

RESSALVA

Atendendo solicitação do(a)
autor(a), o texto completo desta tese
será disponibilizado somente a partir
de 28/02/2022.



unesp

UNIVERSIDADE ESTADUAL PAULISTA
"JÚLIO DE MESQUITA FILHO"



LIMITAÇÃO DE PÓLEN EM UMA ESPÉCIE ORNITÓFILA DE CERRADO: CAUSAS E CONSEQUÊNCIAS

MARÍLIA MONTEIRO QUINALHA

Tese apresentada ao Instituto de Biociências, Campus de Botucatu, UNESP, para obtenção do título de Doutora no Programa de Pós-Graduação em Ciências Biológicas Botânica, Área de concentração: Morfologia e Diversidade Vegetal.

**BOTUCATU – SP
2020**



unesp

UNIVERSIDADE ESTADUAL PAULISTA
"JÚLIO DE MESQUITA FILHO"



UNIVERSIDADE ESTADUAL PAULISTA
"Julio de Mesquita Filho"
INSTITUTO DE BIOCÊNCIAS DE BOTUCATU

LIMITAÇÃO DE PÓLEN EM UMA ESPÉCIE ORNITÓFILA DE CERRADO:
CAUSAS E CONSEQUÊNCIAS

MARÍLIA MONTEIRO QUINALHA

PROFA. DRA. ELZA MARIA GUIMARÃES SANTOS

ORIENTADORA

Tese apresentada ao Instituto de Biociências, Campus de Botucatu, UNESP, para obtenção do título de Doutora no Programa de Pós-Graduação em Ciências Biológicas Botânica, Área de concentração: Morfologia e Diversidade Vegetal.

BOTUCATU – SP
2020

FICHA CATALOGRÁFICA ELABORADA PELA SEÇÃO TÉC. AQUIS. TRATAMENTO DA INFORM.
DIVISÃO TÉCNICA DE BIBLIOTECA E DOCUMENTAÇÃO - CÂMPUS DE BOTUCATU - UNESP
BIBLIOTECÁRIA RESPONSÁVEL: ROSEMEIRE APARECIDA VICENTE-CRB 8/5651

Quinalha, Marília Monteiro.

Limitação de pólen em uma espécie ornitófila de cerrado
: causas e consequências / Marília Monteiro Quinalha. -
Botucatu, 2020

Tese (doutorado) - Universidade Estadual Paulista
"Júlio de Mesquita Filho", Instituto de Biociências de
Botucatu

Orientador: Elza Maria Guimarães Santos

Capes: 20300000

1. Pólen. 2. Polinização. 3. Polinizadores. 4. Plantas
dos cerrados. 5. Bignoniácea.

Palavras-chave: Anúncio floral; Estratégia de
forrageamento; Poliploidia; Roubo de néctar; Sucesso
reprodutivo.

*Dedico este trabalho a todas as mulheres...
Que lutam diariamente por respeito e reconhecimento profissional.*

*Em especial, àquelas que resistem na Educação e na Pesquisa, contribuindo para o
desenvolvimento do país.*

*Dedico também à minha mãe Neusa e minha irmã Mariane, exemplos de grandes mulheres
que caminham ao meu lado.*

Agradecimentos

À **Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES)**, pela bolsa de estudos concedida.

Ao **Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq)**, processo 446949/2014-0, pelo auxílio financeiro.

À **UNESP** e ao **Instituto de Biociências de Botucatu**, pelos 12 anos da minha formação. Foi um privilégio pertencer a esse espaço onde pude crescer tanto profissionalmente como pessoalmente.

Ao **Programa de Pós-graduação em Ciências Biológicas Botânica**, pelo suporte e pela oportunidade de realização do Doutorado.

À Profa. Dra. **Elza Maria Guimarães Santos**, por me abrir as portas do Laboratório de Ecologia e Evolução das Interações Planta-animal e a mente para a pesquisa e para o conhecimento científico. Foi nessa área que me encontrei e levo comigo um eterno encantamento pelo cerrado e pelas interações entre plantas e polinizadores. Obrigada todos os anos de orientação e por tantos ensinamentos.

