



UNIVERSIDADE ESTADUAL PAULISTA
"JÚLIO DE MESQUITA FILHO"
Campus de Botucatu



VARIABILIDADE FENOTÍPICA E INTERAÇÃO COM
POLINIZADORES AO LONGO DE UM GRADIENTE
LATITUDINAL EM *ZEYHERIA MONTANA* MART.
(BIGNONIACEAE)

CATARINA GONÇALVES DIAS NETTO

Dissertação apresentada ao Instituto de
Biociências, Campus 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.



UNIVERSIDADE ESTADUAL PAULISTA
“JÚLIO DE MESQUITA FILHO”
Campus de Botucatu



UNIVERSIDADE ESTADUAL PAULISTA
“Julio de Mesquita Filho”
INSTITUTO DE BIOCIÊNCIAS DE BOTUCATU

VARIABILIDADE FENOTÍPICA E INTERAÇÃO COM
POLINIZADORES AO LONGO DE UM GRADIENTE
LATITUDINAL EM *ZEYHERIA MONTANA* MART.
(BIGNONIACEAE)

CATARINA GONÇALVES DIAS NETTO

PROF^a DRA^a ELZA MARIA GUIMARÃES SANTOS
ORIENTADORA

Dissertação apresentada ao Instituto de
Biociências, Campus 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
2012

FICHA CATALOGRÁFICA ELABORADA PELA SEÇÃO DE AQUIS. E TRAT. DA INFORMAÇÃO
DIVISÃO TÉCNICA DE BIBLIOTECA E DOCUMENTAÇÃO - CAMPUS DE BOTUCATU - UNESP
BIBLIOTECÁRIA RESPONSÁVEL: **ROSEMEIRE APARECIDA VICENTE**

Netto, Catarina Gonçalves Dias.

Variabilidade fenotípica e interação com polinizadores ao longo de um gradiente latitudinal em *Zeyheria montana* Mart. (Bignoniaceae) / Catarina Gonçalves Dias Netto. – Botucatu: [s.n.], 2012

Dissertação (mestrado) – Universidade Estadual Paulista, Instituto de Biociências de Botucatu.

Orientador: Elza Maria Guimarães Santos

Capes: 20501005

1. Cerrados. 2. Biologia – Reprodução. 3. Polinização. 4. Bignoniaceae – Distribuição geográfica. 5. Fitogeografia.

Palavras-chave: Beija-flores; Cerrado; Coevolução; Traços florais; Variação geográfica.

Dedico esta dissertação aos meus pais
pela educação, pelo apoio e carinho em todos os momentos da minha vida.

Agradecimentos

À **Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES)** pela bolsa de estudos concedida.

À **Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo (FAPESP)** pelo suporte financeiro (TEM-Biota proc. 2008/55434-7; coordenado pela Profa. Dra. Silvia Rodrigues Machado).

À **Profa. Dra. Elza Maria Guimarães Santos**, pela orientação, confiança, amizade, pelos ensinamentos e também pela paciência durante os quatro anos em que trabalhamos juntas.

À **Profa. Dra. Silvia Rodrigues Machado**, pelo apoio, pela confiança e pelas contribuições que fez ao trabalho, inclusive no campo.

Ao **Prof. Dr. Leonardo Galetto**, pela sua participação como colaborador do projeto, pela disponibilidade e pelas contribuições que fez ao trabalho, essenciais para a sua conclusão.

Ao **Prof. Dr. Marco Batalha**, pelas sugestões, pelas dúvidas esclarecidas prontamente e pela generosa contribuição ao trabalho, desde o início.

Aos alunos e funcionários do Departamento de Botânica, pelo apoio, especialmente aos amigos **Yve Canaveze** e **Sérgio Akira Adachi**, que sempre me ajudaram nas situações mais.

Aos queridos amigos do laboratório de Ecologia Vegetal, inclusive à nossa agregada **Fernanda Tresmondi**. Em especial à **Raquel de Arruda Santos** e ao **Eduardo Figueiredo**, pelo apoio em todos os momentos, dentro e fora do laboratório, e por tornarem as coletas e os momentos de trabalho mais divertidos.

Ao **Walney Antônio Pena Jorge**, pela ajuda na coleta de dados no campo em 2011.

Às minhas queridas e eternas amigas, **Ana Carolina Pontes Maciel**, **Erika Mayumi Shimabukuro**, **Ivana Giovannetti Castilho** e **Jessica Reimer**, pela amizade, pelo carinho, pelo companheirismo e por me motivarem a cada dia durante os últimos sete anos. Por me mostrarem sempre o lado mais otimista nas situações mais difíceis e por viverem comigo esses momentos, entre outros tão especiais, de alegrias e tristezas.

