

RESSALVA

Atendendo solicitação da
autora, o texto completo desta tese
será disponibilizado somente a partir
de 13/11/2019.

PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM CIÊNCIAS BIOLÓGICAS
(BIOLOGIA VEGETAL)

DIFERENCIAÇÃO INTRAESPECÍFICA NA REPRODUÇÃO E INTERAÇÕES
PLANTA-POLINIZADOR EM POPULAÇÕES NATURAIS DE *TREMBLEYA*
LANIFLORA (MELASTOMATACEAE)

Natalia Costa Soares

Tese apresentada ao Instituto de Biociências do Câmpus de Rio Claro, Universidade Estadual Paulista, como parte dos requisitos para obtenção do título de doutor em Ciências Biológicas (Biologia Vegetal).

Natalia Costa Soares

**DIFERENCIAÇÃO INTRAESPECÍFICA NA REPRODUÇÃO E
INTERAÇÕES PLANTA-POLINIZADOR EM POPULAÇÕES
NATURAIS DE *TREMBLEYA LANIFLORA* (MELASTOMATACEAE)**

Tese apresentada ao Instituto de Biociências do
Câmpus de Rio Claro, Universidade Estadual
Paulista, como parte dos requisitos para obtenção do
título de doutor em Ciências Biológicas (Biologia
Vegetal).

Orientador (a): Prof. Dr. Leonor Patrícia Cerdeira
Morellato
Co-orientador: Prof. Dr. Marcio Silva Araújo

RIO CLARO

2017

581.5 Soares, Natalia Costa
S676d Diferenciação intraespecífica na reprodução e interações
planta-polinizador em populações naturais de *Trembleya
laniflora* (melastomataceae) / Natalia Costa Soares. - Rio
Claro, 2017
134 f. : il., figs., gráfs., tabs., fots.

Tese (doutorado) - Universidade Estadual Paulista,
Instituto de Biociências de Rio Claro
Orientadora: Leonor Patrícia Cerdeira Morellato
Coorientador: Marcio Silva Araújo

1. Ecologia vegetal. 2. Interações planta-animal. 3.
Interações planta-polinizador. I. Título.

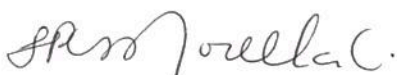
CERTIFICADO DE APROVAÇÃO

TÍTULO DA TESE: *Diferenciação intraespecífica na reprodução e interações planta-polinizador em populações naturais de trembleya laniflora (melastomataceae)*

AUTORA: NATALIA COSTA SOARES


ORIENTADORA: LEONOR PATRICIA CERDEIRA MORELLATO

Aprovada como parte das exigências para obtenção do Título de Doutora em CIÊNCIAS BIOLÓGICAS (BIOLOGIA VEGETAL), pela Comissão Examinadora:



Prof.^a. Dr.^a. LEONOR PATRICIA CERDEIRA MORELLATO
Departamento de Botânica / UNESP - Instituto de Biociências de Rio Claro - SP



 Prof. Dr. JOSÉ MARÍA GÓMEZ
Departamento de Ecologia Funcional y Evolutiva / Estación Experimental de Zonas Áridas (EEZA_CSAIC), Almeria



Profa. Dra. ISABEL ALVES DOS SANTOS
Departamento de Ecologia / Instituto de Biociências-USP / São Paulo-SP



Prof. Dr. PAULO ROBERTO GUIMARÃES JÚNIOR
Instituto de Biociências, Departamento de Ecologia Geral / Universidade de São Paulo - SP



Prof. Dr. VINICIUS LOURENÇO GARCIA DE BRITO
Instituto de Biologia / Universidade Federal de Uberlândia

Rio Claro, 13 de novembro de 2017

*Às minhas famílias de sangue e coração. Em especial, pais,
irmãos e queridos avós, Dalvo Toleto Costa [†] e Nilda Abreu
Soares.*

AGRADECIMENTOS

À Fundação de Amparo a Pesquisa do Estado de São Paulo (FAPESP) pelo apoio financeiro ao projeto de pesquisa (FAPESP-VALE-FAPEMIG processo #2010/51307-0, FAPESP-MICROSOFT #2013/50155-0, e FAPESP EMU #2009/54208-6) e à Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES), pela bolsa concedida.

À Área de Proteção Ambiental Morro da Pedreira, ao Parque Nacional da Serra do Cipó, à Companhia Cedro e à Reserva *Vellozia* pelo suporte logístico e permissão de acesso às áreas de coleta.

À Universidade Estadual Paulista (UNESP - Campus Rio Claro, SP) e ao Programa de Pós-graduação em Ciências Biológicas (Biologia Vegetal). Em especial agradeço à Prof. Dra. Alessandra A. Coan, ex-coordenadora do programa de pós-graduação, por todo apoio e suporte durante meu doutorado e, principalmente, durante o período de submissão, análise, aceite e, posterior recusa do meu projeto de bolsa sanduíche (CAPES/PDSE-2016). Agradeço ainda a funcionária da sessão de pós, Ivana Terezinha Brandt, pela eficiência na resolução dos problemas da minha bolsa. Sou imensamente grata por toda ajuda e tempo investido durante esse longo e doloroso processo. Muito obrigada!

Agradeço à minha orientadora, Prof. Dra. Patrícia Morellato, que muito contribuiu para o planejamento, desenvolvimento e finalização deste trabalho de tese e de toda minha formação como pesquisadora. Obrigada Chefa por todo apoio, colaboração, e boas contribuições ao “meu” trabalho! Tornei-me uma pesquisadora no Lab. Fenologia e serei sempre grata a você pela oportunidade de fazer parte desse lindo grupo. Agradeço também ao Prof. Dr. Marcio Silva Araújo (UNESP, Rio Claro), co-orientador desta tese, pelas sugestões e correções, e também aos colaboradores e autores, Dr. Pietro K. Maruyama (UNICAMP) e Dra. Vanessa G. Staggemeier (UNESP, Rio Claro). Obrigada pela imensa ajuda, colaboração e contribuição ao trabalho e à minha formação! Sigo aprendendo com vocês.

Sou grata ao Prof. Dr. José María Gómez da Estación Experimental de Zonas Áridas – EEZA, Almeria (Espanha), por ter sido sempre tão solícito e disposto a colaborar, e ainda por ter aceitado nosso convite para compor a banca examinadora da tese. Agradeço também aos demais professores e membros titulares da banca: Dra. Isabel Alves dos Santos (USP), Dr. Vinícius L. G. Brito (UFU) e Dr. Paulo Guimarães (USP), pela enorme colaboração e sugestões ao trabalho; e ainda aos membros suplentes: Dr. Alberto L. Teixeira (UFMG), Dr.

