



Instituto de Biociências de Botucatu.

unesp



UNIVERSIDADE ESTADUAL PAULISTA
"JÚLIO DE MESQUITA FILHO"



TRAÇOS FLORAIS E FILOGENIA EM SPECIES LENHOSAS DO CERRADO

CAROLINA STELLA GONÇALVES

Dissertação de mestrado apresentada ao Instituto de Biociências, Câmpus de Botucatu, UNESP, para a obtenção do título de Mestre do Programa de Pós Graduação em Ciências Biológicas (Botânica), área de concentração: morfologia e diversidade vegetal.

**BOTUCATU – SP
2013**

UNIVERSIDADE ESTADUAL PAULISTA
“Julio de Mesquita Filho”

INSTITUTO DE BIOCÊNCIAS DE BOTUCATU

TRAÇOS FLORAIS E FILOGENIA EM SPECIES LENHOSAS DO
CERRADO

Candidata: CAROLINA STELLA GONÇALVES
Orientador: MARCO ANTÔNIO BATALHA
Co-orientadora: ELZA MARIA GUIMARÃES SANTOS
Co-orientadora: LEONOR PATRÍCIA CERDEIRA MORELLATO

Dissertação de mestrado apresentada ao Instituto de Biociências, Câmpus de Botucatu, UNESP, para a obtenção do título de Mestre do Programa de Pós Graduação em Ciências Biológicas (Botânica), área de concentração: morfologia e diversidade vegetal.

BOTUCATU – SP
2013

FICHA CATALOGRÁFICA ELABORADA PELA SEÇÃO TÉC. AQUIS. TRATAMENTO DA INFORM.
DIVISÃO DE BIBLIOTECA E DOCUMENTAÇÃO - CAMPUS DE BOTUCATU - UNESP
BIBLIOTECÁRIA RESPONSÁVEL: *ROSEMEIRE APARECIDA VICENTE*

Gonçalves, Carolina Stella.

Floral traits and phylogeny in cerrado woody species / Carolina Stella
Gonçalves. - Botucatu, 2013

Dissertação (mestrado) – Universidade Estadual Paulista, Instituto de
Biociências de Botucatu

Orientador: Marco Antônio Portugal Luttembark Batalha

Coorientador: Elza Maria Guimarães Santos

Coorientador: Leonor Patrícia Cerdeira Morellato

Capes: 20500009

1. Ecologia do cerrado. 2. Ecologia vegetal. 3. Flora dos cerrados.
4. Cerrado. 5. Filogenia. 6. Polinização. 7. Flores – Morfologia.

Palavras-chave: Cerrado; Diversidade morfológica; Filogenia; Morfologia floral;
Polinização.

Agradecimentos

À CAPES, pela bolsa oferecida;

Ao meu orientador, Marco Batalha, pelos preciosos ensinamentos; aprendi muito com você, não apenas sobre ecologia vegetal, ecologia do cerrado, ou métodos filogenéticos, mas também sobre o que é fazer ciência;

Às minhas co-orientadoras, Elza Maria Guimarães e Leonor Patrícia Morellato, também pelos seus ensinamentos, pelas discussões e pelas contribuições indispensáveis;

A Danilo Munhiz da Silva, Leonardo José Dalla Costa e Nathália Rossati, pela grande ajuda em campo; sem sua disposição, este trabalho não se realizaria;

A Danilo Munhiz da Silva, Gustavo H. de Carvalho e Eduardo L. Hettwer Giehl, por terem me ajudado a construir a árvore filogenética e a interpretar as análises estatísticas;

À Prof. Dr. Maria Inês Salgueiro Lima, por emprestar o espaço de seu laboratório para a minha coleta de dados;

A Catarina Gonçalves Dias Netto, Raquel de Arruda Santos e Yve Canavezze, por me receberem tão calorosamente em Botucatu, e por terem me ajudado com questões burocráticas que seriam difíceis de se resolver sozinha e à distância;

E à minha família, por sempre ter acreditado em mim e me apoiado em minhas escolhas;

Vocês todos me deram a oportunidade de iniciar, desenvolver e concluir cada faceta desse trabalho, que enriqueceu minha formação e me ajudou a crescer. Minha gratidão é imensa.

That these [bees] and other insects, while pursuing their food in the flowers, at the same time fertilize them without intending and knowing it, and thereby lay the foundation for their own and their offspring's future preservation, appears to me to be one of the most admirable arrangements of nature.

Christian Konrad Sprengel, 1793

SUMÁRIO

RESUMO.....	7
ABSTRACT.....	8
INTRODUÇÃO.....	9
REVISÃO CRÍTICA.....	11
CAPÍTULO 1.....	17
CONCLUSÕES GERAIS.....	58
BIBLIOGRAFIA COMPLETA.....	59

Tabelas e figuras

TABELA 1.....	44
TABELA 2.....	45
LEGENDAS DAS FIGURAS.....	49
FIGURA 1.....	51
FIGURA 2.....	52
FIGURA 3.....	53
FIGURA 4.....	54
FIGURA 5.....	55
FIGURA 6.....	56
APÊNDICE.....	46

Resumo - Conjuntos de traços refletindo adaptações a certos polinizadores são conhecidos como "síndromes de polinização". Estudos sobre morfologia floral e síndromes de polinização fundamentaram o nosso conhecimento sobre as interações planta-polinizador. Ainda sabemos pouco sobre como as formas florais mudaram na evolução, mas esta lacuna pode ser preenchida com abordagens filogenéticas. Estudamos traços florais, síndromes de polinização, e filogenia de espécies lenhosas de cerrado com as perguntas: (1) As síndromes de polinização são consistente?; (2) Quais as características associadas a cada síndrome?; (3) Os traços florais apresentam sinal filogenético?; (4) Há padrões globais e locais na filogenia?; (5) A diversidade de traços está expressa em um ou em poucos nós da filogenia?; (6) A diversidade de traços está agrupada perto da raiz ou das folhas da árvore? Respondendo às primeira e segunda perguntas, corroboramos a existência de duas grandes síndromes de polinização: "abelhas", associada a maiores diâmetros da base da corola, e "insetos pequenos", associada a grandes concentrações de néctar. À terceira pergunta, verificamos que todas os traços florais apresentam sinal filogenético, a maioria deles com valor negativo. À quarta questão, encontramos tanto padrões globais como locais da evolução dos traços. Finalmente, às quinta e sexta questões, descobrimos que a diversidade de traços está concentrada em alguns nós ao longo da árvore filogenética. As interações entre flores e polinizadores parece ter tido um papel importante na diversificação das plantas do cerrado. A diversidade de traços florais podem ser atribuídos, em parte, à adaptação das angiospermas aos primeiros polinizadores do Cretáceo e, em parte, às adaptações ao ambiente de polinização cerrado.

Palavras-chave: cerrado; diversidade de traços; ecologia filogenética; morfologia floral; neotrópicos; polinização

Abstract - Sets of floral traits reflecting adaptations to certain pollinators are known as “pollination syndromes”. Studies on floral morphology and pollination syndromes fundamented our knowledge on plant-pollinator interactions. There is still little evidence as to how floral forms have shifted during the evolutionary time, but this gap could be filled with phylogenetic approaches. We studied floral traits, pollination syndromes, and phylogeny of cerrado woody species answering the questions: (1) Are pollination syndromes consistent? (2) Which traits are associated to each syndrome?; (3) Do floral traits present phylogenetic signal?; (4) Are there global and local phylogenetic structures?; (5) Is trait diversity expressed in one or is few nodes of the phylogeny?; (6) Is trait diversity clustered near the root or near the tips of the tree? For the first and second questions, we corroborated the existence of two major pollination syndromes: “bees”, associated with high corolla base diameter; and “small generalist insects”, associated with high nectar concentration. For the third question, we found that all of the traits presented phylogenetic signal, most of them with negative value. For the fourth, we encountered both global and local patterns of trait evolution. And, finally, for the fifth and sixth questions, we found that trait diversity is skewed through few nodes of the phylogenetic tree. We postulate that, in the cerrado, interaction between flowers and their pollinators seems to has played an important rule in angiosperm diversification. Floral traits diversity may be atributed partly to early angiosperm adaptation to mid-Cretaceous pollinators, and partly to adaptations to the cerrado pollination environment.

Key-words: flower morphology; Neotropics; phylogenetic ecology; pollination; savanna; trait diversity

INTRODUÇÃO

O sucesso reprodutivo das angiospermas depende diretamente da polinização (Potts *et al.* 2010). Os vetores de pólen, agentes responsáveis pelo deslocamento do grão de pólen entre as flores de uma espécie, podem ser tanto abióticos (água e vento), quanto bióticos (animais; Faegri & van der Pijl 1979, Endress 1996). Os agentes bióticos incluem animais tanto generalistas, que obtêm nutrientes a partir de diversas fontes alimentares, quanto especialistas, que dependem exclusivamente de recursos florais para sobreviverem (como as abelhas, e algumas aves e morcegos; Machado & Oliveira, 2000). A polinização por animais tem uma importância especial para angiospermas: as famílias com polinizadas bioticamente são mais diversas do que as abioticamente polinizadas, e as maiores extinções desse grupo de plantas seguiram a queda da diversidade de polinizadores (Labandeira 2002, Labandeira *et al.* 2002, Kay *et al.* 2006).

Alguns traços florais podem ser interpretados como sinais que facilitam comunicação animal-planta: quando se trata de polinização, estes sinais podem atrair os animais, desencadeando neles um comportamento de forrageio (Schaefer *et al.* 2004). Conjuntos de traços florais que, hipoteticamente, refletem adaptações a certos tipos de polinizadores são conhecidos como "síndromes de polinização" (Faegri & van der Pijl 1979). O conceito de síndromes de polinização é útil para organizar a diversidade de angiospermas de acordo com traços florais, e inferir qual vetor de polinização foi responsável por mediar a adaptação floral de uma dada espécie (Orlleton *et al.* 2009). As síndromes de polinização mais comumente distinguidas são (Faegri & van der Pijl 1979, Endress 1996, Martén-Rodríguez *et al.* 2010):

ABELHAS – as flores são diurnas, geralmente azuis, amarelas ou ultravioletas; muitas vezes com guias de néctar. Flores zigomorfas e com tubos curtos são frequentes. O néctar pode estar escondido, e flores que oferecem pólen apresentam anteras poricidas.

BESOUROS – as flores apresentam cores pálidas, o aroma é forte e desempenha um papel na atração. São estruturalmente fortes, e produzem grandes quantidades de pólen e tecidos nutritivos. Podem servir como abrigo aos animais, e ter metabolismo termogênico.

MOSCAS – muitas moscas se alimentam do néctar presente em flores abertas, generalistas. Mas plantas adaptadas à polinização por moscas devem apresentar cores apagadas, com manchas ou listras escuras; perianto com estruturas alongadas, e emitir odores almiscarados.

BORBOLETAS – flores diurnas, com cores vivas (laranja, vermelho, rosa, ou várias cores contrastantes na mesma flor); podem ocorrer guias de néctar. Plataformas de pouso são comuns, e os nectários são escondidos em tubos estreitos ou esporões.

ESFINGÍDEOS – as flores abrem ao entardecer ou à noite, são brancas ou de cor clara; não há guias de néctar. O odor é importante, sendo muitas vezes fortes e doces. O néctar é relativamente abundante, e está presente em tubos ou esporões muito longos e estreitos.

AVES – as flores são diurnas e sem cheiro, a corola geralmente é vermelha brilhante, e pode ter tons de amarelo. As flores podem ser longas e tubulares, mas são mais largas que as flores de mariposas. Os estames e estigmas são expostos, e o néctar é abundante.

MORCEGOS – a antese é noturna, a corola apresenta cores brancas ou pálidas. O cheiro lembra odores de material em fermentação. As flores apresentam tubos largos tubulares e oferecem néctar e pólen em quantidades copiosas.

VENTO – o perianto é reduzido, as flores são pendentes, e a floração em massa é frequente. A proporção pólen:óvulo é muito elevada, e as anteras podem ser grandes; o pólen é seco e pulverulento, os estigmas são secos. As flores não oferecem recompensas.

Os organismos interagem por meio de seus fenótipos, os quais não são distribuídos aleatoriamente na filogenia: as diferenças fenotípicas entre as espécies relacionadas de uma comunidade são o resultado de modificações que ocorreram a partir de seu ancestral comum. As relações filogenéticas são reconhecidas como uma das principais fontes de variação biológica e, por um longo período de tempo, as restrições filogenéticas foram interpretadas como uma fonte de ruídos (Jombart *et al.* 2010). Mas, no estudo de comunidades, a abordagem filogenética nos permite estudar a manutenção da diversidade sob uma nova perspectiva, porque ela evidencia similaridades e diferenças entre as espécies coocorrentes (Webb *et al.* 2002). Assim, podemos esperar que a diversidade filogenética de uma comunidade seja, parcialmente, um produto das interações entre as espécies (Webb *et al.* 2002, Vamosi *et al.* 2009). Se pudermos entender a organização das comunidades sob um contexto evolutivo, os estudos de ecologia de comunidades podem ser complementados com informações sobre as relações evolutivas entre as espécies coocorrentes (Webb *et al.* 2002).

Estudos comparativos sobre morfologia floral e síndromes de polinização fundamentaram o nosso conhecimento sobre ecologia e evolução de interações planta-polinizador (Smith 2010). As espécies vegetais apresentam muitas características relacionadas à polinização, e tais características devem influenciar ocorrência de espécies em comunidades (Oliveira & Gibbs 2000), mas ainda conhecemos pouco sobre como as morfologias florais mudaram ao longo do tempo evolutivo (Alcântara & Lohmann 2010). Neste trabalho, nosso objetivo foi entender melhor os padrões evolutivos pelos quais a diversidade floral do cerrado evoluiu.

REVISÃO CRÍTICA

Um dos fundadores da ecologia da polinização, e o primeiro pesquisador a associar traços florais à atração de polinizadores, foi Christian Konrad Sprengel. Em um trabalho publicado em 1793, ele descreve, por exemplo, o néctar como recompensa aos insetos polinizadores, a função dos guias de néctar, a corola como um órgão de atração visual, e as adaptações mútuas entre flores e seus polinizadores (Sprengel, 1793). Depois de algum tempo sem grandes avanços no campo da ecologia da polinização (Faegri & van der Pijl 1979), Darwin (1862) publicou sua investigação sobre orquídeas, trazendo uma abordagem evolutiva ao estudo das formas e funções florais.

Segundo Waser *et al.* (2011), a raiz histórica mais clara do conceito moderno de síndromes de polinização síndrome é uma monografia de Federico Delpino, publicada em 1873-1874. Os esquemas que Delpino criou para classificar as flores foram modificados em trabalhos mais recentes, como o de Vogel (1954) e o de Faegri e van der Pijl (1979), levando ao surgimento do conceito moderno de síndrome de polinização.

Faegri e van der Pijl (1979) definem as síndromes de polinização como combinações de traços florais que refletem adaptação a determinados tipos de polinizadores, mas reconhecem que nem todas as espécies de angiospermas devem se encaixar no conceito de síndromes, e discutem que apresentar flores condizentes com uma síndrome não é pré-requisito para que a polinização ocorra. Em vez disso, os pesquisadores afirmam que uma maioria significativa das espécies polinizadas por um dado vetor apresenta a síndrome correspondente, e que a ocorrência de uma mesma síndrome em nas mais diversas espécies de angiospermas está longe de ser acidental.

Mais recentemente, Fenster *et al.* (2004) reformulou o conceito de síndromes de polinização e de especialização floral. Os pesquisadores discutem que os polinizadores devem ser organizados em grupos funcionais, de acordo com os tipos de pressão seletiva que eles exercem. Re-analisando os dados de Robertson (1928) sobre 15.172 visitas a 441 espécies de angiospermas, Waser *et al.* (1996) observaram que a grande maioria das plantas recebeu visitas de muitas espécies de polinizadores em potencial, e concluíram que 91 por cento de 375 espécies estudadas eram generalistas. Mas quando Fenster *et al.* (2004) trabalharam com os mesmos dados, concluíram que a maioria das espécies foi polinizada por apenas um grupo funcional, e que muitas foram polinizadas por dois grupos funcionais que, provavelmente, exercem pressões seletivas muito semelhantes. Assim, concluíram que cerca de 75 por cento das espécies estudadas são especialistas em relação ao grupo funcional que as poliniza, uma conclusão muito diferente daquela a que Waser *et al.* (1996) chegou.

O fato de as síndromes de polinização serem definidas como adaptações florais a dado tipo de polinizador as torna interessante para ser estudadas sob a perspectiva filogenética. De acordo com Johnson *et al.* (1998), Tripp & Manos (2008), Martén-Rodríguez *et al.* (2010) e Alcântara & Lohman (2011), a evolução convergente do mesmo conjunto de traços em linhagens distantemente relacionados de angiospermas indica fortemente a adaptação a uma síndrome de polinização, pois espécies polinizadas pelos mesmos vetores devem sofrer as mesmas pressões seletivas. Assim, um grande número de trabalhos visando relacionar síndromes de polinização a dados filogenéticos foi realizado, e muitos destes corroboraram o conceito de síndromes de polinização.

