

**LIEDSON TAVARES DE SOUSA CARNEIRO**

**Estrutura geográfica da interação entre abelhas coletoras de óleo  
e *Krameria* Loefl. (Krameriaceae): funcionalidade e integração  
fenotípica de caracteres florais**

*Geographical structure of the interaction between oil-collecting bees and  
Krameria Loefl. (Krameriaceae): functional significance and phenotypic  
integration of floral traits*

São Paulo

2017

**LIEDSON TAVARES DE SOUSA CARNEIRO**

**Estrutura geográfica da interação entre abelhas coletoras de óleo  
e *Krameria* Loefl. (Krameriaceae): funcionalidade e integração  
fenotípica de caracteres florais**

*Geographical structure of the interaction between oil-collecting bees and  
Krameria Loefl. (Krameriaceae): functional significance and phenotypic  
integration of floral traits*

Tese apresentada ao Instituto de Biociências  
da Universidade de São Paulo, para a obtenção  
de Título de Doutor em Ecologia.

Orientador (a): Dra. Isabel Alves dos Santos

São Paulo

2017

Carneiro, Liedson Tavares de Sousa

Estrutura geográfica da interação entre abelhas coletoras de óleo e *Krameria* Loefl. (Krameriaceae): funcionalidade e integração fenotípica de caracteres florais / Liedson Tavares de Sousa Carneiro; orientadora Isabel Alves dos Santos. São Paulo, 2017.

103 f.

Tese (Doutorado) – Instituto de Biociências da Universidade de São Paulo. Departamento de Ecologia.

1. Variação geográfica. 2. Evolução floral. 3. Diagonal seca. 4. Centris. 5. Caenonmada. I. Universidade de São Paulo. Instituto de Biociências. Departamento de Ecologia. II. Título

## Comissão julgadora:

---

Prof(a). Dr(a).

---

Prof(a). Dr(a).

---

Prof(a). Dr(a).

---

Prof(a). Dr(a).

---

Prof(a). Dr(a).

Orientador(a): Isabel Alves dos Santos

## **Agradecimentos**

Ao Instituto de Biociências da Universidade de São Paulo (IB/USP) e ao Programa de Pós Graduação em Ecologia (PPGEco) pela incrível experiência obtida neste ambiente acadêmico.

À Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo (FAPESP) pelas bolsas concedidas (no país e no exterior) e pelos seus respectivos financiamentos ao desenvolvimento do projeto de tese (2013/00181-5, 2015/19789-9 e 2016/11483-0). Ao Programa de Apoio à Pós-Graduação (PROAP-CAPES) também pela concessão de financiamentos pontuais durante o doutorado.

À Prof. Dra. Isabel Alves dos Santos, por permitir o desenvolvimento do projeto de tese através de sua orientação, e aos outros professores do PPGEco que contribuíram de alguma forma a minha formação na área de Ecologia. A Vera Lima pela competência, eficácia e simpatia em nos atender na secretaria do PPGEco.

Aos professores que me supervisionaram nos dois estágios de pesquisa no exterior e/ou que me deram algum suporte ao longo do doutorado, Dr. Andrea Cocucci, Dra. Alícia Sérsic, Dr. Santiago Benitez-Vieyra, Dr. Robert Junker e Dr. Stefan Dötterl. Aos outros professores que também colaboraram com o presente estudo, Dr. Antônio Aguiar (também pelas identificações dos espécimes de Tapinotaspidini e ajuda com a coleta em Goiás), Dra. Isabel Cristina Machado e, em especial, ao Dr. Celso Feitosa Martins, que continua sendo um exemplo de orientador e quem considero um “pai acadêmico”.

Aos integrantes do comitê de acompanhamento Dra. Ana Paula Aprígio, Dr. Anselmo Nogueira e Dra. Astrid Kleinert pela ajuda com o direcionamento do projeto de tese e pelas sugestões não só ao longo das reuniões obrigatórias. Da mesma forma, aos membros da banca de qualificação Dr. Paulo Guimarães Jr., Dra. Silvana Buzato e Dra. Kayna Agostini. Ao Dr. Felipe Vivallo pelas identificações dos espécimes de Centridini e Dra. Adriana Takahasi pela ajuda logística com as coletas em Corumbá.

