



Universidade Federal de Ouro Preto
Programa de Pós-graduação em Ecologia de Biomas Tropicais



Dissertação

**Cor floral influencia visitação de abelhas coletoras de óleo em
Byrsonima variabilis A. Juss (Malpighiaceae)**

Brehna Teixeira de Melo

Ouro Preto, MG
2017.

Cor floral influencia visitação de abelhas coletoras de óleo em
***Byrsonima variabilis* A. Juss (Malpighiaceae)**

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia de Biomas Tropicais da Universidade Federal de Ouro Preto, como requisito parcial para obtenção do título de Mestre em Ecologia de Biomas Tropicais.

Candidata: Brehna Teixeira de Melo
Orientadora: Prof. Dra. Reisla Oliveira
Co-orientador Prof. Dr. Theo Rolla
Paula Mota

Ouro Preto, MG
2017.

M491c Melo, Brehna Teixeira de.
Cor floral influencia visitaç o de abelhas coletoras de  leo em *Byrsonima variabilis* A. Juss (Malpighiaceae) [manuscrito] / Brehna Teixeira de Melo. - 2017.
35f.: il.: color; grafs; tabs; mapas.

Orientadora: Prof^a. MSc^a. Reisl  Oliveira.
Coorientador: Prof. Dr. Theo Rolla Paula Mota.

Dissertaç o (Mestrado) - Universidade Federal de Ouro Preto. Instituto de Ci ncias Exatas e Biol gicas. Departamento de Biodiversidade, Evoluç o e Meio Ambiente. Programa de P s-Graduaç o em Ecologia de Biomas Tropicais .
 rea de Concentraç o: Evoluç o e Funcionamento de Ecossistemas.

1. Polinizaç o. 2. Flores - Cor. 3. Cor - Percepç o. 4. Abelha. I. Oliveira, Reisl . II. Mota, Theo Rolla Paula. III. Universidade Federal de Ouro Preto. IV. T tulo.

CDU: 638.12



UFOP
Universidade Federal
de Ouro Preto

Ministério da Educação
Universidade Federal de Ouro Preto
Programa de Pós-graduação em Ecologia de Biomas Tropicais
ICEB - Campus – Morro do Cruzeiro
Ouro Preto – MG – CEP 35.400-000
Fone: (031)3559-1747
E-mail: biomas@iceb.ufop.br

**“Cor Floral Influencia Visitação de Abelhas Coletoras de Óleo
em *Byrsonima variabilis* A. Juss (Malpighiaceae).”**

Autora: Brehna Teixeira de Melo

Dissertação defendida e aprovada, em 29 de setembro de 2017, pela banca examinadora
constituída pelos professores:

Professora Dra. Reisla Silva Oliveira
Universidade Federal de Minas Gerais

Professora Dr. Clemens Peter Schlindwein
Universidade Federal de Minas Gerais

Dra. Cristiane Martins Leandro
Universidade Federal de Ouro Preto

À Laura, por ter me mostrado o senso de urgência quando não se tem tempo...

AGRADECIMENTOS

Agradeço a minha mãe, por sempre me incentivar e apoiar, mesmo quando decido sair do emprego para estudar. A minha avó Eva, por ser sempre um exemplo nos estudos e me incentivou a ir cada vez mais longe. As minhas tias Elizabeth e Elizeth e meu tio Bené por me acolherem sempre que eu voltava para BH.

A minha orientadora Reislá por ter paciência, muita paciência, amizade, por me fazer ver que o mundo é bem mais complicado do que eu pensei que poderia ser. Por me mostrar que leitura e conhecimento só aumentam com o tempo e isso melhora na hora de escrever.

A Yasmine por me aceitar no laboratório, pela amizade, por me fazer cada dia querer mais: estudar mais, ler mais, ouvir mais, escrever mais, e especialmente por me fazer trabalhar com insetos que agora tanto amo, especialmente as abelhas.

Ao Theo pela paciência e conselhos na realização do trabalho.

A Banca pelas contribuições valiosas.

Ao Clemens pela ajuda na identificação das abelhas e coletas em campo.

Ao amigo Eduardo por ter me auxiliado a entender Ouro Preto e me ajudado a compreender como funciona esse mundo tão diferente e que tem quatro estações no mesmo dia.

As amigas Nath, Talita, Grazi, Karla e Luana por me aturarem, aguentarem meus atrasos, pelos festejos, por me ajudarem a resolver problemas que eu jamais imaginei que teria e que seriam resolvidos, inclusive de estatística.

A Kátia, por me auxiliar no campo, me fazer cozinhar pensando mais nas outras pessoas do que em mim mesma, por aguentar meus assuntos estranhos, ajudar a estudar, e aprender que cada pessoa tem seu tempo e suas limitações, além de nossas diversas conversas sobre os mais diversos assuntos.

A Dira, Laura e Bethânia por dividirem comigo a casa, a vida, a comida e por me mostrarem da forma mais real possível como é conviver com outras pessoas que não são seus parentes, foi um aprendizado fantástico que só me faz crescer como pessoa.

Aos amigos do laboratório, Rodrigo, Gustavo, Rick, Joice, Stella, Tulaci e Danilo pelos conselhos sobre artigos, biologia, apresentação de trabalho, notas de aulas, ajuda em campo, por darem uma “olhada” na Laura enquanto eu estava na canga.

Aos meus vários ajudantes de campo: Letícia, Marcelinha, Carlos, Isabela, por não me deixarem ficar naquela canga sozinha.

Aos meus colegas de mestrado, incluindo Ceres, Carlos, Fernanda, Marcela, Victor e João, que passaram por poucas e boas e contribuíram de várias formas para o meu desenvolvimento como pessoa e profissional.

Aos irmãos da minha última casa em Ouro Preto, nossa querida Coração de Mãe, Eduardo, Gabriel, Bruno, Diana e Pompeu (mesmo por pouco tempo) que contribuíram para uma qualidade de vida no centro de OP, e por me aturarem nas crises.

Ao meu companheiro Danilo, por me auxiliar em campo antes da gravidez e depois por ser pai da nossa pequena Laura, especialmente enquanto eu precisei terminar os campos e para terminar de escrever esta dissertação.

A Tarumim, por tomar conta da Laura enquanto precisava terminar os campos no meio da semana.

UFOP pela estrutura e pelo RU que sempre salvou meu estômago das crises famintas.

Aos professores e funcionários do Biomas/DEBIO por todo apoio e pelas disciplinas oferecidas.

A Fundação de Amparo a Pesquisa de Minas Gerais (Fapemig) pelo fornecimento da bolsa de estudos que permitiu que o mestrado fosse realizado.

RESUMO

Diversos atributos florais podem indicar a presença de recursos aos polinizadores e cor é um deles. Embora 78 famílias de angiospermas apresentem mudança de cor floral, a maior parte dos estudos se restringe a entender como essa alteração influencia o comportamento de forrageio de operárias de insetos sociais em busca de um só recurso: o néctar. *Byrsonima variabilis* (Malpighiaceae) é uma planta que possui óleo e pólen como recursos florais. Óleos florais atraem abelhas coletoras de óleo que os utilizam na impermeabilização dos ninhos e provisionamento larval. Neste estudo, caracterizamos os padrões de refletância espectral de flores de *B. variabilis* ao longo da antese e avaliamos se a mudança de cor é induzida pela polinização. Em seguida, verificamos como esses padrões de cor são percebidos pelas abelhas e se influenciam seu comportamento de coleta. Flores de *B. variabilis* foram visitadas por abelhas coletoras de óleo da tribo *Centridini* e da tribo *Tapinotaspidini*. Fêmeas do primeiro grupo são as únicas que apresentam tamanho e comportamento de manuseio floral adequados à polinização. Abelhas dos dois grupos visitaram preferencialmente flores com pétalas estandartes amarelas quando buscavam por pólen, mas coletaram indiscriminadamente em flores com diferentes cores de pétala estandarte quando buscavam por óleo floral. Em um experimento em que removeu-se anteras de flores frescas, as abelhas coletaram quase que exclusivamente em flores com anteras, demonstrando que não apenas a cor da flor, mas a presença do recurso em si também influenciou nas decisões de visita pelos polinizadores. Os resultados apresentados neste estudo mostraram que abelhas coletoras de óleo reconhecem cores florais durante seu forrageio na busca de pólen, e que a cor das anteras e a presença de pólen também são empregados como sinal e influenciam na decisão de visitar ou não a flor.

Palavras chave: Sinalização, mudança de cor floral, campos rupestres ferruginosos, Centridini.