A todos os **funcionários do Departamento de Botânica**, pelo apoio e auxílio prestado durante meu doutorado.

Aos pesquisadores **Tomas Urfus** e **Filip Kolar** da faculdade de Ciências de Praga - República Tcheca, pelas análises de tamanho de genoma.

Ao **Rodrigo Oliveira Carvalho**, pelo auxílio na identificação das espécies de beija-flores.

À professora **Silvia Mitiko Nishida** e ao **Sérgio Akira Adachi**, pelos registros fotográficos.

À **Angelina Rodrigues Tazoi**, pela amizade e auxílio nas coletas de dados em campo. Obrigada por tornar esse trabalho mais leve e mais divertido.

Aos meus queridos amigos, alunos e ex-alunos do Laboratório de Ecologia e Evolução das Interações Planta-animal, pelo apoio companheirismo e experiências compartilhadas. Em especial, agradeço ao **Adriano**, à **Bruna**, **Camila** e **Priscila**, a versão do “lab eco” que mais deixou saudades. Obrigada pelos bons momentos vividos dentro e fora do laboratório.

Aos meus queridos amigos do Departamento de Botânica, **Angélica**, **Diana**, **Felipe**, **Gustavo**, **Lorena**, **Luísa**, **Tayeme** e **Thaís** que viverem comigo todos os desafios e aprendizados da pós-graduação. Obrigada pela amizade, apoio e companheirismo. Foi muita sorte ter encontrado pessoas tão especiais como vocês no meu caminho.

Às meninas da Jah, **Ana Liz, Eliza, Fernanda e Katiane**, minhas irmãs de Botucatu, por todos esses anos de convivência e amizade, pelo apoio e pelas experiências trocadas. Obrigada por todos os “cafezões da tarde” que renderam tantas reflexões e aprendizados.

Às minhas amigas **Ellen e Maria Angélica**, por mais de 15 anos de amizade. Obrigada pelas conversas e experiências trocadas durante o doutorado.

À minha querida **Bio XLIV** – uma turma de grandes professores. No final desse ciclo, não poderia deixar de lembrar e agradecer as pessoas que compartilharam comigo os primeiros momentos da vida acadêmica. Onde estiverem, espero que estejam felizes!

Por fim, agradeço a minha família, a grande base que me possibilitou viver tudo isso. Aos meus pais **Walter e Neusa** e minha irmã **Mariane**, por sempre apoiarem minhas escolhas e viverem comigo todas as lutas e conquistas. Muito obrigada!

Sumário

Resumo.....	8
Abstract.....	10
Introdução geral.....	11
Referências.....	15
Capítulo I: Effect of floral display and pollinators foraging on plant sexual reproduction.....	22
Abstract.....	23
Introduction.....	24
Material and methods.....	26
Results.....	33
Discussion.....	38
References.....	43
Capítulo II: Effect of hummingbird foraging pattern on removal resource and sexual reproduction of <i>Zeyheria montana</i> (Bignoniaceae).....	50
Abstract.....	51
Introduction.....	52
Material and methods.....	53
Results.....	56
Discussion.....	64
References.....	68
Capítulo III: Plant traits dimensions and genome size in <i>Zeyheria montana</i> Mart. (Bignoniaceae).....	73
Abstract.....	74
Introduction.....	75
Material and methods.....	76
Results.....	78
Discussion.....	80
References.....	81
Considerações finais.....	86

