



**UNIVERSIDADE FEDERAL DE MATO GROSSO**

**INSTITUTO DE BIOCÊNCIAS**



**PÓS-GRADUAÇÃO EM BIOLOGIA VEGETAL**

**(Interação Planta, Algas e Fungo-Ambiente)**

**LAYLA MICAELLA ALVES RODRIGUES**

**A FILOGENIA IMPÕE MAIS LIMITAÇÕES AO TAMANHO FLORAL DO QUE A  
DISPONIBILIDADE DE ÁGUA NO PANTANAL**

**CUIABÁ – MT**

**2024**

**UNIVERSIDADE FEDERAL DE MATO GROSSO**  
**INSTITUTO DE BIOCÊNCIAS**  
**PÓS-GRADUAÇÃO EM BIOLOGIA VEGETAL**  
**(Interação Planta, Algas e Fungo-Ambiente)**

**LAYLA MICAELLA ALVES RODRIGUES**

**A FILOGENIA IMPÕE MAIS LIMITAÇÕES AO TAMANHO FLORAL DO QUE A  
DISPONIBILIDADE DE ÁGUA NO PANTANAL**

Dissertação de mestrado apresentada ao Programa de Pós-graduação em Biologia Vegetal da Universidade Federal de Mato Grosso, como parte dos requisitos necessários para obtenção do Título de Mestre em Biologia Vegetal.

**ALBERTO LÓPEZ TEIXIDO**

**CAMILA AOKI**

**CUIABÁ – MT**

**2024**

(FICHA CATALOGRÁFICA)

**Dados Internacionais de Catalogação na Fonte.**

F224f Faria, Layla Micaella Alves Rodrigues.

A filogenia impõe mais limitações ao tamanho floral do que a disponibilidade de água no Pantanal [recurso eletrônico] / Layla Micaella Alves Rodrigues Faria. -- Dados eletrônicos (1 arquivo : 72 f., il. color., pdf). -- 2024.

Orientador: ALBERTO LÓPEZ TEIXIDO.

Coorientadora: Camila Aoki.

Dissertação (mestrado) - Universidade Federal de Mato Grosso, Instituto de Biociências, Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal, Cuiabá, 2024.

Modo de acesso: World Wide Web: <https://ri.ufmt.br>.

Inclui bibliografia.

1. Área úmida. 2. Sazonalidade. 3. Sinal filogenético. I. TEIXIDO, ALBERTO LÓPEZ, *orientador*. II. Aoki, Camila, *coorientador*. III. Título.

Ficha catalográfica elaborada automaticamente de acordo com os dados fornecidos pelo(a) autor(a).

Permitida a reprodução parcial ou total, desde que citada a fonte.



**MINISTÉRIO DA EDUCAÇÃO**

**UNIVERSIDADE FEDERAL DE MATO GROSSO**

**PRÓ-REITORIA DE ENSINO DE PÓS-GRADUAÇÃO**

**PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BIOLOGIA VEGETAL**

**FOLHA DE APROVAÇÃO**

**TÍTULO: A FILOGENIA IMPÕE MAIS LIMITAÇÕES AO TAMANHO FLORAL  
DO QUE A DISPONIBILIDADE DE ÁGUA NO PANTANAL**

**AUTORA: MESTRANDA LAYLA MICAELLA ALVES RODRIGUES**

**Dissertação defendida e aprovada em 27 de fevereiro de 2024**

**COMPOSIÇÃO DA BANCA EXAMINADORA**

- 1. Dr. Alberto López Teixido (Presidente Banca/Orientador)**
- 2. Dra. Ana Paula de Souza Caetano (Membro Interno)**

**3. Dra. Camila Silveira Souza (Membro Externo)**

**4. Dra. Mariana Oliveira Duarte (Membro Externo)**

**5. Dra. Temilze Gomes Duarte (Suplente)**

Cuiabá, 27/02/2024



---

Documento assinado eletronicamente por **ANA PAULA DE SOUZA CAETANO**,  
**Docente da Universidade Federal de Mato Grosso**, em 27/02/2024, às 12:11, conforme  
horário oficial de Brasília, com fundamento no § 3º do art. 4º do [Decreto nº 10.543, de 13 de novembro de 2020](#).



---

Documento assinado eletronicamente por **Alberto López Teixido, Usuário Externo**, em  
28/02/2024, às [07:26, conforme horário oficial de Brasília, com fundamento no § 3º do art. 4º do Decreto nº 10.543, de 13 de novembro de 2020.](#)



---

Documento assinado eletronicamente por **Mariana Oliveira Duarte, Usuário Externo**,  
em 29/02/2024, [às 21:47, conforme horário oficial de Brasília, com fundamento no § 3º do art. 4º do Decreto nº 10.543, de 13 de novembro de 2020.](#)



---

Documento assinado eletronicamente por **Camila Silveira de Souza, Usuário Externo**,  
em 05/03/2024, [às 18:57, conforme horário oficial de Brasília, com fundamento no § 3º do art. 4º do Decreto nº 10.543, de 13 de novembro de 2020.](#)



A autenticidade deste documento pode ser conferida no site

[http://sei.ufmt.br/sei/controlador\\_externo.php?acao=documento\\_conferir&id\\_orgao\\_acesso\\_externo=0](http://sei.ufmt.br/sei/controlador_externo.php?acao=documento_conferir&id_orgao_acesso_externo=0), informando o código verificador **6595703** e o código CRC **ED1E1B77**.

---

**Referência:** Processo nº 23108.005864/2024-09

SEI nº 6595703

---

## **DEDICATÓRIA**

"Dedico esta dissertação a Deus, cuja graça e orientação foram a luz que iluminou o caminho ao longo desta jornada acadêmica. A Ele, agradeço por me dar forças e sabedoria para perseverar.

À minha amada família, cujo amor incondicional e apoio constante sempre foram meu refúgio seguro. Vocês foram minha inspiração e alicerce em todos os momentos.

Ao meu incrível companheiro, agradeço por estar ao meu lado, compartilhando os desafios e as vitórias deste percurso. Seu amor, compreensão e encorajamento foram fundamentais para a minha realização.

A todos os amigos, professores e mentores que me apoiaram ao longo desta jornada, meu sincero agradecimento. Suas palavras de incentivo e orientação foram inestimáveis.

Esta dissertação é o resultado do amor, apoio e confiança de todos vocês.  
Dedico-a com profunda gratidão.

## **AGRADECIMENTOS**

Primeiramente à Universidade Federal de Mato Grosso (UFMT) por fornecer o ambiente e os recursos necessários para a realização deste projeto.

Meu sincero agradecimento ao Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal da Universidade Federal de Mato Grosso (UFMT). Foi através deste programa que tive a oportunidade de aprofundar meus estudos e desenvolver este trabalho. Agradeço pelo suporte acadêmico e pelos recursos disponibilizados ao longo desta jornada.

Minha profunda gratidão ao meu orientador Dr. Alberto López Teixido e à minha co-orientadora Dra. Camila Aoki por sua orientação, paciência e conhecimento durante todo o processo de pesquisa. O apoio de vocês foi fundamental para o meu crescimento acadêmico e pessoal.

À Dra. Thais Zanata por sua excepcional ajuda e paciência ao me auxiliar na compreensão e uso do software R. Suas aulas e horas dedicadas à minha orientação foram inestimáveis, tornando a aprendizagem desafiadora do R uma experiência mais acessível. Sua contribuição foi fundamental e deixou uma marca profunda em minha trajetória.

Agradeço especialmente aos especialistas Arnildo Pott, Vali Joana Pott, Lucia Lohmann, Miriam Kaehler e Temilze Gomes Duarte pela ajuda na identificação das espécies. Sua expertise foi fundamental para o desenvolvimento deste trabalho.

Gostaria de estender meus sinceros agradecimentos à Ana Paula Caetano, Mariana O. Duarte, Temilze Gomes Duarte, Edley M. Pessoa e Marcelo L. Campos, membros de bancas durante o mestrado. Obrigada pelas sugestões providenciadas durante as primeiras versões deste trabalho.

Aos meus amigos: Loriany Oliveira, Eduardo Sassagima, Jessica Gava, Dyego Bichofre, Leonan Castro, e Beatriz Zanotto. Nas horas de desafio, vocês estiveram ao meu lado, oferecendo apoio, incentivo e ombros amigos. Nas horas de celebração, compartilhamos alegrias e comemorações. Seja nos momentos de pressão ou nos momentos de descontração, a amizade de vocês foi uma constante fonte de força e ânimo.

Gostaria de expressar meu sincero agradecimento à galera do PPGEco, em especial ao Gabriel Mello, à Leda Stefan e à Thayssa Almeida, pela valiosa ajuda e apoio prestados durante os momentos desafiadores enfrentados ao lidar com o software R. Suas orientações e suporte foram fundamentais para que eu não enlouquecesse. Muito obrigado por estarem sempre dispostos a ajudar!

Minha sincera gratidão aos motoristas disponibilizados pela UFMT. Seu excelente serviço, comprometimento, profissionalismo, simpatia e disposição em cada uma das idas à campo foram fundamentais para o sucesso desta pesquisa.

E finalmente meus agradecimentos à Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior – Brasil (CAPES), que tornou possível esse projeto com a concessão da bolsa de mestrado com duração de 1 ano no âmbito do Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal.

Agradeço do fundo do meu coração a todas as partes envolvidas neste projeto. A realização deste trabalho só foi possível graças ao apoio e colaboração de todos.

(EPÍGRAFE)

"O sucesso é a soma de pequenos esforços repetidos dia após dia."

- Robert Collier

## RESUMO

O tamanho da flor desempenha um papel crucial na reprodução de plantas polinizadas por animais. Flores maiores geralmente aumentam a visitação de polinizadores e o sucesso reprodutivo, mas também estão associadas a um maior investimento de água para produção e manutenção. Assim, a disponibilidade de água é um fator relevante na determinação do tamanho da flor, que é reduzido em ambientes quentes e secos. No entanto, as relações filogenéticas entre as plantas podem limitar a variação do tamanho da flor, uma característica fortemente conservada entre espécies intimamente relacionadas. Testamos essas hipóteses em 97 espécies polinizadas por animais no Pantanal, a maior planície alagável tropical do mundo. Para determinar como a filogenia e a disponibilidade de água afetam o tamanho da flor, quantificamos a variação dessa característica entre as estações (seca e chuvosa), substratos (terrestre e aquático) e espécies (sinal filogenético). Observamos uma alta variabilidade no tamanho da flor, que apresentou um sinal filogenético significativo. Por outro lado, não detectamos uma influência significativa da estação e do substrato no tamanho da flor, embora tenhamos observado uma tendência para flores maiores em espécies aquáticas, especialmente durante as chuvas. Nossos resultados demonstram que a filogenia principalmente determina a variação no tamanho da flor no Pantanal. Nossas descobertas também sugerem que a disponibilidade de água ainda pode exercer pressões evolutivas sobre o tamanho da flor, mesmo em um contexto de conservadorismo filogenético. Este estudo destaca a necessidade de investigar os múltiplos fatores interativos que moldam o tamanho da flor e contribui para uma compreensão mais profunda de sua variação em resposta a fatores ambientais e filogenia.

Palavras-chave: Área úmida, Sazonalidade, Sinal filogenético.

## **ABSTRACT**

Flower size plays a crucial role in the reproduction of animal-pollinated plants. Larger flowers usually increase pollinator visitation and reproductive success, but they are also associated with higher water investment for production and maintenance. Thus, water availability is a relevant factor in determining flower size, which is reduced in hot and dry environments. However, the phylogenetic relationships across plants may limit the variation of flower size, a strongly conserved trait among closely related species. We tested this hypothesis across 97 animal-pollinated species in the Pantanal, the world's largest tropical wetland. To determine how phylogeny and water availability affect flower size, we quantified the variation of this trait between seasons (dry and rainy), substrates (terrestrial and aquatic) and species (phylogenetic signal). We observed a high variability in flower size, which showed a significant phylogenetic signal. Conversely, we did not detect a significant influence of season and substrate on flower size, although we observed a trend towards larger flowers in aquatic species, especially during the rains. Our results demonstrate that phylogeny mostly determines flower size variation in the Pantanal. Our findings also suggest that water availability may still exert evolutionary pressures on flower size, even in a context of phylogenetic conservatism. This study highlights the need to investigate the multiple interacting factors shaping flower size and contributes to a deeper understanding of its variation in response to environmental factors and phylogeny

Keywords: Phylogenetic Signal, Seasonality, Wetland.

## LISTA DE FIGURAS

<b>Figura 1.</b> Número de espécies de angiospermas por domínio fitogeográfico no Brasil.....	14
<b>Figura 2.</b> Mapa dos locais de coleta.....	47
<b>Figura 3.</b> Interação entre estação e substrato sobre o tamanho floral.....	48
<b>Figura 4.</b> Filogenia gerada com a estação de coleta, o substrato de crescimento e tamanho floral.....	49
<b>Figura S1.</b> Temperatura média mensal (°C) e precipitação (mm) na região úmida do Pantanal.....	67
<b>Figura S2.</b> Exemplos de espécies vegetais amostradas no Pantanal.....	59
<b>Figura S3.</b> Gráfico de densidade do valor observado da estatística D para a variável substrato.....	60
<b>Figura S4.</b> Gráfico de densidade para o valor observado da estatística D para a variável estação.....	61

## LISTA DE TABELAS

<b>Tabela 1.</b> Resultados da ANOVA resumo do GLMM (sem levar em conta a filogenia) e resultados do teste PGLMM (considerando a filogenia) .....	45
<b>Tabela S1.</b> Informações gerais das espécies coletadas.....	50
<b>Tabela S2.</b> Espécies coletadas presentes na filogenia de Quian & Jian (2019) categorizadas como <i>bind</i> e <i>prune</i> .....	61

## SUMÁRIO

RESUMO .....	09
ABSTRACT .....	10
LISTA DE FIGURAS.....	11
LISTA DE TABELAS .....	12
FUNDAMENTAÇÃO TEÓRICA .....	14
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS .....	18
CAPÍTULO I: A filogenia impõe mais limitações ao tamanho floral do que a disponibilidade de água no Pantanal .....	24
INTRODUÇÃO .....	25
MATERIAIS E MÉTODOS .....	29
RESULTADOS .....	34
DISCUSSÃO .....	35
4. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS .....	39
ANEXO 01. Figuras e tabelas .....	45
ANEXO 02. Material suplementar.....	50

## 1. FUNDAMENTAÇÃO TEÓRICA

Mais de um terço da diversidade mundial de plantas vasculares está restrita à região neotropical, que abrange a maior parte da América do Sul, além da América Central e sul do México (Fiaschi *et al.*, 2016). As angiospermas representam o filo Antófitas, o qual inclui, pelo menos, 300.000 espécies, podendo chegar a 450.000, sendo o maior grupo de organismos fotossintetizantes (Raven *et al.*, 2014).

No entanto, apesar da riqueza, o conhecimento sobre as espécies e seus papéis ecológicos é escasso (Almeida *et al.*, 1998; Coutinho, 2002; Mendonça *et al.*, 1998; Paleari, 2004). Dentro da região neotropical, a biodiversidade de angiospermas no Brasil destaca-se por ser a mais rica do mundo (Forzza *et al.*, 2010). Essa riqueza está distribuída entre seis domínios fitogeográficos, incluindo a Amazônia, Caatinga, Cerrado, Mata Atlântica, Pampa e Pantanal (Figura 1). Essas plantas podem ser encontradas em uma variedade de substratos e formas de vida como trepadeiras, ervas, lianas, arbustos, epífitas, palmeiras e árvores (Flora e Funga do Brasil, 2023).