ABSTRACT

Several floral attributes may indicate the presence or absence of resources to pollinators, and color is one of them. Although 78 families of angiosperms exhibit floral color change, most studies are restricted to understanding how this change could influence the foraging behavior of social insect workers searching for a single resource, nectar. *Byrsonima variabilis* (Malpighiaceae) is a plant that has oil and pollen as floral resources. Floral oils attract oil collecting bees that use them for waterproofing nests and larval supply. Studies on color preference usually associate it with the presence of the nectar resource. In this study, we characterize the spectral reflectance patterns of *B. variabilis* flowers throughout the anthesis and evaluate whether the color change is induced by pollination. Hereafter, we verify how these color patterns are perceived by bees and influence their collect behavior. Flowers of *B. variabilis* were visited by big *Centridini* and small *Tapinotaspidini* oil collecting bees. Females of the first group are the only with adequate size and floral handling behavior which leads them touch stigma when collecting. Bees of the two groups visited yellow flowers preferentially when collecting pollen and collected indiscriminately on flowers of different colors when searching for floral oil, In an experiment in which anthers were removed from fresh flowers, the bees collected almost exclusively on flowers with anthers, demonstrating that not only flower color, but the presence of the resource itself also influenced the visitation decisions. The results presented in this study showed that oil collecting bees recognize floral colors during their foraging in the search for pollen, and the color of anthers and pollen is used as signal to bees decide to visit this flowers or not.

Key words: Signaling, floral color change, ironstone outcrops, Centridini.

Sumário

INTRODUÇÃO.....	10
MATERIAL E MÉTODOS.....	12
Área de estudo	12
Espécie estudada.....	12
Efeito da polinização na duração das fases florais	14
Potencial reprodutivo de flores em diferentes fases	15
Refletância espectral das pétalas em diferentes fases florais.....	16
Visitantes florais e frequência de visitas em flores de diferentes fases.....	17
Efeito da exclusão de anteras na frequência de visitantes florais.....	17
Análises estatísticas	17
RESULTADOS	19
Efeito da polinização na duração das fases florais	19
Potencial reprodutivo de flores em diferentes fases	20
Refletância espectral das pétalas em diferentes fases florais.....	21
Visitantes florais e frequência de visitas em flores de diferentes fases.....	23
Efeito da exclusão de anteras na frequência de visitantes florais.....	27
DISCUSSÃO.....	29
A mudança de cor floral não é induzida pela polinização em <i>Byrsonima variabilis</i>	29
Padrões de cor floral discriminados por visitantes florais e sua influência no comportamento de visita.....	29
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	31

INTRODUÇÃO

Atributos florais como cor, odor, textura e morfologia intermedeiam as interações entre plantas e polinizadores por atuarem como atrativos aos polinizadores ao indicarem a presença e qualidade do recurso floral (Muller 1877; Faegri e Van der Pijl 1979; Barth e Bierderman-Thorson 1985). Em plantas de pelo menos 78 famílias de angiospermas, flores mudam de cor inteiramente ou em partes específicas ao longo da antese (Vogel 1990; Weiss 1991). Essa mudança de cor ocorre em flores turgidas e não está associada ao escurecimento ou desbotamento de flores senescentes (Weiss 1995).

Esse fenômeno, já relatado por Sprengel em 1793, recebeu várias interpretações e atribuições de função. Em carta à Darwin, Muller (1877) relatou a mudança de cor em flores de *Lantana camara*, de amarelo passando por laranja e finalmente vermelho, e a ausência de visitas nas flores pós-mudança de cor. Um século depois, foi descoberto que borboletas polinizadoras *Nymphalidae* visitam preferencialmente flores amarelas, as únicas que contêm néctar (Weiss 1991). Esses e outros estudos mostram que a mudança de cor age como um sinal sensorial na comunicação planta – polinizador (Wainwright et al. 1975; Gori 1983; Weiss 1991; Farzad et al. 2002): do ponto de vista das plantas, alterar a cor funciona como estratégia para garantir altas taxas de polinização cruzada, por direcionar a movimentação de polinizadores para flores que ainda não foram polinizadas (Gori 1983). Do ponto de vista dos polinizadores, ao associarem a cor floral com a disponibilidade de recurso, visitantes aprenderiam a evitar flores sem recurso e buscariam preferencialmente por flores de cor inalterada, aumentando sua eficiência de forrageio (Casper e Pine 1984; Weiss 1991; Larson e Barrett 1999).

Apesar da grande atenção que a sinalização entre plantas e polinizadores tem recebido, a maioria dos estudos sobre sinalização tem examinado o papel isolado de uma modalidade de sinal: visual, táctil ou olfatória, e no contexto de forrageio de apenas um recurso, sobretudo néctar (Heinrich 1976; Schlindwein et al. 2014; Oliveira et al. 2016).

Fêmeas de abelhas podem buscar por diferentes tipos de recursos ao forragearem em flores. Tais recursos podem estar relacionados à própria alimentação, à construção de ninhos e ao provisionamento larval (Roubik 1992; Michener 2007). Fêmeas coletoras de óleo, por exemplo, empregam óleos florais na impermeabilização das paredes dos ninhos e/ou para integrar a alimentação larval (Gaglianone 2005). Essas abelhas podem buscar por diferentes recursos na mesma flor e não se sabe como elas lidam com os sinais florais e o papel desses

sinais quando buscam diferentes recursos florais.

Byrsonima variabilis (Malpighiaceae) é uma espécie de planta melitófila, produtora de óleos florais, que possui óleo e pólen como recursos florais. Suas flores apresentam uma pétala posterior ou estandarte cuja cor varia de amarelo a vermelho ao longo da antese (Mamede e Francener 2015; Francener et al. 2017). A mudança de cor de todas as peças florais ou apenas da pétala estandarte já foi observada em outras espécies do gênero *Byrsonima*, como *B. crassifolia*, *B. coccolobifolia*, *B. gardnerana*, *B. microphylla*, *B. rotunda* e *B. umbellata* (Benezar e Personi 2006; Costa et al. 2006; Rêgo et al. 2006; Bezerra et al. 2009; Mendes et al. 2011). Embora estes trabalhos tenham sugerido que esta mudança de cor floral esteja associada à senescência, para todas essas espécies não se sabe se a mudança de cor é apenas um sinal de envelhecimento ou se é induzida pela polinização.

Neste estudo, caracterizamos os padrões de refletância espectral de flores de *Byrsonima variabilis* ao longo da antese e avaliamos se a mudança de cor é induzida pela polinização ou mesmo por sombreamento. Em seguida, verificamos como esses padrões de cor podem ser percebidos pelas abelhas e se influenciam seu comportamento enquanto buscam por pólen e óleo. Buscamos elucidar se visitantes florais têm preferência por certa cor floral e se tal preferência varia de acordo com o tipo de recurso floral coletado.

MATERIAL E MÉTODOS

Área de estudo

O estudo foi realizado no campus da Universidade Federal de Ouro Preto, no município de Ouro Preto no sudeste do Brasil (20°23'38.3"S, 43°30'34.2"O, 1150m), em uma área coberta por campo rupestre ferruginoso. Tal vegetação herbáceo-arbustiva é associada a afloramentos rochosos, formados por vários substratos ferríferos fragmentados ou em espessas couraças (Dorr 1964; Jacobi et al. 2007). O clima é o tropical de altitude com verão úmido e quente e inverno seco e frio (Alvares et al. 2013).

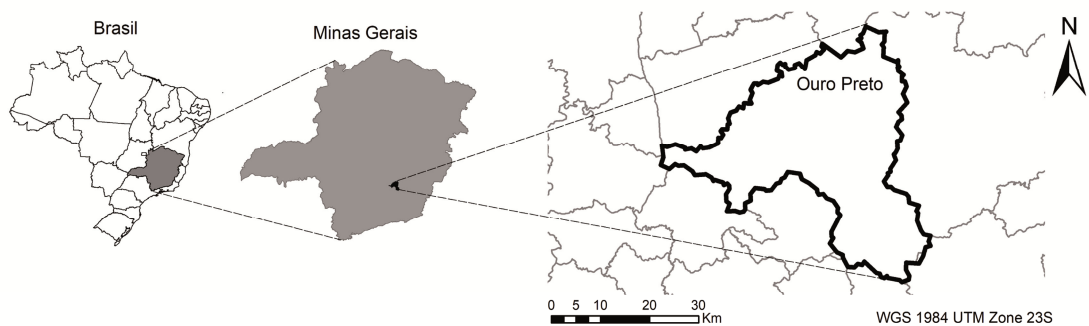


Figura 1: Localização da área de estudo – Modificado de Duarte (2017).

Espécie estudada

Byrsonima variabilis Jussieu (Malpighiaceae) é uma espécie nativa do Brasil, ocorrente em áreas de campo rupestre em Minas Gerais, São Paulo, Rio de Janeiro e Bahia (Mamede and Francener 2015) (Figura 2). Seus indivíduos são arbustos de até dois metros de altura, com flores hermafroditas, zigomorfas, agrupadas em inflorescências racemosas (Figura 3a). A corola possui cinco pétalas, sendo quatro brancas e uma modificada em forma, textura e cor, a estandarte, cuja coloração varia do amarelo ao vermelho (Figura 3b). O cálice apresenta 5 pares de elaióforos, glândulas epiteliais alvas, produtoras de óleo (Mamede 1987).