Aos meus pais, **Ralfo Netto** e **Marli Netto**, pela educação, pelo amor, pelo apoio em todos os momentos e pela amizade, fundamentais em todas as etapas desse trabalho.

Aos meus irmãos, **Rafael Netto** e **Alexandre Netto**, pelo carinho e apoio, por serem pessoas que me inspiram e me estimulam a ser cada vez melhor, pessoal e profissionalmente, cada um de um jeito muito particular e especial.

Ao **Marcio Perez Bolfarini**, que acompanhou todas as etapas desse trabalho, pelo amor, pela dedicação, pela compreensão e também pela sua contribuição, no campo, na identificação das borboletas e nas discussões.

SUMÁRIO

RESUMO.....	7
ABSTRACT.....	8
INTRODUÇÃO E REVISÃO BIBLIOGRÁFICA.....	9
CAPÍTULO I – Desacoplamento entre traços florais e vegetativos e a seleção mediada por polinizadores em uma escala geográfica em <i>Zeyheria montana</i> (Bignoniaceae).....	15
Resumo e Abstract.....	16
Introdução.....	18
Materiais e métodos.....	20
Resultados.....	22
Discussão.....	24
Referências bibliográficas.....	28
Figuras e tabelas.....	32
CAPÍTULO II – Variação geográfica de traços florais e vegetativos em <i>Zeyheria montana</i> (Bignoniaceae).....	42
Resumo e Abstract.....	43
Introdução.....	45
Materiais e métodos.....	48
Resultados.....	50
Discussão.....	51
Referências bibliográficas.....	56
Figuras e tabelas.....	60
CONSIDERAÇÕES FINAIS.....	66
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	67

Netto, C. G. D. **Variabilidade fenotípica e interação com polinizadores ao longo de um gradiente latitudinal em *Zeyheria montana* Mart. (Bignoniaceae).** 2012. 71p. DISSERTAÇÃO DE MESTRADO– INSTITUTO DE BIOCÊNCIAS, UNESP – UNIVERSIDADE ESTADUAL PAULISTA, CAMPUS DE BOTUCATU.

RESUMO – Espécies vegetais são compostas por populações com certa diferenciação genética e fenotípica ao longo da sua área de distribuição geográfica, determinada pelas interações bióticas e abióticas que essas espécies mantêm com seu entorno. Na variação geográfica de traços florais, os polinizadores são considerados principais agentes de seleção, uma vez que esses traços, juntamente aos traços do polinizador, modelam a interação. Assim, divergências populacionais nos traços florais podem estar relacionadas à variação geográfica na composição de polinizadores. Essa variação da interação entre plantas e polinizadores pode se apresentar como um mosaico geográfico de coevolução, a partir da adaptação local de cada população a seu ambiente e da coevolução em diferentes direções dessas populações com as de outras espécies nas diferentes comunidades em que estão inseridas, formando mosaicos de seleção. Outro aspecto dessa variação fenotípica considera diferenças entre populações centrais e marginais, uma vez que podem encontrar condições distintas em sua área de ocorrência. Um terceiro padrão associado à variação geográfica de traços é o de clina, no qual determinados traços sofreriam mudanças graduais relacionadas a mudanças no ambiente onde as diferentes populações se encontram. Berg (1960) enfatizou a importância de se estudar variabilidade em traços florais relacionada à adaptação floral. De acordo com sua proposta, a variabilidade da morfologia floral de plantas especializadas quanto ao sistema de polinização deve ter evoluído de modo a ser desacoplada da grande variabilidade exibida pelos traços vegetativos. *Zeyheria montana* é uma Bignoniaceae do cerrado com ampla distribuição geográfica e que depende de seus polinizadores para sua reprodução. Nosso objetivo geral foi avaliar a variação nas características reprodutivas e vegetativas de *Z. montana* ao longo de um gradiente latitudinal, enfocando as relações ecológicas que determinam sua interação com os polinizadores. Para isso, analisamos a correlação entre traços florais e vegetativos, o grau de variação de ambos os conjuntos de traços, o agrupamento entre os indivíduos de acordo com a semelhança na morfometria dos traços e a influência de cada variável na distribuição dos indivíduos. Além disso, testamos a significância das diferenças observadas por análises de variância multivariadas e teste t de Student. Os resultados sugerem que a seleção dos traços florais de *Z. montana* é provavelmente mediada pelos beija-flores polinizadores, desacoplada dos traços vegetativos, e que pode haver uma relação de especificidade entre essa espécie e seus polinizadores em nível populacional. A variabilidade dessa interação ao longo do gradiente latitudinal analisado e o padrão de variação dos traços florais e vegetativos sugerem a ocorrência de mosaicos de seleção, uma das premissas para a existência de mosaicos geográficos de coevolução nesse sistema de interação.

