



Modularidade e especificidade de polinização em uma Asteraceae e uma Melastomataceae

Murillo Fernando Rodrigues

RESUMO: Grande parte dos organismos são modulares, uma vez que podem ser divididos em partes que funcionam quase independentemente de outras partes. Plantas com polinização especialista têm suas partes floral e vegetativa desacopladas. Dado que melastomatáceas são visitadas por poucas espécies de abelhas e asteráceas são visitadas por muitos grupos funcionais, hipotetizei que a melastomatácea apresentaria maior desacoplamento entre partes floral e vegetativa do que a asterácea. Coletei indivíduos de uma espécie de cada família e analisei as correlações entre características florais e vegetativas. As correlações médias entre partes floral e vegetativa foram similarmente baixas para as duas espécies. Esse padrão pode ser explicado por um desacoplamento entre as partes floral e vegetativa ao longo do desenvolvimento dos capítulos de asteráceas. Plantas com polinização por vibração, como algumas melastomatáceas, podem possuir módulos intra-florais, resultado da interação direta entre polinizador e estame.

PALAVRAS-CHAVE: genética quantitativa, integração fenotípica, ontogenia, polinização por vibração, *Pterolepis glomerata*, *Wedelia paludosa*

INTRODUÇÃO

Grande parte dos organismos são modulares, uma vez que podem ser divididos em partes que funcionam quase independentemente de outras partes. Essas partes que funcionam independentemente de outras podem ser consideradas módulos, pois são um conjunto de características de um organismo que se correlacionam fortemente entre si, mas que não se correlacionam com outras características do organismo (Berg, 1960). Os módulos podem ser relacionados à função ou ao desenvolvimento. Um módulo funcional é composto por um grupo de caracteres que agem conjuntamente para exercer alguma função, como as mandíbulas superior e inferior de um mamífero, que conjuntamente realizam a mastigação (Wagner *et al.*, 2007). Já um módulo de desenvolvimento é uma parte do embrião que se forma e diferencia de maneira independente de outras partes (Wagner *et al.*, 2007), como por exemplo os discos imaginiais de insetos holometábolos, os quais se desenvolvem e formam, cada um, uma parte específica do inseto adulto.

Módulos podem ser formados quando duas ou mais características influenciam a aptidão de uma maneira interativa, processo denominado de seleção correlacional (Endler, 1986). Um exemplo clássico de seleção correlacional ocorre nas flores com polinização específica. A flor é um órgão reprodutivo constituído por partes que exercem conjuntamente uma função, a de atrair polinizadores e receber

pólen. Por causa da ligação funcional entre as partes florais, a efetividade da flor em atrair visitantes e permitir a polinização é determinada pela capacidade da flor de funcionar como um todo (Herrera *et al.*, 2002). Por isso, a seleção natural deve favorecer a coordenação funcional entre as partes florais (Gómez *et al.*, 2013). Isto é, polinizadores exercem pressão seletiva para mudanças conjuntas nas diferentes estruturas da flor: se uma estrutura mudar, há pressão para que outra mude conjuntamente, mantendo, assim, a função. Como os polinizadores interagem diretamente com a flor e não com as partes vegetativas, estes exercem pressão seletiva estritamente sobre a flor.

Uma maneira de se estudar seleção correlacional e modularidade em plantas é investigando espécies que possuem diferentes graus de especificidade de polinização. Uma planta que é polinizada por um grupo funcional específico está sujeita a uma forte pressão seletiva para uma morfologia floral mais estável, isto é, que permita a interação entre a flor e o polinizador (Berg, 1960). Essa seleção sobre as partes florais pode levar à formação de módulos: um constituído das estruturas florais e outro das estruturas vegetativas. Neste caso, dizemos que a evolução do módulo floral se desacopla da evolução do módulo vegetativo. Por outro lado, quando uma planta é polinizada por grupos funcionais muitos distintos ou é polinizada pelo vento, não há uma

forte pressão específica sobre a flor e, portanto, essa estrutura continua variando conjuntamente com as estruturas vegetativas. Então, espera-se um maior desacoplamento entre as partes floral e vegetativas de plantas com polinização mais específica.