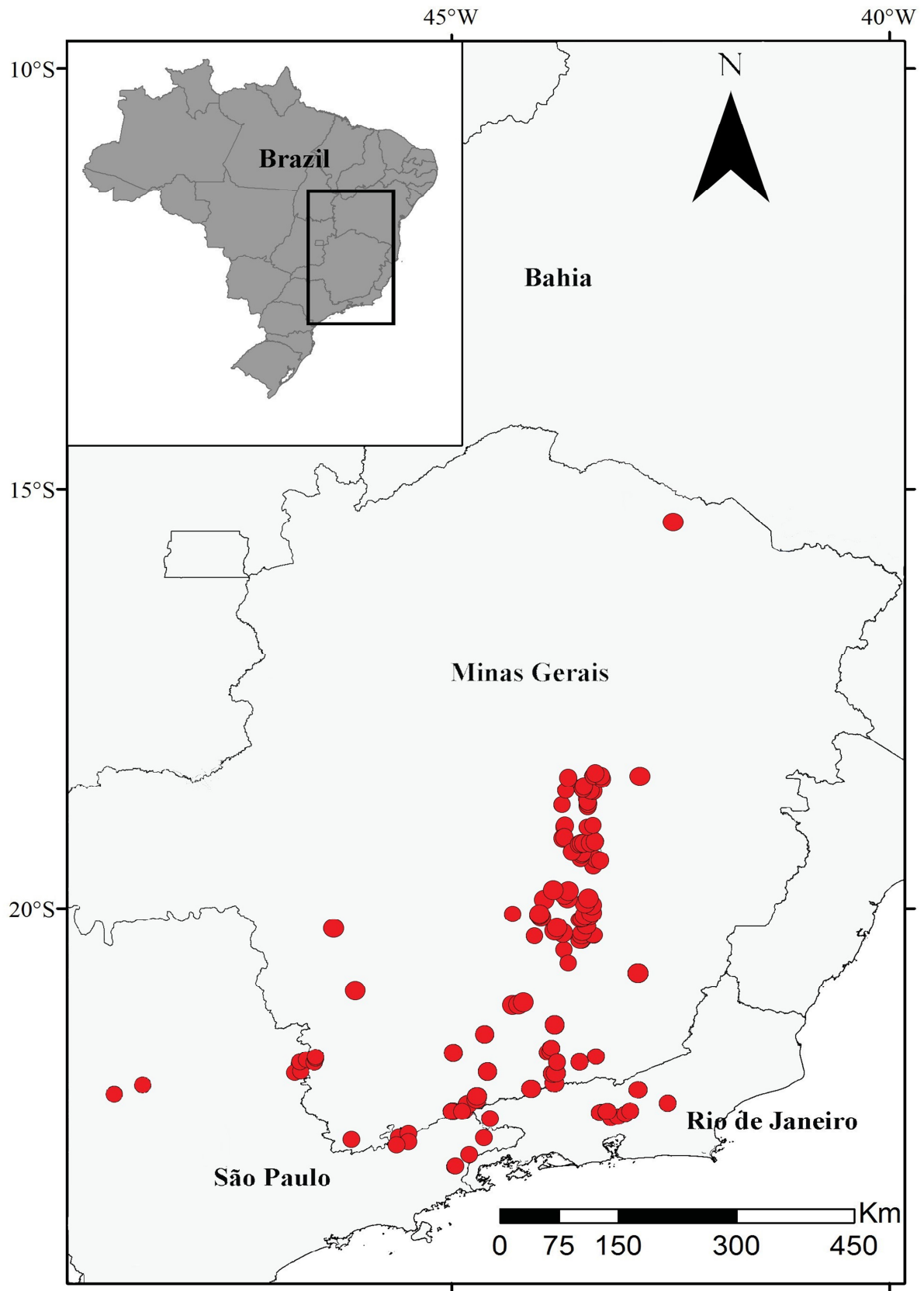


Figura 2: Distribuição de *Byrsonima variabilis* – Modificado de Francener et al. (2017).



Figura 3: Arbusto (a) e inflorescência (b) de *Byrsonima variabilis*. Uma inflorescência contém flores com pétala estandarte amarela, laranja e vermelha simultaneamente.

Efeito da polinização na duração das fases florais

Para conhecer o sistema reprodutivo da espécie e elucidar se a mudança de cor floral é influenciada pela polinização, idade da flor ou sombreamento, submetemos flores identificadas e ensacadas em pré-antese sem emasculação, aos seguintes tratamentos:

1. Polinização cruzada manual – flores foram polinizadas com pólen de dois outros indivíduos, localizados a uma distância mínima de 200 m da planta receptora de pólen;
2. Autopolinização manual – flores foram polinizadas manualmente com pólen da mesma planta;
3. Autopolinização espontânea – flores foram mantidas ensacadas da pré-antese até a senescência;
4. Polinização natural (controle) – flores permaneceram acessíveis aos visitantes florais e foram ensacadas ao apresentarem pétalas estandarte vermelhas.
5. Sombreamento – flores foram ensacadas em sacos de papel pardo (gramatura 40g/m²), e foram acompanhadas do primeiro dia de antese até o avermelhamento da pétala estandarte.

Determinou-se a duração total da antese floral e de cada fase floral, denominada de acordo com a cor da pétala estandarte - amarela, laranja ou vermelha. Preliminarmente, foi avaliado o tempo em que as flores mudam de cor, esta avaliação foi verificada a cada três horas durante o dia, por quinze dias.

Para determinar a duração das fases florais, posteriormente foi registrada a cor da pétala estandarte e das demais pétalas a cada 24 horas, até que as estandartes estivessem vermelhas e demais pétalas rosadas, e os elaióforos acastanhados. Cada experimento foi realizado em 30 flores de 30 indivíduos. Os experimentos foram realizados nas florações de outubro a novembro de 2015, todos em flores no primeiro dia da fase amarela. Foi quantificado o número de frutos formados a partir de cada tratamento.

Potencial reprodutivo de flores em diferentes fases

Como flores com diferentes cores de pétala estandarte apresentam um número variado de anteras (observação pessoal), quantificou-se o número de anteras em 30 flores previamente identificadas (de 30 plantas) em cada fase floral, sendo uma flor de cada planta. As anteras de cada flor foram removidas com pinça, armazenadas em um tubo *ependorf* e contadas em laboratório.

Para quantificar o pólen contido em flores de diferentes fases, todas as anteras de cada flor (N=30 flores, 10 flores/fase/10 indivíduos) foram removidas e lavadas com álcool 70°, de modo que seu conteúdo fosse depositado em uma lâmina de vidro escavada, para em seguida ser transferido para um tubo *ependorf*, com auxílio de uma pipeta de 5µl. Após evaporação do álcool, foi adicionado 1,5 ml da solução de ácido láctico glicerinado. Após homogeneização da mistura por um minuto em agitador tipo Vortex (Global Trade Technology), uma alíquota de 0,4 µl foi transferida para uma câmara de Neubauer espelhada (New Optics). O número total de grãos por flor foi estimado extrapolando-se o número médio de grãos obtidos a partir de três contagens na câmara para 1,5 ml, volume total da mistura em *ependorf*. Para quantificação de pólen de flores recém-abertas, na fase amarela, botões foram ensacados e as anteras coletadas no dia da abertura flor.

A receptividade estigmática de flores com diferentes cores de pétala estandarte foi avaliada a partir de formação de bolhas após aplicação de peróxido de hidrogênio (H₂O₂). O teste foi realizado em 15 flores de cada cor de pétala estandarte.

Refletância espectral das pétalas em diferentes fases florais

Para caracterização do padrão de refletância das pétalas, as curvas espectrais médias foram utilizadas, segundo modelos propostos na literatura, tendo como base a fisiologia dos fotorreceptores presentes na retina de himenópteros (Chittka e Menzel 1992; Peitsch et al. 1992; Chittka et al. 1994).

Para medidas de refletância floral, foi utilizada uma fibra ótica especializada com tripla saída (R400-7-UV-VIS, Ocean Optics Inc.), conectada ao espectrofotômetro e a uma fonte de luz de xenônio pulsado (PX-2, 220 Hz, 220-750 nm, Ocean Optics Inc.). O sensor de luz da fibra ótica foi montado em suporte preto opaco (RPH-1, Ocean Optics Inc), que permitiu padronizar o ângulo (90°) e a distância (0,5 cm) da luz emitida em relação à amostra cuja refletância foi medida. Este sensor circular possui diâmetro de 1 mm, permitindo medir o padrão específico de refletância em estruturas florais cuja superfície seja igual ou maior a 0.8 mm². Como padrão de branco para medidas de refletância foi usado material difusor de Spectralon® (WS-1-SL, Ocean Optics Inc).

Ramos com inflorescências de *B. variabilis* foram colocadas em frascos com água e em caixas térmicas, transportadas para o laboratório de Neurodinâmica do Departamento de Fisiologia da UFMG, onde as flores foram medidas, em no máximo três horas após a coleta. Foram medidas a refletância de pétalas estandartes e demais pétalas de 27 flores de três indivíduos.