Palavras-chave: beija-flores, cerrado, coevolução, traços florais, variação geográfica.

Netto, C. G. D. **Phenotypic variability and interaction with pollinators in a latitudinal gradient in *Zeyheria montana* Mart. (Bignoniaceae)**. 2012. 71p. M.SC. THESIS – INSTITUTO DE BIOCÊNCIAS, UNESP – UNIVERSIDADE ESTADUAL PAULISTA, CAMPUS DE BOTUCATU.

ABSTRACT – Plant species are composed by populations with a certain genetic and phenotypic differentiation along its geographical range, determined by biotic and abiotic interactions. Pollinators are considered major agents of selection on floral traits, since these traits, with pollinator traits, shapes the interaction. Thus, population differences in floral traits may be related to geographic variation in pollinators composition. This variation may be presented as a geographic mosaic coevolution, based on the local adaptation of each population to its environment and the coevolution in different directions along the communities, forming selection mosaics. Another aspect of this phenotypic variation considers differences between central and marginal populations, since they can find different environmental conditions. A third pattern associated with geographic variation in traits is the cline, in which certain traits suffer gradual changes among populations, related to changes in the environment. Berg (1960) emphasized the importance of studying variability in floral traits related to floral adaptation. According to her study, variability on floral morphology in specialized plants should have evolved to be decoupled from the great variability exhibited by vegetative traits. *Zeyheria montana* is a Bignoniaceae from cerrado vegetation with broad geographic distribution that depends on pollinators for reproduction. We aim to evaluate the variation in vegetative and reproductive traits of *Z. montana* along a latitudinal gradient, focusing on the ecological relationships that determine their interaction with pollinators. We analyzed the correlation between floral and vegetative traits, the degree of variation of both sets of features, clustering among individuals according to similarity in morphometric traits and the influence of each variable in the distribution of individuals. Furthermore, we tested the significance with multivariate analysis of variance and Student's t test. The results suggest decoupled of floral from vegetative traits and that selection on floral traits is probably mediated by hummingbird pollinators. Also there might be a specificity relationship between pollinators and *Z. montana* on population level. The variability of this interaction along the latitudinal gradient and variation pattern of floral and vegetative traits suggest the occurrence of selection mosaics, one of the assumptions for the occurrence of geographic mosaics of coevolution.

Key words: cerrado, coevolution, floral traits, geographic variation, hummingbirds.

INTRODUÇÃO E REVISÃO BIBLIOGRÁFICA

“Espécies são grupos de populações real ou potencialmente intercruzantes que estão isoladas reprodutivamente de outros grupos” (Mayr, 1942). Esse conceito biológico de espécie é amplamente aceito, pois o critério utilizado nessa definição não considera o grau de diferenciação morfológica, mas a evidência de que duas formas se intercruzam na natureza (Futuyma, 1986). Isso porque as espécies são compostas por populações com certa diferenciação genética e fenotípica ao longo da sua área de distribuição geográfica (Thompson, 2005). Assim, diferenças morfológicas entre indivíduos de diferentes populações da mesma espécie são comumente encontradas na natureza, o que pode ser devido à variação espacial das interações bióticas e abióticas que essas populações mantêm com seu entorno (Rey *et al.*, 2009).

Para espécies vegetais, a diversidade floral é a característica mais marcante das angiospermas e está diretamente relacionada à radiação desse grupo (Harder & Barrett, 2006). Essa diversidade pode ser explicada como uma adaptação à diversidade dos agentes de seleção bióticos e abióticos (Conner, 2006). No contexto de diversificação floral, a polinização por animais desempenha um papel fundamental (Harder & Barrett, 2006). Desde os estudos de Darwin (1862) essa interação mutualista é reconhecida como um bom sistema para a observação da ocorrência da seleção natural e de outros processos evolutivos relacionados tanto às flores quanto aos animais polinizadores. Dessa forma, essas interações e o processo de coevolução relacionado a elas são a base para a organização das comunidades e da biodiversidade (Thompson, 1994; Thompson & Cunningham, 2002).

