordem.

Os dados de relação estames por pétalas, tipo de ovário, simetria da corola e sexo floral foram obtidos exclusivamente através da consulta a literatura, pela dificuldade de observar essas características em exsicatas. O restante dos dados obtidos em literatura foram também checados nas exsicatas e vice versa.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

Altshuler, D. L. 2003. **Flower Color, Hummingbird Pollination, And Habitat Irradiance In Four Neotropical Forests.** *Biotropica* 35: 344–355.

APG (Angiosperm Phylogeny Group). 2009. **The Linear Angiosperm Phylogeny Group (APG) III: A Linear Sequence Of The Families In APG III.** *Botanical Journal of the Linnean Society* 161: 128–131

Barrera E. D. & Nobel P. S. 2004. **Nectar: Properties, floral Aspects, And Speculations On Origin.** *Trends in Plant Science* 9 (2):65-69

Barret S. C. H. 2002. **Sexual Interference Of The floral Kind.** *Heredity* 88: 154–159

Bessey, C. E. 1897. **Phylogeny And Taxonomy Of The Angiosperms.** *Bot. Gaz.* 24, 145–178.

Bessey, C. E. 1915. **The Phylogenetic Taxonomy Of Flowering Plants.** *Ann. Mo. Bot. Gard.* 2, 109–164.

Blomberg, S. P. & Garland, T. 2002. **Tempo And Mode In Evolution: Phylogenetic Inertia, Adaptation And Comparative Methods.** *Journal of Evolutionary Biology* 15: 899-910

Charlesworth, D. & Charlesworth, B. 1987. **Inbreeding Depression And Its Evolutionary Consequences.** *Annual Review of Ecology and Systematics* 18: 237-268

Chittka, L., Spaethe, J., Schmidt, A. & Hickersberger, A. 2001. **Adaptation, Constraint, And Chance In The Evolution Of Flower Color And Pollinator Color Vision.** In: *Cognitive Ecology of Pollination* (L. Chittka & J.D. Thomson, eds), pp. 106–126. University Press, Cambridge.

Cohen, D., & R. Dukas. 1990. **The Optimal Number Of Female Flowers And The Fruits-To-Flowers Ratio In Plants Under Pollen And Resource Limitation.** *Am. Nat.* 135:218–241.

Conti E., Litt A. & Sytsma, K. J., 1996. **Circumscription Of Myrtales And Their Relationships To Other Rosids: Evidence From *rbcl* Sequence Data.** *American Journal of Botany* 83: 221–233.

Conti E., Litt A. & Sytsma K. J., 1997 **Interfamilial Relationships in Myrtales: Molecular Phylogeny and Patterns of Morphological Evolution.** *Systematic Botany* 22(4): 629-647

Conti E., Eriksson T., Schonenberger J., Sytsma K. J. & Baums, D. A., 2002 **Early Tertiary Out-Of-India Dispersal Of Crypteroniaceae: Evidence From Phylogeny And Molecular Dating** *Evolution* 56 (10): 1931-1942

Cornner J. K. & Rush S. 1996 **Effects Of Flower Size And Number On Pollinator Visitation To Wild Radish *Raphanus raphanistrum*** *Oecologia* 105 (4): 509-516

Crane P. R., Herendeen P. S. & Friis E. M. 2004. **Fossils And Plant Phylogeny.** *American Journal of Botany* 91: 1683–99.

Cubas, P. 2004 **Floral Zygomorphy, The Recurring Evolution Of A Successful Trait.** *Bioessays* 26: 1175–1184

Delpino, E. 1868-1875. **Ulteriori osservazione sulla dico-gamia nel regno vegetale.** *Atti Della Societa Italiana di Scienze Naturali e dei Museo Civico di Storia et Natuturale di Milano* 11, 12.

Dodd, M. E. & Silvertown, J. 1999. **Phylogenetic Analysis Of Trait Evolution And Species Diversity Radiation Among Angiosperms Families** *Evolution* 53: 732 – 44

- Fenster, C. B., Armbruster, W. S., Wilson, P., Dudash, M. R. & Thomson, J. D. 2004. **Pollination Syndromes And Floral Specialization.** *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics* 35: 375–403.
- Friedman, J. & Barrett, S. C. H. 2008. **A Phylogenetic Analysis Of The Evolution Of Wind Pollination In The Angiosperms.** *Int J Plant Sci* 169:49–58.
- Gittleman, J. L., Anderson, G. C., Kot M. & Luh H. K.. 1996. **Comparative Tests Of Evolutionary Lability And Rates Using Molecular Phylogenies.** 289–307 in *New uses for new phylogenies* Oxford University Press, Oxford, UK.
- Goyret, J., Pfaff, M., Raguso, R. A. & Kelber, A. 2008. **Why Do Manduca Sexta Feed From White Flowers? Innate And Learnt Colour Preferences In A Hawkmoth.** *Naturwissenschaften* 95: 569-76
- Grant, V. 1950. **The Flower Constancy Of Bees.** *Bot Ver* 16: 379-398
- Gumbert, A. & Kunze, J. 1999. **Floral Colour Diversity In Plant Communities, Bee Colour Space And A Null Model.** *Proc. R. Soc. Lond. B* 266: 1711-1716.
- Gumbert, A. 2000. **Color Choices By Bumble Bees (Bombus Terrestris): Innate Preferences And Generalization After Learning.** *Behav. Ecol. Sociobiol.* 48: 36–43.
- Hansen, D. M., Olesen, J. M., Mione, T., Johnson, S. D. & Muller, C. B. 2007. **Coloured Nectar: Distribution, Ecology, And Evolution Of An Enigmatic Floral Trait.** *Biol. Rev.* 82: 83–111.
- Harder, L. D. & Cruzan, M. B. 1990. **An Evaluation Of The Physiological And Evolutionary Influences Of Inflorescence Size And Flower Depth On Nectar Production.** *Functional Ecology* 4 (4): 559-572
- Harder, L. D. & Barrett, S. C. H. 1995. **Mating Cost Of Large Floral Displays In Hermaphrodite Plants.** *Nature* 373: 512–515.

Harder, L. D. & Barret, S. C. H. 1996. **Pollen Dispersal And Mating Patterns In Animal-Pollinated Plants Floral Biology.** *Studies on Floral Evolution in Animal-pollinated Plants*

Harder, L. D. 2000. **Pollen Dispersal And Floral Diversity Of Monocotyledons.** *Monocots: Systematics and Evolution*, 243-5.

Kay, K. M., Voelckel, C., Yang, D. Y., Hufford, K. M., Kaska, D. D. & Hodges, S. A. 2006. **Floral Characters and Species Diversification.** *Ecology and Evolution of Flowers*: 311-25.

Kay, K. M. & Sargent, R. D. 2009. **The Role Of Animal Pollination In Plant Speciation: Integrating Ecology, Geography, And Genetics.** *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics* 40: 637–656.

Kettle, C. J., Maycock, C. R., Ghazoul, J., Hollingsworth, P. M., Khoo, E., Sukri, S. H. R. & Burslem, D. R. F. P. 2011. **Ecological Implications Of A Flower Size/Number Trade- Off In Tropical Forest Trees.** *Plosone* 6 (2) e16111

Johnson, S. G., Delph, L. F. & Elderkin, C. L. 1995. **The Effect Of Petal-Size Manipulation On Pollen Removal, Seed Set, And Insect-Visitor Behavior In *Campanula americana*.** *Oecologia* 102: 174–179.

Jong, T. J. & Klinkhamer, P. G. L. 1994. **Plant Size and Reproductive Success through Male and Female Function.** *Journal of Ecology* 82:399 - 402

Lughadha, E. N. & Proenca, C. E. B. 1996. **A Survey of the Reproductive Biology of the Myrtoideae (Myrtaceae).** *Annals of the Missouri Botanical Garden* 83 (4): 480-503

Lunau, K. & Maier, E. J. 1995. **Innate Color Preferences Of Flower Visitors.** *J Comp Physiol A* 177: 1-19

Michener, C. D. 1979. **Biogeography of Bees.** *Ann Miss Bot Gard* 66:277-47

Michener, C. D. 2000. **The Bees Of The World.** Baltimore: Johns Hopkins University Press.

- Morgan, M. T. 1993. **Fruit To Flower Ratios And Trade-Offs In Size And Number.** *Evol. Ecol.* 7:219–232.
- Ornelas, J. F., Ordano, M., De-Nova, A. J., Quintero, M. E., Garland, T. Jr. 2007. **Phylogenetic Analysis Of Interspecific Variation In Nectar Of Hummingbird-Visited Plants.** *Journal of Evolutionary Biology* 20: 1904–1917.
- Ossi, K. & Kamilar, J. M. 2006. **Environmental And Phylogenetic Correlates Of Eulemur Behavior And Ecology (Primates: Lemuridae)** *Behav Ecol Sociobiol* 61:53–64
- Pellmyr, O. 2002. **Pollination By Animals.** In: *Plant–animal Interactions. An Evolutionary Approach* (C. M. Herrera & O. Pellmyr, eds), pp. 157–184. Blackwell Science, Oxford, UK.
- Peterson, A. T., Soberon, J. & Sanchez-Cordero, V. 1999. **Conservatism Of Ecological Niches In Evolutionary Time.** *Science* 285: 419–433.
- Regal, P. J. 1977. **Ecology And Evolution Of Flowering Plant Dominance.** *Science* 196: 622–627.
- Raven, P. 2010. **Biologia Vegetal.** (7^a edição) Editora Gen.
- Renner, S. S. 1989. **A Survey Of Reproductive Biology In Neotropical Melastomataceae And Memecylaceae.** *Annals of the Missouri Botanical Garden* 76(2):496-518
- Renner, S. S. & Feil, J. P. 1998. **Pollinators Of Tropical Dioecious Angiosperms** *Am J Bot* 82: 596 - 606
- Revell, L. J., Harmon, L. J. & Collar, D. C. 2008. **Phylogenetic Signal, Evolutionary Process and Rate.** *Syst. Biol.* 57(4):591–601, 2008
- Roubik, D. W. 1989. **Ecology and Nature of Tropical Bees.** *Cambridge University Press*

Ronse De Craene, L. P. 2007. **Are Petals Sterile Stamens Or Bracts? The Origin And Evolution Of Petals In Core Eudicots.** *Annals of Botany* 100: 621 – 630.

Rutschmann F., Eriksson T., Salim K. A. & Conti E. 2007. **Assessing Calibration Uncertainty in Molecular Dating: The Assignment of Fossils to Alternative Calibration Points.** *Oxford Journals*

Sakai, S. 2000. **Size-Number Trade-Off And Allocation To Flower Production In Animal-Pollinated Flowers.** *Plant Species Biology* 15: 261–268.

Sargent, R. D. 2003. **Floral Symmetry Affects Speciation Rates In Angiosperms.** *Proc. R. Soc. Lond.* 271: 603-608

Sargent, R. D., Goodwillie, S. & Kalisz e Rees R. H. 2007. **Phylogenetic Evidence For A Flowers Size And Number Trade-Offs.** *American Journal of Botany* 94: 2059-62

Silvertown, J., McConway, K., Gowing, D., Dodd, M., Fay, M. F., Joseph, J. A. & Dolphin, K. 2006. **Absence Of Phylogenetic Signal In The Niche Structure Of Meadow Plant Communities.** *Proc. R. Soc. B* 273:39–44.

Simpson, M. G. 1998. **Reversal In Ovary Position From Inferior To Superior In The Haemodoraceae: Evidence From Floral Ontogeny.** *Int J Plant Sci* 159:466–479.

Stebbins, G. L. 1974. **Flowering Plants: Evolution Above The Species Level** *Belknap Press*

Stephenson, G. A. & Bertin, R. I. 1983. **Male Competition, Female Choice, And Sexual Selection In Plants.** - In: Real, L. (ed.), *Pollination biology of plants*. Academic Press, Orlando, FL.

Stone, G. N. 1995. **Female Foraging Responses To Harassment In The Solitaru Bee *Anthophora plumipes*.** *Animal Behavior* 50: 405-12

Sytsma, K. J., Litt, A., Zjhra, M. L., Pires, J. C., Nepokroeff, M., Conti, E., Walker, J. & Wilson, P. G. 2004. **Clades, Clocks, And Continents: Historical And Biogeographical Analysis Of Myrtaceae, Vochysiaceae, And Relatives In The Southern Hemisphere.** *Int. J. Plant Sci.* 165(4): 85–105

Takhtajan, A. 1991. **Evolutionary Trends In Flowering Plants**. Columbia University Press, New York.

Tamura, K., Peterson, D., Peterson, N., Stecher, G., Nei, M. & Kumar S. 2011. **MEGA5: Molecular Evolutionary Genetics Analysis using Maximum Likelihood, Evolutionary Distance, and Maximum Parsimony Methods**. *Molecular Biology and Evolution* 28: 2731-2739

The Plant List. 2013. www.theplantlist.org

Van Vliet, G. J. C. M. & Baas A. 1984. **Wood Anatomy And Classification Of The Myrtales**. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 71: 783-800.

Von Wettstein, R. R. 1907. **Handbuch Der Systematischen Botanik, II**. Band. Deuticke, Leipzig, Wien, 577 pp.

Wiens, J. J. 2004. **Speciation And Ecology Revisited: Phylogenetic Niche Conservatism And The Origin Of Species**. *Evolution* 58: 193–197.

Willmer, P. 2011. **Pollination and Floral Ecology**. (1ª edição) *Princeton University Press*

Worley, A. C. & Barrett, S. C. H. 2000. **Evolution Of Floral Display In *Eichhornia paniculata* (Pontederiaceae): Direct And Correlated Responses To Selection On Flower Size And Number**. *Evolution* 54: 1533-45

Worley, A. C. & Barrett, S. C. H. 2001. **Evolution Of Floral Display In *Eichhornia paniculata* (Pontederiaceae): Genetic Correlations Between Flower Size And Number**. *Journal of Evolutionary Biology* 14: 469–481.

CAPÍTULO I - DESVENDANDO AS ESTRATÉGIAS DE FLORAÇÃO EM LINHAGENS ANCESTRAIS NA ORDEM MYRTALES¹

¹ Artigo a ser submetido à revista *Journal of Evolutionary Biology*

INTRODUÇÃO

O surgimento das angiospermas data do Cretáceo Inferior, a aproximadamente 130 milhões de anos (Scott *et al.*, 1960; Friis *et al.*, 1987; Burger, 1990; Taylor *et al.*, 2009). Devido a características peculiares, como a rápida expansão no domínio mundial e o número surpreendente de espécies atuais desse grupo de plantas, entender a origem e diversificação das angiospermas e, conseqüentemente, das suas estruturas reprodutivas logo se tornou um dos temas de pesquisa mais frequentes da biologia evolutiva.

Apesar de ser um tópico muito abordado, ainda não há consenso entre os pesquisadores sobre como era a morfologia e a estratégia de polinização das primeiras flores de angiospermas (Friis *et al.*, 1987; Taylor *et al.*, 2009). Duas hipóteses principais são discutidas: a primeira postula que as flores das angiospermas primitivas seriam semelhantes às estruturas reprodutivas de algumas das gimnospermas atuais, com pequenas flores unissexuais em uma inflorescência com muitas flores adaptadas à polinização pelo vento, semelhante às encontradas na família Piperaceae (Wettstein, 1907); a segunda hipótese, atualmente mais aceita (Friis *et al.*, 1987; 2010), acredita que as primeiras flores das angiospermas eram semelhantes as das Magnolias atuais: solitárias, grandes e hermafroditas, adaptadas a polinização por insetos (Bessey, 1897; 1915).

Independentemente de qual seja a forma da flor primitiva das angiospermas, acredita-se que, a 110 milhões de anos, no meio Cretáceo, houve um expressivo crescimento na proporção de flores adaptadas à polinização biótica, dado o aumento significativo no registro fóssil de flores com corola diferenciada, hermafroditas e de ovário ínfero dessa época (Crane, 2004). A evolução de diversos grupos funcionais de insetos polinizadores também ocorreu nesse período, e hoje estes são responsáveis pela polinização de cerca de dois terços das 250.000 a 300.000 espécies atuais de angiospermas, fazendo desta uma das relações entre seres-vivos de maior relevância ecológica mundial (Grimaldi, 1999).

Os polinizadores exercem constantes pressões seletivas nas angiospermas desde sua origem, modificando suas estruturas florais, fundamentais no controle da reprodução. Além disso, acredita-se que a polinização por animais esteja intimamente relacionada à alta diversidade de angiospermas atual, já que a pressão seletiva por parte do polinizador leva a modificações na estratégia de floração e, conseqüentemente, especiação (Dodd *et al.*, 1999; Kay *et al.*, 2006).

Entender a origem dessa relação e de como esses animais contribuíram nos processos evolutivos que modificaram as estruturas florais ao longo do tempo é, portanto, de extrema importância. Características morfológicas dizem muito sobre a ecologia da flor (Willmer, 2011) e podem ser utilizadas para estimar qual seria a estratégia de polinização de flores primitivas. É possível utilizar essas características de, pelo menos, duas maneiras: a primeira envolve o cálculo de reconstrução de caracteres morfológicos ancestrais da flor utilizando a filogenia (Paradis *et al.*, 2004; por exemplo Duchon *et al.*, 2010) e a segunda a análise de características morfológicas de flores fósseis, que são pouco comuns e muitas vezes encontram-se degradadas (Friis *et al.*, 1987).

O objetivo desse trabalho é estimar o fenótipo primitivo de estruturas florais utilizando como modelo a ordem Myrtales. A ordem Myrtales foi escolhida para essa pesquisa por ter surgido aproximadamente a 110 milhões de anos (Sytsma *et al.*, 2004), época da radiação adaptativa da polinização biótica de acordo com o registro fóssil (Crane, 2004). Além disso, Myrtales é uma ordem com grande número de espécies, cosmopolita, adaptada a diversos tipos de formações vegetais, formas de vida e praticamente todas as estratégias de polinização. Investigamos a história evolutiva da ordem Myrtales e estimamos o fenótipo de suas estruturas florais nos ancestrais comuns de suas principais linhagens a partir da filogenia molecular do grupo, a fim de inferir como possivelmente eram as estratégias de polinização primitivas da ordem.

A reconstrução da evolução floral na ordem Myrtales permite discutir como cada característica morfológica evoluiu dentro da ordem e comparar essa evolução a outros trabalhos que abordaram assuntos semelhantes, pontuando quais fenótipos são primitivos e quais são novidades evolutivas na ordem. Também é possível inferir a provável morfologia da flor do ancestral comum da ordem, comparar com espécies atuais e flores fósseis atribuídas a ordem Myrtales.

METODOLOGIA

Foram compilados os dados de características florais obtidos a partir de consulta à literatura e aos herbários K, RB e UB e várias fontes virtuais (ver Anexo I). A análise foi realizada em conjunto com a filogenia da ordem obtida por análise de máxima verossimilhança, com 1000 replicações de *bootstrap*, utilizando sequências das regiões de cloroplasto *rbcL* e *ndhF* obtidos através do GenBank (ver Figura I.2 na Introdução geral). Algumas espécies foram retiradas de algumas análises por ausência de dados (“NA”, Anexo I).

Para a análise de reconstrução da história evolutiva, todos os dados contínuos foram transformados em categóricos. Essa transformação foi feita para minimizar o efeito do erro na coleta de dados, tendo em vista que muitos dados, por terem sido retirados de literatura, vieram de fontes diversas. As categorias para dados numéricos foram criadas de forma que houvesse um equilíbrio de número de espécies em cada categoria. A transformação de dados contínuos para categóricos e as categorias para cada caracter abordado é apresentada abaixo.

Caracter	Categorias
Diâmetro da corola	5 categorias: 0,1 a 2,9mm; 3 a 6,9mm; 7 a 15mm; 16 a 30mm; >30mm
Número médio de flores por inflorescência	5 categorias: uma a 5; 6 a 15; 16 a 40; 41 a 80; >80
Tamanho médio da antera (maior eixo)	5 categorias: 0,1 a 0,5mm; 0,6 a 1,0mm; 1,1 a 3,0mm; 3,1 a 10mm; >10mm
Comprimento médio do filete	5 categorias: 0,1 a 1,9mm; 2,0 a 3,9mm; 4,0 a 5,9mm; 6,0 a 10mm; >10mm
Profundidade floral	5 categorias: 0,1 a 2,9mm; 3,0 a 6,9mm; 7,0 a 13,9mm; 14 a 20mm; >20mm
Tipo de ovário	3 categorias: Súpero; Semi-ífero; Ífero
Coloração do principal atrativo floral	5 categorias: Branco ou creme; Amarelo; Rosa ou lilás; Roxo ou azul; Vermelho
Quantidade de estames por pétalas	4 categorias: Oligostêmone; Isostêmone; Diplostêmone e Polistêmone
Simetria da corola	2 categorias: Actinomorfa; Zigomorfa
Posição da inflorescência na planta	3 categorias: Axilar; Axilar e terminal; Terminal
Sexo floral	3 categorias: Hermafrodita; Unissexual com monoiccia/poligamia; Unissexual com dioiccia
Perianto	2 categorias: Monoclamídea; Diclamídea

Tabela 1.1: Lista de caracteres morfológicos e categorias utilizadas nos cálculos de reconstrução de fenótipos ancestrais

Para a reconstrução da história evolutiva das características aplicadas a filogenia do grupo, utilizamos a função ACE (“Ancestral Character Evolution”) do pacote estatístico APE (“Analyses of Phylogenetics and Evolution”) do Programa R. A partir de uma tabela de dados no formato .csv (separado por vírgulas) do Excel com o valor categórico de cada caracter por espécie e da árvore filogenética no formato *nexus* ou *newick*, o pacote utiliza máxima verossimilhança para reconstruir a história evolutiva e inferir probabilidades para o estado ancestral de cada característica na ordem a partir do banco de dados. Para a estimativa final, foram levadas em consideração as características com maior probabilidade em cada nó no cálculo de reconstrução. Desse modo, é possível visualizar a estimativa do estado ancestral mais provável em cada divergência entre famílias da ordem, que aqui representam as linhagens principais.

Para a datação de divergência de cada linhagem e comparação com flores fósseis, utilizamos a datação molecular do trabalho de Sytsma *et al.* (2004), que analisou o tempo de divergência nas principais linhagens da ordem. Referências de

fósseis de flores atribuídos a Myrtales foram retirados da literatura a fim de comparação com os resultados de reconstrução.

RESULTADOS

A provável flor do ancestral comum da Ordem Myrtales (número 1 da tabela 1.2) teria como fenótipo mais provável: inflorescência axilar com uma a cinco flores por inflorescência, flores cremes ou brancas, actinomorfas, cálice e corola diferenciados (diclamídea), diplostêmone, 7 a 15 milímetros de diâmetro, hermafroditas, anteras de 0,6 a 1 milímetro de comprimento no maior eixo, filete de 6 a 10 milímetros de comprimento, profundidade floral de 3,0 a 6,9 milímetros e ovário ínfero. Os filogramas de reconstrução de história evolutiva encontram-se nas Figuras 1.1 a 1.12 a seguir.

No geral, características de natureza contínua (diâmetro da corola, número de flores por inflorescência, tamanho do maior eixo da antera, comprimento do filete e profundidade), mesmo que transformadas para categóricas, apresentam uma grande diminuição no grau de certeza conforme a reconstrução se distancia dos táxons atuais. Essas características são mais variáveis dentro das linhagens, o que dificulta a exatidão do cálculo. As características de natureza categórica (tipo de ovário, relação estames por pétalas, simetria, sexo, presença/ausência de corola, posição da inflorescência e coloração) apresentaram um maior grau de certeza para o fenótipo resultante das flores primitivas da ordem. Uma síntese de todos os resultados para os fenótipos mais prováveis nas divergências das linhagens principais assim como a idade provável de cada divergência (baseada em Sytsma *et al.*, 2004) encontra-se na Tabela 1.2 e Figura 1.2.

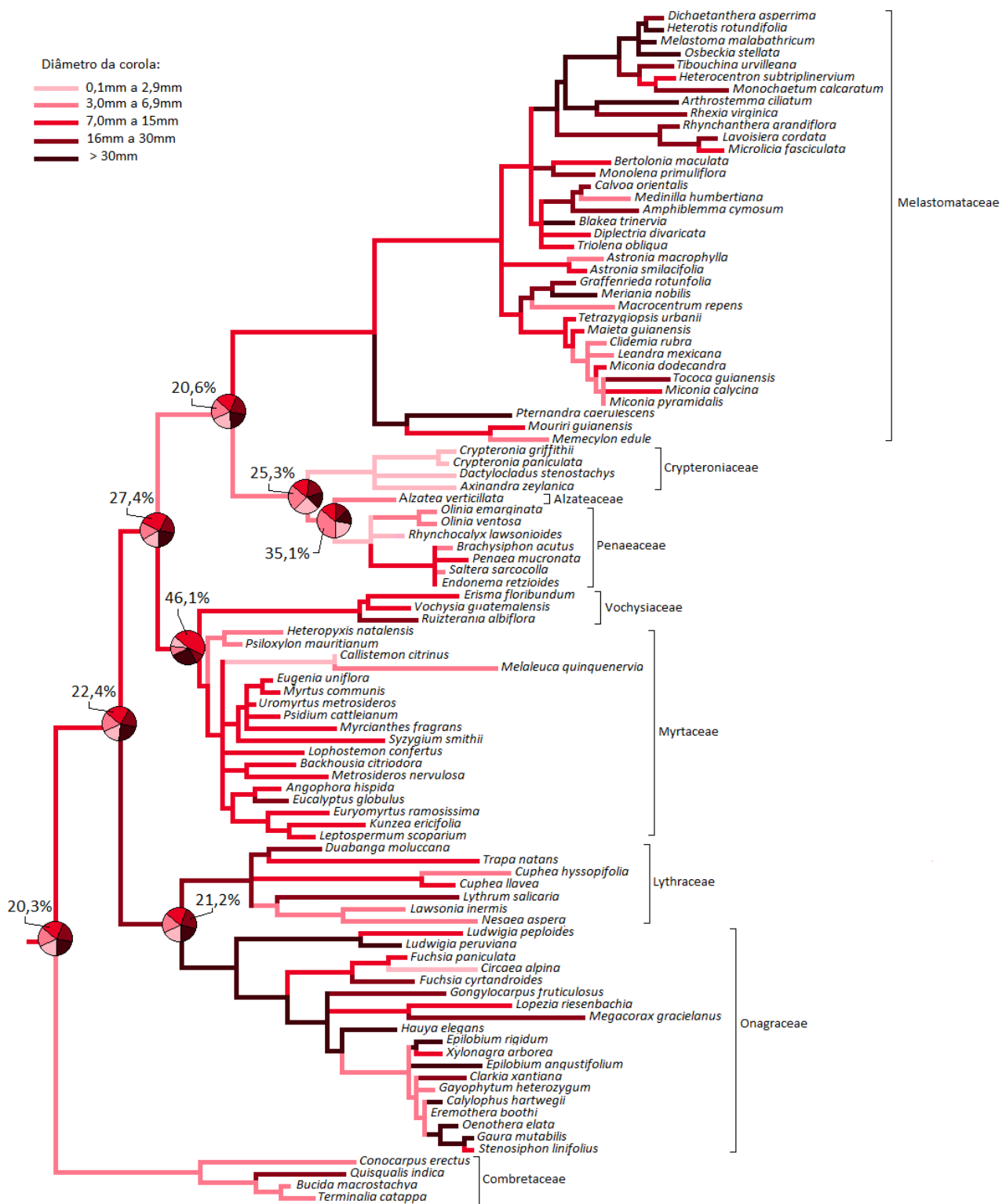


Figura 1.1. Reconstrução da história evolutiva para diâmetro da corola em representantes da ordem Myrtales. Gráficos de pizza indicam a proporção de cada possibilidade de fenótipo estimado por nó, com a maior estimativa destacada em valor de probabilidade.

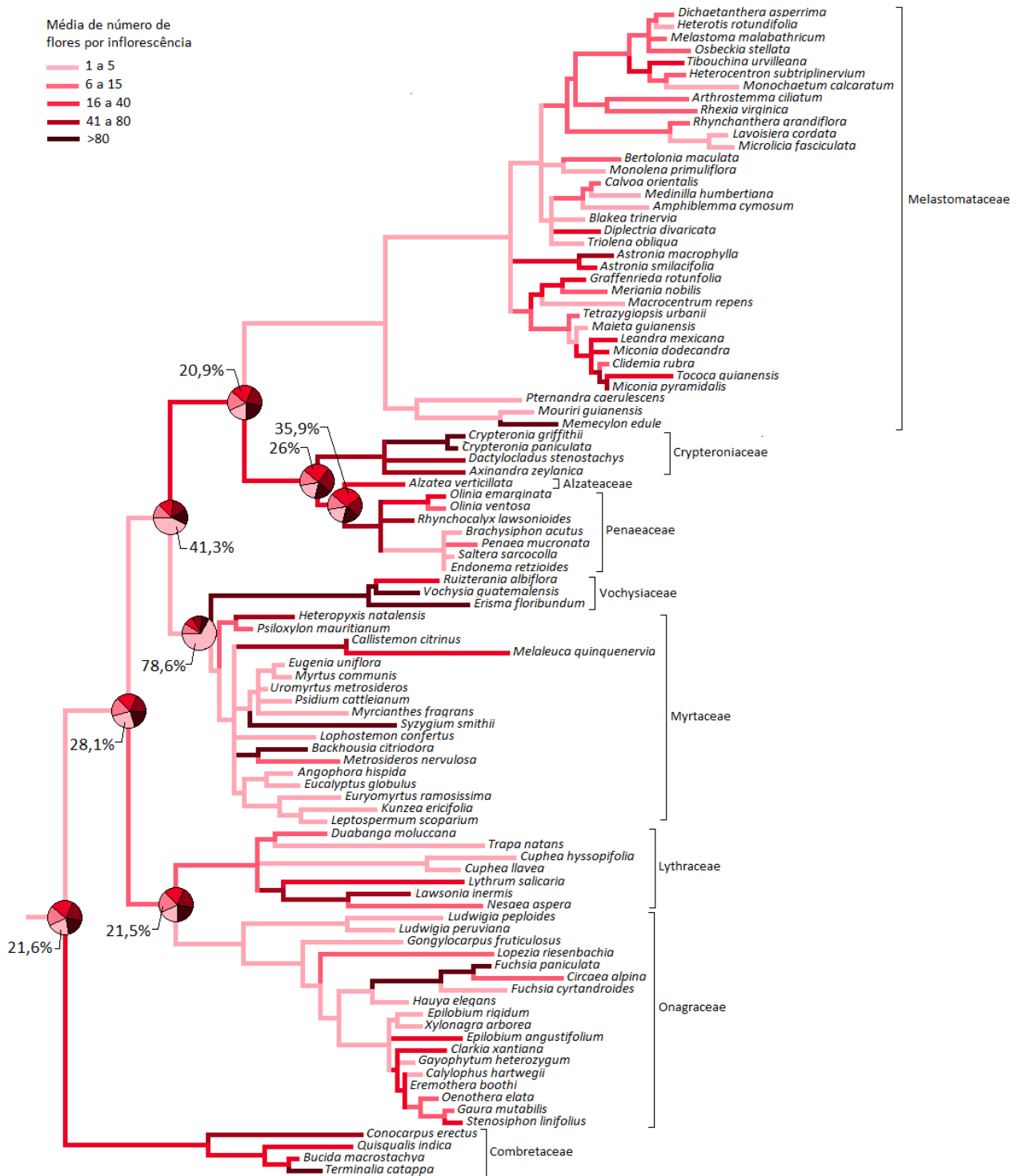


Figura 1.2. Reconstrução da história evolutiva para número médio de flores por inflorescência em representantes da ordem Myrtales. Gráficos de pizza indicam a proporção de cada possibilidade de fenótipo estimado por nó, com a maior estimativa destacada em valor de probabilidade.

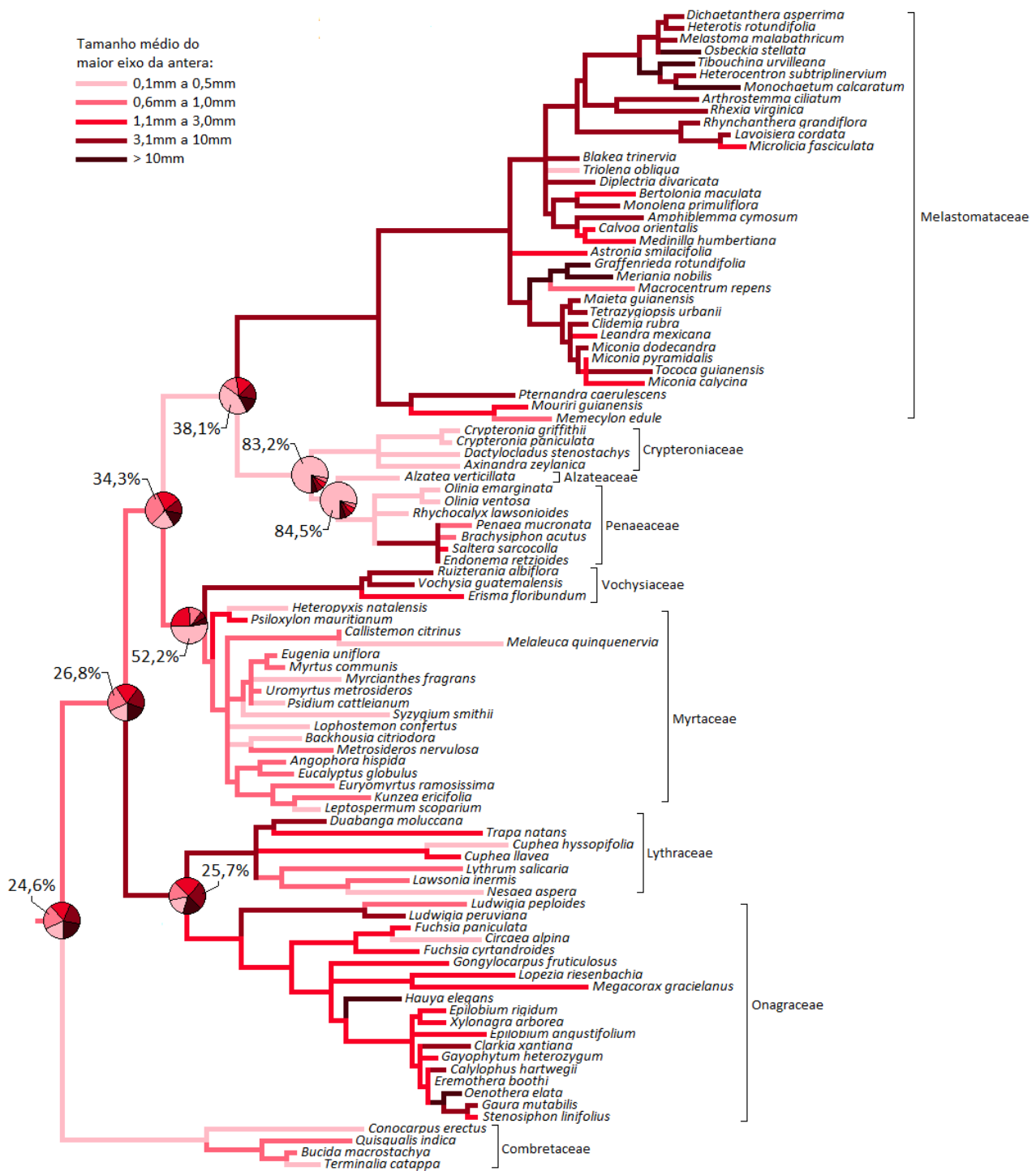


Figura 1.3. Reconstrução da história evolutiva para tamanho médio do maior eixo das anteras em representantes da ordem Myrtales. Gráficos de pizza indicam a proporção de cada possibilidade de fenótipo estimado por nó, com a maior estimativa destacada em valor de probabilidade.

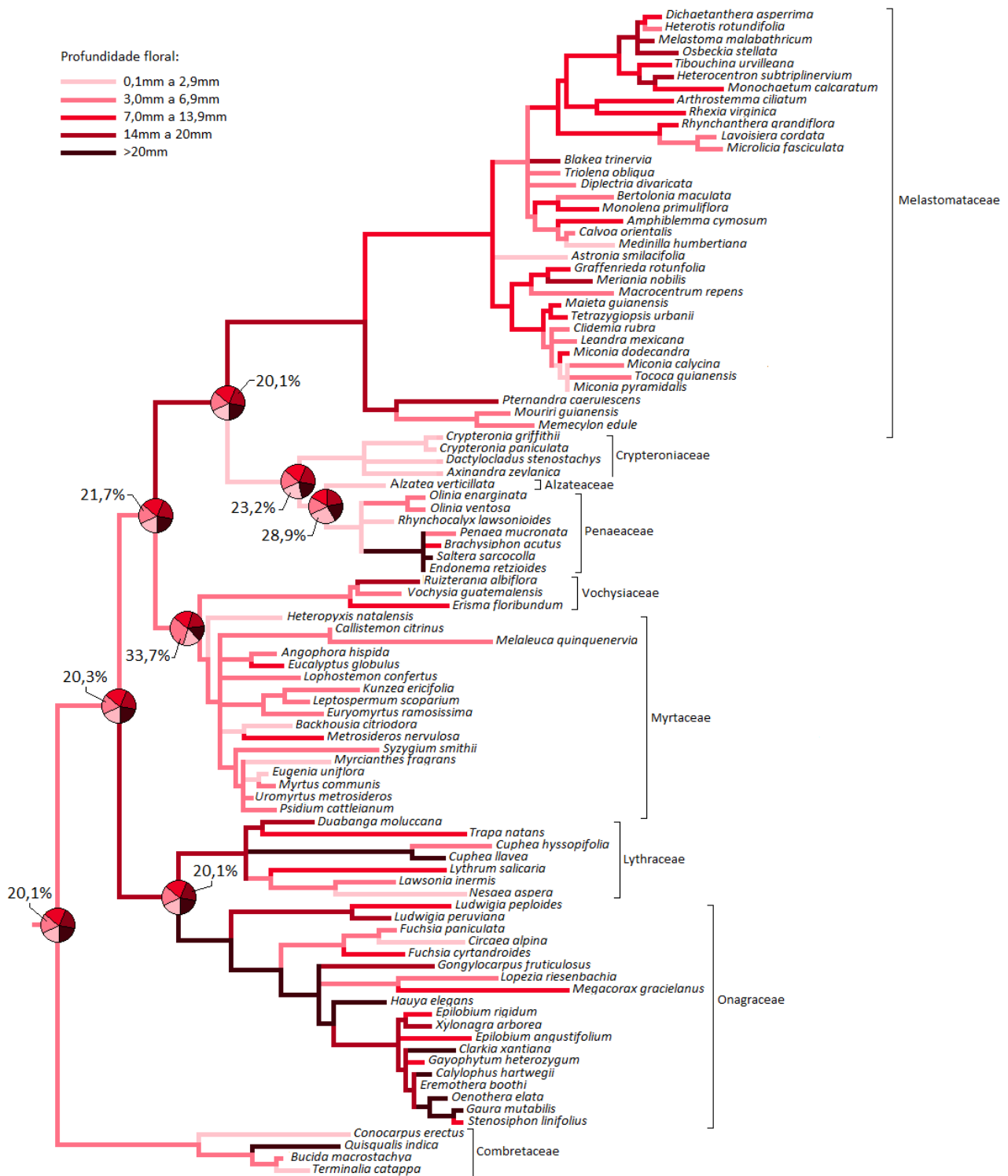


Figura 1.5. Reconstrução da história evolutiva para profundidade floral em representantes da ordem Myrtales. Gráficos de pizza indicam a proporção de cada possibilidade de fenótipo estimado por nó, com a maior estimativa destacada em valor de probabilidade.

