

# RESSALVA

Atendendo solicitação do(a) autor(a), o texto completo desta tese será disponibilizado somente a partir de 01/09/2025.



UNIVERSIDADE ESTADUAL PAULISTA  
"JÚLIO DE MESQUITA FILHO"  
Campus de Botucatu



# **RELAÇÃO ENTRE O TAMANHO FLORAL E AS ESTRATÉGIAS REPRODUTIVAS EM PLANTAS COM FLORES COM ANTERAS PORICIDAS**

TAMIRIS DAIANE DELGADO DE LIMA

Tese apresentada ao Instituto de Biociências, Campus de Botucatu, UNESP, para obtenção do título de Doutora junto ao Programa de Pós-Graduação em Ciências Biológicas Botânica, Área de concentração Ecologia Vegetal.

**Botucatu- SP**

**2023**

Instituto de Biociências, UNESP, Campus de Botucatu Seção Técnica de Pós-Graduação Rua Professor Doutor Antonio Celso Wagner Zanin, s/nº, Botucatu, SP – CEP 18618-689 Telefone (14) 3880-0780  
posgraduacao@ibb.unesp.br



UNIVERSIDADE ESTADUAL PAULISTA  
"JÚLIO DE MESQUITA FILHO"  
Campus de Botucatu



UNIVERSIDADE ESTADUAL PAULISTA  
"Júlio de Mesquita Filho"  
INSTITUTO DE BIOCIÊNCIAS DE BOTUCATU

RELAÇÃO ENTRE O TAMANHO FLORAL E AS ESTRATÉGIAS  
REPRODUTIVAS EM PLANTAS COM FLORES COM ANTERAS PORICIDAS

**TAMIRIS DAIANE DELGADO DE LIMA**

**DR. ANSELMO NOGUEIRA**  
**ORIENTADOR**

**DRA. LAURA CAROLINA LEAL**  
**COORIENTADORA**

Tese apresentada ao Instituto de Biociências, Campus de Botucatu, UNESP, para obtenção do título de Doutora junto ao Programa de Pós-Graduação em Ciências Biológicas Botânica, Área de concentração Ecologia Vegetal.

**Botucatu- SP**

**2023**

Instituto de Biociências, UNESP, Campus de Botucatu Seção Técnica de Pós-Graduação Rua Professor Doutor Antonio Celso Wagner Zanin, s/nº, Botucatu, SP – CEP 18618-689 Telefone (14) 3880-0780  
posgraduacao@ibb.unesp.br

L732r      Lima, Tamiris Daiane Delgado  
             Relação entre o tamanho floral e as estratégias reprodutivas em  
             plantas com flores com anteras poricidas / Tamiris Daiane Delgado  
             Lima. -- Botucatu, 2023  
             101 f. : tabs., fotos

             Tese (doutorado) - Universidade Estadual Paulista (Unesp),  
             Instituto de Biociências, Botucatu  
             Orientadora: Anselmo Nogueira  
             Coorientadora: Laura Carolina Leal

             1. Evolução floral. 2. Morfologia floral. 3. Polinização. 4. Sistema  
             reprodutivo. 5. Flor de pólen. I. Título.

Sistema de geração automática de fichas catalográficas da Unesp. Biblioteca do Instituto de  
Biociências, Botucatu. Dados fornecidos pelo autor(a).

Essa ficha não pode ser modificada.

*“Dedico este trabalho aos meus avós paternos e maternos, “In Memoriam”, por me ensinar a importância do estudo, pela existência de meus pais, pois sem eles este trabalho e muitos dos meus sonhos não se realizariam.”*

## *Agradecimentos*

Agradeço à Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) pela bolsa concedida, que possibilitou o desenvolvimento da minha tese de doutorado.

A Deus, que foi minha maior força nos momentos difíceis. Sem ele, nada disso seria possível. Obrigada, senhor, a confiança e amor que tenho em ti me fortalece todos os dias.

Ao meu orientador Anselmo Nogueira pelo apoio, dedicação, por quem tenho grande admiração pela simplicidade, sabedoria, paciência, confiança e que tenho o prazer em dizer que é uma pessoa maravilhosa, e que construímos uma amizade linda ao decorrer destes anos de orientação

A minha coorientadora Laura Leal, por ser uma pessoa admirável por sua dedicação e inteligência, a quem me espelho todos os dias por ser uma mulher tão forte e determinada. Sua colaboração foi indispensável em diversas etapas deste trabalho.

