

IRENE GÉLVEZ ZÚÑIGA

**Antigas e diversas: fenologia reprodutiva, atributos das flores e visitantes florais em
*Velloziaceae do campo rupestre***

Relatório de Pós-doutorado realizado na
Universidade Estadual Paulista (UNESP),
Instituto de Biociências, Rio Claro.

Supervisor(a): Prof. Dr. Leonor Patrícia
Morellato

PROPE UNESP – SISPROPE–PD: 5512, Edital: 05/24/PROPE

Rio Claro

2025

Resumo

As angiospermas tropicais dependem majoritariamente de vetores bióticos para a realização da sua polinização, sendo um dos principais motores da evolução das plantas e polinizadores. O conjunto de atrativos e sinalizações florais atraem a fauna polinizadora e a sinalização floral pode atrair animais com morfologias e comportamentos variados, que determinam sua efetividade como polinizador. O campo rupestre é considerado um OCBIL Neotropical (vegetação antiga, tamponada pelo clima, sobre solos inférteis), com espécies vegetais restritas espacialmente e que contam com polinizadores que voam a maiores distâncias para garantir o fluxo gênico. A família Velloziaceae (Pandales) é um componente característico da flora do campo rupestre. De modo geral, beija-flores e abelhas grandes são frequentemente apontados como seus principais polinizadores. Entretanto, o entendimento das suas estratégias reprodutivas e efetividade dos polinizadores é ainda limitado. Nesse projeto, foram monitoradas diferentes espécies de Velloziaceae, acompanhando a fenologia reprodutiva de suas espécies, quantificando atributos morfofuncionais das flores, avaliando seus visitantes florais, a dependência de polinizadores para desenvolver frutos e sementes, e seus sistemas de compatibilidade. De modo geral, os eventos de floração ocorreram massivamente em *Vellozia*, em manchas de indivíduos da mesma espécie e duram entre 7 e 12 dias, com manchas florescendo em anos alternados. as flores abertas são funcionais por 3 a 6 dias, dependendo da espécie, mas todas as espécies sustentaram a antese por 24 horas quando ensacadas para evitar a visitação. Os estigmas permanecem receptivos durante toda a antese, enquanto o pólen é liberado algumas horas depois. As flores são produzidas principalmente de outubro a fevereiro, o que representa a estação quente e chuvosa na região, com um número maior de espécies florindo entre novembro e fevereiro. *Vellozia caruncularis*, *V. epidendroides*, *V. patens* e *V. variabilis* estenderam seus eventos de floração durante a transição entre as estações seca e chuvosa. Curiosamente, eventos de incêndio estimulam a produção massiva de flores em *V. alata* e *V. caruncularis*, que fornecem néctar, pólen e tecidos para abelhas, formigas, besouros, beija-flores e roedores durante a transição da estação seca para a chuvosa. A autocompatibilidade é uma estratégia reprodutiva presente em algumas das espécies estudadas; no entanto, todas dependem de um vetor biótico para permitir a fertilização e, posteriormente, a produção de frutos e sementes. Nossos resultados fornecem novas perspectivas sobre os padrões fenológicos de floração e características

morfofuncionais de um gênero diverso e emblemático da flora do *campo rupestre* brasileiro, reforçando a necessidade de aprofundar a compreensão da coexistência das espécies sob e sua conservação na atual crise de biodiversidade.

Palavras-chave: ecologia floral, interações planta-polinizador, sementes viáveis, sucesso reprodutivo, *Vellozia*.

Abstract

Tropical angiosperms depend primarily on biotic vectors for pollination, which is one of the main drivers of plant and pollinator evolution. The set of floral cues attracts different floral visitors, and floral signaling can attract animals with varied morphologies and behaviors, which determine their effectiveness as pollinators. The campo rupestre is considered a Neotropical OCBIL (old vegetation, buffered by climate, on infertile soils), with spatially restricted plant species that rely on pollinators that fly longer distances to ensure gene flow. The Velloziaceae family (Pandales) is a characteristic component of the campo rupestre flora. Overall, hummingbirds and large bees are often identified as their main pollinators. However, understanding of their reproductive strategies and pollinator effectiveness is still limited. In this project, different species of Velloziaceae were monitored, recording their reproductive phenology, quantifying the morphofunctional attributes of their flowers, evaluating their floral visitors, their dependence on pollinators for fruit and seed development, and their compatibility systems. In general, flowering events occurred massively in *Vellozia*, in patches of individuals of the same species, lasting between 7 and 12 days, with patches blooming in alternating years. Open flowers are functional for 3 to 6 days, depending on the species, but all species extended the anthesis for 24 hours when bagged to prevent visitation. The stigmas remain receptive throughout anthesis, while pollen is released a few hours later. Flowers are produced primarily from October to February, which represents the warm and rainy season in the region, with a greater number of species flowering between November and February. *Vellozia caruncularis*, *V. epidendroides*, *V. patens*, and *V. variabilis* extended their flowering periods during the transition between the dry and rainy seasons. Interestingly, fire events stimulate massive flower production in *V. alata* and *V. caruncularis*, which provide nectar, pollen, and tissues for bees, ants, beetles, hummingbirds, and rodents during the transition from the dry to the rainy season. Self-compatibility is a reproductive strategy present in some of the species studied; however, all species depend on a biotic vector to enable fertilization and, subsequently, fruit and seed production. Our results provide new insights into the phenological flowering patterns and morphofunctional characteristics of a diverse and emblematic genus of the Brazilian campo rupestre flora, reinforcing the need to deepen the understanding of species coexistence and their conservation in the current biodiversity crisis.

Key words: floral ecology, plant-pollinator interactions, reproductive success, viable seeds, *Vellozia*.

Introdução

Um grande número de plantas depende das interações com polinizadores para a sua manutenção ao longo do tempo, cerca de 85% das espécies de angiospermas no mundo e 94% nos trópicos, necessitam de um polinizador biótico para garantir a produção de frutos e sementes (Ollerton et al. 2011). A radiação e evolução destas plantas é indubitavelmente interligada com seus visitantes florais, sendo a polinização uma interação amplamente documentada que pode envolver mutualistas obrigatórios, onde uma espécie de planta é polinizada somente por uma única espécie de polinizador, até generalistas facultativos, onde uma ampla gama de visitantes oferece serviços de polinização para a mesma espécie de planta (Thompson 2005, Ollerton et al. 2007). Deste modo, as interações entre plantas e seus visitantes florais são reconhecidas como um dos principais motores da evolução, uma vez que as plantas maximizam a atratividade das suas flores em resposta às pressões seletivas, aumentando as chances de garantir a produção de frutos e sementes (Fenster et al. 2004, Rosas-Guerrero et al. 2014, Ollerton et al. 2019, Wei et al., 2021). Adicionalmente, a polinização é considerada um importante serviço ecossistêmico e a sua perda pode resultar em problemas ambientais, econômicos e sociais catastróficos para a humanidade (Winfree et al. 2009, Novais et al. 2016, Porto et al. 2020).

Os polinizadores são atraídos por um conjunto de estímulos produzidos pelas flores que incluem cor, forma, tamanho e aroma (Fenster et al. 2004). No entanto, espécies de plantas que compõem comunidades diversas podem apresentar padronizações de sinalização floral para potencializar a sua atração como resultados de processos de filtro ambiental e facilitação (Wolowski et al. 2017, Streher et al. 2020, Bergamo et al. 2020 2023). Espécies com traços florais similares também podem apresentar distintas fenologias de floração como um mecanismo para diminuir a competição interespecífica e favorecer a polinização cruzada (Camargo et al, 2023). Espécies muito próximas filogeneticamente possuem traços funcionais que os polinizadores não conseguem distinguir entre si, deste modo o tempo de floração alternado pode garantir a oferta de recursos para polinizadores compartilhados entre espécies com floração sequencial ao longo de um ano (Coetzee et al. 2021, Camargo et al. 2023). Simultaneamente, a capacidade da comunidade de plantas manter a constância floral irá depender da aptidão cognitiva dos vetores de polinização e sua habilidade em discriminar

e associar traços florais e recompensas florais (Chittka et al. 1999, Grüter & Ratnieksref 2011).

Na ecologia dos mutualismos, no processo de polinização a deposição de pólen realizado pelo vetor polinizador representa um resultado imediato da interação, mas que reflete um efeito posterior ligado à reprodução da planta (Schupp et al. 2017). Essa transferência de grãos de pólen pode ser mediada por animais com morfologias e comportamentos variados, características que vão determinar sua efetividade como polinizador (Vázquez et al. 2005, Cárdenas-Calle et al. 2020). Assim, a efetividade da polinização (EP) de um determinado visitante floral é quantificada pela frequência de transferência de pólen (componente de quantidade -QNC-) multiplicado pela eficiência desta transferência em relação ao sucesso reprodutivo da planta (componente de qualidade -QLC-) (Stebbins 1970, Schupp et al. 2010, Schupp et al. 2017). Conforme o QNC representa a variação na frequência de visitação às plantas entre diferentes espécies de mutualistas, o QLC envolve a magnitude dessa variação através da produção de frutos e sementes nas plantas (Rodríguez-Rodríguez et al. 2013). Portanto, a eficiência da polinização em plantas visitadas por vários grupos taxonômicos é o balanço entre o alto desempenho quantitativo na transferência de pólen, com o alto desempenho qualitativo na produção de frutos e sementes (Hervías-Parejo & Traveset 2018, Gélvez-Zúñiga et al. 2024).

