

## RESSALVA

Atendendo solicitação do(a) autor(a), o texto completo desta dissertação será disponibilizado somente a partir de 04/03/2018.



**unesp**

UNIVERSIDADE ESTADUAL PAULISTA  
"JÚLIO DE MESQUITA FILHO"  
Campus Botucatu



**INTERAÇÕES MULTITRÓFICAS: O EFEITO DE FORMIGAS, BESOUROS  
E MARIPOSAS SOBRE A REPRODUÇÃO E A MORFOLOGIA FLORAL  
DE *TOCOYENA FORMOSA* (RUBIACEAE)**

**PRISCILA ANDRE SANZ VEIGA**

Dissertação apresentada ao Instituto de  
Biotecnologia, Câmpus de Botucatu, UNESP,  
para obtenção do título de Mestre no  
Programa de Pós-Graduação em Ciências  
Biológicas (Botânica), Área de concentração  
Morfologia e Diversidade Vegetal.

**BOTUCATU – SP  
2016**



**unesp**

UNIVERSIDADE ESTADUAL PAULISTA  
"JÚLIO DE MESQUITA FILHO"  
Campus Botucatu



UNIVERSIDADE ESTADUAL PAULISTA  
"Júlio de Mesquita Filho"  
INSTITUTO DE BIOCÊNCIAS DE BOTUCATU

INTERAÇÕES MULTITRÓFICAS: O EFEITO DE FORMIGAS, BESOUROS  
E MARIPOSAS SOBRE A REPRODUÇÃO E A MORFOLOGIA FLORAL  
DE *TOCOYENA FORMOSA* (RUBIACEAE)

**PRISCILA ANDRE SANZ VEIGA**

**PROF. Dr. FELIPE WANDERLEY AMORIM**  
ORIENTADOR

**Dr. SANTIAGO BENITEZ-VIEYRA**  
COORIENTADOR

Dissertação apresentada ao Instituto de  
Biotecnologia, Câmpus de Botucatu, UNESP,  
para obtenção do título de Mestre no  
Programa de Pós-Graduação em Ciências  
Biológicas (Botânica), Área de concentração  
Morfologia e Diversidade Vegetal.

**BOTUCATU – SP**  
**2016**

FICHA CATALOGRÁFICA ELABORADA PELA SEÇÃO TÉC. AQUIS. TRATAMENTO DA INFORM.  
DIVISÃO TÉCNICA DE BIBLIOTECA E DOCUMENTAÇÃO - CÂMPUS DE BOTUCATU - UNESP

BIBLIOTECÁRIA RESPONSÁVEL: ROSANGELA APARECIDA LOBO-CRB 8/7500

Veiga, Priscila Andre Sanz.

Interações multitróficas : o efeito de formigas, besouros e mariposas sobre a reprodução e a morfologia floral de *Tocoyena formosa* (Rubiaceae) / Priscila Andre Sanz Veiga. - Botucatu, 2016

Dissertação (mestrado) - Universidade Estadual Paulista "Júlio de Mesquita Filho", Instituto de Biociências de Botucatu

Orientador: Felipe Wanderley Amorim

Coorientador: Santiago Benitez-Vieyra

Capes: 20300000

1. Rubiaceae. 2. Cerrados. 3. Mutualismo. 4. Polinização. 5. Mariposa. 6. Flores - Morfologia. 7. Evolução (Biologia).

Palavras-chave: Cerrado; Esfingofilia; Mutualismo defensivo; Polinização; Seleção fenotípica.

Escrever a meu ver é sentir brincar  
É dar ao pensamento asas para voar

Escrever é indiretamente conviver com o alheio  
È tê-lo sempre junto como esteio

Escrever é criar versos em prosa de mística emoção  
Que envolva o espírito e atinja a imaginação

Escrever é o imprevisível que se manifesta em realidade  
Vem de nosso ego e levar para outros a felicidade

Escrever é uma situação que se inventa e se arrebenta  
Como um furacão no centro da tormenta

Escrever é proporcionar ao leitor novos entretenimentos  
È comunicar a todos agradáveis passa tempos

Enfim, o que é escrever?

