

UNIVERSIDADE FEDERAL DO PARANÁ

TÁSSIA GOULART FENDRICH

**A TENDÊNCIA GENERALISTA NO SISTEMA DE POLINIZAÇÃO EM ESPÉCIES
DE MICONIEAE (MELASTOMATACEAE) ESTÁ RELACIONADA COM A
MORFOMETRIA DAS ANTERAS E DAS SEMENTES?**

CURITIBA

2012

TÁSSIA GOULART FENDRICH

**A TENDÊNCIA GENERALISTA NO SISTEMA DE POLINIZAÇÃO EM ESPÉCIES
DE MICONIEAE (MELASTOMATACEAE) ESTÁ RELACIONADA COM A
MORFOMETRIA DAS ANTERAS E DAS SEMENTES?**

Dissertação apresentada como requisito parcial à obtenção do grau de Mestre, pelo Curso de Pós-graduação em Botânica do Setor de Ciências Biológicas da Universidade Federal do Paraná.

Orientador: Prof. Dr. Renato Goldenberg
Co-orientadora: Prof.^a Dra. Isabela Galarda Varassin

CURITIBA

2012

AGRADECIMENTOS

Gostaria de agradecer ao Prof. Renato Goldenberg e a Prof.^a Isabela G. Varassin pelos ensinamentos e por toda a ajuda principalmente nos últimos meses. Ao Prof. Eric Smidt pela grande ajuda com as análises filogenéticas.

À minha família, principalmente meus pais por todo apoio e incentivo. Ao Fábio, pela paciência, pela ajuda em campo e por fazer parte de mais essa conquista na minha vida.

À Julia pela motivação, companheirismo, abrigo e por toda ajuda prestada sempre que possível. À Duane pela amizade e ajuda em campo. À Mônica pela companhia e pelos muitos almoços no RU!

A todos os colegas de laboratório que já passaram ou passam por lá, obrigada pela convivência descontraída.

A todos que me ajudaram em campo de alguma maneira: Fabiano, Jana, Carol, Carla, Camila, Ana Paula, André...

À galera de Joinville, pelas muitas idas e vindas na Serra, pelas caronas, risadas e até pelo truço no congestionamento: Meri, Fernando, Rafael e Flávio.

Ao REUNI pela concessão da bolsa de Mestrado.

Aos órgãos que concederam as licenças de coleta: IAP, SANEPAR, FUNDEMA e SPVS.

A todos os especialistas que identificaram os insetos coletados: Dra. Mirian Nunes Morales, Dr. Claudio J. B. de Carvalho, Dr. Gabriel Augusto Rodrigues de Melo, Dra Cibele Stramare Ribeiro-Costa e Msc. Bolívar R. Garcete-Barrett.

Ao Prof. Claudio Nicoletti de Fraga pela imagem cedida.

A todos que contribuíram de alguma maneira na realização deste trabalho muito obrigada!

RESUMO

Tentando compreender se é correto afirmar que a generalização do sistema de polinização seja relacionada com a morfologia das anteras e sementes em Miconieae, foi investigada a relação entre características morfológicas de algumas espécies dessa tribo e a diversidade de seus polinizadores em um contexto filogenético. Para isso duas perguntas foram lançadas: (i) a morfologia das anteras de algumas espécies de Miconieae pertencentes a diferentes clados influencia na diversidade de polinizadores? (ii) a morfologia das anteras e a diversidade de polinizadores destas espécies estão relacionadas com a variação no número de sementes? Para responder essas perguntas características morfológicas de anteras e sementes de 51 espécies de Miconieae foram mensuradas. Dentre estas, 11 espécies com diferentes tipos de anteras foram selecionadas para observação focal dos polinizadores. Através de testes de análise de variância e regressão linear constatou-se que quanto maior o tamanho dos poros em relação ao comprimento das anteras, menor o número de sementes por fruto. A mudança de anteras longas com poros pequenos para anteras curtas com poros grandes surgiu ao menos cinco vezes dentro de Miconieae e fez com que o sistema de polinização dessas plantas se tornasse mais generalista, passando de um grupo funcional (abelhas vibráteis) para até três grupos funcionais de polinizadores em algumas espécies.

Palavras-chave: antera porocida, especialização, generalização, Miconieae polinização vibrátil.

ABSTRACT

In order to understand if it is right to say that generalist pollination systems are related to anther and seed morphology in Miconieae, we investigate the correlation between morphological characters and pollination diversity in selected species from this tribe, in a phylogenetic context. Two questions have been raised: (i) does the anther morphology of species of Miconieae from different clades have an influence on pollination diversity?; (ii) are the anther morphology and pollination diversity related to the variation on seed number? We measured anthers (pore area and thecae length) and seeds (number and size) from 51 species, from which 11 species with different anther attributes were selected for pollination focal observations. Variance and regression analyses showed that larger pore area /thecae length ratios are negatively correlated to seed number per fruit. Changes from long anthers with small pores to short anthers with large pores appeared at least five in Miconieae. These changes also changed the pollination systems of these plants, from specialist to generalist, i.e. from pollinators belonging to only one functional group (buzz-pollinating bees) to pollinators belonging to up to three functional groups (bees, flies and wasps).

Key words: generalization, buzz pollination, Miconieae, poricidal anthers, specialization.

LISTA DE TABELAS

Tabela 1 - Variações morfométricas em espécies de Miconieae.....	27
Tabela 2 - Espécies de polinizadores coletados em cada planta observada.....	29

LISTA DE FIGURAS

Figura 1 - Variações de tamanho de poros e anteras nas espécies de Miconieae nas quais foi realizada observação focal.....	31
Figura 2 - Variação média da área de poro em relação ao comprimento da antera (Log a/c) e número de sementes (Log n) por ausência e presença de polinizador.....	32
Figura 3 - Razão entre número de sementes (log n) e área de poro em relação ao comprimento da antera (log a/c).....	33
Figura 4 - Variação média de área de poro em relação ao comprimento da antera e em número de sementes por clados.....	34
Figura 5 - Árvore de Neighbor-Joining (NJ) para a característica de área de poro em relação ao comprimento da antera (a/c).....	35
Figura 6 - Árvore de Neighbor-Joining (NJ) para a característica de número de sementes (n).....	36

SUMÁRIO

INTRODUÇÃO	12
MATERIAL E MÉTODOS	14
2.1 Dados morfométricos.....	14
2.2 Observação de polinizadores.....	15
2.3 Análises estatísticas.....	15
2.4 Análises filogenéticas.....	16
3 RESULTADOS	17
3.1 Dados morfométricos.....	17
3.2 Observação de polinizadores.....	17
3.3 Análises estatísticas.....	18
3.4 Análises filogenéticas.....	19
DISCUSSÃO	19
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	24
APÊNDICE	37

1 INTRODUÇÃO

A ocorrência de sistemas de polinização especialistas e generalistas nas angiospermas vem sendo intensamente discutida (GRANT & GRANT, 1965; WASER *et al.*, 1996; OLLERTON, 1996; JOHNSON & STEINER, 2000). Alguns autores (WASER *et al.*, 1996; OLLERTON, 1996) defendem que a maioria das plantas é generalista quanto aos polinizadores, abrangendo um largo espectro de animais taxonomicamente diversos. Há aparentemente um contínuo entre plantas que são polinizadas por centenas de espécies de polinizadores e aquelas que são polinizadas por somente uma espécie de polinizador (JOHNSON & STEINER, 2000). Existe a dificuldade de se determinar os limites da especificidade em sistemas de polinização, sendo que o número de visitantes por planta não é um dado satisfatório devido aos diferentes níveis taxonômicos e as diferenças funcionais existentes entre os diferentes tipos de polinizadores (WASER *et al.*, 1996).

Muitos pesquisadores têm visões diferentes do conceito de flor generalista, dependendo da área em que atuam (ecologia da polinização, botânica clássica, biologia evolutiva, etc.) (OLLERTON *et al.*, 2007). OLLERTON *et al.* (2007) propõe que sejam utilizados termos como generalização ecológica, funcional e fenotípica que permitiriam estudar a biologia floral com maior precisão. Ainda segundo este trabalho generalização ecológica se refere ao número de polinizadores efetivos com os quais uma planta interage, enquanto que a generalização funcional se refere aos polinizadores de uma planta em um nível taxonômico mais alto (geralmente Família ou acima), por exemplo “plantas de abelhas” ou “plantas de pássaros”. A especialização fenotípica se refere às adaptações exibidas pela flor, muitas vezes em relação à especialização funcional (OLLERTON *et al.*, 2007). Neste trabalho utilizamos o conceito de especialização funcional, trabalhando com grupos funcionais de polinizadores (abelhas, moscas e vespas).

A dependência de um único grupo funcional de polinizadores (como as abelhas vibradoras, por exemplo) é uma forma muito mais ampla de especialização que a dependência de uma única espécie de polinizador (JOHNSON & STEINER, 2000). Os grupos funcionais são geralmente relacionados com a filogenia dos polinizadores em algum nível, mas também podem representar o agrupamento pelo comportamento semelhante que apresentam sobre a flor, exercendo pressões

seletivas análogas, as quais podem gerar correlações entre características florais (FENSTER *et al.*, 2004).

