



UNIVERSIDADE FEDERAL DE PERNAMBUCO
CENTRO DE BIOCIÊNCIAS
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BIOLOGIA VEGETAL

KARINE DE MATOS COSTA

**COMO FLORES EM PINCEL AJUSTAM-SE A
DIFERENTES POLINIZADORES? UM ESTUDO A
PARTIR DE REPRESENTANTES DA FAMÍLIA
CAPPARACEAE Juss.**

Recife

2024

KARINE DE MATOS COSTA

**COMO FLORES EM PINCEL AJUSTAM-SE A
DIFERENTES POLINIZADORES? UM ESTUDO A
PARTIR DE REPRESENTANTES DA FAMÍLIA
CAPPARACEAE Juss.**

Tese apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal da Universidade Federal de Pernambuco como requisito para obtenção do título de Doutora em Biologia Vegetal.

Área de concentração: Ecologia e Conservação.

Orientadora: Isabel Cristina Machado

Coorientador: Arthur Domingos de Melo

Recife

2024

. Catalogação de Publicação na Fonte. UFPE - Biblioteca Central

Costa, Karine de Matos.

Como flores em pincel ajustam-se a diferentes polinizadores?
Um estudo a partir de representantes da família Capparaceae Juss
/ Karine de Matos Costa. - Recife, 2024.
158f.: il.

Tese (Doutorado) - Universidade Federal de Pernambuco, Centro
de Biociências, Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal,
2024.

Orientação: Isabel Cristina Machado.

Coorientação: Arthur Domingos de Melo.

1. Atratividade Floral; 2. Seleção Fenotípica; 3. Sistema
Generalista. I. Machado, Isabel Cristina. II. Melo, Arthur
Domingos de. III. Título.

UFPE-Biblioteca Central

CDD 577

KARINE DE MATOS COSTA

**COMO FLORES EM PINCEL AJUSTAM-SE A DIFERENTES POLINIZADORES?
UM ESTUDO A PARTIR DE REPRESENTANTES DA FAMÍLIA CAPPARACEAE
Juss.**

Tese apresentada ao Programa de
Pós-graduação em Biologia Vegetal
da Universidade Federal de
Pernambuco, como requisito parcial
para a obtenção do título de
Doutor(a) em Biologia Vegetal.

Aprovada em 22/02/2024

BANCA EXAMINADORA:

Dr^a Isabel Cristina Machado (UFPE) – 1^a examinadora

Dr. João Marcelo Robazzi Bignelli Valente Aguiar (USP) – 2^o examinador

Dr. Raimundo Luciano Soares Neto (UFRN) – 3^o examinador

Dr^a Ligia Silveira Funch (UEFS) – 4^a examinadora

Dr^a Cristiane Martins Leandro (UFOP) – 5^a examinadora

Dr^a Jarcilene Silva de Almeida (UFPE) – Suplente interna

Dr^a Ana Virgínia de Lima Leite (UFRPE) – Suplente externa

Aos meus pais, Iranilton Martins da Costa e Maria Karla de Matos Costa por todo o amor incondicional, suporte físico e emocional que recebi deles nessa jornada. É um prazer estar concluindo lhes dando esse orgulho.

AGRADECIMENTOS

Quando recebi a aprovação da seleção para a pós-graduação, eu estava diante de uma estrada com dois caminhos, o primeiro seria desistir e me dedicar integralmente ao tratamento do câncer de mama que inclui as cirurgias de recuperação, o segundo seria encarar a pós-graduação durante esse momento e tentar o meu melhor diante das muitas limitações que me acometeriam no caminho. Escolhi a segunda opção e agradeço à Deus, sem a sua presença e auxílio eu não teria conseguido nem iniciar essa jornada. Em segundo, agradeço a professora Isabel Machado por ter acreditado em mim mesmo diante de uma situação que me traria vulnerabilidade física e mental durante o caminho. Ao Arthur Domingos, que foi a fábrica de ideias que deu à luz a essa tese, a voz que esclareceu muitas dúvidas com paciência e as mãos que me ajudaram quando pensei que não daria conta. À minha família por todo o apoio e cuidado incondicional. Aos meus pastores e amigos da Comunidade Cristã Coração em Chamas por todo o apoio e aconselhamento. Ao guia de campo Marcelo Lima por me ajudar a localizar as plantas floridas para os protocolos de campo (mais de 80 indivíduos). À equipe do laboratório polinizar por toda a ajuda e suporte, representada por Isadora, Nando e Carol Sabino. Ao médico oncologista Jayme por toda a força e incentivo, ao enfermeiro Israel por ter cuidado de mim com tanto carinho. Ao cirurgião ortopedista Marcus César, pelas orientações e cuidados que resultaram em cirurgias bem-sucedidas com recuperação que me proporcionaram continuar com a execução e escrita dessa tese. Quando iniciei essa pós-graduação, também estava iniciando as batalhas mais difíceis da minha vida, a primeira contra o câncer de mama e a segunda, posteriormente, contra sequelas do tratamento oncológico que se manifestaram como osteonecrose da cabeça femoral nas duas pernas. Finalmente, estou encerrando a pós-graduação e essas batalhas em minha vida simultaneamente. É o fechamento de ciclos que não seria possível sem toda a ajuda e suporte que recebi no caminho.

Gratidão a todos.

“Ela não tinha certeza para onde a sua jornada a levaria. Mas sabia agora que tinha forças para fazer qualquer coisa. Ela era Hua Mulan, e ela era uma guerreira.”

(Rudnick, 2020)

RESUMO

Flores em pincel podem ser encontradas, por exemplo, nas famílias Fabaceae, Myrtaceae e Capparaceae. Por causa da ausência de estrutura que restrinja o acesso ao recurso e registro de polinização por diversos grupos de animais, essas flores são associadas ao sistema de polinização generalista. O objetivo desta Tese consiste em determinar como diferentes polinizadores ajustam-se mecanicamente ao tipo floral em pincel e como mediam a seleção fenotípica sobre essa morfologia floral. A Tese está organizada em três manuscritos. O primeiro apresenta uma revisão sistemática sobre os sistemas de polinização em Capparaceae; o segundo analisa os atributos florais, oferta de recurso e ajuste mecânico com polinizadores em duas espécies de Capparaceae, *Morisonia longifolia* e *M. hastata* e o terceiro investiga a seleção fenotípica mediada por polinizadores e contexto dependente em *M. longifolia*. As observações de campo foram realizadas no Parque Nacional do Catimbau. Encontramos predomínio de morfologia floral em pincel, disposição em inflorescência e oferta de néctar em Capparaceae, variando os demais atributos em função da diversidade de sistemas de polinização na família. As flores de *M. longifolia* e *M. hastata* possuem atributos florais relacionados a atração de esfingídeos e o comportamento dos visitantes, ao invés do comprimento da probóscide, determina se atuam como polinizadores. Identificamos a ocorrência de seleção disruptiva em *M. longifolia*. A seleção fenotípica exercida por diferentes guildas de polinizadores diurnos e noturnos e se manteve após a ocorrência de herbivoria com consumo dos frutos imaturos na espécie.

Palavras-chave: Atratividade floral; Ajuste mecânico; Sistema generalista; Seleção fenotípica; Seleção disruptiva.

ABSTRACT

Brush flowers can be found, for example, in the Fabaceae, Myrtaceae and Capparaceae families. Due to the absence of a structure that restricts access to the resource and record of pollination by different groups of animals, these flowers are associated with the generalist pollination system. The objective of this Thesis is to determine how different pollinators mechanically adjust to the brush floral type and how they mediate phenotypic selection on this floral morphology. The Thesis is organized into three manuscripts. The first presents a systematic review of pollination systems in Capparaceae; the second analyzes floral attributes, resource supply and mechanical adjustment with pollinators in two Capparaceae species, *Morisonia longifolia* and *M. hastata* and the third investigates pollinator-mediated and context-dependent phenotypic selection in *M. longifolia*. Field observations were carried out in Catimbau National Park. We found a predominance of floral brush morphology, inflorescence arrangement and nectar supply in Capparaceae, with other attributes varying depending on the diversity of pollination systems in the family. The flowers of *M. longifolia* and *M. hastata* have floral attributes related to attracting sphingids and the behavior of visitors, rather than the length of the proboscis, determines whether they act as pollinators. We identified the occurrence of disruptive selection in *M. longifolia*. The phenotypic selection exercised by different guilds of day and night pollinators was maintained after the occurrence of herbivory with the consumption of immature fruits in the species.

Keywords: Disruptive selection; Floral attractiveness; Mechanical adjustment; Phenotypic selection; System generalist.

LISTA DE FIGURAS

INTRODUÇÃO

- Figura 1. (a) Esquema de flor em pincel com seta indicando os apêndices masculinos e feminino que se projetam do receptáculo floral, fonte: Primo et al., 2022). (b) Foto de flor em pincel de *Morisonia hastata* (Jacq.) Christenh. & Byng, fonte: Os autores. 19
- Figura 2. Esquema de organização da tese, mostrando: 1) abordagem dos capítulos, 2) uma síntese do método utilizado e 3) hipóteses relacionadas. 22

4. MANUSCRITO Nº 1 – DIVERSIDADE FLORAL E SISTEMAS DE POLINIZAÇÃO DE FLORES EM PINCEL EM CAPPARACEAE

- Figura 1. Percentual de espécies com cores das flores mencionadas para Capparaceae, eixo (x) correspondendo as cores das flores e (y) ao percentual de espécies. 51
- Figura 2. Clados de Capparaceae relacionados às guildas de visitantes florais e polinizadores. A intensidade da cor está associada a frequência da guilda relatada para espécies da família. 52
- Figura 3. Distribuição geográfica global das guildas de polinizadores relatadas para Capparaceae oriunda de 21 estudos para 21 espécies de Capparaceae analisadas. 54
- Figura 4. Relação entre número de registros de polinizadores e visitantes florais de Capparaceae em função da latitude relatada nos estudos analisados. Gráficos considerando o número de (A) guildas e (B) o número total de espécies. 55

5. MANUSCRITO Nº 2 – FLORAL REWARD AND MECHANICAL FIT OF BRUSH-TYPE FLOWERS TO NOCTURNAL AND DIURNAL POLLINATORS: AN ANALYSIS OF TWO SYMPATRIC CAPPARACEAE SPECIES

- Figure 1. Floral morphology and anthesis sequence of *Morisonia longifolia* and *M. hastata* in the Caatinga area, Pernambuco, Northeastern Brazil. (A) Inflorescence of *M. longifolia* containing hermaphroditic flowers, (B) Flower of *M. hastata*, (C) timings of the different anthesis events for the two species, the white color represents *M. longifolia* and lilac represents *M. hastata*. 78
- Figure 2. Nectar secretion dynamics in *M. hastata* and *M. longifolia* in a Caatinga area, Pernambuco, Northeastern Brazil. Variation in (A) nectar volume, (B) sugar concentration, and (C) total sugar mass is shown for both 80

species. (D) Maximum nectar retention values at different sugar concentrations.

Figure 3. Floral visitors of *Morisonia hastata* and *M. longifolia* (Capparaceae) in a Caatinga area, Pernambuco, Northeastern Brazil. Diurnal visitors: the bee *Xylocopa grisescens* visiting (A) *M. hastata* and (B) *M. longifolia*; the bee (C) *Trigona spinipes* visiting *M. hastata*; the hummingbird (D) *Chlorostilbon aureoventris* visiting *M. longifolia*. Nocturnal visitors: the hawkmoth *Erinnyis ello* visiting (E) *M. hastata* and (F) *M. longifolia*; the hawkmoth (G) *Agrius cingulate* and setting moths visiting *M. hastata*; the bat (H) *Glossophaga soricina* visiting *M. hastata*. (I) The lengths of the floral reproductive structures of both *Morisonia* species, in comparison with (J) the mouthpart lengths of the different floral visitors (stars indicate effective pollinators).

6. MANUSCRITO Nº 3 – O PASTOREIO BOVINO DIMINUI A APTIDÃO FEMININA, MAS NÃO A SELEÇÃO DISRUPTIVA MEDIADA POR POLINIZADORES EM FLORES DO TIPO PINCEL COM POLINIZAÇÃO GENERALISTA

Figura 1. Morfometria floral e desenvolvimento de frutos de *Morisonia longifolia* (Capparaceae) na floresta seca da Caatinga no PARNA Catimbau, Nordeste do Brasil. (A) Flor em vista lateral mostrando a extensão das estruturas reprodutivas (sl – comprimento do estame; gl – comprimento do ginóforo; fw – largura floral). (B) Frutos derivados de autopolinização abortados aproximadamente 10 dias após a antese. (C) frutos imaturos resultantes da polinização cruzada durante seu pleno desenvolvimento. (D) Vaca consumindo frutos imaturos. (E) Inflorescências sem frutos, com claros sinais de pastoreio de vacas. (F) Frutos que sobreviveram ao pastoreio bovino e completaram seu desenvolvimento.

Figura 2. Figura 2 – Gradientes significativos de seleção fenotípica no comprimento do ginóforo de *Morisonia longifolia* (Capparaceae) em uma floresta seca de Caatinga no PARNA Catimbau, Nordeste do Brasil. Os dados completos estão na Tabela 2. Foram selecionados comprimentos extremamente curtos e longos (seleção disruptiva) tanto nos frutos (A) que iniciaram seu desenvolvimento quanto naqueles (B) que sobreviveram ao pastejo.

LISTA DE TABELAS

4. MANUSCRITO Nº 1 – DIVERSIDADE FLORAL E SISTEMAS DE POLINIZAÇÃO DE FLORES EM PINCEL EM CAPPARACEAE

Tabela 1.	Comparativo entre gêneros e números de espécies em Capparaceae segundo as plataformas World Flora Online (https://wfoplantlist.org/plant-list) e Plants of the World Online (https://powo.science.kew.org/)	43
Tabela 2.	Variáveis categóricas relacionadas a atratividade floral analisadas.	44
Tabela 3.	Variáveis categóricas relacionadas ao sistema sexual utilizadas na classificação em Capparaceae.	46
Tabela 4.	Percentual de espécies de Capparaceae com informações sobre as flores, fenologia, visitantes florais e polinizadores.	48
Tabela 5.	Espécies de Capparaceae por clado com informações sobre sistema reprodutivo segundo literaturas analisadas	57

5. MANUSCRITO Nº 2 – FLORAL REWARD AND MECHANICAL FIT OF BRUSH- TYPE FLOWERS TO NOCTURNAL AND DIURNAL POLLINATORS: AN ANALYSIS OF TWO SYMPATRIC CAPPARACEAE SPECIES

Table 1.	Floral visitors (*thief; **effective pollinator; ***occasional pollinator) of <i>Morisonia longifolia</i> and <i>M. hastata</i> (Capparaceae) in the Caatinga Area of PARNA Catimbau and the relationship between the mouthpart of the visitors and the length of the floral reproductive structures (Gray shading indicates the absence of significant differences, indicating match).	84
----------	---	----

6. MANUSCRITO Nº 3 – O PASTOREIO BOVINO DIMINUI A APTIDÃO FEMININA, MAS NÃO A SELEÇÃO DISRUPTIVA MEDIADA POR POLINIZADORES EM FLORES DO TIPO PINCEL COM POLINIZAÇÃO GENERALISTA

Tabela 1.	Fenótipo floral de <i>Morisonia longifolia</i> (Capparaceae) investigado em uma floresta seca de Caatinga no PARNA Catimbau, Nordeste do Brasil: morfologia floral, exposição floral e suas relações.	107
Tabela 2.	Seleção fenotípica univariada e multivariada em características florais de <i>Morisonia longifolia</i> (Capparaceae) investigadas em floresta seca de Caatinga no PARNA Catimbau, Nordeste do Brasil. As características florais examinadas foram exposição floral (z1) e comprimento do ginóforo (z2). A aptidão foi avaliada utilizando o componente feminino, considerando os frutos que	109

iniciaram o desenvolvimento (ω_1), os frutos que sobreviveram ao pastoreio do gado e atingiram o pleno desenvolvimento (ω_2) e seu respectivo conjunto de sementes (ω_3). (Diferenciais de seleção: Linear - S_i para seleção direcional, Não linear - C_{ii} para seleção estabilizadora/disruptiva; Gradientes de seleção: Linear - β_i para seleção direcional, Não linear - γ_{ii} para seleção estabilizadora/disruptiva e γ_{ij} para seleção correlacional; SE - Erros padrão com intervalos de confiança de 95%).

APÊNDICE 1: DOCUMENTOS SELECIONADOS PARA COMPOR O ESTUDO SOBRE ATRIBUTOS FLORAIS, VISITANTES E POLINIZADORES DE CAPPARACEAE.	123
APÊNDICE 2: LISTA DE ESPÉCIES COM INFORMAÇÕES ADQUIRIDAS DA PLATAFORMA PLANT WORD OF ONLINE (POWO)	134
APÊNDICE 3: RESULTADOS DOS 48 TRABALHOS ANALISADOS CONTENDO INFORMAÇÕES SOBRE AS GUILDAS DE VISITANTES FLORAIS OU POLINIZADORES PARA 45 ESPÉCIES DE CAPPARACEAE.	137
APÊNDICE 4: GÊNEROS E ESPÉCIES DE CAPPARACEAE EM SITUAÇÃO DE AMEAÇA DE EXTINÇÃO SEGUNDO LISTA DA UNIÃO INTERNACIONAL PARA A CONSERVAÇÃO DA NATUREZA (STATUS SEGUNDO IUCN: (VU) VULNERÁVEL, (EN) AMEAÇADA DE EXTINÇÃO, (CR) CRITICAMENTE AMEAÇADA, (NT) QUASE AMEAÇADA.	143
APÊNDICE 5: ESPÉCIES DE CAPPARACEAE POR CLADO COM INFORMAÇÕES SOBRE SISTEMA REPRODUTIVO SEGUNDO LITERATURAS ANALISADAS.	147

LISTA DE ABREVIACÕES E SIGLAS

C	Crepuscular
CAPES	Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior
CII	Seleção estabilizadora/disruptiva (não linear)
CNPQ	Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico
COVS	Compostos Voláteis Florais
CR	Criticamente Ameaçada
D	Diurno
DP	Desvio Padrão
EN	Ameaçada de Extinção
FACEPE	Fundação de Amparo à Ciência e Tecnologia do Estado de Pernambuco
GLM	Modelo Linear Generalizado
I	Oportunidade de Seleção
IUCN	União Internacional para a Conservação da Natureza e dos Recursos Naturais
N	Néctar
N	Noturno
NT	Quase Ameaçada
P	Pólen
PARNA	Parque Nacional
PELD	Programa de Pesquisas Ecológicas de Longa Duração
PERMANOVA	Análise de Variância Permutacional Multivariada
PNPD	Programa de Nacional de Pós-Doutorado da CAPES
POWO	Plants of The World Online
SE	Erros padrão com intervalos de confiança de 95%
SI	Seleção direcional (linear)
UV	Ultravioleta
VU	Vulnerável
WFO	World Flora Online

Z1	Exposição floral
Z2	Comprimento do ginóforo
βI	Seleção Direcional (não linear)
ΓII	Seleção estabilizadora/disruptiva
ΓIJ	Seleção Correlacional
$\Omega 1$	Frutos em desenvolvimento inicial
$\Omega 2$	Frutos com desenvolvimento concluído
$\Omega 3$	Sementes dos frutos maduros

SUMÁRIO

1	INTRODUÇÃO	18
2	FUNDAMENTAÇÃO TEÓRICA	23
2.1	Atrativos florais, ajuste flor-polinizador e Seleção fenotípica mediada por polinizadores	23
2.2	A Seleção fenotípica contexto dependente e a herbivoria	25
2.3	As flores do tipo pincel	27
2.4	Capparaceae: Características gerais	28
3	REFERÊNCIAS	30
4	MANUSCRITO Nº 1: DIVERSIDADE FLORAL E SISTEMAS DE POLINIZAÇÃO DE FLORES EM PINCEL EM CAPPARACEAE	38
	Introdução	39
	Material e métodos	42
	Resultados	47
	Discussão	59
	Conclusões	62
	Agradecimentos	63
	Referências	63
5	MANUSCRITO Nº 2: FLORAL REWARD AND MECHANICAL FIT OF BRUSH-TYPE FLOWERS TO NOCTURNAL AND DIURNAL POLLINATORS: AN ANALYSIS OF TWO SYMPATRIC CAPPARACEAE SPECIES	70
	Introduction	71
	Material and methods	73
	Results	77
	Discussion	86
	Conclusion	90
	Acknowledgments	90
	References	91
6	MANUSCRITO Nº 3: O PASTO DE VACAS DIMINUI A APTIDÃO FEMININA, MAS NÃO A SELEÇÃO DISRUPTIVA MEDIADA POR POLINIZADORES EM FLORES DO TIPO PINCEL COM SISTEMA DE POLINIZAÇÃO GENERALISTA	98
	Introdução	99
	Material e métodos	102
	Resultados	107

	Discussão	110
	Conclusão	115
	Agradecimentos	116
	Referências	116
7	CONSIDERAÇÕES FINAIS	122
8	APÊNDICE 1: DOCUMENTOS SELECIONADOS PARA COMPOR O ESTUDO SOBRE ATRIBUTOS FLORAIS, VISITANTES E POLINIZADORES DE CAPPARACEAE	123
9	APÊNDICE 2: LISTA DE ESPÉCIES COM INFORMAÇÕES ADQUIRIDAS DA PLATAFORMA PLANT WORD OF ONLINE (POWO)	134
10	APÊNDICE 3. RESULTADOS DOS 48 TRABALHOS ANALISADOS CONTENDO INFORMAÇÕES SOBRE AS GUILDAS DE VISITANTES FLORAIS OU POLINIZADORES PARA 45 ESPÉCIES DE CAPPARACEAE.	137
11	APÊNDICE 4: GÊNEROS E ESPÉCIES DE CAPPARACEAE EM SITUAÇÃO DE AMEAÇA DE EXTINÇÃO SEGUNDO LISTA DA UNIÃO INTERNACIONAL PARA A CONSERVAÇÃO DA NATUREZA (STATUS SEGUNDO IUCN: (VU) VULNERÁVEL, (EN) AMEAÇADA DE EXTINÇÃO, (CR) CRITICAMENTE AMEAÇADA, (NT) QUASE AMEAÇADA.	143
12	APÊNDICE 5: ESPÉCIES DE CAPPARACEAE POR CLADO COM INFORMAÇÕES SOBRE SISTEMA REPRODUTIVO SEGUNDO LITERATURAS ANALISADAS.	147
13	APÊNDICE 6. DIVULGAÇÃO CIENTÍFICA PRODUZIDA A PARTIR DESTA TESE.	150
13	ANEXO 1. LINKS DE NORMAS DAS REVISTAS PARA SUBMISSÃO DOS MANUSCRITOS	157

1. INTRODUÇÃO

O estabelecimento da classificação de síndromes de polinização é importante para prever, com base nos atributos florais, os polinizadores de espécies para as quais eles ainda são desconhecidos (Faegri; Pijl, 1979). Essa classificação divide os sistemas de polinização em generalistas e especialistas, nos quais flores generalistas apresentam fácil acesso ao recurso para vários grupos de polinizadores, enquanto flores especialistas restringem o acesso a determinado grupo ou espécie de polinizador (Johnson; Steiner, 2000). A generalização parece ser uma tendência entre as angiospermas considerando que a maioria das flores não apresenta um ajuste claro a determinado polinizador (Thompson, 2001). Além de a generalização conferir garantia reprodutiva diante da instabilidade de frequência dos polinizadores (Bergamo et al., 2021). As flores do tipo pincel são um exemplo de morfologia floral relacionada a polinização generalista, elas são um estado de caráter presente em várias famílias de angiospermas, encontrado em várias linhagens de Eudicotiledôneas basais, mas também presente em alguns clados mais derivados, como Myrtaceae, Fabaceae e Capparaceae (Endress, 1996).

As flores com morfologia em pincel são caracterizadas por apresentarem estames e estiletes (ou gineceu elevado por um ginóforo) alongados (fig.1), além de perianto inexistente ou reduzido (Endress, 1996; Johnson; Bond, 1994). Como a morfologia em pincel não possibilita estrutura que proteja o néctar devido à ausência ou redução do perianto, plantas com esse tipo floral não são capazes de filtrar quais animais podem ou não ter acesso aos seus recursos, sendo assim consideradas por muitos como generalistas (Moré et al., 2006). Porém, apesar do registro de polinização para diversos grupos animais, o comprimento dos estames e do estilete de flores em pincel podem corresponder ao polinizador (Moré et al., 2006). Ademais, mesmo na ausência de um ajuste mecânico, o papel da sinalização floral pode ser determinante para uma atração seletiva de visitantes florais (Schiestl; Johnson, 2013). Outro ponto importante é considerar como contextos ambientais podem também determinar a disponibilidade, a diversidade e o nível de especialização dos animais presentes no habitat que são potenciais polinizadores (Ollerton et al. 2009).



Figura 1. (a) Esquema de flor em pincel com seta indicando os apêndices masculinos e feminino que se projetam do receptáculo floral, fonte: Primo et al., 2022). (b) Foto de flor em pincel de *Morisonia hastata* (Jacq.) Christenh. & Byng, fonte: Os autores.

A variação geográfica é considerada um fator importante que influencia na composição da guilda de polinizadores e dessa forma, pode impactar na evolução floral considerando a seleção mediada por polinizadores (Stebbins, 1974). É consolidado na literatura que animais de táxons com morfologias distintas que polinizam populações diferentes, podem atuar como agente de seleção para determinados atributos florais (Schiestl; Johnson, 2013). Um estudo de evolução floral com base em datação de fósseis afirma que a origem das plantas com flores é anterior à dos insetos polinizadores (Van De Kooi; Ollerton, 2020), reforçando que os polinizadores através das preferências influenciaram diretamente a diversificação floral (Schiestl; Johnson, 2013; Van De Kooi; Ollerton, 2020). Dessa forma, evidencia-se que as flores evoluíram para explorar as características sensoriais dos polinizadores (Schiestl; Johnson, 2013; Van De Kooi; Ollerton, 2020).

Os polinizadores atuam selecionando características fenotípicas florais, seleção esta que pode ser i) estabilizadora, quando o fenótipo intermediário é favorecido em relação aos extremos, ii) direcional, quando um dos fenótipos extremos é favorecido, ou iii) disruptiva, quando ambos os fenótipos extremos são favorecidos (qv. Natero et al., 2010a; 2010b). Em cenários com ausência de predação, pode-se prever que características que tornem as flores mais fáceis de serem localizadas pelos polinizadores, resultem em um maior sucesso reprodutivo para a planta (Koski, 2020). Os polinizadores podem variar na preferência de cor ou cheiro entre as populações, além disso, também é possível que uma

espécie de polinizador modifique suas preferências ao longo do tempo (Friberg et al., 2014; Herrera, 1990).

Grande parte da variedade gênica relacionada à morfologia floral já ocorria nas angiospermas basais (Theißen et al., 2016). Contudo, a combinação de diferentes fatores de transcrição sobre essa variedade gênica é responsável pela diversidade no fenótipo dos órgãos florais conhecidos atualmente (Moyroud; Glover, 2017). Essa expressão fenotípica pode estar sujeita à seleção natural, que promove mudanças evolutivas em diferentes características dentro da população (Wessinger; Hileman, 2016). Nesse contexto, a variação fenotípica intraespecífica é o ponto de partida para a existência da diversidade de morfologias florais (Elle; Carney, 2003). É a partir desta variação que polinizadores, ao intermediarem a reprodução cruzada, podem selecionar atributos florais através de suas preferências inatas ou aprendidas e o ajuste mecânico com essas flores (Bloch; Erhardt, 2008; Schiestl; Johnson, 2013). Assim, é necessário que um ou mais atributos florais estejam relacionados à percepção sensorial dos polinizadores, seu tamanho e comportamento de visita (Bloch; Erhardt, 2008; Schaefer; Ruxton, 2009).

As Brassicales são uma ordem que abriga plantas economicamente importantes por serem utilizadas em cultivos agrícolas (Ex. couve, alcaparras e repolho), além de incluir a planta modelo amplamente utilizada em estudos científicos, *Arabidopsis* spp (APG IV, 2016). Atualmente essa ordem é composta por 17 famílias incluindo Capparaceae, considerada irmã de Brassicaceae e Cleomaceae (APG IV, 2016). Das irmãs, Capparaceae é a menos estudada, porém compartilha muitas características com Cleomaceae, como a diversidade de morfologia floral (Endress, 1992) e a produção de metil-glucosinolatos (Mithen et al., 2010). Capparaceae inclui uma espécie economicamente importante, *Capparis spinosa* (alcaparras) (Mabry et al., 2020). Um estudo recente considerando o número cromossômico das espécies que compõem a família propõe que Capparaceae tenha sofrido uma duplicação do genoma inteiro antes da diversificação, levantando a hipótese de que ela é filogeneticamente distante de outras famílias que compõem a ordem Brasicales (Mabry et al., 2020).

A família Capparaceae abriga plantas lenhosas com distribuição cosmopolita principalmente tropical, encontradas geralmente em ambientes secos (Soares Neto, et al., 2014; Cardinal-McTeague et al., 2016). Esta família contém várias espécies com flores em pincel (Bianchi et al., 2000; Machado; Lopes, 2004). Essas condições a tornam um modelo bastante factível para a investigação do papel funcional das flores em pincel.

Além disso, há uma grande lacuna de conhecimento no que diz respeito aos seus sistemas de polinização, o que evoca mais investigações. Até o momento, é sabido que as flores de Capparaceae apresentam inflorescências racemosas contendo flores com numerosos estames longos e um ginóforo (Kers, 2003; Soares Neto, et al., 2014). São polinizadas por diversos animais, desde insetos a aves, mas também morcegos e mamíferos não voadores, e variam em relação ao sistema reprodutivo havendo registros em suas espécies, tanto de autocompatibilidade como de incompatibilidade de ação tardia (Endress, 1992; Bianchi; Gibss, 2000; Hall et al., 2002; Primo; Machado, 2009).

Além dos polinizadores, outros fatores podem atuar como agentes ou interferir no processo de seleção fenotípica, como por exemplo a herbivoria (Sletvold, 2019). As interações mutualistas (p.ex. polinização) e antagonistas (p.ex. herbivoria) podem causar variações nos atributos selecionados tanto em ampla escala geográfica quanto, em populações menores (Ågren et al., 2013). Os herbívoros são agentes importantes na evolução das plantas, quando atuam se alimentando dos frutos maduros e consequentemente, realizando a dispersão de sementes (Benkman et al., 2013; Vidal, 2013). Porém, ao se alimentar de frutos imaturos, esses herbívoros atuam mudando a direção da seleção ou até interrompendo o processo de seleção fenotípica (Gomes, 2003; Ågren et al., 2013). Os herbívoros são atraídos pelos mesmos atrativos florais direcionados aos polinizadores, como o perfume e o display floral (Toräng et al., 2008; Armbruster et al., 2009; Sletvold; Grindeland, 2008; Theis; Adler, 2012). Considerando que a aptidão reprodutiva é mensurada pelas flores hermafroditas e que as plantas podem fisiologicamente limitar a produção de frutos, isso justifica uma maior produção de frutos em plantas com menor número de flores femininas ou hermafroditas e/ou danificadas mesmo em sistemas de polinização andromonóicos (flores hermafroditas e masculinas no mesmo indivíduo) (Wise; Hébert, 2010). Dessa forma, outros fatores além dos polinizadores podem atuar na fixação dos fenótipos florais (Sletvold, 2019). Os herbívoros, por exemplo, podem atuar modificando características florais morfológicas e fenológicas o que consequentemente causa impacto na seleção fenotípica (Gomes, 2003; Gomes et al., 2009).

Nesta tese, utilizamos a família Capparaceae como um modelo para entender como as flores em pincel integram a variedade de atributos florais que permite a interação com diversos grupos de polinizadores para a família. Em especial, buscamos determinar como polinizadores ajustam-se mecanicamente às flores em pincel e como mediam a seleção

fenotípica sobre esse tipo floral. Nós empregamos três abordagens, cada uma delas resultando em um capítulo da tese (Fig. 2). A primeira delas foi um levantamento geral dos atributos florais e polinizadores da família Capparaceae, juntamente com sua distribuição global. Na segunda abordagem, selecionamos um par de espécies sincronopátricas de Capparaceae com flores em pincel, para comparar como diferenças em sua sinalização, oferta de recursos e ajuste mecânico determinam a interação com diferentes grupos de polinizadores locais. Por fim, selecionamos uma dessas duas espécies para mensurar como ocorre a seleção fenotípica mediada por polinizadores em flores do tipo pincel.

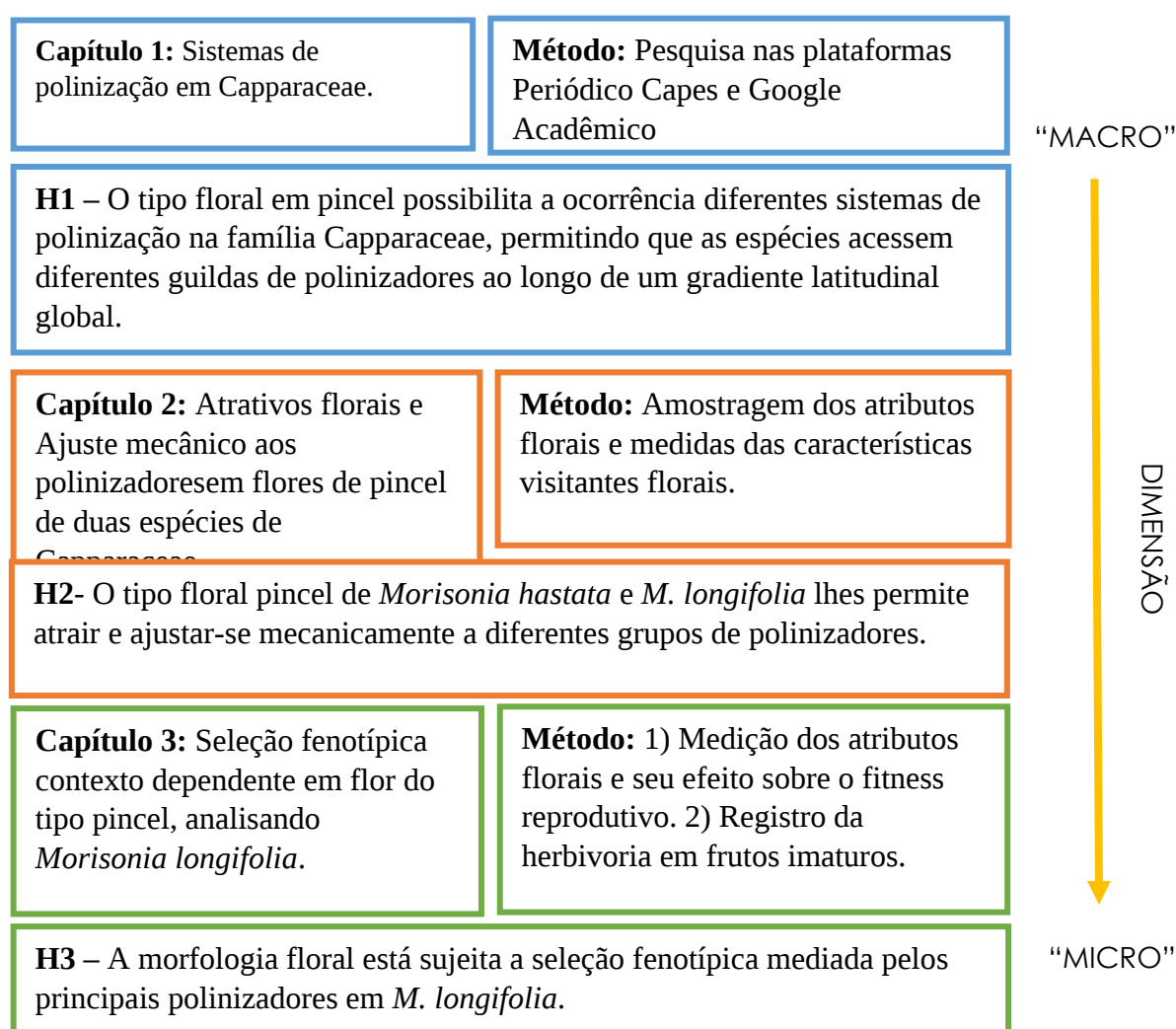


Figura 2. Esquema de organização da tese, mostrando: 1) abordagem dos capítulos, 2) uma síntese do método utilizado e 3) hipóteses relacionadas.

2. FUNDAMENTAÇÃO TEÓRICA

2.1 ATRATIVOS FLORAIS, AJUSTE FLOR-POLINIZADOR E SELEÇÃO FENOTÍPICA MEDIADA POR POLINIZADORES

A maneira como os polinizadores interagem com as flores inspirou teorias que podem ser aplicadas para compreensão da diversificação floral, como a teoria de impulso sensorial proposta por Endler (1992). Essa teoria afirma que os sinais de comunicação evoluem como resposta aos receptores e ao ambiente em que esses receptores se encontram (Endler, 1992). Podemos relacionar esta teoria à diversificação floral quando consideramos que os polinizadores interagem em um contexto de estímulos visuais e olfativos complexos emitidos simultaneamente pelas flores (Koski, 2020). Tendo as flores como sinalizadores e os polinizadores como receptores, a actinomorfa pode ser considerada uma característica ancestral, além de ser encontrada na maioria das angiospermas (Craene et al., 2003; Koski, 2020). Com base em registros fósseis, as flores zigomorfas aparecem em um período muito posterior à origem das angiospermas (Crepet et al., 2010).

Se por um lado as plantas podem utilizar essas variações morfológicas para direcionar o comportamento de seus visitantes florais, por outro, estudos apontam especialização funcional como resultado de diferentes pressões seletivas exercidas pelos grupos de polinizadores (Fenster et al., 2004; Darwin; Bynum, 2009; Moré et al., 2006). Uma vez que a percepção dos atributos florais está relacionada à visão e ao olfato dos polinizadores, considerar estes sentidos são de fundamental importância em estudos que se propõem a investigar atratividade floral (Johnson; Bond, 1994; Schemske e Bradshaw, 1999). A preferência dos polinizadores para determinada flor proporciona maior eficiência no forrageamento (Johnson; Bond, 1994; Schemske e Bradshaw, 1999; Bradshaw; Schemske, 2003). Assim, os polinizadores têm apresentado preferências para determinadas flores de forma inata ou aprendida e estudos com comportamento inato têm discutido a coevolução entre plantas e polinizadores (Lunau; Maier, 1995).

Características intrínsecas da morfologia floral (como tamanho e orientação das anteras), da recompensa floral (quantidade e localização na flor) e dos polinizadores (tamanho e comportamento durante a visita) estão relacionadas à deposição polínica no corpo do polinizador e consequentemente ao sucesso reprodutivo da planta (Muchhala;

Potts, 2007; Moreira-Hernández; Muchhala, 2019). Como o fitness reprodutivo é maximizado quando há transferência de pólen entre plantas de uma mesma espécie, suficiente para fertilizar os óvulos, é importante considerar o ajuste mecânico dessas flores aos seus respectivos polinizadores (Mitchell et al. 2009; Nattero et al., 2010a; b). O extravio de grãos de pólen durante o transporte é considerado o maior fator que afeta negativamente a aptidão masculina da planta (Muchhala; Thomson, 2012). Esse extravio pode ocorrer por causa de um desprendimento passivo ou hábito de limpeza do polinizador (Muchhala; Thomson, 2012). A eficiência do polinizador pode depender de fatores intrínsecos, como comportamento de visita, forrageamento e fidelidade floral (Armbruster, 2014; Ne'eman et al. 2010). A deposição polínica por plantas competidoras em locais semelhantes e o mal posicionamento do grão de pólen no corpo do polinizador são os dois fatores que causam as maiores perdas, reduzindo significativamente o fitness masculino (Muchhala; Thomson, 2012). E cada via de perda tem o potencial de atuar como uma pressão seletiva para as características reprodutivas da planta (Minnaar et al., 2019). Embora o extravio e/ou deposição polínica heteroespecífica (entre espécies distintas) seja um fenômeno comum, representando cerca de 74% do recebimento de pólen na natureza, as evidências até o momento apoiam uma relação entre maior deposição heteroespecífica e menor número de sementes (Fang; Huang, 2013; Arceo-Gómez et al. 2016; Moreira-Hernández; Muchhala, 2019). Gong e Huang (2014) descobriram que apenas 2,9% de grãos de pólen pertencentes a uma comunidade de 26 espécies, atingiram estigmas coespecíficos. Podemos considerar o corpo do polinizador como uma arena de competição para as plantas, onde os grãos de pólen podem sobrepor o outro ou deslocá-lo, prejudicando a reprodução do oponente (Minnaar et al., 2019).

Dessa forma, a etapa de deposição no corpo do polinizador até a entrega do pólen à superfície estigmática se torna um período em que a seleção pode atuar considerando a produção, transporte e entrega de pólen (Minnaar et al., 2019). O ajuste mecânico entre a flor e o polinizador é uma etapa da reprodução relacionada ao transporte do pólen e as plantas usam a recompensa como isca para manipular os polinizadores (Minnaar et al., 2019; Domingos-Melo et al., 2022). Nessa fase temos a influência de características do próprio pólen como agregação e deiscência, e da própria flor como a morfologia e localização da recompensa (Minnaar et al., 2019). Essas características podem restringir ou não o movimento de manipulação da flor pelo polinizador (Minnaar et al., 2019). A maioria das flores não mostra um ajuste a um polinizador específico, mas a um conjunto

de polinizadores com determinada característica e, portanto, mais eficientes (Thomson, 2003).

O fitness masculino é mais fácil de ser mensurado com base na frequência dos polinizadores, enquanto o fitness feminino pode ser limitado por recursos destinados à formação dos óvulos (Willson; Rathcke, 1974; Burd; Callahan, 2000). Porém, é importante considerar que um bom fitness masculino não significa polinização e para espécies auto incompatíveis, esse fitness não reflete a formação de fruto (Karron; Mitchell, 2012). Por isso, o número de descendentes é a medida de aptidão mais utilizada em estudos de seleção natural (Bigio et al., 2017). Porém, ao usar várias medidas de fitness para avaliar a ocorrência de seleção mediada por polinizadores, pode-se encontrar a seleção atuando em cada atributo floral para uma medida de fitness diferente (Bigio et al., 2017). Assim, em estudos de seleção fenotípica é necessário considerar várias medidas de fitness já que a evolução é um processo dinâmico que não ocorre de forma unidirecional na natureza (Siepielski et al., 2009; Bigio et al., 2017).

2.2 SELEÇÃO FENOTÍPICA CONTEXTO DEPENDENTE E HERBIVORIA

Existem evidências que mostram a influência de outros agentes, inclusive antagonicos, influenciando a seleção dos fenótipos florais, porém o papel dos polinizadores tende a ser considerado nos estudos e a dos demais agentes, totalmente ignorada (Strauss; Whittall, 2006). Os polinizadores são os principais promotores da reprodução das plantas e consequente diversificação floral ao executar a fecundação cruzada (Dodd et al. 1999). Para confirmar a afirmação anterior, basta refletir que temos um número muito maior de espécies de angiospermas polinizadas por animais do que por vetores abióticos (Dodd et al. 1999). Assim, a importância dos polinizadores como agentes seletivos é indiscutível, porém, as características biofísicas do ambiente são fundamentais para destacar determinados sinais florais tornando as flores mais visíveis aos polinizadores e, portanto, possíveis de serem selecionadas (Koski, 2020). Considerando a ausência de predação, plantas com flores mais fáceis de serem localizadas pelos polinizadores, têm mais probabilidade de obter maior sucesso reprodutivo (KOSKI, 2020).

Os polinizadores são considerados os principais agentes que atuam na fixação de determinadas características florais com base em suas preferências (Schiestl; Johnson,

2013). Mas, o ambiente pode influenciar diretamente na preferência dos polinizadores por determinados atributos florais (Endler, 1992). Os fatores abióticos podem modificar a intensidade da sinalização floral e a recepção dos estímulos pelos polinizadores (Endler, 1992). Exemplificando, flores com cores claras possuem maior visibilidade em um plano de fundo escuro, enquanto flores coloridas destacam-se em ambientes iluminados (Endler, 1992). Podemos considerar como fatores ambientais, a relação da plasticidade da cor da flor à temperatura (Stiles et al., 2007) e a sensibilidade de voláteis florais à concentrações de nitrogênio no ambiente (Majetic et al., 2017). É importante considerar que as condições ambientais podem degradar os sinais florais emitidos, como a poluição luminosa e odores de fundo, influenciando negativamente na identificação da flor pelos polinizadores (Koski, 2020). Como os polinizadores não são os únicos agentes que atuam na evolução dos sinais florais, os atributos florais podem evoluir em resposta às condições impostas pelo ambiente, ou seja, plasticidade ambiental (Koski, 2020).

Os antagonistas florais, como herbívoros, podem utilizar os mesmos atrativos florais direcionados aos polinizadores, para localizar as plantas, ocasionando um conflito seletivo (Brody; Mitchell, 1997; Costa et al., 2022; Wang, et al., 2024). Espera-se que as diferentes pressões exercidas anulem a ocorrência da seleção e, dessa forma, antagonistas podem atuar interrompendo o processo seletivo anteriormente mediado pelos polinizadores ou modificando a direção e a força da seleção (Gomes, 2003; Fenster et al., 2004; Ågren et al., 2013). Por exemplo, flores maiores ou com maior número de flores na inflorescência podem atrair polinizadores e antagonistas simultaneamente (Ashman et al., 2004; Strauss; Whittall, 2006).

A herbivoria é um dos estressores bióticos mais comum entre as plantas, que ocorre quando há o consumo de estruturas vegetais que não estão sendo ofertadas como recurso (Boege, 2010; Godschalx et al., 2016). Plantas resistentes à herbivoria podem ser selecionadas em um contexto em que haja herbivoria e competição, mostrando assim, que nenhuma interação ecológica ocorre de forma isolada (Boege, 2010). Os herbívoros que se alimentam de sementes em desenvolvimento podem impor seleção à fenologia de floração, porque os danos realizados comprometem o sucesso reprodutivo da planta (Pilson, 2020). A composição heterogênea da comunidade vegetal e a diversidade genética das plantas também influenciam na intensidade da herbivoria e no sucesso reprodutivo das plantas que compõem a comunidade (Boege, 2010; Parker et al., 2010). Dessa maneira, assim como os polinizadores manifestam preferência por determinados

atributos florais, os herbívoros apresentam preferência por determinadas plantas e partes vegetais, alterando assim a composição da comunidade (Menezes et al., 2020; Jamelli et al., 2021).

2.3 AS FLORES DO TIPO PINCEL

Embora flores do tipo pincel ou escova e sua morfologia associada seja considerada uma característica primitiva relacionada a evolução de linhagens de eudicotiledôneas basais com ausência de tubo floral (Endress, 1994), essa morfologia também ocorre em grupos mais recentes pertencentes às famílias Fabaceae, Myrtaceae, Capparaceae entre outras (Beardsell et al., 1993; Primo; Machado, 2009; Sazima et al., 2009; Moré et. al., 2006; Le Roux; Van Wyk, 2012). Flores em pincel apresentam longos estames (geralmente numerosos) e longos estiletes (ou um pistilo apoiado sobre um longo ginóforo) enquanto o perianto é reduzido e, portanto, não oferece uma superfície de aterrissagem ou um ajuste claro entre a flor e o polinizador (Johnson; Bond, 1994; Moré et al., 2006). Por não apresentarem estrutura de proteção para o néctar e devido aos estudos que registram uma grande diversidade de polinizadores eficazes pertencentes a vários grupos (morcegos, beija-flores, esfingídeos, abelhas, moscas, borboletas e besouros), flores em pincel são consideradas de morfologia generalista (Eisikowitch et al., 1986; Moré et al., 2006; Amorin et al., 2013). Há espécies com flores em pincel de antese longa que são fonte de recurso tanto para polinizadores diurnos quanto para noturnos (Amorim et. al., 2013). As plantas com flores em pincel, geralmente de porte arbóreo, são visitadas por morcegos generalistas de diversos tamanhos, diferente do que ocorre em flores com morfologia especializada (Sazima et al., 1999). Essas plantas apresentam produção maciça de flores relacionadas a deposição de pólen no pescoço e no peito dos morcegos (Sazima et al., 1999).

