

UNIVERSIDADE FEDERAL DE MINAS GERAIS
Instituto de Ciências Biológicas
Programa de Pós-Graduação em Ecologia,
Conservação e Manejo da Vida Silvestre

Leticia Carvalho Boratto

**ATRAÇÃO VISUAL DE ABELHAS EM SAPUCAIAS (*Lecythis pisonis*): o display
floral afeta a visitação de flores?**

Belo Horizonte

2023

Leticia Carvalho Boratto

ATRAÇÃO VISUAL DE ABELHAS EM SAPUCAIAS (*Lecythis pisonis*): o display floral afeta a visitação de flores?

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-graduação em Ecologia, Conservação e Manejo da Vida Silvestre, do Instituto de Ciências Biológicas da Universidade Federal de Minas Gerais, como requisito para obtenção do título de Mestre.

Orientador: Prof. Dra. Tatiana Garabini Cornelissen

Coorientadores: Dr. Theo Rolla Paula Mota e Prof. Dra. Yasmine Antonini Itabaiana

Belo Horizonte

2023

043

Boratto, Letícia Carvalho.

Atração visual de abelhas em Sapucaias (*Lecythis pisonis*): o display floral afeta a visitação de flores? [manuscrito] / Letícia Carvalho Boratto. – 2023.
40 f. : il. ; 29,5 cm.

Orientador: Prof. Dra. Tatiana Garabini Cornelissen. Coorientadores: Dr. Theo Rolla Paula Mota e Prof. Dra. Yasmine Antonini Itabaiana.

Dissertação (mestrado) – Universidade Federal de Minas Gerais, Instituto de Ciências Biológicas. Programa de Pós-Graduação em Ecologia Conservação e Manejo da Vida Silvestre.

1. Ecologia. 2. Lecythidaceae. 3. Abelhas. 4. Interação ecológica. I. Cornelissen, Tatiana Garabini. II. Mota, Theo Rolla Paula. III. Itabaiana, Yasmine Antonini. IV. Universidade Federal de Minas Gerais. Instituto de Ciências Biológicas. V. Título.

CDU: 502.7



UNIVERSIDADE FEDERAL DE MINAS GERAIS
INSTITUTO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA, CONSERVAÇÃO E MANEJO DA VIDA SILVESTRE



Ata da Defesa de Dissertação

Nº 453

Entrada: 2021/2

Leticia Carvalho Boratto

No dia 27 de novembro de 2023, às 14:00 horas, por videoconferência, teve lugar a defesa de dissertação de mestrado no Programa de Pós-Graduação em Ecologia, Conservação e Manejo da Vida Silvestre, de autoria do(a) mestrando(a) Leticia Carvalho Boratto, orientando(a) do Professor Tatiana Garabini Cornelissen, intitulada: **“Atração visual de abelhas em sapucaias (*Lecythis pisonis*): o display floral afeta a visitação de flores?”**. Abrindo a sessão, o(a) Presidente da Comissão, Doutor(a) Tatiana Garabini Cornelissen, após dar a conhecer aos presentes o teor das normas regulamentares do trabalho final, passou a palavra para o(a) candidato(a) para apresentação de seu trabalho. Estiveram presentes a Banca Examinadora composta pelos Doutores: Marina do Vale Beirão (UFMG), Leticia Fernanda Ramos Leite (UFMG) e demais convidados. Seguiu-se a arguição pelos examinadores, com a respectiva defesa do(a) candidato(a). Após a arguição, apenas os senhores examinadores permaneceram no recinto para avaliação e deliberação acerca do resultado final, sendo a decisão da banca pela:

Aprovação da dissertação, com eventuais correções mínimas e entrega de versão final pelo orientador diretamente à Secretaria do Programa, no prazo máximo de 30 dias;

Reprovação da dissertação (marcar se é a primeira ou segunda reprovação): *primeira reprovação segunda reprovação

*Conforme o disposto no Artigo 80 da Resolução Complementar do CEPE/UFMG Nº 02/2017, de 04 de julho de 2017, caso seja a primeira reprovação, poderá ser concedido, a critério do Colegiado de Curso, um prazo para a realização de nova defesa de tese.

Nada mais havendo a tratar, o Presidente da Comissão encerrou a reunião e lavrou a presente ata, que será assinada por todos os membros participantes da Comissão Examinadora.

Belo Horizonte, 27 de novembro de 2023.

Assinatura dos Membros da Banca Examinadora



Documento assinado eletronicamente por **Letícia Fernanda Ramos Leite**, Usuária Externa, em 29/11/2023, às 11:08, conforme horário oficial de Brasília, com fundamento no art. 5º do [Decreto nº 10.543, de 13 de novembro de 2020](#).



Documento assinado eletronicamente por **Marina do Vale Beirão**, Usuária Externa, em 29/11/2023, às 17:52, conforme horário oficial de Brasília, com fundamento no art. 5º do [Decreto nº 10.543, de 13 de novembro de 2020](#).



Documento assinado eletronicamente por **Tatiana Garabini Cornelissen**, Membro, em 15/01/2024, às 14:18, conforme horário oficial de Brasília, com fundamento no art. 5º do [Decreto nº 10.543, de 13 de novembro de 2020](#).



A autenticidade deste documento pode ser conferida no site https://sei.ufmg.br/sei/controlador_externo.php?acao=documento_conferir&id_orgao_acesso_externo=0, informando o código verificador 2848262 e o código CRC F8056802.

