

RESSALVA

Atendendo solicitação do(a) autor(a), o texto completo deste documento será disponibilizado somente a partir de 02/12/2027.



PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BIOLOGIA VEGETAL (INTERUNIDADES)

Ocorre facilitação mediada por polinizadores em espécies do gênero *Jacaranda* Juss. (Bignoniaceae) com florescimento sequencial?

Luan da Silva Vitto

Dissertação apresentada ao Instituto de Biociências, Câmpus de Botucatu, UNESP, para obtenção do título de Mestre no Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal Interunidades, entre o Instituto de Biociências do câmpus de Botucatu e Instituto de Biociências do câmpus de Rio Claro.

BOTUCATU – SP
2025



PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BIOLOGIA VEGETAL (INTERUNIDADES)

Ocorre facilitação mediada por polinizadores em espécies do gênero *Jacaranda* Juss. (Bignoniaceae) com florescimento sequencial?

Luan da Silva Vitto

Prof.^a Dr.^a Elza Maria Guimarães Santos

Dissertação apresentada ao Instituto de Biociências, Câmpus de Botucatu, UNESP, para obtenção do título de Mestre no Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal, Interunidades entre o Instituto de Biociências do câmpus de Botucatu e Instituto de Biociências do câmpus de Rio Claro.

BOTUCATU – SP
2025

V853o Vitto, Luan da Silva
Ocorre facilitação mediada por polinizadores em
espécies do gênero *Jacaranda* Juss. (Bignoniaceae) com
florescimento sequencial? / Luan da Silva Vitto. --
Botucatu, 2025
70 p. : tabs., fotos

Dissertação (mestrado) - Universidade Estadual Paulista
(UNESP), Instituto de Biociências, Botucatu
Orientadora: Elza Maria Guimarães Santos

1. Ecologia. 2. Relações animal-planta. 3. Fenologia
vegetal. 4. Polinização. I. Título.

ATA DA DEFESA PÚBLICA DA DISSERTAÇÃO DE MESTRADO DE LUAN DA SILVA VITTO, DISCENTE DO PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BIOLOGIA VEGETAL, DO INSTITUTO DE BIOCÊNCIAS - CÂMPUS DE BOTUCATU.

Aos 02 de dezembro de 2025, às 9h, por meio de Videoconferência, realizou-se a defesa de DISSERTAÇÃO DE MESTRADO de LUAN DA SILVA VITTO, intitulada **Ocorre facilitação mediada por polinizadores em espécies do gênero Jacaranda Juss. (Bignoniaceae) com florescimento sequencial?**. A Comissão Examinadora foi constituída pelos seguintes membros: Prof.^a Dr.^a ELZA MARIA GUIMARÃES SANTOS (Orientador(a) - Participação Virtual) do(a) Departamento de Biodiversidade e Bioestatística / UNESP / Câmpus de Botucatu - IBB, Pós-Doutoranda MARIA GABRIELA GUTIERREZ DE CAMARGO (Participação Virtual) do(a) CBioClima / Instituto de Biociências de Rio Claro - SP, Prof. Dr. LEONARDO GALETTO (Participação Virtual) do(a) Diversidad Biologica y Ecologia / Universidad Nacional de Cordoba, Facultad de CEF y Naturales, após a exposição pelo mestrando e arguição pelos membros da Comissão Examinadora que participaram do ato, de forma presencial e/ou virtual, o discente recebeu o conceito final: APROVADO. Nada mais havendo, foi lavrada a presente ata, que após lida e aprovada, foi assinada pelo(a) Presidente(a) da Comissão Examinadora.

Prof.^a Dr.^a ELZA MARIA GUIMARÃES SANTOS

AGRADECIMENTOS

Agradeço à Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) pelo financiamento da bolsa de estudos concedida.

Ao programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal Interunidades, por todo apoio.

À minha orientadora Prof.^a Dr.^a Elza Guimarães, pela dedicação em me proporcionar uma ótima formação profissional e pessoal.

À Priscila Tunes, por sua enorme ajuda em cada parte e processo deste trabalho, do começo ao fim.