Várias plantas com flores em pincel apresentam o néctar como principal recurso e a variação na composição do néctar é frequentemente relacionada aos polinizadores (Moré et al., 2006; Amorim et al., 2013). Independente da morfologia floral, os estudos associam flores com néctar rico em sacarose aos beija-flores e esfingídeos, enquanto flores contendo néctar com alto teor de hexose são relacionadas à polinização por morcegos (Galletto; Bernardello, 2003; Chalcoff et al., 2006). As flores em pincel, como as de *Eucalyptus ficifolia* (Myrtaceae), podem produzir um néctar mais diluído durante o dia e mais concentrado a noite à medida que o néctar evapora ao longo dia caso não haja

reabsorção de açúcares (Nicolson, 1994). Em outras flores em pincel, como *Grevillea robusta* (Proteaceae), podemos encontrar néctar em uma concentração baixa durante toda a antese por causa da dinâmica de secreção constante e reabsorção de açúcares (Nicolson, 1995). As flores em pincel também podem favorecer a polinização noturna à medida que aumentam a produção de néctar quando este é removido pelos polinizadores noturnos (Amorim et al., 2013). Outra estratégia consiste na variação da composição do néctar, na qual nas primeiras horas de vida as flores apresentam néctar rico em sacarose atendendo a polinizadores diurnos, e à noite as flores ofertam néctar rico em hexoses, promovendo assim, a visitação por esfingídeos e morcegos (Amorim et al., 2013). Dessa forma, as flores em pincel com longa antese, mostram adaptações no recurso para atrair as guildas de polinizadores que variam durante a antese, ajustando-se às preferências de néctar de polinizadores diurnos e noturnos.

2.4 CAPPARACEAE: CARACTERÍSTICAS GERAIS

A família Capparaceae abrange plantas importantes economicamente, como por exemplo, o uso alimentício de alcaparras preservadas no vinagre ou sal grosso como aperitivo (revisado por Rivera et al., 2003; Rahnavard; Razavi, 2017). Embora *Capparis spinosa* seja a mais utilizada, existe registro de uso para outras 19 espécies que compõem Capparaceae (Rivera et al., 2003). As Capparaceae também são utilizadas de forma medicinal consistindo no uso da planta inteira ou da casca para tratamento de reumatismo, das cascas como expectorante e no combate a dores torácicas e das frutas secas combinadas com mel no tratamento de resfriados (revisado por Rahnavard; Razavi, 2017). Existe inclusive comprovação fitoquímica para o uso das folhas de *Capparis brevispina* DC, por conter compostos com atividade antioxidante e anticancerígena (Subramanian; Ramani, 2020). Dentre as características taxonômicas presentes nas espécies que compõem Capparaceae, destacam-se as flores geralmente com morfologia em pincel, com androceu e ginóforo alongados (Kers, 2003). Atualmente a família possui 426 espécies alocadas em 18 gêneros (Mercado-Gómez, 2022; WFO, 2023).

A família tem distribuição Pantropical mundial encontrada principalmente em regiões que passam por secas sazonais (Kers, 2003; Mercado-Gómez; Escalante, 2018). As espécies de Capparaceae estão presentes em floresta tropical, savanas, cerrados e dunas com altitudes perto no nível do mar até 2.600 m (Kers, 2003). Em florestas tropicais ocupam bordas e clareiras, por isso muitas espécies são consideradas ervas daninhas

(Kers, 2003). Como a maioria das espécies está adaptada a locais áridos e abertos, acredita-se que a diversificação da família tenha se iniciado por essas áreas antes de colonizarem ambientes com maior umidade (Kers, 2003). Por exemplo, *Capparis spinosa* apresenta multicamadas de parênquima paliádico com disposição diferenciada dos estômatos, que a permite aumentar a atividade fotossintética e reduzir a temperatura diante de condições de seca (Kesharvazi; Mosaferi, 2022).

As flores, geralmente do tipo pincel, podem estar dispostas na planta de forma solitária ou em inflorescências racemosas, corimbosas, fasciculadas ou em umbelas (Stoffers, 1982; Kers, 2003). Essas flores comumente apresentam 4 sépalas e geralmente nenhuma pétala, podendo apresentar em algumas espécies de 2 a 4 pétalas e mais raramente, mais que 4 pétalas (Kers, 2003). As flores de Capparaceae contém número variável de estames e gineceu (se presente) de curto a alongado podendo estar sustentado por um ginóforo, sendo de calibre mais fino em espécies herbáceas (Stoffers, 1982; Kers, 2003). A variação no número de estames é comum na família com destaque para o gênero *Capparis* L. (6 a 250 estames) (Corner, 1946). Quanto à simetria, as flores podem ser classificadas em actinomorfas ou zigomorfas, com sistema sexual monóico ou dióico (Kers, 2003). Existe muitas variações relacionadas ao sistema sexual na família evidenciada pelo registro de flores monoicas e dioicas em uma mesma inflorescência (Kers, 2003). Várias espécies de um mesmo gênero (ex. *Capparis* L.) podem apresentar flores hermafroditas e masculinas dispostas de forma aleatória ou alternada nas inflorescências (Stout, 1923).

Nas inflorescências de Capparaceae, as brácteas florais (quando presentes) são sempre pequenas e diferentes das folhas (Kers, 2003). Nesta família também estão alocadas espécies com pétalas (p.ex. *Crateva adansonii* DC. E *Capparis filipes* Donn. Sm.) de tamanho que ultrapassam as sépalas (Kers, 2003). As pétalas e sépalas podem se apresentar organizadas de forma espaçada em flores actinomorfas ou em pares sendo um dorsal e outro transversal em flores zigomorfas (Kers, 2003). Alguns gêneros (p.ex. *Cynophalla* e *Capparis*) possuem estruturas localizadas nas inflorescências ou nos ramos vegetativos, que podem funcionar como nectários extraflorais, embora a morfologia e a função não estejam totalmente esclarecidas na literatura (Gomez, 1953; Kers, 2003). Enquanto, a simetria actinomorfa é considerada uma condição basal para a família, a esterilização dos estames ventrais, mudança de orientação dos demais estames para a região dorsal da flor e desenvolvimento de nectário nessa região, estão relacionados ao

estabelecimento da zigomorfia em Capparaceae (Endress, 1992; Kers, 2003). Além da polinização biótica, espécies de Capparaceae possuem registro de polinização indireta pelo vento em plantas de *Crataeva adansonii* (DC.) com até 10 m de distância (Mangla; Tandon, 2011). Assim, juntamente com a diversidade de morfologia floral, evidencia-se a presença de vários sistemas de polinização na família, permeando da polinização biótica até a ocorrência de ambofilia. Também há registro de nectário extrafloral e consequente associação com formigas que protegem a planta contra a herbivoria, inclusive, as atividades de patrulhamento das formigas aumentam à medida que aumenta a quantidade de secreção (Di Sapio et al., 2001).

3. REFERÊNCIAS

ÅGREN, J.; HELLSTRÖM, F.; TORÄNG, P.; EHRLÉN, J. Mutualists and antagonists drive among-population variation in selection and evolution of floral display in a perennial herb. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 110, n. 45, p. 18202-18207, 2013.

AMORIM, F. W.; GALETTO, L.; SAZIMA, M. Beyond the pollination syndrome: nectar ecology and the role of diurnal and nocturnal pollinators in the reproductive success of *Inga sessilis* (Fabaceae). **Plant biology**, v. 15, n. 2, p. 317-327, 2013.

APG, I.V. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG IV. **Botanical Journal of the Linnean Society**, v. 181, n.1, p. 1-20, 2016.

ARCEO-GÓMEZ, G.; ABDALA-ROBERTS, L.; JANKOWIAK, A.; KOHLER, C.; MEINDL, G.; NAVARRO-FERNÁNDEZ, C.; PARRA-TABLA, V.; ASHMAN, T.; ALONSO, C. Patterns of among-and within-species variation in heterospecific pollen receipt: The importance of ecological generalization. **American Journal of Botany**, v. 103, n. 3, p. 396-407, 2016.

ARMBRUSTER, W. S. Floral specialization and angiosperm diversity: phenotypic divergence, fitness trade-offs and realized pollination accuracy. **AOB Plants**, v. 6, 2014.

ARMBRUSTER, W. Scott; LEE, J.; BALDWIN, B. G. Macroevolutionary patterns of defense and pollination in Dalechampia vines: adaptation, exaptation, and evolutionary novelty. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 106, n. 43, p. 18085-18090, 2009.

ASHMAN, T.; COLE, D. H.; BRADBURN, M. Sex-differential resistance and tolerance to herbivory in a gynodioecious wild strawberry. **Ecology**, v. 85, n. 9, p. 2550-2559, 2004.

BEARDSSELL, D.; O'IBRIEN, S.; WILLIAMS, E.; KNOX, B.; CALDER, M.. Reproductive biology of australian Myrtaceae. **Australian Journal of Botany**, v. 41, n. 5, p. 511-526, 1993.

BENKMAN, C. W.; SMITH, J. W.; MAIER, M.; HANSEN, L.; TALLUTO, M. V. Consistency and variation in phenotypic selection exerted by a community of seed predators. **Evolution**, v. 67, n. 1, p. 157-169, 2013.

BERGAMO, P. J.; STREHER, N. S.; ZAMBON, V.; WOLOWSKI, M.; SAZIMA, M. Pollination generalization and reproductive assurance by selfing in a tropical montane ecosystem. **The Science of Nature**, v. 108, p. 1-21, 2021.

BIANCHI, M. B.; GIBBS, P. E.; PRADO, D. E.; VESPRINI, J. L. Studies on the breeding systems of understorey species of a Chaco woodland in NE Argentina. **Flora**, v. 195, n. 4, p. 339-348, 2000.

BIGIO, L.; LEBEL, M.; SAPIR, Y. Do different measures of maternal fitness affect estimation of natural selection on floral traits? A lesson from *Linum pubescens* (Linaceae). **Journal of Plant Ecology**, v. 10, n. 2, pág. 406-413, 2017.

BLOCH, D.; ERHARDT, A. Selection toward shorter flowers by butterflies whose probosces are shorter than floral tubes. **Ecology**, v. 89, n. 9, p. 2453-2460, 2008.

BOEGE, K. Induced responses to competition and herbivory: natural selection on multi-trait phenotypic plasticity. **Ecology**, v. 91, n. 9, p. 2628-2637, 2010.

BRADSHAW, H. D.; SCHEMSKE, Douglas. Allele substitution at a flower colour locus produces a pollinator shift in monkey flowers. **Nature**, v. 426, n. 6963, p. 176-178, 2003.

BRODY, A. K.; MITCHELL, R. J. Effects of experimental manipulation of inflorescence size on pollination and pre-dispersal seed predation in the hummingbird-pollinated plant *Ipomopsis aggregata*. **Oecologia**, v. 110, p. 86-93, 1997.

BURD, M.; CALLAHAN, H. What does the male function hypothesis claim?. **Journal of Evolutionary Biology**, v. 13, n. 5, p. 735-742, 2000.

CARDINAL-MCTEAGUE, W. M.; SYTSMA, K. J.; HALL, J. C. Biogeography and diversification of Brassicales: a 103 million year tale. **Molecular Phylogenetics and Evolution**, v. 99, p. 204-224, 2016.

CHALCOFF, V.; AIZEN, M.; GALETTO, L. Nectar concentration and composition of 26 species from the temperate forest of South America. **Annals of botany**, v. 97, n. 3, p. 413-421, 2006.

CORNER, E. J. H. Centrifugal stamens. **Journal of the Arnold Arboretum**, v. 27, n. 4, p. 423-437, 1946.

COSTA, K.; SANTOS, B. Y.; ALMEIDA, N. M.; SANTOS, A. M. M.; BURIL, M. T.; LEITE, A. V. The effects of florivory on floral attractiveness and fruit production in *Daustinia montana* (Convolvulaceae). **Flora**, v. 294, p. 152122, 2022.

CRAENE, L. P.; SOLTIS, P.; SOLTIS, D. E. Evolution of floral structures in basal angiosperms. **International Journal of Plant Sciences**, v. 164, n. S5, p. S329-S363, 2003.

CREPET, W. L.; NIXON, K. C.; GANDOLFO, M. A. Fossil evidence and phylogeny: the age of major angiosperm clades based on mesofossil and macrofossil evidence from Cretaceous deposits. **American Journal of Botany**, v. 91, n. 10, p. 1666-1682, 2004.

DARWIN, C.; BYNUM, W. F. **The origin of species by means of natural selection: or, the preservation of favored races in the struggle for life**. New York: AL Burt, 2009.

DI SAPIO, O. A.; GATTUSO, M. A.; PRADO, D. E. Structure and development of the axillary complex and extrafloral nectaries in *Capparis retusa* Griseb. **Plant Biology**, v. 3, n. 06, p. 598-606, 2001.

DODD, M. E.; SILVERTOWN, J.; CHASE, M. W. Phylogenetic analysis of trait evolution and species diversity variation among angiosperm families. **Evolution**, v. 53, n. 3, p. 732-744, 1999.

EISIKOWITCH, D.; IVRI, Y.; DAFNI, A. Reward partitioning in *Capparis* spp. along ecological gradient. **Oecologia**, v. 71, n. 1, p. 47-50, 1986.

ELLE, E.; CARNEY, R. Reproductive assurance varies with flower size in *Collinsia parviflora* (Scrophulariaceae). **American Journal of Botany**, v. 90, n. 6, p. 888-896, 2003.

ENDLER, J. A. Signals, signal conditions, and the direction of evolution. **The American Naturalist**, v. 139, p. S125-S153, 1992.

ENDRESS, P. K. **Diversity and evolutionary biology of tropical flowers**. Cambridge University Press, 1996.

ENDRESS, P. K. Evolution and floral diversity: the phylogenetic surroundings of *Arabidopsis* and *Antirrhinum*. **International Journal of Plant Sciences**, v. 153, n. 3, Part 2, p. S106-S122, 1992.

ENDRESS, P. K. Floral structure and evolution of primitive angiosperms: recent advances. **Plant Systematics and Evolution**, v. 192, p. 79-97, 1994.

FAEGRI, K.; VAN DER PIJL, L. A short history of the study of pollination ecology. **The Principles of pollination ecology**, p. 1-77, 1979.

FANG, Q.; HUANG, Shuang-Quan. A directed network analysis of heterospecific pollen transfer in a biodiverse community. **Ecology**, v. 94, n. 5, p. 1176-1185, 2013.

FENSTER, C. B.; ARMBRUSTER, W. S.; WILSON, P.; DUDASH, M. R.; THOMSON, J. D. Pollination syndromes and floral specialization. **Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics**, v. 35, p. 375-403, 2004.

FRIBERG, M.; SCHWIND, C.; ROARK, L.; RAGUSSO, R.; THOMPSON, J. Floral scent contributes to interaction specificity in coevolving plants and their insect pollinators. **Journal of Chemical Ecology**, v. 40, n. 9, p. 955-965, 2014.

GALETTO, L.; BERNARDELLO, G. Nectar sugar composition in angiosperms from Chaco and Patagonia (Argentina): an animal visitor's matter?. **Plant Systematics and Evolution**, v. 238, n. 1, p. 69-86, 2003.

GODSCHALX, A. L.; STADY, L.; WATZIG, B.; BALLHORN, D. J. Is protection against florivory consistent with the optimal defense hypothesis?. **BMC plant biology**, v. 16, n. 1, p. 1-9, 2016.

GÓMEZ, J. M. Herbivory reduces the strength of pollinator-mediated selection in the Mediterranean herb *Erysimum mediohispanicum*: consequences for plant specialization. **The American Naturalist**, v. 162, n. 2, p. 242-256, 2003.

GÓMEZ, J. M.; PERFECTTI, F.; BOSCH, J.; CAMACHO, J. P. M. A geographic selection mosaic in a generalized plant–pollinator–herbivore system. **Ecological Monographs**, v. 79, n. 2, p. 245-263, 2009.

GÓMEZ, S. A. Capparidaceas argentinas. **Lilloa**, v. 26, p. 279-341, 1953.

GONG, Y.-B.; HUANG, S.-Q. Interspecific variation in pollen–ovule ratio is negatively correlated with pollen transfer efficiency in a natural community. **Plant Biology**, v. 16, n. 4, p. 843-847, 2014.

HALL, J.; SYTSMA, K.; ILTIS, H. Phylogeny of Capparaceae and Brassicaceae based on chloroplast sequence data. **American Journal of Botany**, v. 89, n. 11, p. 1826-1842, 2002.

HERRERA, C. Daily patterns of pollinator activity, differential pollinating effectiveness, and floral resource availability, in a summer-flowering Mediterranean shrub. **Oikos**, p. 277-288, 1990.

JAMELLI, D.; BERNARD, E.; MELO, F. PL. Habitat use and feeding behavior of domestic free-ranging goats in a seasonal tropical dry forest. **Journal of Arid Environments**, v. 190, p. 104532, 2021.

JOHNSON, S. D.; STEINER, K. E. Generalization versus specialization in plant pollination systems. **Trends in ecology & evolution**, v. 15, n. 4, p. 140-143, 2000.

JOHNSON, S.; BOND, W. Red flowers and butterfly pollination in the fynbos of South Africa. In: **Plant-animal interactions in Mediterranean-type ecosystems**. Springer, Dordrecht, p. 137-148, 1994.

KARRON, J.; MITCHELL, R. Effects of floral display size on male and female reproductive success in *Mimulus ringens*. **Annals of botany**, v. 109, n. 3, p. 563-570, 2012.

KERS, L. E. Capparaceae. In: **Flowering Plants· Dicotyledons**. Springer, Berlin, Heidelberg, 2003. p. 36-56.

KESHAVARZI, M.; MOSAFERI, S. Leaf anatomy and micromorphology of the *Capparis spinosa* (Capparaceae) group in Iran. **Plant Biosystems-An International Journal Dealing with all Aspects of Plant Biology**, v. 157, n. 2, p. 262-271, 2023.

KOSKI, M. H. The role of sensory drive in floral evolution. **New Phytologist**, v. 227, n. 4, p. 1012-1024, 2020.

LE ROUX, M. M.; VAN WYK, B. The systematic value of flower structure in *Crotalaria* and related genera of the tribe Crotalarieae (Fabaceae). **Flora-Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants**, v. 207, n. 6, p. 414-426, 2012.

LUNAU, K.; MAIER, E. J. Innate colour preferences of flower visitors. **Journal of Comparative Physiology**, v. 177, n. 1, p. 1-19, 1995.

MABRY et al. Phylogeny and multiple independent whole-genome duplication events in the Brassicales. **American journal of botany**, v. 107, n. 8, p. 1148-1164, 2020.

MACHADO, I. C.; LOPES, A. V. Floral traits and pollination systems in the Caatinga, a Brazilian tropical dry forest. **Annals of Botany**, v. 94, n. 3, p. 365-376, 2004.

MAJETIC, C.; RAGUSO, R.; ASHMAN, T. The sweet smell of success: floral scent affects pollinator attraction and seed fitness in *Hesperis matronalis*. **Functional Ecology**, v. 23, n. 3, p. 480-487, 2009.

MANGLA, Y.; TANDON, R. Insects facilitate wind pollination in pollen-limited *Crateva adansonii* (Capparaceae). **Australian Journal of Botany**, v. 59, n. 1, p. 61-69, 2011.

MENEZES, T.; CARMO, R.; WIRTH, R.; LEAL I. R.; TABARELLI M.; LAURÊNIO, A.; MELO, F. P. Introduced goats reduce diversity and biomass of herbs in Caatinga dry forest. **Land Degradation & Development**, v. 32, n. 1, p. 79-90, 2021.

MERCADO GÓMEZ, J. D.; ESCALANTE, T. Areas of endemism of the Neotropical species of Capparaceae. **Biological Journal of the Linnean Society**, v. 126, n. 3, p. 507-520, 2019.

MERCADO-GÓMEZ, J. D.; MORALES-PUENTES, M. E.; GONZALEZ, M. A.; VELASCO, J. A. Seasonal droughts during the Miocene drove the evolution of Capparaceae towards Neotropical seasonally dry forests. **Revista de Biología Tropical**, v. 70, n. 1, p. 132-148, 2022.

MINNAAR, C.; ANDERSON, B.; DE JAGER, M.; KARRON, J. Plant–pollinator interactions along the pathway to paternity. **Annals of Botany**, v. 123, n. 2, p. 225-245, 2019.

MITCHELL, R.; FLANAGAN, R.; BROWN, B.; WASER, N.; KARRON, J. New frontiers in competition for pollination. **Annals of botany**, v. 103, n. 9, p. 1403-1413, 2009.

MITHEN, R.; BENNETT, R.; MARQUEZ, J. Glucosinolate biochemical diversity and innovation in the Brassicales. **Phytochemistry**, v. 71, n. 17-18, p. 2074-2086, 2010.

MORE, M.; SERSIC, A. N.; COCUCCI, A. A. Specialized use of pollen vectors by *Caesalpinia gilliesii*, a legume species with brush-type flowers. **Biological Journal of the Linnean Society**, v. 88, n. 4, p. 579-592, 2006.

MOREIRA-HERNÁNDEZ, J. I.; MUCHHALA, N. Importance of pollinator-mediated interspecific pollen transfer for angiosperm evolution. **Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics**, v. 50, p. 191-217, 2019.

MOYROUD, E.; GLOVER, B. The evolution of diverse floral morphologies. **Current Biology**, v. 27, n. 17, p. R941-R951, 2017.

MUCHHALA, N.; POTTS, M. Character displacement among bat-pollinated flowers of the genus *Burmeistera*: analysis of mechanism, process and pattern. **Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences**, v. 274, n. 1626, p. 2731-2737, 2007.

MUCHHALA, N.; THOMSON, J. D. Interspecific competition in pollination systems: costs to male fitness via pollen misplacement. **Functional Ecology**, v. 26, n. 2, p. 476-482, 2012.

NATTERO, J.; COCUCCI, A.; MEDEL, R. Pollinator-mediated selection in a specialized pollination system: matches and mismatches across populations. **Journal of Evolutionary Biology**, v. 23, n. 9, p. 1957-1968, 2010a.

NATTERO, J.; SÉRSIC, A. N.; COCUCCI, A. A. Patterns of contemporary phenotypic selection and flower integration in the hummingbird-pollinated *Nicotiana glauca* between populations with different flower–pollinator combinations. **Oikos**, v. 119, n. 5, p. 852-863, 2010b.

NE'EMAN, G.; JÜRGENS, A.; NEWSTROM-LLOYD, L.; POTTS, S.; DAFNI, A. A framework for comparing pollinator performance: effectiveness and efficiency. **Biological Reviews**, v. 85, n. 3, p. 435-451, 2010.

NICOLSON, S. W. Direct demonstration of nectar reabsorption in the flowers of *Grevillea robusta* (Proteaceae). **Functional Ecology**, p. 584-588, 1995.

OLLERTON, J.; ALARCÓN, R.; WASER, N. M.; PRICE, M. V.; WATTS, S.; CRANMER, L.; HINGSTON, A.; PETER, C.; ROTENBERRY, J. A global test of the pollination syndrome hypothesis. **Annals of botany**, v. 103, n. 9, p. 1471-1480, 2009.

PARKER, J. D.; SALMINEN, J.; AGRAWAL, A. A. Herbivory enhances positive effects of plant genotypic diversity. **Ecology letters**, v. 13, n. 5, p. 553-563, 2010.

PILSON, D. Herbivory and natural selection on flowering phenology in wild sunflower, *Helianthus annuus*. **Oecologia**, v. 122, p. 72-82, 2000.

PRIMO, L. M.; MACHADO, I. C. A new case of late-acting self-incompatibility in *Capparis* L. (Brassicaceae): *C. jacobinae* Moric. ex Eichler, an endemic andromonoecious species of the Caatinga, Pernambuco State, Brazil. **Acta Botanica Brasilica**, v. 23, p. 764-768, 2009.

RAHNAVARD, Ramin; RAZAVI, Nastaran. A review on the medical effects of *Capparis spinosa* L. **Advanced Herbal Medicine**, v. 3, n. 1, p. 44-53, 2017.

RIVERA, D.; INOCENCIO, C.; OBÓN, C.; ALCARAZ, F. Review of food and medicinal uses of *Capparis* L. subgenus *Capparis* (capparidaceae). **Economic botany**, v. 57, n. 4, p. 515-534, 2003.

RUDNICK, E. **Mulan**. Universo dos Livros Editora, 2020.

SIEPIELSKI, A. M.; DIBATTISTA, J. D.; CARLSON, S. M. It's about time: the temporal dynamics of phenotypic selection in the wild. **Ecology letters**, v. 12, n. 11, p. 1261-1276, 2009.

SAZIMA, M.; BUZATO, S.; SAZIMA, I. Bat-pollinated flower assemblages and bat visitors at two Atlantic forest sites in Brazil. **Annals of Botany**, v. 83, n. 6, p. 705-712, 1999.

SCHAEFER, H. M.; RUXTON, G. D. Deception in plants: mimicry or perceptual exploitation?. **Trends in Ecology & Evolution**, v. 24, n. 12, p. 676-685, 2009.

SCHEMSKE, D.; BRADSHAW, H. D. Pollinator preference and the evolution of floral traits in monkey flowers (*Mimulus*). **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 96, n. 21, p. 11910-11915, 1999.

SCHIELSTL, F. P.; JOHNSON, S. D. Pollinator-mediated evolution of floral signals. **Trends in ecology & evolution**, v. 28, n. 5, p. 307-315, 2013.

SLETVOLD, N. The context dependence of pollinator-mediated selection in natural populations. **International Journal of Plant Sciences**, v. 180, n. 9, p. 934-943, 2019.

SLETVOLD, N.; GRINDELAND, J. M. Floral herbivory increases with inflorescence size and local plant density in *Digitalis purpurea*. **Acta oecologica**, v. 34, n. 1, p. 21-25, 2008.

SOARES NETO, R.; MAGALHÃES, F.; TABOSA, F.; MORO, M.; SILVA, M. B.; LOIOLA, M. I. Flora of Ceará state, Brazil: Capparaceae. **Rodriguésia**, v. 65, n. 3, p. 671-684, 2014.

STEBBINS, G. L. **Flowering plants: evolution above the species level**. The Belknap Press of Harvard University Press. Cambridge, MA, USA, 1974.

STILES, E.; CECHE, N.; DEE, S.; LACEY, E. Temperature-sensitive anthocyanin production in flowers of *Plantago lanceolata*. **Physiologia Plantarum**, v. 129, n. 4, p. 756-765, 2007.

STOFFERS, A. L. Capparaceae. **Flora of the Netherlands Antilles**, v. 2, n. 3, p. 254-269, 1982.

STOUT, Arlow Burdette. Alternation of sexes and intermittent production of fruit in the spider flower (*Cleome spinosa*). **American Journal of Botany**, p. 57-66, 1923.

STRAUSS, S. Y.; WHITTALL, J. B. Non-pollinator agents of selection on floral traits. **Ecology and evolution of flowers**, v. 1, p. 120-138, 2006.

SUBRAMANIAN, Selva Kumar; RAMANI, Prasanna. Antioxidant and cytotoxic activities of Indian caper (*Capparis brevispina* DC (Capparaceae)) leaf extracts. **European Journal of Integrative Medicine**, v. 33, p. 101038, 2020.

THEIS, N.; ADLER, L. S. Advertising to the enemy: enhanced floral fragrance increases beetle attraction and reduces plant reproduction. **Ecology**, v. 93, n. 2, p. 430-435, 2012.

THEIBEN, G.; MELZER, R.; RÜMLER, F. MADS-domain transcription factors and the floral quartet model of flower development: linking plant development and evolution. **Development**, v. 143, n. 18, p. 3259-3271, 2016.

THOMPSON, John D. How do visitation patterns vary among pollinators in relation to floral display and floral design in a generalist pollination system?. **Oecologia**, v. 126, p. 386-394, 2001.

THOMSON, J. When Is It Mutualism? (An American Society of Naturalists Presidential Address). **The American Naturalist**, v. 162, n. S4, p. S1-S9, 2003.

TORÄNG, P.; EHRLÉN, J.; ÅGREN, J. Mutualists and antagonists mediate frequency-dependent selection on floral display. **Ecology**, v. 89, n. 6, p. 1564-1572, 2008.

VAN DER KOOI, C. J.; OLLERTON, J. The origins of flowering plants and pollinators. **Science**, v. 368, n. 6497, p. 1306-1308, 2020.

VIDAL, M. M.; PIRES, M. M.; GUIMARAES JR, P. Large vertebrates as the missing components of seed-dispersal networks. **Biological Conservation**, v. 163, p. 42-48, 2013.

WANG, H.; RAN, N.; JIANG, H. Q.; WANG, Q. Q.; YE, M.; BOWLER, P. A.; JIN Z.; YE, X. Complex floral traits shape pollinator attraction to flowering plants in urban greenspaces. **Urban Forestry & Urban Greening**, v. 91, p. 128165, 2024.

WESSINGER, C. A.; HILEMAN, L. C. Accessibility, constraint, and repetition in adaptive floral evolution. **Developmental biology**, v. 419, n. 1, p. 175-183, 2016.

WFO. **World flora online**. (<https://www.worldfloraonline.org/>) Acesso em dezembro de 2023.

WILLSON, M. F.; RATHCKE, B. J. Adaptive design of the floral display in *Asclepias syriaca* L. **American Midland Naturalist**, p. 47-57, 1974.

WISE, M. J.; HÉBERT, J. B. Herbivores affect natural selection for floral-sex ratio in a field population of horsenettle, *Solanum carolinense*. **Ecology**, v. 91, n. 4, p. 937-943, 2010.

4. MANUSCRITO Nº 1: DIVERSIDADE FLORAL E SISTEMAS DE POLINIZAÇÃO DE FLORES EM PINCEL EM CAPPARACEAE

Karine de Matos Costa ^{1*}, Arthur Domingos de Melo ² e Isabel Cristina Machado ¹

- 1- Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal, Departamento de Botânica, Universidade Federal de Pernambuco, Recife, Pernambuco, 50372-970, Brasil. ORCID ID <https://orcid.org/0000-0002-9212-8903> e <https://orcid.org/ID 0000-0001-5015-2393>
- 2- Universidade Federal de Sergipe. ORCID ID <https://orcid.org/0000-0001-6279-5142>

*Karinecostabio@gmail.com (Autor correspondente)

Status: A ser submetido
Revista: [The Botanical Review](#)
Qualis: A2
Citescore: 7.4
Fator de impacto: 4.0

Resumo

As flores em pincel, comuns em Capparaceae, são caracterizadas pela morfologia aberta contendo vários estames e por isso, são consideradas generalistas. Apesar do conservantismo no tipo flora, há evidências de uma ampla variação nos demais atributos florais em Capparaceae, o que pode ser evidenciado pela existência de seus diversos sistemas de polinização. Nesse contexto, o objetivo deste estudo consiste em: 1) Sintetizar as informações sobre os atributos florais em Capparaceae; 2) Elencar seus sistemas de polinização; Determinar como esses sistemas de polinização estão distribuídos globalmente; 4) Identificar áreas e espécies prioritárias para o desenvolvimento de estudos futuros de polinização na família. Através de buscas na literatura foram analisadas todas as espécies pertencentes a Capparaceae (n=426), em relação a diferentes tipos de atributos florais que ao total somaram 12 categorias. Dentre as espécies analisadas apenas 24 apresentaram estudos acerca de seus visitantes florais. Destas, 13 foram enquadradas em quatro sistemas polinização de acordo com a guilda de polinizadores: abelhas (n=7), borboletas (n=1), morcegos (n=4) e mariposas (n=1). Outros três sistemas de polinização foram considerados mistos: 1) Abelha e mosca, 2) Ave e borboleta e 3) Abelha e ave. Além desses, cinco espécies foram polinizadas por mais de duas guildas de polinizadores, apresentando sistema de polinização generalista. Por fim, evidenciamos a necessidade de realização de estudos sobre ecologia da polinização e sistema reprodutivo para espécies localizadas nos continentes da África e da América do Sul, por possuírem maior número de espécies com algum grau de ameaça de extinção, as quais podem ser perdidas antes que tenhamos conhecimento tais aspectos.

Palavras-chave: Atributos florais, Brassicales, Morfologia floral, Néctar, Sinalização floral, Sistema generalista

Introdução

Para além do conceito de síndromes de polinização, que categoriza as angiospermas em diferentes sistemas de polinização, é possível também assumir um gradiente que subdivide as espécies de plantas desde especialistas até generalistas com base em características florais, como morfologia, antese e recurso ofertado (Johnson & Steiner, 2000). Porém, alguns estudos sugerem que a generalização na forma de sistemas de polinização mistos (polinização por duas ou mais guildas de polinizadores) parece abranger a maior parte das angiospermas (Waser et al., 1996; Johnson & Steiner, 2000). A classificação baseada em síndromes de polinização é útil para determinar possíveis polinizadores para espécies nas quais eles ainda são desconhecidos (Faegri & Pijl, 1979), porém essa predição nem sempre se mostra suficiente quando comparada com resultados de observação empírica (Johnson, 2013; Queiroz et al., 2015). Assim, a abordagem de síndromes de polinização tem se mostrado mais eficiente apenas para algumas famílias, como Fabaceae, Apocynaceae e Asteraceae (Ollerton et al., 2009). Algumas características florais, como recurso e largura da corola são mais precisas quando o objetivo consiste em identificar uma síndrome floral, porém cada sistema de polinização possui particularidades que devem ser consideradas na tentativa de predizer a síndrome de polinização (Dellinger 2020). Os dados relacionados a síndromes, quando associados as estatísticas adequadas, têm potencial de servir como base para estudos de evolução floral, o que vai além de predizer os polinizadores para espécies com ausência de estudos de campo (Dellinger, 2020).

Existe uma vasta literatura sobre especialização e generalização relacionada a sistemas de polinização, porém explicar o que torna uma interação especializada está longe de uma compreensão que proporcione um consenso (Waser et al., 1996; Johnson & Steiner, 2003; Armbruster, 2017). Alguns estudos têm demonstrado que os atributos florais não são suficientes para determinar o grupo de polinizadores de uma planta por causa de interferência dos fatores do ambiente no qual a planta está inserida (Ollerton et al., 2007; Armbruster, 2017). Por um lado, muitos sistemas considerados especializados com base nos atributos florais, apresentaram generalização quando submetidos a estudos de observação empírica dos visitantes florais (Gorostiague & Ortega-Baes, 2016; Payne et al., 2022). Além disso, mesmo sistemas considerados generalistas podem apresentar especialização funcional para um grupo de polinizadores (Moré et al., 2006; Kiepiel et al., 2022). Uma abordagem proposta por Ollerton et al., (2007) com o objetivo de fornecer alguma padronização para sistemas de polinização, sugere que as plantas podem ser classificadas em especialista ou generalista: fenotípica

(atributos florais relacionados aos polinizadores), funcional (guildas de polinizadores que compartilham similaridades em seus atributos funcionais ou distribuição taxonômica) e ecológica (número de espécies de polinizadores eficientes). comum exemplo notável da aplicação desses conceitos ocorre em flores do tipo pincel, as quais podem ser generalistas fenotipicamente (ao não apresentarem uma clara restrição no acesso ao recurso, ou um evidente ajuste mecânico aos polinizadores), mas também especialistas em uma perspectiva funcional e/ou ecológica, quando são polinizadas de forma efetiva apenas um grupo ou espécie de polinizador em particular. Um claro exemplo disso ocorre na polinização por mariposas de língua longa, em *Caesapinia gilliensi*, Fabaceae (Moré et al., 2006).

As flores em pincel são caracterizadas por apresentarem longos estames e estiletos, e em várias espécies o gineceu se apresenta sustentado por um ginóforo (Endress, 1994). Essas flores ocorrem de forma solitária ou em inflorescências contendo estames livres ou unidos (Moré et al., 2006). Por causa da ausência de tubo floral, as flores em pincel são consideradas como caracteres primitivos relacionados a evolução de linhagens de eudicotiledôneas basais, embora essa morfologia floral esteja presente em famílias recentes, como Fabaceae, Myrtaceae e Capparaceae (Beardsell, 1993; Sazima et al., 2009; Kiepiel et al., 2022; Kantsa et al., 2023). Considerando a ausência de uma estrutura floral que proteja o nectário, flores em pincel geralmente são associadas a polinização generalista (Eisikowitch et al., 1986). Porém, o comprimento das estruturas reprodutivas das flores em pincel pode corresponder aos polinizadores mais frequentes ou a um ajuste para um seletivo grupo de polinizadores com características específicas (Soterias et al., 2019).

Uma das famílias que se destaca pelas preponderâncias de flores em pincel é a família Capparaceae, que atualmente está constituída por aproximadamente 426 espécies distribuídas em 18 gêneros (Cornejo & Iltis, 2012; Mercado-Gómez, 2022; WFO, 2023). Apesar de a maioria das espécies ocorrer em áreas de florestas tropicais sazonalmente secas, demonstrando alguma conservação de nicho, há registros de espécies endêmicas para áreas úmidas e de montanha (Mercado-Gómez & Escalante, 2019). Por volta de 56-35 milhões de anos atrás, o subcontinente indiano colidiu com a Ásia, promovendo a dispersão de vários táxons do velho mundo que anteriormente se restringiam apenas às regiões delimitadas por Gondwana, supercontinente considerado como o centro de origem de fauna e flora da terra (Metcalf, 2013; Maurya et al., 2023). Isso aconteceu porque essa colisão proporcionou a migração de flora e fauna entre o continente indiano e a Ásia, e os elementos de Gondwana aproveitaram as condições bióticas decorrentes para migrar para a Eurásia (Dayanandan et al., 1999; Datta-Roy

& Karanth, 2009). Isso pode justificar o fato de várias espécies de Capparaceae apresentarem características anatômicas e filogenéticas que permitem a classificação destas em espécies com origem tanto no Velho como no Novo Mundo (Hall, 2008; Maurya et al., 2023). Para a América do Sul, eventos como o surgimento do Istmo do Panamá no Plioceno Superior e a elevação andina durante o Mioceno-Plioceno permitiram flutuações climáticas que justificam o padrão biogeográfico de distribuição para algumas espécies adaptadas a áreas úmidas, ou que se localizam em florestas secas e úmidas respectivamente, mostrando um amplo nicho geográfico (Mercado-Gomez et al., 2020).

Embora a Família Capparaceae tenha distribuição cosmopolita, a mesma ocorre em maior diversidade na região tropical, sendo predominantemente em regiões semiáridas (Cornejo & Iltis, 2012; Mercado-Gómez, 2022; WFO, 2023). Historicamente, os trópicos são considerados como centros de endemismo e de interações bióticas especializadas (MacArthur, 1969; Schemske et al., 2009). Inclusive, as regiões tropicais apresentam maior diversidade morfológica floral seguida pelas regiões áridas e temperadas (Chartier, et al., 2021). Estudos sugerem que fatores como o clima e restrições filogenéticas são responsáveis pela maior ocorrência de generalização conforme as espécies se distanciam dos trópicos, sendo esse processo refletido nos sistemas de polinização (Ollerton & Cranmer, 2002; Pauw & Stanway, 2015; Sonne et al., 2016). A elevação e latitude influenciam a distribuição de alguns grupos de polinizadores, exemplo, Hymenopteros predominam em menor altitude enquanto dos dípteros estão presentes altitudes elevadas (Wang et al., 2024). A latitude também influencia a longevidade floral, nos hemisférios norte e sul, plantas localizadas em latitudes mais altas possuem maior longevidade floral quando comparada a flora de baixa latitude (Song et al., 2022). Até o momento, não temos um conjunto robusto de estudos suficientes para estabelecer um padrão de gradiente de especialização nos sistemas de polinização partindo dos trópicos e por isso, a existência desse padrão ainda é considerada como evidência (Ollerton & Cranmer, 2002; Ollerton, 2012; Anstett et al., 2014; Gorostiague et al., 2023).

Ante o exposto, esse estudo, portanto, se propõe a: 1) Reunir informações na literatura e entradas digitais de herbários sobre os atributos florais e sistemas de polinização em Capparaceae; 2) Sumarizar o conhecimento atual sobre seus sistemas de polinização; 3) Testar a existência de um gradiente latitudinal de especialização funcional e ecológica na família; 4) Identificar áreas e espécies prioritárias para o desenvolvimento de estudos de polinização. Uma vez que boa parte das espécies de Capparaceae possuem flores do tipo pincel, o que sugere uma generalização fenotípica, é razoável esperar i) outros atributos florais relacionados à

atratividade, oferta de recurso e ajuste mecânico tenham papel preponderante em determinar quais os potenciais polinizadores de diferentes espécies; ii) o local onde as espécies estão inseridas (latitudes) pode estar relacionado a diversidade de polinizadores na família, considerando a influência da guilda de polinizadores locais. Assim, hipotetizamos que o tipo floral em pincel associado às demais características florais e diferentes latitudes, proporciona a ocorrência de diversos sistemas de polinização na família, desde generalistas a sistemas com algum grau de especialização.

Material e métodos

Construção da base de dados

O ponto de partida para a montagem da base de dados começou com a definição da lista de espécies. Para isso, foi necessário analisar cuidadosamente o estado da arte das classificações taxonômicas em Capparaceae. A família foi descrita primeiramente em 1789 por Antoine Laurent de Jussieu (Quattrocchi, 2000). Cronquist (1981) subdividiu Capparaceae em duas subfamílias, Capparoideae e Cleomoidae, considerando 45 gêneros e 800 espécies. Posteriormente, estudos filogenéticos confirmaram divergências com o gênero *Cleome* L., ocasionando sua saída para compor uma nova família, Cleomaceae (Hall et al., 2008). A família Capparaceae é atualmente alvo de estudos filogenéticos visando esclarecer quais as espécies a compõe e como elas estão relacionadas (Hall et al., 2002; Hall et al., 2008; Mercado-Gómez, 2019).

Conforme a lista mais recente proposta pela plataforma World Flora Online (WFO, 2023), a família contém 18 gêneros e 426 espécies. Uma outra lista disponível na plataforma Plants of the World Online (POWO, 2020) delimita a família em 431 espécies distribuídas em 15 gêneros (tab. 1). Uma análise filogenética realizada por Hall (2008) considera oito gêneros de Capparaceae em cinco clados: 1) Clado *Crateva*, incluindo *Crateva* L. e *Euadenia* Oliv.; 2) Clado *Bulchozia*; 3) Clado Capparóides africanos, incluindo *Boscia* Lam., *Cadaba* Forssk., *Maeura* Forssk., *Ritchea* R.Br. e *Thylanchium* Lour.; 4) Caparóides do novo mundo, incluindo as espécies de *Capparis* L. do novo mundo e outros gêneros do novo mundo como *Atamisquea* Miers., *Belencita* H. Karst., *Morisonia* L., *Steriphoma* Spreng. e 5) Clado *Capparis*, incluindo as espécies-tipo do gênero, espécies de *Capparis* L. do velho mundo e o gênero monotípico australiano *Apophillium* F. Muell. A classificação de *Capparis* como pertencente ao novo ou velho mundo, além do continente de origem das espécies, está relacionada às características

morfológicas sobrepostas, como presença de andróforo, numerosos estames e ginóforo (Maurya et al., 2023). Considerando isto, foi construída uma base de dados com os nomes e sinônimos das espécies que compõem a família, através de informações disponíveis na plataforma The world flora online (<https://www.worldfloraonline.org/>). Como critérios foram consideradas a atualização recente da plataforma e a abrangência ao máximo de gêneros e espécies que compõem a família afim de obter uma boa representatividade neste estudo.

Tabela 1. Comparativo entre gêneros e números de espécies em Capparaceae segundo as plataformas World Flora Online (<https://wfoplantlist.org/plant-list>) e Plants of the World Online (<https://powo.science.kew.org/>)

World Flora Online		Plants of the World Online	
<i>Acome</i> Baker	1		
<i>Roydsia</i> Roxb.	1		
<i>Bachmannia</i> Pax	1	<i>Bachmannia</i> Pax	1
<i>Beautempsia</i> (Benth. & Hook.F.) Gaudich.	1	<i>Beautempsia</i> (Benth. & Hook.f.) Gaudich.	1
<i>Boscia</i> Lam.	31	<i>Boscia</i> Lam.	30
<i>Buchholzia</i> Engl.	2	<i>Buchholzia</i> Engl.	2
<i>Cadaba</i> Forssk.	29	<i>Cadaba</i> Forssk.	29
<i>Capparis</i> L.	139	<i>Capparis</i> Tourn. ex L.	143
<i>Crateva</i> L.	21	<i>Crateva</i> L.	21
<i>Hypselandra</i> Pax & K.Hoffm.	1	<i>Hypselandra</i> Pax & K.Hoffm.	1
<i>Maerua</i> Forssk.	71	<i>Maerua</i> Forssk.	70
<i>Belencita</i> H.Karst.	1	<i>Morisonia</i> Plum. ex L.	87
<i>Morisonia</i> L.	87		
<i>Neocalyptrocalyx</i> Hutch.	7	<i>Neocalyptrocalyx</i> Hutch.	7
<i>Neothorelia</i> Gagnep.	1	<i>Neothorelia</i> Gagnep.	1
<i>Poilanedora</i> Gagnep.	1	<i>Poilanedora</i> Gagnep.	1
<i>Ritchiea</i> R.Rr. Ex G.Don	23	<i>Ritchiea</i> R.Br. ex G.Don	23
<i>Thilachium</i> Lour.	8	<i>Thilachium</i> Lour.	14

Pesquisa de informações na literatura

Para reunir informações sobre os atributos florais e polinizadores de Capparaceae, foram utilizados os argumentos: ("species or synonym") and ("Flower") and ("pollinators")) nas plataformas Google Scholar e Capes Periódicos. As análises incluíram publicações sobre atributos florais e visitantes das espécies de Capparaceae de 1960 (data da primeira publicação no google acadêmico) até 2023. Foram considerados como estudos válidos: 1) artigos publicados em periódicos; 2) teses, dissertações e monografias depositados em repositórios das

instituições; 3) Resumos publicados em eventos acadêmicos, 4) Informações obtidas de capítulos de livros; nesse caso a pesquisa foi realizada sem restrição de ano abrangendo publicações disponíveis até julho de 2023. Não foram incluídos na base de dados: 1) Estudos que não continham informações sobre os atributos florais da espécie, visitantes florais ou polinizadores, 2) estudos sem fonte de autoria ou do órgão que o publicou. Nós adotamos um procedimento para pesquisar, selecionar e montar a base de dados final com os estudos relevantes, evitando a duplicidade. Foram obtidos dados adicionais sobre os atributos florais fornecidos pela plataforma Plants of the world online (<https://powo.science.kew.org/>), quando disponíveis. Informações sobre as coordenadas geográficas das espécies foram obtidas através da plataforma Google Earth (<http://www.google.com/earth/>) quando não estavam descritas nos estudos analisados.