1 **RESUMO**

2 A limitação de pólen é um dos fatores que mais afeta a produção de frutos e sementes de
3 muitas populações naturais. Cerca de 60% das angiospermas apresentam baixo sucesso
4 reprodutivo decorrente da transferência ineficiente dos grãos de pólen pelos polinizadores.
5 Assim, o objetivo geral desse estudo foi avaliar diversos aspectos ligados à limitação de pólen
6 em *Zeyheria montana* (Bignoniaceae), uma espécie ornitófila e autoincompatível. Ao longo
7 do período de florescimento, com ampla variação do anúncio floral, nós avaliamos o efeito do
8 padrão de forrageamento dos polinizadores dentro e entre plantas sobre o sucesso reprodutivo
9 das mesmas. Avaliamos também as estratégias de forrageamento empregadas por cada
10 espécie de polinizador e o efeito do roubo de néctar sobre a produção de frutos. Além disso,
11 estimamos o tamanho do genoma das plantas com a finalidade de avaliar se havia variações
12 intrapopulacional no nível de ploidia que pudessem estar associadas ao baixo sucesso
13 reprodutivo. Em geral, nós demonstramos que a baixa qualidade do pólen transferido pelos
14 polinizadores é o principal fator limitante do sucesso reprodutivo de *Z. montana*. Esse efeito
15 ocorre principalmente no pico do florescimento, quando o anúncio floral é mais intenso, e os
16 polinizadores tendem visitar um maior número de flores sequenciais dentro da mesma planta
17 transferindo pólen incompatível. Além disso, o padrão de movimento entre plantas também
18 não se mostrou eficiente, visto que os polinizadores frequentemente visitaram plantas mais
19 próximas, que possivelmente são mais aparentadas. Embora algumas espécies de beija flores
20 alternem suas estratégias de forrageamento entre visitar legitimamente e roubar as flores, o
21 roubo de néctar mostrou efeito neutro sobre o sucesso reprodutivo. Na população estudada,
22 não detectamos presença de indivíduos com diferentes níveis de ploidia, apesar da ampla
23 variação nas dimensões de determinados caracteres das plantas. Assim, as barreiras
24 reprodutivas decorrentes do processo de poliploidização que poderiam explicar o baixo
25 sucesso reprodutivo de *Z. montana* não se aplicaram no nosso estudo.

Palavras-chave: anúncio floral, estratégia de forrageamento, ornitofilia, poliploidia, roubo de néctar, sucesso reprodutivo.

1 **ABSTRACT**

2 Pollen limitation is one of the factors that most affects the fruits and seeds production of many
3 natural populations. Around 60% of angiosperms have low reproductive success due to
4 inefficient pollen grains transfer among flowers by pollinators. Thus, the general goal of this
5 study was to evaluate several aspects related to pollen limitation in *Zeyheria montana*
6 (Bignoniaceae), an ornithophilous and self-incompatible species. Throughout the flowering
7 period, with wide variation in floral display, we evaluated the effect of the pollinators'
8 foraging pattern within and between plants on their reproductive success. We also evaluated
9 the foraging strategies employed by each pollinator species and the effect of nectar robbing on
10 fruit production. In addition, we estimated the plants' genome size in order to evaluate
11 whether there were intrapopulation variations in the ploidy level that could be associated with
12 the low reproductive success. In general, we demonstrated that the low pollen quality
13 transferred by pollinators is the main limiting factor of the reproductive success. This effect
14 occurs mainly at the flowering peak, when the floral display is more intense, and pollinators
15 tend to visit a larger number of sequential flowers within the plant transferring incompatible
16 pollen. In addition, the movement pattern between plants also was not efficient, since
17 pollinators often visited nearby plants that possibly were more related. Although some
18 hummingbirds species alternate their foraging strategies between legitimate visit and rob,
19 nectar robbing showed neutral effect on the reproductive success. In the studied population,
20 we did not detect the presence of individuals with different ploidy levels, despite the wide
21 variation in the traits dimensions among plants. Thus, the reproductive barriers resulting from
22 polyploidization process that could explain the low reproductive success of *Z. montana* were
23 not applied in our study.

24

25 **keywords:** floral display, foraging strategy, nectar robbing, ornithophily, polyploidy,
26 reproductive success.

1 **INTRODUÇÃO GERAL**

2 Muitas populações de plantas apresentam baixo sucesso reprodutivo em condições
3 naturais. Estudos envolvendo dados de centenas de espécies de angiospermas indicam que
4 cerca de 60% delas apresentam significativa limitação de pólen (Burd 1994, Knight et al.
5 2005) o que determina a baixa produção de frutos e de sementes encontrada em muitas
6 populações naturais.

