

RESSALVA

Atendendo solicitação do(a)
autor(a), o texto completo desta tese
será disponibilizado somente a partir
de 25/02/2021.



unesp

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



FATORES ASSOCIADOS AO SUCESSO REPRODUTIVO DE
DUAS ESPÉCIES COCORRENTES DE *JACARANDA* JUSS.
(BIGNONIACEAE)

CAMILA VAZ DE SOUZA

Tese apresentada ao Instituto de Biociências,
Campus de Botucatu, UNESP, para obtenção
do título de Doutor no Programa de Pós-
Graduação em Ciências Biológicas
(Botânica), Área de concentração: Morfologia
e Diversidade Vegetal.

BOTUCATU – SP
2019



unesp

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



UNIVERSIDADE ESTADUAL PAULISTA
"Julio de Mesquita Filho"

INSTITUTO DE BIOCÊNCIAS DE BOTUCATU

FATORES ASSOCIADOS AO SUCESSO REPRODUTIVO DE
DUAS ESPÉCIES COCORRENTES DE *JACARANDA JUSS.*
(BIGNONIACEAE)

CAMILA VAZ DE SOUZA

PROF^ª DR^ª ELZA MARIA GUIMARÃES SANTOS
ORIENTADORA

Tese apresentada ao Instituto de Bociências,
Campus de Botucatu, UNESP, para obtenção
do título de Doutor no Programa de Pós-
Graduação em Ciências Biológicas
(Botânica), Área de concentração: Morfologia
e Diversidade Vegetal.

BOTUCATU – SP
2019

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

Souza, Camila Vaz de.

Fatores associados ao sucesso reprodutivo de duas espécies
coocorrentes de *Jacaranda Juss.* (Bignoniaceae) / Camila Vaz de
Souza. - Botucatu, 2019

Tese (doutorado) - Universidade Estadual Paulista "Júlio de
Mesquita Filho", Instituto de Biociências de Botucatu
Orientador: Elza Maria Guimarães Santos
Capes: 20303025

1. Plantas - Reprodução. 2. Jacarandá. 3. Bignoniaceae. 4.
Néctar. 5. Flores. 6. Polinizadores.

Palavras-chave: anúncio floral; exploração de néctar; sinalização
química; sistemas reprodutivos; sucesso reprodutivo.

*Dedico esta tese à minha mãe, pela
educação, amor incondicional,
carinho e apoio em todos os
momentos da minha vida.*

Agradecimentos

À **Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior – Brasil (CAPES)** – Código de Financiamento 001 pela bolsa de estudos concedida.

Ao **Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq)**, processo 446949/2014-0, projeto coordenado pela Prof. Dra. Elza Maria Guimarães Santos, pelo auxílio financeiro.

À Profa. Dra. **Elza Maria Guimarães Santos**, pela dedicação e compromisso durante minha orientação, por todos os ensinamentos, paciência e carinho, por confiar e acreditar em mim e incentivar meu crescimento profissional. Nossos longos anos de parceria me ensinaram não somente sobre ciência, mas também sobre a vida.

Ao **Instituto Florestal do Estado de São Paulo**, pelo apoio e infraestrutura das reservas.

A todos os funcionários da Estação Ecológica de Águas de Santa Bárbara, em especial **Carlos Roberto da Silva e Marcos Soler**, pela disponibilidade em sempre me ajudar e por todo auxílio prestado durante minhas coletas em campo.

Ao **Walney Antônio Pena**, pelo apoio e dedicação nos trabalhos de campo.

Ao **Laboratório de Fitomedicina, Farmacologia e Biotecnologia - IBB**, coordenado pelo Prof. Dr. **Luiz Cláudio Di Stasi**, pelo suporte e assistência no processamento das amostras referentes às análises químicas. Agradeço especialmente ao **Luiz D. de Almeida Junior** e à **Priscila Tunes** pela análise e identificação dos compostos voláteis.