Fábio Pinheiro (UNICAMP), Dr. Geraldo W. Fernandes (UFMG), Dr. Paulo Eugênio de Oliveira (UFU) e Dr. Soizig Le Stradic (UNESP, Rio Claro).

Agradeço novamente ao Prof. Dr. Geraldo W. Fernandes, e ainda ao Prof. Dr. Fernando A. Silveira, e Dr. Alberto L. Teixido, por constante suporte e permissão de acesso aos laboratórios da UFMG e, ao Prof. Dr. Clemens Schindwein, vinculado à mesma instituição, pela ajuda nas identificações das abelhas. Ao Prof. Dr. Edilberto Giannotti e a Msc. Gabriela Locher (UNESP - Rio Claro), pela identificação das espécies de vespas. Agradeço ainda ao Prof. Dr. Felipe Amorim (UNESP – Botucatu) e ao Dr. Daniel Carstensen, pela ajuda durante o planejamento e realização dos campos na Serra do Cipó, e ainda aos pesquisadores Dr. Irene Mendonza, Dr. Gustavo Carvalho, Dr. M. Gabriela G. Camargo e Dr. Swanni T. Alvarado, pelas correções e demais colaborações na elaboração dos capítulos. Em especial, agradeço a Dra. Vanessa G. Staggemeier pelas adaptações dos gráficos circulares e desenho das figuras que compuseram a versão impressa entregue para a defesa, aos doutorando Diego Escobar e Luís F. Daibes pela grande ajuda na elaboração dos experimentos e testes de germinação, e a doutoranda Bruna Alberton pelo auxílio com a organização e análise dos dados climáticos. Sou grata também aos pesquisadores Dr. Pietro K. Maruyama, Dr. Carlos Eduardo Pereira (Coquinho), doutorando Pedro J. Bergamo, doutoranda Nathália Susin, e Dr. Leonardo Jorge pelas boas discussões e sugestões ao trabalho, principalmente durante os dias que passei trabalhando na UNICAMP.

Serei eternamente grata aos meus queridos amigos, irmãos e super ajudantes de campo: André Giles, Annia Susin, Bruno Petruz (Febem), Denise D. Fontana, Eduardo Athayde (Edu), Fabíula M. Arantes (Fabis), Felipi C. Soares, Fernanda Hurbath (Fernandinha), Gabi Camargo, Jéssica G. Soares, João Pena, Kauê F. Fernandes, Maressa I. Valadares (Maressinha), Nathália. M. Rocha (Nathy), Pedro Pitanguy (Índio), Rafael L. Melo (Rafa), Thaís M. Mesquita e Vanessa C. Soares. Especialmente, agradeço àqueles que bravamente me acompanharam, do amanhecer ao anoitecer, na busca pelas abelhas crepusculares, e que ainda tiveram a paciência de me ensinar a dirigir!! Muito obrigada: Maressinha, Fabis (em dobro, por 2014 e 15), André, Kauê, Fernandinha, Thaís, Jéssica e Rafa. Este trabalho certamente não seria possível sem a ajuda, perseverança e dedicação de vocês. Agradeço ainda a Msc. Cristiane Sarmiento e ao motorista Messias da UFMG, pela ajuda em um dos meus primeiros campos na Serra. Gratidão meus queridos!

Agradeço imensamente a toda minha família, principalmente, meus pais, Namir e Celeste, irmãos, Vanessa, Valessa e Felipi, e tias Cineida, Laci e Lami por todo apoio e suportes emocional e financeiro. Mesmo estando a maior parte do tempo longe, a presença e apoio de vocês é sempre fundamental. Gostaria muito que Seo. Dalvim pudesse estar aqui para presenciar a primeira doutora da família. Amor e gratidão a todos vocês!

Por fim, agradeço à minha família de coração: meus amigos e suporte emocional. Gratidão aos eternos e queridos Ouro Pretanos, Valdir, Carulau, Delhão, Vi, Bocks, e Lets; aos Belo Horizontinos, Dani, Faby e Jô; aos da polinização e fontes de inspiração, Pâmela, Rancheira, Daniel, Pedro, Meire Telles, Vini, Pietro e Coquinho; aos circenses, Gi, Pê, Dani, Plínio, Pedó, Jesus, e Maya, por me mostrarem a beleza e a fortaleza do circo; aos forrozeiros e mais que especiais, Brú, Thatá, Roots, Mí, Mala e Carlão, pela companhia constante e, principalmente, por me apresentarem ao verdadeiro forró pé de serra, do qual não mais sobrevivo sem. Aos muitos e queridos de Rio Claro e redondezas, em especial, Luís F. Daibes (por compartilhar as angústias e alegrias até o final, valeu Aziaaa!!), Carol Potas, Bia, Moara, Meire, Talita, Ariadne e Hélio Oshima, por constante apoio. Por último, porém não menos especial, aos integrantes, ex-integrantes e agregados do lab. Fenologia, especialmente: Amanda, Bia, Brú, Bets, Daniel, Desi, Diego, Edu, Eliana, Gabi, Gambé, Gustavo, Irene, Léo, Nathy, Marcel, Paty Leite, Swanni, Soizig, Valê e Van, por todos os dias de convivência e vivência. Sem meus mestres, o circo e o forró esta tese não sairia. “Obrigada meus Amores”, vocês são sensacionais!!

*“A vida é arte do encontro, embora haja tanto desencontro
pela vida.” (Vinícius de Moraes/ Baden Powell)*