Aos meus pais, Dilma Lima e Waldir Lima, pelo amor incondicional e pelo exemplo de vida, pelo apoio, por confiar em mim, por não medirem esforços para que eu realize o meu sonho e por sempre ter palavras de incentivo. Não tenho palavras para agradecer, só tenho uma certeza amo muito vocês e eu não seria ninguém sem vocês.

O meu namorado Felipe, por sempre me apoiar e estar ao meu lado nos momentos difíceis, pois ele sonhou o meu sonho, segurou a minha mão e me deu força quando a minha não bastava. Ao decorrer deste processo foi o meu amigo, confidente, cozinheiro, terapeuta, companheiro. Meu muito obrigado amor. Não teria conseguido sem seu apoio!

A minha irmã Patty Lima e ao meu cunhado Koba, que me ajudaram inúmeras vezes sem medirem esforços. Vocês foram a minha força e a minha coragem quando eu já não tinha mais. Obrigada por tudo e pelas inúmeras risadas. Amo vocês. Também não posso deixar de agradecer vocês por terem o Pompeu, que sempre tem uma mordida amiga e o olhar de quem quer brincar mesmo quando eu não tinha energia.

Aos meus amigos Patrick e Alecsandra por todo o apoio e ajuda incondicional.

A melhor companheira de campo e de chá da tarde, Luana, obrigada pela sua amizade, pelas inúmeras conversas, por me socorrer incontáveis vezes com os scripts.

A melhor pessoa no mundo quando o assunto é R, Amanda, você é sucesso amiga, obrigada por toda a ajuda com a análise e gráficos, sem falar das inúmeras dicas.

Aos meus eternos pupilos Bruna e Guilherme, por me ajudarem a medir todas as flores do banco de dados, por me ensinarem tanto e por serem meus amigos, tenham certeza de que eu sempre estarei ao lado de vocês.

Aos meus colegas do laboratório LIPA que me ajudaram durante todo o processo Douglas, Carol, Eduardo, Isac, Bruno, Vanessa, Caian, Lucas, Clara, Matheus, Dimas. O meu muito obrigado.

À Profa. Dra. Juliana Hanna Leite El Ottra e ao prof. Dr. Vinicius Brito, pela maravilhosa convivência, disponibilidade, pelas sugestões no desenvolvimento deste trabalho.

Aos amigos e familiares que atuaram nos bastidores deste trabalho, me apoiando, incentivando e principalmente dando carinho e confiando em mim. Agradeço também a cada pessoa que ajudou de forma direta e indireta neste trabalho. Meu muito obrigado.

## Sumário

Resumo .....	9
Abstract.....	10
Introdução geral.....	11
Referências bibliográficas .....	13
CAPÍTULO 1: Flower size affects bee species visitation pattern on flowers with poricidal anthers across pollination studies .....	19
Abstract .....	20
1. Introduction.....	21
2. Material and Methods.....	24
2.1. Study case dataset.....	24
2.2. Flower size measurement .....	24
2.3. Flower visitors: species diversity, functional groups, and most frequent species.....	26
2.4. Statistical analysis.....	28
3. Results .....	29
3.1. Flower size and the assemblage richness of floral visitors.....	30
3.2. Flower size and the patterns of flower visiting by bees .....	30
3.3. Flower size predicts the size and behavior of the most frequent visitor bee species.....	30
4. Discussion .....	31
5. Conclusions .....	35
6. References .....	37
Figure text .....	47
Figure 1.....	47
Figure 2.....	48
Figure 3.....	49
Figure 4.....	50
Figure 5.....	51
Figure 6.....	52
Supplementary material.....	53
Supplementary material S1.....	53
Supplementary material S2.....	55
Supplementary material S3.....	59

Supplementary material S4.....	61
Supplementary material S5.....	62
CAPÍTULO 2: When size does not matter: poricidal flowers exhibit high bee dependence and low pollen limitation regardless of flower size .....	67
Abstract .....	68
1. Introduction.....	69
2. Materials e methods .....	72
2.1. Data search, screening, and eligibility.....	72
2.2 Calculation of effect sizes.....	73
2.3 Extraction of flower size from botanical collections.....	74
2.4 Meta-analytical models.....	75
2.4 Publication bias and data heterogeneity .....	77
3. Results.....	77
3.1 - Impact of flower size, apomixis, and additional flower reward on pollinator dependency effect size.....	77
3.2 - Impact of Flower Size, apomixis and additional floral reward on the magnitude of pollen limitation .....	78
3.3 - Publication bias and data heterogeneity .....	79
4. Discussion.....	79
5. Bibliographic references .....	84
Figures.....	90
Figure 1.....	90
Figure 2.....	91
Figure 3.....	92
Figure 4.....	93
Table 1:.....	94
Table 2.....	96
Table 3.....	97
Table 4.....	98
Supplementary material.....	99
Table S1.....	99