A Cadeia do Espinhaço está incluída entre as paisagens mais antigas do planeta (Silveira et al. 2016), na qual fornece serviços ecossistêmicos essenciais à segurança hídrica e alimentar de aproximadamente 25 milhões de pessoas (Neves et al. 2016). Esta cordilheira neotropical abriga um ecossistema montanhoso megadiverso chamado campo rupestre. Sua vegetação é formada por mosaicos compostos por afloramentos rochosos quartzíticos e ferruginosos cercados por campos arenosos, pedregosos e úmidos, além de ilhas de mata Atlântica e matas de galeria (Silveira et al. 2016). A alta riqueza de espécies marcada pelo elevado grau de endemismo do campo rupestre são explicados pela teoria OCBIL -paisagens antigas, climatizadas e inférteis- que classifica uma série de vegetações compostas por espécies de linhagens antigas adaptadas a solos pobres em nutrientes, restritas espacialmente e com baixa capacidade de dispersão (Hopper 2009). A teoria OCBIL fornece um compilado de hipóteses que auxiliam na explicação da evolução, ecologia, biodiversidade e endemismo

no mundo todo (Hopper 2009, Silveira et al. 2016, Hopper et al. 2016). Dentre as predições da teoria OCBIL, encontra-se a prevalência de estratégias de polinização de longa distância, indispensáveis para manter a heterozigosidade mediante a polinização cruzada nestes ambientes com populações restritas espacialmente (também chamado James Effect) (Hopper et al. 2016, Silveira et al. 2020, Monteiro et al. 2021).

Com aproximadamente 250 espécies e endemismos de até 75%, as plantas da família Velloziaceae (Pandanales) são componente característico dos campos rupestres (Colli-Silva et al. 2019, Mattos et al. 2019). As espécies da família variam desde pequenas árvores e arbustos até rosetas e formas gramínoideas, as quais apresentam uma ampla variedade de estratégias ecológicas para a regulação hídrica (Alcantara et al. 2018). Em ambientes de campo rupestre stricto sensu a família se destaca por uma marcada abundância e riqueza dos gêneros *Barbacenia* e *Vellozia* (Mello-Silva 1995, Mello-Silva 2005, Alcantara et al. 2018), os quais experimentaram acumulação explosiva de espécies com divergência de características associadas a ambientes montanhosos, entre 23-13 milhões de anos atrás (Larocca et al. 2022). Como consequência, a diversidade morfofuncional em *Barbacenia* é menor do que em *Vellozia*, evidenciando uma radiação recente ocorrida principalmente na porção sul do Espinhaço (Larocca et al. 2022). Apesar do extenso conhecimento taxonômico (Mello-Silva 2005), e recentes avanços sobre traços funcionais associados a divergências recentes em espécies neotropicais (Larocca et al. 2022), o entendimento das suas estratégias reprodutivas e efetividade dos polinizadores é ainda limitado (ver Sazima & Sazima 1990, Jacobi & del Sarto 2007, Franceschinelli et al. 2006).

As flores das espécies de *Vellozia* (Velloziaceae) são visitadas por uma grande variedade de animais, onde beija-flores e abelhas são frequentemente apontados como seus principais polinizadores. Por exemplo, tanto abelhas do gênero *Megachile* quanto o beija-flor *Augastes scutatus* polinizam *V. epidendroides* em áreas de campo rupestre (Jacobi & del Sarto 2007), enquanto *V. declinans* é polinizada por beija-flores como *Colibri serrirostris*, *A. scutatus* e *Chlorostilbon aureoventris* (Sazima & Sazima 1990). Os registros em *Barbacenia* são ainda mais escassos, com os beija-flores *C. serrirostris* e *A. scutatus* são indicados como polinizadores de *B. flava* (Sazima 1977). Por outro lado, trabalho de redes de interação indicam que além dos beija-flores e abelhas grandes, uma variedade de tamanhos

de abelha, assim como besouros, toca as estruturas reprodutivas de Velloziaceae (Carstensen et al. 2014).

Objetivos

Para desenvolver uma compreensão abrangente da ecologia reprodutiva de espécies de *Vellozia*, conduzimos um estudo integrativo combinando dados fenológicos, morfológicos e funcionais. Essa abordagem aborda lacunas importantes de conhecimento e fornece informações básicas para apoiar estratégias de conservação e restauração para espécies nativas e endêmicas em habitats propensos a incêndios na savana do Cerrado Neotropical. Este relatório descreve a biologia floral e os aspectos reprodutivos de espécies co-ocorrentes de *Vellozia* (Velloziaceae), com ênfase em características florais morfofuncionais, parâmetros do sistema de reprodução e a contribuição de polinizadores para a produção de frutos e sementes, bem como potenciais mecanismos compensatórios, como apomixia e autopolinização autônoma. Especificamente, investigamos i) a fenologia reprodutiva e a morfologia floral de 13 espécies co-ocorrentes de *Vellozia*; ii) quantificamos características morfológicas florais associadas à atração de polinizadores; e iii) testamos a dependência reprodutiva da polinização biótica para a formação de frutos e sementes, determinando os sistemas de reprodução de cada espécie e avaliando seu grau de autocompatibilidade. Além disso, como as espécies de *Vellozia* estão entre as mais frequentemente alvos de insetos comedores de flores na área de estudo (Gélvez-Zúñiga et al., 2025), também quantificamos a proporção de flores que apresentam danos florais e a área da corola removida devido à florivoria.

Material e métodos:

Área de estudo

O projeto será realizado na Serra do Cipó, localizada na porção sul da cadeia do Espinhaço, Minas Gerais. A área é dominada por vegetação de campo rupestre, um ecossistema montanhoso de savana Neotropical que abriga uma vasta diversidade biológica com altas taxas de endemismo, sua vegetação se caracteriza por espécies adaptadas ao fogo e aos solos com déficit de nutrientes, alta exposição solar, déficit hídrico, marcada sazonalidade e limitações de dispersão (Silveira et al. 2016, Fernandes et al. 2018, Colli-

Silva et al. 2019). A família Velloziaceae está bem representada no campo rupestre, especialmente a nível de gênero (Mota et al. 2018), onde sua dominância e distribuição está fortemente relacionada com a variedade de estratégias ecológicas relacionadas com a regulação hídrica (Aidar et al. 2010, Alcantara et al. 2015). O clima na região é subtropical úmido (Alvares et al. 2013), com um inverno frio e seco entre Abril/Maio e Outubro, e um verão úmido entre Outubro/Novembro e Abril (Le Stradic et al. 2018).

Interações planta-polinizador

Para determinar a assembleia de visitantes florais, realizaremos filmagens contínuas durante 4 dias com auxílio de filmadoras (filmagens contínuas) com infravermelho equipadas com baterias de longa duração, deixadas durante a noite no campo (Amorim et al. 2020). Serão marcados aleatoriamente 10 indivíduos por espécie. O espaço entre filmadoras será de aproximadamente 10 metros uma da outra. A partir das observações com filmadoras, serão identificados os potenciais polinizadores, juntamente com seus horários de maior atividade para, posteriormente, realizar observações focais em 5 indivíduos por espécie. Tanto as filmagens quanto as observações focais serão realizadas em dias sem chuva, evitando condições de vento extremo para evitar possíveis diferenças nos picos de atividade dos polinizadores e/ou nas taxas de visitação individual devido à variabilidade climática durante os períodos de observação (Kearns & Inouye 1993). Todas as plantas serão observadas duas vezes em dias diferentes, totalizando 60 minutos de observação por indivíduo. Tanto os insetos quanto espécimes Voucher de cada espécies de planta foram coletados, preservados e processados seguindo técnicas padronizadas.

Desenvolvimento floral fenologia reprodutiva das espécies de *Vellozia*

O desenvolvimento floral de 10 indivíduos de cada espécie foi monitorado semanalmente, utilizando cinco botões florais selecionados aleatoriamente para avaliar seu crescimento, antese, longevidade floral e estágios de maturidade dos órgãos femininos e masculinos. O número de botões florais, flores e frutos foi registrado para todas as plantas marcadas em cada censo, e as flores marcadas foram acompanhadas até a maturidade dos frutos (em torno de três meses). A receptividade do estigma foi avaliada em três estágios

ontogênicos da flor: (1) botões em pre-antese, (2) flores abertas recentemente, e (3) flores 24 h pós-antese. Quando receptivos, os estigmas liberam enzimas que reagem com uma solução de peróxido de hidrogênio a 3%, produzindo bolhas (de acordo com Zeisler, 1938 e detalhado em Kearns e Inouye, 1993). Para quantificar a longevidade floral, 20 flores de pelo menos cinco indivíduos diferentes foram marcadas para cada espécie de planta. Após a antese, 10 flores recém-abertas foram monitoradas diariamente para determinar quantos dias cada flor permaneceu funcionalmente ativa. As 10 flores restantes foram ensacadas enquanto ainda estavam no botão floral para avaliar quanto tempo a vida útil da flor se estende na ausência de visitantes florais. Uma flor foi considerada aberta quando o perianto parecia fresco, com os estames apresentando pólen, e/ou quando o estigma parecia fresco. Uma flor foi considerada senescente quando a corola estava murcha, ou quando os estames estavam murchos e vazios de pólen e o estigma descolorido (Primack, 1985). Posteriormente, a vida útil floral média (em dias) foi calculada para cada espécie. Por fim, as estruturas florais de cada espécie foram examinadas para classificar a simetria das flores (por exemplo, actinomórfica, zigomórfica ou assimétrica) e o tipo de recurso fornecido como recompensa (por exemplo, néctar, pólen ou ambos), uma vez que estes podem influenciar as preferências dos polinizadores (Machado e Lopes, 2004).