Em um estudo cladístico que buscava entender a evolução de flores e de sistemas de polinização em *Disa*, um gênero de Orchidaceae, Johnson *et al.* (1998) constataram que a polinização por moscas, abelhas, borboletas, mariposas e a auto-polinização provavelmente

tiveram múltiplas origens. Essa pesquisa também mostrou que as espécies polinizadas pelos mesmos animais compartilham algumas características florais. Por exemplo, espécies polinizadas por borboletas surgiram duas vezes em *Disa*, e em ambos os grupos as flores apresentam grandes esporões, são vermelhas e ofertam néctar; já as flores grandes, coloridas e sem néctar, polinizadas por abelhas do gênero *Xylocopa*, evoluíram duas vezes; e as flores noturnas e perfumadas polinizadas por mariposas devem ter tido pelo menos três origens independentes. Além disso, Johnson *et al.* (1998) também constataram que alguns táxons intimamente relacionados às vezes apresentam grandes diferenças nos traços florais, o que pode ser consequência da seleção por polinizadores diferentes. Assim, os autores corroboraram a radiação adaptativa mediada por polinizadores em *Disa*, ideia que permeia o conceito síndromes de polinização.

Pesquisas mais recentes sobre filogenias e traços florais também corroboraram a adaptação de flores a polinizadores. Por exemplo, Tripp e Manos (2008), Martén-Rodrigues *et al.* (2010), e Alcântara e Lohmann (2010), estudando os grupos *Ruellia* (Acanthaceae), *Gesneria* (Gesneriaceae), e Bignoniae (Bignoniaceae), respectivamente, descobriram que nesses clados os traços florais são significativamente associados aos sistemas de polinização, e que cada sistema de polinização teve múltiplas origens. Todos os trabalhos encontraram associações de traços florais entre si, e de traços florais com sistemas de polinização. Tais correspondências indicam que, nestes grupos de angiospermas, as flores evoluíram sob o conceito de síndrome de polinização (Martén-Rodrigues *et al.* 2010), e que as interações planta-polinizador desempenharam um importante papel na diversificação das espécies (Alcântara & Lohmann 2010).

Mas a ideia de correspondência entre traços florais e polinizadores é muitas vezes contestada. Uma das críticas mais fortes ao conceito síndromes de polinização foi publicada

por Herrera (1996). Neste trabalho, o autor argumenta que, como as espécies evoluem num contexto de comunidades, interagindo com variáveis bióticas e com outras espécies de plantas e de animais, os polinizadores não são os únicos agentes seletivos que atuam sobre características florais. Também em 1996, Wilson e Thomson discutiram que as flores divergem por uma gama de mecanismos, como adaptação a polinizadores, deriva genética e pleiotropia. Alguns pesquisadores observaram que animais antagonistas, como ladrões de néctar, herbívoros e patógenos; ou fatores abióticos, como seca, calor e chuva, também pode atuar como agentes seletivos em traços florais (Irwin *et al.* 2004, Strauss & Whittall 2006). Já outros autores sugerem que o comportamento dos polinizadores pode variar de acordo com a composição de espécies vegetais das comunidades, alterando os padrões de seleção de traços florais (Geber & Moeller 2006). Torres e Galetto (2002), estudando o comprimento da corola e a composição néctar em Asteraceae, também refutaram a existência de correlações entre traços florais e polinizadores. Para esses pesquisadores, os traços florais parecem ser conservados na filogenia, com grupos mais basais apresentando corolas mais longas e néctar com maiores proporções de sacarose do que grupos mais derivadas (Torres & Galetto 2002).

Ollerton *et al.* (2009) testaram e refutaram existência de síndromes polinização em várias comunidades espalhados pelo mundo. Os pesquisadores criaram um "espaço fenotípico" multivariado, no qual cada síndrome idealizada, como normalmente descrita, estava ordenada. Em seguida, eles plotaram espécies vegetais de seis comunidades do mundo nesse espaço, e verificaram que quase nenhuma delas caiu em no espaço ocupado pelas síndromes idealizadas. Os autores também constataram que, em cerca de dois terços das espécies estudadas, o polinizador real não pode ser previsto com sucesso com base na ordenação.

Assim, o conceito clássico de síndromes de polinização tem sido contrariado em algumas obras: de acordo com alguns estudos, ele não pode descrever com sucesso a diversidade de

fenótipos florais ou os polinizadores da maioria das espécies de plantas (Herrera 1996, Torres & Galleto 2002, Ollerton *et al.* 2009). Este problema pode surgir porque: (1) as mesmas características florais que atraem animais mutualistas, devem também ser úteis para evitar os antagonistas (Schaefer *et al.* 2004.); (2) as características florais podem sofrer a influência de processos evolutivos não-adaptativos, como efeitos pleiotrópicos, efeitos fundadores, deriva genética, impedimentos genéticos e históricos (Winson & Thomson 1996, Webb *et al.* 2002, Schaefer *et al.* 2004, Ollerton *et al.* 2009); (3) as escalas também podem interferir nos resultados dos estudos; por exemplo, estudos feitos com tribos ou gêneros geralmente corroboram as síndromes de polinizadores, enquanto estudos feitos com comunidades não (Tripp & Manos 2008); (4) polinizadores de diferentes grupos funcionais visitando as mesmas flores podem exercer pressões eletivas em várias direções, influenciando a evolução dos traços florais (Ollerton *et al.* 2009); (5) por fim, como já mencionado, fatores abióticos também podem agir como agentes seletivos (Strauss & Whittall 2006). Portanto, os traços florais são definidos por múltiplos fatores bióticos e abióticos.

Apesar de toda a discussão acerca da existência e aplicabilidade de síndromes, vários autores concordam que o papel desempenhado por polinizadores é central na adaptação floral (Fenster *et al.* 2004, Strauss & Whittall 2006, Harder & Johnson 2009, Smith 2010). De acordo com uma revisão feita por van der Niet e Johnson (2012), pelo menos um quarto dos eventos de divergência estudados em angiospermas pode ser associado a mudanças de polinizadores. Outros autores também concluíram que os caracteres contrastantes de flores polinizadas por diferentes tipos de animais são quase certamente adaptativos (Wilson & Thomson, 1996); e, apesar da crítica ao conceito de síndromes, Ollerton *et al.* (2009) reconhecem que algumas espécies polinizadas por certos grupos de animais podem ter flores compatíveis com o conceito de síndromes.

CHAPTER I

Artigo padronizado de acordo com as normas do jornal Biotropica

LRH: Gonçalves, Guimarães, Morellato, and Batalha

RRH: Floral Traits and Phylogeny in the Cerrado

Floral Traits and Phylogeny in Cerrado Woody Species¹

Carolina Stella Gonçalves², Elza Maria Guimarães, L. Patrícia C. Morellato, and Marco
Antônio Batalha

Department of Botany, State University of São Paulo, PO Box 510, 18618-970, Botucatu, SP,
Brazil

¹Received _____; revision accepted _____ .

² Corresponding author; email: karol_stella@hotmail.com

ABSTRACT – Studies on floral morphology and pollination syndromes fundamented our knowledge on plant-pollinator interactions. However, there is still little evidence as to how floral forms have shifted during the evolutionary time, and this gap could be filled with phylogenetic approaches. We studied floral traits, pollination syndromes, and phylogeny of cerrado woody species answering the questions: (1) Are pollination syndromes consistent? (2) Which traits are associated to each syndrome?; (3) Do floral traits present phylogenetic signal?; (4) Are there global and local phylogenetic structures?; (5) Is trait diversity expressed in one or is few nodes of the phylogeny?; (6) Is trait diversity clustered near the root or near the tips of the tree? Using a detrended correspondence analysis and a multivariate analysis of variance, we corroborated the existence of two major pollination syndromes: “bees”, associated with high corolla base diameter; and “small generalist insects”, associated with high nectar concentration. Using the Blomberg’s K , we found that all of the traits presented phylogenetic signal, most of them with negative value. Making a phylogenetic principal component analysis, encountered both global and local patterns of trait evolution. Decomposing trait diversity with a quadratic entropy index, and testing trait diversity skewness, we found that trait diversity is skewed through few nodes of the phylogenetic tree. We postulate that, in the cerrado, diversification of floral traits has been driven by pollinators, and may be attributed partly to early angiosperm adaptation to mid-Cretaceous pollinators, and partly to adaptations to the cerrado pollination environment.

Key words: flower morphology; Neotropics; phylogenetic ecology; pollination; savanna; trait diversity

RESUMO – Os estudos sobre morfologia floral e síndromes de polinização fundamentaram o nosso conhecimento sobre as interações planta-polinizador. Contudo, ainda há poucas evidências sobre como as floraes mudaram durante o tempo evolutivo, e esta lacuna pode ser preenchida com abordagens filogenéticas. Estudamos traços florais, síndromes de polinização, e filogenia de espécies lenhosas de cerrado, respondendo às perguntas: (1) as síndromes de polinização são consistente?; (2) que características são associadas a cada síndrome?; (3) os traços florais apresentam sinal filogenético?; (4) há estruturas filogenéticas globais e locais?; (5) a diversidade de traços é melhor expressa em um ou em poucos nós da filogenia?; (6) a diversidade de traços está agrupada perto da raiz ou perto das folhas da árvore? Usando uma análise de correspondência retificada e uma análise de variância multivariada, nós corroboramos a existência de duas grandes síndromes de polinização: "abelhas", associada com valores altos para o diâmetro da base da corola, e "insetos generalistas pequenos", associada a altas concentrações de néctar. Usando o K Blomberg, encontramos que todas os traços florais apresentam sinal filogenético, a maioria deles com valor negativo. A análise de componentes principais filogenética nos revelou que a evolução dos traços se deu tanto seguindo padrões globais quanto locais. Decompondo a diversidade característica com um índice de entropia quadrática, e testando a distribuição da diversidade de traços, encontramos que tal é distribuída por alguns nós ao longo de toda a árvore filogenética. Nós postulamos que, no cerrado, a diversificação de traços florais é direcionada pelos polinizadores, e pode ser atribuídos tanto à adaptação das angiospermas aos polinizadores do médio Cretáceo, quando a adaptações ao ambiente de polinização do cerrado.

PLANT REPRODUCTIVE PROCESSES ARE DETERMINANT TO THE COMPOSITION AND STRUCTURE OF COMMUNITIES (Oliveira & Gibbs 2000). Among such processes, plant-pollinator interactions form a cohesive and dynamic subunity of the community (Moldenke & Lincoln 1979). Flowering plant reproductive success depends directly on pollination, and when it is somehow affected, loss of species or changes in evolutionary processes can occur (Potts *et al.* 2010). The mutual benefits of plant-pollinator interactions has been determinant to generate and maintain the terrestrial biodiversity (Armbruster 1997). These benefits can be evidenced both from data collected in the fossil register and from lists of current fauna and flora: flowering plants and insects, their major pollinators (Waser 2006), are the two richest extant groups; biotically pollinated angiosperm families are far more diverse than abiotically pollinated ones; and the greatest angiosperm extinctions followed pollinator diversity declines (Bascompte & Jordano 2007, Tripp & Manos 2008, Smith 2010).

Since traits associated to outcrossing have directly affected reproductive success (Alcântara & Lohmann 2010), modification of pollination systems has been considered as a central factor for angiosperm speciation and flower diversification (Harder & Johnson 2009, Martén-Rodríguez *et al.* 2010). The success of pollen transfer and the pollinator preferences are strong selective agents (Alcântara & Lohmann 2010). Thus, changes of ecological niches, as adaptation to new pollinators, can directly affect angiosperm speciation if they cause plant reproductive isolation (Tripp & Manos 2008, Harder & Johnson 2009). Sets of floral attributes that, hypothetically, reflect flower adaptations to certain pollination vectors are known as “pollination syndromes” (Faegri & van der Pijl 1979). These syndromes are useful to organise the floral diversity according to their functional traits and to formulate postulates of which pollination vectors led to the floral adaptation of unstudied species (Ollerton *et al.* 2009; Alcântara & Lohmann 2010).

Comparative studies of floral morphology and pollination syndromes underlie our knowledge on ecology and evolution of plant-pollinator interactions (Smith 2010), but there is still little evidence as to how floral morphologies have shifted during the evolutionary time (Alcântara & Lohmann 2010). A phylogenetic perspective to study communities allows us to shed light into the influence of historical and ecological processes on community assembly and to complement ecological knowledge with evolutionary information (Webb *et al.* 2002). In this sense, phylogeny represents a source of important biological information that can be used to identify historical and recent evolutionary strategies (Jombart *et al.* 2010). Information on phylogeny is of crucial importance if the morphology and pollination of different species are to be compared (Ambruster 1996), and such works gain much in value when carried out in the natural environment within which traits are expressed and pollinators choose among species and individuals (Galen 1996).

Studying the phylogenetic patterns of trait variation allows formation of postulates about the evolutionary pathways that led to the trait values of extant species (Jombart *et al.* 2010). Many biological patterns are phylogenetically structured: inheritance from a common ancestor and phylogenetic inertia may cause trait values to be similar across closely related species (“positive phylogenetic signal”; Jombart *et al.* 2010). However, traits might also be affected by variations relating to ecological conditions experienced by the species, what might lead closely related species to present dissimilar trait values, or distantly related species to share similar trait values (“negative phylogenetic signal”; Jombart *et al.* 2010). Usually, one can only access phylogenetic signal when dealing with univariate data, but new methods, such the phylogenetic principal component analysis (Jombart *et al.* 2010), were designed to detect phylogenetic structures observable in multivariate data. When using this approach, global and local phylogenetic structures arise: the former most often results from

positive phylogenetic autocorrelation and the last, from negative phylogenetic signal (Jombart *et al.* 2010).

Besides the pattern of distribution of trait values through a phylogenetic tree, one could also be interested in finding out how the functional diversity of traits is structured in the phylogeny. If so, trait diversity could be decomposed through the tree nodes by using the quadratic entropy index proposed by Pavoine *et al.* (2010). If the rate of evolution is drastically high in a single branch of the tree or if the rate of evolution was higher in the past, trait diversity can be organised so that only one node expresses the whole diversity. When few groups have high contributions to trait diversity while many have low or no contributions, trait diversity can be evenly distributed across few nodes. When diversification rate was higher in the past, trait diversity can be clustered near the root, but when diversification rate was higher more recently, trait diversity can be clustered near the tips.

The Brazilian cerrado is a vegetation type ranging from grassland to woodland, but in which savannic formations are predominant (Bourlière & Hadley 1983). In the savanna formations of the cerrado vegetation, the herbaceous component is almost continuous, interrupted only by shrubs and trees in variable densities; fire is frequent and important; and there is a strong climatic seasonality, with alternating wet summers and dry winters (Bourlière & Hadley 1983, Williams *et al.* 1997). In the cerrado, as in other vegetation types, plant-pollinator relationships seem to involve plant species guilds associated to certain pollinator groups (Oliveira & Gibbs 2000). Oliveira and Gibbs (2000) and Martins and Batalha (2006) classified cerrado woody species into the following pollination syndromes: (1) “bees”, (2) “small generalist insects”, (3) “beetles”, (4) “moths”, (5) “birds”, (6) “bats”, and (7) “wind”. Although many animal groups are important to cerrado species, bees and small generalist insects are the more frequent pollinators (Oliveira & Gibbs 2000, Gottsberger & Silberbauer-

Gottsberger 2006, Martins & Batalha 2006).

We studied the relationships between floral traits associated to pollination, pollination syndromes, and the phylogeny of cerrado woody species, trying to answer the following questions: (1) Are pollination syndromes consistent? Since Martins and Batalha (2006), working with woody cerrado species, corroborated the consistency only of rare syndromes, we expected the “bees” and “small generalist insects” syndromes to be indistinguishable from each other when taking all floral traits simultaneously into account; (2) Which traits are associated to each syndrome? We expected “bees” and “small insect syndromes” to be associated to higher nectar concentration, and to be open or present short corolla lengths; “beetle flowers” to present large proportions; “moths” flowers syndrome to have low nectar concentration, and to have a long and narrow tube; “bird flowers” to be related to low nectar concentration, and slightly narrow tubular corollas; “bat flowers” to present large and wide tubular morphologies; and “wind” syndromes to be associated small sizes and no nectar (Faegri & van der Pijl 1979, Endress 1996, Tripp & Manos 2008, Martén-Rodríguez *et al.* 2010); (3) Do floral traits present phylogenetic signal? Because of phylogenetic inertia, we expected traits to present positive phylogenetic signal; (4) Extracting synthetic variables, are there global and local phylogenetic structures? We expected both global and local structures to be present, both phylogenetic inertia and pollinator-driven adaptation must be important to determine floral morphologies; (5) Are trait values of the species in the phylogeny organised so that one or few nodes express the whole trait diversity? We expected trait diversity to be concentrated in few nodes, corresponding to shifts in pollinator syndromes; (6) Are trait values organised within the phylogeny so that trait diversity is clustered near the root or near the tips? Since, among cerrado species, trait diversity of vegetative traits was higher in mid-Cretaceous, coinciding with the major species diversification of angiosperms (Batalha *et al.*

2011), we expected trait diversity to be clustered near the root.