LIMA, T. D. D. RELAÇÃO ENTRE O TAMANHO FLORAL E AS ESTRATÉGIAS REPRODUTIVAS EM PLANTAS COM FLORES COM ANTERAS PORICIDAS, 2023. 100p. TESE (DOUTORADO) – INSTITUTO DE BIOCÊNCIAS, UNESP – UNIVERSIDADE ESTADUAL PAULISTA “JÚLIO DE MESQUITA FILHO”, BOTUCATU.

**Resumo** - A interação planta-polinizador é uma troca mutualista em que as plantas oferecem recursos florais em troca de serviços de polinização. Essa relação envolve custos para as plantas, levando-as a desenvolver estratégias para maximizar a eficácia de suas ofertas, como a publicidade das vantagens da visita floral por meio de características morfológicas específicas. O tamanho floral é uma dessas características cruciais, influenciando a atratividade visual e a quantidade de recompensa disponível para os polinizadores. Esta tese visa ampliar o entendimento da relação entre o tamanho floral, atração de visitantes florais e estratégias reprodutivas em plantas com anteras poricidas. No Capítulo 1, fizemos uma revisão que busca entender como o tamanho floral de espécies de plantas com flores com anteras poricidas influencia a diversidade e a composição dos visitantes florais, esperamos que flores maiores atraiam maior diversidade de visitante e maior número de grupos funcionais de polinizadores. Além disso, prevê-se que flores maiores possam atrair mais abelhas visitantes, tanto polinizadoras efetivas quanto antagonistas. No Capítulo 2, utilizando uma abordagem meta-analítica, examinamos como o tamanho e a morfologia floral afetam a estratégia reprodutiva, esperando que plantas com flores maiores dependam mais da polinização por vibração e enfrentem maior limitação polínica em comparação com plantas de flores menores. E esperamos também que espécies com mais de um recurso floral possam ter uma menor limitação polínica.

**Palavras-chave:** Evolução floral, polinização por vibração, flor de pólen, apomixia, polinização por abelhas, tamanho floral, sistemas de acasalamento, anteras poricidas

LIMA, T. D. D. RELATIONSHIP BETWEEN FLORAL SIZE AND REPRODUCTIVE STRATEGIES IN PLANTS WITH PORICIDAL ANTHERS, 2023. 100p. TESE (DOUTORADO) – INSTITUTO DE BIOCÊNCIAS, UNESP – UNIVERSIDADE ESTADUAL PAULISTA “JÚLIO DE MESQUITA FILHO”, BOTUCATU.

**Abstract** - The plant-pollinator interaction is a mutualistic exchange where plants offer floral resources in exchange for pollination services. This relationship involves costs for the plants, leading them to develop strategies to maximize the effectiveness of their offerings, such as advertising the advantages of floral visits through specific morphological characteristics. Floral size is one of these crucial characteristics, influencing visual attractiveness and the amount of reward available to pollinators. This thesis aims to broaden the understanding of the relationship between floral size, attraction of floral visitors, and reproductive strategies in plants with poricidal anthers. In Chapter 1, we conducted a review to understand how the floral size of species with flowers with poricidal anthers influences the diversity and composition of floral visitors. We expect that larger flowers attract greater diversity of visitors and a larger number of functional groups of pollinators. Additionally, it is anticipated that larger flowers may attract more visiting bees, both effective pollinators and antagonists. In Chapter 2, using a meta-analytical approach, we examined how floral size and morphology affect the reproductive strategy, expecting that plants with larger flowers rely more on vibration pollination and face greater pollen limitation compared to plants with smaller flowers. We also expect that species with more than one floral resource may have lower pollen limitation.