È difícil de dizer, mas é fácil...

È só escrever o que você deseja que outros venham a conhecer

**Mario Andre**

Aos meus queridos avós Mario e Maria, exemplo do mais puro amor e felicidade. Estiveram presente em todos os momentos da minha vida. Infelizmente não puderam ficar para mais um capítulo. A eles, a minha querida Mãe e ao meu querido Pai dedico meu esforço e conquistas.

## **AGRADECIMENTOS**

À Coordenação de Aperfeiçoamento Pessoal de Nível Superior (CAPES) pela bolsa concedida durante o mestrado.

Ao CNPq pelo apoio financeiro no âmbito do Universal CNPq, processo: 484469/2013-14.

Aos proprietários da “Fazenda Palmeira da Serra” por permitir a realização do trabalho de pesquisa na reserva de Cerrado.

Em especial agradeço à minha amada mãe e ao meu namorado pela enorme ajuda com o trabalho de campo, por terem me escutado, entendido e apoiado, mesmo quando nem eu mesma me aguentava. Vocês foram fundamentais, sem vocês nada teria sido possível. Mãe sua ajuda foi essencial, seu amor, atenção e apoio me deram forças para continuar e enfrentar todas as dificuldades. Obrigada por todo carinho e principalmente pela paciência!

Ao meu guerreiro e inspirador pai, cuja dedicação e foco me inspiram e motivam cada dia. Obrigada pelo apoio, pelas valiosas discussões e contribuições filosóficas!

Ao professor Dr. Felipe W. Amorim pela orientação e oportunidade de mestrado. Muito obrigada pelos ensinamentos, dedicação, discussões, incentivo e, principalmente pela paciência!! Obrigada por compartilhar seu conhecimento e essa paixão pelas interações planta-animal.

Ao Dr. Santiago Benitez-Vieyra pela excelente coorientação, pela atenção, ensinamentos e indispensável contribuição.

Ao Dr. Leonardo Ré pela colaboração, atenção e essencial contribuição.

À Profa. Dra. Marlies Sazima, muito obrigada pelo carinho, incentivo e por ter aberto a primeira porta ao fascinante mundo da biologia da polinização.

A todos do laboratório de Biosistemática da Unicamp (Fer, Coquinho, Vini, André, Pietro, Pedro, Marina) obrigado pelos cursos oferecidos, pelos debates e pelo apoio. A dedicação desses alunos apaixonados pelo que fazem foi o estímulo fundamental para o meu mestrado.

Agradeço ao Dr. Rodrigo Feitosa da Universidade Federal do Paraná pela atenção e contribuição na identificação das formigas.

Ao Dr. Sérgio Vanin (Universidade De São Paulo) pela atenção e ajuda na identificação da espécie de curculionídeo.

Ao Dr. Sebastian e ao Javier (Unicamp), aos professores Dr. Rodrigo Medel, Dr. Luis Navarro, Dr. Wesley Dáttilo e Dr. Anselmo Nogueira pela atenção, considerações e sugestões que, de alguma forma, contribuíram para esse trabalho.

À Fer pela hospitalidade, carinho, atenção, pelo imprescindível apoio durante todo o meu mestrado!

À July pela ótima convivência, paciência e ajuda. À Maella pelos momentos de descontração e risadas! Aos queridos papas de July que me acolheram em sua casa na Argentina.

À July, Heloísa, Alan, Salvador e também aos alunos do curso de ciências biológicas da UNESP-Botucatu (Caio, João, Carolina, Andrei, Gustavo, Larissa ) pela ajuda em campo e na triagem e coleta dos insetos.

Obrigada a todos do Laboratório de Ecologia Evolutiva e Biologia Floral da Universidad de Córdoba por terem me recebido durante minha estadia em Córdoba.