Devido ao formato das anteras, muitas vezes longas e com poros diminutos no ápice, as abelhas que coletam o pólen das flores de Melastomataceae devem ter a capacidade de agitá-lo para fora das anteras, ou então, puxar os grãos de pólen para fora dos poros com seu aparelho bucal (RENNER, 1989). O movimento de vibração das abelhas nas anteras ocorre por uma rápida contração dos seus músculos de vôo e, esse tipo de polinização é conhecido como polinização vibrátil ou *buzz pollination* (BUCHMANN, 1983). Anteras poricidas têm sido vistas como uma especialização para proteger o pólen, garantindo que ele só seja coletado pelas abelhas com a capacidade de vibrar (RENNER, 1989). Há registros de polinização por morcegos, pássaros, moscas e vespas em flores produtoras de néctar (VARASSIN *et al.*, 2008) ou em flores em que as anteras abrem por fendas ou por poros grandes, não necessitando da vibração para a liberação do pólen (GOLDENBERG *et al.*, 2008).

Estudos filogenéticos recentes sugeriram que em mais de uma linhagem dentro de Miconieae há uma tendência à diminuição do tamanho das anteras e aumento no tamanho do poro (GOLDENBERG *et al.*, 2008). Os autores sugerem que esta tendência pode estar relacionada à polinização, visto que as anteras são as estruturas florais que detêm o recurso oferecido aos polinizadores. Estas mudanças na morfologia das anteras estariam, por sua vez, relacionadas com uma generalização dos polinizadores, favorecendo um aumento na quantidade de potenciais polinizadores, incluindo-se aí insetos não vibradores (GOLDENBERG *et al.*, 2008).

Melastomataceae Juss. compreende cerca de 4500 espécies em 150–166 gêneros com hábitos diversos como arbustos, trepadeiras lenhosas, ervas e árvores (RENNER, 1993). Esta família ocorre principalmente nos trópicos, em florestas de planície a vegetações alto-montanas, savanas, e em vegetações perturbadas (CLAUSING & RENNER, 2001). A tribo estudada neste trabalho, Miconieae Triana, é a maior de Melastomataceae, com cerca de 30 gêneros neotropicais incluindo aproximadamente 2200 espécies (MICHELANGELI *et al.*, 2004). A variação na morfologia das anteras em Miconieae é uma característica de grande importância taxonômica e tem sido utilizada inclusive para determinar as seções dentro de *Miconia* (GOLDENBERG *et al.*, 2008). As sementes também variam bastante em

quantidade, tamanho e formato (GROENENDIJK *et al.*, 1996; MARTIN & MICHELANGELI, 2009).

Tentando compreender se é correto afirmar que a generalização do sistema de polinização seja relacionada com a morfologia das anteras e sementes em Miconieae, procurou-se neste trabalho investigar a relação entre características morfológicas de algumas espécies dessa tribo e a diversidade de seus polinizadores em um contexto filogenético. Para isso duas perguntas foram lançadas: (i) a morfologia das anteras de algumas espécies de Miconieae pertencentes a diferentes clados influencia na diversidade de grupos funcionais de polinizadores? (ii) a morfologia das anteras e a diversidade de polinizadores destas espécies estão relacionadas com a variação no número de sementes?

2 MATERIAL E MÉTODOS

2.1 Dados morfométricos

Características morfométricas da antera e o número de sementes de 51 espécies de plantas da tribo Miconieae foram mensuradas a partir de espécimes de herbário reidratados. As espécies foram selecionadas de acordo com os diferentes tipos de anteras e sementes, e ainda, procurando contemplar as diferentes linhagens dentro da tribo. Para cada espécie foram utilizados cinco indivíduos e, de cada indivíduo, três anteras para medir comprimento de antera e área dos poros. Nas plantas que apresentaram estames heteromórficos (por exemplo, com os estames do ciclo antepétalo diferentes do ciclo antessépalo), foram mensuradas três anteras de cada tamanho. A área do poro foi calculada a partir das medidas dos diâmetros maior e menor e estimada pelo cálculo da elipse. Para as sementes também foram utilizados cinco indivíduos de cada espécie, sendo que de um fruto de cada indivíduo foi contado o número total de sementes. O paquímetro digital com a precisão de milímetros foi utilizado nas medidas das sementes e comprimento da antera. Para a área do poro foi utilizado microscópio óptico com precisão de micrômetros. A partir dos dados obtidos dos cinco indivíduos de cada espécie foram calculadas médias e desvio padrão do número de sementes, da área do poro e do comprimento da antera (Tabela 1).

2.2 Observação de polinizadores

Onze espécies de Miconieae foram selecionadas para a observação focal (DAFNI, 1992) de acordo com o tipo de antera e poro que apresentavam e a época de floração congruente com o trabalho. Dentre elas, espécies com anteras grandes e poros pequenos (*Miconia jucunda*), anteras pequenas com poros grandes (*Miconia theaezans*, *Miconia pusilliflora*, *Miconia latecrenata* e *Miconia sellowiana*) e intermediárias (*Leandra dasytricha*, *Leandra regnellii*, *Leandra barbinervis*, *Miconia cinerascens* var. *robusta*, *Miconia ligustroides* e *Miconia hyemalis*). Essas observações foram realizadas no Parque Municipal Morro do Finder e no Parque Natural Municipal da Caieira em Joinville/SC, no Parque Estadual do Guartelá em Tibagi/PR, na Reserva Natural do Rio Cachoeira em Antonina/PR e na região dos Mananciais da Serra, Piraquara/PR. Foram acompanhados três indivíduos para cada espécie, com 21 horas de observação divididas em sete intervalos de 3 horas por espécie. De cada espécie foram coletadas amostras e feitas exsicatas depositadas no herbário UPCB. Os polinizadores foram coletados, sacrificados e posteriormente identificados por especialistas. O material foi depositado na coleção de Entomologia Pe. Jesus Santiago Moure, do Departamento de Zoologia da UFPR. Foram considerados registros apenas comportamentos passíveis de resultar em polinização (por exemplo, toque no estigma), sendo descartados outros tipos de visitas. Os insetos coletados foram categorizados em três grupos principais de polinizadores: abelhas, moscas e vespas.

2.3 Análises estatísticas

Por existirem espécies com poucas e grandes sementes e espécies com muitas e pequenas sementes, o investimento em sementes foi representado pelo número médio de sementes por fruto (n). O investimento em área de poro (a/c) foi calculado pela razão entre área do poro (a) e o comprimento da antera (c), pois essas variáveis estão atreladas no sentido de que uma planta pode ter a área de poro semelhante à outra, mas, o comprimento da antera pode variar muito entre as duas. Essas razões foram logaritmizadas a fim de diminuir a amplitude dos dados e atender à normalização da distribuição dos dados. A relação entre o número de

sementes (n) e a área de poro em relação ao comprimento da antera (a/c) para as 51 espécies estudadas foi avaliada por regressão linear (ZAR, 1996).

Para avaliar se as médias de número de sementes e área de poro em relação ao comprimento da antera diferem entre clados, foi realizada análise de variância apenas para os quatro clados mais ricos em espécies. A categorização por clados foi baseada em Goldenberg *et al.* (2008) e Michelangeli *et al.* (dados não publicados), a saber *Leandra* ss, Clado de *Miconia latecrenata*, Clado de *Miconia pusilliflora* e Clado de *Miconia cinerascens* (Tabela 1). As espécies pertencentes a outros clados não foram incluídas na análise, pois o número de espécies por clado era muito pequeno.

A variação de área de poro em relação ao comprimento da antera e número de sementes por grupos funcionais (abelhas, moscas e vespas) nas 11 plantas em que foi realizada a observação focal foi avaliada por análise de variância.

2.4 Análises filogenéticas

Com os dados obtidos na análise morfométrica juntamente com sequências utilizadas de nrITS obtidas no Genbank (acessos Tabela 1), foi realizada uma análise filogenética onde cada uma das características, antera e sementes tiveram seus estados ancestrais reconstruídos entre as espécies analisadas. O alinhamento múltiplo foi realizado através do programa Clustal W (THOMPSON *et al.*, 1994) implementado no programa MEGA4 (TAMURA *et al.*, 2007), com os parâmetros usuais, sendo as matrizes conferidas e editadas manualmente. Para obtenção de uma hipótese filogenética sem politomias foi realizada uma análise de Neighbor-Joining (NJ) utilizando o modelo de evolução T92 (Tamura 3-parameter) +G+I, selecionado pelo critério BIC (Bayesian Information Criteria), através do programa Mega4 (TAMURA *et al.*, 2007). A análise de reconstrução de estados ancestrais foi realizada no programa Mesquite 2.74 (MADDISON & MADDISON, 2010) utilizando método de parcimônia com estados não ordenados. As características avaliadas foram codificadas em três estados de caráter determinados manualmente com base no conhecimento específico das espécies, visando estabelecer da melhor forma as categorias que representassem as realidades de número de sementes e áreas de poro das espécies. Para área de poro em relação ao comprimento da antera (a/c), o estado 0 vai de 1,34 a $9\mu\text{m}^2/\mu\text{m}$, que corresponde à anteras de poro pequeno; o

estado 1 vai de 10 a 29,9 $\mu\text{m}^2/\mu\text{m}$ que seriam anteras de poros intermediários; e o estado 2 vai de 31 a 159 $\mu\text{m}^2/\mu\text{m}$ que corresponde à anteras de poros grandes. Para o número médio de sementes por fruto (n), o estado 0 vai de 1,8 a 9,8 sementes, que são consideradas poucas; o estado 1 vai de 13 a 46 sementes, que é considerado um valor intermediário; e o estado 2 vai de 51 a 1005, que são consideradas muitas sementes.