RESUMO

As interações inseto-planta são moldadas evolutivamente pela relação com o ambiente, que por sua vez influencia nas características funcionais das plantas. Em um contexto espacial considerando a distribuição de recursos, as abelhas forrageiam de forma a aumentar seu *fitness* maximizando a obtenção do recurso e minimizando o tempo e energia gastos no forrageamento. As relações mutualísticas entre insetos e plantas têm um papel na evolução das características ou traços funcionais das plantas, como por meio da sinalização visual. As abelhas localizam e utilizam os recursos na paisagem utilizando pistas ou sinais visuais e olfativos, sendo a comunicação visual importante para a detecção dos estímulos e para as preferências das abelhas em forragear ou não em determinada mancha de recursos. As Sapucaias (*Lecythis pisonis*) foram utilizadas neste trabalho experimental com objetivo de verificar a influência do conjunto de folhas e flores formando um possível atrativo visual, na visitação floral por diferentes espécies de abelhas. Foram avaliados a quantidade de visitas aos ramos em que folhas coloridas em volta das flores foram removidas, reduzindo assim o display de atração, em relação a ramos intactos em árvores de Sapucaias no município de Belo Horizonte. Para isso foram feitas filmagens das interações entre abelhas e flores, possibilitando a identificação de guildas funcionais de abelhas, duração da visita e comportamento. As visitas foram realizadas por dez morfoespécies de abelhas, com maior frequência de abelhas de pequeno porte. Não encontramos diferença das variáveis analisadas entre as inflorescências com atrativo visual (*display*) representado pelas folhas não-verdes e flores em comparação com apenas as flores. O tamanho do atrativo visual considerando uma distância local para as abelhas não alterou a visitação floral, mas as folhas rosas são visualmente distinguíveis das flores pelas abelhas, o que deve guiar a localização do recurso a curtas distâncias no fundo de folhas não-verdes. Desta forma podemos supor que outra escala visual atua na atração de abelhas grandes polinizadoras de *L. pisonis* e que características florais sejam utilizadas na decisão do forrageio pelas abelhas em Sapucaias.

Palavras-chave: Atração visual; Forrageio; *Lecythis pisonis*; Lecythidaceae; Visitação floral; Abelhas.

ABSTRACT

Plant-insect interactions are evolutionarily shaped by the environment and it influences plant functional traits. In a spatial context considering the resource distribution, bees forage to increase their fitness by maximizing the acquisition of the resource and by minimizing the foraging time and energy costs. Mutualistic relationships between insects and plants have a role in character evolution and plant functional traits, such as through visual signaling. Bees can find resources in the landscape using visual or olfactory cues, and visual communication is important to detect stimuli and bees' preferences for foraging or not in a given patch. The Sapucaia trees (*Lecythis pisonis*) were used in this experimental study to investigate the influence of the combination of leaves and flowers, forming a potential visual attractant, on floral visitation by different bee species. The number of visits to branches when coloured leaves around flowers were removed in relation to intact branches in Sapucaias trees in Belo Horizonte municipality was evaluated. The visits were conducted by ten morphospecies of bees, with a higher frequency of small-sized bees. We found no difference in the number of visits, duration of visit and behaviour of bees interacting with Sapucaia flowers by removing non-green leaves. The size of the display, considering the close distance to bees, did not change visitation, but the pink leaves are visually distinguishable from the flowers, which should guide the location of the resource at short distances against the background of non-green leaves. In this way, we can assume that another scale attracts large bees that pollinate *L. pisonis* and that bees in Sapucaias use floral characteristics in their foraging decision.

Keywords: Visual attraction; Foraging; *Lecythis pisonis*; Lecythidaceae; Flower visitation; Bees.

SUMÁRIO

1. INTRODUÇÃO	9
2. MÉTODOS	14
<i>2.1 Sistema de estudo</i>	<i>14</i>
<i>2.2 Coleta de dados</i>	<i>15</i>
<i>2.3 Análises Estatísticas</i>	<i>20</i>
3. RESULTADOS	20
4. DISCUSSÃO	25
5. CONCLUSÃO	31
REFERÊNCIAS	32
ANEXOS	38

1. INTRODUÇÃO

Interações entre insetos e plantas envolvem um *continuum* de formas de exploração de recursos, da pilhagem (roubo) de recurso até os mutualismos, que beneficiam ambos os organismos interagentes. A distribuição dos recursos entre e dentre indivíduos determina muitas vezes a forma como os organismos encontram recompensas nutricionais e as variações no forrageio entre e dentre manchas (Grab et al. 2019, Peralta et al. 2023). Além disso, há uma variedade de estratégias reprodutivas das plantas e um *trade-off* da alocação dos recursos para distintas funções para garantir a reprodução (Roddy et al. 2021). Insetos polinizadores - como as abelhas, moscas e borboletas - se orientam em busca de recursos usando pistas visuais e olfativas, muitas vezes de maneira simultânea, de forma que tanto as cores quanto o odor das flores podem ser igualmente importantes para determinar a preferência de polinizadores (Lucas-Barbosa et al. 2015). Traços florais como a cor (e.g., Trunschke et al. 2021, Erickson & Pessoa 2022), a forma (Arnon et al. 2009, Solís-Montero & Vallejo-Marin 2017), o tamanho (Teixido et al. 2018, Kuppler & Kotowska 2021), o odor (Wong et al. 2023), e a quantidade e qualidade dos recursos florais ofertados (Cartar, 2004, Rowe et al. 2020) têm sido extensivamente estudados e sugere-se a importância tanto de organismos mutualistas quanto antagonistas na evolução do *display* floral (Roddy et al. 2021). Os polinizadores, por exemplo, detectam as flores via diferentes canais sensoriais, como a visão e o olfato, e associam as pistas visuais e olfativas com o recurso ofertado pelas flores (Milet-Pinheiro et al. 2012, van der Kooi et al. 2023), influenciando assim a direção da interação e o sucesso reprodutivo das plantas.

Como as abelhas encontram recursos tanto em paisagens naturais e/ou modificadas tem sido o alvo de inúmeros estudos (e.g., Boscolo et al. 2017, Hartel &

Steffan-Dewenter 2014, Youngstead & Keighron 2023) que avaliam as interações neste contexto. Sugere-se que para localizar o recurso durante o seu forrageio, as abelhas identificam e usam pistas que permitem distinguir recursos recompensadores, normalmente através de pistas visuais e olfativas (Burger et al. 2010).

O contexto espacial dos recursos é de certa forma integrado com as pistas sensoriais e em escalas mais locais os polinizadores podem explorar combinações específicas de cor e odor de maneira a maximizar o forrageio e selecionar flores com recompensas. Entretanto, a comunicação visual e olfativa entre plantas e polinizadores também pode ocorrer em escalas mais amplas como a das comunidades de plantas (Wong et al. 2023) e na escala da paisagem (Boscolo et al. 2017), de forma que a aparência dos indivíduos, a concentração dos recursos, o *display* floral dos indivíduos, e o contraste ou *background* das flores em relação às outras partes das plantas podem influenciar a quantidade de visitas e o tempo dispendido em uso do recurso.

