

Joice Lamara-Nogueira

Padrão geográfico de diversificação floral indica
novos caminhos envolvidos na especiação do clado
neotropical de *Sinningia* (Gesneriaceae)

Geographic pattern of floral diversification sheds
new light on speciation of the neotropical *Sinningia*
clade (Gesneriaceae)

São Paulo

2013

Joice lamara-Nogueira

Padrão geográfico de diversificação floral indica
novos caminhos envolvidos na especiação do clado
neotropical de *Sinningia* (Gesneriaceae)

Geographic pattern of floral diversification sheds new light on
speciation of the neotropical *Sinningia* clade (Gesneriaceae)

Dissertação apresentada ao
Instituto de Biociências da
Universidade de São Paulo, para a
obtenção de Título de Mestre em
Ecologia, na Área de Ecossistemas
Terrestres.

Orientadora: Silvana Buzato

São Paulo

2013

Ficha Catalográfica

Iamara-Nogueira, Joice
Padrão geográfico de diversificação floral indica novos caminhos envolvidos na especiação do clado neotropical de *Sinningia* (Gesneriaceae)

Número de páginas: 52

Dissertação (Mestrado) - Instituto de Biociências da Universidade de São Paulo. Departamento de Ecologia.

1.Especialização, 2. Isolamento reprodutivo, 3. Polinização, 5.Variação floral I. Universidade de São Paulo. Instituto de Biociências. Departamento de Ecologia.

Comissão Julgadora

Prof(a). Dr(a)

Prof(a). Dr(a)

Profa. Dra – Silvana Buzato
orientadora

Agradecimentos

Em primeiro lugar, agradeço a minha orientadora, Silvana Buzato por todo o ensinamento e companheirismo durante essa jornada de aprendizado;

agradeço ao Programa de Pós-graduação por prestar toda assistência necessária para a realização do mestrado e a Capes, Pró-Reitoria de Pesquisa e Nap BioComp pelo auxílio financeiro;

agradeço ao Dr. Alain Chautems por todo apoio prestado que permitiu a realização deste trabalho;

agradeço aos colegas Marcel Zimmermann, Renata Lima Pereira, Leonice Pedroso e Pamela Santana pelo auxílio de campo e aos técnicos Patricia Gabryela Moreira, Geison Castro da Silveira, a Lenilda Maria de Oliveira, Valtemir Soares dos Santos pelo auxílio em laboratório e pelo cuidado com o material coletado;

agradeço aos Drs. Isabel Alves dos Santos, Carla M. Penz, Felipe Vivallo, Olaf Hermann Hendrik Mielke e Luis Fábio Silveira pela identificação taxonômica dos animais;

agradeço as amigas Erika, Márcia, Renata e Thais pelos conselhos e suporte emocional e a Amanda e ao Geraldo pela amizade e apoio em todos os momentos;

agradeço a minha família por compreender e dar todo o suporte necessário para a realização de mais uma fase de meu crescimento;

e agradeço a Deus.

INTRODUÇÃO

Seleção natural atua sobre os indivíduos, modificando a distribuição de características na população ao longo das gerações (Darwin 1859; Harder and Johnson 2009). Como consequência da seleção natural, é comum que organismos presentes em uma dada população apresentem adaptações a determinadas condições (Harder and Johnson 2009). Em Angiospermas, a diversificação de estratégias reprodutivas e a grande variedade de atributos florais são atribuídas principalmente à adaptação a determinados polinizadores, uma vez que grande parte do sucesso reprodutivo das plantas está associado aos animais que agem como vetores de pólen (Harder and Johnson 2009). Polinizadores são considerados os principais agentes de seleção da morfologia floral devido sua preferência por tipos específicos de flores (Johnson and Steiner 1997; Sletvold et al. 2012). A distribuição geográfica e disponibilidade de polinizadores pode levar a mudanças na morfologia floral ao longo da distribuição geográfica de uma dada espécie vegetal, o que poderia ocorrer especialmente quando populações de plantas ampliam sua distribuição geográfica, ficando sujeitas a novos grupos de polinizadores. Essa mudança no grupo de polinizadores pode promover o isolamento reprodutivo entre as populações, originando novas espécies. Apesar da grande importância de polinizadores para diversificação floral (Ramsey et al. 2003), alguns estudos apontam que o grupo de polinizadores pode ser muito generalizado, dificultando o estabelecimento do isolamento reprodutivo (Waser 2001; Jewell et al. 2012). Como consequência, híbridos entre duas populações geneticamente distintas podem ser formados. Nesses casos, outros tipos de barreiras de isolamento, tais como aquelas que surgem após o cruzamento

entre linhagens, impedindo a formação do zigoto ou diminuindo a viabilidade do híbrido (Harrison 2012) podem surgir e promover a formação de novas espécies.