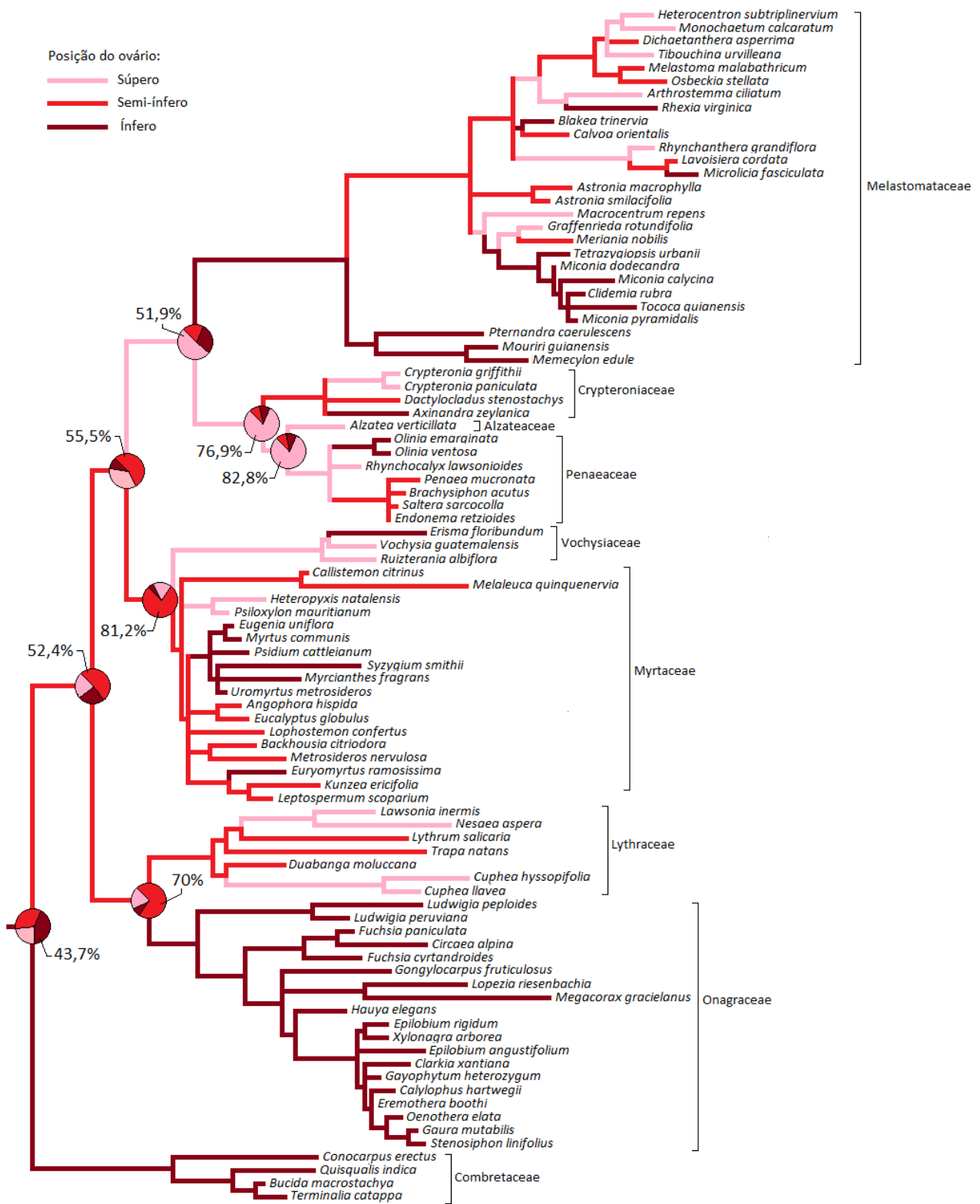


Figura 1.6. Reconstrução da história evolutiva tipo de ovário em representantes da ordem Myrtales. Gráficos de pizza indicam a proporção de cada possibilidade de fenótipo estimado por nó, com a maior estimativa destacada em valor de probabilidade.

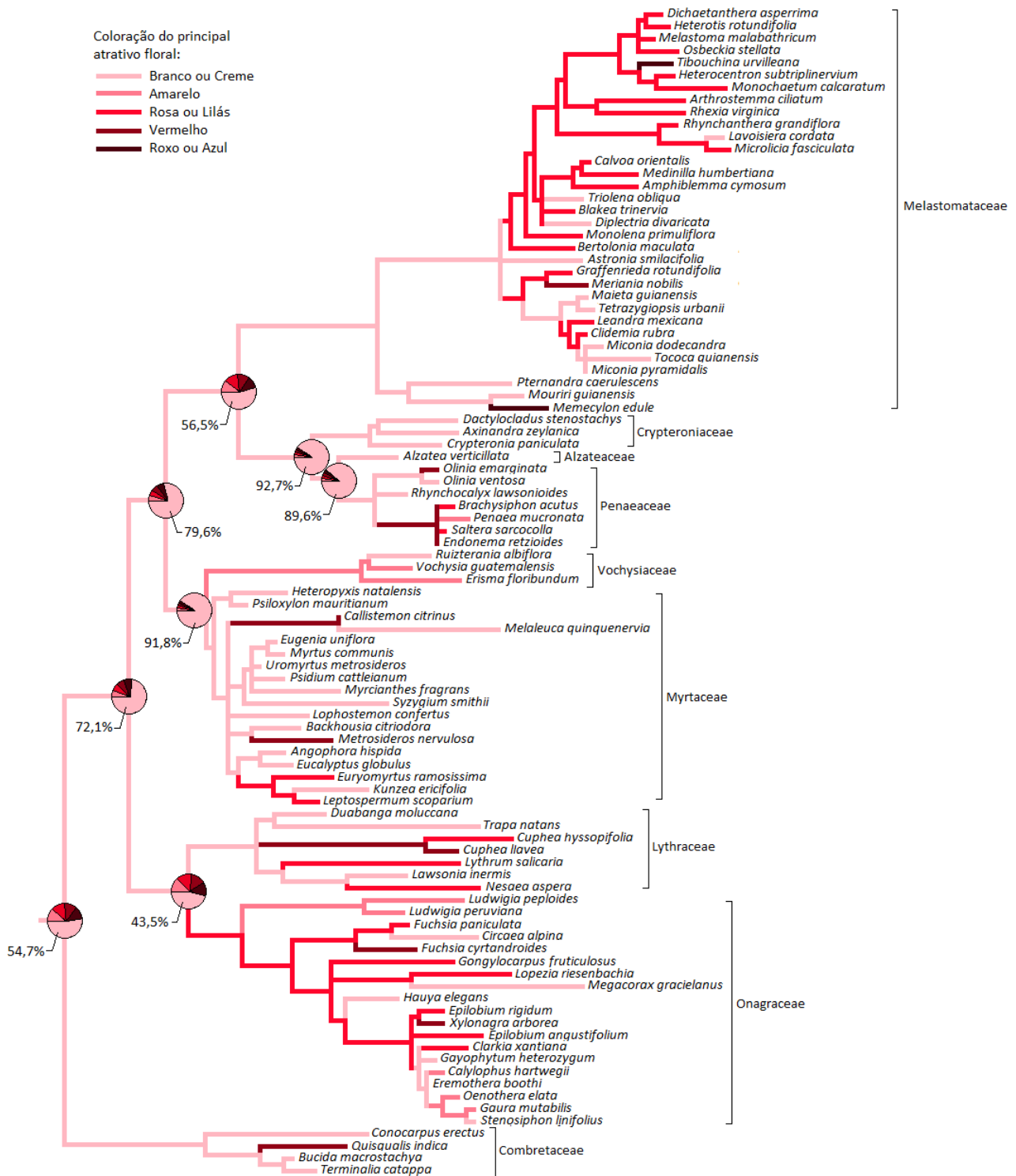


Figura 1.7. Reconstrução da história evolutiva para coloração do principal atrativo floral em representantes da ordem Myrtales. Gráficos de pizza indicam a proporção de cada possibilidade de fenótipo estimado por nó, com a maior estimativa destacada em valor de probabilidade.

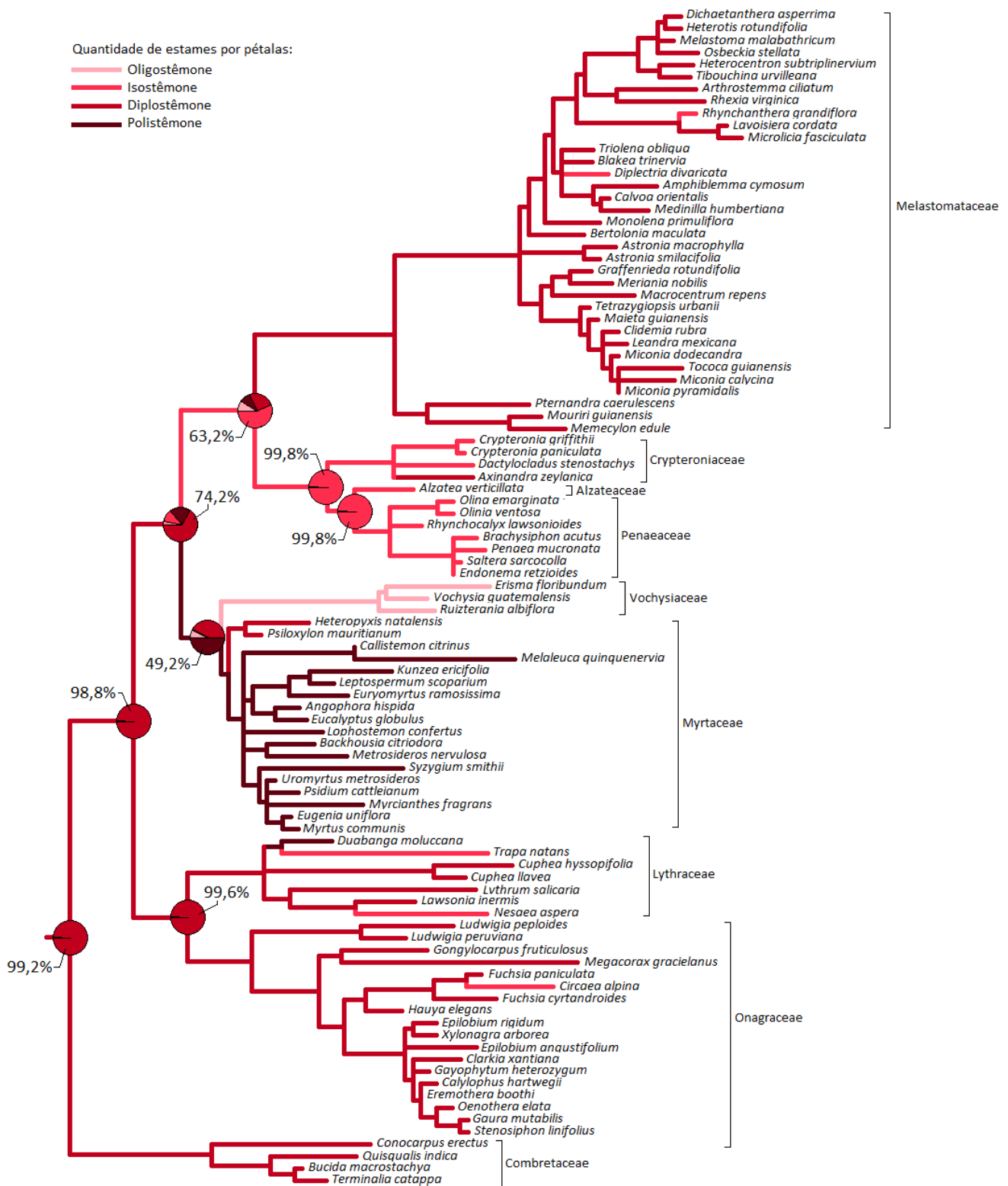


Figura 1.8. Reconstrução da história evolutiva para número de estames em relação ao número de pétalas em representantes da ordem Myrtales. Gráficos de pizza indicam a proporção de cada possibilidade de fenótipo estimado por nó, com a maior estimativa destacada em valor de probabilidade.

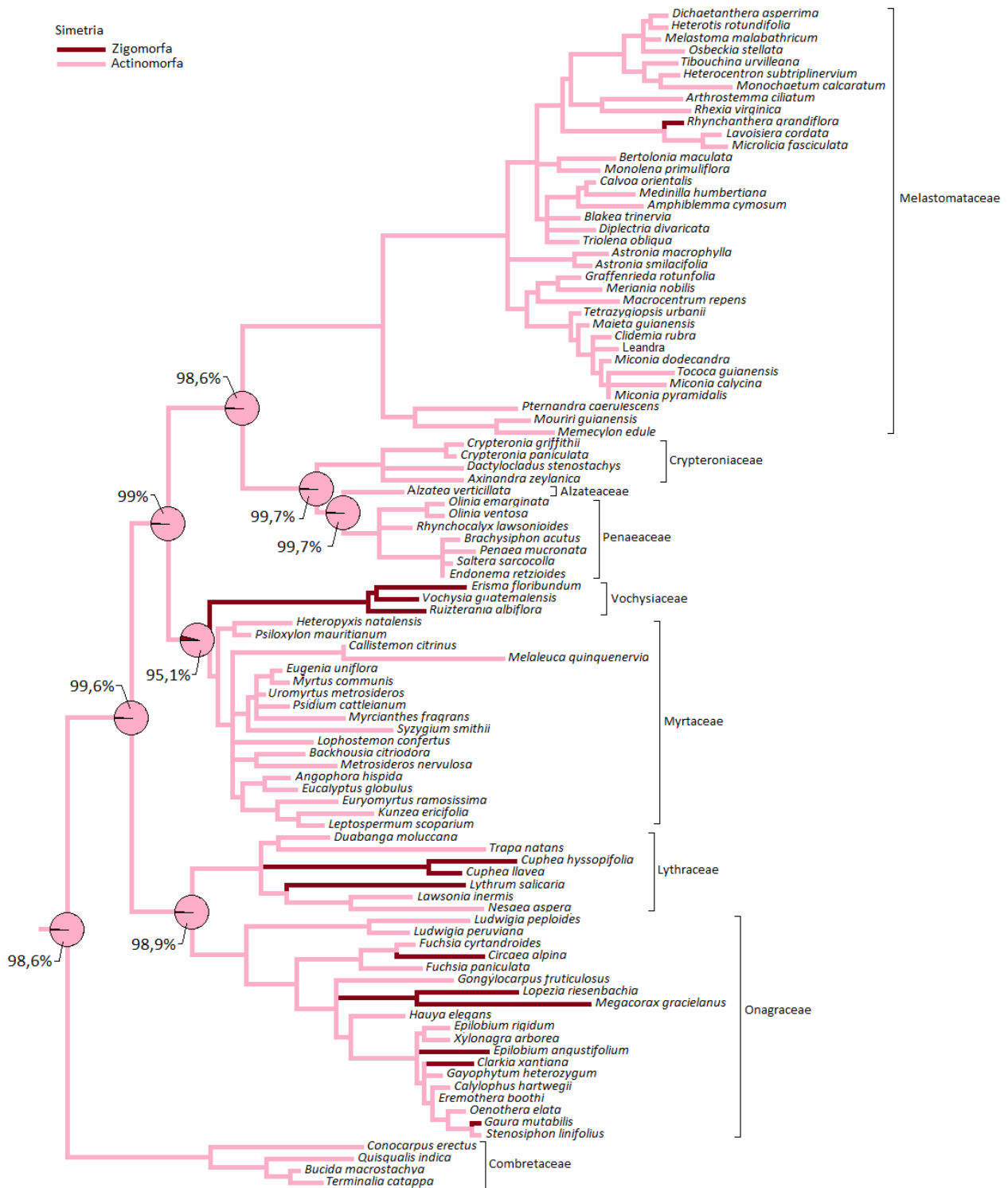


Figura 1.9. Reconstrução da história evolutiva para simetria da corola em representantes da ordem Myrtales. Gráficos de pizza indicam a proporção de cada possibilidade de fenótipo estimado por nó, com a maior estimativa destacada em valor de probabilidade.

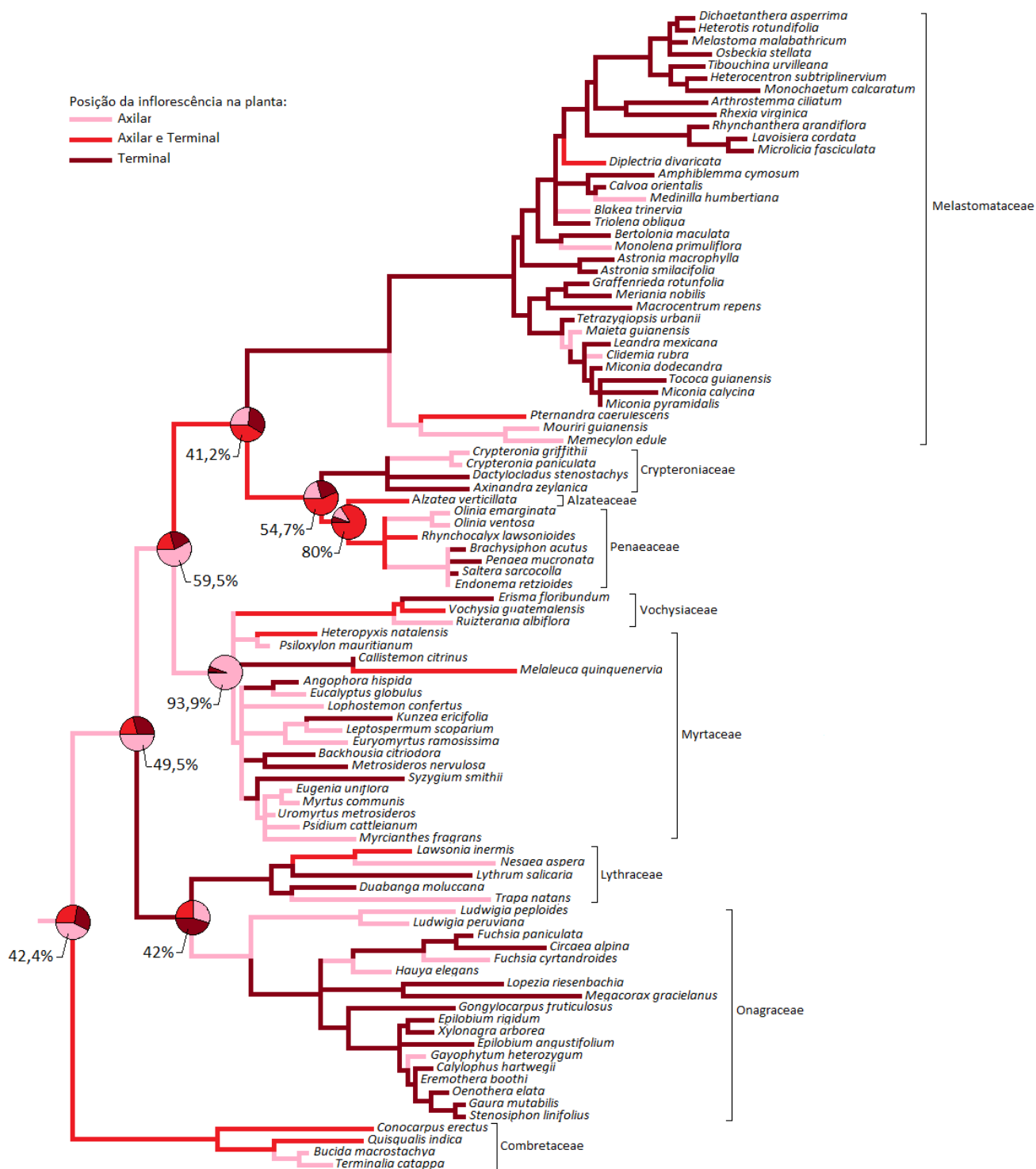


Figura 1.10. Reconstrução da história evolutiva para posição da inflorescência na planta em representantes da ordem Myrtales. Gráficos de pizza indicam a proporção de cada possibilidade de fenótipo estimado por nó, com a maior estimativa destacada em valor de probabilidade.

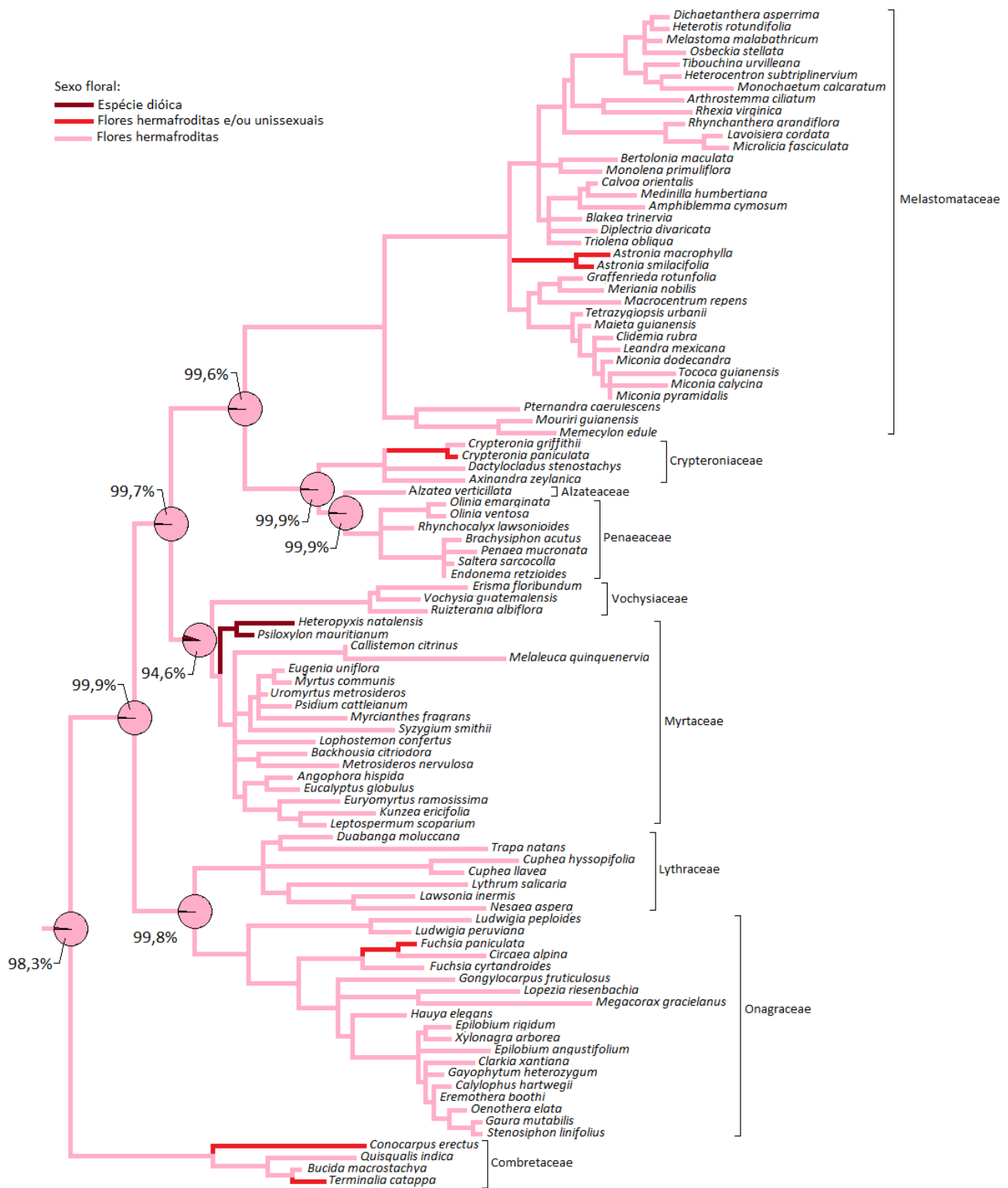


Figura 1.11. Reconstrução da história evolutiva para sexo floral em representantes da ordem Myrtales. Gráficos de pizza indicam a proporção de cada possibilidade de fenótipo estimado por nó, com a maior estimativa destacada em valor de probabilidade.

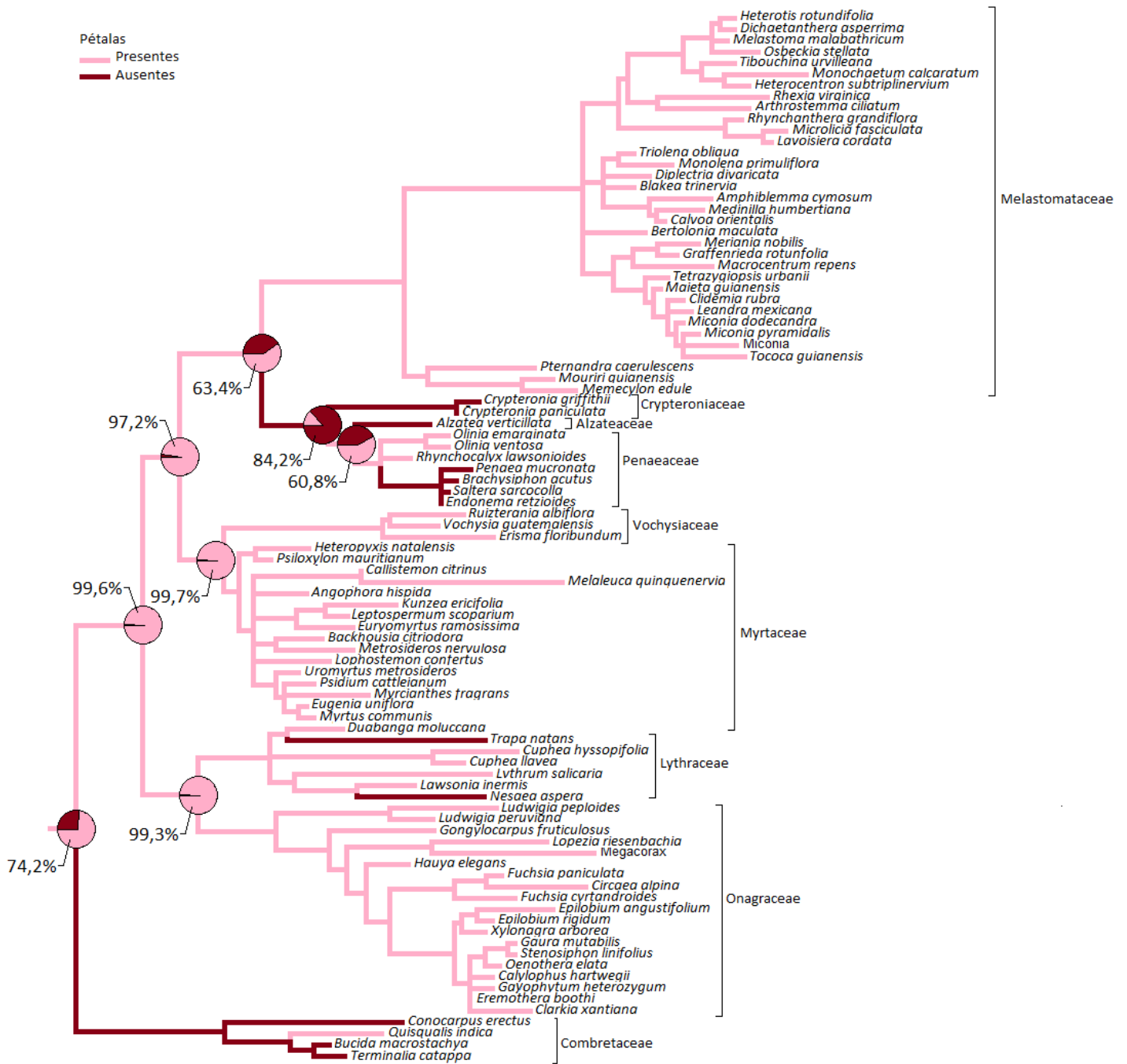
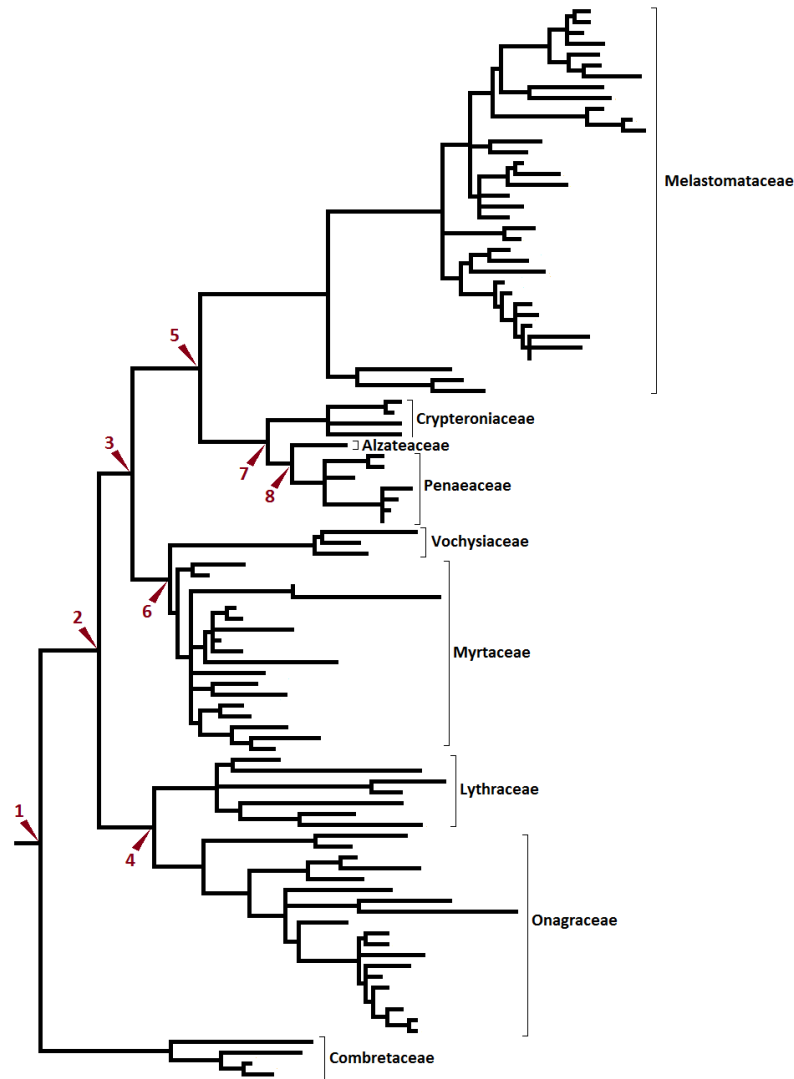


Figura 1.12. Reconstrução da história evolutiva para ausência/presença de pétalas em representantes da ordem Myrtales. Gráficos de pizza indicam a proporção de cada possibilidade de fenótipo estimado por nó, com a maior estimativa destacada em valor de probabilidade.



	* Tempo de divergência	Divergência entre as linhagens	Fenótipo inferido do ancestral comum
1	~110 MA	Divergência entre a família Combretaceae e o todas as outras famílias	Inflorescência com 1 a 5 flores, axilar; flor creme ou branca, actinomorfa, pétalas presentes, diplostêmone, 7 a 15mm de diâmetro, hermafrodita, anteras de 0,6 a 1mm, filete de 6 a 10mm, 3,0 a 6,9mm de profundidade e ovário ínfero
2	Entre 110 MA e 105 MA	(Ona/Lythr)+ (Myrt/Vochy/Pena/Alz/Cryp/Mela)	Inflorescência com 1 a 5 flores, axilar; flor creme ou branca, actinomorfa, pétalas presentes, diplostêmone, 7 a 15mm de diâmetro, hermafrodita, anteras de 0,6 a 1mm, filete de 6 a 10mm, 3,0 a 6,9mm de profundidade e ovário ínfero
3	Entre 105 MA a 100 MA	(Myrt/Vochy) + (Pena/Alz/Cryp/Mela)	Inflorescência com 1 a 5 flores, axilar; flor creme ou branca, actinomorfa, pétalas presentes, diplostêmone, 7 a 15mm de diâmetro, hermafrodita, anteras de 0,6 a 1mm, filete de 6 a 10mm, 3,0 a 6,9mm de profundidade e ovário semi-ínfero
4	Entre 95 MA e 90 MA	Ona + Lythr	Inflorescência com 6 a 15 flores, terminal; flor creme ou branca, actinomorfa, pétalas presentes, diplostêmone, 16 a 30mm de diâmetro, hermafrodita, anteras de 3,1a 10mm, filetes >10mm, 14 a 20mm de profundidade e ovário ínfero
5	Entre 86,3 MA e 83,6 MA	(Pena/Alz/Cryp) + Mela	Inflorescência com 16 a 40 flores, terminal e axilar; flor creme ou branca, actinomorfa, pétalas presentes, isostêmone, 3 a 6,9mm de diâmetro, hermafrodita, anteras de 0,1 a 0,5mm, filete de 0,1 a 1,9mm, 14 a 20mm de profundidade e ovário súpero
6	~93 MA	Myrt + Vochy	Inflorescência com 1 a 5 flores, axilar; flor creme ou branca, actinomorfa, pétalas presentes, polistêmone, 7 a 15mm de diâmetro, hermafrodita, anteras de 0,6 a 1mm, filete de 6,0 a 10mm, 3,0 a 6,9mm de profundidade e ovário semi-ínfero
7	Entre 55 MA e 50 MA	(Pena/Alz) + Cryp	Inflorescência com 16 a 40 flores, terminal e axilar; flor creme ou branca, actinomorfa, pétalas ausentes, isostêmone, 3 a 6,9mm de diâmetro, hermafrodita, anteras de 0,1 a 0,5mm, filete de 0,1 a 1,9mm, 0,1 a 2,9mm de profundidade e ovário súpero
8	Entre 45 MA e 40 MA	Pena + Alz	Inflorescência com 16 a 40 flores, terminal e axilar; flor creme ou branca, actinomorfa, pétalas presentes, isostêmone, 3 a 6,9mm de diâmetro, hermafrodita, anteras de 0,1 a 0,5mm, filete de 0,1 a 1,9mm, 0,1 a 2,9mm de profundidade e ovário súpero

Figura 1.13 e Tabela 1.2. Estimativa de fenótipo para as características florais amostradas nos pontos de divergência das linhagens principais da ordem. Ona = Onagraceae, Lythr = Lythraceae, Myrt = Myrtaceae, Vochy = Vochysiaceae, Pena = Penaeeaceae, Alz = Alzateaceae, Cryp = Crypteroniaceae, Mela = Melastomataceae.

*De acordo com Sytsma *et al.* (2004) que datou o tempo de divergência entre os principais clados de Myrtales utilizando dados moleculares e fósseis

Características semelhantes teriam se mantido mais ou menos estáveis alguns milhões de anos mais tarde, na divergência entre todas as famílias da ordem exceto Combretaceae (número 2 da Tabela 1.2) e mais tarde ainda, na divergência entre as família Myrtaceae, Vochysiaceae, Crypteroniaceae, Alzateaceae, Penaeaceae e Melastomataceae (número 3 na Tabela 1.2), sendo que o ovário teria sofrido uma inversão de ínfero para semi-ínfero (ver Figura 1.6).

Comparando as estimativas de fenótipo de características florais dessas três flores primitivas (1, 2 e 3) com representantes atuais da ordem, é possível verificar quais táxons atuais possuem mais características primitivas e, por isso, seriam mais parecidos com essas flores primitivas. Através dos dados coletados para as espécies utilizadas nessa pesquisa, foram encontradas três espécies que possuem características semelhantes à melhor estimativa de fenótipo de ancestrais comuns para as três primeiras divergências citadas (Tabela 1.2, números 1, 2 e 3). As três espécies são: *Eucalyptus globulus* (Myrtaceae) (apesar de ser polistêmone), *Trapa natans* (Lythraceae) (apesar de ser isostêmone) e *Mouriri guianensis* (Melastomataceae) (diferindo pelas anteras ligeiramente maiores).



Figura 1.14. “a”- *Eucalyptus globulus*, “b”- *Trapa natans*. Foto de *Mouriri guianensis* não disponível

Apesar dessas espécies serem semelhantes ao ancestral comum inferido, percebe-se, pela reconstrução da história evolutiva, que é provável que essas características primitivas tenham ressurgido através de eventos evolutivos independentes, e não herdados diretamente do ancestral comum da ordem.