3 RESULTADOS

3.1 Dados morfométricos

Em relação à morfometria de anteras e sementes, as 51 espécies estudadas variaram bastante em valores médios (Tabela 1). O maior comprimento médio de antera registrado foi o de *M. mirabilis*, com 8.067,3 μm , enquanto que o menor foi o de *M. latecrenata*, com 972 μm . A maior área média de poro registrada foi de *M. pusilliflora* com 227.326,1 μm^2 e a menor, foi de *L. reversa*, com 5.319,7 μm^2 . Para as sementes as médias também variam bastante. Comparando-se o número de sementes por fruto encontramos em um extremo *L. reversa*, com uma média de 1.005,2 sementes, e em outro *M. doriana*, com média de 1,8 sementes (Tabela 1). Há uma relação inversa entre tamanho e número de sementes ($r^2 = 0,74$; $F = 143,47$; $GL = 1,489$; $P < 0,0001$) sendo que as espécies que apresentam muitas sementes tendem a apresentar sementes pequenas (Tabela 1).

3.2 Observação de polinizadores

Das plantas nas quais foi realizada a observação focal (Fig.1), a que teve maior abundância de polinizadores foi *M. sellowiana*, com um total de 112 indivíduos coletados e, as que apresentaram menor abundância foram *M. ligustroides* e *M. pusilliflora*, com três indivíduos cada. As plantas que apresentaram maior riqueza de polinizadores foram *M. cinerascens* var. *robusta*, *M. hyemalis* e *M. theaezans*, com três grupos funcionais (abelhas, moscas e vespas) cada e, as que apresentaram menor riqueza foram *M. latecrenata*, *M. pusilliflora*, *M. jucunda* e *L. dasytricha* com um grupo funcional cada (Tabela 2). *Miconia hyemalis* também se diferenciou das

demais espécies por apresentar uma grande quantidade de formigas nas flores, que, na maioria das vezes, eram observadas consumindo o néctar. Formigas também foram observadas, em menor quantidade, em *M. theaezans*, sendo que existem registros que sugerem que esta planta também produza néctar (F. Maia, com. pess.). Besouros foram coletados em *L. dasytricha*, *M. hyemalis*, *M. ligustroides* e *M. sellowiana*, mas, como as formigas, não apresentaram um comportamento que pudesse resultar em polinização.

3.3 Análises estatísticas

O grupo de plantas polinizadas por abelhas (Fig. 2) têm área de poro em relação ao comprimento da antera menor que as plantas não polinizadas por abelhas ($F = 5,16$; $GL = 1,9$; $P = 0,0491$). As espécies polinizadas por moscas (Fig. 2) têm área de poro em relação ao comprimento da antera maior dos que as espécies não polinizadas por moscas ($F = 16,58$; $GL = 1,9$; $P = 0,0027$). As plantas polinizadas por vespas e as plantas não polinizadas por vespas (Fig. 2) não apresentaram diferenças significativas em área de poro em relação ao comprimento da antera ($F = 0,20$; $GL = 1,9$; $P = 0,6621$). As espécies de plantas que possuem moscas entre os polinizadores (Fig. 2) têm um menor número de sementes que as demais espécies ($F = 34,21$; $GL = 1,9$; $P = 0,0002$). Plantas polinizadas por abelhas ($F = 3,90$; $GL = 1,9$; $P = 0,0796$) e por vespas ($F = 0,12$; $GL = 1,9$; $P = 0,7297$) não apresentaram diferenças significativas entre as plantas que não possuem esses grupos de polinizadores em relação ao número de sementes.

Para as 51 espécies estudadas a área de poro em relação ao comprimento da antera explicou 42% do número de sementes, sendo que quanto menor a área de poro em relação ao comprimento da antera, maior o número de sementes por fruto ($r^2 = 0,42$; $F = 37,42$; $GL = 1,49$; $P < 0,0001$) (Fig. 3). As espécies mais aparentadas tenderam a ficar mais próximas demonstrando um sinal filogenético (Fig. 3).

Quando comparados a área de poro em relação ao comprimento da antera pelos quatro clados maiores (Fig. 4), o clado *Leandra* ss se diferenciou dos demais por possuir área de poro em relação ao comprimento da antera menor ($F = 5,84$; $GL = 3,40$; $P = 0,002$). Com o mesmo teste feito para o número de sementes (Fig. 4), novamente *Leandra* ss se diferenciou dos demais, demonstrando um maior número de sementes ($F = 14,77$; $GL = 3,40$; $P < 0,0001$).

3.4 Análises filogenéticas

A reconstrução dos caracteres sobre a árvore de NJ demonstra que área de poro grande em relação ao comprimento da antera evoluiu pelo menos cinco vezes na história evolutiva de Miconieae (Fig. 5). O clado que contempla as espécies de *Leandra* demonstrou ter área de poro em relação ao comprimento da antera pequeno (Fig. 5) e muitas sementes em todas as suas espécies, diferentemente dos demais clados (Fig. 6). O clado mais recente tem na sua maioria anteras de área de poro em relação ao comprimento da antera de tamanho intermediário. O padrão encontrado no teste de regressão linear de que quanto maior o número de sementes menor a área de poro em relação ao comprimento da antera, também ficou claro nas árvores, com a exceção de *M. theaezans*, *M. hypoleuca* e *M. doriana*, as duas primeiras com área de poro em relação ao comprimento da antera grande e muitas sementes e a última com área de poro em relação ao comprimento da antera pequeno e poucas sementes.

4 DISCUSSÃO

A mudança de anteras longas com poros pequenos para anteras curtas com poros grandes dentro de Miconieae fez com que o sistema de polinização dessas plantas se tornasse mais generalista, passando de um grupo funcional (abelhas vibráteis) para até três grupos funcionais de polinizadores em algumas espécies. Além disto, as sementes demonstraram estar relacionadas às anteras no sentido de que quanto maior o tamanho dos poros em relação ao comprimento das anteras, menor o número de sementes por fruto. Este dado confirma o relacionamento empírico de que em Miconieae existem espécies de poros largos com frutos de poucas e grandes sementes, e espécies de poros pequenos com frutos de muitas e pequenas sementes (GOLDENBERG *et al.*, 2008).

A riqueza de polinizadores variou de um a três grupos funcionais por espécie, sendo que apenas três espécies apresentaram os três grupos funcionais (*M. cinerascens* var. *robusta*, *M. theaezans* e *M. hyemalis*). *Miconia cinerascens* var. *robusta* tem anteras e poros de tamanho intermediário e aparentemente não produz néctar. *Miconia hyemalis* tem poros com tamanho intermediário, e se diferencia das

demais plantas selecionadas por produzir néctar (VARASSIN *et al.*, 2008). *Miconia theaezans* possui anteras pequenas com poros grandes, e há registros de que também apresenta produção de néctar (Maia F. com. pess.). Os poros mais largos permitem a retirada de pólen por diferentes tipos de polinizadores, já que o movimento de vibração das anteras não é necessário para liberá-lo. O néctar também pode ter contribuído na atração dos polinizadores, já que dentre as três espécies que apresentaram os três grupos funcionais, duas produzem néctar. Em *M. angelana*, outra espécie produtora de néctar, também houve registro de grande diversidade de polinizadores (SANTOS *et al.*, 2010). Isso indica que a produção de néctar está associada a um sistema mais generalista de polinização, conforme proposto por GOLDENBERG *et al.*, 2008 e RENNER, 1989.

Estes dados sugerem que a morfometria das anteras pode influenciar a diversidade de polinizadores, mas, não é o único fator. As plantas observadas que possuíam além do pólen o néctar como recurso foram maioria dentre as que apresentaram maior riqueza de polinizadores, enquanto que algumas plantas com poro largo e só com o pólen como o recurso (por exemplo *M. pusilliflora* e *M. latecrenata*) apresentaram apenas um grupo funcional de polinizadores.

A abundância de polinizadores coletados nas espécies em que foram realizadas observação focal variou bastante, chegando a uma diferença de quase 38 vezes mais insetos na espécie com maior abundância (*M. sellowiana*) que nas de menor abundância (*M. ligustroides* e *M. pusilliflora*). A maior abundância de polinizadores em *M. sellowiana* pode estar associada com o forte odor registrado nos indivíduos observados. O odor era notado logo após a antese, sendo que durante a manhã era mais adocicado e pela tarde à medida que as flores se tornavam mais velhas se tornava fétido. Os odores exalados pelas partes florais são geralmente relacionados com a atração de polinizadores (DUDAREVA & PICHERSKY, 2000). Nas espécies que apresentaram a menor abundância de polinizadores (*M. ligustroides* e *M. pusilliflora*), não foram identificados odores muito fortes ou outros recursos além do pólen, o que pode fazer com que as plantas se tornem menos atrativas para os polinizadores. A menor abundância de polinizadores em *M. ligustroides* pode ser devido ao fato dessa espécie ser apomítica e apresentar baixa viabilidade polínica, conforme registrado em outras áreas (GOLDENBERG & SHEPHERD, 1998). Há uma tendência de plantas apomíticas terem baixa ou nenhuma visitação de polinizadores (GOLDENBERG & SHEPHERD, 1998;

GOLDENBERG & VARASSIN, 2001), o que poderia explicar a pouca abundância de polinizadores em *M. ligustroides*. Além disto, vários outros fatores podem interferir na abundância de polinizadores, como luminosidade (KILKENNY & GALLOWAY, 2008), display floral (GRINDELAND *et al.*, 2005), microclima (para a polinização vibrátil) (RENNER, 1989) e disponibilidade de recurso (KLINKHAMER & van der LUGT, 2004).