RESUMO

Indivíduos coespecíficos utilizam de forma diferente os recursos do nicho disponíveis às suas populações, e essas variações intraespecíficas (inter e intrapopulacionais) influenciam muitos processos ecológicos, principalmente as interações planta-animal. Em plantas com polinização biótica, a floração (época e intensidade) é uma importante adaptação aos períodos de maior abundância dos vetores de pólen, e está relacionada à atratividade aos polinizadores. A relação evolutiva entre polinizadores e caracteres florais das espécies e, ocorrência das “Síndromes de polinização” vem sendo historicamente testada, e geralmente, é confirmada a existência de uma relação direta entre um conjunto de caracteres florais e os polinizadores principais das espécies. Neste contexto, utilizando como modelo de estudo *Trembleya laniflora* Cong., uma espécie de Melastomataceae endêmica dos campos rupestres da porção sul da Cadeia do Espinhaço, Minas Gerais (Brasil), com populações naturalmente isoladas em afloramentos rochosos, e que apresenta características florais (flores grandes e brancas) que diferem do padrão observado para a família, tivemos como objetivo deste trabalho: (i) entender a importância ecológica e evolutiva dos distintos caracteres florais de *Trembleya laniflora* para a sua polinização e sucesso reprodutivo; (ii) avaliar a ocorrência de variação intraespecífica interpopulacional na ecologia reprodutiva da espécie, testando os fatores bióticos e abióticos que determinam tais diferenças e sua relevância para o sucesso reprodutivo populacional; e (iii) avaliar a variação intraespecífica interpopulacional na fenologia de floração e nas interações planta-polinizador, acessando como a especialização no nível individual e populacional afetam o sucesso reprodutivo. Para isso, observamos a fenologia reprodutiva (floração e frutificação), biologia floral, visitantes florais e polinizadores, e testamos o sistema reprodutivo da espécie; observamos e testamos as variações da fenologia reprodutiva, biologia floral e ecologia da polinização entre três populações localizadas em áreas de distintas altitudes da Serra do Cipó, MG (Cedro, 1101m; Pedra do Elefante, 1255m; Quadrante 16, 1303m), avaliando quais fatores bióticos e/ou abióticos melhor explicam o sucesso reprodutivo populacional; e avaliamos os efeitos da generalização/especialização no uso dos recursos dos nichos fenológico (tempo) e de polinização (interações indivíduo de planta-espécie de polinizador) para o sucesso reprodutivo individual e populacional. Características florais e de biologia reprodutiva (antese noturna) de *T. laniflora* foram associadas a um sistema de polinização especializado mediado por abelhas grandes, vibradoras, com comportamento de forrageio crepuscular. Populações espacialmente isoladas e sob distintas condições microclimáticas diferiram em sua biologia reprodutiva (inícios e picos fenológicos, hora da antese, longevidade floral, e frequência de visitas legítimas) e sucesso reprodutivo. Fatores abióticos, principalmente a temperatura, determinaram as diferenças nas datas fenológicas entre as populações, enquanto que fatores bióticos, relacionados às interações planta-polinizador, influenciaram na produção de frutos maduros e no sucesso reprodutivo. Finalmente, populações compostas por indivíduos mais generalistas em suas interações com polinizadores e sincrônicas em sua atividade de floração (época, duração e intensidade) apresentaram maior sucesso reprodutivo. No nível individual, plantas mais centrais e generalistas em suas interações com os polinizadores também apresentaram maior sucesso. Portanto, a generalização e baixo grau de especialização no uso dos recursos, tempo de floração e polinizadores, pelos indivíduos de *Trembleya* exerce um

papel fundamental para a conservação das interações planta-polinizador e, positivamente, afetam o sucesso reprodutivo desta espécie altamente especializada para seu sistema de polinização.

ABSTRACT

Conspecific individuals vary in their use of available resources within the population, and intraspecific variations (inter and intrapopulation) in species traits play a fundamental role in many ecological processes, primarily the plant-animal interactions. The flowering activity (time and intensity) is an important adaptation to the periods of larger abundance of pollen vectors, enhancing the plant attractiveness to pollinators. The evolutionary relationship between pollinators and floral traits and the occurrence of "Pollination Syndromes" has been historically tested, and the existence of a direct relationship between a set of floral traits and the main pollinators has been generally confirmed. In this context, using as study model *Trembleya laniflora* Cong. (Melastomataceae), an endemic species, naturally isolated on rock outcrops from the rupestrian grasslands of South Espinhaço Range, Minas Gerais (Brazil), presenting floral characteristics (large and white flowers) that differ from the pattern observed for the family, we aimed: (i) to investigate the ecological and evolutionary importance of the distinct floral traits of *Trembleya laniflora* for its pollination and reproductive success; (ii) to observe and evaluate the occurrence of interpopulational intraspecific variation in the reproductive ecology of the species, testing the biotic and abiotic drivers for their reproductive success; and (iii) to evaluate intrapopulational intraspecific variation in flowering phenology and plant-pollinator interactions, assessing as specialization at individual and population levels are related to reproductive success. For this, (i) we observed the reproductive phenology (flowering and fruiting), floral biology, flower visitors and pollination, and test the reproductive system of the species; (ii) we tested for differences in the reproductive phenology, floral biology and pollination ecology among three populations located at different altitudes of *Serra do Cipó*, MG (Cedro, 1101m; Pedra do Elefante, 1255m; Quadrante 16, 1303m), and tested which biotic and abiotic factors explain the reproductive success of the populations; and (iii) we evaluated the effects of generalization or specialization in the use of temporal (flowering phenology) and pollination (individual pollinator-plant interactions) resources for individual and population reproductive success. Floral traits and reproductive biology (nocturnal anthesis) of *T. laniflora* were associated to a specialized pollination system mediated by large bees with crepuscular foraging behavior. The spatially isolated populations were under different microclimatic conditions, and differed in their reproductive biology (onset and peaks of flowering and fruiting, floral biology (anthesis, longevity, and frequency of legitimate visits) and therefore, reproductive success. Abiotic factors, mainly temperature, drove the observed differences in phenological dates, while biotic factors related to plant-pollinator interactions directly influenced the production of mature fruits and differences on populations reproductive success. Finally, populations composed of more generalist individuals in their interactions with pollinators and more synchronic in their flowering activity (season, duration and intensity) showed greater reproductive success. At the individual level, more central and generalist plants in their interactions with the main pollinators were also more successful. Therefore, generalization and low specialization in the resources use, flowering time and pollinators played a key role in the conservation of plant-pollinator interactions of *Trembleya*, positively affecting the reproductive success of this species presenting a highly specialized pollination system.

Sumário

Introdução Geral	13
Referências.....	17
Capítulo 1 (Chapter 1) Crepuscular pollination and reproductive ecology of <i>Trembleya laniflora</i> (Melastomataceae), an endemic species in mountain rupestrian grasslands ...	23
Abstract.....	24
Introduction.....	25
Material and Methods	27
Results	33
Discussion	35
Acknowledgements	39
References	40
Tables and Figures	46
Supplementary Information	52
Capítulo 2 (Chapter 2) Intraspecific variation and constraints on reproduction of <i>Trembleya laniflora</i> (Melastomataceae): an endemic species, naturally isolated on rocky outcrops	56
Abstract.....	57
Introduction.....	59
Material and Methods	61
Results	65
Discussion	68
Acknowledgements	71
References	72
Figures	79
Supplementary Information	87
Capítulo 3 (Chapter 3) Individual-level generalization increases reproductive success in a highly specialized pollination system	92
Abstract.....	93
Introduction.....	95
Material and Methods	97
Results	102

Discussion	103
Acknowledgements	105
References	106
Tables and Figures	112
Supplementary Information	117
Conclusão Geral.....	131
Referências	133

INTRODUÇÃO GERAL

Indivíduos coespecíficos utilizam de forma diferente os recursos a eles disponíveis no ambiente (eg. presas, nutrientes do solo, substrato, plantas hospedeiras), e essas variações intraespecíficas nos caracteres das espécies têm função fundamental em muitos processos ecológicos e evolutivos (Bolnick et al., 2003, Araújo et al., 2010, 2011; Bolnick et al., 2011; Dall et al., 2012; Wolf & Weissing, 2012; Zywiec et al., 2012; Tur et al., 2014). Estudos recentes têm atentado para a grande importância das variações intraespecíficas em caracteres das espécies na estruturação, estabilidade e funcionalidade das populações e comunidades de plantas (Jung et al., 2010; Violle et al., 2012; Siefert et al., 2015; Kuppler et al., 2016). Não é segredo que plantas são organismos altamente variáveis e que mudanças nos aspectos reprodutivos das espécies, como em sua fenologia de floração e frutificação (época, duração, sincronia e intensidade), são ecologicamente relevantes, tanto para as plantas, como para os animais com os quais elas interagem (Augspurger, 1981; Ollerton & Lack, 1992; Elzinga et al., 2007; Herrera, 1995a, 2009).