Os sistemas reprodutivos foram estudados em 15 indivíduos aleatoriamente selecionados. Em cada indivíduo, seis tratamentos diferentes foram realizados usando 6 flores escolhidas aleatoriamente (ou seja, uma flor por tratamento e planta): flores excluídas da polinização para testar a autopolinização espontânea (autofecundação), flores polinizadas manualmente com pólen da mesma flor (autogamia), flores polinizadas manualmente com pólen de flores diferentes da mesma planta (geitonogamia), flores polinizadas manualmente com pólen de indivíduos diferentes (xenogamia), flores deixadas abertas para polinização natural (controle), e flores emasculadas e ensacadas para testar produção de sementes sem presença de grãos de pólen (apomixis). Todos os tratamentos de polinização manual foram conduzidos com uma pinça, colocando cuidadosamente o pólen nos estigmas. Para o tratamento de xenogamia, o pólen de várias flores pertencentes a plantas distantes foi coletado e colocado nos estigmas. O tratamento de autofecundação foi realizado ensacando flores em sacos de tule (Kearns e Inouye, 1993). Da mesma forma, após a polinização

manual, todas as flores tratadas foram ensacadas em sacos de tule para evitar interferência de visitantes florais.

Para cada espécie, medimos características morfológicas quantitativas que são frequentemente consideradas características correspondentes entre plantas e visitantes florais, abrangendo tanto pistas visuais quanto características de acessibilidade (Dafni, 1992). As características quantificadas foram: i) diâmetro da corola, considerado como a maior distância entre tépalas opostas (Figura 1A), ii) largura da corola, medida dentro da base da inserção das tépalas no hipanto (Figura 1B), iii) comprimento do estigma, da base floral ao ápice do estigma (Figura 1C), iv) comprimento da antera, como a distância da base floral aos lóculos da antera (Figura 1D); e v) comprimento do tubo floral (Figura 1E). Em seguida, usando a diferença entre os comprimentos do estigma e da antera, a hercogamia (Figura 1F) foi calculada para cada espécie como:

$$\text{Hercogamia} = \text{comprimento do estigma} - \text{comprimento da antera}$$

Onde valores positivos indicam hercogamia de aproximação -estigma acima das anteras-, próximo de zero indica grande potencial para autopolinização e valores negativos indicam hercogamia reversa -anteras acima do estigma- (Kearns e Inouye, 1993).

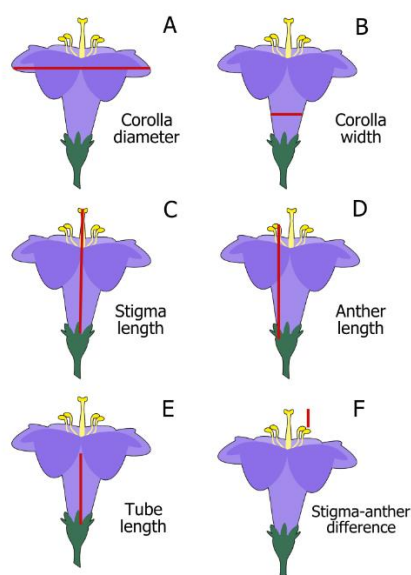


Figura 1. Quantificação de traços morfofuncionais em flores de espécies de *Vellozia*. (A) diâmetro da corola, (B) comprimento do tubo, (C) comprimento do estigma, (D) comprimento da antera, (E) comprimento do tubo floral, (F) diferencia entre estigma e antera.

Além disso, características relacionadas ao aumento da atratividade para visitantes florais foram quantificadas como: i) o número de flores abertas (doravante arranjo floral) por planta e espécie, e, ii) a área da maior superfície visível da flor em projeção achatada de 10-13 flores de cada espécie. A área da corola túrgida foi medida a partir de tépala individuais maduras de 10 flores não danificadas coletadas de pelo menos cinco indivíduos por espécie. Cada tépala foi achatada sob uma placa de vidro e fotografada com uma câmera digital juntamente com uma referência de tamanho em cm² (Roddy et al., 2020). A área bidimensional foi então calculada usando o software ImageJ. Finalmente, como as espécies de *Velloziaceae* são frequentemente atacadas por besouros e formigas comedores de flores na área de estudo (Gélvez-Zúñiga et al., 2025), a proporção de flores apresentando danos à corola, estigma e/ou anteras foi quantificada em 30 indivíduos por espécie (doravante flores atacadas). Além disso, a proporção da área de pétalas removida pelos florívoros em relação à área total da corola foi estimada em 10 indivíduos por espécie.

Para testar a contribuição da polinização biótica na reprodução de diferentes espécies de *Vellozia*, sistemas de acasalamento foram estudados em 10-30 indivíduos para realizar 15 repetições dos seguintes tratamentos usando flores escolhidas aleatoriamente: i) autogamia, flores polinizadas manualmente com pólen da mesma flor; ii) geitonogamia, flores polinizadas manualmente com pólen de flores diferentes da mesma planta; iii) xenogamia, flores polinizadas manualmente com pólen de indivíduos diferentes; iv) apomixia, flores emasculadas para evitar a fertilização do óvulo por grãos de pólen; v) autofecundação, flores excluídas da polinização para testar a autopolinização espontânea; e, vi) controle, flores polinizadas naturalmente não manipuladas. No tratamento de autofecundação, botões florais pré-antese foram ensacados dentro de sacos de organza (Kearns e Inouye, 1993). Todos os tratamentos de polinização foram conduzidos colocando cuidadosamente o pólen nos estigmas com um pincel ou segurando as anteras com uma pinça e, após a polinização manual, todas as flores tratadas foram ensacadas em sacos de tule para evitar a interferência dos visitantes florais e monitorar a formação dos frutos até a maturidade das sementes.

Posteriormente, as sementes resultantes de cada tratamento de sistema de cruzamento foram divididas em seis repetições de 25 sementes cada, exceto para *Vellozia patens* (autogamia: 5 sementes por repetição) e *V. variabilis* (autogamia: 20 sementes por repetição). As sementes foram colocadas em placas de Petri forradas com dupla camada de papel de filtro umedecido com água da torneira e incubadas em câmaras de germinação, mantidas a 25 °C com fotoperíodo de 12 horas. Essas condições são conhecidas por favorecer a germinação de espécies de plantas do Cerrado (Ordóñez-Parra et al., 2023). A germinação foi registrada diariamente por 30 dias e as sementes foram consideradas germinadas quando foi observada protrusão da radícula. Finalmente, a porcentagem de germinação foi calculada para cada tratamento e espécie.

Para avaliar em que medida as espécies de *Vellozia* dependem da contribuição de polinizadores para a produção de frutos e sementes, quantificamos a contribuição dos polinizadores (CP) comparando a formação de frutos e sementes na ausência e na presença de polinizadores como:

$$Cp = 1 - \left(\frac{\text{sucesso autogamia} + \text{sucesso apomixia}}{\text{sucesso polinização natural}} \right)$$

onde o sucesso representou a proporção de frutos ou sementes colhidos a partir de flores na ausência de vetores de polinização bióticos (autofecundação autógama e apomixia) e no tratamento de polinização natural (controle), respectivamente (Ashman et al., 2004). Os valores de CP variam de 0 a 1, onde 0 indica espécies que não dependem de polinizadores para reprodução, valores maiores que 0,5 indicam alta dependência de vetores de polinização bióticos e 1 representa espécies que são completamente dependentes de polinizadores. Em segundo lugar, para avaliar a capacidade de autopolinização de cada espécie, calculamos o índice de autoincompatibilidade (ISI) como:

$$ISI = 1 - \frac{\text{sucesso autogamia}}{\text{sucesso xenogamia}}$$

onde "sucesso" representa a razão entre a produção de sementes de flores autopolinizadas manualmente (autogamia) dividida pela produção de sementes de flores polinizadas

manualmente por cruzamento (xenogamia) de cada espécie (Bawa, 1974). Escolhemos essa abordagem para focar no sucesso reprodutivo total de cada espécie, estendendo-se além da produção de frutos. As espécies foram classificadas como autoincompatíveis ($ISI > 0,8$), parcialmente autocompatíveis ($0,2 < ISI < 0,8$) ou autocompatíveis ($ISI \leq 0,2$).

Todas as análises foram realizadas usando o software R v4.1.2 (R Development Core Team, 2021).