Já o ancestral marcado como 4 (Tabela 1.2), representando a divergência entre Onagraceae e Lythraceae há 95 - 90 milhões de anos, possui fenótipo floral um pouco diferente das flores primitivas das divergências 1, 2 e 3. Nesse ancestral, há uma

mudança na posição da inflorescência de axilar pra terminal e um aumento no número de flores, que passa de uma a cinco flores por inflorescência para 6 a 15 flores. A flor continua com a pigmentação principal branca ou creme, simetria radial, cálice e corola diferenciados, estames diplostêmones, hermafrodita e com ovário ínfero. Entretanto, a flor inteira cresce em tamanho: o diâmetro médio da corola passa para 16 a 30 milímetros, as anteras para 3,1 a 10 milímetros de comprimento, os filetes superam os 10 milímetros de comprimento e a flor chega a 14 a 20 milímetros de profundidade.

Comparando essa estimativa de fenótipo com o das espécies em nosso banco de dados coletados, a espécie que mais se assemelha a essas características é *Duabanga moluccana* (Lythraceae), diferenciando-se apenas pelo ovário semi-ínfero e estames polistêmones. Fotos de flores dessa espécie não estão disponíveis.

Mais ou menos na mesma época em que ocorria a divergência entre as famílias Onagraceae e Lythraceae, também estava ocorrendo a divergência entre as famílias Myrtaceae e Vochysiaceae (aproximadamente 93 milhões de anos). O provável ancestral comum dessas duas linhagens possui várias semelhanças com os ancestrais mais antigos da ordem (1, 2 e 3 da tabela 4), porém muito provavelmente já era polistêmones, como a maioria das Myrtaceae atuais, e possuía ovário semi-ínfero. Seu fenótipo floral, portanto, seria bastante parecido com o de *Eucalyptus globulus* atual, que possui esta combinação de características.

Em sequência, as próximas divergências importantes nas linhagens da ordem Myrtales são as mais recentes, separando as linhagens das famílias Crypteroniaceae, Alzateaceae, Penaeaceae e Melastomataceae (aproximadamente 86 milhões de anos), Crypteroniaceae, Alzateaceae e Penaeaceae (aproximadamente 55 milhões de anos) e Alzateaceae e Penaeaceae (aproximadamente 45 milhões de anos). Nessas divergências há um aumento significativo no número de flores na inflorescência, que passa a ser de 16 a 40, e a inflorescência passa a se posicionar axilar ou terminalmente na planta. As flores permanecem com coloração principal branca ou creme, actinomorfas, diclamídeas (com exceção da divergência entre Crypteroniaceae, Alzateaceae e Penaeaceae que apresenta flores ausentes de pétalas) e hermafroditas, mas as dimensões das estruturas da flor mudam, passando a ter um diâmetro de 3 a 6,9 milímetros, anteras de 0,1 a 0,5 milímetros, e filetes de 0,1 a 1,9 milímetros. A profundidade passa de 14 a 20 milímetros (divergência 5) a um valor muito menor de 0,1 a 2,9 milímetros logo em

seguida (divergências 6 e 7). O ovário sofre reversão completa e passa de semi-ínfero para súpero.

Das espécies do nosso banco de dados, a que mais se assemelharia ao fenótipo dessas divergências é *Alzatea verticillata*, com todas as características citadas exceto que possui um pouco mais de 40 flores e a profundidade só corresponde às divergências 6 e 7.



Figura 1.15.: *Alzatea verticillata*

DISCUSSÃO

Comparação da estimativa de fenótipos primitivos com o registro fóssil floral atribuído a Ordem Myrtales

Através da estimativa de idade de nós da filogenia de Myrtales de Sytsma *et al.* (2004), comparamos nossa reconstrução dos fenótipos primitivos da ordem aos fósseis de flores atribuídos à ordem Myrtales. Fósseis de flores muitas vezes encontram-se bastante degradados, mas comparando quatro fósseis de flores com os resultados de estimativa de características ancestrais, houve coincidências em muitas das características estimadas (Tabela 1.3).

Nossa reconstrução de características ancestrais suporta a ideia de que as flores mais primitivas da ordem Myrtales tinham cálice e corola diferenciados e ovário ínfero, características muitas vezes associadas a novidades evolutivas (Grant, 1950; Stebbins, 1974), além de terem um diâmetro relativamente grande em comparação com a maioria dos fósseis dessa época (Friis, 2010).

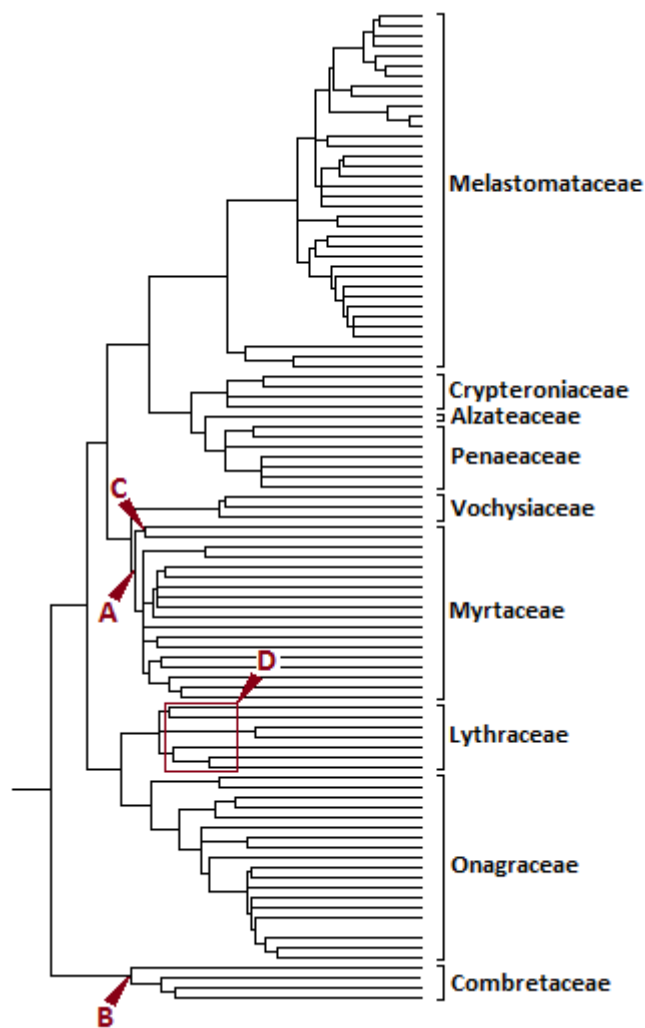
Schonenberger (2003), através de estudos ontogenéticos, também demonstra que a perda de corola em Penaeaceae é uma característica sinapomórfica e, apesar de

Graham (1984) descrever Alzateaceae como apétala, Beusekom-Osinga & van Beusekom (1975) notaram que esta possui uma corola rudimentar. Em Combretaceae, a família mais basal da ordem, apesar de três dos quatro representantes analisados na pesquisa não possuírem pétalas, o maior gênero *Combretum* (Plant List, 2013) e o gênero mais basal *Strephonema* (Maurin, 2009) são diclamídeos (Venkateswarlu, 1969; Jongkind 1995), corroborando a hipótese de que cálice e corola diferenciados pode ser uma característica ancestral em Myrtales.

Ovário ínfero como característica primitiva da ordem é suportado pela reconstrução de caracteres ancestrais e também pelo registro fóssil (ver Figura 1.16 e Tabela 1.3 abaixo). É bem possível que, ao contrário do que a literatura cita como uma tendência evolutiva comum das angiospermas (Grant, 1950; Stebbins, 1974), o tipo de ovário mais primitivo em Myrtales seja o ínfero. Esta já foi considerada uma característica derivada e irreversível por alguns autores (Bessey, 1915; Sporne, 1975; Cronquist, 1981), conceito que recentemente vem sido questionado (ver Simpson, 1998, por exemplo).

Quanto ao sexo e diâmetro da flor, a reconstrução de características aponta para flores médias e hermafroditas. Flores hermafroditas também são encontradas em dois dos fósseis citados, além de terem apresentado uma proporção elevada de probabilidade (98,4%, ver Figura 1.11) no resultado de fenótipo do ancestral comum da ordem Myrtales. Portanto, é bem provável que a flor ancestral de Myrtales tenha sido hermafrodita.

Já quanto ao diâmetro floral, a correspondência entre reconstrução e fóssil não foi muito exata. Isso pode ter ocorrido porque todos os diâmetros dos fósseis analisados foram mensurados sem a corola, enquanto nossas medidas foram feitas a partir do diâmetro da corola em exsiccatas. Além disso, diâmetro da corola não obteve um alto índice de certeza nas divergências de linhagens mais antigas da ordem (ver Figura 1.1).



	Idade Geológica	Nome	Local da coleta	Fenótipo do fóssil	Fenótipo obtido pela reconstrução de caracteres ancestrais
A	Alto Cretáceo - Turoniano (93 MA)	Flor com afinidade a Myrtaceae (Crepet, 2008)	(não há informação)	Flor polistêmone	Flor polistêmone
B	Alto Cretáceo - Baixo Coniaciano (90 MA)	<i>Esgueria</i> spp. (Combretaceae) (Friis, 1992; Takahashi <i>et al.</i> , 1999)	Japão e Portugal	Flor diplostêmone, 2,76mm de profundidade, provavelmente diclamídea, ovário ínfero, hermafrodita	Flor diplostêmone, 0,1 a 2,9mm de profundidade, monoclamídea, ovário ínfero, hermafrodita
C	Alto Cretáceo - Santoniano (85 MA)	Afinidade com <i>Psyloxylon</i> (Myrtaceae) (Eklund, 2003)	Península Antártica	Flor actinomorfa, possivelmente unissexual, 0,7 a 1,4mm de profundidade, 1mm de diâmetro, ovário semi-ínfero ou ínfero	Flor actinomorfa, flores unissexuais, 0,1 a 2,9mm de profundidade, 3 a 6,9mm de diâmetro, ovário semi-ínfero
D	Eoceno (55 MA – 36 MA)	<i>Sahnianthus</i> sp. (Lythraceae) (Shukla, 1944; Graham, 2013)	Índia	Flor diplostêmone, actinomorfa, 4mm de profundidade, 3mm de diâmetro, provavelmente diclamídea e hermafrodita	Flor diplostêmone, actinomorfa ou zigomorfa, 0,1 a >20mm de profundidade, 3 a 30mm de diâmetro, mono ou diclamídea e hermafrodita

Figura 1.16. e Tabela 1.3. Comparação de características florais de fósseis encontrados atribuídos a ordem Myrtales com a estimativa de características primitivas.

Estratégias de polinização das flores primitivas de Myrtales

Nossos resultados de estimativa de fenótipos para flores primitivas de Myrtales nos mostra que as primeiras flores da ordem eram relativamente grandes, hermafroditas, diclamídeas, epigíneas e estavam presentes em baixo número na inflorescência, sendo, possivelmente, até flores solitárias. Esses dados correspondem ao registro fóssil comum encontrado no final do Cretáceo Inferior (Crane, 2004), mais ou menos na época em que, estima-se, a ordem Myrtales tenha se originado (Sytsma *et al.*, 2004). As características dos fósseis de flores encontradas nessa época parecem corresponder à ampliação da polinização por animais, com um aumento significativo de flores hermafroditas, diclamídeas, de anteras menores e ovários semi-ínferos e ínferos (Crane, 2004). Há evidências para associações complexas entre plantas e animais na reprodução das angiospermas desde o surgimento destas (Labandeira *et al.*, 1994; Gandolfo, 2004) e é extremamente provável que as primeiras Myrtales já eram zoófilas há 110 milhões de anos.

A polinização por insetos é o tipo de polinização mais comum em angiospermas como um todo (Grimaldi, 1999) e isso também se aplica à ordem Myrtales. Os resultados dessa pesquisa mostram que esta é uma associação muito antiga que deve ter evoluído em estreita associação desde a origem da ordem, o que explicaria a grande quantidade de linhagens associadas a esses grupos funcionais de polinizadores atualmente. Além disso, nossos resultados também indicam que, apesar de flores especializadas serem comuns em Myrtales atualmente, estas provavelmente surgiram mais recentemente na história evolutiva da ordem. Flores adaptadas à polinização por esfingídeos e beija-flores, por exemplo, geralmente possuem um conjunto de características morfológicas específicas que não são encontradas nos fenótipos inferidos para as flores dos ancestrais de cada linhagem. Isto faz sentido, já que a evolução da maioria das linhagens de beija-flor ocorreu somente no Mioceno, a 18 milhões de anos (Bleiweiss, 1998; Berry *et al.*, 2004). Além disso, Raven (1979) cita que a forma primitiva de polinização em Onagraceae é melitofilia, apesar de esta ser uma família antiga (Martin, 2003) com vários representantes atuais especializados em polinização por esfingídeos.

Meijer (1972) postulou que o gênero *Axinandra* (Crypteroniaceae) poderia ser o “elo perdido” da ordem Myrtales. Crypteroniaceae é, notavelmente, a família de Myrtales com a maior proporção de representantes anemófilos, com pelo menos um dos seus três gêneros portando flores características de polinização por vento (Renner, 1984). Nota-se, é claro, que esse estudo foi publicado em uma época pré-APG, e a sistemática da ordem Myrtales mudou desde então, com a inclusão da família Vochysiaceae e mudanças de parentesco entre as famílias da ordem. Hoje, sabe-se que Crypteroniaceae representa uma linhagem bem mais recentemente na história evolutiva da ordem e que as características típicas de polinização por vento de seus representantes e táxons próximos surgiram, provavelmente, secundariamente. Um exemplo disso ocorre em Penaeaceae e Alzateaceae, famílias próximas a Crypteroniaceae, onde as flores não possuem pétalas, mas estas chegam a começar a desenvolver-se e são suprimidas logo em seguida (Beusekom-Osinga & van Beusekom, 1975; Schonemberger, 2003), mostrando que a presença de pétalas é o provável estado ancestral.

Nossa estimativa de fenótipos para as flores das primeiras Myrtales, entretanto, resultou que as espécies atuais com características florais mais semelhantes a estimativa de fenótipo do ancestral comum da da ordem seriam *Eucalyptus globulus* (Myrtaceae), *Trapa natans* (Lythraceae) e *Mouriri guianensis* (Melastomataceae).

Há pouca informação na literatura sobre as estratégias de floração de *Mouriri guianensis*, exceto que foram observadas abelhas como visitantes florais (Renner, 1989) e que possui anteras poricidas (Morley, 1976), o que pode ser uma razão das anteras maiores. Todavia, felizmente tanto *Eucalyptus globulus* quanto *Trapa natans* são espécies de interesse econômico e é possível encontrar informações detalhadas sobre a biologia reprodutiva.

Muitas espécies da família Myrtaceae possuem flores relativamente pouco especializadas (Beardsell *et al.*, 1993) e esse parece ser o caso de *Eucalyptus globulus*, já que a flor dessa espécie recebe visitas de vários grupos funcionais de polinizadores, que incluem desde morcegos (Parry-Jones, 1991) até pássaros e vários tipos de insetos (Hingston, 2004). As flores de *Trapa natans* atraem vários tipos diferentes de insetos (Kadono, 1986; Arima, 1999), parecendo também ser uma flor menos especializada nesse sentido.

A linhagem da atual família Myrtaceae é muito provavelmente uma das mais antigas da ordem Myrtales (Eriksson, 1992), tendo surgido entre 90 e 85 milhões de anos. Dentro da família Myrtaceae, *Eucalyptus* é também um gênero antigo, com registros de pólen que sugerem ter surgido entre 85 e 65 milhões de anos, no Cretáceo Superior (Ladiges, 2003; Crisp, 2004). Além disso, microfósseis do Eoceno (a aproximadamente 52 milhões de anos) encontrados na América do Sul (Gandolfo *et al.*, 2011) sugerem que *Eucalyptus* já tinha, naquela época, flores semelhantes às atuais. Apesar de hoje em dia *Eucalyptus globulus* atrair morcegos e pássaros, estes são animais de origem evolutiva mais recente e que contribuem pouco na polinização efetiva da espécie (Hingston, 2004).

Duabanga moluccana (Lythraceae) seria a espécie semelhante ao ancestral das linhagens Onagraceae e Lythraceae. *Duabanga moluccana* é uma espécie polinizada por morcegos (Fleming, 2009), mas sua morfologia também é mais generalista, sendo compatível com polinização por insetos (ver tipo floral C no Capítulo II).

Para *Alzatea verticillata* (Alzateaceae), a espécie atual com morfologia mais próxima estimada para o ancestral comum das linhagens das famílias Melastomataceae, Crypteroniaceae, Alzateaceae e Penaeaceae, não há trabalhos com polinização observada, mas Graham (1984) comenta que a estrutura floral parece ser compatível também com polinização por insetos.

O que podemos observar nos três casos de flores com morfologia primitiva é que parecem ser flores generalistas pouco especializadas. A morfologia de todas as espécies citadas aqui como mais ancestrais parecem estar de acordo com a descrição de Proctor *et al.* (1996) para flores generalistas: abertas, actinomorfas, em formato de cuia ou planas, com polen e néctar acessíveis e cor branca ou creme. Além disso, generalistas ecológicos atualmente são conhecidos por ter um maior potencial em colonizar novos habitats e dar origem a novas linhagens, além de serem menos sensíveis a extinções (Zayed *et al.*, 2005, Hoehn *et al.* 2007), o que pode ter contribuído para o sucesso evolutivo da ordem Myrtales .

CONCLUSÃO

Nossos resultados mostram que a ordem Myrtales muito provavelmente tem como característica ancestral a polinização por insetos. Entretanto, a estimativa de

fenótipo floral das linhagens ancestrais da ordem parecem representar uma flor com características pouco especializadas para um determinado tipo de inseto. O fato de a estimativa de fenótipo floral das Myrtales primitivas parecerem com flores pouco especializadas e mais generalistas, atraindo uma variedade maior de polinizadores, pode nos dizer duas coisas: 1º) ainda não havia uma variedade muito grande de grupos funcionais de polinizadores e/ou animais polinizadores mais especializados naquela época a ponto de uma forma de flor mais especializada ser necessária e 2º) as flores naquela época ainda tinham sofrido poucas pressões seletivas para se tornarem restritas a apenas um tipo específico de grupo funcional de polinizador. Além disso, o fato de ser um generalista ecológico pode ter ajudado a evitar a extinção e dar origem às variadas linhagens atuais da ordem.

A comparação entre plantas atuais e o resultados de reconstrução não significa que as espécies atuais que possuem flores semelhantes às antigas herdaram tais caracteres diretamente, mantendo-se com um mesmo fenótipo floral desde linhagens antigas, mas que estas provavelmente adquiriram esse fenótipo em evoluções independentes. Todavia, é possível que no caso do *Eucalyptus* isso seja verdade. A família Myrtaceae não apenas representa uma linhagem mais antiga dentro da ordem, mas também parece ter as espécies que mudaram menos ao longo do tempo – representadas por ramos mais curtos no filograma (Figura 1.13), que indicam menos mutações.

Os cálculos de reconstrução são aproximações e muitos apresentam baixo grau de confiabilidade devido, possivelmente, a resolução não muito boa da árvore que foi usada como base e grande variedade de fenótipos para alguns caracteres dentro de uma mesma linhagem. Não obstante, os resultados de reconstrução utilizando a filogenia de um grupo comparada ao registro fóssil podem trazer informações interessantes sobre a evolução das estruturas morfológicas dos seres vivos.

REFERÊNCIAS

Arima, S. D. & Hoque, M. 1999. **Flower Development and Anthesis Behavior in the Water Chestnut (*Trapa* sp.)**. *Bull. Fac. Agr. Saga Univ.* 84 83-92

- Beardsell, D. V., O'Brien, S. P., Williams, E. G., Knox, R. B. & Calder, D. M. 1993. **Reproductive Biology Of Australian Myrtaceae.** *Australian Journal of Botany* 41: 511–526.
- Berry, P. E. Hahn, W. J., Sytsma, K. J., Hall, J. C. & Mast, A. 2004. **Phylogenetic Relationships And Biogeography Of Fuchsia (Onagraceae) Based On Noncoding Nuclear And Chloroplast DNA Data.** *Am J Bot* 91: 601–614.
- Bessey, C. E. 1897. **Phylogeny And Taxonomy Of The Angiosperms.** *Bot.Gaz.* 24: 145–178.
- Bessey, C. E. 1915. **The Phylogenetic Taxonomy Of Flowering Plants.** *Ann. Mo. Bot. Gard.* 2: 109–164.
- Beusekom-Osinga, R. J. Van & Beusekom, C. F. 1975. **Delimitation And Subdivision Of The Crypteroniaceae (Myrtales).** *Blumea* 22: 255-266.
- Bleiweiss, R. 1998. **Tempo And Mode Of Hummingbird Evolution.** *Biological Journal of the Linnean Society* 65: 63–76.
- Burger, D. 1990. **Early Cretaceous angiosperms from Queensland, Australia.** *Rev. Palaeobot. Palynol.* 65: 153-163
- Crepet, W. L. 2008. **The Fossil Record of Angiosperms: Requiem or Renaissance** *Annals of the Missouri Botanical Garden* 95 (1):3-33
- Crisp, M. D., Cook, L. G. & Steane, D. A. 2004. **Radiation Of The Australian Flora: What Can Comparisons Of Molecular Phylogenies Across Multiple Taxa Tell Us About The Evolution Of Diversity In Present-Day Communities?** *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: Biological Sciences* 359: 1551–1571.
- Cronquist, A. 1981. **An Integrated System Of Classification Of Flowering Plants.** New York: *Columbia University Press*
- Dodd, M. E. & Silvertown, J. 1999. **Phylogenetic Analysis Of Trait Evolution And Species Diversity Radiation Among Angiosperms Families** *Evolution* 53: 732 – 44

Duchen, P. & Renner, S. S. 2010. **The Evolution Of Cayaponia (Cucurbitaceae): Repeated Shifts From Bat To Bee Pollination And Long-Distance Dispersal To Africa 2–5 Million Years Ago.** *Am. J. Bot.* 97: 1129–1141

Eklund, H. 2003. **First Cretaceous Flowers From Antarctica.** *Review of Palaeobotany and Palynology* 127: 187–217.

Eriksson, O. & Bremer, B. 1992. **Pollination Systems, Dispersal Modes, Life Forms, And Diversification Rates In Angiosperm Families.** *Evolution* V46 :258-266

Friis, E. M., Chaloner, W. G., Crane, P. R. 1987. **The Origins Of Angiosperms And Their Biological Consequences.** *Cambridge University Press*

Friis E. M., Pedersen, K. R. & Crane, P. R. 1992. **Esgueria gen. nov., fóssil flowers with combretaceous features from the Late Cretaceous of Portugal.** *K Dan Vidensk Selsk Biol Skr* 41:1–45.

Crane P. R., Herendeen P. S. & Friis E. M. 2004. **Fossils and plant phylogeny.** *American Journal of Botany* 91: 1683–99.

Friis, E. M., Pedersen, K. R. & Crane, P.R. 2010. **Diversity In Obscurity: Fossil Flowers And The Early History Of Angiosperms.** *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 365: 369–382.

Fleming T. H., Geiselman C. & Kress W. J. 2009. **The Evolution Of Bat Pollination: A Phylogenetic Perspective.** *Annals of Botany* 104: 1017 – 1043

Gandolfo, M. A., Dixon, K. C. & Crepet, W. L. 2004. **Cretaceous Flowers Of Nymphaeaceae And Implications For Complex Insect Entrapment Pollination Mechanisms In Early Angiosperms.** *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 101:8056–8060

Gandolfo, M. A., Hermsen, E. J., Zamalao, M. C., Nixon, K. C., González, C. C., Wilf P., Cúneo, N. R. & Johnson, K. R. 2011. **Oldest Known Eucalyptus Macrofossils Are From South America.** *PLoS One* 6, e21084.

Grant, V. 1950. **The Protection Of The Ovules In Flowering Plants.** *Evolution* 4:179-201.

Graham, S. A. 1984. **Alzateaceae, A New Family Of Myrtales From The American Tropics.** *Ann Mo Bot Gard* 71:757–779.

Graham, S. A. 2013. **Fossil Records in the Lythraceae.** *The Botanical Review* Vol. 79:48-145

Grimaldi, D. 1999. **The Co-Radiations Of Pollinating Insects And Angiosperms In The Cretaceous.** *Ann. Missouri Bot. Gard.* 86: 373-406

Hingston, A. B., Potts B. M. & McQuillan P. B. 2004. **Pollination Services Provided By Various Size Classes Of Flower Visitors To *Eucalyptus Globulus* Ssp. *Globulus* (Myrtaceae).** *Australian Journal of Botany* 52(3) 353 - 369

Hoehn, M., Sarre, S. D. & Henle, K. 2007. **The Tales Of Two Geckos: Does Dispersal Prevent Extinction In Recently Fragmented Populations?** *Mol. Ecol.* 16 :3299–3312.

Kadono, Y., Schneider, E. L. 1986. **Floral Biology Of *Trapa natans* var. *japonica*** *The botanical magazine* 99(4): 435-439

Kay, K. M., Voelckel, C., Yang, D. Y., Hufford, K. M., Kaska, D. D. & Hodges, S. A. 2006. **Floral Characters and Species Diversification.** *Ecology and Evolution of Flowers:* 311-25.

Jongkind C. C. H. 1995. **Review Of The Genus *Strephonema* (Combretaceae).** *Annals of the Missouri Botanical Garden* 82:535-541

Labandeira, C. C., Dilcher, D. L., Davis, D. R. & Wagner, D. L. 1994. **Ninety-Seven Million Years Of Angiosperm-Insect Association: Paleobiological Insights Into The Meaning Of Co-Evolution** *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* 91 :12278–12282 .

Ladiges, P. Y., Udovicic F. & Nelson G. 2003. **Australian biogeographical connections and the phylogeny of large genera in the plant family Myrtaceae.** *Journal of Biogeography* 30: 989–998.

- Martin, H. A. 2003. **The History Of The Family Onagraceae In Australia And Its Relevance To Biogeography.** *Aust. J. Bot.* 51:585–598.
- Maurin, O. 2009. **A Phylogenetic Study Of The Family Combretaceae With Emphasis On The Genus Combretum In Africa** *PhD Dissertation* University of Johannesburg
- Meijer, W. 1972. **The Genus Axinandra-Melastomataceae: A Missing Link In Myrtales?** *Ceylon J Sci Biol Sci* 10:72–76.
- Morley, T. 1976. **Memecyleae (Melastomataceae).** *Fl. Neotrop. Monogr.* 15. New York Botanical Garden, New York.
- Paradis, E., Claude, J. & Strimmer, K. 2004. **APE: analyses of phylogenetics and evolution in R language.** *Bioinformatics* 20:289–290.
- Parry-Jones, K. A. & Augee, M. L. 1991. **The diet of Flying-foxes in the Sydney and Gosford areas of New South Wales, based on sighting reports 1986 1990** *Australian Zoologist* 27(3,4): 49
- Plant List. 2013. www.theplantlist.org
- Proctor, M., Yeo, P. & Lack, A. 1996. **The Natural History of Pollination.** Harper Collins, London, UK.
- Raven, P. 1979. **A Survey Of Reproductive Biology In Onagraceae** *New Zealand Journal of Botany* 17:37-41
- Renner, S. S. 1984. **Crypteroniaceae A. DC., Prodr. 16, 2:677 (July 1868), nom. cons.**
- Renner, S. S. 1989. **A Survey Of Reproductive Biology In Neotropical Melastomataceae And Memecylaceae.** *Ann. Mo. Bot. Gard.* 76: 496-518.
- Scott, R. A., Barghoorn, E. S. & Leopold E. 1960. **How old are the angiosperms?** *American Journal of Science* 258: 284–299.

Schonenberger, J. & Conti, E. 2003. **Molecular Phylogeny And Floral Evolution Of Penaeaceae, Oliniaceae, Rhynchocalycaceae, And Alzateaceae (Myrtales).** *Amer. J. Bot.* 90: 293–309.

Shukla, V. B. 1944. **On Sahnianthus, A New Genus Of Petrified Flowers From The Intertrappean Beds At Mohanganon Kalan In The Deccan And Its Relation With The Fruit Enigmocarpon Parijai Sahni From The Same Locality.** *Proc. Natl. Acad. Sci. India, Sect. B, Biol. Sci.* 14: 1-39.

Simpson, M. G. 1998. **Reversal In Ovary Position From Inferior To Superior In The Haemodoraceae: Evidence From Floral Ontogeny.** *Int J Plant Sci* 159:466–479.

Sporne, K. R. 1975. **The Morphology Of Angiosperms.** *St. Martin's Press*, New York.

Stebbins, G. L. 1974. **Flowering Plants: Evolution Above The Species Level.** *Harvard University Press*, Cambridge, Mass.

Sytsma, K. J., Litt, A., Zjhra, M. L., Pires, J. C., Nepokroeff, M., Conti, E., Walker, J. & Wilson, P. G. 2004. **Clades, Clocks, And Continents: Historical And Biogeographical Analysis Of Myrtaceae, Vochysiaceae, And Relatives In The Southern Hemisphere.** *Int. J. Plant Sci.* 165(4): 85–105

Takahashi, M., Crane, P. R. & Ando, H. 1999. **Esgueiria futabensis sp. nov., A New Angiosperm Flower From The Upper Cretaceous (Lower Coniacian) Of Northeastern Honshu, Japan.** *Paleontol Res* 3:81–87.

Taylor, T. N., Taylor, E. L., Krings, M. 2009. **Paleobotany: The Biology And Evolution Of Fossil Plants** *Academic Press*

Venkateswarlu, J. & Prakasa, P. S. 1969. **The Floral Anatomy Of Combretaceae.**

Wettstein, R. R. von. 1907. **Handbuch Der Systematischen Botanik**, 2nd edn. Leipzig: Franz Deuticke

Willmer, P. 2011. **Pollination and Floral Ecology** (1ª edição) *Princeton University Press*

Zayed, A., Packer, L., Grixti, J. C., Ruz, L., Owen, R. E. & Toro, H. 2005. **Increased Genetic Differentiation In A Specialist Versus A Generalist Bee: Implications For Conservation.** *Conserv. Genet.* 6:1017–1026.

CAPÍTULO II – EXPLORANDO AS FRONTEIRAS ENTRE DIFERENTES ESTRATÉGIAS DE FLORAÇÃO NA ORDEM MYRTALES

INTRODUÇÃO

As angiospermas são um dos grupos de seres vivos de maior importância econômica e ecológica global. A compreensão da evolução dos mecanismos reprodutivos desse grupo de plantas é, portanto, fundamental, e o estudo da evolução da polinização tem sido um tema de grande interesse em várias áreas da biologia há quase dois séculos (por exemplo Darwin, 1859; Delpino, 1868-1875; ver revisão de Fenster, 2004).

Uma importante questão a respeito da polinização envolve a morfologia da estrutura floral. Em espécies polinizadas por meio abióticos, o *design* floral influencia o sucesso com o qual o pólen chegará ao seu destino carregado pelo vento (Culley, 2002). Mas na maioria das angiospermas (cerca de 90%) que realizam polinização biótica, o plano floral tem que estar adequado ao campo sensorial do animal (Pellmyr, 2002) e a morfologia tem que possibilitar o alcance da recompensa e a efetividade da retirada e depósito de pólen por cada tipo de polinizador. Características morfológicas da estrutura floral, mesmo na ausência de dados fenológicos e fisiológicos, são relevantes na explicação da estratégia de polinização da flor, já que flores morfológicamente semelhantes comumente utilizam de meios de polinização semelhantes (Willmer, 2011).

A observação de que certas características florais estão intimamente associadas à atração de determinados grupos funcionais de polinizadores animais é comprovada por vários estudos, levando a criação do conceito de síndrome de polinização (Delpino, 1868-1875). Por isso, acredita-se que esses caracteres florais precisam ser altamente maleáveis em uma escala evolutiva, o que justificaria o grande grau de homoplasia na flor observada entre as espécies de angiospermas (Darwin, 1862; Stebbins, 1950; Fenster *et al.*, 2004; Iqbal *et al.*, 2004; Knight *et al.* 2005; Johnson, 2006; Morgan, 2006; Taylor, 2009). Essa alta maleabilidade, somada à coevolução e dependência entre planta e grupos funcionais de polinizadores específicos, é reconhecida por estimular a diversificação das angiospermas, contribuindo para o alto número de espécies atuais e diminuindo os índices de extinção ao longo da história evolutiva do grupo (Fontaine, 2006; Crepet, 2009). Locais com maiores diversidades de polinizadores também possuem maiores diversidades de plantas (Fontaine, 2006).

Por outro lado, os limites impostos por *constraints* filogenéticos à algumas adaptações da flor a novas ofertas de polinizadores e o estudo dos impactos desses *constraints* filogenéticos nas mudanças de estratégias de polinização pode ser fundamental na compreensão da evolução da diversidade morfológica e ecológica das plantas (Gould, 1991; Foote, 1997; Johnson, 2000; Losos, 2008; Futuyma, 2010; Sims, 2013).

A morfologia das espécies é modelada por um conjunto de fatores ecológicos e evolutivos, que até recentemente tem sido raramente trabalhados em conjunto (Mouquet, 2012). O que é geralmente visto nas pesquisas atuais são trabalhos voltados principalmente para uma das duas áreas, com poucos trabalhos com enfoque interdisciplinar (Mitchell *et al.*, 2009). Inércia filogenética, *constraint* filogenético e maleabilidade evolutiva são conceitos de interesse na biologia evolutiva há algum tempo (Wilson, 1975; Gould, 1979; Edwards, 1993), mas que quando foram criados não podiam ser aplicadas as ferramentas moleculares disponíveis hoje, pois essa metodologia ainda não tinha sido desenvolvida.

A biologia da polinização é uma área muito abrangente e que exige a comunicação entre duas grandes áreas da biologia: ecologia e evolução. A aplicação de ferramentas de reconstrução filogenéticas criou uma nova área de pesquisa, não somente para trabalhos de taxonomia, mas também aplicável a relações ecológicas, que vem crescendo recentemente: a eco-filogenética (Mouquet, 2012). Quando as relações filogenéticas de um grupo de espécies são conhecidas, pode-se investigar se a morfologia da flor é mais ou menos suscetível a *constraints* filogenéticos, descobrindo qual a taxa de evolução das características morfológicas da flor relevantes no sucesso da polinização e atração de polinizadores através de cálculo de sinal filogenético (Revell *et al.*, 2008). Um baixo valor de sinal filogenético indicaria alta plasticidade evolutiva daquela determinada característica e, portanto, uma maior maleabilidade entre estratégias de polinização, e também uma alta taxa de evolução convergente de fenótipos florais. Já um alto valor de sinal filogenético pode significar maiores *constraints* filogenético naquela característica e menos maleabilidade evolutiva (Revell *et al.*, 2008).

Compreender a importância de *constraints* filogenéticos na capacidade de adaptação dos seres vivos é essencial para o estudo da evolução da biodiversidade e preservação da mesma (Gould, 1991; Foote, 1997; Losos, 2008; Futuyma, 2010). O

objetivo dessa pesquisa foi analisar os tipos florais morfológicos da ordem Myrtales, sua relação com sistemas de polinização e evolução, em busca de como a inércia filogenética e a evolução convergente afetam a adaptabilidade dessas formas florais na história evolutiva da ordem. Dessa forma, exploramos as fronteiras entre as estratégias de polinização na ordem.

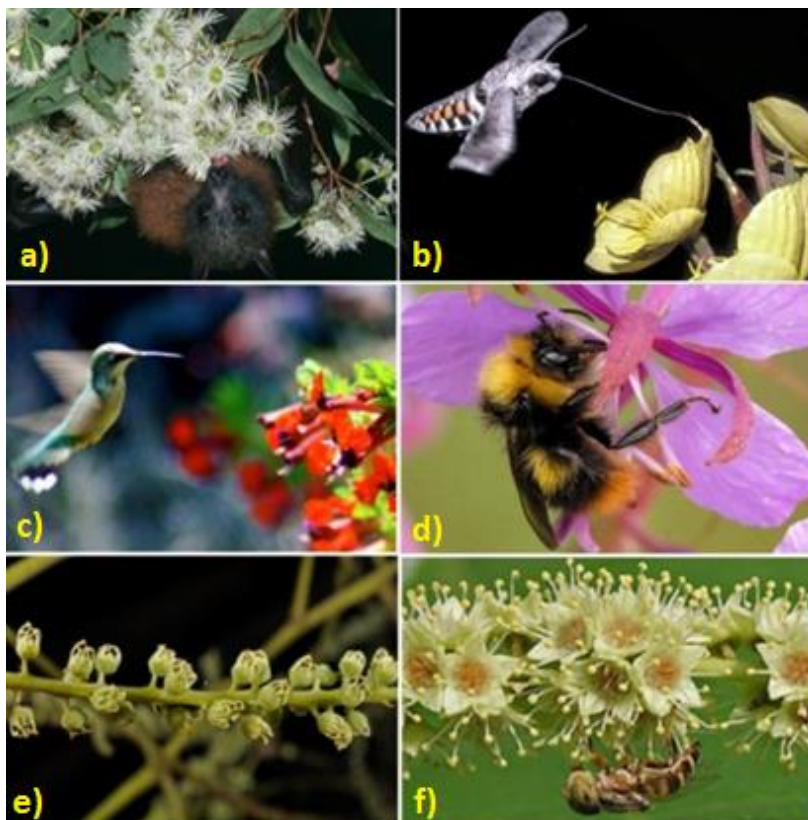


Figura 2.1.: Variedade em estratégias de polinização na ordem Myrtales. a) Quiropterofilia em *Eucalyptus* sp. (Myrtaceae); b) Esfingofilia em *Oenothera* sp. (Onagraceae); c) Ornitofilia em *Cuphea llavea* (Lythraceae); d) e f) Melitofilia em *Epilobium angustifolium* (Onagraceae) e *Terminalia catappa* (Combretaceae); e) Anemofilia em *Crypteronia paniculata* (Crypteroniaceae).