Os polinizadores são considerados os principais agentes de seleção aos traços florais, podendo gerar certa variação geográfica nesses traços, de acordo com a atuação desses animais nas diferentes populações de uma espécie. Isso porque os traços florais, juntamente aos traços do polinizador, modelam a interação, uma vez que influenciam na relação entre a quantidade de pólen removida das anteras de um indivíduo – bem como na qualidade desse pólen – e depositada no estigma de outro, refletindo no melhor desempenho da espécie no ambiente (Morgan, 2006). Dessa forma, divergências populacionais nos traços florais podem ser observadas devido à variação geográfica na composição de polinizadores, que pode dar origem tanto à seleção direcional contrastante em caracteres individuais quanto à seleção correlacional divergente nos padrões da estrutura de covariação desses traços (Herrera, 2005). Portanto, a seleção

pode atuar igualmente em um conjunto de traços correlacionados, uma vez que os atributos florais estão relacionados funcionalmente e o desempenho está associado à interação entre dois ou mais atributos (Herrera *et al.*, 2002).

Os padrões de variação geográfica em traços florais e foliares e suas potenciais relações com diferentes agentes de seleção podem ser a base para a compreensão de processos de adaptação e da atuação de forças evolutivas que resultam em divergência fenotípica e genética entre populações. Portanto, o estudo dessa variação em espécies distribuídas a largas escalas espaciais é o primeiro passo para identificar e determinar a importância relativa de diferentes fatores que promovem essa diferenciação e que, em longo prazo, podem levar à especiação (Chalcoff *et al.*, 2008). Duas forças evolutivas principais podem promover a variação geográfica e a diferenciação morfológica a nível intraespecífico: (1) a seleção natural exercida por fatores bióticos ou abióticos e (2) a ocorrência de processos aleatórios, como deriva genética. Por outro lado, o fluxo gênico tem o efeito oposto, ligando populações através de intercruzamentos e prevenindo a diferenciação e a especiação (Chalcoff *et al.*, 2008, Futuyma, 1986).

Assim, dentro da área de distribuição de uma espécie, diferentes padrões de variação de caracteres fenotípicos podem ser encontrados, caracterizados por: (1) uma estrutura de mosaicos geográficos (Thompson, 2005), (2) uma diferenciação marcante entre populações situadas no centro e nas margens da distribuição da espécie (Soulé, 1973) ou (3) um gradiente clinal contínuo, relacionado a mudanças unidirecionais nos fatores climáticos dentro de sua área de distribuição (Antonovics & Bradshaw, 1970; Endler, 1973; Weber & Schimid, 1998; Monty & Mahy, 2009).

A variação da interação entre plantas e polinizadores como um mosaico geográfico de coevolução é determinada a partir, entre outros fatores, da adaptação local de cada população a seu ambiente e da coevolução em diferentes direções dessas populações com outras de outras espécies nas diferentes comunidades em que estão inseridas, formando mosaicos de seleção. Isso se deve ao fato de que a seleção natural pode variar geograficamente em qualquer interação amplamente distribuída, de acordo com fatores bióticos e abióticos específicos de cada local (Thompson, 2005).

Além dos mosaicos de seleção, a teoria dos mosaicos geográficos de coevolução prevê a ocorrência de mistura de traços entre as populações através do fluxo gênico. Por isso, em algumas populações, determinados traços poderiam ser mal-adaptados, influenciando na interação com outras espécies, de modo a causar o desencontro ou desencaixe (do inglês “mismatches”) entre os traços relacionados à interação. Isso

levaria, então, à existência de pontos frios de coevolução, onde a seleção fenotípica não seria recíproca, considerando as espécies interagentes. Portanto, a distribuição de pontos frios (seleção não recíproca) e pontos quentes (seleção recíproca) de coevolução ao longo da distribuição geográfica das espécies interagentes também é uma das predições ecológicas que determinam a formação de mosaicos geográficos de coevolução (Thompson, 2005).

Por outro lado, é esperada a variação fenotípica entre populações centrais e marginais, uma vez que essas populações podem encontrar condições bastante distintas em sua área de ocorrência, principalmente no caso de espécies com ampla distribuição (Futuyma, 1986). Além da variação dos fatores bióticos e abióticos, a ocorrência de deriva genética, diferenças no fluxo gênico e nos efeitos da seleção natural podem levar a diferenças genéticas e fenotípicas entre as populações localizadas no centro e nas margens da área de dispersão (Soulé, 1973). Nesse caso, os ambientes nos extremos da área de distribuição de uma espécie podem constituir barreiras ecológicas, pois a qualidade ambiental relativa a essa espécie pode ser baixa (Brown, 1984; Sagarin & Gaines, 2002). Assim, populações localizadas nas margens estão mais próximas a esses ambientes que restringem a sua ocorrência, podendo refletir na redução da aptidão da espécie (Geber & Eckhart, 2005).