Resultados e discussão

Um total de 13 espécies de *Vellozia* foram monitoradas ao longo de um período da vigência. Com exceção de *V. variabilis*, todas as espécies monitoradas são endêmicas do Cerrado brasileiro, embora apresentem diferentes estados de conservação, compreendendo espécies ameaçadas (E), quase ameaçadas (NE), pouco preocupantes (LC) e não avaliadas (NE). Em geral, os eventos de floração ocorreram em manchas de indivíduos da mesma espécie e duraram entre 7 e 12 dias, com manchas florescendo em anos alternados. A formação e o crescimento dos botões florais são caracterizados por um curto período de desenvolvimento, exigindo apenas 2 a 3 dias para atingir a antese. As flores abertas permanecem funcionais por 3 a 6 dias, dependendo da espécie (Tabela 1), e a antese foi estendida por 24 horas em todas as espécies quando as flores foram ensacadas para excluir visitantes. Para todas as espécies, os estigmas são funcionalmente ativos desde o botão floral até o final da antese. Os frutos são persistentes e se desenvolvem entre 1 e 3 meses após a floração, dependendo da espécie, enquanto as sementes são dispersas por autocoria em todas as espécies.

A espécie ameaçada de extinção *V. alata* L.B.Sm. apresenta indivíduos ramificados e robustos que crescem em populações pequenas e dispersas ao redor de afloramentos rochosos, tipicamente em áreas cercadas por água. As flores são assimétricas, com cerca de 4,3 flores por planta que exibem tépalas rômbricas e grandes (Tabela 1, Fig. 2A). As flores abrem por volta das 11h; as tépalas são lilases quando recém-abertas e gradualmente desbotam para o branco à medida que murcham. A vida útil média das flores é de 4,9 dias. Esta espécie apresentou dois eventos bem definidos de floração em massa: um desencadeado pelo fogo, com pico de 2 a 5 semanas após a queima em agosto de 2023, e outro durante a

estação chuvosa em novembro de 2024 (Fig. 3). A polinização aberta natural (controle) resultou na maior produção de sementes, seguida pelos tratamentos de xenogamia e autogamia. No entanto, as sementes produzidas por xenogamia apresentaram massa três vezes maior do que as da autogamia (Tabela 2). A contribuição relativa dos polinizadores para a formação de frutos (0,44) e sementes (0,48) é baixa e, de acordo com o ISI (0), a espécie é autocompatível (Tabela 3).

A quase ameaçada *V. albiflora* Pohl distribuiu-se esparsamente ao redor de afloramentos rochosos e campos arenosos. As flores são actinomorfas, com tépalas roxas e brancas, com uma média de 3,3 flores abertas por planta, que permanecem funcionais por 4,1 dias (Tabela 1, Fig. 2B). A superfície do hipanto decíduo é densamente coberta por prostrusões. Néctar e pólen estão disponíveis como recompensas florais para os visitantes florais. Os eventos de floração ocorreram principalmente na estação chuvosa, com cerca de 25% dos indivíduos da planta produzindo flores durante novembro e dezembro (Fig. 3).

Indivíduos de *Vellozia aloifolia* Mart. ocorreram ao redor de afloramentos rochosos cercados por campos pedregosos ou arenosos. As flores são actinomorfas, com tépalas roxas. A antese ocorreu no final da manhã, por volta das 11h-12h, e permaneceu funcional por uma média de 4,2 dias (Fig. 2C, Tabela 1). A receptividade do estigma é ligeiramente menos evidente em comparação com as outras espécies. A superfície do hipanto persistente era densamente coberta por protuberâncias. Esta espécie apresentou uma janela de floração estreita, restrita a janeiro e fevereiro, estendendo-se até março em apenas um ano (Fig. 3).

Plantas de *V. caruncularis* Mart. ex Seub. exibiram uma média de 5,2 flores abertas e foram amplamente distribuídas em substratos quartzíticos, campos arenosos e afloramentos rochosos. O hipanto persistente apresentou glândulas esparsas com resinas na parte externa (Fig. 2D). As flores são actinomorfas com tépalas roxas, que permaneceram funcionais por 5,8 dias (Tabela 1). Os eventos de floração nesta espécie são distribuídos por vários meses, com a porcentagem de indivíduos produzindo flores por mancha nunca excedendo 25% (Fig. 3). Curiosamente, o fogo desencadeia a floração de um grande número de indivíduos nesta espécie. A polinização manual cruzada (xenogamia) resultou na maior produção de sementes, seguida pela polinização natural (controle), indicando limitação de pólen (Tabela 2). Além

disso, as sementes produzidas por xenogamia apresentaram o dobro da massa daquelas produzidas por polinização natural e uma porcentagem de germinação mais alta (Tabela 2). Esta espécie depende fortemente da contribuição do polinizador para a formação de sementes (0,76), mas de acordo com o ISI (0,2), a espécie é autocompatível (Tabela 3).

Em *V. compacta* Mart. ex Schult. & Schult.f., a maioria dos indivíduos apresenta flores roxas (Fig. 2E-1), alguns produzem flores brancas (Fig. 2E-2) e alguns produzem flores de ambas as cores. As plantas geralmente são distribuídas em afloramentos rochosos. As flores são actinomorfas, oferecendo pólen e néctar como recompensas, com uma média de 2,2 flores por indivíduo permanecendo funcionais por 4,2 dias (Tabela 1). A produção de flores nesta espécie ocorreu principalmente durante o período chuvoso, com pico de floração de 50% dos indivíduos em novembro e janeiro (Fig. 3). Esta espécie é altamente dependente da contribuição do polinizador para o desenvolvimento das sementes (1) e não produziu frutos ou sementes por autogamia ou autofecundação espontânea (Tabela 2 e 3). Além disso, a germinação de sementes por polinização natural excedeu 90% (Tabela 2).

Indivíduos de *V. epidendroides* Mart. ex Schult. & Schult.f. foram amplamente distribuídos em áreas de grama arenosa. A receptividade do estigma em botões florais foi menos consistente do que em outras espécies; no entanto, flores com estigmas menos receptivos apresentaram maior quantidade de pólen maduro nas anteras, que frequentemente era liberado já no estágio de botão floral. As flores são actinomorfas, variando do lilás ao branco, e o tempo de vida é de 5,6 dias (Fig. 2F, Tabela 1). Diferentemente das outras espécies, a floração nesta espécie ocorreu principalmente durante os meses da estação seca, com poucos indivíduos em flor por mancha, mas abrangendo de abril a setembro (Fig. 3). A polinização natural (controle) e a polinização cruzada manual (xenogamia) resultaram em quase o mesmo conjunto de sementes com 0,67 e 0,65, respectivamente. No entanto, a massa de sementes da xenogamia foi quatro vezes maior do que a polinização natural, mas não germinou (Tabela 2). Além disso, a contribuição dos polinizadores para as sementes (0,81) indica alta dependência da polinização biótica, enquanto de acordo com o valor do ISI (0,26) é parcialmente autocompatível (tabela 3).

A espécie ameaçada de extinção *V. glabra* J.C.Mikan é esparsamente distribuída em substratos pedregosos e afloramentos rochosos. Os indivíduos são ramificados e robustos, com flores zigomorfas, recompensadas por pólen, tépalas roxas e grandes corolas, com uma área de 19,1 cm² (Tabela 1, Fig. 2G). As flores abertas duram em média 6,3 dias, e cada indivíduo exibe cerca de 3,1 flores por planta (Tabela 1). Os eventos de floração nesta espécie ocorreram principalmente durante os meses chuvosos, exceto em agosto, com apenas 10 a 25% dos indivíduos produzindo flores simultaneamente (Fig. 3). Esta espécie não apresentou autopolinização espontânea, e a produção de sementes por polinização natural produziu sementes com uma massa média de 35,14 mg (Tabela 2).

Plantas de *V. minima* Pohl crescem densamente espalhadas sobre rochas, frequentemente cobrindo a área entre uma rocha e outra. As flores são actinomórficas, oferecendo pólen como recompensa aos visitantes, com pétalas roxo-claras que permanecem funcionalmente ativas por três dias (Tabela 1, Fig. 2H). As flores são produzidas entre novembro e maio, com muitos indivíduos florescendo simultaneamente em novembro, diminuindo gradualmente ao longo do período (Fig. 3). A polinização cruzada manual (xenogamia) resultou na maior produção de sementes, seguida pela polinização natural (controle) e autogamia (Tabela 2).

Indivíduos de *V. nivea* L.B.Sm. & Ayensu podem crescer em afloramentos rochosos, campos arenosos e pedregosos. As flores são roxas, actinomórficas e produzem néctar e pólen como recompensas aos visitantes florais (Fig. 2I, Tabela 1). Os indivíduos produzem, em média, três flores que permanecem funcionalmente ativas por 4,2 dias (Tabela 1). Os eventos de floração nesta espécie começaram no final do período seco em setembro e foram estendidos até as primeiras chuvas da estação chuvosa em novembro, com entre 20-50% das plantas florescendo simultaneamente (Fig. 3). A polinização natural (controle) resultou em uma produção de sementes de 0,93, seguida por autogamia e polinização cruzada manual (xenogamia) com 0,73 e 0,69, respectivamente (Tabela 2). Além disso, esta espécie é completamente dependente da contribuição de polinizadores, enquanto de acordo com o ISI é autocompatível (Tabela 3). Além disso, a massa da semente resultante da xenogamia é maior do que no outro tratamento. Curiosamente, poucas sementes foram produzidas por apomixia, mas elas apresentaram alta massa e a maior taxa de germinação dentro da espécie

(Tabela 2). De acordo com a contribuição do polinizador para a reprodução, esta espécie é altamente dependente de polinizadores bióticos para a produção de frutos e sementes, e, parcialmente autocompatível (ISI = 0,38) (Tabela 3).