Para atingir os objetivos desse trabalho, escolhemos como modelo a ordem Myrtales por ser uma ordem com grande diversidade de espécies (~12.000 espécies – Plant List, 2013), relativamente antiga (110 milhões de anos – Sytsma *et al.*, 2004) e cosmopolita, ocupando praticamente todos os tipos de ambientes, ecossistemas e biomas; com representantes das mais diversas formas de vida. Os representantes da ordem Myrtales realizam uma grande variedade de estratégias de polinização, incluindo polinização por todos os grupos funcionais de polinizadores animais e polinização abiótica (ver, por exemplo, Figura 2.1 acima). Além disso, a proporção entre as diferentes estratégias de polinização é semelhante à de angiospermas como um todo.

Polinização por insetos é a forma mais comum em ambos os grupos – em angiospermas, pelo menos dois terços de todas as espécies (Grimaldi, 1999) são entomófilas. Flores que utilizam polinização pelo vento estão presentes em pelo menos 18% das famílias de angiospermas (Culley, 2002), em relação a 22,2% das famílias de Myrtales (Combretaceae e Crypteroniaceae) e polinização por pássaro e morcegos representam 4,2% e 2,1% (Fleming, 2009; Sekercioglu, 2006) dos gêneros de angiospermas, respectivamente, com uma representação um pouco maior em Myrtales (Conti, 1996; Fleming, 2009).

METODOLOGIA

A coleta de dados morfológicos foi realizada através de informação presentes em literatura específica e em exsicatas dos herbários UB, R e K, onde pelo menos cinco exsicatas de cada espécie foram consultadas (todos os dados encontram-se no Anexo I).

Para selecionar tipos florais através dos dados de morfologia da flor, utilizamos a análise de UPGMA para agrupar espécies com morfologia floral semelhante utilizando como base os dados obtidos através da consulta dos herbários e literatura. Utilizamos para isso a função “*agnes*” do pacote estatístico “*cluster*” do Programa R (Maechler *et al.*, 2013).

Utilizamos o cálculo de MDS (Multidimensional Scaling) para melhor visualização de quais fenótipos morfológicos são característicos de cada tipo floral e medir a distância morfológica entre tipos. Para esse cálculo, utilizamos a função “*monoMDS*” do pacote estatístico “*vegan*” do Programa R (Oksanen *et al.*, 2012). O objetivo foi construir um espaço multidimensional onde cada dimensão representa uma característica morfológica do banco de dados e cada espécie representa um ponto nesse espaço. Cada espécie foi atribuída a um número (Tabela 2.1), sendo que espécies da mesma família tem números consecutivos. Transformamos os dados morfológicos contínuos em categóricos, assim como no Capítulo I. O pacote *vegan* lê as informações em formato *.txt* a partir de uma tabela exportada do Excel. Atribuimos 11 informações de caracteres florais para cada espécie, seguindo as categorias da Tabela 2.2.

Para a análise seguinte de grupo funcional de polinizador, obtivemos todos os dados da literatura. Não houve distinção entre polinizador efetivo, visitante floral e

síndrome de polinização: todas as três categorias foram contabilizados como “estratégia de polinização”, pois muitas vezes a distinção entre essas informações não estava disponível na literatura. Obtivemos dados de polinização para 57 das 92 espécies a fim de caracterizar os tipos florais obtidos nas análises de UPGMA por estratégia provável de polinização através do coneito de síndromes (tipos florais parecidos tem estratégias de polinização semelhantes).

Nº	Família	Espécie	Nº	Família	Espécie	Nº	Família	Espécie
1	AZ	<i>Alzatea verticillata</i>	32	ME	<i>Melastoma malabathricum</i>	63	MY	<i>Psidium cattleianum</i>
2	CO	<i>Bucida macrostachya</i>	33	ME	<i>Memecylon edule</i>	64	MY	<i>Psiloxylon mauritianum</i>
3	CO	<i>Conocarpus erectus</i>	34	ME	<i>Meriania nobilis</i>	65	MY	<i>Syzygium smithii</i>
4	CO	<i>Quisqualis indica</i>	35	ME	<i>Miconia dodecandra</i>	66	MY	<i>Uromyrtus metrosideros</i>
5	CO	<i>Terminalia catappa</i>	36	ME	<i>Miconia pyramidalis</i>	67	ON	<i>Calylophus hartwegii</i>
6	CR	<i>Axinandra zeylanica</i>	37	ME	<i>Microlicia fasciculata</i>	68	ON	<i>Circaea alpina</i>
7	CR	<i>Crypteronia paniculata</i>	38	ME	<i>Monochaetum calcaratum</i>	69	ON	<i>Epilobium angustifolium</i>
8	CR	<i>Dactylocladus stenostachys</i>	39	ME	<i>Monolena primuliflora</i>	70	ON	<i>Epilobium rigidum</i>
9	LY	<i>Cuphea hyssopifolia</i>	40	ME	<i>Mouriri guianensis</i>	71	ON	<i>Eremothera boothii</i>
10	LY	<i>Cuphea llavea</i>	41	ME	<i>Osbeckia stellata</i>	72	ON	<i>Fuchsia cyrtandroides</i>
11	LY	<i>Duabanga moluccana</i>	42	ME	<i>Pternandra caerulescens</i>	73	ON	<i>Fuchsia paniculata</i>
12	LY	<i>Lawsonia inermis</i>	43	ME	<i>Rhexia virginica</i>	74	ON	<i>Gaura mutabilis</i>
13	LY	<i>Lythrum salicaria</i>	44	ME	<i>Rhynchanthera grandiflora</i>	75	ON	<i>Gayophytum heterozygu</i>
14	LY	<i>Nesaea aspera</i>	45	ME	<i>Tetrazygiopsis urbanii</i>	76	ON	<i>Gongylocarpus fruticulosus</i>
15	LY	<i>Trapa natans</i>	46	ME	<i>Tibouchina urvilleana</i>	77	ON	<i>Hauya elegans</i>
16	ME	<i>Amphiblemma cymosum</i>	47	ME	<i>Tococa guianensis</i>	78	ON	<i>Ludwigia peploides</i>
17	ME	<i>Arthrostemma ciliatum</i>	48	ME	<i>Triolena obliqua</i>	79	ON	<i>Ludwigia peruviana</i>
18	ME	<i>Astronia smilacifolia</i>	49	MY	<i>Angophora hispida</i>	80	ON	<i>Oenothera elata</i>
19	ME	<i>Bertolonia maculata</i>	50	MY	<i>Backhousia citriodor</i>	81	ON	<i>Stenosiphon linifolius</i>
20	ME	<i>Blakea trinervia</i>	51	MY	<i>Callistemon citrinus</i>	82	ON	<i>Xylonagra arborea</i>
21	ME	<i>Calvoa orientalis</i>	52	MY	<i>Eucalyptus globulus</i>	83	PE	<i>Brachysiphon acutus</i>
22	ME	<i>Clidemia rubra</i>	53	MY	<i>Eugenia uniflora</i>	84	PE	<i>Endonema retzioides</i>
23	ME	<i>Dichaetanthera asperrima</i>	54	MY	<i>Euryomyrtus ramosissima</i>	85	PE	<i>Olinia emarginata</i>
24	ME	<i>Diplectria divaricata</i>	55	MY	<i>Heteropyxis natalensis</i>	86	PE	<i>Olinia ventosa</i>
25	ME	<i>Graffenrieda rotundifolia</i>	56	MY	<i>Kunzea ericifolia</i>	87	PE	<i>Penaea mucronata</i>
26	ME	<i>Heterocentron subtriplinervium</i>	57	MY	<i>Leptospermum scoparium</i>	88	PE	<i>Rhynchocalyx lawsonioides</i>
27	ME	<i>Heterotis rotundifolia</i>	58	MY	<i>Lophostemon confertus</i>	89	PE	<i>Saltera sarcocolla</i>
28	ME	<i>Lavoisiera cordata</i>	59	MY	<i>Melaleuca quinquenervia</i>	90	VO	<i>Erismia floribundum</i>
29	ME	<i>Leandra mexicana</i>	60	MY	<i>Metrosideros nervulosa</i>	91	VO	<i>Qualea albiflora</i>
30	ME	<i>Maieta guianensis</i>	61	MY	<i>Myrcianthes fragrans</i>	92	VO	<i>Vochysia guatemalensis</i>
31	ME	<i>Medinilla humbertiana</i>	62	MY	<i>Myrtus communis</i>			

Tabela 2.1: Números utilizados no MDS

Caracter	Categorias
Diâmetro da corola	5 categorias: (1) 0,1 a 2,9mm; (2) 3 a 6,9mm; (3) 7 a 15mm; (4) 16 a 30mm; (5) >30mm
Número médio de flores por inflorescência	5 categorias: (1) uma a 5; (2) 6 a 15; (3) 16 a 40; (4) 41 a 80; (5) >80
Tamanho médio da antera (maior eixo)	5 categorias: (1) 0,1 a 0,5mm; (2) 0,6 a 1,0mm; (3) 1,1 a 3,0mm; (4) 3,1 a 10mm; (5) >10mm
Comprimento médio do filete	5 categorias: (1) 0,1 a 1,9mm; (2) 2,0 a 3,9mm; (3) 4,0 a 5,9mm; (4) 6,0 a 10mm; (5) >10mm
Profundidade floral	5 categorias: (1) 0,1 a 2,9mm; (2) 3,0 a 6,9mm; (3) 7,0 a 13,9mm; (4) 14 a 20mm; (5) >20mm
Coloração do principal atrativo floral	5 categorias: (1) Branco ou creme; (2) Amarelo; (3) Rosa ou lilás; (4) Roxo ou azul; (5) Vermelho
Quantidade de estames por pétala	4 categorias: (1) Oligostêmone; (2) Isostêmone; (3) Diplostêmone; (4) Polistêmone
Simetria da corola	2 categorias: (1) Actinomorfa; (2) Zigomorfa
Posição da inflorescência na planta	3 categorias: (1) Axilar; (2) Axilar e terminal; (3) Terminal
Sexo floral	3 categorias: (1) Hermafrodita; (2) Unissexual; (3) Espécie dióica
Ausência presença de pétalas	

Tabela 2.2: Caracteres analisados e categorias

Para quantificação do sinal filogenético, utilizamos a função *lambda* do teste de Pagel (Pagel, 1999), disponível no pacote estatístico Geiger do Programa R, que é baseado em máxima verossimilhança e avalia o sinal filogenético de características categóricas. A partir da tabela de dados de características no formato *.csv* (separado por vírgulas) do Excel e da árvore filogenética no formato *nexus* ou *newick*, o cálculo gera um valor de *lambda*, um índice que varia entre 0 e 1, onde é 0 é considerado sinal filogenético ausente e 1 sinal filogenético máximo. O cálculo de sinal filogenético foi feito a partir da filogenia da Figura I.2. A distância filogenética entre espécies e tipos florais foi obtida através do comando “Compute Pairwise Distances” do Software MEGA versão 5.10 .

RESULTADOS

A análise de UPGMA para definição dos tipos florais de acordo com os caracteres morfológicos resultou em uma estimativa de 12 tipos diferentes de flor, nomeados de “Tipo A” a “Tipo L”, em ordem alfabética. A escolha desses grupos levou em consideração a proximidade morfológica e os dados de visitantes florais obtidos (ver

Tabela 2.3). Os resultados da análise UPGMA para separação dos tipos florais encontra-se na Figura 2.2.

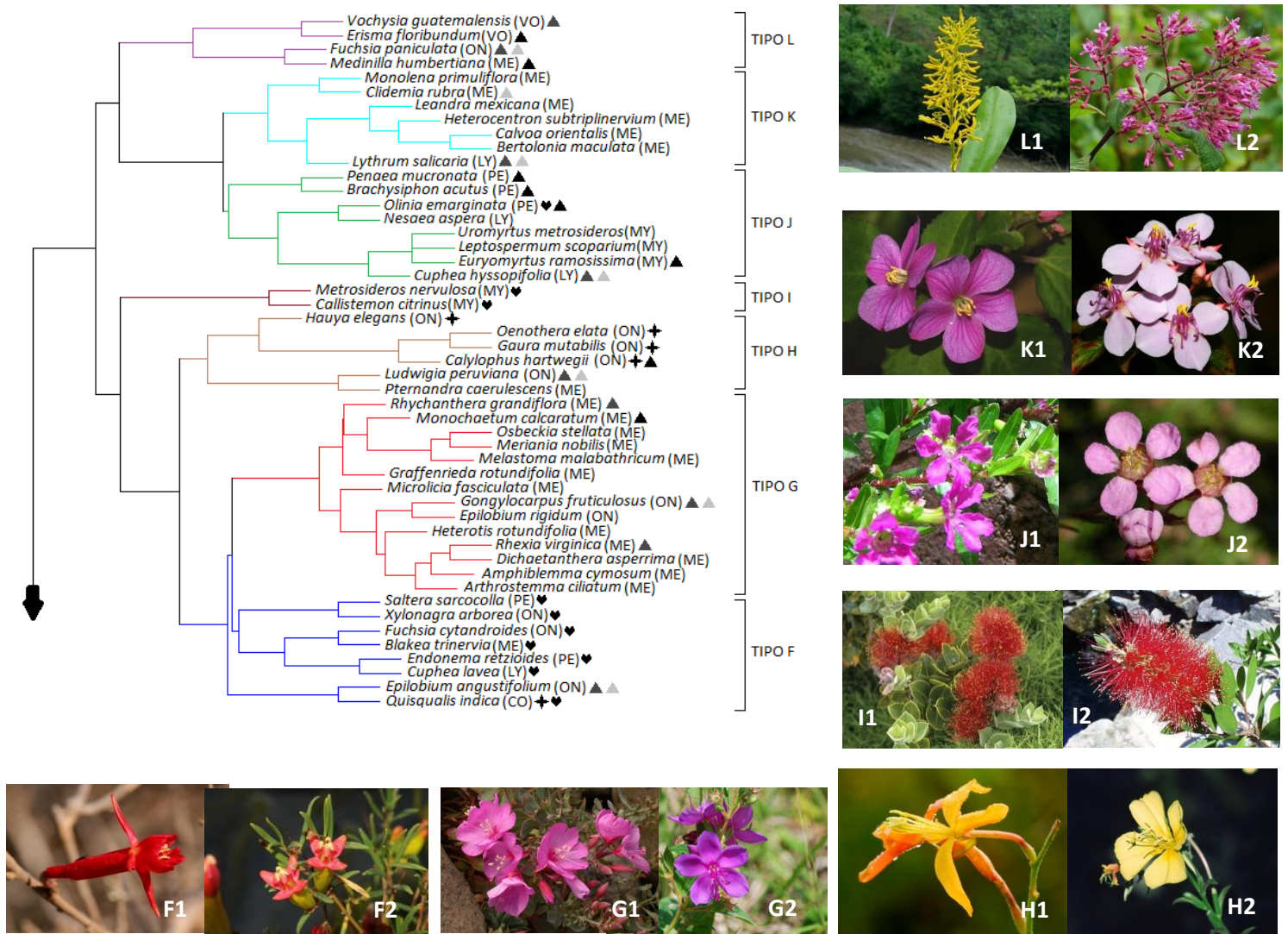
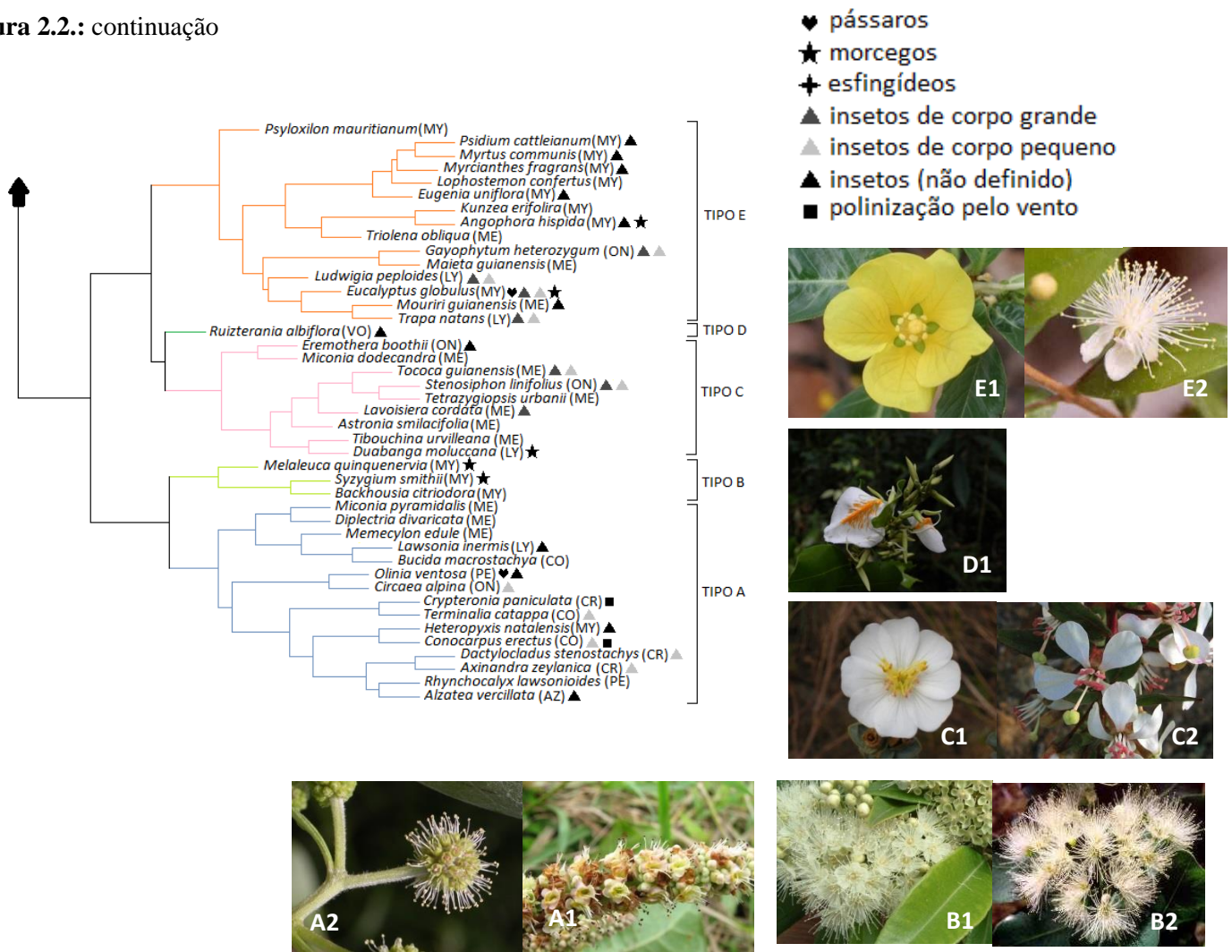


Figura 2.2.: Dendrograma resultante da análise de UPGMA. Os doze tipos florais foram divididos em letras de A a L. Abreviatura e símbolo ao lado do nome de cada espécie indicam família e visitantes florais observados. Aglomerative coeficiente 0.66. Fotos: Tipo A A1) *Conocarpus erectus* (Combretaceae), A2) *Crypteronia paniculata* (Crypteroniaceae)/ Tipo B B1) *Backhousia citriodora* (Myrtaceae) B2) *Syzygium smithii* (Myrtaceae); Tipo C C1) *Lavoisiera cordata* (Melastomataceae) C2) *Stenosiphon linifolius* (Onagraceae); Tipo D D1) *Ruizterania albiflora* (Vochysiaceae); Tipo E E1) *Ludwigia peploides* (Onagraceae) E2) *Myrtus communis* (Myrtaceae); Tipo F F1) *Xylonagra arborea* (Onagraceae) F2) *Endonema retzioides* (Penaeaceae); Tipo G G1) *Epilobium rigidum* (Onagraceae) G2) *Rhynchanthera grandiflora* (Melastomataceae); Tipo H H1) *Gaura mutabilis* (Onagraceae) H2) *Oenothera elata* (Onagraceae); Tipo I I1) *Metrosideros nervulosa* (Myrtaceae) I2) *Callistemon citrinus* (Myrtaceae); Tipo J J1) *Cuphea hyssopifolia* (Lythraceae) J2) *Euryomyrtus ramosissima* (Myrtaceae); Tipo K K1) *Calvoa orientalis* (Melastomataceae) K2) *Heterocentron subtriplinervium* (Melastomataceae); Tipo L L1) *Vochysia guatemalensis* (Vochysiaceae) L2) *Fuchsia paniculata* (Onagraceae)

Figura 2.2.: continuação



A descrição detalhada da morfologia de cada tipo floral selecionado, assim como os principais tipos de visitantes florais e polinização e a literatura utilizada para acessar essas informações, encontram-se na tabela 2.3 na próxima página.

Uma análise de MDS foi gerada para calcular a distância morfológica entre as espécies analisadas e entres os tipos florais formados na análise de UPGMA. Espécies localizadas em pontos próximos no MDS possuem uma menor distância morfológica e, portanto, características florais semelhantes. Através dessa análise, é possível ver em que direção cada característica está influenciando a distribuição de espécies e tipos florais (Figura 2.3 e 2.4).

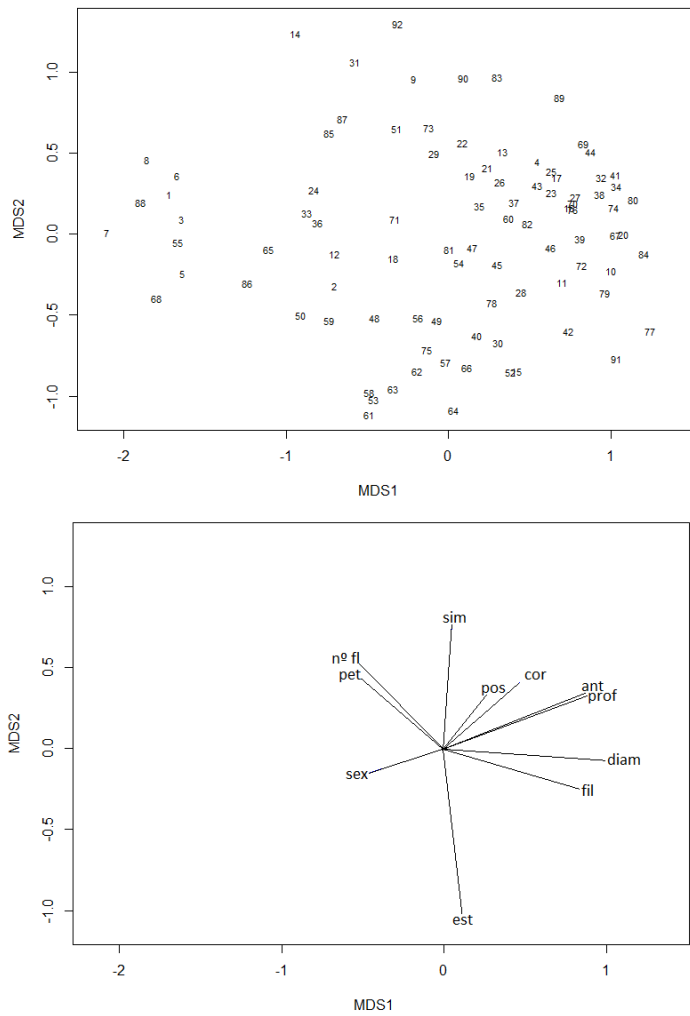


Figura 2.3.: resultado de distribuição em espaço nMDS para as onze características morfológicas da flor. Cada ponto representa uma espécie, de acordo com a tabela 2.1. Resultados de r^2 : sex (sexo floral)= 0.1690; pet (presença/ausência de pétalas)= 0.3347; n° fl (número de flores por inflorescência)= 0.4106; sim (simetria da corola)= 0.4304; pos (posição da inflorescência na planta) = 0.1494; cor (coloração do principal atrativo floral)= 0.3091; ant (tamanho médio do maior eixo da antera)= 0.6648; prof (profundidade floral)= 0.6742; diam (diâmetro da corola)= 0.7598; fil (comprimento médio do filete)=0.5778; est (número de estames por número de pétalas)= 0.7836. Todas as características com $p < 0.001$. Stress: 0.1862162, type 1 (weak ties). Resultados de r^2 referem-se a quanto cada característica é relevante na distribuição dos pontos.

Tipo	Descrição morfológica	Principais visitantes florais	Trabalhos de biologia reprodutiva com espécies do tipo
TIPO A	Inflorescência com mais de 16 flores, axilar ou terminal; flor creme ou branca (exceto <i>Memecylon</i>), actinomorfa (exceto <i>Circaea</i>), pétalas presentes ou ausentes, isostêmones ou diplostêmones, diâmetro da corola de 0,1 a 6,9mm, hermafroditas ou unissexuais (incluindo dioícia em <i>Heteropyxis</i>), anteras de 0,1 a 3mm, filete de 0,1 a 5,9mm e 0,1 a 6,9 de profundidade floral	Anemofilia e insetos pequenos	Graham, 1984; Renner, 1989; Schonenberger, 2003; Abe, 2006; Milet-Pinheiro, 2008
TIPO B	Inflorescência com mais de 16 flores, axilar ou terminal; flor creme ou branca, pétalas presentes, polistêmones, diâmetro da corola de 0,1 a 6,9mm, hermafroditas, anteras de 0,1 a 0,5mm, filete de 2 a mais de 10mm e 0,1 a 6,9 de profundidade floral	Morcegos do velho mundo	Parry-Jones, 1991; Fleming, 2009
TIPO C	Inflorescência com mais com uma a 16 flores, terminal; flor brancas (exceto <i>Tibouchina</i>), pétalas presentes, diplostêmones ou polistêmones, diâmetro da corola de 3 a 15mm, hermafroditas, antera maior que 1,1mm, filete maior que 4mm e 3 a 20 de profundidade floral	Insetos	Raven, 1979; Renner, 1989
TIPO D	Inflorescência com mais com 16 a 40 flores, axilar; flor brancas, pétalas presentes, diâmetro da corola de 7 a 15mm, hermafroditas, anteras de 3,1mm a 10mm, filete de 6mm a 10mm e 14 a 20mm de profundidade floral	Provavelmente abelha (guia de néctar)	Rodriguez, 2011
TIPO E	Inflorescência com mais com uma a 5 flores, axilar ou terminal; flores brancas (exceto <i>Ludwigia</i>), pétalas presentes, diplostêmones ou polistêmones, diâmetro da corola de 3 a 15mm, hermafroditas, anteras de 0,1 a 3mm, filete de 2 a 10mm e 3 a 20 de profundidade floral	Insetos (principalmente abelhas)	Raven, 1979; Parry-Jones, 1991; Lughadha, 1996; Hingston, 2004
TIPO F	Inflorescência com mais com uma a 40 flores, axilar ou terminal; flores vermelhas ou róseas, pétalas presentes (exceto em Penaeaceae), isostêmones ou diplostêmones, diâmetro da corola de 7 a mais que 30mm, hermafroditas, anteras de 1,1 a 10mm, filete de 4 a mais que 10mm e 7 a mais que 20mm de profundidade floral	Pássaros (Sunbirds e Beija-flores)	Cruden, 1976; Raven, 1979; Eisikowitch, 1987; Schonenberger, 2003
TIPO G	Inflorescência com mais com uma a 15 flores, terminal; flores rosas, pétalas presentes, diplostêmones, diâmetro da corola de 16 a mais de 30mm, hermafroditas, anteras de 0,1 a 3mm, filete de 2 a 10mm e 3 a 20 de profundidade floral	Insetos	Raven, 1979; Renner, 1989; Larson, 1999
TIPO H	Inflorescência com mais com uma a 15 flores, axilar ou terminal; flores brancas ou amarelas, pétalas presentes, diplostêmones, diâmetro da corola maior que 30mm, hermafroditas, anteras maior que 3,1mm, filete maior que 6mm e profundidade floral maior que 14mm	Esfingídeos	Gregory, 1963; Raven, 1972, 1979; Grant, 1985; Clinebell, 2004
TIPO I	Inflorescência com mais com mais de 40 flores, terminal; flores vermelhas, pétalas presentes, polistêmones, diâmetro da corola de 0,1 a 15mm, hermafroditas, anteras de 0,1 1mm, filete maior que 10mm e profundidade floral de 3 a 13,9mm	Pássaros	Brice, 1989; Myerscough, 1998
TIPO J	Inflorescência com mais com uma a 15 flores, axilar ou terminal; flores rosas (exceto <i>Penaea</i>), pétalas presentes ou ausentes, isostêmones, diplostêmones ou polistêmones, diâmetro da corola de 3,1 a 15mm, hermafroditas, anteras de 0,1 a 1mm, filete 0,1 a 3,9mm e profundidade floral de 0,1 a 6,9mm	Insetos	Krewer, 1996; Hingston, 2000; Schonenberger, 2003; Kubitziki, 2006
TIPO K	Inflorescência com mais com 6 a 40 flores, axilar ou terminal; flores rosas, pétalas presentes, diplostêmones, diâmetro da corola de 3,1 a 30mm, hermafroditas, anteras de 1,1 a 10mm, filete de 2 a 5,9mm e profundidade floral de 3 a 13,9mm	Insetos	Renner, 1989; Waites, 2004
TIPO L	Inflorescência com mais com mais de 80 flores, axilar ou terminal; flores rosas ou amarelas, pétalas presentes, oligostêmones ou diplostêmones, diâmetro da corola de 3 a 15mm, hermafroditas, anteras de 1,1 a 10mm, filete de 0,1 a 5,9mm e profundidade floral de 0,1 a 13,9mm	Insetos	Raven, 1979; Frakie <i>et al.</i> , 1983; Tobe <i>et al.</i> , 1989; Regalado, 1990; Kubitziki, 2006

Tabela 2.3: Descrição morfológica de tipos florais

Para uma melhor análise de distribuição dos grupos, circulamos cada tipo floral em um mesmo MDS (ver Figura 2.4 abaixo). Percebe-se, através dessa análise, as características morfológicas de cada grupo e quais tipos florais são mais semelhantes morfológicamente.

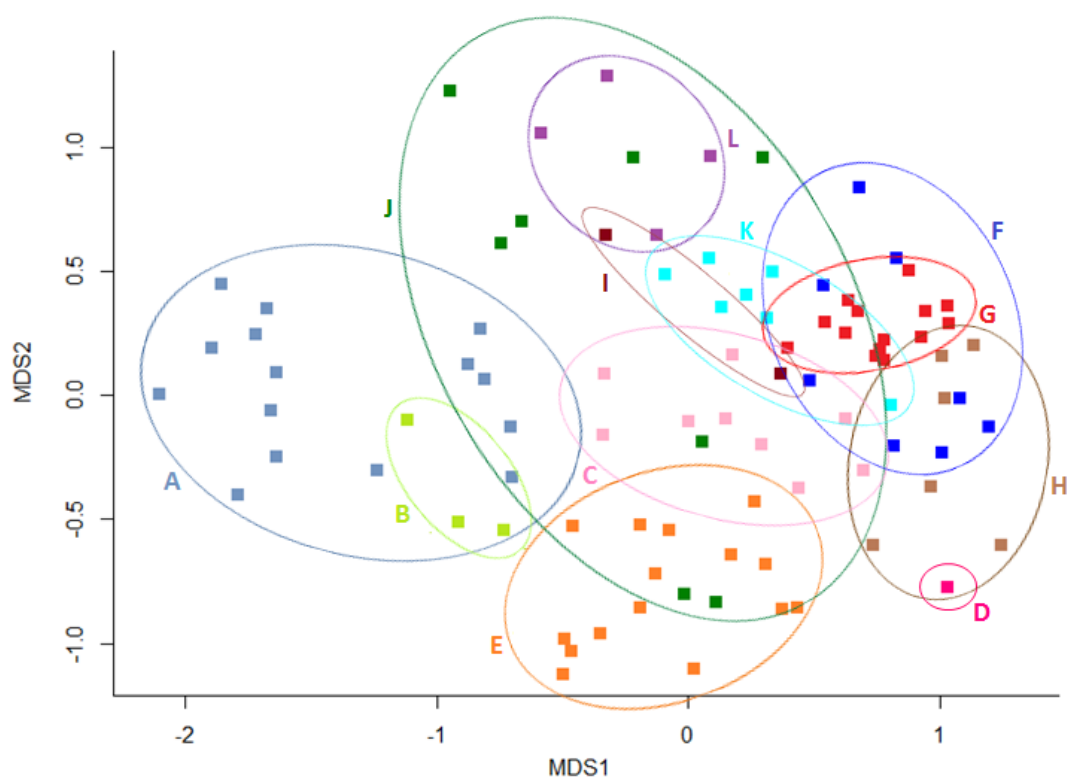


Figura 2.4: MDS com indicação de tipos florais

O tipo A, com flores características de polinização por vento e por insetos de corpo pequeno, encontra-se bastante deslocado para a esquerda do MDS, representando flores pequenas, em grande número e com maior probabilidade de formar flores unissexuais e apétalas. O tipo B possui flores morfológicamente semelhantes às do tipo A, porém com filetes compridos e grande número de estames, características que provavelmente estão associadas a polinização por morcegos no velho mundo (Fleming, 2009; Willmer, 2011).

Os tipos C, E, I, J e K estão localizados centralmente no MDS. Com exceção do grupo I, que é polinizado por pássaros, os outros quatro tipos são polinizados por vários

tipos de insetos, e talvez, por isso, tenham uma morfologia mais equilibrada e generalista. O tipo J parece ser o tipo morfologicamente mais diverso, ocupando uma grande área do espaço MDS. É também um grupo sem um polinizador principal bem definido.

Já deslocadas para a direita do MDS, estão as flores dos tipos D, F, G e H. As flores desses tipos apresentam um aumento do diâmetro da corola, tamanho da antera, tamanho do filete e de profundidade floral, associado a polinização por animais de corpo grande, como esfingídeos, pássaros e insetos de corpo grande (flores com grande profundidade e em baixo número na inflorescência produzem mais néctar essencial como recompensa para esses tipos de animais – Harder, 1990).

Resultados de sinal filogenético

Calculamos o sinal filogenético dos tipos florais obtidos anteriormente pela análise de UPGMA a fim de verificar se a formação desses tipos florais é muito ou pouco influenciada pela filogenia do grupo. O teste de sinal filogenético resultou em um *lambda* de 0,8030917, um valor que indica um sinal filogenético forte. A figura 2.5 mostra a filogenia da ordem e o tipo floral de cada espécie.

Uma maior proximidade morfológica entre dois tipos parece indicar que, por serem morfológicamente semelhantes, estes tem uma maior probabilidade de compartilhar sistemas de polinização similares, isto é, com grupos funcionais similares de polinizador. Já uma proximidade de distância filogenética indica que há uma maior maleabilidade evolutiva entre os dois tipos florais, e que uma adaptação entre eles é mais provável em um contexto evolutivo.

Levando em consideração que há um forte sinal filogenético na formação de tipos florais morfológicos, indicando um maior *constraint* filogenético na adaptação entre tipos florais, aqueles tipos florais filogeneticamente mais próximos terão uma maior probabilidade adaptação entre si, como mostrado nas Figuras 2.7 a 2.12 (diagramas de adaptação).

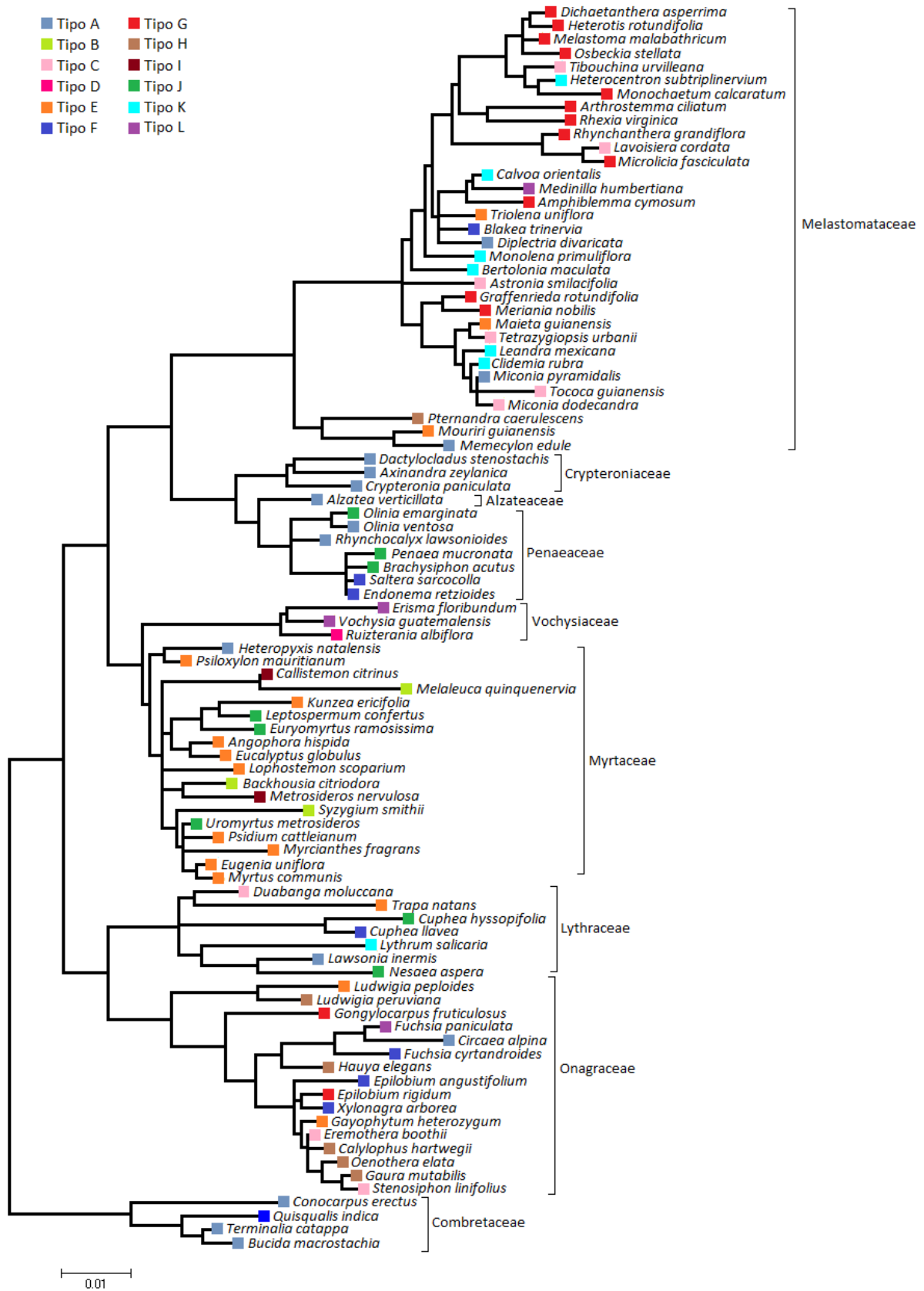


Figura 2.5: Filogenia utilizada no cálculo de sinal filogenético e tipos florais de cada espécie

É possível comprovar o alto valor de sinal filogenético também através de um cálculo de distância filogenética média entre representantes de um mesmo tipo floral. Ao realizar esse cálculo nota-se que em nove dos doze tipos florais analisados a distância filogenética média é menor entre os representantes do tipo do que a média de distância filogenética entre todas as espécies analisadas. Esses resultados mostram que o padrão evolutivo para formação da grande maioria dos tipos florais parece estar relacionado com um alto sinal filogenético, em que os representantes desses tipos tem um parentesco próximo (ver Figura 2.6 abaixo).