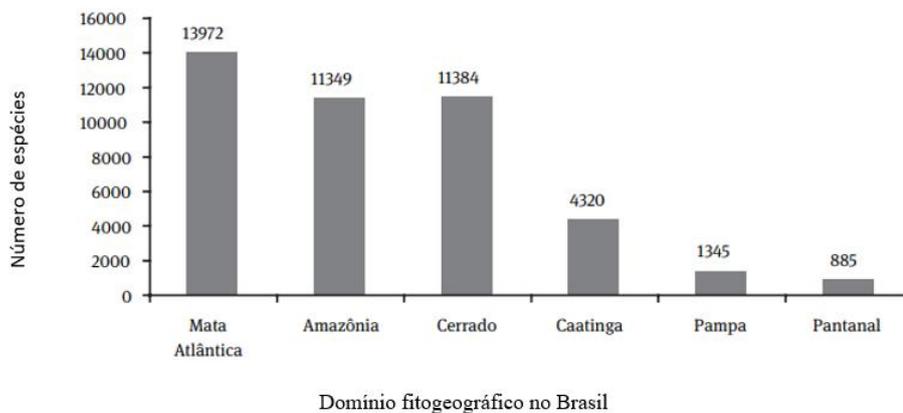


Figura 1: Número de espécies de angiospermas por domínio fitogeográfico no Brasil. Figura retirada de FORZZA *et al.* (2010)

Um dos traços distintivos das angiospermas é a presença de flores, que são um ramo modificado da planta com apêndices especializados, como perianto, androceu e gineceu (Cong e Huang, 2011; Mariath *et al.*, 2013; Stebbins, 1970). Outra característica particular deste grupo de plantas é a produção do carpelo que se desenvolve após a fecundação em frutos, o que confere a elas

uma notável capacidade de adaptação e sucesso em diferentes ambientes terrestres (Valadão, 2003). As angiospermas são de grande importância para a humanidade, fornecendo alimento, madeira, produtos medicinais, corantes, materiais têxteis e uma ampla variedade de outros produtos (Flora e Funga do Brasil, 2023).

A maioria das angiospermas depende de animais para a polinização (Ollerton et al. 2011). No entanto, para que esse processo ocorra, é essencial que os polinizadores encontrem as flores e se aproximem delas. A teoria da alocação sexual sugere que as espécies dependentes de polinizadores devem investir mais recursos na exibição floral para atrair esses animais do que as espécies que se autopolinizam (Goodwillie *et al.*, 2010). O tamanho da flor é uma característica fundamental intimamente ligada à atração dos polinizadores e à subsequente reprodução das plantas (Mitchell, 1994; Teixido *et al.*, 2018). As flores podem variar consideravelmente em tamanho, desde as gigantescas flores de *Rafflesia arnoldii*, que medem quase um metro de diâmetro, até as minúsculas flores microscópicas do gênero *Wolffia* (Davis *et al.*, 2008).

Apesar da influência dos polinizadores no tamanho floral, a seleção divergente neste traço pode ser também determinada por condições abióticas (Caruso, 2006; Galen, 1999; Gallagher e Campbell, 2017; Phillips *et al.*, 2018). Maior tamanho floral implica em aumento nas taxas de transpiração da corola e nos custos associados à sua produção e manutenção (Teixido e Valladares, 2014). Em contraste, as plantas que investem em flores menores demandam menos recursos e possuem vantagens em ambientes com escassez de água e nutrientes no solo (Galen, 1999; Roddy *et al.*, 2021). Assim, espécies adaptadas a ambientes quentes e secos podem enfrentar pressões seletivas diferentes das espécies adaptadas a ambientes frios e úmidos, levando a uma tendência de flores menores no primeiro grupo (Kuppler e Kotowska, 2021). Eventualmente, essa seleção pode impulsionar a diferenciação entre populações (Brunet, 2009; Galen, 1996) e contribuir potencialmente para o isolamento reprodutivo (Bradshaw *et al.*, 1995; Hodges *et al.*, 2002; Schiestl e Schluter, 2009; Venail *et al.*, 2010). Por exemplo, uma revisão conduzida em Orchidaceae sugere que a variação na morfologia floral, incluindo o tamanho da flor, desempenha um papel mais importante como barreira reprodutiva do que a cor da flor (Schiestl e Schluter, 2009).

Embora diversas espécies de plantas apresentem adaptações a uma ampla variedade de polinizadores e habitats, mantendo características florais semelhantes ao longo da evolução (Stebbins, 1970), a conservação dos traços florais pode ainda ser determinada por fatores genéticos (Liu *et al.*, 2009; Weiss *et al.*, 2005). Isto quer dizer que as características florais podem ser conservadas nas linhagens evolutivas, em que espécies próximas filogeneticamente tendem a apresentar traços florais mais semelhantes que espécies mais distantes (ex. Teixido *et al.*, 2017). Embora a história evolutiva possa explicar por que espécies próximas tendem a apresentar tamanhos florais semelhantes, a história ecológica também pode desempenhar um papel importante (Fenner, 1998; Pau *et al.*, 2011). Por exemplo, um clado particular com flores pequenas pode ser representado por espécies de ambientes quentes e secos. Assim, a influência ambiental pode interagir com as limitações filogenéticas, moldando o tamanho floral em diferentes grupos de espécies (Caruso *et al.*, 2019; Roddy *et al.*, 2021). Essa abordagem integrada entre história evolutiva e história ecológica ajuda a compreender melhor os padrões observados na diversidade do tamanho floral.

Em regiões tropicais sazonais, o clima desempenha um papel fundamental na regulação dos eventos fenológicos, sendo a precipitação o principal fator controlador. Além da precipitação, a temperatura e o fotoperíodo também exercem papéis importantes nesse processo (Borchert, 1998; Borchert *et al.*, 2005; Morellato *et al.*, 2000; Sollins *et al.*, 1994). A precipitação é essencial, uma vez que regula a sazonalidade e a disponibilidade de água, exercendo uma forte influência na fenologia das plantas de ecossistemas savânicos tropicais (Méndez-Alonzo *et al.*, 2013; Morellato *et al.*, 2016; Neves *et al.*, 2017; Oliveira *et al.*, 2021). Essa precipitação faz com que haja uma complexa relação de custo-benefício para a produção e manutenção de flores grandes e pequenas no ambiente, fazendo com que isso reflita no sucesso reprodutivo (Teixido *et al.*, 2018; Teixido *et al.*, 2019).

Representando uma das maiores extensões úmidas contínuas do planeta, o Pantanal é um bioma de extensão territorial relativamente pequena no Brasil, ocupando apenas 1,76% da área total do país. No entanto, essa pequena representatividade não diminui em nada a exuberante riqueza de fauna e flora que esse bioma abriga (MMA, 2018). Com uma área aproximada de 150.355 km<sup>2</sup>, o Pantanal é uma vasta planície aluvial influenciada pelos rios que drenam a bacia do Alto Paraguai (IBGE, 2018). O bioma sofre influência direta da

Amazônia, Cerrado e Mata Atlântica (Pott, 1994, 1999; Prance e Schlaller, 1982). A composição florística e a estrutura das comunidades de plantas no Pantanal são fortemente influenciadas pelo pulso de inundação (Costa *et al.*, 2010). Nesse ambiente, as comunidades vegetais enfrentam condições estressantes caracterizadas pela sazonalidade de seca e chuva, além do regime de inundação periódica. Esse regime de inundação expande e conecta sistemas aquáticos, resultando em diferentes processos bióticos e abióticos que exercem influência sobre as comunidades de plantas (Fantin-Cruz *et al.*, 2010; Junk *et al.*, 1989; Signor *et al.*, 2010).

Compreender as relações do impacto das condições abióticas nas características florais é de extrema importância para entender como as interações múltiplas entre plantas, polinizadores e o ambiente podem ser afetadas pelas mudanças climáticas, uma vez que as condições abióticas desempenham um papel fundamental na determinação da disponibilidade de recursos e na atratividade das flores para os polinizadores (Kuppler e Kotowska, 2021). Portanto, considerando as flutuações temporais da dinâmica hidrológica no Pantanal, juntamente com as consequentes variações na disponibilidade de água, o objetivo geral deste mestrado consiste em determinar a influência de fatores abióticos relacionados à variação climática sazonal (substrato e estações) e história evolutiva das plantas (relações filogenéticas) sobre o tamanho floral de espécies polinizadas por animais que ocorrem neste bioma.

## REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

ALMEIDA, S. P. et al. Cerrado: espécies vegetais úteis, 462. **Embrapa-CPAC, Planaltina, DF**, 1998.

BORCHERT, R. et al. Photoperiodic induction of synchronous flowering near the Equator. **Nature**, v. 433, n. 7026, p. 627-629, 2005.

BORCHERT, R. Responses of tropical trees to rainfall seasonality and its long-term changes. **Potential impacts of climate change on tropical forest ecosystems**, p. 241-253, 1998.

BRADSHAW, H. D. et al. Genetic mapping of floral traits associated with reproductive isolation in monkeyflowers (*Mimulus*). **Nature**, v. 376, p. 762-765, 1995.

BRUNET, J. Pollinators of the Rocky Mountain columbine: temporal variation, functional groups and associations with floral traits. **Annals of Botany**, v. 103, n. 9, p. 1567-1578, 2009.

CARUSO, C. M. et al. A meta-analysis of the agents of selection on floral traits. **Evolution**, v. 73, n. 1, p. 4-14, 2019.

CARUSO, C. M. Plasticity of inflorescence traits in *Lobelia siphilitica* (Lobeliaceae) in response to soil water availability. **American Journal of Botany**, v. 93, n. 4, p. 531-538, 2006.

COLE, T. et al. Filogenia de las Angiospermas–Sistemática de las plantas con flores. **Portuguese translation of: Angiosperm Phylogeny Poster–Flowering Plant Systematics**, 2016.

COSTA, C. P. et al. Caracterização da flora e estrutura do estrato arbustivo-arbóreo de um cerrado no Pantanal de Poconé, MT. **Biota Neotropica**, v. 10, p. 61-73, 2010.

COUTINHO, L. M.; KLEIN, A. L. Eugen Warming e o cerrado brasileiro: um século depois. **AL Klein, org. São Paulo: UNESP/Imprensa oficial do Estado de São Paulo**, 2002.

DAVIS, C. C.; ENDRESS, P. K.; BAUM, D. A. The evolution of floral gigantism. **Current Opinion in Plant Biology**, v. 11, n. 1, p. 49-57, 2008.

FANTIN-CRUZ, I. et al. Unidades fitofisionômicas em mesoescala no Pantanal Norte e suas relações com a geomorfologia. **Biota Neotropica**, v. 10, p. 31-38, 2010.

FENNER, M. The phenology of growth and reproduction in plants. **Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics**, v. 1, n. 1, p. 78-91, 1998.

FIASCHI, P. et al. Biogeografia da flora da América do Sul. p. 215-226, 2016. *In*: C. J. B. Carvalho & E. A. B. Almeida (eds.). **Biogeografia da América do Sul: análise de tempo, espaço e forma. 2ed. Roca, Rio de Janeiro.**

Flora e Funga do Brasil. **Jardim Botânico do Rio de Janeiro**. 2023. Disponível em: <<https://floradobrasil.jbrj.gov.br/FB128482>>. Acesso em: 05 mai. 2023

FORZZA, R. et al. As angiospermas do Brasil. **Catálogo de Fungos e Plantas do Brasil**, p. 78-89, 2010.

GALEN, C. Rates of floral evolution: adaptation to bumblebee pollination in an alpine wildflower, *Polemonium viscosum*. **Evolution**, v. 50, n. 1, p. 120-125, 1996.

GALEN, C. Why do flowers vary? The functional ecology of variation in flower size and form within natural plant populations. **Bioscience**, v. 49, n. 8, p. 631-640, 1999.

GALLAGHER, M. K.; CAMPBELL, D. R. Shifts in water availability mediate plant–pollinator interactions. **New Phytologist**, v. 215, n. 2, p. 792-802, 2017.

GONG, Y. B.; HUANG, S. Q. Temporal stability of pollinator preference in an alpine plant community and its implications for the evolution of floral traits. **Oecologia**, v. 166, p. 671-680, 2011.

GOODWILLIE, C. et al. Correlated evolution of mating system and floral display traits in flowering plants and its implications for the distribution of mating system variation. **New Phytologist**, v. 185, n. 1, p. 311-321, 2010.

HODGES, S. A. et al. Genetics of floral traits influencing reproductive isolation between *Aquilegia formosa* and *Aquilegia pubescens*. **The American Naturalist**, v. 159, n. S3, p. S51-S60, 2002.

**Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística**. Mapa de Biomas e de Vegetação. 2018. Disponível em: <https://ww2.ibge.gov.br/home/presidencia/noticias/21052004biomashtml.shtm>. Acesso em: 24 maio 2023.

JUNK, W. J. et al. The flood pulse concept in river-floodplain systems. **Canadian Special Publication of Fisheries and Aquatic Sciences**, v. 106, n. 1, p. 110-127, 1989.

KUPPLER, J.; KOTOWSKA, M. M. A meta-analysis of responses in floral traits and flower-visitor interactions to water deficit. **Global Change Biology**, v. 27, n. 13, p. 3095-3108, 2021.

LIU, C. et al. Regulation of floral patterning by flowering time genes. **Developmental Cell**, v. 16, n. 5, p. 711-722, 2009.

MARIATH, J. E. A.; SANTOS, R. P.; BITTENCOURT, N. S. In Apezato-da-Gloria, B.; Carmello-Guerreiro. **Anatomia Vegetal**, cap.13. Viçosa-MG: UFV, 3ª ed., 2013. 404 p.

MÉNDEZ-ALONZO, Rodrigo et al. Leaf phenology is associated with soil water availability and xylem traits in a tropical dry forest. **Trees**, v. 27, p. 745-754, 2013.

MENDONÇA, R. C. et al. Flora vascular do Cerrado in Cerrado: ambiente e flora. **SANO, SM e ALMEIDA, SP Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária do Brasil (EMBRAPA), Brasil**, p. 286-556, 1988.

MITCHELL, R. J. Effects of floral traits, pollinator visitation, and plant size on *Ipomopsis aggregata* fruit production. **The American Naturalist**, v. 143, n. 5, p. 870-889, 1994.

MMA. Biomas brasileiros. **Ministério do Meio Ambiente, Brasil**. 2023. 2018. Disponível em: <https://antigo.mma.gov.br/biomas/pantanal.html>. Acesso em: 24 maio 2023.

- MORELLATO, L. P. C. et al. Phenology of Atlantic rain forest trees: a comparative study 1. **Biotropica**, v. 32, n. 4b, p. 811-823, 2000.
- MORELLATO, L. P. C. et al. Linking plant phenology to conservation biology. **Biological Conservation**, v. 195, p. 60-72, 2016.
- NEVES, D. M. et al. Dissecting a biodiversity hotspot: The importance of environmentally marginal habitats in the Atlantic Forest Domain of South America. **Diversity and Distributions**, v. 23, n. 8, p. 898-909, 2017.
- OLLERTON, J.; WINFREE, Rachael; TARRANT, Sam. How many flowering plants are pollinated by animals?. **Oikos**, v. 120, n. 3, p. 321-326, 2011.
- PAU, S. et al. Predicting phenology by integrating ecology, evolution and climate science. **Global Change Biology**, v. 17, n. 12, p. 3633-3643, 2011.
- PHILLIPS, B. B. et al. Drought reduces floral resources for pollinators. **Global Change Biology**, v. 24, n. 7, p. 3226-3235, 2018.
- POTT, A.; POTT, V. J. **Plantas do Pantanal**. Brasília: EMBRAPA-SPI, 1994.
- PRANCE, G. T.; SCHALLER, G. B. Preliminary study of some vegetation types of the Pantanal, Mato Grosso, Brazil. **Brittonia**, p. 228-251, 1982.
- RAVEN, P. H.; Evert, R.F.; Eichhorn, S. E. **Biologia vegetal**. 8. ed. Rio de Janeiro: Guanabara Koogan, 860p, 2014.
- RODDY, A. B. et al. Towards the flower economics spectrum. **New Phytologist**, v. 229, n. 2, p. 665-672, 2021.
- SCHIESTL, F. P.; SCHLÜTER, P. M. Floral isolation, specialized pollination, and pollinator behavior in orchids. **Annual Review of Entomology**, v. 54, p. 425-446, 2009.

SIGNOR, C. A.; FERNANDES, I. M.; PENHA, J. O Pantanal e o sistema de pesquisa. **Biodiversidade no Pantanal de Poconé (IM Fernandes, CA Signor & J. Penha, eds.). Attema Editora, Manaus**, p. 13-23, 2010.