Ao **Laboratório de Anatomia Vegetal - IBILCE**, coordenado pelo Prof^a Dr^a. **Nelson Sabino Bittencourt Jr.**, pela assistência nas análises de germinação e crescimento dos tubos polínicos.

À minha psicóloga **Ana Lúcia**, que foi fundamental para que eu conseguisse finalizar meu doutorado.

Aos queridos companheiros de Pós-Graduação, especialmente **Angélica, Diana, Fernanda, Janaína, Juan, Kati, Lorena, Luísa, Nathalia, Ricardo, Sérgio, Tayeme, Thais e Wand** pela amizade, companheirismo, pelas conversas e conselhos e por estarem sempre dispostos a ajudar.

À minha querida “Comissão das Flores” e companheiros de Polinização **Pâmela, Meire, Pedro, Nathalia, Camila e Desirreé**, por todo apoio e incentivo, pelas disciplinas, cursos e viagens lindas que fizemos juntos, pela amizade, pelos conselhos e por sempre estarem dispostos a ajudar.

Aos queridos amigos do Laboratório de Ecologia e Evolução das Interações Planta-Animal, em especial **Adriano, Bruna, Marília, Priscila e Maíra** pela amizade, pelo apoio diário e no campo, pela ajuda com as análises, pelo carinho, incentivo, conversas e conselhos fundamentais em momentos de crise, pelos cafés, almoços e por tornar o cotidiano tão divertido. Vocês foram fundamentais em todas as etapas deste trabalho. Sem o apoio de vocês eu não teria conseguido.

Às minhas queridas amigas **Ana Maria, Fernanda e Marília**, pela amizade, amor, companheirismo, paciência e respeito, por todos os conselhos e conversas, por deixarem a vida mais leve e por ao longo desses anos de pós-graduação terem se tornado a família que levarei para vida.

Aos queridos amigos que Botucatu me trouxe **André, Raquel, Enio e Joyce** por todo apoio e incentivo, pelos conselhos, pelos cafés preguiçosos em casa, por todo amor e por se fazerem sempre presentes mesmo estando longe.

Aos meus queridos “Hurricane” e agregados, especialmente **Raimundo, Tainara, Jeferson, Ana Paula, Denise, Sílvia, Carol e André** por toda a amizade, parceria, conselhos, por cuidarem de mim com tanto amor e carinho, por me acompanharem nessa linda, porém, muito desafiadora carreira docente, por sempre me incentivarem e torcerem tanto por mim e por terem me recebido de braços abertos nessa família que não é só Eduvale e sim a família que quero levar pra sempre comigo.

Às minhas queridas companheiras de casa **Talita, Camila e July** por todos esses anos de convivência e amizade, pelo apoio, pelas experiências trocadas, por dividirem a vida comigo nos bons e maus momentos, por estarem sempre presentes e tornarem essa etapa da minha vida mais leve e divertida. Agradeço também pela parceria do nosso agregado **Rafael Takahiro**.

À minha querida família, vó **Ermelinda**, tia **Darci**, tio **Elias**, tia **Maria**, tia **Diva**, pelo amor, carinho, dedicação e apoio durante toda a minha vida.

Aos meus queridos irmãos, **Franciele e Júnior**, pelo amor, carinho, amizade, apoio, companheirismo, pelos momentos mais divertidos e por me acompanharem pra sempre nessa estrada da vida. Amo e admiro muito vocês.

À minha mãe **Delma**, pela educação, amor, apoio e por todos os esforços que fez para criar a mim e aos meus irmãos da melhor maneira possível. Obrigada por ser meu exemplo de caráter e bondade que há no mundo.