O efeito da coloração das folhas de plantas em interações de herbivoria e predação estão estabelecidos na literatura, sugerindo que folhas coloridas (não-verdes) podem funcionar como uma estratégia anti-herbivoria ou uma estratégia para maximizar a predação de insetos herbívoros (Kursar et al. 1992). Entretanto, o contraste da folhagem com as flores, e a força seletiva do *background* ("pano de fundo") das flores nas plantas ainda é pouco avaliado no contexto das interações mutualísticas entre insetos e plantas. Assim, explorar de maneira experimental como os polinizadores encontram recursos em paisagens que oferecem múltiplos sinais olfativos e visuais, muitas vezes contrastantes, auxilia no entendimento da pressão seletiva causada pelo ambiente e pela paisagem na maximização da busca e encontro de recursos.

A conversão de ambientes naturais a centros urbanos está entre as mais drásticas alterações da paisagem, com mudanças que vão desde a supressão da vegetação a

alterações bióticas e abióticas (Ayers et al. 2021), com consequente perda de biodiversidade e mudanças na composição de espécies, tanto de plantas quanto de insetos (Elmqvist et al. 2013, Cornelissen et al. 2023). Porém, na última década, muitos estudos passaram a explorar o potencial das cidades como refúgio para a diversidade biológica sendo esta alvo do planejamento urbano atualmente (Aronson et al. 2017, Oke et al. 2021). Estudos apontam espaços urbanos como potenciais refúgios para abrigar populações de abelhas (Hall et al. 2017, Silva et al. 2023), e os jardins urbanos, se bem planejados, contribuem para a manutenção das espécies nesses ecossistemas e o fornecimento do serviço ecossistêmico, como a polinização. Sabe-se que os polinizadores, mesmo em ambientes modificados como as cidades, utilizam pistas na paisagem para localizar a mancha do recurso a longas distâncias, além de utilizarem pistas visuais a curtas distâncias durante a visitação floral, como os guias de néctar e os centros escuros chamados de *bull's eye* (Hansen et al. 2012). Alguns atributos das cores são utilizados pelos polinizadores para localização do recurso, como os contrastes cromático e acromático (van der Kooi et al. 2022). O contraste cromático determina quais cores são crípticas ou conspícuas em um ambiente (Endler, 1993, Martins et al. 2021a) e experimentos indicam que quanto maior o contraste entre a flor e o *background*, maior é a frequência de aproximações de visitantes florais (Lunau et al. 1996) e a duração da visita é maior (Mitchell et al. 2004). Cores mais conspícuas, ou seja, que apresentam um contraste maior com o fundo são bem discriminadas aos olhos de polinizadores e dispersores de sementes (Renoult et al. 2013). Ou seja, evolutivamente, o fundo no qual as cores são vistas exerceu uma pressão seletiva aos olhos dos visitantes florais e estes contrastes podem ser otimizados em diferentes tipos de vegetação (Martins et al. 2021b). As abelhas podem utilizar pistas a diferentes distâncias de um objeto, utilizando um processamento global e local da imagem (Avarguès-Weber et al. 2015).

Nesse contexto, utilizamos o sistema de estudo formado por uma planta de distribuição tropical - *Lecythis pisonis* (Lecythidaceae) - popularmente conhecida por Sapucaia e que apresenta folhas coloridas (não verdes) na fenofase da floração (Figura 1). Sugerimos e testamos experimentalmente duas hipóteses. A primeira hipótese é de que as folhas rosa de Sapucaias aumentam o *display* floral em relação às folhas verdes. Assim predizemos que folhas rosas junto às flores desempenhariam um papel de atrativo visual, com baixo contraste cromático entre as estruturas em um modelo de visão global de polinizadores, e menor contraste entre folhas rosas e flores do que entre folhas verdes e flores. Uma vez que ocorre uma mudança gradual na coloração das folhas e flores de Sapucaias em um período relativamente curto, avaliamos o perfil de refletância de flores e folhas em diferentes cores e construímos modelos de percepção de cores para as abelhas. Nossa segunda hipótese é de que a visitação floral por polinizadores será maior em flores com um fundo rosa do que sem o fundo rosa. Nós predizemos que (i) haverá maior quantidade de visitas nos ramos com folhas rosas junto de flores (ii) a duração das visitas será maior e (iii) haverá maior número total de aproximações, pouso e manipulação das flores nos ramos com folhas rosa. Para testar essas hipóteses, caracterizamos as interações dos visitantes florais em indivíduos adultos de Sapucaias, visando entender o papel das folhas rosas como possível componente para atração das abelhas em um experimento em que removemos as folhas rosa de ramos com flores e comparamos com ramos floridos em que as folhas rosas foram mantidas. Dessa forma, testamos se as folhas rosadas das Sapucaias maximizam a coloração rosa e roxa das flores, funcionando como um grande *display* na paisagem, influenciando positivamente o encontro de recursos e a visitação dos polinizadores em cidades. Por fim, avaliamos ainda se o tamanho das abelhas influencia na frequência de interações com flores, hipotetizando que a paisagem urbana

funcione como um filtro ambiental para abelhas de grande porte, reduzindo assim sua frequência de ocorrência nas flores de Sapucaias.