METHODS

The study area is located in São Carlos, São Paulo State, southeastern Brazil, approximately at 21°58'05''S and 47°52'10''W, 890 m high (Silva and Batalha 2011). Regional climate is classified as Cwa (Köppen 1931), that is, warm temperate with dry winters and wet summers. Total annual rainfall and mean annual temperature are 1,339 mm and 22.1°C, respectively (Oliveira and Batalha 2005). The area is covered by woodland cerrado (“cerrado *sensu stricto*” *sensu* Coutinho 1978), growing on Oxisol (Silva & Batalha 2011). We placed a grid with 100 contiguous quadrats, each with 5 m x 5 m, distributed in 10 rows. We sampled all woody individuals, defined as those with stem diameter equal to or higher than 3 cm at soil level (SMA 1997). We identified them to species level and classified them into families according to Bell et al. (2010). We checked species names, synonyms, and authorities with Plantminer (Carvalho *et al.* 2010).

From July 2011 to June 2012, we visited the plots twice a week and collected flowers of reproductive individuals, sampling 15-25 flowers per species, from 3-5 randomly selected individuals. For those species that did not flower within the quadrats, we collected flowers of reproductive individuals in the surrounding area. Flower morphological traits seem to be important in shaping flower-visitor interactions (Junker *et al.* 2012), and, according to the pollination syndrome concept, flowers of species pollinated by the same group of animals should present similar trait values, selected by their pollinators. Traits related both to animal attraction and to pollen placement are liable to natural selection (Rosas-Guerrero *et al.* 2010): flower attractiveness can be selected according to pollinator preference for some colours,

shapes, sizes, and odours (Levin & Anderson 1970); and flower reproductive structures can be selected according to pollinator size and behaviour, since these animals might contact anthers and stigma while foraging in the flowers (Rosas-Guerrero *et al.* 2010). We studied traits associated both to attractiveness and to the spatial fit between flower and its pollinator. So, for each species studied, we measured the following functional and morphological traits important to pollination (Dafni & Neal 2005, Galetto & Bernardello 2005, Tripp & Manos 2008, Alcântara & Lohman 2011): (1) nectar concentration, (2) corolla diameter, (3) corolla base diameter, (4) corolla length, (5) calyx diameter, (6) calyx length, (7) anther area, and (8) stigma area (Fig. 1). We measured the nectar concentration using a Calmex digital refractometer; when a certain species did not present nectar, we considered its nectar concentration as equal to zero. We used a digital caliper to measure corolla diameter, corolla base diameter, corolla length, calyx diameter, and calyx length. To calculate anther area, we multiplied its length and width; and, depending on the stigma morphology, we calculated its area as two planes ($2 \times \text{length} \times \text{width}$ for bifid stigmas) or as a cylindrical area ($\pi \times \text{diameter}^2 + (2 \times \pi \times \text{diameter}) \times \text{length}$ for globose stigmas). We removed “stigma area” from subsequent analyses, because it was highly correlated with corolla length.

Based on the literature (for example, Oliveira & Gibbs 2000, Gottsberger & Silberbauer-Gottsberger 2006), we included all species in the following pollination syndromes: (1) bees, (2) small generalist insects, (3) beetles, (4) moths, (5) hummingbirds, (6) bats, and (7) wind. We also constructed a phylogenetic tree for the species sampled using Mesquite (Maddison and Maddison 2011) and the consensus tree in Bell *et al.* (2010) as reference. We improved tree resolution by consulting studies on specific clades, such as Ericales (Doyle *et al.* 2000), Fabales (Wojciechowiski 2003, Lavin *et al.* 2005, Ribeiro *et al.* 2007), Gentianales (Bremer 2009, Bremer & Erikson 2009), Malpighiales (Davis & Anderson, Qiu *et al.* 2010, Soltis *et*

al. 2011), Myrtales (Clausing & Renner 2001, Lucas *et al.* 2007, Lucas *et al.* 2010, Goldenberg *et al.* 2008, Reginato *et al.* 2010, Michelangeli *et al.* 2013). We placed undated nodes evenly between dated nodes.

As flowers are integrated units that may require a precise conjunction of floral attributes to function properly (Bissel & Diggle 2008), it is important to use multivariate approaches to understand better the selective pressures of pollinators upon floral traits (Rosas-Guerrero *et al.* 2010). To answer the first and second questions, we did a detrended correspondence analysis (Jongman *et al.* 1995). If the pollination syndromes were consistent, they should occupy different portions of the hyperdimensional volume. We also did a multivariate analysis of variance (Anderson 2001) to test whether the most frequent syndromes occupied significantly different portions of the hyperdimensional volume. To answer the third question, we used Blomberg's K (Blomberg *et al.* 2003). If there is no phylogenetic signal, K approaches 1; if there is a positive phylogenetic signal, or closely related species are more similar than expected by chance, K is higher than 1; if there is a negative phylogenetic signal, or closely related species are more different than expected by chance, K is lower than 1 (Ackerly 2009). To answer the fourth question, we did a phylogenetic principal component analysis (Jombart *et al.* 2010), which associates phylogenetic information to multivariate data, extracting the main patterns existent on the phylogeny. To answer the fifth and sixth questions, we decomposed trait diversity across the phylogenetic tree and tested whether trait diversity was concentrated in a single node, in few nodes, at the root, or at the tips (Pavoine *et al.* 2010). We did all the analyses using the packages “ade4” (Dray & Dufour 2007), “adephylo” (Jombart & Dray 2008), “ape” (Paradis *et al.* 2004), “geiger” (Harmon *et al.* 2009), and “vegan” (Oksanen *et al.* 2012) developed for R (R Development Core Team 2010). We also used the “decdiv” function (Pavoine *et al.* 2010).

RESULTS

We sampled flowers of 39 cerrado woody species (Table 1), most of which were included either in the “bees” (19 species) or “small generalist insects” (14 species) syndromes. Only two species were included in the “moths” syndrome, and the other syndromes (“beetles”, “bats”, “hummingbirds”, and “wind”) presented only one species each. Overall, different syndromes occupied different portions of the diagram (Fig. 1). Both “bats” and “bees” syndromes were related to high corolla base diameter, but the former was related to high nectar concentration and the latter was related to high corolla diameter. “Beetles flowers” were related to high corolla diameter. Both the “hummingbirds” and “moths” syndromes were related to long corollas and nectariferous flowers, whereas the “small generalist insects” flowers were related to high nectar concentration. Finally, the wind pollinated syndrome was associated with a relatively large anther area, at least when this area was compared to other floral traits on the same species. When we considered the two most frequent syndromes, “bees” and “small generalist insects”, they were significantly different ($P = 0.002$).

All of the traits presented phylogenetic signal ($P < 0.05$; Table 2), most of them with negative signal and only nectar concentration and corolla length with positive signal. In the phylogenetic principal component analysis (Figs. 2, 3, and 4), we found both global and local components, that is, positive and negative phylogenetic signal, respectively. Corolla length was the trait that contributed the most to the global component, whereas corolla base diameter was the trait that contributed the most to the local component. On the one hand, trait diversity was not concentrated neither on a single node ($P = 0.248$) nor at the root or tips ($P = 0.699$); on the other hand, trait diversity was concentrated on few nodes ($P = 0.002$; Fig. 5).

DISCUSSION

The idea that floral traits reflect plant adaptations to their pollinators has been discussed and corroborated for a long time, since Sprengel (1793) until the recent works of Tripp and Manos (2008), Alcântara and Lohman (2010), Martén Rodríguez *et al.* (2010). But, as was pointed on the introduction, the pollinator-driven selection of floral traits has also been contradicted (Herrera 1996, Waser *et al.* 1996, Torres & Galetto 2002, Martins & Batalha 2006, Ollerton *et al.* 2009). If flowers are specialized, this may be evident on an ordination where distinct regions of the hyperdimensional volume being occupied by species with similar pollination systems (Tripp & Manos 2008). Our results corroborated the existence of the two major pollination syndromes, “bees” and “small generalist insects”, the former predominantly with large, nectarless flowers, and the latter with small and highly concentrated nectar. Also studying cerrado woody species, Martins and Batalha (2006) did not find differences between the two syndromes, but they used only binary and categorical variables, which may have caused loss of information. We postulate that both syndromes are consistent and reflect adaptations to different pollination vectors, as the others syndromes, whose flowers share different attributes (Martins & Batalha 2006).

The “pollinator syndrome” concept must take into account that pollinators form a functional group, with animals behaving the same way (Fenster *et al.* 2004). The selective pressure caused by these functional groups should favour the integration of floral traits in a way that flowers function as an unity (Rosas-Guerrero *et al.* 2010). Correlated traits indicate the existence of adaptative phenotypes that evolved under a pollinator syndrome context (Alcântara & Lohmann 2010). We found correlated traits, such as corolla length and stigma area, corolla base diameter and corolla diameter, calyx diameter and anther area, and nectar

concentration and corolla length, suggesting pollinator-driven diversification. The correlation between corolla length and nectar production in cerrado species has already been pointed out by Silberbauer-Gottsberger and Gottsberger (1988): the position of the stigmas and anthers in these flowers forces the animals to contact them while seeking for nectar in the bottom of the corolla tube (Silberbauer-Gottsberger & Gottsberger 1988).

Pollination syndromes must be treated as auxiliary information, which can help us to summarise floral diversity and predict the pollinators of an unstudied species (Ollerton *et al.* 2009, Alcântara & Lohmann 2010). Pollinators may be important selective agents on floral morphology, but since species evolve within a community, pollinators are not the only source of selection (Herrera 1996, Wilson & Thomson 1996, Geber & Moeller 2006, Strauss & Whittall 2006). For instance, antagonists, as nectar robbers, herbivores, and pathogens (Irwin *et al.* 2004, Strauss & Whittall 2006), or abiotic effects, as drought, heat, and rainfall (Strauss & Whittall 2006), can also select floral traits. Nevertheless, pollinators are likely to have been the main driving factor shaping floral traits (Strauss & Whittall 2006), and the contrasting characters of flowers pollinated by different types of animals are almost certainly adaptive (Wilson & Thomson, 1996).

Nectar concentration and corolla length were the only traits with positive phylogenetic signal, appearing to be conservative traits, less liable to selection. Most of the traits presented negative phylogenetic signal, pointing out convergent evolution (Webb *et al.* 2002). In such a case, most traits were labile and adaptive, with distantly related species presenting similar values. Independent origins of particular floral trait values suggest pollinator-driven diversification (van der Niet & Johnson 2012). Thus, we postulate that, in the cerrado, diversification of floral traits has been driven by pollinators. If so, one should expect shifts in pollination syndromes to be correlated with floral traits across the phylogenetic tree.

When we took into account all traits simultaneously, we found both local and global patterns. The presence of global patterns indicates that in longer branches of the phylogeny traits tend to be more conservative, whereas the presence of local patterns indicates that in shorter branches traits tend to be phylogenetically divergent (Jombart *et al.* 2010). The conservation on longer branches reflects general patterns of angiosperm orders, whereas the divergence on shorter branches may indicate floral adaptation of closely related plants to different pollinators. Global phylogenetic structures are associated to close-to-root events of diversification, whereas local phylogenetic structures are associated to close-to-tips events (Jombart *et al.* 2010). Since we found both local and global patterns, the results of the phylogenetic ordination were in accordance with those of the trait diversity decomposition, which showed that trait diversity is concentrated neither close to the root, nor close to the tips of the tree.

Corolla length contributed the most to global patterns. Since global patterns most often are a result of positive phylogenetic signal, corolla length should be highly structured towards the phylogeny (Jombart *et al.* 2010). Indeed, this trait presented positive phylogenetic signal among cerrado woody species. For instance, tubular flowers, usually longer, were restricted to the Asterids (*Myrsine umbellata* to *Aegiphilla lhotzkiana* clade). However, a single trait might present a general pattern of positive phylogenetic signal (global structure), but also strong localised trait variations in a single lineage (local structure; Jombart *et al.* 2010). As a matter of fact, although corolla length presented a positive phylogenetic signal, in some branches it was less structured. Nectar concentration also presented positive phylogenetic signal. Flowers without nectar were predominant among Malpighiaceae, Melastomataceae, and Myrtaceae. Among cerrado woody species, members of these families are melittophilous, what may have been important to the separation between “bees” and “small generalist

insects” syndromes.

Corolla base diameter contributed the most to local patterns, which are associated with negative phylogenetic signal (Jombart *et al.* 2010). Indeed, this trait presented negative phylogenetic signal among cerrado woody species. For example, unrelated species, such as *Virola sebifera*, *Guapira opposita*, and *Daphnopsis fasciculata*, presented equally high negative scores in the phylogenetic principal component analysis. Since the cerrado is a recent vegetation type, with most of its species appearing less than 10 million years ago (Simon *et al.* 2009), it is possible that this trait – and all the others with negative signal – diverged more recently as a response of plant adaptation to cerrado pollinators, whose frequency might be different from that of the late pleistocenic forest pollinators. Since competition among related species are more intense (Ridley 2003), pollinator shift and divergence of floral morphology in shorter branches may be a consequence of this intense competition.

Trait diversity was skewed toward few, highly diverse nodes of the tree, indicating that diversification of floral traits in cerrado woody species was concentrated on a few nodes of the tree (Pavoine *et al.* 2010). When taking into account vegetative traits, trait diversity in cerrado woody species was concentrated near the root, which may be related to the major diversification of angiosperms in mid-Cretaceous (Batalha *et al.* 2011). Since pollinator change may cause trait diversification (Whittall & Hodges 2007), clades that concentrate higher trait diversity can be those in which pollinator change occurred more intensively or more frequently, whether during the early angiosperms diversification or during the more recent times. The radiation of angiosperms is greatly associated with the diversification of floral forms, which are associated to pollinator pressures (Faegri & van der Pijl 1979), but we postulate that floral diversity in the cerrado may be attributed partly to early angiosperm

adaptation to mid-Cretaceous pollinators, and partly to adaptations to the cerrado pollination environment. As increased floral trait diversity is potentially associated with increased niches, which may be occupied by more diverse flower visitors (Junker *et al.* 2012), it is possible that cerrado pollinator diversity increased following the same pattern as floral traits.

South America presents one of the world's greatest plant diversity (Olmstead 2013), and much of this diversity can be attributed to ecological interactions (Hughes *et al.* 2013). In this continent, we find some of the most diverse vegetation types on Earth, populated in high proportion by plant groups that originated and diversified in situ (Olmstead 2013).

Malpighiaceae (Davis *et al.* 2002), Bignoniaceae (Olmstead *et al.* 2009), and Verbenaceae (Marx *et al.* 2010) are families that originated and diversified early in South America.

Cerrado lineages started to diversify less than 10 million years ago, probably from mesic forest species (Pennington *et al.* 2006, Simon *et al.* 2009). We postulate that the ecological relationships between cerrado woody plants and their pollinators must have played an important role on species diversification in this vegetation type. Both evolutionary relationships among species and ecological interactions between plants and their pollinators were and still are important to drive floral diversity in the cerrado.

Acknowledgments

We are grateful to Capes and CNPq, for the scholarship granted to the authors; to Danilo Munhiz da Silva, Leonardo José Dalla Costa, Nathália Rossati and Pavel Dodonov, for helping us in field; and to Prof. Maria Inês Salgueiro Lima, for providing space in her lab for our data collection.

Literature cited

- ACKERLY, D. 2009. Conservatism and diversification of plant functional traits: Evolutionary rates versus phylogenetic signal. *PNAS* 106: 19699-19706.
- ALCÂNTARA, S., AND L. G. LOHMAN. 2010. Contrasting phylogenetic signals and evolutionary rates in floral traits of Neotropical lianas. *Biol. J. Linn. Soc.* 102: 378-390.
- ANDERSON, M. J. 2001. A new method for non-parametric multivariate analysis of variance. *Aust. Ecol.* 26: 32-46.
- ARMBRUSTER, W. S. 1996. Evolution of floral morphology and function: an integrative approach to adaptation, constraint and compromise in *Dalechampia* (Euphorbiaceae). *In* D. G. Lloyd, and S. C. H. Barrett (Eds.). *Floral biology: studies on floral evolution in animal-pollinated plants*, pp. 241-272. Chapman and Hall, New York, U.S.A.
- ARMBRUSTER, W. S. 1997. Exaptations link evolution of plant-herbivore and plant-pollinator interactions: a phylogenetic inquiry. *Ecology* 78: 1661-1672.
- BASCOMPTE, J., AND P. JORDANO. 2007. Plant-animal mutualistic networks: the architecture of biodiversity. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 38: 567-93.
- BATALHA, M. A., I. A. SILVA, M. V. CIANCIARUSO, AND G. H. CARVALHO. 2011. Trait diversity on the phylogeny of cerrado woody species. *Oikos* 120: 1741-1751.
- BELL, C. D., D. E. SOLTIS, AND P. S. SOLTIS. 2010. The age and diversification of the angiosperms re-revisited. *Am. J. Bot.* 97: 1296-1303.
- BISSEL, E. K., AND P. K. DIGGLE. 2008. Floral morphology in *Nicotiana*: architectural and temporal effects on phenotypic integration. *Int. J. Plant Sci.* 169: 171-180.
- BLOMBERG, S. P., T. GARLAND, AND A. R. IVES. 2003. Testing for phylogenetic signal in comparative data: Behavioral traits are more labile. *Evolution* 57: 717-745.