SUMÁRIO

Resumo.....	8
Abstract.....	9
Introdução geral.....	10
CAPÍTULO 1: How do floral display and its interaction with mutualistic and antagonist bees affect reproductive success of two co-occurring savanna species?	
Abstract.....	21
Introduction.....	22
Material e Methods.....	24
Results.....	29
Discussion.....	47
References.....	52
CAPÍTULO 2: Do medium-sized bees avoid flowers with nectar robbery signals?	
Abstract.....	59
Introduction.....	60
Material e Methods.....	61
Results.....	65
Discussion.....	70
References.....	86
CAPÍTULO 3: Nectar exploitation by distinct functional groups of floral visitors in a savanna shrub species	
Abstract.....	78
Introduction.....	79
Material e Methods.....	80
Results.....	84
Discussion.....	85
References.....	86
CAPÍTULO 4: Breeding systems of two co-occurring species of the <i>Jacaranda</i> genus	
Abstract.....	90
Introduction.....	91
Material e Methods.....	93
Results.....	95
Discussion.....	100
References.....	102
Considerações finais.....	106

SOUZA, C.V. **FATORES ASSOCIADOS AO SUCESSO REPRODUTIVO DE DUAS ESPÉCIES COCORRENTES DE JACARANDA JUSS. (BIGNONIACEAE).** 2019. 107p. TESE (DOUTORADO) – INSTITUTO DE BIOCÊNCIAS, UNESP – UNIVERSIDADE ESTADUAL PAULISTA, BOTUCATU.

Resumo - Nessa tese estudamos duas espécies melitófilas de Bignoniaceae, *Jacaranda caroba* e *J. decurrens*, que coocorrem em formações savânicas de cerrado e que se mostraram modelos interessantes para explorarmos aspectos ecológicos e evolutivos relacionados à sua reprodução sexual, tendo em vista que apresentam uma complexa rede de interações com mutualistas e antagonistas. A sobreposição geográfica dessas duas espécies nos permitiu avaliar padrões de coexistência relacionados à dinâmica de florescimento, bem como seu anúncio floral relacionado à atração de visitantes florais mutualistas e antagonistas. Além disso, essa interação com mutualistas e antagonistas possibilitou averiguar o impacto da atuação de antagonistas que roubam néctar sobre a polinização de ambas as espécies e como os danos realizados por abelhas roubadoras de néctar interferem na sinalização visual e química aos polinizadores. Também avaliamos a exploração de néctar por diferentes grupos funcionais de visitantes florais de *J. caroba* e *J. decurrens*. Por fim, considerando que o sucesso reprodutivo está diretamente relacionado com a eficiência da polinização investigamos o sistema reprodutivo dessas duas espécies e o efeito da qualidade do pólen transferido entre flores associado ao comportamento dos polinizadores durante o forrageamento, buscando compreender os fatores intrínsecos relacionados à seleção mecanismos de autoincompatibilidade nas populações naturais amostradas.

Palavras-chave: anúncio floral, exploração de néctar, mutualistas, sinalização química, sinalização visual, sistemas reprodutivos, sucesso reprodutivo.

Factors associated to the reproductive success of two co-occurring *Jacaranda* Juss. species (Bignoniaceae)

Abstract - In this dissertation we studied two mellithophilous Bignoniaceae species, *Jacaranda caroba* and *J. decurrens*, that co-occur in savanic cerrado formations. This is an interesting model to explore ecological and evolutionary aspects related to their sexual reproduction taking into account that they present a complex network of interactions with mutualists and antagonists. These species' geographical overlap allowed us to evaluate patterns of coexistence related to the flowering dynamics, as well as its floral display related to the attraction of mutualists and antagonists' floral visitors. Besides, their interactions with mutualists and antagonists allowed us to evaluate the impact of nectar-robbing antagonists on both species and how damage by nectar-robber bees interferes with visual and chemical signaling to pollinators. We also evaluated the nectar exploitation by different functional groups of *J. caroba* and *J. decurrens* floral visitors. Finally, considering that these species' reproductive success and the effect of pollinator behavior during foraging on the quality of the pollen that is transferred among flowers. Considering that species' reproductive success is directly related to the pollination efficiency, we investigated the reproductive system of these two species and the effect of the quality of the pollen transferred between flowers associated to the pollinators' behavior during the foraging, trying to understand the intrinsic factors related to mechanisms of self-incompatibility in the sampled natural populations.