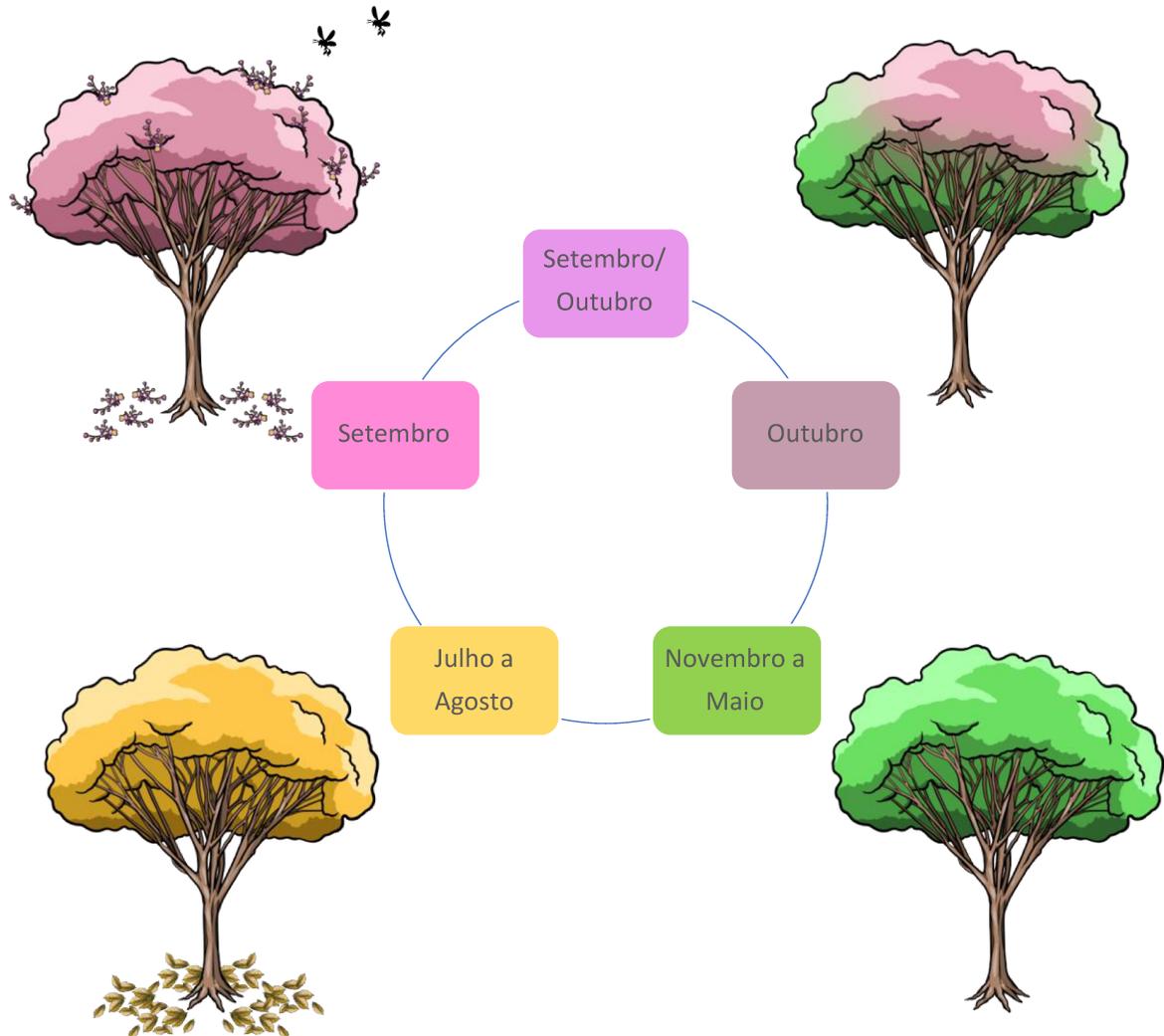


Figura 1. Representação esquemática da fenologia de Sapucaia (*Lecythis pisonis*, Lecythidaceae) indicando a troca de cor das folhas durante as estações do ano. As folhas cor de rosa são encontradas quando as plantas refolham, na transição entre as estações seca e chuvosa e coincidem com a florada nessa espécie, durando cerca de um mês (setembro). Entre novembro a maio (estação chuvosa) as árvores apresentam a copa completamente verde e na estação seca e fria as árvores ficam amareladas e perdem as folhas.

2. MÉTODOS

2.1 Sistema de estudo

A espécie estudada, *Lecythis pisonis* (Lecythidaceae), é uma árvore da Mata Atlântica e da Amazônia, com até 50m de altura. As folhas têm a margem crenada, e apresentam mudança de coloração ao longo do desenvolvimento. Ao brotarem, na transição entre a estação seca e chuvosa e início da primavera, as folhas apresentam coloração rosa (Figura 1), devido ao fenômeno conhecido como "*delayed greening*" que pode ser caracterizado pela falta de clorofila nos tecidos foliares no início do desenvolvimento destas (Kursar et al. 1992). As antocianinas, pigmentos vegetais que dão colorações rosa e vermelha às estruturas, são o principal pigmento presente nessa fase. A fase das folhas com coloração rosa coincide com a florada nessa espécie e gradualmente, as folhas adquirem a coloração esverdeada e os frutos são formados (Smith, 2020). As flores estão dispostas em inflorescência em racemos, apresentam cor roxa, rosa e branca nas pétalas e no capuz estaminal. A floração acontece no mês de setembro, junto com a emergência de folhas novas e coloridas.

Este estudo foi conduzido em áreas verdes urbanas em Belo Horizonte, Minas Gerais, Brasil. Nesta cidade há presença de cerca de 500 mil indivíduos de árvores de diversas espécies, distribuídas pelos diferentes espaços urbanos e em torno de 200 indivíduos de sapucaias (Belo Horizonte, 2021), várias delas plantadas em caráter ornamental. Foram selecionadas algumas áreas de acordo com a presença de Sapucaias, localizadas principalmente na região Centro Sul e Pampulha, onde se registra o maior adensamento dessas árvores na cidade. Todos os indivíduos de Sapucaia selecionados para esse estudo estavam localizados dentro do perímetro urbano, em regiões residenciais e dentro da Universidade Federal de Minas Gerais, campus Pampulha (Material Suplementar S1), totalizando quinze indivíduos adultos em floração.

2.2 Coleta de dados

Experimento de visitação floral em ramos controle e tratamento

Este estudo foi conduzido nos meses de setembro e outubro de 2022. Para avaliar o efeito da coloração das folhas rosa juntamente com as flores, nos 15 indivíduos de *L. pisonis* foram marcados dois ramos em partes distintas da copa que apresentavam características semelhantes em termos de folhagem rosa e flores. Nesses indivíduos, dois tratamentos foram aplicados: 1) a remoção das folhas rosa ao redor das flores em um dos ramos (ramo experimental) e 2) a manutenção das folhas rosa ao redor das flores em outro ramo (ramo controle). A remoção das folhas rosa foi feita através de poda com podão telescópico e contou-se o número de flores em cada um dos ramos controle e experimental. Estes ramos eram espaçados no mínimo 2 metros entre si e foram filmados simultaneamente com câmeras GoPro Hero9®, posicionadas em uma haste adaptada durante 30 minutos (Figura 2). As filmagens foram feitas em dias não chuvosos e claros, após a antese da flor, entre 9 e 14 horas. Foram feitas duas amostragens em cada árvore, em horários distintos, na parte da manhã e no início da tarde e todas as 15 árvores foram filmadas pelo menos uma vez durante o tempo estimado. Os ramos controle e tratamento foram assim avaliados de forma pareada e filmados simultaneamente, no mesmo intervalo de tempo e nas mesmas condições. Foram contabilizados também o número de flores abertas em cada ramo filmado e a quantidade de flores de coloração roxa (flores novas) e brancas (flores velhas).