Atributos florais de Capparaceae

Foram registradas quatro variáveis numéricas correspondentes a: 1) tamanho da flor ou inflorescência, 2) número de estames, 3) comprimento dos filetes, 4) comprimento do ginóforo. Também foram registradas seis variáveis categóricas correspondentes a: 1) unidade de polinização, 2) forma da flor, 3) simetria floral, 4) cor da flor, 5) recompensa ofertada e 6) menção da presença do nectário floral (tab.2). Foram mantidas as classificações e nomenclaturas utilizadas pelos estudos analisados.

Tabela 2. Variáveis categóricas relacionadas a atratividade floral analisadas.

Variável	N	de	Definição das Categorias	Referência
<i>categorias</i>				
Unidade de Polinização	2		Flor isolada; Inflorescência;	(Ramirez et al., 1990)
Forma da flor			Classificação para flores actinomorfas: pincel; infundibuliforme, campanulada, cariofilácea, crucífera, hipocrateriforme, rosácea, rotada e urceolada.	(Vidal & Vidal, 2003; Gonçalves & Lorenzi, 2007)
			Classificação para flores zigomorfas: labiadas, orquidácea, papilionácea e personada.	

Simetria floral	Actinomorfas; zigomorfas; assimétricas	(Gonçalves & Lorenzi, 2007)
Cor da flor	Indicada pelos estudos analisados	
Recompensa ofertada	Pólen, néctar ou presença do nectário quando mencionada nos estudos e lista de espécies de Ballarin et al., (2024).	(Rech et al., 2014)
Nectário floral	Presente quando houve menção	

Visitantes florais e polinizadores de Capparaceae

As informações sobre visitantes florais e as espécies de polinizadores foram registradas quando disponíveis na literatura. Os sistemas de polinização para espécies de Capparaceae foram determinados considerando os grupos de polinizadores relatados pelos estudos analisados. Foram consideradas 11 categorias de guilda de visitantes: 1) abelha, 2) mariposa, 3) besouro, 4) mosca, 5) borboleta, 6) vespa, 7) formiga, 8) pássaro, 9) morcego, 10) lêmure e 11) beija-flor. Foi mantida a nomenclatura considerada nos estudos. O local onde foram realizados os estudos e a distribuição nativa de cada espécie foi determinado usando a plataforma Plants of the world online.

Estatística utilizada

No estudo, foram realizadas análises de regressão utilizando o modelo linear generalizado (GLM) para investigar a relação entre a localização geográfica e as quantidades de guildas e espécies de animais interagindo com cada espécie. Para isso, foram ajustados dois modelos distintos. O primeiro modelo utilizou como variável resposta o número de guildas identificadas por espécie e considerou como variáveis preditoras a latitude e o tipo de papel desempenhado pela espécie registrado (se apenas visitante floral, ou se polinizador), incluindo uma interação entre elas ("Latitude*Tipo de registro"). A família de distribuição escolhida para este modelo foi a quasipoisson, devido à presença de possíveis violações das suposições da distribuição de Poisson, como superdispersão ou excesso de zeros. De maneira similar, o segundo modelo, investigou a relação entre a variável de resposta, número de espécies de animais interagindo, com as mesmas variáveis preditoras, também incluindo a interação entre

elas. Ambos os modelos foram ajustados aos dados utilizando a função GLM do ambiente de programação R (R Core Team, 2021).

Sistema sexual e reprodutivo de Capparaceae

Foram registradas as informações sobre a classificação do sistema sexual e reprodutivo das espécies quando disponíveis. Para padronização do sistema sexual, foi utilizada a classificação proposta por Bawa & Beach (1981) e Glick et al., (2016) com oito variáveis categóricas: 1) hermafrodita, 2) monoica, 3) dioica, 4) andromonóica, 5) androdioica, 6) protandrica, 7) protogínica, 8) poligamodioica e 9) poligamomonóica (tab. 3). Para classificação do sistema reprodutivo foram consideradas apenas duas variáveis categóricas, sendo elas: 1) auto compatíveis, espécies que formaram frutos com os grãos de pólen da mesma flor ou da mesma planta e 2) auto incompatíveis, espécies que formaram frutos apenas quando a flor foi fecundada com grãos de pólen de outro indivíduo, conforme Lloyd & Schoen (1992). Dentre as autocompatíveis, indicamos as que espécies com menção de autogamia (autopolinização espontânea).

Tabela 3. Variáveis categóricas relacionadas ao sistema sexual utilizadas na classificação em Capparaceae *sensu* Bawa & Beach (1981) e Glick et al., (2016).

Categorias	Parâmetros
Hermafrodita	As plantas apresentam apenas flores bissexuais.
Monóica	As plantas apresentam flores masculinas e femininas.
Andromonóica	As plantas apresentam flores bissexuais e masculinas.
Ginomonóica	As plantas apresentam flores bissexuais e femininas.
Dióica	As plantas apresentam flores masculinas ou femininas.
Androdioica	As plantas apresentam flores masculinas ou bissexuais.
Ginodioica	Sistemas baseados na distribuição temporal dos órgãos masculinos e femininos.
Protandrica	Pólen removido das anteras antes que os estigmas atinjam a receptividade.
Protogínica	Os estigmas tornam-se receptivos antes que as anteras liberem pólen.
Poligamodioica	A população consiste em homens, mulheres e hermafroditas.
Poligamomonóica	Todos os indivíduos apresentam flores masculinas, femininas e perfeitas.

Listagem das espécies de Capparaceae em situação de Vulnerabilidade

Os gêneros de Capparaceae foram pesquisados na lista vermelha da União Internacional para a Conservação da Natureza e dos Recursos Naturais (IUCN) (<https://www.iucnredlist.org/>) para registro das espécies em situação de risco de extinção em quatro categorias: Ameaçada de extinção (EN), criticamente ameaçada (CR), quase ameaçada (NT) e vulnerável (VU).

Resultados

O percentual de espécies analisadas em comparação com o número de espécies que compõe a família está resumido na tabela 4. Foram analisadas 104 publicações com informações para 76 espécies (veja os Apêndices 1 para acessar a lista de espécies analisadas através da literatura). Adicionalmente, obtivemos informações sobre os atributos florais de 121 espécies complementadas pela plataforma plants of the world online (POWO, 2023, apêndice 2). Dessa forma, totalizamos informações sobre os atributos florais de 156 espécies, correspondendo a 36% do número de espécies pertencentes a família (Tab. 1). As informações são ainda mais escassas quando consideramos a reprodução em Capparaceae. Apenas 46 espécies possuem informação sobre o sistema sexual e 14 sobre o sistema reprodutivo, correspondendo, respectivamente, a 10,6% e 3,2% do total de espécies que compõe a família. Foram encontrados 25 e 34 estudos com relatos, respectivamente, de polinizadores e de visitantes florais, abrangendo apenas 45 espécies de Capparaceae, o que corresponde a 10,4 % de espécies da família (veja o Apêndice 2 para acessar a lista de espécies e estudos analisados nessa categoria). A maioria dos artigos analisados se tratava de estudos taxonômicos com descrição de espécies, nos quais informações sobre os polinizadores, quando presentes, se resumiam a uma menção sucinta no bloco sobre a ecologia da espécie localizada no fim do artigo.

Tabela 4. Percentual de espécies de Capparaceae com informações sobre as flores, fenologia, visitantes florais e polinizadores.

Gêneros	Número de Espécies	Informações sobre atributos florais	Informações sobre o sistema sexual	Informações sobre o sistema reprodutivo	Informações sobre fenologia	Informações sobre os visitantes florais	Informações sobre polinizadores
Clado Capparis							
<i>Capparis</i> Tourn. ex L.	139	34 (24,4%)	8 (5,7%)	3 (2,1%)	33 (23,7%)	4 (2,8%)	4 (2,8%)
Clado Capparoides do Novo Mundo							
<i>Belencita</i> H. Karst.	1	0 (0%)	0 (0%)	0 (0%)	0 (0%)	0 (0%)	0 (0%)
<i>Morisonia</i> Plum. ex L.	87	32 (36,7%)	14 (16%)	7 (8%)	28 (32,1%)	8 (9,1%)	9 (10,3%)
Clado Capparoides Africanas							
<i>Boscia</i> Lam.	31	16 (51,6%)	10 (32,2%)	0 (0%)	15 (48,3%)	0 (0%)	0 (%)
<i>Cadaba</i> Forssk.	29	21 (72,41%)	7 (24,1%)	0 (0%)	8 (27,5%)	2 (6,8%)	1 (3,4%)
<i>Maerua</i> Forssk.	71	31 (43,6%)	1 (1,4%)	1 (1,4%)	31 (43,6%)	5 (7%)	2 (2,8%)
<i>Ritchiea</i> R.Br. ex G.Don	23	7 (30,4%)	0 (0%)	0 (0%)	7 (30,4%)	0 (0%)	0 (0%)
<i>Thilachium</i> Lour.	8	4 (50%)	0 (0%)	0 (0%)	2 (25%)	0 (0%)	0 ((0%)

Clado Buchholzia

<i>Buchholzia Engl.</i>	2	2 (100%)	2 (100%)	0 (0%)	2 (100%)	0 (0%)	1 (50%)
-------------------------	---	----------	----------	--------	----------	--------	---------

Clado Crateva

<i>Crateva L.</i>	21	7 (33,3%)	3 (14,2%)	3 (14,2%)	10 (47,6%)	5 (23,8%)	2 (9,5%)
-------------------	----	-----------	-----------	-----------	------------	-----------	----------

Insertae sedis

<i>Acome Baker.</i>	1	0 (%)	0 (0%)	0 (0%)	0 (0%)	0 (0%)	0 (0%)
<i>Bachmannia Pax</i>	1	0 (0%)	0 (0%)	0 (0%)	1 (100%)	0 (0%)	0 (0%)
<i>Beautempsia</i> (Benth. & Hook.f.)	1	1 (100%)	1 (100%)	0 (0%)	1 (100%)	0 (0%)	1 (100%)
<i>Gaudich.</i>							
<i>Hypselandra Pax</i> & K.Hoffm.	1	0 (0%)	0 (0%)	0 (0%)	0 (0%)	0 (0%)	0 (0%)
<i>Neocalyptrocalyx</i> Hutch.	7	1 (14,2%)	0 (0%)	0 (0%)	3 (42,8%)	0 (0%)	1 (14,2%)
<i>Neothorelia</i> Gagnep.	1	0 (0%)	0 (0%)	0 (0%)	0 (0%)	0 (0%)	0 (0%)
<i>Poilanedora</i> Gagnep.	1	0 (0%)	0 (0%)	0 (0%)	1 (100%)	0 (0%)	0 (0%)
<i>Roydsia Roxb.</i>	1	0 (0%)	0 (0%)	0 (0%)	0 (0%)	0 (0%)	0 (0%)

Atributos florais de Capparaceae

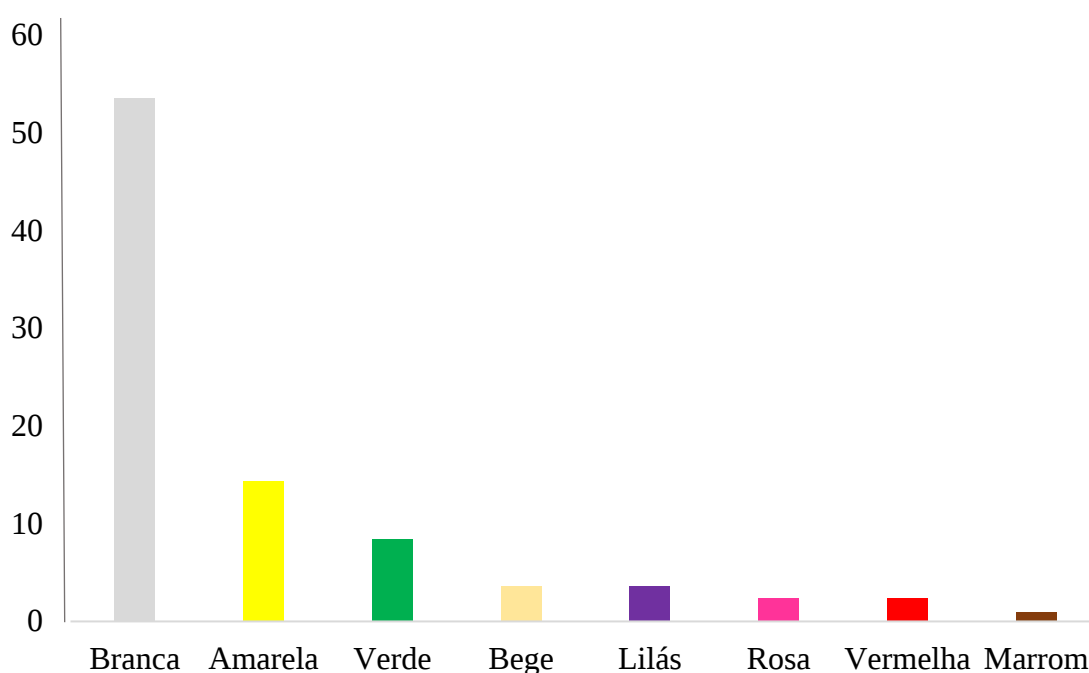
A família apresenta bastante diversidade de atributos florais. Quanto à unidade de polinização, foram encontradas informações para 154 espécies, das quais em 133 (86,36%) as flores estão dispostas em inflorescências e apenas em 21 (13,67%) se apresentam isoladas. Em relação a forma da flor, encontramos informações para 78 espécies, todas com flores do tipo pincel. Quanto ao tamanho da flor, a literatura forneceu informações apenas para 36 espécies. Os gêneros *Beautempsia*, *Boscia* e *Cadaba* apresentam flores de tamanho pequeno e, portanto, os textos mencionam apenas o tamanho das inflorescências. Não encontramos informações sobre o tamanho floral para o gênero monoespecífico *Bachmannia*. Apesar do baixo número de dados sobre as espécies até momento, identificamos uma variação considerável do tamanho floral para espécies alocadas em *Capparis*, como por exemplo *Capparis bachii* Sy, R.K. Choudhary & Joongku Lee, com 0,6 a 0,9 cm e *C. brevispina* DC. com 7,1 cm. Assim como *Capparis*, as espécies que compõem *Morisonia* também apresentaram grande variação do tamanho floral entre si, como *M. yunckeri* (Standl.) Christenh. & Byng com 0,2. E *M. speciosa* (Griseb.) Christenh. & Byng, 8, 3 cm.

Considerando a cor das flores, foram descritas informações para 83 espécies, predominando o branco, 47 (56,6%) seguida do amarelo, 12 (14,4%) e verde (8,4%). Em uma proporção menor foram mencionadas espécies com flores bege, lilás, rosa, vermelho e marrom (Fig. 1). É importante ressaltar que a maioria das espécies não possui menção das cores das pétalas por serem vestigiais ou caducas, sendo a cor das flores, geralmente, atribuídas considerando a cor das sépalas ou do androceu. Também encontramos registros para cinco espécies mencionando cores distintas para as flores, como brancas ou creme ou verde-amarelado para as flores de *Buchholzia tholloniana* Hua e sépalas amarelas ou púrpura-avermelhadas para *Cadaba aphylla* (Thunb.) Wild, sugerindo algum viés da percepção sensorial dos pesquisadores nas informações referentes às cores das flores, ou processos relacionados a polimorfismo floral ou mudança de cor durante a antese. Os dados de simetria floral relatados para 61 espécies mostram 44 (72, 13%) espécies com flores zigomorfas e 17 (27,87%) actinomorfas, não havendo registro de nenhuma flor assimétrica.

Quanto ao número de estames, como a maioria dos trabalhos analisados tinha como objetivo a descrição taxonômica das espécies, conseguimos abranger 88 representantes. Há uma grande variação no número de estames na família, como por exemplo *Buchholzia*

coriacea Engl. com mais de 40 estames e *Cadaba longifolia* DC. com apenas quatro. Da mesma forma que a variação de tamanho floral foi frequente nas espécies que compõem os gêneros *Morisonia* e *Cadaba*, houve ampla variação no número de estames para esses táxons. Por exemplo, a espécie *Morisonia bonifaziana* (Cornejo & Iltis) Christenh. & Byng contém de 35 a 71 estames, enquanto *M. cuatrecasiana* (Dugand) Christenh. & Byng, apenas de quatro a oito estames. Para as espécies de *Capparis*, como mencionado anteriormente, a variação no número de estames também é evidente, com *C. annamensis* (Baker f.) M. Jacobs, com 50-60 estames e *C. batianoffii* Guymier com apenas oito. Também há registro para Capparaceae de duas espécies que apresentam estames e estaminódios, todas pertencentes ao gênero *Morisonia* (*M. atamisquea* e *M. tweedieana*). Quanto à presença de néctar floral encontramos registros para apenas 35 espécies.

Fig. 1



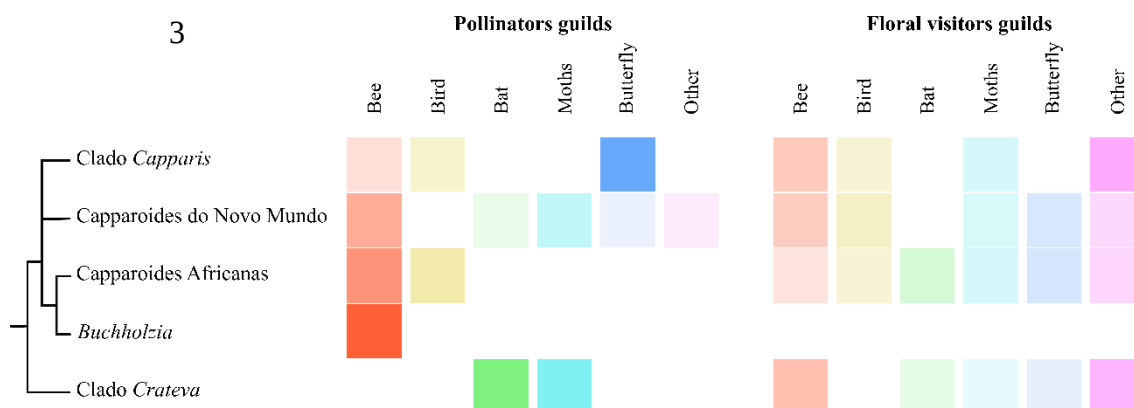
Percentual de espécies com cores das flores mencionadas para Capparaceae, eixo (x) correspondendo as cores das flores e (y) ao percentual de espécies.

Visitantes florais e polinizadores de Capparaceae

As informações sobre os visitantes florais e/ou polinizadores em Capparaceae estão resumidos na figura 2 (veja o Apêndice 3 para mais informações sobre os visitantes florais e os estudos analisados). Das 24 espécies com informações disponíveis na

literatura, 14 são visitadas por uma única guilda, sendo elas: abelha, borboleta, besouro, pássaro, mariposa, morcego, beija-flor ou lêmure. Três espécies são visitadas por duas guildas: 1) mariposa e beija-flor, 2) abelha e formiga e 3) besouro e vespa. Além disso, seis por três guildas ou mais. Dentre as 21 espécies com informações sobre os polinizadores, 13 espécies apresentam relato de polinização por apenas uma guilda de polinizadores, sendo elas: abelha (n=7), borboleta (n=1), morcego (n=4) ou mariposa (n=1). Três são polinizadas por duas guildas, consistindo em sistemas de polinização mistos: 1) abelha e mosca, 2) pássaro e borboleta e 3) Abelha e pássaro. Além disso, cinco espécies são polinizadas por três guildas ou mais, sendo classificadas como sistema de polinização generalista.

Fig. 2

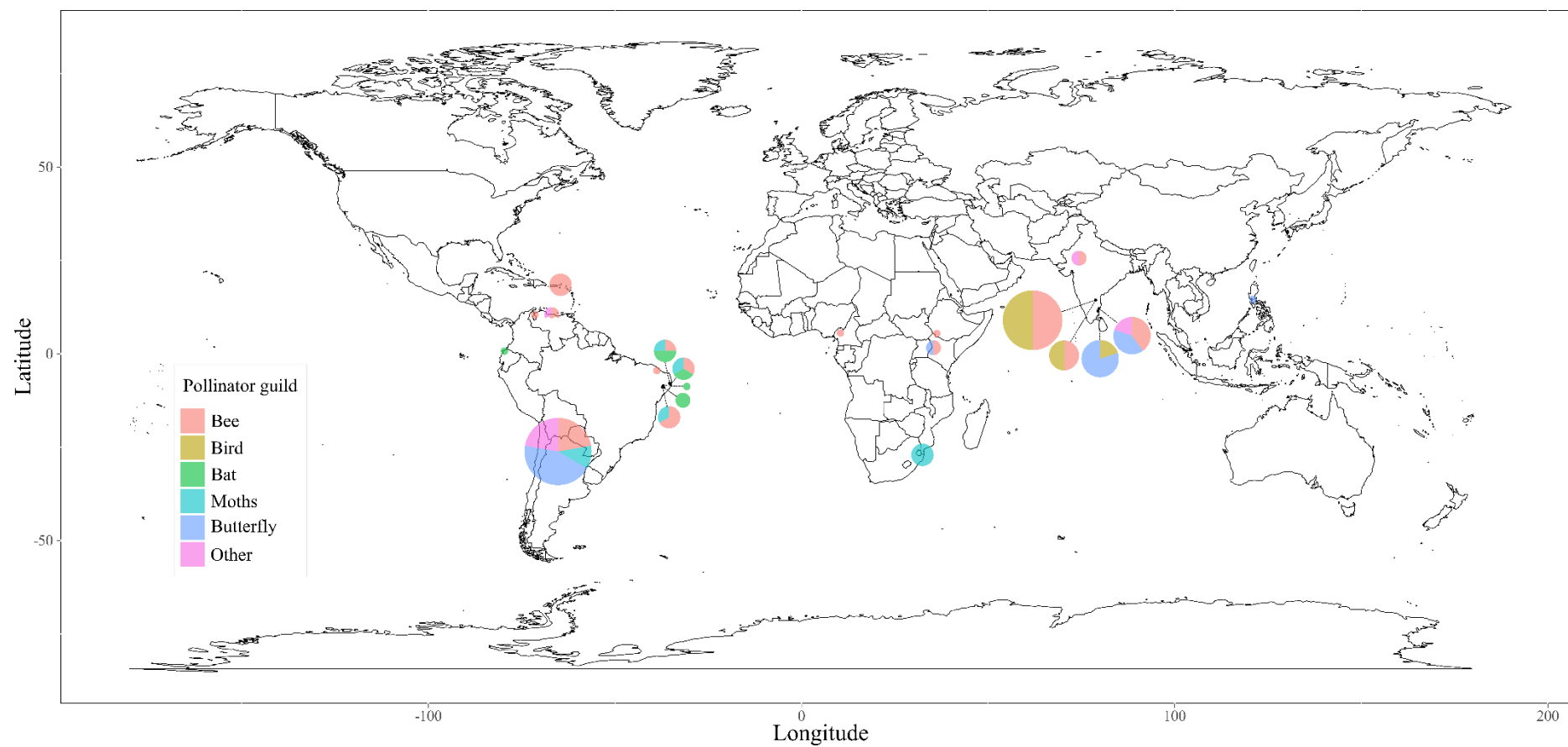


Clados de Capparaceae relacionados às guildas de visitantes florais e polinizadores. A intensidade da cor está associada a frequência da guilda relatada para espécies da família.

Alguns trabalhos utilizaram inferências indiretas a partir de palinologia para determinar a interações com polinizadores. Um único estudo menciona *Apis mellifera adansonii* como polinizadora de *Buchholzia tholloniana* Hua, com base na presença do pólen no mel da abelha (Dongock et al., 2011). Para *Morisonia atamisquea*, a abelha *Melipona orbigny* foi mencionada como polinizadora também com base na presença do pólen no mel (Vossler et al. 2019). Outro estudo menciona o morcego *Pteropus rufus* como visitante floral de *Maerua filiformis*, com base na presença do pólen nas fezes (Racey et al., 2010). De acordo com os estudos analisados, a polinização por morcegos

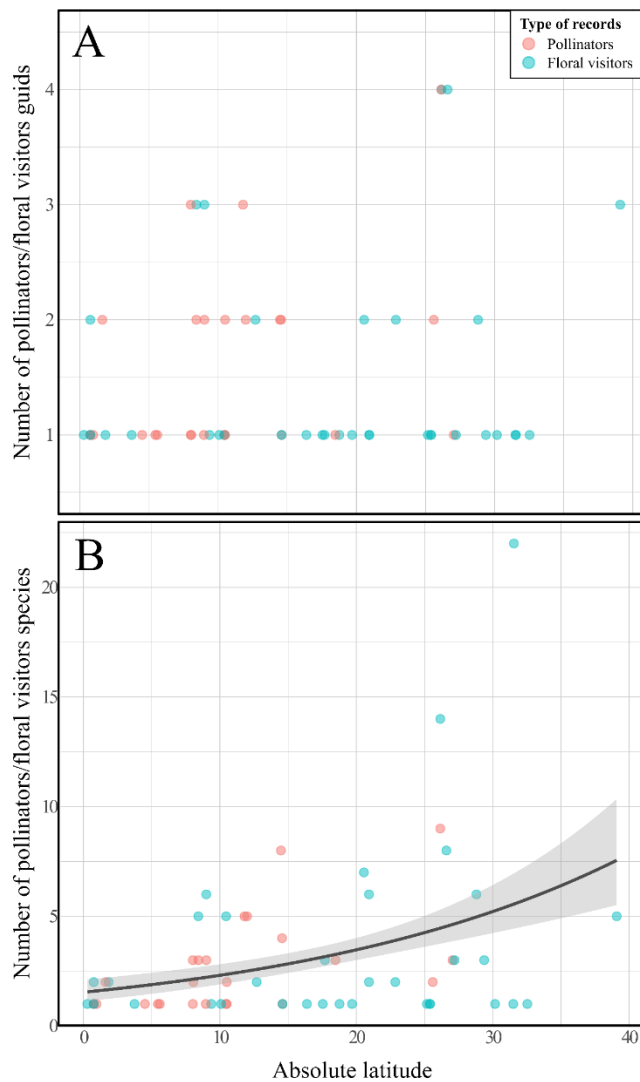
em Capparaceae se restringe à América do Sul, enquanto a polinização por pássaros à Ásia (Fig. 3). A América do Sul exibiu maior número de estudos e de diversidade de guildas de polinizadores quando comparada a outros continentes (Fig. 3). Também houve maior número de guildas de visitantes florais e polinizadores para regiões tropicais (Fig. 3). Locais com latitude acima de 30 mostraram menor número de guildas, tanto de visitantes florais quanto de polinizadores, mostrando uma tendência de redução à medida que a latitude aumenta (Fig. 4). Para o número de guildas reportadas por estudo não houve nenhuma relação com a latitude (Latitude: estimate = 0.02382; se=0.01366; t=1.744; p=0.0868/ Tipo de registro: estimate = 0.06715; se=0.28218; t=0.238; p=0.8128; Latitude: tipo de registro: estimate = -0.0166; se=0.01649; t=-1.006; p=0.3186) (Fig. 4). Considerando o número de espécies, houve um aumento progressivo tanto para o número de polinizadores, quanto para visitantes, em função da latitude, embora sem nenhum efeito de interação (Latitude: estimate = 0.05282; se=0.02496; t=2.116; p=0.0389; Tipo de registro: estimate = 0.14806; se=0.56245; t=0.263; p=0.7933; Latitude:Tipo de registro: estimate = -0.01442; se=0.02965; t=-0.486; p=0.6287) (Fig. 4).

Fig. 3



Distribuição geográfica global das guildas de polinizadores relacionadas para Capparaceae a partir de 21 estudos para 21 espécies de Capparaceae analisadas

.Fig. 4



Relação entre número de registros de polinizadores e visitantes florais de Capparaceae em função da latitude relatada nos estudos analisados. Gráficos considerando o número de (A) guildas e (B) o número total de espécies.

Sistema sexual e reprodutivo de Capparaceae

Das 46 espécies que apresentaram informações sobre o sistema sexual 42 delas possuem flores hermafroditas, uma é dióica (*Capparis difusa*), uma é andromonoica (*Capparis spinosa*), uma androdioica (*Morisonia longifolia*) e uma poligamodioica (*Crateva tapia*). O gênero *Morisonia*, apresentou o maior número de espécies analisadas e a maior diversidade de tipos de sistema sexual e reprodutivo (Tab. 5). Há registro de protandria com dicogamia assíncrona para uma espécie, *M. atamisquea*. Quanto ao sistema reprodutivo, foram encontrados registros para 14 espécies, sendo seis auto

incompatíveis, quatro auto compatíveis e uma espécie, *M. atamisquea*, com registro distinto de autocompatibilidade (Medan & Ponessa, 2003) e autoincompatibilidade (Aizen & Feinsinger, 1994). Das espécies autocompatíveis, duas são autógamas e duas são consideradas não autógamas. A espécie com divergência no sistema reprodutivo por literaturas distintas, *M. atamisquea*, é classificada como auto compatível por uma das literaturas (Medan & Ponessa, 2003).

Tabela 5. Espécies de Capparaceae por clado com informações sobre sistema reprodutivo segundo literaturas analisadas

Espécies segundo WFO	Sistema reprodutivo	Registro de autogamia	Referência
Clado Capparis			
<i>Capparis bachii</i> Sy, R.K.Choudhary & Joongku Lee	auto incompatível	-	(Thuong et al 2018)
<i>Capparis brevispina</i> DC.	auto incompatível	-	(Nayak & Davidar, 2010)
<i>Capparis zeylanica</i> L.	auto compatível	autógama	(Nayak & Davidar, 2010)
Clado Capparoides do Novo Mundo			
<i>Morisonia atamisquea</i> (Kuntze) Christenh. & Byng	auto compatível e auto-incompatível por referências distintas	autógama	Aizen; Feinsinger (1994); Medan; Ponessa, (2003)
<i>Morisonia flexuosa</i> L.	auto compatível	autógama	(Zapata & Arroio, 1978)
<i>Morisonia hastata</i> (Jacq.) Christenh. & Byng	auto compatível	não é autógama	(Primo, 2004; Machado et al., 2006)
<i>Morisonia longifolia</i> (Mart.) Christenh. & Byng	autoincompatibilidade tardia		(Primo & Machado, 2009)
<i>Morisonia pittieri</i> (Standl.) Christenh. & Byng	autoincompatibilidade tardia		(Bawa et al., 1985)
<i>Morisonia retusa</i> (Griseb.) Christenh. & Byng	auto incompatível	-	(Biani et al., 2006; Thuong et al 2018)
<i>Morisonia verrucosa</i> (Jacq.) Christenh. & Byng	auto incompatível	-	(Thuong et al 2018; Zapata & Arroio, 1978)
Clado Capparoides Africanas			
<i>Maerua apetala</i> (Roth) M.Jacobs	autoincompatibilidade tardia		(Kumar; Aluri, 2021)
Clado Crateva			
<i>Crateva adansonii</i> DC.	auto incompatível	-	(Mangla; Tandon, 2011)
<i>Crateva religiosa</i> G.Forst.	auto incompatível	-	(Sharma et al., 2006)
<i>Crateva tapia</i> L.	auto compatível	não é autógama	(Carneiro, 2022)

Espécies de Capparaceae em situação de vulnerabilidade

Dos 18 gêneros que compõe Capparaceae, oito deles possuem espécies em estado de ameaça da lista IUCN, correspondendo a 40 espécies das 426 que compõem a família (veja o Apêndice 3 para acessar a lista de espécies com destaque na IUCN). Para essas espécies, apenas 18 possuem informações sobre as flores obtidas através de estudos ou sites, duas apresentam informações sobre os visitantes florais e nenhuma delas tem informações sobre os polinizadores. A maioria das espécies (n=16, 40%) está categorizada como ameaçada de extinção, enquanto as demais, nove estão criticamente ameaçadas, 12 vulneráveis e três classificadas como quase ameaçadas. Os gêneros de Capparaceae com espécies em situação de ameaça segundo a IUCN são *Boscia*, *Cadaba*, *Capparis*, *Maerua*, *Morisonia*, *Neocalyptrocalyx*, *Ritchiea* e *Tilachium*. A África é o continente que abriga o maior número de espécies de diferentes gêneros, correspondendo a 50% do total de espécies ameaçadas estando elas distribuídas em seis gêneros (veja o Apêndice 4 para acessar os detalhes das espécies categorizadas pela IUCN). A maioria dessas espécies está localizada no Quênia, na Tanzânia e no Congo. As Américas abrigam 16 das espécies ameaçadas sendo elas distribuídas na América do Norte (n=6), América do Central (n=5) e América do Sul (n=5). Os principais locais de ocorrência são: Bolívia, Guatemala, México e Venezuela.

Discussão

Distribuição de Capparaceae e os estudos sobre polinização

A família Capparaceae possui distribuição Pantropical com preferência por regiões que sofrem secas sazonais (Kers, 2003; Mercado-Gómez & Escalante, 2019). As espécies podem ser encontradas em áreas de floresta tropical, savanas, cerrados e dunas em altitudes desde perto no nível do mar até 2.600m (Kers, 2003). Neste estudo demonstramos que a África e a América do Sul possuem um maior número de espécies e diversidade de gêneros com ameaça de extinção e das 40 espécies de Capparaceae listadas, apenas duas possuem estudos sobre os visitantes florais, e nenhuma espécie possui estudo de polinização. A maioria dos estudos de interação planta-polinizador são realizados em regiões temperadas, uma vez que essas regiões se localizam em países desenvolvidos e mais ricos, e portanto, com maior investimento em pesquisa científica (Silva et al., 2021; Porto et al., 2020). A escassez de estudos que abordem as características florais das espécies pertencentes aos sete gêneros analisados pode ser justificada pela presença de informações em literatura não publicada e em cadernos de pesquisadores. A publicação dessas informações pode servir como alerta sobre a importância ecológica da família e a necessidade de publicações que ajudem a esclarecer os sistemas de polinização, como mencionado por Ollerton & Liede (1997) para Asclepiadaceae.

Sistemas de polinização em Capparaceae

Infelizmente as informações sobre os visitantes florais e polinizadores para Capparaceae são escassas tendo em vista o número de espécies que compõem a família e a importância desta como recurso para guildas de visitantes florais de áreas tropicais e áridas. Considerando a morfologia aberta, em pincel, exibida por essas flores, elas possuem menos eficiência em filtrar os polinizadores do que as flores tubulares (Haber & Frankie, 1989). Em contrapartida, há registro de flores em pincel com estames extremamente longos (q.v. *Capparis zeylanica*) evidenciando uma adaptação especializada ao corpo de algum vetor que atua transportando os grãos de pólen com maior eficiência como mencionado por Moré et al., (2006) para *Caesalpinia gillii* (Fabaceae).

Dessa forma, se houvesse algum tipo de seleção, ela se daria na direção de características que favoreceriam o polinizador mais frequente (Moré et al., 2006). A existência de um comprimento específico de língua do polinizador para assegurar o contato dos estames no corpo do animal, evidencia uma seleção direcional e a existência de um sistema de polinização por mariposas (Moré et al., 2006; Obermuller et al., 2008). Assim, a predominância de flores de morfologia em pincel em Capparaceae não assegura uma tendência generalista, ou ausência de um filtro para polinizadores específicos. Ao contrário, a presença desse tipo floral, juntamente com a variação no número, comprimento dos estames e demais atrativos florais, pode estar relacionada à existência de sistemas de polinização direcionados (Moré et al., 2006; Obermuller et al., 2008).

A predominância de um período anual de floração, mostra uma floração curta como uma característica da família. Além disso, a disposição das flores em inflorescência revela o display floral como uma estratégia predominante na família. A disposição das flores em inflorescência contribui para que elas se destaquem em relação às demais plantas e, portanto, sejam vistas pelos polinizadores (Ohashi & Yahara, 2001). Há uma relação entre o display floral e a resposta cognitiva de diferentes grupos de polinizadores, refletindo em variações na composição da guilda de polinizadores (Grindeland et al., 2005; Essemberg, 2013). Dessa forma, podemos considerar que a disposição floral de forma solitária/isolada ou em inflorescência, e o número de flores abertas, interferem na atratividade floral para diferentes grupos de polinizadores.

Tanto a diversidade de cor das flores em Capparaceae, quanto as variações de simetria e tamanho floral, evidenciam a ocorrência de diferentes sistemas de polinização na família. Porém, como a cor da flor consiste em uma característica relacionada a mais de um grupo de visitantes florais, ela deve ser combinada com os demais atributos da flor para a determinação de um sistema de polinização. Espécies com registro distinto para cor das pétalas ou sépalas em diferentes fontes de consulta, por exemplo *Buchholzia tholloniana* e *Cadaba aphylla* estão relacionadas a visão subjetiva dos pesquisadores que podem ter feito o registro em diferentes horários da antese. Os polinizadores podem associar as cores das flores à qualidade e quantidade do recurso, mantendo assim essas características como um parâmetro de preferência durante o forrageamento (Niessenbaum, 1999). Assim, a cor das flores consiste em uma característica importante, que somada a outras características delimitam padrões florais para vários sistemas de polinização (Weiss, 1995; Niessenbaum, 1999; Yoshida et al., 2009).

Apesar da relação aparentemente equilibrada no número de flores actinomorfas e zigomorfas para Capparaceae, estudos sugerem que flores zigomorfas possuem maior precisão na deposição de pólen no corpo do polinizador (Citerne et al., 2010). Uma vez que o tamanho da corola e a simetria estão relacionados à área de pouso do visitante floral, acredita-se que estas características estão associadas a mecanismos evolutivos de diversificação floral, como a seleção fenotípica mediada por polinizadores (Citerne et al., 2010). Em flores zigomorfas a simetria do perianto é complementada por outras estruturas florais, como a disposição das estruturas reprodutivas e a localização de guias de néctar, que são atrativos para abelhas (Endress, 1994). Porém, flores zigomorfas tendem a apresentar pouca variação no tamanho quando comparada com as actinomorfas, revelando pouca tendência de diversidade nesta simetria floral (Citerne et al., 2010). Além disso, estames móveis e flexíveis, frequentes em Capparaceae, podem maximizar a deposição de pólen no corpo do polinizador e consequentemente o sucesso reprodutivo da planta (Citerne et al., 2010).

Duas espécies do mesmo gênero possuem registro para a presença de estames e estaminódios, *Morisonia atamisquea* e *M. tweedieana* (Medan & Ponessa, 2003; Iltis & Cornejo, 2007). Ambas são zigomorfas, e assim como a simetria, o desenvolvimento de estaminódios também é considerado uma adaptação que maximiza a reprodução cruzada, direcionando o recurso aos polinizadores que coletam pólen (Citerne et al., 2010). Apesar do registro da presença de nectário floral poucas espécies, foi possível determinar um dos polinizadores para duas espécies, *Buchholzia tholloniana* e *M. atamisquea*, com base na presença do pólen no mel (Dongock et al., 2011; Vossler, 2019). Estudos de melissopalínologia consistem em uma ferramenta que ajuda a esclarecer sobre a importância das Capparaceae como recurso para a guilda de polinizadores locais (Dongock et al., 2011; Vossler et al., 2019).

De acordo com os registros encontrados, as espécies de Capparaceae são polinizadas principalmente por abelhas, com apenas duas espécies mostrando uma guilda de polinizadores composta por abelhas, borboletas, mariposas e moscas. As espécies que possuem uma guilda de polinizadores mais diversificada apresentam flores brancas, como *Capparis brevispina* DC. e *Morisonia atamisquea* (Kuntze) Christenh. & Byng (Aizen & Feinsinger, 1994; Naiak & Davidar, 2010). Flores brancas são atrativas para diversos grupos de insetos, como: besouros, moscas, vespas, morcegos e mariposas (Varassin & Amaral-Neto, 2014), enquanto as amarelas são atrativas para moscas, abelhas e borboletas, e flores de cor verde, atraem aves, mariposas e vespas (Varassin & Amaral-

Neto, 2014). O *Lepidoptera Colotis* sp. foi mencionado como visitante floral para *Cadaba fruticosa* e como polinizador em *C. farinosa* Forssk (Ramana, 2010; Wilkerson et al., 2013). Isso pode estar relacionado ao objetivo dos estudos, pois o primeiro aborda a diversidade e conservação de borboletas, enquanto o segundo estudo é voltado para investigação da polinização (Ramana, 2010; Wilkerson et al., 2013). Portanto, é provável que a borboleta *Colotis* sp. atue polinizando as duas espécies relatadas anteriormente. Também há registro de polinização por pássaros e borboletas para *Capparis zeylanica*, espécie com flores vermelhas ou rosas (Naiak & Davidar, 2010), revelando mais um sistema de polinização para *Capparaceae* relacionado aos atrativos florais (Ford et al., 2012). A demanda energética das aves requer produção de néctar abundante, podendo esses animais se tornarem vetores importantes para a polinização cruzada, considerando que tendem a voar a distâncias mais longas do que os insetos (Ford et al., 2012).

Nós reconhecemos a necessidade de estudos para a determinação do sistema reprodutivo para espécies de *Capparaceae*. Apesar de a maioria das plantas serem sucintamente mencionadas como hermafroditas por estudos em grande maioria taxonômicos, há um registro de protandria para *M. atamisquea* (Medan & Ponessa, 2003). Portanto, variações podem estar presentes no sistema reprodutivo de outras espécies hemafroditas da família. Além disso, há divergência quanto a autocompatibilidade desta mesma espécie em dois estudos distintos (Aizen & Feinsinger, 1994; Medan & Ponessa, 2003). É importante ressaltar que o primeiro estudo foi realizado com a espécie em um fragmento de floresta no Chaco Serrano, enquanto o segundo foi conduzido em uma área contínua de floresta espinhosa também no Chaco Serrano. Por isso, é necessário considerar aspectos ecológicos relacionados ao ambiente em que as espécies se encontravam na realização desses estudos para determinação do sistema reprodutivo.

Conclusões

As espécies de *Capparaceae* distribuem-se por florestas tropicais, com preferência para áreas áridas. Cerca de 9% das suas espécies estão em lista na categoria de espécies ameaçadas da União Internacional para a Conservação da Natureza. A maioria dessas espécies estão localizadas no continente africano e americano abrangendo a América do Norte, América do Sul e América Central. Dentre os países em que essas espécies estão localizadas destacam-se Quênia, Tanzânia, Bolívia, Guatemala, México e Venezuela em número de espécies e diversidade de gêneros presentes. Por isso, recomendamos a

realização de estudos de polinização com as espécies de Capparaceae nesses locais tendo em vista que apenas duas das espécies listadas possuem informações sobre visitantes florais. As flores de Capparaceae apresentam diversidade na cor, variação no tamanho da corola e número de estames, variações especialmente frequentes nos gêneros *Capparis* e *Morisonia*. Considerando os atributos florais e polinizadores relatados até o momento podemos considerar quatro sistemas polinização formados por uma única guilda de polinizadores na família: 1) abelhas, 2) borboletas; 3) Morcegos e 4) Mariposas. Além disso, três sistemas de polinização mistos: 1) Abelha e mosca, 2) Ave e borboleta e 3) Abelha e ave. Também há espécies polinizadas por três ou mais guildas. São necessários estudos para determinação do sistema reprodutivo das espécies da família, considerando as características ambientais dos locais onde elas estão inseridas.

Agradecimentos

À Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) pelo apoio financeiro através de bolsa de doutorado a primeira autora e Financial Code 001. Ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico, através do Projeto PELD-Catimbau que proporcionou apoio logístico para cientistas vinculados ao Projeto e pela Bolsa de Produtividade em Pesquisa a ICM. A FACEPE pelo apoio financeiro através da bolsa de pós-doutorado a ADM.

Referências

- Aizen, M. A., & Feinsinger, P. (1994). Forest fragmentation, pollination, and plant reproduction in a Chaco dry forest, Argentina. *Ecology*, 75, 330-351.
- Anderson, B. & Johnson, S. D. (2008). The geographical mosaic of coevolution in a plant–pollinator mutualism. *Evolution*, 62, 220-225.
- Anstett, D. N., Nunes, K. A., Baskett, C., & Kotanen, P. M. (2016). Sources of controversy surrounding latitudinal patterns in herbivory and defense. *Trends in Ecology & Evolution*, 31, 789-802.
- Armbruster, W. S. (2017). The specialization continuum in pollination systems: diversity of concepts and implications for ecology, evolution and conservation. *Functional ecology*, 31, 88-100.
- Bawa, K. S., & Beach, J. H. (1981). Evolution of sexual systems in flowering plants. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 68, 254-274.

Beardsell, D. V., Obrien, S. P., Williams, E. G., Knox, R. B., & Calder, D. M. (1993). Reproductive biology of australian Myrtaceae. *Australian Journal of Botany*, 41, 511-526.

Chartier, M., von Balthazar, M., Sontag, S., Löfstrand, S., Palme, T., Jabbour, F., ... & Schönenberger, J. (2021). Global patterns and a latitudinal gradient of flower disparity: perspectives from the angiosperm order Ericales. *New Phytologist*, 230, 821-831.

Citerne, H., Jabbour, F., Nadot, S., & Damerval, C. (2010). The evolution of floral symmetry. *Advances in botanical research*, 54, 85-137.

Colwell, R. K. & Futuyma, D. J. (1971). On the measurement of niche breadth and overlap. *Ecology*, 52(4): 567-576.

Cornejo, X. & Iltis, H. H. (2012). Capparaceae Flora de Jalisco y areas colindantes. Universidad de Guadalajara. Fascículo, 25, 65.

Cronquist, A. (1981). An integrated system of classification of flowering plants. Columbia university press.

Datta-Roy, A. & Praveen Karanth, K. (2009). The Out-of-India hypothesis: What do molecules suggest?. *Journal of biosciences*, 34, 687-697.

Dayanandan, S., Ashton, P. S., Williams, S. M. & Primack, R. B. (1999). Phylogeny of the tropical tree family Dipterocarpaceae based on nucleotide sequences of the chloroplast rbcL gene. *American journal of Botany*, 86, 1182-1190.

Dellinger, A. S. (2020). Pollination syndromes in the 21st century: where do we stand and where may we go?. *New Phytologist*, 228, 1193-1213.

Dongock, N. D., Tchoumboue, J., Youmbi, E., Zapfack, L., Mapongmentsem, P. M. & Tchuenguem, F. F. N. (2011). Predominant melliferous plants of the western Sudano Guinean zone of Cameroon. *African Journal of Environmental Science and Technology*, 5, 443-447.

Dyer, A. G., Jentsch, A., Burd, M., Garcia, J. E., Giejsztowt, J., Camargo, M. G., Tjørve, E., Tjørve, K., White, P. & Shrestha, M. (2021). Fragmentary blue: Resolving the rarity paradox in flower colors. *Frontiers in Plant Science*, 11, 618203.

Eisikowitch, D., Ivri, Y., & Dafni, A. (1986). Reward partitioning in *Capparis* spp. along ecological gradient. *Oecologia*, 71, 47-50.

Endress, P. K. (1992). Evolution and floral diversity: the phylogenetic surroundings of *Arabidopsis* and *Antirrhinum*. *International Journal of Plant Sciences*, 153, S106-S122.

Endress, P. K. (1994). Floral structure and evolution of primitive angiosperms: recent advances. *Plant Systematics and Evolution*, 192, 79-97.

Essenberg, C. J. (2013). Explaining the effects of floral density on flower visitor species composition. *The American Naturalist*, 181, 344-356.

Faegri, K. & Van Der Pijl, L. (2013). Principles of pollination ecology. Pergamon Press, 3^o ed, 244.

Ford, H. A., Paton, D. C. & Forde, N. (1979). Birds as pollinators of Australian plants. *New Zealand journal of botany*, 17, 509-519.

Glick, L., Sabath, N., Ashman, T. L., Goldberg, E. & Mayrose, I. (2016). Polyploidy and sexual system in angiosperms: Is there an association?. *American Journal of Botany*, 103, 1223-1235.