Portanto, esse padrão de variação central-marginal prevê que populações marginais apresentem certas características demográficas, genéticas e fenotípicas determinadas pela condição marginal dessas populações. Espera-se, por exemplo, que nas populações marginais a densidade populacional seja menor (Angert, 2006) e que a variabilidade genética seja menor (Hoffman & Blowin, 2004; Tsumura *et al.* 2007), considerando que a qualidade ambiental relativa seja baixa nessas localidades. Essas diferenças poderiam determinar menor desempenho ou sucesso reprodutivo nas populações marginais, o que poderia estar relacionado tanto com condições abióticas menos favoráveis, quanto com mudanças nas condições bióticas, como polinização menos eficiente nessas populações (Busch, 2005).

Um tema recorrente é a associação de ambientes periféricos, isolados e insulares a sistemas reprodutivos autocompatíveis (Bernardello *et al.*, 2001; Traveset *et al.* 2009). A evolução da autofertilização derivada da polinização cruzada é uma das transições evolutivas mais comuns nas plantas e ocorreu em diversos grupos taxonômicos (Stebbins 1970). Isso pode ser devido à condição restritiva desses ambientes, como escassez de polinizadores e baixa densidade populacional, fatores que levam à limitação

polínica e à diminuição do sucesso reprodutivo em espécies autoincompatíveis (Kawecki, 2008). Portanto, é possível que, nesses casos, ocorra quebra no sistema de autoincompatibilidade pela diminuição da frequência dos alelos que conferem essa barreira genética à ocorrência de autofecundação na população, garantindo a reprodução da espécie (Busch, 2005).

Estudos mostram que populações centrais e marginais que variam nos sistemas reprodutivos podem apresentar inclusive adaptações morfológicas para a autofertilização nas populações periféricas (Kawecki, 2008). Além da limitação polínica causada pela ausência de polinizadores efetivos, a densidade populacional também representa um fator importante na ocorrência de autofecundação em populações marginais, uma vez que o cruzamento de plantas aparentadas tende a ser mais frequente (Busch, 2005; Kawecki, 2008).

A extensa distribuição geográfica, a grande variabilidade de condições ambientais às quais as populações estão expostas, o tempo de isolamento e a diversidade genética são fatores que podem contribuir para as diferenças nas adaptações encontradas entre populações em um gradiente latitudinal (Sites & Marshall, 2004). Dessa forma, a variação de determinados caracteres pode ocorrer de acordo com o padrão de clina. Esse conceito, inicialmente proposto por Huxley (1938), diz respeito a mudanças graduais em determinados caracteres de uma espécie em populações distantes geograficamente, de modo a conferir melhor adaptação dos indivíduos dessas populações aos diferentes ambientes em que se encontram. Essa variação normalmente leva à determinação de subespécies ao longo do gradiente geográfico e pode também levar à especiação, dependendo do grau de isolamento dessas populações (Futuyma, 1986; Salomon, 2002).

Diversas abordagens têm sido utilizadas com o intuito de determinar a contribuição relativa dos componentes envolvidos na variação geográfica dos caracteres (Borcard *et al.*, 1992; Wiens & Donoghue, 2004; Austin, 2007). Para interpretar e prever a sua distribuição, alguns estudos têm considerado as variáveis climáticas e as características intrínsecas do ambiente ocupado pelas espécies (Guisan e Thuiller, 2005; Waltari *et al.*, 2007), inclusive em áreas de cerrado (Costa *et al.*, 2007). Nesse sentido, a variação clinal pode fornecer fortes evidências de adaptação a diferentes ambientes e, embora existam vários exemplos de clinas em caracteres fenotípicos (Mayr & Vaurie, 1948; Hedrick, 2006; Schemske and Bierzychudek, 2007), há poucos estudos em que essas clinas têm sido avaliadas em um contexto ecológico (Mullen and Hoeskstra, 2008).

Portanto, para avaliar as causas da variação fenotípica em uma determinada espécie, é preciso considerar as condições climáticas e físicas das áreas onde as populações estão distribuídas, a localização dessas populações em relação ao centro de distribuição geográfica da espécie (centro-margem), além da atuação dos fatores bióticos nesses ambientes, como o espectro de polinizadores. Essa abordagem interdisciplinar, unindo perspectivas evolutivas e ecológicas, é essencial na compreensão da função ecológica dos traços florais, resultando em alguns dos mais importantes avanços na biologia da polinização (Mitchell *et al.* 2009).