- BOULIÈRE, F., AND M. HADLEY. 1983. Present-day savannas: an overview. *In* D. W. Goodall (Ed.). *Ecosystems of the world – tropical savannas*, pp. 1-17. Elsevier, Amsterdam, Netherlands.
- BREMER, B. 2009. A review of molecular phylogenetic studies of Rubiaceae. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 96: 4-26.
- BREMER, B., AND T. ERIKSON. 2009. Time tree of Rubiaceae: phylogeny and dating the family, subfamilies and tribes. *Int. J. Plant Sci.* 170: 766-793.
- CARVALHO, G. H., M. V. CIANCIARUSO, AND M. A. BATALHA. 2010. Plantminer: a web tool for checking and gathering plant species taxonomic information. *Environ. Modell. Softw.* 25: 815-816.
- CLAUSING, G., AND S. S. RENER. 2001. Molecular phylogeny of Melastomataceae and Memecylaceae: implications for character evolution. *Am. J. Bot.* 88: 486-498.
- COUTINHO, L. M. 1978. O conceito de cerrado. *Rev. Bras. Bot.* 1: 17-23.
- DAFNI, A., AND P. R. NEAL. 2005. Advertisement in flowers: flower shape and size. *In* A. Dafni, P. G. Kevan, and B. C. Husband (Eds.). *Practical pollination biology*, pp.149-156. Environquest, Ontario, Canada.
- DAVIS, C. C., C. D. BELL, S. MATHEWS, AND M. J. DONOGHUE. 2002. Laurasian migration explains Gondwanan disjunctions: evidence from Malpighiaceae. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 99: 6833-6837.
- DAVIES, C. C., AND W. R. ANDERSON. 2010. A complete generic phylogeny of Malpighiaceae inferred from nucleotide sequence data and morphology. *Am. J. Bot.* 97: 2031-2048
- DOYLE, J. J., J. A. CHAPPILL, D. C. BAILEY, AND T. KAJITA. 2000. Towards a comprehensive phylogeny of legumes: evidence from rbcL sequences and non-molecular data. *In* P. S.

- Herendeen, and A. Bruneau (Eds.). *Advances in Legume Systematics*, pp: 1-20. Royal Botanic Gardens, London, UK.
- DRAY, S., AND A. B. DUFOUR. 2007. The ade4 package: implementing the duality diagram for ecologists. *J. Stat. Softw.* 22: 1-20.
- ENDRESS, P. K. 1996. *Diversity and evolutionary biology of tropical flowers*. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- FAEGRI, K., AND VAN DER PIJL, L. 1979. *The principles of pollination biology*. Pergamon, Oxford, UK.
- FENSTER, C. B., W. S. ARMBRUSTER, P. WILSON, M. R. DUDASH, AND J. D. THOMSON. 2004. Pollination syndromes and floral specialization. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst* 35: 375-403.
- GALEN, C. 1996. The evolution of the floral form: Insights from an alpine wildflower, *Polemonium viscosum* (Polemoniaceae). In D. G. Lloyd, and S. C. H. Barrett (Eds.). *Floral biology: studies on floral evolution in animal-pollinated plants*, pp. 273-291. Chapman and Hall, New York, U.S.A.
- GALETTO, L., AND G. BERNARDELLO. 2005. Rewards in flowers: nectar. In A. Dafni, P. G. Kevan, and B. C. Husband (Eds.). *Practical pollination biology*. Environquest, Ontario, Canada.
- GEBER, M. A., AND D. A. MOELLER. 2006. Pollinator responses to plant communities and implications for reproductive character evolution. In L. D. Harder, and S. C. H. Barrett (Eds.). *The Ecology and Evolution of Flowers*. Oxford University Press, Oxford, UK.
- GOLDENBERG, R., D. S. PENNEYS, F. ALMEDA, W. S. JUDD, AND F. A. MICHELANGELI. 2008. Phylogeny of *Miconia* (Melastomataceae): patterns of stamen diversification in a megadiverse neotropical genus. *Int. J. Plant Sci.* 169: 963-979.

- GOTTSBERGER, G., AND SILBERBAUER-GOTTSBERGER, I. 2006. Life in the cerrado: a South American tropical seasonal ecosystem. Vol II: pollination and seed dispersal. Reta Verlag, Ulm, Germany.
- HARDER, L. D., AND S. D. JOHNSON. 2009. Darwin's beautiful contrivances: evolutionary and functional evidence for floral adaptation. *New Phytol.* 183: 530-545.
- HARMON, L., J. WEIR, C. BROCK, R. GLOR, W. CHALLENGER, AND G. HUNT. 2009. Geiger: Analysis of evolutionary diversification. URL: <http://CRAN.R-project.org/package=geiger>.
- HERRERA, C. M. 1996. Floral traits and plant adaptation to insect pollinators: a devil's advocate approach. *In* D. G. Lloyd, and S. C. H. Barrett (Eds.). *Floral biology: studies on floral evolution in animal-pollinated plants*, pp. 65-87. Chapman and Hall, New York, U.S.A.
- HUGHES, C. E., R. T. PENNINGTON, AND A. ANTONELLI. 2013. Neotropical Plant Evolution: Assembling the Big Picture. *Bot. J. Linn. Soc.* 171: 1-18
- IRWIN, R. E., L. S. ADLER, AND A. K. BRODY. 2004. The dual role of floral traits: pollinator attraction and plant defence. *Ecology* 85: 1503-1511.
- JOMBART, T., AND S. DRAY. 2008. Adephylo: exploratory analyses for the phylogenetic comparative method. URL: <http://cran.r-project.org/web/packages/adephylo/index.html>.
- JOMBART, T., S. PAVOINE, S. DEVILLARD, AND D. PONTIER. 2010. Putting phylogeny into the analysis of biological traits: a methodological approach. *J. Theor. Biol.* 264: 693-701.
- JONGMAN, R. H. G., C. J. F. BRAAK, AND O. F. R. VAN TONGEREN. 1995. Data analysis in community and landscape ecology. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- JUNKER, R. R., N. BLÜTHGEN, T. BREHM, J. BINKENSTEIN, J. PAULUS, H. M. SCHAEFER, AND M. STANG. 2012. Specialization on traits as basis for the niche-breadth of flower visitors

- and as structuring mechanism of ecological networks. *Func. Ecol.*
doi: 10.1111/1365-2435.12005
- KÖPPEN, W. 1931. *Grundriss der Klimakunde*. De Gruyter, Berlin, Germany.
- LAVIN, M., P. S. HERENDEEN, AND M. F. WOJCIECHOWSKI. 2005. Evolutionary rates analysis of Leguminosae implicates a rapid diversification of lineages during the Tertiary. *Syst. Biol.* 54: 575–594.
- LEVIN, D. A., AND W. W. ANDERSON. 1970. Competition for pollinators between simultaneously flowering species. *Am. Nat.* 104: 455-467.
- LUCAS, E. J., S. A. HARRIS, F. F. MAZINE, S. R. BELSHAM, E. M. NIC LUGHADHA, A. TELFORD, P. E. GASSON, AND M. W. CHASE. 2007. Suprageneric phylogenetics of Myrteae, the generically richest tribe in Myrtaceae (Myrtales). *Taxon* 56: 1105-1128
- LUCAS, E. J., K. MATSUMOTO, S. A. HARRIS, E. M. NIC LUGHADHA, B. BENARDINI, AND M. W. CHASE. 2010. Phylogenetics, morphology, and evolution of the large genus *Myrcia* s.l. (Myrtaceae). *Int. J. Plant Sci.* 172: 915-934.
- MARTÉN-RODRÍGUES, S., C. B. FENSTER, I. AGNARSSON, L. E. SKOG, AND E. A. ZIMMER. 2010. Evolutionary breakdown of pollination specialization in a Caribbean plant radiation. *New Phytol.* 188: 403-417.
- MARTINS, F. Q., AND M. A. BATALHA. 2006. Pollination systems and floral traits in cerrado woody species of the Upper Taquari region (Central Brazil). *Braz. J. Biol.* 66: 543-552.
- MARX, H. E., N. O'LEARY, Y-W. YUAN, P. LU-IRVING, D. C. TANK, M. MÚLGURA, R. G. OLMSTEAD. 2010. A molecular phylogeny and classification of Verbenaceae. *Am. J. Bot.* 97: 1647-1663.

- MICHELANGELLI, F. A., P. J. F. GUIMARAES, D. S. PENNEYS, F. ALMEDA, AND R. KRIEBEL. 2013. Phylogenetic relationships and distribution of New World Melastomeae (Melastomataceae). *Bot. J. Linn. Soc.* 171: 38-60
- MOLDENKE, A. R., AND P. G. LINCOLN. 1979. Pollination ecology in montane Colorado. *Phytologia* 42: 349-379.
- OKSANEN, J., F. G. BLANCHET, R. KINDT, P. LEGENDRE, P. R. MINCHIN, R. B. O'HARA, G. L. SIMPSON, P. SOLYMOS, M. H. H. STEVENS, H. WAGNER. 2012. *Vegan: community ecology package*. URL: <http://cran.r-project.org/web/packages/vegan/index.html>.
- OLIVEIRA, F. F., AND M. A. BATALHA. 2005. Lognormal abundance distribution of woody species in a cerrado fragment (São Carlos, southeastern of Brazil). *Rev. Bras. Bot.* 28: 39-45.
- OLIVEIRA, P. E., AND P. E. GIBBS. 2000. Reproductive biology of woody plants in a cerrado community of central Brazil. *Flora* 195: 311-329.
- OLLERTON, J., R. ALARCO, N. M. WASER, M. V. PRICE, S. WATTS, L. CRANMER, A. HINGSTON, C. I. PETER, AND J. ROTENBERRY. 2009. A global test of the pollination syndrome hypothesis. *Ann. Bot.* 103: 1471-1480.
- OLMSTEAD, R. G., M. L. ZJHRA, L. G. LOHMANN, S. O. GROSE, A. J. ECKERT. 2009. A molecular phylogeny and classification of Bignoniaceae. *Am. J. Bot.* 96: 655-663.
- OLMSTEAD, R. G. 2013. Phylogeny and biogeography in Solanaceae, Verbenaceae and Bignoniaceae: a comparison of continental and intercontinental diversification patterns. *Bot. J. Linn. Soc.* 171(1): 80-102.
- PARADIS, E., J. CLAUDE , AND K. STRIMMER. 2004. APE: analyses of phylogenetics and evolution in R language. *Bioinformatics* 20: 289–290.

- PAVOINE, S., M. BAGUETTE, AND M. B. BONSALE. 2010. Decomposition of trait diversity among the nodes of a phylogenetic tree. *Ecol. Monogr.* 80: 485-507.
- PENNINGTON, R. T., J. E. RICHARDSON, AND M. LAVIN. 2006. Insights into the historical construction of species-rich biomes from dated plant phylogenies, neutral ecological theory and phylogenetic community structure. *New Phytol.* 172: 605-616.
- POTTS, S. G., J. C. BIESMEIJER, C. KREMEN, P. NEUMANN, O. SCHWEIGER, AND W. E. KUNIN. 2010. Global pollinator declines: trends, impacts and drivers. *Trends Ecol. Evol.* 25: 345-353.
- QIU, Y-L, L. LI, B. WANG, J. Y. XUE, T. A. HENDRY, R-Q. LI, J. W. BROWN, Y. LIU, G. T. HUDSON, AND Z. D. CHEN. 2010. Angiosperm phylogeny inferred from sequences of four mitochondrial genes. *J. Syst. Evol.* 48: 391-425.
- R DEVELOPMENT CORE TEAM. 2010. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna. URL: <http://www.R-project.org/>.
- REGINATO, M., F. A. MICHELANGELI, AND R. GOLDENBERG. 2010. Phylogeny of Pleiochiton (Melastomataceae, Miconieae): total evidence. *Bot J. Linn. Soc.* 162: 423-434.
- RIBEIRO, R. A., M. LAVIN, J. P. LEMOS-FILHO, C. V. MENDONÇA-FILHO, F. R. SANTOS, AND M. B. LOVATO. 2007. The genus *Machaerium* (Leguminosae) is more closely related to *Aeschynomene* sect. *ochopodium* than to *Dalbergia*: inferences from combined sequence data. *Syst. Bot.* 32(4): 762-771
- RIDLEY, M. 2003. *Evolution*. Blackwell Science, Cambridge, UK.
- ROSAS-GUERRERO, V., M. QUESADA, W. S. ARMBRUSTER, R. PÉREZ-BARRALES, AND S. D. SMITH. 2010. Influence of pollination specialization and breeding system on floral integration and phenotypic variation in *Ipomoea*. *Evolution* 65(2): 350-364.

- SILBERBAUER-GOTTSBERGER, I., AND G. GOTTSBERGER. 1988. A polinização de plantas do cerrado. *Rev. Bras. Biol.* 48: 651-663.
- SILVA, D. M., AND M. A. BATALHA. 2011. Defense syndromes against herbivory in a cerrado plant community. *Plant Ecol.* 212: 181-193.
- SIMON, M. F., R. GREYER, L. P. QUEIROZ, C. SKEMA, R. T. PENNINGTON, AND C. E. HUGHES. 2009. Recent assembly of the Cerrado, a neotropical plant diversity hotspot, by in situ evolution of adaptations to fire. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A* 106: 20359- 20364.
- SMA. 1997. Cerrado: bases para a conservação e uso sustentável de áreas de cerrado do Estado de São Paulo. Secretaria do Estado do Meio Ambiente, São Paulo, Brazil.
- SMITH, S. D. 2010. Using phylogenetics to detect pollinator-mediated floral evolution. *New Phytol.* 188: 354-363.
- SOLTIS, D. E., S. A. SMITH, N. CELLINESE, K. J. WURDACK, D. C. TANK, S. F. BROCKINGTON, N. F. REFULIO-RODRIGUEZ, J. B. WALKER, M. J. MOORE, B. S. CARLSWARD, C. D. BELL, M. LATVIS, S. CRAWLEY, C. BLACK, D. DIOUF, Z. XI, C. A. RUSHWORTH, M. A. GITZENDANNER, K. J. SYTSMA, Y-L QIU, K. W. HILU, C. C. DAVIS, M. J. SANDERSON, R. S. BEAMAN, R. G. OLMSTEAD, W. S. JUDD, M. J. DONOGHUE, AND P. S. SOLTIS. 2011. Angiosperm phylogeny: 17genes, 640 taxa. *Am. J. Bot.* 98: 704–730.
- SPRENGEL, C. K. 1793. The secret of nature in the form and fertilisation of flowers discovered. *In* D. G. Lloyd, and S. C. H. Barrett (Eds.). *Floral biology: studies on floral evolution in animal pollinated plants*. Chapman and Hall, New York, U.S.A.
- STRAUSS, S. Y. AND J. B. WHITTALL. 2006. Non-pollinator agents of selection on floral traits. *In* L. D. Harder, and S. C. H. Barrett (Eds.) *The Ecology and Evolution of Flowers*. Oxford University Press, Oxford, UK.

- TORRES, C., AND L. GALETTO. 2002. Are nectar sugar composition and corolla tube length related to the diversity of insects that visit Asteraceae flowers? *Plant Biol.* 4: 360-366
- TRIPP, E. A., AND P. S. MANOS. 2008. Is floral specialization an evolutionary dead-end? Pollination system transitions in *Ruellia* (Acanthaceae). *Evolution* 62: 1712-1737.
- VAN DER NIET, T., AND S. D. JOHNSON. 2012. Phylogenetic evidence for pollinator-driven diversification of angiosperms. *Trends Ecol. Evol.* 27: 353-361.
- WASER, N. M. 2006. Specialization and generalization in plant-pollinator interactions: a historical perspective. In N. M. Waser and J. Ollerton (Eds.). *Plant-pollinator interactions: from specialization to generalization*, pp. 3-17. The University of Chicago press, Chicago, U.S.A.
- WASER, N. M., L. CHITTKA, M. V. PRICE, N. M. WILLIAMS, AND J. OLLERTON. 1996. Generalization in pollination systems, and why it matters. *Ecology* 77: 1043-1060.
- WEBB, C. O., D. D. ACKERLY, M. A. MCPEEK, AND M. J. DONOGHUE. 2002. Phylogenies and community ecology. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 33: 475-505.
- WHITTALL, J. B., AND S. A. HODGES. Pollinator shifts drive increasingly long nectar spurs in columbine flowers. *Nature* 447(7): 706-710.
- WILLIAMS, R. J., B. A. MYERS, W. J. MULLER, G. A. DUFF, AND D. EAMUS. 1997. Leaf phenology of woody species in a north Australian tropical savanna. *Ecology* 78: 2542-2558.
- WILSON, P., AND J. D. THOMSON. 1996. How do flowers diverge? *In* D. G. Lloyd, and S. C. H. Barrett (Eds.). *Floral biology: studies on floral evolution in animal pollinated plants*. Chapman and Hall, New York, U.S.A.

WOJCIECHOWSKI, M. F. 2003. Reconstructing the phylogeny of legumes (Leguminosae): an early 21st century perspective. *In* B. B. Klitgaard, and A. Bruneau (Eds.). *Advances in legume systematics*. Royal Botanic Gardens, London, UK.