**Keywords:** Flower evolution, buzz-pollination, pollen flower, apomixis, bee pollination, flower size, mating systems, poricidal anthers

## Introdução geral

A interação planta-polinizador é uma relação mutualista que pode ser pensada como um mercado biológico de troca (Ollerton, 2007). Neste caso, as plantas ofertam os recursos florais como néctar, óleo, resina, odor e pólen aos seus parceiros polinizadores, que em troca, facilitam o transporte dos gametas masculino até o estigma para que a reprodução sexuada das plantas ocorram (Bronstein, 2001). Existem benefícios e custos associados a esse sistema de troca de produtos por serviços. A produção do recurso floral é custosa para as plantas, e estas utilizam diferentes estratégias para minimizar esse custo. Uma das estratégias que as plantas utilizam para minimizar o custo de produção do recurso floral é a propaganda das possíveis vantagens que o visitante pode ter ao realizar a visita floral (Latty and Trueblood, 2020). Essa propaganda se dá por características morfológica das flores como a forma, tamanho, simetria, cor e perfumes (Goulson, 1999; Fenster et al., 2006). Portanto, algumas características da flor podem sinalizar para o polinizador o quão vantajosa pode ser a realização da visita.

Neste contexto, o tamanho da flor é uma característica essencial pois está diretamente associando com o quão a flor pode ser atrativa aos visitantes florais. Em geral, flores grandes são mais atraentes visualmente ao polinizadores quando comparada a flores pequenas (Eckhart, 1999). Além disso, o tamanho da flor também pode refletir em grande parte a quantidade de recompensa disponível aos visitantes florais (Fenster et al., 2006). Outro aspecto bastante descrito na literatura é que o tamanho floral influencia diretamente a evolução do sistema de acasalamento e o sistema reprodutivo (Sargent et al., 2007; Goodwillie et al., 2010). Finalmente, variações do tamanho floral podem favorecer o isolamento reprodutivo de algumas plantas na população, até mesmo causando a especiação em alguns casos (Krizek and Anderson, 2013). Há estudo que relatam que a variação no tamanho da flor pode ser uma barreira reprodutiva mais importante do que a cor da flor (e.g. Orchidaceae; Schiestl and Schluter, 2009). Portanto o tamanho floral é um descritor essencial associado a diferentes estratégias reprodutivas das plantas, influenciando diretamente a atratividade aos polinizadores, e por consequência, no seu sucesso reprodutivo.

Nesse sentido, esta tese tem como objetivo ampliar o nosso sobre a relação entre o tamanho floral, atração de visitantes florais e a estratégia reprodutiva em plantas que produzem flores com anteras poricidas. No Capítulo 1, investigamos em um trabalho de

revisão a relação entre o tamanho floral de espécies com flores de pólen com anteras poricidas e a assembleia de visitantes florais. Especificamente, respondemos três perguntas: como o tamanho floral influencia: (i) a diversidade e (ii) a composição de visitantes florais? e (iii) como o tamanho das flores está relacionado com o tamanho e comportamento da espécie de abelha mais frequente nas flores de cada espécie? De acordo com nossas perguntas, esperamos que as espécies de plantas com flores maiores sejam visitadas por uma maior diversidade de visitantes florais, com maior diversidade funcional quando comparadas com espécies de plantas com flores pequenas. De forma não excludente, esperamos também que quanto maior a flor, maior seja o número de abelhas visitantes, sejam elas polinizadoras efetivas (i.e. que vibram as anteras) ou antagonistas (i.e. que não vibram as flores). Finalmente, nós esperamos ainda que a espécie de abelha mais frequente tenha um tamanho corporal maior em espécies de plantas com flores maiores do que em flores menores. No capítulo 2, utilizamos uma abordagem meta-analítica para investigar como o tamanho e morfologia floral impactam a estratégia reprodutiva em espécies de plantas com flores com anteras poricidas na quais o pólen é o único ou principal recurso floral. Para isso, nós realizamos uma revisão quantitativa sistemática dos estudos de caso publicados que investigaram a estratégia reprodutiva das plantas com anteras poricidas por meio de experimentos de polinização. A partir desses estudos, nós respondemos duas perguntas: (i) Como o tamanho das flores, se relaciona (i) com o grau de dependência do serviço prestado pelos polinizadores e (ii) com a magnitude da limitação polínica em flores de pólen? Nossas hipóteses são que (i) plantas com flores maiores sejam mais dependentes da polinização por vibração por abelhas para sua reprodução, e (ii) tenham maior limitação polínica quando comparadas com espécies com flores menores, menos dependentes de polinizadores e menos limitadas polinicamente. De forma não excludente, esperamos também que espécies de plantas com mais de um recurso floral tenham menor limitação polínica.