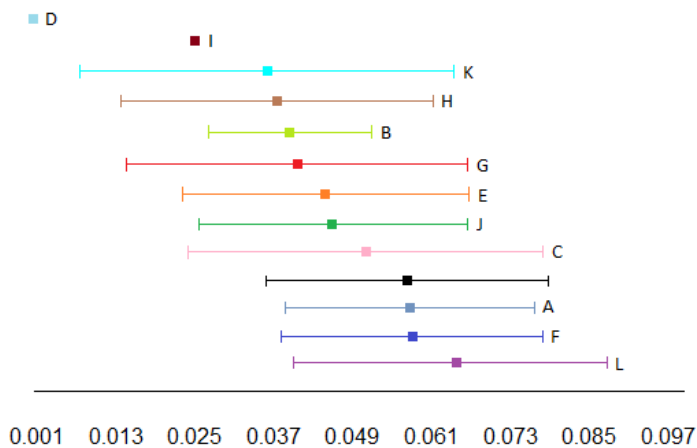
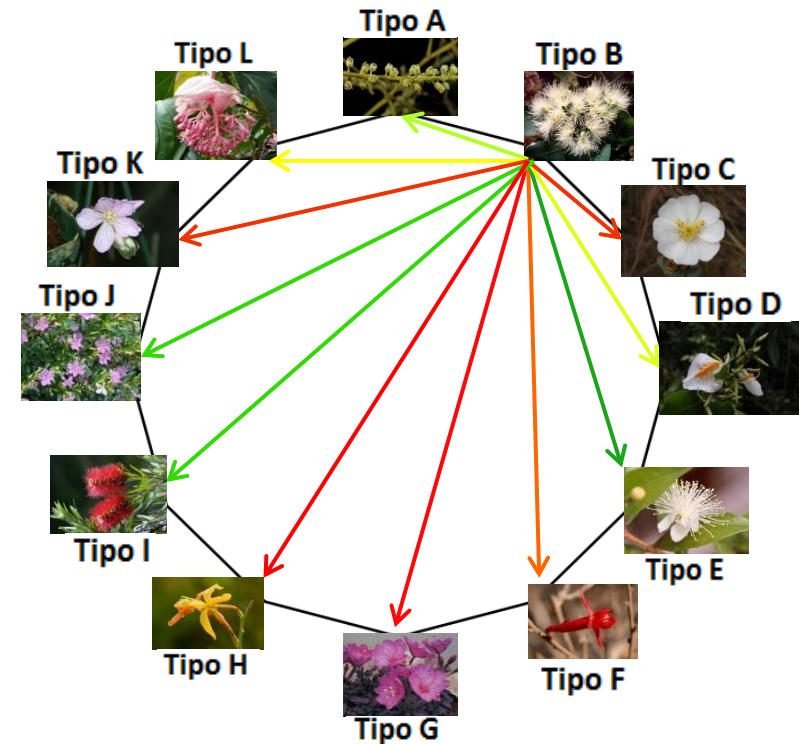
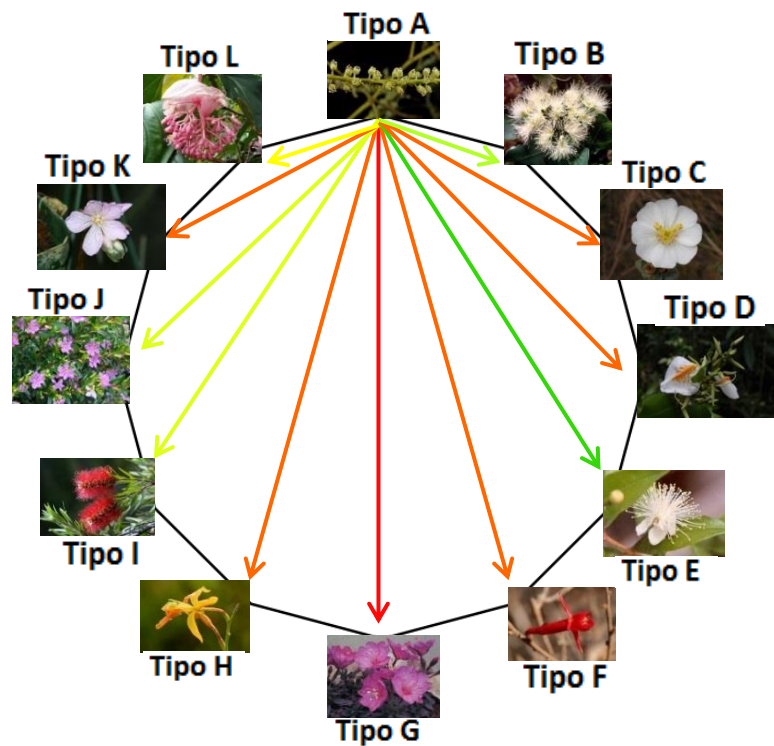


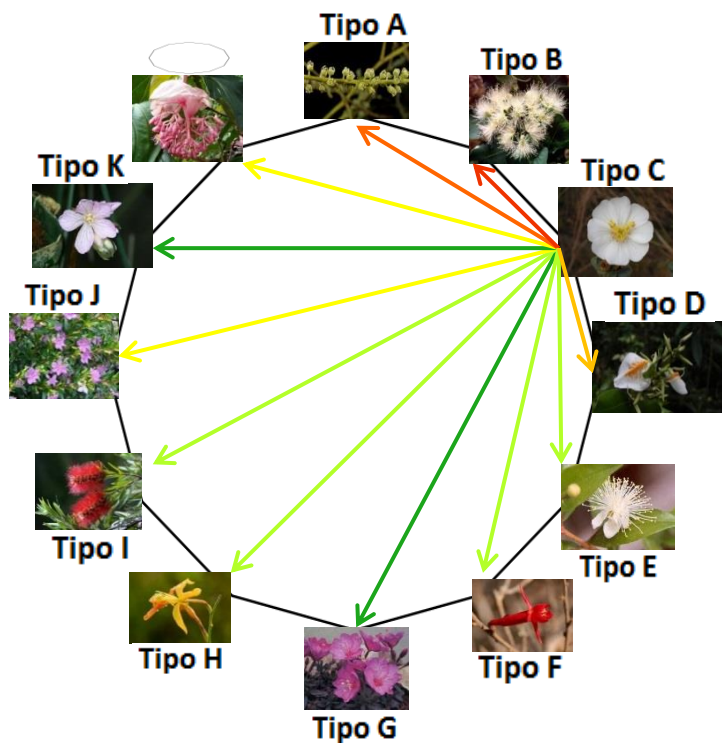
Figura 2.6.: Média e desvio padrão da distância filogenética entre os representantes de cada tipo floral em comparação com a média e desvio padrão da distância filogenética entre todas as espécies analisadas (em preto). Tipos florais com menor distância filogenética interna tendem a apresentar uma maior inércia filogenética. Tipos florais com distâncias maiores que a média (A, F e L) parecem sofrer menos influência da filogenia.



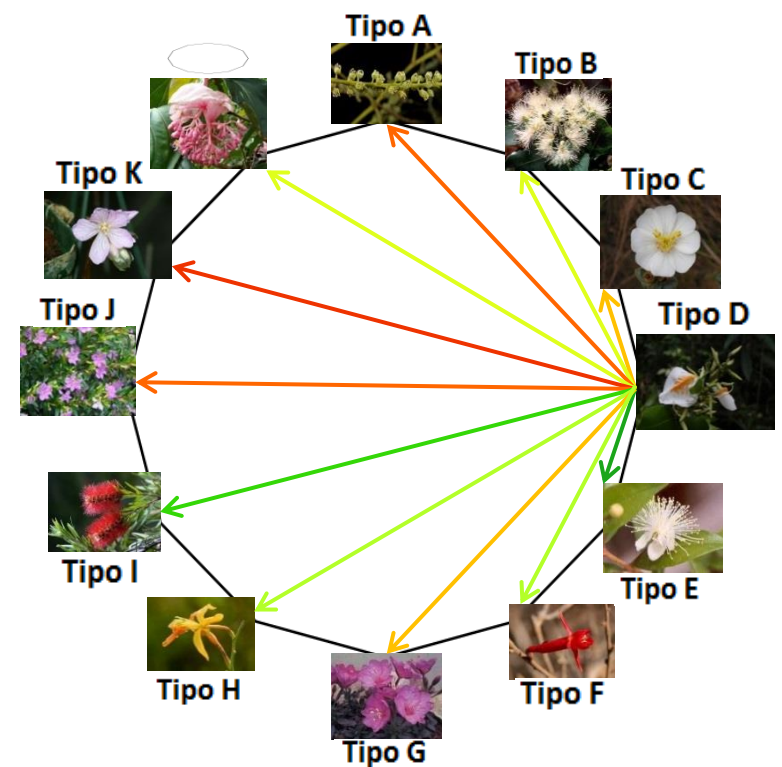
	Distância morfológica	Distância filogenética
TIPO A - TIPO B	0.7454	0.05897778
TIPO A - TIPO C	1.6603	0.06214074
TIPO A - TIPO D	2.1737	0.0604
TIPO A - TIPO E	1.5437	0.05300889
TIPO A - TIPO F	2.3188	0.05749167
TIPO A - TIPO G	2.2516	0.06571429
TIPO A - TIPO H	2.4789	0.05824444
TIPO A - TIPO I	1.5760	0.05136667
TIPO A - TIPO J	1.6578	0.0528
TIPO A - TIPO K	1.8203	0.06207619
TIPO A - TIPO L	1.4249	0.06083333

	Distância morfológica	Distância filogenética
TIPO B - TIPO A	0.7454	0.05897778
TIPO B - TIPO C	1.166931	0.069
TIPO B - TIPO D	1.624904	0.04666667
TIPO B - TIPO E	0.9799008	0.04364444
TIPO B - TIPO F	1.888792	0.06179167
TIPO B - TIPO G	1.840457	0.0732381
TIPO B - TIPO H	1.970088	0.06155556
TIPO B - TIPO I	1.27651	0.02783333
TIPO B - TIPO J	1.517451	0.04729167
TIPO B - TIPO K	1.508497	0.06933333
TIPO B - TIPO L	1.264654	0.05733333

Figura 2.7.: Distância morfológicas e filogenéticas médias entre os representantes dos tipos florais A e B e todos os outros tipo. A cor das setas nos diagramas mostra rotas mais maleáveis de adaptação, onde vermelho é a rota mais difícil de adaptação e verde a mais fácil.

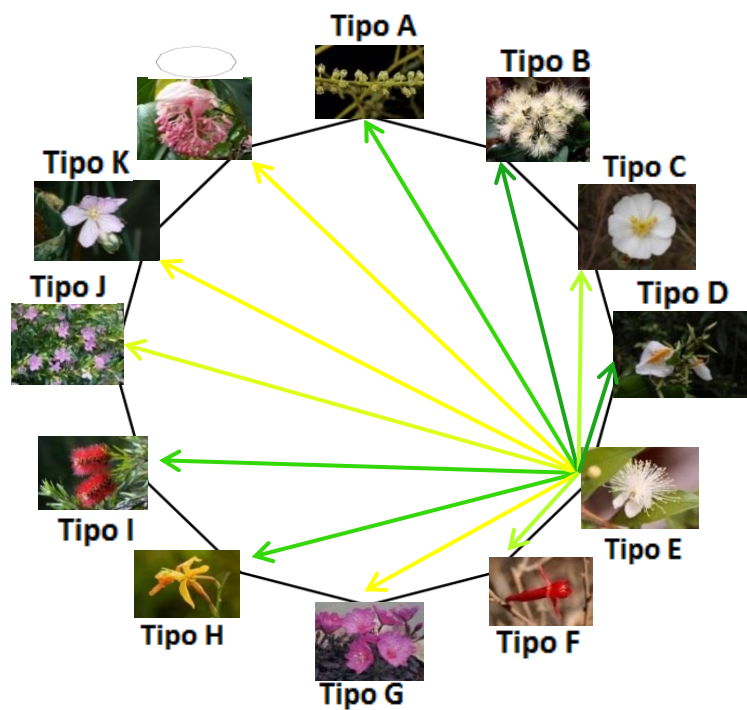


	Distância morfológica	Distância filogenética
TIPO C - TIPO A	1.6603	0.06214074
TIPO C - TIPO B	1.166931	0.069
TIPO C - TIPO D	0.643651	0.07
TIPO C - TIPO E	0.7177146	0.05681481
TIPO C - TIPO F	0.8931306	0.062125
TIPO C - TIPO G	0.8845613	0.04778571
TIPO C - TIPO H	0.8833028	0.05825926
TIPO C - TIPO I	0.83356	0.06122222
TIPO C - TIPO J	1.368477	0.06447222
TIPO C - TIPO K	0.9205326	0.04403175
TIPO C - TIPO L	1.188468	0.06227778

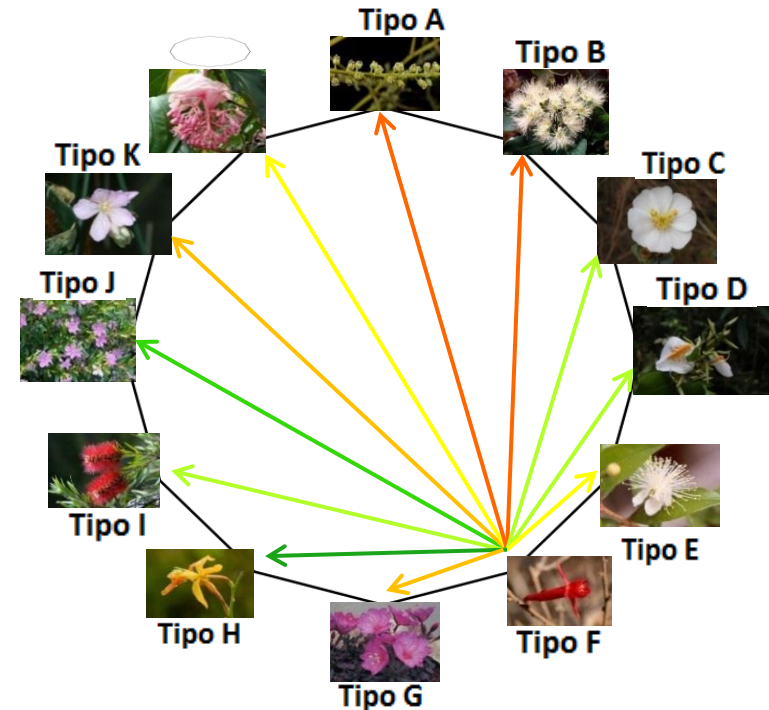


	Distância morfológica	Distância filogenética
TIPO D - TIPO A	2.1737	0.0604
TIPO D - TIPO B	1.624904	0.04666667
TIPO D - TIPO C	0.643651	0.07
TIPO D - TIPO E	0.7924779	0.0488
TIPO D - TIPO F	0.9086934	0.063125
TIPO D - TIPO G	0.9825545	0.07471429
TIPO D - TIPO H	0.5224421	0.06216667
TIPO D - TIPO I	1.250637	0.0405
TIPO D - TIPO J	1.851442	0.0535
TIPO D - TIPO K	1.296541	0.07171429
TIPO D - TIPO L	1.718596	0.0445

Figura 2.8.: Distância morfológicas e filogenéticas médias entre os representantes dos tipos florais C e D e todos os outros tipo. A cor das setas nos diagramas mostra rotas mais maleáveis de adaptação, onde vermelho é a rota mais difícil de adaptação e verde a mais fácil.

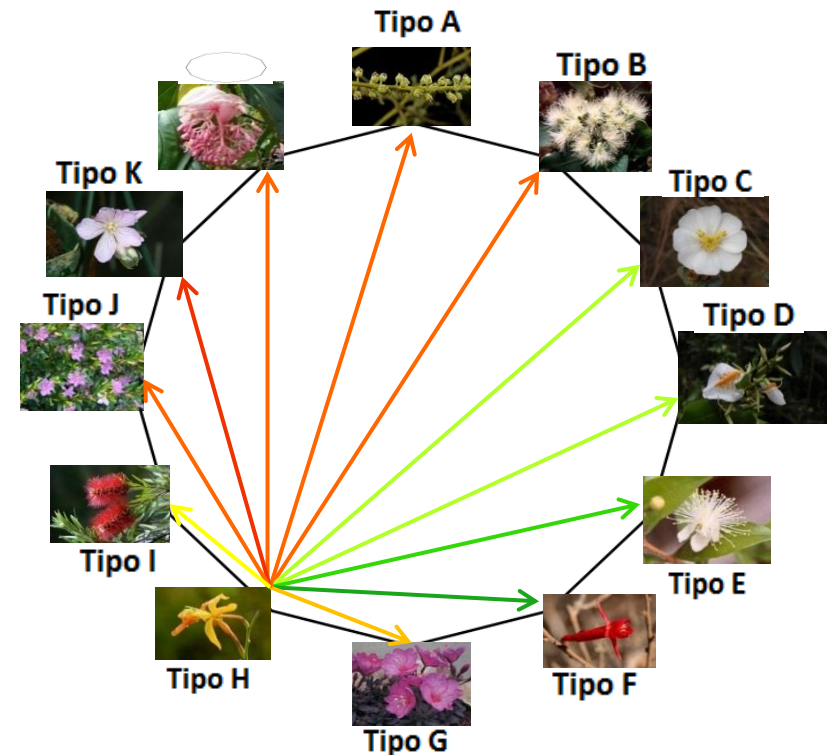
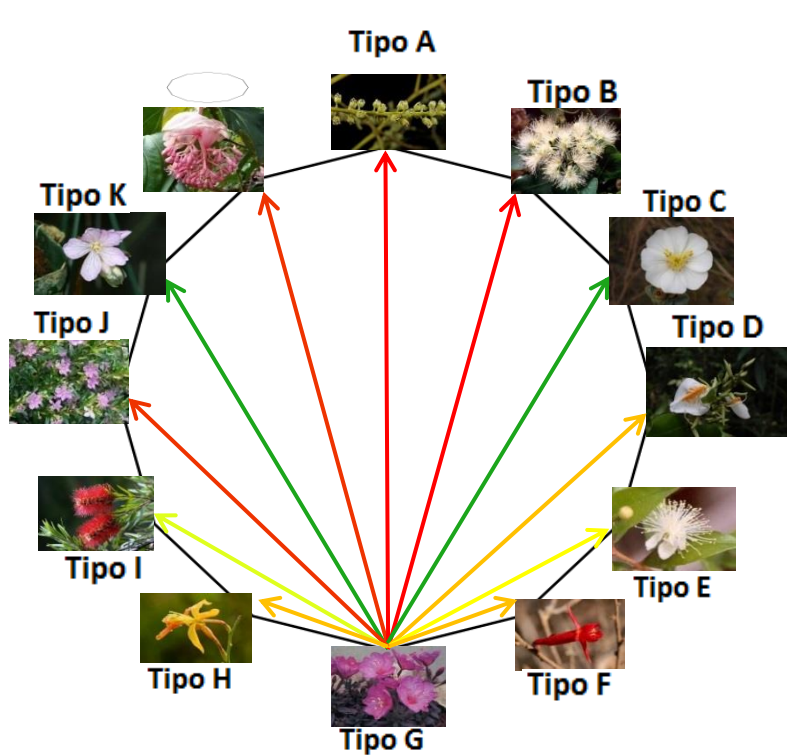


	Distância morfológica	Distância filogenética
TIPO E - TIPO A	1.5437	0.05300889
TIPO E - TIPO B	0.9799008	0.04364444
TIPO E - TIPO C	0.7177146	0.05681481
TIPO E - TIPO D	0.7924779	0.0488
TIPO E - TIPO F	1.371365	0.05399167
TIPO E - TIPO G	1.383473	0.06129048
TIPO E - TIPO H	1.22405	0.05156667
TIPO E - TIPO I	1.22978	0.0366
TIPO E - TIPO J	1.746268	0.04573333
TIPO E - TIPO K	1.380337	0.05719048
TIPO E - TIPO L	1.522198	0.05373333



	Distância morfológica	Distância filogenética
TIPO F - TIPO A	2.3188	0.05749167
TIPO F - TIPO B	1.888792	0.06179167
TIPO F - TIPO C	0.8931306	0.062125
TIPO F - TIPO D	0.9086934	0.063125
TIPO F - TIPO E	1.371365	0.05399167
TIPO F - TIPO G	0.3918293	0.068875
TIPO F - TIPO H	0.6274787	0.04779167
TIPO F - TIPO I	0.9263419	0.054125
TIPO F - TIPO J	1.349919	0.05278125
TIPO F - TIPO K	0.7718148	0.06698214
TIPO F - TIPO L	1.375407	0.06121875

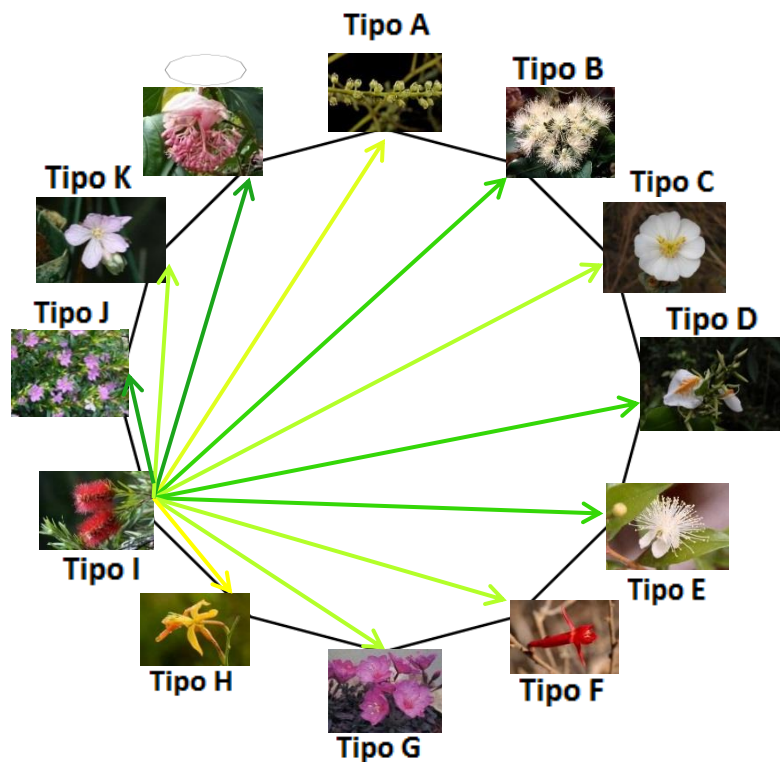
Figura 2.9.: Distância morfológicas e filogenéticas médias entre os representantes dos tipos florais E e F e todos os outros tipo. A cor das setas nos diagramas mostra rotas mais maleáveis de adaptação, onde vermelho é a rota mais difícil de adaptação e verde a mais fácil.



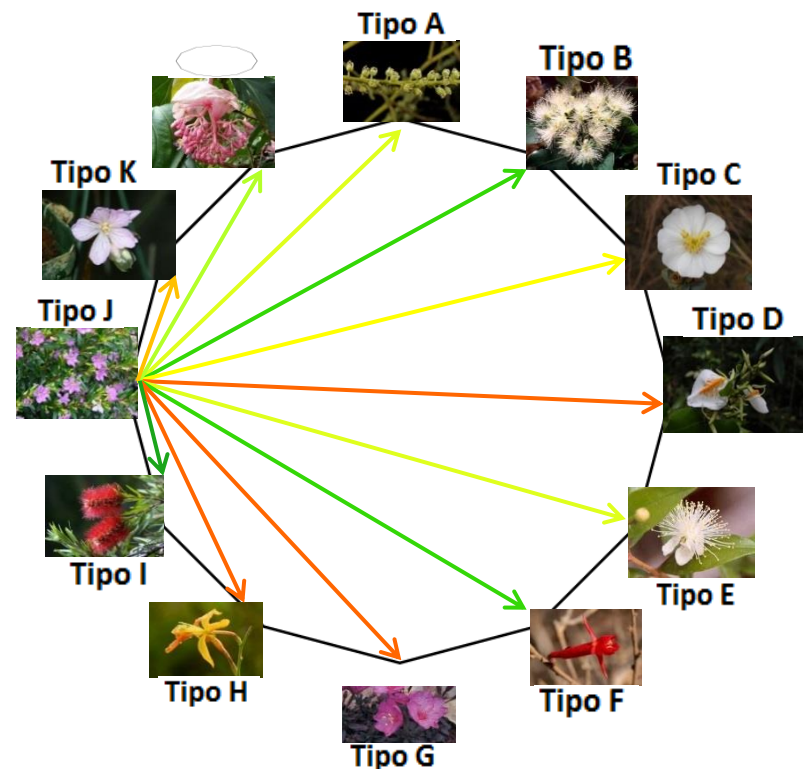
	Distância morfológica	Distância filogenética
TIPO G - TIPO A	2.2516	0.06571429
TIPO G - TIPO B	1.840457	0.0732381
TIPO G - TIPO C	0.8845613	0.04778571
TIPO G - TIPO D	0.9825545	0.07471429
TIPO G - TIPO E	1.383473	0.06129048
TIPO G - TIPO F	0.3918293	0.068875
TIPO G - TIPO H	0.7202407	0.06827381
TIPO G - TIPO I	0.8136444	0.064
TIPO G - TIPO J	1.218044	0.07033929
TIPO G - TIPO K	0.6184672	0.03912245
TIPO G - TIPO L	1.254392	0.06526786

	Distância morfológica	Distância filogenética
TIPO H - TIPO A	2.4789	0.05824444
TIPO H - TIPO B	1.970088	0.06155556
TIPO H - TIPO C	0.8833028	0.05825926
TIPO H - TIPO D	0.5224421	0.06216667
TIPO H - TIPO E	1.22405	0.05156667
TIPO H - TIPO F	0.6274787	0.04779167
TIPO H - TIPO G	0.7202407	0.06827381
TIPO H - TIPO I	1.272629	0.05441667
TIPO H - TIPO J	1.814774	0.05397917
TIPO H - TIPO K	1.211449	0.06783333
TIPO H - TIPO L	1.769276	0.05816667

Figura 2.10.: Distância morfológicas e filogenéticas médias entre os representantes dos tipos florais G e H e todos os outros tipo. A cor das setas nos diagramas mostra rotas mais maleáveis de adaptação, onde vermelho é a rota mais difícil de adaptação e verde a mais fácil.

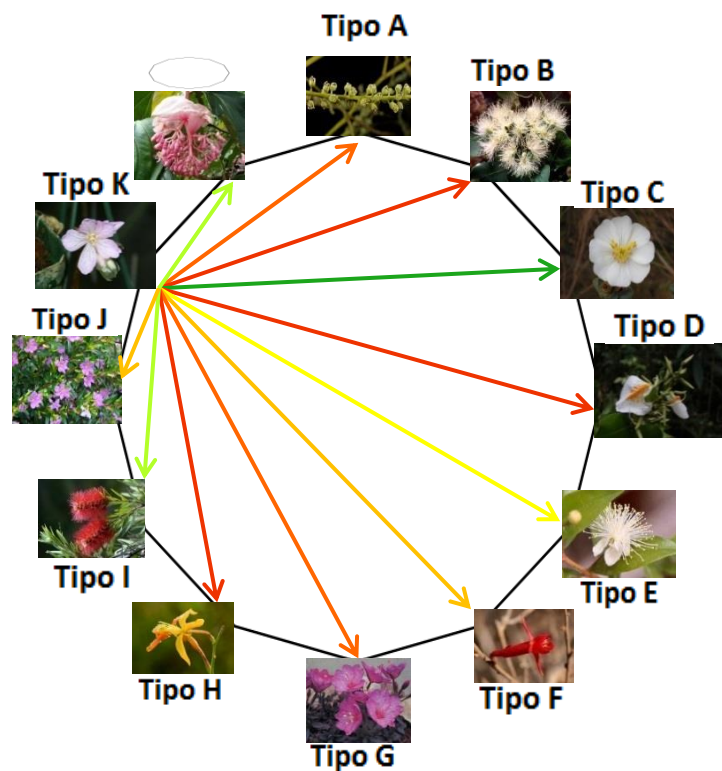


	Distância morfológica	Distância filogenética
TIPO I - TIPO A	1.5760	0.05136667
TIPO I - TIPO B	1.27651	0.02783333
TIPO I - TIPO C	0.83356	0.06122222
TIPO I - TIPO D	1.250637	0.0405
TIPO I - TIPO E	1.22978	0.0366
TIPO I - TIPO F	0.9263419	0.054125
TIPO I - TIPO G	0.8136444	0.064
TIPO I - TIPO H	1.272629	0.05441667
TIPO I - TIPO J	0.7925241	0.04
TIPO I - TIPO K	0.5437473	0.06085714
TIPO I - TIPO L	0.6625651	0.050375

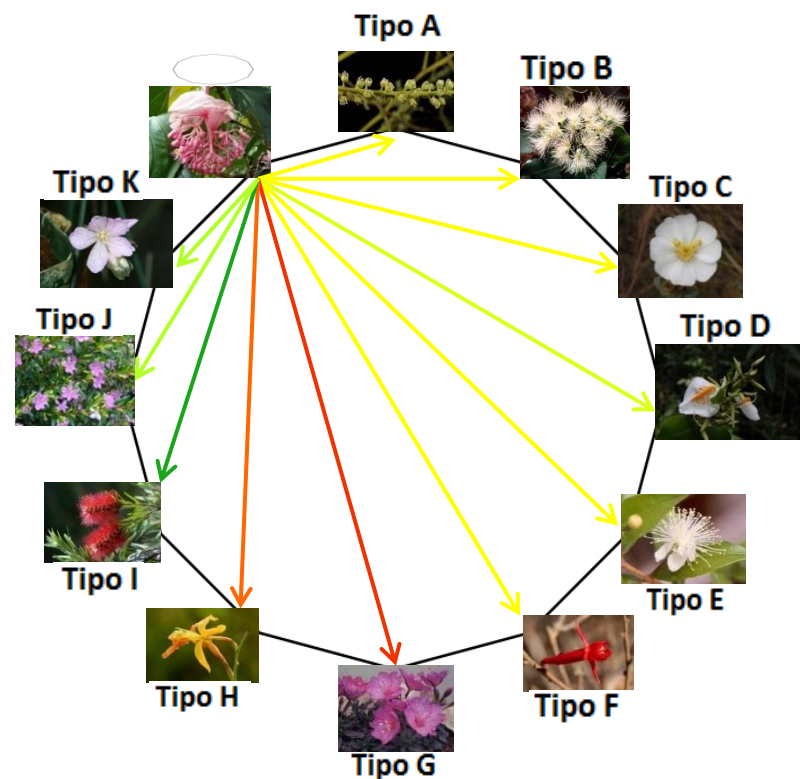


	Distância morfológica	Distância filogenética
TIPO J - TIPO A	1.6578	0.0528
TIPO J - TIPO B	1.517451	0.04729167
TIPO J - TIPO C	1.368477	0.06447222
TIPO J - TIPO D	1.851442	0.0535
TIPO J - TIPO E	1.746268	0.04573333
TIPO J - TIPO F	1.349919	0.05278125
TIPO J - TIPO G	1.218044	0.07033929
TIPO J - TIPO H	1.814774	0.05397917
TIPO J - TIPO I	0.7925241	0.04
TIPO J - TIPO K	0.7175577	0.06666071
TIPO J - TIPO L	0.6265936	0.05771875

Figura 2.11.: Distância morfológicas e filogenéticas médias entre os representantes dos tipos florais I e J e todos os outros tipo. A cor das setas nos diagramas mostra rotas mais maleáveis de adaptação, onde vermelho é a rota mais difícil de adaptação e verde a mais fácil.



	Distância morfológica	Distância filogenética
TIPO K - TIPO A	1.8203	0.06207619
TIPO K - TIPO B	1.508497	0.06933333
TIPO K - TIPO C	0.9205326	0.04403175
TIPO K - TIPO D	1.296541	0.07171429
TIPO K - TIPO E	1.380337	0.05719048
TIPO K - TIPO F	0.7718148	0.06698214
TIPO K - TIPO G	0.6184672	0.03912245
TIPO K - TIPO H	1.211449	0.06783333
TIPO K - TIPO I	0.5437473	0.06085714
TIPO K - TIPO J	0.7175577	0.06666071
TIPO K - TIPO L	0.7105759	0.06175



	Distância morfológica	Distância filogenética
TIPO L - TIPO A	1.4249	0.06083333
TIPO L - TIPO B	1.264654	0.05733333
TIPO L - TIPO C	1.188468	0.06227778
TIPO L - TIPO D	1.718596	0.0445
TIPO L - TIPO E	1.522198	0.05373333
TIPO L - TIPO F	1.375407	0.06121875
TIPO L - TIPO G	1.254392	0.06526786
TIPO L - TIPO H	1.769276	0.05816667
TIPO L - TIPO I	0.6625651	0.050375
TIPO L - TIPO J	0.6265936	0.05771875
TIPO L - TIPO K	0.7105759	0.06175

Figura 2.12.: Distância morfológicas e filogenéticas médias entre os representantes dos tipos florais K e L e todos os outros tipo. A cor das setas nos diagramas mostra rotas mais maleáveis de adaptação, onde vermelho é a rota mais difícil de adaptação e verde a mais fácil.

DISCUSSÃO

Distância morfológica entre tipos florais e distribuição de espécies no MDS

Nossos resultados da análise de UPGMA mostram que é possível dividir a ordem Myrtales em doze tipos florais a partir das diferenças morfológicas das estruturas de floração e que há indicações de que alguns desses tipos florais representem uma interação com grupos funcionais específicos de polinizadores. Análises estatísticas reforçam que em todos os caracteres analisados, exceto sexo floral, estão sendo relevantes na explicação dos diferentes tipos florais obtidos pela análise de UPGMA. Além disso, algumas dessas características morfológicas parecem indicar presumíveis grupos funcionais de polinizadores pelo conceito de síndromes de polinização (por exemplo, cor vermelha associada a pássaros) (Willmer, 2011).

Nossa análise de MDS mostra espécies morfológicamente similares ocupando pontos próximos no espaço MDS. Ao incluir os resultados de tipos florais formados pela análise de UPGMA, é possível, também, visualizar quais tipos florais têm uma morfologia mais restrita (exemplo tipo G), ocupando um espaço menor no MDS, e quais tipos têm uma morfologia mais variável (exemplo tipo J), ocupando um espaço maior no MDS. Essa proximidade morfológica entre as espécies que influenciou a formação de diferentes tipos florais no UPGMA também parece influenciar a probabilidade de atraírem um mesmo tipo de polinizador. Parece ser fácil associar a maioria dos tipos florais encontrados em nossa pesquisa com grupos funcionais específicos de polinizadores, como os grupos A, B, D, E, F, H e I (insetos de corpo pequeno e anemofilia, morcegos, abelhas, abelhas, ornitofilia, enfingídeos e ornitofilia, respectivamente). Entretanto, alguns tipos florais encontrados aqui parecem ser mais difíceis de associar a um tipo específico de polinizador, como os grupos C, G, J, K e L. Provavelmente, esse fato deve-se a: 1º) nossas informações de polinizadores são muito gerais e diferenças surgiriam caso um estudo mais detalhado fosse realizado; 2º) os caracteres florais utilizados aqui são unicamente morfológicos e, de qualquer modo, muito gerais, e não são suficientes para restringir melhor todos os tipos florais de acordo com um grupo específico de polinizador (características como fenologia, horário de antese, aroma e composição do néctar também são fundamentais na polinização e não foram amostradas aqui); 3º) os tipos florais sem polinizador específico representam sistemas de polinização mais generalistas, que são comuns em vários tipos de ambientes

(Waser, 1983; Feinsinger, 1987; Roubik, 1992; Renner & Feil, 1993; Waser & Price, 1993).

O resultado de MDS também indica similaridades em sistemas de polinização entre tipos florais diferentes, mas que ocupam espaços próximos no espaço MDS. Exemplos disso são vistos entre os grupos F e H. Os dois tipos encontram-se bem próximos no espaço MDS, com uma distância morfológica média de 0.6274787 entre eles. Isso pode ocorrer porque beija-flores e sunbirds, principais polinizadores do tipo F, e esfingídeos, principal polinizador do tipo H, tem um comportamento de polinização similar, levando a formação de flores morfológicamente semelhantes por pressões seletivas semelhantes (Grant, 1992; Fleming, 2004). Em *Quisqualis indica* (Combretaceae – tipo F), uma flor atraente tanto para pássaros quanto para esfingídeos, a diferença entre os dois meios de polinização está no horário das visitas: as mariposas visitam a flor a noite logo após a antese e os pássaros visitam de dia no dia seguinte (Eisikowitch, 1987). Outro exemplo ocorre no gênero *Oenothera* (Onagraceae – tipo H) que possui entre suas espécies flores morfológicamente bastante similares, mas algumas são polinizadas por pássaros e outras por mariposas (Barthell, 1997). *Oenothera elata*, a espécie que analisamos aqui, é uma das polinizadas por esfingídeos (Gregory, 1963). Vários outros exemplos similares podem ser citados (ex.: *Ruizterania* tipo D e polinização por esfingídeos – Rodriguez, 2011; Tipo I e Tipo F e polinização por pássaros; *Eucalyptus* e *Duabanga* e polinização por morcegos - Parry-Jones, 1991; Fleming, 2009). Já uma distância morfológica muito grande, como a do tipo A (polinização por vento e insetos pequenos) para H (polinização por esfingídeos), de 2.4789, indica que é muito pouco provável que eles compartilhem polinizadores.