Gonçalves, E. G. & Lorenzi, H. (2007). Morfologia vegetal: organografia e dicionário ilustrado de morfologia das plantas vasculares. São Paulo: Instituto Plantarum de Estudos da Flora.

Gorostiague, P. & Ortega-Baes, P. (2016). How specialised is bird pollination in the Cactaceae?. *Plant Biology*, 18, 63-72.

Gorostiague, P., Ollerton, J. & Ortega-Baes, P. (2023). Latitudinal gradients in biotic interactions: Are cacti pollination systems more specialized in the tropics?. *Plant Biology*, 25, 187-197.

Grindeland, J. M., Sletvold, N. & Ims, R. A. (2005). Effects of floral display size and plant density on pollinator visitation rate in a natural population of *Digitalis purpurea*. *Functional Ecology*, 19, 383-390.

Haber, W. A. & Frankie, G. W. (1989). A tropical hawkmoth community: Costa Rican dry forest Sphingidae. *Biotropica*, 21, 155-172.

Hall, J. C. (2008). Systematics of Capparaceae and Cleomaceae: an evaluation of the generic delimitations of *Capparis* and *Cleome* using plastid DNA sequence data. *Botany*, 86(7): 682-696.

Hall, J. C., Sytsma, K. J. & Iltis, H. H. (2002). Phylogeny of Capparaceae and Brassicaceae based on chloroplast sequence data. *American Journal of Botany*, 89, 1826-1842.

Iltis, H. H. & Cornejo, X. (2007). Studies in the Capparaceae XXX: *Capparicordis*, a new genus from the neotropics. *Brittonia*, 59, 245-254.

Johnson, K. A. (2013). Are there pollination syndromes in the *Australian epacrids* (Ericaceae: Styphelioideae)? A novel statistical method to identify key floral traits per syndrome. *Annals of Botany*, 112, 141-149.

Johnson, S. D. & Steiner, K. E. (2000). Generalization versus specialization in plant pollination systems. *Trends in ecology & evolution*, 15, 140-143.

Johnson, S. D. & Steiner, K. E. (2003). Specialized pollination systems in southern Africa. *South African Journal of Science*, 99, 345-348.

Kantsa, A., Garcia, J. E., Raguso, R. A., Dyer, A. G., Steen, R., Tscheulin, T. & Petanidou, T. (2023). Intrafloral patterns of color and scent in *Capparis spinosa* L. and the ghosts of its selection past. *American Journal of Botany*, 110, e16098.

- Kers, L. E. (2003). Capparaceae. In *Flowering Plants· Dicotyledons: Malvales, Capparales and Non-betalain Caryophyllales* (36-56). Berlin, Heidelberg: Springer Berlin Heidelberg.
- Kiepiel, I., Brown, M. & Johnson, S. D. (2022). A generalized bird pollination system in *Schotia brachypetala* (Fabaceae). *Plant Biology*, 24, 806-814.
- Kylafis, G. & Loreau, M. (2011). Niche construction in the light of niche theory. *Ecology letters*, 14, 82-90.
- Lloyd, D. G. & Schoen, D. J. (1992). Self-and cross-fertilization in plants. I. Functional dimensions. *International journal of plant sciences*, 153, 358-369.
- Macarthur, R. H. (1969). Patterns of communities in the tropics. *Biological Journal of the Linnean Society*, 1, 19-30.
- Mangla, Y. & Tandon, R. (2011). Insects facilitate wind pollination in pollen-limited *Crateva adansonii* (Capparaceae). *Australian Journal of Botany*, 59, 61-69.
- Maurya, S., Cornejo, X., Lee, C., Kim, S. Y. & Choudhary, R. K. (2023). Molecular phylogenetic tools reveal the phytogeographic history of the genus *Capparis* L. and suggest its reclassification. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 58, 125720.
- Medan, D. & Ponessa, G. (2003). Movement-assisted dichogamy in *Atamisquea emarginata* (Capparaceae). *Plant Systematics and Evolution*, 236, 195-205.
- Mercado Gómez, J. D. & Escalante, T. (2019). Areas of endemism of the Neotropical species of Capparaceae. *Biological Journal of the Linnean Society*, 126, 507-520.
- Mercado Gómez, J. D., Prieto-Torres, D. A., Gonzalez, M. A., Morales Puentes, M. E., Escalante, T. & Rojas-Soto, O. (2020). Climatic affinities of neotropical species of Capparaceae: an approach from ecological niche modelling and numerical ecology. *Botanical Journal of The Linnean Society*, 193, 263-275.
- Mercado-Gómez, J. D., Morales-Puentes, M. E., Gonzalez, M. A. & Velasco, J. A. (2022). Seasonal droughts during the Miocene drove the evolution of Capparaceae towards Neotropical seasonally dry forests. *Revista de Biología Tropical*, 70, 132-148.
- Metcalfe, I. (2013). Gondwana dispersion and Asian accretion: Tectonic and palaeogeographic evolution of eastern Tethys. *Journal of Asian Earth Sciences*, 66, 1-33.
- More, M., Sersic, A. N. & Cocucci, A. A. (2006). Specialized use of pollen vectors by *Caesalpinia gilliesii*, a legume species with brush-type flowers. *Biological Journal of the Linnean Society*, 88, 579-592.
- Nayak, K. G. & Davidar, P. (2010). Pollination and breeding systems of woody plant species in tropical dry evergreen forests, southern India. *Flora-Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants*, 205, 745-753.

Newstrom, L. E., Frankie, G. W. & Baker, H. G. (1994). A new classification for plant phenology based on flowering patterns in lowland tropical rain forest trees at La Selva, Costa Rica. *Biotropica*, 26, 141-159.

Niesenbaum, R. A., Patselas, M. G. & Weiner, S. D. (1999). Does flower color change in *Aster vimineus* cue pollinators?. *The American Midland Naturalist*, 141, 59-68.

Obermuller, E. A., Nascimento, G. B., Gava, H. Z., Ribeiro, L. F. & Silva, A. G. (2008). O contraste entre síndromes de polinização e sistemas efetivos de polinização e suas perspectivas para ecossistemas associados à Mata Atlântica. *Natureza on line*, 6, 42-47.

Ohashi K. & Yahara, T. (2001). Behavioral responses of pollinators to variation in floral display size and their influences on the Evolution of floral traits. P. 274-296. In Chittka L & Thomson JD (eds) *Cognitive ecology of pollination: animal behaviour and floral Evolution*. Cambridge, University Press.

Ollerton, J. & Cranmer, L. (2002). Latitudinal trends in plant-pollinator interactions: are tropical plants more specialised?. *Oikos*, 98, 340-350.

Ollerton, J. & Liede, S. (1997). Pollination systems in the Asclepiadaceae: a survey and preliminary analysis. *Biological Journal of the Linnean Society*, 62, 593-610.

Ollerton, J. (2012). Biogeography: are tropical species less specialised?. *Current Biology*, 22, R914-R915.

Ollerton, J., Alarcón, R., Waser, N. M., Price, M. V., Watts, S., Cranmer, L., Hingston, A., Peter, C. I. & Rotenberry, J. (2009). A global test of the pollination syndrome hypothesis. *Annals of botany*, 103, 1471-1480.

Ollerton, J., Killick, A., Lamborn, E., Watts, S. & Whiston, M. (2007). Multiple meanings and modes: on the many ways to be a generalist flower. *Taxon*, 56, 717-728.

Pauw, A. & Stanway, R. (2015). Unrivalled specialization in a pollination network from South Africa reveals that specialization increases with latitude only in the Southern Hemisphere. *Journal of Biogeography*, 42, 652-661.

Porto, R. G., De Almeida, R. F., Cruz-Neto, O., Tabarelli, M., Viana, B. F., Peres, C. A. & Lopes, A. V. (2020). Pollination ecosystem services: A comprehensive review of economic values, research funding and policy actions. *Food Security*, 12, 1425-1442.

POWO (2023) Plants of the world online. Disponível em <https://powo.science.kew.org/> (Acesso em dezembro de 2023)

Quattrocchi, U. (2000). CRC world dictionary of plant names. Common names, scientific names, eponyms, synonyms, and etymology (A-C). CRC Press LLC, Boca Raton.

Queiroz, J. A., Quirino, Z. G. & Machado, I. C. (2015). Floral traits driving reproductive isolation of two co-flowering taxa that share vertebrate pollinators. *AoB Plants*, 7, plv127.

R Core Team. (2021). A Language and Environment for Statistical Computing R. Foundation for Statistical. Vienna, Austria.

Ramana, S. V. (2010). Biodiversity and conservation of butterflies in the Eastern Ghats. *The Ecoscan*, 4, 59-67.

Ramirez, N., Gil, C., Hokche, O., Seres, A. & Brito, Y. (1990). Biologia floral de una comunidad arbustiva tropical en la Guayana Venezolana. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 77, 383-397.

Rech, A. R., Agostini, K., Oliveira, P. E. & Machado, I. C. (2014). Biologia da polinização. Rio de Janeiro: Projeto Cultural, 532.

Reflora (2023) Reflora: Herbário Virtual. Disponível em <https://floradobrasil.jbrj.gov.br/reflora/herbarioVirtual/ConsultaPublicoHVUC/ConsultaPublicoHVUC.do> (Acesso em dezembro de 2023).

Sazima, M., Buzato, S. & Sazima, I. (1999). Bat-pollinated flower assemblages and bat visitors at two Atlantic forest sites in Brazil. *Annals of Botany*, 83(6): 705-712.

Schemske, D. W., Mittelbach, G. G., Cornell, H. V., Sobel, J. M. & Roy, K. (2009). Is there a latitudinal gradient in the importance of biotic interactions?. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 40, 245-269.

Silva, J. L. S., De Oliveira, M. T. P., Cruz-Neto, O., Tabarelli, M. & Lopes, A. V. (2021). Plant–pollinator interactions in urban ecosystems worldwide: A comprehensive review including research funding and policy actions. *Ambio*, 50, 884-900.

Song, B., Sun, L., Barrett, S. C., Moles, A. T., Luo, Y. H., Armbruster, W. S., ... & Sun, H. (2022). Global analysis of floral longevity reveals latitudinal gradients and biotic and abiotic correlates. *New Phytologist*, 235, 2054-2065.

Soteras, F., Rubini Pisano, M. A., Bariles, J. B., Moré, M., & Cocucci, A. A. (2020). Phenotypic selection mosaic for flower length influenced by geographically varying hawkmoth pollinator proboscis length and abiotic environment. *New Phytologist*, 225, 985-998.

Sprengel, C. K. (1793). Das entdeckte Geheimnis der Natur im Bau und der Befruchtung der Blumen. bei Friedreich Vieweg dem aeltern.

Van Der Kooi, C. J. & Ollerton, J. (2020). The origins of flowering plants and pollinators. *Science*, 368,1306-1308.

Varassin, I. G., Amaral-Neto, L. D., Rech, A. R., Agostini, K., Oliveira, P. E. & Machado, I. C. (2014). Atrativos, 151-168. In: Varassin, I., Amaral-Neto, L. P. & Rech, A. (org.). Biologia da polinização, 532.

Vidal, W. N. & Vidal, M. R. R. (2003). Botânica–organografia: quadros sinóticos ilustrados de fanerógamos. Viçosa: Editora UFV, 124.

Vossler, F. G. (2019). Foraging behaviour of the stingless bee *Melipona orbignyi* (Hymenoptera: Apidae: Meliponini) in a dry forest assessed by multivariate analysis from palynological data. *Grana*, 58, 383-392.

Wang, X. P., Ollerton, J., Prendergast, K. S., Cai, J. C., Tong, M. Y., Shi, M. M., ... & Tu, T. Y. (2024). The effect of elevation, latitude, and plant richness on robustness of pollination networks at a global scale. *Arthropod-Plant Interactions*, 1-13.

Waser, N. M., Chittka, L., Price, M. V., Williams, N. M. & Ollerton, J. (1996). Generalization in pollination systems, and why it matters. *Ecology*, 77, 1043-1060.

Weiss, M. R. (1995). Floral color change: a widespread functional convergence. *American Journal of Botany*, 82, 167-185.

WFO (2023) WFO Plant List: Snapshots of the taxonomy. Disponível em: <https://wfoplantlist.org/> (Acesso em dezembro de 2023).

Wilkerson, M. L., Roche, L. M. & Young, T. P. (2013). Indirect effects of domestic and wild herbivores on butterflies in an African savanna. *Ecology and evolution*, 3, 3672-3682.

Yoshida, K., Miki, N., Momonoi, K., Kawachi, M., Katou, K., Okazaki, Y., Uozumi, N., Maeshima, M. & Kondo, T. (2009). Synchrony between flower opening and petal-color change from red to blue in morning glory, *Ipomoea tricolor* cv. Heavenly Blue. *Proceedings of the Japan Academy*, 85, 187-197.

5. MANUSCRITO Nº 2: FLORAL REWARD AND MECHANICAL FIT OF BRUSH-TYPE FLOWERS TO NOCTURNAL AND DIURNAL POLLINATORS: AN ANALYSIS OF TWO SYMPATRIC CAPPARACEAE SPECIES

Karine de Matos Costa ¹, Luis Miguel Primo ², Arthur Domingos de Melo ³, Isabel Cristina Machado ¹

- 1- Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal, Departamento de Botânica, Universidade Federal de Pernambuco, Recife, Pernambuco, 50372-970, Brasil.
- 2- Facultad de Ciencias Agrarias, Universidad Nacional de Jujuy (FCA-UNJu), Alberdi 47, (4600) San Salvador de Jujuy, Jujuy, Argentina..
- 3- Laboratório de Biologia Floral e Ecologia da Polinização, Departamento de Biociências Universidade Federal de Sergipe - Campus Prof. Alberto Carvalho, Itabaiana – SE, 49506-036, Brasil.

Autor para Correspondência: arthurdom.melo@gmail.com, fone: +55 81 997586940.

Status: Submetido
Revista: [Folia Geobotanica](#)
Qualis: A4
Citescore: 2.3
Fator de impacto: 1.2

Determining the pollination system of a plant species solely based on floral attributes can be quite challenging in certain situations. This is particularly true for seemingly generalist systems, such as brush-type flowers, whose resources are typically easily accessible and do not exhibit an obvious fit to floral visitors. Among angiosperm families, Capparaceae is particularly distinguished by the predominance of brush-type flowers. The aim of this study was to investigate the pollination ecology of a pair of sympatric plant species with brush-type flowers from Capparaceae, to understand how resource availability and mechanical fit to floral visitors might determine potential levels of specialization. We described the sequence of anthesis, nectar dynamics, and retention mechanisms within the flowers, observed the behavior of floral visitors in terms of timing and pollination effectiveness, and tested their mechanical fit to the flowers. Prolonged anthesis encompasses different groups of diurnals, crepuscular, and nocturnal pollinators. Continuous nectar secretion ensures resource availability throughout anthesis, with the nectar, although fully exposed, remaining adhered to the base of the filaments. Carpenter bees and hawkmoths alternated as the most frequent pollinators, although both plant species were also pollinated by bats. The ideal mechanical fit for pollination in brush-type flowers was determined primarily by the behavior of the pollinators on the Flowers rather than a relationship with their mouthparts. This study reveals the necessity of detailed investigations to determine the pollination system in brush-type flowers.

Key-words: Caatinga; Capparaceae; nectar dynamics; floral morphology; pollinator sharing; generalist pollination; nocturnal pollination

INTRODUCTION

Generalist pollination systems are characterized by flowers whose traits allow various groups of animals to act as pollinators as they gain access to the offered resource, based on this definition, numerous studies employ a dichotomy that divides pollination systems into generalists or specialists (Waser et al. 1996; Johnson and Steiner 2000; Ollerton et al. 2007; Bergamo et al. 2021). However, this dichotomy can be deconstructed into different levels when considering phenotypic aspects (floral attributes that optimize interaction with a given pollinator to the detriment of others), functional aspects (diversity of taxonomically or functional similar groups acting as pollinators), and ecological aspects (the absolute number of pollinator species) (Waser et al. 1996; Ollerton et al. 2007). Thus, some studies advocate for discussing gradients between specialization and generalization, rather than categorizing pollination systems into these two groups (Waser et al. 1996; Fründ et al. 2016; Joly et al. 2018; Johnson and Steiner 2000).

Morphological characteristics of the flower such as their size are related to mechanical fit to pollinators and consequently to pollen deposition and the reproductive success of the plant (Benitez-Vieyra et al. 2006; Muchhala and Potts 2007; Moreira-Hernández and Muchhala 2019). However, most flowers do not show an ideal fit for just a single pollinator but rather for a set of pollinators with specific characteristics related to efficiency in pollen collection and deposition (Thomson 2003). One of the most emblematic examples of this condition is brush flowers, which have long stamens (often numerous) and long styles (or a pistil supported by a long gynophore), while the perianth is reduced (Johnson and Bond 1994; Moré et al. 2006). The numerous stamens act as the main visual attractant to floral visitors (Amorim et al. 2013). These flowers can be isolated or grouped in inflorescences of varying sizes, from small flowers to large brushes, related to diurnal or nocturnal pollination (Moré et al. 2006; Silva and Pinheiro 2007). In face the "open" morphology of brush flowers, several studies show that it is difficult to predict pollinators based solely on morphology or punctual observations, and extensive naturalistic investigations are essential to determine effective pollinators (Gribel and Hay 1993; Nicolson 1994, 1995; Baum 1995; Butler et al. 2022).

Indeed, due to their accessibility to floral visitors with distinct morphologies, brush flowers tend to filter visitors less efficiently compared to tubular corolla flowers, leading many

authors to consider them as having a generalist morphology (Eisikowitch et al. 1986; Sazima et al. 1999; Moré et al. 2006; Amorim et al. 2013, Domingos-Melo et al. 2020; Primo et al. 2022). Furthermore, many plants with brush flowers present nectar as their main resource (Nicolson 2002; Primo et al. 2022). Because they lack structures protecting the nectar, it becomes attractive to a wide variety of visitors such as bats, non-flying mammals, hummingbirds, moths, bees, flies, butterflies, beetles, among others. In this way, brush flowers offer nectar as an attractant encompassing different pollinator guilds. Thus, it is possible that brush flowers can adapt to different groups of diurnal, crepuscular and nocturnal pollinators in terms of morphology and resource offering (Machado et al. 2006; Silva and Pinheiro 2007; Amorim et al. 2013).

Moreover, brush flowers condition imposes some other challenges in nectar presentation, the "open" morphology allows for nectar evaporation during anthesis, resulting in nectar concentrated if there is no sugar absorption (Nicolson 1994), at the same time it can become difficult to retain large amounts of nectar without it spilling (Domingos-Melo et al. 2020). All these processes impose significant pressures on nectar dynamics. Brush flowers can secrete nectar rich in sucrose during the initial hours of anthesis and change the secretion pattern to high hexose content at night (Amorim et al. 2013). Diurnal floral visitors (e.g., hummingbirds) prefer sucrose-rich nectar, while crepuscular and nocturnal visitors (bats and hawkmoths) are attracted to flowers with higher hexose content (Amorim et al. 2013). Thus, brush flowers perform a nectar dynamic adapted to different pollinator guilds that forage on the flowers throughout anthesis. Strategies may include variation in nectar composition during anthesis (Nicolson 1994; Amorim et al. 2013) and/or variation in volume with the presence or absence of re-secretion and sugar absorption (Nicolson 1994, 1995; Primo et al. 2022).

Although brush-type flower morphology is considered a primitive characteristic in the evolution of basal eudicot lineages lacking a floral tube (Endress 1994), this floral type also occurs in more recent groups belonging to families such as Amaryllidaceae, Capparaceae, Fabaceae, Iridaceae, Myrtaceae, among others (Beardsell et al. 1993; Sazima et al. 1999; Moré et al. 2006; Goldblatt and Manning 2006; Vasconcelos et al. 2019; Butler et al. 2022). Species of Capparaceae generally exhibit brush-type flowers, which may be arranged singly on the plant or in racemose, corymbose, fascicled, or umbel inflorescences (Kers 2003). Capparaceae flowers typically have four sepals and no petals (or very reduced petals), with a variable number of stamens and a gynoecium (if present) that can be short or elongated, being finer in herbaceous species (Kers 2003). Various groups of animals have been recorded as pollinators of Capparaceae, including bees, butterflies, hawkmoths, moths, and bats (Eisikowitch et al. 1986;

Dafni et al. 1987; Petanidou et al. 1996; Naiak and Davidar 2010; Wilkerson et al. 2013; Johnson and Raguso 2016; Nacua 2016; Sousa 2019; Carneiro 2022).

This study describes the pollination ecology of a pair of sympatric Capparaceae species with brush-type flowers to understand the resource dynamics offered to different groups of animals. The two model species, *Morisonia longifolia* (Mart.) Christenh. & Byng and *M. hastata* (Jacq.) Christenh. & Byng, were compared in terms of: (1) anthesis sequence; (2) resource offering; and (3) floral visitors, considering their visitation times, behavior, and mechanical fit.

MATERIAL AND METHODS

Species and Study Sites

The two species studied were *Morisonia longifolia* (Mart.) Christenh. & Byng, previously named *Neocalyptrocalyx longifolium* (Mart.) Cornejo & Iltis, commonly known as “icó”, and *Morisonia hastata* (Jacq.) Christenh. & Byng, previously *Cynophalla hastata* (Jacq.) J. Presl., known as “feijão-brabo”. According to the phylogenetic analyses conducted to date, these two species share characteristics that place them in the same clade, the New World Capparoideae (Hall 2008), and the same genus, *Morisonia* Plum. ex L. (APG IV 2016). We selected this pair of species because both possess brush-type flowers, characterizing them as functional generalists, as their floral morphology allows visitation and probable pollination by various groups of animals (Iltis and Cornejo 2005; Cornejo and Iltis 2008; Ollerton et al. 2007; Primo et al. 2022). Considering that *M. hastata* has only hermaphroditic flowers, while *M. longifolia* is andromonoecious (Primo and Machado 2009), for comparative purposes, we used only the hermaphroditic flowers of *M. longifolia* in the protocols performed in this study. The voucher specimens collected from the studied populations are deposited in the Dárdano de Andrade Lima Herbarium (IPA, 94754 and 94755).

The study was conducted in four populations located in a region with typical Caatinga vegetation (Seasonally Dry Tropical Forest), influenced by other Brazilian ecosystems such as the Atlantic Forest and the Cerrado, at PARNA (National Park) Catimbau (8° 67'S, 37° 01'W) (Fabricante et al. 2014; Athiê-Souza 2019), located in the central region of the State of Pernambuco, Northeast Brazil. The climate is BShs' (hot semi-arid) with an average annual temperature ranging between 21° and 24° and average annual

precipitation between 1100 mm in the southeast and 480 mm in the northwest (Álvarez et al. 2014, Rito et al. 2017; INMET 2023). Two additional populations are located in the city of Arcoverde (08°25'S, 37° 02'W), a region with typical Caatinga vegetation composed of deciduous and semi-deciduous plants (CPRM 2005; IBGE 2008). The climate of this region is also BShs', with an average annual rainfall of 653 mm (INMET 2023).

In these four populations, we conducted nectar dynamics samples, nectar retention capacity assessments, and observations of floral visitors from September 2002 to March 2003. From October to December 2022, we performed nectar retention capacity experiments in the populations of *M. longifolia* (8°53'S and 37°14'W) and *M. hastata* (8°31'S and 37°14'W) located at PARNA Catimbau.

Anthesis sequence and floral morphometry

We monitored the timing, duration, and sequence of anthesis throughout the flower's lifespan (Domingos-Melo et al. 2018). The events recorded included: the beginning of floral opening, the onset of stigmatic receptivity (assessed using a potassium permanganate reaction (Zeisler 1938), the start of anther dehiscence, and finally, the moment of wilting (n= 10 flowers from five individuals for plant species). To analyze floral morphology, flowers of *M. longifolia* (n=20) and *M. hastata* (n=20) were collected from different individuals and fixed in 70% ethanol for counting stamens and measuring the length of gynophores and filaments using a ruler.

Nectar dynamic and retention

To assess nectar secretion dynamics, we measured both the volume of nectar accumulated. Flowers were covered with kraft paper bags while still in bud stage to prevent floral visitors to consume the nectar produced. Nectar collections were conducted at different time intervals during flowering to describe nectar production patterns. The sampling schedule was based on the onset of the start of nectar production and the duration of anthesis for each species, divided into five time points encompassing total time of nectar production for both species: *M. longifolia* (4:00 pm, 8:00 pm, 00:00 am, 04:00 am, and 08:00 am) and *M. hastata* (8:00 pm, 10:00 pm, 00:00 am, 02:00 am, and 04:00 am). Nectar accumulated in each set of flowers was collected and its volume measured using graduated microsyringes (Hamilton, Reno, Nevada, USA - 10 µL). Additionally, we determined the sugar concentration in the nectar using temperature-compensated portable refractometers (Atago, Tokyo, Japan - 0-32% and 28-62%

Brix). To calculate the total sugar amount per flower, we utilized the equation proposed by Bernardello and Galetto (2005).

Due to its completely open floral morphology, in which the nectar is fully exposed, it is subject to the risk of leak. Thus, to assess how nectar retention capacity is influenced by sugar concentration, we conducted the protocol outlined by Domingos-Melo et al. (2021). The experiment was conducted outdoors under ambient temperature conditions (28° to 29°C) and humidity (70~80%) typical of the Caatinga ecosystem, similar to those encountered in the field at night. Flowers (n= 5 per species for each sucrose concentration) were affixed to a plasticine pedestal, considering the natural orientation observed in the populations (approximately 45° pedicel inclination relative to the gravity axis). We prepared nectar by mixing a series of solutions containing distilled water and sucrose concentrations ranging from 5 to 50% (Blanco et al. 2013, Nachev et al. 2013). We chose sucrose because it exhibits rheological properties similar to solutions containing other components found in chiropterophilous nectar, namely glucose and fructose (Wolff 2006; Telis et al. 2007; Krömer et al. 2008). For each species, artificial nectar was placed at the site where natural nectar accumulates before spillage. Solutions were applied using 50 µl graduated microsyringes (Hamilton TM), and the maximum volume accumulated before spillage was recorded.

Floral visitors

Observations were conducted on *Morisonia longifolia* during October and December 2002 and January 2003, and on *M. hastata* during October and March 2003 at the Arcoverde and Catimbau populations. Direct visual observations of both diurnal and nocturnal floral visitors were carried out for both species, spanning 19 non-consecutive days and 52 hours for *M. longifolia*, and 17 days and 72 hours for *M. hastata*. For nocturnal visitors, observations began around 5:30 pm and continued until dawn. The behavior of the visitors on the flowers was observed and classified as either pollinators (when body contacts the floral reproductive structures) or nectar/pollen robbers (when the floral visitor extracted resources without contacting the stigma). After capture, the visitors were euthanized in a lethal chamber, then taken to the laboratory, where they were dry-mounted and deposited in the collection of the Laboratory of Floral and Reproductive Biology, Department of Botany, UFPE. Identification of the visitors was done with the assistance of specialists and by direct comparison with material in the afore mentioned collection and photographs taken during visits.

To infer the compatibility between flowers and floral visitors, we measured the lengths of the mouthparts of the various animals and compared these with the lengths of the floral

reproductive structures. We measured the mouthpart lengths of bees and moths from specimens in the collection of the Laboratory of Floral and Reproductive Biology, Department of Botany, UFPE, and additionally obtained data from the specialized literature (hawkmoths - Haber and Frankie 1989; Primo et al. 2013; birds – Sazima et al.; 1999; bat - Winter and Helversen 2003).

Additionally, from 17:00 h to 18:30 h at the Catimbau site, in *M. longifolia* we also make direct estimates of flower visits frequency and pollinator efficiency of a large bee *Xylocopa grisescens*: Hermaphrodite buds were kept covered with kraft paper bags (43 buds on nine individuals). Then, when the flowers open, were exposed to a single visit of *X. grisescens* and rebagging, these flowers were subsequently monitored for gynophore abscission or fruit set.

Statistical Analyses

We compared the quantities and sizes of reproductive structures among the two *Morisonia* species. For stamens, we utilized ANOVA to compare the male and hermaphroditic flowers of *M. longifolia*, as well as the hermaphroditic flowers of *M. hastata*. For gynophores, we compared the hermaphroditic flowers of both species.

To determine how nectar production varies between species, we analyzed our data using two-factor ANOVA. To describe the nectar secretion pattern, we fitted models including *Morisonia* species and anthesis times (using only data collected simultaneously from both species at 8h00 pm, 00h00 am, and 4h00 am), and the interaction between species and times as explanatory variables. Nectar volume, sugar concentration, and sugar mass were the response variables in each model. To examine how nectar sugar concentration affects its retention in the flowers of both species, we fitted linear models with nectar volume as the response variable, and sugar concentration, species, and their interaction as explanatory variables. All models were checked a priori for residual normality, and differences between groups were inspected through confidence intervals with $\alpha=0.05$.

To verify the mechanical fit between the mouthparts of different floral visitors, we used the Z-test. This test allows us to determine the probability of a given value belonging to a specific sample. In this case, we assessed whether the length of the mouthparts, as indicated by literature or our measurements, fell within the distribution of lengths of the various reproductive structures of *Morisonia* flowers as presented in floral morphometry. The mouthpart lengths were obtained from the mean values reported in articles or from our own measurements; when only interval data were available, we used the midpoint value.

RESULTS

Floral morphology and anthesis sequence

Floral morphology

The floral reproductive structures of *Morisonia longifolia* and *M. hastata* were assessed, revealing distinctive characteristics between the two species. The flowers of *M. longifolia* are arranged in terminal racemose inflorescences, with stamens imparting a white color to the flower. The hermaphroditic flowers of *M. longifolia* feature a long gynophore that exceeds the height of the stamens, while the functionally male flowers have a diminutive gynophore with the stigma positioned below the level of the anthers (Fig. 1A). Hermaphroditic flowers, comprising 32% of the total, with an average of 51 ± 6 stamens per flower, have stamens averaging 25.54 ± 2.51 mm and a gynophore measuring 28.28 ± 1.53 mm in length. Male flowers, constituting 68% of the total, with an average of 40.4 ± 6.8 stamens per flower, feature stamens averaging 24.23 ± 3.97 mm in length. On the other hand, *M. hastata* flowers are grouped in terminal or axillary corymbs, with white filaments and a lilac base (Fig. 1B). This species has exclusively hermaphroditic flowers, which are noticeably larger than those of *M. longifolia*. Their flowers have an average of 83.6 ± 51.2 stamens per flower. These stamens measure 35.37 ± 5.54 mm in length, while the gynophore averages 50.66 ± 8.42 mm.

Anthesis sequence

Morisonia longifolia exhibits an anthesis period of approximately 17 hours, with flowers opening around 4:00 pm and wilting by 09:00 am the following day. In contrast, *M. hastata* has an anthesis duration of 11 hours, with flowers opening around 5:30 pm and wilting by 07:00 am the next day (Fig. 1C). Differences in flower opening times, stigmatic receptivity, anther dehiscence, and wilting processes are observed between the two species. In *M. longifolia*, flowers begin to open between 4:00 pm and 4:30 pm, characterized by the expansion of the petal filaments and style. The floral opening of *M. hastata* is marked by the exposure of the stylar apex, which was previously bent.

For *M. longifolia*, floral receptivity is evident as the stigma emerges through an opening between the sepals and petals around 11:00-11:30 am, still in the flower bud stage. In *M. hastata*, the receptive stigma is exposed around 5:15 pm as the flowers open. In *M. longifolia*, anther dehiscence occurs just before or shortly after flower opening, between 3:00 pm and 5:30

pm, resulting in a protogynous phase of approximately four hours. In *M. hastata*, anther dehiscence occurs between 7:00 pm and 7:15 pm, providing a shorter protogynous phase of about 90 minutes.

Regarding the wilting process, *M. longifolia* flowers begin to wilt around 09:00 am, in the morning following their opening, with stamens changing to a lilac color. Complete wilting occurs by 3:00 pm the following day. In *M. hastata*, stamens begin to fall around 07:00 am, in the morning after opening.

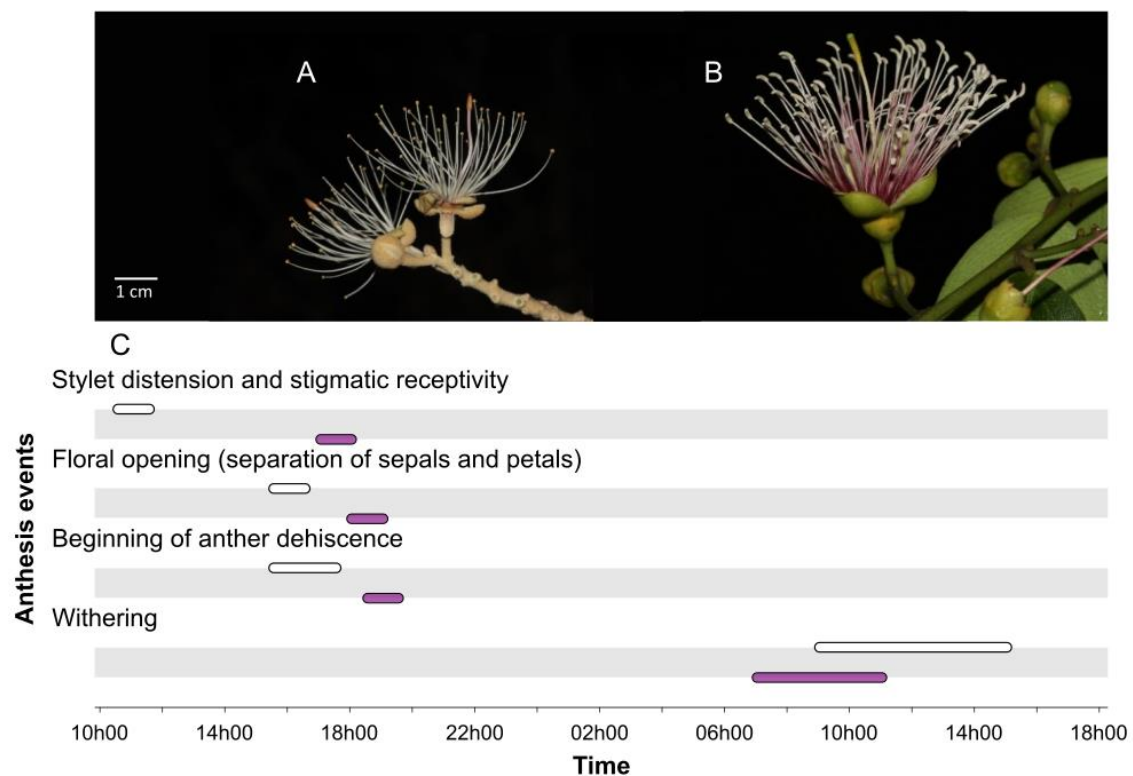


Figure 1 - Floral morphology and anthesis sequence of *Morisonia longifolia* and *M. hastata* in the Caatinga area, Pernambuco, Northeastern Brazil. (A) Inflorescence of *M. longifolia* containing hermaphroditic flowers, (B) Flower of *M. hastata*, (C) timings of the different anthesis events for the two species, the white color represents *M. longifolia* and lilac represents *M. hastata*.

Floral reward

The nectar volume differed significantly between species ($df = 2$; $F = 34.74$; $p < 0.0001$) and across time intervals ($df = 2$; $F = 8.44$; $p = 0.00048$), with an interaction effect between these factors ($df = 4$; $F = 19.5$; $p < 0.0001$). *Morisonia longifolia* begins nectar secretion at the bud stage, making the resource available from the start of anthesis, with the produced volume

progressively increasing to a peak at 4:00 am, reaching up to $20.15 \pm 4.79 \mu\text{l}$ (Fig. 2A). Conversely, nectar secretion in *M. hastata* only begins when the flowers fully open between 6:30 pm and 7:00 pm, maintaining stable production between 10h00 pm and 00h00 am, followed by an abrupt increase peaking at 2:00 am, producing up to $30.02 \pm 6.61 \mu\text{l}$ (Fig. 2A).

The sugar concentration also differed significantly between species ($df = 2$; $F = 224.09$; $p < 0.0001$) and across time intervals ($df = 2$; $F = 148.26$; $p < 0.0001$), with an interaction effect between these factors ($df = 4$; $F = 19.5$; $p < 0.0001$). In *M. longifolia*, the sugar concentration varied throughout anthesis, decreasing at 8:00 pm, increasing at 00h00 am, and rising again at 8h00 am, fluctuating between $40.5 \pm 4.85\%$ and $50.3 \pm 4.10\%$ (Fig. 2B). In contrast, in *M. hastata*, the sugar concentration progressively increased throughout anthesis, from $19.00 \pm 4.16\%$ at 10:00 pm to $39.33 \pm 3.87\%$ at 4h00 am (Fig. 2B and 2C).

The sugar mass differed significantly between species ($df = 2$; $F = 95.29$; $p < 0.0001$) and across time intervals ($df = 2$; $F = 16.08$; $p < 0.0001$), with an interaction effect between these factors ($df = 4$; $F = 19.5$; $p < 0.0001$). This pattern appears to reflect the observed variations in volume, albeit moderated by the variations in nectar concentration over the different time intervals.

In both species, the secreted nectar accumulates in the floral receptacle, which is covered by the filaments and bordered peripherally by the petals and sepals. Despite their open morphology and the nectar remaining fully exposed, both species can retain large quantities of nectar without spilling. This retention capacity exceeds the maximum nectar secreted by *M. hastata* and *M. longifolia* by approximately 30 and 125 times, respectively. This nectar accumulation capacity was influenced by both sugar concentration ($df=1$; $F=51.61$; $p<0.0001$) and species ($df=1$; $F=29.28$; $p<0.0001$), with a significant interaction effect between the two factors ($df=1$; $F=126.63$; $p<0.0001$). While *M. hastata* can support larger volumes of nectar at lower concentrations, the opposite is true for *M. longifolia*, where more concentrated nectar results in higher retained volumes (Fig. 2D).

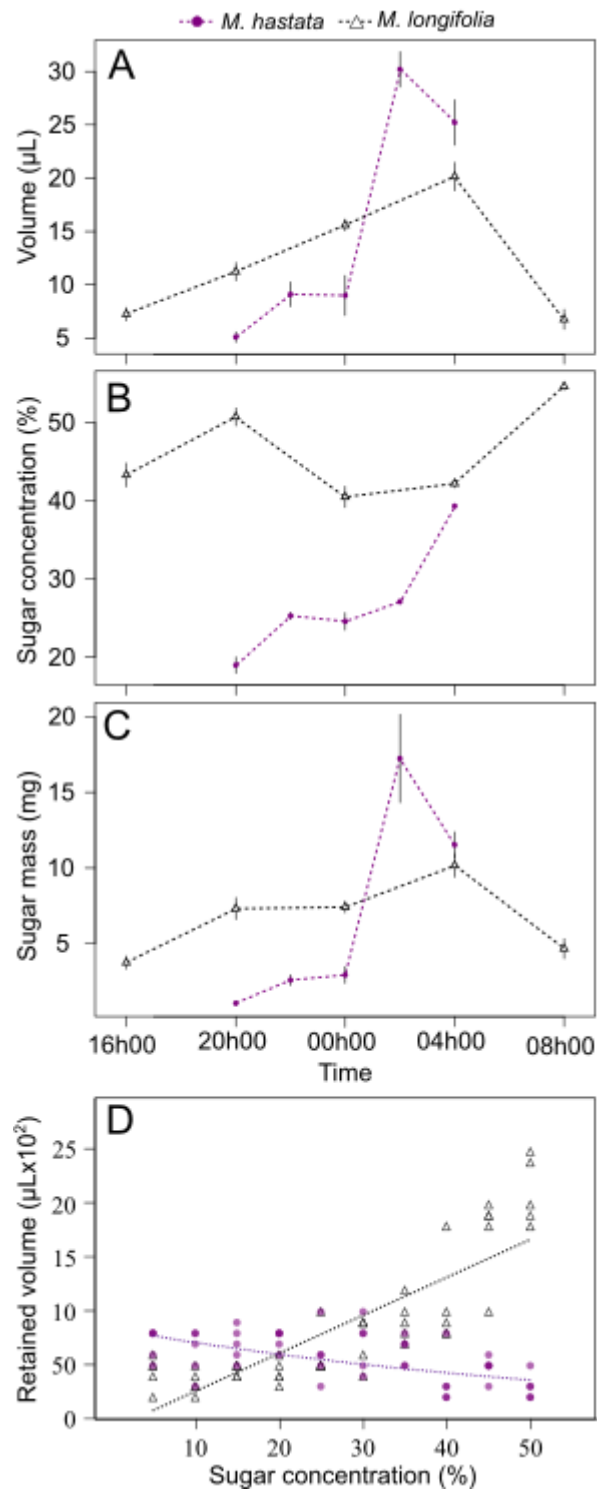


Figure 2 - Nectar secretion dynamics in *M. hastata* and *M. longifolia* in a Caatinga area, Pernambuco, Northeastern Brazil. Variation in (A) nectar volume, (B) sugar concentration, and (C) total sugar mass is shown for both species. (D) Maximum nectar retention values at different sugar concentrations.

Floral visitors

Species and behavior of visit

The two plant species collectively attract a total of eleven floral visitor species, sharing nine of them. Considering the behavior and contact of the floral reproductive structures with the bodies of these visitors, both *Morissonia longifolia* and *M. hastata* are pollinated by large bees, one hawkmoth species, and one bat species. Detailed descriptions of these interactions are provided below.

The bee *Xylocopa grisescens* visits the flowers of both *Morissonia* species between 5:00 pm and 6:30 pm and from 04:30 am to 05:30 am, consuming nectar and making contact with the reproductive organs of the flowers with the ventral part of its body (Fig 3 – A, B). To access the nectar, these bees insert their tongues between the petals. Due to their high frequency, we recorded a total of 79 visits to *M. longifolia* during the observation period. *X. grisescens* exhibited aggressive behavior towards other floral visitors.

Eulaema nigrita was observed visiting only *M. longifolia* during the afternoon, between 4:00 pm and 5:30 pm. This bee acted as a pollinator, contacting the flower's fertile structures with the ventral part of its body.

Apis mellifera and *Trigona spinipes* exclusively acted as floral reward thieves for both *Morissonia* species, consuming nectar and pollen without touch the stigma. These bees were observed from early morning until dusk, with peak activity between 4:00 pm and 5:30 pm. Occasionally, *T. spinipes* cut the petals of floral buds to access pollen from the anthers before the flowers opened. At dawn, *T. spinipes* positioned itself on the receptacle of the previous night's remaining flowers, where the nectaries were located, to rob the floral nectar (Fig 3 – C). Both *A. mellifera* and *T. spinipes* were frequently driven away by *X. grisescens*.

Yet during the daytime, we also recorded the hummingbirds *Chlorostilbon aureoventris* and *Amazilia fimbriata* visiting both *Morissonia* species. The two hummingbird species acted as nectar robbers or occasional pollinators exclusively for *M. longifolia*, visiting the flowers laterally without contacting the reproductive structures or coming superiorly touching floral reproductive structures with the base of the beak or head (Figure 3 - G). These birds exhibited aggressive behavior, expelling the pollinating bee *X. grisescens* and the nectar-robbing bees *T. spinipes* and *A. mellifera* from the flowers. The passerine *Coereba flaveola* (Cabanis 1851) was recorded only on *M. longifolia*, also acting as a nectar robber or occasional pollinators. It landed

on the peduncle of the inflorescence and inserted its beak laterally, commonly without touching the reproductive structures.

During the nighttime, two species of lepidopterans were recorded on both *Morissonia* species: the hawkmoth *Erinnyis ello* (Linnaeus 1758) and an unidentified noctuid species. *E. ello* acted as a pollinator for both plants, approaching from above and contacting anthers and stigma mainly with the ventral part of its body (3– E, F). Due to its high frequency, we recorded 63 visits of *E. ello* to the flowers of *M. hastata*. The noctuid species were present on the flowers from 6:00 pm to 04:30 am; they perched on the flower receptacle, away from the reproductive structures, and inserted their tongues at the base of the gynophore, remaining for 30-60 minutes to suck the floral nectar. Specifically for *M. hastata*, we observed the hawkmoth *Agrius cingulata*, whose long proboscis kept its body away from the reproductive structures. This behavior classifies it as a nectar robber, or merely an occasional pollinator when some pollen happened to be deposited on its proboscis (3– G).

Additionally, during the nighttime, we observed the specialized nectarivorous bat *Glossophaga soricina* (Pallas) visiting the flowers individually (3– H) and contacting the fertile organs of the flower.

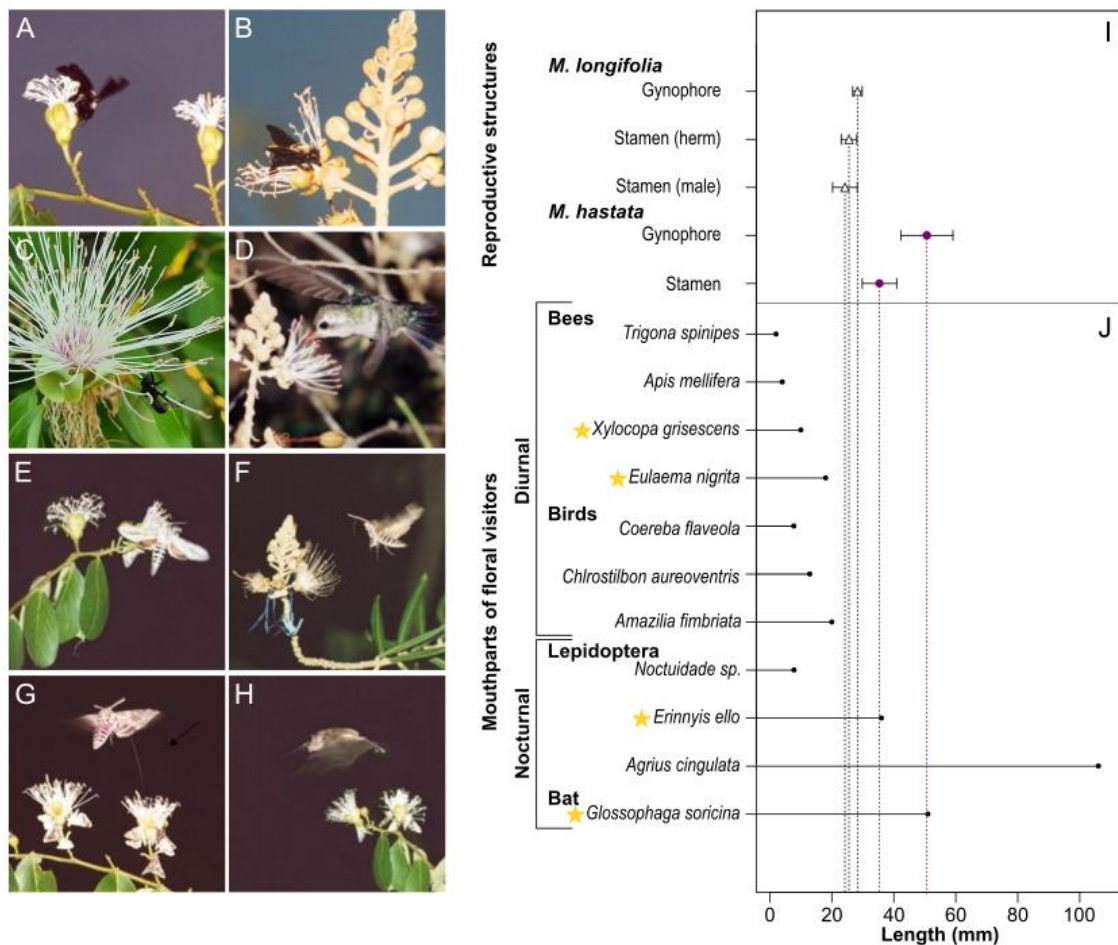


Figure 3 - Floral visitors of *Morisonia hastata* and *M. longifolia* (Capparaceae) in a Caatinga area, Pernambuco, Northeastern Brazil. Diurnal visitors: the bee *Xylocopa grisescens* visiting (A) *M. hastata* and (B) *M. longifolia*; the bee (C) *Trigona spinipes* visiting *M. hastata*; the hummingbird (D) *Chlorostilbon aureoventris* visiting *M. longifolia*. Nocturnal visitors: the hawkmoth *Erinnyis ello* visiting (E) *M. hastata* and (F) *M. longifolia*; the hawkmoth (G) *Agrius cingulata* and setting moths visiting *M. hastata*; the bat (H) *Glossophaga soricina* visiting *M. hastata*. (I) The lengths of the floral reproductive structures of both *Morisonia* species, in comparison with (J) the mouthpart lengths of the different floral visitors (stars indicate effective pollinators).