7 A reprodução sexual da maioria das angiospermas está diretamente associada às
8 interações mutualísticas entre espécies, como planta e polinizador, as quais constituem a base
9 do funcionamento de muitos ecossistemas (Jordano et al. 2009). Entretanto, o cruzamento
10 entre plantas mediado por polinizadores depende da eficiência na transferência do pólen das
11 anteras para o estigma pelo vetor, o que pode levar ou não à fertilização dos óvulos (Willmer
12 2011). Burd (1994) ressalta que a dispersão de pólen pelos vetores muitas vezes não é
13 eficiente e ambos os componentes do sucesso reprodutivo, feminino e masculino, podem ser
14 negativamente afetados.

15 Diversos estudos enfocam a limitação de pólen como um dos principais fatores
16 associados ao baixo sucesso reprodutivo das plantas (Burd 1994, Larson & Barret 2000,
17 Ashman et al. 2004, Knight et al. 2005, Aizen & Harder 2007). Entretanto, o impacto dessa
18 limitação sobre as espécies vegetais depende das características das populações como,
19 tamanho, densidade e estrutura genética, bem como de aspectos relacionados aos
20 polinizadores, entre outros fatores que podem variar espacial e temporalmente (Aizen &
21 Harder 2007).

22 A frequência das visitas legítimas (Aizen 2001, Wilson & Thomson 1991), a abundância
23 e a composição da fauna de polinizadores (Aizen & Harder 2007), podem ser responsáveis
24 pela limitação na quantidade de pólen que chega às flores, enquanto a qualidade
25 (compatibilidade do pólen transferido) pode ser influenciada pelo comportamento dos
26 polinizadores durante o forrageamento (Levin 1981, Ishii & Sakai 2002, Ohashi & Thomson

1 2009, Torres-Vanegas et al. 2019). Assim, nesse estudo, nós investigamos diversos fatores
2 que podem influenciar o componente feminino do sucesso reprodutivo de uma espécie
3 autoincompatível de Bignoniaceae, principalmente aqueles relacionados à qualidade do pólen
4 que chega aos estigmas das flores.

5 O tamanho do anúncio floral, caracterizado pelo número de flores abertas por planta e
6 pelo número de plantas floridas simultaneamente em uma dada área, pode influenciar a
7 frequência e o padrão de visitas dos polinizadores (Ohashi & Yahara 1999, Karron et al. 2004,
8 Grindeland et al. 2005, Bauer et al. 2017, Christopher et al. 2020) e determinar o padrão de
9 dispersão de pólen na população. Duas principais respostas dos polinizadores são esperadas
10 diante de um maior anúncio floral: uma maior frequência de visitas por planta (Mitchell 1994,
11 Harder & Barret 1995, Ohashi & Yahara 1998, Ishii & Sakai 2002, Mitchell et al. 2004,
12 Makino & Sakai 2007, Bauer et al. 2017), o que pode favorecer a reprodução por aumentar as
13 oportunidades de cruzamentos, e um maior número de flores visitadas sequencialmente dentro
14 da planta (Robertson & Macnair 1995, Mitchell et al. 2004), visto que os polinizadores
15 tendem a otimizar seu investimento de energia durante o forrageamento visitando várias flores
16 em um mesmo indivíduo (Ohashi & Yahara 2001). Nesse segundo caso, a reprodução das
17 plantas pode ser afetada pela qualidade do pólen transferido aos estigmas, pois em espécies
18 autoincompatíveis, a transferência de pólen dentro do mesmo indivíduo pode levar à oclusão
19 do estigma (Robertson & Macnair 1995) com pólen da própria planta que não fertilizará os
20 óvulos pela ativação de mecanismos genéticos de autoincompatibilidade (Barrett 1988,
21 Castric & Vekemans 2004).

22 A qualidade do pólen transportado a cada flor visitada em sequência dentro de uma planta
23 é comprometida em espécies predominantemente xenógamas e pode reduzir em até 50% a
24 probabilidade de formação de frutos (Quinalha et al. *unpubl*) e de 20-80%, a produção de
25 sementes (Goodwillie et al. 2005). Assim, há um conflito entre a maior atração dos

1 polinizadores, promovida por um anúncio floral intenso, e o sucesso das polinizações devido
2 ao comportamento de forrageamento dos polinizadores frente a essa abundância de recursos.