TABLE 1. Trait values of the cerrado woody species sampled in São Carlos, Southeastern

Brazil. NEC: nectar concentration, COD: corolla diameter, COL: corolla length, COB: corolla base diameter, CAD: calyx diameter, CAL: calyx length, ANA: anther area, SGA: stigma area. BAT: bats syndrome, BEE: bees, BTL: beetles, HBR: hummingbirds, MOT: moths, SIN: small generalist insects, WND: wind. * only ten nectar samples; ** only two nectar samples.

Species	Syndrome	NEC	COD	COL	COB	CAD	CAL	ANA	SGA
<i>Aegiphila lhotzkiana</i>	BEE	21.65	6.53	6.28	0.82	2.79	4.39	0.45	2.64
<i>Banisteriopsis megaphylla</i>	BEE	0.00	24.28	0.00	2.95	4.55	2.59	9.35	3.31
<i>Bauhinia rufa</i>	BAT	19.89	22.18	0.00	7.02	13.23	2.37	11.01	5.37
<i>Byrsonima coccolobifolia</i>	BEE	0.00	11.29	0.00	3.26	4.98	2.13	3.67	0.19
<i>Campomanesia adamantium</i>	BEE	0.00	21.43	0.00	4.90	11.13	0.00	0.44	0.71
<i>Casearia sylvestris</i>	SIN	20.29	0.00	0.00	0.55	3.01	2.12	0.08	0.77
<i>Daphnopsis fasciculata</i>	SIN	14.43	0.00	0.00	0.00	2.60	2.45	0.15	1.11
<i>Davilla rugosa</i>	BEE	0.00	18.95	0.00	1.63	10.33	0.00	0.29	1.42
<i>Diospyros hispida</i> *	MOT	14.09	10.68	11.54	3.38	7.51	9.95	1.94	3.61
<i>Erythroxylum cuneifolium</i> *	SIN	25.81	5.08	2.85	0.98	2.39	1.43	0.59	0.49
<i>Erythroxylum suberosum</i>	SIN	16.88	7.91	3.13	1.39	4.82	1.90	0.39	0.84
<i>Erythroxylum tortuosum</i>	SIN	24.32	8.55	2.78	1.71	4.44	1.69	0.30	0.87
<i>Gochnatia pulchra</i>	SIN	27.11	2.09	6.37	0.39	11.94	6.47	0.56	1.09
<i>Guapira opposita</i>	SIN	20.65	0.00	0.00	0.00	2.99	4.51	0.40	0.59
<i>Heteropteris umbellata</i>	BEE	0.00	9.74	0.00	1.39	2.31	1.55	0.69	0.45
<i>Lacistema hasslerianum</i>	WND	0.00	0.00	0.00	0.10	0.99	0.44	0.06	0.28
<i>Leandra lacunosa</i>	BEE	0.00	6.79	0.00	2.24	4.60	0.00	1.61	0.08
<i>Miconia albicans</i>	BEE	0.00	5.53	0.00	1.91	2.70	0.00	0.72	0.99
<i>Miconia ligustroides</i>	BEE	0.00	4.40	0.00	1.37	1.99	0.57	0.84	0.72
<i>Miconia rubiginosa</i>	BEE	0.00	4.01	0.00	1.39	1.97	0.90	1.07	0.77
<i>Myrcia bella</i>	BEE	0.00	7.74	0.00	2.48	4.59	0.00	0.10	0.31
<i>Myrcia guianensis</i>	BEE	0.00	6.28	0.19	2.46	3.70	0.00	0.10	0.35
<i>Myrcia rostrata</i>	BEE	0.00	5.33	0.00	2.44	3.84	0.00	0.08	0.38
<i>Myrcia splendens</i>	BEE	0.00	7.11	0.00	2.83	4.48	0.00	0.10	0.30
<i>Myrsine umbellata</i>	SIN	0.00	4.25	0.00	0.94	2.17	0.00	1.37	6.77
<i>Ocotea pulchella</i>	SIN	30.54	4.55	0.00	1.63	3.71	0.00	0.94	1.07
<i>Ouratea spectabilis</i>	BEE	0.00	24.87	0.00	2.00	18.64	0.00	7.97	0.34
<i>Palicourea rigida</i>	HBR	25.56	9.77	14.96	2.03	2.96	0.00	3.71	5.49
<i>Pera glabrata</i>	SIN	0.00	0.00	0.00	1.13	5.22	4.62	0.75	2.14
<i>Piptocarpha rotundifolia</i>	SIN	20.41	3.91	7.70	0.73	5.00	6.78	1.97	3.72
<i>Rudgea viburnoides</i>	SIN	22.29	9.85	5.98	1.44	3.41	1.72	0.86	3.50
<i>Schefflera vinosa</i> **	SIN	14.15	3.48	1.41	1.27	1.69	0.99	0.79	1.43
<i>Styrax ferrugineus</i>	BEE	29.82	16.69	9.11	2.31	4.38	4.77	8.98	0.94
<i>Tabebuia ochracea</i>	BEE	21.12	61.27	67.74	4.27	8.55	16.21	5.43	11.25
<i>Tibouchina stenocarpa</i>	BEE	0.00	65.34	0.00	5.26	14.63	0.00	8.48	1.05
<i>Tocoyena formosa</i>	MOT	18.41	27.98	105.28	3.33	4.74	2.63	11.65	16.16
<i>Virola sebifera</i>	SIN	0.00	0.00	0.00	0.00	1.99	3.31	0.27	0.91
<i>Vochysia tucanorum</i>	BEE	29.20	18.41	0.00	2.58	8.66	11.99	11.00	1.08
<i>Xylopia aromatica</i>	BTL	0.00	54.46	35.90	3.47	8.00	4.10	0.42	0.42

TABLE 2. *K* values (Blomberg et al. 2003) for each trait sampled in São Carlos,

Southeastern Brazil.

Trait	K	P
Nectar concentration	1.008	0.001
Corolla diameter	0.645	0.008
Corolla length	0.564	0.020
Corolla base diameter	1.386	0.001
Calyx diameter	0.700	0.004
Calyx length	0.845	0.001
Anther area	0.666	0.004

APPENDIX 1. *Pollination syndromes of cerrado woody species sampled in São Carlos,*

Southeastern Brazil, according to various authors. BAT: bats, BEE: bees, BTL: beetles,

HBR: hummingbirds, MOT: moths, SIN: small generalist insects, WND: wind.

Species	Syndromes	Author	Observation
<i>Aegiphila lhotzkiana</i> Cham.	BEE 6		
<i>Banisteriopsis megaphylla</i> (A. Juss.) B. Gates	BEE 1, 6, 8		For <i>Banisteriopsis</i> sp.
<i>Bauhinia rufa</i> Graham	BAT 1, 6, 8, 11, 12, 16,		
<i>Byrsonima coccolobifolia</i> Kunth	BEE 1, 3, 4, 6, 8, 12		
<i>Campomanesia adamantium</i> (Cambess.) O. Berg	BEE 7, 12, 17		
<i>Casearia sylvestris</i> Sw.	SIN 1, 4, 6, 9, 10, 12, 18, 20		
<i>Daphnopsis fasciculata</i> (Meisn.) Nevlng	SIN 8		For <i>D. utilis</i>
<i>Davilla rugosa</i> Poir.	BEE 1, 4, 8, 12, 14, 16		For <i>D. elliptica</i>
<i>Diospyros hispida</i> A. DC.	MOT 6, 15, 18		15: for <i>D. burchellii</i>
<i>Erythroxylum cuneifolium</i> (Mart.) O.E. Schulz	SIN 6		
<i>Erythroxylum suberosum</i> A. St.-Hil.	SIN 4, 6, 12, 14		
<i>Erythroxylum tortuosum</i> Mart.	SIN 6, 12, 14		
<i>Gochnatia pulchra</i> Cabrera	SIN 6, 8, 20		6 and 20: for <i>G. barrosi</i>
<i>Guapira opposita</i> (Vell.) Reitz	SIN 6, 8, 9, 12, 14		1 and 12: other <i>Guapira</i> sp.
<i>Heteropteris umbellata</i> A. Juss.	BEE 2, 4, 6, 8, 10		For other <i>Heteropteris</i> sp.
<i>Lacistema hasslerianum</i> Chodat.	WND 6		
<i>Leandra lacunosa</i> Cogn.	BEE 5, 6		5: floral visitor, not syndrome
<i>Miconia albicans</i> (Sw.) Steud.	BEE 1, 5, 6, 12, 14		5: floral visitor, not syndrome
<i>Miconia ligustroides</i> (DC.) Naudin	BEE 5, 6, 12		5: floral visitor, not syndrome
<i>Miconia rubiginosa</i> (Bonpl.) DC.	BEE 5, 6		5: floral visitor, not syndrome
<i>Myrcia bella</i> Cambess.	BEE 6, 12, 17		
<i>Myrcia guianensis</i> (Aubl.) DC.	BEE 8, 12, 17		
<i>Myrcia rostrata</i> DC.	BEE 16, 17, 20		
<i>Myrcia splendens</i> (Sw.) DC.	BEE 17		
<i>Myrsine umbellata</i> Mart.	SIN 14, 20		
<i>Ocotea pulchella</i> Mart.	SIN 8, 16		
<i>Ouratea spectabilis</i> (Mart. ex Engl.) Engl.	BEE 2, 4, 6, 12		For <i>Ouratea</i> sp.
<i>Palicourea rigida</i> (Cham.) K. Schum.	HBR 1, 6, 8, 11, 12, 19		
<i>Pera glabrata</i> (Schott) Poepp. ex Baill.	SIN 8, 16, 20		
<i>Piptocarpha rotundifolia</i> (Less.) Baker	SIN 6, 8, 12, 14, 16		
<i>Rudgea viburnoides</i> (Cham.) Benth.	SIN 1, 4		
<i>Schefflera vinosa</i> (Cham. and Schltld.) Frodin and Fiaschi	SIN 1, 12		
<i>Styrax ferrugineus</i> Nees and Mart.	BEE 1, 6, 8, 12, 14, 16		
<i>Tabebuia ochracea</i> (Cham.) Standl.	BEE 6, 8, 12, 14		
<i>Tibouchina stenocarpa</i> (DC.) Cogn.	BEE 1, 5, 8		5: floral visitor, not syndrome
<i>Tocoyena formosa</i> (Cham. and Schltld.) K. Schum.	MOT 4, 6, 8, 12, 14, 15		
<i>Virola sebifera</i> Aubl. Aubl.	SIN 16		
<i>Vochysia tucanorum</i> Mart.	BEE 6, 8, 13, 20		
<i>Xylopia aromatica</i> (Lam.) Mart.	BTL 1, 6, 16		

1. AOKI, C. AND M. R.. 2006. Inventário dos visitantes florais no Complexo Aporé-Sucuriú. In T. S. C. Pagotto and P. R. Souza (Eds.). Biodiversidade do Complexo Aporé-Sucuriú: subsídios à conservação e ao manejo do Cerrado. Editora UFMS, Campo Grande.

2. BARBOSA, A. A. A. 1997. Biologia reprodutiva de uma comunidade de campo sujo, Uberlândia, MG. PhD

dissertation, Unicamp, Campinas, Brazil.

3. BENEZAR, R. M. C., AND L. A. PESSONI. 2006. Biologia floral e sistema reprodutivo de *Byrsonima coccolobifolia* (Kunth) em uma savana amazônica. *Acta Amaz.* 36: 159 - 168.
4. BORGES, H. B. N. 2000. Biologia reprodutiva e conservação do estrato lenhoso numa comunidade do cerrado. PhD dissertation, Unicamp, Campinas, Brazil.
5. GOLDENBERG, R., AND G. J. SHEPHERD. 1998. Studies on the reproductive biology of Melastomataceae in “cerrado” vegetation. *Plant Syst. Evol.* 211: 13-29.
6. GOTTSBERGER, G., AND I. SILBERBAUER-GOTTSBERGER. 2006. Life in the cerrado: a South American tropical seasonal ecosystem. Vol II: pollination and seed dispersal, pp. 385. Reta Verlag, Ulm.
7. GRESLLER, E., M. A. PIZO, AND L. P. C. MORELLATO. 2006. Polinização e dispersão de sementes em Myrtaceae do Brasil. *Rev. Bras. Bot.* 29: 509-530.
8. ISHARA, K. L., AND C. S. MAIMONI-RODELLA. 2011. Pollination and dispersal systems in a cerrado remnant (Brazilian Savanna) in southeastern Brazil. *Braz. Arch. Biol. Technol.* 54: 629-642.
9. KIMMEL, T. M., L. M. NASCIMENTO, D. PIECHOWSKI, E. V. S. B. SAMPAIO, M. J. N. RODAL, AND G. GOTTSBERGER. 2010. Pollination and seed dispersal modes of wood species of 12-year-old secondary forest in the Atlantic Forest region of Pernambuco, NE Brazil. *Flora* 205: 540-547.
10. KINOSHITA, L. S., R. B. TORRES, E. R. FORNI-MARTINS, T. SPINELLI, Y. J. AHN, AND S.S. CONSTÂNCIO. 2006. Composição florística e síndromes de polinização e de dispersão da mata do Sítio São Francisco, Campinas, SP, Brasil. *Acta Bot. Bras.* 20: 313-327.
11. MACHADO, A. O., A. P. SILVA, H. CONSOLARO, M. A. G. BARROS, P. E. OLIVEIRA. 2010. Breeding biology and distyly in *Palicourea rigida* H. B. and K. (Rubiaceae) in the Cerrados of Central Brazil. *Acta Bot. Bras.* 24: 686-696.
12. MARTINS, F. Q., AND M. A. BATALHA. 2006. Pollination systems and floral traits in cerrado wood species of the upper taquari regio (Central Brazil). *Braz. J. Biol.* 66: 543-552.
13. OLIVEIRA, P. E., AND P. E. GIBBS. 1994. Pollination biology and breeding systems of six *Vochysia* species (Vochysiaceae) in Central Brazil. *J. Trop. Ecol.* 10: 509-522.
14. OLIVEIRA, P. E., AND P. E. GIBBS. 2000. Reproductive biology of woody plants in a cerrado community of Central Brazil. *Flora* 195: 311-329.
15. OLIVEIRA, P. E., P. E. GIBBS, AND A. A. BARBOSA. 2004. Moth pollination of wood species in the Cerrados of Central Brazil: a case of so much owed to so few? *Plant Syst. Evol.* 245: 41-54.
16. OLIVEIRA, P. E., AND F. R. PAULA. 2001. Fenologia e biologia reprodutiva de plantas de matas de galeria. In J. F. Ribeiro, C. E. L. Fonseca, J. C. Souza-Silva (Eds.). *Cerrado: caracterização e recuperação de matas de*

galeria. Embrapa, Planaltina, Brazil.

17. PROENÇA, C. E. B., AND GIBBS, P. E. 1994. Reproductive biology of eight sympatric Myrtaceae from Central Brasil. *New Phytol.* 126: 343-354.

18. SILBERBAUER-GOTTSBERGER, I., AND G. GOTTSBERGER. 1988. A polinização de plantas do cerrado. *Rev. Bras. Biol.* 48: 651-663.

19. SILVA, A. P. 1995. Biologia reprodutiva e polinização de *Palicourea rigida* H.B.K. (Rubiaceae). Master dissertation, UnB, Brasília, Brazil.

20. YAMAMOTO, L. F., L. S. KINOSHITA, AND F. R. MARTINS. 2007. Síndromes de polinização e de dispersão em fragmentos da Floresta Estacional Semidecídua Montana, SP, Brasil. *Acta Bot. Bras.* 21: 553-573.

FIGURE 1. *Tabebuia ochracea* showing the traits sampled, excluding nectar concentration. 1: Corolla diameter, 2: Corolla length, 3: Corolla base diameter, 4: calyx diameter, 5: calyx length, 6: anther area, 7: stigma area.

FIGURE 2. Ordination diagram of species and floral traits. Different symbols represent different pollination syndromes. NEC: nectar concentration, COD: corolla diameter, COL: corolla length, COB: corolla base diameter, CAD: calyx diameter, CAL: calyx length, ANA: anther area, SGA: stigma area.

