

UNIVERSIDADE FEDERAL DE UBERLÂNDIA

Instituto de Biologia

Ciências Biológicas – Bacharelado

THALES HENRIQUE AGUIAR FELIX

**Evolução correlacionada de características reprodutivas em *Mutisia* L.f
(Asteraceae).**

Uberlândia – MG

Outubro 2021

THALES HENRIQUE AGUIAR FELIX

**Evolução correlacionada de características reprodutivas em *Mutisia* L.f
(Asteraceae).**

Trabalho de Conclusão de Curso
apresentado ao Instituto de Biologia a fim de
obtenção do grau de Bacharelado no curso de
Ciências Biológicas na Universidade Federal de
Uberlândia.

Orientador: Prof. Dr. Vinícius Lourenço
Garcia de Brito (UFU)

Co-orientador: Dr. Marcelo Monge Egea
(UFU)

Uberlândia – MG

Outubro 2021

THALES HENRIQUE AGUIAR FELIX

**Evolução correlacionada de características reprodutivas em *Mutisia* L.f
(Asteraceae).**

Trabalho de Conclusão de Curso apresentado ao Instituto de Biologia a fim de
obtenção do grau de Bacharelado no curso de Ciências Biológicas na Universidade
Federal de Uberlândia, banca examinadora composta por:

Prof. Dr. Vinícius Lourenço Garcia de Brito (UFU)

Dr. Ana Flávia Alves Versiane (UFU)

MSc. Lílian Rodrigues Ferreira de Melo (UFU)

Uberlândia – MG

Outubro 2021

RESUMO

Ao longo da história evolutiva das Angiospermas as flores assumiram diversas formas, cores e tamanhos com mudanças nos atributos florais relacionadas tanto para a atração de visitantes florais quanto para a evitação de visitantes indesejados, alguns exemplos dessa relação dos atributos com sua função são: a presença de padrão de cor em uma flor para a atração de abelhas e o comprimento da corola que está relacionada com a inacessibilidade de recursos, um capítulo com seu tubo floral longo tem seus recursos mais inacessíveis para os visitantes sendo melhor explorados por beija-flores de bico longo, no caso de beija-flores de bico curto, ficam restritos as flores de tubo curto com seus recursos mais acessíveis. Nosso objetivo é descrever a história evolutiva da morfologia dos capítulos do gênero *Mutisia* junto com sua espécie irmã *Pachylaena atriplicifolia* e correlacionar a evolução entre esses atributos com o padrão de cor. De acordo com a hipótese filogenética proposta por Moreira et. al (2020), o gênero *Mutisia* apresenta 63 taxons com distribuição na América do Sul, 59 espécies localizadas na região dos Andes e 4 espécies no Brasil, Paraguai, Uruguai e Argentina, *Mutisia* possui capítulos grandes e vistosos, variando na sua morfologia tanto em tamanho, forma, cor e presença de padrão de cor estas mudanças podendo ser atribuídas por ser um grupo polinizado tanto por abelhas quanto beija-flores. Para a coleta de dados, obtivemos material para análise de 40 espécies do gênero *Mutisia* e 1 espécie do grupo irmão, *Pachylaena atriplicifolia*, totalizando 41 espécies. Os vouchers das espécies foram coletados a partir de herbários virtuais e a reconstrução de caracteres ancestrais foi utilizada a função *fastAnc* do pacote *phytools*. Para a correlação evolutiva entre a presença de padrão de cor e forma dos capítulos foi utilizado a função *gls* do pacote *nlme* e o pacote *geiger* todas as análises foram feitas no ambiente R. Atualmente no grupo as espécies apresentam capítulos grandes, mais vistoso e mais inacessíveis, mantendo o formato redondo, com exceção do clado *grandiflora*. Encontramos no possível ancestral do gênero capítulos pequenos, redondos, mais discretos e com suas recompensas mais acessíveis aos polinizadores. Não encontramos uma correlação entre a ausência de padrão de cor com a inacessibilidade dos recursos, indicando que estas mudanças ocorrem por diferentes pressões seletivas. O clado *grandiflora* evoluiu para capítulos maiores, mais alongados e sem padrão de cor, apresentando características de um grupo especializado em beija-flores de bico longo, este grupo habita especificamente o norte dos Andes no Equador, um ambiente com alta altitude e provavelmente com pouca disponibilidade de abelhas, assim a presença de capítulos alongados e sem padrão de cor nesse clado possivelmente não evoluiu para a teoria de evitação de abelhas e sim para garantir sua polinização especializando-se em beija-flores no topo dos morros.

Palavras chave: Especialização, morfologia, *Mutisia*, atributos florais;

ABSTRACT

Over the evolutionary history of the Angiosperms flowers took many forms, colors and shapes with changes on these floral traits related to attract pollinators or avoid unwanted visitors, some examples of these relations are: the presence of a color pattern in a flower to attract bees and the corolla length which is related to the inaccessibility of resources, a long capitula has it's resources more inaccessible to visitors being best visited by long-billed hummingbirds, short-billed hummingbirds become restricted to access resources on short capitule that has it's resources more accessible. Our objective is to describe the evolutionary history of the floral morphology in the capitule in the genus *Mutisia* as with it's sister species *Pachylaena atriplicifolia* and study the correlation of these morphological traits with color patterns. Following the phylogeny proposed in Moreira et. al (2020), the genus *Mutisia* is composed of 63 taxons spread in South America, 59 species occur in the Andean region and 4 species distributed in Brazil, Paraguay, Uruguay and Argentina, *Mutisia* species has a big and conspicuous capitula, it's morphology vary on size, shape, color and presence of color pattern being pollinated by bees or hummingbirds. For the data, we used 40 species of the genus *Mutisia* and it's sister *Pachylaena atriplicifolia*, with a total of 41 taxons. We collected vouchers available on virtual herbariums and made the reconstruction of it's ancestor characters with the function *fastAnc* in the package *phytools*. To make the correlation between corolla length and color patters we used the function *gls* in the package *nlme* and the package *geiger*, all analysis was made in R environment. Currently in the species of the group show big capitule, it's resources more inaccessible, more conspicuous and a round shape, with exception of the grandiflora clade. We found characters of the possible ancestor of *Mutisia* to show smaller capitula, more inconspicuous, more accessible and with a round shape. We couldn't find a correlation between color pattern and corolla length, stating that theses changes occurred by different evolutionary pressures. The clade grandiflora evolved to bigger capitula with an elongated shape and without color pattern, presenting characteristics of a group specialized in hummingbird pollination, this clade inhabits the north of the Andes in the Equator, an environment with high altitude and probably low occurrence of bees. So, the presence of elongated capitula without a color pattern in this clade maybe not be due to bee avoidance, but to guarantee pollination by specializing in hummingbirds on top of hills.