Às minhas parceiras de laboratório e campo Maria Luiza Frigero e Hannelise Balduino, por todas nossas conversas, aventuras e aprendizados.

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

A todos os funcionários da Estação Ecológica de Santa Bárbara, por estarem sempre dispostos a ajudar.

Ao meu pai Marcos, um amante das flores, que batalhou dia após dia para que eu chegasse até aqui.

À minha mãe Beatriz, outra amante das flores, que sempre me incentivou a continuar.

Ao meu irmão Renan, que desde criança me faz acreditar em mim mesmo.

À minha companheira de vida Nivea, que compartilha seu amor comigo todos os dias e que me faz querer sempre seguir em frente.

Por fim, agradeço a mim mesmo, por almejar e alcançar meus sonhos

SUMÁRIO

RESUMO	6
ABSTRACT	7
INTRODUÇÃO GERAL	8
REFERÊNCIAS	10
CAPÍTULO 1: Caracteres florais de duas espécies de Jacaranda Juss. (Bignoniaceae) coocorrentes e com florescimento sequencial	13
RESUMO	14
INTRODUÇÃO.....	15
MATERIAIS E MÉTODOS.....	17
RESULTADOS	23
DISCUSSÃO	36
REFERÊNCIAS	41
CAPÍTULO 2: Efeito da distância física e da fenologia de duas espécies de Jacaranda Juss. (Bignoniaceae) sobre o sucesso reprodutivo e sobre o estabelecimento de interações planta-planta mediadas por polinizadores	48
RESUMO	49
INTRODUÇÃO.....	50
MATERIAIS E MÉTODOS.....	53
RESULTADOS	56
DISCUSSÃO	60
REFERÊNCIAS	63
CONSIDERAÇÕES FINAIS	69

RESUMO

Plantas que compartilham polinizadores estão sujeitas a interação planta-planta, especialmente quando coocorrem e possuem floração simultânea. Essas interações podem variar de facilitação à competição. Esses processos são mediados pelos polinizadores, por características das plantas e das assembleias vegetais, como distribuição espacial no ambiente, fenologia de floração, proximidade filogenética e similaridade de caracteres florais entre as espécies. Nesse contexto, plantas do gênero *Jacaranda* constituem um sistema de estudo interessante, já que coocorrem, possuem períodos de coflorescimento e flores com características similares. Seleccionamos duas espécies - *J. caroba* e *J. decurrens* - para investigar a similaridade de caracteres florais, verificar o compartilhamento de polinizadores, avaliar como a fenologia influencia a interação entre elas, determinar se a proximidade espacial afeta o sucesso reprodutivo de ambas e, por fim, identificar se ocorre interação de facilitação ou competição entre essas plantas, ambas mediada por polinizadores. Nossos resultados mostram que há diferença no tamanho das flores, nos parâmetros do néctar e na composição química dos compostos voláteis entre *J. caroba* e *J. decurrens*. A cor das flores das duas espécies também difere, embora essa diferença não seja perceptível às abelhas. Observamos ainda o compartilhamento de abelhas polinizadoras, possivelmente explicado pela sobreposição de floração e pela semelhança parcial dos caracteres florais. Também observamos que, embora haja diferença entre os picos e na distribuição temporal da floração das duas espécies, ocorre certa sobreposição de florescimento. Mostramos também que o compartilhamento de polinizadores pode resultar em visitas simultâneas às duas espécies durante o coflorescimento, o que poderia levar à limitação de pólen e impactar negativamente o sucesso reprodutivo das espécies vegetais. Entretanto, identificamos que a maior produção de frutos em ambas as espécies ocorre justamente durante o período de sobreposição de floração. Quanto ao efeito da proximidade sobre o sucesso reprodutivo, nossos resultados indicam que a reprodução sexuada de *J. caroba* provavelmente é facilitada por *J. decurrens*, uma vez que os indivíduos da primeira apresentaram maior frutificação quando próximos a indivíduos de *J. decurrens*, mesmo com a potencial limitação polínica. Enquanto isso, indivíduos da segunda não apresentaram variação em seu sucesso reprodutivo em função da distância a *J. caroba*. Em conjunto, nossos dados sugerem a ocorrência de um processo de facilitação entre as espécies de *Jacaranda*, que se dá pela sobreposição de florescimento e pela proximidade das plantas.