Padrões fenológicos de floração podem diferir entre indivíduos de uma mesma espécie (Herrera, 1988, 1992; Newstrom et al., 1994; Sakai et al., 2005) e a fenologia vegetal é determinada por pressões seletivas de fatores bióticos (e.g. competição por polinizadores, dispersores e herbívoros), abióticos (temperatura, disponibilidade de água, luz e componentes minerais do solo), fisiológicos e filogenéticos (Wright & Van Shaik, 1994; Morellato et al., 2000; Borchert, 2002; Sakai, 2001; Elzinga et al., 2007; Staggmeier et al., 2010; Brito et al., 2017). Respostas de floração e frutificação são influenciadas por fatores ambientais que, seguramente, sinalizam as estações climáticas e as condições mais favoráveis à reprodução das espécies (Rathcke & Lacey, 1985; Wright & Van Shaik, 1994; Morellato et al., 2000; Elzinga et al., 2007). Dessa maneira, o tempo (época e duração) de floração representa uma importante adaptação das plantas dependentes de animais para polinização, aos períodos de maior abundância do vetor de pólen; conseqüentemente, as interações planta-polinizador exercem forte pressão seletiva na fenologia reprodutiva destas espécies (Waser, 1983; Rathcke & Lacey, 1985; Van Schaik et al., 1993; Brito et al., 2017).

Adicionalmente, devido a um aumento potencial da atratividade das plantas para as espécies de polinizadores e, portanto, forte influência na efetividade das interações, variações

intraespecíficas em caracteres florais (como no horário de antese e longevidade floral) e nas respostas de floração (época, duração, sincronia e intensidade) podem determinar o sucesso reprodutivo de populações naturais de plantas, principalmente em espécies dependentes de vetores bióticos de pólen (Augsburger, 1981; Rathck, 1983; Rathcke & Lacey, 1985; Maroho, 2002; Dupont et al., 2014). A relação entre indivíduos de plantas e espécies de polinizadores pode ser descrita através de redes ecológicas (Fortuna et al., 2008) e o padrão de compartilhamento de polinizadores entre os indivíduos da rede representar o padrão de transferência de pólen, fecundação e fluxo gênico entre plantas (McDoanld, 2007; Gómez et al., 2011). O posicionamento dos indivíduos dentro das redes pode, desta maneira, estar relacionado a seu sucesso reprodutivo (Gómez and Perfeccti, 2012). Devido às interações planta-polinizador serem mediadas por características das espécies (eg. Stang et al., 2006; Dupont et al., 2011; Zywiec et al., 2012) e, ainda, por indivíduos serem os verdadeiros atores nas interações ecológicas (Tur et al., 2014), variações em caracteres florais no nível individual podem afetar a estrutura das redes planta-polinizador, interferindo assim na aptidão reprodutiva das populações vegetais (Gómez & Perfeccti, 2012; Kuppler et al., 2016). Desta maneira, para melhor compreendermos os fatores responsáveis pela estrutura, estabilidade e funcionalidade das populações e comunidades naturais, é fundamental entendermos também os efeitos da variação intraespecífica (intra e interpopulacional) de caracteres das plantas (morfológicos, fisiológicos e fenológicos) para as interações ecológicas das espécies (Bolnick et al., 2003; Gómez & Perfeccti, 2012; Kuppler et al., 2016).

A relação evolutiva entre polinizadores e caracteres florais das espécies é tópico historicamente discutido na biologia vegetal (Darwin, 1862; Faegri & Van der Pijl, 1979; Fenster et al., 2004; Ollerton et al., 2009; Rosas-Guerrero et al., 2014; Queiroz et al., 2015). A ocorrência das chamadas “síndromes de polinização” vem sendo testada, e a ideia da existência de uma relação direta entre, um conjunto de caracteres florais (como coloração, formato, tamanho, tempo e duração da antese, e tipo de recurso oferecido aos polinizadores) e o principal agente de polinização das espécies, tem sido geralmente confirmada (Faegri & Van der Pijl, 1979; Rosas-Guerrero et al., 2014; mas ver Ollerton et al., 2009). Os estudos sugerem que espécies de plantas são adaptadas a um grupo funcional de polinizadores que, por sua vez, exerce uma forte pressão seletiva nos caracteres florais (Fenster et al., 2004, Rosas-Guerrero et al., 2014).

Neste contexto, eventos de polinização mediados por abelhas (melitofilia) ocorrem, em geral, durante o dia, em espécies de plantas que também apresentam antese diurna (Faegri & Van der Pijl, 1979; Ollerton et al., 2009; Rosas-Guerrero et al., 2014). Entretanto, algumas espécies das famílias Apidae, Andrenidae, Halictidae e Colletidae forrageiam a procura dos recursos florais, principalmente pólen, em períodos do dia de pouca luminosidade, durante o amanhecer, o entardecer e, mais raramente, à noite (Janzen, 1968; Wolda & Roubik, 1986; Wcislo et al., 2004). Embora vários grupos de abelhas tenham desenvolvido este comportamento de forrageio noturno ou crepuscular, estudos de suas interações ecológicas, que avaliem a ocorrência de adaptações específicas das espécies vegetais à polinização pelas abelhas crepusculares, bem como a eficiência destas, como vetores de pólen, são ainda escassos e precisam, portanto, ser explorados (Hopkins et al., 2000; Somanathan & Borges, 2001; Wcislo et al., 2004; Franco & Gimenes, 2011; Cordeiro et al., 2017).