3 A probabilidade de transferência de pólen compatível também pode variar dependendo
4 dos indivíduos visitados em sequência na população. A produção de sementes tende a ser
5 menor quando se considera a transferência de pólen entre plantas vizinhas (Levin 1981), pois
6 indivíduos mais próximos podem ser mais aparentados, especialmente nos casos em que a
7 dispersão de sementes ocorre a curtas distâncias. Portanto, essas plantas podem apresentar
8 características genéticas similares, incluindo alelos de autoincompatibilidade (Hamrick &
9 Holden 1979, Loveless & Hamrick 1984). Assim, ao otimizar seu custo durante o
10 forrageamento visitando plantas dispostas a curtas distâncias, os polinizadores podem
11 transferir preferencialmente pólen incompatível, afetando negativamente o sucesso
12 reprodutivo e podendo levar a população à depressão endogâmica (Herlihy & Eckert 2004,
13 Ohashi & Thomson 2009). Assim, o padrão de movimento dos polinizadores dentro e entre
14 plantas é determinante para o sucesso da polinização e manutenção das populações naturais.

15 Além dos polinizadores, as flores também podem ser visitadas, em intensidades variáveis,
16 por visitantes florais que coletam recursos sem realizar a transferência dos grãos de pólen
17 (Malooof & Inouye 2000). Dentre esses visitantes, há aqueles que roubam néctar por meio de
18 danos geralmente feitos na base da corola (Inouye 1980, Malooof & Inouye 2000, Torezan-
19 Silingardi 2012), sem realizarem qualquer contato com as estruturas reprodutivas da flor.
20 Comportamento de roubo é relatado para diversos grupos de animais que se alimentam de
21 néctar (Irwin et al. 2010). Além disso, um mesmo indivíduo pode alternar seu comportamento
22 entre roubar e visitar legitimamente durante o forrageamento (Stout et al. 2000, Zhang et al.
23 2014). Entretanto, pouco se sabe sobre os fatores que guiam a escolha por determinada
24 estratégia de forrageamento.

25 Por outro lado, o efeito do roubo de néctar sobre a reprodução das plantas tem sido
26 bastante abordado na literatura e apresenta variações dependendo do sistema estudado. Por

1 reduzir consideravelmente a quantidade de recursos disponíveis nas flores (Quinalha et al.
2 2017) e influenciar o comportamento dos polinizadores, visto que estes podem responder à
3 diminuição de néctar evitando visitar flores roubadas (Pyke 1982, Irwin 2000, González-
4 Gómez & Valdivia 2005), o roubo de néctar frequentemente é relatado como um fator que
5 influencia negativamente a reprodução das plantas (Irwin & Brody 1999, Maloof & Inouye
6 2000, Irwin et al. 2010). Entretanto existem trabalhos que também mostram efeito neutro do
7 roubo de néctar (Hazlehurst & Karubian 2016, Quinalha et al. 2017, Souza et al. 2019) ou
8 mesmo efeito positivo (Maloof 2001).

9 A presença de plantas com diferentes níveis de ploidia na população (ex: $2n$, $3n$, $4n$), é
10 outro fator que pode limitar os cruzamentos compatíveis entre os indivíduos. O processo de
11 poliploidização, presença de três ou mais conjuntos de cromossomos (Soltis & Soltis 2000), é
12 comumente verificado em plantas, incluindo diversas espécies de Bignoniaceae (Sampaio et
13 al. 2010 e referências) e pode resultar em uma importante barreira reprodutiva entre o novo
14 indivíduo poliploide e seus parentais diploides (Mallet 2007, Kohler et al. 2010, Lafon-
15 Placette & Kohler 2015). Esse isolamento reprodutivo pode ser decorrente tanto de
16 mecanismos pré-zigóticos como, por exemplo, mudanças no período de florescimento (Lewis
17 1976, Husband & Schemske 1998) ou na fauna de polinizadores compatíveis (Segraves &
18 Thompson 1999), como pós-zigóticos, causado por um desequilíbrio na proporção dos
19 genomas materno e paterno, o que pode afetar o desenvolvimento normal da semente e levar
20 ao aborto (Müntzing 1936, Scott et al. 1998).