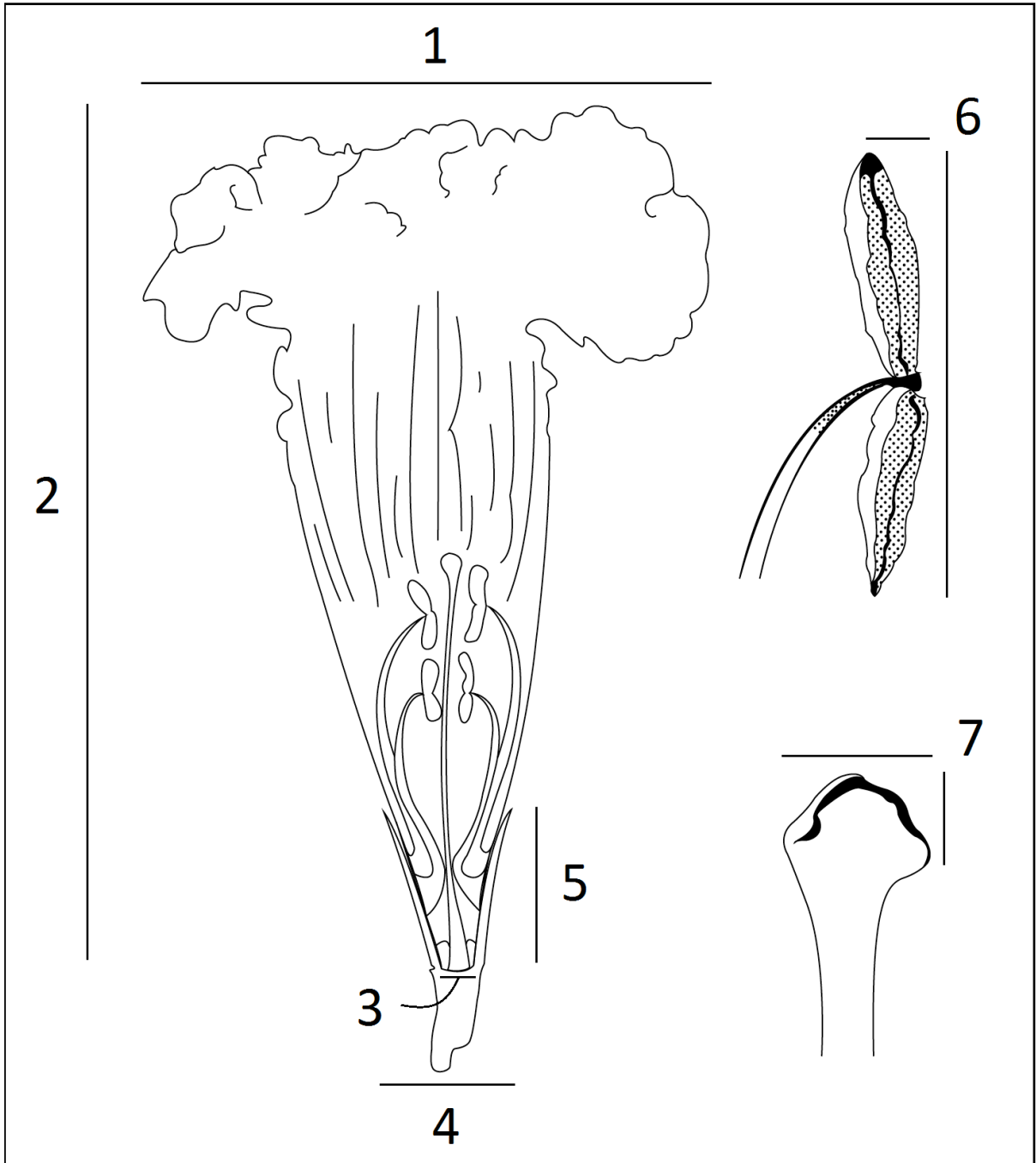
FIGURE 3. Phylogenetic principal component analysis showing the first principal component (PC1), the first global (GPC1) and the first local (LPC1) components. Positive and negative values are indicated by black and white circles, respectively. GPC1 is associated with the largest positive eigenvalue, and LPC1 is associated with the largest negative eigenvalue.

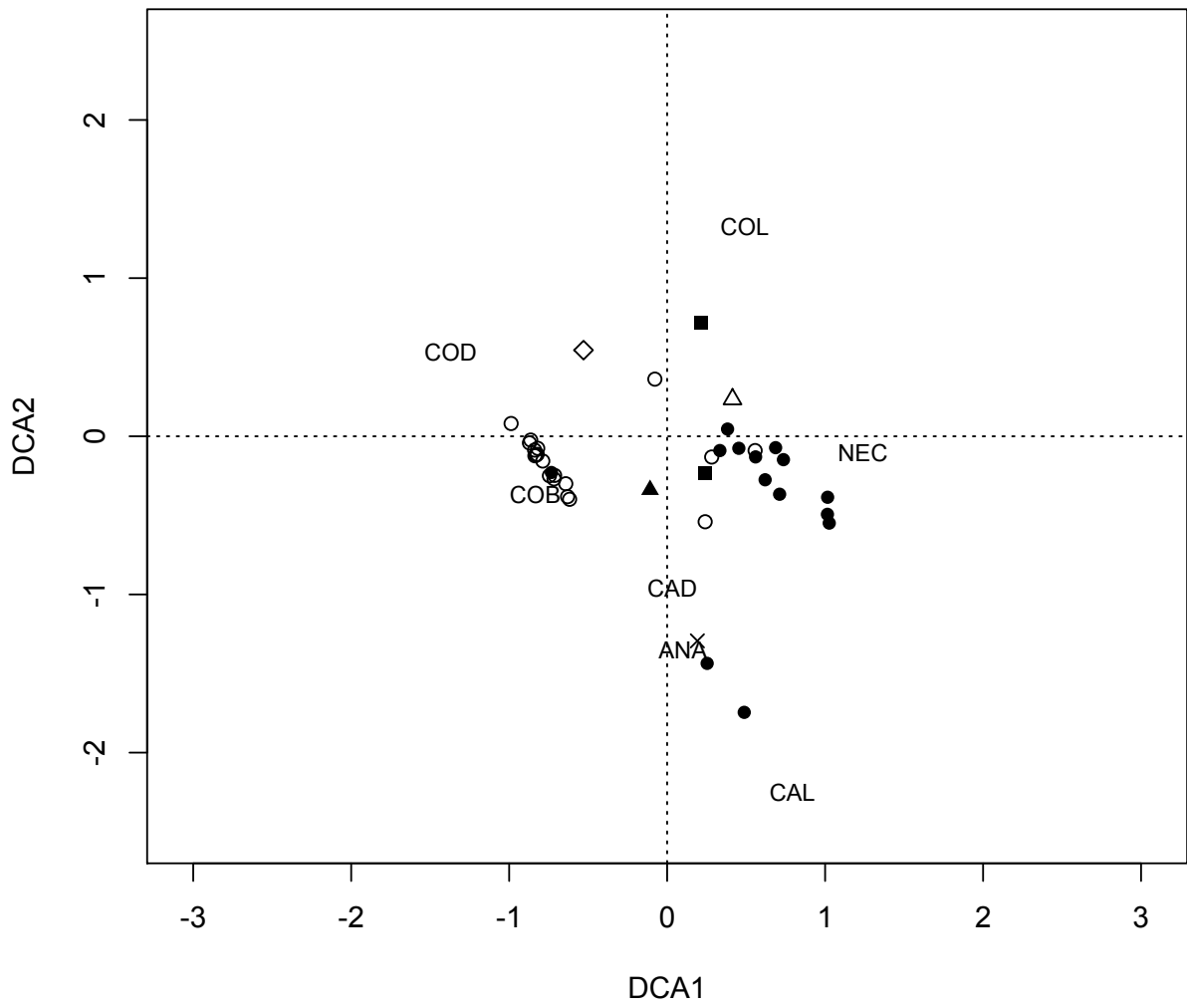
FIGURE 4. Values of each of the sampled traits. Positive and negative trait values (in relation to the average value) are indicated by black and white circles, respectively. COL was highly conserved in the phylogeny, and COB was highly overdispersed, and these traits were had the greater contribution to the phylogenetic structure of the traits.

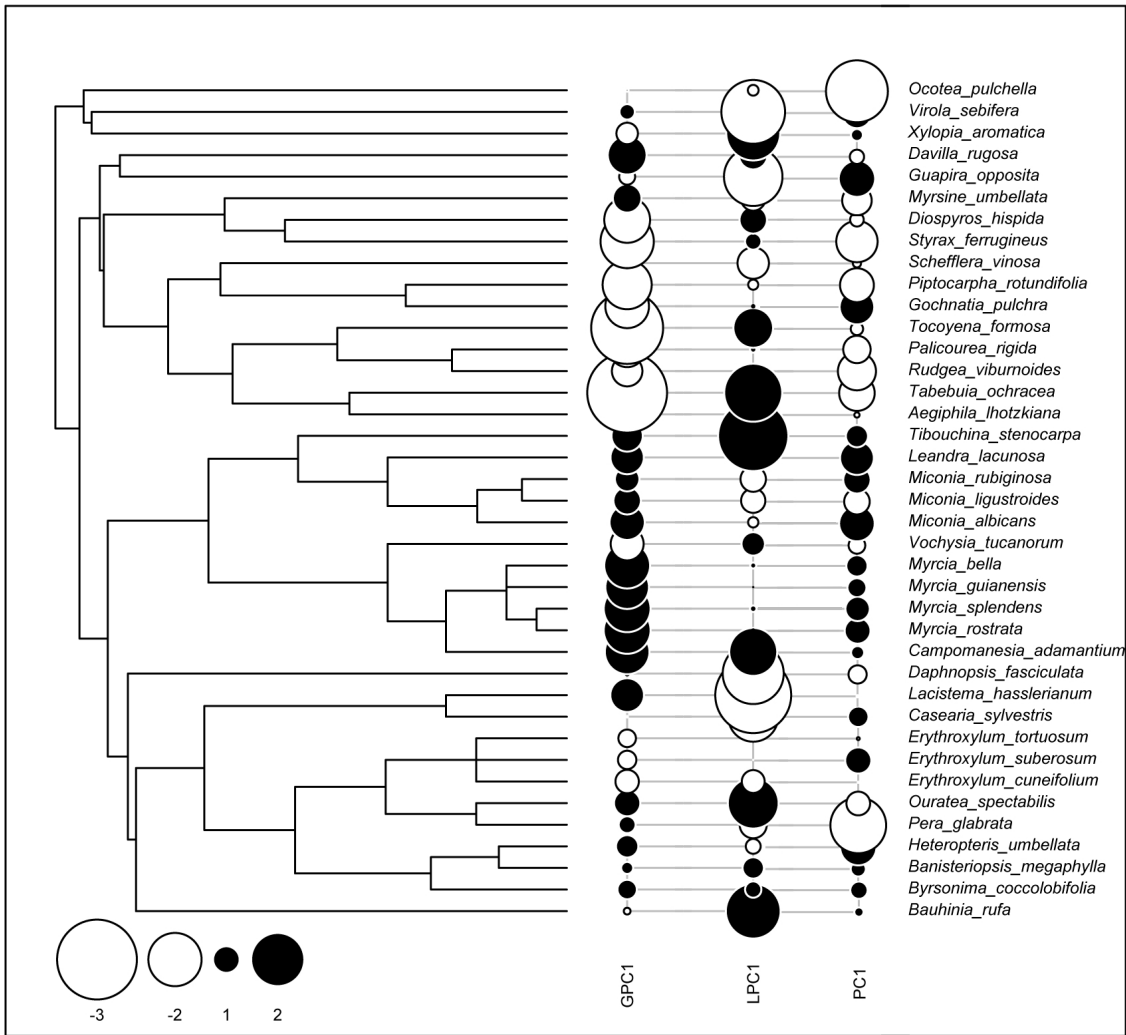
FIGURE 5. Phylogenetic ordination diagram of floral traits. The x-axis corresponds to the first global principal component, and the y-axis corresponds to the first local principal component. NEC: nectar concentration, COD: corolla diameter, COL: corolla length, COB: corolla base diameter, CAD: calyx diameter, CAL: calyx length, ANA: anther area, SGA:

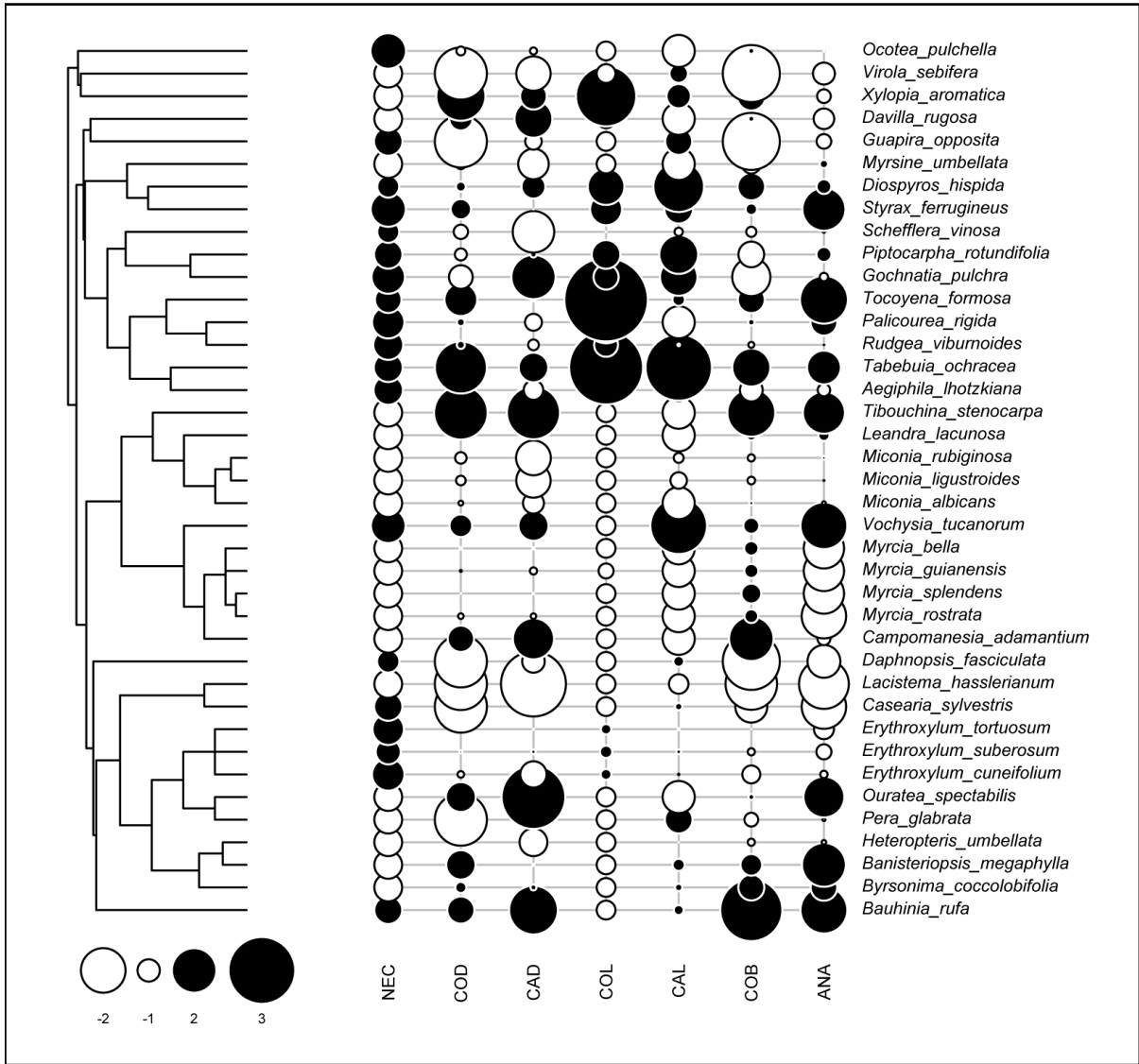
stigma area.

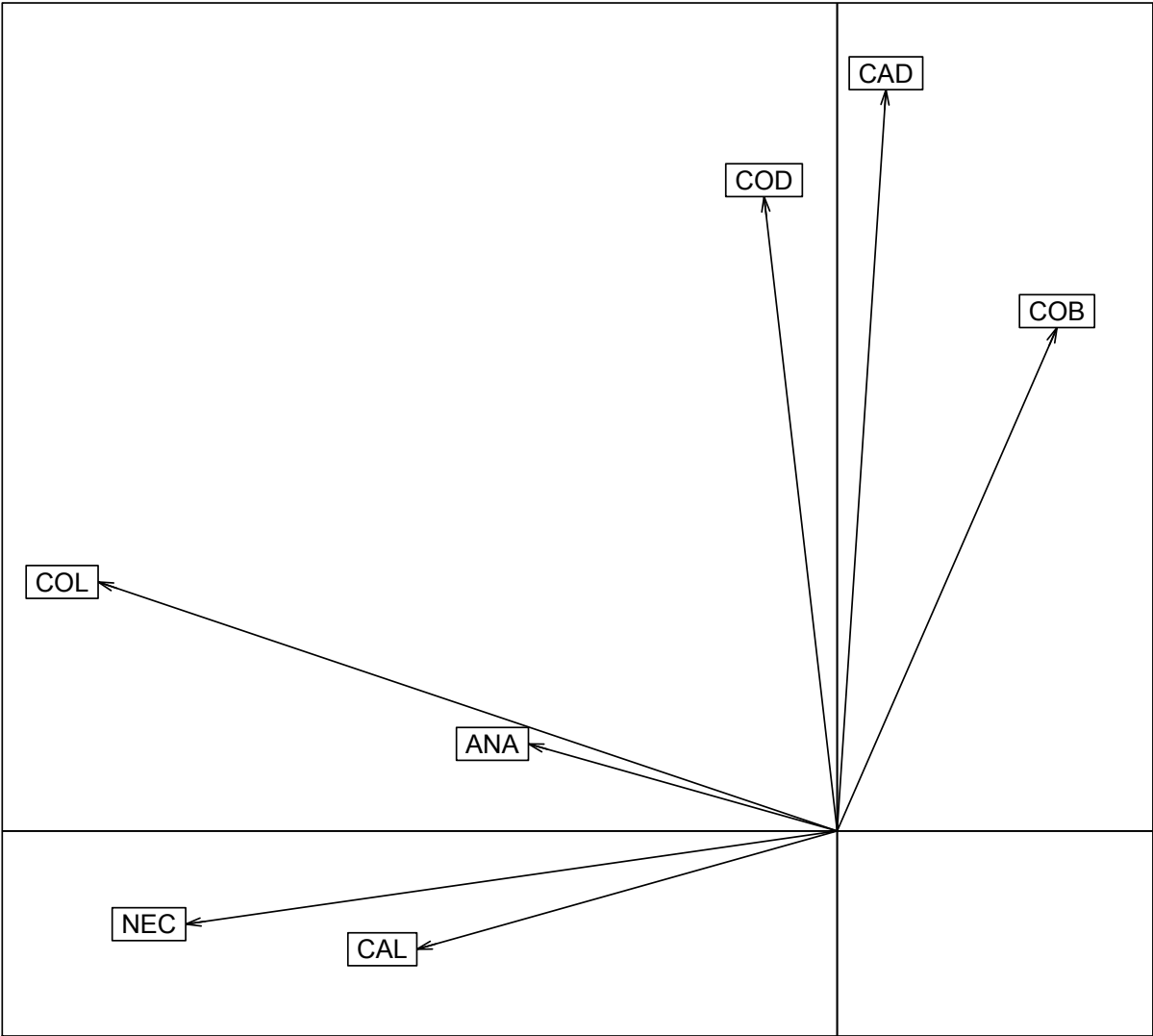
FIGURE 6. Decomposition of the functional diversity through the phylogenetic tree. The bigger the circle in a node, the higher the diversity.