Key words: Chemical signaling, floral display, mutualists, nectar exploitation, reproductive success, reproductive systems, visual signaling.

INTRODUÇÃO GERAL

O baixo sucesso reprodutivo é comum em diversas espécies vegetais (Stephenson 1981, Sutherland 1987, Burd 1994, Ashman et al. 2004, Knight et al. 2005), e isso pode ser atribuído a fatores tanto ecológicos quanto intrínsecos à própria planta. Em espécies zoófilas, a atração de animais polinizadores é fundamental para garantir a transferência de pólen compatível, sendo a eficiência desse processo determinante para o sucesso reprodutivo destas espécies (Conner & Rush, 1996). Existem diversas características relacionadas à atratividade aos visitantes florais incluindo o anúncio floral, que pode apresentar diferentes intensidades ao longo do período reprodutivo do indivíduo, da população e da espécie ao longo de sua distribuição geográfica (Elzinga et al. 2007). Diversos estudos têm sugerido que o aumento de visitas é densidade-dependente e que, portanto, um maior investimento na produção de flores pode ocasionar um aumento na quantidade de pólen recebida e no número de sementes formadas devido a uma maior oferta de recursos tróficos disponíveis aos polinizadores (Mitchell 1994, Engel & Irwin 2003, Karron & Mitchell 2011). Entretanto, essa relação nem sempre é diretamente proporcional uma vez que um maior número de flores pode influenciar a amplitude de movimento dos polinizadores, levando à transferência de pólen incompatível entre flores da mesma planta ou entre plantas próximas e aparentadas, afetando negativamente a formação de progênes (Ohashi & Thomson 2009). Isso ocorre principalmente em espécies autoincompatíveis, pois quando esses animais visitam sequencialmente diversas flores do mesmo indivíduo podem transferir alta proporção de grãos pólen provenientes da mesma planta, interferindo nas chances dos grãos de pólen oriundos de polinização cruzada germinarem (Duncan et al. 2004). Experimentos em condições naturais, nos quais as variações de anúncio floral são monitoradas conjuntamente à frequência de visitas de

mutualistas e antagonistas e ao sucesso reprodutivo da espécie vegetal (Capítulo 1) podem ajudar a elucidar os efeitos do anúncio floral sobre a reprodução sexual em espécies zoófilas.

Nesse contexto, ao abordarmos a reprodução sexual em espécies vegetais é fundamental considerar a ação dos antagonistas, pois a pilhagem ou o roubo de recursos pode ter consequências negativas sobre a polinização, seja pela diminuição da atratividade visual ou química da flor aos polinizadores, seja pela menor quantidade de recurso disponível aos mesmos (Zimmerman & Cook 1985, Irwin & Brody 1999, Zhang et al. 2007). Os pilhadores de néctar são caracterizados por obterem recursos florais de forma não legítima, pois geralmente esses animais apresentam dimensões corpóreas incompatíveis às dimensões das flores efetuando a coleta de recurso sem realizar a transferência dos grãos de pólen (Maloof & Inouye 2000). Já, os roubadores de néctar também coletam esse recurso de forma ilegítima, sem realizar a transferência de grãos de pólen, entretanto para acessá-lo, causam danos aos verticilos estéreis da flor, violando a integridade da corola (Inouye 1980). Estudos recentes têm focado as potenciais interferências diretas e indiretas da atuação destes antagonistas sobre os mutualistas e conseqüentemente sobre a reprodução sexual das espécies vegetais (Irwin et al. 2015, Rojas-Nossa et al. 2016, Hazlehurst & Karubian 2016, Mallinger & Prasifka 2017). Esses danos podem representar alterações visuais e químicas, as quais podem ser associadas à falta de recursos pelos polinizadores, podendo levá-los a rejeitar as flores danificadas, afetando assim a reprodução da espécie vegetal. *Oxaea flavescens* é uma espécie de abelha considerada especializada em roubar néctar de espécies de Bignoniaceae de cerrado (Gottsberger & Silberbauer-Gottsberger 2006), entretanto os impactos desse roubo sobre essas espécies vegetais é pouco conhecido (Quinalha et al. 2017). Assim, investigar o potencial efeito das marcas deixadas por essas abelhas sobre