21 Considerando esse cenário, o objetivo geral desse estudo foi avaliar diferentes fatores
22 associados à limitação de pólen, especialmente a qualitativa, que podem impactar a
23 reprodução sexual de uma espécie autoincompatível.

1 REFERÊNCIAS

- 2 Aizen, M. A. (2001). Flower sex ratio, pollinator abundance, and the seasonal pollination
3 dynamics of a protandrous plant. *Ecology*, 82:127-144.
- 4 Aizen, M. A. & Harder, L. D. (2007). Expanding the limits of the pollen-limitation concept:
5 effects of pollen quantity and quality. *Ecology*, 88: 271-281.
- 6 Ashman, T. L., Knight, T. M., Steets, J. A., Amarasekare, P., Burd, M., Campbell, D. R. &
7 Morgan, M. T. (2004). Pollen limitation of plant reproduction: ecological and
8 evolutionary causes and consequences. *Ecology*, 85: 2408-2421.
- 9 Barrett, S. C. (1988). The evolution, maintenance, and loss of self-incompatibility
10 systems. *Plant reproductive ecology: patterns and strategies*, 98-124.
- 11 Bauer, A. A., Clayton, M. K. & Brunet, J. (2017). Floral traits influencing plant attractiveness
12 to three bee species: Consequences for plant reproductive success. *American journal of*
13 *botany*, 104: 772-781.
- 14 Burd, M. (1994). Bateman's principle and plant reproduction: the role of pollen limitation in
15 fruit and seed set. *The Botanical Review*, 60: 83-139.
- 16 Castric, V. & Vekemans, X. (2004). Invited review: Plant self-incompatibility in natural
17 populations: a critical assessment of recent theoretical and empirical
18 advances. *Molecular Ecology*, 13: 2873-2889.
- 19 Christopher, D. A., Mitchell, R. J. & Karron, J. D. (2020). Pollination intensity and paternity
20 in flowering plants. *Annals of botany*, 125: 1-9.
- 21 González-Gómez, P. L. & Valdivia, C. E. (2005). Direct and Indirect Effects of Nectar
22 Robbing on the Pollinating Behavior of *Patagona gigas* (Trochilidae). *Biotropica: The*
23 *Journal of Biology and Conservation*, 37: 693-696.
- 24 Goodwillie, C., Kalisz, S. & Eckert, C. G. (2005). The evolutionary enigma of mixed mating
25 systems in plants: occurrence, theoretical explanations, and empirical evidence. *Annual*
26 *Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 36: 47-79.

- 1 Grindeland, J. M., Sletvold, N. & Ims, R. A. (2005). Effects of floral display size and plant
2 density on pollinator visitation rate in a natural population of *Digitalis*
3 *purpurea*. *Functional Ecology*, 19: 383-390.
- 4 Hamrick, J. L. & Holden, L. R. (1979). Influence of microhabitat heterogeneity on gene
5 frequency distribution and gametic phase disequilibrium in *Avena barbata*. *Evolution*, 33:
6 521-533.
- 7 Harder, L. D. & Barrett, S. C. (1995). Mating cost of large floral displays in hermaphrodite
8 plants. *Nature*, 373: 512.
- 9 Hazlehurst, J. A. & Karubian, J. O. (2016). Nectar robbing impacts pollinator behavior but
10 not plant reproduction. *Oikos*, 125: 1668-1676.
- 11 Herlihy, C. R. & Eckert, C. G. (2004). Experimental dissection of inbreeding and its adaptive
12 significance in a flowering plant, *Aquilegia canadensis* (Ranunculaceae). *Evolution*, 58:
13 2693-2703.
- 14 Husband, B. C. & Schemske, D. W. (1998). Cytotype distribution at a diploid-tetraploid
15 contact zone in *Chamerion (Epilobium) angustifolium* (Onagraceae). *American Journal*
16 *of Botany*, 85: 1688-1694.
- 17 Inouye, D. W. (1980). The terminology of floral larceny. *Ecology*, 61: 1251-1253.
- 18 Irwin, R. E. & Brody, A. K. (1999). Nectar-robbing bumble bees reduce the fitness of
19 *Ipomopsis aggregata* (Polemoniaceae). *Ecology*, 80: 1703-1712.
- 20 Irwin, R. E. (2000). Hummingbird avoidance of nectar-robbled plants: spatial location or
21 visual cues. *Oikos*, 91: 499-506
- 22 Irwin, R. E., Bronstein, J. L., Manson, J. S. & Richardson, L. (2010). Nectar robbing:
23 ecological and evolutionary perspectives. *Annual Review of Ecology, Evolution, and*
24 *Systematics*, 41: 271-292.