A todos os amigos e familiares que, de alguma forma, me ajudaram durante o meu mestrado.

*Muito Obrigada!*

## ÍNDICE

RESUMO	1
ABSTRACT	3
INTRODUÇÃO GERAL	5
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	11

### **CAPÍTULO I      The role of ant-tended pericarpial nectaries on fruit protection against pre-dispersal seed predation in a widespread cerrado shrub**

ABSTRACT	17
INTRODUCTION	18
MATERIAL AND METHODS	20
RESULTS	27
DISCUSSION	39
REFERENCES	44

### **CAPÍTULO II      Efeito das interações multitróficas sobre a seleção mediada por polinizadores em *Tocoyena formosa* (Rubiaceae)**

RESUMO	52
INTRODUÇÃO	53
MATERIAL E MÉTODOS	55
RESULTADOS	63
DISCUSSÃO	74
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	81
MATERIAL SUPLEMENTAR	87

<b>CONSIDERAÇÕES FINAIS</b>	89
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	92



VEIGA, P. A. S. **INTERAÇÕES MULTITRÓFICAS: O EFEITO DE FORMIGAS, BESOUROS E MARIPOSAS SOBRE A REPRODUÇÃO E MORFOLOGIA FLORAL DE *TOCOYENA FORMOSA* (RUBIACEAE)**. 2016. 93p. DISSERTAÇÃO (MESTRADO) – INSTITUTO DE BIOCÊNCIAS, UNESP – UNIVERSIDADE ESTADUAL PAULISTA “JÚLIO DE MESQUITA FILHO”, BOTUCATU.

**RESUMO** - Polinizadores são tidos como os principais agentes seletivos da morfologia floral. *Tocoyena formosa* (Rubiaceae) é uma espécie esfingófila, autoincompatível, completamente dependente de mariposas com probóscide longa para sua reprodução sexuada. A presença de variação interindividual na morfologia floral sugere que o comprimento do tubo da corola pode estar sujeito à seleção natural imposta por polinizadores. Entretanto, sua reprodução também é afetada pela atividade de predadores de sementes pré-dispersão. Por outro lado, os frutos em desenvolvimento possuem nectários pós-florais pericárpicos (NPP) que atraem formigas, cuja interação mutualística deve mitigar a atividade dos predadores de sementes. Logo, o resultado da pressão seletiva imposta pelos polinizadores através do componente materno do *fitness* pode depender do efeito mútuo de antagonistas e formigas. Nesse contexto, para testar se formigas associadas aos NPPs de *T. formosa* conferem proteção aos frutos e sementes em desenvolvimento, e se predadores de sementes e formigas interferem no resultado da seleção imposta pelos polinizadores, nós realizamos experimentos de exclusão para avaliar o efeito de cada interagente sobre o êxito reprodutivo feminino (ERF) de *T. formosa*. Através de análise de caminhos e modelagem de equações estruturais determinamos a importância simultânea dos caracteres florais, mutualistas e antagonistas para o ERF da planta, e estimamos a ocorrência de seleção natural sobre o comprimento do tubo da corola. As formigas associadas aos NPPs não conferiram proteção aos frutos e sementes em desenvolvimento contra os principais predadores de sementes. Nem a abundância dos NPPs, tampouco a composição da fauna de formigas influenciaram no resultado da interação. Apesar dos predadores de sementes pré-dispersão terem tido um efeito negativo sobre o ERF através da diminuição do número de sementes por fruto, eles não influenciaram nem na direção, tampouco na magnitude da seleção fenotípica imposta pelos polinizadores sobre a morfologia floral. Provavelmente, a elevada frequência de visitas dos esfingídeos e a efetividade do serviço de polinização compensaram os efeitos negativos dos predadores de sementes sobre a reprodução de *T. formosa*. A natureza do sistema de polinização, no qual o pólen é transportado em massas que formam uma unidade discreta que se adere à probóscide dos polinizadores favorece a transferência de pólen entre flores cujo comprimento do tubo da corola é igual ou maior do que o da flor doadora. Dessa forma, plantas com tubos florais longos atuam principalmente como receptoras de pólen, podendo formar proporcionalmente mais frutos do que plantas com tubos curtos. Por sua vez, flores com tubo curto atuam