Dentre as plantas que apresentaram apenas um grupo funcional de polinizadores houve espécies em que foram coletadas somente abelhas (*M. jucunda* e *L. dasytricha*) e espécies em que foram coletadas somente moscas (*M. latecrenata* e *M. pusilliflora*). As anteras de *M. jucunda* são longas com poros diminutos no ápice e as de *L. dasytricha* são pequenas com poros pequenos, fazendo com que só abelhas vibradoras consigam retirar o pólen. O fato de só abelhas terem sido coletadas nessas espécies corrobora o esperado para a morfologia dessas anteras, que dificulta ou quase impossibilita o acesso ao pólen por outros grupos funcionais de polinizadores. Isto também apóia a idéia amplamente difundida que este tipo de poro existe como uma resposta adaptativa à pressão seletiva exercida pelos polinizadores e, como meio de economia de pólen (RENNER, 1989). *Miconia latecrenata* e *M. pusilliflora* são espécies que têm anteras de poros grandes, o que facilita a retirada de pólen por polinizadores que não realizam o movimento vibrátil (como as moscas), e por esta razão esperava-se encontrar uma maior diversidade de polinizadores nessas espécies, o que não ocorreu. Há registros de visitas de abelhas em *M. pusilliflora* em outros estudos (Goldenberg com. pess.), porém neste trabalho não foram observadas. Uma hipótese seria que as abelhas preferem visitar as plantas de poro pequeno pois nessas elas quase não têm competição com outros tipos de polinizadores. Diferentes polinizadores visitando uma mesma planta podem competir diretamente, quando repelem ou impedem um ao outro, ou indiretamente, quando esgotam os recursos florais (CARMO *et al.*, 2004). Nas plantas com o tamanho dos poros e anteras considerados intermediários as abelhas foram registradas em todas as espécies, menos em *M. ligustroides*. As vespas foram registradas em plantas de poros intermediários e em plantas de poros largos com ou sem néctar. É possível que nas plantas que só oferecem pólen as vespas estivessem caçando outros insetos (Rodrigues G. A. com. pess.) ou pousadas ao acaso, já que não consomem pólen. Mesmo assim foram registradas como polinizadores por percorrerem as flores e encostarem nos estigmas e nas anteras.

O clado *Leandra* ss se diferencia em relação aos demais, por possuir exclusivamente espécies que têm a área de poro em relação ao comprimento da antera pequena e sementes numerosas, enquanto que os demais clados são compostos em sua maioria de duas ou mais categorias dessas variáveis. Nas espécies de *Leandra* ss em que foi feita a observação focal, foram registrados polinizadores típicos de anteras que se abrem por poros pequenos (abelhas) (RENNER, 1989; GOLDENBERG *et al.*, 2008). Então é possível que as espécies de *Leandra* ss tenham mais sementes porque a polinização é mais eficiente ou essa pode ser uma característica com viés filogenético. Mais testes seriam necessários para avaliar a eficiência dos polinizadores e compreender melhor essa questão.

As mudanças de sistemas de polinização especialistas para generalistas aconteceram mais de uma vez dentro de Miconieae. Essas mudanças podem ter sido ocasionadas devido a pressões seletivas exercidas pelos polinizadores. Neste trabalho as espécies de poro grande aparecem em três dos quatro principais clados, excetuando-se apenas o clado *Leandra* ss. Plantas filogeneticamente próximas com diferentes características florais são associadas com mudanças de polinizador (THOMSON & WILSON, 2008), resultado de vários processos evolutivos, como adaptação, divergência a partir de um ancestral e convergência para um fenótipo funcional comum. Mudanças de polinizadores são consideradas de fundamental importância na especiação e diversificação das plantas com flores (CAMPBELL, 2008). Diferenças de eficiência de transferência de pólen entre os polinizadores, mutações com grandes efeitos sobre fenótipos florais, e as perdas de função nas vias bioquímicas que produzem pigmentos florais podem influenciar a evolução das transições de polinizadores, mas o processo geralmente precisa ser iniciado por fatores ecológicos externos que alteram as taxas de visitação de polinizadores (THOMSON & WILSON, 2008).

Características como forma da corola, coloração das pétalas, odores e recursos oferecidos são reconhecidas como adaptações das plantas aos polinizadores, mas a teoria de apresentação do pólen (*pollen presentation theory*) (PERCIVAL, 1955) também sugere que a maneira como o pólen é liberado pelas anteras pode refletir na seleção pelo sucesso da polinização. Plantas que têm polinizadores frequentes, que são eficientes em coletar o pólen mas pouco eficientes em depositá-lo no estigma são favorecidas quando possuem anteras que liberam o pólen gradualmente (CASTELLANOS *et al.*, 2006; THOMSON *et al.*, 2000). As

abelhas são pensadas como polinizadores eficientes na remoção do pólen das anteras, mas deficientes na deposição do pólen no estigma, sendo que, em alguns casos, somente cerca de 4% do pólen coletado é utilizado na polinização (SCHLINDWEIN *et al.*, 2005). O movimento de limpeza das abelhas durante o forrageamento e a transferência do pólen para órgãos de coleta (escopa ou corbícula), faz com que haja pouca ou nenhuma chance do pólen ser depositado no estigma, dependendo da parte do corpo da abelha que entre em contato (RADEMAKER *et al.*, 2007). Dentro de Miconieae as plantas polinizadas exclusivamente por abelhas apresentam anteras longas com poros pequenos, o que faz com que o pólen seja gradualmente liberado. Já as plantas que têm polinizadores menos frequentes e mais eficientes na deposição de pólen, têm a liberação de pólen facilitada (CASTELLANOS *et al.*, 2006), o que em Miconieae poderia ser comparado às anteras de poro largo. A relação entre esta apresentação de pólen e o fato de que espécies com poros pequenos são aquelas que produzem um grande número de sementes pequenas enquanto que as com poros intermediários e grandes são aquelas que produzem poucas sementes grandes não está clara. É provável que estes diferentes traços de história de vidas das plantas estejam interligados, de forma que nas espécies com poro grande sendo a deposição de pólen mais eficiente, elas podem investir em poucas sementes com grande biomassa, ou seja um grande investimento reprodutivo por semente, ao passo que nas espécies com poro pequeno, sendo a deposição de pólen menos eficiente, as plantas investem em muitas sementes de pequena biomassa, ou seja, um pequeno investimento reprodutivo por semente. Por outro lado, se a deposição de pólen é ineficiente em plantas com poro pequeno, é difícil explicar a necessidade de deposição de muitos grãos de pólen para a fecundação de suas diversas sementes, mesmo que representem, por semente, um investimento reprodutivo menor.

O cenário ecológico proposto para as transições de sistemas de polinização por abelhas para sistemas de polinização por beija-flores (THOMSON & WILSON, 2008) também explicaria outros tipos de transições, como os de polinização vibrátil por abelhas para estes sistemas generalistas aqui tratados. Seria interessante verificar em quais outros sistemas isto se aplica e conferir uma maior generalização à teoria proposta.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Buchmann SL (1983) Buzz pollination in Angiosperms. In: Jones CE, Little RJ (eds) Handbook of experimental pollination biology, 1st edn. Van Nostrand Reinhold, New York, 73-113
- Campbell DR (2008) Pollinator shifts and the origin and loss of plant species. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 95: 264–274.
- Carmo RM, Franceschinelli EV, Silveira FA (2004) Introduced Honeybees (*Apis mellifera*) reduce pollination success without affecting the floral resource taken by native pollinators. *Biotropica* 36(3): 371–376.
- Castellanos MC, Wilson, Keller SJ, Wolfe AD, Thomson JD (2006) Anther evolution: pollen presentation strategies when pollinators differ. *Am Nat* 167: 288–296.
- Clausing G & Renner SS (2001) Molecular phylogenetics of Melastomataceae and Memecylaceae: implications for character evolution. *Am J Bot* 88(2): 486-498.
- Dafni A (1992) Pollination ecology: a practical approach. Oxford University Press. New York.
- Dudareva N, Pichersky E (2000) Biochemical and molecular genetic aspects of floral scents. *Plant Physiology* 122: 627–633.
- Fenster CB, Armbruster WS, Wilson P, Dudash MR, Thomson JD (2004) Pollination syndromes and floral specialization. *Annual Rev Ecol Evol Syst* 35: 375–403.
- Goldenberg R, Penneys DS, Almeda F, Judd WS, Michelangeli FA (2008) Phylogeny of *Miconia* (Melastomataceae): patterns of stamen diversification in a megadiverse neotropical genus. *Int J Plant Sci* 169(7): 963–979.
- Goldenberg R, Shepherd GJ (1998) Studies on the reproductive biology of Melastomataceae in “cerrado” vegetation. *Plant Syst Evol* 211(1): 13-29.
- Goldenberg R, Varassin IG (2001) Breeding systems of Melastomataceae in Serra do Japi, Jundiá, São Paulo, Brazil. *Rev Bras Bot* 24: 283-288.
- Grant V, Grant KA (1965) Flower pollination in the phlox family, Columbia University Press.
- Grindeland JM, Sletvold N, Ims RA (2005) Effects of floral display size and plant density on pollinator visitation rate in a natural population of *Digitalis purpurea*. *Funct Ecol* 19: 383–390.
- Groenendijk JP, Bouman F, Cleef AM (1996) An exploratory study on seed morphology of *Miconia* Ruiz and Pavon (Melastomataceae), with taxonomic and ecological implications. *Acta Bot Neerl* 45: 323–344.