Figura 2. Coleta de dados em sapucaias na paisagem urbana de Belo Horizonte, MG. Em A) Folhas de coloração rosa e verde em indivíduo de sapucaia no mês de outubro de 2022; B) Detalhes da inflorescência de sapucaia e coloração rosa das folhas coincidindo com a florada; C) e D) Filmagem de ramos de sapucaia com e sem as folhas cor de rosa.

Análise dos vídeos em ramos controle e tratamento

As filmagens dos ramos totalizaram 25h e 21 minutos. Os vídeos foram avaliados em laboratório e quantificou-se variáveis associadas à visitação floral em ramos com e sem as folhas rosas. Para testar o efeito da cor das folhas rosa de Sapucaia foram calculados 1) o número de visitas florais por insetos, 2) o tempo de visita e 3) o comportamento dos visitantes em ramos nos dois tratamentos. O número de visitas foi representado pela interação com as flores ou aproximação ao ramo, não necessariamente tocando estames ou estaminoides. De todas as abelhas que visitaram as flores, contabilizamos a duração da visita em segundos. Em amostras com visitas realizadas apenas pelo polinizador dessa espécie - *Xylocopa sp.* - considerou-se a média dessas visitas para comparação dos grupos controle e tratamento. O comportamento das abelhas visitantes foi classificado em uma das três categorias: aproximação, pouso ou manipulação do recurso. As abelhas poderiam apenas se aproximar dos ramos, pousar na flor em qualquer uma de suas partes florais (por exemplo, pétala ou botão floral) ou manipulação floral quando a abelha busca o recurso no estaminoide ou toca as estruturas reprodutivas. A identificação taxonômica dos visitantes foi feita a nível de gênero quando a imagem permitia essa resolução para identificação. As abelhas filmadas foram classificadas em três categorias de acordo com o tamanho: abelhas pequenas (<5mm), abelhas médias (5 a 10 mm) e abelhas grandes (>10mm) (Silveira et al. 2002). Indivíduos que não foram identificados nas filmagens e apenas morfotipados não foram avaliados em termos de tamanho corporal.

Avaliação das cores de folhas e flores de sapucaias

Para construir curvas de refletância de folhas e flores de sapucaias, utilizamos 6 indivíduos adultos que possuíam folhas e flores em todas as fases de desenvolvimento.

Para as flores, utilizamos as partes florais consideradas visualmente mais atrativas aos polinizadores, como a corola e o capuz estaminal e também as estruturas onde se localizam os recursos e estruturas reprodutivas (estaminoides e estames). Para as folhas, usamos folhas rosa e folhas verdes de um mesmo indivíduo coletadas simultaneamente, totalizando 18 flores, 18 folhas rosa e 18 folhas verdes dos mesmos 6 indivíduos. Foram medidas 4 estruturas florais e folhas de duas cores, utilizando 3 repetições em flores e folhas diferentes. As flores e folhas foram coletadas em campo, acondicionadas em isopores e transportadas ao laboratório. As medidas de refletância foram feitas com o auxílio de um espectrofotômetro (USB2000+UV-VIS-ES, Ocean Optics), com um ângulo de 45° da superfície circular de 3mm² a ser medida. A distância entre a superfície e o detector de luz foi colocado a 0.5cm utilizando um suporte (RPH-1, Ocean Optics). A iluminação foi fornecida com uma fonte de luz de xênon pulsante (PX-2, 220–750 nm, Ocean Optics). Uma cor branca de referência feito de Spectralon® (WS-1-SL, Ocean Optics Inc.) foi usada para calibrar as medidas de refletância e usou-se o software SpectraSuite (Ocean Optics) para o processamento.

Para avaliar os padrões de refletância de folhas e flores da sapucaia e a importância dessas para as abelhas visitantes, utilizamos o modelo hexagonal de visão tricromática proposto para himenópteros (Chittka et al. 1992), já que a presença de fotorreceptores para UV, azul e verde é um traço bem conservado neste grupo (Peitsch et al. 1992). O limiar de discriminação de cores utilizado foi de 0.07 unidades de hexágono, conforme estabelecido em estudos comportamentais e psicofísicos com abelhas dos gêneros *Apis* e *Bombus* (Dyer et al. 2006). O contraste entre as estruturas florais e as folhas das sapucaias foi avaliado pela distância entre os loci cromáticos de cada estrutura (e.g., pétalas) e o centro do modelo do hexágono (cor do fundo: folhagem). A distância euclidiana entre os loci de duas estruturas florais (Delta S) também foi analisada como medida de contraste

entre as mesmas. Foram utilizados como a cor do fundo (onde ocorre adaptação visual nos mecanismos de visão) folhas rosas ou as folhas verdes de sapucaia, com o objetivo de testar como as flores são distinguíveis para as abelhas nestas diferentes situações. Vale ressaltar que o fundo verde foi usado de forma hipotética, uma vez que as flores da sapucaia sempre florescem no fundo de folhas rosa. O objetivo deste modelo hipotético foi testar se o fundo de folhagem rosa poderia oferecer maior ou menor contraste das estruturas florais de sapucaia em relação a um fundo de folhagem verde, convencional nas angiospermas. Além disso, considerando uma visão a longa distância das abelhas, as manchas de folhagem rosa podem aparecer sobre um fundo de folhagem verde, considerando uma escala espacial mais abrangente. Dessa forma, modelizamos a visão das abelhas em duas distâncias diferentes da fonte de recursos: à curta distância com o fundo de folhas rosas (visão local) e a longa distância com o fundo de folhas verdes (visão global).