Em Melastomataceae, uma das famílias mais dominantes e diversas nos trópicos (Clausing & Renner, 2001; Goldenberg et al., 2012), a presença de flores de pólen (flores que oferecem apenas pólen como recurso para os polinizadores), heterostemia (ocorrência de diferentes estames na mesma flor) e deiscência poricida das anteras (antera tubular com poros apicais) são caracteres florais frequentes, sendo a deiscência uma característica diagnóstica da família e relacionada a um tipo especial de polinização, *buzz pollination* ou polinização por vibração, realizada exclusivamente por abelhas (Buchmann, 1983; Renner, 1989). Melastomataceae compõe uma das famílias mais ricas em espécies em áreas de campos rupestres, um rico complexo vegetacional composto por um mosaico de campos, associados a afloramentos de rocha, que ocorre predominantemente acima de 900m e até 2100 metros de altitude (Alves & Kolbek 2010; Silveira et al., 2016). Neste ambiente altamente rico em espécies (Silveira et al., 2016), Melastomataceae é representada principalmente por gêneros endêmicos como *Cambessedesia*, *Chaetostoma* e *Lavoisiera* (Giulietti et al., 1987; Alves & Kolbek, 2010).

Trembleya laniflora Cong. (Microlicieae) é uma espécie de Melastomataceae endêmica dos campos rupestres da porção sul da Cadeia do Espinhaço, no Estado de Minas Gerais (Sudeste do Brasil), apresentando uma distribuição restrita aos afloramentos de rocha (Martins, 1997). A espécie apresenta características florais que são raras na família, exibindo flores grandes e brancas, que destoam do padrão de coloração vibrante (frequentemente púrpura) observado

para a Tribo (Renner, 1989, Martins, 1997). Dessa maneira, considerando (i) as distintas características florais de *T. laniflora* e sua distribuição restrita aos afloramentos de rochas, (ii) as evidências da ocorrência das “síndromes de polinização” e, portanto, da existência de uma relação direta entre os caracteres florais das espécies e seus polinizadores efetivos principais, e ainda (iii) a importância de se avaliar os efeitos da variação intraespecífica (inter e intrapopulacional) em caracteres vegetais para as interações planta-polinizador e o sucesso reprodutivo de populações naturais de plantas, nós objetivamos neste trabalho:

1. Entender a importância ecológica e evolutiva dos distintos caracteres florais de *Trembleya laniflora* para sua polinização e sucesso reprodutivo nos afloramentos rochosos dos campos rupestres de Minas Gerais (Capítulo 1);
2. Avaliar a ocorrência de variações intraespecíficas na biologia floral, fenologia reprodutiva e polinização da espécie, testando para os fatores bióticos e abióticos que direcionam tais diferenças, e determinando a relevância destas variações para o sucesso reprodutivo de populações isoladas de *T. laniflora* (Capítulo 2);
3. Avaliar a variação intraespecífica na fenologia de floração e nas interações planta-polinizador em populações de *T. laniflora*, acessando como a especialização no nível individual e populacional se relacionam com o sucesso reprodutivo da espécie (Capítulo 3).

Nós pretendemos responder especificamente às seguintes questões:

1. As características florais (tamanho, coloração e tempo de abertura) de *Trembleya laniflora* indicam um comportamento de forrageio diferencial de seus polinizadores preditos (flores de pólen com polinização por vibração diurna realizada abelhas)? (Capítulo 1);
2. As características florais são consistentes com a hipótese da “síndrome de polinização” por melitofilia (*sensu* Faegri and Van der Pijl, 1979)? (Capítulo 1);
3. *T. laniflora* é dependente dos polinizadores para reprodução e frutificação? (Capítulo 1);
4. Populações de *T. laniflora* localizadas em diferentes altitudes da Serra do Cipó, Minas Gerais, variam em sua fenologia (época, duração, sincronia), biologia floral (horário de antese e longevidade floral), e polinização (frequência de visitas e composição dos

- polinizadores e outros visitantes florais), diferindo em seu sucesso reprodutivo? (Capítulo 2);
5. Quais fatores (bióticos e/ou abióticos) dirigem as variações intraespecíficas no sucesso reprodutivo das populações de *T. laniflora* naturalmente isoladas nos afloramentos de rochas? (Capítulo 2);
 6. Indivíduos da espécie não especialistas em sua fenologia de floração (intensidade, duração e sincronia) e mais centrais nas redes de interação com as espécies de polinizadores, apresentam um maior sucesso reprodutivo, em comparação a indivíduos especialistas? (Capítulo 3).

REFERÊNCIAS

- Alves, R. J. V., Kolbek, J., 2010. Can *campo rupestre* vegetation be floristically delimited based on vascular plant genera? *Plant Ecol.* 207, 67–79.
- Araújo, M. S., Bolnick, D. L., Layman, C. A., 2011. The ecological causes of individual specialization. *Ecol. Lett.* 14, 948 – 958.
- Araújo, M. S., Martins, E. G., Cruz, L. D., Fernandes, F. R., Linhares, A. X., Reis, S. F., 2010. Nested diets: a novel pattern of individual-level resource use. *Oikos* 119, 81-88.
- Augsburger, C., 1981. Reproductive Synchrony of a Tropical Shrub: Experimental Studies on Effects of Pollinators and Seed Predators in *Hybanthus prunifolius* (Violaceae). *Ecology* 62, 775-788.
- Bolnick, D. I., Amarasekare, P., Araújo, M. S., Burger, R., Levine, J.M., Novak, M., Rudolf, V. H.W., Schreiber, S. J., Urban, M. C., Vasseur, D. A., 2011. Why intraspecific trait variation matters in community ecology. *Trends Ecol. Evol.* 26,183-192.
- Bolnick, D. I., Svanbäck, R., Fordyce, J. A., Yang, L. H., Davis, J. M., Hulsey, C. D., Forister, M. L., 2003. The ecology of individuals: incidence and implications of individual specialization. *Am. Nat.* 161, 1-28.
- Borchert, R., Rivera, G., Hagnauer, W., 2002. Modification of vegetative phenology in a tropical semi-deciduous forest by abnormal drought and rain. *Biotropica* 34, 27-39.
- Brito, V. L.G., Maia, F.R., Silveira, F.A.O., Fracasso, C.M., Lemos-Filho, J.P., Fernandes, G.W., Goldenberg, R., Morellato, L.P.C., Sazima, M., Staggemeier, V.G. 2017. Reproductive