principalmente como doadoras de pólen, sendo favorecidas, provavelmente, via êxito reprodutivo masculino. Logo, o efeito líquido da seleção fenotípica mediada por polinizadores sobre o comprimento do tubo floral, também pode depender da direção e magnitude das pressões seletivas atuando mutuamente sobre os dois componentes do êxito reprodutivo. Além de trazer evidências de que os polinizadores atuam como os principais agentes seletivos da morfologia floral via ERF, o nosso estudo também destaca a importância da elevada efetividade do serviço de polinização para a reprodução de *Tocoyena formosa*.

**Palavras-chave:** Esfingofilia, Cerrado, Curculionidae, mutualismo defensivo, polinização, seleção fenotípica.

VEIGA, P. A. S. **MULTITROPHIC INTERACTIONS: THE EFFECT OF ANTS, BEETLES AND MOTHS ON THE REPRODUCTION AND FLORAL MORPHOLOGY OF *TOCOYENA FORMOSA* (RUBIACEAE)**. 2016. 93p. DISSERTAÇÃO (MESTRADO) – INSTITUTO DE BIOCÊNCIAS, UNESP – UNIVERSIDADE ESTADUAL PAULISTA “JÚLIO DE MESQUITA FILHO”, BOTUCATU.

**ABSTRACT** - Pollinators are considered the main selective agents of floral morphology. *Tocoyena formosa* (Rubiaceae) is a self-incompatible sphingophilous species, completely dependent on long-tongued hawkmoths for sexual reproduction. Interplant variations in floral morphology suggest that the corolla tube length may be subjected to natural selection imposed by pollinators. However, its reproduction is also affected by the activity of pre-dispersal seed predators. On the other hand, the developing fruits possess post-floral pericarpial nectaries (PPN) which are constantly visited by mutualistic ants that should mitigate the activity of such seed predators. Therefore, the result of pollinator-mediated selection through the female component of fitness may depend on the mutual effect of antagonists and ants. In this context, to test whether PPN-associated ants provide protection to the developing fruit and seeds, as well as, whether pre-dispersal seed predators and ants affect the result of selection imposed by pollinators, we performed exclusion experiments to assess the effect of each interactor on the female reproductive success of *T. formosa*. For this end, we used path analysis combined with structural equation modeling to determine the simultaneous importance of floral traits, mutualists and antagonists to the female reproductive success, and estimated the natural selection acting on flower tube length. The PPN-attracted ants did not provide protection to the developing fruits and seeds against the main seed predators. Neither the abundance of NPPs, nor the composition of the ant fauna affected the outcome of the interaction. Despite the negative effect of pre-dispersal seed predators on plant reproductive success by reducing the number of seeds per fruit, they did not influence on the direction or the magnitude of the phenotypic selection imposed by pollinators on flower morphology. Probably, the high frequency of hawkmoths visits and the effectiveness of the pollination service may have compensated the negative effects of seed predators on *T. formosa* reproduction. The nature of pollen transfer mechanism, by which pollen grains are clumped in discreet units adhered to the pollinator proboscis, may favor the pollen flow from short-tubed to long-tubed flowers in the population. Thus, long-tubed flowers are more effective in pollen receipt, and thus may produce proportionately more fruits than short-tubed ones. Short-tubed flowers, in turn, may act mainly as pollen donors being, probably, favored through the male component of the reproductive success. Therefore, the net effect of pollinator-mediated selection on flower tube length may also depend on the direction and

magnitude of the selective pressures acting simultaneously through both female and male components of fitness. Despite evidencing that pollinators act as the main selective agents via female reproductive success, this study also highlights the importance of the high pollination effectiveness to the reproduction of *Tocoyena formosa*.