Key-words: Specialization, morphology, *Mutisia*, floral traits;

AGRADECIMENTOS

Sou imensamente grato a todos que deram suporte em minha jornada acadêmica e pessoal em todo o momento de minha vida. Em especial à minha mãe Miralva de Oliveira Aguiar que sempre me motivou a ser a melhor versão de mim mesmo, ao meu pai Rogério Henrique Felix da Silva que é meu melhor exemplo de determinação e dedicação, aos meus amigos que sempre serviram de modelo para quem eu quero ser, aos meus professores que o tempo investido em mim provou-se não ter sido em vão. Ao meu orientador e professor Vinicius Lourenço Garcia de Brito quem me mostrou o que é amar uma profissão e ao meu coorientador e tutor Marcelo Monge Egea que não mediu esforços para me ajudar em qualquer etapa do meu processo de aprendizado. Gostaria de agradecer também a UFU pelo espaço acadêmico que foi possibilitou que eu possa me orgulhar de tudo que fiz até hoje.

SUMÁRIO

INTRODUÇÃO	8
MATERIAL E MÉTODOS	11
Grupo de estudo	11
Análise filogenética	11
Coleta de dados morfológicos	11
Atributos morfológicos contínuos	12
Reconstrução dos atributos ancestrais	13
Correlação evolutiva entre padrão de cor e forma dos capítulos	13
RESULTADOS	13
Características morfológicas dos capítulos de <i>Mutisia</i>	13
Reconstrução dos atributos ancestrais	14
DISCUSSÃO	17
CONCLUSÃO	18
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	18

INTRODUÇÃO

A flor é uma das características mais importantes das angiospermas, pois permite uma reprodução mais segura e eficiente quando comparada às outras plantas. Todas as flores possuem características em comum, como o perianto, representado por sépalas e pétalas, e os órgãos reprodutivos, representados pelos estames e carpelos. Os órgãos florais podem ter diversas formas, cores e tamanhos, mas não necessariamente estão presentes em todos os grupos de angiospermas (Endress 2011; Soltis & Soltis 2014). Uma das grandes razões para a grande diversidade de flores são as diversas pressões seletivas relacionadas à polinização animal (Alcantara & Lohmann 2010; Smith 2010). De fato, a mudança de polinizador pode influenciar diretamente a evolução da morfologia floral (Fenster et al. 2004; Whittall & Hodges 2007; Gomes et al. 2014). Além disso, algumas flores evoluíram para evitar polinizadores menos eficientes ou mesmo herbívoros (Lunau et al. 2011; Barlow et al. 2017). Porém, ainda não está claro qual dessas respostas é predominante na história evolutiva da forma e da cor das flores.

Existem atributos florais que servem como atrativos para os polinizadores como a cor, a forma e a área de pouso e existem outros relacionados a disponibilidade e a acessibilidade aos recursos (Fornoff et al. 2016). Alguns desses atributos podem ser considerados adaptações que evoluíram em plantas que se especializaram em seus polinizadores mais efetivos (Stebbins 1970; Johnson & Anderson 2010; Rowe et al. 2020). Em alguns casos, o conjunto de atributos florais pode ser relacionado ao polinizador, formando uma síndrome de polinização (Faegri & van der Pijl 1979). Porém, em algumas plantas, os atributos florais podem sofrer pressões seletivas de diferentes grupos de polinizadores como abelhas e beija-flores (Borrell 2005; Whittall & Hodges 2007). Assim, as flores podem interagir não somente para atrair polinizadores, mas também para evitar visitantes não-eficientes. Algumas plantas, produzem néctar tóxico que impede a visita de pilhadores (Barlow et al. 2017), outras possuem cores não evidentes, ou ainda disponibilizam o recurso em partes florais inacessíveis para a maioria dos visitantes. Dessa forma, os atributos florais permitem a criação de um canal de comunicação entre a flor e seus polinizadores mais eficientes (Schiestl & Johnson 2013).

Na região do neotrópico, abelhas e beija-flores são dois grupos importantes que fazem parte de diversos sistemas de polinização em grandes famílias de angiospermas (Gottsberger 1986; Buzato et al. 2000; Vogel 2015). Os beija-flores se alimentam exclusivamente de néctar durante a polinização (Baum & Grant 2001). Já as abelhas, consomem néctar, mas também visitam flores para coletar pólen, óleos e perfumes, atuando muitas vezes como visitantes pouco eficientes (Dressler 1968; Jaycox 1970). Especificamente, abelhas e beija-flores são

grupos de visitantes florais sabidamente orientados pela visão (Briscoe & Chittka 2001; Rodríguez-Gironés & Santamaria 2004; Bergamo et al. 2016). Um dos atrativos visuais para as abelhas é a presença de padrões de cor nas flores. O padrão de cor nas flores está presente quando há diferenças de cores na parte periférica da corola e na parte interna da flor. Este atributo floral facilita a detecção das flores pelas abelhas pois agem como um guia floral (Kevan 1978; Ibara et al. 2002). Outro atrativo floral é a presença de pólen, pois ele é extremamente valioso para a alimentação das larvas de abelhas. Entretanto, as flores se aproveitam das abelhas para que estas carreguem determinada quantidade de pólen para a reprodução das plantas, contudo evitando que as abelhas coletem grandes quantidades de pólen. Ainda sobre a morfologia das flores, foi relatado que flores com tubos mais longos evitam que a maioria dos visitantes acessem o néctar, restringindo este recurso para apenas alguns visitantes com bico ou língua longa o suficiente para acessá-lo esse recurso (Bergamo et al. 2019). Portanto, a presença de um padrão de cor e uma morfologia floral com tubos mais curtos e diâmetros maiores podem ter evoluído de forma correlacionada em flores potencialmente visitadas por abelhas e flores sem padrão de cor e com morfologia floral com tubos mais longos e diâmetros menores evoluíram de forma correlacionada com a evitação de abelhas e conseqüentemente favorecendo a visitaçãõ de beija-flores.

Neste estudo, vamos descrever a história evolutiva da morfologia dos capítulos de *Mutisia*. Também iremos estudar a correlaçãõ evolutiva entre os atributos morfológicos e estes com o padrão de cor. Esperamos que os atributos morfológicos estejam correlacionados, indicando a presença de pressãõ de seleçãõ. Esperamos também que a evoluçãõ de capítulos mais inacessíveis esteja correlacionada à evoluçãõ de capítulos sem padrão de cor.