Populações de *V. ornithophila* Mello-Silva exibiram manchas de indivíduos com flores brancas (Fig. 2J-1) e manchas com flores roxas (Fig. 2J-2), enquanto todas cresceram densamente em afloramentos rochosos. As flores são actinomórficas, produzindo néctar como recompensa para os visitantes, com 8,8 flores por planta, que permanecem funcionalmente ativas por 3,7 dias (Tabela 1). Indivíduos com flores brancas produziram flores maciçamente no início do período chuvoso (novembro), enquanto flores roxas se desenvolveram principalmente durante fevereiro e março (Fig. 3). A polinização natural (controle) resultou em 0,5% da produção de sementes, mas apenas cerca de 40% das sementes germinaram (Tabela 2). Finalmente, esta espécie depende completamente da contribuição de polinizadores, valor 1 (Tabela 3).

A espécie ameaçada de extinção *V. patens* L.B.Sm. & Ayensu distribui-se ao redor de afloramentos rochosos ou forma pequenas manchas em substratos arenosos. As flores são actinomórficas, com tépalas roxas, produzindo pólen como recompensa e permanecendo funcionalmente ativas por 5 dias (Tabela 1, Fig. 2K). Os eventos de floração ocorreram principalmente durante a estação chuvosa, entre novembro e fevereiro, mas algumas manchas produziram flores durante o início da estação seca, entre abril e junho (Fig. 3). A polinização cruzada manual (xenogamia) resultou em uma produção de sementes de 0,38, seguida pela geitonogamia com 0,3. Curiosamente, o tratamento de polinização natural (controle) resultou em apenas 0,05 de produção de sementes e uma taxa de germinação de apenas 4% (Tabela 2). De acordo com o ISI, a espécie é parcialmente autocompatível (Tabela 3).

Indivíduos de *V. taxifolia* (Mart. ex Schult. & Schult.f.) Mart. ex Seub. crescem em afloramentos rochosos descobertos. A maioria dos indivíduos produziu flores com tépalas brancas (Fig. 2L-1), embora alguns também tenham flores lilases (Fig. 2L-2). Todas as flores tinham pedicelos curtos, dando a impressão de florescerem dentro das rosetas foliares (Fig. 2L). As flores são actinomórficas, com néctar como recompensa para os visitantes florais, que permanecem funcionalmente ativas por 3,9 dias (Tabela 2). Os eventos de floração

concentram-se de outubro a fevereiro, atingindo um pico em novembro e dezembro, quando cerca de 50% das plantas apresentam flores (Fig. 3). A polinização cruzada manual (xenogamia) resultou em uma taxa de produção de sementes de 0,67, seguida pela polinização natural (controle) com 0,61. Curiosamente, nenhum fruto ou semente foi produzido por autogamia, geitonogamia, apomixia ou autofecundação espontânea (Tabela 2). De acordo com a contribuição dos polinizadores para a reprodução, esta espécie é altamente dependente de polinizadores bióticos para produzir sementes, apresentando também um $ISI=1$, o que significa completamente autoincompatível (Tabela 3).

Vellozia variabilis Mart. ex Schult. & Schult.f. é a única espécie classificada como Pouco Preocupante (LC) no estado de conservação. Grandes manchas de indivíduos estão amplamente distribuídas tanto em áreas abertas (arenosas e pedregosas) quanto em afloramentos rochosos. As flores são actinomórficas com tépalas roxas, que produzem néctar e pólen como recompensa e permanecem funcionalmente ativas por 4,7 dias (Tabela 1, Fig. 2M). Os eventos de floração ocorrem tipicamente no meio da estação chuvosa, entre novembro e fevereiro, quando 50 a 75% dos indivíduos produzem flores. No entanto, alguns indivíduos produzem algumas flores entre abril e maio (Fig. 3). A polinização natural (controle) resultou em uma produção de sementes de 0,93, seguida pela polinização manual cruzada com 0,73 e geitonogamia com 0,64. No entanto, as sementes produzidas por xenogamia apresentaram massa quatro vezes maior do que as produzidas por polinização natural (Tabela 2). A contribuição relativa dos polinizadores para a formação de sementes (0,81) é alta e, de acordo com o ISI (0,12), a espécie é autocompatível (Tabela 3).

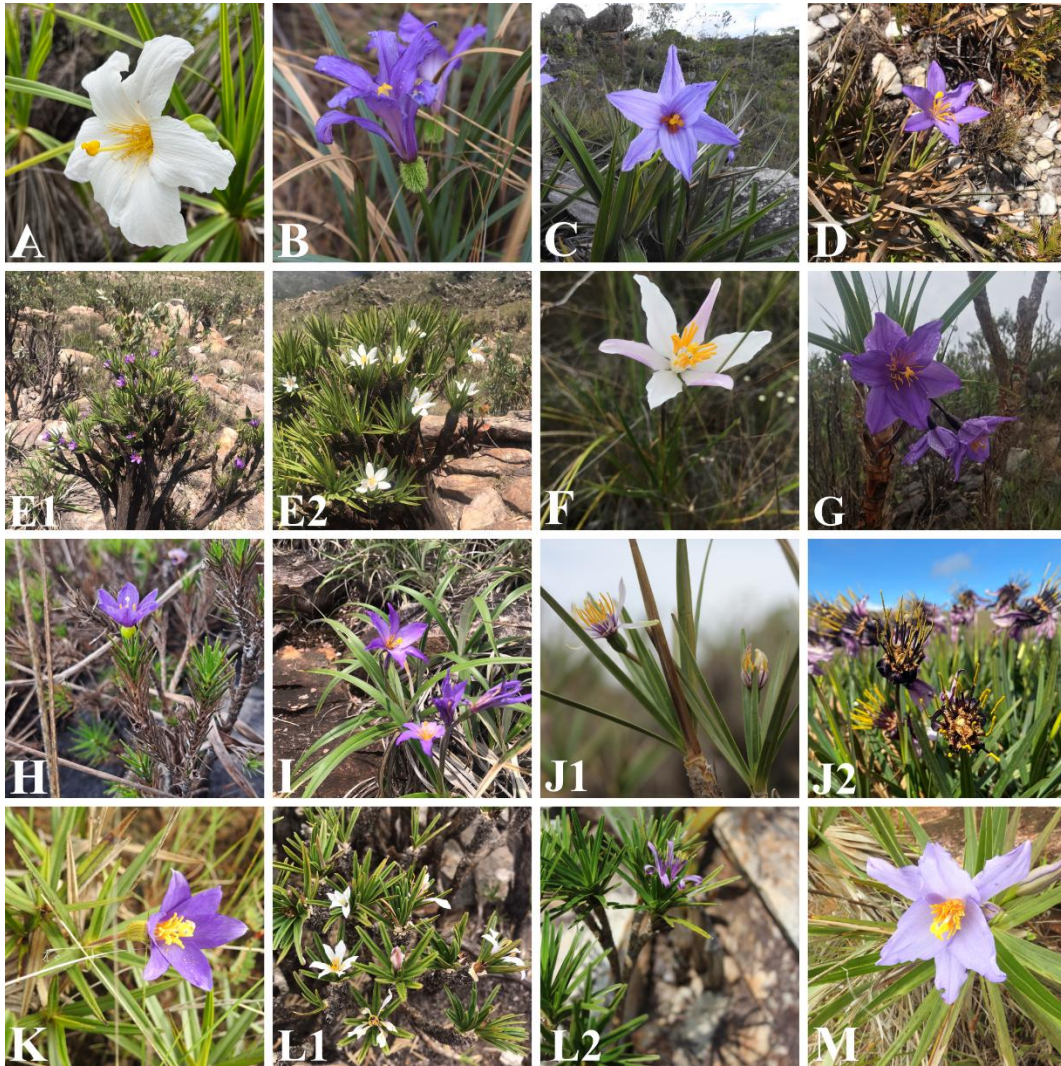


Figura 2. Flores de espécies de *Vellozia* do campo rupestre da Serra do cipó, sudeste de Brasil. (A) *V. alata*, (B) *V. albiflora*, (C) *V. aloifolia*, (D) *V. caruncularis*, (E1) flores roxas de *V. compacta*, (E2) flores brancas de *V. compacta*, (F) *V. epidendroides*, (G) *V. glabra*, (H) *V. minima*, (I) *V. nivea*, (J1) flores brancas de *V. ornithophila*, (J2) flores roxas de *V. ornithophila*, (K) *V. patens*, (L1) flores brancas de *V. taxifolia*, (L2) flores roxas de *V. taxifolia*, (M) *V. variabilis*.