Para mostrar como as pétalas são discriminadas pelos fotorreceptores das abelhas, foi elaborado um diagrama cromático baseado na representação da detecção e discriminação de cor pelos fotorreceptores de himenópteros (Chittka e Menzel 1992; Peitsch et al. 1992; Chittka et al. 1994; Arnold et al. 2010). Como *background* comum para todas as cores, empregou-se a cor de folhas. Logo, o centro do hexágono representa a refletância da folhagem de *Byrsonima* como *background*. Cada ponto indica a posição angular das pétalas em relação ao centro do hexágono, que representa a cor de fundo. As esquinas representam as cores na visão tricromática e suas combinações, quanto mais próximo do centro, mais a cor se assemelha ao fundo, e quanto mais longe, mais contrastante.

Visitantes florais e frequência de visitas em flores de diferentes fases

Visitantes florais de *B. variabilis* foram coletados entre 08:00h e 16:00h em dias não consecutivos em uma floração em 2015 e uma em 2016. Os visitantes foram montados, identificados e depositados na coleção de referência do Laboratório de Biodiversidade da Universidade Federal de Ouro Preto (UFOP) e na coleção do Grupo Plebeia na Universidade Federal de Minas Gerais (UFMG). Após identificação, as abelhas foram agrupadas de acordo com seu tamanho corporal, segundo Silveira *et al* (2002), em grandes (>15,1mm), médias (10-15mm) e pequenas (<9,9mm). As abelhas também foram classificadas de acordo com o recurso coletado: óleo floral ou pólen.

Para determinar se visitantes florais visitam preferencialmente flores de determinada cor, em 66 intervalos de 30 minutos foram registradas todas as visitas recebidas por flores em cinco inflorescências. Para cada visita floral, foi registrado: (1) o tamanho da abelha, (2) o tipo de recurso coletado e o (3) o tipo de visita, se tocavam o estigma durante a visita ou não. Abelhas que coletaram exclusivamente pólen não foram consideradas nas análises por terem sido visitantes ocasionais, observadas em apenas sete visitas. Para se determinar a taxa de visita por flor de cada cor de pétala estandarte, para cada intervalo, dividiu-se o número total de visitas à flores de certa cor de pétala estandarte pelo número total de flores daquela cor na inflorescência.

Efeito da exclusão de anteras na frequência de visitantes florais

Para verificar se a exclusão de anteras altera a frequência de visitas florais, em 15 intervalos de 30 minutos (seis dias/novembro de 2016), comparou-se o número de visitas a flores novas intactas e à flores novas com anteras artificialmente removidas. Para cada visita também foi registrado o tipo de recurso floral coletado.

Análises estatísticas

A duração de cada fase floral de acordo com os tratamentos de polinização controlada, senescência e controle foram comparados com emprego de modelos lineares generalizados (GLM), assumindo uma distribuição de erros Gaussiana e função de ligação identidade. A duração de cada fase floral foi tratada como variável dependente e os tratamentos como variável independente.

A formação de frutos a partir de flores submetidas a diferentes tratamentos de polinização foi comparada com uso de GLM, assumindo distribuição Binomial e função de ligação *logit*. A formação de frutos foi tratada como variável dependente e os tratamentos de polinização como variável independente.

O número de anteras e o de grãos de pólen por flor em diferentes fases foi comparado com uso de GLM, assumindo distribuição Poisson e função de ligação log. O número de anteras e de pólen foram tratados como variáveis dependentes e as fases florais como independente.

O número de visitas para coleta de óleo ou de pólen em flores com diferentes cores de pétalas estandarte foi comparado com uso de GLM, distribuição Poisson e função de ligação log. As contagens de visitas foram tratadas como variável dependente e as fases florais como independentes. As análises foram feitas separadamente para abelhas grandes ou pequenas.

O efeito da exclusão de anteras na taxa de visita floral foi avaliado por comparação do número de visitas em flores com e sem anteras, utilizando GLM, distribuição Poisson e função de ligação log. O número de visitas foi tratado como variável dependente e a presença ou ausência de anteras como independentes. Todos os testes estatísticos foram realizados utilizando o software R Studio (R Core Team 2016).

RESULTADOS

Efeito da polinização na duração das fases florais

Flores de *Byrsonima variabilis* permaneceram abertas por até oito dias. Cada fase floral durou, em média, um dia, de modo que após dois dias todas as pétalas estandartes se tornaram vermelhas (fase amarela = $1,08 \pm 0,2$ dia; fase laranja = $1,07 \pm 0,2$ dia). A duração de nenhuma das fases florais foi reduzida quando flores foram polinizadas (Figura 4)

As flores se mantiveram vermelhas por 4-6 dias, quando começaram a secar ou iniciam a formação de fruto, se polinizadas. Quando flores com pétalas estandartes amarelas foram submetidas à polinização cruzada, elas permaneceram por mais meio dia na fase amarela ($1,19 \pm 0,4$ dia) (Figura 4).

A duração de todas as fases florais foi estendida quando as flores foram sombreadas: elas se tornaram vermelhas, em média, 4,4 dias depois de serem ensacadas ($F=167,75$; $GL = 164$; $P < 0,001$) (Figura 4).

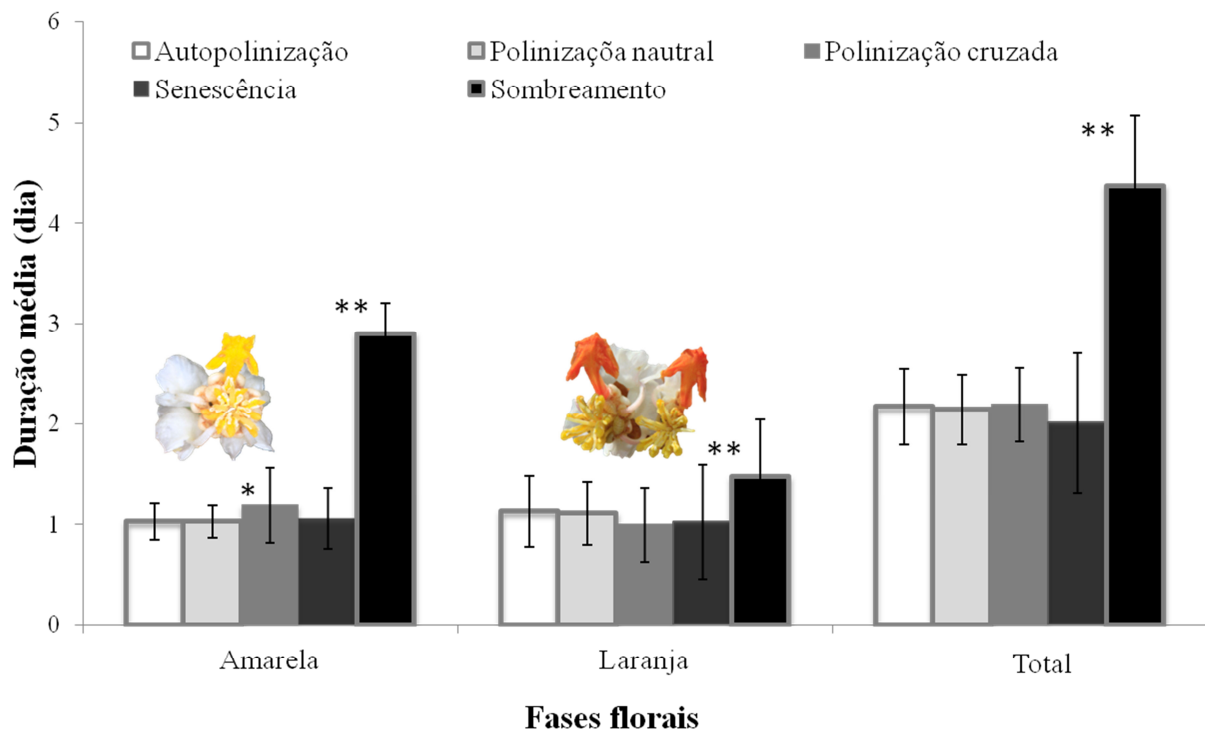


Figura 4: Duração das fases amarela e laranja em flores de *Byrsonima variabilis* submetidas a diferentes tratamentos de polinização e ao sombreamento (Fase amarela - $F = 276,97$; $GL=164$; $P < 0,001$; Fase laranja - $F = 10,37$; $GL=164$; $P < 0,001$).

Os resultados dos testes de polinização manual mostraram que *Byrsonima variabilis* é uma espécie que produz frutos com pólen da mesma planta. Flores que receberam pólen alóctone, entretanto, produziram cerca de três vezes mais frutos que as autopolinizadas manualmente ou polinizadas naturalmente ($\chi^2 = 7,1$; GL = 26; P < 0,001). Em 3% das flores, foi produzido fruto espontaneamente (Tabela 1).