Berg (1960) enfatizou a importância de se estudar variabilidade em traços florais relacionada à adaptação floral. Segundo Berg (1960), determinadas partes de um mesmo organismo podem apresentar distintas respostas adaptativas em função de pressões seletivas diferenciais exercidas por agentes bióticos, como os polinizadores, agentes de seleção apenas às estruturas reprodutivas da planta. Por isso, a seleção da morfologia floral seria determinada a partir do reduzido sucesso reprodutivo, reduzindo assim o desempenho, devido à baixa produção de sementes causada pela falta de correlação entre traços florais funcionalmente relacionados, assim como desses traços aos do polinizador. Dessa forma, a morfologia floral de plantas especializadas quanto ao sistema de polinização deve ter evoluído de modo a se tornar desacoplado da grande variabilidade exibida pelos traços vegetativos, como a estatura da planta e o tamanho das folhas, apresentando correlação entre traços florais, mas não com traços vegetativos (Armbruster *et al.*, 1999).

Além disso, havendo seleção dos traços florais mediada pelos polinizadores, espera-se que a variabilidade desses traços dentro de cada população seja baixa, devido à ocorrência de seleção correlacionada nesses traços e à consequente conservação da covariação entre traços funcionalmente relacionados (Herrera *et al.* 2002). Isso está relacionado à manutenção por seleção dos fenótipos florais mais eficientes na reprodução, processo que envolve um determinado conjunto de traços florais, que seriam, então, mais conservados dentro das populações.

Zeyheria montana Mart. (Bignoniaceae) é uma espécie exclusiva do cerrado de hábito arbustivo-arbóreo, encontrada principalmente em ambientes de vegetação savânica (Oliveira Filho *et al.*, 2008). Possui ampla distribuição na América do Sul, tendo como limites de sua distribuição o estado do Paraná ao sul, o estado do Pará ao norte, a Bolívia a leste e o estado da Bahia a oeste (Gentry, 1992; The International Plant Names Index, 2008). Além disso, é considerada uma espécie alógama e

autoincompatível, sendo dependente dos polinizadores para sua reprodução (Bittencourt & Semir, 2004).

Nesse contexto, o objetivo do trabalho foi avaliar as características reprodutivas e vegetativas de *Z. montana* ao longo de um gradiente latitudinal, enfocando as relações climáticas e ecológicas e os cenários evolutivos que determinam sua interação com os polinizadores. Isso envolveu duas questões básicas: (1) se há desacoplamento entre traços florais e vegetativos nas diferentes populações e se isso pode estar relacionado à seleção dos traços florais mediada pelos polinizadores, levando a uma relação de especificidade entre *Z. montana* e seus polinizadores nas diferentes populações ao longo do gradiente latitudinal e (2) se os traços florais e vegetativos de *Z. montana* variam ao longo desse gradiente latitudinal de acordo com algum dos padrões considerados.

CONCLUSÕES

O volume de dados coletados nesse projeto, junto a dados adicionais, permite futuras análises que ampliariam a compreensão acerca da interação mutualista planta-polinizador no sistema *Zeyheria montana* e seus polinizadores. Porém nossos resultados são consistentes e permitem a observação de certas predições ecológicas e evolutivas a respeito desse sistema de interação e da variação fenotípica em *Z. montana* em áreas de cerrado.

Avaliando as características reprodutivas e vegetativas de *Z. montana* em diferentes populações ao longo de um gradiente latitudinal e também a interação de *Z. montana* com seus polinizadores nessas populações, demonstramos a ocorrência de desacoplamento entre traços florais e vegetativos, o que sugere, junto aos demais resultados, que *Z. montana* tenha estabelecido uma relação de especificidade com seus polinizadores nas diferentes populações. Observamos também uma baixa variação nas medidas dos traços florais em relação aos vegetativos, sugerindo que a variação nesses traços, funcionalmente relacionados, esteja correlacionada. Esse processo deve ocorrer via seleção mediada pelos polinizadores nos traços florais, o que também é consistente com o padrão de agrupamento dos indivíduos considerando esses traços.