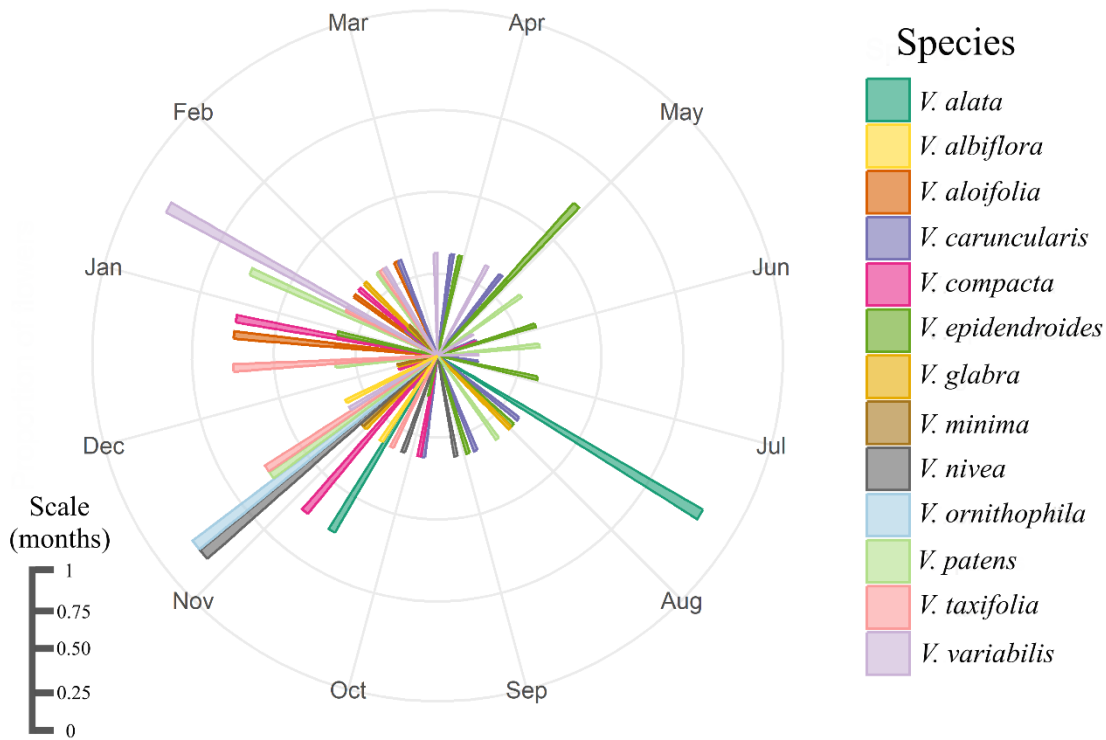


Figura 3. Distribuição anual de eventos de floração de espécies de *Vellozia* (Velloziaceae) do campo rupestre da Serra do cipó, sudeste de Brasil.

Tabela 1. Características florais morfofuncionais, disponibilidade de flores e níveis de florivoria de 13 espécies de *Vellozia* (Velloziaceae) em uma vegetação de Cerrado, uma savana neotropical no sudeste do Brasil. Extensão: número médio de dias em que cada flor permaneceu funcionalmente ativa. Recompensa: tipo de recompensa floral (néctar, pólen ou ambos). Hercogamia: calculada como a diferença entre os comprimentos do estigma e da antera (mm). Apresentação: número médio de flores abertas simultaneamente por espécie. Flores atacadas: proporção de flores apresentando danos de florivoria, incluindo lesões no perianto, anteras e/ou estigmas. Área removida: área média da tépala removida devido à florivoria. Os valores para diâmetro da corola, largura da corola, comprimento do estigma, comprimento da antera, comprimento do tubo, área floral e área removida são apresentados como média \pm DP.

Espécies	Antese (dias)	Estigma	Simetria	Recurso	Diâmetro (mm)	Largura tubo (mm)	Compr. estigma (mm)	Compr. Antera (mm)	Compr. Tubo (mm)	Hercogamia	Display (média)	Área floral (cm ²)	Flores atacadas (média)	Área removida (cm ²)
<i>V. variabilis</i>	4.7	Funcional durante toda a antese	Actinomórfica	N, P	80.5 ± 17.4	3.9 ± 0.9	38.6 ± 3.7	29.1 ± 3.3	2.9 ± 0.7	9.5 ± 3.2	3.4	12.1 ± 3.5	0.8	1.7
<i>V. epidendroides</i>	5.6		Actinomórfica	P	49.8 ± 8.2	3.4 ± 0.6	32.3 ± 10.6	16.2 ± 3.7	7.4 ± 1.2	16.3 ± 3.4	3.9	3.5 ± 0.9	0.7	0.3
<i>V. patens</i>	5		Actinomórfica	N, P	28.7 ± 8.4	3.8 ± 1.6	18.5 ± 3.8	12.2 ± 2.7	3.8 ± 1.3	8.0 ± 2.5	1.8	1.9 ± 0.5	0.3	0.2
<i>V. caruncularis</i>	5.8		Actinomórfica	N, P	47.4 ± 5.6	3.4 ± 0.9	23.5 ± 3.2	15.8 ± 2.3	6.7 ± 0.4	7.7 ± 2.3	5.2	3.5 ± 0.9	0.6	1.3
<i>V. alata</i>	4.3		Assimétrica	N, P	90.7 ± 20.9	9.7 ± 2.2	61.3 ± 8.2	48.9 ± 9.6	9.7 ± 2.4	12.5 ± 9.7	4.3	21.1 ± 6.2	0.2	0.8
<i>V. taxifolia</i>	3.9		Actinomórfica	N	32.5 ± 7.6	3.8 ± 0.6	18.1 ± 2.3	15.3 ± 2.1	1.5 ± 0.4	2.9 ± 1.3	6.1	0.7 ± 0.2	0.5	0.1
<i>V. compacta</i>	4.2		Actinomórfica	N, P	41.2 ± 8.2	3.1 ± 1.4	22.3 ± 2.6	16.5 ± 2.3	6.0 ± 0.5	5.8 ± 1.8	2.2	3.7 ± 1.0	0.6	1.2
<i>V. minima</i>	3		Actinomórfica	P	17.8 ± 2.4	3.2 ± 0.5	10.5 ± 1.1	8.2 ± 1.0	3.4 ± 0.6	2.2 ± 0.7	2.3	0.46 ± 0.8	0.5	0.1
<i>V. nivea</i>	4.2		Actinomórfica	N, P	69.2 ± 15.9	11.9 ± 5.1	35.4 ± 4.4	22.4 ± 2.5	6 ± 2	13 ± 2	3	10.4 ± 2.0	0.4	0.4
<i>V. glabra</i>	6.3		Zigomórfica	P	100.8 ± 19.1	12.6 ± 3.1	40.8 ± 4.5	30.2 ± 3.7	5.6 ± 1.8	10.7 ± 3.3	3.1	19.1 ± 3.5	0.7	1.5
<i>V. ornithophila</i>	3.7		Actinomórfica	N	18.9 ± 5.1	6.1 ± 1.6	32.7 ± 4.0	28.6 ± 3.3	8.2 ± 4.6	4.1 ± 3.9	8.9	2.0 ± 1.0	0.8	0.2
<i>V. aloifolia</i>	4.2		Actinomórfica	N, P							3.1	9.9 ± 3.7	0.7	1.8
<i>V. albiflora</i>	4.1	Actinomórfica	N, P		64.7 ± 10.6	4.3 ± 1.0	34.4 ± 3.7	22.2 ± 3.8	8.1 ± 0.8	12.2 ± 2.3	3.8		0.1	0.3

Tabela 2. Resultados da capacidade reprodutiva de 12 espécies de *Vellozia* (Velloziaceae) testando os sistemas de acasalamento em seis tratamentos de polinização em vegetação de Cerrado, uma savana neotropical no sudeste do Brasil. Autogamia: flores polinizadas manualmente com pólen da mesma flor. Geitonogamia: flores polinizadas manualmente com pólen de flores diferentes da mesma planta. Xenogamia: flores polinizadas manualmente com pólen de indivíduos diferentes. Apomixia: flores emasculadas para evitar a fertilização do óvulo por grãos de pólen. Autofecundação: flores excluídas da polinização para testar a autopolinização espontânea. Controle: flores polinizadas naturalmente não manipuladas. Sementeira: proporção de flores que produziram sementes. Massa de sementes: massa média de sementes por fruto e espécie (mg). Germinação %: porcentagem de sementes germinadas em condições padronizadas.