- Johnson SD, Steiner KE (2000) Generalization versus specialization in plant pollination systems. *Trends Ecol Evol* 15: 140-143.
- Kilkenny FF, Galloway LF (2008) Reproductive success in varying light environments: direct and indirect effects of light on plants and pollinators. *Oecologia* 155: 247–255.
- Klinkhamer PG & van der Lugt PP (2004) Pollinator service only depends on nectar production in sparse populations. *Oecologia* 140: 491–494.
- Maddison WP, Maddison DR (2010) Mesquite: A modular system for evolutionary analysis. Version 2.74. <http://mesquiteproject.org>
- Martin CV, Michelangeli FA (2009) Comparative seed morphology of *Leandra* (Miconieae, Melastomataceae). *Brittonia* 61(2): 175–188.
- Michelangeli FA, Penneys DS, Giza J, Soltis D, Hils MH, Dan Skean JrJ (2004) A preliminary phylogeny of the tribe Miconieae (Melastomataceae) based on nrITS sequence data and its implications on inflorescence position. *Taxon* 53(2): 279–290.
- Ollerton J (1996) Reconciling ecological processes with phylogenetic patterns: the apparent paradox of plant-pollinator systems. *J Ecol* 84: 767–769.
- Ollerton J, Killick A, Lamborn E, Watts S, Whiston M (2007) Multiple meanings and modes: on the many ways to a generalist flower. *Taxon* 56: 717–728.
- Percival MS (1955) The presentation of pollen in certain angiosperms and its collection by *Apis mellifera*. *New Phytologist* 54: 353–368.
- Rademaker MCJ, Jong TJ, Klinkhamer PGL (1997) Pollen dynamics of bumble-bee visitation on *Echium vulgare*. *Funct Ecol* 11: 554–563.
- Renner SS (1989) A survey of reproductive biology in neotropical Melastomataceae and Memecylaceae. *Ann Mo Bot Gard*, vol. 76(2):496–518.
- Renner SS (1993) Phylogeny and classification of the Melastomataceae and Memecylaceae. *Nord J Bot* 13: 519–540.
- Santos APM, Romero R, Oliveira PEAM (2010) Biologia reprodutiva de *Miconia angelana* (Melastomataceae), endêmica da Serra da Canastra, Minas Gerais. *Rev Bras Bot* 33(2): 333–341.
- Schindwein C, Wittmann D, Martins CF, Hamm A, Siqueira JA, Schiffler D, Machado IC (2005) Pollination of *Campanula rapunculus* L. (Campanulaceae): how much pollen flows into pollination and into reproduction of oligolectic pollinators? *Plant Syst Evol* 250: 147–156.

- Tamura K, Dudley J, Nei M, Kumar S (2007) MEGA4: Molecular Evolutionary Genetics Analysis (MEGA) software version 4.0. *Molecular Biology and Evolution* 24: 1596–1599.
- Thompson JD, Higgins DG, Gibson TJ (1994) Clustal W: improving the sensitivity of progressive multiple sequence alignment through sequence weighting, positions-specific gap penalties and weight matrix choice. *Nucleic Acids Research* 22: 4673–4680.
- Thomson JD, Wilson P (2008) Explaining evolutionary shifts between bee and hummingbird pollination: convergence, divergence, and directionality. *Int J Plant Sci* 169(1): 23–38.
- Thomson JD, Wilson P, Valenzuela M, Malzone M (2000) Pollen presentation and pollination syndromes, with special reference to *Penstemon*. *Plant Species Biol.* 15: 11–29.
- Varassin IG, Penneys DS, Michelangeli FA (2008) Comparative anatomy and morphology of nectar-producing Melastomataceae. *Ann Bot* 102(6): 899–909.
- Waser NM, Chittka L, Price MV, Williams NM, Ollerton J (1996) Generalization in pollination systems, and why it matters. *Ecology* 77: 1043–1060.
- Zar JH (1996) *Biostatistical analysis*. 3rd ed. Prentice-Hall International, New Jersey.

Tabela 1 Variações morfométricas em espécies de Miconieae (média \pm desvio padrão)

Espécie	Clados	Número de sementes	Volume da semente (mm ³)	Área do poro em relação ao comprimento da antera (a/c)	Acesso no Genbank
<i>Clidemia capitellata</i> (Bonpl.) D.Don	<i>Leandra ss</i>	531,6 \pm 215,9	0,05 \pm 0,01	3,035362319	EU055655.1
<i>Clidemia debilis</i> Crueg.	<i>Clidemia ss</i>	93 \pm 8,6	0,06 \pm 0,01	2,546216287	AY460475.1
<i>Clidemia hirta</i> (L.) D.Don	<i>Clidemia ss2</i>	549 \pm 195	0,03 \pm 0,01	2,30461621	AY460479.1
<i>Leandra acutiflora</i> (Naudin) Cogn.	<i>Leandra ss</i>	185,6 \pm 62	0,07 \pm 0,02	7,932411387	EF418813.1
<i>Leandra barbinervis</i> (Cham. ex Triana) Cogn.	<i>Leandra ss</i>	403 \pm 164,8	0,07 \pm 0,01	5,504080443	EF418817.1
<i>Leandra carassana</i> (DC.) Cogn.	<i>Leandra ss</i>	178,6 \pm 192,2	0,1 \pm 0,04	3,14410349	EU055688.1
<i>Leandra dasytricha</i> (A.Gray) Cogn.	<i>Leandra ss</i>	575 \pm 45,8	0,01 \pm 0,007	3,416997519	EF418824.1
<i>Leandra regnellii</i> (Triana) Cogn.	<i>Leandra ss</i>	483,8 \pm 256,7	0,04 \pm 0,02	3,463346354	EF418851.1
<i>Leandra reversa</i> (DC.) Cogn.	<i>Secund</i>	1005,2 \pm 398,9	0,01 \pm 0,01	5,146487211	EU055701.1
<i>Miconia albicans</i> (Sw.) Steud.	<i>Miconia cinerascens</i>	26,8 \pm 10,9	0,3 \pm 0,1	8,547947744	EF418880.1
<i>Miconia alborufescens</i> Naudin	<i>Miconia cinerascens</i>	16 \pm 4,5	0,4 \pm 0,09	15,2462856	EU055714.1
<i>Miconia brasiliensis</i> (Spreng.) Triana	<i>Miconia pusilliflora</i>	8,3 \pm 1,5	1,4 \pm 0,7	41,61512679	EU055727.1
<i>Miconia budlejoides</i> Triana	<i>Miconia cinerascens</i>	8,8 \pm 2,8	2,3 \pm 0,9	12,81277166	EU055732.1
<i>Miconia cabucu</i> Hoehne	<i>Miconia cinerascens</i>	9,4 \pm 4,3	2,4 \pm 1,1	24,12683867	EU055734.1
<i>Miconia chamissois</i> Naudin	<i>Miconia pusilliflora</i>	46,4 \pm 4,6	0,1 \pm 0,04	6,747283753	EU055748.1
<i>Miconia chartacea</i> Triana	<i>Miconia cinerascens</i>	2,2 \pm 0,8	6,5 \pm 6,3	29,02853378	EU055749.1
<i>Miconia cinerascens</i> Miq.	<i>Miconia cinerascens</i>	6 \pm 3,6	2,8 \pm 1,5	22,2386358	EU055751.1
<i>Miconia cinerascens</i> var. <i>robusta</i> Wurdack	<i>Miconia cinerascens</i>	17,6 \pm 8,7	1,1 \pm 0,3	5,431638514	EU055752.1
<i>Miconia cinnamomifolia</i> (DC.) Naudin	<i>Miconia latecrenata</i>	23,8 \pm 8,4	0,4 \pm 0,1	22,21329201	EU055753.1
<i>Miconia collatata</i> Wurdack	<i>Miconia cinerascens</i>	4,2 \pm 1	2 \pm 0,6	53,36381579	EU055754.1
<i>Miconia cubatanensis</i> Hoehne	<i>Miconia cinerascens</i>	3,8 \pm 1,6	2,7 \pm 1,1	25,40661538	EU055761.1
<i>Miconia discolor</i> DC.	<i>Miconia cinerascens</i>	14 \pm 3,5	2,3 \pm 2,4	7,718705906	EU055767.1
<i>Miconia dodecandra</i> Cogn.	<i>Basais</i>	184,6 \pm 50,6	0,1 \pm 0,03	3,200170901	EU055769.1
<i>Miconia doriana</i> Cogn.	<i>Miconia pusilliflora</i>	1,8 \pm 0,4	8 \pm 5,2	9,038404924	EU055771.1
<i>Miconia fasciculata</i> Gardner	<i>Miconia cinerascens</i>	9,8 \pm 2,3	0,6 \pm 0,2	15,90917121	EU055774.1
<i>Miconia hyemalis</i> A.St.-Hil. & Naudin	<i>Miconia cinerascens</i>	8,8 \pm 1	1,3 \pm 0,5	31,82478002	EU055782.1
<i>Miconia hypoleuca</i> (Benth.) Triana	<i>Miconia cinerascens</i>	97,4 \pm 45,3	0,04 \pm 0,01	85,34685391	EU055784.1
<i>Miconia ibaguensis</i> (Bonpl.) Triana	<i>Miconia pusilliflora</i>	46,4 \pm 20,6	0,23 \pm 0,1	6,512656531	EU055785.1
<i>Miconia inconspicua</i> Miq.	<i>Miconia latecrenata</i>	14,6 \pm 3,4	0,3 \pm 0,08	48,81794243	EU055786.1
<i>Miconia jucunda</i> (DC.) Triana	<i>Miconia pusilliflora</i>	149,6 \pm 39,8	0,2 \pm 0,08	1,342820506	EU055789.1
<i>Miconia latecrenata</i> (DC.) Naudin	<i>Miconia latecrenata</i>	25,8 \pm 3,8	0,1 \pm 0,05	88,71028807	EU055790.1
<i>Miconia lepidota</i> DC.	<i>Miconia cinerascens</i>	26,2 \pm 6,7	0,5 \pm 0,1	14,92077966	EU055792.1
<i>Miconia ligustroides</i> (DC.) Naudin	<i>Miconia latecrenata</i>	13 \pm 3,31	0,7 \pm 0,2	22,4267146	EU055794.1
<i>Miconia longicuspis</i> Cogn.	<i>Miconia pusilliflora</i>	2,4 \pm 0,5	2,4 \pm 1,7	15,28484848	EU055796.1
<i>Miconia lymanii</i> Wurdack	<i>Miconia cinerascens</i>	6,4 \pm 1,9	2 \pm 0,4	29,92782826	EU055800.1
<i>Miconia minutiflora</i> (Bonpl.) DC.	<i>Miconia latecrenata</i>	33,4 \pm 6,2	0,2 \pm 0,08	21,93187569	EU055805.1