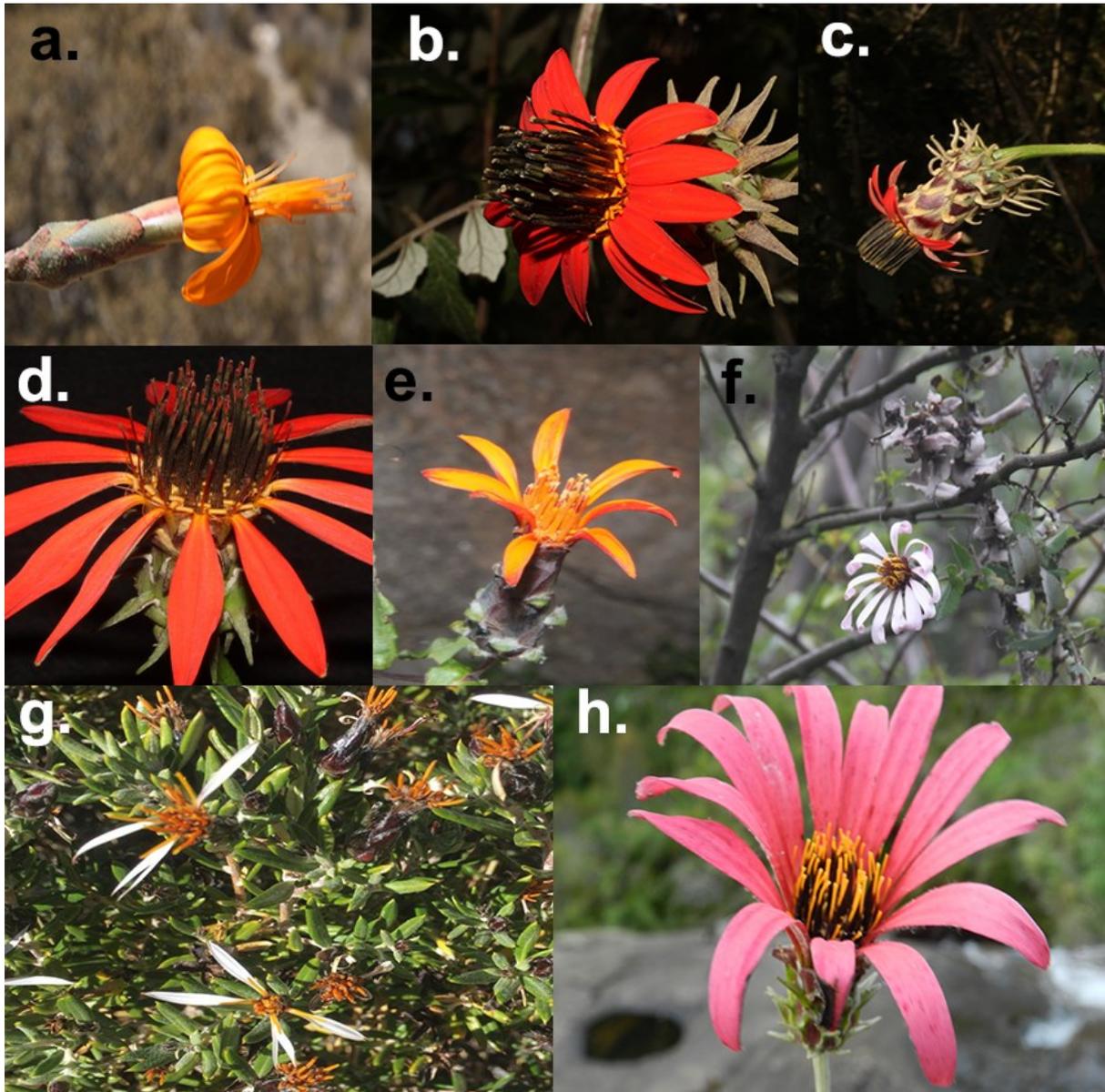


Figura 1: Capítulos de diversos representantes de *Mutisia*: a) *M. acuminata*; b, c) *M. campanulata*; d) *M. coccinea*; e) *M. lanigera*; f) *M. latifolia*; g) *M. ledifolia*; h) *M. lutzii*. Fotos: Marcelo Monge.

Representantes de *Mutisia* são polinizados tanto por abelhas quanto por beija-flores (Sazima et al. 1996; Buzato et al. 2000; Vogel 2015; Moreira-Muños et al. 2020). Plantas do gênero *Mutisia* que ocorrem nos Andes habitam diferentes seções do gradiente de altitude e apresentam diferentes visitantes. É visto que em baixas altitudes abelhas são polinizadores mais comuns e em elevadas altitudes a polinização por beija-flores é predominante (Arroyo et. al 1985), entretanto nas espécies que ocorrem no Brasil possuem visitação exclusiva por beija-flores e ocorrem tanto em ambientes montanos como em áreas de baixada (Sazima et al. 1996; Buzato et al. 2000; Monge 2011; Monge & Semir 2021).

MATERIAL E MÉTODOS

Grupo de estudo

Mutisia é um gênero de plantas perenes dentro da tribo Mutisieae, com folhas compostas, pinatífidas, que possuem o hábito lianescente, mas também existem espécies do gênero com forma de vida arbustiva ou arbustivo-almofadado (Cabrera 1965; Monge 2011). As flores de *Mutisia* estão dispostas em inflorescências com capítulos grandes e coloridos, apresentam flores dimorfas com as flores do raio femininas e as flores do disco são bissexuais (Cabrera 1965; Moreira-Muñoz et al. 2020). O gênero *Mutisia* contém 63 espécies que ocorrem na América do Sul, com 59 espécies localizadas na região dos Andes e 4 espécies, no Brasil, Paraguai, Uruguai e Argentina (Cabrera 1965; Monge 2011; Moreira-Muñoz et al. 2020).

Análise filogenética

Utilizamos a hipótese filogenética apresentada por Moreira-Muñoz et. al (2020) para abordar as questões levantadas aqui. Informações sobre os vouchers e maiores detalhes sobre a árvore filogenética podem ser encontradas no trabalho original (Moreira et. al 2020). Os táxons selecionados foram escolhidos de acordo com estudos anteriores (Luebert et al. 2009, Pasini et al. 2016, Sancho et al. 2018), em especial *Pachylaena atriplicifolia* D. Don ex Hook. & Arn., a espécie irmã de *Mutisia* (Panero & Funk 2008, Pasini et al. 2016). A filogenia estimada por máxima verossimilhança foi utilizada neste estudo, entretanto deletamos os grupos externos mais distantes, deixando apenas representantes de *Pachylaena* e *Mutisia*. Posteriormente, também deletamos as espécies que não obtivemos informações morfológicas ou de padrão de cor.