Melastomatáceas e asteráceas podem ser sistemas de estudo interessantes, pois possuem polinização especialista e generalista, respectivamente. Algumas espécies da família Melastomataceae possuem um tipo bem específico de polinização, a polinização por vibração. Espécies que possuem esse tipo de polinização têm uma antera especializada (chamada de antera poricida), a qual libera o pólen quando ocorre vibração dessa estrutura. Poucas espécies de abelhas conseguem realizar a vibração necessária para liberar o pólen das anteras e, por isso, espécies de Melastomataceae com polinização por vibração são especializadas em poucos polinizadores. Já as asteráceas constituem um sistema de estudo interessante, pois possuem uma morfologia floral bem distintiva. Plantas dessa família possuem uma inflorescência na forma de capítulo. O capítulo é uma estrutura formada por várias flores que se juntam e se especializam: as flores da borda, por exemplo, desenvolvem a lígula, a qual faz o papel da pétala. Podemos, então, considerar o capítulo como uma flor funcional (Berg, 1960; Armbruster *et al.*, 1999). Em geral, as asteráceas têm sistema de polinização generalista, sendo visitadas por muitos grupos funcionais de polinizadores, como Lepidoptera, Hymenoptera, Diptera e Coleoptera (Liporoni, 2016).

Meu objetivo é responder como a especificidade de polinização em uma melastomatácea, com polinização específica, e uma asterácea, com polinização generalista, influencia o padrão de modularidade nessas espécies. Minha hipótese é que a melastomatácea deve possuir um maior desacoplamento entre as partes floral e vegetativa do que a asterácea.

MATERIAL & MÉTODOS

Modelos de estudo

Pterolepis glomerata (Melastomataceae) é uma herbácea nativa do Brasil que é visitada por poucas espécies de abelhas (Pinheiro, 1995). Essa espécie possui anteras poricidas e é visitada por *Xylocopa ordinaria* (Apidae), uma espécie de abelhas especializada em vibração. Assim, é razoável supor que *P. glomerata* é polinizada por vibração. Por isso, apenas um pequeno grupo funcional de abelhas seria capaz de realizar a polinização de *P. glomerata*.

Wedelia paludosa (Asteraceae) é uma herbácea

nativa do Brasil que ocorre na restinga. Essa espécie apresenta uma inflorescência, a qual pode ser considerada como uma flor funcional (Berg, 1960; Armbruster *et al.*, 1999), e que é visitada por muitos grupos funcionais de polinizadores, como Lepidoptera, Hymenoptera, Diptera e Coleoptera (Liporoni, 2016).

Coleta de dados

Busquei por indivíduos de *Pterolepis glomerata* e *Wedelia paludosa* pelo bairro do Guaraú, no município de Peruíbe, em julho de 2016. Escolhi arbitrariamente e coletei 20 indivíduos de *P. glomerata* e 25 indivíduos de *W. paludosa*. Para *P. glomerata*, medi o comprimento e a largura da pétala; comprimento da antera do estame antepétalo (mais externo), e comprimento, largura e comprimento do pecíolo da folha mais próxima da flor (Figura 1). Para *W. paludosa*, medi o diâmetro da flor funcional; diâmetro do capítulo, comprimento da lígula; comprimento e a largura da folha mais próxima da flor funcional, e comprimento do entrenó mais próximo da flor (Figura 2). Dentre as estruturas que não eram únicas nos indivíduos ou nas flores (e.g., flor, folha e anteras), aleatorizei qual das estruturas seria medida. Tomei todas as medidas com precisão milimétrica no programa ImageJ (Rasband, 1997).