as visitas dos mutualistas e sobre a reprodução de espécies de Bignoniaceae (Capítulo 2), bem como entender o impacto da exploração de néctar por várias espécies de agentes antagonistas (Capítulo 3) pode ampliar nossa compreensão sobre os mecanismos envolvidos na manutenção de interações complexas como as que envolvem antagonistas-flores-mutualistas.

Outro importante fator a ser levado em consideração é a compreensão das respostas intrínsecas de espécies vegetais frente à qualidade do pólen depositado em seus estigmas, uma vez que os polinizadores podem depositar pólen da própria planta devido a seu comportamento de visitas sequenciais, podendo afetar negativamente o sucesso reprodutivo de espécies vegetais. Um componente intrínseco que pode ter evoluído como resposta adaptativa associada à prevenção da autogamia foi o surgimento de mecanismos de autoincompatibilidade genética, fundamentais na manutenção da variabilidade genética em populações naturais (De Nettancourt 1977, Gibbs & Bianchi 1999, Oliveira & Gibbs 2000, Gibbs 2014). Diversos estudos referentes ao sistema reprodutivo de espécies da família Bignoniaceae sugerem que o mecanismo predominante nesse grupo é o de autoincompatibilidade de ação tardia (LSI), em que os tubos polínicos provenientes de flores da mesma planta germinam e se desenvolvem no tecido transmissor do estilete, porém não chegam a formar frutos, uma vez que o pistilo sofre abscisão poucos dias após a polinização (Bittencourt et al. 2003, 2011, Bittencourt & Semir 2004, 2005, Gandolphi & Bittencourt 2010, Alves et al. 2013, Sampaio et al. 2016, Duarte et al. 2017). Assim, estudar os sistemas reprodutivos dessas espécies, pode ajudar na compreensão de como componentes intrínsecos atuam selecionando os tubos polínicos com características genéticas adequadas para o processo de fertilização e como esses mecanismos interferem no sucesso reprodutivo de espécies dessa família (Capítulo 4).

Nesse contexto, elegemos representantes da família Bignoniaceae para estudar todos os aspectos elencados aqui de maneira integrada, uma vez que as baixas taxas de frutificação natural vêm sendo referidas há décadas em diversas espécies dessa família (Vieira et al. 1992, Barros 2001, Correia et al. 2005, 2006, Guimarães et al. 2008, Quinalha et al. 2017, Souza et al. 2017). De fato, o baixo sucesso reprodutivo verificado em espécies de *Jacaranda* (Guimarães et al. 2008, Quinalha 2016) pode estar relacionado tanto aos fatores ecológicos anteriormente elencados, e.g. anúncio floral, qualidade do pólen transferido pelos polinizadores e comportamento dos mutualistas e antagonistas, quanto à fatores intrínsecos às plantas, como mecanismos de autoincompatibilidade. Assim, o objetivo geral dessa tese foi estudar os fatores que afetam o sucesso reprodutivo de *Jacaranda caroba* (Vell.) DC. e *Jacaranda decurrens* Cham. (Bignoniaceae) em populações naturais ocorrentes em fisionomias savânicas de cerrado.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Alves, M. F., Duarte, M. O., Oliveira, P. E., & Sampaio, D. S. (2013). Self-sterility in the hexaploid *Handroanthus serratifolius* (Bignoniaceae), the national flower of Brazil. *Acta Botanica Brasilica*, 27: 714-722.
- Ashman, T. L., Knight, T. M., Steets, J. A., Amarasekare, P., Burd, M., Campbell, D. R., ... & Morgan, M. T. (2004). Pollen limitation of plant reproduction: ecological and evolutionary causes and consequences. *Ecology*, 85: 2408-2421.
- Barros, M. G. (2001). Pollination ecology of *Tabebuia aurea* (Manso) Benth. & Hook. and *T. ochracea* (Cham.) Standl.(Bignoniaceae) in Central Brazil cerrado vegetation. *Brazilian Journal of Botany*, 24: 255-261.