- phenology of Melastomataceae species with contrasting reproductive systems: contemporary and historical drivers, *Plant Biol.* DOI: 10.1111/plb.12591.
- Buchmann, S.L., 1983. Buzz pollination in angiosperms, in: Jones, C.E., Little, R.J. (Eds.), *Handbook of experimental pollination biology*, Van Nostrand Reinhold, New York, pp. 73-113.
- Clausing, G., Renner, S.S., 2001. Molecular phylogenetics of Melastomataceae and Memecylaceae: implications for character evolution. *Am. J. Bot.* 88, 486-498.
- Cordeiro, G. D., Pinheiro, M., Dötterl., S., Alves-dos-Santos, I., 2017. Pollination of *Campomanesia phaea* (Myrtaceae) by night-active bees: a new nocturnal pollination system mediated by floral scent. *Plant Biol.* 19,132-139.
- Dall, S. R. X., Bell, A. M., Bolnick, D. I., Ratnieks, F. L. W., Sih, A., 2012. An evolutionary ecology of individual differences. *Ecol. Lett.* 15, 1189–1198.
- Dupont YL, Trøjelsgaard K, Hagen M, Henriksen MV, Olesen JM, Pedersen NME, Kissling WD. 2014. Spatial structure of an individual-based plantpollinator network. *Oikos* 123: 1301–1310.
- Darwin, C., 1862. On the various contrivances by which British and foreign orchids are fertilised by insects and on the good effects of intercrossing. London: John Murray.
- Dupont, Y. L., Trøjelsgaard, K., Olesen, J. M., 2011. Scaling down from species to individuals: a flower-visitation network between individual honeybees and thistle plants. *Oikos* 120, 170–177.
- Elzinga J.A., Atlan A., Biere A., Gigord L., Weis A.E. & Bernasconi G. 2007. Time after time: flowering phenology and biotic interactions. *Trends Ecol. Evol.* 22: 432-439.
- Faegri, K., Pijl, L. van Der., 1979. *The principles of pollination ecology*, third ed. Pergamon Press., Oxford.
- Fenster, C.B., Armbruster, W.S., Wilson, P., Dudash, M.R., Thomson, J.D., 2004. Pollination syndromes and floral specialization. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 35, 375–403.
- Fortuna, M. A., Garcia, C., Guimarães Jr, P. R., Bascompte, J., 2008. Spatial mating networks in insect-pollinated plants. *Ecol. Lett.* 11, 490–498.
- Franco, E.L., Gimenes, M., 2011. Pollination of *Cambessedesia wurdackii* in Brazilian campo rupestre vegetation, with special reference to crepuscular bees. *J. Insect Sci.* 11, 1-13.

- Giulietti, A. M., Menezes, N.L., Pirani, J.R., Meguro, M., Wanderley, M. G. L., 1987. Flora da Serra do Cipó, Minas Gerais: caracterização e lista de espécies. Bol. Bot. 9, 1-151
- Goldenberg, R., Sherpherd, G.J., 1998. Studies on the reproductive biology of *Melastomataceae* in "cerrado" vegetation. Plant Syst. Evol. 211, 13-29.
- Gómez, J. M., Perfectti, F., 2012. Fitness consequences of centrality in mutualistic individual-based networks. Proc. R. Soc. B: Biol. Sci. 279, 1754-1760.
- Gómez, J. M., Perfectti, F., Jordano, P., 2011. The functional consequences of mutualistic network architecture. Plos One 6, e16143.
- Herrera, C. M. 1988. The fruiting ecology of *Osyris quadripartita*: individual variation and evolutionary potential. Ecology 69, 233–249.
- Herrera, C. M., 1992. Individual flowering time and maternal fecundity in a summer-flowering Mediterranean shrub: making the right prediction for the wrong reason. Acta Oecol. 13, 13-24.
- Herrera, C. M., 1995 a. Floral traits and plant adaptation to insect pollinators: a devil's advocate approach. In: Lloyd, D. G., Barrett, S. C. H., (Eds.). Floral biology: Studies on floral evolution in animal-pollinated plants. Chapman & Hall, New York, New York, USA
- Herrera, C. M. Multiplicity in unity: Plant subindividual variation & interactions with animals. The University Of Chicago Press, Chicago, 2009.
- Hopkins, M.J.G., Fortune Hopkins, H.C., Sothers, C.A., 2000. Nocturnal pollination of *Parkia velutina* by *Megalopta* bees in Amazonia and its possible significance in the evolution of chiropterophily. J. Trop. Ecol. 16, 733-746.
- Janzen, D.H., 1968. Notes on nesting and foraging behavior of *Megalopta* (Hymenoptera: Halictidae) in Costa Rica. J. Kans. Entomol. Soc. 41, 342-350.
- Jung, V., Violle, C., Mondy, C., Hoffmann, L. and Muller, S., 2010. Intraspecific variability and trait-based community assembly. J. Ecol. 98, 1134–1140.
- Kuppler, J., Höfers, M.K., Wiesmann, L., Junker, R. R., 2016. Time-invariant differences between plant individuals in interactions with arthropods correlate with intraspecific variation in plant phenology, morphology and floral scent. New Phytol. 210, 1357-68.
- Maroho, S., 2002. Individual flowering schedule, fruit set, and flower and seed predation in *Vaccinium hirtum* Thumb. (Ericaceae). Can. J. Bot. 80, 82-92.

- Martins, E., 1997. Revisão taxonômica do gênero *Trembleya* (Melastomataceae). Tese (Doutorado em Ciências – Biologia Vegetal), Universidade Estadual de Campinas, Campinas, SP.
- McDonald, D. B., 2007. Predicting fate from early connectivity in a social network. PNAS 26, 10910-10914.
- Morellato, L. P. C.; Talora, D. C.; Takahasi, A.; Benck, C. C.; Romera, E. C.; Zipparro, V. B. 2000. Phenology of Atlantic Rain Forest Trees: Comparative Study. Biotropica 32, 811-823.
- Newstrom, L. E.; Frankie, G. W.; Baker, H. G. 1994. A new classification for plant phenology based on flowering patterns in lowland rain forest trees et La Selva, Costa Rica. Biotropica 26, 141-149.
- Ollerton, J., Alarcón, R., Waser, N.M., Price, M.V., Watts, S., Cranmer, L., Hingston, A., Peter, C.I., Rotenberry, J., 2009. A global test of the pollination syndrome hypothesis. Ann. Bot. 103, 1471-1480.
- Ollerton, J., Lack, A. J., 1992. Flowering phenology: an example of relaxation of natural selection? TREE. 7, 274-276.
- Queiroz, J.A., Quirino, Z.G. M., Machado, I.C., 2015. Floral traits driving reproductive isolation of two co-flowering taxa that share vertebrate pollinators. AoB Plants 7, 1-13.
- Rathcke, B. 1983. Competition and facilitation among plants for pollination, *In*: L. Real (ed.) Pollination Biology, Academy Press, Orlando.
- Rathcke, B., Lacey, E.P. 1985. Phenological patterns of terrestrial plants, Ann.Rev. Ecol. Syst. 16:179-214.
- Renner, S.S., 1989. A survey of reproductive biology in Neotropical Melastomataceae and Memecylaceae. Ann. Mo. Bot. Gard. 76, 496-518.
- Rosas-Guerrero, V., Aguilar, R., Martín-Rodríguez, S., Ashworth, L., Lopezaraiza-Mikel, M., Bastida, J.M., Quesada, M., 2014. A quantitative review of pollination syndromes: do floral traits predict effective pollinators? Ecol. Lett. 17, 388-400.
- Sakai, S. 2001. Phenological diversity in tropical forests. Population Ecology 43, 77-86.
- Sakai, S.; Momose, K.; Yumoto, T.; Nagamitsu, T.; Nagamasu, H.; Karim, A. A. H.; Nakashizuka, T.; Inoue, T. 2005. Plant Reproductive Phenology and General Flowering in a Mixed Dipterocarp Forest. In: Roubik, D.; Sakai, S.; Hamid, A. A. (Eds.). Pollination Ecology and the Rain Forest. Ecol. Stud. 174, 35-50.