Coleta de dados morfológicos

Analisamos a morfologia do capítulo de espécies de *Mutisia* e *Pachylaena* coletadas totalizando 41 espécies. Para isso, selecionamos ao menos 3 imagens de vouchers relativos a cada uma das espécies estudadas no repositório fotográfico de coleções científicas do Global Biodiversity Information Facility (GBIF-2020). As informações de cada material analisado, bem como os dados brutos estão disponíveis sob demanda.

Para reconstruir os atributos ancestrais foram medidos a profundidade (i) e largura do involúcro (d), o comprimento total do capítulo (c), o comprimento da lígula (l), o raio do capítulo

(r) e a presença ou ausência de padrão de cor (Fig. 2). Esses dados morfométricos foram coletados diretamente a partir das imagens das exsicatas utilizando o programa ImageJ (Rueden 2017). A partir desses dados morfométricos, foram criados o índice de forma, tamanho, display e inacessibilidade dos capítulos de *Mutisia* (ver abaixo). Os dados de cor das flores do raio e do disco foram previamente coletados por Moreira-Muñoz et al (2020). O padrão de cor foi definido entre os valores “com padrão” quando as flores do raio e do disco possuem cores diferentes ou “sem padrão” quando as flores do raio e do disco têm cores iguais (Monge et al. em preparo).



Figura 2: *Mutisia coccinea*, representação visual das medidas utilizadas para reconstrução dos atributos ancestrais. A profundidade do involúcro foi medida em relação a base do capítulo até o ápice do involúcro (i), a largura do involúcro foi definida como seu diâmetro (d), o comprimento total do capítulo segue desde a base do involúcro até o ápice das anteras (c), o comprimento da lígula (l) é o valor do ápice da lígula até sua base e o raio do capítulo é a distância do ápice da lígula até o meio do capítulo (r). Foto: Marcelo Monge.

Atributos morfológicos contínuos

Os índices de forma, área, display e inacessibilidade do capítulo foram calculados para cada capítulo a partir das variáveis morfométricas. A forma do capítulo foi definida como a divisão entre o comprimento total do capítulo e a largura do involúcro, ou seja (c/d). Assim, valores mais altos indicam capítulos mais compridos e estreitos enquanto valores mais baixos indicam capítulos mais curtos e arredondados. O tamanho do capítulo foi definido como a área da elipse formada pelo comprimento total do capítulo e pela largura do involúcro, ou seja, $\pi * c/2 * d/2$. O display do capítulo foi definido como a área circular formada a partir do

raio do capítulo, ou seja, $\pi * r^2$. Por fim, a inacessibilidade foi definida como a profundidade do involúcro, ou seja, i .

Reconstrução dos atributos ancestrais

Para a verificação da presença de atributos conservados ou homoplasias e para inferir quantas vezes um atributo surgiu ao longo do tempo evolutivo, nós realizamos uma análise de reconstrução de caracteres ancestrais. Os atributos contínuos que foram reconstruídos são: o tamanho, forma, display e inacessibilidade dos capítulos. Para a reconstrução da história evolutiva desses atributos foi utilizada a função *fastAnc* do pacote estatístico *phytools* (Revell 2012) no ambiente R 3.5.1 (R Core Team 2018).

Correlação evolutiva entre padrão de cor e forma dos capítulos

Para testar a correlação evolutiva entre os diferentes atributos morfológicos dos capítulos utilizamos a abordagem de contrastes filogenéticos (Felsenstein 1989), usando a função *pic* do pacote *ape* (Paradis & Schliep 2019). Também testamos se há correlação evolutiva entre o padrão de cor e a inacessibilidade, utilizando o método quadrados mínimos filogenéticos generalizados que visa verificar se existe uma relação entre duas (ou mais) variáveis, através dos pacotes estatísticos *nlme* (Pinheiro et al. 2018) e *geiger* (Harmon et al. 2008). Todas as análises foram feitas no ambiente R (R Core Team 2018).

RESULTADOS

Características morfológicas dos capítulos de *Mutisia*

Nós obtivemos material para análise de 40 espécies do gênero *Mutisia* e uma espécie do grupo irmão, *Pachylaena atriplicifolia*, totalizando 41 espécies. O comprimento do capítulo variou desde curto em *M. ledifolia* Decne ex Wedd. com $1,97 \pm 0,48$ cm de comprimento total, até capítulos longos, como em *M. grandiflora* Bomp. com comprimento total de $12,39 \pm 2,58$ cm. O comprimento do involúcro também foi menor em *M. ledifolia* com $1,55 \pm 0,27$ cm, sendo que o maior comprimento do involúcro ocorreu em *M. magnifica* C. Ulloa & P. Jorg. com $6,75 \pm 0,94$ cm. O menor diâmetro dos capítulos dentre as espécies pertence à *M. linifolia* Hook. com 0,51 cm sem valor de variância, o maior diâmetro ocorreu em *M. mandoniana* Wedd. ex Cabrera com $4,36 \pm 0,85$ cm. *Mutisia linifolia* teve também o menor raio do capítulo com 1,31 cm sem valor de variância e o maior raio em *M. magnifica* com $11,11 \pm 0,04$ cm. Em relação

ao tamanho das lígulas, *M. linifolia* também foi o menor com 0,94 cm de comprimento sem valor de variância e as maiores lígulas estão em *M. grandiflora* com $5,29 \pm 1,37$ cm.

Os menores capítulos encontrados são os da espécie *M. ledifolia* com 0,9 cm² enquanto que os maiores ocorrem em *M. grandiflora* com 29,06 cm². A forma dos capítulos, entre mais arredondada e mais alongada, estão representadas em *P. atriplicifolia* com o valor mais arredondado de 1,11 e *M. orbignyana* Wedd. a mais alongada com índice de 7,33. O display dos capítulos menos vistosos teve como valor de 5,39 cm² em *M. linifolia* e o capítulo mais vistoso é representado por *M. magnifica* com valor de 388,06 cm². Já a inacessibilidade das flores foi medida de acordo com o comprimento do involúcro, sendo *M. ledifolia* a menos inacessível e *M. magnifica* a mais inacessível.