- Caetano, A. P. S., and P. E. Oliveira. 2022. Apomixis in Melastomataceae. *Systematics, Evolution, and Ecology of Melastomataceae*, 563–583. Springer International Publishing, Cham.
- Cardoso, J. C. F., M. L. Viana, R. Matias, M. T. Furtado, A. P. de S. Caetano, H. Consolaro, and V. L. G. de Brito. 2018. Towards a unified terminology for angiosperm reproductive systems. *Acta Botanica Brasilica* 32: 329–348.
- Delgado, T., L. C. Leal, J. H. L. El Ottra, V. L. G. Brito, and A. Nogueira. 2023. Flower size affects bee species visitation pattern on flowers with poricidal anthers across pollination studies. *Flora* 299: 152198.
- Eckert, C. G., E. K. Samis, and S. Dart. 2007. Reproductive assurance and the evolution of uniparental reproduction in flowering plants. In S. C. H. Harder, Lawrence D.; Barrett [ed.], *The Ecology and Evolution of Flowers*, 183–203. Oxford University Press; 1st edition.
- Eckhart, V. M. 1999. Sexual Dimorphism in Flowers and Inflorescences. *Gender and Sexual Dimorphism in Flowering Plants*, 123–148. Springer Berlin Heidelberg, Berlin, Heidelberg.
- Egger, M., G. D. Smith, M. Schneider, and C. Minder. 1997. Bias in meta-analysis detected by a simple, graphical test. *BMJ* 315: 629–634.
- Fenster, C. B., W. S. Armbruster, P. Wilson, M. R. Dudash, and J. D. Thomson. 2004. Pollination Syndromes and Floral. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 35: 375–403.
- Fenster, C. B., G. Cheely, M. R. Dudash, and R. J. Reynolds. 2006. Nectar reward and advertisement in hummingbird-pollinated *Silene virginica* (Caryophyllaceae). *American journal of botany* 93: 1800–1807.
- Fidalgo, A. de O., D. M. Guimarães, G. T. Caldiron, and J. M. Barbosa. 2018. Reproductive ecology of two pioneer legumes in a coastal plain degraded by sand mining. *Hoehnea* 45: 93–102.
- Fisbein, M., and D. L. Venable. 1996. Evolution of Inflorescence Design: Theory and Data. *Evolution* 50: 2165.
- Gelman, A., and J. Hill. 2007. *Data Analysis Using Regression and Multilevel/Hierarchical Models*. Cambridge Univ. Press.
- Glaettli, M., and S. C. H. Barrett. 2008. Pollinator responses to variation in floral display and flower size in dioecious *Sagittaria latifolia* (Alismataceae). *New Phytologist* 179: 1193–1201.

- Goldenberg, R., and G. J. Shepherd. 1998. Studies on the reproductive biology of Melastomataceae in 'cerrado' vegetation. *Plant Systematics and Evolution* 211: 13–29.
- Goldenberg, R., and I. G. Varassin. 2001. Sistemas reprodutivos de espécies de Melastomataceae da Serra do Japi, Jundiá, São Paulo, Brasil. *Revista Brasileira de Botânica* 24: 283–288.
- Goodwillie, C., R. D. Sargent, C. G. Eckert, E. Elle, M. A. Geber, M. O. Johnston, S. Kalisz, et al. 2010. Correlated evolution of mating system and floral display traits in flowering plants and its implications for the distribution of mating system variation. *New Phytologist* 185: 311–321.
- Goulson, D. 1999. Foraging strategies of insects for gathering nectar and pollen, and implications for plant ecology and evolution. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 2: 185–209.
- Gurevitch, J., and L. . Hedges. 2001. Meta-analysis: combining the results of independent experiments. In S. M. Scheiner, and J. Gurevitch [eds.], *Design and Analysis of Ecological Experiments*, 378–398. Oxford University Press, New York, NY.
- Hand, M. L., and A. M. G. Koltunow. 2014. The Genetic Control of Apomixis: Asexual Seed Formation. *Genetics* 197: 441–450.
- Harder, L. D., and M. A. Aizen. 2010. Floral adaptation and diversification under pollen limitation. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 365: 529–543.
- Higgins, J. P. T. 2003. Measuring inconsistency in meta-analyses. *BMJ* 327: 557–560.
- Hörandl, E. 2009. The evolution of self-fertility in apomictic plants. *Sexual Plant Reproduction* 23: 73–86.
- Jin, Y., and H. Qian. 2019. V.PhyloMaker: an R package that can generate very large phylogenies for vascular plants. *Ecography* 42: 1353–1359.
- Knight, T. M., J. A. Steets, J. C. Vamosi, S. J. Mazer, M. Burd, D. R. Campbell, M. R. Dudash, et al. 2005. Pollen Limitation of Plant Reproduction: Pattern and Process. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 36: 467–497.
- Koch, V., L. Zoller, J. M. Bennett, and T. M. Knight. 2020. Pollinator dependence but no pollen limitation for eight plants occurring north of the Arctic Circle. *Ecology and Evolution* 10: 13664–13672.
- Koltunow, A. M., and U. Grossniklaus. 2003. Apomixis: A Developmental Perspective. *Annual Review of Plant Biology* 54: 547–574.