**Keywords:** Cerrado, Curculionidae, defensive mutualism, phenotypic selection, pollination, Sphingophily.

## CONSIDERAÇÕES FINAIS

Sistemas de polinização por mariposas com longas probóscides estão amplamente distribuídos nos ecossistemas tropicais (Bawa 1985; Haber & Frankie 1989; Oliveira *et al.* 2004; Martins & Johnson 2013). E, embora alguns estudos tenham destacado a importância da seleção mediada por polinizadores em espécies estritamente esfingófilas (Alexandersson & Johnson 2002; Maad & Alexandersson 2004; Ellis & Johnson 2010), no Brasil poucos trabalhos têm avaliado a interação entre plantas esfingófilas e seus polinizadores dentro de um contexto evolutivo (Moré *et al.* 2012; Benitez-Vieyra *et al.* 2014). No Cerrado a polinização por mariposas possui fundamental importância para a reprodução de algumas das espécies mais abundantes desse bioma, apesar desse sistema de polinização compreender apenas *ca.* de 5% da flora de angiospermas (Oliveira *et al.* 2004). Neste sentido, o presente estudo é o primeiro a explorar a ocorrência de seleção natural sobre a morfologia floral em uma espécie esfingófila altamente especializada do bioma Cerrado. Embora estudos prévios tenham fornecido evidências de seleção mediada por polinizadores e antagonistas em outras regiões (Herrera 1993; Galen & Cuba 2001; Cariveau *et al.* 2004; Gómez 2008; Toräng *et al.* 2008), este é o primeiro a quantificar experimentalmente e feito conjunto de mutualistas e antagonistas na evolução da morfologia floral em uma espécie da flora brasileira, em particular do Cerrado.

No **Capítulo I** demonstramos que a associação com formigas através dos nectários pericárpicos não confere proteção aos frutos cujas sementes são predadas por larvas, principalmente de curculionídeos e vespas. Portanto, as formigas não influenciaram a reprodução de *Tocoyena formosa* durante a estação reprodutiva estudada. Embora, diversos fatores possam influenciar o resultado das interações facultativas (Bronstein 1994), variações na quantidade de recursos e na fauna de formigas não parecem afetar o resultado da interação planta-formiga. Ainda que espécies de formigas agressivas e dominantes, como *Ectatomma tuberculatum* possam efetivamente preda os curculionídeos, características comportamentais, assim como, a natureza endofítica dos principais predadores de sementes, provavelmente, contribuíram para a ineficiência das formigas.

Entretanto, no **Capítulo II**, evidenciamos que o efeito negativo dos predadores de semente pré-dispersão sobre o ERF de *T. formosa* não interfere no padrão e na força da seleção imposta pelos polinizadores sobre o comprimento do tubo floral. Tais evidências também sugerem que a ocorrência de seleção fenotípica sobre o comprimento do tubo floral

está diretamente relacionada com a elevada efetividade do serviço de polinização e com o mecanismo de transferência de pólen, uma vez que:

- I) A deposição de uma massa de pólen na probóscide das mariposas em altura correspondente ao tamanho do tubo floral fornece evidências de que a transferência de pólen ocorre preferencialmente entre flores cujo tubo da corola é igual ou maior que o tubo da flor doadora.
- II) A elevada taxa de frutificação pode contribuir diretamente para o efeito dos caracteres florais sobre o ERF, particularmente no sistema de *T. formosa*, no qual a produção de frutos depende da habilidade da planta, favorecida pela morfologia floral, em receber pólen dos demais indivíduos da população.
- III) A elevada frequência e efetividade dos polinizadores ao aumentar a importância do número de frutos iniciados diminui a importância dos predadores de sementes pré-dispersão que atuam sobre o número de sementes por fruto.