Tabela 1: Produção de frutos por flores de *Byrsonima variabilis* submetidas a diferentes tratamentos de polinização. Todos os tratamentos foram realizados em flores com pétala estandarte amarela.

Tratamentos	N flores	N frutos	Produção de frutos (%)
Autopolinização espontânea	30	1	3
Autopolinização manual	29	5	17
Controle	29	5	17
Polinização cruzada manual	30	16	53

Potencial reprodutivo de flores em diferentes fases

Ao longo da antese, anteras se destacaram da flor, mas os filetes permaneceram fixos à ela. Flores com pétalas estandartes amarelas possuíam sempre 10 anteras, as com estandarte laranja, em média $6,4 \pm 3,58$ e as com estandarte vermelha, em média $1,7 \pm 1,69$ ($F = 118,35$; GL = 114; P < 0,001). O estigma permaneceu receptivo ao longo de toda antese.

Foi constatada a diminuição no número de grãos de pólen ao longo da mudança de cor das pétalas estandarte ($\chi^2 = 6,79$; GL = 27; P = 0,004). Flores com estandarte alaranjada possuíam, em média, quatro vezes menos pólen que flores com estandarte amarelas e flores com estandarte vermelhas não apresentaram pólen ou apresentaram cerca de cinco vezes menos pólen que as amarelas (Figura 5).

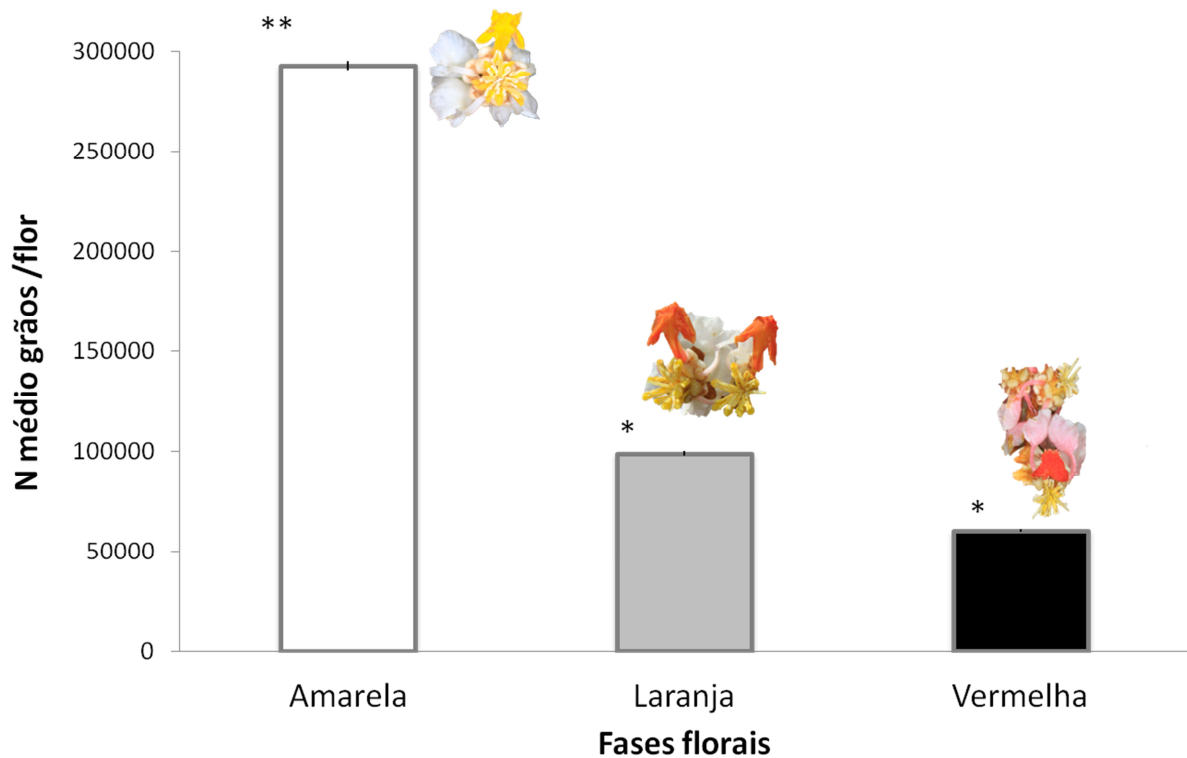


Figura 5: Número de grãos de pólen disponível em flores de *Byrsonima variabilis* com pétalas estandarte de diferentes cores ($\chi^2 = 6,79$; GL= 27; P = 0,004).

Refletância espectral das pétalas em diferentes fases florais

Medidas espectrofotométricas de pétalas estandarte revelaram refletância nas faixas do amarelo (550 - 600nm), alaranjado (595 - 620nm) e vermelho (600 - 700nm), e ausência total de refletância nas faixas do azul (400 - 500nm) e ultravioleta (300 - 400nm) (Figura 6a). As demais pétalas, que formam o “background” das pétalas estandartes – a corola – refletiram em uma ampla faixa de comprimento de onda (de 320 - 700nm), produzindo um fundo branco (aos olhos humanos) quando as pétalas estandartes eram amarelas ou alaranjadas e um fundo rosa (aos olhos humanos) quando as pétalas estandartes eram vermelhas (Figura 6b).

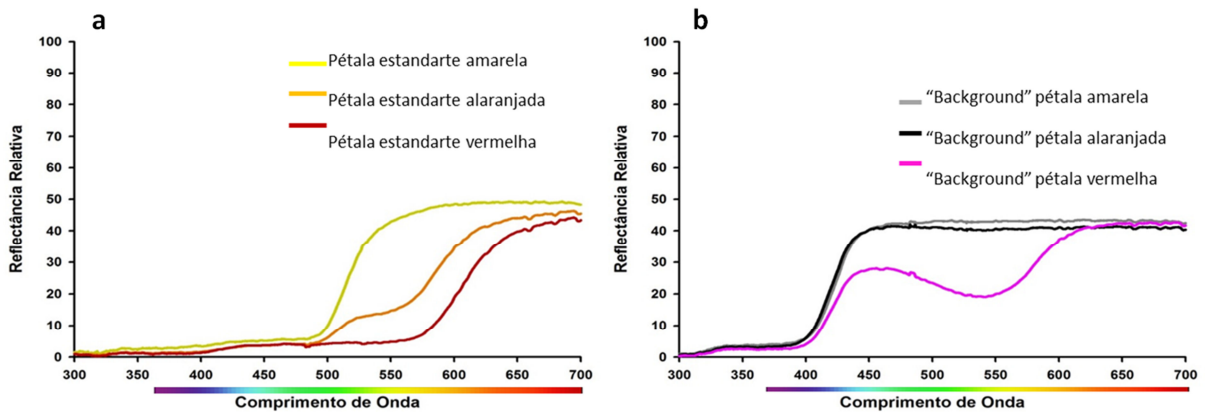


Figura 6: Refletância espectral relativa da pétala estandarte (a) e demais pétalas (b) de flores de *Byrsonima variabilis* nas fases amarela, laranja e vermelha. (a) O padrão apresentado é o mesmo que o visível aos olhos humanos. (b) O “background” da pétala estandarte vermelha se distingue dos demais aos olhos humanos.

De acordo com o modelo de visão hexagonal flores com pétalas estandartes vermelhas se distinguem daquelas com estandartes laranja e amarela. A cor vermelha é aquela que tem menor distância do background da folhagem, sendo pouco contrastante (figura 7). Entretanto a pétala amarela é bastante contrastante com a folhagem, assim como a pétala laranja. Dessa forma, as flores com pétala estandarte vermelha, embora sejam contrastantes com as de pétalas amarela e laranja, são aquelas que possuem menor contraste com a folhagem verde ao fundo, já que se encontram mais próximas ao centro do hexágono, a qual a medida do contraste verde não estimula os fotorreceptores das abelhas. Dessa forma, flores com estandarte vermelha e a folhagem são iguais, permitindo que as pétalas amarela e laranja se destaquem e sejam melhor percebidas pelos fotorreceptores das abelhas (Figura 7).