Ao ICMBio e a todos os diretores e envolvidos com as Unidades de Conservação onde o estudo foi realizado, que me permitiram desenvolver o projeto de tese nas várias áreas de estudo no País, por todo o suporte fornecido. Aos curadores e técnicos dos herbários que visitei (ALCB, ASE, COR, EAC, HUEFS, HUFU, JPB, RB, SPF, UB, UFP e UFRN) para identificação dos exemplares de Krameriaceae, pela permissão e confiança dadas. A todas as pessoas das localidades de estudo que me ajudaram de alguma forma no campo, principalmente no difícil processo de encontrar as

plantas nas áreas. Às colegas que me ajudaram em campo, Camila Bárbara e Roberta Pereira Ferreira. E ao colega Paulo Baleeiro pela companhia na primeira aventura de campo do doutorado.

A minha família e aos meus amigos (irmãos de coração) que deixei em João Pessoa para viver essa etapa da minha vida em São Paulo. Senti muita falta de vocês. Ao meu amigo Vinícius de Moraes, que também é conterrâneo, mas que veio para perto para seguir o mesmo tipo de caminhada.

Ao meu querido Felipe, a pessoa mais importante que entrou e passou pela minha vida nesses quatro anos. Muito obrigado por todo o companheirismo, por todo o aprendizado que adquiri ao seu lado, por todos os momentos felizes juntos e por todo o apoio ao meu doutorado, seja nas atividades de campo, discussões, análises e nos momentos mais difíceis. Você e o que vivemos sempre estarão em um lugar muito especial em meu coração.

A todos os colegas e amigos do Laboratório de Abelhas (IB/USP), pelas discussões e pela contribuição ao longo do doutorado. Em especial, aos incríveis amigos, Sheina Koffler e William Sabino, por estarem sempre ao meu lado (literalmente já que dividimos a mesma sala), pelas discussões proveitosas e pelo apoio conjunto nos momentos de alegrias e frustrações compartilhados nesses quatro anos.

E por fim, a todos os colegas pós-graduandos do PPGeco que de alguma forma contribuíram nessa caminhada, principalmente aos colegas do LEPAC, em destaque para Adriane Calaboni, que dividiu moradia e aflições da vida comigo; Natalia Aristizábal, por apenas ser incrível (nunca me esquecerei de seus simples, lindos e marcantes gestos de ternura); e Larissa Boesing, por compartilhar as aflições desde a seleção do doutorado e por ter me dado abrigo logo quando cheguei a São Paulo, ainda sem ter onde morar. A todos meu muito obrigado.

## Resumo

Nesse estudo, explorei aspectos da ecologia evolutiva da interação planta-polinizador, ao avaliar o fenótipo floral sob pressões seletivas geograficamente divergentes. Para isso utilizei a interação entre abelhas coletoras de óleo e *Krameria* (Krameriaceae) como sistema modelo. A tese abrange a história natural do sistema e manipulações experimentais *in situ* que deram suporte à investigação sobre integração floral no contexto multipopulacional. No primeiro capítulo, estudei a biologia da polinização de *Krameria tomentosa*, listando as espécies de visitantes florais associadas a suas flores. Assim, mostrei que essa espécie depende de seus polinizadores para o sucesso na polinização e que a maioria das abelhas coletoras de óleo associada a suas flores pertence ao gênero *Centris* (Centridini). No entanto, observei uma alta frequência de abelhas coletoras de pólen nessa espécie que parecem contribuir com a manutenção da polinização na população. No segundo capítulo, mostrei que há uma variação geográfica na assembleia de polinizadores de *K. grandiflora* que inclui diferentes comportamentos e ajustes à morfologia floral da espécie. Desse modo, testei a significância funcional das três estruturas especializadas das flores de *Krameria* (cálice conspícuo, pétalas petaloides e elaióforos) em dois cenários contrastantes de ajuste entre a arquitetura floral e o polinizador. No entanto, diferenças não foram detectadas. O ajuste mecânico que os elaióforos provêm parece essencial para o sucesso na polinização no grupo. No terceiro capítulo, demonstrei que populações similares no padrão de correlação de seus caracteres florais, apresentam composição e diversidade funcional de polinizadores semelhantes, sugerindo que diferenças na morfologia combinadas à abundância de polinizadores influenciam o padrão de integração fenotípica. Portanto, esses resultados mostram uma situação em que a variação geográfica na assembleia de polinizadores parece promover a diferenciação da estrutura correlacional do fenótipo floral.