Espécie	Tratamento	Produção de sementes	Massa sementes (mg)	Germinação %
<i>V. variabilis</i>	Autogamia	0.63	10.7	61
	Geitogamia	0.64	10.62	66
	Xenogamia	0.73	207.55	93
	Apomixis	0.12	7.3	0

	Espontânea	0.05	0.7	0
	Controle	0.93	46.03	80
<i>V. epidendroides</i>	Autogamia	0.48	1.5	0
	Geitogamia	0.5	0.94	0
	Xenogamia	0.65	14.99	0
	Apomixis	0	0	0
	Espontânea	0.12	6.15	0
	Controle	0.67	3.73	78
<i>V. patens</i>	Autogamia	0.27	1.82	57
	Geitogamia	0.3	1.33	0
	Xenogamia	0.38	15.36	47
	Apomixis	0		
	Espontânea	0.07	0.4	0
	Controle	0.05	0.5	4
<i>V. caruncularis</i>	Autogamia	0.6	11.74	61
	Geitogamia	0.53	37.6	67
	Xenogamia	0.7	53.7	74
	Apomixis	0.19	6.56	0
	Espontânea	0		
	Controle	0.64	23.55	86
<i>V. alata</i>	Autogamia	0.56	349.7	66
	Geitogamia	0.44	540.84	88
	Xenogamia	0.6	1099.5	83
	Apomixis	0.31	97	79
	Espontânea	0.07	12.8	0
	Controle	0.78	1111.11	79

<i>V. taxifolia</i>	Autogamia	0		
	Geitogamia	0		
	Xenogamia	0.67	5.18	89
	Apomixis	0		
	Espontânea	0		
	Controle	0.61	7.15	78
<i>V. compacta</i>	Autogamia	0		
	Espontânea	0		
	Controle	0.88	16.61	93
<i>V. minima</i>	Autogamia	0.57	14.07	13
	Geitogamia	0.8	10.05	
	Xenogamia	0.93	17.39	8
	Apomixis	0.2	17.23	17
	Espontânea	0		
	Controle	0.73	14.66	9
<i>V. nivea</i>	Autogamia	0.73	65.41	65
	Geitogamia	0.8	77.5	50
	Xenogamia	0.69	292.2	76
	Apomixis	0		
	Espontânea	0		
	Controle	0.93	187.285	90
<i>V. ornithophila</i>	Espontânea	0		
	Controle	0.5	33.01	37
<i>V. glabra</i>	Espontânea	0		
	Controle	0.67	35.14	

Tabela 3. Contribuição da polinização biótica para a produção de frutos e sementes de 10 espécies de *Vellozia* (Velloziaceae) na vegetação de Cerrado, uma savana neotropical no sudeste do Brasil. Contribuição do polinizador para os frutos: diferença proporcional na frutificação entre flores excluídas por polinizadores e flores de polinização aberta. Contribuição do polinizador para as sementes: diferença proporcional na produção de sementes entre flores excluídas por polinizadores e flores de polinização aberta. Índice de incompatibilidade de espécies (ISI): a proporção de sementes colhidas de flores autopolinizadas (autogamia) dividiu a frutificação da polinização cruzada (xenogamia). $ISI \geq 0,8$ denota autoincompatibilidade, $0,2 < ISI < 0,8$ uma espécie parcialmente autocompatível e $ISI \leq 0,2$ uma espécie autocompatível.

Espécies	Contribuição de polinizador a fruto	Contribuição de polinizador a sementes	Índice de autocompatibilidade
<i>V. variabilis</i>	0.01	0.81	0.12
<i>V. epidendroides</i>	-0.05	0.81	0.26
<i>V. patens</i>	-0.45	-0.4	0.31
<i>V. caruncularis</i>	-0.05	0.76	0.2
<i>V. alata</i>	0.44	0.48	0
<i>V. taxifolia</i>	0.12	1	1
<i>V. compacta</i>	0.57	1	
<i>V. minima</i>	0.75	0.75	0.38
<i>V. nivea</i>	1	1	-0.16
<i>V. ornithophila</i>	1	1	

Os eventos de floração ocorreram massivamente em *Vellozia*, em manchas de indivíduos da mesma espécie e duram entre 7 e 12 dias, com manchas florescendo em anos alternados. No geral, as flores abertas são funcionais por 3 a 6 dias, dependendo da espécie, mas todas as espécies sustentaram a antese por 24 horas quando ensacadas para evitar a

visitação. Os estigmas permanecem receptivos durante toda a antese, enquanto o pólen é liberado algumas horas depois. O grupo inclui espécies com néctar e pólen como recompensa, as corolas são principalmente actinomorfas, mas há algumas espécies com flores zigomorfas e assimétricas. As flores são produzidas principalmente de outubro a fevereiro, o que representa a estação quente e chuvosa na região, com um número maior de espécies coflorescentes em novembro e fevereiro. *Vellozia caruncularis*, *V. epidendroides*, *V. patens* e *V. variabilis* estenderam seus eventos de floração durante a transição entre as estações seca e chuvosa. Curiosamente, eventos de incêndio estimulam a produção massiva de flores em *V. alata* e *V. caruncularis*, que fornecem néctar, pólen e tecidos para abelhas, formigas, besouros, beija-flores e roedores durante a transição da estação seca para a chuvosa. A autocompatibilidade é uma estratégia reprodutiva presente em todas as espécies estudadas; no entanto, todas dependem de um vetor biótico para permitir a fertilização e, posteriormente, a produção de frutos e sementes. Nossos resultados fornecem novos insights sobre os padrões fenológicos de floração e características morfofuncionais de um gênero diverso e emblemático da flora do Cerrado brasileiro, reforçando a necessidade de aprofundar a compreensão da coexistência das espécies sob a atual crise de biodiversidade.

Referências bibliográficas:

- Aidar ST, Meirelles ST, Pocius O, Delitti WBC, Souza GM, Gonçalves AN. 2010. Desiccation tolerance in *Pleurostima purpurea* (Velloziaceae). *Plant Growth Regulation*, 62:193-202.
- Alcantara S, Mello-Silva R, Teodoro GS, Drequeceler K, Ackerly DD, Oliveira RS. 2015. Carbon assimilation and habitat segregation in resurrection plants: Comparison between desiccation and non-desiccation-tolerant species of Neotropical Velloziaceae (Pandanales). *Functional Ecology*, 29:1499-1512.
- Alcantara S, RH Ree, Mello-Silva R. 2018. Accelerated diversification and functional trait evolution in Velloziaceae reveal new insights into the origins of floristic richness of the campos rupestres. *Annals of Botany*, 122: 165-180.
- Alvares CA, Stape JL, Sentelhas PC, De Moraes Gonçalves JL, Sparovek G. 2013. Köppen's climate classification map for Brazil. *Meteorologische Zeitschrift*, 22:711-728.

- Amorim FW, Ballarin CS, Mariano G, Lacerda-Barbosa PA, Costa JG, Hachuy-Filho L, Zabin DA, Queiroz HGD, Servilha JH, Moraes Ap, Morellato LCP. 2020. Good heavens what animal can pollinate it? A fungus-like holoparasitic plant potentially pollinated by opossums. *Ecology*, 101:e03001.
- Ashman T-L, Knight T, Steets JA. 2004. Pollen limitation of plant reproduction: Ecological and evolutionary causes and consequences. *Ecology* 85: 2408-2421.
- Batagelj V, Mrvar A. 1998. Pajek—a program for large network analysis. *Connections*, 21, 47-57.
- Bawa KS. 1974. Breeding systems of tree species of a lowland tropical community. *Evolution* 28: 85-92.
- Bergamo PJ, Ashman TL, Wolowski M, Sazima M. 2020. Effect of heterospecific pollen deposition on pollen tube growth depends on the phylogenetic relatedness between donor and recipient. *AoB Plants* 12(4): plaa016.
- Camargo MMG, Le Stradic S, Arista M, Lunau K, Rocha NMWB, Ortiz PL, Morellato LPC. 2023. Flowering phenology of species with similar flower colours in species-rich communities. *Flora*, 304:152312.
- Cárdenas-Calle JD, Landázuri BO, Mogrovejo G, Crespo AM, Breitbach N, Schleuning M, Tinoco BA. 2020 Pollinator effectiveness in the mixed-pollination system of a Neotropical Proteaceae, *Oreocallis grandiflora*. *Journal of Pollination Ecology*, 26:38-46.
- Carstensen DW, Sabatino M, Trøjelsgaard K, Morellato LPC. 2014. Beta diversity of plant-pollinator networks and the spatial turnover of pairwise interactions. *PLoS One* 9:e112903.
- Chittka L, Thomson JD, Waser NM. 1999. Flower constancy, insect psychology, and plant evolution. *Naturwissenschaften*, 86:361-377.
- Coetsee A, Seymour CL, Spottiswoode CN, 2021. Facilitation and competition shape a geographical mosaic of flower colour polymorphisms. *Functional Ecology*, 35:1914-1924.
- Colli-Silva M, Vasconcelos TNC, Pirani, JR. 2019. Outstanding plant endemism levels strongly support the recognition of campo rupestre provinces in mountaintops of eastern South America. *Journal of Biogeography*, 46:1723-1733.