A distância morfológica entre espécies dentro de um mesmo tipo floral também pode ajudar a levantar hipóteses sobre a polinização de uma determinada espécie. No tipo floral A, por exemplo, encontram-se flores que utilizam como estratégia de polinização a anemofilia. Estas espécies possuem flores bastante diminutas, em grande quantidade por inflorescência e em cores pouco chamativas, características geralmente associadas à anemofilia (Renner, 1984). Friedman (2008) cita, também, que a anemofilia evolui mais frequentemente em linhagens que já possuem flores unissexuais ou plantas dioicas. Apesar de sexo não ser uma característica significativa para a classificação dos grupos, nota-se que a maioria das espécies com esses sistemas sexuais

estão agrupadas no grupo A, onde temos *Crypteronia paniculata* (Crypteroniaceae) e *Conocarpus erectus* (Combretaceae) fazendo polinização por vento (Bertrand, 1983; Renner, 1984). Isso pode indicar que outras espécies dentro desse grupo de morfologia similar podem também estar realizando polinização pelo vento. *Terminalia catappa* (Combretaceae), por exemplo, seria um bom candidato. Apesar de atrair insetos pequenos (assim como *Conocarpus erectus*), possui flores unissexuais, morfologia floral semelhante à *Crypteronia* e uma grande quantidade pólen de tamanho pequeno (Patel, 1984; Chaves, 2006), características típicas de anemofilia, apesar de nenhuma referência para essa informação ter sido encontrada.

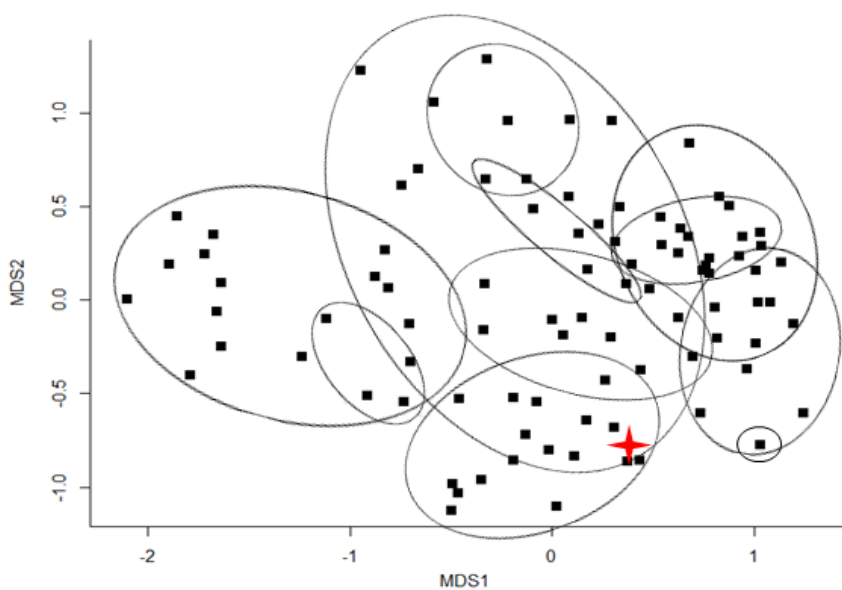


Figura 2.13.: localização do ancestral comum no espaço MDS

Outra análise interessante diz respeito à distribuição como um todo das espécies e tipos florais analisados no MDS. Observamos que há uma maior concentração de diferentes espécies e tipos florais no lado direito do espaço MDS (Figura 2.13). Enquanto isso, no lado esquerdo do MDS, vemos poucas espécies e, conseqüentemente, um número menor de tipos florais possíveis. Por algum motivo, a ordem Myrtales não explora bem as possibilidades de tipos florais do lado esquerdo do MDS, que seriam espécies com flores semelhantes aos tipos A e B (flores pequenas, em grande quantidade na inflorescência e cor branca ou creme).

Um possível motivo para isso é que a própria estimativa de fenótipo floral do ancestral comum da ordem, como visto no Capítulo I, encontra-se um pouco deslocado para a direita do MDS (marcado em vermelho na Figura 2.13). Como há um forte sinal filogenético para os tipos florais, é esperado que as estratégias mais comuns sejam

aquelas mais parecidas com o ancestral comum. Alguns estudos (Blomberg & Garland, 2002; Losos, 2008; Ackerly, 2009) chamam essa tendência de conservação filogenética de nicho, ou seja, a tendência de manter uma morfologia adaptada a um determinado nicho ecológico ocupado pelo ancestral comum da linhagem.

Evolução convergente vs Inércia filogenética

Sistemas de polinização formados por evolução convergente, onde os representantes não são necessariamente filogeneticamente próximos entre si, são comuns em angiospermas, inclusive tendo levado a elaboração do conceito de síndromes de polinização (Delpino, 1868-1875; revisado por Fenster, 2004). Wolfe & Sowell (2006) dizem, ainda, que evidências de evolução convergente em estruturas reprodutivas de linhagens não relacionadas de plantas sugerem um certo grau de especialização floral.

Entretanto, nossos resultados demonstram que na ordem Myrtales há uma forte carga filogenética guiando a evolução dos tipos florais, demonstrado pelo sinal filogenético alto ($\lambda = 0,8$). Apesar de Dudley *et al.*, (2007) dizer que não encontrou *constraint* filogenéticos em traços florais, é possível que quando essas características sejam abordadas em conjunto, analisando o design floral como um todo, esse *constraint* seja notado. Além disso, vários trabalhos (Stebbins, 1970; Crepet, 1983, 1984; Pauw, 1998; Tripp, 2008) corroboram estes resultados, mostrando que *constraints* filogenéticos na morfologia floral fazem com que espécies filogeneticamente mais próximas tendam a estar associadas a grupos funcionais de polinizadores semelhantes. Pode-se dizer que, em Myrtales, há uma intensa inércia filogenética de tipos morfológicos da flor, ou seja, uma tendência a características permanecerem semelhantes ao longo da evolução dentro de uma mesma linhagem (Blomberg, 2002).

Apesar de essa parecer ser a regra em Myrtales, também parece haver exceções. Em alguns grupos, a evolução convergente pode ser mais significativa em seus representantes do que a inércia filogenética. Um cálculo simples de média da distância filogenética entre os representantes de cada tipo floral mostra que em nove dos doze tipos, os representantes são mais próximos filogeneticamente entre si do que o esperado ao acaso (ver Figura 2.6 nos Resultados) e que padrões de floração compartilhados por linhagens próximas são mais comuns que evolução convergente entre táxons distantes. Entretanto, padrões de evolução convergente pouco influenciados pela filogenia são

vistos em três dos doze tipos, nos grupos A, F e L. Isso mostra que a história evolutiva que levou a formação desses três tipos florais é menos influenciada por inércia filogenética, indicando que há uma probabilidade maior que esses tipos florais apareçam forma independente em linhagens distintas. Resultados semelhantes foram encontrado por Tripp *et al.*, (2008) com *Ruellia* (Acanthaceae, ordem Lamiales), indicando que tipos florais associados a ornitofilia (semelhante às do tipo F dessa pesquisa) apresentam uma maior taxa de evolução convergente entre múltiplas linhagens do que os associados a esfingídeos e morcegos (aqui semelhantes aos grupo B e H), que são mais influenciados pela filogenia e mais restritos a determinadas linhagens.

Um dos prováveis motivos de uma maior influência da filogenia na formação dos tipos florais é a coevolução entre planta e grupos de animais polinizadores (Gilbert & Raven, 1975). Essa coevolução pode fazer com que plantas e polinizadores evoluam aumentando o grau de interação entre eles e tendam a manter essa relação ao longo da história evolutiva da linhagem. Enquanto isso, em tipos florais menos associados a filogenia, como em A, F e L, o principal processo evolutivo deve ser a evolução convergente, levando a tipos florais semelhantes pois compartilham pressões seletivas semelhantes, que, nesse caso, são representadas pelo polinizadores (Hapeman & Inoue, 1997; Johnson *et al.*, 1998; Pérez *et al.*, 2006). O fato de o tipo floral A possuir espécies com características anemófilas entre seus representantes corrobora para essa hipótese, tendo em vista que não há a possibilidade de coevolução entre tipos florais e o vento, como poderia ocorrer com a polinização por animais.

Fronteiras adaptativas entre os diferentes tipos de flor

Independentemente se a formação de um tipo floral ser mais influenciado por inércia filogenética ou por evolução convergente, certas fronteiras adaptativas entre diferentes tipos florais são mais maleáveis do que outras (ver diagramas de adaptação das Figuras 26 a 31). Levando em consideração que há um forte sinal filogenético na formação de tipos florais, indicando uma maior inércia filogenética na formação desses grupos, aqueles tipos florais filogeneticamente mais próximos terão uma maior facilidade de adaptação entre as estratégias de polinização que representam. Ou seja, há uma maior facilidade de evolução para tipos florais filogeneticamente mais próximos, pois os *constraints* filogenéticos são menores. Como visto anteriormente, essa facilidade de adaptação independe da proximidade morfológica entre os grupos, pois não há correspondência entre a distância morfológica e a distância filogenética entre

tipos florais (mesmo que o sinal filogenético para os tipos seja alto). Essas seriam adaptações passíveis de ocorrer “a curto prazo” na história evolutiva da ordem, enquanto as adaptações mais distantes filogeneticamente poderiam ocorrer, mas a longo prazo.

O histórico de evolução entre estratégias de polinização na ordem mostra que essas fronteiras próximas entre diferentes grupos florais podem já ter contribuído com adaptações de mudança de sistemas de polinização no passado. Alguns estudos (Grant, 1994; Kay *et al.*, 2005; Smith *et al.*, 2006) mostram, por exemplo, que a evolução da polinização por beija flores, cujas espécies aqui estão localizadas no Tipo F, pode ter evoluído independentemente várias vezes a partir de polinização por esfingídeos em diversas famílias, o que faz sentido já que as flores polinizadas por esfingídeos (grupo H) possui uma distância filogenética próxima do tipo F.

Compreender a importância desses constraints filogenéticos na capacidade de adaptação das plantas e de outros seres vivos é essencial para a compreensão da evolução da biodiversidade e preservação da mesma (Gould, 1991; Foote, 1997; Losos, 2008; Futuyma, 2010), tendo em vista que esse tipo de pesquisa pode nos trazer suposições de como estes grupos lidam com desafios ecológicos atuais, como mudanças climáticas, fragmentação do habitat, introdução de espécies exóticas, entre outros.

CONCLUSÃO

Nossa pesquisa demonstrou que é possível dividir as espécies estudadas em doze tipos florais, levando em consideração as características morfológicas analisadas. Há um forte sinal filogenético para a formação desses tipos florais. Esse alto valor de sinal filogenético pode ser interpretado uma forte inércia filogenética na evolução dos tipos florais, o que leva a uma conservação filogenética de nicho e uma menor ocorrência de tipos florais formados por evolução convergente. A conservação filogenética de nicho também impede a ordem de explorar certos tipos florais, como aqueles localizados no lado esquerdo do MDS.

Levamos a hipótese de que a distância filogenética entre tipos florais representa uma maleabilidade de evolução. A distância morfológica entre tipos florais, por outro lado, representa a probabilidade de compartilhar um mesmo grupo funcional de polinizador. Além disso, concluímos através do cálculo de distância filogenética entre representantes de cada grupo que a maior parte dos tipos florais encontrados se

desenvolveu, provavelmente, através de um processo de coevolução com certos tipos de polinizadores e menos comumente em um processo de evolução convergente. Nossos resultados nos dão uma ideia da capacidade de adaptação dos sistemas de polinização e como eles vêm contribuindo para a adaptabilidade reprodutiva das Myrtales.

REFERÊNCIAS

- Abe, T. 2006. **Threatened Pollination Systems In Native Flora Of The Ogasawara (Bonin) Islands.** *Annals of Botany* 98, 317–334.
- Ackerly, D. 2009. **Conservatism And Diversification Of Plant Functional Traits: Evolutionary Rates Versus Phylogenetic Signal.** *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 106:19699–19706
- Barthell, J. F. & Knops J. M. H. 1997. **Visitation Of Evening Primrose By Carpenter Bees: Evidence Of A "Mixed" Pollination Syndrome.** *S. W. Naturalist* 42: 86-93.
- Bertrand, R. 1983. **Pollen From Four Common New World Mangroves In Jamaica.** *Grana* 22: 147-151.
- Blomberg S. P. & Garland T. Jr. 2002. **Tempo And Mode In Evolution: Phylogenetic Inertia, Adaptation And Comparative Methods.** *J. Evol. Biol.* 15:899–910.
- Brice, A. T., Dahl, K. H. & Grau Brice, C. R. 1989. **Pollen Digestibility By Hummingbirds And Psittacines.** *The Condor* 91(3): 681-688
- Chaves, S. A. M. & Reinhard, K. J. 2006. **Critical Analysis Of Coprolite Evidence Of Medicinal Plant Use, Piauí, Brazil** *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 237 (2006) 110 –118
- Clinebell, R. R., Crowe, A., Gregory, D. P. & Hoch, P. C. 2004. **Pollination Ecology of Gaura and Calylophus (Onagraceae, Tribe Onagreae) in Western Texas, U.S.A.** *Ann. Missouri Bot. Gard.* 91(3):369-400

Conti, E., Litt, A. & Sytsma, K. J. 1996. **Circumscription Of Myrtales And Their Relationships To Other Rosids: Evidence From *RbcL* Sequence Data.** *American Journal of Botany* 83: 221–233.

Crepet, W. L. 1983. **The Role Of Insect Pollination In The Evolution Of Angiosperms.** In: Real L, ed. *Pollination biology*. New York: Academic Press, 29-50.

Crepet, W. L. 1984. **Advanced (Constant) Insect Pollination Mechanisms: Pattern Of Evolution Vis-A-Vis Angiosperm Diversity.** *Annals of the Missouri Botanical Garden* 71: 607- 630.

Crepet, W. L. & Niklas, K. J. 2009. **Darwin’s Second “Abominable Mystery”: Why Are There So Many Angiospermspecies?** *Amer. J. Bot.* 96: 366–381

Cruden, R. W. 1976. **Fecundity As A Function Of Nectar Production And Pollen-Ovule Ratios.** In J. Burley and B. T. Styles (Eds.). *Tropical trees-variation, breeding and conservation*, pp. 171-178. Linn. Soc. Sympos. No. 2.

Culley, T. M., Weller, S. G. & Sakei, A. K. 2002. **The Evolution Of Wind Pollination In Angiosperms.** *Trends in Ecology & Evolution* 17(8): 361-369.

Darwin, C. 1859. **On The Origin Of Species By Means Of Natural Selection, Or The Preservation Of Favoured Races In The Struggle For Life.** London: John Murray

Darwin, C. R. 1862. **On The Two Forms, Or Dimorphic Condition, In The Species Of *Primula*, And On Their Remarkable Sexual Relations.** *Journal of the Proceedings of the Linnean Society of London (Botany)* 6: 77–96.

Delpino, E. 1868-1875. **Ulteriori Osservazione Sulla Dico-Gamia Nel Regno Vegetale.** Atti Della Societa Italiana di Scienze Naturali e dei Museo Civico di Storia et Natuturale di Milano 11, 12.

Dudley, L. S., Mazer, S. J. & Galusky, P. 2007. **The Joint Evolution Of Mating System, Floral Traits And Life History In *Clarkia* (Onagraceae): Genetic Constraints Vs. Independent Evolution.** *J. Evol. Biol.* 20: 2200–2218

- Edwards, S. & Naeem, S. 1993. **The Phylogenetic Component Of Cooperative Breeding In Perching Birds.** *American Naturalist* 141: 754-789.
- Eisikowitch, D. & Rotem, R. 1987. **Flower Orientation And Color Change In *Quisqualis Indica* And Their Possible Role In Pollinator Partitioning.** *Bot. Gaz.* 148: 175–179.
- Feinsinger, P. 1987. **Effects Of Plant Species On Each Other's Pollination: Is Community Structure Influenced?** *Trends Ecol Evol* 2:123–126
- Fenster, C. B., Armbruster, W. S., Wilson, P., Dudash, M. R. & Thomson, J. D. 2004. **Pollination Syndromes And Floral Specialization.** *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics* 35: 375–403.
- Fleming P. A., Hartman-Bakken B., Lotz C. N. & Nicolson S. W. 2004. **Concentration And Temperature Effects On Sugar Intake And Preferences In A Sunbird And A Hummingbird.** *Funct. Ecol.* 18: 223–232.
- Fleming, T. H., Geiselman, C. & Kress W. J. 2009. **The Evolution Of Bat Pollination: A Phylogenetic Perspective.** *Annals of Botany* 104: 1017 – 1043 .
- Fontaine, C., Dajoz, I., Meriguet, J. & Loreau, M. 2006. **Functional Diversity Of Plant-Pollinator Interaction Webs Enhances The Persistence Of Plant Communities.** *PLoS Biology* 4:e1.
- Foot, M. 1997. **The Evolution Of Morphological Diversity.** *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 28:129–152.,
- Frankie, G. W., Haber, W. A., Opler, P. A. & Bawa, K. S. 1983. **Characteristics And Organization Of The Large Bee Pollination System In The Costa Rican Dry Forest.** *Handbook of experimental pollination biology* pp 411-447
- Friedman, J. & Barrett, S. C. H. 2008 **A Phylogenetic Analysis Of The Evolution Of Wind Pollination In The Angiosperms.** *International Journal of Plant Sciences.* 169:49–58.

- Futuyma, D. J. 2010. **Evolutionary Constraint And Ecological Consequences.** *Evolution* 64:1865–1884.
- Gilbert, L. E. & Raven, P. H. 1975. **Coevolution Of Animals And Plants.** *University of Texas Press*, Austin, Texas, USA.
- Gould, S. J. & Lewontin, R. C. 1979. **The Spandrels Of San Marco And The Panglossian Paradigm: A Critique Of The Adaptationist Programme.** *Proc Roy Soc Lond, Ser B* 205:581–598
- Gould S. J. 1991. **The Disparity Of The Burgess Shale Arthropod Fauna And The Limits Of Cladistics Analysis: Why We Must Strive To Quantify Morphospace.** *Paleobiology* 17:411–423.
- Graham, S. 1984. **Alzateaceae, A New Family Of Myrtales In The American Tropics** *Annals of the Missouri Botanical Garden* 71(3):757-779
- Grant, V. 1992. **Floral Isolation Between Ornithophilous And Sphingophilous Species Of Ipomopsis And Aquilegia.** *Proc. Nat. Acad. Sci. USA* 89:11828-11831.
- Grant, V. 1994. **Modes And Origins Of Mechanical And Ethological Isolation In Angiosperms.** *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* 91: 3–10.
- Gregory, D. 1963. **Hawkmoth Pollination In The Genus Oenothera.** - *Aliso* 5: 357-384.
- Grimaldi, D. A. 1999. **The Co-Radiations Of Pollinating Insects And Angiosperms In The Cretaceous.** *Annals of the Missouri Botanical Garden* 86: 373 – 406.
- Hapeman, J. R. & Inoue, K. 1997. **Plant-Pollinator Interactions And Floral Radiation In *Platanthera* (Orchidaceae).** In: Givnish, T.J.; Sytsma, K.J., editors. *Molecular Evolution and Adaptive Radiation.* New York: Cambridge University Press p. 432-454.
- Harder, L. D. & Cruzan, M. B. 1990. **An Evaluation Of The Physiological And Evolutionary Influences Of Inflorescence Size And Flower Depth On Nectar Production.** *Functional Ecology* 4 (4): 559-572.

Hingston, B. A., McQuillan, B. P. 2000. **Are Pollination Syndromes Useful Predictors Of Floral Visitors In Tasmania?** *Aust J Ecol* 25: 600-609.

Hingston, A. B., Potts, B. M. & McQuillan, P. B. 2004. **Pollination Services Provided By Various Size Classes Of Flower Visitors To *Eucalyptus Globulus* Ssp. *Globulus* (Myrtaceae)** *Australian Journal of Botany* 52(3) 353 - 369

Igic, B., Bohs, L., Kohn, J. R. 2004. **Historical Inferences From The Self-Incompatibility Locus.** *New Phytologist* 161: 97–105.

Johnson, S. D., Linder, H. P., Steiner, K. E. 1998. **Phylogeny And Radiation Of Pollination Systems In *Disa* (Orchidaceae).** *American Journal of Botany* 85, 402–411.

Johnson, S. D. 2000. **Batesian Mimicry In The Non-Rewarding Orchid *Disa Pulchra*, And Its Consequences For Pollinator Behaviour.** *Biological Journal of the Linnean Society* 71, 119–132.

Johnson, S. D. 2006. **Pollinator-Driven Speciation In Plants.** In: Harder LD, Barrett SCH, eds. *The ecology and evolution of flowers*. Oxford: Oxford University Press, 295–310.

Kay, K. M., Reeves, P. A., Olmstead, R. G. & Schemske, D. W. 2005. **Rapid Speciation And The Evolution Of Hummingbird Pollination In Neotropical *Costus* Subgenus *Costus* (Costaceae): Evidence From Nrdna ITS And Its ETS Sequences.** *Am. J. Bot.* 92: 1899–1910.

Knight, T. M., Steets, J. A., Vamosi, J. C., Mazer, S. J., Burd, M., Campbell, D. R., Dudash, M. R., Johnston, M. O., Mitchell, R. J., Ashman, T. L. 2005. **Pollen Limitation Of Plant Reproduction: Pattern And Process.** *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics* 36: 467–497.

Krewer, G. W., Delaplane, K. S., Thomas, P. A. 1996. **Screening Plants As Supplemental Forages For Pollinating Bumblebees (*Bombus* Spp.).** *HortScience* 31 (5): 750.

Kubitzki, K. 2006. **The Families and Genera of Vascular Plants, Volume 9: Flowering Plants: Eudicots - Berberidopsidales, Buxales, Crossosomatales, Fabales p.p., Geraniales, Gunnerales, Myrtales p.p., Proteales, Saxifragales, Vitales, Zygophyllales, Clusiaceae Alliance, Passifloraceae Alliance, Dilleniaceae, Huaceae, Picramnia.** Springer-Verlag

Larson, B. M. H. & Barrett, S. C. H. 1999. **The pollination ecology of buzz-pollinated *Rhexia virginica* (Melastomataceae).** *American Journal of Botany* 86: 502-511.

Losos, J. B. 2008. **Phylogenetic niche conservatism, phylogenetic signal and the relationship between phylogenetic relatedness and ecological similarity among species.** *Ecol. Lett.* 11:995–1007.

Lughadha N. E. M. & Proença C. 1996. **A survey of the reproductive biology of the Myrtoideae (Myrtaceae).** *Annals of the Missouri Botanical Garden* 83: 480–503.

Maechler, M., Rousseeuw, P., Struyf, A., Hubert, M. & Hornik, K. 2013. **cluster: Cluster Analysis Basics and Extensions.** R package version 1.14.4.

Milet-Pinheiro C. & Schlindwein P. 2008. **Comunidade de abelhas (Hymenoptera, Apoidea) e plantas em uma área do Agreste pernambucano** *Brasil Revista Brasileira de Entomologia* 58:625-636

Mitchell, R. J., Flanagan, R. J., Brown, B. J., Waser, N. M. & Karron, J. D. 2009. **New frontiers in competition for pollination.** *Annals of Botany* 103: 1403–1413.

Morgan, M. T. 2006. **Selection on reproductive characters: conceptual foundations and their extension to pollinator interactions.** In: Harder, L. D., Barrett, S. C. H., eds. *The ecology and evolution of flowers.* Oxford: Oxford University Press, 25–40.

Mouquet, N., Devictor, V., Meynard, C. N., Munoz, F., Bersier, L. F., Chave, J., Coueron, P., Dalecky, A., Fontaine, C., Gravel, D., Hardy, O. J., Jabot, F., Lavergne, S., Leibold, M., Mouillot, D., Münkemüller, T., Pavoine, S., Prinzing, A., Rodrigues, A. S. L., Rohr, R. P., Thébault, E. and Thuiller, W. (2012), **Ecophylogenetics: advances and perspectives.** *Biological Reviews* 87: 769–785.

Myerscough. 1998. **Ecology of Myrtaceae with special reference to the Sydney region.** *Cunninghamia* 5(4):787-807.

Pauw, A. 1998. **Pollen Transfer On Birds' Tongues.** *Nature* 394: 731–732.

Perez, F., Arroyo, M. T. K., Medel, R., Hershkovitz, M. A. 2006. **Ancestral Reconstruction Of Flower Morphology And Pollination Systems In *Schizanthus* (Solanaceae).** *American Journal of Botany* 93:1029– 1038.

Plant List. 2013. **www.theplantslist.org.**

Pagel, M. 1999. **Inferring The Historical Patterns Of Biological Evolution.** *Nature* 401: 877–884.

Patel, V. C., Skvarla, J. J. & Raven, P. H. 1984. **Pollen Characters In Relation To The Delimitation Of Myrtales.** *Annals of the Missouri Botanical Garden* 71: 858–969.

Pellmyr, O. 2002. **Pollination By Animals.** In C. M. Herrera and O. Pellmyr [eds.], *Plant–animal interactions, an evolutionary approach*, 157–184. Blackwell, Oxford, UK.

Parry-Jones, K. A. & Augee, M. L. 1991. **The Diet Of Flying-Foxes In The Sydney And Gosford Areas Of New South Wales, Based On Sighting Reports 1986 1990** *Australian Zoologist* 27(3,4): 49

Raven, P. 1979. **A Survey Of Reproductive Biology In Onagraceae.** *New Zeal. J. Bot.* 17:575-593.

Regalado, J. C. 1990. **Revision of *Medinilla* (Melastomataceae) of Borneo** *Blumea* 35: 5–70.

Renner, S. S. 1984. **Crypteroniaceae A. DC., Prodr. 16, 2:677 (July 1868), Nom. Cons.**

Renner, S. S. 1989. **A Survey Of Reproductive Biology In Neotropical Melastomataceae And Memecylaceae.** *Annals of the Missouri Botanical Garden* 76:496-518.

- Renner, S. S. 1990. **A Revision of Rhynchanthera (Melastomataceae)** *Nord. J. Bot.* 9: 601-630
- Renner, S. S. & Feil, J. P. 1993. **Pollinators Of Tropical Dioecious Angiosperms.** *American Journal of Botany* 81:1100-1107.
- Renner, S. S. & Feil, J. P. 1998. **Pollinators Of Tropical Dioecious Angiosperms** *Am J Bot* 82: 596 - 606
- Revell, L. J., Harmon, L. J. & Collar, D. C. 2008. **Phylogenetic Signal, Evolutionary Process, And Rate.** *Systematic Biology* 57: 591–601
- Rodriguez, L. R. & Sanoja, E. 2011. **Fenología, Biología floral y De Polinización De Especies De La Familia Vochysiaceae En La Guayana Venezolana** *Acta Bot. Venez.* 31 (2): 331-366.
- Roubik, D. W. 1992. **Loose Niches In Tropical Communities: Why Are There So Few Bees And So Many Trees?** Pages 327-354 in M. D. Hunter, T. Ohgushi, and P. W. Price, editors. *Effects of resource distribution on animal-plant interactions.* Academic Press, San Diego, California, USA.
- Schonenberger, J. & Conti, E. 2003. **Molecular Phylogeny And Floral Evolution Of Penaeaceae, Oliniaceae, Rhynchocalycaceae, And Alzateaceae (Myrtales).** *Amer. J. Bot.* 90: 293–309.
- Sims, J. H. 2013. **Morphological Rates Of Angiosperm Seed Size Evolution** *Evolution*
- Sytsma, K. J., Litt, A., Zjhra, M. L., Pires, J. C., Nepokroeff, M., Conti, E., Walker, J. & Wilson, P. G. 2004. **Clades, Clocks, And Continents: Historical And Biogeographical Analysis Of Myrtaceae, Vochysiaceae, And Relatives In The Southern Hemisphere** *International Journal of Plant Sciences*
- Sekercioglu, C. H. 2006. **Increasing Awareness Of Avian Ecological Function.** *Trends in Ecology and Evolution* 21: 464–471.

Linder, H. P. 1998. **Morphology And The Evolution Of Wind Pollination**. In: Owens S.J., Rudall P.J., (Eds), *Reproductive biology*. Royal Botanic Gardens, Kew, UK, pp 123–135.

Oksanen, J., Blanchet, F. G., Kindt, R., Legendre, P., Minchin, P. R., O'Hara, R. B., Simpson, G. L., Solymos, P., Henry, M., Stevens, H. & Wagner H. 2012. **vegan: Community Ecology Package. R package version 2.0-5.** <http://CRAN.R-project.org/package=vegan>

Smith, S. D. & Baum, D. A. 2006. **Phylogenetics Of The Florally Diverse Andean Clade Iochrominae (Solanaceae)**. *Am. J. Bot.* 93:1140-1153.

Stebbins G. L. 1950. **Variation And Evolution In Plants**. New York, NY: *Columbia University Press*

Stebbins, 1970

Taylor, W. A. 2009. **Laminae In Palynomorph Walls From The Middle Cambrian-Early Devonian**. *Review of Palaeobotany and Palynology* 156: 7–13.

Tobe, H., Hakki, M. I. & Langhammer, L. 1989. **Floral Nectary In *Medinilla Magnifica*, An Old World Melastomataceae**. *Bot. Jahrb.* 111. (1): 57-62 (1989) - illus. En Icones. Geog=0 Systematics: ANGIOSPERMAE (MELASTOMATACEAE: MEDINILLA) (, 198904694).

Tripp, E. A. & Manos, P. S. 2008. **Is Floral Specialization And Evolutionary Dead End? Pollination System Transitions In *Ruellia* (Acanthaceae)**. *Evolution* 62, 1712–1737.

Waser, N. M. 1983. **The Adaptive Nature Of Floral Traits: Ideas And Evidence**. In: **Pollination Biology** (L. Real, ed), pp. 241–285. *Academic Press*, Orlando, FL.

Waser, N. M. & Price, M. 1983. **Optimal And Actual Outcrossing In Plants, And Nature Of Plant-Pollinator Interaction**. In: *Handbook of Experimental Pollination Biology* (C. Jones & R. Little, eds), pp. 341–359. Van Nostrand-Reinhold Publishers, New York.

Waites, A. & Agren, J. 2004. **Pollinator Visitation , Stigmatic Pollen Loads And Among-Population Variation In Seed Set In Lythrum Salicaria.** *Journal of Ecology* Vol.92: 512–526.

Wolfe, L. M. & Sowell, D. R. 2006. **Do Pollination Syndromes Partition The Pollinator Community? A Test Using Four Sympatric Morning Glory Species.** *Int. J. Plant Sci.* 167:1169–1175.

Willmer, P. 2011. **Pollination and Floral Ecology** (1ª edição) *Princeton University Press*

Wilson, R. C. 1975. **Abronia III. Pericarp And Seed Coat Anatomy And Its Ecological Implications For Nine Species Of Abronia.** *Aliso* 8:289-299.

CAPÍTULO III – SINAIS DE TRADE-OFF NA EVOLUÇÃO DO DISPLAY FLORAL NA ORDEM MYRTALES:

INTRODUÇÃO

Uma das características florais principais na atração de um determinado grupo de polinizadores é o *display* floral, que é definido como o conjunto do tamanho da flor e do número de flores na atratividade de uma inflorescência (Worley *et al.*, 2000). As angiospermas apresentam uma grande variedade de *displays* florais e a atratividade desses diferentes *displays* está relacionada a qual é o principal grupo alvo de polinizadores (Wyatt, 1982; Kettle *et al.*, 2011; Jong & Klinkhamer, 1994; Conner & Rush, 1996; Harder & Barrett, 1996).

No entanto, alguns trabalhos (Cohen & Dukas, 1990; Harder & Barret, 1995; Harder & Barrett, 1996) comprovam a existência de um *constraint* energético nesse *display*: a planta geralmente possui recursos limitados para investir tanto em tamanho quanto em número de flores em uma inflorescência simultaneamente. Essa limitação de recursos pode levar a existência de um *trade-off* entre o tamanho da flor e o número de flores por inflorescência: a planta tende a produzir menos flores por inflorescência conforme o tamanho da flor aumenta e vice-versa (Morgan, 1993; Sakai, 2000).

Esse *trade-off* é ecologicamente importante, pois leva a melhor distribuição de tipos de polinizadores entre as espécies de um mesmo ecossistema que adotam estratégias diferentes de *display*. Além disso, o tipo de estratégia de *display* adotado tem pouca influência no número de sementes viáveis, já que em inflorescências com grande número de flores pequenas, onde se esperaria encontrar um maior número de sementes, tendem a ter uma maior taxa de autofecundação e, conseqüentemente, de aborto de embriões (Kettle *et al.*, 2011).

Sendo tão importante na polinização, é possível esperar que características morfológicas da flor relacionadas ao *display* floral tenham uma taxa de evolução mais acelerada, que pode contribuir na adaptabilidade da planta à curto prazo para mudanças de oferta de polinizador. Uma forma de investigar a taxa de evolução das características é através de um cálculo de sinal filogenético, que indicará se a característica possui uma taxa de evolução mais acelerada ou mais lenta.

O *display* floral afeta o comportamento do polinizador e o sucesso da polinização (Ishii *et al.*, 2008) e o tipo de estratégia de *display* que a planta desenvolve está diretamente relacionado ao tipo de grupo funcional de polinizador que a planta esta adaptada a atrair para uma polinização efetiva. Animais grandes em geral exigem flores grandes e, conseqüentemente, as inflorescências que são polinizadas por esse tipo de animal terão um provável número menor de flores por inflorescência. Animais pequenos se contentam com flores pequenas, e por isso, as plantas polinizadas por esses tipos de animais devem ter um maior número de flores (Kettle *et al.*, 2011).

Todavia, a vasta maioria dos estudos que comprovam de fato esse tipo de *trade-off* (Delph, 1996; Carroll & Delph, 1996; Meagher, 1992, 1994; Elle, 1998; Schemske & Agren, 1995; Schemske *et al.*, 1996; Stanton *et al.*, 1991; Morgan, 1998; Sargent, 2007; Kettle *et al.*, 2011; ver também lista em Worley *et al.*, 2000) utilizam como dados de tamanho da flor apenas o diâmetro do cálice ou corola. De um ponto de vista de gasto energético, o tamanho floral deveria ser computado como a biomassa alocada para produção da flor, levando em consideração, portanto, também a medida de outros caracteres da flor. A ausência de dados mais detalhados sobre gasto energético em tamanho floral pode representar uma falha em grande parte dos trabalhos sobre esse tema.

O objetivo desse capítulo é analisar a existência de *trade-off* entre tamanho e número de flores por inflorescência na ordem Myrtales utilizando outros dados para tamanho floral além de diâmetro da corola e mensurar o sinal filogenético nas características florais relativas às estratégias de *display floral*. Não foram encontrados trabalhos prévios que calculem o sinal filogenético para esse tipo de *trade-off* em nenhum grupo de plantas. É esperado que encontremos evidências para um *trade-off*, pois, de acordo com Worley *et al.* (2000), quanto maior o grupo taxonômico mais provável é identificar o *trade-off*.

METODOLOGIA

Os dados de número de flores por inflorescência foram coletados através de análise de exsicatas nos herbários UB, R e K. Foi considerado o número médio de flores por inflorescência depois da análise de pelo menos cinco exsicatas. Quando o dado encontrou-se disponível na literatura, foi utilizado a fins de comparação com a estimativa realizada em exsicatas. Para tamanho floral, utilizamos os dados de diâmetro do cálice (quando em espécies apélatas) ou corola, profundidade da flor, tamanho do maior eixo das anteras e comprimento dos filetes. Todos os dados foram retirados de exsicatas nos mesmos herbários e da mesma forma citada para número de flores por inflorescência. Todos os dados encontram-se no Anexo I.

Para verificar a existência de uma relação de *trade-off* entre tamanho e número médio de flores por inflorescência, utilizamos dois testes de correlação entre os dados de número de flores por inflorescência e tamanho da flor. Utilizamos o método de “Pearson” através da função *cor.test* do Programa R, função que faz parte do pacote estatístico básico do programa. Desse modo, foi possível verificar se há uma relação negativa significativa entre tamanho e número de flores por inflorescência no banco de dados desse trabalho.

Para cálculo de sinal filogenético, utilizamos a função *fit.discret* do pacote estatístico *Geiger* do Programa R, que calcula o sinal filogenético de uma determinada característica através da filogenia do grupo (Pagel, 1991). O cálculo resulta em um valor de *lambda* que varia de 0 a 1, onde 0 indica ausência de sinal filogenético e 1 sinal filogenético máximo. O cálculo utiliza filogenia no formato *.nexus* ou *.newick* e aqui utilizamos as mesmas filogenias utilizadas para cálculo de reconstrução de caracteres ancestrais no capítulo I, correspondentes a cada característica.

RESULTADOS

O resultado do teste de correlação Pearson resultou em uma correlação negativa entre os dados de número de flores por inflorescência e diâmetro da corola, tamanho da antera, tamanho do filete e profundidade floral (Tabela 3.1).

A correlação foi significativa entre número de flores por inflorescência e três das quatro características florais utilizadas para estimar tamanho da flor: diâmetro da corola,

tamanho das anteras e profundidade floral, sustentando a hipótese de um *trade-off* entre essas características na evolução do *display floral* da ordem Myrtales. É interessante notar que não houve correlação significativa entre os dados de comprimento de filete e número de flores por inflorescência em nenhum dos dois métodos utilizados, embora tenha ficado próximo ao significativo.