- Bittencourt Jr, N. S., Gibbs, P. E., & Semir, J. (2003). Histological Study Of post-pollination events in *Spathodea campanulata* Beauv. (Bignoniaceae), a species with late-acting self-incompatibility. *Annals of Botany*, 91: 827-834.
- Bittencourt Jr, N. S., Pereira Jr, E. J., de Souza São-Thiago, P., & Semir, J. (2011). The reproductive biology of *Cybistax antisiphilitica* (Bignoniaceae), a characteristic tree of the South American savannah-like “Cerrado” vegetation. *Flora-Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants*, 206: 872-886.
- Bittencourt Jr, N. S., & Semir, J. (2004). Pollination biology and breeding system of *Zeyheria montana* (Bignoniaceae). *Plant Systematics and Evolution*, 247: 241-254.
- Bittencourt Jr, N. S., & Semir, J. (2005). Late-acting self-incompatibility and other breeding systems in *Tabebuia* (Bignoniaceae). *International Journal of Plant Sciences*, 166: 493-506.
- Burd, M. (1994). Bateman’s principle and plant reproduction: the role of pollen limitation in fruit and seed set. *The Botanical Review*, 60: 83-139.
- Conner, J. K., & Rush, S. (1996). Effects of flower size and number on pollinator visitation to wild radish, *Raphanus raphanistrum*. *Oecologia*, 105: 509-516.
- Correia, M. C. R., Pinheiro, M. C. B., & Lima, H. A. D. (2005). Floral and pollination biology of *Arrabidaea conjugata* (Vell.) Mart. (Bignoniaceae). *Acta Botanica Brasilica*, 19: 501-510.
- Correia, M. C. R., Pinheiro, M. C. B., & Lima, H. A. D. (2006). Biologia floral e polinização de *Anemopaegma chamberlaynii* Bur. & K. Schum.(Bignoniaceae). *Lundiana*, 7: 39-46.
- De Nettancourt, D. (1977). Incompatibility in angiosperms. *Monographs on Theoretical and Applied Genetics*, 3.

- Duarte, M. O., Mendes-Rodrigues, C., Alves, M. F., Oliveira, P. E., & Sampaio, D. S. (2017). Mixed pollen load and late-acting self-incompatibility flexibility in *Adenocalymma peregrinum* (Miers) LG Lohmann (Bignoniaceae: Bignoniaceae). *Plant Biology*, 19:140-146.
- Duncan, D. H., Nicotra, A. B., Wood, J. T., & Cunningham, S. A. (2004). Plant isolation reduces outcross pollen receipt in a partially self-compatible herb. *Journal of Ecology*, 92: 977-985.
- Elzinga, J. A., Atlan, A., Biere, A., Gigord, L., Weis, A. E., & Bernasconi, G. (2007). Time after time: flowering phenology and biotic interactions. *Trends in Ecology & Evolution*, 22: 432-439.
- Engel, E. C., & Irwin, R. E. (2003). Linking pollinator visitation rate and pollen receipt. *American Journal of Botany*, 90: 1612-1618.
- Gandolphi, G., & Bittencourt Jr, N. S. (2010). Breeding system of the White Trumpet Tree: *Tabebuia roseo-alba* (Ridley) Sandwith (Bignoniaceae). *Acta Botanica Brasilica*, 24: 840-851.
- Gibbs, P. E. (2014). Late-acting self-incompatibility—the pariah breeding system in flowering plants. *New Phytologist*, 203: 717-734.
- Gibbs, P. E., & Bianchi, M. B. (1999). Does late-acting self-incompatibility (LSI) show family clustering? Two more species of Bignoniaceae with LSI: *Dolichandra cynanchoides* and *Tabebuia nodosa*. *Annals of Botany*, 84: 449-457.
- Gottsberger G, Silberbauer-Gottsberger I (2006). *Life in the Cerrado: a South American Tropical Seasonal Vegetation*. vol. II. Pollination and Seed Dispersal. Reta Verlag, Ulm, Germany.