Reconstrução dos atributos ancestrais

O ancestral do gênero *Mutisia* provavelmente tinha capítulos pequenos, arredondados, pouco vistosos e com baixa inacessibilidade (Fig. 3). Ao longo da história evolutiva do gênero evoluíram pelo menos 5 vezes capítulos maiores, mais arredondados, vistosos e mais inacessíveis no clado Atlântico (*M. campanulata* Less. e *M. coccinea* A.St.-Hil.), como nas espécies irmãs *M. alata* Hieron. e *M. anderssonii* Sodiro ex. Hieron e individualmente nas espécies *M. mandoniana*, *M. macrophylla* Phil. e *M. kurtzii* R.E.Fr. No clado grandiflora (*M. magnifica*, *M. grandiflora*, *M. clematis* L.f., *M. microphylla* Wild. ex DC., *M. lehmanii* Hieron. e *M. microcephala* Sodiro ex Cabrera), essa alteração morfológica foi muito mais expressiva tendo os capítulos maiores, mais vistosos e mais inacessíveis, porém, esse mesmo clado apresenta capítulos muito mais alongados que em qualquer outra linhagem do grupo. Houve uma diminuição do tamanho dos capítulos no clado ilicifolia (*M. brachyantha* Phil., *M. ilicifolia* Cav., *M. latifolia* D.Don, *M. oligodon* Poepp. & Endl. e *M. spinosa* Hook. & Arn.).

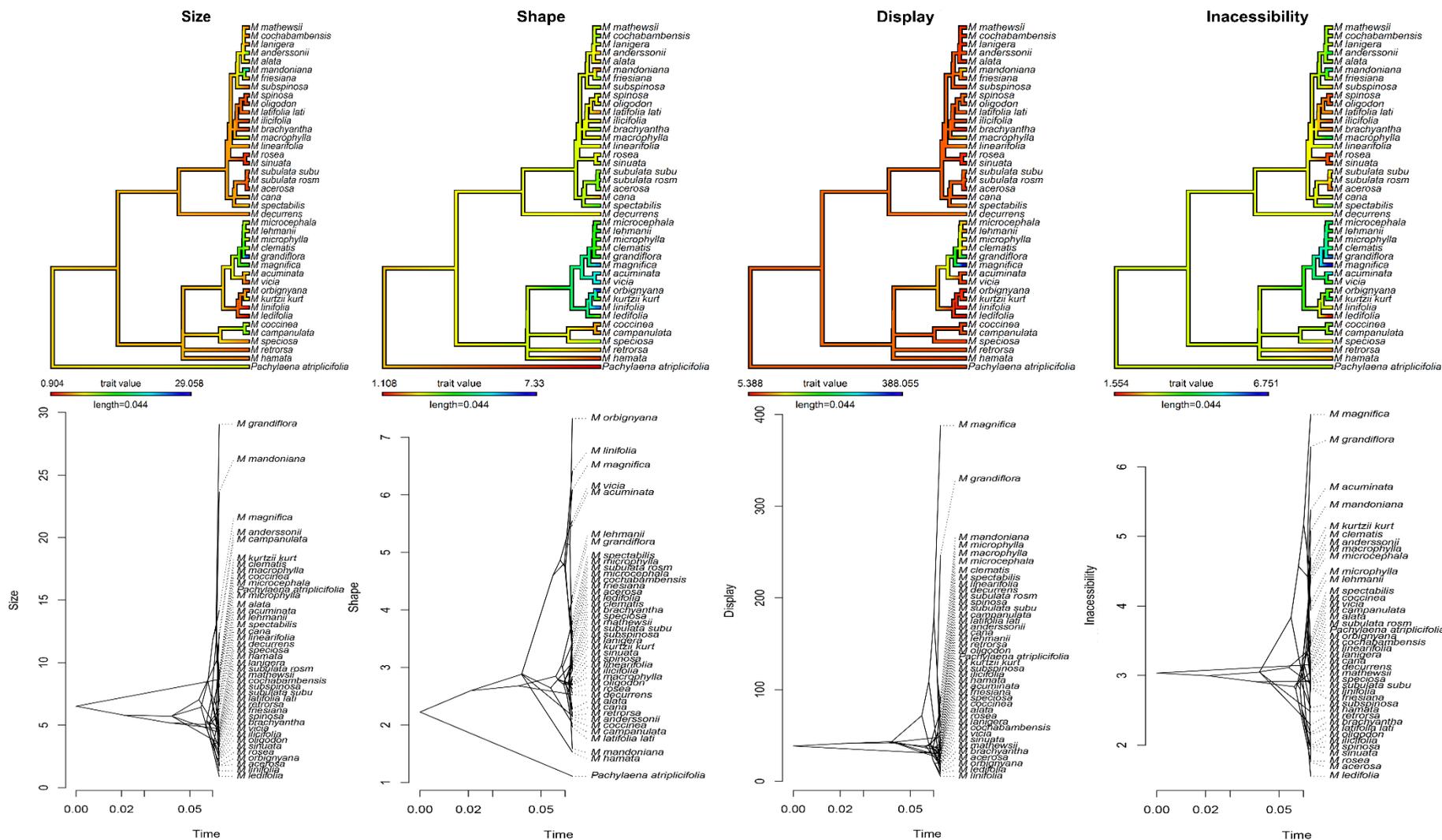


Figura 3: Filogenia e fenograma de *Mutisia* divididos em colunas para cada atributo morfológico. Valores em vermelho na reconstrução dos atributos ancestrais representam atributos morfológicos menores e em azul os maiores. Fenograma indicando valores esperados dos atributos morfológicos do ancestral do grupo de *Mutisia* e dispersão do clado.

Correlação evolutiva entre os atributos

Na história evolutiva de *Mutisia*, quando houve a evolução de capítulos maiores, estes capítulos ficaram mais vistosos, mais inacessíveis e mais arredondados com o exemplo mais expressivo em *M. mandoniana* (Fig. 4). Os contrastes filogenéticos do tamanho dos capítulos correlacionou positivamente com os contrastes filogenéticos do display e da inacessibilidade dos capítulos ($\text{Corr}_{\text{Size-Display}}: 0,842^{***}$; $\text{Corr}_{\text{Size-Inaccessibility}}: 0,909^{***}$). Já a correlação dos contrastes filogenéticos entre tamanho e forma foi negativo ($\text{Corr}_{\text{Size-Shape}}: -0,581^{***}$). Não encontramos correlação entre a evolução do padrão de cor e da inacessibilidade aos recursos do capítulo ($\text{NumDF} = 1$; $F = 0,0014$; $p > 0,05$; Fig. 4). Vale ressaltar que, apesar de capítulos grandes, vistosos e inacessíveis no clado grandiflora, estes também são alongados, ao contrário da tendência geral para o grupo, com exemplo mais expressivo em *M. magnifica*. Nesse clado, todas as espécies não apresentam padrão de cor.