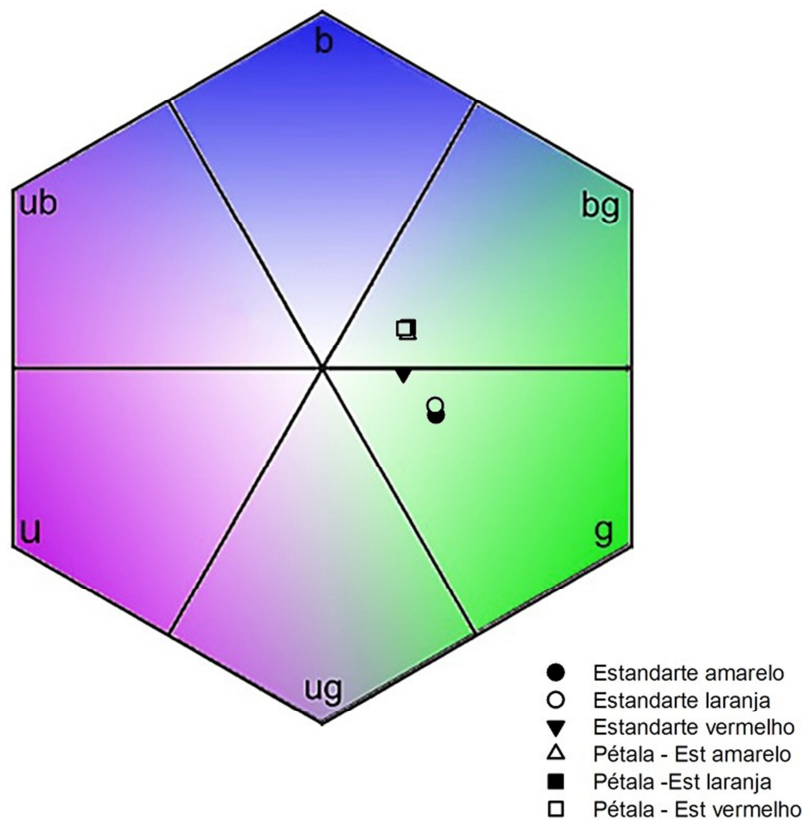


Figura 7: Posição da refletância espectral de pétalas de *Byrsonima variabilis* no espaço perceptual de cor hexagonal. Esquinas representam os fotorreceptores de abelhas para verde (g), ultravioleta (u) e (b) azul e possíveis combinações entre eles. O centro da figura representa a refletância da folhagem, a qual não estimula os fotorreceptores das abelhas. A distância entre os pontos indica o quão similares são para as abelhas.

Visitantes florais e frequência de visitas em flores de diferentes fases

Abelhas de doze espécies visitaram flores de *Byrsonima variabilis* em busca de pólen ou óleo. O primeiro grupo foi composto por abelhas grandes de *Centris* e *Epicharis* (Centridini), as quais foram os visitantes florais mais frequentes (Tabela 2). Essas abelhas coletaram um único recurso por visita. Ao pousar sobre uma flor elas prenderam suas mandíbulas às pétalas estandarte e então iniciaram a raspagem do óleo com as pernas dianteiras e médias. Ao executarem este movimento elas tocaram o estigma com a parte ventral do mesossoma e metassoma, transferindo pólen previamente anexado a seu corpo para o estigma. Quando coletaram pólen, elas vibraram as anteras e repetiram o movimento de segurar na pétala estandarte. Elas coletaram em várias flores da mesma inflorescência e na mesma planta seguidamente.

O segundo grupo de abelhas coletoras de óleo foi formado por abelhas pequenas dos gêneros *Arysoceble* e *Paratetrapedia* (Tapinotaspidini), as quais não foram observadas tocando o estigma durante as visitas, uma vez que andavam sobre as pétalas, inclusive sobre a estandarte, ou pousavam no pedicelo e se aproximaram para coletar pólen por trás das pétalas. Cinco espécies de abelhas sem ferrão e de Halictidae coletaram pólen por vibração e foram considerados visitantes ocasionais, observadas em flores apenas em sete visitas (2,6%). Abelhas médias da tribo Meliponini, embora tivessem tamanho adequado para tocar anteras e estigma foram observadas coletando apenas pólen caído sobre as pétalas. De todas as visitas realizadas durante o experimento, 78,6% foram para coleta de óleo e 21,4% para a coleta de pólen.

Tabela 2: Lista de visitantes florais de *Byrsonima variabilis* em uma área de Canga, no campus da UFOP, MG, recurso floral coletado e tipo de visita floral realizada. Dados de frequência são acompanhados do número total de visitas (n).

Espécies de abelhas visitantes florais		Tamanho	Frequência relativa de visitantes	Tocou o estigma	Recurso floral coletado
Apidae					
Centridini	<i>Centris (Centris) varia</i> Erichson, 1848	G	58,3% (n=158)	S	O/Po
	<i>Centris</i> sp.	G		S	O/Po
	<i>Epicharis</i> sp.	G		S	O/Po
Tapinotaspidini	<i>Arhysoceble</i> sp.1	P	39,1% (n=106)	N	O/Po
	<i>Arhysoceble</i> sp.2	P		N	O/Po
	<i>Paratetrapedia</i> sp.	P		N	O/Po
Meliponini	<i>Melipona quadrifasciata</i> Lepeletier, 1836	M	1,5% (n=4)	N	Po
	<i>Melipona quinquefasciata</i> Lepeletier, 1836	M		N	Po
	<i>Plebeia</i> sp.	P		N	Po
	<i>Trigona spinipes</i> Fabricius, 1793	P		N	Po
Halictidae					
Augochlorini	<i>Augochloropsis</i> sp.1	P	1,1% (n=3)	N	Po
	<i>Augochloropsis</i> sp.2	P		N	Po

Tamanho da abelha: P = pequena, G = grande; S = tocou estigma, N = não tocou estigma; Recurso floral coletado : O = óleo, Po = pólen.



Figura 8: Visitas de abelhas coletoras de óleo grandes às flores de *Byrsonima variabilis*. A-B: Fêmeas de *Centris varia* durante visita para coleta de óleo às flores com pétalas estandartes amarelas (a) e vermelhas (b); C-D: Fêmeas de *Epicharis sp.* coletam óleo em flores com estandarte laranja e amarela e em botões (E-F), raspando os elaióforos.



Figura 9: Fêmea de *Arhysoceble* sp. coletando pólen em flor de *Byrsonima variabilis* com pétala estandarte amarela: ela anda por cima da pétala estandarte (esq) ou se aproxima por trás da flor (dir).

Ao coletarem pólen, abelhas grandes, coletoras de óleo preferiram visitar flores amarelas em detrimento das demais ($F = 15,026$; $GL = 93$; $P < 0,001$); quando buscaram por óleo, não apresentaram preferência e coletaram indiscriminadamente em flores de diferentes cores ($F = 2,85$; $GL = 93$; $P = 0,062$) (Figura 9). Abelhas grandes visitaram 3,2 vezes mais flores para coleta de óleo que para coleta de pólen.

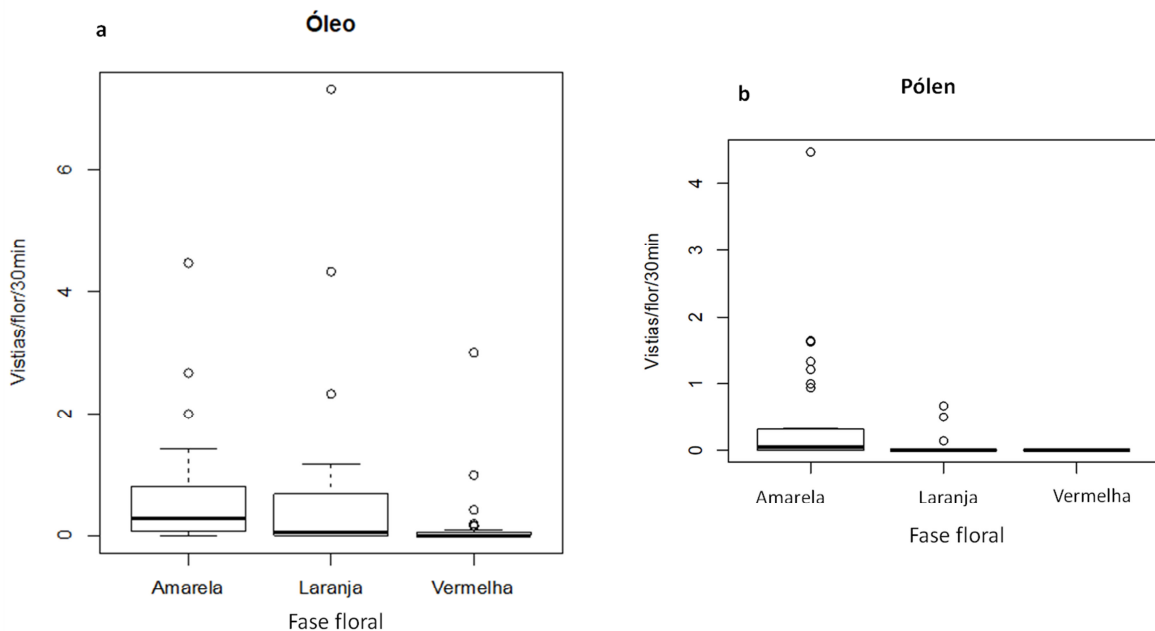


Figura 10: Taxa de visita por abelhas grandes para coleta de óleo (a) ou pólen (b) em flores de *Byrsonima variabilis* em diferentes fases. Abelhas Centridini quando coletaram óleo, visitaram flores de todas as cores de pétalas estandarte. Quando coletaram pólen, as visitas ocorreram preferencialmente em flores com pétala estandarte amarela.