- 1 Ishii, H. S. & Sakai, S. (2002). Temporal variation in floral display size and individual floral
2 sex allocation in racemes of *Narthecium asiaticum* (Liliaceae). *American Journal of*
3 *Botany*, 89: 441-446.
- 4 Jordano, P., Vázquez D., Bascompte J. (2009) Redes complejas de interacciones mutualistas
5 planta-animal. In Medel R., Aizen A. M., Zamora, R (eds). *Ecología y Evolucion de*
6 *Interacciones Planta-Animal: Conceptos y Aplicaciones*. Editorial Universitaria S.A:
7 Santiago de Chile p. 17-42.
- 8 Karron, J. D., Mitchell, R. J., Holmquist, K. G., Bell, J. M. & Funk, B. (2004). The influence
9 of floral display size on selfing rates in *Mimulus ringens*. *Heredity*, 92: 242.
- 10 Knight, T. M., Steets, J. A., Vamosi, J. C., Mazer, S. J., Burd, M., Campbell, D. R., Dudash,
11 M. R., Johnston, M. O., Mitchell, R.J. & Ashman, T. L. (2005). Pollen limitation of
12 plant reproduction: pattern and process. *Annual Review of Ecology, Evolution, and*
13 *Systematics*, 36: 467-497.
- 14 Köhler, C., Scheid, O. M. & Erilova, A. (2010). The impact of the triploid block on the origin
15 and evolution of polyploid plants. *Trends in Genetics*, 26: 142-148.
- 16 Lafon-Placette, C. & Köhler, C. (2015). Epigenetic mechanisms of postzygotic reproductive
17 isolation in plants. *Current Opinion in Plant Biology*, 23: 39-44.
- 18 Larson, B. M & Barrett, S. C. (2000). A comparative analysis of pollen limitation in
19 flowering plants. *Biological journal of the Linnean Society*, 69: 503-520.
- 20 Levin, D. A. (1981). Dispersal versus gene flow in plants. *Annals of the Missouri Botanical*
21 *Garden*, 233-253.
- 22 Lewis, W. H. (1976). Temporal adaptation correlated with ploidy in *Claytonia*
23 *virginica*. *Systematic Botany*, 340-347.
- 24 Loveless, M. D. & Hamrick, J. L. (1984). Ecological determinants of genetic structure in plant
25 populations. *Annual review of ecology and systematics*, 15: 65-95.

- 1 Makino, T. T. & Sakai, S. (2007). Experience changes pollinator responses to floral display
2 size: from size-based to reward-based foraging. *Functional Ecology*, 21: 854-863.
- 3 Mallet, J. (2007). Hybrid speciation. *Nature*, 446: 279.
- 4 Maloof, J. E. & Inouye, D. W. (2000). Are nectar robbers cheaters or
5 mutualists?. *Ecology*, 81: 2651-2661.
- 6 Maloof, J. E. (2001). The effects of a bumble bee nectar robber on plant reproductive success
7 and pollinator behavior. *American Journal of Botany*, 88: 1960-1965.
- 8 Mitchell, R. J. (1994). Effects of floral traits, pollinator visitation, and plant size on *Ipomopsis*
9 *aggregata* fruit production. *The American Naturalist*, 143: 870-889.
- 10 Mitchell, R. J., Karron, J. D., Holmquist, K. G. & Bell, J. M. (2004). The influence of
11 *Mimulus ringens* floral display size on pollinator visitation patterns. *Functional*
12 *Ecology*, 18: 116-124.
- 13 Müntzing, A. (1936). The evolutionary significance of autopolyploidy. *Hereditas*, 21: 363-
14 378.
- 15 Ohashi, K. & Yahara, T. (1998). Effects of variation in flower number on pollinator visits in
16 *Cirsium purpuratum* (Asteraceae). *American Journal of Botany*, 85: 219-224.
- 17 Ohashi, K. & Yahara, T. (1999). How long to stay on, and how often to visit a flowering
18 plant? A model for foraging strategy when floral displays vary in size. *Oikos*, 386-392.
- 19 Ohashi, K. & Yahara T. (2001). Behavioral responses of pollinators to variation in floral
20 display size and their influences on the evolution of floral traits. *Cognitive Ecology of*
21 *Pollination*, 274-296.
- 22 Ohashi, K. & Thomson, J. D. (2009). Trapline foraging by pollinators: its ontogeny,
23 economics and possible consequences for plants. *Annals of Botany*, 103: 1365-1378.
- 24 Pyke, G. H. (1982). Foraging in bumblebees: rule of departure from an
25 inflorescence. *Canadian Journal of Zoology*, 60: 417-428