Palavras-chave: caracteres florais; competição; facilitação; interações planta-planta; *Jacaranda*; polinização por abelhas

ABSTRACT

Plants that share pollinators are often subjected to indirect interactions, especially when they co-occur and exhibit overlapping flowering periods. These interactions can range from facilitation to competition. Such processes are mediated by pollinators as well as by plant and assemblage traits, including spatial distribution, flowering phenology, phylogenetic relatedness, and similarity in floral traits among species. In this context, species of the genus *Jacaranda* constitute an informative study system, as they co-occur, display partially overlapping flowering periods, and exhibit similar floral traits. We selected two species—*J. caroba* and *J. decurrens*—to investigate the similarity of floral attractants, assess pollinator sharing, evaluate how phenology influences their interactions, determine whether spatial proximity affects the reproductive success of each species, and ultimately characterize the type of plant–plant interaction mediated by pollinators. Our results showed that *J. caroba* and *J. decurrens* differ in flower dimensions, nectar features, and floral volatile profiles. Their floral colors also differ, although this difference is not detectable by bees. We also observed the sharing of pollinating bees, likely explained by both flowering overlap and partial similarity of floral traits. In addition, the species exhibit distinct flowering peaks and temporal patterns of floral display, with some degree of overlap. We further demonstrate that pollinator sharing can result in sequential visitation between the two species, potentially leading to pollen limitation. We found that both species show their highest fruit production during the period of flowering overlap. Regarding the effect of spatial proximity on reproductive success, our results indicate that *J. caroba* is likely facilitated by *J. decurrens*, as it produces more fruits when located near individuals of that species, even with the potential pollen limitation. Meanwhile *J. decurrens* does not exhibit variation in reproductive success as a function of distance to *J. caroba*. Taken together, our findings suggest a facilitation process among *Jacaranda* species, occurring through the overlapping flowering and the proximity of plants.

Keywords: competition; bee-pollination; facilitation; floral traits; *Jacaranda*; plant–plant interactions

INTRODUÇÃO GERAL

Espécies de plantas que coocorrem e possuem floração simultânea podem compartilhar polinizadores, e esses animais podem atuar como mediadores de interações das espécies vegetais (Mitchell *et al.*, 2009). Tais interações podem variar em um *continuum* de facilitação a competição (Rathcke, 1983; Moeller, 2004; Mitchell *et al.*, 2009). Os processos de competição e facilitação podem ocorrer concomitantemente (Braun & Lortie, 2019), e seus resultados podem impactar a estruturação das comunidades (Sargent & Ackerly, 2008), a fenologia das plantas interagentes (Waser & Real, 1979; Moeller 2004; Elzinga *et al.*, 2007; Mitchell *et al.*, 2009), ou ainda o local em que o pólen é depositado no corpo do polinizador (Moeller 2004; Mitchell *et al.*, 2009).

As interações de facilitação ocorrem de forma direta ou indireta entre plantas, quando a aptidão de uma espécie influencia positivamente a aptidão de outra (Sargent & Ackerly, 2008; Braun & Lortie, 2019), podendo trazer benefícios ao sucesso reprodutivo de uma ou de ambas as espécies. Isso pode acontecer, por exemplo, quando uma planta auxilia na atração e/ou manutenção dos polinizadores compartilhados no ambiente (Rathcke, 1983; Johnson *et al.*, 2003; Moeller, 2004). O compartilhamento de polinizadores pode, por outro lado, gerar competição, também de forma direta ou indireta, reduzindo o sucesso reprodutivo das espécies envolvidas (Sargent & Ackerly, 2008). Isso ocorre, por exemplo, quando uma espécie atrai mais polinizadores em detrimento da espécie coocorrente, quando há redução geral na frequência de visitas, ou ainda quando ocorre deposição de pólen heteroespecífico (Rathcke, 1983; Johnson *et al.*, 2003; Moeller, 2004; Mitchell *et al.*, 2009).