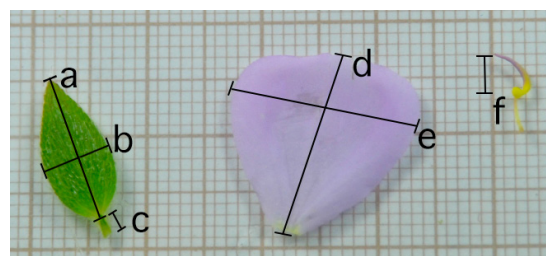


Figura 1. Estruturas medidas para *P. glomerata*. a – c são estruturas vegetativas. d – f são estruturas florais. (a) comprimento da folha, (b) largura da folha, (c) comprimento do pecíolo, (d) comprimento da pétala, (e) largura da pétala e (f) comprimento da antera externa.



Figura 2. Estruturas medidas para *W. paludosa*. a – c são estruturas vegetativas. d – f são estruturas florais.

(a) comprimento da folha, (b) largura da folha, (c) comprimento do entrenó, (d) diâmetro da flor funcional, (e) diâmetro do capítulo e (f) comprimento da lígula.

Análise de dados

Utilizei o logaritmo das medidas obtidas para os passos subsequentes. Calculei a correlação linear de Pearson entre cada par de características para cada espécie. Dividi as características em dois grupos: florais e vegetativas (Figuras 1 e 2). Calculei a média dos valores absolutos das correlações entre pares de características florais e vegetativas (Flor–Veg) para ambas as espécies e calculei o intervalo de confiança das correlações médias.

Minha expectativa é que a correlação absoluta média entre características florais e vegetativas seja menor para *P. glomerata* que para *W. paludosa* (i.e., a diferença entre as médias será negativa), o que refletiria um maior desacoplamento entre as partes floral e vegetativa para a espécie com polinização mais especializada. Realizei um teste de permutação (10.000 aleatorizações) com a diferença entre as médias das correlações Flor–Veg para as duas espécies como estatística de interesse. Permutando a qual espécie cada correlação média pertencia, simulei um cenário nulo em que não há diferença entre as médias das espécies. Então, calculei a probabilidade da diferença entre as médias observada ocorrer nesse cenário nulo, obtendo um valor de p. Considerei como significativos valores de p menores que 5%.

RESULTADOS

Para ambas as espécies, é possível notar uma alta correlação média entre as partes florais (Figura 3). A correlação média entre partes vegetativas foi moderada para *P. glomerata* e *W. paludosa* (Figura 3). As correlações Flor–Veg para as duas espécies foram baixas (Figura 3). Não houve diferença entre as espécies para as correlações médias entre características florais e vegetativas (diferença entre médias = -0,021; p = 0,37).

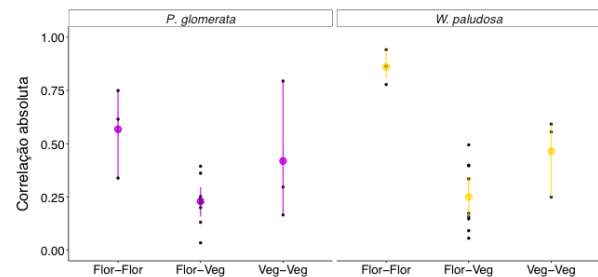


Figura 3. Médias das correlações absolutas \pm intervalo de confiança da média (\bullet). Flor – Flor são correlações entre características florais; Flor – Veg são correlações entre características florais e vegetativas, e Veg – Veg são correlações entre características vegetativas.

Mesmo dentro dos grupos floral e vegetativo, os valores das correlações variaram. É possível observar que a correlação entre o comprimento da antera e o comprimento da pétala em *P. glomerata* foi a mais baixa entre as características florais (Tabela 1). Em *W. paludosa*, grande parte das correlações foram altas (Tabela 2).

Tabela 1. Matriz de correlações para *Pterolepis glomerata*. As divisões delimitam os módulos floral e vegetativo.