Considerando o conceito biológico de espécie proposto por Mayr (1942), o processo de especiação ocorre quando barreiras de fluxo gênico se estabelecem entre linhagens. As barreiras de isolamento reprodutivo são características biológicas de indivíduos que impedem o fluxo gênico através das distintas formas e podem ocorrer antes da formação do híbrido (pré-zigótica) ou após a formação do híbrido (pós-zigótica) (Coyne and Orr 2004). Dentro desse contexto, é possível reconhecer que os processos microevolutivos responsáveis pela origem de adaptações são os mesmos processos macroevolutivos responsáveis pela origem das espécies, ou seja, adaptações locais podem levar a uma diversificação em atributos ecologicamente relevantes, podendo originar barreiras para o fluxo gênico e favorecer a origem das espécies (Schemske 2010). Portanto, adaptações locais são de fundamental importância para se compreender o processo de diversificação geográfica e origem de espécies.

Na tribo *Sinningieae* (Gesneriaceae), a distribuição geográfica atual associada à heterogeneidade dos ambientes nos quais as espécies ocorrem indicam que grande parte do processo macroevolutivo do grupo não ocorreu de forma simpátrica e os padrões de simpatria observados em espécies irmãs são oriundos de mudanças na distribuição após a especiação alopátrica (Perret et al. 2007). No entanto, a falta de divisões recentes no grupo e a verificação de ocorrência de simpatria dos clados mais antigos dificultam a determinação do

principal modo de especiação. Portanto, estudos em escalas geográficas menores são necessárias para esclarecer tais questões (Perret *et al*, 2007). Como mudanças espaciais da distribuição das espécies pode provocar modificações no padrão observado, nós escolhemos uma espécie da tribo Sinningieae, *Sinningia allagophylla*, que apresenta variação na morfologia floral ao longo da sua distribuição geográfica para avaliar o papel dos polinizadores no processo de diversificação intraespecífica. Com esse trabalho, pretendemos responder duas questões principais: 1. Há um padrão geográfico de distribuição da variação morfológica das flores de *S. allagopylla* que pode estar relacionada à distribuição de diferentes grupos de polinizadores?; 2. Polinizadores discriminam diferentes grupos de flores sobre condições de simpatria?. Também pretendemos com esses dados promover novos esclarecimentos sobre a importância de agentes ecológicos na evolução do clado *Sinningieae*.

CONCLUSÃO

Os diferentes fenótipos florais em *S. allagophylla* estão relacionados com a posição geográfica ao longo da distribuição da espécie e o padrão observado indica que agentes de seleção, polinizadores, estão atuando para segregação dos fenótipos em condições de simpatria. No entanto, em áreas de contato entre as morfologias, o padrão fenotípico entre os morfotipos é descaracterizado, indicando uma possível ocorrência de fluxo gênico entre as formas nessas populações. As observações de polinizadores indicam que o beija-flor *Chlorostilbon lucidus* é comum e visita indiscriminadamente todos os tipos florais em simpatria, sendo o responsável pela homogeneização dos tipos florais e pela formação de indivíduos com formas intermediárias. Em contraste, abelhas, principalmente as do gênero *Centris* mostrou preferência por um dos tipos florais, possivelmente contribuindo com a dispersão de pólen não aleatória entre as formas florais em simpatria. Esses dados reforçam que um dos tipos florais pode ter evoluído em resposta a pressão seletiva imposta por abelhas, principalmente *Centris tricolor*, e a frequência e preferência dessa espécie ajudam a constituir uma barreira para o isolamento reprodutivo entre fenótipos.

Apesar do papel das abelhas como barreira de isolamento reprodutivo, este não é completo, já que beija-flores não demonstram preferência por nenhum tipo floral em particular. Portanto, indivíduos com características intermediárias são formados nas zonas de contato. No entanto, o desempenho reprodutivo desses indivíduos, indicados pela germinação do pólen e pela formação de sementes, foi reduzido quando comparado com o desempenho de indivíduos fora das áreas de contato. Esses dados indicam que as formas

intermediárias apresentam sucesso reprodutivo reduzido, caracterizando a ação de barreiras de isolamento pós-zigóticas.

Os processos evolutivos em pequena escala que ocorreram em *S. allagophylla*, originando diferenças na morfologia entre formas puras, o conjunto de polinizadores e o baixo sucesso reprodutivo de formas intermediárias, associados com a distribuição geográfica dos tipos florais moldam a origem de linhagens distintas (espécies) no grupo.