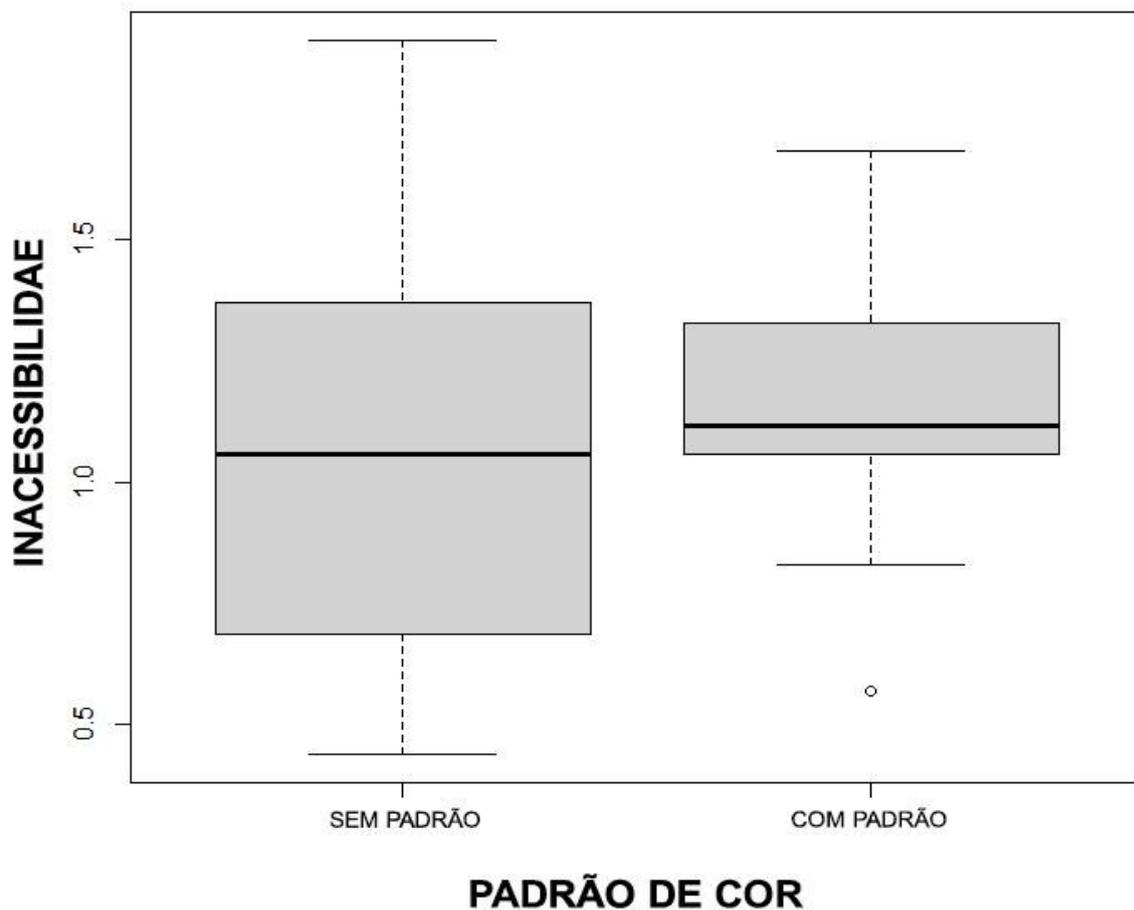


Figura 4: Correlação evolutiva entre a inacessibilidade dos recursos presentes no capítulo e o padrão de cor.

DISCUSSÃO

Os capítulos das espécies do clado *Mutisia* e *Pachylaena* aqui estudados apresentam grande variação em todos os seus atributos morfológicos. Os capítulos das espécies variaram em até uma ordem de grandeza, com espécies com múltiplos capítulos pequenos e espécies com capítulos grandes e singulares. Esses capítulos também podem variar entre arredondados e alongados. O ancestral de *Mutisia* provavelmente tinha capítulos menores, mais arredondados, mais discretos e com seus recursos mais acessíveis. Ao longo da história evolutiva do grupo, o surgimento de capítulos maiores foi acompanhado por um aumento no display e na inacessibilidade, porém não por uma forma mais alongada dos capítulos. Especificamente, o clado grandiflora evoluiu capítulos maiores, mais vistosos, mais inacessíveis e também mais alongados. Neste clado, algumas espécies apresentam os maiores valores de display e inacessibilidade de todo o grupo estudado. Apesar de esperarmos uma correlação evolutiva entre a ausência de padrão de cor e a inacessibilidade dos capítulos, a evolução do tamanho do involúcro não depende da evolução do padrão de cor.

O comprimento da corola pode estar relacionado com a interação entre flores e beija-flores (Maglianesi et al. 2014; Bergamo et al. 2017). Seguindo esse raciocínio, corolas maiores são atributos morfológicos diretamente relacionados com beija-flores de bico longo (Bergamo et al. 2018). Diferente do resto do grupo de estudo, o clado grandiflora evoluiu para capítulos maiores, mais alongados e sem padrão de cor, apresentando então características de um grupo especializado em beija-flores de bico longo. A polinização especializada por beija-flores é um processo gradual vindo de uma polinização por insetos para os vertebrados, porém este processo não promove maior especiação no grupo (Abrahamczyk, 2015). Futuros estudos poderão ser feitos para comparar as taxas de diversificação do clado grandiflora com o resto de *Mutisia*.

Não encontramos relação entre a ausência de padrão de cor e a inacessibilidade dos capítulos, apesar do clado grandiflora não apresentar padrão de cor e apresentarem tubos longos que dificultam o acesso ao néctar. Interessantemente, essa associação não evoluiu em outras linhagens de *Mutisia*. O clado grandiflora é especializado na polinização por beija-flores, porém, a ausência de padrão de cor e a inacessibilidade aos recursos não evoluíram sob a mesma pressão de seleção no grupo como um todo. O clado grandiflora habita especificamente o norte dos Andes no Equador (Moreira-Munoz et al. 2020), um ambiente com alta altitude e provavelmente com pouca disponibilidade de abelhas. Assim, a presença de capítulos alongados e sem padrão de cor nesse clado possivelmente não evoluiu para evitação de abelhas e sim para garantir sua polinização especializando-se em beija-flores no topo dos morros, entretanto nas espécies que ocorrem no Brasil (*M. campanulata* Less., *M.*

coccinea A. St.-Hill; *M. speciosa* Aiton ex Hook.) possuem visitação exclusiva por beija-flores e ocorrem tanto em ambientes montanos como em áreas de baixada (Sazima et al. 1996; Buzato et al. 2000; Monge 2011; Monge & Semir 2021).