## Abstract

In this study, I investigate some aspects of the evolutionary ecology of a plant-pollinator interaction, by evaluating the floral phenotype under geographically divergent selective forces. For this, I used the interaction between oil-collecting bees and *Krameria* (Krameriaceae) as a system model. This thesis comprises the natural history of the studied system and manipulative experiments *in situ* to support the investigation on the phenotypic integration in a multipopulation context. In the first chapter, I studied the pollination biology of *Krameria tomentosa*, listing the flower visitor species associated to its flowers. Thus, I showed that this species depends on their pollinator for pollination success and that most oil-collecting bees recorded belongs to *Centris* genus (Centridini). However, I observed a high frequency of pollen-collecting bees on this species which might contribute to pollination maintenance in the population. In the second chapter, I showed that there is a geographic variation in the pollinator assemblage of *K. grandiflora* which includes different behavior and matching to *Krameria* floral architecture. Thus, I tested the functional significance of the three specialized structures of *Krameria* flowers (showy calyx, petaloid petals and elaiophores) in two contrasting pollinator-matching scenarios; however, no differences were detected. The mechanical fit provided by the elaiophores might be a keystone for the pollination success in *Krameria*. O ajuste mecânico que os elaióforos provêm parece essencial para o sucesso na polinização no grupo. In the third chapter, I demonstrated that populations with similar patterns of floral trait correlation comprise similar pollinator composition and functional diversity, suggesting that differences in pollinator morphology combined to abundance influences the pattern of phenotypic integration. Therefore, these results show a condition in which geographic variation in pollinator assemblage might provide divergence in the phenotypic correlation structure.

## Introdução geral

Nas interações ecológicas, as espécies exploram umas as outras em diferentes formas. Juntamente com determinantes abióticos, essas explorações podem refletir em mudanças de atributos ao longo de suas histórias evolutivas (Rausher, 1992; Harder e Johnson, 2009). Essas mudanças proporcionam um melhor ajuste entre as espécies e a diversificação de linhagens gerando biodiversidade (Thompson, 2005). Nessa dinâmica de ajuste, os atributos morfológicos, fisiológicos e comportamentais podem ser moldados como resultado de seleção natural (Ehrlich e Raven, 1964; Connell, 1980; Ridenhour, 2005). As percepções sobre a seleção mediada por espécies interagentes tiveram início com os estudos de polinização, com as observações da interação orquídea-esfingídeo por Charles Darwin, que previu que a existência de esporões longos na corola de *Angraecum sesquipedale* Thouars (Orchidaceae) se relacionaria com um animal polinizador que possuiria um aparelho bucal longo suficiente para a exploração do recurso oferecido (Nilsson et al., 1987; Arditti et al., 2012). Na mesma época, também surgiram as ideias sobre mimetismo, estabelecidas por Henry Bates, que sugeriu a convergência no padrão de coloração de espécies palatáveis e modelos impalatáveis, mediada por um predador (Pasteur, 1982).