Tanto as interações de facilitação quanto as de competição que são mediadas por polinizadores são influenciadas por características tanto das espécies individuais quanto das assembleias vegetais. Por exemplo, elas são mediadas pela distribuição espacial (Feldman *et al.*, 2004), podendo haver facilitação entre vizinhas próximas e competição entre manchas distantes (Hegland & Kudo, 2014; Schmid *et al.*, 2016). A fenologia também exerce influência nas interações planta-planta (Elzinga *et al.*, 2007). As épocas de floração podem ser mais síncronas em cenários de facilitação ou menos síncronas em competição (Waser, 1978; Moeller, 2004; Wolowski *et al.*, 2017), além da possibilidade de plantas que florescem primeiro influenciarem as que florescem em seguida (Waser, 1978; Ogilvie & Thomson, 2016). Outro fator influente é a proximidade filogenética, que pode levar à similaridade de sinais florais, ao coflorescimento e ao compartilhamento de polinizadores (van der Pijl; 1960; Bergamo *et al.*, 2018; Fantinato *et al.*, 2018). Essas características podem gerar competição entre espécies

aparentadas por conta da sobreposição de nicho (referências em Ha *et al.*, 2021) ou, em alguns casos, à facilitação (Moeller, 2004; Beltrán *et al.*, 2012).

Além dessas características, os atrativos florais são elementos importantes nas interações planta-polinizador e, conseqüentemente, nas interações planta-planta que compartilham esses mutualistas. Polinizadores são atraídos às flores pela emissão de sinais que indicam sua presença no ambiente (Varassin & Amaral-Neto, 2014). Caracteres como cor, tamanho, odor e o néctar também participam das interações planta-planta, mediadas pelos polinizadores, levando à facilitação ou competição entre as espécies vegetais (Benitez-Vieyra *et al.*, 2007; de Jager *et al.*, 2011; Ogilvie & Thomson, 2016; Tur *et al.*, 2016; Bergamo *et al.*, 2017).

As espécies *Jacaranda* Juss. apresentam proximidade filogenética (Ragsac *et al.*, 2019) e se caracterizam por alta similaridade floral, principalmente quanto a coloração, formato e presença de estaminódio conspicuo. Suas flores são tipicamente de coloração violeta-azulada, com cálice curto e campanulado de 5 lobos, e uma corola estreita acima do tubo basal, onde se localiza a câmara nectarífera; nesta região, encontra-se o nectário conspicuo em formato de disco, que circunda a base do ovário; as estruturas reprodutivas estão inseridas na porção interna superior da corola, promovendo a deposição nototribica de pólen; elas possuem também um estaminódio que desempenha diversas funções, como a emissão de odores, apresentação secundária de pólen e orientação visual através do contraste com a corola, além de diminuir o diâmetro do tubo, forçando o corpo dos polinizadores contra as estruturas reprodutivas (Gentry, 1992; Vieira *et al.*, 1992; Yanagizawa & Maimoni-Rodella, 2007; Guimarães *et al.*, 2008; Alcantara & Lohmann, 2010).

Essa similaridade floral em *Jacaranda* pode resultar na deposição de pólen em locais similares do corpo de seus polinizadores. Como as espécies do gênero são polinizadas exclusivamente por abelhas de médio a grande porte (Gentry, 1990), o compartilhamento de polinizadores pode levar à limitação polínica para as espécies interagentes, devido a deposição de pólen heteroespecífico ou ainda pela atração diferencial de polinizadores compartilhados, em que uma espécie que atrai mais mutualistas pode reduzir a carga de pólen coespecífico de outra planta coocorrente. Em *Jacaranda*, o fechamento estigmático permanente é conhecido (Milet-Pinheiro *et al.*, 2009), o que significa que polinizadores com cargas de pólen impuras podem afetar negativamente o sucesso reprodutivo da espécie.