CONCLUSÃO

O ancestral de *Mutisia* apresentou capítulos pequenos, menos vistosos e arredondados, ao longo de sua história evolutiva. Porém, atualmente, o grupo apresenta alta variação morfológica com tendência à capítulos maiores e mais vistosos. A presença de padrão de cor não apresentou correlação com o tamanho ou forma dos capítulos, indicando que estes atributos evoluíram de forma independente. O clado supertrochilófilo grandiflora apresenta um evento contrário à tendência evolutiva do grupo, presente na zona de endemismo no norte dos Andes, um local escasso em abelhas. Este clado evoluiu para capítulos grandes, alongados, vistosos e sem padrão de cor tornando-se especializado na polinização por beija-flores de bico longo. Futuros estudos poderão ser feitos para comparar se este evento de especificação promoveu um aumento na diversificação do clado.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

Alcantara, S. & Lohmann, L. G. 2010. Evolution of floral morphology and pollination system in Bignoniaceae (Bignoniaceae). *American Journal of Botany* 95(5): 782 - 796.

Arroyo, M. T. K., Armesto, J. J. & Primack, R. B. 1985. Community studies in pollination ecology in the high temperate Andes of central Chile II. effect of temperature on visitation rates and pollination possibilities. *Plant Systematics and Evolution* 149(3-4): 187 - 203.

Baldwin, B. G. & Markos, S. 1998. Phylogenetic utility of the external transcribed spacer (ETS) of 18S–26S rDNA: congruence of ETS and ITS trees of *Calycadenia* (Compositae). *Molecular Phylogenetics and Evolution* 10: 449 - 463.

Barlow, S. E., Wright, G. A., Ma, C., Barberis, M., Farrell, I. W., Marr, E. C. & Stevenson, P. C. 2017. Distasteful nectar deters floral robbery. *Current Biology* 27(16): 2552 - 2558.

Baum, K. A. & Grant, W. E. 2001. Hummingbird foraging behavior in different patch types: simulation of alternative strategies. *Ecological Modelling* 137: 201 - 209.

Bergamo, P. J., Rech, A. R., Brito, V. L. G. & Sazima, M. 2016. Flower colour and visitation rates of *Costus arabicus* support the “bee avoidance” hypothesis for red-reflecting hummingbird-pollinated flowers. *Functional Ecology* 30(5): 710 - 720.

Bergamo PJ, Wolowski M, Maruyama PK, Vizentin-Bugoni J, Carneiro LG, Sazima M. 2017. The potential indirect effects among plants via shared hummingbird pollinators are structured by phenotypic similarity. *Ecology* 98: 1849 - 1858.

Bergamo PJ, Wolowski M, Maruyama PK, Vizentin-Bugoni J, Sazima M. 2018. Trait patterns across space and time suggest an interplay of facilitation and competition acting on Neotropical hummingbird-pollinated plant communities. *Oikos* 127: 1690 - 1700.

Bergamo, P. J., Wolowski, M., Telles, F. J., Brito, V. L. G., Varassin, I. G. & Sazima, M. 2019. Bracts and long-tube flowers of hummingbird-pollinated plants are conspicuous to hummingbirds but not to bees. *Biological Journal of the Linnean Society*. 1 - 12.

Borrell, B. J. 2005. Long tongues and loose niches: Evolution of euglossine bees and their nectar flowers. *Biotropica* 37(4): 664 - 669.

Briscoe, A. D. & Chittka, L. 2001. The evolution of color vision in insects. *Annual Review of Entomology* 46(1): 471 - 510.

Buzato, S., Sazima, M. & Sazima, I. 2000. Hummingbird-pollinated floras at three atlantic forest sites. *Biotropica* 32(4b): 824 - 841.

Cabrera, A. L. 1965. Revisión del género *Mutisia* (Compositae). *Op. Lilloana* 13: 5 - 227.

Dressler, R. L. 1968. Pollination by euglossine bees. *Evolution* 22(1): 202.

Dyer, A. G., Garcia, J. E., Shrestha, M. & Lunau, K. 2015. Seeing in colour: a hundred years of studies on bee vision since the work of the Nobel laureate Karl von Frisch. *Proceedings of the Royal Society of Victoria* 127(1): 66.

Endress, P. K. 2011. Evolutionary diversification of the flowers in angiosperms. *American Journal of Botany* 98(3): 379 - 936.

Faegri, K., van Der Pijl, L. 1979. Principles of pollination ecology. Oxford: Pergamon. 248pp.

Felsenstein J. 1989. PHYLIP - phylogeny inference package, version. 3. 2. *Cladistics* 5: 164 - 166.

Fenster, C. B., Armbruster, W. S., Wilson, P., Dudash, M. R. & Thomson, J. D. 2004. Pollination syndromes and floral specialization. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics* 35(1): 375 - 403.

Fornoff, F., Klein, A.-M., Hartig, F., Benadi, G., Venjakob, C., Schaefer, H. M. & Ebeling, A. 2017. Functional flower traits and their diversity drive pollinator visitation. *Oikos* 126(7): 1020 - 1030.

Gomes, J. M., Perfectti, F. & Klingenberg, C. P. 2014. The role of pollinator diversity in the evolution of corolla-shape integration in a pollination-generalist plant clade. *Phil. Trans. R. Soc. B.* 369: 20130257.

Gottsberger, G. 1985. Some pollination strategies in neotropical savannas and forests. *Plant Systematics and Evolution* 152: 29 - 45.

Harmon L. J., Weir J. T., Brock C. D., Glor R. E. & Challenger, W. 2008. GEIGER: investigating evolutionary radiations. *Bioinformatics* 24: 129 - 131.

Herrera, G., Zagal, J. C., Diaz, M., Fernández, M. J., Vielma, A., Cure, M. & Palacios, A. G. 2008. Spectral sensitivities of photoreceptors and their role in colour discrimination in the green-backed firecrown hummingbird (*Sephanoides sephaniodes*). *Journal of Comparative Physiology A* 194(9): 785 - 794.

Ibarra, N. H., Giurfa, M. & Vorobyev M. 2002. Discrimination of coloured patterns by honeybees through chromatic and achromatic cues. *Journal of Comparative Physiology A: Sensory, Neural, and Behavioral Physiology* 188(7): 503 - 512.

Jaycox, E. R. 1970. Honey bee foraging behavior: responses to queens, larvae, and extracts of larvae. *Annals of the Entomological Society of America* 63(6): 1689 - 1694.

Kevan, P. G. 1978. Floral coloration, its colorimetric analysis and significance in anthecology. *The Pollination of Flowers by Insects. Linnean Society Symposium Series* 6: 51 - 78.