SOLLINS, P. et al. Soils and soil process research. **La Selva: Ecology and natural history of a Neotropical rain forest**, p. 34-53, 1994.

STEBBINS, G. L. Adaptive radiation of reproductive characteristics in angiosperms, I: pollination mechanisms. **Annual Review of Ecology and Systematics**, v. 1, n. 1, p. 307-326, 1970.

TEIXIDO, A. L. et al. Differential gender selection on flower size in two neotropical savanna congeneric species. **Plant Ecology**, v. 219, p. 89-100, 2018.

TEIXIDO, A. L. et al. Phylogeny determines flower size-dependent sex allocation at flowering in a hermaphroditic family. **Plant Biology**, v. 19, n. 6, p. 963-972, 2017.

TEIXIDO, A. L. et al. Water-use strategies in flowers from a neotropical savanna under contrasting environmental conditions during flowering. **Plant Physiology and Biochemistry**, v. 144, p. 283-291, 2019.

TEIXIDO, A. L.; VALLADARES, Fernando. Disproportionate carbon and water maintenance costs of large corollas in hot Mediterranean ecosystems. **Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics**, v. 16, n. 2, p. 83-92, 2014.

UIEDA, W.; PALEARI, L. M. **Flora e fauna: um dossiê ambiental**. Unesp, 2004.

VALADÃO, David Vieira. Mecanismos de Polinização. Brasília: **Centro Universitário de Brasília, Faculdade de Ciências da Saúde**, p.7-32, 2003.

VENAIL, J.; DELL'OLIVO, A.; KUHLEMEIER, C. Speciation genes in the genus *Petunia*. **Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences**, v. 365, n. 1539, p. 461-468, 2010.

WEISS, J.; DELGADO-BENARROCH, Luciana; EGEA-CORTINES, Marcos. Genetic control of floral size and proportions. **The International Journal of Developmental Biology**, v. 49, n. 5-6, p. 513-525, 2005.

## **2. CAPÍTULO I**

A FILOGENIA IMPÕE MAIS LIMITAÇÕES AO TAMANHO FLORAL DO QUE A  
DISPONIBILIDADE DE ÁGUA NO PANTANAL

(Em andamento)

**Artigo submetido na revista *Plant Biology***

## **INTRODUÇÃO**

O tamanho floral é um traço importante na ecologia reprodutiva de plantas polinizadas por animais. Flores maiores são mais facilmente detectadas e preferentemente visitadas pois contém uma maior quantidade de recompensas, como pólen e néctar, aumentando assim seu sucesso reprodutivo (Bell 1985; Galen 1999; Teixido et al. 2016). Em uma perspectiva evolutiva, os polinizadores têm sido propostos como uma das principais forças seletivas sobre o tamanho floral, favorecendo flores maiores dentro das populações (Stanton et al. 1986; Schemske & Bradshaw 1999; Gervasi & Schiestl 2017).

No entanto, a variação no tamanho floral ainda é observável e flores pequenas são mantidas nas populações. Galen (1999) propôs a hipótese custo-recurso para explicar este processo, sugerindo que, não apenas o meio biótico (limitação de pólen), mas também o abiótico (limitação de recursos), influenciam no tamanho floral. Essa hipótese tem sido testada nos últimos anos inclusive dentro de comunidades e entre diferentes ecossistemas, demonstrando que espécies com flores maiores necessitam mais recursos (ex. disponibilidade maior de água e nutrientes) para produzirem e manterem flores fisiologicamente ativas (Patiño & Grace 2002; Teixido & Valladares 2014; Philips et al. 2018). Ademais, foi comprovado que flores menores são favorecidas em ambientes com clima quente e seco, onde os altos custos de manutenção fisiológica das flores relacionados com elevadas taxas de transpiração e a limitação de água exercem uma pressão seletiva negativa sobre o tamanho da flor (revisado em Kuppler & Kotowska 2021). Portanto, as condições ambientais podem atenuar ou inclusive neutralizar a pressão seletiva sobre o tamanho floral exercida pelos polinizadores dentro das populações, o que eventualmente vai depender da intensidade da limitação de pólen e da limitação de recursos (Caruso et al. 2019). Ainda, dentro de comunidades de plantas de ecossistemas com condições climáticas contrastantes ao longo do ano e diferenças na disponibilidade de água, esses fatores abióticos podem também ser relevantes na determinação do tamanho floral de plantas polinizadas por animais (Kuppler & Kotowska 2021).

Além da influência ecológica mediada por relações bióticas (planta-polinizador; limitação de pólen) e abióticas (planta-ambiente; limitação de água), a história evolutiva das espécies também pode explicar a variação no investimento na floração e o tamanho floral de plantas polinizadas por animais, mediada pela conservação de traços ao longo da filogenia (ex. Davis et al. 2013; Teixido et al. 2017). Apesar de características morfológicas reprodutivas, como o tamanho floral, serem fortemente conservadas (Armbruster et al. 1999; Teixido et al. 2017), os estudos demonstram que o ambiente é importante e sugerem que o tamanho floral pode ser potencialmente propenso a uma convergência adaptativa a condições ambientais similares (ver Herrera 2009). O teste de sinal filogenético pode revelar se as relações na similaridade de um determinado traço entre espécies estreitamente relacionadas, ou próximas filogeneticamente, são devidas a uma história evolutiva comum e, assim, deixar evidente o conservadorismo filogenético (traços altamente similares entre espécies próximas com sinal filogenético significativo); ou, pelo contrário, se existem divergências entre espécies próximas devidas à adaptação a condições ambientais contrastantes (traços diferentes entre espécies próximas sem sinal filogenético) (Blomberg & Garland 2002; Ackerly 2009). Não obstante, uma abordagem filogenética considerando em conjunto a variação do tamanho floral e a variação climática em comunidades de plantas ocorrendo em ambientes contrastantes é negligenciada, porém requerida porque possibilita a compreensão das complexas interações planta-polinizador-ambiente.

Os ecossistemas tropicais sazonais são ambientes quentes que possuem disponibilidade de água muito variável ao longo do ano, sendo um fator limitante para a reprodução das plantas (Morellato et al. 2013; Oliveira et al. 2021). Ademais, a sazonalidade climática e a resultante variação na disponibilidade de água poderiam potencialmente influenciar no tamanho floral, o que favorece eventualmente flores grandes durante a estação de chuvas e pequenas durante a seca (Machado & Lopes 2004; Teixido et al. 2019). Não obstante, mais estudos com maior abrangência de espécies são requeridos para chegar a resultados mais convincentes e conclusões robustas. A variação do tamanho floral em função da disponibilidade hídrica pode ser especialmente

importante em áreas úmidas com sazonalidade climática onde, além das diferenças entre as estações seca e chuvosa, existe um regime de inundação periódica. Assim, os tipos de substratos de crescimento das plantas (aquático, terrestre) podem também ser potencialmente relevantes na determinação do tamanho floral. Evidências de uma maior ocorrência de espécies com flores maiores durante a estação de chuvas e em substratos aquáticos, e espécies com flores menores na estação seca e substratos terrestres reforçariam as predições dos argumentos baseados no investimento de água, que explicariam a dominância de tamanho floral reduzido sob condições quentes e secas (Galen 1999; Teixido et al. 2016; Kuppler & Kotowska 2021). No entanto, à variação deste traço de especial relevância na ecologia e evolução de plantas polinizadas por animais em uma área úmida sazonalmente variável é desconhecida.

O Pantanal é uma das maiores áreas úmidas tropicais do planeta, com acentuada sazonalidade de seca e chuva e diferentes regimes de inundação periódica (Junk et al. 2006). Este ecossistema abrange uma área de aproximadamente 160.000 km<sup>2</sup>, com a maior parte, cerca de 140.000 km<sup>2</sup>, localizada no Brasil, enquanto uma parcela de cerca de 15.000 km<sup>2</sup> se estende até a Bolívia e aproximadamente 5.000 km<sup>2</sup> se encontram no Paraguai (Junk & Nunes da Cunha 2012). A sazonalidade e o pulso de inundação neste bioma propiciam uma alternância das fases aquática e terrestre, provocando mudanças na estrutura, composição, dinâmica e fenologia da vegetação (Nunes da Cunha et al. 2010; Catian et al. 2019). No Pantanal, a heterogeneidade ambiental delimita vários tipos de comunidades vegetais. Assim, encontramos florestas, com uma predominância de árvores; áreas arbustivas, compostas majormente por arbustos e subarbustos; savanas, que apresentam uma variação fisionômica composta por uma mistura do componente florestal, arbustivo e herbáceo; e áreas campestres dominadas por ervas graminóides, podendo conter de forma esparsa subarbustos, arbustos, cactos, palmeiras ou árvores isoladas (Junk et al. 2006; Nunes da Cunha & Junk 2017). O Pantanal é ideal como sistema de estudo para testar os efeitos das diferenças sazonais e as relações filogenéticas das plantas sobre o tamanho floral, pois além da sazonalidade no regime de chuvas e na inundação combina uma alta diversidade de plantas e formas biológicas, com elementos da Amazônia e do Cerrado, incluindo uma importante diversidade de plantas terrestres,

aquáticas e anfíbias (Pott & Pott 2021). As perturbações neste ecossistema são cada vez mais frequentes, incluindo maior número e intensidade das queimadas, aumento do período de seca, e perda espacial e temporal de áreas alagadas (Tomas et al. 2019). Em conjunto, estas mudanças podem determinar a evolução do tamanho floral neste ecossistema, mediada pelas alterações nas pressões seletivas dos fatores abióticos (ex. microclima) e nas interações entre as plantas e seus polinizadores.

O objetivo principal deste trabalho foi determinar a influência de fatores abióticos relacionados à variação climática sazonal (substrato e estações) e da história evolutiva das plantas (relações filogenéticas) sobre o tamanho floral de espécies polinizadas por animais que ocorrem no Pantanal. Os objetivos específicos foram os seguintes: 1) avaliar se o tamanho floral difere entre espécies da estação chuvosa e da estação seca; 2) examinar se o substrato onde as espécies ocorrem influencia no tamanho floral; 3) testar o sinal filogenético para o tamanho floral, visando responder se existe uma história evolutiva convergente ou uma influência ambiental divergente no traço avaliado entre espécies próximas filogeneticamente. Nossas hipóteses seriam que: 1) o tamanho floral aumenta durante a estação chuvosa; 2) flores maiores são produzidas em espécies no substrato aquático; e 3) existe um sinal filogenético para o tamanho floral nas espécies coletadas no Pantanal, demonstrando que o tamanho das flores é conservado ao longo da história evolutiva das plantas avaliadas, e que tanto a filogenia quanto a história ecológica podem ser relevantes na determinação deste traço (ex. flores maiores nos clados das espécies aquáticas). Ao investigar a variação do tamanho floral em diferentes estações, substratos e espécies, esperam-se obter *insights* sobre os efeitos do clima, do ambiente e da história evolutiva na determinação desse traço importante para as plantas polinizadas por animais. Essas informações podem eventualmente contribuir para o entendimento da variação do tamanho floral em ecossistemas sazonais e outras áreas úmidas do planeta.

## MATERIAIS E MÉTODOS

### Área de estudo

As coletas foram realizadas em dois municípios e três localidades diferentes do Pantanal (Fig. 2). No município de Poconé, Mato Grosso, foram usadas duas localidades. Uma foi no parque SESC Baía das Pedras (16°39' S 56°47' O), uma das unidades da Estância Ecológica do Pantanal, particularmente a Base Avançada de Pesquisas no Pantanal da Universidade Federal de Mato Grosso. A segunda localidade foi no distrito de Pirizal (16°14' S 56°22' O), situado à margem direita do rio Cuiabá e à margem esquerda do rio Bento Gomes. No município de Aquidauana, Mato Grosso do Sul, as coletas foram localizadas no Parque Municipal da Lagoa Comprida (20°27' S 55°46' O), uma Unidade de Conservação periurbana com uma extensão de 74 hectares (Ximenes et al. 2017). Em todas as localidades de estudo as comunidades vegetais dominantes são áreas arbustivas e savânicas sobre solos arenosos e argilosos, dominados por espécies mesófitas e xerófitas durante a estação seca, e espécies hidrófitas com maior presença de áreas alagadas durante a estação chuvosa (Nunes da Cunha & Junk 2017).

A sazonalidade do Pantanal é marcada por um período chuvoso (de outubro a abril) e um período seco (de maio a setembro), com dois ciclos hidrológicos (seca e cheia) altamente variáveis (Junk et al. 2006). A temperatura média anual é de 25°C, podendo ultrapassar 40°C em alguns meses do ano, e uma precipitação média anual de 1.300 mm (Junk et al. 2006). Para comparar a temperatura e a precipitação anuais com dados históricos, obtivemos os registros de precipitação média anual e temperatura da estação meteorológica em Cuiabá, Mato Grosso, Brasil, do Instituto Nacional de Meteorologia (INMET-Brasil; <https://portal.inmet.gov.br>). Os dados históricos mostram a variação média entre 2002 e 2022, enquanto os dados de precipitação mensal e temperatura média mostram a variação durante o período de estudo, de janeiro de 2021 a dezembro de 2022 (Fig. S1).

O ciclo hidrológico e a sazonalidade são condicionantes ambientais que influenciam na biodiversidade e mantêm o funcionamento ecológico de toda a região. De acordo com Pott & Pott (1994; 2021), o Pantanal abriga aproximadamente 144 famílias

de plantas com flores, das quais 104 são exclusivamente terrestres, 21 são exclusivamente aquáticas e 19 incluem espécies tanto terrestres quanto aquáticas. A riqueza total atinge cerca de 2,000 espécies que compreendem plantas herbáceas (ervas, trepadeiras, epífitas, parasitas), incluindo mais de 250 espécies de graminóides, e lenhosas (subarbustos, arbustos, árvores, cipós e palmeiras) (Pott & Pott 2021).

### **Coleta de dados**

Os efeitos da sazonalidade e os ciclos hidrológicos sobre o tamanho floral foram avaliados em 46 espécies com amostragens mensais em campo entre janeiro e dezembro de 2022 (Tabela S1). Além disso, o banco de dados foi acrescentado com 51 espécies de pesquisa anterior, com amostragem entre janeiro e dezembro de 2021, nas mesmas áreas (Ortiz et al. 2023; Tabela S1). As espécies foram coletadas de maneira exploratória, através do método de caminhamento livre nos diferentes pontos de coleta. Foi seguido uma abordagem aleatória e respeitando o critério de coleta de flores durante o pico de floração, garantindo a presença de vários indivíduos de uma mesma espécie em diferentes locais, com uma distância mínima de 1 metro entre eles. Foram coletadas flores com uma ampla variedade morfológica, abrangendo desde Asteraceae com inflorescências em capítulo e tamanho diminuto até inflorescências solitárias com flores de maior porte. A cada mês foram avaliadas todas as espécies encontradas não arbóreas com polinização biótica com pelo menos 10 indivíduos floridos, e para cada espécie foi registrado o tamanho floral médio, o tipo de substrato (aquático ou terrestre) e a estação da coleta (seca ou chuva). Árvores não foram consideradas neste estudo porque nossa avaliação sobre a potencial variação do tamanho floral foi focada entre o substrato aquático e terrestre de plantas, não existindo árvores aquáticas no Pantanal (Pott & Pott 1994), e não nas diferenças entre a forma de crescimento das plantas (ex. ervas, lianas, arbustos, árvores). As espécies foram identificadas usando guias florísticos (Pott & Pott 1994; Pott & Pott 2000), o site Reflora - Herbário Virtual (<https://reflora.jbrj.gov.br/reflora/herbarioVirtual/>), o Herbario Virtual Missouri Botanical Garden (<https://tropicos.org>) e consultas a especialistas (ver Agradecimentos).