O contraste do receptor foi calculado a partir da excitação que as estruturas geravam nos cones S, M e L (S= sensíveis a comprimentos de onda curto $\lambda_{\max} = 344$ nm, M= sensíveis a comprimentos de onda médio $\lambda_{\max} = 436$ nm e L= sensível a comprimento de onda longo; $\lambda_{\max} = 544$ nm) dividido pela excitação gerada pela cor do fundo (verde ou rosa). A cor do fundo foi usada como o ponto acromático, em que não há contraste com um objeto de mesma cor. Os valores perto de 1.0 possuem menos contraste do que valores distantes de 1.0, o que foi obtido pela divisão do valor de excitação normalizada para cada fotorreceptor do objeto e do fundo (Dyer et al. 2008). As análises foram feitas utilizando o software R 4.2.1 (2022), e o pacote *pavo* (Maia et al. 2019).

2.3 Análises Estatísticas

Para avaliar o efeito da presença de folhas cor de rosa nas variáveis associadas à visita de polinizadores, utilizamos modelos lineares generalizados mistos (GLMMs) avaliando cada variável resposta das abelhas separadamente. Utilizamos a variável identidade da árvore como fator aleatório em todos os modelos e as variáveis resposta foram o número de visitas, o tempo de visita e o comportamento dos visitantes enquanto a variável preditora foi o tratamento (ramos com ou sem as folhas rosa). Como não houve diferença significativa entre o número de flores presentes nos ramos entre tratamentos, essa variável foi excluída das análises. As diferentes amostragens de um mesmo indivíduo em dias diferentes foram somadas antes de serem incorporadas nos modelos. Para os dados de número de visitas utilizou-se a distribuição binomial negativa do tipo II (`nbinom2`), para dados de duração das visitas foi usada a distribuição gamma e para comportamento foi utilizada a distribuição binomial. Utilizamos os pacotes `lme4` e `glmmTMB` (Brooks et al. 2017) no software R para a condução das análises.

3. RESULTADOS

Visitação em flores de sapucaias por abelhas

Foram registradas um total de 156 interações de abelhas com sapucaias, e pelo menos 10 morfoespécies de abelhas foram encontradas nas flores. Destas interações, 82 foram observadas nos ramos com folhas cor de rosa e 74 nos ramos em que as folhas cor de rosa foram removidas. Entretanto, apenas uma fração das abelhas pôde ser classificada

por tamanho a partir da identificação do gênero. A maioria das interações foi feita por abelhas pequenas não polinizadoras de Sapucaia, como *Trigona spinipes* e outras abelhas consideradas de tamanho pequeno na literatura como as do gênero *Tetragona*. *Apis mellifera* e *Xylocopa* sp. tiveram uma frequência similar e menor de interações do que abelhas pequenas, que apareceram interagindo cerca de quatro vezes mais que abelhas médias e grandes (Tabela 1). Em diversas vezes observou-se a presença de *Xylocopa* sp. ao redor das árvores, mas nem sempre essas interações foram de fato capturadas nos vídeos e registradas nos ramos marcados e filmados das sapucaias. Também foi observada a presença de abelhas *Bombus* sp., *Centris* sp., *Augochlora* sp. e algumas espécies de Meliponini. Outros insetos também foram observados interagindo com as flores, como vespas, moscas e formigas.

Tabela 1. Proporção de visitas por abelhas pequenas, médias e grandes nos ramos controle (com folhas cor de rosa) e tratamento (folhas cor de rosa removidas) de sapucaias. O tamanho das abelhas foi classificado de forma categórica de acordo com Silveira *et al.* (2002).

Tamanho da abelha	Número de visitas		Visitas
	Ramos Controle	Ramos Tratamento	
Pequena (<10mm)	22 (71%)	28 (66.6%)	50
Média (entre ≤ 10 e ≤ 15 mm)	7 (22.5%)	5 (11.9%)	12
Grande (> 15 mm)	2 (6.5%)	9 (21.4%)	11
	Total= 31	Total= 42	Total= 73

Visitação floral em ramos com diferentes cores de *background*

O número de visitas por abelhas em flores de sapucaias nos ramos com folhas rosa e sem folhas rosa não foi diferente (Chi = 0.0039, d.f.=1, p = 0.95, Figura 3A). O número médio de visitas por abelhas nos ramos controle e tratamento foi de 3.26 ± 1.11 (EP) e 2.92 ± 0.93 (EP), respectivamente. O número de flores totais e flores roxas (não senescentes) não foi diferente entre as amostras e, portanto, a taxa de visitação pôde ser comparada entre os ramos controle e tratamento (Material Suplementar S2).

As abelhas permaneceram em média 36.96 ± 10.39 (EP) segundos visitando as flores dos ramos controle e 28.15 ± 11.46 (EP) segundos visitando as flores dos ramos tratamento (Figura 4B). Houve grande variação no tempo de visita e permanência das abelhas nas flores, mas considerando o tempo médio das visitas, não houve diferença significativa entre os ramos controle e tratamento (Chi = 0.2931, p= 0.588). As abelhas do gênero *Xylocopa*, reportadas como polinizadoras desta espécie, permaneceram por menos tempo que a média geral de tempo de visita por todas as abelhas nos ramos (Figura 4B). A frequência de aproximações, pouso e manipulações das flores também não foi diferente entre os tratamentos (Figura 4C) (Aproximação: Chi= 0.766, d.f. = 1, p = 0.38; Pouso: Chi=0.460, d.f.=1, p=0.49; Manipulação: Chi = 0.193, d.f.=1, p=0.66).