O estudo da evolução floral se baseia nos valores adaptativos da interação planta-polinizador, pois atributos florais possuem um efeito direto sobre o fitness da planta. A partir do forrageio por recursos e da transferência de pólen promovida por polinizadores (*e.g.* abelhas, morcegos, lepidópteros e beija-flores), fenótipos florais são selecionados para que haja um melhor ajuste à morfologia, fisiologia e comportamento desses animais (Herrera e Pellmyr, 2009; Moré et al., 2012; Schiestl e Johnson, 2013), provavelmente refletindo na exploração mais eficiente de recursos. Desse modo, grande parte da diversidade de morfologias florais encontradas nas angiospermas evoluiu em resposta à seleção mediada pela interação com seus polinizadores (Fenster et al., 2004; Harder e Johnson, 2009). As interações entre plantas e seus vetores de pólen podem promover a evolução de atributos florais, tais como, tamanho, forma e cor das flores, guias de néctar, quantidade de recurso oferecido, entre outros (Medel et al., 2003; Gómez et al., 2006; Benitez-Vieyra et al., 2010; 2014; Moré et al., 2012). Portanto, interações planta-polinizador são modelos promissores para o entendimento da mudança evolutiva por meio de pressões entre espécies interagentes.

Apesar dos caracteres florais serem alvos de seleção, a seleção natural não opera apenas em caracteres únicos, mas sim em vários atributos inter-relacionados, uma vez que as



flores são órgãos complexos formados por verticilos interconectados (Berg, 1960; Armbruster e Schwaegerle, 1996; Murren, 2002). A forma como os atributos de um organismo estão associados entre si é denominada de integração fenotípica, detectada pela magnitude e pelo padrão da correlação entre caracteres (Berg, 1960; Ordano et al., 2008; Armbruster et al., 2009). A procura por seleção natural agindo de forma correlacional em atributos tem sido incluída nos modelos multivariados de seleção (Lande e Arnold, 1983), mas por um lado sua detecção não tem sido obtida devido às limitações estatísticas desses métodos (Roff e Fairbairn, 2012). No entanto, métodos multivariados podem ser aplicados para testar hipóteses evolutivas e descrever padrões sobre integração floral (Ordano et al., 2008; Ancantara et al., 2013; Pérez-Barrales et al., 2014; González et al., 2015; Lázaro e Santamaría, 2016).

Modularidade é outro conceito relacionado à associação entre caracteres fenotípicos e junto com o conceito de integração fenotípica está envolvido na regulação de variância e covariância fenotípica (Armbruster et al., 2009; Baranzelli et al., 2014). Módulos, ou “plêiades de correlação”, são conjuntos ou subconjuntos de caracteres integrados que possuem uma função coletiva e, geralmente, covariam independentemente de outros módulos. Caracteres dentro de um módulo podem ser geneticamente (ou epigeneticamente) integrados sob o efeito de seleção natural (Ordano et al., 2008). Por exemplo, caracteres florais são mais correlacionados entre si do que com caracteres vegetativos e, portanto, evoluem de modo independente (Berg, 1960). Nesse contexto, as flores podem ser compostas por intra-módulos que possuem determinada função no processo de polinização. Assim, caracteres envolvidos na atração de polinizadores que compõem o perianto (cálice e corola), por exemplo, formariam um módulo, enquanto que caracteres envolvidos na transferência e deposição de pólen (androceu e pistilo) formariam outro. Considerando essas ideias de modularidade, Berg (1960) sugeriu que padrões de correlação fenotípica parecem refletir operação direta de seleção natural e, em plantas, esses padrões deveriam diferir entre espécies vegetais com relações especializadas e generalistas com seus polinizadores. A predição básica para essa hipótese é que polinizadores de sistemas especializados são mais ajustados às flores por meio de seleção natural favorecendo a integração fenotípica. Por sua vez, a associação entre os caracteres florais estaria relaxada em sistemas de polinização generalistas. No entanto, essa hipótese tem sido pouco suportada e mais investigações são necessárias para compreender a variação em integração floral (Armbruster et al., 1999). Da mesma forma que a pesquisa em

polinização no Brasil carece de estudos de seleção fenotípica (Benitez-Vieyra et al., 2014), a integração floral também tem sido negligenciada.