Johnson, S. D. & Anderson, B. 2010. Coevolution between food-rewarding flowers and their pollinators. *Evolution: Education and Outreach* 3(1): 32 - 39.

Luebert, F., Wen, J. & Dillon, M. O. 2009. Systematic placement and biogeographical relationships of the monotypic genera *Gypothamnium* and *Oxyphyllum* (Asteraceae: Mutisioideae) from the Atacama Desert. *Botanical Journal of the Linnean Society* 159: 32 - 51.

Lunau, K., Papiorek, S., Eltz, T. & Sazima, M. 2011. Avoidance of achromatic colours by bees provides a private niche for hummingbirds. *Journal of Experimental Biology* 214(9): 1607 - 1612.

Maddison W. P., Midford P. E. & Otto S. P. 2007. Estimating a binary character's effect on speciation and extinction. *Systematic Biology*. 56: 701 - 710.

Markos, S. & Baldwin, B. G. 2001. Higher-level relationships and major lineages of *Lessingia* (Compositae, Astereae) based on nuclear rDNA internal and external transcribed spacer (ITS and ETS) sequences. *Systematic Botany* 26: 168 - 183.

Maglianesi, M. A., N. Blüthgen, K. Böhning-Gaese, and M. Schleuning. 2014. Morphological traits determine specialization and resource use in plant-hummingbird networks in the Neotropics. *Ecology* 95:3325 - 3334.

Monge, M. 2011. As tribos Barnadesieae e Mutisieae s.l. (Asteraceae) no estado de São Paulo, Brasil. Dissertação de Mestrado, Universidade Estadual de Campinas 1 - 227.

Monge, M. & Semir, J. 2021. Mutisia in flora do Brasil 2020 em construção. Jardim Botânico do Rio de Janeiro. Disponível em:

<<http://floradobrasil.jbrj.gov.br/reflora/floradobrasil/FB27298>>

Moreira-Muñoz, A., Scherson, R. A., Luebert, F., Román, M. J., Monge, M., Diazgranados, M. & Silva, H. 2020. Biogeography, phylogenetic relationships and morphological analyses of the South American genus *Mutisia* L.f. (Asteraceae) shows early connections of two disjunct biodiversity hotspots. *Organisms Diversity & Evolution*.

Panero, J. L. & Funk, V. A. 2008. The value of sampling anomalous taxa in phylogenetic studies: major clades of the Asteraceae revealed. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 47: 757 - 782.

Paradis, E. & Schliep, K. (2019). Ape 5.0: an environment for modern phylogenetics and evolutionary analyses in R. *Bioinformatics* 35: 526 - 528.

Pasini, E., Funk, V. A., de Souza-Chies, T. T. & Miotto, S. T. S. 2016. New insights into the phylogeny and biogeography of the Gerberacomplex (Asteraceae: Mutisieae). *Taxon*, 65, 547 - 562.

Pinheiro J, Bates D, Debroy S, Sarkar D & R CORE TEAM, 2018. nlme: Modelos de efeitos mistos lineares e não-lineares. Versão do pacote R 3.1-137. Disponível em: <<https://CRAN.R-project.org/package=nlme>>

R CORE TEAM 2018. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna. Disponível em: <<https://www.Rproject.org>>

Revell, L. J. 2012. Phytools: an R package for phylogenetic comparative biology (and other things). *Methods in Ecology and Evolution* 3: 217 - 223.

Rodríguez-Gironés, M. A. & Santamaría, L. 2004. Why are so many bird flowers red? *PLoS Biology* 2(10): e350.

Rowe, L., Gibson, D., Bahlai, C. A., Gibbs, J., Landis, D. A. & Isaacs, R. 2020. Flower traits associated with the visitation patterns of bees. *Oecologia* 193: 511 - 522.

Rueden, C. T., Schindelin, J., Hiner, M. C., DeZonia, B. E., Walter, A. E., Arena, E. T. & Eliceiri, K. W. 2017. ImageJ2: ImageJ for the next generation of scientific image data. *BMC Bioinformatics*, 18(1).

Sancho, G., Katinas, L., Viera Barreto, J. N., Moreira-Muñoz, A. & Luebert, F. 2018. Phylogenetic relationships and generic reassessment of *Proustia* and allies (Compositae: Nassauvieae). *Taxon* 67: 113 - 129.

Stamatakis, A. 2014. RaxML version 8: a tool for phylogenetic analysis and post-analysis of large phylogenies. *Bioinformatics* 30: 1312 - 1313.

Sazima, I., Buzato, S. & Sazima, M. 1996. An assemblage of hummingbird-pollinated flowers in a montane forest in Southeastern Brazil. *Botanica Acta* 109(2): 149 - 160.

Schiestl, F. P. & Johnson, S. D. 2013. Pollinator-mediated evolution of floral signals. *Trends in Ecology & Evolution* 28(5): 307 - 315.

Smith, S. D. 2010. Using phylogenetics to detect pollinator-mediated floral evolution. *New Phytologist* 188(2): 354 - 363.

Soltis, P.S & Soltis, D. E. 2014. Flower diversity and angiosperm diversification. *Flower Development* 85 - 102.

Stebbins G. L. 1970. Adaptive radiation of reproductive characteristics in Angiosperms, I: pollination mechanisms. *Annual Review of Ecology and Systematics* 1: 307 - 326.

Taberlet, P., Gielly, L., Pautou, G. & Bouvet, J. 1991. Universal primers for amplification of three non-coding regions of chloroplast DNA. *Plant Molecular Biology* 17: 1105 - 1109.

Ulloa Ulloa, C. & Jørgensen, P. 1996. A new species of *Mutisia* (Compositae-Mutisieae) from Ecuador. *Novon* 6: 131 - 133.

Vogel, S. 2015. Vertebrate pollination in compositae: Floral syndromes and field observations. *Stapfia* 103: 5 - 26.

White, T. M., Bruns, T., Lee, S. & Taylor, J. 1990. Amplification and direct sequencing of fungal ribosomal RNA for phylogenetics. In M. A. Innis, D. H. Gelfand, J. J. Sninsky, & T. J. White (Eds.), *PCR protocols: a guide to methods and applications* 315 - 321.

Westerkamp, C. 1996. Pollen in bee-flower relations some considerations on melittophily. *Botanica Acta* 109(4): 325 - 332.

Westerkamp, C. 1997. Keel blossoms: Bee flowers with adaptations against bees. *Flora* 192(2): 125 - 132.

Whittall, J. B. & Hodges, S. A. 2007. Pollinator shifts drive increasingly long nectar spurs in columbine flowers. *Nature* 447(7145): 706 - 709.