Para estimar o tamanho floral foram avaliados entre 5 e 10 indivíduos por espécie e entre 1 e 10 flores por indivíduo. As pétalas das flores foram cuidadosamente removidas e separadas evitando causar dano por manipulação e logo em seguida foram fotografadas. Cada pétala foi colocada horizontalmente entre duas placas de vidro, em um fundo contrastante com a cor da corola (ex. papel preto), com escala milimetrada. Em seguida, o tamanho floral por flor, indivíduo e espécie foi calculado com o uso do software ImageJ (Schneider et al. 2012). O tamanho floral foi avaliado em termos de área (cm<sup>2</sup>) para não subestimar ou superestimar as diferentes formas florais (ex. flores campanuladas, labiadas, radiais, tubulares; Ortiz et al. 2023) e ter assim uma estimativa mais precisa da sua variabilidade. A variação interespecífica do tamanho floral tem sido considerada geralmente em termos de altura ou largura (ex. diâmetro; Teixido et al. 2018), biomassa seca (Herrera 2009), ou inclusive como uma variável categórica por classes de tamanho (ex. pequenas, intermediárias, grandes; Machado & Lopes 2004), perdendo muita informação sobre a alocação real, incluindo água, às estruturas de atração entre diferentes espécies dentro de comunidades de plantas.

Além disso, o número de flores abertas por indivíduo e a média resultante do número de flores abertas por espécie no momento da amostragem foram considerados para estimar com maior precisão qualquer possível compensação entre o tamanho da flor e o número, ou seja, se espécies com flores maiores produzem menos flores do que espécies com flores menores (por exemplo, Goodwillie et al. 2010). A ausência de uma correlação entre ambos os traços associados à alocação de água para as flores reduz um efeito confundidor do número de flores e leva em consideração as estimativas da variação no tamanho da flor dependendo da disponibilidade de água. Essa correlação foi realizada para 78 das 97 espécies consideradas neste estudo, uma vez que perdemos dados para as 19 espécies amostradas no Parque Municipal da Lagoa Comprida durante 2022.

### **Árvore e sinal filogenético**

A mega árvore GBOTB.extended (Jin & Qian 2019) é a maior filogenia disponível de plantas com sementes, com 74.533 espécies, e consiste em uma filogenia molecular atualizada e corrigida de Smith and Brown (2018). Foi construída a árvore

filogenética, que foi podada a partir da GBOTB.extended, utilizando a função “phylo.maker” do software R, versão 4.2.2 (R Core Team 2022). Nesse trabalho foi utilizada a última atualização da função “phylo.maker”, o “V.Phylomaker” (Jin & Qian 2019). Para a construção da árvore foi utilizada a hipótese filogenética do cenário 3, que adiciona gêneros e espécies nas famílias ou gêneros da filogenia, respectivamente, usando as abordagens implementadas no *Phylomatic* e *BLADJ* (Jin & Qian 2019). A filogenia correspondente ao cenário 3 foi escrita em um arquivo chamado "filogenia.tre" utilizando a função "write.tree". O arquivo foi salvo em formato Newick e, após a construção da árvore filogenética, o programa FigTree v1.4.4 (<http://tree.bio.ed.ac.uk/software/figtree/>) foi utilizado para visualizar graficamente a árvore gerada. Todas as 97 espécies coletadas estavam presentes na filogenia de Quian & Jian (2016) e foram categorizadas respectivamente como *prune* (36) e *bind* (61) (Tabela S2), contendo seis politomias. Nenhuma das espécies foi categorizada como *failed to bind*, o que facilitou a construção da filogenia. A árvore filogenética foi gerada, contendo 97 tipos e 87 nós internos.

A fim de determinar a influência da filogenia no tamanho floral e investigar se o tamanho floral apresenta uma história evolutiva compartilhada entre as espécies, o sinal filogenético foi determinado. Para isto, foi utilizado o valor médio do tamanho floral por espécie. O sinal filogenético para o tamanho floral foi testado utilizando o pacote *phytools* (Revell 2012) no software R e usando o índice *lambda* (Pagel 1999), pois é considerado um índice mais estável para calcular sinal filogenético (Münkemüller 2012). Essa função *lambda* varia entre 0 e 1, sendo 0 (ou próximo a 0) sem sinal filogenético, quando o traço analisado não varia de forma associada à filogenia, e 1 (ou próximo) quando a variação do traço é linearmente relacionada às distâncias filogenéticas entre as espécies, seguindo um padrão que usualmente é aproximado por um movimento Browniano do caráter ao longo da filogenia (ou seja, sinal filogenético).

O sinal para substrato e estação foi gerado usando os pacotes *caper*, *ape* e *phytools* no software R. A árvore filogenética foi lida e, em seguida, os dados categóricos substrato e estação foram transformados em dados binários. Os dados foram combinados com a informação filogenética da árvore e foi utilizado a estatística D proposta por Fritz & Purvis (2010), utilizando a função “phylo.d” do pacote *caper* v1.0.1 (Orme et al. 2018).

Nesse método, a soma das diferenças dos grupos-irmãos menos a expectativa browniana é dividida pela diferença entre a expectativa aleatória e a expectativa por movimento browniano (Fritz & Purvis 2010). Portanto, quando  $D < 0$ , a característica é considerada como portadora de um sinal filogenético forte (como esperado no movimento browniano), enquanto  $D > 0$  ela é considerada como portadora de menos sinal filogenético. Em seguida, a função “dotTree” do pacote *phytools* v1.5-1 (Revell 2012) foi usada para visualizar os atributos de substrato e estação ao longo da filogenia.

### **Análises de dados**

Como o tamanho floral não seguiu uma distribuição normal (teste de Shapiro-Wilk = 0,50,  $P < 0,001$ ) nem homocedasticidade entre grupos (estação: teste de Levene = 8,26,  $P = 0,004$ ; substrato: teste de Levene = 23,22,  $P < 0,001$ ) e o número de flores é uma variável de contagem, um teste de correlação de postos de Spearman entre tamanho e número de flores foi conduzido. Entretanto, devido a que tanto o tamanho quanto o número de flores médio por espécie aproximam-se a um tipo de variável contínua, consideramos subsequentemente um teste de correlação de Pearson, avaliando assim ambos tipos de correlações.

Para testar os efeitos da estação e substrato sobre o tamanho floral sem considerar a estrutura filogenética dos dados, um modelo linear generalizado misto (GLMM) foi usado. Como o tamanho floral não seguiu uma distribuição normal e devido à superdispersão dos dados, a distribuição aproximou-se mais ao do tipo quasi-Poisson. Portanto, o modelo foi analisado com este tipo de distribuição de erro e a função de ligação “log” usando o pacote *MASS* v7.3-60 (Venables & Ripley 2013) no R. As variáveis estação, substrato e a interação estação  $\times$  substrato foram incluídos como fatores fixos, enquanto a variável espécie aninhada dentro da interação estação  $\times$  substrato e a variável indivíduo aninhada dentro de espécie foram usadas como um fator aleatório no modelo.

Em seguida, para testar os efeitos da estação e substrato sobre o tamanho floral levando em conta a filogenia, foi usada a modelagem linear filogenética mista generalizada (PGLMM; Pearse et al. 2014). Para adequar a normalização dos dados, foi

usada a transformação “log” do tamanho floral no modelo, como não foi encontrado um modelo filogenético adequado para dados com distribuição de quasi-Poisson. No PGLMM, as variáveis foram incluídas como fatores fixos e aleatórios, da mesma forma que foi explicado anteriormente para o GLMM.

## RESULTADOS

### Varição no tamanho floral

Das 97 espécies estudadas, 54 foram amostradas durante a estação chuvosa e 43 durante a seca. No substrato terrestre foram amostradas 74 espécies e no substrato aquático 23. O tamanho e o número de flores por espécie não foram correlacionados (coeficiente de correlação de postos de Spearman = -0,069,  $P = 0,540$ ; coeficiente de correlação de Pearson = -0,135,  $P = 0,232$ ;  $N = 78$  para ambas correlações). O tamanho floral foi altamente variável entre espécies (variação de 0,09 a 140,29 cm<sup>2</sup>, média  $\pm$  SE = 8,54  $\pm$  21,79 cm<sup>2</sup>; Fig. S2). Em média, as flores foram 50% maiores na estação chuvosa do que na seca (média  $\pm$  SE = 10,13  $\pm$  16,96 e 6,48  $\pm$  8,13 cm<sup>2</sup>, respectivamente) e quase o dobro no substrato aquático em relação ao terrestre (média  $\pm$  SE = 13,97  $\pm$  25,06 e 7,28  $\pm$  9,22 cm<sup>2</sup>, respectivamente). Particularmente, considerando a interação entre estação e substrato, as maiores flores foram encontradas durante a estação chuvosa no substrato aquático, onde as espécies, em média, mostraram tamanhos florais cerca de três vezes mais altos do que no resto das interações (Fig. 3). No entanto, devido à alta variação do tamanho entre estações e substratos, estas diferenças não foram significativas, independente de considerar a filogenia nas análises (Tabela 1).

### Sinal filogenético e influência da filogenia

A árvore criada para as 97 espécies amostradas contém 87 nós internos. Foi encontrada evidência significativa de um sinal filogenético no tamanho floral ( $\lambda = 0,77$ ,  $P < 0,001$ ; Fig. 4). Este resultado indica que o tamanho floral está limitado filogeneticamente, sugerindo uma inércia filogenética ou conservadorismo filogenético. Para o substrato, a estimativa de D resultou em -0,23 (Fig. S3), o que indica uma diferença entre os dois estados em relação à sua distribuição na árvore filogenética e, portanto, sinal

filogenético (Fig. 4). Já para a estação, o valor de D resultou em 0,83 (Fig. S4), indicando menor agrupamento filogenético (ou seja, maior aleatoriedade). Portanto, não há sinal filogenético ou evidência de um padrão filogenético presente (Fig. 4).

## **DISCUSSÃO**

Este estudo mostra uma alta variabilidade do tamanho floral no Pantanal, com detecção de sinal filogenético do traço e tendências a aparecerem flores maiores em substratos aquáticos e durante a estação chuvosa. Conjuntamente, os resultados estão de acordo com os argumentos baseados na influência da filogenia sobre o tamanho floral e sugerem que a água pode ser também relevante na sua variabilidade. Portanto, a história evolutiva das plantas parece limitar a adaptação do tamanho floral, mas a história ecológica poderia ainda impor pressões seletivas relevantes, uma ação simultânea que incorpora uma camada de compreensão sobre a evolução dessa característica. Assim, o presente estudo fornece um maior entendimento das forças que moldam o tamanho floral e adiciona nuances às discussões sobre as adaptações das plantas em áreas úmidas e ambientes tropicais sazonais.

Como esperado, a filogenia determinou a variação do tamanho floral, reforçando o conservadorismo filogenético deste atributo (Armbruster et al. 1999; Teixeira et al. 2017). Assim, clados constituídos por espécies estreitamente relacionadas ao longo da filogenia tendem a compartilhar tamanhos florais similares com um forte sinal filogenético. No Pantanal, onde misturam-se diferentes elementos florísticos amazônicos e do Cerrado, a história evolutiva das plantas compartilhando origens biogeográficas comuns pode ainda ser mais relevante do que em outras áreas úmidas e ecossistemas sazonais (Pott & Pott 2021), desempenhando um papel importante na determinação do tamanho das flores. Apesar das limitações filogenéticas, o tamanho floral é ainda considerado um traço lábil entre ambientes e linhagens que se ajusta facilmente às pressões seletivas exercidas por fatores abióticos como a disponibilidade de água (Philips et al. 2019). Portanto, a evolução do tamanho floral pode ser complexa e refletir o resultado da ação combinada de múltiplos fatores interatuantes. Essa complexidade

reforça a importância de considerar a história evolutiva das plantas como um determinante fundamental do tamanho floral, supostamente superando as pressões ecológicas imediatas.

Em contraste aos fundamentos baseados na água e contrariamente às nossas hipóteses, as análises não detectaram influência significativa da estação e substrato sobre o tamanho floral. Conforme evidenciado em outros estudos, o tamanho das flores diminui em resposta à limitação de água (Herrera 2009; Lambrecht 2013; Gallagher & Campbell 2017; Philips et al. 2019). Este processo ocorre porque flores de maior tamanho demandam maior alocação de água para serem produzidas e também quantidades superiores deste recurso devido à transpiração, o que as torna mais onerosas (Patiño & Grace 2002; Teixido & Valladares 2014; Teixido et al. 2019). Apesar de não atingir significância estatística e da alta variabilidade do tamanho floral, foram observadas tendências de flores maiores nos clados das espécies aquáticas, particularmente aquelas que floresceram durante a estação chuvosa. Nós propomos que essa tendência não é irrelevante, pois sugere que os fatores abióticos relacionados à disponibilidade de água podem ainda exercer pressões evolutivas sobre o traço avaliado no Pantanal além das limitações filogenéticas. Em conjunto, esses resultados ressaltam a relevância tanto da filogenia quanto da história ecológica na compreensão da variação do tamanho floral em diferentes ambientes.

Embora seja reconhecido que a água desempenhe um papel crucial na determinação do tamanho floral, com espécies de flores menores favorecidas em ambientes mais secos, outros elementos não considerados neste estudo podem estar interagindo de maneira complexa com a água, resultando em efeitos mascarados que impedem conclusões mais robustas. Neste sentido, o tamanho amostral pode ser limitado e a inclusão de mais espécies ser relevante para compreender os efeitos de estação e substrato sobre a variação do tamanho floral. Alternativamente, a presença de espécies que florescem ao longo do ano com modificações temporais do tamanho das flores a nível de indivíduo é um processo potencialmente explicativo da alta variabilidade deste traço. Por exemplo, as comunidades de macrófitas do Pantanal apresentam uma alta variação fenológica, onde as diferentes formas de vida (anfíbias, emergentes, flutuantes,

submersas) ajustam a sua alocação à floração ao longo do ano em função do regime de inundação (Catian et al. 2019). Por outro lado, algumas plantas ajustam o tamanho de suas flores sazonalmente em função dos polinizadores, atraindo animais generalistas durante a estação chuvosa e polinizadores mais especialistas na estação seca (Souza et al. 2018).

A influência da interação das plantas com os polinizadores e diferentes níveis de limitação de pólen exercem pressões seletivas relevantes sobre a diversidade floral. Particularmente, a abundância e efetividade dos diferentes grupos funcionais de polinizadores selecionam conjuntos recorrentes de características das flores, incluindo o tamanho (Rosas-Guerrero et al. 2014; Dellinger 2020). O presente estudo não abordou a avaliação dos polinizadores nem das taxas de visitação, fatores que podem variar com a sazonalidade e exercer um efeito significativo sobre o tamanho floral. No Pantanal, a disponibilidade tanto de flores quanto de polinizadores diminui significativamente durante a estação seca, aumentando a competição interespecífica e reduzindo a sobreposição de nicho dos polinizadores, o que eventualmente acarreta maior especialização nas interações planta-polinizador e potenciais mudanças no tamanho floral (Souza et al. 2018). Simultaneamente, a presença de florívoros pode ter um efeito considerável sobre o tamanho das flores. Um recente estudo reportou que este traço foi determinante na incidência e intensidade da florivoria em plantas polinizadas por animais no Pantanal, onde as espécies com flores maiores sofreram maior ataque independente da estação e do substrato (Ortiz et al. 2023). Embora a variação nos padrões de florivoria não tenham apresentado relação com os fatores abióticos, a relevância da interação entre os florívoros e o tamanho floral sugere que este processo pode envolver pressões seletivas relevantes sobre dito traço. Em conjunto, a relação entre as plantas e seus visitantes florais torna evidente a relevância de considerar os fatores bióticos para uma compreensão mais abrangente sobre a variação do tamanho floral em relação ao substrato e a estação.

Em conclusão, este estudo fornece contribuições valiosas sobre a variação do tamanho floral em relação às condições ambientais, como estação e substrato, bem como a influência da filogenia. A presença de um sinal filogenético no tamanho floral sugere que a história evolutiva das plantas impõe uma limitação evolutiva a este traço maior do

que a pressão imposta pela disponibilidade hídrica. Não obstante, a tendência de existirem flores maiores sob condições mais úmidas, particularmente em espécies de substrato aquático durante o período de chuvas, destaca o potencial papel que a adaptação ao ambiente pode estar desempenhando na determinação do tamanho floral na maior área úmida tropical do mundo. Este estudo contribui para uma compreensão mais abrangente da evolução deste traço essencial para o sucesso reprodutivo de plantas polinizadas por animais em áreas úmidas com uma marcante sazonalidade na disponibilidade de água. Nós recomendamos que pesquisas futuras considerem o possível efeito múltiplo da filogenia, condições ambientais e interação das plantas com visitantes florais, como polinizadores e antagonistas, sobre o tamanho das flores em diferentes comunidades e ecossistemas.

## REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Ackerly D.D. (2009) Conservatism and diversification of plant functional traits: evolutionary rates versus phylogenetic signal. *Proceedings of the Natural Academy of Sciences USA*, **106**, 19699-19706.
- Araújo A.C., Sazima M. (2003) The assemblage of flowers visited by hummingbirds in the "capões" of Southern Pantanal, Mato Grosso do Sul, Brazil. *Flora*, **198**, 427-435.
- Armbruster W.S., Di Stilio V.S., Tuxill J.D., Flores T.C., Velasquez Runk J.L. (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.
- Bell G. (1985) On the function of flowers. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B. Biological Sciences*, **224**, 223-265.
- Betancourt J.L., Kjell B., Cleland E.E., Cook B.I., Crimmins T.M., Mazer S.J., McCabe J.G., Pau S., Regetz J., Schwartz M.D., Travers S.E. (2013) Phylogenetic conservatism in plant phenology. *Journal of Ecology*, **10**, 1520-1530.
- Blomberg S.P., Garland Jr T., Ives A.R. (2003) Testing for phylogenetic signal in comparative data: behavioral traits are more labile. *Evolution*, **57**, 717-745.
- Blomberg S.P., Garland Jr., T. (2002) Tempo and mode in evolution: phylogenetic inertia, adaptation and comparative methods. *Journal of Evolutionary Biology*, **15**, 899-910.
- Caruso C.M., Eisen K.E., Martin R.A., Sletvold N. (2019) A meta-analysis of the agents of selection on floral traits. *Evolution*, **73**, 4-14.
- Catian G., Scremin-Dias E., Pott A. (2019) Reproductive phenology of macrophyte community in response to wetland flooding cycle. *Oecologia Australis*, **23**, 856-873.
- Davies T.J., Wolkovich E.M., Kraft N.J., Salamin N., Allen J.M., Ault T.R., Betancourt J.L., Bolmgren K., Cleland E.E., Cook B.I., Crimmins T.M., Mazer S.J.,

- McCabe., G.J., Pau S., Regetz J., Schwartz M.D., Travers S.E. (2013) Phylogenetic conservatism in plant phenology. *Journal of Ecology*, **101**, 1520-1530.
- Dellinger A.S. (2020) Pollination syndromes in the 21st century: where do we stand and where may we go?. *New Phytologist*, **228**, 1193-1213.
- Descamps C., Quinet M., Jacquemart A.-L. (2021) The effects of drought on plant-pollinator interactions: What to expect? *Environmental and Experimental Botany*, **182**, e104297.
- Fritz S.A., Purvis A. (2010) Selectivity in mammalian extinction risk and threat types: a new measure of phylogenetic signal strength in binary traits. *Conservation Biology*, **24**, 1042-1051.
- Galen C. (1999) Why do flowers vary? the functional ecology of variation in flower size and form within natural plant populations. *BioScience*, **49**, 631- 640.
- Gervasi D., Schiestl F. (2017) Real-time divergent evolution in plants driven by pollinators. *Nature Communications*, **8**, e14691.
- Goodwillie C., Sargent R.D., Eckert C.G., Elle E., Geber M.A., Johnston M.O., Winn A.A. (2010) Correlated evolution of mating system and floral display traits in flowering plants and its implications for the distribution of mating system variation. *New Phytologist*, **185**, 311-321.
- Herrera J. (2009) Visibility vs. biomass in flowers: exploring corolla allocation in Mediterranean entomophilous plants. *Annals of Botany*, **103**, 1119-1127.
- Ives A.R., Helmus M.R. (2011). Generalized linear mixed models for phylogenetic analyses of community structure. *Ecological Monographs*, **81**, 511– 525.
- Jin Y., Qian H. (2019) V. PhyloMaker: an R package that can generate very large phylogenies for vascular plants. *Ecography*, **42**, 1353-1359.
- Junk W.J., Nunes da Cunha C., Wantzen K.M., Petermann P., Strüssman C., Marques M.I, Adis J. (2006) Biodiversity and its conservation in the Pantanal of Mato Grosso, Brazil. *Aquatic Sciences*, **68**, 278-309.

- Junk W.J., Nunes da Cunha C. (2012) Pasture clearing from invasive woody plants in the Pantanal: a tool for sustainable management or environmental destruction?. *Wetlands Ecology and Management*, **20**, 111-122.
- Kuppler J, Kotowska M.M. (2021) A meta-analysis of responses in floral traits and flower-visitor interactions to water deficit. *Global Change Biology*, **27**, 3095-3108.
- 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.
- Morellato L.P.C., Camargo M.G.G., Gressler E. (2013) A review of plant phenology in South and Central America. In: Schwartz M.D. (Ed), *Phenology: an integrative environmental science*. Dordrecht, Springer, pp 91-113.
- Münkemüller T., Lavergne S., Bzeznik B., Dray S., Jombart T., Schiffrers K., Thuiller W. (2012) How to measure and test phylogenetic signal. *Methods in Ecology and Evolution*, **3**, 743-756.
- Myers N., Mittermeier R., Mittermeier C., Fonseca G., Kent J. (2000) Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature*, **403**, 853-858.
- Nunes da Cunha C., Bergier I., Moraes Tomas W., Damasceno-Júnior G.A., Santos S.A., Assunção V.A., Sartori A.L.B., Pott A., Arruda E.C., Garcia A.S., Nicola R.D., Junk W.J. (2023) Classificação dos macrohabitats do Pantanal matogrossense para fins de gestão: atualização para políticas públicas e manejo de áreas protegidas. *Biodiversidade Brasileira*, **13**, 1-26.
- Nunes da Cunha C., Rebellato L., Costa C.P. (2010) *Vegetação e flora: experiência pantaneira no sistema de grade*. *Biodiversidade no Pantanal de Poconé*. In: Fernandes I.M., Signor C.A., Penha J. (Eds), *Biodiversidade no Pantanal de Poconé*, Attema, Manaus, pp. 37-57.
- Oliveira C.S., Messeder J.V.S., Teixido A.L., Arantes M.R.R., Silveira F.A.O. (2021) Vegetative and reproductive phenology in a tropical grassland-savanna-forest gradient. *Journal of Vegetation Science*, **32**, e12997.
- Ollerton J., Winfree R., Tarrant S. (2011) How many flowering plants are pollinated by animals? *Oikos*, **120**, 321-326.

- Orme D., Freckleton R., Thomas G., Petzoldt T., Fritz S., Isaac N., Pearse W. (2018) *The caper package: comparative analysis of phylogenetics and evolution in R*. R package version 1.0.1.
- Ortiz G.L., Columbano Y., de Melo M. V., Boaventura M. G., Aoki C., Cornelissen T., Souza C.S., Teixido A.L. (2023) Among-species variation in flower size determines florivory in the largest seasonally flooded tropical wetland. *American Journal of Botany*, **110**, e16186.
- Pagel M. (1999) Inferring the historical patterns of biological evolution. *Nature*, **401**, 877-884.
- Patiño S., Grace J., (2002) The cooling of convolvulaceous flowers in a tropical environment. *Plant Cell and Environment*, **25**, 41-51.
- Pearse W.D., Cavender-Bares J., Puvis A., Helmus M.R. (2014) Metrics and models of community phylogenetics. In: Garamszegi L.Z. (Ed), *Modern phylogenetic comparative methods and their application in evolutionary biology—concepts and practice*. Berlin, Springer-Verlag, Berlin, pp. 451-464.
- Phillips B.B., Shaw R.F., Holland M.J., Fry E.L., Bardgett R.D., Bullock J.M., Osborne J.L. (2018) Drought reduces floral resources for pollinators. *Global Change Biology*, **24**, 3226-3235.
- Pott A., Pott V.J. (1994) *Plantas do Pantanal*. Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária, Centro de Pesquisa Agropecuária do Pantanal, Corumbá.
- Pott A., Pott V.J. (1994) *Plantas aquáticas do Pantanal*. Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária, Centro de Pesquisa Agropecuária do Pantanal, Corumbá.
- Pott A., Pott V.J. (2021) Flora of the Pantanal. In: Damasceno-Junior G.A., Pott A. (Eds), *Flora and Vegetation of the Pantanal Wetland*. Plant and Vegetation. *Springer, Cham*, **18**, 39-228.
- R Core Team (2022) *R: A language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <https://www.R-project.org/>.

- Revell L.J. (2010) Phylogenetic signal and linear regression on species data. *Methods in Ecology and Evolution*, **1**, 319-329.
- Revell L.J. (2012) Phytools: an R package for phylogenetic comparative biology (and other things). *Methods in Ecology and Evolution*, **3**, 217-223.
- Rosas-Guerrero V., Aguilar R., Martén-Rodríguez S., Ashworth L., Lopezaiza-Mikel M., Bastida J.M., Quesada M. (2014) A quantitative review of pollination syndromes: do floral traits predict effective pollinators?. *Ecology Letters*, **17**, 388-400.
- Schemske D.W., Bradshaw H.D. (1999) Pollinator Preference and the Evolution of Floral Traits in Monkeyflowers (*Mimulus*). *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **96**, 11910-11915.
- Schneider C.A., Rasband W.S., Eliceiri K.W. (2012) NIH Image to ImageJ: 25 years of image analysis. *Nature Methods*, **9**, 671-675.
- Souza C.S., Maruyama P.K., Aoki C., Sigrist M.R., Raizer J., Gross C.L., de Araujo A.C. (2018) Temporal variation in plant–pollinator networks from seasonal tropical environments: higher specialization when resources are scarce. *Journal of Ecology*, **106**, 2409-2420.
- Smith S.A., Brown J.W. (2018) Constructing a broadly inclusive seed plant phylogeny. *American Journal of Botany*, **105**, 302-314.
- Stanton M.L., Snow A.A., Handel S.N. (1986) Floral evolution: attractiveness to pollinators increases male fitness. *Science*, **232**, 1625-1627.
- Teixido A.L., Leite-Santos V.B., Paiva E.A., Silveira F.A.O. (2019) Water-use strategies in flowers from a neotropical savanna under contrasting environmental conditions during flowering. *Plant Physiology and Biochemistry*, **144**, 283-291.
- Teixido A.L., Barrio M., Valladares F. (2016) Size matters: understanding the conflict faced by large flowers in Mediterranean environments. *Botanical Review*, **82**, 204-228.

- Teixido A.L., Dayrell R.L.C., Arruda A.J., Azevedo L.O., Junqueira P.A., Messeder J.V.S., Silveira F.A.O. (2018) Differential gender selection on flower size in two neotropical savanna congeneric species. *Plant Ecology*, **219**, 89-100.
- Teixido A.L., Guzmán B., Staggemeier V.G., Valladares F. (2017) Phylogeny determines flower size-dependent sex allocation at flowering in a hermaphroditic family. *Plant Biology*, **19**, 963-972.
- Teixido A.L., Valladares F. (2014) Disproportionate carbon and water maintenance costs of large corollas in hot Mediterranean ecosystems. *Perspectives in Plant Ecology Evolution and Systematics*, **16**, 83-92.
- Venables W.N., Ripley B.D. (2013) Modern applied statistics with S-Plus. Berlin, Springer, **3**, 217-453.
- Ximenes L.D.S.V., Pott V.J., Aoki C. (2017) Plantas aquáticas do Parque Natural Municipal da Lagoa Comprida, Aquidauana, Mato Grosso do Sul, Brasil. *Boletim do Museu Paraense Emílio Goeldi-Ciências Naturais*, **12**, 187-195.

Tabela 1. Resultados da ANOVA resumo do GLMM (sem levar em conta a filogenia) e resultados do teste PGLMM (considerando a filogenia) testando os efeitos de estação, substrato e a interação estação  $\times$  substrato sobre o tamanho floral. Em ambos modelos, a variável espécie foi adicionada como variável aleatória dentro da interação estação  $\times$  substrato e a variável indivíduo como variável aleatória dentro de espécie. A variável resposta, tamanho floral, foi modelizado com uma distribuição de quasi-Poisson devido à super dispersão.

Variável	GLMM			PGLMM	
	Chi-quadrado	gl	<i>P</i>	Valor	<i>P</i>
Estação	0,896	1	0,344	0,028	0,820
Substrato	0,154	1	0,695	0,053	0,836
Estação $\times$ Substrato	0,761	1	0,383	0,439	0,112

Fig. 2. Localização das áreas estudadas entre janeiro de 2021 e dezembro de 2022 no Pantanal (A). As imagens mostram a mudança das áreas de estudo durante (B) a estação seca e (C) a estação chuvosa (incluindo uma área alagada).

Fig.3. Efeitos da estação (seca e chuvosa) e do substrato (aquático e terrestre) e sua interação na variação do tamanho das flores em 97 espécies de plantas amostradas entre janeiro de 2021 e dezembro de 2022 no Pantanal.

Fig. 4. Relacionamento filogenético das 97 espécies amostradas entre janeiro de 2021 e dezembro de 2022 no Pantanal e variações de estação, substrato e tamanho da flor (cm<sup>2</sup>) ao longo da filogenia. A filogenia foi reconstruída seguindo Jin & Qian (2019).

Figura 2. Localização das áreas estudadas entre janeiro de 2021 e dezembro de 2022 no Pantanal (A). As imagens mostram a mudança das áreas de estudo durante (B) a estação seca e (C) a estação chuvosa (incluindo uma área alagada).

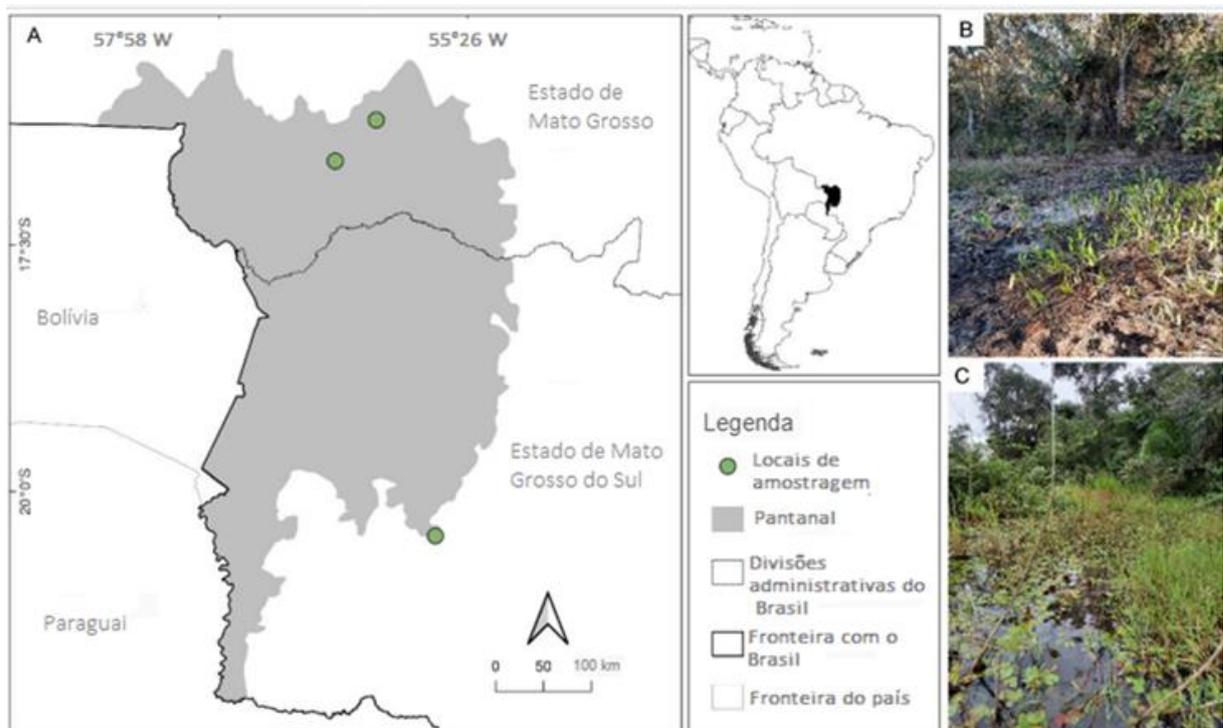


Figura 3. Efeitos da estação (seca e chuvosa) e do substrato (aquático e terrestre) e sua interação na variação do tamanho das flores em 97 espécies de plantas amostradas entre janeiro de 2021 e dezembro de 2022 no Pantanal.