Característica	Comprimento da antera	Comprimento da pétala	Largura da pétala	Comprimento da folha	Largura da folha
Comprimento da pétala	0,33	1			
Largura da pétala	0,74	0,61	1		
Comprimento da folha	-0,19	0,23	-0,03	1	
Largura da folha	-0,36	0,13	-0,22	0,79	1
Comprimento do pecíolo	0,22	0,39	0,25	0,29	0,16

Tabela 2. Matriz de correlações para *Wedelia paludosa*. As divisões delimitam os módulos floral e vegetativo.

Característica	Diâmetro da flor	Comprimento da pétala	Diâmetro dos capítulos	Comprimento da folha	Largura da folha
Comprimento da pétala	0,94	1			
Diâmetro dos capítulos	0,86	0,77	1		
Comprimento da folha	0,33	0,39	0,09	1	
Largura da folha	0,39	0,49	0,17	0,55	1
Comprimento do entrenó	0,05	0,15	-0,14	0,59	0,24

DISCUSSÃO

Meu objetivo com este trabalho foi de investigar como a especificidade de polinização em uma melastomatácea com polinização específica e uma asterácea com polinização generalista afetam o padrão de modularidade nessas espécies. A hipótese de que a melastomatácea possui parte floral mais desacoplada da parte vegetativa do que a asterácea não foi corroborada, pois a correlação média entre as partes floral e vegetativa da melastomatácea foi semelhante à média da asterácea. O padrão observado poderia ser explicado se não houvesse desacoplamento entre a parte floral e vegetativa para a melastomatácea. Nesse cenário, a correlação Flor–Veg seria alta. No entanto, essa explicação parece pouco plausível, pois a correlação média observada para a melastomatácea (correlação Flor–Veg de aproximadamente 0,23) condiz com os valores observados em outras espécies de plantas especialistas, para as quais há desacoplamento (Berg, 1960; Armbruster *et al.*, 1999). Por outro lado, os resultados podem ser explicados em um cenário em que ambas as espécies são similarmen- te desacopladas.

A correlação média entre as partes floral e vege- tativa da asterácea estudada (aproximadamente 0,25) é menor do que a observada para outras plan- tas generalistas, que possuem correlação média de aproximadamente 0,61 (Berg, 1960). Então, parece haver um desacoplamento entre as partes floral e vegetativa para a asterácea. Esse padrão modular em asteráceas já foi observado em estudos anteriores (Armbruster *et al.*, 1999), mas não foi proposto um mecanismo que possa ter promovido

o desacoplamento entre módulos reprodutivo e vegetativo nesse grupo. A flor funcional das aste- ráceas é uma inflorescência do tipo capítulo, que é determinada por um conjunto de genes específicos (Uimari *et al.*, 2004). Esse padrão de poucos genes influenciando várias características pode explicar a modularidade (Diggle, 2013), pois gera certa independência no desenvolvimento do capítulo e da parte vegetativa. Assim, haveria um desacopla- mento entre as partes floral e vegetativa ao longo do desenvolvimento dessas estruturas, formando módulos de desenvolvimento. A influência da onto- genia nos padrões de modularidade esperado entre partes florais e vegetativas merece ser estudada em mais espécies de asteráceas, pois a hipótese de que plantas generalistas devem apresentar pouca modularidade, a qual foi amplamente corrobora- da (Berg, 1960; Armbruster *et al.*, 1999; Murren, 2002), pode não se aplicar para plantas da família Asteraceae.

Este estudo é um dos poucos a investigar mo- dularidade em uma planta com polinização por vibração (para mais, ver Herrera *et al.*, 2002). Um dos resultados deste trabalho é que a correlação média entre as partes florais na melastomatácea é relativamente baixa, pois o comprimento da an- tera parece se destacar do comprimento da pétala. Como na polinização por vibração a interação se dá por intermédio do estame, uma vez que a abelha deve vibrar a antera para a liberação do pólen, é possível que essa estrutura esteja sob maior pres- são seletiva dos polinizadores. Assim, proponho que, em plantas com polinização por vibração, o

módulo da parte reprodutiva não seja a flor como um todo, mas que sim que exista um módulo intra-floral, composto pelo estame. A existência de um módulo intra-floral foi explorada em outras famílias de plantas (Diggle, 2013), no entanto poucos estudos investigaram melastomataceas com polinização por vibração. Estudos futuros podem investigar outras espécies de plantas polinizadas por vibração, para testar se o módulo floral é enfraquecido em detrimento do módulo intra-floral composto pelo estame.