Mechanical fit

The comparison between the sizes of the mouthparts and the floral reproductive structures does not accurately reflect the contribution to pollination of each floral visitor species (Fig 3 I-J; see Table 1 for statistics). The nectar-thieving bees *Trigona spinipes* and *Apis*

Species	Mouthpart length (mm)	<i>M. longifolia</i>				<i>M. hastata</i>					
		Gynophore		Stamen (H)		Stamen (M)		Gynophore		Stamen	
		<i>z</i>	<i>p</i>	<i>z</i>	<i>p</i>	<i>z</i>	<i>p</i>	<i>z</i>	<i>p</i>	<i>z</i>	<i>p</i>
Diurnal											
Bees											
<i>Trigona spinipes</i> *	2.0 ^a	-17.18	0.000	-9.38	0.000	-5.60	0.000	-5.78	0.000	-6.02	0.000
<i>Apis mellifera</i> *	4.0 ^a	-15.87	0.000	-8.58	0.000	-5.10	0.000	-5.54	0.000	-5.66	0.000
<i>Xylocopa grisescens</i> **	10.0 ^a	-11.95	0.000	-6.19	0.000	-3.58	0.000	-4.83	0.000	-4.58	0.000
<i>Eulaema nigrita</i> **	18.0 ^a	-6.72	0.000	-3.00	0.003	-1.57	0.117	-3.88	0.000	-3.14	0.002
Birds											
<i>Coereba flaveola</i> ***	12.1 ^b	-10.64	0.000	-5.39	0.000	-3.08	0.002	-4.59	0.000	-4.22	0.000
<i>Chlorostilbon aureoventris</i> ***	17.2 ^b	-7.37	0.000	-3.40	0.001	-1.82	0.069	-4.00	0.000	-3.32	0.001
<i>Amazilia fimbriata</i> ***	21.0 ^b	-4.76	0.000	-1.81	0.070	-0.81	0.416	-3.52	0.000	-2.59	0.009
Nocturnal											
Lepidoptera											
<i>Noctuidade</i> sp.*	7.8 ^a	-13.39	0.000	-7.07	0.000	-4.14	0.000	-5.09	0.000	-4.98	0.000
<i>Erinnyis ello</i> **	36.0 ^c	5.05	0.000	4.17	0.000	2.96	0.003	-1.74	0.082	0.11	0.909
<i>Agrius cingulata</i> ***	106.0 ^c	50.80	0.000	32.06	0.000	20.60	0.000	6.57	0.000	12.75	0.000
Bats											

<i>Glossophaga soricina</i> **	50.9 ^d	14.85	0.000	10.14	0.000	6.74	0.000	0.04	0.968	2.82	0.005
--------------------------------	-------------------	-------	-------	-------	-------	------	-------	------	-------	------	-------

^aMeasured in the LBFR collection

^bSazima and Sazima (1999)

^cHaber and Frankie (1989)

^dWinter and Helversen (2003)

DISCUSSION

Floral biology in two brush-like flower species with sympatric blooming

The brush-like flowers studied here exhibit prolonged anthesis, with *M. longifolia* displaying an anthesis duration of 17 hours and *M. hastata* 11 hours. This extended anthesis allows these flowers to be functional for a long period, providing resources for both diurnal and nocturnal pollinators, as reported in other studies involving brush-like flowers (Amorim et al. 2013; Primo et al. 2022). Flowers with anthesis extending across both diurnal and nocturnal or crepuscular and nocturnal periods are also reported for other Capparaceae species, such as *Capparis brevispina* DC. (3 days of anthesis), *C. zeylanica* L., and *Morisonia atamisquea* (Kuntze) Christenh. & Byng (2 days of anthesis), as well as *Capparis spinosa* L. and *Crateva tapia* L. (crepuscular/nocturnal anthesis) (Medan and Ponessa 2003; Naiak and Davidar 2010; Carneiro 2022; Kantsa et al. 2023). Generalist species offer resources to different floral visitor groups at various times throughout anthesis, such as: 1) birds and bats (Sazima et al. 1994), 2) hummingbirds, bees, and butterflies (Machado and Sazima 2008; Zambon et al. 2020), and 3) bats, opossums, hummingbirds, and birds (Queiroz et al. 2016). Consequently, the duration of anthesis allows these flowers to be visited and/or pollinated by different animal groups, ensuring reproductive success when pollinators exhibit seasonal behavior or are scarce in the plant's environment (Bergamo et al. 2021). The anthesis of *M. longifolia* favors pollination by diurnal and nocturnal visitors, while that of *M. hastata* attracts mainline crepuscular and nocturnal pollinators. They share some pollinators, including large bees, bats, and hawkmoths, with *Eulaema nigrata* (Lepeletier 1841) being an exclusive pollinator for *M. longifolia*. While previous studies have documented bat pollination for *M. longifolia* (Domingos-Melo et al. 2023), bees and hawkmoths are the most frequent pollinators.

Morisonia longifolia exhibits a higher percentage of inflorescences with functionally male flowers, featuring a shorter and unfunctional gynophore compared to that of hermaphroditic flowers, whereas *M. hastata* only has hermaphroditic flowers. Both species show dichogamy, a process that involves the temporal separation of male and female functions in a same hermaphrodite flower, a strategy that avoids self-fertilization and self-pollen clogging of the stigma in self-incompatible plants (Waites and Agren 2006; Dai and Galloway 2010). Thus, dichogamy is a reproductive strategy that allows plants to reduce the costs of hermaphroditism, in which male and female functions in flowers can interfere physically or biochemically with reproduction (Barrett 2002). Considering stigma receptivity and anther

dehiscence timings, while *M. longifolia* shows a four-hour protogynous phase, *M. hastata* exhibits it with only 90 minutes of difference. As *M. longifolia* exhibits late-acting self-incompatibility (Primo and Machado 2009), the protogynous phase prevents interference from self-pollen, which could reduce the stigmatic surface and compromise the plant's reproductive success. In self-compatible systems like *M. hastata* (Primo 2004), the protogynous phase promotes cross-pollination to maximize reproduction, given that Primo (2004) reported higher reproductive success with cross-pollination for this species. In Capparaceae, dichogamy has been documented for *M. atamisquea*, with male and female phases lasting one day each in an anthesis lasting two to two and a half days (Medan and Ponessa 2003).

The two analyzed species show brush-like flower morphology with varying lengths, with the filament of *M. hastata* being greater compared to that of *M. longifolia*. Generalist species with similar morphology occurring in sympatry may exhibit traits promoting either complete or partial partitioning of pollinators (Ávila Jr and Pinheiro 2001), with particularities that enhance attraction and adjustment to different pollinator groups, such as variations in flower size (Thompson 2001; Zhao and Huang 2013). In the scenario observed, *Morissonia* species exhibit flowering synchrony and share all pollinators (except for *E. nigrita*, which exclusively pollinates *M. longifolia*), allowing for the hypothesis of various processes. One process concerns competition, which may result in reduced reproductive success due to interspecific pollen deposition and decreased floral visitation (Mitchell et al. 2006; Morales and Traveset 2008). Conversely, another potential process is facilitation, a strategy used by generalist, sympatric species with similar floral morphology, which can intensify attraction of the same pollinators, enhancing intra-specific pollen deposition and positively impacting reproductive success of both involved plants (Rathcke 1983; Santos et al. 2023), or mitigating pollen limitation, resulting in positive benefits (Bergamo et al., 2022). The benefits of facilitation were observed by Bergamo et al. (2022) in flowers with similar morphology but differing floral sizes, variations in nectar concentration and sugar content, and reproductive systems. The Capparaceae species analyzed here exhibit all characteristics mentioned by Bergamo et al. (2022) that favour positive aspects of facilitation. As analyzed by Ávila Jr et al. (2022), we concur those variations in nectar volume and sugar concentration act as differentiators among sympatric co-occurring species, promoting facilitation through complementary traits as discussed by Bergamo et al. (2022).

Dynamics and Nectar Retention in Brush-like Flowers

Extended anthesis spanning both day and night periods, during which continuous nectar production occurs, facilitates the presence of a mixed pollination system by ensuring resource access for different animal groups. It is common for such species to exhibit variations in nectar characteristics throughout anthesis, allowing them to meet the needs of different pollinator groups (Amorim et al. 2013; Cruz-Neto et al. 2015; Queiroz et al. 2016; Zambon et al. 2020). For instance, *M. longifolia* secretes nectar from the onset of anthesis, reaching a peak at 4:00 am, while *M. hastata* begins nectar secretion after flower opening, peaking at 2:00 am. A notable variation in nectar concentration and volume occurs throughout anthesis for both species. Although brush-like flowers morphology typically promotes greater evaporation of nectar, which could favour higher sugar concentrations (Nicolson 1994, 1995; Primo et al. 2022), both *M. longifolia* and *M. hastata* have most of their anthesis occurring at night, which may mitigate evaporation. Thus, this explanation for increased sugar concentration throughout anthesis may not apply to these plants.

The relationship between flowers with higher pollen grain and lower nectar quantities and bee visitation found in a study by Eisikowitch et al. (1986) applies to the two Capparaceae species analyzed, considering that bees were frequent visitors at the beginning and at the end of anthesis. The bees *Trigona spinipes* and *Apis mellifera* collect pollen shortly after flower opening when there is an initial nectar production, as the peak nectar production for both species occurs during the early morning. Bees also collect residual pollen in the morning from flowers that had been open since the previous day's crepuscular period. Furthermore, sphingid moths are known to prefer flowers with higher nectar volumes and higher sugar concentrations in Capparaceae species, with records for *Capparis spinosa* and *C. ovata* (Dafni et al. 1987). In our study, the hawkmoth *Erinnyis ello* acted as a nocturnal pollinator, a period during which nectar volume increases for both plant species analyzed. In addition to variations in nectar volume in *M. longifolia*, sugar concentration varied throughout anthesis, while *M. hastata* exhibited a gradual increase in sugar concentration during anthesis. In bat-pollinated plants, variations in nectar dynamics promote pollinator sharing and reduce competition (Ávila Jr et al. 2022). Thus, these plants may share the same pollinator guilds at different anthesis stages. In our study, both species of brush-like flowers with extended anthesis can adapt to variations in pollinator guilds by adjusting to the nectar preferences of each group (Nicolson 2007). Despite the constant nectar production in long-anthesis flowers being costly for the plant, there is a balance between less efficient but consistent pollinators and more efficient but inconsistent ones, which ensures the plant's reproduction (Amorim et al. 2013).

Morissonia longifolia has a higher number of stamens compared to *M. hastata*, which are spaced within the floral receptacle, retaining a greater volume of nectar with lower sugar concentration. In turn, *M. longifolia* has closely arranged stamens that retain a higher volume of nectar as it becomes more concentrated. Thus, sugar concentration promoted greater nectar retention in *M. longifolia*, whereas *M. hastata* showed greater nectar retention with intermediate sugar concentration probably because of gravity on nectar weight. Our results corroborate those of Domingos-Melo et al. (2021), as some plants may exhibit floral morphological traits that favour nectar retention, although flowers in nature often retain less concentrated nectar than demonstrated in experimental conditions. In the analyzed Capparaceae species, stamen densification favours nectar retention, since the species with a higher number of stamens shows greater nectar retention in parallel with higher sugar concentration

Mixed Pollination System and Mechanical Fit in Brush-like Flowers

The two brush-like flower species reported in this study attract 11 floral visitor species, sharing nine of them. Unlike the brush-like flower of *Caesalpinia gilliesii* (Fabaceae), which demonstrated specialization towards long-tongued hawkmoths (Moré et al. 2006), the Capparaceae species analyzed in this study proved compatible with the proboscis or tongue sizes of bees, bats, hawkmoths, and hummingbirds. The behavior of these visitors on the flowers is crucial in determining their role as pollinators. The tongue size of the bat *Glossophaga soricina* matched the floral morphology of *M. hastata*, although it also pollinates *M. longifolia*. Foraging efficiency is considered optimal when the proboscis and/or tongue length matches or is shorter than the length of the flower structure, as this adjustment ensures mechanical fit efficiency (Naghiloo et al. 2021). Among bees, only *Eulaema nigrita* corresponded with the height of the male flowers of *M. longifolia*. Bees such as *Trigona spinipes* and *Apis mellifera* had very short proboscises, allowing them to access the resource without touching the stigmas, and the hawkmoth *Agrius cingulata* had a long proboscis relative to the plant's reproductive structures, thus not acting as pollinators. The bee *Xylocopa grisescens*, despite having a proboscis slightly shorter than the plant's reproductive structures, proved to be a frequent pollinator, showing that shorter proboscises can, in some cases, aid in mechanical fit (More et al. 2012). The bill size of hummingbirds *Chlorostilbon aureoventris* and *Amazilia fimbriata* matched the floral morphology of *M. longifolia*, but their behavior on the flowers categorizes them as occasional pollinators. In self-incompatible species with mass flowering, such as *M.*

longifolia, territorial visitors like Trochilinae hummingbirds do not contribute to fruit set even though they pollinate the flowers, as they promote self-pollination (Primo and Machado 2009; Amorim et al. 2013).

Considering that *M. longifolia* receives near of two visits of *X. grisescens* per flower and that about 50% of the hermaphrodite flowers that received a single visit develop fruit, in addition to the fit and behavior of this bee on flowers, we conclude that *X. grisescens* is the main pollinator of *M. longifolia*, while the hawkmoth *Erinnyis ello* is the main pollinator of *M. hastata*. Therefore, metrics of floral fit should be considered alongside the behavior of floral visitors to determine the pollination system. Thus, brush-like morphology alone is insufficient to determine which groups pollinate the flowers, as factors such as additional floral attractants, mechanical fit, and visitor behavior influence whether a visitor's role is pollination or resource theft.

CONCLUSION

Morisonia longifolia and *M. hastata* possess brush-like flowers with specific floral morphological characteristics (size, number, and spacing of stamens), anthesis timing, and resource offering, which render them accessible to various animal groups, including bees, hawkmoths, and bats, which act as pollinators. The presence of dichogamy in both species appears to be a strategy to prevent pollen clogging and maximize reproductive success. The effectiveness of these animals in the two *Morisonia* species is demonstrated by both mechanical fit and visitation behavior. The nectar dynamics reflect an investment in maintaining the frequency of floral visitors throughout the extended anthesis, covering the foraging periods of different pollinator groups. The nectar secretion dynamics are adapted to the preferences of the animals active at different times during the anthesis. Some pollinators showed proboscis sizes incompatible with the floral morphology; nonetheless, an analysis of their behavior suggests they may act as pollinators. This study highlights how the examination of other floral attributes in brush-like flowers in Capparaceae can elucidate the specificities of their pollination systems, including anthesis timing, resource offering, and mechanical fit of visitors on the flowers.

ACKNOWLEDGMENTS

To Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) for Financial Code 00, financial support through a doctoral scholarship to KMC, and PEC/PG/CAPES

Program for the scholarship to LMP. To Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq/PELD-Catimbau Project), that provided logistical support for scientists linked to the Project, and for the Research Productivity Grant to ICM. To FACEPE/PNPD for a postdoctoral scholarship to ADM (BCT-0085-2.03/19) and for the research project APQ-0808-2.03/16 to ICM.

REFERENCES

- Alvares CA, Stape JL, Sentelhas PC et al. (2013) Köppen's climate classification map for Brazil. *Meteorologische Zeitschrift* 22: 711-728.
- Amorim, FW, Galetto L, Sazima M (2013) Beyond the pollination syndrome: nectar ecology and the role of diurnal and nocturnal pollinators in the reproductive success of *Inga sessilis* (Fabaceae). *Plant Biology* 15: 317-327.
- Angiosperm Phylogeny Group, et al. (2016) An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG IV. *Botanical journal of the Linnean Society* 181: 1-20.
- Athiê-Souza SM, Melo JI, Silva LP, Santos L, Santos JS, Oliveira LD, Sales MF. (2018) Phanerogamic flora of the Catimbau national park, Pernambuco, Brazil. *Biota Neotropica* 19: e20180622.
- Ávila Jr RS, Pinheiro M (2021) Flowering segregation and pollinator distinctiveness contribute to coexistence in an extremely generalist plant group. *Plant Ecology & Diversity* 14: 245-253.
- Ávila Jr, R. S., Rocha, D. I., Nunes, C. E., Galetto, L., Dornelas, M. C., & Sazima, M. (2022). Divergent strategies of nectar secretion in two bat-pollinated *Passiflora* species. *Flora*, 293, 152114.
- Barrett SC (2002) Sexual interference of the floral kind. *Heredity* 88:154-9.
- Baum DA. (1995). The comparative pollination and floral biology of baobabs (*Adansonia*-Bombacaceae). *Annals of the Missouri Botanical Garden* 82: 322-348.
- Beardsell, DV, Obrien, SP, Williams, EG, Knox RB, Calder DM. (1993) Reproductive biology of australian Myrtaceae. *Australian Journal of Botany* 41: 511-526.
- Benitez-Vieyra S, Medina AM, Glinó E, Cocucci, AA (2006) Pollinator-mediated selection on floral traits and size of floral display in *Cyclopogon elatus*, a sweat bee-pollinated orchid. *Functional Ecology* 20: 948-957.

Bergamo PJ, Freitas L, Sazima M, Wolowski M (2022) Pollinator-mediated facilitation alleviates pollen limitation in a plant–hummingbird network. *Oecologia* 198: 205-217.

Bergamo PJ, Streher NS, Zambon V, Wolowski M, Sazima M (2021) Pollination generalization and reproductive assurance by selfing in a tropical montane ecosystem. *The Science of Nature* 108: 1-21.

Bernardello G, Galetto L (2005) Nectar Secretion Pattern and Removal Effects in *Argentine Lycium* (Solanaceae). *Monographs in Systematic Botany* 104: 301.

Blanco TV, Galetto L, Machado IC (2013) Nectar regulation in *Euphorbia tithymaloides* L., a hummingbird pollinated Euphorbiaceae. *Plant Biology* 15: 910-918.

Butler HC, Cozien RJ, Johnson SD (2022) For the birds? Contrasting pollination and breeding systems of the paintbrush lilies *Scadoxus puniceus* and *S. membranaceus* (Amaryllidaceae). *Plant Systematics and Evolution* 308: 1-11.

Carneiro JR (2022) Sob as luzes da cidade: Efeito da iluminação artificial na polinização por morcegos em *Crateva tapia* L. (Capparaceae). Dissertação de Mestrado. Universidade Federal de Pernambuco.

Cornejo X, Iltis HH (2008) Two new genera of Capparaceae: *Sarcotoxicum* and *Mesocapparis* stat. nov., and the reinstatement of *Neocalyptrocalyx*. *Harvard Papers in Botany* 13: 103-116.

CPRM (2005) Serviço Geológico do Brasil. Projeto cadastro de fontes de abastecimento por água subterrânea: diagnóstico do município de Arcoverde, Estado de Pernambuco. Recife – PE: CPRM/PRODEEM.

Cruz-Neto O, Machado IC, Galetto L, Lopes AV (2015) The influence of nectar production and floral visitors on the female reproductive success of *Inga* (Fabaceae): a field experiment. *Botanical Journal of the Linnean Society* 177: 230-245.

Dafni A, Eisikowitch D, Ivri Y (1987) Nectar flow and pollinators' efficiency in two co-occurring species of *Capparis* (Capparaceae) in Israel. *Plant Systematics and Evolution* 157: 181-186.

Dai C, Galloway LF (2011) Do dichogamy and herkogamy reduce sexual interference in a self-incompatible species?. *Functional Ecology*, 25: 271-278.

Domingos-Melo A, Albuquerque-Lima S, Diniz UM, Lopes AV, Machado I C (2023) Bat pollination in the Caatinga: A review of studies and peculiarities of the system in the new world's largest and most diverse seasonally dry tropical forest. *Flora* 305: 152332.

Domingos-Melo A, Diniz UM, Chalegre SL, Machado IC (2021) “Sweet Rain” from bat-pollinated flowers: how does sugar concentration modulate nectar retention?. *International Journal of Plant Sciences* 182: 71-77.

Domingos-Melo A, Milet-Pinheiro P, Navarro DM, Lopes AV, Machado IC (2020) It’s raining fragrant nectar in the Caatinga: Evidence of nectar olfactory signaling in bat-pollinated flowers. *Ecology* 101: e02914.

Domingos-Melo, A., de Lima Nadia, T., & Machado, I. C. (2018). At the beginning and at the end: Combined mechanisms of prior and delayed self-pollination interact to make a “winner” species. *Flora* 249: 24-30.

Eisikowitch D, Ivri Y, Dafni A (1986) Reward partitioning in *Capparis* spp. along ecological gradient. *Oecologia* 71: 47-50.

Endress PK (1994) Diversity and evolutionary biology of tropical flowers. Cambridge: Cambridge University Press.

Fabricante JR, Araújo KC, Ferreira JV, Castro RA, Silva AC, Siqueira-Filho, J A (2014) Categorização do risco de extinção de *Dyckia limae* LB Sm. e *Tillandsia catimbauensis* Leme, W. Till & JA Siqueira por meio de critérios de distribuição geográfica. *Biotemas* 27: 203-207.

Fründ J, McCann KS, Williams NM (2016) Sampling bias is a challenge for quantifying specialization and network structure: lessons from a quantitative niche model. *Oikos* 125: 502-513.

Goldblatt P, Manning JC (2006) Radiation of pollination systems in the Iridaceae of sub-Saharan Africa. *Annals of Botany* 97: 317-344.

Gribel R, Hay JD (1993) Pollination ecology of *Caryocar Brasiliense* (Caryocaraceae) in Central Brazil cerrado vegetation. *Journal of Tropical Ecology* 9: 199-211.

Haber, W. A., & Frankie, G. W. (1989). A tropical hawkmoth community: Costa Rican dry forest Sphingidae. *Biotropica* 21: 155-172.

Hall JC (2008) Systematics of Capparaceae and Cleomaceae: an evaluation of the generic delimitations of *Capparis* and *Cleome* using plastid DNA sequence data. *Botany* 86: 682-696.

IBGE (2008) Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística. Censo do Município de Arcoverde – PE. Arcoverde.

Iltis HH, Cornejo X (2005) Studies in Capparaceae XXII. *Capparis sclerophylla*, a novelty from arid coastal Peru and Ecuador. *Novon* 15: 429-437.

Instituto Nacional de Meteorologia-INMET (2023) Normais Climatológicas 1981-2010. Brasília: INMET.

Johnson SD, Bond WJ (1994) Red flowers and butterfly pollination in the fynbos of South Africa. *Plant-animal interactions in Mediterranean-type ecosystems* 31: 137-148.

Johnson SD, Raguso RA (2016) The long-tongued hawkmoth pollinator niche for native and invasive plants in Africa. *Annals of Botany* 117: 25-36.

Johnson SD, Steiner KE (2000) Generalization versus specialization in plant pollination systems. *Trends in Ecology & Evolution* 15: 140-143.

Joly S, Lambert F, Alexandre H, Clavel J, Lévillé-Bourret É, Clark, JL (2018). Greater pollination generalization is not associated with reduced constraints on corolla shape in Antillean plants. *Evolution* 72: 244-260.

Kantsa A, Garcia JE, Raguso RA, Dyer AG, Steen R, Tscheulin T, Petanidou T (2023) Intrafloral patterns of color and scent in *Capparis spinosa* L. and the ghosts of its selection past. *American Journal of Botany* 110: e16098.

Kers LE (2003) *Capparaceae*. In Kubitzki K, Byer C (eds) *Flowering Plants·Dicotyledons*. Springer, Berlin, Heidelberg.

Krömer T, Kessler M, Lohaus G, Schmidt-Lebuhn AN (2008) Nectar sugar composition and concentration in relation to pollination syndromes in Bromeliaceae. *Plant Biology* 10: 502-511.

Machado IC, Lopes AV, Leite AV, Neves CB (2006) *Cleome spinosa* (Capparaceae): polygamodioecy and pollination by bats in urban and Caatinga areas, northeastern Brazil. *Plant Diversity and Evolution* 127: 69-82.

Machado IC, Sazima M (2008) Pollination and breeding system of *Melochia tomentosa* L. (Malvaceae), a keystone floral resource in the Brazilian Caatinga. *Flora* 203: 484-490.

Medan D, Ponessa G (2003) Movement-assisted dichogamy in *Atamisquea emarginata* (Capparaceae). *Plant Systematics and Evolution* 236: 195-205.

Mitchell CE, Agrawal AA, Bever JD, Gilbert GS, Hufbauer RA, Klironomos J. N., Maron JL, Morris WF, Parker IM, Power AG, Seabloom EW, Torchin ME, Vazquez, DP (2006) Biotic interactions and plant invasions. *Ecology letters* 9: 726-740.

Morales CL, Traveset A (2008) Interspecific pollen transfer: magnitude, prevalence and consequences for plant fitness. *Critical Reviews in Plant Sciences* 27: 221-238.

More M, Sersic AN, Cocucci AA (2006) Specialized use of pollen vectors by *Caesalpinia gilliesii*, a legume species with brush-type flowers. *Biological Journal of the Linnean Society* 88: 579-592.

Moreira-Hernández JI, Muchhala N (2019) Importance of pollinator-mediated interspecific pollen transfer for angiosperm evolution. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 50: 191-217.

Muchhala N, Potts MD (2007) Character displacement among bat-pollinated flowers of the genus *Burmeistera*: analysis of mechanism, process and pattern. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 274: 2731-2737.

Nachev V, Stich KP, Winter C, Bond A, Kamil A, Winter Y (2017) Cognition-mediated evolution of low-quality floral nectars. *Science* 355: 75-78.

Nacua AE (2016) Occurrence of Butterflies in a miniurban garden in Universidad de Manila (UDM) including short-distance migration analysis. *Journal of Entomology and Zoology Studies* 4: 86-91.

Naghiloo S, Nikzat-Siahkolaee S, Esmailou Z (2021) Size-matching as an important driver of plant–pollinator interactions. *Plant biology*, 23: 583-591.

Nayak KG, Davidar P (2010) Pollination and breeding systems of woody plant species in tropical dry evergreen forests, southern India. *Flora-Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants* 205: 745-753.

Nicolson SW (1994) Eucalyptus nectar: production, availability, composition and osmotic consequences for the larva of the eucalypt nectar fly, *Drosophila flavohirta*. *South African Journal of Science* 90: 75-79.

Nicolson SW (1995) Direct demonstration of nectar reabsorption in the flowers of *Grevillea robusta* (Proteaceae). *Functional Ecology* 9: 584-588.

Nicolson SW (2002) Pollination by passerine birds: why are the nectars so dilute?. *Comparative Biochemistry and Physiology Part B: Biochemistry and Molecular Biology* 131: 645-652.

Nicolson, SW (2007) Nectar consumers. In Nicolson S, Nepi M, Pacini E. *Nectaries and nectar*. Dordrecht: Springer Netherlands.

Ollerton J, Killick A, Lamborn E, Watts S, Whiston, M (2007) Multiple meanings and modes: on the many ways to be a generalist flower. *Taxon* 56: 717-728.

Petanidou T, van Laere A J, Smets E (1996) Change in floral nectar components from fresh to senescent flowers of *Capparis spinosa* (Capparaceae), a nocturnally flowering Mediterranean shrub. *Plant Syst. Evol* 199: 79-92.

Primo LM, Machado IC (2009) A new case of late-acting self-incompatibility in *Capparis* L. (Brassicaceae): *C. jacobinae* Moric. ex Eichler, an endemic andromonoecious species of the Caatinga, Pernambuco State, Brazil. *Acta Botanica Brasilica* 23: 764-768.

Primo LM (2004) Biologia floral e reprodutiva de *Capparis jacobinae* Moric. ex Eichler e *Capparis hastata* L. (Capparaceae). Dissertação de Mestrado, Universidade Federal de Pernambuco.

Primo, L M, Duarte, J A, Machado I C (2013). Hawkmoth fauna (Sphingidae, Lepidoptera) in a semi-deciduous rainforest remnant: composition, temporal fluctuations, and new records for northeastern Brazil. *Anais da Academia Brasileira de Ciências* 85:1177–1188.

Primo LM, Domingos-Melo A, Galetto L, Machado IC (2022) Nectar secretion patterns are associated to nectar accessibility in a guild of crepuscular-nocturnal flowering plants. *Plant Ecology* 223: 951-964.

Queiroz JA, Quirino ZG, Lopes AV, Machado IC (2016). Vertebrate mixed pollination system in *Encholirium spectabile*: a bromeliad pollinated by bats, opossum and hummingbirds in a tropical dry forest. *Journal of Arid Environments* 125: 21-30.

Rathcke B (1983) Competition and facilitation among plants for pollination. In: Real L (ed) *Pollination biology*. Academia Press, INC., Harcourt Brace Jovanovich, Publishers, North Carolina, pp 305–325

Reaktionen. Beihefte zum Botanischen Centralblatt. 58: 308-318.

Rito KF, Arroyo-Rodríguez V, Queiroz RT, Leal IR, Tabarelli M (2017) Precipitation mediates the effect of human disturbance on the Brazilian Caatinga vegetation. *Journal of Ecology* 105: 828-838.

Santos BYM, Costa KM, Almeida NM, Buril MT, Santos AM, Leite AV (2024) Influence of incompatible pollen grains on the reproductive success of *Ipomoea asarifolia* (Desr.) Roem. & Schult. (Convolvulaceae) in Restinga, RN, Brazil. *Brazilian Journal of Botany* 47: 229-234.

Sazima M, Buzato S, Sazima I (1999) Bat-pollinated flower assemblages and bat visitors at two Atlantic forest sites in Brazil. *Annals of Botany* 83: 705-712.

Sazima M, Sazima, Buzato S (1994) Nectar by day and night: *Siphocampylus sulfureus* (Lobeliaceae) pollinated by hummingbirds and bats. *Plant Systematics and Evolution* 191: 237-246.

Silva AL, Pinheiro MC (2007) Biologia floral e da polinização de quatro espécies de *Eugenia* L. (Myrtaceae). *Acta Botanica Brasilica* 21: 235-247.

Sousa LD (2019). Estudo dos agentes polinizadores na inflorescência do Trapiá (*Crataeva tapia*). Monografia, Universidade Federal Rural de Pernambuco.

Telis VR, Telis-Romero J, Mazzotti HB, Gabas A (2007) Viscosity of aqueous carbohydrate solutions at different temperatures and concentrations. *International Journal of Food Properties* 10: 185-195.

Thompson JD (2001) How do visitation patterns vary among pollinators in relation to floral display and floral design in a generalist pollination system? *Oecologia* 126: 386-394.

Thomson J (2003) When Is It Mutualism? (An American Society of Naturalists Presidential Address). *The American Naturalist* 162: S1-S9.

Vasconcelos TN, Prenner G, Lucas EJ (2019) A systematic overview of the floral diversity in *Myrteae* (Myrtaceae). *Systematic Botany* 44: 570-591.

Waites AR, Ågren J (2006) Stigma receptivity and effects of prior self-pollination on seed set in tristylous *Lythrum salicaria* (Lythraceae). *American Journal of Botany*. 93: 142-7.

Waser NM, Chittka L, Price MV, Williams NM, Ollerton J (1996) Generalization in pollination systems, and why it matters. *Ecology* 77: 1043-1060.

Wilkerson ML, Roche LM, Young TP (2013) Indirect effects of domestic and wild herbivores on butterflies in an African savanna. *Ecology and evolution* 3: 3672-3682.

Winter Y, Von Helversen O (2003) Operational tongue length in phyllostomid nectar-feeding bats. *Journal of mammalogy* 84: 886-896.

Wolff D (2006) Nectar sugar composition and volumes of 47 species of Gentianales from a southern Ecuadorian montane forest. *Annals of Botany* 97: 767-777.

Zambon V, Agostini K, Nepi M, Rossi ML, Martinelli AP, Sazima M (2020) Nectar as manipulator: how nectar traits influence changes in pollinator groups of *Aechmea vanhoutteana*, a bromeliad from the Brazilian Atlantic Forest. *Botanical Journal of the Linnean Society* 192: 803-815.

Zeisler M (1938) Über die Abgrenzung der eigentlichen Narberfläche mit Hilfe von

Zhao ZG, Huang SQ (2013) Differentiation of floral traits associated with pollinator preference in a generalist-pollinated herb, *Trollius ranunculoides* (Ranunculaceae). *International Journal of Plant Sciences* 174: 637-646.

6. MANUSCRITO Nº 3: O PASTOREIO BOVINO DIMINUI A APTIDÃO FEMININA, MAS NÃO A SELEÇÃO DISRUPTIVA MEDIADA POR POLINIZADORES EM FLORES DO TIPO PINCEL COM SISTEMA DE POLINIZAÇÃO GENERALISTA

Karine de Matos Costa ¹, Arthur Domingos de Melo^{2*}, Isabel Cristina Machado³

- 1- Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal, Universidade Federal de Pernambuco, Recife, Pernambuco, 50372-970, Brasil. ORCID ID <https://orcid.org/0000-0002-9212-8903>
- 2- Universidade Federal de Sergipe. ORCID ID <https://orcid.org/0000-0001-6279-5142>
- 3- Departamento de Botânica, Centro de Biociências, Universidade Federal de Pernambuco, Recife, Pernambuco, 50670-901, Brasil. ORCID <https://orcid.org/ID/0000-0001-5015-2393>

* Autor correspondente: arthurdom.melo@gmail.com, fone: +55 81 997586940.

Status: A ser submetido

Revista: Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematic

Qualis: A2

Citescore: 6.5

Fator de impacto: 3.5

Resumo

Os sistemas de polinização generalistas são sugeridos estarem associados a processos de seleção de fenótipos soltos, uma vez que diferentes polinizadores podem exercer pressões antagônicas que se cancelam. Mesmo que tal seleção exista, ela ainda precisará enfrentar outros fatores que também podem impactar o sucesso reprodutivo, como a herbivoria de frutos imaturos. Notavelmente, as flores em pincel representam casos importantes de sistemas generalistas. Nessas flores, o fácil acesso aos recursos florais para uma variedade de animais e o arranjo não orientado das estruturas reprodutivas permitem que múltiplas espécies atuem como potenciais polinizadores. Neste estudo, objetivamos medir a seleção fenotípica no nível de aptidão feminina, abrangendo todo o processo desde o desenvolvimento inicial até a maturação final do fruto, em *Morisonia longifolia* (Capparaceae), uma espécie de flor do tipo escova com sistema de polinização generalista. Durante a coleta de dados aconteceu, sem nossa previsão, um consumo de frutos em desenvolvimento pelas vacas. Aproveitamos esta oportunidade inesperada para investigar os efeitos deste evento na seleção. Considerando apenas o estágio inicial de desenvolvimento dos frutos, a população de *M. longifolia* em estudo apresentou potencial seleção disruptiva para distância operacional do ginóforo, mas não para exposição floral. Apesar de apenas 10% dos frutos permanecerem após o pastejo das vacas, a seleção disruptiva persistiu na população. Estes resultados demonstram como flores em arbustos com sistemas de polinização generalistas podem de fato sofrer seleção fenotípica. Além disso, chamamos a atenção para o impacto da presença do gado na região da Caatinga nos processos microevolutivos.

Palavras-chave Atratividade floral, Fitness reprodutivo, Herbivoria, Seleção Natural

Abstract

Generalist pollination systems are suggested to be associated with loose phenotype selection processes, since different pollinators can exert antagonistic pressures that cancel each other out. Even if such selection exists, it will still need to address other factors that can also impact reproductive success, such as herbivory of immature fruits. Notably, brush flowers represent important cases of generalist systems. In these flowers, the easy access to floral resources for a variety of animals and the non-oriented arrangement of reproductive structures allow multiple species to act as potential pollinators. In this study, we aimed to measure phenotypic selection at the level of female fitness, covering the entire process from initial development to final fruit maturation, in *Morisonia longifolia* (Capparaceae), a brush-type flower species with a generalist pollination system. During data collection, without our prediction, cows consumed developing fruits. We took advantage of this unexpected opportunity to investigate the effects of this event on selection. Considering only the initial stage of fruit development, the *M. longifolia* population under study showed potential disruptive selection for operational distance from the gynophore, but not for floral display. Despite only 10% of the fruits remaining after cow grazing, disruptive selection persisted in the population. These results demonstrate how flowers on shrubs with generalist pollination systems can indeed undergo phenotypic selection. Furthermore, we draw attention to the impact of the presence of cattle in the Caatinga region on microevolutionary processes.

Keywords Floral attractiveness, Herbivory, Natural selection, Reproductive fitness

Introdução

Sistemas de polinização generalistas, caracterizados por interações de plantas com múltiplas espécies polinizadoras de diferentes grupos taxonômicos, têm sido extensivamente relatados e reconhecidos por seu significado ecológico e evolutivo (Waser et al., 1996, Aigner, 2001, Ollerton et al., 2007). Apesar da sua importância, a nossa compreensão da evolução dos sistemas de polinização generalistas é atualmente limitada devido às dificuldades em estudos que explorem as suas causas e mecanismos subjacentes a macro e microevolução (Kay e Sargent, 2009, Knapp, 2010, Armbruster e Baldwin, 1998, Martín -Rodríguez et al., 2010, Van der Niet e Johnson, 2012). Esses sistemas passam por processos de seleção fenotípica mediados por diversas assembleias de animais, exibindo variações morfológicas e de comportamento de visitação (Gómez e Zamora, 2000, Herrera et al., 2006, Gómez et al., 2008). Embora seja

comumente postulado que modificações de características que beneficiam um polinizador podem incorrer em custos para outros, levando assim espécies generalistas a exibir fenótipos intermediários entre especialistas, um conjunto de estruturas conceituais alternativas desafia esta suposição predominante, sugerindo que o aumento da generalização da polinização não implica necessariamente o relaxamento de pressões seletivas (Joly et al., 2018, Aigner, 2001, Ohashi et al., 2021).

Um grupo amplamente reivindicado associado a sistemas de polinização generalistas são as flores do tipo pincel, caracterizadas por estames longos e numerosos e perianto reduzido (Primo, 2004, Moré et al., 2006). Devido à falta de restrições morfológicas no acesso ao néctar e estruturas reprodutivas sem orientação específica, estas plantas são capazes de interagir com múltiplos grupos de polinizadores eficientes (Eisikowitch et al., 1986, Moré et al., 2006, Amorim et al., 2013, Primo et al., 2022). Embora esta morfologia ocorra em grupos recentes pertencentes a famílias como Fabaceae, Myrtaceae e Capparaceae (Beardsell, 1993, Endress, 1994, Primo, 2004, Sazima et al., 1999, Moré et al., 2006, Le Roux e Van Wyk; 2012), estudos também relataram que a seleção atua no comprimento das estruturas reprodutivas, favorecendo o ajuste mecânico com polinizadores específicos e mais eficientes na transferência de pólen (Moré et al., 2006, Soteras et al., 2020). Assim, embora as flores do tipo pincel estejam associadas a sistemas de polinização generalistas, é possível uma seleção fenotípica consistente em seus atributos florais.

No entanto, os polinizadores não são os únicos agentes seletivos que influenciam as características florais. As plantas e os polinizadores fazem parte de uma estrutura ecológica complexa na qual outros fatores, como interações abióticas (por exemplo, disponibilidade de nutrientes para o desenvolvimento de flores e/ou frutos) e bióticas, incluindo a herbivoria, podem interferir na seleção de atributos florais (Gómez, 2003, Strauss e Whittall, 2006, Sletvold, 2019, Costa et al., 2022). A herbivoria abrange o consumo de órgãos vegetais que não são

oferecidos como recursos, como flores, folhas, frutos e sementes imaturos (Wise e Hebert, 2010, Godschalx et al., 2016). Ao estabelecer relações complexas no ambiente, a abundância e a diversidade das plantas podem afetar indiretamente não apenas a presença de polinizadores, mas também de herbívoros e seus predadores (Tadey, 2016, 2022). Os herbívoros podem ser atraídos por características que também atraem polinizadores, levando a uma seleção conflitante e até mesmo à interrupção da seleção (Gómez, 2003, Sletvold e Grindeland, 2008, Theis e Adler, 2012). Por exemplo, ao se alimentarem de frutos imaturos, os herbívoros influenciam diretamente os padrões de seleção natural, pois as plantas perdem menos flores e os frutos produzem mais sementes (Wise e Hebert, 2010). Assim, enquanto a seleção fenotípica mediada por polinizadores pode prever a seleção de atributos florais, a herbivoria representa um fator que pode alterar a direção e a força da seleção nos atributos selecionados pelos polinizadores (Gómez, 2003).

Diante do exposto, conduzimos uma investigação para avaliar se flores do tipo pincel com sistema de polinização generalista poderiam estar sujeitas à seleção fenotípica. Para tanto, escolhemos *Morisonia longifolia* (Mart.) Christenh. & Byng (Capparaceae). Esta espécie exibe flores tipo pincel e interage com uma ampla gama de polinizadores, incluindo abelhas, beija-flores, esfingídeos e morcegos. Inicialmente, nosso objetivo foi compreender o tipo de seleção que poderia ser mediada por um espectro tão diversificado de polinizadores em seus atributos florais. Porém, durante a coleta de dados, fomos surpreendidos ao observar intensa herbivoria por parte do gado, que consumiu os frutos em desenvolvimento, impedindo-os de atingir a maturidade para dispersão. Diante deste cenário, aproveitamos a oportunidade para medir não apenas o potencial de seleção fenotípica nos atributos florais na fase inicial de desenvolvimento dos frutos, mas também para avaliar o efeito da herbivoria nos frutos que atingiram a maturidade. Nossa hipótese é a seguinte: 1) A morfologia floral em *M. longifolia* está sujeita à seleção fenotípica mediada por polinizadores, com base em estudos que demonstram tal seleção

em sistemas de polinização generalistas (Gómez et al., 2008, González et al., 2019, Galeto et al., 2008, 2023, Moré et al., 2006, Soterias et al., 2020) 2) A herbivoria interfere na seleção fenotípica mediada pelos polinizadores, seja interrompendo o processo de seleção ou alterando sua direção.

Material e Métodos

Área de estudo

Esta pesquisa foi realizada no PARNA Catimbau, Pernambuco, Nordeste do Brasil (Freire et al., 2015, Athiê-Souza, 2019). A região é considerada semiárida, composta por zonas de transição entre o "agreste" e o "sertão" (Freire et al., 2015), com vegetação típica da Caatinga influenciada por outros ecossistemas brasileiros como a Mata Atlântica e o Cerrado (Fabricante et al., 2014, Athiê-Souza, 2019). O ecossistema da Caatinga no Brasil abrange a maior área de floresta tropical sazonalmente seca, caracterizada por solos rasos e rochosos e espécies de plantas xerófitas com características como espinhos e perda de folhas durante a estação seca (Ab'sáber, 1974, Prado et al., 2003, Silva et al., 2017).

O Parque abrange 62 mil hectares e o estudo foi realizado na Chapada São José, conhecida localmente como Serrinha (S 8°30'55.8108" W 37°14'3.90519"). Devido à sua localização nas regiões mais altas do Parque (aproximadamente 900 metros de altitude), a vegetação desta área assemelha-se a "campos rupestres", caracterizados por plantas herbáceas e arbustos perenes agrupados em touceiras (Rodal et al., 1998). O pastoreio extensivo de caprinos e bovinos, prática comum na Caatinga, é considerado um dos principais fatores que contribuem para a degradação desse ecossistema (Melo, 2017). A vegetação é utilizada como alimento complementar para o gado, especialmente durante a estação seca (Hempson et al., 2015).

Espécie modelo

Nosso estudo foi conduzido com *Morisonia longifolia* (Mart.) Christenh. & Byng (= *Neocalyptrocalix longifolium* Mart. Cornejo & Iltis). Esta planta apresenta hábito arbustivo (até 2,5 m) e ocorre abundantemente na área de estudo, onde é recorrentemente submetida ao pastoreio do gado, como posteriormente descobrimos. A espécie *Morisonia longifolia* floresce e frutifica durante as estações seca e chuvosa, com floração começando no final de agosto, geralmente com pico em novembro-dezembro e frutificação iniciando final de dezembro e terminando no final de fevereiro do ano seguinte. Esta espécie apresenta inflorescências com flores androdioicas. A antese inicia-se por volta das 16h, com secreção de néctar a partir da fase de botão, e as flores murcham no dia seguinte, por volta das 9h. Em termos de morfologia, as flores apresentam periantos reduzidos, com estames longos e numerosos e ovário sustentado por um ginóforo. Seu sistema reprodutivo é auto incompatível, caracterizado pela ocorrência de autoincompatibilidade de ação tardia. Os frutos são sincarpas e polispérmicos, caracterizados por camada externa dura e interior carnudo, contendo numerosas sementes (Primo, 2004, Primo e Machado, 2009, Soares Neto e Jardim, 2015).

Nós selecionamos esta espécie porque ela depende da polinização para a produção de frutos e possui um sistema de polinização generalista, caracterizado por sua morfologia floral em forma de pincel, e uma gama diversificada de polinizadores, incluindo abelhas, beija-flores, esfingídeos e morcegos (Primo, 2004). Além disso, as cicatrizes deixadas pelas flores na inflorescência nos permitiram acessar a produção total de flores. Para este estudo foram utilizados 90 indivíduos marcados com etiquetas numeradas, considerando como indivíduos distintos plantas que estivessem distantes pelo menos cinco metros entre si. A amostragem das características fenotípicas florais foi realizada no final de setembro de 2020, enquanto a aptidão reprodutiva feminina foi medida acompanhando o desenvolvimento dos frutos até janeiro de

2021, correspondendo aos respectivos picos de floração e frutificação durante aquela época reprodutiva.

Caracterização do fenótipo floral e sucesso reprodutivo feminino

Para cada um dos indivíduos amostrados, caracterizamos o fenótipo floral em termos de morfologia e atratividade. Quanto à morfologia, avaliamos os valores médios de cada indivíduo em relação ao comprimento das estruturas reprodutivas (isto é, estame e pistilos, considerando também o comprimento do ginóforo para estes últimos) e a largura total da flor (Fig. 1 A). Para isso, utilizamos um paquímetro e realizamos medições em duas ou três flores hermafroditas de cada planta. Quanto à atratividade, consideramos a exposição e exibição floral. A exposição floral, definida como a acessibilidade das flores, foi medida como a altura central entre as flores mais altas e mais baixas.

Avaliamos o sucesso reprodutivo do componente feminino em cada indivíduo em dois momentos diferentes. A primeira avaliação ocorreu em outubro de 2020, um mês após a amostragem dos fenótipos florais. Esse intervalo permitiu contabilizar o número de frutos saudáveis em pleno desenvolvimento, pois a espécie apresenta autoincompatibilidade de ação tardia, resultando no aborto homogêneo de ovários autopolinizados entre sete e dez dias após a antese (Primo e Machado, 2009).