- Siefert, A., Violle, C., Chalmandrier, L., Albert, C. H., Taudiere, A., Fajardo, A., Aarssen, L. W.; Baraloto, C., Carlucci, M. B., Cianciaruso, M. V., De L. Dantas, V., De Bello, F., Duarte, L. D. S., Fonseca, C. R., Freschet, G. T., Gaucherand, S., Gross, N.; Hikosaka, K., Jackson, B., Jung, V., Kamiyama, C., Katabuchi, M., Kembel, S. W., Kichenin, E.; Kraft, N. J. B., Lagerström, A., Bagousse-Pinguet, Y. L., Li, Y.; Mason, N., Messier, J., Nakashizuka, T., Overton, J. McC., Peltzer, D. A., Pérez-Ramos, I. M., Pillar, V. D., Prentice, H. C., Richardson, S., Sasaki, T., Schamp, B. S., Schöb, C., Shipley, B., Sundqvist, M., Sykes, M. T., Vandewalle, M., Wardle, D. A., 2015. A global meta-analysis of the relative extent of intraspecific trait variation in plant communities. *Ecol.Lett.* 18, 1406–1419.
- Silveira, F.A.O., Negreiros, D., Barbosa, N.P.U., Buisson, E., Carmo, F.F., Carstensen, D.W., Conceição, A.A., Cornelissen, T.G., Echternacht, L., Fernandes, G.W., Garcia, Q.S., Guerra, T.J., Jacobi, C.M., Lemos-Filho, J.P., Le Stradic, S., Morellato, L.P.C., Neves, F.S., Oliveira, R.S., Schaefer, C.E., Viana, P.L., Lambers, H., 2016. Ecology and evolution of plant diversity in the endangered campo rupestre: a neglected conservation priority. *Plant Soil* 403, 129–152.
- Somanathan, H., Borges, R., 2001. Nocturnal pollination by the carpenter bee *Xylocopa tenuisca* (Apidae) and the effect of floral display on fruit set of *Heterophragma quadriloculare* (Bignoniaceae) in India. *Biotropica*. 33, 78-89.
- Staggemeier, V. G., Diniz-Filho, J. A. F., Morellato, L.P.C., 2010. The shared influence of phylogeny and ecology on reproductive patterns of Myrteae (Myrtaceae). *J. Ecol.* 98, 1409-1421.
- Stang, M., Klinkhamer, P., Van Der Meijden, E., 2006. Size constraints and flower abundance determine the number of interactions in a plant–flower visitor web. *Oikos* 112, 111–121.
- Tur, C., Vigalondo, B., Trøjelsgaard, K., Olesen, J. M. and Traveset, A., 2014. Downscaling pollen–transport networks to the level of individuals. *J. Anim. Ecol.* 83, 306–317.
- Violle, C., Enquist, B.J.; McGill, B.J.; Jiang, L., Albert, C.H.; Hulshof, C.; Jung, V., Messier, J., 2012. The return of the variance: intraspecific variability in community ecology. *Trends Ecol. Evol.* 27, 244–252.
- Van Scaik, C. P., Terborgh, J. W., Wright, S.J., 1993. The phenology of tropical forests: adaptative significance and consequences for primary consumers, *Ann. R. Ecol. Syst.* 24, 353-377.

- Waser, N. M. 1983. The adaptive nature of floral traits: ideas and evidence *In*: L. Real. (ed.) *Pollination Biology*, Academy Press, Orlando, pp. 241-285.
- Wcislo, W., Arneson, L., Roesch, K., Gonzalez, V., Smith, A., Fernández, H. 2004. The evolution of nocturnal behavior in sweat bees, *Megalopta genalis* and *M. ecuadoria* (Hymenoptera: Halictidae): an escape from competitors and enemies? *Biol. J. Linn. Soc.* 83, 377-387.
- Wolda, H., Roubik, D.W. 1986. Nocturnal bee abundance and seasonal bee activity in a Panamanian forest. *Ecology* 67, 426-433.
- Wolf, M., Weissing, F. J., 2012. Animal personalities: consequences for ecology and evolution. *Trends Ecol.Evol.* 8, 452–461.
- Wright, S. J., Van Schaik, C. P., 1994. Light and the phenology of tropical trees. *Am. Nat.* 143, 193-199.
- Zywiec, M., Delibes, M., Fedriani, J. M., 2012. Microgeographical, inter-individual, and intra-individual variation in the flower characters of Iberian pear *Pyrus bourgaena* (Rosaceae). *Oecologia* 169, 712-722.

CONCLUSÃO GERAL

Nesta tese nós apresentamos dados inéditos de biologia reprodutiva (fenologia, biologia floral, sistema reprodutivo e polinização) de *Trembleya laniflora*, uma espécie arbustiva endêmica de Melastomataceae, que apresenta características florais (flores de pólen, grandes e brancas) que destoam do padrão de flores vistosas, geralmente púrpuras, encontrado para a família, e uma distribuição restrita a afloramentos rochosos dos campos rupestres da porção sul da Cadeia do Espinhaço (Minas Gerais, Brasil). A espécie apresenta, portando, populações naturalmente isoladas no espaço. Nós demonstramos a importância das interações planta-polinizador para a polinização e sucesso reprodutivo de *T. laniflora* e descrevemos a importante relação existente entre os distintos caracteres florais da espécie e o comportamento de forrageio de seus polinizadores principais, abelhas grandes com comportamento crepuscular. Nós observamos diferenças intraespecíficas no sucesso reprodutivo de três populações da espécie e destacamos o relevante papel das interações de polinização e da temperatura no direcionamento dessas divergências. Demonstramos também a importância de indivíduos generalistas no uso do tempo e polinizadores para o sucesso reprodutivo da espécie.