Resumo

Seleção natural divergente é a principal força que leva a diferenciação entre espécies. Nas Angiospermas, a preferência do polinizador é considerada um dos agentes de seleção na diversificação de caracteres florais. Além disso, eles podem contribuir na delimitação de linhagens e diversificação de linhagens devido a possibilidade de reduzir fluxo gênico entre os fenótipos em simpatria, contribuindo para o isolamento reprodutivo. Nesse trabalho, nós avaliamos a interação entre padrões de variação geográfica floral e processos ecológicos associados aos polinizadores de *Sinningia allagophylla*. Nós amostramos traços florais e frequência de polinizadores ao longo da distribuição geográfica dessa espécie. Germinação de grãos de pólen e desenvolvimento da semente também foram amostradas para determinar a ocorrência de mecanismos de isolamento reprodutivos adicionais em ação. Nós mostramos que atributos florais de *S. allagophylla* apresentam um claro padrão de diferenciação geográfica. É possível classificar indivíduos dentro de três tipos florais, estando estes relacionados as vertentes de distribuição sul, noroeste e sudeste da espécie. Tipos florais intermediários ocorrem entre as regiões sudeste e o sul. Diversos grupos de polinizadores estão associados com o padrão geográficos dos atributos florais. Beija-flores estão presentes ao longo de toda a distribuição geográfica e visita tipos florais independentemente de seus atributos, mas abelhas são mais comuns nos extremos da distribuição e apresentam fidelidade a um dado tipo floral. Sobre condições de simpatria, pode haver fluxo gênico entre fenótipos distintos devido as visitas de beija-flores. No entanto, visitas seletivas de abelhas a um dos tipos florais e

germinação do pólen e o desenvolvimento da semente reduzidos em indivíduos com traços florais intermediários resultam na ausência de coesão e perda dos fenótipos originais. Em conclusão, consideramos que mecanismos ecológicos associados em parte a interação planta-polinizador possam contribuir para a diferenciação das linhagens em *Sinningia allagophylla*. Tal informação adiciona a possibilidade de que mecanismos outros que os reconhecidamente vigentes possam contribuir para a especiação deste clado.

Abstract

Divergent natural selection is a leading force of species differentiation. In flowering plants, pollinator's preference is considered to work as selective agent and can contribute to the diversification of floral traits. Because of pollinator role preventing gene flow under sympatric condition, they can also work as a component of reproductive isolation. Here we establish a link between geographic pattern and ecological process of differentiation in floral morphology and pollinator fidelity in *Sinningia allagophylla*. We sampled floral traits and pollinator frequency across the species geographic ranges. Germination of pollen grains and seed development were also sampled to determine the occurrence of additional reproductive isolation mechanisms in action. We show that floral traits of *S. allagophylla* present a clear pattern of geographic differentiation. It is possible to sort individuals within three floral types related to the south, southeast and northwest species range. Intermediate floral types occur between south-southeast distribution ranges. Diverse group of pollinators are associated with geographic pattern of floral traits. Hummingbirds are present across the entire geographic range and visit floral types independent of its traits, but bees are more frequent in the boundaries of distribution and show fidelity to one or other phenotype. Under sympatric condition, gene flow occurs between individuals with different floral traits due to hummingbird visits. However, bee preference of phenotypes, reduced pollen germination and seed development of individuals in the contact zones contributed to the maintenance of distinct phenotypes. In conclusion, we considered that ecological mechanisms associated with the plant-pollinator interaction are contributing

partially to the differentiation of lineages in *Sinningia allagophylla*. This information sheds new light to the actual comprehension of speciation within this clade.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

Coyne, J. A. and H. A. Orr. 2004. Speciation. Sinauer, USA.

Darwin, C. 1859. On the origin of species by means of natural selection, or the preservation of favoured races in the struggle for life. J. Murray, London.

Harder, L. D. and S. D. Johnson. 2009. Darwin's beautiful contrivances: evolutionary and functional evidence for floral adaptation. *The New phytologist* 183:530–45.

Harrison, R. G. 2012. The language of speciation. *Evolution; international journal of organic evolution* 66:3643–57.

Jewell, C., A. D. Papineau, R. Freyre and L. C. Moyle. 2012. Patterns of Reproductive Isolation in *Nolana* (Chilean Bellflower). *Evolution* 66:2628–2636.

Johnson, S. D. and K. E. Steiner. 1997. Long-tonged fly pollination and evolution of floral spur length in the *Disa draconis* complex (Orchidaceae). *Evolution* 51:45–53.

Mayr, E. 1942. Systematics and the origin of species. Columbia University Press, New York.

Perret, M., A. Chautems, R. Spichiger, T. G. Barraclough and V. Savolainen. 2007. The geographical pattern of speciation and floral diversification in the Neotropics: The tribe Sinningiae (Gesneriaceae) as a case study. *Evolution* 61:1641–1660.

Ramsey, J., H. D. Bradshaw and D. W. Schemske. 2003. Components of Reproductive Isolation between the Monkeyflowers *Mimulus lewisii* and *M. cardinalis* (Phrymaceae). *Evolution* 57:1520–1534.

Schemske, D. W. 2010. Adaptation and The Origin of Species. *The American Naturalist* 176:4–25.

Sletvold, N., J. Trunschke, C. Wimmergren and J. Agren. 2012. Separating selection by diurnal and nocturnal pollinators on floral display and spur length in *Gymnadenia conopsea*. *Ecology* 93:1880–91.

Waser, N. M. 2001. Pollinator behaviour and plant speciation: looking beyond the “ethological isolation” paradigm. Pp. 334–352 *in* Cognitive Ecology of Pollination.