Posteriormente, entre novembro e dezembro, encontramos pastoreio sistemático de vacas, que consumiram a maior parte dos frutos em desenvolvimento. Confirmamos que o consumo dos frutos imaturos foi principalmente por parte do gado devido às marcas de mordidas características deixadas na base das inflorescências (Fig. 2). Posteriormente, percebemos que esse período coincidiu com o pico da estação seca na área de Caatinga estudada, e parece ser comum que o gado utilize vários recursos vegetais, incluindo frutos imaturos de *M. longifolia*, para sobreviver nessas condições áridas. Diante desse cenário, em

janeiro de 2021, realizamos uma segunda amostragem do número de frutos por planta que completaram seu desenvolvimento. Além disso, medimos o número médio de sementes por fruto. Também avaliamos o número total de flores produzidas ao longo de todo o período de floração através da contagem das cicatrizes presentes na inflorescência, que são geradas pela emissão das flores.

Análise da Seleção Fenotípica

Descrevemos o fenótipo floral em termos de média, desvio padrão e coeficiente de variação. Além disso, examinamos as relações entre esses atributos calculando os coeficientes de correlação de Pearson. Para avaliar como o fenótipo floral de *M. longifolia* pode estar sujeito à seleção fenotípica mediada por polinizadores em nível populacional, empregamos a abordagem proposta por Lande e Arnold (1983). Esta abordagem testa as relações entre diferentes características e seus efeitos em diferentes níveis de aptidão, permitindo inferências sobre o tipo, força e direção da seleção fenotípica (Wood e Brodie, 2016). Para tanto, utilizamos características fenotípicas como variáveis explicativas que foram padronizadas para ter média zero e variância unitária. As variáveis resposta, frutos imaturos frutificados antes do pastejo da vaca e frutos maduros frutificados após o pastejo da vaca (ambas divididas pelo número total de flores produzidas por planta), e o número médio de sementes por fruto maduro foram padronizados dividindo-os pela aptidão média da população. A oportunidade de seleção (I) foi avaliada como a variância da aptidão padronizada. Calculamos diferenciais de seleção lineares (s_i) e quadrático (c_i), que quantificam a seleção direta e indireta atuando sobre uma determinada característica. Além disso, estimamos gradientes de seleção (β_i , γ_{ii}) para avaliar a força e a direção da seleção direcional e estabilizadora em uma característica, bem como em características correlacionadas (γ_{ij}), ao mesmo tempo em que contabilizamos os efeitos independentes de outras características medidas. A significância estatística das análises de

regressão foi determinada usando modelos lineares quase generalizados com distribuições de erro de Poisson e uma função de ligação logarítmica implementada em R.

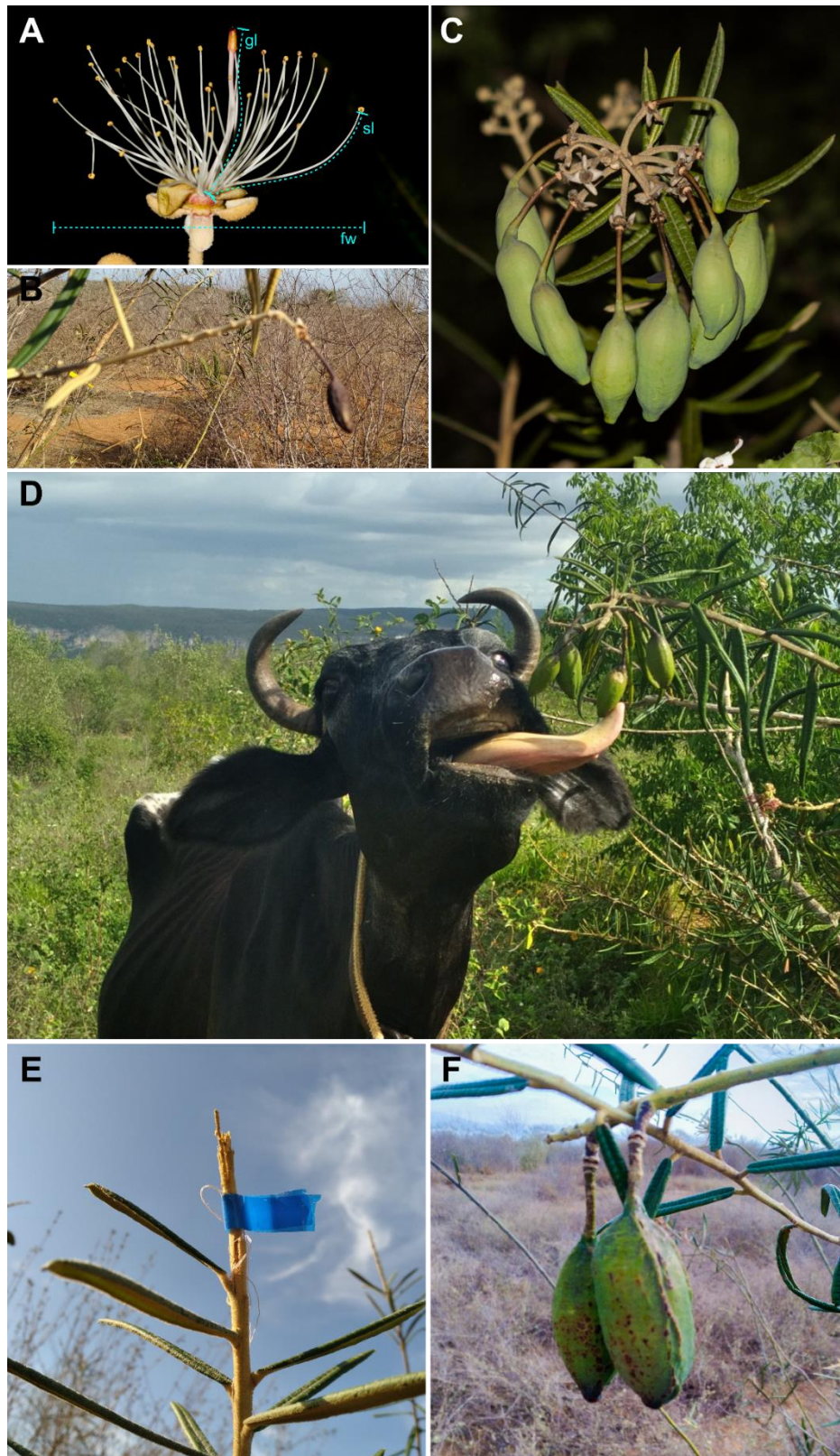


Figura 1. Morfometria floral e desenvolvimento de frutos de *Morisonia longifolia* (Capparaceae) na floresta seca da Caatinga no PARNA Catimbau, Nordeste do Brasil. (A) Flor em vista lateral mostrando a extensão das estruturas reprodutivas (sl – comprimento do estame; gl – comprimento do ginóforo; fw – largura floral). (B) Frutos derivados de autopolinização abortados aproximadamente 10 dias após a antese. (C) frutos imaturos resultantes da polinização cruzada durante seu pleno desenvolvimento. (D) Vaca consumindo frutos imaturos. (E) Inflorescências sem frutos, com claros sinais de pastoreio de vacas. (F) Frutos que sobreviveram ao pastoreio bovino e completaram seu desenvolvimento.

Resultados

Caracterização do fenótipo floral e sucesso reprodutivo feminino

Com base nas medidas fenotípicas, selecionamos dois atributos específicos para posterior análise da seleção fenotípica: comprimento do ginóforo e exposição floral. O comprimento do ginóforo impacta diretamente a aptidão feminina, pois representa a parte da flor que precisa se adaptar ao corpo do polinizador para a captura adequada do pólen. Além disso, serve como uma medida representativa da morfologia floral geral, uma vez que se correlaciona com outras características morfométricas florais (Tabela 1). Já a exposição floral foi escolhida porque não reflete apenas a acessibilidade das flores, mas também se relaciona com a própria quantidade de flores, uma vez que plantas maiores tendem a produzir flores mais altas e abundantes, como observado em campo. Além disso, tais características não estão relacionadas ao comprimento do ginóforo (Tabela 1).

Tabela 1 – Fenótipo floral de *Morisonia longifolia* (Capparaceae) investigado em uma floresta seca de Caatinga no PARNA Catimbau, Nordeste do Brasil: morfologia floral, exposição floral e suas relações.

	Significância ±sd (cm)	cv	Correlação de Pearson		
			GL	SL	FW
Comprimento do ginóforo (GL)	2.29±0.32	13.94			
Comprimento do estame (SL)	2.70±0.29	10.66	0.65***		
Largura da flor (FW)	4.12±0.62	15.00	0.42***	0.63***	
Exposição floral (FE)	152.76±39.55	25.89	0.12	0.27**	0.23*

No início da estação de frutificação registramos 433 frutos que iniciaram seu desenvolvimento abundante, distribuídos em 61 indivíduos dos 90 amostrados na população.

Enquanto os indivíduos com maiores valores de aptidão foram capazes de produzir entre 20 e 30 frutos (apenas três indivíduos na população), metade da população produziu menos de dez frutos por indivíduo. Em termos relativos, considerando o número total de frutos produzidos em relação ao número de flores emitidas, verificamos que a espécie tem um sucesso de polinização muito baixo em condições naturais, com uma frutificação inicial de apenas $1,73 \pm 3,01\%$. Devido ao pastoreio do gado, das centenas de frutos que iniciaram seu desenvolvimento, apenas 44 atingiram a maturidade, representando cerca de $10,16\%$ da frutificação anterior. Estes foram distribuídos entre apenas 13 indivíduos, o que representa $21,31\%$ dos indivíduos que anteriormente carregavam frutos. Nesta nova amostragem, um único indivíduo conseguiu manter 16 frutos, enquanto os demais tiveram menos de cinco. Consequentemente, o sucesso reprodutivo, que já era baixo, diminuiu ainda mais para $0,11 \pm 0,62\%$. Considerando apenas os frutos restantes, a produção de sementes foi de 9 ± 6 unidades por fruto, sendo a menor e a maior produção de 2 e 22, respectivamente.

Análises de seleção fenotípica

Detectamos grande oportunidade de seleção já no início do desenvolvimento dos frutos ($I=3,04$; $se=0,23$). Ao considerar apenas os frutos que sobreviveram ao pastoreio do gado e atingiram pleno desenvolvimento, essa oportunidade aumentou cerca de dez vezes ($I=29,12$; $se=2,17$), embora esse aumento não tenha sido tão pronunciado quando se considerou a fixação de sementes ($I=8,51$; $se= 0,63$).

Apesar da notável diferença no sucesso reprodutivo entre os frutos que iniciaram seu desenvolvimento e aqueles que sobreviveram ao pastejo, observamos padrões de seleção semelhantes em ambos os casos (Tab. 2). Considerando os frutos em desenvolvimento inicial, foi detectada seleção diferencial, revelando uma seleção disruptiva não linear ($C_{ii}=0,349$; $se=0,110$; $p=0,002$) atuando no comprimento do ginóforo. Além disso, esse mesmo padrão

persistiu em relação aos gradientes de seleção ($Y_{ii}=0,69$; $se=0,27$; $p=0,012$). Por outro lado, nos frutos que sobreviveram ao pastejo e completaram a maturação, foi detectada seleção diferencial significativa para seleção direcional negativa ($S_i=-0,89$; $se=0,42$; $p=0,035$) e seleção disruptiva não linear ($C_{ii}=0,62$; $se=0,24$; $p=0,012$), ambos atuando no comprimento do ginóforo. Destes, apenas a seleção disruptiva permaneceu quando analisados os gradientes de seleção ($Y_{ii}=0,743$; $se=0,258$; $p=0,005$). Nenhuma seleção atuando no conjunto de sementes pôde ser detectada.

Tabela 2 - Seleção fenotípica univariada e multivariada em características florais de *Morisonia longifolia* (Capparaceae) investigadas em floresta seca de Caatinga no PARNA Catimbau, Nordeste do Brasil. As características florais examinadas foram exposição floral (z1) e comprimento do ginóforo (z2). A aptidão foi avaliada utilizando o componente feminino, considerando os frutos que iniciaram o desenvolvimento (ω_1), os frutos que sobreviveram ao pastoreio do gado e atingiram o pleno desenvolvimento (ω_2) e seu respectivo conjunto de sementes (ω_3). (Diferenciais de seleção: Linear - S_i para seleção direcional, Não linear - C_{ii} para seleção estabilizadora/disruptiva; Gradientes de seleção: Linear - β_i para seleção direcional, Não linear - γ_{ii} para seleção estabilizadora/disruptiva e γ_{ij} para seleção correlacional; SE - Erros padrão com intervalos de confiança de 95%).

		S_i	SE	p	C_{ii}	SE	P	β_i	SE	p	γ_{ii} or γ_{ij}	SE	p
ω_1	z1	0.15	0.19	0.443	-0.28	0.21	0.185	0.16	0.20	0.422	-0.06	0.27	0.837
	z2	0.24	0.18	0.204	0.35	0.11	0.002	0.15	0.15	0.303	0.69	0.27	0.012
	z1×z2										-0.24	0.16	0.134
ω_2	z1	0.59	0.56	0.294	-0.39	0.74	0.598	0.21	0.22	0.340	-0.47	0.40	0.244
	z2	-0.89	0.42	0.035	0.62	0.24	0.012	0.17	0.14	0.229	0.74	0.26	0.005
	z1×z2										-0.09	0.18	0.626
ω_3	z1	0.52	0.31	0.103	-0.25	0.35	0.483	0.87	0.52	0.098	-0.88	0.90	0.329
	z2	-0.05	0.31	0.862	0.10	0.25	0.699	-0.16	0.32	0.614	0.24	0.50	0.633
	z1×z2										0.13	0.41	0.748

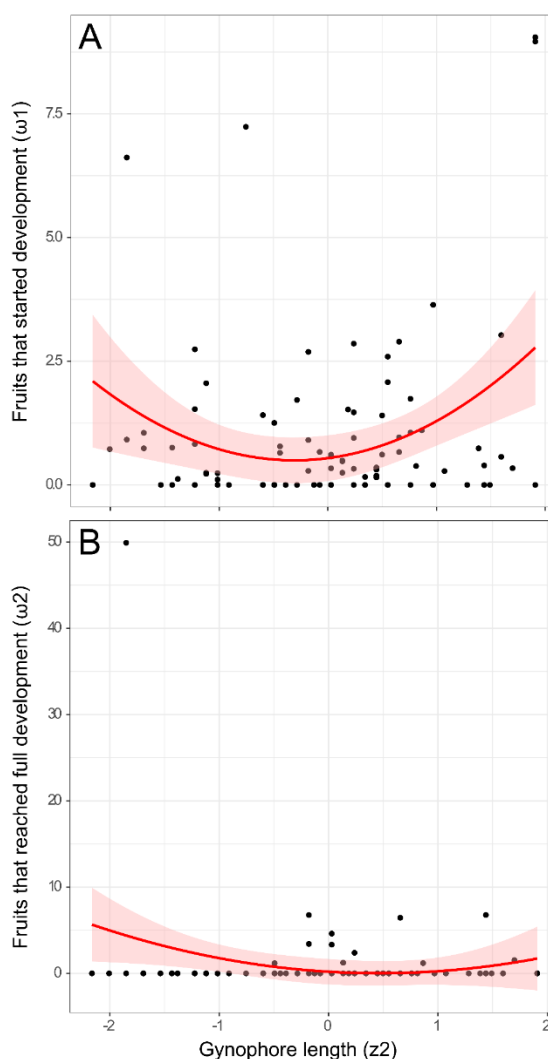


Figura 2 – Gradientes significativos de seleção fenotípica no comprimento do ginóforo de *Morisonia longifolia* (Capparaceae) em uma floresta seca de Caatinga no PARNA Catimbau, Nordeste do Brasil. Os dados completos estão na Tabela 2. Foram selecionados comprimentos extremamente curtos e longos (seleção disruptiva) tanto nos frutos (A) que iniciaram seu desenvolvimento quanto naqueles que (B) sobreviveram ao pastejo.

Discussão

Nesta investigação, exploramos a seleção fenotípica e o impacto da herbivoria em *Morisonia longifolia*, uma espécie de planta com flores tipo pincel que interage com diversos polinizadores. Nossas descobertas revelaram uma interação complexa de fatores ecológicos. Apesar do sistema de polinização generalista da espécie e da sua interação com uma série de polinizadores, o sucesso reprodutivo foi surpreendentemente baixo devido às condições naturais, com uma frutificação inicial de apenas 1,73%, exacerbada pelo pastoreio do gado para

um sucesso reprodutivo final de 0,11%. Curiosamente, observamos seleção fenotípica significativa, particularmente seleção disruptiva no comprimento do ginóforo, tanto durante o desenvolvimento inicial do fruto quanto nos estágios de maturação. Estas descobertas sugerem que comprimentos extremos de ginóforos (mais curtos e mais longos) podem ser favorecidos pela presença de polinizadores com ajustes morfológicos e comportamentos contrastantes (isto é, abelhas e esfingídeos) (Costa et al, in prep.). Notavelmente, nosso estudo contribui para a compreensão de como os herbívoros moldam o sucesso reprodutivo das plantas, demonstrando que se a herbivoria ocorrer aleatoriamente na população, os processos de seleção natural mediados pelos polinizadores podem ser mantidos.

Em sistemas de polinização generalistas é esperado que os diferentes polinizadores exerçam pressões distintas que no fim se anulem (Fenster et al., 2004). Porém, em nosso estudo encontramos a ocorrência de seleção disruptiva sobre o comprimento do ginóforo que representa a distância operacional necessária para o ajuste mecânico aos polinizadores. A seleção disruptiva indica a influência do ajuste mecânico e do comportamento de forrageamento dos polinizadores no processo de seleção dos atributos florais (Rymer et al., 2010, Zao e Huang, 2013). Assim, diferentes pressões exercidas por vários grupos animais proporcionam a diversidade floral através da seleção fenotípica (Ohashi et al., 2021). Experimentos comprovam que a seleção de atributos florais em uma mesma espécie se modifica em resposta a variações na assembleia de polinizadores locais (Zao e Huang, 2013, Izquierdo et al., 2023). A seleção de atributos florais em *M. longifolia* foi influenciada pela morfologia de diferentes grupos de polinizadores, resultando na seleção de flores com ginóforo de maior e menor tamanho. Isso evidencia a correspondência da morfologia dos polinizadores locais e a seleção de atributos florais em sistemas de polinização generalista. A seleção disruptiva encontrada em *M. longifolia* consiste na seleção do mesmo atributo floral de forma distinta em populações de uma mesma espécie. Outros estudos mencionam esse mesmo tipo de seleção para outras espécies

com sistema de polinização misto (polinizada por dois grupos animais), nos quais são selecionados os atributos: tamanho e forma da flor, número de atributos, emissão de odor e oferta de néctar (Zao e Huang, 2013, Chapurlat et al., 2018, Izquierdo et al., 2023).

A seleção disruptiva tanto em sistemas de polinização especialistas quanto em generalistas é relacionada a aptidão reprodutiva feminina com evidência de polinização seletiva, onde os animais escolhem as flores com base em suas preferências (Rymer et al., 2010, Runquist et al., 2011, Chen e Panell, 2022). A seleção disruptiva correspondente à altura de atributos e a exposição floral pode ser associada a preferência do polinizador ou a autofecundação facilitada em plantas com flores androdioicas (Chen e Panell, 2022). A autofecundação facilitada é desvantajosa em plantas autoincompatíveis, como *M. longifolia*. Os polinizadores de espécies que investem em polinização maciça, visitam manchas com muitas flores e tendem a visitar mais flores de um mesmo indivíduo, promovendo a autopolinização ou geitonogamia (Mitchell et al., 2004). Esse fato pode justificar a produção maciça de flores e menor proporção de frutos em espécies auto incompatíveis que investem em display floral como *M. longifolia*. Mesmo em espécies auto compatíveis, nas quais a seleção disruptiva favorece a aptidão masculina, a autopolinização resulta em mutações deletérias que podem prejudicar a população a longo prazo (Runquist et al., 2011).

Morisonia longifolia possui antese crepuscular mantendo as flores abertas até a manhã seguinte e dessa forma, recebe abelhas e esfingídeos como polinizadores (Costa et al., in prep.). Ao invés de filtrar os polinizadores algumas espécies apresentam como estratégia o trade-off de oportunidade que consiste na adaptação floral para atender a determinados grupos de polinizadores em diferentes períodos da antese (Ohashi et al., 2021). Essa estratégia é comum em espécies de antese crepuscular e noturna, favorecendo polinizadores noturnos quando estes são pouco frequentes, porém, mais eficientes que os polinizadores diurnos (Miyake e Yahara,

1999). As abelhas são menos eficientes quando comparadas as mariposas noturnas porque tendem a desperdiçar pólen durante a colheita ou no hábito de limpeza (Miyake e Yahara, 1998). Mesmo que os grupo de polinizadores com diferentes períodos de forrageamento (por exemplo, noturno vs diurno) variem em eficiência, ambos contribuem para a seleção dos atributos florais (Sletvold et al., 2012).

As flores podem permanecer abertas durante um período da manhã ofertando o néctar e o pólen restante, como uma forma compensatória de receber visitantes diurnos caso os noturnos tenham sido escassos (Prieto-Benítez et al., 2016). É importante ressaltar que polinizadores diurnos podem variar em frequência e comportamento como resposta à temperatura e à radiação, e isso se torna crítico em ambientes com períodos secos como a Caatinga (Herrera, 1987, Herrera, 1990). Uma mesma população de sistema de polinização misto e antese longa, pode apresentar flores com variações em um mesmo atributo floral, favorecendo a atratividade e o ajuste mecânico aos dois grupos de polinizadores que visitam em períodos distintos da antese (Izquierdo, 2011). Este cenário é associado a seleção disruptiva de atributos florais como garantia reprodutiva, estratégia que é importante, principalmente em sistemas auto incompatíveis como *M. longifolia*. Em espécies com polinizadores noturnos associados a sistemas especialistas, os polinizadores diurnos tendem a selecionar diferentes variações do mesmo par de atributos que os polinizadores noturnos, resultando na ocorrência de seleção disruptiva (Chapurlat et al., 2015). Cenários de seleção disruptiva evidencia a ocorrência de um mosaico geográfico de seleção mediada por polinizadores, principalmente em espécies com sistemas de polinização generalista (Chapurlat et al., 2015, Ohashi et al., 2021).

De maneira geral, as flores em pincel não apresentam uma morfologia que restringe o acesso ao néctar e diversos estudos relatam vários grupos de polinizadores como eficientes (Eisikowitch et al., 1986, Moré et al., 2006, Amorim et al., 2013). Apesar das flores

apresentarem morfologia em pincel, *M. longifolia* mostrou maior variação nos atributos: largura da flor, exposição floral, altura dos estames e altura do ginóforo. De fato, foi registrado que o pólen de *Caesalpinia gilliesii*, cujas flores são do tipo pincel, é transportado nas asas de uma mariposa de língua longa, que é o principal polinizador da espécie, o que demonstra a existência de um ajuste direcionado ao principal polinizador em flores com esse tipo de morfologia (Moré et al., 2006). Para flores em pincel, os estudos de Moré et al., (2006) e Soterias et al., (2019) apontam seleção direcional para comprimento dos filetes e do estilete associados a mariposas de língua longa. Os resultados divergem do nosso estudo com *M. longifolia*, no qual encontramos seleção disruptiva relacionada do comprimento do ginóforo, que abrange a morfologia de guildas de polinizadores diurnos e noturnos que visitam a espécie.

Além dos polinizadores, as interações com antagonistas também são agentes que podem atuar modificando a seleção ou exercendo pressão seletiva para determinados atributos da planta como a altura, por exemplo (Caruso et al., 2003, Torang et al., 2008, Stevold e Agren, 2010). A pastagem extensiva é um dos fatores que vem alterando a paisagem da Caatinga ao longo dos anos, sendo a Caatinga um dos ecossistemas mais ameaçados do Brasil (Schulz et al., 2019). A espécie *M. longifolia* está localizada em um ambiente de Caatinga, floresce e frutifica no período de seca, correspondendo ao período de alta temperatura e limitação de água. Nesse período o gado pode ser direcionado aos locais de presença de *M. longifolia*, onde eles se alimentam dos frutos imaturos e de partes da própria planta. Os herbívoros que são consumidores de frutos com desenvolvimento concluído, atuam como importantes dispersores de sementes de plantas com frutos carnosos, por isso, acredita-se que haja uma relação coevolutiva entre essas plantas e os respectivos herbívoros dispersores de sementes (Janzen, 1981, Rogers et al., 2021). Mas, quando se alimentam de frutos imaturos, os herbívoros influenciam diretamente os padrões de seleção natural, considerando que as plantas que perdem menos flores e frutos, produzem mais sementes (Wise e Hebert, 2010).

A herbivoria pode influenciar na seleção dos atributos florais como agente direto ou modificando a força de seleção para determinados atributos sem selecionar diretamente a característica (Sletvold, 2019). A pastagem extensiva por herbívoros prejudica a diversidade de plantas e quando o gado realiza pastoreio seletivo, há espécies que se beneficiem para proliferar na ausência de outras espécies que foram consumidas (Sebata, 2013, Schulz et al., 2019). Este cenário é um problema crítico para plantas auto incompatíveis, porém, há estudos que comprovam a redução no fitness reprodutivo também em plantas auto compatíveis submetidas a herbivoria (Orozco-Ibarrola et al., 2015, Penet et al., 2009). Os herbívoros manifestam preferência por determinados grupos de plantas ou por partes vegetais e por isso, a concentração de impacto relacionada às preferências desses animais pode alterar a composição e diversidade das plantas (Zobel et al., 2019, Menezes et al., 2020, Jamelli et al., 2021).

Conclusão

Foi possível analisar a ocorrência de seleção fenotípica em uma espécie com flores em pincel, geralmente associadas a polinização generalista. A seleção fenotípica mediada por polinizadores está relacionada ao comprimento dos polinizadores efetivos, havendo assim o favorecimento de flores com atributos de maior e menor tamanho, ocasionando assim, seleção disruptiva para o comprimento do ginóforo. O consumo pelos herbívoros não alterou a ocorrência da seleção disruptiva, mostrando que este ocorre de forma aleatória e por isso, não teve força suficiente para alterar os padrões de seleção atuantes na população analisada. Portanto, nosso estudo demonstra que a seleção mediada por polinizadores pode ocorrer em sistemas de polinização generalistas e que os padrões de seleção estabelecidos se mantêm, quando os herbívoros atuam de forma aleatória na população.

Agradecimentos

À Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) pelo apoio financeiro através de bolsa de doutorado a primeira autora e Financial Code 001. Ao guia de campo local Marcelo Lima Beserra pelo transporte durante a realização deste estudo. Ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico, através do Projeto PELD-Catimbau, que proporcionou apoio logístico para cientistas vinculados ao Projeto e pela Bolsa de Produtividade em Pesquisa a ICM. A FACEPE pelo apoio financeiro através da bolsa de pós-doutorado ao coautor Arthur Domingos de Melo.

Referências

- Ab'Saber, A. N., 1974. O domínio morfoclimático semi-árido das caatingas brasileiras. São Paulo: Universidade de São Paulo, Instituto de Geografia.
- Aigner, P. A., 2001. Optimality modeling and fitness trade-offs: when should plants become pollinator specialists?. *Oikos* 95 (1), 177-184. <https://doi.org/10.1034/j.1600-0706.2001.950121.x>
- Amorim, F.W., Galetto L., Sazima M. 2013. Beyond the pollination syndrome: nectar ecology and the role of diurnal and nocturnal pollinators in the reproductive success of *Inga sessilis* (Fabaceae). *Plant Biology* 15(2), 317-327. <https://doi.org/10.1111/j.1438-8677.2012.00643.x>
- Armbruster, W. S., Baldwin, B. G. 1998. Switch from specialized to generalized pollination. *Nature*, 394 (6694), 632-632. <https://doi.org/10.1038/29210>
- Athiê-Souza S. M., Melo J. I., Silva, L. P., Santos, L. L., Santos, J. S., Oliveira, L. D., Sales, M. F. 2018. Phanerogamic flora of the Catimbau National Park, Pernambuco, Brazil. *Biota Neotropica* 19 (1), e20180622. <https://doi.org/10.1590/1676-0611-BN-2018-0622>
- Beardsell, D.V., Obrien, S. P., Williams, E. G., Knox, R. B., Calder, D. M. 1993. Reproductive biology of australian Myrtaceae. *Australian Journal of Botany* 41 (5), 511-526. <https://doi.org/10.1071/BT9930511>
- Runquist, R. D., Geber, M. A., Pickett-Leonard, M., Moeller, D. A. 2017. Mating system evolution under strong pollen limitation: evidence of disruptive selection through male and female fitness in *Clarkia xantiana*. *The American Naturalist* 189(5): 549-563. <https://doi.org/10.1086/691192>

Caruso, C. M., Peterson, S. B., Ridley, C. E. 2003. Natural selection on floral traits of *Lobelia* (Lobeliaceae): spatial and temporal variation. *American Journal of Botany* 90(9), 1333-1340. <https://doi.org/10.3732/ajb.90.9.1333>

Chapurlat, E., Ågren, J., Sletvold, N. 2015. Spatial variation in pollinator-mediated selection on phenology, floral display and spur length in the orchid *Gymnadenia conopsea*. *New Phytologist* 208 (4), 1264-1275. <https://doi.org/10.1111/nph.13555>

Chapurlat, E., Anderson, J., Ågren, J., Friberg, M., Sletvold, N. 2018. Diel pattern of floral scent emission matches the relative importance of diurnal and nocturnal pollinators in populations of *Gymnadenia conopsea*. *Annals of Botany* 121 (4), 711-721. <https://doi.org/10.1093/aob/mcx203>

Chen, K. H., Pannell, J. R. 2022. Disruptive selection via pollinators and seed predators on the height of flowers on a wind-dispersed alpine herb. *American Journal of Botany* 109 (11), 1717-1729. <https://doi.org/10.1002/ajb2.16073>

Costa, K. M., Santos, B.Y., Almeida, N. M., Santos, A. M., Buril, M.T., Leite, A. V. 2022. The effects of florivory on floral attractiveness and fruit production in *Daustinia montana* (Convolvulaceae). *Flora*, 294 (1), 152122. <https://doi.org/10.1016/j.flora.2022.152122>

Eisikowitch, D., Ivri, Y., Dafni, A. 1986. Reward partitioning in *Capparis* spp. along ecological gradient. *Oecologia* 71(1): 47-50. <https://doi.org/10.1007/BF00377319>

Endress, P. K. 1996. Diversity and evolutionary biology of tropical flowers. Cambridge University Press.

Fabricante, J. R., Araújo, K. C., Ferreira, J. V., Castro, R. A., Silva, A. C., Siqueira-Filho, J. A. 2014. Categorização do risco de extinção de *Dyckia limae* LB Sm. e *Tillandsia catimbauensis* Leme, W. Till & JA Siqueira por meio de critérios de distribuição geográfica. *Biotemas* 27 (2), 203-207. <https://doi.org/10.5007/2175-7925.2014v27n2p203>

Fenster, C. B., Armbruster, W. S., Wilson, P., Dudash, M. R., Thomson, J. D. 2004. Pollination syndromes and floral specialization. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 35 (1), 375-403. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.34.011802.132347>

Freire, N. C., Moura, D. C., Silva, J. B., Pacheco, A. P. 2020. Mapeamento e análise espectro-temporal das unidades de conservação de proteção integral da administração federal no bioma caatinga. *Brazilian Journal of Development* 6 (5), 24773-24781. <https://doi.org/10.34117/bjdv6n5-073>

Galetto, L., Morales, M. S., Mazzei, M. P., Torres, C. 2023. Are floral traits and their phenotypic variability related to plants with generalized or specialized pollination systems? A community perspective. *Flora* 298 (1), 152204. <https://doi.org/10.1016/j.flora.2022.152204>

Godschalx, A. L., Stady, L., Watzig, B., Ballhorn, D. J. 2016. Is protection against florivory consistent with the optimal defense hypothesis?. *BMC plant biology* 16 (1), 1-9. <https://doi.org/10.1186/s12870-016-0719-2>

Gómez, J. M. 2003. Herbivory reduces the strength of pollinator-mediated selection in the Mediterranean herb *Erysimum mediohispanicum*: consequences for plant specialization. *The American Naturalist* 162 (2), 242-256. <https://doi.org/10.1086/376574>

Gómez, J. M., Zamora, R. 2006. Ecological factors that promote the evolution of generalization in pollination systems. In Waser NM, Ollerton J (eds) Plant–pollinator interactions: from specialization to generalization, The university Chicago Press, 145-166.

Gomez, J. M., Bosch, J., Perfectti, F., Fernández, J. D., Abdelaziz, M., Camacho, J. P. 2008. Spatial variation in selection on corolla shape in a generalist plant is promoted by the preference patterns of its local pollinators. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 275 (1648), 2241-2249. <https://doi.org/10.1098/rspb.2008.0512>

González, A. V., González-Brown, C., Salinas, P., Murúa, M. 2019. Is there spatial variation in phenotypic selection on floral traits in a generalist plant–pollinator system?. *Evolutionary Ecology* 33 (1), 687-700. <https://doi.org/10.1007/s10682-019-10002-7>

Hempson, G. P., Illius, A. W., Hendricks, H. H., Bond, W. J., Vetter, S. 2015. Herbivore population regulation and resource heterogeneity in a stochastic environment. *Ecology* 96 (8): 2170-2180. <https://doi.org/10.1890/14-1501.1>

Herrera, C. M. 1987. Components of pollinator ‘quality’: comparative analysis of a diverse insect assemblage. *Oikos* 50 (1), 79-90. <https://doi.org/10.2307/3565403>

Herrera, C. M. 1990. Daily patterns of pollinator activity, differential pollinating effectiveness, and floral resource availability, in a summer-flowering Mediterranean shrub. *Oikos* 58 (3), 277. <https://doi.org/10.2307/3545218>

Herrera, C. M., Castellanos, M. C., Medrano, M. 2006. Geographical context of floral evolution: towards an improved research programme in floral diversification. In Harder LD, Barret SC (eds) *Ecology and evolution of flowers*, Oxford university press, 278-294.

Izquierdo, J. V., Costas, S. M., Castillo, S., Baranzelli, M. C., Sazatornil, F., Benitez-Vieyra, S, 2023. Local adaptation to hummingbirds and bees in *Salvia stachydifolia*: insights into pollinator shifts in a Southern Andean sage. *Annals of Botany* 132(6), 1119-1130. <https://doi.org/10.1093/aob/mcad111>

Jamelli, D., Bernard, E., Melo, F. P. 2021. Habitat use and feeding behavior of domestic free-ranging goats in a seasonal tropical dry forest. *Journal of Arid Environments* 190 (1), 104532. <https://doi.org/10.1016/j.jaridenv.2021.104532>

Janzen, D. H. 1981. Patterns of herbivory in a tropical deciduous forest. *Biotropica* 13(4), 271-282. <https://doi.org/10.2307/2387805>

Joly, S., Lambert, F., Alexandre, H., Clavel, J., Léveillé-Bourret, É., Clark, J. L. 2018. Greater pollination generalization is not associated with reduced constraints on corolla shape in *Antillean plants*. *Evolution* 72 (2), 244-260. <https://doi.org/10.1111/evo.13410>

Kay, K. M., Sargent, R. D. 2009. The role of animal pollination in plant speciation: integrating ecology, geography, and genetics. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 40 (1), 637-656. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.110308.120310>

Knapp, S. 2010. On ‘various contrivances’: pollination, phylogeny and flower form in the Solanaceae. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 365 (1539), 449-460. <https://doi.org/10.1098/rstb.2009.0236>

Lande, R., Arnold, S. J. 1983. The measurement of selection on correlated characters. *Evolution* 37 (6), 1210-1226. <https://doi.org/10.2307/2408842>

Le Roux, M. M., Van Wyk, B. E. 2012. The systematic value of flower structure in *Crotalaria* and related genera of the tribe Crotalarieae (Fabaceae). *Flora-Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants* 207 (6), 414-426. <https://doi.org/10.1016/j.flora.2012.02.005>

Martén-Rodríguez, S., Fenster, C. B., Agnarsson, I., Skog, L. E., Zimmer, E. A. 2010. Evolutionary breakdown of pollination specialization in a Caribbean plant radiation. *New Phytologist*, 188 (2), 403-417. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2010.03330.x>

Melo, F. P. 2017. The socio-ecology of the Caatinga: understanding how natural resource use shapes an ecosystem. In Silva, J. M. C., Leal, I. R., Tabarelli, M. *Caatinga* Springer, Cham, 369-382.

Menezes, T., Carmo, R., Wirth, R., Leal, I. R., Tabarelli, M., Laurênio, A., Melo, F. P. 2021. Introduced goats reduce diversity and biomass of herbs in Caatinga dry forest. *Land Degradation & Development* 32 (1), 79-90. <https://doi.org/10.1002/ldr.3693>

Miyake, T., Yahara, T. 1998. Why does the flower of *Lonicera japonica* open at dusk?. *Canadian Journal of Botany* 76 (10), 1806–1811. <https://doi.org/10.1139/b98-119>

Miyake, T., Yahara, T. 1999. Theoretical evolution of pollen transfer and diurnal evaluation by nocturnal: when should a flower open?. *Oikos* 86 (2), 233–240. <https://doi.org/10.2307/3546441>

More, M., Sersic, A. N., Cocucci, A. 2006. Specialized use of pollen vectors by *Caesalpinia gilliesii*, a legume species with brush-type flowers. *Biological Journal of the Linnean Society* 88 (4), 579-592. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.2006.00644.x>

Ohashi, K., Jürgens, A., Thomson, J. D. 2021. Trade-off mitigation: a conceptual framework for understanding floral adaptation in multispecies interactions. *Biological Reviews* 96 (5), 2258-2280. <https://doi.org/10.1111/brv.12754>

Ollerton, J., Killick, A., Lamborn, E., Watts, S., Whiston, M. 2007. Multiple meanings and modes: on the many ways to be a generalist flower. *Taxon* 56 (3), 717-728. <https://doi.org/10.2307/25065855>

Orozco-Ibarrola, O. A., Flores-Hernández, P. S., Victoriano-Romero, E., Corona-López, A. M., Flores-Palacios, A. 2015. Are breeding system and florivory associated with the abundance of *Tillandsia* species (Bromeliaceae)?. *Botanical Journal of the Linnean Society* 177 (1), 50-65. <https://doi.org/10.1111/boj.12225>

Penet, L., Collin, C. L., Ashman, T. L. 2009. Florivory increases selfing: an experimental study in the wild strawberry, *Fragaria virginiana*. *Plant Biology* 11 (1), 38-45. <https://doi.org/10.1111/j.1438-8677.2008.00141.x>

Prado, D. E. 2003. As caatingas da América do Sul. In Leal I, Tabarelli M, Silva JM. *Ecologia e conservação da Caatinga*, Editora Universitária da UFRPE 3-74.

Prieto-Benítez, S., Dötterl, S., Giménez-Benavides, L. 2016. Diel variation in flower scent reveals poor consistency of diurnal and nocturnal pollination syndromes in Sileneae. *Journal of Chemical Ecology* 41 (1), 1095–1104. <https://doi.org/10.1007/s10886-015-0645-z>

Primo, L. M. 2004. Biologia floral e reprodutiva de *Capparis jacobinae* Moric. ex Eichler e *Capparis hastata* L. (Capparaceae) (Masters dissertation), Universidade Federal de Pernambuco.

Primo, L. M., Domingos-Melo, A., Galetto, L., Machado, I. C. 2022. Nectar secretion patterns are associated to nectar accessibility in a guild of crepuscular-nocturnal flowering plants. *Plant Ecology* 223 (8), 951-964. <https://doi.org/10.1007/s11258-022-01250-9>

Primo, L. M., Machado, I. C. 2009. A new case of late-acting self-incompatibility in *Capparis* L. (Brassicaceae): *C. jacobinae* Moric. Ex Eichler, an endemic andromonoecious species of the Caatinga, Pernambuco State, Brazil. *Acta Botanica Brasilica* 23 (3), 764-768. <https://doi.org/10.1590/S0102-33062009000300016>

Rodal, M. J., Andrade, K. V., Sales, M. F., Gomes, A. P. 1998. Fitossociologia do componente lenhoso de um refúgio vegetacional no município de Buíque, Pernambuco. *Revista Brasileira de Biologia* 58 (3), 517-526. <https://doi.org/10.1590/S0034-71081998000300017>

Rogers, H. S., Donoso, I., Traveset, A., Fricke, E. C. 2021. Cascading impacts of seed disperser loss on plant communities and ecosystems. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 52 (1), 641-666. <https://doi.org/10.1146/annurev-ecolsys-012221-111742>

Rymer, P. D., Johnson, S. D., Savolainen, V. 2010. Pollinator behaviour and plant speciation: can assortative mating and disruptive selection maintain distinct floral morphs in sympatry?. *New Phytologist* 188 (2), 426-436. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2010.03438.x>

Sazima, M., Buzato, S., Sazima, I. 1999. Bat-pollinated flower assemblages and bat visitors at two Atlantic forest sites in Brazil. *Annals of Botany* 83 (6), 705-712. <https://doi.org/10.1006/anbo.1999.0876>

Schulz, K., Guschal, M., Kowarik, I., Almeida-Cortez, J., Sampaio, E., Cierjacks, A. 2019. Grazing reduces plant species diversity of Caatinga dry forests in northeastern Brazil. *Applied vegetation science*, 22 (2), 348-359. <https://doi.org/10.1111/avsc.12434>

Sebata, A. 2013. Woody plant–herbivore interactions in semi-arid savanna ecosystems. In Barros B, Fernandes ME (eds.) *Herbivory*. Intech Open, 348–16.

Silva, J. M., Barbosa, L. C., Leal, I. R., Tabarelli, M. 2017. The Caatinga: understanding the challenges. In Silva JM, Leal I, Tabarelli M. *Caatinga*. Springer Cham, 3-19.

Sletvold, N. 2019. The context dependence of pollinator-mediated selection in natural populations. *International Journal of Plant Sciences* 180(9), 934-943. <https://doi.org/10.1086/705584>

Sletvold, N., Grindeland, J. M. 2008. Floral herbivory increases with inflorescence size and local plant density in *Digitalis purpurea*. *acta oecologica* 34 (1), 21-25. <https://doi.org/10.1016/j.actao.2008.03.002>

Sletvold, N., Ågren, J. 2010. Pollinator-mediated selection on floral display and spur length in the orchid *Gymnadenia conopsea*. *International Journal of Plant Sciences*, 171 (9), 999-1009. <https://doi.org/10.1086/656597>

Sletvold, N., Trunschke, J., Wimmergren, C., Ågren, J. 2012. Separating selection by diurnal and nocturnal pollinators on floral display and spur length in *Gymnadenia conopsea*. *Ecology* 93 (8), 1880-1891. <https://doi.org/10.1890/11-2044.1>

Soares Neto, J. 2015. Capparaceae no Rio Grande do Norte, Brasil. *Rodriguésia* 66 (3), 847-857. <https://doi.org/10.1590/2175-7860201566312>

Soteras, F., Pisano, M. Aç, Bariles, J. B., Moré, M., Cocucci, A. 2020. Phenotypic selection mosaic for flower length influenced by geographically varying hawkmoth pollinator proboscis length and abiotic environment. *New Phytologist* 225 (2), 985-998. <https://doi.org/10.1111/nph.16192>

Strauss, S.Y., Whittall, J. B. 2006. Non-pollinator agents of selection on floral traits. *Ecology and evolution of Flowers*. In Harder, LD, Barret SC (eds) *Ecology and Evolution of Flowers*, Oxford university press, 120-138.

Tadey, M. 2016. Variation in insect assemblage and functional groups along a grazing gradient in an arid environment. *Entomology, Ornithology & Herpetology: Current Research* 5 (179), 1000179. <http://dx.doi.org/10.4172/2161-0983.1000179>

Tadey, M. 2023. Cascading effects of livestock grazing on insect functional groups associated to flowers in arid lands. *Agricultural and Forest Entomology* 25 (3), 1–16. <https://doi.org/10.1111/afe.12557>

Theis, N., Adler, L. S. 2012. Advertising to the enemy: enhanced floral fragrance increases beetle attraction and reduces plant reproduction. *Ecology* 93 (2), 430-435. <https://doi.org/10.1890/11-0825.1>

Toräng, P., Ehrlén J, Ågren, J. 2008. Mutualists and antagonists mediate frequency-dependent selection on floral display. *Ecology* 89 (6), 1564-1572. <https://doi.org/10.1890/07-1283.1>

Van der Niet, T., Johnson, S. D. 2012. Phylogenetic evidence for pollinator-driven diversification of angiosperms. *Trends in ecology & evolution* 27 (6), 353-361. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2012.02.002>

Waser, N. M., Chittka, L., Price, M. V., Williams, N. M., Ollerton, J. 1996. Generalization in pollination systems, and why it matters. *Ecology* 77 (4), 1043-1060. <https://doi.org/10.2307/2265575>

Wise, M. J., Hébert, J. B. 2010. Herbivores affect natural selection for floral-sex ratio in a field population of horsenettle, *Solanum carolinense*. *Ecology* 91 (4), 937-943. <https://doi.org/10.1890/09-1373.1C>

Wood, C. W., Brodie, E. D. 2016. Evolutionary response when selection and genetic variation covary across environments. *Ecology Letters* 19 (10), 1189-1200. <https://doi.org/10.1111/ele.12662>

Zhao, Z. G., Huang, S. Q. 2013. Differentiation of floral traits associated with pollinator preference in a generalist-pollinated herb, *Trollius ranunculoides* (Ranunculaceae). International Journal of Plant Sciences, 174 (4), 637-646. <https://doi.org/10.1086/669910>

Zobel, G., Neave, H. W., Webster, J. 2019. Understanding natural behavior to improve dairy goat (*Capra hircus*) management systems. Translational animal science 3 (1), 212-224. <https://doi.org/10.1093/tas/txy145>

7. CONSIDERAÇÕES FINAIS

Por causa da morfologia com exposição completa das estruturas florais e a falta de ajuste claro com os polinizadores, as flores em pincel são geralmente associadas a sistemas de polinização generalistas. Entretanto, apesar da morfologia em pincel ser predominante na família Capparaceae, a variação de outros atributos florais como cor, comprimento dos filetes e do ginóforo, proporciona uma variedade de sistemas de polinização na família. Houve um maior número de espécies polinizadas por uma única guilda de polinizador, o que pode evidenciar a ocorrência de especialização funcional na família. Também foi observada uma maior diversidade de guildas de visitantes florais e de polinizadores em regiões tropicais, esse mesmo padrão se repetiu em número de espécies. As flores em pincel de *Morisonia longifolia* e *M. hastata*, exibiram padrão de cor atraente para esfingídeos, porém também receberam outras guildas de visitantes florais e polinizadores. Nessas flores, os visitantes florais com tamanho de probóscide ou língua diferente do ideal considerando a morfologia floral, atuaram como polinizadores por causa do comportamento sob as flores. Houve a ocorrência de seleção disruptiva em *M. longifolia* favorecendo flores com atributos de maior e menor tamanho, relacionadas as diferentes guildas de polinizadores que visitam a espécie ao longo da antese. Essa seleção se manteve depois da ocorrência de herbivoria ocasionada pelo consumo de frutos imaturos, mostrando que a pastagem realizada de forma aleatória pode reduzir a aptidão feminina, mas, não altera os padrões de seleção. Dada a extensa distribuição de Capparaceae e o número de espécies que compõe a família, a realização de estudos de campo de biologia floral e polinização são necessários para uma melhor compreensão dos sistemas de polinização considerando que ainda existem gêneros com pouca ou nenhuma informação sobre as flores.