Trembleya laniflora apresenta um sistema de polinização por vibração (*buzz pollination*) altamente especializado, mediado por abelhas grandes com comportamento de forrageio crepuscular dos gêneros *Xylocopa*, *Bombus*, *Centris* e *Ptiloglossa*. Os caracteres florais distintos da espécie e sua biologia reprodutiva (antese noturna, autoincompatibilidade e grande produção de flores) foram relacionados à polinização pelas abelhas crepusculares, seus polinizadores principais e mais efetivos. Portanto, nossos resultados corroboram com a hipótese de ocorrência das “síndromes de polinização” e a existência de uma relação direta entre um conjunto de caracteres florais e o principal vetor de pólen (Faegri and Van der Pijl, 1979; Ollerton et al., 2009; Rosas-Guerrero et al., 2014). Adicionalmente, somente após os testes de germinação foi possível confirmar a autoincompatibilidade em *Trembleya*, sendo esta característica considerada como um mecanismo para evitar endogamia e favorecer a reprodução cruzada nesta espécie naturalmente isolada. Desta maneira, alertamos para a importância da realização de estudos integrativos que combinem observações de biologia floral, fenologia, sistemas reprodutivos, germinação e polinização, para o melhor conhecimento dos processos ecológicos e evolutivos que dirigem a ocorrência

das plantas nos ecossistemas naturais, e para o maior entendimento da biologia reprodutiva das espécies nativas, possibilitando ações mais efetivas para a conservação das espécies e de suas interações ecológicas.

Populações de *T. laniflora*, encontradas em áreas de diferentes altitudes e condições microambientais de temperatura, luminosidade e umidade relativa, da Serra do Cipó, diferiram em suas respostas a fatores seletivos bióticos e abióticos que, direta ou indiretamente, afetaram o sucesso reprodutivo dos indivíduos da espécie. As interações com os polinizadores atuaram como a principal pressão seletiva da fenologia de floração e biologia floral, determinando diferenças interpopulacionais na exibição das flores (sincronia, duração, produção, horário da antese e longevidade floral) que foram relacionadas a uma maior atratividade das plantas para as abelhas, os exclusivos vetores de pólen da espécie. Portanto, as interações planta-polinizador afetaram diretamente o sucesso reprodutivo de populações de *T. laniflora*. Adicionalmente, fatores abióticos, principalmente temperatura, foram relacionados a diferenças temporais na oferta dos recursos florais e dos frutos de populações de *Trembleya*, tendo influenciado as datas de início e pico das fenofases reprodutivas. Dessa maneira, confirmamos que fatores abióticos e bióticos, principalmente das interações planta-polinizador, atuam juntos como fortes pressões seletivas da biologia reprodutiva de *T. laniflora*, direcionando as variações intraespecíficas interpopulacionais nos padrões de floração e frutificação, e afetando o sucesso reprodutivo das populações, que estão espacialmente isoladas nos afloramentos de rocha dos campos rupestres do sudeste do Brasil.

Finalmente, analisando nos níveis individual e populacional as interações planta-polinizador e as atividades de floração de *Trembleya*, nós discutimos que, mesmo em sistemas altamente especializados de polinização, a generalização no uso dos recursos, tempo de floração e polinizadores, exerce papel fundamental para a conservação das interações planta-polinizador e, positivamente, afetam o sucesso reprodutivo das plantas. Nós observamos que indivíduos mais centrais e generalistas nas redes de interação planta-polinizador apresentaram maior sucesso reprodutivo quando comparados àqueles mais especialistas, e ainda, que populações compostas de indivíduos mais sincrônicos em suas respostas de floração e mais generalistas em suas interações com os polinizadores também apresentaram maior aptidão. Nós ainda apresentamos uma função para calcular os índices de especialização individual (PSi e IS, senso Bolnick et al., 2002) no uso dos recursos do nicho fenológico, e gerar modelos

nulos para testes de significância de IS, mantendo o formato das curvas fenológicas e considerando a autocorrelação temporal dos dados de fenologia. Dessa maneira, nós propomos uma maneira para testar o grau de especialização no uso do tempo fenológico e a sobreposição do nicho temporal de floração/frutificação entre indivíduos e populações.

Considerando a constante degradação, exploração e fragilidade dos campos rupestres (Silveira et al., 2016), a ocorrência restrita e endêmica de *T. laniflora* nos afloramentos rochosos, bem como, o futuro cenário de aquecimento global e sua influência no comportamento fenológico e nas interações planta-polinizador de populações e comunidades vegetais (Petanidou et al., 2014; Morellato et al., 2016), nossos resultados salientam ainda a importância da preservação e manutenção de extensas áreas de vegetação nativa, e, principalmente, dos campos rupestres, que permitam a conservação de populações espacialmente isoladas, e compostas por indivíduos que respondem diferentemente às pressões seletivas abióticas e bióticas em sua capacidade reprodutiva.

REFERÊNCIAS

- Bolnick, D.I., Yang, L.H., Fordyce, J. A., Davis, J. M., Svanbäck, R., 2002. Measuring individual-level resource specialization. *Ecology* 83, 2936-2941.
- Morellato, L. P. C., Alberton, B.; Alvarado, S. T., Borges, B.; Buisson, E., Camargo, M. G. G., Cancian, L. F., Carstensen, D. W., Escobar, D. F.E., Leite, P. T.P., Mendoza, I., Rocha, N.M.W.B., Soares, N. C., Silva, T. S. F., Staggemeier, V. G., Streher, A. S., Vargas, B. C., PERES, C. A., 2016. Linking plant phenology to conservation biology. *Biol. Cons.* 195, 60-72
- Ollerton, J., Alarcón, R., Waser, N.M., Price, M.V., Watts, S., Cranmer, L., Hingston, A., Peter, C.I., Rotenberry, J., 2009. A global test of the pollination syndrome hypothesis. *Ann. Bot.* 103, 1471-1480.
- Petanidou, T., Kallimanis, A.S., Sgardelis, S.P., Mazaris, A.D., Pantis, J.D., Waser, N.M., 2014. Variable flowering phenology and pollinator use in a community suggest future phenological mismatch. *Acta Oecol.* 59, 104–111.
- Rosas-Guerrero, V., Aguilar, R., Martín-Rodríguez, S., Ashworth, L., Lopezaraiza-Mikel, M., Bastida, J.M., Quesada, M., 2014. A quantitative review of pollination syndromes: do floral traits predict effective pollinators? *Ecol. Lett.* 17, 388-400.

- Silveira, F.A.O., Negreiros, D., Barbosa, N.P.U., Buisson, E., Carmo, F.F., Carstensen, D.W., Conceição, A.A., Cornelissen, T.G., Echternacht, L., Fernandes, G.W., Garcia, Q.S., Guerra, T.J., Jacobi, C.M., Lemos-Filho, J.P., Le Stradic, S., Morellato, L.P.C., Neves, F.S., Oliveira, R.S., Schaefer, C.E., Viana, P.L., Lambers, H., 2016. Ecology and evolution of plant diversity in the endangered campo rupestre: a neglected conservation priority. *Plant Soil* 403,129 –152.
- Van Der Pijl, L., 1982. Principles of dispersal in higher plants. New York.