Seleção fenotípica e integração floral são duas abordagens interligadas no contexto da polinização e se complementam para o entendimento dos padrões e mecanismos inerentes à evolução floral. Enquanto que na perspectiva de seleção fenotípica se detecta a seleção natural atuando em um determinado momento, na abordagem de integração fenotípica se avalia o efeito acumulado ao longo do tempo de pressões seletivas sobre o fenótipo. No entanto, ambas são espacialmente variáveis à medida que os cenários seletivos mudam (Thompson, 1997; Herrera et al., 2002; 2006; Armbruster et al., 2009; Medel et al., 2007; Pérez-Barrales et al., 2007; Ferreira et al., 2017). Esta variação espacial pode gerar linhagens diferenciadas e desencadear o processo de especiação. Porém, a maioria dos estudos sobre seleção mediada por polinizadores e integração floral tem sido conduzida em populações únicas ou entre espécies relacionadas (Medel e Nattero, 2009; Moré et al., 2012), excluindo a variação intraespecífica em que processos microevolutivos atuam na divergência genética e fenotípica.

De modo geral, as interações entre as espécies variam geograficamente, e provêm respostas evolutivas divergentes, dependendo da comunidade nas quais as populações estão inseridas (Thompson, 1999; 2005). Na Teoria do Mosaico Geográfico da Coevolução, Thompson (2005) sugere que muito das dinâmicas de evolução entre pares ou grupos de espécies frequentemente ocorre em uma escala geográfica, ligando processos ecológicos locais e padrões filogeográficos. Uma das hipóteses que permeiam a teoria contempla a existência de um mosaico de seleção entre populações, que favorece trajetórias evolutivas diferentes nas interações em diferentes populações. Nesse contexto, explorei aspectos da ecologia evolutiva da interação planta-polinizador, ao avaliar as respostas evolutivas do fenótipo floral em cenários intraespecíficos divergentes. Como sistema modelo, utilizei a interação entre abelhas coletoras de óleo e uma espécie produtora de óleo floral do gênero *Krameria* Loefl. (Krameriaceae) que ocorre em formações abertas ao longo da “diagonal seca” brasileira (Werneck et al., 2011). O estudo reúne, portanto, abordagens ainda não exploradas da integração fenotípica de caracteres florais em escala multipopulacional em uma região tropical. Além disso, o estudo também abrange a história natural dessa interação.

## Referências

- Alcantara, S., Oliveira, F.B., Lohmann, L.G., 2013. Phenotypic integration in flowers of neotropical lianas: diversification of form with stasis of underlying patterns. *J. Evol. Biol.* 26, 2283–2296.
- Arditti, J., Elliott, J., Kitching, I.J., Wasserthal, L.T., 2012. “Good heavens what insect can suck it”- Charles Darwin, *Angraecum sesquipedale* and *Xanthopan morganii praedicta*. *Bot. J. Linn. Soc.* 169, 403–432.
- Armbruster, W.S., Schwaegerle, K.E., 1996. Causes of covariation of phenotypic traits among populations. *J. Evol. Biol.* 9, 261–276.
- Armbruster, W.S., Hansen, T.F., Pélabon, C., Pérez-Barrales, R., Maad, J., 2009. The adaptive accuracy of flowers: measurement and microevolutionary patterns. *Ann. Bot.* 103, 1529–1545.
- Armbruster, W.S., 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, 39-55.
- Baranzelli, M.C., Sérsic, A.N., Cocucci, A.A., 2014. The search for pleiades in trait constellations: functional integration and phenotypic selection in the complex flowers of *Morrenia brachystephana* (Apocynaceae). *J. Evol. Biol.* 27, 724–736.
- Benitez-Vieyra, S., Moré, M., Amorim, F.W., 2014. Seleção fenotípica mediada por polinizadores, in: Rech, A.R., Agostini, K., Oliveira, P.E., Machado, I.C. (Org.), *Biologia da polinização*. pp. 349–372.
- Benitez-Vieyra, S., Ordano, M., Fornoni, J., Boege, K., Domínguez, C.A., 2010. Selection on signal-reward correlation: limits and opportunities to the evolution of deceit in *Turnera ulmifolia* L. *J. Evol. Biol.* 23, 2760–2767.
- Berg, R.L., 1960. The ecological significance of correlation pleiades. *Evolution* 14, 171-180.
- Connell, J.H., 1980. Diversity and the coevolution of competitors, or the ghost of competition past. *Oikos* 35, 131.
- Ehrlich, P.R., Raven, P.H., 1964. Butterflies and plants: a study in coevolution. *Evolution* 18, 586-608.