Continua

Tabela 1 - continuação

<i>Miconia mirabilis</i> (Aubl.) L.O. Williams	Basais	217,4 ± 30,5	0,4 ± 0,1	5,106640388	AY460518.1
<i>Miconia octopetala</i> Cogn.	<i>Miconia cinerascens</i>	24,2 ± 9,9	6,2 ± 2,7	8,552571146	EU055810.1
<i>Miconia pepericarpa</i> Mart. ex DC.	<i>Miconia cinerascens</i>	2,4 ± 0,5	0,8 ± 0,2	15,68775289	EU055814.1
<i>Miconia petropolitana</i> Cogn.	<i>Miconia latecrenata</i>	22,6 ± 7,5	0,4 ± 0,2	18,04940316	EU055815.1
<i>Miconia prasina</i> (Sw.) DC.	<i>Miconia pusilliflora</i>	80,4 ± 33,8	0,1 ± 0,08	7,836517868	AY460520.1
<i>Miconia pusilliflora</i> (DC.) Naudin	<i>Miconia pusilliflora</i>	3 ± 0	3,5 ± 3,4	159,047156	EU055822.1
<i>Miconia rimalis</i> (Sw.) DC.	<i>Miconia pusilliflora</i>	4,4 ± 1,5	0,7 ± 0,1	66,63602919	EU055827.1
<i>Miconia rubiginosa</i> (Bonpl.) DC.	<i>Miconia latecrenata</i>	25 ± 1,5	0,5 ± 0,1	8,485725054	AY460525.1
<i>Miconia sellowiana</i> Naudin	<i>Miconia pusilliflora</i>	16,2 ± 1,6	0,4 ± 0,1	54,66208527	EU055836.1
<i>Miconia stenostachya</i> DC.	<i>Miconia cinerascens</i>	51,6 ± 14,4	0,3 ± 0,1	7,844194757	EU055843.1
<i>Miconia theaezans</i> (Bonpl.) Cogn.	Andinas	70,4 ± 19,6	0,06 ± 0,01	47,48783784	AY460533.1
<i>Miconia tomentosa</i> (Rich.) D.Don ex DC.	<i>Miconia pusilliflora</i>	214,2 ± 103,42	0,3 ± 0,1	3,000889135	EF418905.1
<i>Miconia tristis</i> Spring	<i>Miconia pusilliflora</i>	8 ± 1,4	2,1 ± 0,7	10,49389868	EU055855.1
<i>Pleiochiton ebracteatum</i> Triana	<i>Leandra ss</i>	105,2 ± 45,6	0,2 ± 0,06	2,85454316	EF418919.1
<i>Tococa guianensis</i> Aubl.	<i>Tococa</i>	242 ± 58,8	0,2 ± 0,06	8,131465632	AY460554.1

Tabela 2 Espécies de polinizadores coletados em cada planta observada. Os números em parênteses indicam o número de indivíduos coletados de cada espécie, quando são maiores que um.

Planta	Insetos coletados		
	Ordem	Família	Espécie
<i>L. barbinervis</i>	Hymenoptera	Apidae	<i>Augochloropsis</i> sp.
	Hymenoptera	Apidae	<i>Melipona bicolor</i>
	Hymenoptera	Apidae	<i>Melipona marginata</i> (9)
	Hymenoptera	Apidae	<i>Trigona spinipes</i>
	Hymenoptera	Apidae	sp. 1
	Hymenoptera	Vespidae	<i>Agelaia vicina</i>
	Hymenoptera	Vespidae	sp. 1
<i>L. dasytricha</i>	Hymenoptera	Apidae	<i>Thygater palliventris</i>
	Hymenoptera	Halictidae	<i>Ariphanarthra palpalis</i>
	Hymenoptera	Halictidae	<i>Augochlorodes vachali</i>
<i>L. regnellii</i>	Hymenoptera	Apidae	<i>Augochlora</i> sp.
	Hymenoptera	Apidae	<i>Melipona marginata</i> (3)
	Hymenoptera	Apidae	<i>Plebeia saiqui</i>
	Hymenoptera	Apidae	sp. 1
	Hymenoptera	Vespidae	sp. 1
<i>M. cinerascens var. robusta</i>	Diptera	Syrphidae	<i>Toxomerus basalis</i>
	Hymenoptera	Apidae	<i>Thygater analis</i>
	Hymenoptera	Halictidae	<i>Augochloropsis</i> sp. (2)
	Hymenoptera	Vespidae	<i>Polybia platycephala sylvestris</i> (2)
<i>M. hyemalis</i>	Diptera	Syrphidae	<i>Allograpta exotica</i> (3)
	Hymenoptera	Apidae	<i>Apis mellifera</i> (8)
	Hymenoptera	Vespidae	<i>Polybia paulista</i> (3)
<i>M. jucunda</i>	Diptera	Syrphidae	<i>Copestylum</i> sp.
	Diptera	Syrphidae	<i>Ocyrtamus</i> sp.
	Diptera	Syrphidae	<i>Toxomerus lacrymosus</i>
	Diptera	Syrphidae	<i>Toxomerus virgulatus</i> (2)
	Diptera	Syrphidae	<i>Toxomerus watsoni</i> (3)
	Hymenoptera	Apidae	<i>Apis mellifera</i> (2)
	Hymenoptera	Apidae	<i>Bombus pauloensis</i> (3)
	Hymenoptera	Apidae	<i>Monoeca brasiliensis</i>
	Hymenoptera	Halictidae	<i>Augochloropsis</i> sp. (3)
<i>M. latecrenata</i>	Diptera	Syrphidae	<i>Ornidia major</i>
	Diptera		sp. 1
	Diptera		sp. 2
<i>M. ligustroides</i>	Diptera	Syrphidae	<i>Allograpta exotica</i>
	Hymenoptera	Euclariidae	sp. 1
<i>M. pusilliflora</i>	Diptera	Syrphidae	<i>Chalcosyrphus</i> sp.
	Diptera	Syrphidae	<i>Ocyrtamus</i> sp.
	Diptera	Syrphidae	<i>Ocyrtamus</i> sp.
<i>M. sellowiana</i>	Diptera	Syrphidae	<i>Allograpta exotica</i> (50)
	Diptera	Syrphidae	<i>Ocyrtamus</i> sp. 1

Continua

Tabela 2 - continuação

	Diptera	Syrphidae	<i>Ocyptamus</i> sp. 2
	Diptera	Syrphidae	<i>Ocyptamus</i> sp. 3
	Diptera	Syrphidae	<i>Ornidia obesa</i>
	Diptera	Syrphidae	<i>Orthonevra</i> sp.
	Diptera	Syrphidae	<i>Syrphus phaeostigma</i> (4)
	Diptera	Syrphidae	<i>Toxomerus lacrymosus</i>
	Hymenoptera	Apidae	<i>Apis mellifera</i> (37)
	Hymenoptera	Apidae	<i>Dialictus</i> sp.
	Hymenoptera	Apidae	<i>Exomalopsis bicellularis</i>
	Hymenoptera	Apidae	<i>Melipona marginata</i>
	Hymenoptera	Apidae	<i>Scaptotrigona bipunctata</i> (9)
	Hymenoptera	Apidae	<i>Schwarziana quadripunctata</i> (2)
<i>M. theaezans</i>	Diptera	Syrphidae	<i>Allograpta exotica</i> (4)
	Diptera	Syrphidae	<i>Ocyptamus</i> sp.
	Diptera	Syrphidae	<i>Toxomerus</i> sp.
	Hymenoptera	Apidae	<i>Apis mellifera</i> (7)
	Hymenoptera	Apidae	<i>Dialictus</i> sp.
	Hymenoptera	Apidae	<i>Trigona spinipes</i> (5)
	Hymenoptera	Vespidae	<i>Polybia paulista</i> (2)



Fig. 1 Variações de tamanho de poros e anteras nas espécies de Miconieae nas quais foi realizada observação focal. **A** *M. jucunda*, **b** *L. barbinervis*, **c** *M. pusilliflora*, **d** *M. latecrenata*, **e** *L. regnellii*, **f** *M. sellowiana*, **g** *M. ligustroides*, **h** *M. cinerascens* var. *robusta*, **i** *M. theaezans*, **j** *L. dasytricha* e **k** *M. hyemalis*. As setas indicam os poros. Foto j por Claudio N. Fraga.