Além da similaridade floral, espécies do gênero *Jacaranda*, como *J. caroba* e *J. decurrens*, apresentam florescimento sequencial com certa sobreposição (Souza, 2019) e coocorrência em áreas de Cerrado, onde se dispõem em manchas intraespecíficas e

interespecíficas. Somado a isso, o fato de essas espécies compartilharem polinizadores (Souza, 2019), as torna um modelo interessante para compreender o funcionamento das interações planta-planta mediadas por polinizadores e suas possíveis consequências ecológicas. Assim, nesse estudo visamos responder se ocorre facilitação mediada por polinizadores em espécies do gênero *Jacaranda* Juss. (Bignoniaceae) com florescimento sequencial.

No primeiro capítulo, investigamos se os caracteres florais de *J. caroba* e *J. decurrens* - relacionados às dimensões das flores, à sinalização visual e química e ao recurso trófico - são semelhantes entre as duas espécies, explicando o compartilhamento de polinizadores referido na literatura. Além disso, observamos quais são os visitantes florais exclusivos e compartilhados entre as duas espécies.

No segundo capítulo, apresentamos um estudo voltado a compreender como *J. caroba* e *J. decurrens* interagem por meio de seus polinizadores. Para isso, comparamos a fenologia de floração e investigamos se a proximidade física entre essas espécies influencia seus respectivos sucessos reprodutivos.

REFERÊNCIAS

- Alcantara, S. & Lohmann, L. G. (2010). Evolution of floral morphology and pollination system in Bignoniaceae (Bignoniaceae). *American Journal of Botany*, 97:782-796
- Beltrán, E.; Valiente-Banuet, A.; Verdú, M. (2012). Trait divergence and indirect interactions allow facilitation of congeneric species. *Annals of Botany*, 110:1369-1376
- Benitez-Vieyra, S.; Hempel de Ibarra, N.; Wertlen, A. M.; Cocucci, A. A. (2007). How to look like a mallow: evidence of floral mimicry between Turneraceae and Malvaceae. *Proceedings of the Royal Society B*, 274:2239-2248
- Bergamo, P. J.; Telles, F. J.; Arnold, S. E. J.; Brito, V. L. G. (2018). Flower colour within communities shifts from overdispersed to clustered along an alpine altitudinal gradient. *Oecologia*, 188:223-235
- Bergamo, P. J.; Wolowski, M.; Maruyama, P. K.; Vizentin-Bugoni, J.; Carneiro, L.; Sazima, M. (2017). The potential indirect effects among plants via shared hummingbird pollinators are structured by phenotypic similarity. *Ecology*, 98:1849-1858
- Braun, L. & Lortie, C. J. (2019). Finding the bees knees: A conceptual framework and systematic review of the mechanisms of pollinator-mediated facilitation. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 36:33-40
- de Jager, M. L.; Dreyer, L. L.; Ellis, A. G. (2011). Do pollinators influence the assembly of flower colours within plant communities? *Oecologia*, 166:543-553

- 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
- Fantinato, E.; Del Vecchio, S.; Giovanetti, M.; Acosta, A. T. R.; Buffa, G. (2018). New insights into plants co-existence in species-rich communities: The pollination interaction perspective. *Journal of Vegetation Science*, **29**:6-14
- Feldman, T. S.; Morris, W. F.; Wilson, W. G. (2004). When can two plant species facilitate each other's pollination? *Oikos*, **105**:197-207
- Gentry, A. H. (1990). Floristic Similarities and Differences between Southern Central America and Upper and Central Amazonia. In: Gentry, A. H. (Ed). Four Neotropical Rainforests. London: Yale University Press, p.141-157
- Gentry, A. H. (1992). Bignoniaceae: Parte II (Tribo Tecomeae). *Flora Neotropica*, pp. 1-370
- 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
- Ha, M. K.; Schneider, S. A.; Adler, L. S. (2021). Facilitative pollinator sharing decreases with floral similarity in multiple systems. *Oecologia*, **195**:273-286
- Hegland, S. J. & Kudo, G. (2014). Floral neighbourhood effects on pollination success in red clover are scale-dependent. *Functional Ecology*, **28**:561–568
- Johnson, S. D.; Peter, C. I.; Nilsson, A.; Ågren, J. (2003). Pollination success in a deceptive orchid is enhanced by co-occurring rewarding magnet plants. *Ecology* **84**:2919–2927
- Milet-Pinheiro, P.; Carvalho, A. T.; Kevan, P. G.; Schlindwein, C. (2009). Permanent stigma closure in Bignoniaceae: Mechanism and implications for fruit set in self-incompatible species. *Flora*, **204**:82-88
- Mitchell, R. J.; Flanagan, R. J.; Brown, B. J.; Waser, N. M.; Karron, J. D. (2009) New frontiers in competition for pollination. *Annals of Botany*, **103**:1403–1413
- Moeller, D. A. (2004). Facilitative Interactions Among Plants via Shared Pollinators. *Ecology*, **85**:3289-3301
- Ogilvie, J. E. & Thomson, J. D. (2016). Site fidelity by bees drives pollination facilitation in sequentially blooming plant species. *Ecology*, **97**:1442-1451
- Ragsac, A. C.; Farias-Singer, R.; Freitas, L. B.; Lohmann, L. G. Olmstead, R. G. (2019). Phylogeny of the neotropical tribe Jacarandae (Bignoniaceae). *American Journal of Botany*, **106**:1589-1601