- Fenster, C.B., Armbruster, W.S., Wilson, P., Dudash, M.R., Thomson, J.D., 2004. Pollination syndromes and floral specialization. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 35, 375–403.
- Ferreiro, G., Baranzelli, M.C., Sérsic, A.N., Cocucci, A.A., 2017. Patterns of phenotypic selection for oil and nectar in *Monttea aphylla* (Plantaginaceae) in a geographic mosaic of interactions with pollinators. *Flora*, doi: 10.1016/j.flora.2017.01.013.
- Gómez, J.M., Perfectti, F., Camacho, J.P.M., 2006. Natural selection on *Erysimum mediohispanicum* flower shape: insights into the evolution of zygomorphy. *Am. Nat.* 168, 531–545.
- González, A. V., Murúa, M.M., Pérez, F., 2015. Floral integration and pollinator diversity in the generalized plant-pollinator system of *Alstroemeria ligtu* (Alstroemeriaceae). *Evol. Ecol.* 29, 63–75.
- Harder, L.D., Johnson, S.D., 2009. Darwin's beautiful contrivances: evolutionary and functional evidence for floral adaptation. *New Phytol.* 183, 530–545.
- Herrera, C.M., Castellanos, M.C., Medrano, M., 2006. Geographical context of floral evolution : towards an improved research programme in floral diversification, in: Harder, L.D., Barrett, S.C.H. (Eds.), *Ecology and evolution of flowers*. Oxford Univ. Press, pp. 278–294.
- Herrera, C.M., Cerda, X., Garcia, M.B., Guitian, J., Medrano, M., Rey, P.J., Sanchez-Lafuente, A.M., 2002. Floral integration, phenotypic covariance structure and pollination variation in bumblebee-pollinated *Helleborus foetidus*. *J. Evol. Biol.* 15, 108–121.
- Herrera, C.M., Pellmyr, O., 2009 (Eds.). *Plant animal interactions: an evolutionary approach*. Blackwell Science, Oxford.
- Lande, R., Arnold, S.J., 1983. The measurement of selection on correlated characters. *Evolution* 37, 1210-1226.
- Lázaro, A., Santamaría, L., 2016. Flower-visitor selection on floral integration in three contrasting populations of *Lonicera implexa*. *Am. J. Bot.* 103, 325–336.
- Medel, R., Botto-Mahan, C., Kalin-Arroyo, M., 2003. Pollinator-mediated selection on the nectar guide phenotype in the Andean monkey flower, *Mimulus luteus*. *Ecology* 84, 1721–1732.

- Medel, R., Nattero, J., 2009. Selección mediada por polinizadores sobre el fenotipo floral: examinando causas y blancos de selección natural, in: Medel, R., Aizen, M.A., Zamora, R. (Eds.), *Ecología y evolución de interacciones planta-animal*. Universitaria, Santiago de Chile, pp. 77-94.
- Medel, R., Valiente, A., Botto-Mahan, C., Carvallo, G., Pérez, F., Pohl, N., Navarro, L., 2007. The influence of insects and hummingbirds on the geographical variation of the flower phenotype in *Mimulus luteus*. *Ecography* 30, 812–818.
- More, M., Amorim, F.W., Benitez-Vieyra, S., Medina, A.M., Sazima, M., Cocucci, A.A., 2012. Armament imbalances: match and mismatch in plant-pollinator traits of highly specialized long-spurred orchids. *PLoS One* 7, e41878.
- Murren, C.J., 2002. Phenotypic integration in plants. *Plant Species Biol.* 17, 89–99.
- Nilsson, L.A., Johnsson, L., Ralison, L., Randrianjohany, E., 1987. Angraecoid orchids and hawkmoths in central Madagascar: specialized pollination systems and generalist foragers. *Biotropica* 19, 310-318.
- Ordano, M., Fornoni, J., Boege, K., Domínguez, C.A., 2008. The adaptive value of phenotypic floral integration. *New Phytol.* 179, 1183–1192.
- Pasteur, G., 1982. A classificatory review of mimicry systems. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 13, 169–199.
- Pérez-Barrales, R., Arroyo, J., Armbruster, W. S., 2007. Differences in pollinator faunas may generate geographic differences in floral morphology and integration in *Narcissus papyraceus* (Amaryllidaceae). *Oikos* 116, 1904–1918.
- Pérez-Barrales, R., Simon-Porcar, V.I., Santos-Gally, R., Arroyo, J., 2014. Phenotypic integration in style dimorphic daffodils (*Narcissus*, Amaryllidaceae) with different pollinators. *Philos. Trans. R. Soc. B Biol. Sci.* 369, 1-11.
- Rausher, M.D., 1992. Natural selection and the evolution of plant-insect interactions, in: Roitberg, B.D., Isman, M.B. (Eds.), *Insect chemical ecology: an evolutionary approach*. Chapman and Hall, New York, pp. 20–88.
- Ridenhour, B.J., 2005. Identification of selective sources: partitioning selection based on interactions. *Am. Nat.* 166, 12-25.