Abelhas pequenas, ao coletarem pólen tiveram preferência por flores amarelas ($F = 79,67$, $GL = 99$, $P < 0,001$); quando buscaram por óleo, coletaram indiscriminadamente em flores de estandarte amarelo ou laranja, mas coletaram significativamente menos nas flores de estandarte vermelho ($F = 239,08$; $GL = 99$; $P < 0,001$) (Figura 10). Abelhas pequenas visitaram flores seis vezes mais para coleta de óleo do que para coleta de pólen.

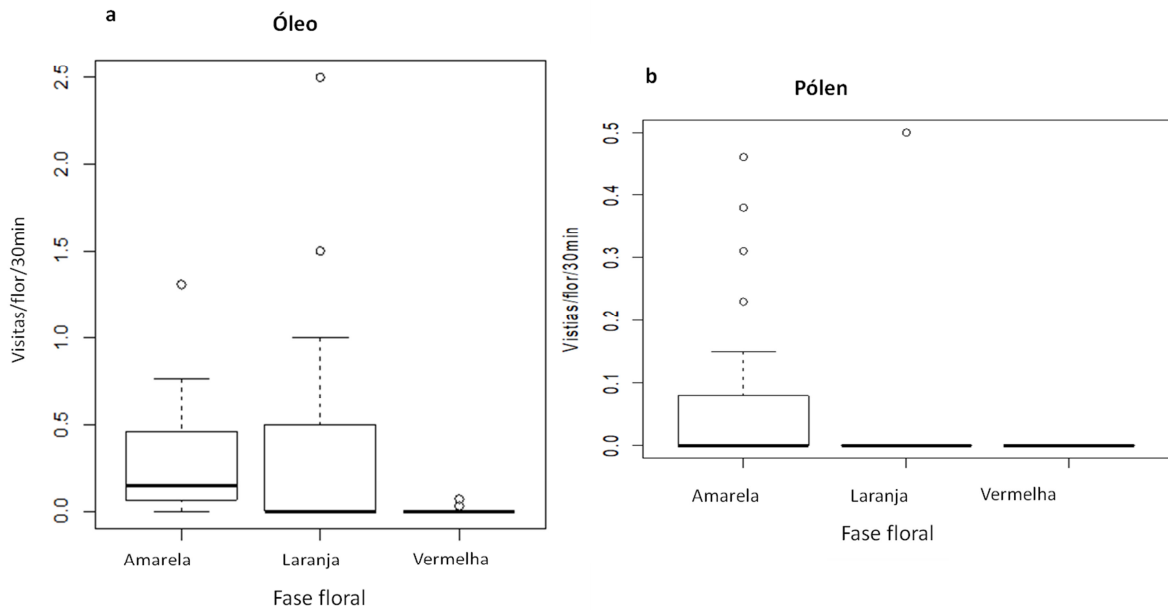


Figura 11: Taxa de visita por abelhas pequenas para coleta de óleo (a) ou pólen (b) em flores de *Byrsonima variabilis* em diferentes fases.

Efeito da exclusão de anteras na frequência de visitantes florais

Durante o experimento de exclusão artificial de anteras foram registradas 37 visitas florais: 29 para coleta de pólen e oito para coleta de óleo. As abelhas visitaram preferencialmente flores com anteras em relação às sem anteras (Figura 12), as quais receberam 9,3 vezes menos visitas que flores intactas ($F = 53,609$; $GL = 44$; $P < 0,001$).

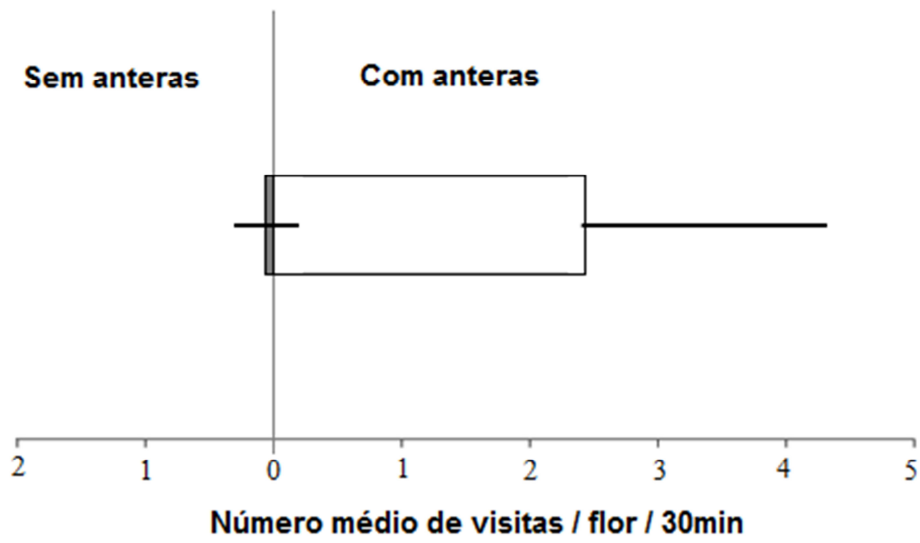


Figura 12: Taxa de visitas em flores de *Byrsonima variabilis* com ou sem pétala estandarte amarela. As pétalas estandartes foram experimentalmente removidas.

DISCUSSÃO

A mudança de cor floral não é induzida pela polinização em *Byrsonima variabilis*

Neste estudo caracterizamos a refletância espectral de flores de *Byrsonima variabilis* ao longo da antese e avaliamos se a mudança de cor floral é induzida pela polinização. Os resultados mostraram que a taxa de mudança de cor floral não foi modificada pela polinização. A taxa de mudança de cor floral foi prolongada pelo sombreamento das flores, indicando que a mudança de cor floral em *B. variabilis* deve ser reflexo de mecanismos fisiológicos da planta que regulam a química dos pigmentos vegetais.

O acúmulo de antocianinas, por exemplo, pigmentos que conferem coloração vermelha em flores (Weiss 1995; Weiss e Lamont 1997; Raguso e Weiss 2015), também pode estar associado a proteção contra danos da luz ultravioleta, o que pode ser especialmente importante para plantas que crescem em regiões de elevada insolação, como em campos rupestres de altitude, habitat de *B. variabilis*.

Padrões de cor floral discriminados por visitantes florais e sua influência no comportamento de visita

Flores de *Byrsonima variabilis* foram visitadas por abelhas coletoras de óleo grandes e pequenas e, ocasionalmente, por abelhas, exclusivamente, em busca de pólen. Apenas as abelhas coletoras de óleo grandes apresentaram tamanho e comportamento de manuseio floral adequados para polinização das flores. No entanto, independente de seu papel como polinizador ou pilhador, abelhas dos dois grupos visitaram preferencialmente flores com pétalas estandartes amarelas e laranjas. Tal preferência de visita deve ser dirigida, a princípio, pelas habilidades sensoriais e preferências natas das abelhas, as quais, de acordo com o modelo da discriminação de cor tricromático por Hymenoptera (Peitsch et al. 1992; Chittka e Menzel 1992; Chittka et al. 1994), superfícies amarelas são conspícuas e se contrastam da vegetação ao fundo. Como o vermelho se encontra na periferia do espectro visual da maioria das abelhas, no seu espaço óptico, pétalas vermelhas das flores velhas devem ser menos percebidas por elas, por se assemelharem mais a o fundo da folhagem.

Ao coletarem pólen, abelhas de todos os grupos o fazem preferencialmente nas flores amarelas, mesmo que, de acordo com os modelos de percepção cromática flores amarelas e laranjas seriam indiscerníveis para elas. Quando coletam óleo, contudo, abelhas polinizadoras não demonstram essa preferência e coletam em flores de diferentes cores e, até mesmo, em botões florais. Os experimentos de remoção de anteras indicaram que além da cor floral, as abelhas usam a presença do recurso em si como informação na tomada de decisão de visita floral. A cor da estandarte, provavelmente, é um sinal necessário à atração dos visitantes às plantas, mas diante da flor a decisão de visitá-la, ou não, deve envolver a avaliação da presença e qualidade do recurso em si. Fêmeas de *Centris* e *Epicharis*, por exemplo, são polinizadoras comuns de flores de *Sena reniformis*, fonte de recurso polínico unicamente. Quando anteras de alimentação são experimentalmente removidas, as fêmeas desses polinizadores rejeitam flores, as visitando drasticamente menos (Mesquita-Neto et al. 2017). Tais experimentos reforçam a hipótese de que a relação abelha-polinizador ocorre por meio de uma sinalização multimodal, de modo que através de habilidades inatas e aprendizado, as abelhas também podem discernir entre as diferentes fontes de recurso floral pelo emprego de mais de um estímulo além do visual (Eltz 2006; Raguso e Weiss 2015).