- Rathcke, B. (1983). Competition and facilitation among plants for pollination. Real, L. (Ed.) *Pollination Biology*. London: Academic Press, pp. 305–329
- Sargent, R. D. & Ackerly, D. D. (2008). Plant–pollinator interactions and the assembly of plant communities. *Trends in Ecology & Evolution*, **23**:123–130
- Schmid, B.; Nottebrock, H.; Esler, K. J.; Pagel, J.; Pauw, A.; Böhning-Gaese, K.; Schurr, F. M.; Schleuning, M. (2016). Responses of nectar-feeding birds to floral resources at multiple spatial scales. *Ecography*, **39**:619–629
- Souza, C. V. (2019). 107 p. Fatores Associados ao Sucesso Reprodutivo de Duas Espécies Coocorrentes de Jacaranda Juss. (Bignoniaceae). Tese (Mestrado em Ecologia) – Instituto de Biociências de Botucatu – Universidade Estadual Paulista “Júlio de Mesquita Filho”, Botucatu
- Tur, C.; Sáez, A.; Traveset, A.; Aizen, M. A. (2016). Evaluating the effects of pollinator-mediated interactions using pollen transfer networks: Evidence of widespread facilitation in south Andean plant communities. *Ecology Letters*, **19**, 576–586
- van der Pijl, K. (1960). Ecological aspects of flower evolution I: phyletic evolution. *Evolution*, **14**:403–416
- Varassin, I. G. & Amaral-Neto, L. P. (2014). Atrativos. In: Rech, A. R.; Agostini, K.; Oliveira, P. E.; Machado, I. C. (Ed.) *Biologia da Polinização*. Rio de Janeiro: Editora Projeto Cultural, p. 151–168
- Vieira, M. F.; Meira, R. M. S. A.; Queiroz, L. P.; Meira Neto, J. A. A. (1992). Polinização e reprodução de Jacaranda caroba (Vell.) DC. (Bignoniaceae) em área de Cerrado do Sudeste Brasileiro. *Anais do 8º Congresso da Sociedade Botânica de São Paulo*: 13–19
- Waser, N. M. (1978). Competition for hummingbird pollination and sequential flowering in two Colorado wildflowers. *Ecology*, **59**:934–944
- Waser, N. M. & Real, L. A. (1979). Effective mutualism between sequentially flowering plant species. *Nature*, **281**:670–672
- Wolowski, M.; Carvalheiro, L.; Freitas, L. (2017). Influence of hummingbird-plant interactions on the structuring of plant and hummingbird communities. *Journal of Ecology*, **105**:332–344
- Yanagizawa, Y. A. N. P. & Maimoni-Rodella, R. C. S. (2007). Floral visitors and reproductive strategies in five melittophilous species of Bignoniaceae in Southeastern Brazil. *Brazilian Archives of Biology and Technology*, **50**:1043–1050