8. APÊNDICE 1: DOCUMENTOS SELECIONADOS PARA COMPOR O ESTUDO SOBRE ATRIBUTOS FLORAIS, VISITANTES E POLINIZADORES DE CAPPARACEAE

ESPÉCIE SEGUNDO WFO	REFERÊNCIA
CLADO CAPPARIS	
<i>Capparis acutifolia</i> Sweet	(Jacobs, 1965; Chung, 2004; Fici, 2016)
<i>Capparis annamensis</i> (Baker F.) M.Jacobs	(Jacobs, 1965)
<i>Capparis artensis</i> Montrouz.	(Fici, 2017)
<i>Capparis bachii</i> Sy, R.K.Choudhary & Joongku Lee	(Thuong et al., 2018)
<i>Capparis batianoffii</i> Guymer	(Guymer, 2008)
<i>Capparis brevispina</i> Dc.	(Naiak; Davidar, 2010)
<i>Capparis cartilaginea</i> Decne.	(Woodell, 1979)
<i>Capparis decidua</i> (Forssk.) Edgew.	(Salewski et al., 2006; Sajjad; Saeed 2010; Singh; Singh, 2011; Aziz-Ur-Rehman)
<i>Capparis diffusa</i> Ridl.	(Jacobs, 1960; Jacobs, 1965)
<i>Capparis micracantha</i> Dc.	(Nacua, 2016; Moungrimuangdee et al., 2017)
<i>Capparis rotundifolia</i> Rottler	(Selwyn; Parthasarathy, 2007)
<i>Capparis shevaroyensis</i> Sundararagh.	(Soosairaj et al., 2014)
<i>Capparis spinosa</i> L.	(Petanidou et al. 1995; Albaba, 2015; Kantsa, 2023)
<i>Capparis zeylanica</i> L.	(Nayak; Davidar, 2010)
CLADO CAPPAROIDES DO NOVO MUNDO	
<i>Morisonia americana</i> L.	(De la hoz; Zapata, 2017; Barrios; Ramirez, 2020)

<i>Morisonia angustifolia</i> (Kunth) Christenh. & Byng	(Iltis; Cornejo, 2010)
<i>Morisonia atamisquea</i> (Kuntze) Christenh. & Byng	(Vogel, 1968; Simpson, 1977; Aizen; Feinsinger, 1994; De La luz et al., 1996; Michelette; Camargo, 2000; Michelette et al., 2000; Medan e Ponessa, 2003; Vázquez et al., 2009; Chacoff et al. 2011; Vossler, 2019 (Cornejo; Iltis, 2008a)
<i>Morisonia bahiana</i> (Cornejo & Iltis) Christenh. & Byng	(Iltis; Cornejo, 2005a)
<i>Morisonia bonifaziana</i> (Cornejo & Iltis) Christenh. & Byng	(Iltis; Cornejo, 2010)
<i>Morisonia calcephila</i> (Standl. & Steyerh.) Christenh. & Byng	(Cornejo; Iltis, 2005b; Conejo; Iltis, 2008b)
<i>Morisonia coimbrana</i> (Cornejo & Iltis) Christenh. & Byng	(Iltis; Cornejo, 2007)
<i>Morisonia crotonoides</i> (Kunth) Christenh. & Byng	(Tomlinson, 1974; Brooks, 1993; Boning, 2010)
<i>Morisonia cynophallophora</i> (L.) Christenh. & Byng	(Iltis; Cornejo, 2010)
<i>Morisonia dressleri</i> (Cornejo & Iltis) Christenh. & Byng	(Percival et al. 1974; Silberbauer-Gottsberger; Gottsberger, 1975; Zapata; Arroio, 1978; Lee et al., 2005; Lima-verde, et al., 2014; Primo et al., 2022)
<i>Morisonia flexuosa</i> L.	(Cornejo & Iltis. 2008b; León-Camargo, 2013)
<i>Morisonia frondosa</i> (Jacq.) Christenh. & Byng	(Percival et al. 1974)
<i>Morisonia ferruginea</i> (L.) Christenh. & Byng	(Primo, 2004; Machado; Lopes, 2004; Machado et al., 2005; Fortunado, 2018; Barrios; Ramirez, 2020; Pereira, 2022)
<i>Morisonia hastata</i> (Jacq.) Christenh. & Byng	(Iltis; Cornejo, 2010)
<i>Morisonia lindeniana</i> (Cornejo & Iltis) Christenh. & Byng	(Primo, 2004; Machado et al., 2006; Primo; Machado. 2009; Iltis; Cornejo, 2010; Santos et al., 2010; Barros et al., 2013; Teixeira, 2013; Gibbs, 2014; Diniz et al., 2019; Primo et al., 2022; Domingos-Melo et al., 2023)
<i>Morisonia longifolia</i> (Mart.) Christenh. & Byng	(Iltis; Cornejo, 2010)
<i>Morisonia lundellii</i> (Standl.) Christenh. & Byng	(Endress, 2010)
<i>Morisonia macrantha</i> (Standl.) Christenh. & Byng	(Iltis; Cornejo, 2010)
<i>Morisonia mirifica</i> (Standl.) Christenh. & Byng	

<i>Morisonia nemorosa</i> (Jacq.) Christenh. & Byng	(De la Hoz; Zapata, 2017)
<i>Morisonia odoratissima</i> (Jacq.) Christenh. & Byng	(Barrios; Ramírez. 2020)
<i>Morisonia pittieri</i> (Standl.) Christenh. & Byng	(Frankie et al., 1974; Bawa et al., 1985)
<i>Morisonia pachaca</i> (Kunth) Christenh. & Byng	(Flórez-Gómez et al. 2020)
<i>Morisonia pulcherrima</i> (Jacq.) Christenh. & Byng	(Ruiz-Zapata, 2006)
<i>Morisonia quintanarooensis</i> (Iltis & Cornejo) Christenh. & Byng	(Iltis; Cornejo, 2010)
<i>Morisonia retusa</i> (Griseb.) Christenh. & Byng	(Biani et al., 2006; Thuong et al 2018; Sigrist et al., 2021)
<i>Morisonia scabrida</i> (Kunth) Christenh. & Byng	(Cornejo; Iltis, 2008a)
<i>Morisonia sclerophylla</i> (Iltis & Cornejo) Christenh. & Byng	(Iltis; Cornejo, 2005)
<i>Morisonia speciosa</i> (Griseb.) Christenh. & Byng	(Cornejo et al., 2008c; Basílio et al., 2013; Vossler, 2019)
<i>Morisonia tafallana</i> (Cornejo, Iltis & Cerón) Christenh. & Byng	(Cornejo et al., 2014)
<i>Morisonia Tweedieana</i> (Eichler) Christenh. & Byng	(Iltis; Cornejo, 2007)
<i>Morisonia valerabella</i> (Iltis, T.Ruíz & G.S.Bunting) Christenh. & Byng	(Cornejo; Iltis, 2008a)
<i>Morisonia verrucosa</i> (Jacq.) Christenh. & Byng	(Zapata; Arroyo, 1978; Jaimes; Ramírez, 1999; Thuong et al 2018)
<i>Morisonia yco</i> (Mart.) Christenh. & Byng	(Pigozzo & Viana, 2010)
<i>Morisonia yunckeri</i> (Standl.) Christenh. & Byng	(Iltis; Cornejo, 2007)

CLADO CAPPAROIDES AFRICANAS

<i>Boscia albitrunca</i> (Burch.) Gilg & Gilg-Ben.	(Chisadza et al., 2013)
<i>Boscia coriacea</i> Graells	(Fici, 1995; Maroyi, 2019a)
<i>Boscia fadeniorum</i> Fici	(Fici, 1995)

<i>Boscia foetida</i> Schinz	(Maroyi, 2019a)
<i>Boscia integrifolia</i> J.St.-Hil.	(Schmidt al., 2013)
<i>Boscia keniensis</i> Beentje	(Beentje, 1989)
<i>Boscia mossambicensis</i> Klotzsch	(Maroyi, 2019a)
<i>Boscia salicifolia</i> Oliv.	(Maroyi, 2019b)
<i>Boscia senegalensis</i> Lam.	(Kamel et al., 2009; Schimdt et al., 2013)
<i>Cadaba aphylla</i> (Thunb.) Wild	(Kirk e Gilbert, 2009)
<i>Cadaba barbigera</i> Gilg	(Fici, 1993)
<i>Cadaba farinosa</i> Forssk.	(Telrandhe; Uplanchiwar, 2013; Wilkerson et al., 2013)
<i>Cadaba fruticosa</i> (L.) Druce	(Ramana.2010)
<i>Cadaba linearifolia</i> (J.Graham) M.R.Almeida	(Abbas et al., 2010)
<i>Cadaba rotundifolia</i> Forssk.	(Gikungu, 2014)
<i>Maerua angolensis</i> Dc.	(Louthan et al., 2019)
<i>Maerua apetala</i> (Roth) M.Jacobs	(Kumar; Aluri, 2021; Raju et al., 2022)
<i>Maerua crassifolia</i> Forssk.	(Salewski et al., 2006)
<i>Maerua decumbens</i> (Brongn.) Dewolf	(Martins;Johnson, 2013)
<i>Maerua filiformis</i> Drake	(Racey et al., 2010)
<i>Maerua schinzii</i> Pax	(Gess; Gess, 2006)
<i>Maerua subcordata</i> (Gilg) Dewolf	(Wigrup, 2005; Strauch; Eby, 2012)
CLADO BUCHHOLZIA	
<i>Buchholzia coriacea</i> Engl.	(Risseuw, 1964; Ogheneuvwe et al., 2015)

<i>Buchholzia tholloniana</i> Hua	(Risseeuwi, 1964; Delphine et al., 2011)
CLADO CRATEVA	
<i>Crateva adansonii</i> Dc.	(Mangla; Tandon, 2011)
<i>Crateva greveana</i> Baill.	(Sussman; Raven 1978)
<i>Crateva kirkii</i> (Oliv.) Christenh. & Byng	(Johnson; Raguso, 2016)
<i>Crateva magna</i> (Lour.) Dc.	(Raju; Rao, 2006; Moungrimuangdee et al., 2017)
<i>Crateva religiosa</i> G. Forst.	(Sharma et al., 2006)
<i>Crateva tapia</i> L.	(Heithaus, 1975; Diniz et al., 2019; Sousa, 2019; Albuquerque-Lima, 2022; Carneiro, 2022)
INSERTAE SEDIS	
<i>Beautempisia avicenniifolia</i> (Kunth) Gaudich.	(Cornejo; Iltis, 2009)
<i>Neocalyptrocalyx nectareus</i> (Vell.) Hutch.	(Primo et al., 2022)

1. Abbas, H., Qaiser, Muhammad & Alam, J. (2010). Conservation status of *Cadaba heterotricha* Stocks (Capparaceae): an endangered species in Pakistan. *Pakistan Journal of Botany*, 42, 35-46.
2. Aizen, M. A., & Feinsinger, P. (1994). Forest fragmentation, pollination, and plant reproduction in a Chaco dry forest, Argentina. *Ecology*, 75, 330-351.
3. Albaba, I. (2015) A list of important honeybee nectariferous and polleniferous plant species in the West Bank Governorates, Palestine. *Journal of Agricultural Science and Technology* A, 5, 114-121.
4. Albuquerque-Lima, S., Diniz, U. M. & Machado, I. C. (2022). A nectar oasis for urban Glossophaginae bats: Temporal resource dynamics of the chiropterophilous *Crescentia cujete* (Bignoniaceae). *Urban Forestry & Urban Greening*, 67, 127412.
5. Aziz-Ur-Rehman, A. S. & Waseem Akram, A. A. (2020). Abundance of Autumn Bees and their Natural Enemies in Sub-Tropical Bahawalpur, Pakistan. *Journal of Environmental and Agricultural Sciences*, 22, 1-6.

6. Barrios, Y., & Ramírez, N. (2020). Biología floral y solapamiento fenológico de las angiospermas de un bosque inundable, cuenca del lago de Maracaibo, Venezuela. *Acta botánica mexicana*, 127, el704.
7. Barros, E. C. D. O., Webber, A. C. & Machado, I. C. (2013). Limitação de polinizadores e mecanismo de autoincompatibilidade de ação tardia como causas da baixa formação de frutos em duas espécies simpátricas de *Inga* (Fabaceae-Mimosoideae) na Amazônia Central. *Rodriguésia*, 64, 37-47.
8. Basilio, A. M., Spagarino, C., Landi, L. & Achával, B. (2013). Miel de *Scaptotrigona jujuyensis* en dos localidades de Formosa, Argentina. In: En Vit P.; Roubik, D.W. (eds). Stingless bees process honey and pollen in cerumen pots. Mérida: Facultad de Farmacia y Bioanálisis, Universidad de Los Andes, 1-8.
9. Bawa, K. S., Perry, D. R. & Beach, J. H. (1985). Reproductive biology of tropical lowland rain forest trees. I. Sexual systems and incompatibility mechanisms. *American journal of botany*, 72, 331-345.
10. Beentje, H. J. (1989). Two New Species of *Boscia* and *Maerua* (Caboaraceae) from Kenya. *Kew bulletin*, 44, 743-745.
11. Biani, N. B., Vesprini, J. L. & Prado, D. E. (2006). Conocimiento sobre el gran Chaco Argentino en el siglo XX. *Ecología y Manejo de los bosques de Argentina*, 1-19.
12. Boning, C. R. (2010). Florida's best herbs and spices: native and exotic plants grown for scent and flavor. 1º ed, Pineapple Press Inc.
13. Brooks, R. W. (1993). The Melittologist's Newsletter. Acesso (<https://naturalhistory.si.edu/sites/default/files/media/file/melissa6-jan1993.pdf>)
14. Carneiro, J. R. (2022) Sob as luzes da cidade: efeito da iluminação artificial na polinização por morcegos em *Crateva Tapia* L. (Capparaceae). Dissertação de Mestrado. Universidade Federal de Pernambuco.
15. Chacoff, N. P., Vázquez, D. P., Lomáscolo, S. B., Stevani, E. L., Dorado, J., & Padrón, B. (2012). Evaluating sampling completeness in a desert plant–pollinator network. *Journal of Animal Ecology*, 81, 190-200.
16. Chisadza, B., J. Tumbare, M., Nhapi, I. & R. Nyabeze, W. (2013). Useful traditional knowledge indicators for drought forecasting in the Mzingwane Catchment area of Zimbabwe. *Disaster Prevention and Management*, 22, 312-325.
17. Chung, S. W., Lu, S. Y., Weng, J. C., Hsieh, G. P. & Yang, S. Z. (2004). A new record of *Capparis* (Capparaceae) from Taiwan: *Capparis sabiaefolia*. *Taiwania*, 49, 225-231.
18. Cornejo, X. & Iltis, H. H. (2005). Studies in the Capparaceae XXIII: *Capparis coimbrana*, a new species from Bolivia. *Brittonia*, 57, 155-161.
19. Cornejo, X. & Iltis, H. H. (2005). Studies in the Capparaceae XXVI. *Capparis bonifaziana*, a new species and western Ecuadorian sister to the mostly Amazonian *C. macrophylla*. *Novon*, 15, 393-404.
20. Cornejo, X. & Iltis, H. H. (2008a). A revision of *Colicodendron* (Capparaceae). *Journal of the Botanical Research Institute of Texas*, 2, 75-93.
21. Cornejo, X. & Iltis, H. H. (2008b). The reinstatement of *Capparidastrum* (Capparaceae). *Harvard Papers in Botany*, 13, 229-236.
22. Cornejo, X. & Iltis, H. H. (2009). The reinstatement of *Beautempsia* (Capparaceae) and a key to the genera of Neotropical Capparaceae with variously stellate or peltate indumenta. *Journal of the Botanical Research Institute of Texas*, 2, 683-689.

23. Cornejo, X., Iltis, H. H. & Cerón, C. E. (2014). *Capparidastrum tafallanum* (Capparaceae), a new species from the Northwestern Andean Slopes of Ecuador. *Harvard Papers in Botany*, 19, 189-191.
24. Cornejo, X., Iltis, H. H. & Tomb, A. S. (2008c). *Anisocapparis* y *Monilicarpa*: dos nuevos géneros de Capparaceae de América del Sur. *Journal of the Botanical Research Institute of Texas*, 2, 61-74.
25. De La Hoz, A. C. & Ruiz Zapata, T. (2017). Capparaceae Juss. del departamento del Atlántico, Colombia Capparaceae Juss. from Atlántico deparment, Colombia. *Ciencia en Desarrollo*, 8, 51-69.
26. De La Luz, J. L. L., Benet, R. C. & Estrada, M. C. (1996). Fenología floral de una comunidad árido-tropical de Baja California Sur, México. *Acta Botánica Mexicana*, (35), 45-64.
27. Diniz, U. M., Domingos-Melo, A. & Machado, I. C. (2019). Flowers up! The effect of floral height along the shoot axis on the fitness of bat-pollinated species. *Annals of Botany*, 124, 809-818.
28. Domingos-Melo, A., Albuquerque-Lima, S., Diniz, U. M., Lopes, A. V. & Machado, I. C. (2023). Bat pollination in the Caatinga: A review of studies and peculiarities of the system in the new world's largest and most diverse seasonally dry tropical forest. *Flora*, 305, 152332.
29. Dongock, N. D., Tchoumboue, J., Youmbi, E., Zapfack, L., Mapongmentsem, P. M. & Tchuenguem, F. F. N. (2011). Predominant melliferous plants of the western Sudano Guinean zone of Cameroon. *African Journal of Environmental Science and Technology*, 5, 443-447.
30. Endress, P. K. (2010). Flower structure and trends of evolution in eudicots and their major subclades1. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 97, 541-583.
31. Fici, S. (1993). Taxonomic and chorological notes on the genera *Boscia* Lam., *Cadaba* Forssk. and *Capparis* L.(Capparaceae) in Somalia. *Webbia*, 47, 149-162.
32. Fici, S. (1995). A new species of *Boscia* (Capparaceae) from Kenya. *Kew Bulletin*, 50, 409-411.
33. Fici, S. (2016). Studies on the genus *Capparis* L.(Capparaceae) in Lao PDR. *Webbia*, 71, 169-175.
34. Fici, S. (2017). A taxonomic revision of the genus *Capparis* (Capparaceae) in New Caledonia. *New Zealand Journal of Botany*, 55, 407-423.
35. Flórez-Gómez, N. A., Maldonado-Cepeda, J. D., & Ospina-Torres, R. (2020). Bee-plant interaction networks in a seasonal dry tropical forest of the Colombian Caribbean. *Neotropical Entomology*, 49, 533-544.
36. Fortunato, M. E. M. (2018). Fenologia e diversidade funcional reprodutiva de uma comunidade em gradiente de precipitação e perturbação. Tese de doutorado, Universidade Federal de Pernambuco.
37. Frankie, G. W., Baker, H. G. & Opler, P. A. (1974). Comparative phenological studies of trees in tropical wet and dry forests in the lowlands of Costa Rica. *The Journal of Ecology*, 62, 881-919.
38. Gess, S. K. & Gess, F. W. (2006). Survey of flower visiting by aculeate wasps and bees in the semi-arid to arid areas of southern Africa. *Annals of the Eastern Cape Museums*, 5, 1-51.
39. Gibbs, P. E. (2014). Late-acting self-incompatibility—the pariah breeding system in flowering plants. *New Phytologist*, 203, 717-734.
40. Gikungu, M. W. (2014). Chapter 7: assessment of larGe Bee (*Xylocopa* and *Amegilla*) exposure to pesticides. In: Roubik, D. W. (Org.). Pollinator safety in agriculture. Food and Agriculture organization of the united nations.

41. Guymer, G. P. (2008). *Capparis batianoffii* Guymer (Capparaceae), a new species from central coastal Queensland. *Austrobaileya*, 7, 723-725.
42. Heithaus, E. R., Fleming, T. H. & Opler, P. A. (1975). Foraging patterns and resource utilization in seven species of bats in a seasonal tropical forest. *Ecology*, 56(4), 841-854.
43. Iltis, H. H. & Cornejo, X. (2005). Studies in capparaceae XXII. *Capparis sclerophylla*, a novelty from arid coastal Peru and Ecuador. *Novon*, 15, 429-437.
44. Iltis, H. H. & Cornejo, X. (2007). Studies in the Capparaceae XXX: *Capparicordis*, a new genus from the neotropics. *Brittonia*, 59, 245-254.
45. Iltis, H. H. & Cornejo, X. (2010). Studies in the Capparaceae XXIX: synopsis of *Quadrella*, a Mesoamerican and West Indian genus. *Journal of the Botanical Research Institute of Texas*, 4, 117-132.
46. Jacobs, M. (1960). Capparidaceae. *Flora Malesiana-Series 1, Spermatophyta*, 6, 61-105.
47. Jacobs, M. (1964). The genus *Capparis* (Capparaceae) from the Indus to the Pacific. *Blumea: Biodiversity, Evolution and Biogeography of Plants*, 12, 385-541.
48. Jaimes, I. & Ramírez, N. (1999). Breeding systems in a secondary deciduous forest in Venezuela: the importance of life form, habitat, and pollination specificity. *Plant Systematics and Evolution*, 215, 23-36.
49. Johnson, S. D. & Raguso, R. A. (2016). The long-tongued hawkmoth pollinator niche for native and invasive plants in Africa. *Annals of Botany*, 117, 25-36.
50. Kamel, W., Abd El-Ghani, M. M. & El-Bous, M. (2009). Taxonomic study of Capparaceae from Egypt: Revisited. *African Journal of Plant Science and Biotechnology*, 3, 27-35.
51. Kantsa, A., Garcia, J. E., Raguso, R. A., Dyer, A. G., Steen, R., Tscheulin, T. & Petanidou, T. (2023). Intrafloral patterns of color and scent in *Capparis spinosa* L. and the ghosts of its selection past. *American Journal of Botany*, 110, e16098.
52. Kirk, P. & Gilbert, F. (2009). Elevation gradients of flower visitation on a mesa in the Nama Karoo, South Africa. *Egyptian Journal of Biology*, 11, 84-90.
53. Kumar, S. S. & Aluri, J. S. R. (2021). Pollination ecology of the rare tropical deciduous tree species, *Maerua apetala* (Roth) M. Jacobs (Capparaceae) in the southern eastern Ghats forest of Andhra Pradesh, India. *Annali di Botanica*, 11, 33-42.
54. Lee, J. Y., Baum, S. F., Oh, S. H., Jiang, C. Z., Chen, J. C. & Bowman, J. L. (2005). Recruitment of CRABS CLAW to promote nectary development within the eudicot clade. *Development ePress online*, 132, 5021-5032.
55. León-Camargo, D. A. (2013). Efecto de la fragmentación sobre la interacción Colibrí-Flor en tres remanentes de bosque seco tropical en el Municipio de Chimichanga (Cesar, Colombia). Tese de Doutorado, Universidad Nacional de Colombia.
56. Lima-Verde, L. W., Loiola, M. I. & Freitas, B. M. (2014). Angiosperm flora used by meliponine guilds (Apidae, Meliponina) occurring at rainforest edges in the state of Ceará, Brazil. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, 86, 1395-1410.
57. Louthan, A., Valencia, E., Martins, D. J., Guy, T., Goheen, J., Palmer, T. & Doak, D. (2019). Large mammals generate both top-down effects and extended trophic cascades on floral-visitor assemblages. *Journal of Tropical Ecology*, 35, 185-198.

58. Machado, I. C. & Lopes, A. V. (2004). Floral traits and pollination systems in the Caatinga, a Brazilian tropical dry forest. *Annals of Botany*, 94, 365-376.
59. Machado, I. C., Lopes, A. V. & Sazima, M. (2006). Plant sexual systems and a review of the breeding system studies in the Caatinga, a Brazilian tropical dry forest. *Annals of Botany*, 97, 277-287.
60. Mangla, Y. & Tandon, R. (2011). Insects facilitate wind pollination in pollen-limited *Crateva adansonii* (Capparaceae). *Australian Journal of Botany*, 59, 61-69.
61. Maroyi, A. (2019a). *Boscia coriacea*, *B. foetida* and *B. mossambicensis*: Comparative analysis of their medicinal uses and ethnopharmacological properties. *Journal of Pharmaceutical Sciences and Research*, 11, 3116-3121.
62. Maroyi, A. (2019b). *Boscia salicifolia*: review of its botany, medicinal uses, phytochemistry and biological activities. *Journal of Pharmaceutical Sciences and Research*, 11, 3055-3060.
63. Martins, D. J. & Johnson, S. D. (2013). Interactions between hawkmoths and flowering plants in East Africa: polyphagy and evolutionary specialization in an ecological context. *Biological Journal of the Linnean Society*, 110, 199-213.
64. Medan, D. & Ponessa, G. (2003). Movement-assisted dichogamy in *Atamisquea emarginata* (Capparaceae). *Plant Systematics and Evolution*, 236, 195-205.
65. Michelette, E. R. & Camargo, J. M. (2000). Bee-plant community in a xeric ecosystem in Argentina. *Revista brasileira de Zoologia*, 17, 651-665.
66. Michelette, E. R., Camargo, J. M. & Jerome G Rozen, J. R. (2000). Biology of the bee *Canephorula apiformis* and its cleptoparasite *Melectoides bellus*: nesting habits, floral preferences, and mature larvae (Hymenoptera, Apidae). *American Museum Novitates*, 2000, 1-23.
67. Moungrimsuangdee, B., Waiboonya, P., Larpkern, P., Yodsa-Nga, P. & Saeyang, M. (2017). Reproductive phenology and growth of riparian species along Phra Prong river, Sa Kaeo province, eastern Thailand. *Journal of landscape ecology*, 10, 35-48.
68. Nacua, A. E. (2016). Occurrence of Butterflies in a miniurban garden in Universidad de Manila (UDM) including short-distance migration analysis. *Journal of Entomology and Zoology Studies*, 4, 86-91.
69. Nayak, K. G. & Davidar, P. (2010). Pollination and breeding systems of woody plant species in tropical dry evergreen forests, southern India. Flora-Morphology, Distribution, *Functional Ecology of Plants*, 205, 745-753.
70. Oghenesuvwe, E., Benneth, B., Emuesiri, M., Paul, C., & Innocent, O. (2015). Ethnopharmacological Review of *Buchhoizia coriacea* (Wonderful Kola). *International Journal of Advances in Pharmacy, Biology and Chemistry*, 4, 149-155.
71. Percival, M. (1974). Floral ecology of coastal scrub in southeast Jamaica. *Biotropica*, 6, 104-129.
72. Pereira, J. S. (2004). Entomofauna de abelhas e seu potencial zootécnico em área urbanizada no litoral cearense. 2022. Dissertação de mestrado, Universidade Federal do Ceará.
73. Petanidou, T. (2005) Sugars in Mediterranean floral nectars: an ecological and evolutionary approach. **Journal of chemical ecology**, 31,1065-1088.
74. Pigozzo, C. M., & Viana, B. F. (2010). Estrutura da rede de interações entre flores e abelhas em ambiente de caatinga. *Oecologia Australis*, 14, 100-114.

75. Primo, L. M. & Machado, I. C. (2009). A new case of late-acting self-incompatibility in *Capparis* L.(Brassicaceae): *C. jacobinae* Moric. ex Eichler, an endemic andromonoecious species of the Caatinga, Pernambuco State, Brazil. *Acta Botanica Brasilica*, 23, 764-768.
76. Primo, L. M. (2004). Biologia floral e reprodutiva de *Capparis jacobinae* Moric. ex Eichler e *Capparis hastata* L. (Capparaceae). Tese de Doutorado. Dissertação de Mestrado, Universidade Federal de Pernambuco Recife.
77. Primo, L. M., Domingos-Melo, A., Galetto, L. & Machado, I. C. (2022). Nectar secretion patterns are associated to nectar accessibility in a guild of crepuscular-nocturnal flowering plants. *Plant Ecology*, 223, 951-964.
78. Racey, P. A., Goodman, S. M., & Jenkins, R. K. (2010). The ecology and conservation of Malagasy bats. Islands Bats: Evolution, Ecology, and Conservation. TH Fleming and PA Racey (eds.), 369-404.
79. Raju, A. S. & Rao, S. P. (2007). Anthesis schedules and pollen release in some forage plants of bees. *Advances in pollen spore research*, 24, 149-156.
80. Raju, A. S., Kumar, S. S., Grace, L. K., Punny, K., Raliengoane, T. P. & Prathyusha, K. (2022). Zoophily and nectar-robbing by sunbirds in *Gardenia latifolia* Ait.(Rubiaceae). *Journal of Threatened Taxa*, 14, 21642-21650.
81. Ramana, S. V. (2010). Biodiversity and conservation of butterflies in the Eastern Ghats. *The Ecscan*, 4, 59-67.
82. Risseuw, M. (1964). Primitiae Africanae V. A revision of the genus *Buchholzia* Engler (Capp.). *Acta botanica neerlandica*, 13, 161-174.
83. Ruiz-Zapata, T. (2006). *Capparis* L. subgénero *Calanthea* DC. en Venezuela. *Ernstia*, 16(2), 111-127.
84. Sajjad, A., & Saeed, S. H. A. F. Q. A. T. (2010). Floral host plant range of syrphid flies (Syrphidae: Diptera) under natural conditions in southern Punjab, Pakistan. *Pakistan Journal of Botany*, 42, 1187-1200.
85. Salewski, V., Almasi, B., & Schlageter, A. (2006). Nectarivory of Palearctic migrants at a stopover site in the Sahara. *British Birds*, 99, 299.
86. Santos, G. M., Aguiar, C. M. L. & Mello, M. A. (2010). Flower-visiting guild associated with the Caatinga flora: trophic interaction networks formed by social bees and social wasps with plants. *Apidologie*, 41, 466-475.
87. Schmidt, M., Traoré, S., Ouédraogo, A., Mbayngone, E., Ouédraogo, O., Zizka, A., Kirchmair, I., Kaboré, E., Tindano, E., Thiombiano, A., Hahn, K. & Zizka, G. (2013). Geographical patterns of woody plants' functional traits in Burkina Faso. *Candollea*, 68, 197-207.
88. Selwyn, M. A. & Parthasarathy, N. (2007). Fruiting phenology in a tropical dry evergreen forest on the Coromandel coast of India in relation to plant life-forms, physiognomic groups, dispersal modes, and climatic constraints. *Flora-Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants*, 202, 371-382.
89. Sharma, S. B., Rana, A. & Chauhan, S. V. S. (2006). Reproductive biology of *Crataeva religiosa* Forst. *Current Science*, 90, 716-720.
90. Sigrist, M. R.; Santos Ferreira, B. H., Aoki, C. & Souza, C. S. (2021). Capítulo 11: Chaco Brasileiro: Fenologia Reprodutiva, Atributos Florais, Sistemas de Polinização e Interações com fauna antófila. In: SARTORI, A. L. B; SOUZA, P. R; ARRUDA, E. R. C. O. (Org.) Chaco: caracterização, riqueza, diversidade, recursos e interações (prelo).
91. Silberbauer-Gottsberger, I. & Gottsberger, G. (1975). Über Sphingophile Angiospermen Brasiliens/About Sphingophilous Angiosperms in Brazil. *Plant Systematics and Evolution*, 123, 157-184.
92. Simpson, B. B. (1977). Breeding systems of dominant perennial plants of two disjunct warm desert ecosystems. *Oecologia*, 27, 203-226.

93. Singh, D. & Singh, R. K. (2011). Kair (*Capparis decidua*): A potential ethnobotanical weather predictor and livelihood security shrub of the arid zone of Rajasthan and Gujarat. *Indian Journal Traditional Knowledge*, 10, 146-155.
94. Soosairaj, S., Kala A. & Balaguru, B. (2014). Reproductive biology of the tropical vulnerable shrub *Capparis shevaroyensis* Sund.-Ragh. *Life Sciences Leaflets*, 52, 71-78.
95. Sousa, L. D. N. (2019). Importância do Trapiá (*Crataeva tapia*) como fonte de alimento para abelhas africanizadas e nativas. 2019. Trabalho de conclusão de curso, Universidade Federal Rural de Pernambuco.
96. Strauch, A. M. & Eby, S. (2012). The influence of fire frequency on the abundance of *Maerua subcordata* in the Serengeti National Park, Tanzania. *Journal of Plant Ecology*, 5, 400-406.
97. Sussman, R. W. & Raven, P. H. (1978). Pollination by lemurs and marsupials: an archaic coevolutionary system. *Science*, 200, 731-736.
98. Teixeira, A. F. R. (2013). Ecologia das abelhas Eussocias do gênero *Frieseomelitta* Von Ihering 1912 (Apidae; Meliponina). Dissertação de mestrado, Universidade Federal da Bahia.
99. Telrandhe, U. B. & Uplanchiwar, V. (2013). Phyto-pharmacological perspective of *Cadaba farinosa* forsk. *American Journal of Phytomedicine and Clinical Therapeutics*, 1, 11-22.
100. Thuong, S. D., Choudhary, R. K., Tucker, G. C., Mau, C. H., Nguyen, T. T. N., Nguyen, H. Q. & Lee, J. (2018, May). *Capparis bachii* (Capparaceae), a new species from southern Vietnam. *Annales Botanici Fennici*, 55, 31-35.
101. Tomlinson, P. B. (1974). Breeding mechanisms in trees native to tropical Florida: a morphological assessment. *Journal of the Arnold Arboretum*, 55, 269-290.
102. Vázquez, D. P., Chacoff, N. P. & Cagnolo, L. (2009). Evaluating multiple determinants of the structure of plant–animal mutualistic networks. *Ecology*, 90, 2039-2046.
103. Vázquez, D. P., Chacoff, N. P., & Cagnolo, L. (2009). Evaluating multiple determinants of the structure of plant–animal mutualistic networks. *Ecology*, 90, 2039-2046.
104. Vogel, S. (1968). Chiropterophilie in der neotropischen Flora: Neue Mitteilungen I. *Flora oder Allgemeine botanische Zeitung. Abt. B, Morphologie und Geobotanik*, 157, 562-602.
105. Vossler, F. G. (2019). Foraging behaviour of the stingless bee *Melipona orbignyi* (Hymenoptera: Apidae: Meliponini) in a dry forest assessed by multivariate analysis from palynological data. *Grana*, 58, 383-392.
106. Wigrup, I. (2006). The role of indigenous knowledge in forest management. Tese de Pós-Graduação em Manejo Florestal, Swedish University of Agricultural Sciences.
107. Wilkerson, M. L., Roche, L. M. & Young, T. P. (2013). Indirect effects of domestic and wild herbivores on butterflies in an African savanna. *Ecology and evolution*, 3, 3672-3682.
108. Woodell, S. R. (1979). The role of unspecialized pollinators in the reproductive success of Aldabran plants. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. B, Biological Sciences*, 286, 99-108.
109. Zapata, T. R. & Arroyo, M. T. K. (1978). Plant reproductive ecology of a secondary deciduous tropical forest in Venezuela. *Biotropica*, 10, 221-230.

9. APÊNDICE 2: LISTA DE ESPÉCIES COM INFORMAÇÕES ADQUIRIDAS DA PLATAFORMA PLANT WORD OF ONLINE (POWO)

Clado *Capparis*

Capparis acutifolia Sweet

Capparis brassii DC.

Capparis brevispina DC.

Capparis cartilaginea Decne.

Capparis corymbosa Lam.

Capparis divaricata Lam.

Capparis erythrocarpos Isert.

Capparis fascicularis DC.

Capparis grandiflora Wall. ex Hook.f. & Thomson

Capparis grandis L.f.

Capparis incanescens DC.

Capparis kebarensis Fici

Capparis moonii Wight

Capparis pyrifolia Lam.

Capparis quiniflora DC.

Capparis ramonensis Danin

Capparis rheedei DC.

Capparis rotundifolia Rottler

Capparis roxburghii DC.

Capparis sepiaria L.

Capparis spinosa L.

Capparis tenera Dalzell

Capparis tomentosa Lam.

Capparis urophylla F.Chun

Capparis viminea Oliv.

Capparis zeylanica L.

Clado *Capparóides do novo mundo*

Morisonia amplissima (Lam.) Christenh. & Byng

Morisonia crotonoides (Kunth) Christenh. & Byng

Morisonia frondosa (Jacq.) Christenh. & Byng

Morisonia longifolia (Mart.) Christenh. & Byng

Morisonia mollicella (Standl.) Christenh. & Byng

Morisonia scabrida (Kunth) Christenh. & Byng

Morisonia sclerophylla (Iltis & Cornejo) Christenh. & Byng

Morisonia tweediana (Eichler) Christenh. & Byng

Morisonia yco (Mart.) Christenh. & Byng

Clado *Capparóides Africanas*

Boscia cauliflora Wild

Boscia coriacea Graells

Boscia foetida Schinz

Boscia integrifolia J.St.-Hil.

Boscia matabelensis Pestal.

Boscia mazzocchii (Chiov.) Fici & Kers

Boscia minimifolia Chiov.

Boscia mossambicensis Klotzsch

Boscia pruinosa Chiov.

Boscia rotundifolia Pax

- Boscia salicifolia* Oliv.
Buchholzia coriacea Engl.
Cadaba aphylla (Thunb.) Wild
Cadaba baccarinii Chiov.
Cadaba barbigera Gilg
Cadaba carneoviridis Gilg & Benedict
Cadaba divaricata Gilg
Cadaba farinosa Forssk.
Cadaba gillettii R.A.Graham
Cadaba glandulosa Forssk.
Cadaba kirkii Oliv.
Cadaba linearifolia (J.Graham)
M.R.Almeida
Cadaba longifolia DC.
Cadaba natalensis Sond.
Cadaba parvula Polhill
Cadaba rotundifolia Forssk.
Cadaba ruspolii Gilg
Cadaba somalensis Franch.
Cadaba stenopoda Gilg & Benedict
Cadaba termitaria N.E.Br.
Cadaba trifoliata Wight & Arn.
Maerua acuminata Oliv.
Maerua aethiopica (Fenzl) Oliv.
Maerua andradae Wild
Maerua angolensis DC.
Maerua brunnescens Wild
Maerua bussei (Gilg & Gilg-Ben.)
R.Wilczek
Maerua cafra (DC.) Pax
Maerua calantha Gilg
Maerua candida Gilg
Maerua crassifolia Forssk.
Maerua decumbens (Brongn.) DeWolf
Maerua denhardtiorum Gilg
Maerua duchesnei (De Wild.) F.White
Maerua edulis (Gilg & Gilg-Ben.) DeWolf
Maerua eminii Pax
Maerua endlichii Gilg & Gilg-Ben.
Maerua erlangeriana Gilg & Gilg-Ben.
Maerua friesii Gilg & Gilg-Ben.
Maerua glauca Chiov.
Maerua grantii Oliv.
Maerua holstii Pax
Maerua intricata Kers
Maerua juncea Pax
Maerua kaessneri Gilg & Gilg-Ben.
Maerua kirkii (Oliv.) F.White
Maerua macrantha Gilg
Maerua nana R.A.Graham ex Polhill
Maerua nervosa (Hochst.) Oliv.
Maerua oblongifolia (Forssk.) A.Rich.
Maerua paniculata Wild
Maerua parvifolia Pax
Maerua polyandra R.A.Graham
Maerua prittwitzii Gilg & Gilg-Ben.
Maerua pseudopetalosa (Gilg & Gilg-Ben.) DeWolf
Maerua purpurascens Thulin
Maerua salicifolia Wild
Maerua schliebenii Gilg-Ben.
Maerua sessiliflora Gilg

Maerua somalensis Pax

Maerua subcordata (Gilg) DeWolf

Maerua triphylla A.Rich.

Ritchiea albersii Gilg

Ritchiea aprevaliana (De Wild. &
T.Durand) R.Wilczek

Ritchiea capparoides (Andrews) Britten

Ritchiea erecta Hook.f.

Ritchiea gossweileri Exell & Mendonça

Ritchiea pygmaea (Gilg) DeWolf

Ritchiea reflexa (Thonn. & Schumach.)
Gilg & Gilg-Ben.

Thilachium africanum Lour.

Thilachium densiflorum Gilg & Gilg-Ben.

Thilachium monophyllum Hadj-Moust.

Thilachium paradoxum Gilg

Clado Buchholzia

Buchholzia coriacea Engl.

Buchholzia tholloniana Hua

Clado Crateva

Crateva adansonii DC.

Crateva eminens (Hook.f.) Christenh. &
Byng

Crateva greveana Baill.

Crateva kirkii (Oliv.) Christenh. & Byng

Crateva religiosa G.Forst.

10. APÊNDICE 3: RESULTADOS DOS 48 TRABALHOS ANALISADOS CONTENDO INFORMAÇÕES SOBRE AS GILDAS DE VISITANTES FLORAIS OU POLINIZADORES PARA 45 ESPÉCIES DE CAPPARACEAE.

ESPÉCIES	GUILDA DE VISITANTES FLORAIS	GUILDA DE POLINIZADORES	REFERÊNCIA
CLADO CAPPARIS			
<i>Capparis brevispina</i> DC.	-	abelha, mosca e borboleta	(Naiak; Davidar 2010)
<i>Capparis cartilaginea</i> Decne.	morcego	-	(Woodell, 1979)
<i>Capparis decidua</i> Edgew.	abelha, pássaro e mosca	abelha e mosca	(Salewski et al. 2006; Sajjad; Saeed 2010; Singh; Singh, 2011; Aziz-Ur-Rehman)
<i>Capparis micracantha</i> DC	borboleta	borboleta	(Nacua 2016)
<i>Capparis spinosa</i> L.	abelha, mariposa e mosca	-	(Kantsa et al. 2023)
<i>Capparis zeylanica</i> L.	-	pássaro e borboleta	(Naiak; Davidar 2010)
CLADO CAPPAROIDES DO NOVO MUNDO			
<i>Morisonia atamisquea</i> (Kuntze) Christenh. & Byng	abelha, mariposa, mosca, borboleta e vespa	abelha, mariposa, borboleta e vespa	(Michelette; Camargo 2000; Medan; Ponessa 2003; Vásquez et al. 2009; Vossler 2019)
<i>Morisonia bahiana</i> (Cornejo & Iltis) Christenh. & Byng	beija-flor	-	(Cornejo; Iltis, 2008)

<i>Morisonia bonifaziana</i> (Cornejo & Iltis) Christenh. & Byng	abelha	morcego	(Cornejo; Iltis, 2005)
<i>Morisonia cynophallophora</i> (L.) Christenh. & Byng	-	abelha	(Brooks 1993)
<i>Morisonia flexuosa</i> L.	mariposa e beija-flor	abelha, morcego, mariposa e vespa	(Silberbauer-Gottsberger; Gottsberger, 1975; Zapata; Arroyo 1978; Lima-verde et al. 2014; Primo et al. 2022)
<i>Morisonia hastata</i> (Jacq.) Christenh. & Byng	abelha, mariposa e beija-flor	abelha, morcego e mariposa	(Primo, 2004; Barrios; Ramirez, 2020; Pereira, 2022)
<i>Morisonia longifolia</i> (Mart.) Christenh. & Byng	abelha, pássaro, borboleta, mariposa, vespa e beija-flor	abelha, morcego e mariposa	(Teixeira. 2003; Primo, 2004; Santos et al., 2010; Diniz et. al., 2019)
<i>Morisonia odoratissima</i> (Jacq.) Christenh. & Byng	-	abelha	(Barrio; Ramirez 2020)
<i>Morisonia sclerophylla</i> (Iltis & Cornejo) Christenh. & Byng	abelha e formiga	morcego	(Iltis; Cornejo 2005)
<i>Morisonia speciosa</i> (Griseb.) Christenh. & Byng	abelha	-	(Cornejo; Iltis, 2008; Basílio et al., 2013; Vossler, 2019)
<i>Morisonia verrucosa</i> (Jacq.) Christenh. & Byng	-	abelha	(Zapata; Arroyo, 1978)
CLADO CAPPAROIDES AFRICANAS			
<i>Cadaba aphylla</i> (Thunb.) Wild.	besouro	-	(Kirk; Gilbert, 2009)
<i>Cadaba fruticosa</i> (L.) Druce	borboleta	-	(Ramana, 2010)
<i>Cadaba rotundifolia</i> Forssk	-	abelha	(Gikungu, 2014)

<i>Maerua angolensis</i> DC.	besouro	-	(Louthan et al., 2019)
<i>Maerua apetalata</i> (Roth) M.Jacobs	-	abelha e pássaro	(Kumar; Aluri, 2021; Raju et al., 2022)
<i>Maerua crassifolia</i> Forssk.	pássaro	-	(Salewski et al., 2006)
<i>Maerua decumbens</i> (Brongn.) DeWolf	mariposa	-	(Martins; Johnson, 2013)
<i>Maerua filiformis</i> Drake	morcego	-	(Racey et al., 2010)
<i>Maerua schinzii</i> Pax	besouro e vespa	-	(Gess; Gess, 2006)
<i>Maerua subcordata</i> (Gilg) DeWolf	-	abelha	(Wigrup, 2005)
CLADO BUCHHOLZIA			
<i>Buchholzia tholloniana</i> Hua	-	abelha	(Dongock et al., 2011)
CLADO CRATEVA			
<i>Crateva adansonii</i> DC.	abelha, mariposa, mosca, borboleta e vespa.	-	(Mangla; Tandon, 2011)
<i>Crateva greveana</i> Baill.	lêmure	-	(Sussman; Raven 1978)
<i>Crateva kirkii</i> (Oliv.) Christenh. & Byng	-	mariposa	(Johnson; Raguso, 2016)
<i>Crateva magna</i> (Lour.) DC.	abelha	-	(Raju; Rao, 2006)
<i>Crateva religiosa</i> G.Forst.	abelha	-	(Sharma; Chauhan, 2005)
<i>Crateva tapia</i> L.	abelha, morcego e vespa	morcego	(Heythaus et al., 1975; Sousa, 2019; Carneiro, 2022)
INSERTAE SEDIS			
<i>Beautempsia avicenniifolia</i> (Kunth) Gaudich.	-	abelha	(Cornejo; Iltis, 2009)
<i>Neocalyptrocalyx nectareus</i> (Vell.) Hutch.	-	morcego	(Primo et al., 2022)

1. Aziz-Ur-Rehman, A. S. & Waseem Akram, A. A. (2020). Abundance of Autumn Bees and their Natural Enemies in Sub-Tropical Bahawalpur, Pakistan. *Journal of Environmental and Agricultural Sciences*, 22, 1-6.
2. Barrios, Y., & Ramírez, N. (2020). Biología floral y solapamiento fenológico de las angiospermas de un bosque inundable, cuenca del lago de Maracaibo, Venezuela. *Acta botánica mexicana*, 127, e1704.
3. Basilio, A. M., Spagarino, C., Landi, L. & Achával, B. (2013). Miel de *Scaptotrigona jujuyensis* en dos localidades de Formosa, Argentina. In: EN VIT P.; ROUBIK, D.W. (eds). Stingless bees process honey and pollen in cerumen pots. Mérida: Facultad de Farmacia y Bioanálisis, Universidad de Los Andes, 1-8.
4. Brooks, R. W. (1993). The Melittologist's Newsletter. Acesso (<https://naturalhistory.si.edu/sites/default/files/media/file/melissa6-jan1993.pdf>)
5. Carneiro, J. R. (2022) Sob as luzes da cidade: efeito da iluminação artificial na polinização por morcegos em *Crateva Tapia* L. (Capparaceae). Dissertação de Mestrado. Universidade Federal de Pernambuco.
6. Cornejo, X. & Iltis, H. H. (2005). Studies in the Capparaceae XXVI. *Capparis bonifaziana*, a new species and western Ecuadorian sister to the mostly Amazonian *C. macrophylla*. *Novon*, 15, 393-404.
7. Cornejo, X. & Iltis, H. H. (2009). The reinstatement of *Beautempsia* (Capparaceae) and a key to the genera of Neotropical Capparaceae with variously stellate or peltate indumenta. *Journal of the Botanical Research Institute of Texas*, 2, 683-689.
8. Cornejo, X., Iltis, H. H. & Tomb, A. S. (2008). *Anisocapparis* y *Monilicarpa*: dos nuevos géneros de Capparaceae de América del Sur. *Journal of the Botanical Research Institute of Texas*, 2, 61-74.
9. Diniz, U. M., Domingos-Melo, A. & Machado, I. C. (2019). Flowers up! The effect of floral height along the shoot axis on the fitness of bat-pollinated species. *Annals of Botany*, 124, 809-818.
10. Dongock, N. D., Tchoumboue, J., Youmbi, E., Zapfack, L., Mapongmentsem, P. M. & Tchuenguem, F. F. N. (2011). Predominant melliferous plants of the western Sudano Guinean zone of Cameroon. *African Journal of Environmental Science and Technology*, 5, 443-447.
11. Gess, S. K. & Gess, F. W. (2006). Survey of flower visiting by aculeate wasps and bees in the semi-arid to arid areas of southern Africa. *Annals of the Eastern Cape Museums*, 5, 1-51.
12. Gikungu, M. W. (2014). Chapter 7 assessment of larGe Bee (*Xylocopa* and *Amegilla*) exposure to pesticides. In: Roubik, D. W. (Org.). Pollinator safety in agriculture. Food and Agriculture organization of the united nations.
13. Heithaus, E. R., Fleming, T. H. & Opler, P. A. (1975). Foraging patterns and resource utilization in seven species of bats in a seasonal tropical forest. *Ecology*, 56, 841-854.
14. Johnson, S. D. & Raguso, R. A. (2016). The long-tongued hawkmoth pollinator niche for native and invasive plants in Africa. *Annals of Botany*, 117, 25-36.
15. Kantsa, A., Garcia, J. E., Raguso, R. A., Dyer, A. G., Steen, R., Tscheulin, T. & Petanidou, T. (2023). Intrafloral patterns of color and scent in *Capparis spinosa* L. and the ghosts of its selection past. *American Journal of Botany*, 110, e16098.
16. Kirk, P. & Gilbert, F. (2009). Elevation gradients of flower visitation on a mesa in the Nama Karoo, South Africa. *Egyptian Journal of Biology*, 11, 84-90.