- 1 Quinalha, M. M., Nogueira, A., Ferreira, G. & Guimarães, E. (2017). Effect of mutualistic
2 and antagonistic bees on floral resources and pollination of a savanna shrub. *Flora*, 232:
3 30-38.
- 4 Robertson, A. W. & Macnair, M. R. (1995). The effects of floral display size on pollinator
5 service to individual flowers of *Myosotis* and *Mimulus*. *Oikos*, 72: 106-114.
- 6 Sampaio, D. S. (2010). Biologia reprodutiva de espécies de Bignoniaceae ocorrentes no
7 Cerrado e variações no sistema de autoincompatibilidade. Tese de Doutorado.
8 Universidade Federal de Uberlândia.
- 9 Scott, R. J., Spielman, M., Bailey, J. & Dickinson, H. G. (1998). Parent-of-origin effects on
10 seed development in *Arabidopsis thaliana*. *Development*, 125: 3329-3341.
- 11 Segraves, K. A. & Thompson, J. N. (1999). Plant polyploidy and pollination: floral traits and
12 insect visits to diploid and tetraploid *Heuchera grossulariifolia*. *Evolution*, 53: 1114-
13 1127.
- 14 Soltis, P. S. & Soltis, D. E. (2000). The role of genetic and genomic attributes in the success
15 of polyploids. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 97: 7051-7057.
- 16 Souza, C. V., Salvador, M. V., Tunes, P., Di Stasi, L. C. & Guimarães, E. (2019). I've been
17 robbed!—Can changes in floral traits discourage bee pollination?. *PloS one*, 14(11).
- 18 Stout, J. C., Allen, J. A. & Goulson, D. (2000). Nectar robbing, forager efficiency and seed
19 set: bumblebees foraging on the self incompatible plant *Linaria vulgaris*
20 (Scrophulariaceae). *Acta Oecologica*, 21: 277-283.
- 21 Torezan-Sinlingard, H. M. (2012) Flores e animais: uma introdução à história natural da
22 polinização. In: Del-Claro, K., Torezan-Sinlingard, H. M. (eds). Ecologia das interações
23 plantas-animais. Technical Books, Rio de Janeiro-RJ, p. 113-139.
- 24 Torres-Vanegas, F., Hadley, A. S., Kormann, U. G., Jones, F. A., Betts, M. G. & Wagner, H.
25 H. (2019). The landscape genetic signature of pollination by trapliners: Evidence from
26 the tropical herb, *Heliconia tortuosa*. *Frontiers in Genetics*, 10:1206.

- 1 Willmer, P. (2011). *Pollination and floral ecology*. Princeton University Press.
- 2 Wilson, P. & Thomson, J. D. (1991). Heterogeneity among floral visitors leads to discordance
3 between removal and deposition of pollen. *Ecology*, 72: 1503-1507
- 4 Zhang, Y. W., Zhao, J. M. & Inouye, D. W. (2014). Nectar thieves influence reproductive
5 fitness by altering behaviour of nectar robbers and legitimate pollinators in *Corydalis*
6 *ambigua* (Fumariaceae). *Journal of Ecology*, 102: 229-237.