Concluo que existem casos em que plantas generalistas podem ter padrão modular, com desacoplamento das partes floral e vegetativa. Em asteráceas, é possível que a modularidade seja resultado de aspectos ontogenéticos que desacoplam a flor da parte vegetativa. Também levanto a possibilidade de que flores polinizadas por vibração apresentem um módulo intra-floral do estame, estrutura a qual está sob a pressão seletiva direta dos polinizadores.

AGRADECIMENTOS

Agradeço aos professores Adriana Martini, Billy Requena, Paulo Inácio e Glauco Machado, por toda ajuda durante o curso e durante o desenvolvimento desse projeto. Agradeço aos monitores Diana, Puh, Letícia e Adrian pelas dicas valiosas. Gostaria de agradecer também ao Rodolfo L., por me ajudar a encontrar as plantas com flores e pela paciência em me explicar sobre polinização e visitantes florais. Agradeço à Edi, por fazer a gentileza de me guiar na trilha da ponte de pau. Por fim, agradeço a todos meus amigos do curso de campo, que fizeram essa jornada bem mais divertida.

REFERÊNCIAS

Armbruster, W.S.; V.S. Di Stilio; J.D. Tuxill; T. C. Flores & J.L.V. Runk. 1999. Covariance and decoupling of floral and vegetative traits in nine neotropical plants: a re-evaluation of Berg's correlation pleiades concept. *American Journal of Botany*, 86: 39-55.

Berg, R. 1960. The ecological significance of correlation pleiades. *Evolution*, 14: 171-180.

Diggle, P.K. 2013. Modularity and intra-floral integration in metameric organisms: plants are more than the sum of their parts. *Philosophical Transactions of the Royal Society – B*, 369: 20130253.

Endler, J.A. 1986. *Natural Selection in the Wild*. University Press, Princeton.

Gómez, J.M.; F. Perfectti & C.P. Klingenberg.

2013. The role of pollinator diversity in the evolution of corolla-shape integration in a pollination-generalist plant clade. *Philosophical Transactions of the Royal Society – B*, 369: 20130257.

Herrera, C.M.; X. Cerdá; M.B. Garcíá; J. Guitián; M. Medrano; P.J. Rey & M. Sánchez-Lafuente. 2002. Floral integration, phenotypic covariance structure and pollinator variation in bumblebee-pollinated *Helleborus foetidus*. *Journal of Evolutionary Biology*, 15: 108-121.

Liporoni, R. 2016. A redução da disponibilidade de flores não influencia a atratividade de plantas agregadas. Em: *Livro do curso de campo "Ecologia da Mata Atlântica"* (G. Requena, G. Machado, P. I. K. Prado & A.M.Z. Martini, eds.). Universidade de São Paulo, São Paulo.

Murren, C. 2002. Phenotypic integration in plants. *Plant Species Biology*. 17: 89-99.

Pinheiro, M.C.B. 1995. Biologia da reprodução de cinco espécies de Melastomataceae da restinga de Mariça – RJ. Tese de Doutorado, Universidade de Campinas, Campinas. 170 pp.

Uimari, A.; M. Kotilainen; P. Elomaa; D. Yu; V.A. Albert & T.H. Teeri. 2004. Integration of reproductive meristem fates by a *SEPALLATA*-like MADS-box gene. *Proceedings of National Academy of Science of the United States of America*, 101: 15817-15822.

Wagner, G.P.; M. Pavilicev & J.M. Cheverud. 2007. The road to modularity. *Nature Genetics Reviews*, 8: 921-931.