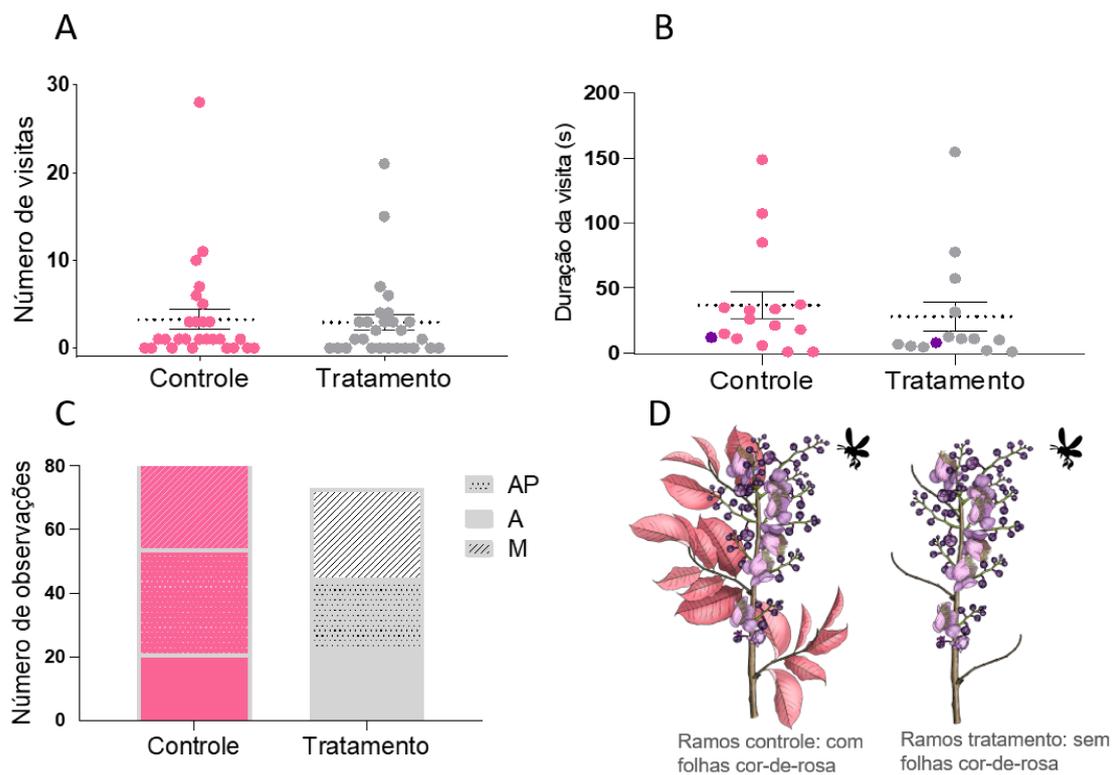


Figura 3. Visitação floral em Sapucaias em dois tratamentos (ramos com folhas rosa = controle, ramos sem folhas rosa = tratamento). Em (A) o número de visitas e (B) a média da duração da visita das abelhas em sapucaias. Cada ponto representa uma árvore e o número de visitas total em cada grupo (controle e tratamento). Pontos roxos indicam média de tempo de visita de *Xylocopa sp.* A duração da visita possui um número menor de pontos devido às amostragens com zero visitas. Em (C), número de observações de cada tipo de comportamento (A= Aproximação, AP= Aproximação e pouso, M=Manipulação) nos ramos do controle e nos ramos do tratamento. Em (D) uma representação dos ramos controle e tratamento.

Cores de flores e folhas de sapucaia e modelos visuais das abelhas

As folhas rosas possuem dois picos de refletância, um entre 400 e 500nm (luz na faixa do azul) e outro entre 600 e 700nm (luz na faixa do vermelho) (Figura 4A). As folhas verdes possuem um pico entre 500 e 600 nm. As folhas rosas de sapucaia apresentaram perfil de refletância claramente distinto (Figura 4A). Em relação às estruturas da flor, o capuz estaminal e a pétala - estruturas importantes no *display floral* para atração de polinizadores- possuem curvas espectrais similares, com picos de

refletância entre 400 e 500nm e maior porcentagem de refletância entre 600 e 700nm (Figura 4A). Esta última faixa de comprimento de onda é pouco visível para as abelhas. Cabe ressaltar que há refletância da luz ultravioleta (300 a 400nm) nas pétalas e no capuz estaminal, estruturas de cor violeta aos olhos humanos (Figura 4A). Anteras e estaminoides, estruturas de coloração amarelada aos olhos humanos, possuem perfil de refletância similar, com refletância crescente a partir de $\sim 350\text{nm}$ (UV), atingindo um máximo entre 500 e 700nm (Figura 4A).

Em um cenário de visão global em vegetação natural ou mesmo na paisagem urbana, as folhas verdes compõem o fundo da paisagem e possuem um contraste de 0.214 e 0.256 unidades de hexágono com as folhas rosa e a pétala, respectivamente (Figura 4B), com contraste maior no receptor médio para azul (Material Suplementar S3). Em uma visão local dos ramos floridos de sapucaia, os padrões de refletância espectral das pétalas e do capuz estaminal possuem considerável semelhança ao padrão do fundo de folhas rosa (Figura 4A), sendo distinguíveis para as abelhas, com contrastes de 0.182 e 0.195 unidades de hexágono (Figura 4B). A discriminação cromática destas estruturas florais em fundo de folhas rosa envolve principalmente o contraste do receptor UV (Material Suplementar S3), visto que a flor, mas não as folhas rosas refletem luz na faixa do UV (Figura 4A). A folha verde plotada no hexágono foi utilizado para comparar as distâncias (Delta S) entre as estruturas florais e cada fundo. Os menores valores de Delta S de 0.182 e 0.195 das pétalas e do capuz estaminal, respectivamente, indica que essas estruturas são mais semelhantes às folhas rosas e se contrastam mais com as folhas verdes, que possuem Delta S maior com as estruturas florais.