Neste contexto, a elevada taxa de frutificação também pode estar relacionada à ausência de efeito das formigas. Assim, ao diminuir a importância dos predadores de sementes para o êxito reprodutivo feminino (veja Capítulo II), a elevada taxa de frutificação pode, indiretamente, diminuir a necessidade de proteção dos frutos e sementes, reduzindo a importância das formigas para o ERF.

Uma vez que a frequência de visitas e a composição da fauna de esfingídeos podem sofrer flutuações temporais (Haber & Frakie 1989; Amorim *et al.* 2009; Moré *et al.* 2012), uma menor taxa de frutificação, além de diminuir a importância dos caracteres florais para o êxito reprodutivo feminino (ERF), também poderia intensificar o efeito dos predadores sobre o ERF (Gómez & Zamora 2000). Neste sentido, caso predadores reduzam drasticamente o número total de sementes na planta e/ou levem a uma maior taxa de aborto dos frutos, poderiam interferir sobremaneira na seleção mediada pelos polinizadores (Herrera 2000).

Por outro lado, mutualismos facultativos, tal como a interação entre formigas e os NPP de *T. formosa*, são altamente condicionais, o que sugere que as formigas podem ser mais efetivas em outras estações reprodutivas (Bronstein 1994). O efeito defensivo das formigas contra os predadores de sementes pode ser particularmente evidente em períodos nos quais, o efeito negativo dos predadores tenha maior importância para o *fitness* da planta, seja devido ao aumento da taxa de predação ou devido ao efeito indireto da menor taxa de frutificação.

Embora espécies autoincompatíveis com sistemas altamente especializados de polinização geralmente tendam a possuir distribuições mais restritas (veja Grossenbacher *et*

*al.* 2015), a ampla distribuição de *T. formosa*, possivelmente está relacionada a elevada efetividade do serviço de polinização por mariposas com longas probóscides (veja Capítulo II). Por outro lado, em anos de menor frutificação, o ERF de *T. formosa* pode sofrer maior influência dos predadores de sementes pré-dispersão e das formigas defensivas, cujos efeitos podem ser mutuamente dependentes e extremamente variáveis (Bronstein 1994; Kolb *et al.* 2007). O que reforça a importância de se considerar a influência das interações multitróficas sobre o *fitness* das plantas e para processos de seleção fenotípica sobre a morfologia floral (Strauss & Irwin 2004).

Adicionalmente, é necessário destacar que o efeito da seleção sobre o comprimento do tubo depende do balanço das pressões seletivas atuando através dos dois componentes do êxito reprodutivo (Campbell 1989; Ellis & Johnson 2010). Neste sentido, para entender a importância da seleção mediada por polinizadores para a evolução e distribuição do comprimento do tubo floral nas populações, estudos futuros devem avaliar a influência simultânea dos componentes feminino e masculino do *fitness* sobre a evolução da morfologia floral de *Tocoyena formosa*.

## REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- AMORIM, F.W. ÁVILA, R.S. CAMARGO, A.J.A.; VIEIRA, A.L.; OLIVEIRA, P.E. 2009. A hawkmoth crossroads? Species richness, seasonality and biogeographical affinities of Sphingidae in a Brazilian Cerrado. *Journal of Biogeography* 36: 662-674.
- ALEXANDERSSON, R.; JOHNSON, S. 2002. Pollinator-mediated selection on flower-tube length in a hawkmoth-pollinated *Gladiolus* (Iridaceae). *Proceedings of the Royal Society* 269: 631-636.
- BAWA, K.S.; BULLOCK, S.H. PERRY, D.R.; COVILLE, R.E.; GARAYUM, M.H. 1985. Reproductive biology of tropical lowland rain forest trees. II. Pollination systems. *American Journal of Botany* 72: 346-356.
- BENITEZ-VIEYRA, S.; MORÉ, M.; AMORIM, F.W. 2014. Seleção Fenotípica mediada por polinizadores. *In* Rech AR; Agostine K; Oliveira PE; Machado IC. (eds.). *Biologia da polinização*. Rio de Janeiro, BR: Projeto Cultural, 349-371.
- BRONSTEIN, J. 1994. Conditional outcomes in mutualistic interactions. *TREE* 9: 214-217.
- CAMPBELL, D.R. 1989. Measurements of selection in a hermaphroditic plant: variation in male and female pollination success. *Evolution* 43: 318-334.
- CARIVEAU, D.; IRWIN, R.E.; BRODY, A.K.; GARCIA-MAYEYA, L.S.; VON DER OHE, A. 2004. Direct and indirect effects of pollinators and seed predators to selection on plant and floral traits. *Oikos* 104: 15-26.
- ELLIS, A.G.; JOHNSON, S.D. Gender differences in the effects of floral spur length manipulation on fitness in a hermaphrodite orchid. *Int. J. Plant Sci.* 171: 1010-1019.
- GALEN, C.; CUBA, J. 2001. Down the tube: pollinators, predators, and the evolution of flower shape in the alpine skypilot, *Polemonium viscosum*. *Evolution* 55: 1963-1971.
- GÓMEZ, J.M. 2008. Sequential conflicting selection due to multispecific interactions triggers evolutionary trade-offs in a monocarpic herb. *Evolution* 62: 668-679
- GÓMEZ, J. M.; ZAMORA, R. 2000. Spatial variation in the selective scenarios of *Hormathophylla spinosa* (Cruciferae). *The American Naturalist* 155: 657-669.
- GROSSENBACHER, D.; RUNQUIST, R.B.; GOLDBERG, E.E; BRANDVAIN, Y. 2015. Geographic range size is predicted by plant mating system. *Ecology Letters* 18: 706-713.
- HABER, W.A.; FRANKIE, G.W. 1989. A tropical Hawkmoth Community: Costa Rican dry forest Sphingidae. *Biotropica* 21: 155-172.



- HERRERA, C. M. 1993. Selection on floral morphology and environmental determinants of fecundity in a hawk moth-pollinated violet. – *Ecological Society of America* 63: 251–275.
- HERRERA, C. M. 2000. Measuring the effects of pollinators and herbivores: evidence for non-additivity in a perennial herb. *Ecology* 81: 2170-2176.
- KERSCH, M. F.; FONSECA, C. R. 2005. Abiotic factors and the conditional outcome of an ant-plant mutualism. – *Ecology* 86: 2117–2126.
- KOLB, A.; EHRLÉN, J.; ERIKSSON, O. 2007. Ecological and evolutionary consequences of spatial and temporal variation in pre-dispersal seed predation. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 9: 79-100.
- MAAD, J.; ALEXANDERSSON, R. 2004. Variable selection in *Platanthera bifolia* (Orchidaceae): phenotypic selection differed between sex functions in a drought year. *J. Evol. Biol.* 17: 642-650.
- MORÉ, M.; AMORIM, F.W.; BENITEZ-VIEYRA, S.; MARTIN, M.A.; SAZIMA, M.; COCUCCHI, A.A. 2012. Armament imbalances: match and mismatch in plant-pollinator traits of highly specialized long-spurred Orchids. *PloS One* 7: 1-9.
- MARTINS, D. J.; JOHNSON, S. D. 2013 Interactions between hawkmoths and flowering plants in East Africa: polyphagy and evolutionary specialization in an ecological context. *Biol J Linn Soc* 110: 199-213.
- OLIVEIRA, P.E.; GIBBS, P.E.; BARBOSA, A.A. 2004. Moth pollination of woody species in the cerrados of central Brazil: a case of so much owed to so few? *Plant Systematics and Evolution* 245: 41-54.
- STRAUSS, S.Y.; IRWIN, R.E. 2004. Ecological and evolutionary consequences of multispecies plant-animal interactions. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics* 35: 435-466.
- TORÄNG, P.; EHRLÉN, J.; ÅGREN, J. 2008. Mutualists and antagonists mediate frequency-dependent selection on floral display. *Ecology* 89: 1564-1572.