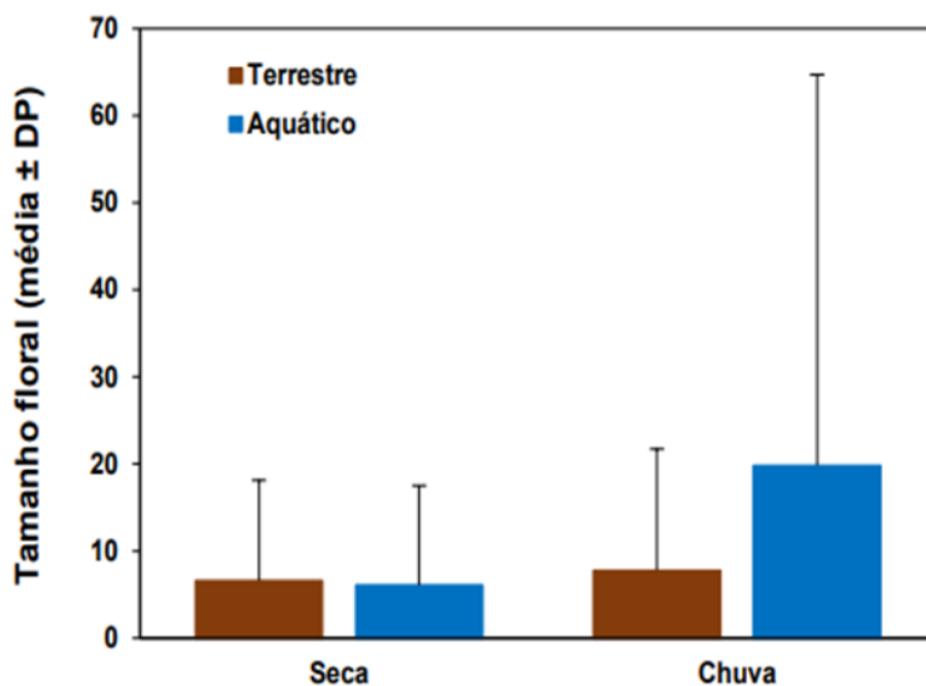
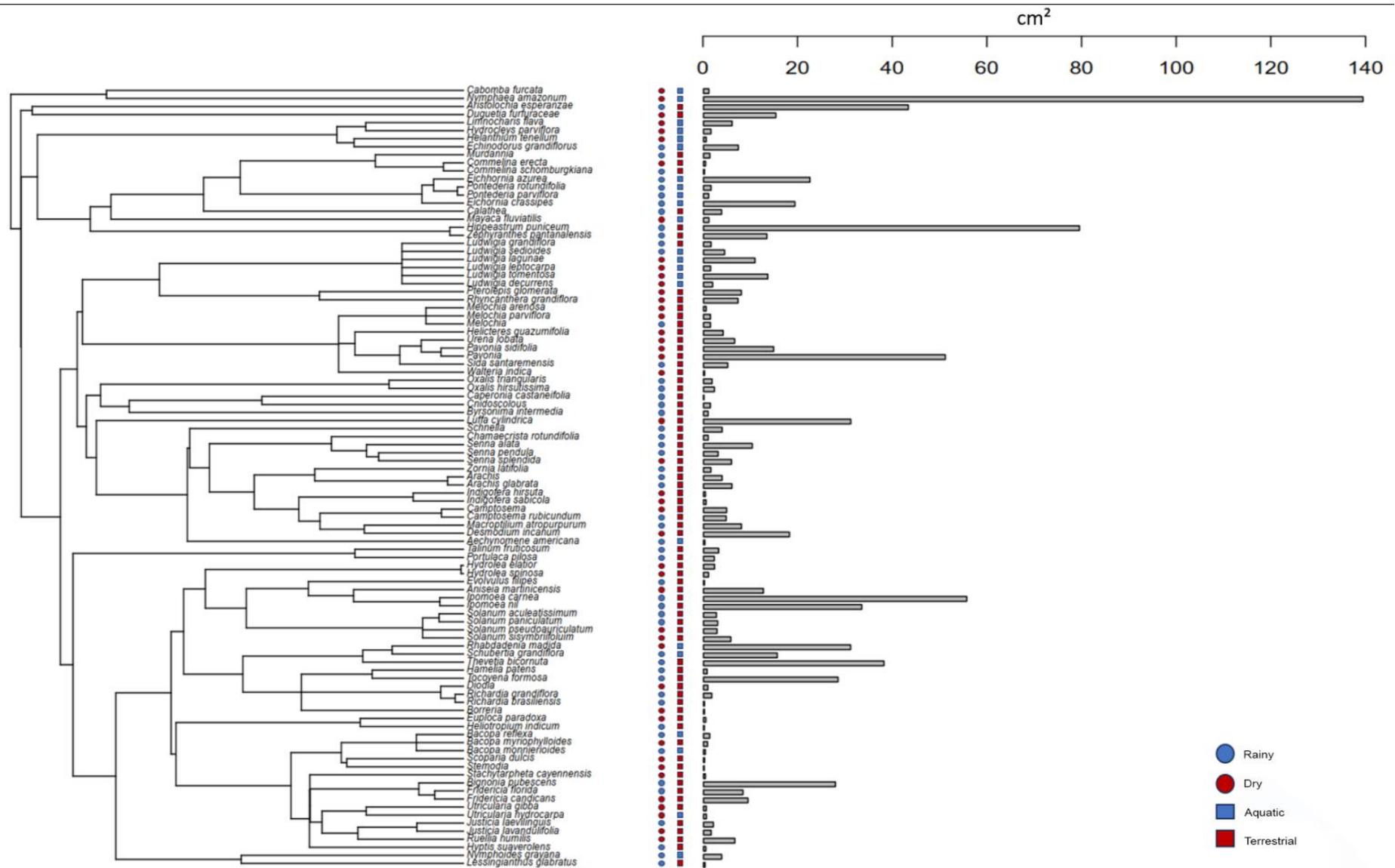


Figura 4. Relacionamento filogenético das 97 espécies amostradas entre janeiro de 2021 e dezembro de 2022 no Pantanal e variações de estação, substrato e tamanho da flor (cm<sup>2</sup>) ao longo da filogenia. A filogenia foi reconstruída seguindo Jin & Qian (2019).



## ANEXO - Material Suplementar

Tabela S1. Informações das espécies coletadas, com suas respectivas famílias, estações de coleta, substratos de crescimento, local de coleta (MS: Mato Grosso do Sul; MT: Mato Grosso), média do tamanho floral (avaliado 15 indivíduos por espécie) e média do número de flores abertas por indivíduo. NA: dados não disponíveis.

<b>Espécies</b>	<b>Família</b>	<b>Estação</b>	<b>Substrato</b>	<b>Local</b>	<b>Média tamanho floral</b>	<b>Média número flores</b>
<i>Aechynomene americana</i> L.	Fabaceae	Rainy	Terrestrial	Baía das Pedras-MT	0.3	13.0
<i>Aniseia martinicensis</i> (Jacq.) Choisy.	Convolvulaceae	Dry	Terrestrial	Baía das Pedras-MT	12.9	8.0
<i>Arachis glabrata</i> Benth.	Fabaceae	Rainy	Terrestrial	Baía das Pedras-MT	6.1	20.0
<i>Arachis</i> sp.	Fabaceae	Rainy	Terrestrial	Pirizal-MT	4.0	6.2
<i>Aristolochia esperanzae</i> Kuntze	Aristolochiaceae	Rainy	Terrestrial	Pirizal-MT	44.1	3.6
<i>Bacopa monnierioides</i> (Cham.) B.L.Rob.	Plantaginaceae	Rainy	Aquatic	Baía das Pedras-MT	0.4	2.0
<i>Bacopa myriophylloides</i> (Benth.) Wettst.	Plantaginaceae	Dry	Terrestrial	Pirizal-MT	0.9	1.0
<i>Bacopa reflexa</i>	Plantaginaceae	Rainy	Aquatic	Baía das Pedras-	1.3	6.0

(Benth.) Edwall				MT		
<i>Bignonia pubescens</i> L.	Bignoniaceae	Rainy	Terrestrial	Baía das Pedras- MT	28.4	14.0
<i>Borreria</i> sp.	Rubiaceae	Dry	Terrestrial	Pirizal- MT	0.2	28.0
<i>Byrsonima intermedia</i> A.Juss.	Malpighiaceae	Rainy	Terrestrial	Baía das Pedras- MT	1.0	23.0
<i>Cabomba furcata</i> Schult. & Schult.f.	Cabombaceae	Dry	Aquatic	Pirizal- MT	1.2	3.0
<i>Calathea</i> sp.	Maranthaceae	Rainy	Terrestrial	Pirizal- MT	3.9	NA
<i>Camptosema rubicundum</i> Hook. & Arn.	Fabaceae	Rainy	Terrestrial	Baía das Pedras- MT	4.9	6.0
<i>Camptosema</i> sp.	Fabaceae	Dry	Terrestrial	Pirizal- MT	5.0	5.0
<i>Caperonia castaneifolia</i> (L. )A.St.-Hil.	Euphorbiaceae	Rainy	Terrestrial	Baía das Pedras- MT	0.1	2.0
<i>Chamaecrista rotundifolia</i> (Pers. )Greene	Fabaceae	Rainy	Terrestrial	Baía das Pedras- MT	1.0	2.0
<i>Cnidocolous</i> sp.	Euphorbiaceae	Rainy	Terrestrial	Pirizal- MT	1.5	24.2

<i>Commelina erecta</i> L.	Commelinaceae	Dry	Terrestrial	Baía das Pedras-MT	0.4	1.0
<i>Commelina schomburgkiana</i> Klotzsch ex Seub.	Commelinaceae	Rainy	Terrestrial	Baía das Pedras-MT	0.2	5.0
<i>Desmodium incanum</i> (Sw.) DC.	Fabaceae	Dry	Terrestrial	Parque Lagoa Comprida-MS	18.5	NA
<i>Diodia</i> sp.	Rubiaceae	Dry	Terrestrial	Pirizal-MT	0.9	16.2
<i>Duguetia furfuracea</i> (A.St.-Hil.) Saff.	Annonaceae	Dry	Terrestrial	Parque Lagoa Comprida-MS	15.6	NA
<i>Echinodorus grandiflorus</i> (Cham. & Schltr.) Micheli	Alismataceae	Rainy	Aquatic	Baía das Pedras-MT	7.5	5.0
<i>Eichhornia azurea</i> (Sw.) Kunth	Pontederiaceae	Rainy	Aquatic	Baía das Pedras-MT	22.9	4.0
<i>Eichhornia crassipes</i> (Mart.) Solms	Pontederiaceae	Rainy	Aquatic	Parque Lagoa Comprida-MS	19.7	NA

<i>Euploca paradoxa</i> (Mart.) J.I.M.Melo & Semir	Boraginaceae	Dry	Terrestrial	Pirizal- MT	0.5	11.6
<i>Evolvulus filipes</i> Mart.	Convolvulaceae	Rainy	Terrestrial	Parque Lagoa Comprida- MS	0.2	NA
<i>Fridericia candicans</i> (Rich.) L.G.Lohmann	Bignoniaceae	Dry	Terrestrial	Parque Lagoa Comprida- MS	9.6	NA
<i>Fridericia florida</i> (DC.) L.G.Lohmann	Bignoniaceae	Rainy	Terrestrial	Pirizal- MT	8.5	54.4
<i>Hamelia patens</i> Jacq.	Rubiaceae	Rainy	Terrestrial	Baía das Pedras- MT	0.8	8.0
<i>Helanthium tenellum</i> (Mart.) Britton.	Alismataceae	Dry	Aquatic	Baía das Pedras- MT	0.6	1.1
<i>Helicteres guazumifolia</i> Kunth.	Malvaceae	Rainy	Terrestrial	Baía das Pedras- MT	4.2	70.0
<i>Heliotropium indicum</i> L.	Boraginaceae	Rainy	Terrestrial	Baía das Pedras- MT	0.2	56.0
<i>Hippeastrum puniceum</i> (Lam.) Kuntze	Amaryllidaceae	Rainy	Terrestrial	Baía das Pedras- MT	81.0	5.4
<i>Hydrocleys parviflora</i> Seub.	Alismataceae	Dry	Aquatic	Baía das Pedras- MT	1.6	1.3

<i>Hydrolea elatior</i> Schott	Hydroleaceae	Dry	Terrestrial	Baía das Pedras-MT	2.4	36.6
<i>Hydrolea spinosa</i> L.	Hydroleaceae	Dry	Terrestrial	Pirizal-MT	1.1	1.3
<i>Indigofera hirsuta</i> L.	Fabaceae	Dry	Terrestrial	Parque Lagoa Comprida-MS	0.4	NA
<i>Indigofera sabulicola</i> Benth.	Fabaceae	Dry	Terrestrial	Parque Lagoa Comprida-MS	0.5	NA
<i>Ipomoea carnea</i> Jacq.	Convolvulaceae	Rainy	Terrestrial	Baía das Pedras-MT	56.7	3.0
<i>Ipomoea nil</i> (L.) Roth	Convolvulaceae	Rainy	Terrestrial	Parque Lagoa Comprida-MS	34.1	NA
<i>Justicia laevilinguis</i> (Nees) Lindau	Acanthaceae	Rainy	Terrestrial	Baía das Pedras-MT	2.1	7.0
<i>Justicia lavandulifolia</i> (Pohlex Nees) Wassh.	Acanthaceae	Dry	Terrestrial	Baía das Pedras-MT	1.7	15.4

<i>Lessingianthus glabratus</i> (Less.) H.Rob.	Asteraceae	Rainy	Terrestrial	Parque Lagoa Comprida-MS	0.3	NA
<i>Limnocharis flava</i> (L.) Buchenau	Alismataceae	Dry	Aquatic	Baía das Pedras-MT	6.1	2.2
<i>Ludwigia decurrens</i> Walter	Onagraceae	Rainy	Aquatic	Baía das Pedras-MT	2.0	1.9
<i>Ludwigia grandiflora</i> (Michx.) Greuter & Burdet	Onagraceae	Rainy	Terrestrial	Baía das Pedras-MT	1.6	17.0
<i>Ludwigia lagunae</i> (Morong) H.Hara	Onagraceae	Dry	Aquatic	Baía das Pedras-MT	11.1	3.2
<i>Ludwigia leptocarpa</i> (Nutt.) H.Hara	Onagraceae	Dry	Aquatic	Baía das Pedras-MT	1.5	1.7
<i>Ludwigia sedioides</i> (Humb. & Bonpl.) H.Hara	Onagraceae	Rainy	Aquatic	Baía das Pedras-MT	4.5	1.3
<i>Ludwigia tomentosa</i> (Cambess.) H.Hara	Onagraceae	Dry	Aquatic	Baía das Pedras-MT	13.8	2.5

<i>Luffa cylindrica</i> (L.) M.Roem.	Malvaceae	Dry	Terrestrial	Baía das Pedras-MT	31.7	8.0
<i>Macroptilium atropurpureum</i> (Sessé & Moc. ex DC.) Urb.	Fabaceae	Rainy	Terrestrial	Parque Lagoa Comprida-MS	8.2	NA
<i>Mayaca fluviatilis</i> Aubl.	Mayacaceae	Dry	Aquatic	Baía das Pedras-MT	1.2	1.0
<i>Melochia arenosa</i> Benth.	Malvaceae	Dry	Terrestrial	Baía das Pedras-MT	0.6	2.6
<i>Melochia parviflora</i> Kunth	Malvaceae	Dry	Terrestrial	Parque Lagoa Comprida-MS	1.5	NA
<i>Melochia</i> sp.	Malvaceae	Rainy	Terrestrial	Pirizal-MT	1.5	17.2
<i>Mesosphaerum suaveolens</i> (L.) Kuntze	Fabaceae	Rainy	Terrestrial	Baía das Pedras-MT	0.5	NA
<i>Murdannia</i> sp.	Commelinaceae	Rainy	Terrestrial	Pirizal-MT	1.4	5.6
<i>Nymphaea amazonum</i> Mart. & Zucc.	Nymphaeaceae	Dry	Aquatic	Baía das Pedras-MT	142.0	1.7
<i>Nymphoides grayana</i> (Griseb.) Kuntze	Menyanthaceae	Rainy	Aquatic	Baía das Pedras-MT	3.9	1.6