Os resultados apresentados neste estudo mostraram que abelhas coletoras de óleo abelhas reconhecem cores florais durante seu forrageio na busca de pólen e óleo, mas que uma sinalização multimodal deve estar envolvida nas associações entre essas abelhas e suas plantas hospedeiras, de modo que diferentes sinais devem ser empregados quando buscam por diferentes tipos de recurso.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Alvares CA, Stape JL, Sentelhas PC, De Moraes Gonçalves JL, Sparovek G (2013) Köppen's climate classification map for Brazil. *Meteorol Zeitschrift* 22:711–728. doi: 10.1127/0941-2948/2013/0507
- Arnold SE, Faruq S, Savolainen V, McOwan PW, Chittka L (2010) FReD: the floral reflectance database - a web portal for analyses of flower colour. *PLoS One* 5:e14287.
- Barth FG, Bierderman-Thorson MA (1985) *Insects and flowers: the biology of a partnership*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey
- Benezar RMC, Pessoni LA (2006) Biologia floral e sistema reprodutivo de *Byrsonima coccolobifolia* (Kunth) em uma savana amazônica. *Acta Amaz* 36:159–168.
- Bergamo PJ, Rech AR, Brito VLG, Sazima M (2016) Flower colour and visitation rates of *Costus arabicus* support the “bee avoidance” hypothesis for red-reflecting hummingbird-pollinated flowers. *Funct Ecol* 30:710–720. doi: 10.1111/1365-2435.12537
- Bezerra ES, Lopes AV, Machado IC (2009) Biologia reprodutiva de *Byrsonima gardnerana* A. Juss. (Malpighiaceae) e interações com abelhas *Centris* (Centridini) no Nordeste do Brasil. *Rev Bras Botânica* 32:95–108.
- Brito VLG, Weynans K, Sazima M, Lunau K (2015) Trees as huge flowers and flowers as oversized floral guides: the role of floral color change and retention of old flowers in *Tibouchina pulchra*. *Front Plant Sci* 6:362. doi: 10.3389/fpls.2015.00362
- Campbell DR, Bischoff M, Lord JM, Robertson AW (2010) Flower color influences insect visitation in alpine New Zealand. *Ecology* 91:2638–2649. doi: 10.1890/09-0941.1
- Casper BB, Pine TR La (1984) Changes in Corolla Color and Other Floral Characteristics in *Cryptantha humilis* (Boraginaceae): Cues to Discourage Pollinators? *Evolution* (N Y) 38:128. doi: 10.2307/2408552
- Chittka L, Menzel R (1992) The evolutionary adaptation of flower colours and the insect pollinators' colour vision. *J Comp Physiol A* 171:171–181. doi: 10.1007/BF00188925
- Chittka L, Raine NE (2006) Recognition of flowers by pollinators. *Curr Opin Plant Biol* 9:428–435. doi: 10.1016/j.pbi.2006.05.002
- Chittka L, Shmida A, Troje N, Menzel R (1994) Ultraviolet as a component of flower reflections, and the colour perception of hymenoptera. *Vision Res* 34:1489–1508. doi: 10.1016/0042-6989(94)90151-1
- Costa CBN, Costa JAS, Ramalho M (2006) Biologia reprodutiva de espécies simpátricas de Malpighiaceae em dunas costeiras da Bahia, Brasil. *Rev Bras Bot* 29:103–114.
- Dorr JVN (1964) Supergene iron ores of Minas Gerais, Brazil. *Econ Geol* 59:1203–1240.
- Duarte TBF (2017) Efeito da estrutura da paisagem na conectividade para ocorrência de aves florestais em fragmentos de Mata Atlântica em um cenário urbano. Universidade Federal de Ouro Preto
- Eltz T (2006) Tracing pollinator footprints on natural flowers. *J Chem Ecol* 32:907–915. doi: 10.1007/s10886-006-9055-6
- Faegri K, Van der Pijl L (1979) *Principles of pollination ecology*. Elsevier
- Farzad M, Griesbach R, Weiss MR (2002) Floral color change in *Viola cornuta* L. (Violaceae): A model system to study regulation of anthocyanin production. *Plant Sci*. doi: 10.1016/S0168-9452(01)00557-X
- Francener A, Almeida RF de, Mamede MCH (2017) Taxonomic novelties in *Byrsonima* (Malpighiaceae) from the state of Minas Gerais, Brazil. *Phytotaxa* 291:133–140.

- Gaglianone MC (2005) Nesting biology, seasonality, and flower hosts of *Epicharis nigrita* (Friese, 1900) (Hymenoptera: Apidae: Centridini), with a comparative analysis for the genus. *Stud Neotrop Fauna Environ* 40:191–200. doi: 10.1080/01650520500250145
- Gori DF (1983) Post-pollination phenomena and adaptative floral changes. Van Nostrand Reinhold, New York, NY
- Heinrich B (1976) The foraging specializations of individual bumblebees. *Ecol Monogr* 46:105–128. doi: 10.2307/1942246
- Jacobi CM, Do Carmo FF, Vincent RC, Stehmann JR (2007) Plant communities on ironstone outcrops: A diverse and endangered Brazilian ecosystem. *Biodivers Conserv* 16:2185–2200. doi: 10.1007/s10531-007-9156-8
- Larson BM, Barrett SC (1999) The ecology of pollen limitation in buzz pollinated *Rhexia virginica* “Melastomataceae.” *J Ecol* 87:371–381. doi: 10.1046/j.1365-2745.1999.00362.x
- Mamede MCH (1987) Flora da Serra do Cipó, Minas Gerais: Malpighiaceae. *Bol. Botânica, Univ. São Paulo*. 157–198.
- Mamede MCH, Francener A (2015) Lista de Espécies da Flora do Brasil. In: *Jard. Botânico do Rio Janeiro, RJ*. <http://floradobrasil.jbrj.gov.br/jabot/floradobrasil/FB19433>. Accessed 17 Jul 2017
- Mendes FN, Rêgo MMC, Albuquerque PMC de (2011) Fenologia e biologia reprodutiva de duas espécies de *Byrsonima* Rich. (Malpighiaceae) em área de Cerrado no Nordeste do Brasil. *Biota Neotrop* 11:103–115.
- Mesquita-Neto JN, Costa BKP, Schlindwein C (2017) Heteranthery as a solution to the demand for pollen as food and for pollination – Legitimate flower visitors reject flowers without feeding anthers.
- Michener CD (2007) *The bees of the world*, 2nd edn. The Johns Hopkins University Press, Baltimore
- Muller F (1877) Flowers and insects. *Nature* November:78–79.
- Oliveira R, Pereira CR, Pimentel ALA, Schlindwein C (2016) The Consequences of predation risk on the male territorial behavior in a solitary bee. *Ethology* 122:632–639. doi: 10.1111/eth.12509
- Peitsch D, Fietz A, Hertel H, de Souza J, Ventura DF, Menzel R (1992) The spectral input systems of hymenopteran insects and their receptor-based colour vision. *J Comp Physiol A* 170:23–40. doi: 10.1007/BF00190398
- R Core Team (2016) *R: A Language and Environment for Statistical Computing*.
- Raguso RA, Weiss MR (2015) Concerted changes in floral colour and scent, and the importance of spatio-temporal variation in floral volatiles. *J. Indian Inst. Sci.*
- Rêgo MMC, Albuquerque PMC, Ramos MC, Carreira LM (2006) Aspectos da Biologia de Nidificação de *Centris flavifrons* (Friese) (Hymenoptera : Apidae, Centridini), um dos Principais Polinizadores do Murici (*Byrsonima crassifolia* L. Kunth , Malpighiaceae), no Maranhão. *Neotrop Entomol* 35:579–587. doi: 10.1590/S1519-566X2006000500003
- Roubik DW (1992) *Ecology and natural history of tropical bees*. Cambridge University Press
- Schlindwein C, Westerkamp C, Carvalho AT, Milet-Pinheiro P (2014) Visual signalling of nectar-offering flowers and specific morphological traits favour robust bee pollinators in the mass-flowering tree *Handroanthus impetiginosus* (Bignoniaceae). *Bot J Linn Soc* 176:396–407.
- Silveira FA, Melo GAR, Almeida EAB (2002) *Abelhas Brasileiras: Sistemática e Identificação*, 1st edn. Belo Horizonte, MG
- Sprengel FC (1793) *Das entdeckte Geheimnis der Natur im Bau und in der Befruchtung der Blumen*, 1972nd edn. Berlin, Vieweg

- Vogel S (1990) History of the Malpighiaceae in the light of pollination ecology. *Mem. N. Y. Bot. Gard.* 55:130–142.
- Wainwright S, Vogel S, Denny MW, Eylers JP, Glasser MK, La Barbera M, Pearsall GW, Clark HG (1975) Concerning words and people. *J Biomech* 8:167. doi: 10.1016/0021-9290(75)90098-6
- Weiss MR (1991) Floral colour changes as cues for pollinators. *Nature* 354:227–229.
- Weiss MR (1995) Floral Color Change : A Widespread Functional Convergence. *Am J Bot* 82:167–185.