- Guimarães, E., Di Stasi, L. C., & Maimoni-Rodella, R. D. C. S. (2008). Pollination biology of *Jacaranda oxyphylla* with an emphasis on staminode function. *Annals of botany*, *102*: 699-711.
- Hazlehurst, J. A., & Karubian, J. O. (2016). Nectar robbing impacts pollinator behavior but not plant reproduction. *Oikos*, *125*: 1668-1676.
- Inouye, D. W. (1980). The terminology of floral larceny. *Ecology*, *61*(5), 1251-1253.
- Irwin, R. E., & Brody, A. K. (1999). Nectar-robbing bumble bees reduce the fitness of *Ipomopsis aggregata* (Polemoniaceae). *Ecology*, *80*: 1703-1712.
- Irwin RE, P Howell, C Galen (2015) Quantifying direct vs. indirect effects of nectar robbers on male and female components of plant fitness. *J Ecol* *103*:1487–1497.
- Karron, J. D., & Mitchell, R. J. (2011). Effects of floral display size on male and female reproductive success in *Mimulus ringens*. *Annals of botany*, *109*: 563-570.
- Knight, T. M., Steets, J. A., Vamosi, J. C., Mazer, S. J., Burd, M., Campbell, D. R., ... & Ashman, T. L. (2005). Pollen limitation of plant reproduction: pattern and process. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.*, *36*: 467-497.
- Mallinger, R. E., & Prasifka, J. R. (2017). Bee visitation rates to cultivated sunflowers increase with the amount and accessibility of nectar sugars. *Journal of Applied Entomology*, *141*: 561-573.
- Maloof, J. E., & Inouye, D. W. (2000). Are nectar robbers cheaters or mutualists?. *Ecology*, *81*: 2651-2661.
- Mitchell, R. J. (1994). Effects of floral traits, pollinator visitation, and plant size on *Ipomopsis aggregata* fruit production. *The American Naturalist*, *143*: 870-889.
- Ohashi, K., & Thomson, J. D. (2009). Trapline foraging by pollinators: its ontogeny, economics and possible consequences for plants. *Annals of Botany*, *103*: 1365-1378.

- Oliveira, P. E., & Gibbs, P. E. (2000). Reproductive biology of woody plants in a cerrado community of Central Brazil. *Flora*, 195: 311-329.
- Quinalha, M. M. (2016). Influência das interações com abelhas mutualistas e antagonistas e da disponibilidade de recursos maternos sobre o sucesso reprodutivo de uma espécie de Bignoniaceae de cerrado. Dissertação de mestrado. Universidade Estadual Paulista.
- Quinalha, M. M., Nogueira, A., Ferreira, G., & Guimarães, E. (2017). Effect of mutualistic and antagonistic bees on floral resources and pollination of a savanna shrub. *Flora*, 232: 30-38.
- Rojas-Nossa, S. V., Sánchez, J. M., & Navarro, L. (2015). Effects of nectar robbing on male and female reproductive success of a pollinator-dependent plant. *Annals of botany*, 117: 291-297.
- Sampaio, D. S., Mendes-Rodrigues, C., Engel, T. B., Rezende, T. M., Bittencourt-Jr, N. S., & Oliveira, P. E. (2016). Pollination biology and breeding system of syntopic *Adenocalymma nodosum* and *A. peregrinum* (Bignoniaceae, Bignoniaceae) in the Brazilian savanna. *Flora-Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants*, 223: 19-29.
- Souza, C. V., Nepi, M., Machado, S. R., & Guimaraes, E. (2017). Floral biology, nectar secretion pattern and fruit set of a threatened Bignoniaceae tree from Brazilian tropical forest. *Flora*, 227: 46-55.
- Stephenson, A. G. (1981). Flower and fruit abortion: proximate causes and ultimate functions. *Annual review of ecology and systematics*, 12: 253-279.
- Sutherland, S. (1987). Why hermaphroditic plants produce many more flowers than fruits: experimental tests with *Agave mckelveyana*. *Evolution*, 41: 750-759.