<i>Oxalis hirsutissima</i> Mart. & Zucc.	Oxalidaceae	Rainy	Terrestrial	Pirizal- MT	2.3	27.2
<i>Oxalis triangularis</i> A.St.-Hil.	Oxalidaceae	Rainy	Terrestrial	Parque Lagoa Comprida- MS	1.9	NA
<i>Pavonia sidifolia</i> Kunth	Malvaceae	Dry	Terrestrial	Baía das Pedras- MT	15.1	1.3
<i>Pavonia</i> sp.	Malvaceae	Dry	Terrestrial	Pirizal- MT	52.1	3.2
<i>Pontederia parviflora</i> Alexander	Pontederiaceae	Rainy	Aquatic	Baía das Pedras- MT	1.1	22.6
<i>Pontederia rotundifolia</i> L.f.	Pontederiaceae	Rainy	Aquatic	Baía das Pedras- MT	1.6	13.6
<i>Portulaca pilosa</i> L.	Portulacaceae	Rainy	Terrestrial	Baía das Pedras- MT	2.3	1.4
<i>Pterolepsis glomerata</i> (Rottb.)Miq.	Melastomataceae	Dry	Terrestrial	Baía das Pedras- MT	8.1	1.0
<i>Rhabdadenia madida</i> (Vell.) Miers	Apocynaceae	Dry	Terrestrial	Pirizal- MT	7.4	4.8
<i>Rhynchanthera grandiflora</i> (Aubl.)DC.	Melastomataceae	Dry	Terrestrial	Pirizal- MT	7.4	11.2
<i>Richardia brasiliensis</i> Gomes	Rubiaceae	Rainy	Terrestrial	Baía das Pedras-	0.2	2.7

				MT		
<i>Richardia grandiflora</i> (Cham.& Schltl.) Steud.	Rubiaceae	Rainy	Terrestrial	Baía das Pedras-MT	1.8	81.6
<i>Ruellia humilis</i> (Nees) Lindau	Acanthaceae	Dry	Terrestrial	Baía das Pedras-MT	6.8	5.0
<i>Schnella</i> sp.	Fabaceae	Rainy	Terrestrial	Pirizal-MT	4.0	4.8
<i>Schubertia grandiflora</i> Mart.	Apocynaceae	Rainy	Aquatic	Baía das Pedras-MT	15.9	1.0
<i>Scoparia dulcis</i> L	Plantaginaceae	Dry	Terrestrial	Pirizal-MT	0.2	23.6
<i>Senna alata</i> (L.) Roxb.	Fabaceae	Rainy	Terrestrial	Parque Lagoa Comprida-MS	10.5	NA
<i>Senna pendula</i> (Humb. & Bonpl.ex Willd.) H.S.Irwin & Barneby	Fabaceae	Rainy	Terrestrial	Parque Lagoa Comprida-MS	3.1	NA
<i>Senna splendida</i> (Vogel) H.S.Irwin & Barneby	Fabaceae	Dry	Terrestrial	Baía das Pedras-MT	6.0	7.4
<i>Sida santaremensis</i> Mont.	Malvaceae	Rainy	Terrestrial	Baía das Pedras-MT	5.2	1.8

<i>Solanum aculeatissimum</i> Jacq.	Malvaceae	Rainy	Terrestrial	Baía das Pedras- MT	5.2	5.6
<i>Solanum paniculatum</i> L.	Solanaceae	Rainy	Terrestrial	Baía das Pedras- MT	3.0	2.6
<i>Solanum pseudoauriculatum</i> Chodat & Hassl.	Solanaceae	Dry	Terrestrial	Baía das Pedras- MT	2.9	14.8
<i>Solanum sisymbriifolium</i> Lam.	Solanaceae	Dry	Terrestrial	Parque Lagoa Comprida- MS	5.9	NA
<i>Stachytarpheta cayennensis</i> (Rich.) Vahl	Verbenaceae	Dry	Terrestrial	Baía das Pedras- MT	0.4	18.2
<i>Stemodia</i> sp.	Plantaginaceae	Dry	Terrestrial	Pirizal- MT	0.2	1.2
<i>Talinum fruticosum</i> (L.) Juss.	Talinaceae	Rainy	Terrestrial	Baía das Pedras- MT	3.3	1.2
<i>Thevetia bicornuta</i> Müll.Arg.	Apocynaceae	Rainy	Terrestrial	Baía das Pedras- MT	38.9	9.6
<i>Tocoyena formosa</i> (Cham. & Schltdl.) K.Schum.	Rubiaceae	Rainy	Terrestrial	Pirizal- MT	29.0	30.6
<i>Urena lobata</i> L.	Malvaceae	Dry	Terrestrial	Pirizal- MT	6.7	3.8
<i>Utricularia gibba</i> L.	Lentibulariaceae	Dry	Terrestrial	Pirizal- MT	0.6	1.0

<i>Utricularia hydrocarpa</i> Vahl	Lentibulariaceae	Dry	Aquatic	Baía das Pedras-MT	0.6	1.3
<i>Waltheria indica</i> L.	Malvaceae	Dry	Terrestrial	Pirizal-MT	0.2	27.4
<i>Zephyranthes pantanalensis</i> (Ravenna) R.S.Oliveira & Dutilh	Amaryllidaceae	Rainy	Terrestrial	Baía das Pedras - MT	13.7	NA
<i>Zornia latifolia</i> Sm.	Fabaceae	Rainy	Terrestrial	Parque Lagoa Comprida-MS	1.6	NA

Tabela S2: Espécies coletadas presentes na filogenia de Quian & Jian (2019) categorizadas como *bind* e *prune*.

<b>Espécie</b>	<b>Gênero</b>	<b>Família</b>	<b>Status</b>
<i>Calathea</i>	<i>Calathea</i>	Maranthaceae	<i>bind</i>
<i>Fridericia florida</i>	<i>Fridericia</i>	Bignoniaceae	<i>bind</i>
<i>Byrsonima intermedia</i>	<i>Byrsonima</i>	Malpighiaceae	<i>bind</i>
<i>Camptosema rubicundum</i>	<i>Camptosema</i>	Fabaceae	<i>prune</i>
<i>Echinodorus grandiflorus</i>	<i>Echinodorus</i>	Alismataceae	<i>prune</i>
<i>Helicteres guazumifolia</i>	<i>Helicteres</i>	Malvaceae	<i>prune</i>
<i>Sida santaremensis</i>	<i>Sida</i>	Malvaceae	<i>bind</i>
<i>Thevetia bicornuta</i>	<i>Thevetia</i>	Apocynaceae	<i>bind</i>
<i>Ipomoea nil</i>	<i>Ipomoea</i>	Convolvulaceae	<i>prune</i>
<i>Senna pendula</i>	<i>Senna</i>	Fabaceae	<i>prune</i>
<i>Aechynomene americana</i>	<i>Aechynomene</i>	Fabaceae	<i>bind</i>
<i>Schubertia grandiflora</i>	<i>Schubertia</i>	Apocynaceae	<i>prune</i>
<i>Mesosphaerum suaveolens</i>	<i>Hyptis</i>	Fabaceae	<i>bind</i>
<i>Caperonia castaneifolia</i>	<i>Caperonia</i>	Euphorbiaceae	<i>bind</i>
<i>Ludwigia sedioides</i>	<i>Ludwigia</i>	Onagraceae	<i>bind</i>
<i>Pontederia parviflora</i>	<i>Pontederia</i>	Pontederiaceae	<i>bind</i>

<i>Pontederia rotundifolia</i>	<i>Pontederia</i>	Pontederiaceae	<i>prune</i>
<i>Macropodium atropurpureum</i>	<i>Macropodium</i>	Fabaceae	<i>bind</i>
<i>Zornia latifolia</i>	<i>Zornia</i>	Fabaceae	<i>bind</i>
<i>Eichornia crassipes</i>	<i>Eichornia</i>	Pontederiaceae	<i>bind</i>
<i>Justicia laevilinguis</i>	<i>Justicia</i>	Acanthaceae	<i>bind</i>
<i>Eichhornia azurea</i>	<i>Eichhornia</i>	Pontederiaceae	<i>prune</i>
<i>Nymphoides grayana</i>	<i>Nymphoides</i>	Menyanthaceae	<i>prune</i>
<i>Bacopa reflexa</i>	<i>Bacopa</i>	Plantaginaceae	<i>bind</i>
<i>Rhabdadenia madida</i>	<i>Rhabdadenia</i>	Apocynaceae	<i>prune</i>
<i>Stachytarpheta cayennensis</i>	<i>Stachytarpheta</i>	Verbenaceae	<i>prune</i>
<i>Utricularia hydrocarpa</i>	<i>Utricularia</i>	Lentibulariaceae	<i>bind</i>
<i>Nymphaea amazonum</i>	<i>Nymphaea</i>	Nymphaeaceae	<i>prune</i>
<i>Limnocharis flava</i>	<i>Limnocharis</i>	Alismataceae	<i>prune</i>
<i>Hydrocleys parviflora</i>	<i>Hydrocleys</i>	Alismataceae	<i>bind</i>
<i>Aniseia martinicensis</i>	<i>Aniseia</i>	Convolvulaceae	<i>prune</i>
<i>Fridericia candicans</i>	<i>Fridericia</i>	Bignoniaceae	<i>bind</i>
<i>Commelina erecta</i>	<i>Commelina</i>	Commelinaceae	<i>bind</i>
<i>Ludwigia lagunae</i>	<i>Ludwigia</i>	Onagraceae	<i>bind</i>
<i>Ludwigia leptocarpa</i>	<i>Ludwigia</i>	Onagraceae	<i>bind</i>

<i>Mayaca fluviatilis</i>	<i>Mayaca</i>	Mayacaceae	<i>prune</i>
<i>Cabomba furcata</i>	<i>Cabomba</i>	Cabombaceae	<i>bind</i>
<i>Rhyncanthera grandiflora</i>	<i>Rhyncanthera</i>	Melastomataceae	<i>bind</i>
<i>Indigofera hirsuta</i>	<i>Indigofera</i>	Fabaceae	<i>bind</i>
<i>Diodia</i>	<i>Diodia</i>	Rubiaceae	<i>bind</i>
<i>Urena lobata</i>	<i>Urena</i>	Malvaceae	<i>prune</i>
<i>Luffa cylindrica</i>	<i>Luffa</i>	Malvaceae	<i>prune</i>
<i>walteria indica</i>	<i>walteria</i>	Malvaceae	<i>bind</i>
<i>Euploca paradoxa</i>	<i>Euploca</i>	Boraginaceae	<i>bind</i>
<i>Helanthium tenellum</i>	<i>Helanthium</i>	Alismataceae	<i>prune</i>
<i>Ludwigia tomentosa</i>	<i>Ludwigia</i>	Onagraceae	<i>bind</i>
<i>Senna splendida</i>	<i>Senna</i>	Fabaceae	<i>bind</i>
<i>Solanum pseudoauriculatum</i>	<i>Solanum</i>	Solanaceae	<i>bind</i>
<i>Desmodium incanum</i>	<i>Desmodium</i>	Fabaceae	<i>prune</i>
<i>Ruellia humilis</i>	<i>Ruellia</i>	Acanthaceae	<i>bind</i>
<i>Hydrolea elatior</i>	<i>Hydrolea</i>	Boraginaceae	<i>bind</i>
<i>Justicia lavandulifolia</i>	<i>Justicia</i>	Acanthaceae	<i>bind</i>
<i>Melochia arenosa</i>	<i>Melochia</i>	Malvaceae	<i>bind</i>
<i>Pavonia sidifolia</i>	<i>Pavonia</i>	Malvaceae	<i>bind</i>
<i>Pterolepis glomerata</i>	<i>Pterolepis</i>	Melastomataceae	<i>prune</i>

<i>Melochia parviflora</i>	<i>Melochia</i>	Malvaceae	<i>bind</i>
<i>Indigofera sabilcola</i>	<i>Indigofera</i>	Fabaceae	<i>bind</i>
<i>Camptosema</i>	<i>Camptosema</i>	Fabaceae	<i>bind</i>
<i>Pavonia</i>	<i>Pavonia</i>	Malvaceae	<i>bind</i>
<i>Scoparia dulcis</i>	<i>Scoparia</i>	Plantaginaceae	<i>prune</i>
<i>Borreria</i>	<i>Borreria</i>	Rubiaceae	<i>bind</i>
<i>Bacopa myriophylloides</i>	<i>Bacopa</i>	Plantaginaceae	<i>bind</i>
<i>Hydrolea spinosa</i>	<i>Hydrolea</i>	Hydroleaceae	<i>bind</i>
<i>Stemodia</i>	<i>Stemodia</i>	Plantaginaceae	<i>bind</i>
<i>Utricularia gibba</i>	<i>Utricularia</i>	Lentibulariaceae	<i>prune</i>
<i>Duguetia furfuraceae</i>	<i>Duguetia</i>	Annonaceae	<i>bind</i>
<i>Solanum sisymbriifolium</i>	<i>Solanum</i>	Solanaceae	<i>bind</i>
<i>Oxalis triangularis</i>	<i>Oxalis</i>	Oxalidaceae	<i>bind</i>
<i>Murdannia</i>	<i>Murdannia</i>	Commelinaceae	<i>bind</i>
<i>Schnella</i>	<i>Schnella</i>	Fabaceae	<i>bind</i>
<i>Zephyranthes pantanalensis</i>	<i>Zephyranthes</i>	Amaryllidaceae	<i>bind</i>
<i>Ludwigia decurrens</i>	<i>Ludwigia</i>	Onagraceae	<i>bind</i>
<i>Commelina schomburgkiana</i>	<i>Commelina</i>	Commelinaceae	<i>bind</i>
<i>Arachis</i>	<i>Arachis</i>	Fabaceae	<i>bind</i>
<i>Oxalis hirsutissima</i>	<i>Oxalis</i>	Oxalidaceae	<i>bind</i>

<i>Melochia</i>	<i>Melochia</i>	Malvaceae	<i>bind</i>
<i>Solanum aculeatissimum</i>	<i>Solanum</i>	Solanaceae	<i>prune</i>
<i>Richardia brasiliensis</i>	<i>Richardia</i>	Rubiaceae	<i>prune</i>
<i>Heliotropium indicum</i>	<i>Heliotropium</i>	Boraginaceae	<i>prune</i>
<i>Hippeastrum puniceum</i>	<i>Hippeastrum</i>	Amaryllidaceae	<i>prune</i>
<i>Hamelia patens</i>	<i>Hamelia</i>	Rubiaceae	<i>prune</i>
<i>Chamaecrista rotundifolia</i>	<i>Chamaecrista</i>	Fabaceae	<i>bind</i>
<i>Evolvulus filipes</i>	<i>Evolvulus</i>	Convolvulaceae	<i>bind</i>
<i>Lessingianthus glabratus</i>	<i>Lessingianthus</i>	Asteraceae	<i>bind</i>
<i>Aristolochia esperanzae</i>	<i>Aristolochia</i>	Aristolochiaceae	<i>prune</i>
<i>Cnidoscolous</i>	<i>Cnidoscolous</i>	Euphorbiaceae	<i>bind</i>
<i>Tocoyena formosa</i>	<i>Tocoyena</i>	Rubiaceae	<i>prune</i>
<i>Arachis glabrata</i>	<i>Arachis</i>	Fabaceae	<i>bind</i>
<i>Bacopa monnierioides</i>	<i>Bacopa</i>	Plantaginaceae	<i>bind</i>
<i>Bignonia pubescens</i>	<i>Bignonia</i>	Bignoniaceae	<i>bind</i>
<i>Ipomoea carnea</i>	<i>Ipomoea</i>	Convolvulaceae	<i>prune</i>
<i>Ludwigia grandiflora</i>	<i>Ludwigia</i>	Onagraceae	<i>prune</i>
<i>Portulaca pilosa</i>	<i>Portulaca</i>	Portulacaceae	<i>prune</i>
<i>Richardia grandiflora</i>	<i>Richardia</i>	Rubiaceae	<i>prune</i>

<i>Solanum paniculatum</i>	<i>Solanum</i>	Solanaceae	<i>prune</i>
<i>Talinum fruticosum</i>	<i>Talinum</i>	Talinaceae	<i>prune</i>
<i>Senna alata</i>	<i>Senna</i>	Fabaceae	<i>prune</i>

Figura S1. Temperatura média mensal (°C) e precipitação (mm) na região úmida do Pantanal. Os dados históricos foram registrados de janeiro de 2002 a dezembro de 2022, enquanto os dados durante o período de estudo foram registrados de janeiro de 2021 a dezembro de 2021 e de janeiro de 2022 a dezembro de 2022. Todos os dados foram coletados na estação meteorológica de Cuiabá, Mato Grosso, Brasil, no site do Instituto Nacional de Meteorologia (INMET; <https://portal.inmet.gov.br>).