Nesse contexto, considerando a variação geográfica dos traços de *Z. montana*, análises de componentes principais sugerem a ação de diferentes agentes de seleção sobre traços florais e vegetativos. Enquanto a variação dos traços vegetativos podem representar a plasticidade fenotípica ou respostas adaptativas às diferentes condições ambientais relacionadas ao clima nas áreas onde as populações se encontram, a variação nos traços florais deve estar mais relacionada aos fatores bióticos, como o espectro de polinizadores. Como essa interação mutualista é variável ao longo do gradiente latitudinal considerado, visto que há variação nas espécies que polinizam *Z. montana* entre as populações, é possível que o padrão de variação nesses traços esteja relacionado à formação de mosaicos de seleção no sistema estudado.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Angert, A.M. 2006. Demography of central and marginal populations of monkeyflowers (*Mimulus cardinalis* and *M. lewisii*). *Ecology*, 87(8): 2014-2025.
- Antonovics, J, and Bradshaw, D. 1970. Evolution in closely adjacent plant populations VIII. Clinal patterns at a mine boundary. *Heredity*, 25: 349-362.
- Armbruster, W.S., Di Stilio, V.S., Tuxill, J.D., Flores, T.C. & Runk, J.L.V. 1999. Covariance and decoupling of floral and vegetative traits in nine neotropical plants: a re-evaluation of Berg's correlation-pleiades concept, *Am. J. Bot.* 86(1): 39-55.
- Austin, M. 2007. Species distribution models and ecological theory: a critical assesment and some possible new approaches. *Ecological Modelling* 200(1-2): 1-19.
- Berg, R.L. 1960. The ecological significance of correlation pleiades, *Evolution*, 14: 171-180.
- Bernardello, G., Anderson, G.J., Stuessy, T.F. & Crawford, D.J. 2001. A survey of floral traits, breeding systems, floral visitors, and pollination systems of the angiosperms of the Juan Fernández Islands (Chile). *The Botanical Review* 67: 255-308.
- Bittencourt Jr, N.S., Semir, J. 2004. Pollination biology and breeding system of *Zeyheria montana* (Bignoniaceae). *Plant Syst. Evol.* 247: 241-254.
- Borcard, D., Legendre, P. & Drapeau, P. 1992. Partialling out the spatial component of ecological variation. *Ecology*. 73:1045—1055
- Brown, J.H. 1984. On the relationship between abundance and distribution of species. *Am. Nat.* 124: 255—279.
- Busch, J.W. 2005. The evolution of self-compatibility in geographically peripheral populations of *Leavenworthia alabamica* (Brassicaceae). *Am. J. Bot.* 92(9): 1503-1512.
- Chalcoff, V.R., Ezcurra, C. & Aizen, M.A. 2008. Uncoupled Geographical Variation between Leaves and Flowers in a South-Andean Proteaceae. *Ann. Bot.* 102(1): 79-91.
- Conner, J.K. 2006. Ecological genetics of floral evolution. In: Harder, L.D. & Barret, S.C.H, eds. *Ecology and Evolution of Flowers*. New York. Oxford University Press. pp. 260-277.

- Costa, G.C., Nogueira, C., Machado, R.B. & Collins, G.R. 2007. Squamate richness in the Brazilian cerrado and its environmental-climatic associations. *Diversity and Distribution*. 13(6): 714-724.
- Darwin, C. 1862. *On the Various Contrivances by which British and Foreign Orchids are Fertilised by Insects* (Murray, London).
- Endler, J.A. 1973. Gene flow and population differentiation. *Science*, 179: 243-250.
- Futuyma, D.J. 1986. *Evolutionary Biology*. Second Edition. Sinauer Associates, Inc. USA.
- Geber, M.A. & Eckhart, V.M. 2005. Experimental studies of adaptation in *Clarkia xantiana*. II. Fitness variation across a subspecies border. *Evolution* 59(3): 521-531.
- Gentry, A.H. 1992. Flora Neotropica. Bignoniaceae. Part II (Tribe Tecomae). *Monograph* 25(II), pp. 293-295. The New York Botanical Garden, New York.
- Guisan, A. & Thuiller, W. 2005. Predicting species distribution: offering more than simple habitat models. *Ecology Letters*, 8(9): 993-1009.
- Harder, L.D. & Barrett, S.C.H. 2006. *Ecology and evolution of flowers*. Oxford University Press, New York.
- Hedrick, P.W. 2006. Genetic polymorphism in heterogeneous environments: the age of genomics. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 37: 67-93.
- Herrera, C.M., Cerdá, X., García, M.B., Guitián, J., Medrano, M., Rey, P.J. *et al.* 2002. Floral integration, phenotypic covariance structure and pollinator variance in bumblebee-pollinated *Helleborus foetidus*. *J. Evol. Biol.* 15: 108-121.
- Herrera, C.M. 2005. Plant generalization on pollinators: species property or local phenomenon? *Am. J. Bot.* 92(1): 13-20.
- Hoffman, E.A. & Blouin, M.S. 2004. Historical data refute recent range contraction as cause of low genetic diversity in isolated frog populations. *Mol. Ecol.* 13: 271-76.
- Huxley, J. 1938. Clines: an auxiliary taxonomic principle. *Nature* 142: 219-220.
- Kawecki, T.J. 2008. Adaptation to Marginal Habitats. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 39:321-342.
- Lohmann, L.G. 2012. Bignoniaceae In Lista de Espécies da Flora do Brasil. Jardim Botânico do Rio de Janeiro. (<http://floradobrasil.jbrj.gov.br/2012/FB114466>).