- Fenster CB, Armbruster WS, Wilson P, Dudash MR, Thomson JD. 2004. Pollination syndromes and floral specialization. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 35:375-403.
- Fernandes GW, Barbosa NPU, Alberton B, Barbieri A, Dirzo R, Goulart F, Guerra TJ, Morellato LPC, Solar RRC. 2018. The deadly route to collapse and the uncertain fate of Brazilian rupestrian grasslands. *Biodiversity and Conservation*, 27:2587-2603.
- Franceschinelli EV, Jacobi, C. M., Drummond, M. G., & Resende, M. F. S. (2006). The genetic diversity of two Brazilian *Vellozia* (Velloziaceae) with different patterns of spatial distribution and pollination biology. *Annals of Botany*, 97(4), 585-592.
- Gélvez-Zúñiga I, Costa FV, Teixido AL, Ashworth L, Aguilar R, Fernandes GW. 2024. Flower-visitor networks: reduced reproductive success driven by antagonists in a hummingbird-pollinated species. *Biotropica*, 56:e13342.
- Gélvez-Zúñiga I, Beirão M, Novais S, Santiago JC, Fernandes GW. 2025. Floral resource availability declines and florivory increases along an elevation gradient in a highly biodiverse community. *Annals of Botany*, 135: 199-210.
- Gómez JM, Perfectti F. 2012. Fitness consequences of centrality in mutualistic individual-based networks. *Proceedings of the Royal Society of London: Biological Sciences*, 279:1754-1760.
- Grüter C, Ratnieks FL. 2011. Flower constancy in insect pollinators: Adaptive foraging behaviour or cognitive limitation? *Communicative & Integrative Biology*, 4:633-636.
- Hervías-Parejo S, Traveset A. 2018. Pollination effectiveness of opportunistic Galápagos birds compared to that of insects: From fruit set to seedling emergence. *American Journal of Botany*, 105:1142-1153.
- Hopper SD. 2009. OCBIL theory: towards an integrated understanding of the evolution, ecology and conservation of biodiversity on old, climatically buffered, infertile landscapes. *Plant and Soil*, 322:49-86.
- Hopper SD, Silveira FAO, Fiedler PL. 2016. Biodiversity hotspots and Ocbil theory. *Plant and Soil*, 403:167-216.
- Jacobi CM, del Sarto MCL. 2007. Pollination of two species of *Vellozia* (Velloziaceae) from high-altitude quartzitic grasslands, Brazil. *Acta botanica Brasilica*, 21:325-333.

- Kearns CA, Inouye DW. 1993. *Techniques for Pollination Biologists*, 3rd print. ed. University Press of Colorado, Niwot.
- Larocca PF, Mancio JS, Padilha, P, Mello-Silva, R, Alcantara, S. 2022. Recent divergence in functional traits affects rates of speciation in the Neotropical Velloziaceae (Pandanales). *Botanical Journal of the Linnean Society*, 199: 144-172.
- Lázaro A, Gómez-Martínez C, Alomar D, González-Estévez MA, Traveset A. 2020. Linking species-level network metrics to flower traits and plant fitness. *Journal of Ecology*, 108:1287-1298.
- Le Stradic S, Buisson E, Fernandes GW, Morellato LPC. 2018. Reproductive phenology of two co-occurring Neotropical mountain grasslands. *Journal of Vegetation Science*, 29: 15-24.
- Machado IC, Lopes AV. 2004. Floral traits and pollination systems in the Caatinga, a Brazilian Tropical Dry Forest. *Annals of Botany*, 94:365-376.
- Mattos JS, Morellato LPC, Camargo MGG, Batalha MA. 2019. Plant phylogenetic diversity of tropical mountaintop rocky grasslands: local and regional constraints. *Plant Ecology*, 220:1119-1129.
- Mello MAR, Rodrigues FA, Costa LF, Kissling WD, Şekerciöğlü ÇH, Marquitti FMD, Kalko EKV. 2015. Keystone species in seed dispersal networks are mainly determined by dietary specialization. *Oikos*, 124:1031-1039.
- Mello-Silva R. 1995. Aspectos taxonômicos, biogeográficos, morfológicos e biológicos das Velloziaceae de Grão-Mogol, Minas Gerais, Brasil. *Boletim de Botânica da Universidade de São Paulo*, 14:49-79.
- Mello-Silva R. 2005. Morphological analysis, phylogenies and classification in Velloziaceae. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 148:157-173.
- Monteiro BL, Camargo MG, Loiola PP, Carstensen DW, Gustafsson S, Morellato LPC. 2021. Pollination in the campo rupestre: a test of hypothesis for an ancient tropical mountain vegetation. *Biological Journal of the Linnean Society*, 133:512-530.
- Mota GS, Luz GR, Mota NM, Coutinho ES, Veloso MDM, Fernandes GW, Nunes YRF. 2018. Changes in species composition, vegetation structure, and life forms along an altitudinal gradient of rupestrian grasslands in south-eastern Brazil. *Flora*, 238:32-42.

- Neves ACO, Barbieri AF, Pacheco AA, Resende FM, Braga RF, Azevedo AA, Fernandes GW. 2016. The human dimension in the Espinhaço Mountains: land conversion and ecosystem services. In: Fernandes GW (Ed.) *Ecology and Conservation of Mountaintop Grasslands in Brazil*, Springer, Switzerland, pp 501-530.
- Nooy W, Mrvar A, Batagelj V. 2011. *Exploratory social network analysis with Pajek*. Cambridge University Press, New York, USA. 420p.
- Novais SMA, Nunes CA, Santos NB, D'Amico AR, Fernandes GW, Quesada M, Braga RF, Neves ACO. 2016. Effects of a Possible Pollinator Crisis on Food Crop Production in Brazil. *PloS One* 13:e0197396.
- Ollerton J, Killick A, Lamborn E, Watts S, Whiston M. 2007. Multiple Meanings and Modes: On the Many Ways to Be a Generalist Flower. *Taxon*, 56:717-728.
- Ollerton J, Winfree R, Tarrant S. 2011. How many flowering plants are pollinated by animals? *Oikos*, 120:321-326.
- Ollerton J, Liede-Schumann S, Endress ME, Meve U, Rech AR, Shuttleworth A, Keller HA, Fishbein M, Alvarado-Cárdenas LO, Amorim FW, et al. 2019. The diversity and evolution of pollination systems in large plant clades: Apocynaceae as a case study. *Annals of Botany*, 123:311-325.
- Ordóñez-Parra CA, Medeiros NF, Dayrell RLC et al. 2025. Seed functional ecology in Brazilian rock outcrop vegetation: an integrative synthesis. *Annals of Botany*
- Peters J, Lanham B. 2005. Tetrazolium testing handbook: contribution no. 29 to the handbook on seed testing. The Tetrazolium Subcommittee of the Association of Official Seed Analysts.
- Porto RG, de Almeida RF, Cruz-Neto O, Tabarelli M, Viana BF, Peres CA, Lopes AV. 2020. Pollination ecosystem services: A comprehensive review of economic values, research funding and policy actions. *Food Security*, 1-18.
- Primack R. 1985. Longevity of individual flowers. *Annual Review of Ecology and Systematics* 16: 15-37.
- Rodríguez-Rodríguez MC, Jordano P, Valido A. 2013. Quantity and quality components of effectiveness in insular pollinator assemblages. *Oecologia*, 173:179-190.

- Rosas-Guerrero V, Aguilar R, Martén-Rodríguez S, Ashworth L, Lopezaraiza-Mikel M, Bastida JM, Quesada M. 2014. A quantitative review of pollination syndromes: do floral traits predict effective pollinators? *Ecology Letters*, 17, 388-400.
- Sazima M. 1977. Hummingbird Pollination of *Barbacenia flava* (Velloziaceae) in the Serra do Cipó, Minas Gerais, Brazil. *Flora*, 166:239-247.
- Sazima M, Sazima I. 1990. Hummingbird pollination in two species of *Vellozia* (Liliiflorae, Velloziaceae) in Southeastern Brazil. *Botanica Acta*, 103:83-86.
- Schupp EW, Jordano P, Gómez JM. 2010. Seed dispersal effectiveness revisited: A conceptual review. *New Phytologist*, 188:333-353.
- Schupp EW, Jordano P, Gómez JM. 2017. A general framework for effectiveness concepts in mutualism. *Ecology Letters*, 20:577-590.
- Silveira FAO, Negreiros D, Barbosa NPU, Buisson E, Carmo FF, Carstensen DW, Conceição AA, Cornelissen TG, Echternacht L, et al. 2016. Ecology and evolution of plant diversity in the endangered campo rupestre: a neglected conservation priority. *Plant Soil*, 403:129-152.
- Silveira FAO, Dayrell RLC, Fiorini CF, Negreiros DN, Borba E. 2020. Diversification in ancient and nutrient-poor Neotropical ecosystems: how geological and climatic buffering shaped plant diversity in some of the world's neglected hotspots. In: Rull V, Carnaval AC, eds. *Neotropical diversification: patterns and processes*. New York: Springer, 329-368pp.
- Stebbins GL. 1970. Adaptive radiation of reproductive characteristics in angiosperms, I: pollination mechanisms. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 1:307-326.
- Streher NS, Wolowski M, Sazima M. 2020. Pollinator-mediated facilitation is associated with floral abundance, trait similarity and enhanced community-level fitness. *Journal of Ecology* 108:1334-1346.
- Thompson JN. 2005. *The geographic mosaic of coevolution*. The University of Chicago Press, Chicago & Londres, 400p.
- Vázquez DP, Morris WF, Jordano P. 2005. Interaction frequency as a surrogate for the total effect of animal mutualists on plants. *Ecology Letters*, 8:1088-1094.

- Wei N, Kaczorowski RL, Arceo-Gómez G, O'Neill EM, Hayes RA, Ashman T-L. 2021. Pollinators contribute to the maintenance of flowering plant diversity. *Nature*, 597:688-692.
- Winfrey R, Aguilar R, Vázquez DP, LeBuhn G, Aizen MA. 2009. A meta-analysis of bees' responses to anthropogenic disturbance. *Ecology* 90:2068-2076.
- Wolowski M, Carnevalheiro LG, Freitas L. 2017. Influence of plant–pollinator interactions on the assembly of plant and hummingbird communities. *Journal of Ecology*, 105:332-344.