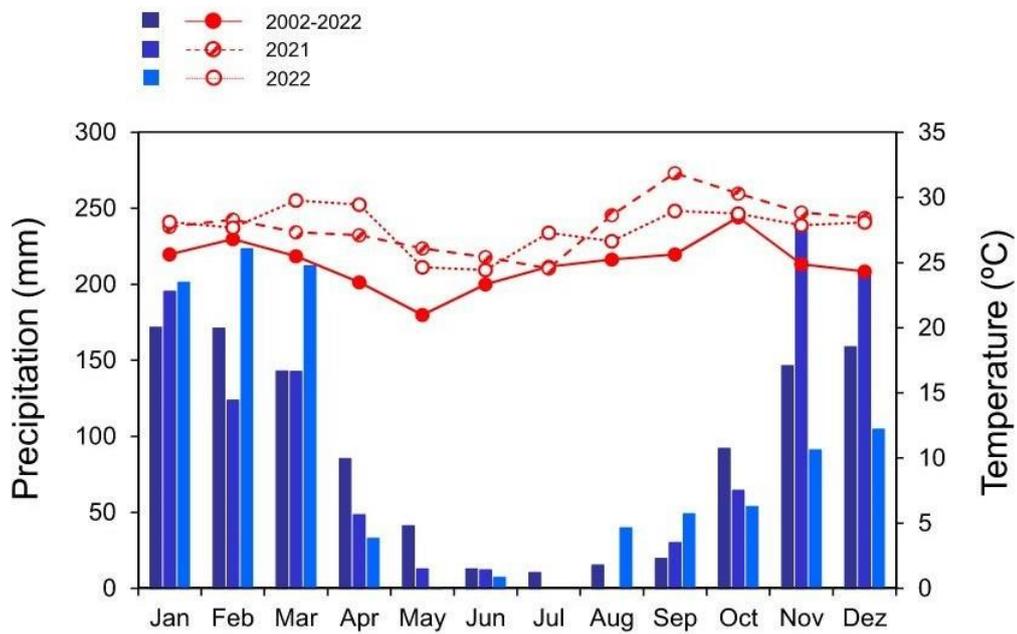


Figura S2. Exemplos de espécies vegetais amostradas no Pantanal: A) *Caperonia castaneifolia* (L.) A.St.-Hil; B) *Bacopa reflexa* (Benth.) Edwall; C) *Urena lobata* L.; D) *Schubertia grandiflora* Mart.; E) *Eichornia crassipes* (Mart.) Solms; F) *Bignonia pubescens* L.; G) *Aristolochia esperanzae* Kuntze; H) *Rhynchanthera grandiflora* (Aubl.) DC.; I) *Hippeastrum paniceum* (Lam.) Kuntze; J) *Nymphaea amazonum* Mart. & Zucc.

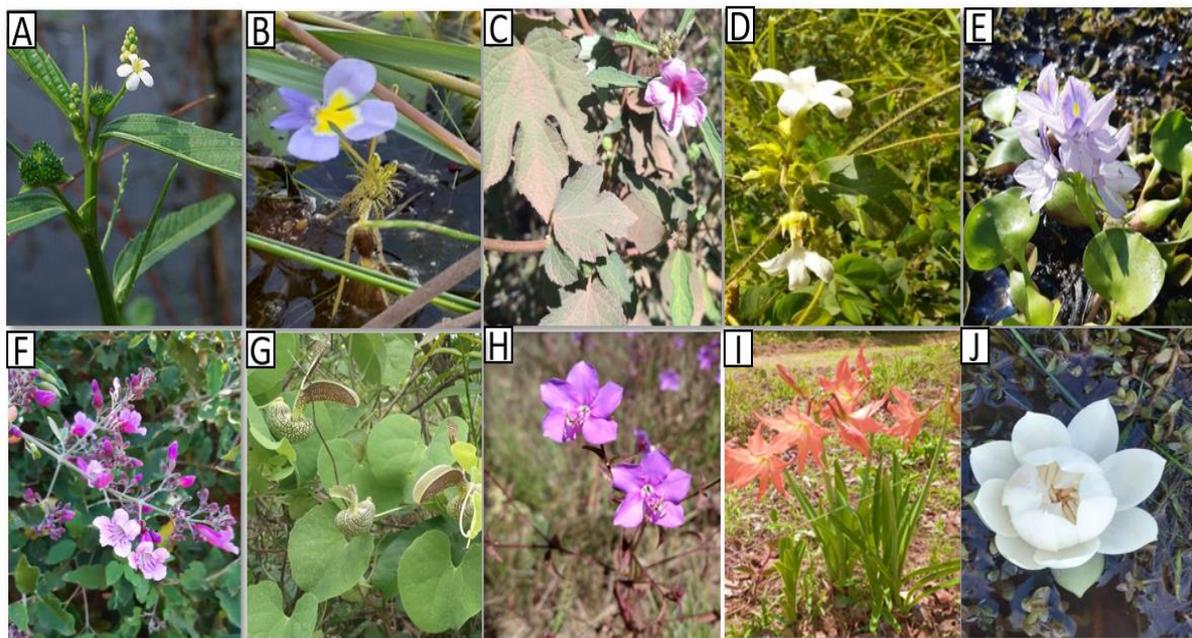


Figura S3. Gráfico de densidade do valor observado da estatística D para a variável substrato, onde D é -0,23, expressando sinal filogenético.

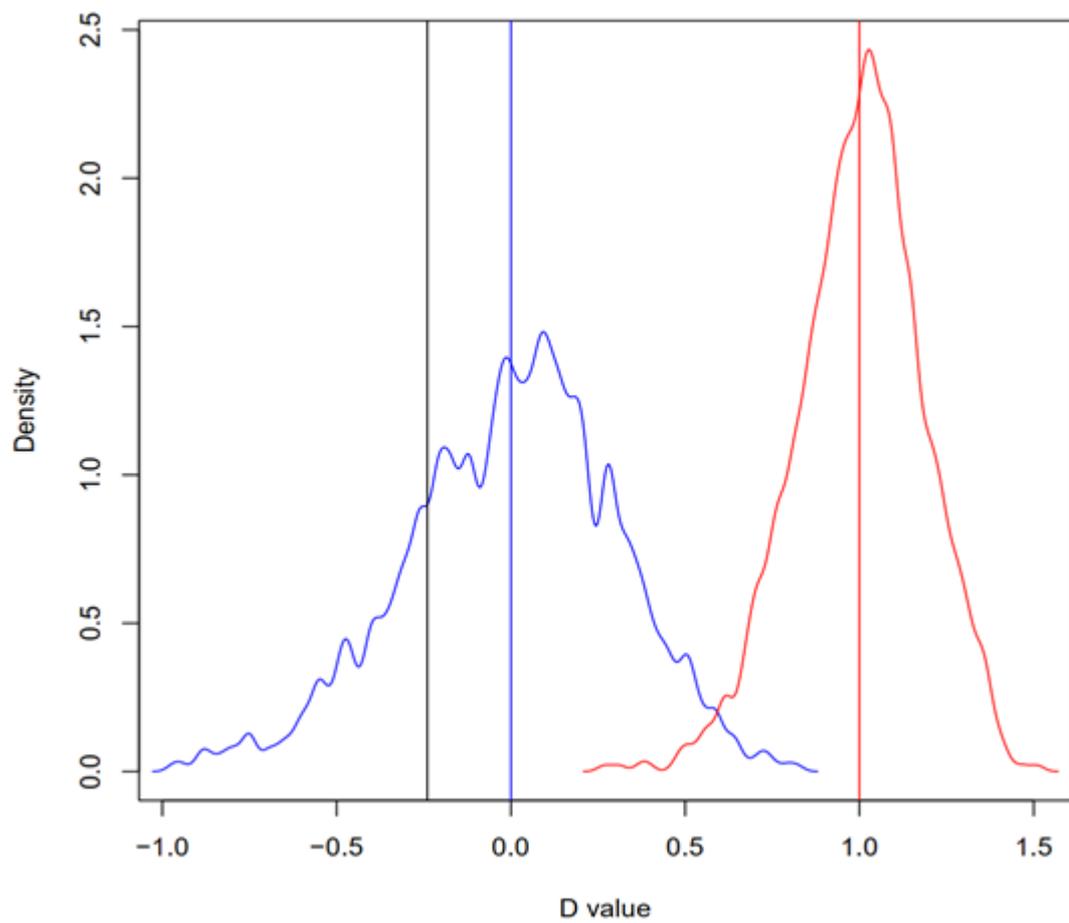
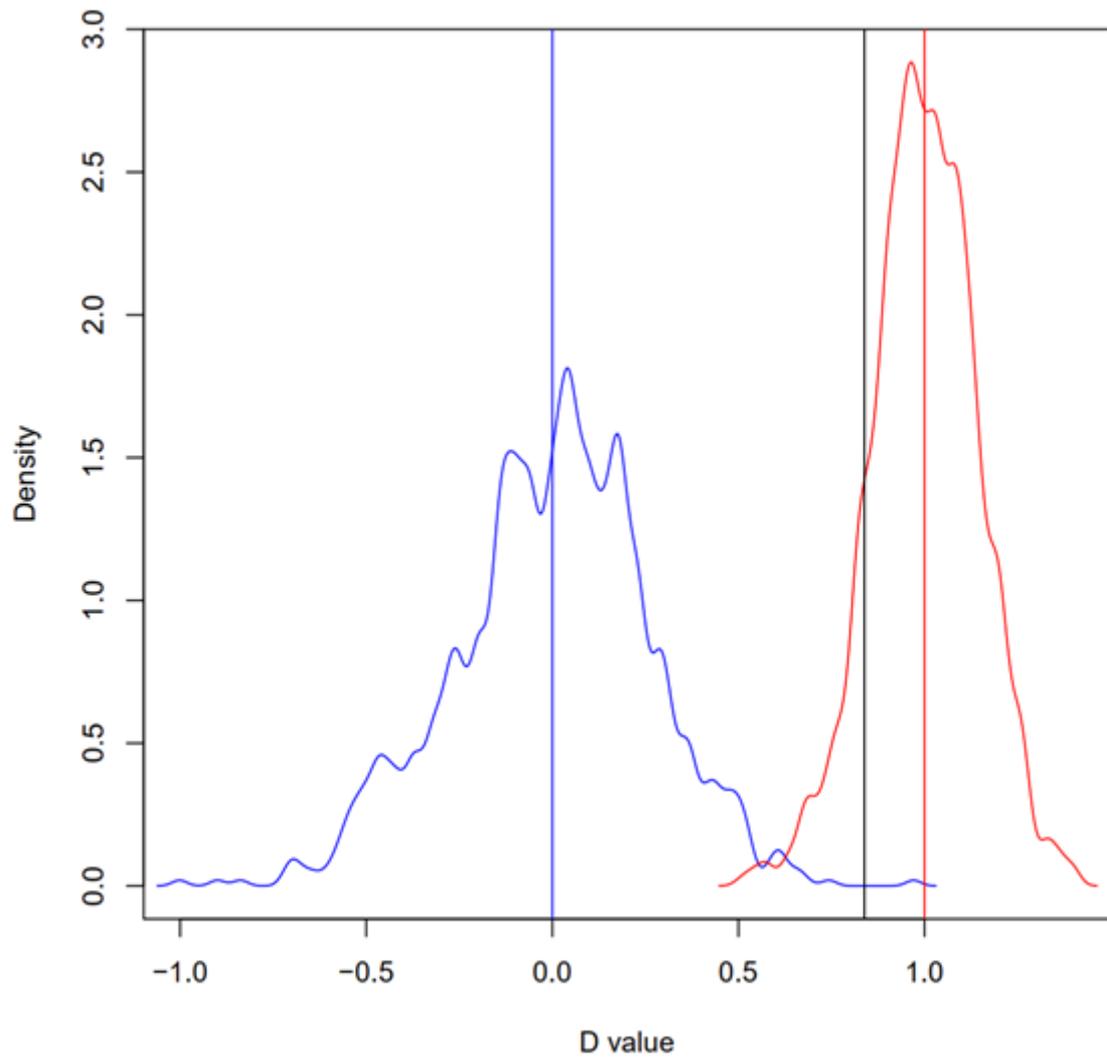


Figura S4. Gráfico de densidade para o valor observado da estatística D para a variável estação, onde D é 0,83, indicando menor agrupamento filogenético, ou seja, sem sinal filogenético.



Manuscript submitted to editorial office

plant biology



**Phylogeny imposes more limitations to flower size than water availability in the largest tropical wetland**

Journal:	<i>Plant Biology</i>
Manuscript ID	PlaBio-2023-12-0560-RP
Wiley - Manuscript type:	Research Article
Date Submitted by the Author:	07-Dec-2023
Complete List of Authors:	Rodrigues, Layla; Universidade Federal de Mato Grosso, Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal Bastos Zanata, Thais ; UFMT, Departamento de Botânica e Ecologia Aoki, Camila; Universidade Federal de Mato Grosso do Sul, 3Programa de Pós Graduação em Recursos Naturais, Faculdade de Engenharias, Arquitetura e Urbanismo e Geografia Teixido, Alberto; Universidad Complutense de Madrid Facultad de Ciencias Biologicas, Departamento de Biodiversidad, Ecología y Evolución
Keyword:	aquatic plants, dry season, Pantanal, phylogenetic signal, rainy season, substrate, terrestrial plants

SCHOLARONE™  
Manuscripts

1 **Phylogeny imposes more limitations to flower size than water availability in the largest**  
2 **tropical wetland**

3

4 L. M. A. Rodrigues<sup>1</sup>, T. B. Zanata<sup>2</sup>, C. Aoki<sup>3</sup> & A. L. Teixeira<sup>2,4</sup>

5

6 <sup>1</sup>Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal, Instituto de Biociências, Universidade  
7 Federal de Mato Grosso, Av. Fernando Corrêa da Costa 2367, E-78060-900, Cuiabá, Mato  
8 Grosso, Brazil

9 <sup>2</sup>Departamento de Botânica e Ecologia, Instituto de Biociências, Universidade Federal de  
10 Mato Grosso, Av. Fernando Corrêa da Costa 2367, E-78060-900, Cuiabá, Mato Grosso,  
11 Brazil

12 <sup>3</sup>Programa de Pós Graduação em Recursos Naturais, Faculdade de Engenharias, Arquitetura e  
13 Urbanismo e Geografia, Universidade Federal de Mato Grosso do Sul, R. UFMS 527,  
14 Universitário, E-79070-900, Campo Grande, Mato Grosso do Sul, Brazil

15 <sup>4</sup>Departamento de Biodiversidad, Ecología y Evolución, Facultad de Ciencias Biológicas,  
16 Universidad Complutense de Madrid, José Antonio Novais 12, E-28040 Madrid, Spain

17

18 **Correspondence**

19 A. L. Teixeira

20 Tel.:

21 E-mail: alteixido@ucm.es

22

23 **Short title/Running head:** Flower size in the Pantanal

24