- Mayr, E. 1942. Systematics and the origin of species. Clumbia University Press, New York.
- Mayr, E. & Vaurie, C. 1948. Evolution in the family Dicruridae (birds). *Evolution* 3: 238-265.
- Mitchell, R.J., Irwin R.E., Flanagan, R.J. & Karron, J.D. 2009. Ecology and evolution of plant-pollinator interactions. *Ann. Bot.* 103: 1355-1363.
- Monty, A. & Mahy, G. 2009. Clinal differentiation during invasion: *Senecio inaequidens* (Asteraceae) along altitudinal gradients in Europe. *Oecologia* 159:305-315.
- Morgan, M.T. 2006. Selection on reproductive characters: conceptual foundations and their extension to pollinator interaction. In L.D. Harder, S.C.H. Barrett *Ecology and evolution of flowers*. Oxford University Press, New York.
- Mullen. L.M. & Hoekstra, H.E. 2008. Natural selection along an environmental gradient: a classic cline in mouse pigmentation. *Evolution*, **62**(7): 1555–1570.
- Oliveira-Filho, A.T., Van Den Berg, E., Machado, E.L.M., Pifano, D.S., Santos, R.M., Valente, A.S.M. *et al.* 2008. Espécies de ocorrência exclusiva do domínio do cerrado. In Oliveira Filho, A. T., Scolforo, J. R. (Ed.). *Inventário Florestal de Minas Gerais: Espécies Arbóreas da Flora Nativa*. Lavras: UFLA, 2008, cap.3, p.157-208.
- Rey, P.J., Alcántara, J.M., Manzaneda, A.J., Garrido, J.L. & Ramírez, J.M. 2009. Variación geográfica y mosaicos de selección em las interacciones planta-animal. In R. Medel, M.A. Aizen & R. Zamora. *Ecología y evolución de interacciones planta-animal: conceptos y aplicaciones*. Editora Universitaria, Santiago de Chile.
- Sagarin, R.D. & Gaines, S.D. 2002. The ‘abundant centre’ distribution: to what extent is it a biogeographical rule? *Ecology Letters*, 5: 137–147.
- Salomon, M. 2002. A revised cline theory that can be used for quantified analyses of evolutionary processes without parapatric speciation. *Journal of Biogeography* 29(4): 509-517.
- Schemske, D.W. & Bierzychudek, P. 2007. Spatial differentiation for flower color in the desert annual *Linanthus parryae*: was wright right? *Evolution*, 61(11): 2528-2543.
- Sites Jr, J.W. & Marshall, J.C. 2004. Operational criteria for delimiting species *Ann. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 35: 199-227.

- Soulé, M.E. 1973. The epistasis cycle: a theory of marginal populations. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 4: 165-187.
- Stebbins, G.L. 1970. Adaptive Radiation of Reproductive Characteristics in Angiosperms, I: Pollination Mechanisms. *Am. Nat.* 1: 307-326.
- Thompson, J.N. 1994. *The coevolutionary process*. University of Chicago Press, Chicago, Illinois, USA.
- Thompson, J.N. & Cunningham, B.M. 2002. Geographic structure and dynamics of coevolutionary selection. *Nature* 417: 735-738.
- Thompson, J.N. 2005. *The geographic mosaic of coevolution*. The University of Chicago Press: Chicago, IL, USA.
- Traveset, A., Nogales, M. & Navarro, L. 2009. Mutualismos planta-animal en islas: influencia en la evolución y mantenimiento de la biodiversidad. In: R. Medel, M.A. Aizen & R. Zamora. *Ecología y evolución de interacciones planta-animal: conceptos y aplicaciones*. Editora Universitaria, Santiago de Chile.
- Tsumura, Y., Matsumoto, A., Tani, N., Ujino-Ihara, T., Kado, T., Iwata, H. *et al.* 2007. Genetic diversity and the genetic structure of natural populations of *Chamaecyparis obtusa*: implications for management and conservations. *Heredity* 99:161-172.
- Waltari, E., Hijmans, R.J., Peterson, A.T., Nyári, A.S., Perkins, S.L. & Guaralnick, R.P. 2007. Locating pleistocene refugia: comparing phylogeographic and ecological niche model predictions. *PloS One*, 2(7): e563.
- Weber, E. & Schmid, B. 1998. Latitudinal population differentiation in two species of *Solidago* (Asteraceae) introduced into Europe. *Am. J. Bot.* 85(9): 1110-1121.
- Wiens, J.J. & Donoghue, M.J. 2004. Historical biogeography, ecology and species richness. *Trends in Ecology & Evolution*. 19(12): 639-644.