- Krizek, B. A., and J. T. Anderson. 2013. Control of flower size. *Journal of Experimental Botany* 64: 1427–1437.
- Kuppler, J., J. Wieland, R. R. Junker, and M. Ayasse. 2021. Drought-induced reduction in flower size and abundance correlates with reduced flower visits by bumble bees G. Arceo-Gómez [ed.], *AoB PLANTS* 13: 1–76.
- Latty, T., and J. S. Trueblood. 2020. How do insects choose flowers? A review of multi-attribute flower choice and decoy effects in flower-visiting insects. *Journal of Animal Ecology* 89: 2750–2762.
- De Luca, P. A., and M. Vallejo-Marín. 2013. What’s the ‘buzz’ about? The ecology and evolutionary significance of buzz-pollination. *Current Opinion in Plant Biology* 16: 429–435.
- Luo, Z., D. Zhang, and S. S. Renner. 2008. Why two kinds of stamens in buzz-pollinated flowers? Experimental support for Darwin’s division-of-labour hypothesis. *Functional Ecology* 22: 794–800.
- Maia, F. R., I. G. Varassin, and R. Goldenberg. 2016. Apomixis does not affect visitation to flowers of Melastomataceae, but pollen sterility does N. Vereecken [ed.], *Plant Biology* 18: 132–138.
- Moquet, L., C. Mayer, D. Michez, B. Wathelet, and A. L. Jacquemart. 2015. Early spring floral foraging resources for pollinators in wet heathlands in Belgium. *Journal of Insect Conservation* 19: 837–848.
- Nakagawa, S., D. W. A. Noble, A. M. Senior, and M. Lagisz. 2017. Meta-evaluation of meta-analysis: ten appraisal questions for biologists. *BMC Biology* 15: 18.
- Nakagawa, S., and E. S. A. Santos. 2012. Methodological issues and advances in biological meta-analysis. *Evolutionary Ecology* 26: 1253–1274.
- Newman, E., J. Manning, and B. Anderson. 2014. Matching floral and pollinator traits through guild convergence and pollinator ecotype formation. *Annals of Botany* 113: 373–384.
- Olesen, J. M., Y. L. Dupont, B. K. Ehlers, and D. M. Hansen. 2007. The openness of a flower and its number of flower-visitor species. *TAXON* 56: 737–756.
- Ollerton, J. 2007. “Biological barter”: patterns of specialization compared across different mutualisms. In O. J. Waser NM [ed.], *Plant-pollination interactions: from specialization to generalization.*, 411–435.
- Opedal, Ø. H. 2018. Herkogamy, a Principal Functional Trait of Plant Reproductive Biology. *International Journal of Plant Sciences* 179: 677–687.