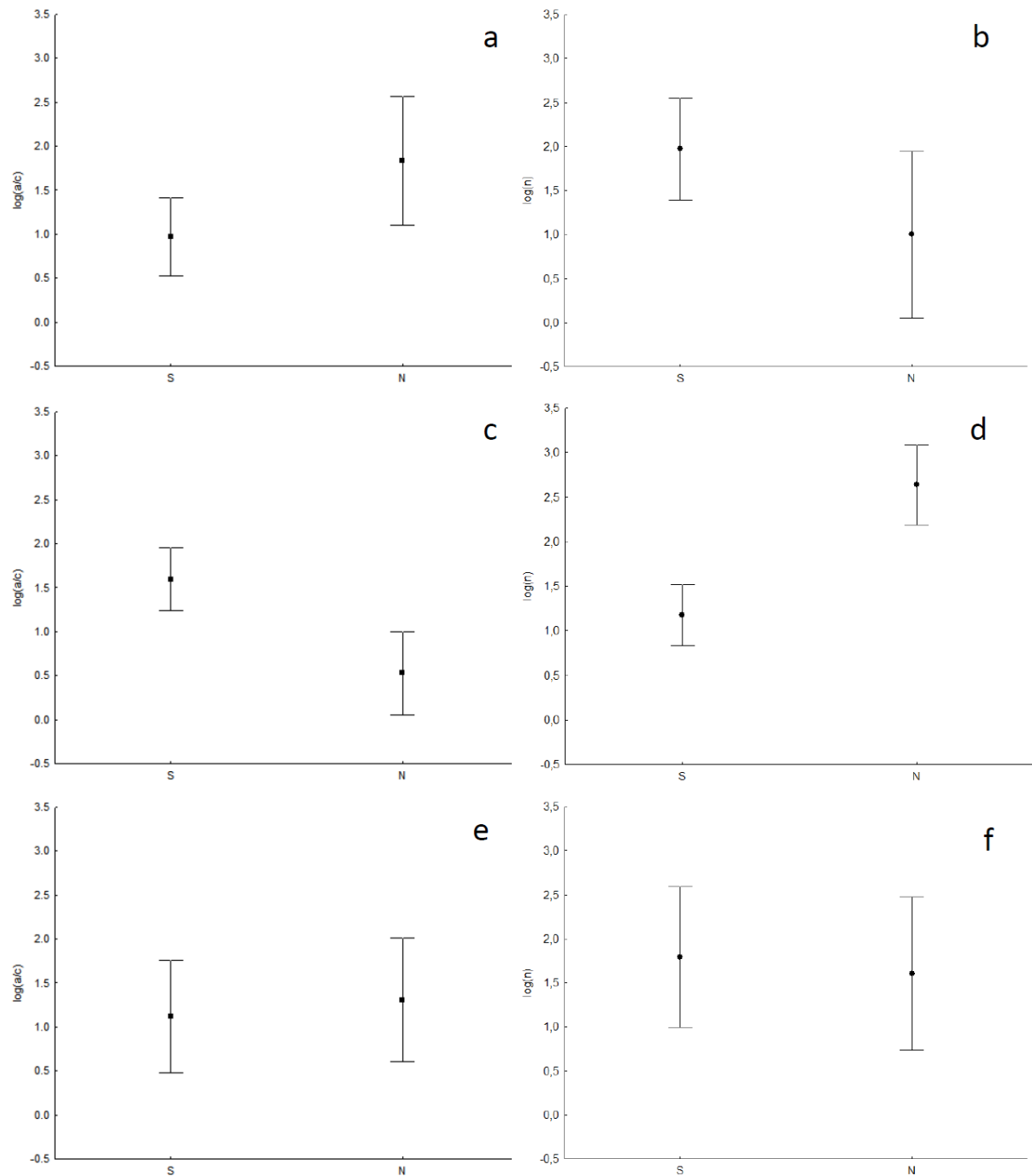


Fig. 2 Variação média da área de poro em relação ao comprimento da antera (Log a/c) e número de sementes (Log n) por ausência e presença de polinizador (barras indicam \pm 95% o intervalo de confiança da média). **a,b** Abelhas **c,d** Moscas, **e,f** Vespas. S indica presença do polinizador e N ausência.

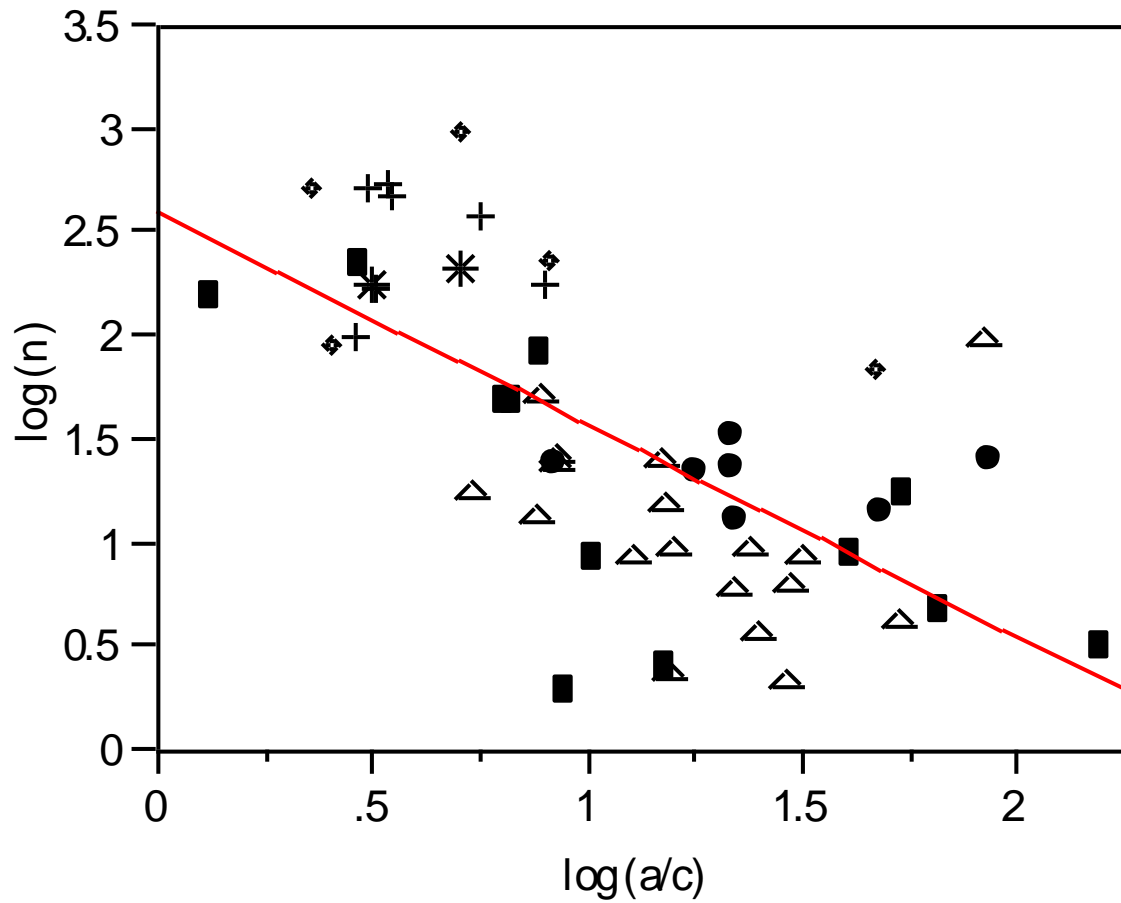


Fig. 3 Razão entre número de sementes ($\log n$) e área de poro em relação ao comprimento da antera ($\log a/c$). Clados - Δ : *Miconia cinerascens*; *: Basais; \bullet : *Miconia latecrenata*; \blacksquare : *Miconia pusilliflora*; +: *Leandra* ss.; \diamond : espécies de clados com uma única espécie ($\log(n) = 2.6 - 1.0 \log(a/c)$) ($r^2 = 0,42$; $F = 37,42$; $GL = 1,49$; $P < 0,0001$).