Tabela 3.1. Testes de correlação entre características florais relativas a tamanho floral e número de flores por inflorescência

Relação entre características	Testes de correlação	
	Método Pearson – coeficiente de correlação	Método Pearson – <i>p</i>
Diâmetro da corola – número de flores por inflorescência	-0.369805	<0,001
Tamanho das anteras – número de flores por inflorescência	-0.206411	<0.05
Comprimento dos filetes – número de flores por inflorescência	-0.2003815	0.05547
Profundidade – número de flores por inflorescência	-0.2360627	<0.05

Nosso cálculo de sinal filogenético resultou em valores de *lambda* de 0,34 para diâmetro da corola, 0,57 para profundidade floral, 0,74 para número de flores por inflorescência, 0,81 para tamanho médio da antera e 0,94 para comprimento do filete (Tabela 3.2 abaixo).

Característica	<i>Lambda</i> (λ)
Diâmetro da corola	0.3365515
Profundidade floral	0.5712048
Número médio de flores por inflorescência	0.7422275
Tamanho médio da antera (maior eixo)	0.8189530
Comprimento médio do filete	0.9445422

Tabela 3.2: Cálculo de sinal filogenético para as características analisadas

DISCUSSÃO

Nossos resultados corroboram outros vários estudos (Delph, 1996; Carroll & Delph, 1996; Meagher, 1992, 1994; Elle, 1998; Schemske & Agren 1995; Schemske *et al.*, 1996; Stanton *et al.*, 1991; Morgan, 1998; Morgan, 1998; Worley, 2000; Sagent, 2007; Kettle *et al.*, 2011) e indica haver um *trade-off* entre tamanho da flor e número de flores por inflorescência na ordem Myrtales. Os resultados foram significativos para relação entre número de flores por inflorescência e três das quatro características florais utilizadas na estimativa de tamanho floral.

Nota-se que diâmetro da corola, caracter mais utilizado como medida de tamanho floral em estudos de *trade-off*, foi, de fato, a característica com correlação mais significativa e com maior coeficiente de correlação na análise por número de flores por inflorescência. Isso pode indicar que essa seja mesmo a melhor característica a ser utilizada para estimar gasto energético com biomassa floral em estudos de *trade-off*. Profundidade floral e tamanho das anteras vem em segundo e terceiro lugar, respectivamente, em valores de coeficiente de correlação e devem expressar uma parte menos significativa do custo energético em biomassa no display floral da ordem Myrtales. Já comprimento do filete não teve correlação significativa com número de flores por inflorescência, indicando possivelmente, em termos de alocação de biomassa, que este é o caracter analisado que envolve menos custo energético no *display* floral da ordem.

O fato de não haver correlação significativa entre comprimento médio dos filetes e número de flores por inflorescência também pode estar relacionado ao fato de que entre as espécies analisadas há alguns casos de flores pequenas com filetes compridos, chamada de estratégia “bottlebrush” e relacionado a polinização por animais de corpo grande (Willmer, 2011). Em *Callistemon* (Myrtaceae), por exemplo, o aumento do comprimento do filete pode ter sido resultado de pressões seletivas exercidas por esse tipo de estratégia de polinização. Paton (1993) cita que, por seu principal polinizador ser pássaros, há uma queda de produtividade de sementes quando esse gênero é polinizado por insetos pequenos, pois estes são menores e acabam alcançando a recompensa em néctar da flor sem necessariamente tocar as anteras. O mesmo pode ocorrer em outros gêneros da família Myrtaceae que também são polinizados por animais de corpo grande em flores “bottle-brush”, como *Metrosideros* (pássaros – Carpenter, 1976), *Syzygium* e *Melaleuca* (morcegos – Fleming, 2009). Outra hipótese para não haver correlação entre

tamanho do filete e número de flores por inflorescência envolve o alto valor de sinal filogenético encontrado para comprimento médio dos filetes (0,94), o que pode indicar uma maior inércia filogenética dessa característica em relação às outras, fazendo com que ela permaneça estável ao longo da história evolutiva enquanto outras sofrem mudanças em seus fenótipos.

Por outro lado, características como diâmetro da corola e profundidade floral resultaram em baixo valor de sinal filogenético e indicam que estas possuem uma taxa de evolução mais rápida e, por isso, provavelmente são mais suscetíveis a mudanças adaptativas na estratégia de *display* floral. De fato, alterações significativas nessas características podem ser percebidas mesmo entre espécies filogeneticamente próximas na ordem Myrtales. Um exemplo desse resultado em espécies utilizadas em nossa pesquisa envolve os gêneros *Fuchsia* (Onagraceae) e *Cuphea* (Lythraceae). *Fuchsia cyrtandroides* possui uma única flor solitária de diâmetro grande, com aproximadamente 30 mm (Welsh, 1998; Wagner *et al.*, 2007) enquanto *Fuchsia paniculata* possui até mais de 80 flores de 7 mm por inflorescência (Wagner *et al.*, 2007). Em *Cuphea*, ambas as espécies abordadas aqui, *Cuphea llavea* e *Cuphea hyssopifolia*, possuem tubo floral profundo, mas enquanto o diâmetro da corola duplica de *Cuphea hyssopifolia* para *Cuphea llavea*, a profundidade do tubo floral quadruplica, adaptação relacionada ao fato de *Cuphea llavea* ser polinizada por beija-flores (Kubitzki, 2006; Bortolameotti, 1981; Graham, 1994; Gonzalés, 2009).

Mudanças na oferta de polinizador contribuem para mudanças nas estratégias de *display* floral ao longo da história evolutiva (Proctor *et al.*, 1996; Weller *et al.*, 2005) e nossos resultados indicam que as características com maior investimento energético no *display* floral em Myrtales - diâmetro da corola e profundidade floral (tamanho da flor) e número de flores por inflorescência - são aquelas com menor sinal filogenético. Por alocarem maior biomassa, estas são provavelmente as características mais relevantes na atratividade do *display* em relação a diferentes grupos de polinizadores. Por serem mais importantes na atratividade do polinizador, essas características sofrem pressões seletivas mais intensas que levam a uma alteração de fenótipo à curto prazo mais frequente, ou seja, a característica é mais maleável em um contexto evolutivo.

CONCLUSÃO

É possível observar um *trade-off* entre tamanho e número de flores por inflorescência na ordem Myrtales. De todas as características de tamanho floral analisadas, apenas comprimento do filete não mostrou uma correlação significativa com o número de flores por inflorescência. Dentre todas as características utilizadas para mensurar tamanho floral, diâmetro da corola é a que tem um resultado mais expressivo de correlação quando analisada em relação ao número de flores por inflorescência e isso justifica seu uso na maioria dos trabalhos sobre esse tipo de *trade-off*.

Além disso, nossos resultados de sinal filogenético parecem ser correspondentes com os cálculos de coeficiente de correlação, que encontraram resultados mais expressivos nas análises entre número de flores por inflorescência e diâmetro da corola e profundidade floral, exatamente as características com menor sinal filogenético, e menos expressivos nas análises de número de flores por inflorescência e tamanho de anteras e filetes, características com maior sinal filogenético. Concluímos que a relação desses resultados parecem estar de acordo com a Figura 3.1 abaixo.



Figura 3.1: Relação entre coeficiente de correlação e sinal filogenético entre as características que compõe o display floral

REFERÊNCIAS

Bortolameotti C. C. 1981. **Flora Taxonomica Mexicana - Recopilacion de todos sus representantes, vasculares, herbáceos y leñosos TOMO – VIII Sociedad Mexicana de Historia Natural**

- Carpenter F. L. 1976. **Plant-pollinator interactions in Hawaii: pollination energetics of *Metrosideros collina* (Myrtaceae).** *Ecology* Vol.57: 1125-1144
- Carroll S.B. & Delph L.F. 1996. **The effects of gender and plant architecture on allocation to flowers in dioecious *Silene latifolia* (Caryophyllaceae).** *International Journal of Plant Sciences* Vol.157: 493– 500.
- Cohen, D. & Dukas, R. 1990. **The optimal number of female flowers and the fruits-to-flowers ratio in plants under pollination and resources limitation.** *Am. Nat.* Vol.135: 218±241.
- Conner J. K., and S. Rush. 1996. **Effects of flower size and number on pollinator visitation to wild radish, *Raphanus raphanistrum*.** *Oecologia* (Berlin) Vol.105:509– 516.
- Delph L.F. 1996. **Flower size dimorphism in plants with unisexual flowers.** Pages 217–237 in DG Lloyd, SCH Barrett, eds. *Floral biology: studies on floral evolution in animal-pollinated plants*. Chapman& Hall, New York.
- Elle E. 1998. **The quantitative genetics of sex allocation in the andromonoecious perennial, *Solanum carolinense* (L.).** *Heredity* Vol.80: 481–488.
- Fleming T. H., Geiselman C. & Kress W.J. 2009. **The evolution of bat pollination: A phylogenetic perspective.** *Annals of Botany* Vol.104: 1017 –1043.
- Gonzalés J. 2009. **Flora Digital de La Selva - (Lythraceae)** *Organización para Estudios Tropicales*
- Harder, L. D. & Barret S. C. H. 1995. **Mating cost of large floral displays in hermaphrodite plants.** - *Nature* 373: 512-515.
- Harder, L.D. & Barrett, S.C.H. 1996. **Pollen dispersal and mating patterns in animal-pollinated plants.** In: *Floral Biology: Studies on Floral Evolution in Animal-Pollinated Plants* (D. G. Lloyd & S. C. H. Barrett, eds), pp. 140–190. Chapman and Hall, New York, USA.

Ishii H.S., Hirabayashi Y. & Kudo G. 2008. **Combined effects of inflorescence architecture, display size, plant density and empty flowers on bumble bee behaviour: experimental study with artificial inflorescences.** *Oecologia* Vol.156: 341– 350.

Jong T. J. & Klinkhamer P. G. L. 1994 **Plant Size and Reproductive Success through Male and Female Function** *Journal of Ecology* 82:399 – 402

Kettle C. J., Maycock C. R., Ghazoul J., Hollingsworth P. M., Khoo E., Sukri S. H. R, Burslem D. R. F. P. 2011 **Ecological Implications of a Flower Size/Number Trade-Off in Tropical Forest Trees** *Plosone* 6 (2) e16111

Kubitzki K. 2006. **The Families and Genera of Vascular Plants, Volume 9: Flowering Plants: Eudicots - Berberidopsidales, Buxales, Crossosomatales, Fabales p.p., Geraniales, Gunnerales, Myrtales p.p., Proteales, Saxifragales, Vitales, Zygophyllales, Clusiaceae Alliance, Passifloraceae Alliance, Dilleniaceae, Huaceae, Picramnia** Springer-Verlag

Meagher, T. R. 1992. **The quantitative genetics of sexual dimorphism in *Silene latifolia* (Caryophyllaceae). I. Genetic Variation.** *Evolution* Vol.46:445–457.

Meagher T. R. 1994. **The quantitative genetics of sexual dimorphism in *Silene latifolia* (Caryophyllaceae). II. Response to sex-specific selection.** *Evolution* Vol.48:939–951

Morgan M. 1993. **Fruit to flower ratios and trade-offs in size and number.** *Evol. Ecol.* 7: 219±232.

Morgan M. T. 1998. **Female fertility per flower and trade-offs between size and number in *Claytonia virginica* (Portulacaceae).** *American Journal of Botany* 85: 1231–1236.

Paton D. C. 1993. **Honeybees *Apis mellifera* in the Australian environment: Does *Apis mellifera* disrupt or benefit native biota?** *Bioscience* Vol.43:95-103.

Proctor M., Ye P. & Lack A. 1996. **The natural history of pollination.** Timber Press, Portland.

- Sakai S. 2000. **Biased sex allocation in hermaphroditic plants.** *J. Plant Res.*, 113: 335–342.
- Sargent R.D., Goodwillie C., Kalisz S., Ree R.A. 2007. **Phylogenetic evidence for a flower size and number trade-off.** *American Journal of Botany* Vol.94: 2059–2062.
- Schemske D.W. 1980. **Evolution of floral display in the orchid *Brassavola nodosa*.** *Evolution* Vol.34, 489–493.
- Schemske D.W. & Agren J. 1995. **Deceit pollination and selection on female flower size in *Begonia involucrata*: an experimental approach.** *Evolution* Vol.49:207-214.
- Schemske D. W., Agren J. & Le Corff J. 1996. **Deceit pollination in the monoecious neotropical herb *Begonia oaxacana* (Begoniaceae).** Pp. 292-318 in D. G. Lloyd and S. C. H. Barrett, eds. *Floral biology: studies on floral evolution in animal-pollinated plants*. Chapman and Hall, New York
- Stanton M., Young H. J., Ellstrand N.C. & Clegg J.M. 1991. **Consequences of floral variation for male and female reproduction in experimental populations of wild radish, *Raphanus sativus* L.** *Evolution* 45:268–280.
- Wagner W. L., Hoch P. C. & Raven P. H. 2007, **Sistematic Botany Monograph vol. 83 – Onagraceae** *The American Society of Plants Taxonomists*
- Weller, S. G., A. K. Sakai, T. M. Culley, D. R. Campbell, And A. K. Dunbar-Wallis. 2005. **Predicting the pathway to wind pollination: heritabilities and genetic correlations of inflorescence traits associated with wind pollination in *Schiedea salicaria* (Caryophyllaceae).** *Journal of Evolutionary Biology* 19: 331–342.
- Willmer P., 2011 **Pollination and Floral Ecology** (1ª edição) *Princeton University Press*
- Worley AC, Barrett SCH. 2000. **Evolution of floral display in *Eichhornia paniculata* (Pontederiaceae): direct and correlated responses to selection on flower size and number.** *Evolution* Vol.54: 1533–1545

Wyatt R. 1982. **Inflorescence architecture: How flower number, arrangement, and phenology affect pollination and fruit-set.** *American Journal of Botany* Vol.69: 585–594.

Anexo I

Referências bibliográficas utilizadas na coleta de dados de cada espécie

Família	Espécie	Referências	
		Herbário	Literatura
Alzateaceae	<i>Alzatea verticillata</i>	K; MO	Kubitziki 2006; Graham 1984; Lourteig 1965
Combretaceae	<i>Bucida macrostachya</i>		Lemée 1953; Bortolameotti 1981; Stace 2010; Kubitziki 2006
Combretaceae	<i>Conocarpus erectus</i>		Lemée 1953; Pulle 1942; Stace 2010; Kubitziki 2006; Linsingen 2007; Van Handel 1972;
Combretaceae	<i>Quisqualis indica</i>		Pulle 1942; ANGB (site); Stace 2010; Eisikowitch 1987; Kubitziki 2006;
Combretaceae	<i>Terminalia catappa</i>	UB	Ridley 1922; Lemée 1953; Pulle 1942; Hutchinson 1954; Stace 2010; Thomson 2006
Crypteroniaceae	<i>Axinandra zeylanica</i>	K	Ridley 1922; Renner 1984; Kubitziki 2006
Crypteroniaceae	<i>Crypteronia griffithii</i>	K	Ridley 1922; Renner 1984; Kubitziki 2006
Crypteroniaceae	<i>Crypteronia paniculata</i>	K	Ridley 1922; Aubréville 1965; Renner 1984; Kubitziki 2006
Crypteroniaceae	<i>Dactylocladus stenostachys</i>	K	Renner 1984 ; Kubitziki 2006
Lythraceae	<i>Cuphea hyssopifolia</i>	K	Kubitziki 2006; Graham 1991
Lythraceae	<i>Cuphea llavea</i>	K	Kubitziki 2006; Bortolameotti 1981; Graham 1994; Gonzalés 2009
Lythraceae	<i>Duabanga moluccana</i>	K	Kubitziki 2006; Jayaweera 1967
Lythraceae	<i>Lawsonia inermis</i>	R	Kubitziki 2006; Hutchinson 1954; Steyemark 2001
Lythraceae	<i>Lythrum salicaria</i>	MO	Kubitziki 2006; Ewart 1930; Zohary 1972
Lythraceae	<i>Nesaea áspera</i>	K	Kubitziki 2006; Hutchinson 1954; Fernandes & Mendes 1980;
Lythraceae	<i>Trapa natans</i>		Kubitziki 2006; Fernandes & Mendes 1986; Verdcourt 1998; Gleason 1952
Melastomataceae	<i>Amphiblemma cymosum</i>	K	Jacques-Felix 1983; Burkill 1997;
Melastomataceae	<i>Arthrostemma ciliatum</i>	R; K	Lemée 1953; Wurdack 1954; Stevens 2001;
Melastomataceae	<i>Astronia macrophylla</i>	K	Ridley 1922; Maxwell 1990
Melastomataceae	<i>Astronia smilacifolia</i>	K	Ridley 1922; Maxwell 1990
Melastomataceae	<i>Bertolonia maculata</i>	R; K	Steyemark 2001
Melastomataceae	<i>Blakea trinervia</i>	K	Wurdack 1973; Wurdack 1954; Steyemark 2001
Melastomataceae	<i>Calvoa orientalis</i>	K	Hutchinson 1954;
Melastomataceae	<i>Clidemia rubra</i>	K	Wurdack 1973; Wurdack 1954; Stevens 2001; Steyemark 2001; Renner 1989
Melastomataceae	<i>Dichaetanthera asperima</i>	K	Jacques-Felix 1983;
Melastomataceae	<i>Heterotis rotundifolia</i>	K	Hutchinson 1954; Fernandes & Mendes 1980; Burkill 1997;
Melastomataceae	<i>Diplectria divaricata</i>	K	Veldkamp et al. 1978;
Melastomataceae	<i>Graffenrieda rotundifolia</i>	R; K;	Wurdack 1973; Wurdack 1954; Stevens 2001; Steyemark 2001
Melastomataceae	<i>Heterocentron subtriplinervium</i>	K	Stevens 2001; Bosser 1990;

Melastomataceae	<i>Lavoisiera cordata</i>	K	Renner 1989
Melastomataceae	<i>Leandra mexicana</i>	K	Wurdack 1954; Stevens 2001; Bortolameotti 1981; Steyemark 2001
Melastomataceae	<i>Macrocentrum repens</i>	K	Stevens 2001; Steyemark 2001
Melastomataceae	<i>Maieta guianensis</i>	R; K	Wurdack 1973; Wurdack 1954; Steyemark 2001
Melastomataceae	<i>Medinilla humbertiana</i>	K	Ridley 1922; Dassanayake 1987; Jacques-Felix 1983
Melastomataceae	<i>Melastoma malabathricum</i>	K	Ridley 1922; Saldanha 1976; Dassanayake 1987; Bosser 1990;
Melastomataceae	<i>Memecylon edule</i>	R; K	Fernandes & Mendes 1980; Maxwell 1980;
Melastomataceae	<i>Meriania nobilis</i>	K	Wurdack 1954; Steyemark 2001
Melastomataceae	<i>Miconia calycina</i>	K	Wurdack 1954; Judd 2007; Stevens 2001;
Melastomataceae	<i>Miconia dodecandra</i>	UB; K	Wurdack 1954; Stevens 2001; Steyemark 2001
Melastomataceae	<i>Miconia pyramidalis</i>	K	Wurdack 1954; Judd 2007;
Melastomataceae	<i>Microlicia fasciculata</i>	UB; K	Santos 2003
Melastomataceae	<i>Monochaetum calcaratum</i>	K	Wurdack 1954; Stevens 2001; Steyemark 2001
Melastomataceae	<i>Monolena primuliflora</i>	R; K	Wurdack 1954;
Melastomataceae	<i>Mouriri guianensis</i>	R	Ridley 1922; Pulle 1942; Morley 1976; Steyemark 2001; Renner 1989
Melastomataceae	<i>Osbeckia stellata</i>	K	Ridley 1922; Hutchinson 1954; Dassanayake 1987; Wickens 1975; Bosser 1990
Melastomataceae	<i>Pternandra caerulea</i>	K	Ridley 1922
Melastomataceae	<i>Rhexia virginica</i>	R	Gleason 1952
Melastomataceae	<i>Rhynchanthera grandiflora</i>	UB; K	Wurdack 1973; Stevens 2001; Steyemark 2001; Santos 2003; Renner 1989
Melastomataceae	<i>Tetrazygiopsis urbanii</i>		Lemée 1953
Melastomataceae	<i>Tibouchina urvilleana</i>	R; K	Wurdack 1954; Stevens 2001;
Melastomataceae	<i>Tococa guianensis</i>		Wurdack 1973; Stevens 2001; Michelangeli 2005; Steyemark 2001; Renner 1989
Melastomataceae	<i>Triolena obliqua</i>	K	Wurdack 1954;
Myrtaceae	<i>Angophora hispida</i>	K	Kubitziki 2011; Chippendale 1988
Myrtaceae	<i>Backhousia citriodora</i>	K	Kubitziki 2011
Myrtaceae	<i>Callistemon citrinus</i>	K	Kubitziki 2011; Ewart 1930; Bosser 1990; Harden 2002
Myrtaceae	<i>Eucalyptus globulus</i>	K	Kubitziki 2011; Ewart 1930
Myrtaceae	<i>Eugenia uniflora</i>	K	Kubitziki 2011
Myrtaceae	<i>Euryomyrtus ramosissima</i>	K	Kubitziki 2011; Harden 2002
Myrtaceae	<i>Heteropyxis natalensis</i>		Kubitziki 2011; Fernandes & Mendes 1980; Stern 1958; Palgrave 1981; Tobe 1987
Myrtaceae	<i>Kunzea ericifolia</i>	K	Kubitziki 2011
Myrtaceae	<i>Leptospermum scoparium</i>	K	Kubitziki 2011; Adamson 1950; Ewart 1930; Harden 2002; Allan 1982
Myrtaceae	<i>Lophostemon confertus</i>	K	Kubitziki 2011; Harden 2002; Yallaroo (site)
Myrtaceae	<i>Melaleuca quinquenervia</i>	K	Welsh 1998; Kubitziki 2011; Holliday 2004; Stevens 2001; Harden 2002
Myrtaceae	<i>Metrosideros nervulosa</i>	K	Kubitziki 2011; ABRS 1994; Bosser 1990;

Myrtaceae	<i>Myrcianthes fragrans</i>	K	Kubitziki 2011; Stevens 2001; Sanchez-Vindas 1990
Myrtaceae	<i>Myrtus communis</i>	K	Kubitziki 2011; Zohary (1972)
Myrtaceae	<i>Psidium cattleianum</i>	K	Welsh 1998; Kubitziki 2011; Lemée 1953; Bosser 1990; Dassanayake (1981)
Myrtaceae	<i>Psiloxylon mauritium</i>	K	Kubitziki 2011; Bosser 1990; Schmid 1980; Tobe 1990
Myrtaceae	<i>Syzygium smithii</i>	R	Kubitziki 2011; Harden 2002;
Myrtaceae	<i>Uromyrtus metrosideros</i>	K	Kubitziki 2011
Onagraceae	<i>Calylophus hartwegii</i>	K	Mc Gregor 1986; Raven 1979
Onagraceae	<i>Eremothera boothii</i>	K	Wagner et al. 2007; Fernandes & Mendes 1986; Raven 1969; Raven 1979
Onagraceae	<i>Epilobium angustifolium</i>	K	Wagner et al. 2007; Fernandes & Mendes 1986; Chen 1994; Mc Gregor 1986; Raven 1979
Onagraceae	<i>Clarkia xantiana</i>	K	Wagner et al. 2007; Fernandes & Mendes 1986; SNMNH (site) ; Raven 1979
Onagraceae	<i>Circaea alpina</i>	K	Wagner et al. 2007; Gleason 1952; SNMNH (site); Xie 2009; Raven 1979
Onagraceae	<i>Epilobium rigidum</i>	K	Fernandes & Mendes 1986; Mc Gregor 1986; Allan 1982; Trelease 1891; Raven 1979
Onagraceae	<i>Fuchsia cyrtandroides</i>		Welsh 1998; Wagner et al. 2007; SNMNH (site) ; Raven 1979
Onagraceae	<i>Fuchsia paniculata</i>	K	Wagner et al. 2007; SNMNH (site) ; Raven 1979
Onagraceae	<i>Gaura mutabilis</i>	K	Rzedowski 2001; Wagner et al. 2007; Hoggard 2004; Raven 1979
Onagraceae	<i>Gayophytum heterozygum</i>	K	Fernandes & Mendes 1986; Wagner et al. 2007; Hickman 1993; Mc Gregor 1986; Raven 1979
Onagraceae	<i>Gongylocarpus fruticosus</i>	K	Fernandes & Mendes 1986; Wagner et al. 2007; ; Raven 1979
Onagraceae	<i>Hauya elegans</i>	K	Wagner et al. 2007; Fernandes & Mendes 1986; Stevens 2001; Bortolameotti 1981; Raven 1979
Onagraceae	<i>Lopezia riesenbachia</i>		Wagner et al. 2007; Rzedowski 2001; Fernandes & Mendes 1986; Plitmann & K; Raven 1973;
Onagraceae	<i>Ludwigia peploides</i>	R	Welsh 1998; Wagner et al. 2007; Fernandes & Mendes 1986; Stevens 2001; Mc Gregor 1986; SNMNH (site)
Onagraceae	<i>Ludwigia peruviana</i>		Wagner et al. 2007; Fernandes & Mendes 1986; Bosser 1990; Steyermark 2001; SNMNH (site) ;
Onagraceae	<i>Megacorax gracielana</i>	K	Wagner et al. 2007; ; Raven 1979
Onagraceae	<i>Oenothera elata</i>		Rzedowski 2001; Dietrich e al. 1997; Wagner et al. 2007; Mc Gregor 1986; Raven 1979
Onagraceae	<i>Stenosiphon linifolius</i>	TEX; K	Fernandes & Mendes 1986; Mc Gregor 1986; Gleason 1952; Raven 1979
Onagraceae	<i>Xylonagra arborea</i>	K; ASU	Fernandes & Mendes 1986; Wagner et al. 2007; Bortolameotti 1981; Raven 1979
Penaeaceae	<i>Brachysiphon acutus</i>	K	Kubitziki 2006; Adamson 1950; Dahlgren 1968;
Penaeaceae	<i>Endonema retzioides</i>	K	Kubitziki 2006; Schönenberger 2003
Penaeaceae	<i>Olinia emarginata</i>	K	Kubitziki 2006; Fernandes & Mendes 1986; Palgrave 1981
Penaeaceae	<i>Olinia ventosa</i>	K	Kubitziki 2006 Fernandes & Mendes 1986; Palgrave 1981; Palgrave 2003
Penaeaceae	<i>Penaea mucronata</i>	K	Kubitziki 2006; Adamson 1950; Dahlgren 1971
Penaeaceae	<i>Rhynchocalyx lawsonioides</i>	K	Kubitziki 2006; Schönenberger 2003
Penaeaceae	<i>Saltera sarcocolla</i>	K	Kubitziki 2006; Dahlgren 1968
Vochysiaceae	<i>Erisma floribundum</i>	R	Kubitziki 2006; Marcano-Benti et al. 1998; Mori 2002; Litt 2003; Steyermark 2001
Vochysiaceae	<i>Qualea albiflora</i>		Kubitziki 2006; Marcano-Benti et al. 1998; Mori 2002; Marcano-Berti 1969; Litt 2003; Steyermark 2001
Vochysiaceae	<i>Vochysia guatemalensis</i>	K	Stafleu 1948; Litt 2003; Steyermark 2001; DFSC 2000

Anexo II

Tabela final de dados coletados em herbários e literatura. Família: Alzateaceae (AZ), Combretaceae (CO), Crypteroniaceae (CR), Lythraceae (LY), Melastomataceae (ME), Myrtaceae (MY), Onagraceae (ON), Penaeaceae (PE), Vochysiaceae (VO). Número de estames por pétalas (Est/Pét): oligostêmone (Ol), isostêmone (Is), diplostêmone (Di), polistêmone (Po). Simetria (Sim): actinomorfa (Act), zigomorfa (Zig). Posição da inflorescência na planta (Pos.Infl.): axilar (Ax), terminal e axilar (Tm/Ax), terminal (Tm). Sexo floral: hermafrodita (Hm), unissexual (Un), espécie dióica (Do). Tipo de ovário (Ovário): súpero (Su), semi-ífero (Si), ífero (In). Ausência de pétalas (Aus.Pét.). Coloração do principal atrativo floral (Cor): branco (Br), creme (Cr), amarelo (Am), rosa (Rs), lilás (Li), roxo (Rx), azul (Az), vermelho (Vm). Diâmetro da corola (Diâm(mm)). Número médio de flores por inflorescência (Nºflor). Tamanho médio da antera (Ant(mm)). Comprimento médio do filete (Fil(mm)). Profundidade floral (Prof(mm)). NA = informação não coletada.

Fam	Espécie	Est/Pét	Sim	Pos.Infl.	Sexo floral	Ovário	Aus.Pét.	Cor	Diâm (mm)	Nºflor	Ant (mm)	Fil (mm)	Prof (mm)
AZ	<i>Alzatea verticillata</i>	Is	Act	Tm/Ax	Hm	Si	Sim	Cr	4,8	17	0,5	1,5	1,6
CO	<i>Bucida macrostachya</i>	Di	Act	Ax	Hm	In	Sim	Br	5	39	0,7	4,5	4,7
CO	<i>Conocarpus erectus</i>	Di	Act	Tm/Ax	Hm/ Un (♀♂)	In	Sim	Br	3,5	54	0,3	1,4	1,5
CO	<i>Quisqualis indica</i>	Di	Act	Tm/Ax	Hm	In	Não	Br/Rs/Vm	30	28	1	7,5	82,5
CO	<i>Terminalia catappa</i>	Di	Act	Ax	Hm/ Un (♂)	In	Sim	Cr	4	>80	0,35	2,2	2
CR	<i>Axinandra zeylanica</i>	Di	Act	Tm	Hm	In	Não	Br	1,5	50	0,5	0,3	1
CR	<i>Crypteronia griffithii</i>	Is	Act	Ax	Hm	Su	Sim	NA	2,5	>80	0,3	3,5	1,3
CR	<i>Crypteronia paniculata</i>	Is	Act	Ax	Un (♀♂)	Su	Sim	Cr	2	>80	0,4	2,5	0,2
CR	<i>Dactylocladus stenostachys</i>	Is	Act	Tm	Hm	Si	Não	Cr	2	55	0,2	1	1,3
LY	<i>Cuphea hyssopifolia</i>	Di	Zig	NA	Hm	Su	Não	Rs	5,4	1 ou 2	0,5	3,2	5
LY	<i>Cuphea llavea</i>	Di	Zig	NA	Hm	Su	Não	Vm	13	1 ou 2	1,4	7,5	22,5
LY	<i>Duabanga moluccana</i>	Di	Act	Tm	Hm	Si	Não	Cr	30	11	3,2	20	20
LY	<i>Lawsonia inermis</i>	Di	Act	Tm/Ax	Hm	Su	Não	Cr	6	50	0,6	4	3
LY	<i>Lythrum salicaria</i>	Di	Zig	Tm	Hm	Si	Não	Rs	16	38	0,8	5	8
LY	<i>Nesaea aspera</i>	Is	Act	Ax	Hm	Su	Sim	Rs	3	8	0,4	0,6	2,7
LY	<i>Trapa natans</i>	Is	Act	Ax	Hm	Si	Não	Br	9,5	1	1,5	8	10
ME	<i>Amphiblemma cymosum</i>	Di	Act	Tm	Hm	NA	Não	Rs	25	1 ou 2	8,5	10	7,5
ME	<i>Arthrostemma ciliatum</i>	Di	Act	Tm	Hm	Su	Não	Rs	35	9	6	5	12
ME	<i>Astronia macrophylla</i>	Di	Act	Tm	Hm/ Un (♂)	Si	NA	NA	1	50	NA	NA	NA
ME	<i>Astronia smilacifolia</i>	Di	Act	Tm	Hm/ Un (♂)	Si	NA	Br	14	25	1,5	6	1
ME	<i>Bertolonia maculata</i>	Di	Act	Tm	Hm	NA	Não	Rs	10	10	2	3,2	6
ME	<i>Blakea trinervia</i>	Di	Act	Ax	Hm	In	Não	Rs	60	1	4,5	7	14
ME	<i>Calvoa orientalis</i>	Di	Act	Tm	Hm	Si	Não	Rs	17	6	1,5	3	5
ME	<i>Clidemia rubra</i>	Di	Act	Ax	Hm	In	Não	Rs	4	8	3,4	3	3
ME	<i>Dichaetanthera asperrima</i>	Di	Act	Tm	Hm	Si	Não	Rs	20	15	3,5	9	7
ME	<i>Heterotis rotundifolia</i>	Di	Act	Tm	Hm	NA	Não	Rs	40	3	6	8	6,2
ME	<i>Diplectria divaricata</i>	Is	Act	Tm/Ax	Hm	NA	Não	Br	7	30	6,5	3	3

ME	<i>Graffenrieda rotundifolia</i>	Di	Act	Tm	Hm	Su	Não	Rs	23	33	10,5	6,5	10
ME	<i>Heterocentron subtriplinervium</i>	Di	Act	Tm	Hm	Su	Não	Rs	12	13	3,5	5	3,5
ME	<i>Lavoisiera cordata</i>	Di	Act	Tm	Hm	Si	Não	Br	25	2	3,2	7	5,5
ME	<i>Leandra mexicana</i>	Di	Act	Tm	Hm	NA	Não	Rs/Rx	5,3	37	1,5	2,75	3,2
ME	<i>Macrocentrum repens</i>	Di	Act	Tm	Hm	Su	Não	NA	3,8	1	0,7	1,2	3
ME	<i>Maieta guianensis</i>	Di	Act	Ax	Hm	NA	Não	Br	10	1	4,4	3,75	7
ME	<i>Medinilla humbertiana</i>	Di	Act	Ax	Hm	NA	Não	Rs	4	>80	1,8	1,2	2
ME	<i>Melastoma malabathricum</i>	Di	Act	Tm	Hm	Si	Não	Rs	55	10	6,7	15	12
ME	<i>Memecylon edule</i>	Di	Act	Ax	Hm	In	Não	Az	3,5	>80	0,6	2	4
ME	<i>Meriania nobilis</i>	Di	Act	Tm	Hm	Si	Não	Rs, Rx, Vm	85	15	17	18	20
ME	<i>Miconia calycina</i>	Di	Act	Tm	Hm	In	Não	NA	8,6	NA	2	3	4
ME	<i>Miconia dodecandra</i>	Di	Act	Tm	Hm	Si	Não	Am	9,5	25	7,5	5	7
ME	<i>Miconia pyramidalis</i>	Di	Act	Tm	Hm	Si	Não	Br	5,6	70	3	3	2,5
ME	<i>Microlicia fasciculata</i>	Di	Act	Tm	Hm	In	Não	Rs	15	1	2,7	6,5	3,5
ME	<i>Monochaetum calcaratum</i>	NA	Act	Tm	Hm	Su	Não	Li	30	2	11,5	11,7	11
ME	<i>Monolena primuliflora</i>	Di	Act	Ax	Hm	NA	Não	Li	30	4	2,5	3,8	9
ME	<i>Mouriri guianensis</i>	Di	Act	Ax	Hm	In	Não	Br	13	4	3	6	5,5
ME	<i>Osbeckia stellata</i>	Di	Act	Tm	Hm	Si	Não	Rs	40	15	10	13	14
ME	<i>Pternandra caerulescens</i>	Di	Act	Tm/Ax	Hm	In	Não	Br	32	1 ou 2	4,2	2,6	14
ME	<i>Rhexia virginica</i>	Di	Act	Tm	Hm	In	Não	Rs/Rx	25	15	6	5	8
ME	<i>Rhynchanthera grandiflora</i>	Is	Act	Tm	Hm	Su	Não	Rs/Li	30	10	8,5	16,5	8
ME	<i>Tetrazygiopsis urbanii</i>	Di	Act	Tm	Hm	In	Não	Br	16	12	5	8	8
ME	<i>Tibouchina urvilleana</i>	Di	Act	Tm	Hm	Su	Não	Rx	27,5	25	13,5	12	13
ME	<i>Tococa guianensis</i>	Di	Act	Tm	Hm	In	Não	Br	30	19	5,5	6,2	6,2
ME	<i>Triolena obliqua</i>	Di	Act	Tm	Hm	NA	Não	Br	12	4	0,5	3	3,8
MY	<i>Angophora hispida</i>	Po	Act	Tm	Hm	Si	Não	Br	15	16	1	10	6
MY	<i>Backhousia citriodora</i>	Po	Act	Tm	Hm	Si	Não	Cr	9	>80	0,4	6	2,5
MY	<i>Callistemon citrinus</i>	Po	Act	Tm	Hm	Si	Não	Vm	2,7	70	1	20	3,2
MY	<i>Eucalyptus globulus</i>	Po	Act	Ax	Hm	Si	NA	Cr	20	2	0,8	8	8
MY	<i>Eugenia uniflora</i>	Po	Act	Ax	Hm	In	Não	Br	13	2	0,8	3,7	1
MY	<i>Euryomyrtus ramosissima</i>	Di	Act	Ax	Hm	In	Não	Rs	10	1	0,6	2,5	3,5
MY	<i>Heteropyxis natalensis</i>	Di	Act	Tm/Ax	Do	Su	Não	Cr	3	75	0,25	1	2
MY	<i>Kunzea ericifolia</i>	Po	Act	Tm	Hm	Si	Não	Cr	11	5	0,6	5	4
MY	<i>Leptospermum scoparium</i>	Po	Act	Ax	Hm	Si	Não	Vm	9	1	0,5	3	3,5
MY	<i>Lophostemon confertus</i>	Po	Act	Ax	Hm	Si	Não	Br	12	5	0,5	2	6,5
MY	<i>Melaleuca quinquenervia</i>	Po	Act	Tm/Ax	Hm	Si	Não	Br	5	25	0,4	12	4,5
MY	<i>Metrosideros nervulosa</i>	Po	Act	Tm	Hm	Si	Não	Vm	10	15	1	20	8,5