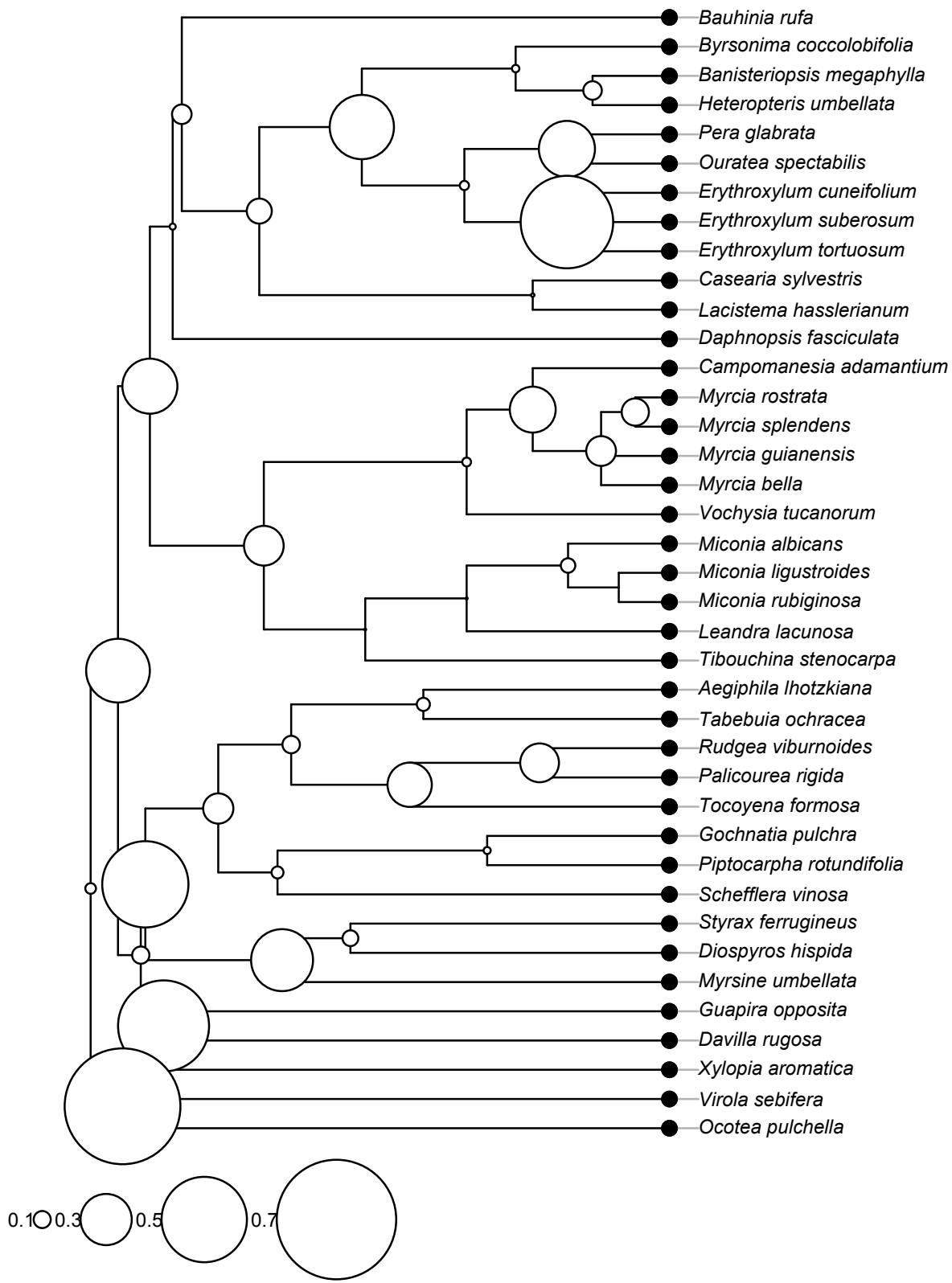












CONSIDERAÇÕES FINAIS

Neste trabalho, verificamos que a maior parte das espécies lenhosas do cerrado é classificada dentro das síndromes de “abelhas” ou de “pequenos insetos”, e que estas síndromes são significativamente diferentes umas das outras. A síndrome de “abelhas” mostrou-se relacionada com grandes valores para diâmetro da base da corola e para diâmetro da corola; enquanto que a síndrome de “pequenos insetos” apresentou grande com concentração de néctar alta. Todos os traços apresentaram sinal filogenético negativo, com exceção da concentração de néctar e do comprimento da corola, que apresentaram sinal filogenético positivo. Analisando todas as características de uma só vez, encontramos tanto padrões globais (conservador) quanto locais (sobredispersão) de evolução dos traços. Também constatamos que a diversidade traços não está concentrada em um único nó da filogenia, e não está distribuída nem junto à raiz, nem às folhas da filogenia: tal diversidade está uniformemente distribuída em poucos ao longo da árvore.

Nós presumimos que as relações ecológicas entre as plantas lenhosas de cerrado e seus polinizadores deve ter desempenhado um papel importante na diversificação das espécies deste tipo de vegetação. Tanto as relações evolutivas entre as espécies quanto as interações ecológicas entre plantas e seus polinizadores foram e ainda são importantes para mediar a diversidade floral no cerrado.

Mesmo sendo a maior, mais rica e, possivelmente, a mais ameaçada savana tropical do mundo (Silva *et al.* 2002), e ainda que sendo considerado um dos 25 mais importantes *hotspots* de diversidade do mundo (Myers *et al.* 2000), o cerrado tem sido intensamente desmatado para a produção agrícola no Brasil (Ratter *et al.* 1997). E, assim como outros processos ecológicos, a polinização tem sido negativamente afetada pelas atividades humanas

(Potts *et al.* 2010, Winfree *et al.* 2011). Este trabalho mostrou que a interação entre as espécies de angiospermas e seus polinizadores parece ter desempenhado um importante papel na diversificação da vegetação do cerrado. É necessário que outros estudos apontem para a importância evolutiva dos processos ecológicos, e que estas obras sejam usadas para definir planos de manejo que levem em conta não apenas a diversidade de espécies, mas também suas histórias evolutivas e a diversidade de processos ecológicos.

Bibliografia completa

- ACKERLY, D. 2009. Conservatism and diversification of plant functional traits: Evolutionary rates versus phylogenetic signal. *PNAS* 106: 19699-19706.
- ALCÂNTARA, S., AND L. G. LOHMAN. 2010. Contrasting phylogenetic signals and evolutionary rates in floral traits of Neotropical lianas. *Biol. J. Linn. Soc.* 102: 378-390.
- ANDERSON, M. J. 2001. A new method for non-parametric multivariate analysis of variance. *Aust. Ecol.* 26: 32-46.
- AOKI, C. AND M. R.. 2006. Inventário dos visitantes florais no Complexo Aporé-Sucuriú. *In* T. S. C. Pagotto and P. R. Souza (Eds.). Biodiversidade do Complexo Aporé-Sucuriú: subsídios à conservação e ao manejo do Cerrado. Editora UFMS, Campo Grande.
- ARMBRUSTER, W. S. 1996. Evolution of floral morphology and function: an integrative approach to adaptation, constraint and compromise in *Dalechampia* (Euphorbiaceae). *In* D. G. Lloyd, and S. C. H. Barrett (Eds.). *Floral biology: studies on floral evolution in animal-pollinated plants*, pp. 241-272. Chapman and Hall, New York, U.S.A.
- ARMBRUSTER, W. S. 1997. Exaptations link evolution of plant-herbivore and plant-pollinator interactions: a phylogenetic inquiry. *Ecology* 78: 1661-1672.

- BARBOSA, A. A. A. 1997. *Biologia reprodutiva de uma comunidade de campo sujo*, Uberlândia, MG. PhD dissertation, Unicamp, Campinas, Brazil.
- BASCOMPTE, J., AND P. JORDANO. 2007. Plant-animal mutualistic networks: the architecture of biodiversity. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 38: 567-93.
- BATALHA, M. A., I. A. SILVA, M. V. CIANCIARUSO, AND G. H. CARVALHO. 2011. Trait diversity on the phylogeny of cerrado woody species. *Oikos* 120: 1741-1751.
- BELL, C. D., D. E. SOLTIS, AND P. S. SOLTIS. 2010. The age and diversification of the angiosperms re-revisited. *Am. J. Bot.* 97: 1296-1303.
- BENEZAR, R. M. C., AND L. A. PESSONI. 2006. *Biologia floral e sistema reprodutivo de Byrsonima coccolobifolia (Kunth) em uma savana amazônica*. *Acta Amaz.* 36: 159 - 168.
- BISSEL, E. K., AND P. K. DIGGLE. 2008. Floral morphology in *Nicotiana*: architectural and temporal effects on phenotypic integration. *Int. J. Plant Sci.* 169: 171-180.
- BLOMBERG, S. P., T. GARLAND, AND A. R. IVES. 2003. Testing for phylogenetic signal in comparative data: Behavioral traits are more labile. *Evolution* 57: 717-745.
- BORGES, H. B. N. 2000. *Biologia reprodutiva e conservação do estrato lenhoso numa comunidade do cerrado*. PhD dissertation, Unicamp, Campinas, Brazil.
- BOULIÈRE, F., AND M. HADLEY. 1983. Present-day savannas: an overview. *In* D. W. Goodall (Ed.). *Ecosystems of the world – tropical savannas*, pp. 1-17. Elsevier, Amsterdam, Netherlands.
- BREMER, B. 2009. A review of molecular phylogenetic studies of Rubiaceae. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 96: 4-26.
- BREMER, B., AND T. ERIKSON. 2009. Time tree of Rubiaceae: phylogeny and dating the family, subfamilies and tribes. *Int. J. Plant Sci.* 170: 766-793.

- CARVALHO, G. H., M. V. CIANCIARUSO, AND M. A. BATALHA. 2010. Plantminer: a web tool for checking and gathering plant species taxonomic information. *Environ. Modell. Softw.* 25: 815-816.
- CLAUSING, G., AND S. S. RENER. 2001. Molecular phylogeny of Melastomataceae and Memecylaceae: implications for character evolution. *Am. J. Bot.* 88: 486-498.
- COUTINHO, L. M. 1978. O conceito de cerrado. *Rev. Bras. Bot.* 1: 17-23.
- DAFNI, A., AND P. R. NEAL. 2005. Advertisement in flowers: flower shape and size. *In* A. Dafni, P. G. Kevan, and B. C. Husband (Eds.). *Practical pollination biology*, pp.149-156. Environquest, Ontario, Canada.
- DARWIN, C. 1862. On the various contrivances by which british and foreign orchids are fertilized, 365 pp. John Murray, London, UK.
- DAVIS, C. C., C. D. BELL, S. MATHEWS, AND M. J. DONOGHUE. 2002. Laurasian migration explains Gondwanan disjunctions: evidence from Malpighiaceae. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 99: 6833-6837.
- DAVIES, C. C., AND W. R. ANDERSON. 2010. A complete generic phylogeny of Malpighiaceae inferred from nucleotide sequence data and morphology. *Am. J. Bot.* 97: 2031-2048
- DOYLE, J. J., J. A. CHAPPILL, D. C. BAILEY, AND T. KAJITA. 2000. Towards a comprehensive phylogeny of legumes: evidence from rbcL sequences and non-molecular data. *In* P. S. Herendeen, and A. Bruneau (Eds.). *Advances in Legume Systematics*, pp: 1-20. Royal Botanic Gardens, London, UK.
- DRAY, S., AND A. B. DUFOUR. 2007. The ade4 package: implementing the duality diagram for ecologists. *J. Stat. Softw.* 22: 1-20.
- ENDRESS, P. K. 1996. *Diversity and evolutionary biology of tropical flowers*. Cambridge University Press, Cambridge, UK.

- FAEGRI, K., AND VAN DER PIJL, L. 1979. The principles of pollination biology. Pergamon, Oxford, UK.
- FENSTER, C. B., W. S. ARMBRUSTER, P. WILSON, M. R. DUDASH, AND J. D. THOMSON. 2004. Pollination syndromes and floral specialization. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst* 35: 375-403.
- GALEN, C. 1996. The evolution of the floral form: Insights from an alpine wildflower, *Polemonium viscosum* (Polemoniaceae). *In* D. G. Lloyd, and S. C. H. Barrett (Eds.). *Floral biology: studies on floral evolution in animal-pollinated plants*, pp. 273-291. Chapman and Hall, New York, U.S.A.
- GALETTO, L., AND G. BERNARDELLO. 2005. Rewards in flowers: nectar. *In* A. Dafni, P. G. Kevan, and B. C. Husband (Eds.). *Practical pollination biology*. Environquest, Ontario, Canada.
- GEBER, M. A., AND D. A. MOELLER. 2006. Pollinator responses to plant communities and implications for reproductive character evolution. *In* L. D. Harder, and S. C. H. Barrett (Eds.). *The Ecology and Evolution of Flowers*. Oxford University Press, Oxford, UK.
- GOLDENBERG, R., D. S. PENNEYS, F. ALMEDA, W. S. JUDD, AND F. A. MICHELANGELI. 2008. Phylogeny of *Miconia* (Melastomataceae): patterns of stamen diversification in a megadiverse neotropical genus. *Int. J. Plant Sci.* 169: 963-979.
- GOLDENBERG, R., AND G. J. SHEPHERD. 1998. Studies on the reproductive biology of Melastomataceae in “cerrado” vegetation. *Plant Syst. Evol.* 211: 13-29.
- GOTTSBERGER, G., AND SILBERBAUER-GOTTSBERGER, I. 2006. Life in the cerrado: a South American tropical seasonal ecosystem. Vol II: pollination and seed dispersal. Reta Verlag, Ulm, Germany.
- GRESLLER, E., M. A. PIZO, AND L. P. C. MORELLATO. 2006. Polinização e dispersão de sementes em Myrtaceae do Brasil. *Rev. Bras. Bot.* 29: 509-530.

- HARDER, L. D., AND S. D. JOHNSON. 2009. Darwin's beautiful contrivances: evolutionary and functional evidence for floral adaptation. *New Phytol.* 183: 530-545.
- HARMON, L., J. WEIR, C. BROCK, R. GLOR, W. CHALLENGER, AND G. HUNT. 2009. Geiger: Analysis of evolutionary diversification. URL: <http://CRAN.R-project.org/package=geiger>.
- HERRERA, C. M. 1996. Floral traits and plant adaptation to insect pollinators: a devil's advocate approach. *In* D. G. Lloyd, and S. C. H. Barrett (Eds.). *Floral biology: studies on floral evolution in animal-pollinated plants*, pp. 65-87. Chapman and Hall, New York, U.S.A.
- HUGHES, C. E., R. T. PENNINGTON, AND A. ANTONELLI. 2013. Neotropical Plant Evolution: Assembling the Big Picture. *Bot. J. Linn. Soc.* 171: 1-18
- IRWIN, R. E., L. S. ADLER, AND A. K. BRODY. 2004. The dual role of floral traits: pollinator attraction and plant defence. *Ecology* 85: 1503-1511.
- ISHARA, K. L., AND C. S. MAIMONI-RODELLA. 2011. Pollination and dispersal systems in a cerrado remnant (Brazilian Savanna) in southeastern Brazil. *Braz. Arch. Biol. Technol.* 54: 629-642.
- JOHNSON SD, LINDER HP & STEINER KE. 1998. Phylogeny and radiation of pollination in *Disa* (Orchidaceae). *Am. J. Bot.* 85: 402-411.
- JOMBART, T., AND S. DRAY. 2008. Adephylo: exploratory analyses for the phylogenetic comparative method. URL: <http://cran.r-project.org/web/packages/adephylo/index.html>.
- JOMBART, T., S. PAVOINE, S. DEVILLARD, AND D. PONTIER. 2010. Putting phylogeny into the analysis of biological traits: a methodological approach. *J. Theor. Biol.* 264: 693-701.
- JONGMAN, R. H. G., C. J. F. BRAAK, AND O. F. R. VAN TONGEREN. 1995. *Data analysis in community and landscape ecology*. Cambridge University Press, Cambridge, UK.