- Roff, D.A., Fairbairn, D.J. 2012. A test of the hypothesis that correlational selection generates genetic correlations. *Evolution* 66, 2953–2960.
- Schiestl, F.P., Johnson, S.D., 2013. Pollinator-mediated evolution of floral signals. *Trends Ecol. Evol.* 28, 307–315.
- Thompson, J.N., 1997. Evaluating the dynamics of coevolution among geographically structured populations. *Ecology* 78, 1619-1623.
- Thompson, J.N., 1999. Specific hypotheses on the geographic mosaic of coevolution. *Am. Nat.* 153, S1–S14.
- Thompson, J.N., 2005. *The geographic mosaic of coevolution*. The University of Chicago Press, Chicago.
- Werneck, F.P., Costa, G.C., Colli, G.R., Prado, D.E., Sites, J.W., 2011. Revisiting the historical distribution of Seasonally Dry Tropical Forests: new insights based on palaeodistribution modelling and palynological evidence. *Glob. Ecol. Biogeogr.* 20, 272–288.

## Conclusões gerais

Entender como as espécies exercem pressões seletivas uma sobre as outras e o quanto implicam em mudanças morfológicas e diversificação têm sido os principais desafios da biologia evolutiva. A partir desse estudo, mostrei que o padrão de correlações entre caracteres florais (integração floral) difere em nível intraespecífico, e essa variação se relaciona com a divergência geográfica na assembleia de polinizadores que interage localmente com as populações de *K. grandiflora*. Esse resultado suporta a hipótese de que muito da variação de atributos morfológicos pode ser explicada pela divergência em pressões seletivas exercidas por espécies interagentes.

Mais especificamente mostrei que a influência da divergência na assembleia de polinizadores sobre o padrão de integração do fenótipo pode ser proporcionada por variações geográficas minuciosas na morfologia e diversidade de espécies pertencentes a um único grupo funcional de polinizadores, o que parece refletir diferentes cenários com variação no grau de generalização/especialização mesmo em um sistema de polinização considerado especializado.

Além disso, a variação geográfica na assembleia de polinizadores também consistiu em cenários divergentes em comportamento e ajuste à morfologia floral, o que também poderia refletir em pressões seletivas distintas. Embora um efeito da diferença nesses cenários sobre a funcionalidade do fenótipo floral não tenha sido detectado experimentalmente, essas diferenças podem contribuir como pressão seletiva sobre os caracteres, pois o desajuste morfológico contribuindo com o fitness, pode gerar efeito sobre a correlação entre caracteres. Nesse sentido, estudos de seleção fenotípica sobre os caracteres florais em cenários de ajuste e desajuste poderiam elucidar seus efeitos.

O presente estudo evidencia, portanto, que a abordagem multipopulacional em escala geográfica das interações entre espécies proporciona uma compreensão mais ampla sobre as dinâmicas seletivas, uma vez que os processos evolutivos geradores de mudança agem no nível abaixo de espécies.