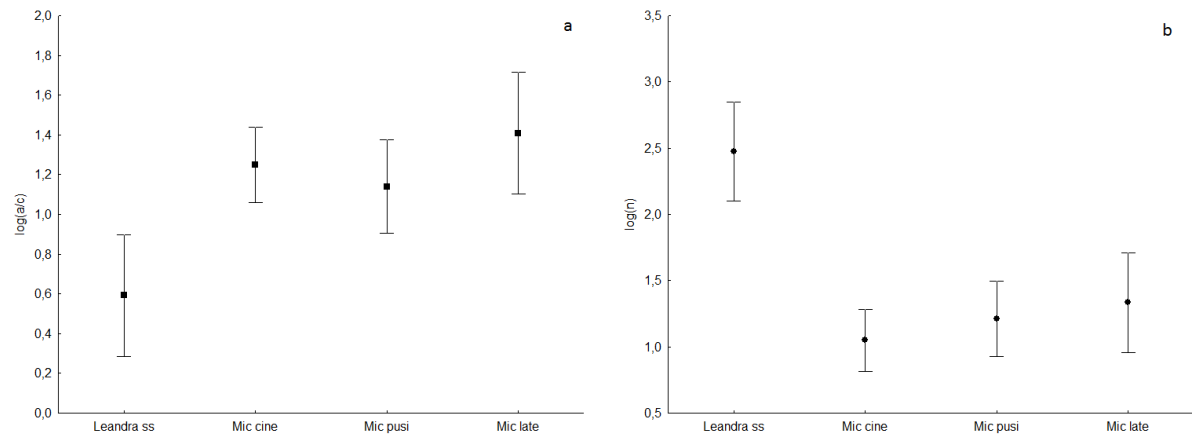


Fig. 4 Variação média de área de poro em relação ao comprimento da antera (a) e em número de sementes (b) por clados (barras indicam $\pm 95\%$ o intervalo de confiança da média).

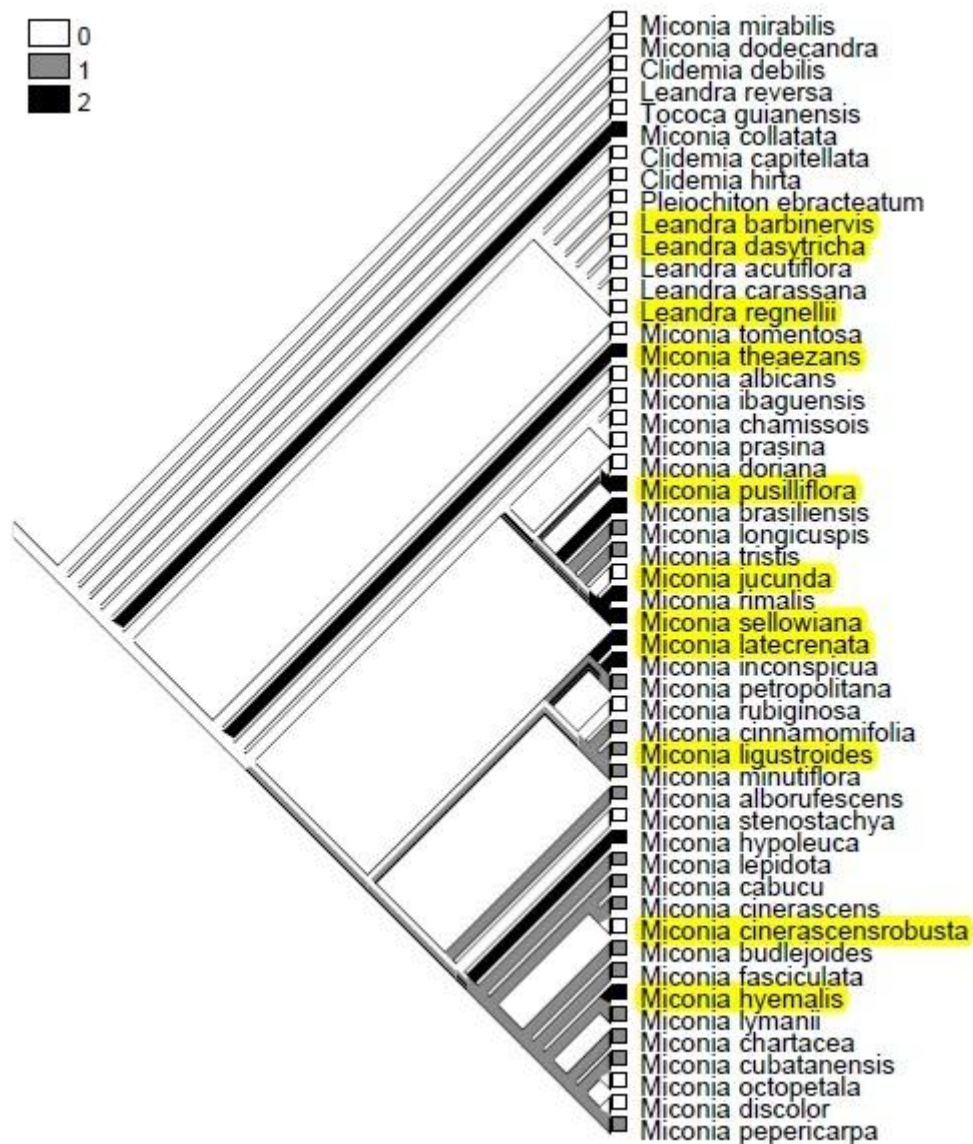


Fig. 5 Árvore de *Neighbor-Joining* (NJ) para a característica de área de poro em relação ao comprimento da antera (a/c), sendo que: 0 = 1,34 - 9; 1 = 10 - 29,9 e 2 = 31 - 159. As espécies destacadas em amarelo foram também utilizadas para a realização da observação focal dos polinizadores.

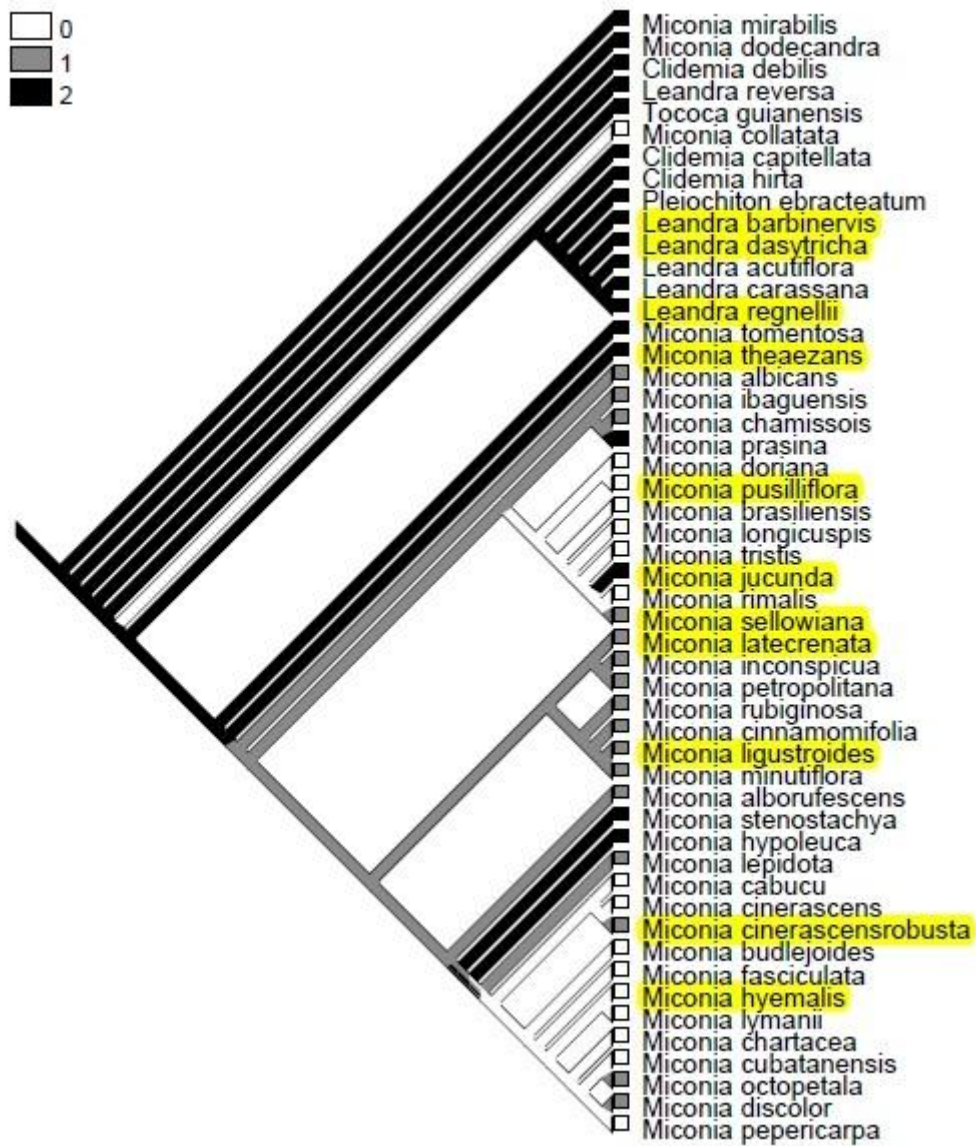


Fig. 6 Árvore de *Neighbor-Joining* (NJ) para a característica de número de sementes (n), sendo que: 0 = 1,8 - 9,8; 1 = 13 - 46 e 2 = 51 - 1005. As espécies destacadas em amarelo foram também utilizadas para a realização da observação focal dos polinizadores.

APÊNDICE

(Prancha ilustrativa de frutos, polinizadores e pilhador)



a Fruto de *Pleiochiton* sp. com muitas sementes pequenas. **b** Fruto de *M. tristis* com poucas sementes grandes. **c** Abelha que realiza movimento vibratório em flor de *M. jucunda*. **d** Formiga (pilhadora) consumindo néctar em flor de *M. hyemalis*. **e** Mosca e **f** vespa em flor de *M. hyemalis*.