- Vieira, M. F., Meira, R. M. S., Queiroz, L. D., & Neto, J. M. (1992). Polinização e reprodução de *Jacaranda caroba* (Vell.) DC (Bignoniaceae) em area de cerrado do sudeste brasileiro. In *Anais do VIII congresso da Sociedade Botanica de Sao Paulo* (Vol. 9, pp. 13-19).
- Zimmerman, M., & Cook, S. (1985). Pollinator foraging, experimental nectar-robbing and plant fitness in *Impatiens capensis*. *American Midland Naturalist*, 84-91.
- Zhang, Y., Wang, Y., & Guo, Y. (2007). Effects of nectar-robbing on plant reproduction and evolution. *Frontiers of Biology in China*, 2: 443-449.

CONSIDERAÇÕES FINAIS

Nessa tese nós utilizamos uma abordagem ampla e integradora para discutir os potenciais fatores relacionados ao baixo sucesso reprodutivo de espécies vegetais, utilizando duas espécies coocorrentes em formações savânicas de cerrado como modelo.

A partir dos dados obtidos nesse estudo, nós concluimos que o deslocamento temporal na fenologia de *J. caroba* e *J. decurrens* é importante já que elas compartilham os mesmos polinizadores e isso pode contribuir para sua coexistência, reduzindo a competição. Além disso, evidenciamos a importância de anúncios florais mais moderados, uma vez que estão relacionados a um maior sucesso reprodutivo nessas espécies vegetais. Assim, apesar de uma maior produção de flores conferir maior atratividade aos polinizadores, os mesmos visitam flores sequencialmente, depositando pólen da mesma planta nos estigmas e comprometendo a germinação de grãos de pólen provenientes de outras plantas. Nesse contexto, esse comportamento dos polinizadores é especialmente importante porque, apesar dessas espécies possuírem estratégias de prevenção da autogamia, o mecanismo vigente nesse processo é o de autoincompatibilidade de ação tardia (LSI). Esse mecanismo permite que os tubos polínicos se desenvolvam e penetrem os óvulos, mesmo que os pistilos sofram abscisão posteriormente, competindo com os grãos de pólen provenientes de outras plantas e comprometendo o sucesso reprodutivo nessas espécies.

Também buscamos elucidar a importância dos antagonistas nesse complexo sistema mutualista-planta-antagonista. Observamos que apesar desses agentes antagonísticos serem muito frequentes, eles aparentemente não interferem na polinização de *J. caroba* e *J. decurrens*. Ao avaliarmos o impacto do roubo de néctar nessas espécies, observamos que os danos causados por *Oxaea flavescens* não interferem na sinalização visual e na sinalização química aos polinizadores e os mesmos continuam

visitando indiscriminadamente flores com dano e intactas. Além disso, nós verificamos que todos os visitantes florais de *Jacaranda*, sejam eles mutualistas ou antagonistas, exploram o néctar igualmente em termos de volume. Isso sugere, que o sistema mutualista-planta-antagonista nessas espécies vegetais parece estar em equilíbrio.