- JUNKER, R. R., N. BLÜTHGEN, T. BREHM, J. BINKENSTEIN, J. PAULUS, H. M. SCHAEFER, AND M. STANG. 2012. Specialization on traits as basis for the niche-breadth of flower visitors and as structuring mechanism of ecological networks. *Func. Ecol.*
doi: 10.1111/1365-2435.12005
- KAY, K. M., C. VOELCKEL, J. Y. YANG, K. M. HUFFORD, D. D. KASKA, AND S. A. HODGES. 2006. Floral characters and species diversification. *In* L. D. Harder & S. C. H. Barrett SCH (Eds.). *Ecology and evolution of flowers*, pp. 311-325. Oxford University Press, New York, U.S.A.
- KIMMEL, T. M., L. M. NASCIMENTO, D. PIECHOWSKI, E. V. S. B. SAMPAIO, M. J. N. RODAL, AND G. GOTTSBERGER. 2010. Pollination and seed dispersal modes of wood species of 12-year-old secondary forest in the Atlantic Forest region of Pernambuco, NE Brazil. *Flora* 205: 540-547.
- KINOSHITA, L. S., R. B. TORRES, E. R. FORNI-MARTINS, T. SPINELLI, Y. J. AHN, AND S. S. CONSTÂNCIO. 2006. Composição florística e síndromes de polinização e de dispersão da mata do Sítio São Francisco, Campinas, SP, Brasil. *Acta Bot. Bras.* 20: 313-327.
- KÖPPEN, W. 1931. *Grundriss der Klimakunde*. De Gruyter, Berlin, Germany.
- LABANDEIRA, C. 2002. The history of associations between plants and animals. *In* C. Herrera & O. Pellmyr (Eds.). *Plant-animal interactions: an evolutionary approach*, pp. 26– 74. Blackwell Publisher, Oxford, UK.
- LABANDEIRA, C., K. JOHNSON, AND P. WILF. 2002. Impact of the terminal cretaceous event on plant-insect associations. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 99: 2061-2066.
- LAVIN, M., P. S. HERENDEEN, AND M. F. WOJCIECHOWSKI. 2005. Evolutionary rates analysis of Leguminosae implicates a rapid diversification of lineages during the Tertiary. *Syst. Biol.* 54: 575–594.

- LEVIN, D. A., AND W. W. ANDERSON. 1970. Competition for pollinators between simultaneously flowering species. *Am. Nat.* 104: 455-467.
- LUCAS, E. J., S. A. HARRIS, F. F. MAZINE, S. R. BELSHAM, E. M. NIC LUGHADHA, A. TELFORD, P. E. GASSON, AND M. W. CHASE. 2007. Suprageneric phylogenetics of Myrteae, the generically richest tribe in Myrtaceae (Myrtales). *Taxon* 56: 1105-1128
- LUCAS, E. J., K. MATSUMOTO, S. A. HARRIS, E. M. NIC LUGHADHA, B. BENARDINI, AND M. W. CHASE. 2010. Phylogenetics, morphology, and evolution of the large genus *Myrcia* s.l. (Myrtaceae). *Int. J. Plant Sci.* 172: 915-934.
- MACHADO, A. O., AND P. E. OLIVEIRA. 2000. Biologia floral e reprodutiva de *Casearia grandiflora* Camb. (Flacourtiaceae). *Rev. Bras. Bot.* 23: 283-290.
- MACHADO, A. O., A. P. SILVA, H. CONSOLARO, M. A. G. BARROS, P. E. OLIVEIRA. 2010. Breeding biology and distyly in *Palicourea rigida* H. B. and K. (Rubiaceae) in the Cerrados of Central Brazil. *Acta Bot. Bras.* 24: 686-696.
- MARTÍN-RODRÍGUES, S., C. B. FENSTER, I. AGNARSSON, L. E. SKOG, AND E. A. ZIMMER. 2010. Evolutionary breakdown of pollination specialization in a Caribbean plant radiation. *New Phytol.* 188: 403-417.
- MARTINS, F. Q., AND M. A. BATALHA. 2006. Pollination systems and floral traits in cerrado woody species of the Upper Taquari region (Central Brazil). *Braz. J. Biol.* 66: 543-552.
- MARX, H. E., N. O'LEARY, Y-W. YUAN, P. LU-IRVING, D. C. TANK, M. MÚLGURA, R. G. OLMSTEAD. 2010. A molecular phylogeny and classification of Verbenaceae. *Am. J. Bot.* 97: 1647-1663.
- MICHELANGELLI, F. A., P. J. F. GUIMARAES, D. S. PENNEYS, F. ALMEDA, AND R. KRIEBEL. 2013. Phylogenetic relationships and distribution of New World Melastomeae (Melastomataceae). *Bot. J. Linn. Soc.* 171: 38-60

- MOLDENKE, A. R., AND P. G. LINCOLN. 1979. Pollination ecology in montane Colorado. *Phytologia* 42: 349-379.
- MYERS, N., R. A. MITTERMEIER, C. G. MITTERMEIER, G. A. B. FONSECA, AND J. KENT. 2000. Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature* 403: 853-858.
- OKSANEN, J., F. G. BLANCHET, R. KINDT, P. LEGENDRE, P. R. MINCHIN, R. B. O'HARA, G. L. SIMPSON, P. SOLYMOS, M. H. H. STEVENS, H. WAGNER. 2012. Vegan: community ecology package. URL: <http://cran.r-project.org/web/packages/vegan/index.html>.
- OLIVEIRA, F. F., AND M. A. BATALHA. 2005. Lognormal abundance distribution of woody species in a cerrado fragment (São Carlos, southeastern of Brazil). *Rev. Bras. Bot.* 28: 39-45.
- OLIVEIRA, P. E., AND P. E. GIBBS. 1994. Pollination biology and breeding systems of six *Vochysia* species (Vochysiaceae) in Central Brazil. *J. Trop. Ecol.* 10: 509-522.
- OLIVEIRA, P. E., AND P. E. GIBBS. 2000. Reproductive biology of woody plants in a cerrado community of central Brazil. *Flora* 195: 311-329.
- OLIVEIRA, P. E., P. E. GIBBS, AND A. A. BARBOSA. 2004. Moth pollination of wood species in the Cerrados of Central Brazil: a case of so much owed to so few? *Plant Syst. Evol.* 245: 41-54.
- OLIVEIRA, P. E., AND F. R. PAULA. 2001. Fenologia e biologia reprodutiva de plantas de matas de galeria. In J. F. Ribeiro, C. E. L. Fonseca, J. C. Souza-Silva (Eds.). *Cerrado: caracterização e recuperação de matas de galeria*. Embrapa, Planaltina, Brazil.
- OLLERTON, J., R. ALARCO, N. M. WASER, M. V. PRICE, S. WATTS, L. CRANMER, A. HINGSTON, C. I. PETER, AND J. ROTENBERRY. 2009. A global test of the pollination syndrome hypothesis. *Ann. Bot.* 103: 1471-1480.

- OLMSTEAD, R. G., M. L. ZHRA, L. G. LOHMANN, S. O. GROSE, A. J. ECKERT. 2009. A molecular phylogeny and classification of Bignoniaceae. *Am. J. Bot.* 96: 655-663.
- OLMSTEAD, R. G. 2013. Phylogeny and biogeography in Solanaceae, Verbenaceae and Bignoniaceae: a comparison of continental and intercontinental diversification patterns. *Bot. J. Linn. Soc.* 171(1): 80-102.
- PARADIS, E., J. CLAUDE, AND K. STRIMMER. 2004. APE: analyses of phylogenetics and evolution in R language. *Bioinformatics* 20: 289–290.
- PAVOINE, S., M. BAGUETTE, AND M. B. BONSALE. 2010. Decomposition of trait diversity among the nodes of a phylogenetic tree. *Ecol. Monogr.* 80: 485-507.
- PENNINGTON, R. T., J. E. RICHARDSON, AND M. LAVIN. 2006. Insights into the historical construction of species-rich biomes from dated plant phylogenies, neutral ecological theory and phylogenetic community structure. *New Phytol.* 172: 605-616.
- POTTS, S. G., J. C. BIESMEIJER, C. KREMEN, P. NEUMANN, O. SCHWEIGER, AND W. E. KUNIN. 2010. Global pollinator declines: trends, impacts and drivers. *Trends Ecol. Evol.* 25: 345-353.
- PROENÇA, C. E. B., AND GIBBS, P. E. 1994. Reproductive biology of eight sympatric Myrtaceae from Central Brasil. *New Phytol.* 126: 343-354.
- QIU, Y-L, L. LI, B. WANG, J. Y. XUE, T. A. HENDRY, R-Q. LI, J. W. BROWN, Y. LIU, G. T. HUDSON, AND Z. D. CHEN. 2010. Angiosperm phylogeny inferred from sequences of four mitochondrial genes. *J. Syst. Evol.* 48: 391–425.
- RATTER, J. A., J. F. RIBEIRO, AND S. BRIDGEWATER. 1997. The brazilian cerrado vegetation and threats to its biodiversity. *Ann. Bot.* 80: 223-230.

- R DEVELOPMENT CORE TEAM. 2010. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna. URL: <http://www.R-project.org/>.
- REGINATO, M., F. A. MICHELANGELI, AND R. GOLDENBERG. 2010. Phylogeny of Pleiochiton (Melastomataceae, Miconieae): total evidence. *Bot J. Linn. Soc.* 162: 423-434.
- RIBEIRO, R. A., M. LAVIN, J. P. LEMOS-FILHO, C. V. MENDONÇA-FILHO, F. R. SANTOS, AND M. B. LOVATO. 2007. The genus *Machaerium* (Leguminosae) is more closely related to *Aeschynomene* sect. *ochopodium* than to *Dalbergia*: inferences from combined sequence data. *Syst. Bot.* 32(4): 762-771
- RIDLEY, M. 2003. *Evolution*. Blackwell Science, Cambridge, UK.
- ROBERTSON, C. 1928. *Flowers and insects: lists of visitors of four hundred and fifty-three flowers*, 221 pp. Carlinville, U.S.A.
- ROSAS-GUERRERO, V., M. QUESADA, W. S. ARMBRUSTER, R. PÉREZ-BARRALES, AND S. D. SMITH. 2010. Influence of pollination specialization and breeding system on floral integration and phenotypic variation in *Ipomoea*. *Evolution* 65(2): 350-364.
- SCHAEFER, H. M., V. SCHAEFER, AND D. J. LEVEY. 2004. How plant-animal interactions signal new insights in communication. *Trends Ecol. Evol.* 19: 577-584.
- SILBERBAUER-GOTTSBERGER, I., AND G. GOTTSBERGER. 1988. A polinização de plantas do cerrado. *Rev. Bras. Biol.* 48: 651-663.
- SILVA, A. P. 1995. *Biologia reprodutiva e polinização de Palicourea rigida* H.B.K. (Rubiaceae). Master dissertation, UnB, Brasilia, Brazil.
- SILVA, D. M., AND M. A. BATALHA. 2011. Defense syndromes against herbivory in a cerrado plant community. *Plant Ecol.* 212: 181-193.

- SILVA, J. M. C., AND J. M. BATES. 2002. Biogeographical patterns and conservation in the South American cerrado: a tropical savanna hotspot.
- SIMON, M. F., R. GREYER, L. P. QUEIROZ, C. SKEMA, R. T. PENNINGTON, AND C. E. HUGHES. 2009. Recent assembly of the Cerrado, a neotropical plant diversity hotspot, by in situ evolution of adaptations to fire. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A* 106: 20359- 20364.
- SMA. 1997. Cerrado: bases para a conservação e uso sustentável de áreas de cerrado do Estado de São Paulo. Secretaria do Estado do Meio Ambiente, São Paulo, Brazil.
- SMITH, S. D. 2010. Using phylogenetics to detect pollinator-mediated floral evolution. *New Phytol.* 188: 354-363.
- SOLTIS, D. E., S. A. SMITH, N. CELLINESE, K. J. WURDACK, D. C. TANK, S. F. BROCKINGTON, N. F. REFULIO-RODRIGUEZ, J. B. WALKER, M. J. MOORE, B. S. CARLSWARD, C. D. BELL, M. LATVIS, S. CRAWLEY, C. BLACK, D. DIOUF, Z. XI, C. A. RUSHWORTH, M. A. GITZENDANNER, K. J. SYTSMA, Y-L QIU, K. W. HILU, C. C. DAVIS, M. J. SANDERSON, R. S. BEAMAN, R. G. OLMSTEAD, W. S. JUDD, M. J. DONOGHUE, AND P. S. SOLTIS. 2011. Angiosperm phylogeny: 17genes, 640 taxa. *Am. J. Bot.* 98: 704–730.
- SPRENGEL, C. K. 1793. The secret of nature in the form and fertilisation of flowers discovered. *In* D. G. Lloyd, and S. C. H. Barrett (Eds.). *Floral biology: studies on floral evolution in animal pollinated plants*. Chapman and Hall, New York, U.S.A.
- STRAUSS, S. Y. AND J. B. WHITTALL. 2006. Non-pollinator agents of selection on floral traits. *In* L. D. Harder, and S. C. H. Barrett (Eds.) *The Ecology and Evolution of Flowers*. Oxford University Press, Oxford, UK.
- TORRES, C., AND L. GALETTO. 2002. Are nectar sugar composition and corolla tube length related to the diversity of insects that visit Asteraceae flowers? *Plant Biol.* 4: 360-366

- TRIPP, E. A., AND P. S. MANOS. 2008. Is floral specialization an evolutionary dead-end? Pollination system transitions in *Ruellia* (Acanthaceae). *Evolution* 62: 1712-1737.
- VAMOSI, S. M., S. B. HEARD, J. C. VAMOSI, AND C. O. WEBB. 2009. Emerging patterns in the comparative analysis of phylogenetic community structure. *Mol. Ecol.* 18: 572-592.
- VAN DER NIET, T., AND S. D. JOHNSON. 2012. Phylogenetic evidence for pollinator-driven diversification of angiosperms. *Trends Ecol. Evol.* 27: 353-361.
- VOGEL, S. 1954. Blütenbiologische typen als elemente der sippengliederung. *Botanische Studien I*, 338pp. G. Fischer, Jena, Germany.
- WASER, N. M. 2006. Specialization and generalization in plant-pollinator interactions: a historical perspective. In N. M. Waser and J. Ollerton (Eds.). *Plant-pollinator interactions: from specialization to generalization*, pp. 3-17. The University of Chicago press, Chicago, U.S.A.
- WASER, N. M., L. CHITTKA, M. V. PRICE, N. M. WILLIAMS, AND J. OLLERTON. 1996. Generalization in pollination systems, and why it matters. *Ecology* 77: 1043-1060.
- WASER, N. M., J. OLLERTON, AND A. ERHARDT. 2011. Tipology in pollination biology: lessons from an historical critique. *Journal of Pollination Ecology* 3(1): 1-7
- WEBB, C. O., D. D. ACKERLY, M. A. MCPEEK, AND M. J. DONOGHUE. 2002. Phylogenies and community ecology. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 33: 475-505.
- WHITTALL, J. B., AND S. A. HODGES. Pollinator shifts drive increasingly long nectar spurs in columbine flowers. *Nature* 447(7): 706-710.
- WILLIAMS, R. J., B. A MYERS, W. J. MULLER, G. A. DUFF, AND D. EAMUS. 1997. Leaf phenology of woody species in a north Australian tropical savanna. *Ecology* 78: 2542-2558.

- WILSON, P., AND J. D. THOMSON. 1996. How do flowers diverge? *In* D. G. Lloyd, and S. C. H. Barrett (Eds.). *Floral biology: studies on floral evolution in animal pollinated plants*. Chapman and Hall, New York, U.S.A.
- WINFREE, R., I. BARTOMEUS, AND D. P. CARIVEAU. 2011. Native pollinators in anthropogenic habitats. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 42: 1-22.
- WOJCIECHOWSKI, M. F. 2003. Reconstructing the phylogeny of legumes (Leguminosae): an early 21st century perspective. *In* B. B. Klitgaard, and A. Bruneau (Eds.). *Advances in legume systematics*. Royal Botanic Gardens, London, UK.
- YAMAMOTO, L. F., L. S. KINOSHITA, AND F. R. MARTINS. 2007. Síndromes de polinização e de dispersão em fragmentos da Floresta Estacional Semidecídua Montana, SP, Brasil. *Acta Bot. Bras.* 21: 553-573.