17. Kumar, S. S. & Aluri, J. S. R. (2021). Pollination ecology of the rare tropical deciduous tree species, *Maerua apetala* (Roth) M. Jacobs (Capparaceae) in the southern eastern Ghats forest of Andhra Pradesh, India. *Annali di Botanica*, 11, 33-42.
18. Lima-Verde, L. W., Loiola, M. I. & Freitas, B. M. (2014). Angiosperm flora used by meliponine guilds (Apidae, Meliponina) occurring at rainforest edges in the state of Ceará, Brazil. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, 86, 1395-1410.
19. Louthan, A., Valencia, E., Martins, D. J., Guy, T., Goheen, J., Palmer, T. & Doak, D. (2019). Large mammals generate both top-down effects and extended trophic cascades on floral-visitor assemblages. *Journal of Tropical Ecology*, 35, 185-198.
20. Mangla, Y. & Tandon, R. (2011). Insects facilitate wind pollination in pollen-limited *Crateva adansonii* (Capparaceae). *Australian Journal of Botany*, 59, 61-69.
21. Martins, D. J. & Johnson, S. D. (2013). Interactions between hawkmoths and flowering plants in East Africa: polyphagy and evolutionary specialization in an ecological context. *Biological Journal of the Linnean Society*, 110, 199-213.
22. Medan, D. & Ponessa, G. (2003). Movement-assisted dichogamy in *Atamisquea emarginata* (Capparaceae). *Plant Systematics and Evolution*, 236, 195-205.
23. Michelette, E. R. & Camargo, J. M. (2000). Bee-plant community in a xeric ecosystem in Argentina. *Revista brasileira de Zoologia*, 17, 651-665.
24. Nacua, A. E. (2016). Occurrence of Butterflies in a miniurban garden in Universidad de Manila (UDM) including short-distance migration analysis. *Journal of Entomology and Zoology Studies*, 4, 86-91.
25. Nayak, K. G. & Davidar, P. (2010). Pollination and breeding systems of woody plant species in tropical dry evergreen forests, southern India. *Flora-Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants*, 205, 745-753.
26. Pereira, J. S. (2004). Entomofauna de abelhas e seu potencial zootécnico em área urbanizada no litoral cearense. 2022. Dissertação de mestrado, Universidade Federal do Ceará.
27. Primo, L. M. (2004). Biologia floral e reprodutiva de *Capparis jacobinae* Moric. ex Eichler e *Capparis hastata* L. (Capparaceae). Tese de Doutorado. Dissertação de Mestrado, Universidade Federal de Pernambuco Recife.
28. Primo, L. M., Domingos-Melo, A., Galetto, L. & Machado, I. C. (2022). Nectar secretion patterns are associated to nectar accessibility in a guild of crepuscular-nocturnal flowering plants. *Plant Ecology*, 223, 951-964.
29. Racey, P. A., Goodman, S. M., & Jenkins, R. K. (2010). The ecology and conservation of Malagasy bats. Islands Bats: Evolution, Ecology, and Conservation. TH Fleming and PA Racey (eds.), 369-404.
30. Raju, A. S. & Rao, S. P. (2007). Anthesis schedules and pollen release in some forage plants of bees. *Advances in pollen spore research*, 24, 149-156.
31. Raju, A. S., Kumar, S. S., Grace, L. K., Punny, K., Raliengoane, T. P. & Prathyusha, K. (2022). Zoophily and nectar-robbing by sunbirds in *Gardenia latifolia* Ait.(Rubiaceae). *Journal of Threatened Taxa*, 14, 21642-21650.
32. Ramana, S. V. (2010). Biodiversity and conservation of butterflies in the Eastern Ghats. *The Ecoscan*, 4, 59-67.
33. Sajjad, A., & Saeed, S. H. A. F. Q. A. T. (2010). Floral host plant range of syrphid flies (Syrphidae: Diptera) under natural conditions in southern Punjab, Pakistan. *Pakistan Journal of Botany*, 42, 1187-1200.
34. Salewski, V., Almasi, B., & Schlageter, A. (2006). Nectarivory of Palearctic migrants at a stopover site in the Sahara. *British Birds*, 99, 299.

35. Santos, G. M., Aguiar, C. M. L. & Mello, M. A. (2010). Flower-visiting guild associated with the Caatinga flora: trophic interaction networks formed by social bees and social wasps with plants. *Apidologie*, 41, 466-475.
36. Sharma, S. B., Rana, A. & Chauhan, S. V. S. (2006). Reproductive biology of *Crataeva religiosa* Forst. *Current Science*, 90, 716-720.
37. Silberbauer-Gottsberger, I. & Gottsberger, G. (1975). Über sphingophile Angiospermen Brasiliens/About Sphingophilous Angiosperms in Brazil. *Plant Systematics and Evolution*, 123, 157-184.
38. Singh, D. & Singh, R. K. (2011). Kair (*Capparis decidua*): A potential ethnobotanical weather predictor and livelihood security shrub of the arid zone of Rajasthan and Gujarat. *Indian Journal Traditional Knowledge*, 10, 146-155.
39. Sousa, L. D. N. (2019). Importância do Trapiá (*Crataeva tapia*) como fonte de alimento para abelhas africanizadas e nativas. 2019. Trabalho de conclusão de curso, Universidade Federal Rural de Pernambuco.
40. Sussman, R. W. & Raven, P. H. (1978). Pollination by lemurs and marsupials: an archaic coevolutionary system. *Science*, 200, 731-736.
41. Teixeira, A. F. R. (2013). Ecologia das abelhas Eussociais do gênero *Frieseomelitta* Von Ihering 1912 (Apidae; Meliponina). Dissertação de mestrado, Universidade Federal da Bahia.
42. Vázquez, D. P., Chacoff, N. P., & Cagnolo, L. (2009). Evaluating multiple determinants of the structure of plant–animal mutualistic networks. *Ecology*, 90, 2039-2046.
43. Vossler, F. G. (2019). Foraging behaviour of the stingless bee *Melipona orbignyi* (Hymenoptera: Apidae: Meliponini) in a dry forest assessed by multivariate analysis from palynological data. *Grana*, 58, 383-392.
44. Wigup, I. (2006). The role of indigenous knowledge in forest management. Tese de Pós-Graduação em Manejo Florestal, Swedish University of Agricultural Sciences.
45. Woodell, S. R. (1979). The role of unspecialized pollinators in the reproductive success of Aldabran plants. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. B, Biological Sciences*, 286, 99-108.
46. Zapata, T. R. & Arroyo, M. T. K. (1978). Plant reproductive ecology of a secondary deciduous tropical forest in Venezuela. *Biotropica*, 10, 221-230.

11. APÊNDICE 4: GÊNEROS E ESPÉCIES DE CAPPARACEAE EM SITUAÇÃO DE AMEAÇA DE EXTINÇÃO SEGUNDO LISTA DA UNIÃO INTERNACIONAL PARA A CONSERVAÇÃO DA NATUREZA (STATUS SEGUNDO IUCN: (VU) VULNERÁVEL, (EN) AMEAÇADA DE EXTINÇÃO, (CR) CRITICAMENTE AMEAÇADA, (NT) QUASE AMEAÇADA.

NOMENCLATURA NA WFO	NOME DA ESPÉCIE NA IUCN	STAT US	LOCAL	CONTINENTE	Nº ESTUDOS SOBRE AS FLORES	Nº ESTUDOS SOBRE VISITANT ES FLORAIS	Nº ESTUDOS SOBRE POLINIZAD ORES
CLADO CAPPARIS							
<i>Capparis spinosa</i> <i>subsp. cordifolia</i> (Lam.) Fici	<i>Capparis</i> <i>sandwichiana</i>	(VU)	Estados Unidos (Havaí)	América do Norte	1	1	0
<i>Capparis pachyphylla</i> M.Jacobs	<i>Capparis</i> <i>pachyphylla</i>	(EN)	Índia (Arunachal Pradesh)	Ásia	0	0	0
<i>Capparis parvifolia</i> Fici	<i>Capparis parvifolia</i>	(CR)	Nova caledônia	Oceania	0	0	0
<i>Capparis tomentosa</i> Lam.	<i>Capparis lucens</i>	(CR)	Ruanda	África	1	0	0
<i>Capparis grandidieri</i> Fiança.	<i>Capparis grandidieri</i>	(CR)	Madagascar	África	0	0	0
CLADO CAPPAROIDES DO NOVO MUNDO							
<i>Morisonia mollicella</i> (Standl.) Christenh. & Byng	<i>Capparis mollicella</i>	(VU)	México	América do Norte	1	0	0
<i>Morisonia sprucei</i> (Eichler) Christenh. & Byng	<i>Capparis sprucei</i>	(VU)	Peru	América do Sul	0	0	0

<i>Morisonia heterophylla</i> (Ruiz & Pav. Ex Dc.) Christenh. & Byng	<i>Cynophalla heterophylla</i>	(EN)	Ecuador	América do Sul	0	0	0
<i>Morisonia dolichopoda</i> (Helwig) Christenh. & Byng	<i>Hispaniolanthus dolichopodus</i>	(CR)	Haiti	América Central	0	0	0
<i>Morisonia quiriguensis</i> (Standl.) Christenh. & Byng	<i>Capparidastrum quiriguense</i>	(NT)	Belize; Guatemala; México (Veracruz, Tabasco, Chiapas, Campeche)	América do Norte e América Central	0	0	0
<i>Morisonia lundellii</i> (Standl.) Christenh. & Por	<i>Quadrella lundellii</i>	(EN)	Guatemala; Honduras; México (Oaxaca, Chiapas, Campeche)	América do Norte e América Central	1	0	0
<i>Morisonia angustifolia</i> (Kunth) Christenh. & Byng	<i>Quadrella angustifolia</i>	(VU)	México (Michoacán, Guerrero)	América do Norte	1	0	0
<i>Morisonia asperifolia</i> (C.Presl) Christenh. & Byng	<i>Quadrella asperifolia</i>	(EN)	México (Nayarit, Michoacán, Jalisco, Guerrero)	América do Norte	0	0	0
<i>Morisonia calciphila</i> (Standl. & Steyerm.) Christenh. & Byng	<i>Quadrella calciphila</i>	(EN)	Belize; El Salvador; Guatemala	América Central	1	0	0
<i>Morisonia yunckeri</i> (Standl.) Christenh. & Byng	<i>Capparicordis yunckeri</i>	(CR)	Honduras	América Central	1	0	0
<i>Morisonia stenopetala</i> (Urb.) Christenh. & Byng	<i>Calanthea stenosepala</i>	(EN)	Venezuela; Bolívia	América do Sul	0	0	0
<i>Morisonia steyermarkii</i> (Standl.) Christenh. & Byng	<i>Quadrella steyermarkii</i>	(EN)	Guatemala	América Central	0	0	0

<i>Morisonia mirifica</i> (Standl.) Christenh. & Byng	<i>Quadrella mirifica</i>	(CR)	Panamá	América do Norte	1	0	0
<i>Morisonia retusa</i> (Griseb.) Christenh. & Byng	<i>Cynophalla retusa</i>	(NT)	Argentina; Bolívia; Brasil (Mato Grosso do Sul); Paraguai	América do Sul	2	0	0
CLADO CAPPAROIDES AFRICANAS							
<i>Boscia mazzocchii</i> (Chiov.) Fici & Kers	<i>Boscia mazzocchii</i>	(VU)	Quênia; Somália	África	1	0	0
<i>Boscia arabica</i> Pest.	<i>Boscia arabica</i>	(VU)	Omã; Iêmen	Ásia	0	0	0
<i>Boscia keniensis</i> Beentje	<i>Boscia keniensis</i>	(VU)	Quênia	África	1	0	0
<i>Cadaba insularis</i> A.G.Mill.	<i>Cadaba insularis</i>	(CR)	Iêmen (Socotorá)	Ásia	0	0	0
<i>Cadaba parvula</i> Polhill	<i>Cadaba parvula</i>	(CR)	Quênia	África	1	0	0
<i>Maerua acuminata</i> Oliv.	<i>Maerua acuminata</i>	(EN)	Moçambique; Tanzânia	África	1	0	0
<i>Maerua schliebenii</i> Gilg-Ben.	<i>Maerua schliebenii</i>	(EN)	Tanzânia	África	1	0	0
<i>Maerua kaessneri</i> Gilg & Gilg-Ben.	<i>Maerua kaessneri</i>	(NT)	Quênia	África	1	0	0
<i>Maerua calantha</i> Gilg	<i>Maerua calantha</i>	(VU)	Quênia; Tanzânia	África	1	0	0
<i>Maerua mungaii</i> Beentje	<i>Maerua mungaii</i>	(VU)	Quênia	África	0	0	0
<i>Maerua descampsii</i> De Wild.	<i>Maerua descampsii</i>	(EN)	Burundi; Congo	África	0	0	0
<i>Maerua homblei</i> De Wild.	<i>Maerua homblei</i>	(EN)	Congo; Zâmbia	África	0	0	0
<i>Maerua robynsii</i> R.Wilczek	<i>Maerua robynsii</i>	(EN)	Congo; Ruanda	África	0	0	0
<i>Maerua boranensis</i> Chiov.	<i>Maerua boranensis</i>	(EN)	Etiópia	África	0	0	0

<i>Ritchiea afzelii</i> Gilg	<i>Ritchiea afzelii</i>	(CR)	Guiné	África	0	0	0
<i>Ritchiea macrantha</i> Pax & Gilg Ex Gilg	<i>Ritchiea macrantha</i>	(VU)	Camarões; Gabão; Nigéria	África	0	0	0
<i>Ritchiea quarrei</i> R.Wilczek	<i>Ritchiea quarrei</i>	(EN)	Burundi; Congo	África	0	0	0
<i>Thilachium</i> <i>paradoxum</i> Gilg	<i>Thilachium</i> <i>paradoxum</i>	(EN)	Tanzânia	África	1	0	0
<i>Thilachium</i> <i>roseomaculatum</i> Y.B.Harv. & Vollesen	<i>Thilachium</i> <i>roseomaculatum</i>	(EN)	Quênia	África	0	0	0
<i>Thilachium</i> <i>densiflorum</i> Gilg & Gilg-Ben.	<i>Thilachium</i> <i>densiflorum</i>	(VU)	Tanzânia	África	1	0	0

INSERTAE SEDIS

<i>Neocalyptrocalyx</i> <i>muco</i> (Iltis, Cumaná, R.Delgado & Aymard) Cornejo & Iltis	<i>Neocalyptrocalyx</i> <i>muco</i>	(VU)	Venezuela, Bolívia	América do Sul	0	0	0
--	--	------	--------------------	----------------	---	---	---

12.APÊNDICE 5: ESPÉCIES DE CAPPARACEAE POR CLADO COM INFORMAÇÕES SOBRE SISTEMA REPRODUTIVO SEGUNDO LITERATURAS ANALISADAS.

Espécies segundo WFO	Sistema reprodutivo	Registro de autogamia	Referência
Clado Capparis			
<i>Capparis bachii</i> Sy, R.K.Choudhary & Joongku Lee	auto incompatível	-	(Thuong et al 2018)
<i>Capparis brevispina</i> DC.	auto incompatível	-	(Nayak; Davidar, 2010)
<i>Capparis zeylanica</i> L.	auto compatível	autógama	(Nayak; Davidar, 2010)
Clado Capparoides do Novo Mundo			
<i>Morisonia atamisquea</i> (Kuntze) Christenh. & Byng	auto compatível e auto-incompatível por referências distintas	autógama	Aizen; Feinsinger (1994); Medan; Ponessa, (2003)
<i>Morisonia flexuosa</i> L.	auto compatível	autógama	(Zapata; Arroio, 1978)
<i>Morisonia hastata</i> (Jacq.) Christenh. & Byng	auto compatível	não é autógama	(Primo, 2004; Machado et al., 2006)
<i>Morisonia longifolia</i> (Mart.) Christenh. & Byng	autoincompatibilidade tardia		(Primo; Machado, 2009)
<i>Morisonia pittieri</i> (Standl.) Christenh. & Byng	autoincompatibilidade tardia		(Bawa et al., 1985)
<i>Morisonia retusa</i> (Griseb.) Christenh. & Byng	auto incompatível	-	(Biani et al., 2006; Thuong et al 2018)
<i>Morisonia verrucosa</i> (Jacq.) Christenh. & Byng	auto incompatível	-	(Thuong et al 2018; Zapata; Arroio, 1978)
Clado Capparoides Africanas			
<i>Maerua apetala</i> (Roth) M.Jacobs	autoincompatibilidade tardia		(Kumar; Aluri, 2021)

Clado *Crateva*

<i>Crateva adansonii</i> DC.	auto incompatível	-	(Mangla; Tandon, 2011)
<i>Crateva religiosa</i> G.Forst.	auto incompatível	-	(Sharma et al., 2006)
<i>Crateva tapia</i> L.	auto compatível	não é autógama	(Carneiro, 2022)

1. Aizen, M. A., & Feinsinger, P. (1994). Forest fragmentation, pollination, and plant reproduction in a Chaco dry forest, Argentina. *Ecology*, 75, 330-351.
2. Bawa, K. S., Perry, D. R. & Beach, J. H. (1985). Reproductive biology of tropical lowland rain forest trees. I. Sexual systems and incompatibility mechanisms. *American journal of botany*, 72, 331-345.
3. Biani, N. B., Vesprini, J. L. & Prado, D. E. (2006). Conocimiento sobre el gran Chaco Argentino en el siglo XX. *Ecología y Manejo de los bosques de Argentina*, 1-19.
4. Carneiro, J. R. (2022) Sob as luzes da cidade: efeito da iluminação artificial na polinização por morcegos em *Crateva Tapia* L. (Capparaceae). Dissertação de Mestrado. Universidade Federal de Pernambuco.
5. Kumar, S. S. & Aluri, J. S. R. (2021). Pollination ecology of the rare tropical deciduous tree species, *Maerua apetala* (Roth) M. Jacobs (Capparaceae) in the southern eastern Ghats forest of Andhra Pradesh, India. *Annali di Botanica*, 11, 33-42.
6. Machado, I. C., Lopes, A. V. & Sazima, M. (2006). Plant sexual systems and a review of the breeding system studies in the Caatinga, a Brazilian tropical dry forest. *Annals of Botany*, 97, 277-287.
7. Mangla, Y. & Tandon, R. (2011). Insects facilitate wind pollination in pollen-limited *Crateva adansonii* (Capparaceae). *Australian Journal of Botany*, 59, 61-69.
8. Medan, D. & Ponessa, G. (2003). Movement-assisted dichogamy in *Atamisquea emarginata* (Capparaceae). *Plant Systematics and Evolution*, 236, 195-205.
9. Nayak, K. G. & Davidar, P. (2010). Pollination and breeding systems of woody plant species in tropical dry evergreen forests, southern India. *Flora-Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants*, 205, 745-753.
10. Primo, L. M. & Machado, I. C. (2009). A new case of late-acting self-incompatibility in *Capparis* L.(Brassicaceae): *C. jacobinae* Moric. ex Eichler, an endemic andromonoecious species of the Caatinga, Pernambuco State, Brazil. *Acta Botanica Brasilica*, 23, 764-768.
11. Primo, L. M. (2004). Biologia floral e reprodutiva de *Capparis jacobinae* Moric. ex Eichler e *Capparis hastata* L. (Capparaceae). Tese de Doutorado. Dissertação de Mestrado, Universidade Federal de Pernambuco Recife.
12. Sharma, S. B., Rana, A. & Chauhan, S. V. S. (2006). Reproductive biology of *Crataeva religiosa* Forst. *Current Science*, 90, 716-720.

13. Thuong, S. D., Choudhary, R. K., Tucker, G. C., Mau, C. H., Nguyen, T. T. N., Nguyen, H. Q. & Lee, J. (2018, May). *Capparis bachii* (Capparaceae), a new species from southern Vietnam. *Annales Botanici Fennici*, 55, 31-35.
14. Zapata, T. R. & Arroyo, M. T. K. (1978). Plant reproductive ecology of a secondary deciduous tropical forest in Venezuela. *Biotropica*, 10, 221-230.

13. APÊNDICE 6: DIVULGAÇÃO CIENTÍFICA PRODUZIDA A PARTIR DESTA TESE.

• SISTEMAS DE POLINIZAÇÃO PARA ALGUNS GÊNEROS EM CAPPARACEAE (stricto sensu APG IV)

Tipo de publicação: Resumo Expandido publicado em anais

Evento: II Congresso Nacional de entomologia online (II Conaent)

Ano: 2022

Link para os anais: <https://bio10editora.com.br/bio10ed/catalog/view/21/18/57>

Karine de Matos Costa¹; Arthur Domingos de Melo ²; Isabel Cristina Machado^{3*}
^{1,2,3} Universidade Federal de Pernambuco - UFPE; *Autor correspondente: karinecostabio@gmail.com

Resumo: (Introdução) As flores em pincel, comuns em Capparaceae, são caracterizadas pela morfologia aberta contendo vários estames. Estas são consideradas generalistas por causa do fácil acesso ao recurso e mecanismo de polinização. Entretanto, a variação de atributos florais é frequente nesta, o que levou a existência de diversos sistemas de polinização. (Objetivo) Este estudo consistiu em elencar os sistemas de polinização para Capparaceae. (Metodologia) Foi realizada uma revisão sistemática nas plataformas Google Scholar e Capes Periódicos em busca de artigos com informações sobre os atributos florais e polinizadores para espécies da família. (Resultados e Discussão). Até o momento a pesquisa abrangeu 24% (n=100) do total de espécies pertencentes a Capparaceae. A partir da análise das espécies pertencentes a sete gêneros, preliminarmente podemos considerar seis sistemas de polinização para a família: 1) Polinização exclusiva por abelhas, 2) Polinização por abelhas e moscas, 3) Polinização por abelhas e borboletas, 4) Polinização por esfingídeos e morcegos, 5) Polinização por abelhas e esfingídeos e 6) Polinização por aves e borboletas. (Considerações finais) Este estudo fornece um panorama inicial da diversidade de sistemas de polinização da família, e chama atenção para a necessidade de mais estudos relacionados a sua biologia da polinização.

Palavras-chave: Brassicales. Flor em pincel. Néctar. Zoofilia.

Área temática: AT07: Biologia, ecologia e comportamento de insetos

1 Introdução

As flores em pincel são caracterizadas por apresentarem muitos estames com longos filetes e estiletos também longos, podendo o gineceu se apresentar sustentado por um ginóforo (Endress, 1996). Considerando a ausência de uma estrutura floral que proteja o nectário, flores em pincel geralmente são associadas a polinização generalista (Eisikowitch *et al.*, 1986; Moré *et al.*, 2006). Contudo, o comprimento das estruturas reprodutivas das flores em pincel pode corresponder aos polinizadores mais frequentes ou a um ajuste para um seleto grupo de polinizadores com características específicas, como é o caso de *Caesalpinia gilliesii* (Fabaceae) e mariposas de língua longa (Moré *et al.*, 2006).

A família Capparaceae (Ordem Brassicales) apresenta espécies com distribuição cosmopolita, predominantemente tropical em regiões semiáridas (Soares Neto *et al.*, 2014). As

flores de Capparaceae são geralmente do tipo pincel e podem estar dispostas na planta de forma solitária ou em inflorescências (Primo, 2004). O conceito de síndromes de polinização considera a inferência de sistemas a partir de características intrínsecas das flores (Obermuller *et al.*, 2008). Este estudo pretende demonstrar como, apesar da morfologia em pincel, diferentes fatores podem justificar a variedade de sistemas de polinização em Capparaceae. Para isso, este estudo determina os sistemas de polinização encontrados para Capparaceae a partir de uma revisão de literatura. A hipótese propõe que o tipo floral em pincel não impede a delimitação de diferentes sistemas de polinização para a família, desde sistemas com grupos de polinizadores específicos a sistemas mais generalistas. Essa hipótese tem como base a predominância da morfologia floral em pincel e o registro de diferentes grupos animais (abelhas, beija flores, esfingídeos e morcegos) como polinizadores para as espécies que compõem a família (Endress, 1996).

2 Metodologia

Foi realizada uma revisão sistemática de literatura, utilizando a lista de espécies fornecida pela base de dados da plataforma “Plants of the world online”. Consideramos como critério de escolha da plataforma, a atualização recente e a conformidade da plataforma com o APG IV. Para cada uma das espécies foi feita uma busca utilizando os descritores "species or synonym" and "flower" or “pollinator” nas plataformas Google Scholar e Capes Periódicos nos idiomas: inglês e português. A pesquisa se encontra em andamento e, até o momento, abrangeu 24% (n=100) do total de espécies (n=419) pertencentes a Capparaceae. Analisamos espécies pertencentes a sete gêneros (*Bachmannia* Pax, *Beautempsia* (Benth. & Hook.f.) Gaudich., *Boscia* Lam., *Buchholzia* Engl., *Cadaba* Forssk., *Capparis* Tourn. ex L. e *Morisonia* Plum. ex L.).

Foram considerados como critérios de inclusão, sem restrição de ano: 1) artigos publicados em periódicos; 2) teses, dissertações e monografias depositados em repositórios das instituições; 3) Resumos publicados em eventos acadêmicos, 4) Informações obtidas de capítulos de livros. A partir dos registros encontrados, as informações sobre os atributos florais foram padronizadas de acordo com as terminologias determinadas por Weberling (1992), e polinizadores dentro de nove categorias de táxons: abelha, vespa, borboleta, mariposa, esfingídeo, mosca, besouro, ave, morcego e mais uma categoria denominada insetos generalistas (Adaptado de Ollerton *et al.*, 2019).

2 Resultados e discussão

Das 100 espécies analisadas, apenas 12 apresentaram alguma informação sobre polinizadores (Quadro 1). Seis são polinizadas principalmente por abelhas, três mencionam as abelhas em associação com outros grupos, como Lepidoptera e Diptera, duas espécies são mencionadas como polinizadas por insetos, sem mais informações. Infelizmente as informações sobre os polinizadores para Capparaceae são escassas tendo em vista o número de espécies que compõem a família e a importância desta como recurso para polinizadores de áreas tropicais, que são os centros de distribuição da família (Soares Neto *et al.*, 2014).

Quadro 1 - Categorias de polinizadores conforme Ollerton *et al.*, (2019) relatados para espécies de Capparaceae nos trabalhos analisados.

Espécie de Planta	Cor	Recurso	Categoria de polinizador	Literatura consultada
<i>Beautempsia avicenniifolia</i>	branca	néctar	abelha	(Cornejo e Iltis, 2009)

(Kunth) Gaudich. <i>Buchholzia</i> <i>tholloniana</i> Hua	brancas ou creme	-	abelha	(Dongock <i>et al.</i> , 2011)
<i>Cadaba farinosa</i> Forssk.	brancas com manchas	-	Borboleta	(Wilkerson <i>et al.</i> , 2013)
<i>Cadaba</i> <i>rotundifolia</i> Forssk.	amarela	-	abelha	(Roubik, 2014)
<i>Capparis</i> <i>brevispina</i> DC.	branca	néctar	abelha, borboleta e mosca	(Naiak e Davidar, 2010)
<i>Capparis zeylanica</i> L.	vermelho ou rosa	néctar	Ave e borboleta	(Naiak e Davidar, 2010)
<i>Morisonia</i> <i>atamisquea</i> (Kuntze) Christenh. & Byng	branca	néctar	abelhas, vespa, borboleta e esfingídeo	(Michelette e Camargo, 2000, Medan e Ponessa, 2003)
<i>Morisonia</i> <i>cuatrecasasiana</i> (Dugand) Christenh. & Byng	amarelo-limão ou laranja	-	Insetos generalistas	(Iltis e Cornejo, 2007)
<i>Morisonia hastata</i> (Jacq.) Christenh. & Byng	branca	néctar	esfingídeo e morcego	(Primo, 2004)
<i>Morisonia</i> <i>longifolia</i> (Mart.) Christenh. & Byng	branca com base lilás	néctar	abelha e esfingídeo	(Primo, 2004)
<i>Morisonia speciosa</i> (Griseb.) Christenh. & Byng	branca	néctar	Abelha	(Basilio <i>et al.</i> , 2013; Vossler, 2019)
<i>Morisonia</i> <i>tweediana</i> (Eichler) Christenh. & Byng	amareloalaranjado	Insetos generalistas	(Iltis e Cornejo, 2007)	

Um único estudo menciona *Apis mellifera adansonii* como polinizadora de *Buchholzia tholloniana* Hua, com base na presença do pólen no mel da abelha (Dongock *et al.*, 2011). Também para *Morisonia atamisquea*, a abelha *Melipona orbignyi* foi mencionada como polinizadora com base na presença do pólen no mel (Vossler *et al.*, 2019). Estudos de melissopalínogia consistem em uma ferramenta que pode ajudar a esclarecer a importância das Capparaceae como recurso para polinizadores locais (Dongock *et al.*, 2011; Basilio *et al.*, 2013).

3 Considerações finais

De acordo com grupos de polinizadores relatados até o momento pode-se considerar seis sistemas polinização para a família sendo três sistemas de polinização de abelhas com outros animais, dois de esfingídeos e outros animais apenas um com polinização por aves e borboletas. A morfologia em pincel, predominante na família, juntamente com outros atributos florais têm proporcionado uma variedade de sistemas de polinização desde mais generalistas (abelhas e moscas) até mais específicos (aves e borboletas).

Referências

BASILIO, A. M. *et al.* Miel de *Scaptotrigona jujuyensis* en dos localidades de Formosa, Argentina. **Stingless bees process honey and pollen in cerumen pots**. Mérida: Facultad de Farmacia y Bioanálisis, Universidad de Los Andes, p. 1-8, 2013.

CORNEJO, Xavier; ILTIS, Hugh. The reinstatement of *Beautempsia* (Capparaceae) and a key to the genera of Neotropical Capparaceae with variously stellate or peltate indumenta. **Journal of the Botanical Research Institute of Texas**, p. 683-689, 2009.

DONGOCK, Nguemo; TCHOUMBOUE, Joseph; YOUMBI, Emmanuel; ZAPFACK, Louis; MAPONGMENTSEM, Pierre; TCHUENGUEM, Fohouo. Predominant melliferous plants of the western Sudano Guinean zone of Cameroon. **African Journal of Environmental Science and Technology**, v. 5, n. 6, p. 443-447, 2011.

EISIKOWITCH, D.; IVRI, Y.; DAFNI, A. Reward partitioning in *Capparis* spp. along ecological gradient. **Oecologia**, v. 71, n. 1, p. 47-50, 1986.

ENDRESS, Peter. **Diversity and evolutionary biology of tropical flowers**. Cambridge University Press, 1996.

ILTIS, Hugh; CORNEJO, Xavier. Studies in the Capparaceae XXX: *Capparicordis*, a new genus from the neotropics. **Brittonia**, v. 59, n. 3, p. 245-254, 2007.

MEDAN, Diego; PONESSA, G. Movement-assisted dichogamy in *Atamisquea emarginata* (Capparaceae). **Plant Systematics and Evolution**, v. 236, n. 3, p. 195-205, 2003.

MICHELETTE, Elen RF; CAMARGO, João MF; JEROME G ROZEN, J. R. Biology of the bee *Canephorula apiformis* and its cleptoparasite *Melectoides bellus*: nesting habits, floral preferences, and mature larvae (Hymenoptera, Apidae). **American Museum Novitates**, v. 2000, n. 3308, p. 1-23, 2000.

MORE, Marcela; SERSIC, Alicia N.; COCUCCHI, Andrea A. Specialized use of pollen vectors by *Caesalpinia gilliesii*, a legume species with brush-type flowers. **Biological Journal of the Linnean Society**, v. 88, n. 4, p. 579-592, 2006.

NAYAK, K. Geetha; DAVIDAR, Priya. Pollination and breeding systems of woody plant species in tropical dry evergreen forests, southern India. **Flora-Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants**, v. 205, n. 11, p. 745-753, 2010.

OBERMULLER, Eduardo; NASCIMENTO, Gleidmar; GAVA, Henrique; RIBEIRO, Luci; SILVA, Ary. O contraste entre síndromes de polinização e sistemas efetivos de polinização e suas perspectivas para ecossistemas associados à Mata Atlântica. **Natureza on-line**, v. 6, n. 1, p. 42-47, 2008.

OLLERTON, Jeff *et al.* The diversity and evolution of pollination systems in large plant clades: Apocynaceae as a case study. **Annals of Botany**, v. 123, n. 2, p. 311-325, 2019.

PRIMO, L. M., 2004. Biologia floral e reprodutiva de *Capparis jacobinae* Moric. Ex eichler e *Capparis hastata* Jacq. (Capparaceae). 59 f. Mestrado em Biologia Vegetal. Universidade Federal de Pernambuco, Recife.

ROUBIK, David Ward. **Pollinator safety in agriculture**. 2014.

SOARES NETO, Raimundo; MAGALHÃES, Francisco; TABOSA, Francisco; MORO, Marcelo, COSTA E SILVA, Maria., LOIOLA, Maria. Flora do Ceará, Brasil: Capparaceae. **Rodriguésia**, v. 65, p. 671-684, 2014.

VOSSLER, Favio Gerardo. Foraging behaviour of the stingless bee *Melipona orbignyi* (Hymenoptera: Apidae: Meliponini) in a dry forest assessed by multivariate analysis from palynological data. **Grana**, v. 58, n. 5, p. 383-392, 2019.

WEBERLING, Focko. **Morphology of flowers and inflorescences**. CUP Archive, 1992.

WILKERSON, Marit L.; ROCHE, Leslie M.; YOUNG, Truman P. Indirect effects of domestic and wild herbivores on butterflies in an African savanna. **Ecology and Evolution**, v. 3, n. 11, p. 3672-3682, 2013.

- **Pollinator-mediated phenotypic selection in *Neocalyptrocalyx longifolium* (Mart.) Cornejo & Iltis (Capparaceae)**

Tipo de publicação: Resumo simples publicado em anais

Evento: IV Simpósio Brasileiro de Polinização (IV SBP)

Ano: 2022

Link para os anais: [www.even3.com.br/Anais/ivsimplibrasileirodepolinizacao/534407-POLLINATOR-MEDIATED-PHENOTYPIC-SELECTION-IN-NEOCALYPTROCALYX-LONGIFOLIUM-\(MART\)-CORNEJO--ILTIS-\(CAPPARACEAE\)](http://www.even3.com.br/Anais/ivsimplibrasileirodepolinizacao/534407-POLLINATOR-MEDIATED-PHENOTYPIC-SELECTION-IN-NEOCALYPTROCALYX-LONGIFOLIUM-(MART)-CORNEJO--ILTIS-(CAPPARACEAE))

Karine M. Costa ^{1*}, Arthur D. Melo² & Isabel C. S. Machado³

^{1,3} Universidade Federal de Pernambuco; ² Universidade de Pernambuco Campus Petrolina.

*karinecostabio@gmail.com Keywords: Fitness, Floral attractants, Flower brush, Mechanical adjustment

Introdução

Na polinização biótica os animais podem mediar a seleção de atributos florais com base na preferência ou ajuste mecânico às flores de certos indivíduos em detrimento de outros dentro da população [1]. Flores com morfologia em pincel apresentam numerosos estames que comumente permitem espalhar pólen sobre uma grande área no corpo do polinizador [2, 3]. Em muitos casos, dada a falta de um ajuste mecânico claro e ausência de estruturas que protejam o néctar, essas flores são

comumente associadas a sistemas generalistas de polinização [2,3,4]. Em tais sistemas, é possível esperar que pressões de seleção distintas advindas de diferentes grupos de polinizadores sejam amortecidas umas pelas outras [5]. Porém, tem sido demonstradas diferentes formas de seleção e no comprimento das estruturas reprodutivas em flores do tipo pincel [2, 3]. O objetivo deste estudo consiste em determinar como os atributos florais de *Neocalyptrocalix longifolium*, Capparaceae (uma espécie com flores em pincel e sistema generalista envolvendo abelhas, esfingídeos e morcegos), estão sujeitos a seleção fenotípica.

Métodos

A pesquisa foi realizada no Parque Nacional do Catimbau, na Chapada São José (S 8°30'55.8108" W 37° 14'3.90519"). Amostramos o fenótipo floral e o fitness feminino de 90 indivíduos de *N. longifolium*. As coletas foram realizadas nos meses de dezembro de 2021 e janeiro de 2022. Caracterizamos o fenótipo floral considerando os atributos: 1) tamanho da flor na vista lateral e superior 2) comprimento do filete e do 3) ginóforo de duas ou três flores hermafroditas por indivíduo, além disso, contabilizamos: 1) número de inflorescências com flores abertas no momento, 2) número total de flores abertas, 3) número total de inflorescências, 4) número total de emissão de flores através de cicatrizes nas hastes e 5) número de filetes de duas ou três flores de inflorescências distintas por indivíduo. Nós também medimos a altura da flor mais alta e da flor mais baixa em cada indivíduo. Para determinação do fitness nós registramos o: 1) número de inflorescências contendo frutos e o 2) número de frutos considerando a presença do fruto e/ou cicatriz nas hastes das inflorescências. Os dados fenotípicos foram agrupados em duas variáveis ortogonais através de uma Análise de Componentes Principais (PCA). Os scores de PCA 1 e PCA2, bem como as medidas de fitness feminino, foram utilizados para verificar a seleção fenotípica através do método de Lande e Arnold [6].

Resultados e Discussão

Os dois primeiros eixos obtidos com a análise de PCA explicaram 53.3% da variação dos dados fenotípicos, com PC1 e PC2 tendo poder de explicação de 36.3% e 17%, respectivamente. Os atributos relacionados ao PC1 foram: comprimento do filete, comprimento do ginóforo e vista lateral da flor; para PC2 foram: altura máxima da flor e número total de flores nas inflorescências. Nós identificamos uma maior oportunidade de seleção para frutos em desenvolvimento ($I = 1.47$) e gradientes de seleção direcional para PC1 ($\beta = -0.38$; $p = 0.0130$) e para PC2 ($\beta = 0.59$; $p < 0.0001$).

Nossos resultados mostram que flores em pincel podem ter atributos selecionados por polinizadores, apesar de essa morfologia estar relacionada a sistema generalistas de polinização [2,3,4]. Nossos resultados corroboram com outros estudos mostrando que indivíduos com flores mais altas e atributos maiores são favorecidos, mostrando um maior fitness [7, 8].

Conclusões

Para sistemas de polinização generalistas é esperado que os distintos polinizadores exerçam diferentes pressões de seleção, que no fim se anulem. Porém em nosso estudo constatamos a ocorrência de seleção direcional para diferentes atributos de flores em pincel, frequentemente relacionadas a sistemas de polinização generalista.

Agradecimentos

À Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) e Fundação de Amparo a Ciência e Tecnologia (FACEPE) pelo apoio financeiro através de bolsas de estudo. Ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico - Projeto PELD-Catimbau pelo apoio logístico no campo.

Referências

- [1] Herrera CM (1990) Oikos 58: 277-288.
- [2] Moré M et al., (2006) Biological Journal of the Linnean Society 88: 579-592.
- [3] Soteris F et al., (2020) New Phytologist, 225, 985–998.
- [4] Amorin FW et al., (2013) Plant Biology, 15, 317-327
- [5] Fenster CB et al., (2004) Annual Review of Ecology and Systematics, 35, 375-403.
- [6] Lande R, Arnold SJ (1983) Evolution, 37, 1210-1226.
- [7] Diniz UM et al., (2019) Annals of Botany, 124, 809-818.
- [8] Stevold N, Agren J.(data) Journal of Plant Sciences, 171, 999-1009.

• ATRIBUTOS FLORAIS E POLINIZADORES DE *Capparis* Tourn. ex L. (CAPPARACEAE) STRICTO APG IV

Tipo de publicação: Resumo simples a ser publicado em anais

Evento: 5º Encontro de Biologia Vegetal (5º EBV)

Ano: 2022

Link dos anais: Ainda em construção pela comissão organizadora do evento.

Karine de Matos Costa^{1*}, Arthur Domingos de Melo², Isabel Cristina Machado³

1 – Doutoranda do Curso de Biologia Vegetal da Universidade Federal de Pernambuco - UFPE.

2 – Pós doutorando na Universidade de Pernambuco Campus Petrolina – UPE;

3 – Docente na Universidade Federal de Pernambuco– UFPE;

*karinecostabio@gmail.com

Palavras-chave: Atributo floral, Flor em pincel, Sistema de polinização

A família Capparaceae compreende 419 espécies com distribuição Pantropical, alocadas em 15 gêneros, sendo *Capparis* Tourn. ex L. o mais numeroso contendo 32% do total de espécies. As flores de Capparaceae possuem forma em pincel, sendo visitadas por vários grupos de animais: abelhas, beija flores, esfingídeos e morcegos. Este estudo se propõe a revisar a relação entre atrativos florais e sistemas de polinização em *Capparis*, a partir de dados incluídos numa lista de espécies obtida da plataforma Plants of the world online. Utilizamos os termos ("species or synonym") and ("Flower") em busca no Google Scholar e Capes Periódicos. Nós registramos informações sobre as flores, tais como, unidade de polinização, forma, cor, simetria, recurso e unidade de polinização. Também registramos informações sobre os polinizadores quando disponíveis. Analisamos as 135 espécies pertencentes ao gênero, das quais apenas 31% (n=42) possuíam alguma informação sobre os atributos florais e duas apresentaram informações sobre os polinizadores, *C. brevispina* DC. e *C. zeylanica* L. Considerando as 42 espécies com informações, para atributos florais, 89% (n=31) possuem flores dispostas em inflorescências. Apenas 6% (n=24) possuíam informação sobre a forma das flores e todas são em pincel. Quanto às cores, 75% (n=32) possuem flores brancas, 12% são brancas com a base dos filetes de cor distinta, 12% apresentam informações de mais de uma cor para as flores e apenas *C. siamensis* Kurz

possui estames verdes e pétalas de cor laranja. Sobre a simetria, 60% (n=15) possuem flores actinomorfas. Apenas as duas espécies que apresentaram informações sobre os polinizadores, possuem informação sobre o recurso, néctar. A espécie *C. brevispina* DC. é polinizada por: abelhas, borboletas e moscas, enquanto *C. zeylanica* L. é polinizada por borboletas e por um pássaro, *Nectarinia zeylonica* (Linnaeus, 1766). Espécies com flores do tipo pincel geralmente são associadas a sistemas de polinização generalistas por serem visitadas por diversos grupos de animais. Neste estudo identificamos os sistemas: 1) Polinização generalista e 2) Polinização por borboletas e aves, mostrando que é possível a ocorrência de sistemas de polinização direcionados em Capparaceae. Enfatizamos a necessidade da realização de estudos de ecologia de polinização para espécies dessa família.

14.ANEXO 1. LINKS DE NORMAS DAS REVISTAS PARA SUBMISSÃO DOS MANUSCRITOS

- **MANUSCRITO Nº 1: DIVERSIDADE FLORAL E SISTEMAS DE POLINIZAÇÃO DE FLORES EM PINCEL EM CAPPARACEAE**

Revista: [The Botanical Review](#)

Parágrafo inicial de descrição da revista: Por mais de meio século, The Botanical Review tem sido um periódico internacional líder, notado por seus artigos aprofundados sobre um amplo espectro de campos botânicos. Sistemática, fitogeografia, cladística, evolução, fisiologia, ecologia, morfologia, paleobotânica e anatomia são apenas alguns dos muitos assuntos que foram abordados. The Botanical Review reúne cientistas de destaque no campo, sintetiza o conhecimento atual sobre um assunto específico e promove o avanço da botânica, indicando as lacunas em nosso conhecimento e fornecendo novas perspectivas sobre o tópico.

Link de acesso para as normas da revista: <https://link.springer.com/journal/12229/submission-guidelines?IFA>

- **MANUSCRITO Nº 2: FLORAL REWARD AND MECHANICAL FIT OF BRUSH-TYPE FLOWERS TO NOCTURNAL AND DIURNAL POLLINATORS: AN ANALYSIS OF TWO SYMPATRIC CAPPARACEAE SPECIES**

Revista: [Folia Geobotanica](#)

Parágrafo inicial de descrição da revista: A Folia Geobotanica publica artigos nas áreas de ciência da vegetação, ecologia vegetal e sistemática vegetal. As áreas específicas de pesquisa de interesse são: 1. Ciência da vegetação e ecologia vegetal (Padrões de comunidades espaciais e temporais, Ecologia populacional, Ecologia de ecossistemas, Ecologia de invasão e Ecologia de conservação), 2. Sistemática vegetal (Botânica sistemática e evolutiva, Reconstruções filogenéticas, Filogeografia e biogeografia, Microevolução, Revisões taxonômicas).

Link de acesso para as normas da revista:

<https://link.springer.com/journal/12224/submission-guidelines?IFA>

- **MANUSCRITO Nº 3: O PASTOREIO BOVINO DIMINUI A APTIDÃO FEMININA, MAS NÃO A SELEÇÃO DISRUPTIVA MEDIADA POR POLINIZADORES EM FLORES DO TIPO PINCEL COM SISTEMA DE POLINIZAÇÃO GENERALISTA**

Revista: [Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematic](#)

Parágrafo inicial de descrição da revista: Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics (PPEES) publica artigos excelentes e instigantes de interesse geral para um público internacional nas áreas de ecologia vegetal, evolução e sistemática. De particular interesse são artigos aprofundados que fornecem uma ampla compreensão dos principais tópicos no campo. Há quatro edições por ano.

Link de acesso as normas da revista: <https://www.sciencedirect.com/journal/perspectives-in-plant-ecology-evolution-and-systematics/publish/guide-for-authors>