- Paterno, G. B., C. L. Silveira, J. Kollmann, M. Westoby, and C. R. Fonseca. 2020. The maleness of larger angiosperm flowers. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 117: 10921–10926.
- Quakenbush, P. J. 2018. Pollination, Mating System, Phenology and Characterisation of *Medinilla multiflora* Merr. (Melastomataceae) on Mt Makiling, Philippines. *Sibbaldia: the International Journal of Botanic Garden Horticulture*: 121–139.
- R Core Team. 2022. R: A Language and Environment for Statistical Computing.
- Rambuda, T. D., and S. D. Johnson. 2004. Breeding systems of invasive alien plants in South Africa: does Baker's rule apply? *Diversity and Distributions* 10: 409–416.
- Rech, A. R., L. R. Jorge, J. Ollerton, and M. Sazima. 2018. Pollinator availability, mating system and variation in flower morphology in a tropical savanna tree. *Acta Botanica Brasilica* 32: 462–472.
- Renner, S. S. 1989. A Survey of Reproductive Biology in Neotropical Melastomataceae and Memecylaceae. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 76: 496.
- Rosas-Guerrero, V., R. Aguilar, S. Martén-Rodríguez, L. Ashworth, M. Lopezaraiza-Mikel, J. M. Bastida, and M. Quesada. 2014. A quantitative review of pollination syndromes: do floral traits predict effective pollinators? R. Irwin [ed.], *Ecology Letters* 17: 388–400.
- Saab, G. D. S., V. D. F. Mansano, A. Nogueira, I. C. Maia, P. J. Bergamo, and J. V. Paulino. 2021. A sophisticated case of division of labour in the trimorphic stamens of the *Cassia fistula* (Leguminosae) flower J. Williams [ed.], *AoB PLANTS* 13: 1–17.
- Sampaio, D. S., N. S. Bittencourt Jr, and P. E. Oliveira. 2013a. Mating in the pseudogamic apomictic *Anemopaegma acutifolium* DC: another case of pseudo-self-compatibility in Bignoniaceae? *Plant Biology* 15: 919–924.
- Sampaio, D. S., N. S. Bittencourt Júnior, and P. E. Oliveira. 2013b. Sporophytic apomixis in polyploid *Anemopaegma* species (Bignoniaceae) from central Brazil. *Botanical Journal of the Linnean Society* 173: 77–91.
- Santos, A. P. M., C. M. Fracasso, M. Luciene dos Santos, R. Romero, M. Sazima, and P. E. Oliveira. 2012. Reproductive biology and species geographical distribution in the Melastomataceae: a survey based on New World taxa. *Annals of Botany* 110: 667–679.
- Santos, A. P. M., R. Romero, and P. E. A. M. de Oliveira. 2010. Reproductive biology of *Miconia angelana* (Melastomataceae), endemic from Serra da Canastra, Minas

- Gerais. *Revista Brasileira de Botanica* 33: 333–341.
- Sargent, R. D., C. Goodwillie, S. Kalisz, and R. H. Ree. 2007. Phylogenetic evidence for a flower size and number trade-off. *American Journal of Botany* 94: 2059–2062.
- Schiestl, F. P., and P. M. Schluter. 2009. Floral isolation, specialized pollination, and pollinator behavior in orchids. *Annual Review of Entomology* 54: 425–446.
- Sicard, A., and M. Lenhard. 2011. The selfing syndrome: A model for studying the genetic and evolutionary basis of morphological adaptation in plants. *Annals of Botany* 107: 1433–1443.
- Souza, I. M., K. Coutinho, and L. S. Funch. 2012. Estratégias fenológicas de *Senna cana* (Nees & Mart.) H.S. Irwin & Barneby (Fabaceae: Caesalpinioideae) como mecanismo eficiente para atração de polinizadores. *Acta Botanica Brasilica* 26: 435–443.
- Stebbins, G. L. 1970. Adaptive Radiation of Reproductive Characteristics in Angiosperms, I: Pollination Mechanisms. *Annual Review of Ecology and Systematics* 1: 307–326.
- Sterne, J. A. C., and M. Egger. 2005. Publication Bias in Meta-Analysis. First Edit. H. R. Rothstein, A. J. Sutton, and M. Borenstein [eds.],. Wiley.
- Vallejo-Marín, M., J. S. Manson, J. D. Thomson, and S. C. H. Barrett. 2009. Division of labour within flowers: Heteranthery, a floral strategy to reconcile contrasting pollen fates. *Journal of Evolutionary Biology* 22: 828–839.
- Vallejo-Marín, M., E. M. Da Silva, R. D. Sargent, and S. C. H. Barrett. 2010. Trait correlates and functional significance of heteranthery in flowering plants. *New Phytologist* 188: 418–425.
- Vallejo-Marín, M., C. Walker, P. Friston-Reilly, L. Solís-Montero, and B. Igic. 2014. Recurrent modification of floral morphology in heterantherous *Solanum* reveals a parallel shift in reproductive strategy. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 369.
- Viechtbauer, W. 2010. Conducting meta-analyses in R with the metafor package. *Journal of Statistical Software* 36: 1–48.
- Vogel, S. 1978. Evolutionary shifts from reward to deception in pollen flowers.