MY	<i>Myrcianthes fragrans</i>	Po	Act	Axilar	Hm	In	Não	Br	9	5	0,4	5	2,5
MY	<i>Myrtus communis</i>	Po	Act	Ax	Hm	In	Não	Br	15	1	0,7	4	5
MY	<i>Psidium cattleianum</i>	Po	Act	Ax	Hm	In	Não	Br	15	2	0,5	5	5
MY	<i>Psiloxylon mauritium</i>	Di	Act	Ax	Do	Su	Não	Cr	4	5	1,1	10	NA
MY	<i>Syzygium smithii</i>	Po	Act	Tm	Hm	In	NA	Br	5	>80	0,15	2	6
MY	<i>Uromyrtus metrosideros</i>	Po	Act	Ax	Hm	In	Não	Rs	11	1	1	0,4	4
ON	<i>Calylophus hartwegii</i>	Di	Act	Tm	Hm	In	Não	Am	40	1	9	8,5	60
ON	<i>Eremothera boothii</i>	Di	Act	Tm	Hm	In	Não	Br	5	40	1,5	3,9	16
ON	<i>Epilobium angustifolium</i>	Di	Zig	Tm	Hm	In	Não	Rs	35	35	1,9	8	26
ON	<i>Clarkia xantiana</i>	Di	Zig	NA	Hm	In	Não	Rs	20	16	5	6,5	23
ON	<i>Circaea alpina</i>	Is	Zig	Ax	Hm	In	Não	Br	2,2	12	0,2	0,8	1,5
ON	<i>Epilobium rigidum</i>	Di	Act	Ax	Hm	In	Não	Rs	40	3	2	10	12
ON	<i>Fuchsia cyrtandroides</i>	Di	Act	Ax	Hm	In	Não	Vm	30	1	1,6	20	10
ON	<i>Fuchsia paniculata</i>	Di	Act	Tm	Hm / Un (♀)	In	Não	Rs	7	>80	1,2	3,2	6
ON	<i>Gaura mutabilis</i>	Di	Act	Tm	Hm	In	Não	Am	35	12	4,5	20	35
ON	<i>Gayophytum heterozygum</i>	Di	Act	Ax	Hm	In	Não	Br	6	4	1,1	2	8,5
ON	<i>Gongylocarpus fruticulosus</i>	Di	Act	Tm	Hm	In	Não	Rs	18	5	1,5	7	17
ON	<i>Hauya elegans</i>	Di	Act	Ax	Hm	In	Não	Br	75	1	16,5	20	75
ON	<i>Lopezia riesenbachia</i>	Ol	Zig	Tm	Hm	In	Não	Rs	12	15	1,4	4,2	4,5
ON	<i>Ludwigia peploides</i>	Di	Act	Ax	Hm	In	Não	Am	15	1	1	4,5	13
ON	<i>Ludwigia peruviana</i>	Di	Act	Ax	Hm	In	Não	Am	50	1	3,7	2,7	20
ON	<i>Megacorax graciélana</i>	Di	Zig	Tm	Hm	In	Não	Br	17	NA	1,6	5	7
ON	<i>Oenothera elata</i>	Di	Act	Tm	Hm	In	Não	Am	50	10	10	21	40
ON	<i>Stenosiphon linifolius</i>	Di	Act	Tm	Hm	In	Não	Br	10	38	1,7	6,5	9,5
ON	<i>Xylonagra arborea</i>	Di	Act	Tm	Hm	In	Não	Vm	12	2	2,4	5,4	20
PE	<i>Brachysiphon acutus</i>	Is	Act	Tm	Hm	Si	Sim	Rs	7	5	0,6	10	10
PE	<i>Endonema retzioides</i>	Is	Act	Ax	Hm	Si	Sim	Vm	10	1	4	7	27
PE	<i>Olinia emarginata</i>	Is	Act	Ax	Hm	In	Não	Rs	4	17	0,2	2	3,2
PE	<i>Olinia ventosa</i>	Is	Act	Tm/Ax	Hm	In	Não	Cr	4,3	10	0,3	1,5	3
PE	<i>Penaea mucronata</i>	Is	Act	Tm	Hm	Si	Sim	Am	3x	6	1	0,3	5
PE	<i>Rhynchocalyx lawsonioides</i>	Is	Act	Tm/Ax	Hm	Su	Não	Cr	2,5	43	0,4	0,8	1,6
PE	<i>Saltera sarcocolla</i>	Is	Act	Tm	Hm	Si	Sim	Rs	5	5	3	9,2	32
VO	<i>Erismia floribundum</i>	Ol	Zig	Tm	Hm	In	Não	Am	7	NA	2,5	5	9
VO	<i>Qualea albiflora</i>	Ol	Zig	Ax	Hm	Su	Não	Br	23,5	22	8,7	8,8	15,5
VO	<i>Vochysia guatemalensis</i>	Ol	Zig	Tm/Ax	Hm	Su	Não	Am	15	>80	6	13	6

Anexo III - Bibliografia utilizada na coleta de dados

➤ Floras:

Adamson R. S. & Salter T. M. 1950, **Flora of the Cape Peninsula** *Juta*

Allan H. H. 1982, **Flora of New Zealand Volume: Indigenous Tracheophyta - Psilopsida, Lycopsidea, Filicopsida, Gymnospermae, Dicotyledons** *Botany Division, Department of Scientific and Industrial Research*

Aubréville, A., Lecomte O., Tardieu-Blot M.L. & Cuong, V. 1965, **Flore du Cambodge du Laos et du Vietnam Volume 4** *Association de Botanique Tropicale*

ABRS - Australian Biological Resources Study 1994, **Flora of Australia Volume 49 Oceanic Islands 1** *Australian Government Publishing Service (AGPS)*

Bortolameotti C. C. 1981, **Flora Taxonomica Mexicana - Recopilacion de todos sus representantes, vasculares, herbáceos y leñosos TOMO – VIII** *Sociedad Mexicana de Historia Natural*

Bortolameotti C. C. 1981, **Flora Taxonomica Mexicana Recopilacion de todos sus representantes vasculares herbáceos y leñosos TOMO – VIII segunda parte Dialipétalas Calicifloras** *Sociedad Mexicana de Historia Natural*

Bosser J. 1990, **Flore des Mascareignes, La réunion, Maurice, Rodrigues 90. Rhizophoracées à 106. Araliacées** *Mauritius Sugar Industry Research Institute & Royal Botanic Gardens, Kew*

Chippendale, G. M., 1988 **Flora of Australia Volume 19 - Myrtaceae - Eucalyptus , Angophora** *Australian Government Publishing Service*

Dassanayake M. D. & Fosberg F. R. 1981 **A Revised Handbook To The Flora Of Ceylon Volume II** *Smithsonian Institution Press*

Dassanayake M. D. & Fosberg F. R. 1987, **A Revised Handbook to the Flora of Ceylon Volume VI** *Smithsonian Institution Press*

Ewart A. J. 1930, **Flora of Victoria** *Inkata Press, Melbourne*

Fernandes A. & Mendes E.J. 1980, **Flora de Moçambique nº 70 – Heteropyxidaceae** *Portugal - Junta de Investigações do Ultramar, Centro de Botânica*

Fernandes A. & Mendes E.J. 1980, **Flora de Moçambique nº 72 – Melastomataceae** *Portugal - Junta de Investigações do Ultramar, Centro de Botânica*

Fernandes A. & Mendes E.J. 1980, **Flora de Moçambique nº 73 – Lythraceae** *Portugal - Junta de Investigações do Ultramar, Centro de Botânica*

- Fernandes A. & Mendes E.J. 1986, **Flora de Moçambique nº 74 – Oliniaceae Portugal** - *Junta de Investigações do Ultramar, Centro de Botânica*
- Fernandes A. & Mendes E.J. 1986, **Flora de Moçambique nº 76 – Onagraceae Portugal** - *Junta de Investigações do Ultramar, Centro de Botânica*
- Fernandes A. & Mendes E.J. 1986, **Flora de Moçambique nº 77 – Trapaceae Portugal** - *Junta de Investigações do Ultramar, Centro de Botânica*
- Gleason H. A. & Britton N. L. 1952, **New Britton & Brown Illustrated Flora of the Northeastern United States and adjacent Canada Volume 2** *New York Botanical Garden Press*
- Gonzalés J. 2009, **Flora Digital de La Selva - (Lythraceae)** *Organización para Estudios Tropicales*
- Graham, S. A. 1991, **Flora de Veracruz, fascículo 66 (Lythraceae)** *Instituto de Ecología A.C. Xalapa, Ver & University of California, Riverside, CA*
- Graham S. A. 1994, **Flora Del Bajío Y De Regiones Adyacentes 24 – Lythraceae** *Department of Biological Sciences Kent State University Kent, Ohio. E.U.A.*
- Harden G. J. 2002, **Flora of New South Wales Volume 2** *The Royal Botanical Garden Sydney*
- Hickman J. C. 1993, **The Jepson Manual - Higher Plants of California** *University of California Press*
- Humbert H. 1975 **Flore de Madagascar et des Comores 147 - 151ª família** *Muséum National D'Histoire Naturelle*
- Hutchinson, J. & Dalziel, J. M. 1954–1963, **Flora of West tropical Africa** *Crown Agents for Oversea Governments, London*
- Jacques-Felix H. 1983, **Flore du Gabon Volume 25 Mélastomatacées** *NCB Naturalis*
- Lemée A. M. V. 1953, **Flore de la Guyane Française Tome III P. Lechevalier**
- Marcano-Berti L., Lleras E., Simpson B. B. 1998 **Flora of the Guianas Series A: Phanerogams. Fascicle 21. 123 Vochysiaceae 123a Euphroniaceae, 124 Trigoniaceae, 126 Krameriaceae, Including wood and timber** *Koeltz*
- Mc Gregor R. L & Barkley T. M 1986, **Flora of the Great Plains, Kansas** *The Great Plains Flora Association*
- Michelangeli, F. A. 2005, **Flora Neotropica Monograph 98 – Tococa (Melastomataceae)** *The New York Botanical Garden Press*
- Mori S. A. et al. 2002, **Guide to the Vascular Plants of Central French Guiana Part 2. Dicotyledons** *New York Botanical Garden Press*

- Morley T. 1976, **Flora Neotropica Monograph 15 Memecyleae (Melastomataceae)** *The New York Botanical Garden Press*
- Palgrave K. C. & Palgrave M. C. 1981 **Trees of southern Africa 2nd ed** *Struik*
- Palgrave K. C. & Palgrave M. C. 2003 **Trees of southern Africa 3rd ed** *Struik*
- Pulle A. 1942, **Flora of Suriname Volume 3 Part 2(1): Erythroxyloideae, Oenotheraceae, Rhizophoraceae, Oxalidaceae** *J. H. de Bussy*
- Ridley H. N. 1922 **The Flora of the Malay Peninsula: Polypetalae, Volume 1** *Reeve & Company*
- Rzedowski G. C. & Rzedowski J. 2001, **Flora Fanerogámica del Valle de México** *Instituto de Ecología, A. C. y Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. Pátzcuaro, Michoacán*
- Saldanha C. J., Nicolson D. H. & Ramamoorthy, T. P. 1976 **Flora of Hassan District, Karnataka, India** *Smithsonian Institution and the National Science Foundation*
- Sánchez-Vindas P. E. 1990, **Flora de Veracruz - Myrtaceae Fascículo 62** *Instituto de Ecología A.C. Xalapa, Ver & University of California, Riverside, CA*
- Stace C. 2010, **Flora Neotropica Monograph 107 - Combretaceae** *New York Botanical Garden Press*
- Stevens W. D., Ulloa C., Pool A. & Montie O. M. 2001, **Flora de Nicaragua Angiospermas (Fabaceae - Oxalidaceae) 85 tomo II** *Missouri Botanical Garden Press*
- Steyermark J. A., Berry P. E., Yatskievych K. & Holst B. K. 1998 **Flora Of The Venezuelan Guayana Volume 4** *Missouri Botanical Garden Press*
- Steyermark J. A., Berry P. E., Yatskievych K. & Holst B. K. 2001, **Flora of Venezuelan Guayana – Volume 6** *Missouri Botanical Garden Press*
- Steyermark J. A., Berry P. E., Yatskievych K. & Holst B. K. 2001, **Flora of Venezuelan Guayana Volume 9** *Missouri Botanical Garden Press*
- Wickens G. E. 1975, **Flora of Tropical East Africa - Melastomataceae** *Prepared at the Royal Botanic Gardens, Kew with assistance from the East African Herbarium*
- Wurdack J. J., 1954-1964 **Flora of Ecuador n°13 138 Melastomataceae** *Botanical Institute, Goteborg University*
- Wurdack J. J. 1973, **Flora de Venezuela V. VIII** *Botanical Institute, Goteborg University*

Wurdack J. J. 1973, **Flora de Venezuela - Melastomataceae V.VIII P.2** *Fundacion Instituto Botanico de Venezuela*

Zohary M. 1972, **Flora Palestina Part Two** *The Israel Academy of Sciences and Humanities*

➤ Herbários com exsicatas consultadas

Herbário da Universidade de Brasília (UB) – consulta pessoal ao acervo

Herbário do Jardim Botânico do Rio de Janeiro (R) – consulta pessoal ao acervo

Missouri Botanical Garden Herbarium (MO) – consulta online

Royal Botanic Gardens Kew Herbarium (K) – consulta pessoal e online

University of Texas Herbarium (TEX) – consulta online

Vascular Plant Herbarium of the Arizona State University (ASU) – consulta online

➤ Monographs e outros trabalhos

Burkill H. M. 1997, **The Useful Plants of West Tropical Africa Vol 4 families M-R** *Royal Botanic Gardens Kew*

Chen C., Hoch P. C. & Raven P. H. 1994, **Sistematic Botany Monograph vol. 34 – Epilobium (Onagraceae)** *The American Society of Plants Taxonomists*

Dahlgren R. 1968, **Studies on Penaeaceae n°18. The genera Brachysiphon, Sonderothamnus and Saltera** *Gleerup*

Dahlgren R. 1971, **Studies on Penaeaceae n° 29. The genus Penaea L.** *Gleerup, Lund, Sweden*

DFSC - Danida Forest Seed Centre 2000, **Vochysia guatemalensis J.D. Sm. Seed Leaflet n° 39** Dinamarca

Dietrich W., Wagner W. L. & Raven P. H. 1997, **Sistematic Botany Monograph vol. 50 – Oenothera** *The American Society of Plants Taxonomists*

Duke N. C., Bunt J. S. & Willians W. T. 1984, **Observations on the Floral and Vegetative Phenologies of North-eastern Australian Mangroves** *Australian Journal of Botany* 32(1):87-99

Eisikowitch D. & Rotem R. 1987, **Flower Orientation and Color Change in Quisqualis indica and Their Possible Role in Pollinator Partitioning** *Botanical Gazette* 148(2) 175-179

- Graham S. A. 1984, **Alzateaceae, A New Family of Myrtales in the American Tropics** *Annals of the Missouri Botanical Garden* Vol.71 n° 3
- Hoggard G.D., Kores P.J., Molvray M. & Hoggard R. K. 2004, **The Phylogeny Of *Gaura* (Onagraceae) Based On Its, Ets, And *Trnl-F* Sequence Data** *American Journal of Botany* 91(1): 139–148
- Holliday I. 2004, **Melaleucas A Field and Garden Guide** *Reed New Holland*
- Jayaweera D. M. A. 1967, **The Genus *Duabanga***. *Journal of the Arnold Arboretum* 48 n°1
- Judd W. S. 2007, **Systematic Botany Monograph vol. 81 – *Miconia* (Melastomataceae)** *The American Society of Plants Taxonomists*
- Kottek M., Grieser J., Beck C., Rudolf B. & Rubel F. 2006, **World Map of the Köppen-Geiger climate classification updated** *Meteorologische Zeitschrift* 15 (3):259-263
- Kubitziki K. 2011, **The Families and Genera of Vascular Plants, Volume 10. Flowering Plants: Eudicots - Sapindales, Cucurbitales, Myrtaceae** *Springer-Verlag*
- Kubitziki K. 2006, **The Families and Genera of Vascular Plants, Volume 9: Flowering Plants: Eudicots - Berberidopsidales, Buxales, Crossosomatales, Fabales p.p., Geraniales, Gunnerales, Myrtales p.p., Proteales, Saxifragales, Vitales, Zygophyllales, Clusiaceae Alliance, Passifloraceae Alliance, Dilleniaceae, Huaceae, Picramnia** *Springer-Verlag*
- Linsingen L. & Cervi, A. C. 2007, ***Conocarpus erectus* Linnaeus, nova ocorrência para a flora do Sul do Brasil** *Adumbrationes ad Summae Editionem* 26
- Litt A. & Stevenson D. W. 2003, **Floral Development And Morphology Of Vochysiaceae. I. The Structure Of The Gynoecium** *American Journal of Botany* 90(11): 1533–1547.
- Lourteig A. 1965, **On the Systematic Position of *Alzatea verticillata*** *Annals of the Missouri Botanical Garden* 52(3):371-378
- Marcano-Berti, L. 1969. **Un nuevo genero de las Vochysiaceae.** *Pittieria* 2: 3-27.
- Maxwell J. F. 1980, **Revision of *Memecylon* L. (Melastomataceae) from Malay Peninsula** *Botanic Gardens, Singapore*
- Maxwell J. F. & Veldkamp J. F. 1990-1991 **Notes on the Astronieae (Melastomataceae) - I *Astrocalyx*, *Astronia Blumea*** 35:71-114
- Plitmann & Raven P. H. 1973, **The Systematics of *Lopezieae* (Onagraceae)** *Annals of Missouri Botanic Garden* 60 n°2

Raven, P.H. 1969, **A revision of the genus *Camissonia* (Onagraceae)**. *Contributions from the United States National Herbarium, Vol. 37, Part 5. Smithsonian Institution Press, Washington D.C.*

Raven P. 1979. **A survey of reproductive biology in Onagraceae**. *New Zeal. J. Bot.* Vol.17:575-593.

Renner S. S. 1984, **Crypteroniaceae A. DC., Prodr. 16, 2:677 (July 1868), nom. Cons ? 122-125**

Renner S. S. 1989. **A Survey of Reproductive Biology in Neotropical melastomataceae and Memecylaceae** *Annals of the Missouri Botanical Garden* 76(2):496-518

Santos M. L. 2003, **Florística e biologia reprodutiva de espécies de Melastomataceae no parque estadual da serra de caldas novas e parque estadual dos Pirineus, Goiás** *Tese de Doutorado*, Departamento de Ecologia, Instituto de Ciência Biológicas, Universidade de Brasília

Schmid R. 1980, **Comparative Anatomy and Morphology of *Psiloxylon* and *Heteropyxis*, and the Subfamilial and Tribal Classification of Myrtaceae** *Taxon* (5/6):559-595

Schönenberger J., Conti E. 2003, **Molecular Phylogeny and Floral Evolution of Penaeaceae, Oliniaceae, Rhynchocalycaceae and Alzateaceae (Myrtales)** *American Journal of Botany* 90(2):293-309

Stafleu F. A. 1948, **A monograph of all Vochysiaceae. I. Salvertia and Vochysia** *Koch en Knuttel*

Steinke T. D. 1995, **A general review of the mangroves of South Africa** *Wetlands of South Africa* Gl Cowan

Stern W. L. & Brizicky G.K. 1958, **The Comparative Anatomy and Taxonomy of *Heteropyxis*** *Bulletin of the Torrey Botanical Club* 85(2):111-123

Tobe H. & Raven P.H. 1987, **Embriology and Systematic Position of *Heteropyxis* (Myrtales)** *American Journal of Botany* 74(2):197-208

Tobe H. & Raven P.H. 1990, **Embriology and Systematic Position of *Psiloxylon* (Myrtales)** *Botanical Bulletin Academia Sinica* 31:119-127

Thomson L. A. J. & Evans B. 2006, ***Terminalia catappa* (tropical almond)** *Species Profiles for Pacific Island Agroforestry*

Tomlinson, P.B., 1986. **The Botany of Mangroves** *Cambridge University Press. Cambridge Tropical Biology Series.* 413 pp.

Trelease W. 1891, **A Revision of the American Species of *Epilobium* Occurring North of Mexico** *Missouri Botanical Garden Annual Report* 1891:69-117

Van Handel E., Haeger J. S., Hansen C. W. 1972, **The Sugars of Some Florida Nectars** *American Journal of Botany* 59(10):1030-1032

Veldkamp J. F., Franken N. A. P., Roos M. C. & Nayar M. P. 1978, **A Revision of *Diplectria* (Melastomataceae)** *Blumea* 24:405-430

Verdcourt B. 1998, **FSA contributions 10: Trapaceae** *Bothalia* 28(1): 11-14

Wagner W. L., Hoch P. C. & Raven P. H. 2007, **Sistematic Botany Monograph vol. 83 – Onagraceae** *The American Society of Plants Taxonomists*

Waites A. & Agren J. 2004. **Pollinator visitation , stigmatic pollen loads and among-population variation in seed set in *Lythrum salicaria*** *Journal of Ecology* Vol.92: 512–526

Xie L., Wagner W. L., Richard H. R., Berry P. E., Wen J. 2009 **Molecular phylogeny, divergence time estimates, and historical biogeography of *Circaea* (Onagraceae) in the Northern Hemisphere** *Molecular Phylogenetics and Evolution* 53:995–1009

➤ Sites Consultados:

<http://treerun.plantnet-project.org>

<http://arbres-reunion.cirad.fr>

<http://www.fleppc.org>

<http://www.yallaroo.com.au>

<http://botany.si.edu/onagraceae> (SNMNH)

<http://www.anbg.gov.au/>

<http://www.botanicus.org>

<http://www.theplantlist.org/>

<http://www.eol.org>

<http://www.tropicos.org>

Anexo IV – Lista de número de acesso no GenBank dos marcadores utilizados nas análises filogenéticas.

ESPÉCIE (FAMÍLIA)	rbcl	NdhF
<i>Amphiblemma cymosum</i> (Melastomataceae)	AF215543	AF215588
<i>Arthrostemma ciliatum</i> (Melastomataceae)	AF215522	AF215562
<i>Astronia macrophylla</i> (Melastomataceae)	AF215510	AF215548
<i>Astronia smilacifolia</i> (Melastomataceae)	AF215511	AF215549
<i>Bertolonia maculata</i> (Melastomataceae)	AF215512	AF215550
<i>Blakea trinervia</i> (Melastomataceae)	AF215516	AF215555
<i>Clidemia rubra</i> (Melastomataceae)	AF215535	AF215579
<i>Calvoa orientalis</i> (Melastomataceae)	AF215544	AF215589
<i>Dichaetanthera aspérrima</i> (Melastomataceae)	AF215523	AF215564
<i>Diplectria divaricata</i> (Melastomataceae)	AF270746	AF215556
<i>Heterotis rotundifolia</i> (Melastomataceae)	U26323	AF215565
<i>Graffenrieda rotundifolia</i> (Melastomataceae)	AF215532	AF215576
<i>Heterocentron subtriplinervium</i> (Melastomataceae)	AF270747	AF215566
<i>Lavoisiera cordata</i> (Melastomataceae)	AF215540	AF215582
<i>Leandra mexicana</i> (Melastomataceae)	AF215536	AF215580
<i>Macrocentrum repens</i> (Melastomataceae)	AF215513	AF324498
<i>Maieta guianensis</i> (Melastomataceae)	AF215537	AF215581
<i>Medinilla humbertiana</i> (Melastomataceae)	AF215517	AF215557
<i>Melastoma malabathricum</i> (Melastomataceae)	AF270748	AF272810
<i>Meriania nobilis</i> (Melastomataceae)	AF215533	AF215577
<i>Microlicia fasciculata</i> (Melastomataceae)	AF215541	AF215583
<i>Monochaetum calcaratum</i> (Melastomataceae)	AF215524	AF215568
<i>Monolena primuliflora</i> (Melastomataceae)	AF215514	AF215553
<i>Osbeckia stellata</i> (Melastomataceae)	U26330	AF272818
<i>Pternandra caerulescens</i> (Melastomataceae)	AF215518	AF215558
<i>Rhexia virginica</i> (Melastomataceae)	U26334	AF215587
<i>Rhynchanthera grandiflora</i> (Melastomataceae)	AF215542	AF215584
<i>Tetrazygia urbanii</i> (Melastomataceae)	AF215538	AF270753
<i>Tibouchina urvilleana</i> (Melastomataceae)	U26339	AF272820
<i>Memecylon edule</i> (Melastomataceae)	AF215515	AF215574
<i>Alzatea verticillata</i> (Alzateaceae)	U26316	AF215591
<i>Olinia ventosa</i> (Penaeaceae)	AF215546	AF215594
<i>Olinia emarginata</i> (Penaeaceae)	AJ605089.1	AJ605102.1
<i>Crypteronia paniculata</i> (Crypteroniaceae)	AY078153	AJ605099.1
<i>Crypteronia griffithii</i> (Crypteroniaceae)	AJ605087.1	AJ605098.1
<i>Dactylocladus stenostachys</i> (Crypteroniaceae)	AY078156.1	AJ605100.1
<i>Axinandra zeylanica</i> (Crypteroniaceae)	AY078157.1	AJ605094.1
<i>Rhynchocalyx lawsonioides</i> (Penaeaceae)	U26336	AF270757
<i>Penaea mucronata</i> (Penaeaceae)	AY078155	AF270756
<i>Conocarpus erectus</i> (Combretaceae)	AF281477	AY498840
<i>Quisqualis indica</i> (Combretaceae)	L01948	AY498841
<i>Bucida macrostachia</i> (Combretaceae)	U26321	AY498839
<i>Terminalia catappa</i> (Combretaceae)	U26338	AY498842

<i>Lawsonia inermis</i> (Lythraceae)	AY496863	AY498836
<i>Duabanga moluccana</i> (Lythraceae)	AY496862	AY498835
<i>Cuphea llavea</i> (Lythraceae)	AF495773	AF495796
<i>Lythrum salicaria</i> (Lythraceae)	AF495760	AF495775
<i>Nesaea áspera</i> (Lythraceae)	AY496864	AY498838
<i>Trapa natans</i> (Lythraceae)	L10226	AY498838
<i>Calylophus hartwegii</i> (Onagraceae)	AF495767	AF495790
<i>Eremothera boothii</i> (Onagraceae)	AF495766	AF495790
<i>Epilobium angustifolium</i> (Onagraceae)	L10217	AF495784
<i>Fuchsia cyrtandroides</i> (Onagraceae)	L10220	AF495779
<i>Circaea alpina</i> (Onagraceae)	L10216	AF495780
<i>Clarkia xantiana</i> (Onagraceae)	L10225	AF495787
<i>Epilobium rigidum</i> (Onagraceae)	AF495763	AF495785
<i>Gaura mutabilis</i> (Onagraceae)	AF495769	AF495792
<i>Gayophytum heterozygum</i> (Onagraceae)	AF495765	AF495788
<i>Gongylocarpus fruticosus</i> (Onagraceae)	AF495762	AF495783
<i>Hauya elegans</i> (Onagraceae)	L10227	AF495778
<i>Lopezia riesenbachia</i> (Onagraceae)	L10219	AF495781
<i>Ludwigia peruviana</i> (Onagraceae)	L10221	AF495777
<i>Megacorax gracielana</i> (Onagraceae)	AF495774	AF495797
<i>Stenosiphon linifolius</i> (Onagraceae)	AF495768	AF495791
<i>Xylonagra arbórea</i> (Onagraceae)	AF495764	AF495786
<i>Cuphea hyssopifolia</i> (Lythraceae)	AM235672.1	AM235439.1
<i>Fuchsia paniculata</i> (Onagraceae)	AM235667.1	AM235434.1
<i>Oenothera fruticosa</i> (Onagraceae)	AF495771.1	AF495794.1
<i>Ludwigia peploides</i> (Onagraceae)	L10222.1	AF495776.1
<i>Erisma floribundum</i> (Vochysiaceae)	U26324	AY498827
<i>Qualea albiflora</i> (Vochysiaceae)	JQ626202.1	AM235431.1
<i>Vochysia guatemalensis</i> (Vochysiaceae)	U26340	AY498832
<i>Syzygium smithii</i> (Myrtaceae)	U26315	AY498760
<i>Angophora hispida</i> (Myrtaceae)	U26317	AY498763
<i>Baekkea ramosissima</i> (Myrtaceae)	U26319	AY498782
<i>Backhousia citriodora</i> (Myrtaceae)	U26318	AY498768
<i>Metrosideros nervulosa</i> (Myrtaceae)	AJ235785	AY498802
<i>Eugenia uniflora</i> (Myrtaceae)	AF294255	AF215592.1
<i>Myrcianthes fragrans</i> (Myrtaceae)	U26328	AY498803
<i>Myrtus cummunis</i> (Myrtaceae)	AF294254	AF215593
<i>Kunzea ericifolia</i> (Myrtaceae)	AM235655.1	AM235422.1
<i>Eucalyptus globulus</i> (Myrtaceae)	HM849985.1	AY780259.1
<i>Leptospermum scoparium</i> (Myrtaceae)	AM235656.1	AM235423.1
<i>Callistemon citrinus</i> (Myrtaceae)	AM235652.1	AM235419.1
<i>Melaleuca quinquenervia</i> (Myrtaceae)	GU135164.1	EU410162.1
<i>Uromyrtus metrosideros</i> (Myrtaceae)	AM235661.1	AM235428.1
<i>Psidium cattleianum</i> (Myrtaceae)	HM850290.1	HM160101.1
<i>Lophostemon confertus</i> (Myrtaceae)	AM235657.1	AY498794.1
<i>Syzygium cumini</i> (Myrtaceae)	GU135161.1	AY498814.1
<i>Syzygium cordatum</i> (Myrtaceae)	JF265617.1	DQ088493.1

Heteropyxis natalensis (Myrtaceae)	U26326	AY498824
Psiloxylon mauritianum (Myrtaceae)	U26333	AY498825
Saltera sarcocolla (Penaeaceae)	AJ605091.1	AJ605103.1
Endonema retzioides (Penaeaceae)	AJ605088.1	AJ605101.1
Brachysiphon acutus (Penaeaceae)	AJ605084.1	AJ605095.1
Triolena obliqua (Melastomataceae)	AF215518	AF215558
Miconia calycina (Melastomataceae)	AM235650.1	JF832003.1
Miconia dodecandra (Melastomataceae)	EU711396.1	EU056026.1
Miconia pyramidalis (Melastomataceae)	JF832004.1	EU056080.1
Mouriri guianensis (Melastomataceae)	AF215529.2	AF215575

Anexo V

REFERÊNCIA DAS FIGURAS

Capítulo I

Eucalyptus globulus

Site: <http://www.australiaplants.com>

Autoria: Jackie Allison

Identificação confirmada por: Peter Wilson (NSW)

Trapa natans

Site: <http://commons.wikimedia.org>

Identificação confirmada por: Shirley Graham (MO)

Alzatea verticillata

Autoria: William Haber

Identificação confirmada por: Shirley Graham (MO)

Capítulo II

Vochysia guatemalensis

Site: <http://biogeodb.stri.si.edu/>

Identificação confirmada por: Gustavo Shimizu

Ruizterania albiflora

Autoria: Gustavo Shimizu

Identificação confirmada por: Gustavo Shimizu e Amy Litt (NY)

Fuchsia paniculata

Site: <http://botany.si.edu/onagraceae/>

Calvoa orientalis

Site: <http://www.botanickateplice.cz>

Identificação confirmada por: Susanne Renner (M)

Heterocentron subtriplinervium

Site: <http://wildlifeofhawaii.com/>

Cuphea hyssopifolia

Identificação confirmada por: Shirley Graham (MO)

Euromyrtus ramosíssima

Identificação confirmada por: Peter Wilson (NSW)

Callistemon citrinus

Identificação confirmada por: Peter Wilson (NSW)

Metrosideros nervulosa

Identificação confirmada por: Peter Wilson (NSW)

Gaura mutabilis

Site: <http://botany.si.edu/onagraceae/>

Oenothera elata

Site: <http://botany.si.edu/onagraceae/>

Epilobium rigidum

Site: <http://botany.si.edu/onagraceae/>

Rhynchanthera grandiflora

Autoria: Femact

Site: <http://www.folhabv.com.br/>

Xylonagra arborea

Site: <http://swbiodiversity.org>

Endonema retzioides

Identificação confirmada por: Jürg Schönenberger

Conocarpus erectus

Identificação confirmada por: Maria Iracema Bezerra Loiola (EAC) e Raimundo Luciano Soares Neto

Crypteronia paniculata

Identificação confirmada por: Susanne Renner (M)

Backhousia citriodora

Identificação confirmada por: Peter Wilson (NSW)

Syzygium smithii

Identificação confirmada por: Peter Wilson (NSW)

Lavoisiera cordata

Site: <http://www.plantsystematics.org/>

Stenosiphon linifolius

Site: <http://botany.si.edu/onagraceae/>

Ludwigia peploides

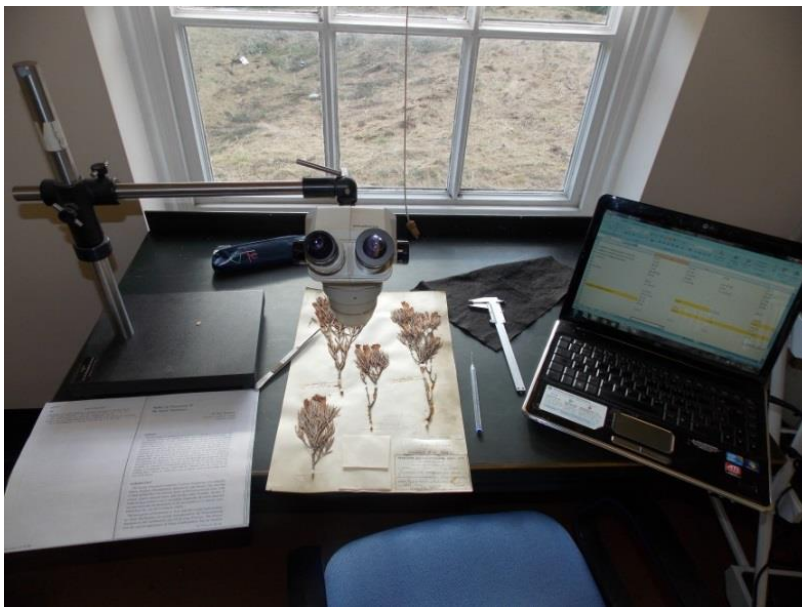
Site: <http://botany.si.edu/onagraceae/>

Myrtus communis

Identificação confirmada por: Carol Proença (UB)

Anexo VI

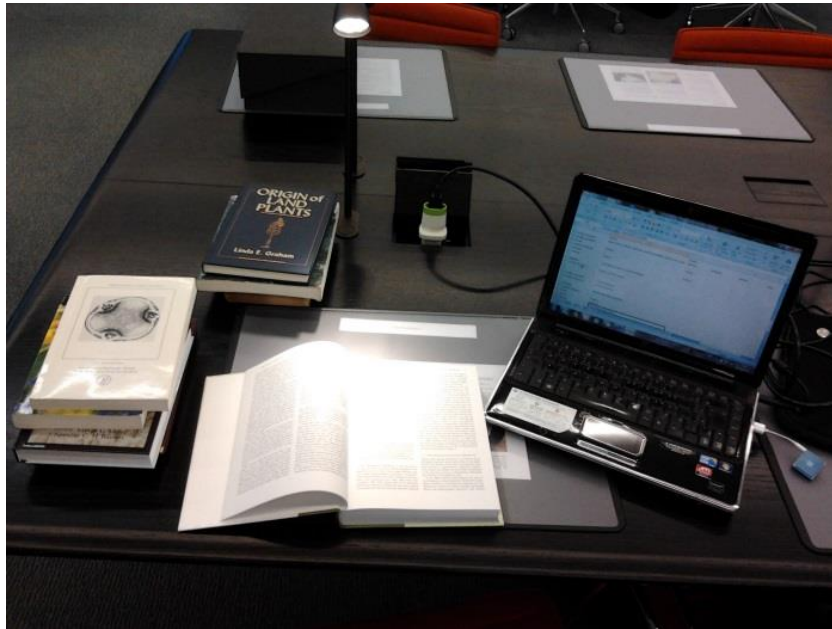
Algumas fotos:



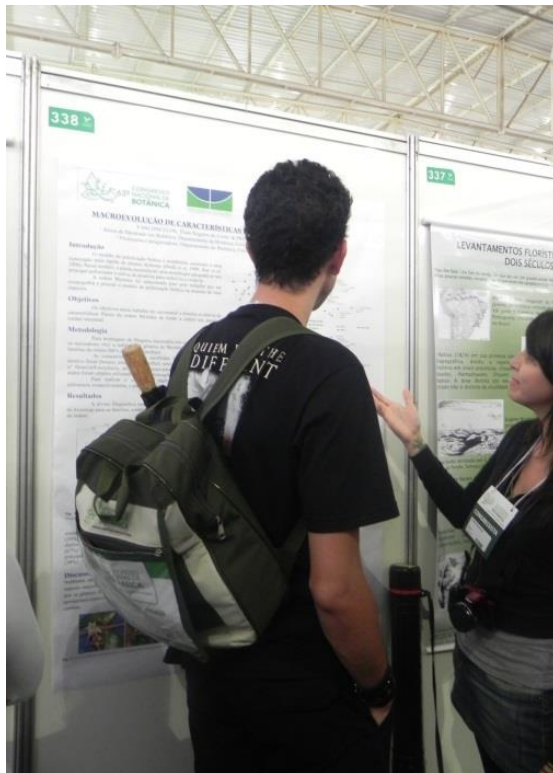
Coleta de dados: Herbário do Royal Botanic Gardens, Kew



Coleta de dados: Biblioteca do Royal Botanic Gardens, Kew



Coleta de dados: Coleta de dados em literatura na biblioteca do Royal Botanic Gardens, Kew



Apresentação de resultados parciais no 63º Congresso Nacional de Botânica em Joinville - PR