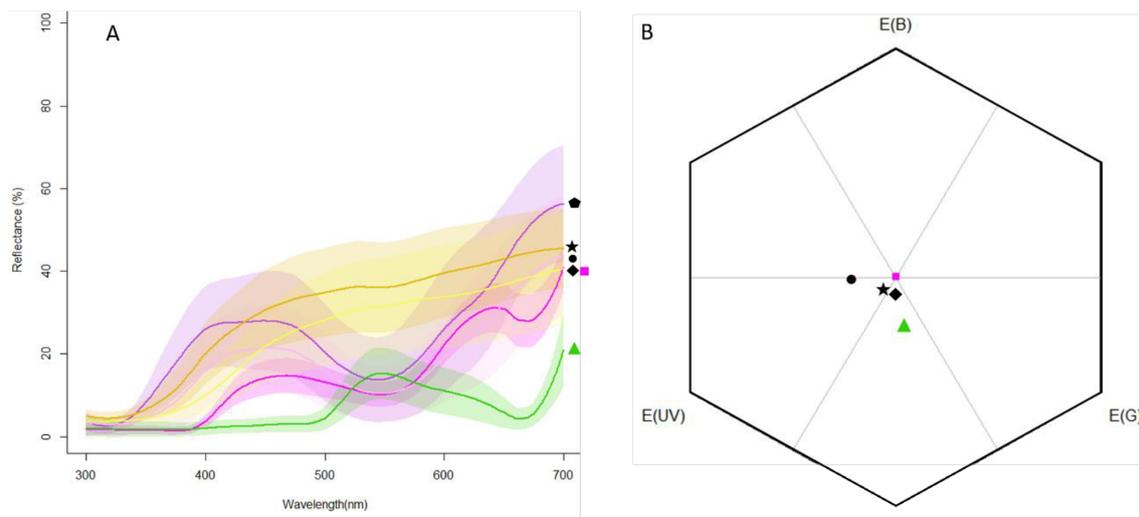


Figura 4. Perfis de refletância de folhas e flores de Sapucaias. Em (A) curva de refletância da folha rosa (■) e folha verde (▲) da Sapucaia, e das partes externas e internas da flor, pétala (●), capuz estaminal (◆), antera (◆) e estaminoide (★). (B) Localização das cores das folhas e flor de Sapucaia no modelo visual de abelhas. Cada ponto representa a média calculada para pétala, capuz estaminal, antera, estaminoide no fundo de folha rosa. O capuz estaminal está sobreposto à pétala, por isso o símbolo não aparece na figura. As anteras se localizam na região verde-UV e estaminódios e pétalas na região UV.

4. DISCUSSÃO

As plantas normalmente usam sinais de cores para a comunicação com animais (Lev-Yadun 2016), sejam esses mutualistas como o caso das abelhas polinizadoras, ou antagonistas, como o caso dos florívoros, herbívoros e predadores. A cor das flores tem sido extensivamente estudada como fator importante na evolução das interações entre animais e flores (Reverté et al. 2016, Roddy et al. 2021) mas a observação de que as folhas coloridas também podem influenciar na polinização ainda não foi abordada na literatura ecológica dos mutualismos. Observamos que *Lecythis pisonis* é visitada por uma diversidade de abelhas, com interações que possuem grande variação tanto no tempo de visita, quanto na manipulação e uso do recurso e também no tamanho de abelhas que

visitam as flores. *Xylocopa* são reportadas como polinizadores de *L. pisonis* (Mori et al. 1981), e os gêneros de abelhas de tamanho grande (Silveira et al. 2002) polinizam as espécies irmãs de *L. pisonis*. As castanheiras *Bertholletia excelsea* no norte do país tiveram como potenciais polinizadores espécies do gênero *Centris*, *Eulaema*, *Eufriesea* e *Xylocopa* (Cavalcante et al. 2012). Uma espécie de planta do Cerrado, *Eschweilera nana*, é polinizada por abelhas grandes, dos gêneros *Bombus*, *Centris*, *Epicharis*, *Eufriesea*, *Eulaema* e *Xylocopa* (Potascheff et al. 2014). Nossos resultados indicam que, apesar das folhas cor de rosa aumentarem o *display* floral por apresentarem menor contraste com as flores que as folhas verdes, não há diferença na visitação de abelhas em ramos sem as folhas cor de rosa, indicando que na escala avaliada, a cor das folhas não influencia na forma que as abelhas encontram as flores na paisagem.

A frequência da visitação de abelhas em flores é influenciada pelo contexto da paisagem e a distribuição dos recursos em diferentes escalas (Peralta et al. 2023). Diversos traços funcionais influenciam múltiplas dimensões ecológicas, desde a performance de um indivíduo no ambiente (traços de resposta, Jenkins et al 2007), as interações entre as espécies (traços de interações, Bartomeus et al. 2016) e a contribuição para processos ecológicos (traços de efeitos, Foldesi et al. 2021). Nesse estudo avaliamos as cores de folhas de Sapucaias como um traço de resposta, de interação e também de serviço ecossistêmico prestado por abelhas. A cor rosa das folhas em Sapucaias indica um acúmulo de antocianinas e ausência de clorofila e está comumente associada à fotoproteção das folhas na estação seca e fria, como ocorre com plantas da região temperada (e.g., Archetti 2009, Renner & Zonner 2019) evidenciando assim que pode ser um traço de resposta às características do ambiente. Estudos anteriores em plantas com folhas coloridas (não-verdes) sugerem que insetos herbívoros consomem em menor frequência e menor intensidade folhas coloridas de algumas Angiospermas (e.g., Green

et al. 2015, Menzies et al. 2016), indicando que a cor das folhas pode ser um traço de interação com antagonistas. Para as Sapucaias, entretanto, um estudo anterior (Gomes & Cornelissen 2022) realizado em áreas antropizadas mostrou que não há diferenças na herbivoria em folhas cor de rosa, folhas em transição e folhas completamente verdes, indicando que a cor pode não ser um traço importante de interação com insetos antagonistas. Para os insetos mutualistas como as abelhas em Sapucaias, nossos resultados experimentais indicaram que a cor pode não ser um traço de efeito (serviço ecossistêmico da polinização), uma vez que não houve diferenças na visita e comportamento das abelhas em ramos em que as folhas rosas foram excluídas. O fato de folhas cor de rosa e flores co-ocorrerem nas Sapucaias pode indicar, entretanto, que tal traço funcional realmente maximiza o *display* floral, como corroborado pelos diagramas de refletância que construímos para as flores e folhas e também as análises de contrastes (Delta) de flores com fundo de folhas rosa e fundo de folhas verdes. Apesar de plantas com folhas cor de rosa indicarem uma possibilidade de maior *display* floral e aumento da chance de polinizadores encontrarem o recurso - o que pode ser especialmente importante em paisagens urbanas - nossos resultados mostram que as abelhas não respondem a esse aumento do *display* na escala de visão avaliada e na escala manipulada (ramos). Tanto os ramos com folhas cor-de-rosa ao redor das flores quanto os ramos sem essas folhas receberam um número semelhante de visitas de abelhas e tempo semelhante de visita. Esses resultados contradizem nossa hipótese inicial de que as folhas cor-de-rosa aumentariam a atratividade floral e a visitação de abelhas e sugerimos algumas explicações possíveis para essa ausência de diferença na escala avaliada. Uma delas é que as abelhas podem não ser atraídas por características das folhas, como a cor e formato, ou podem não perceber a diferença entre ramos com e sem folhas cor-de-rosa e sim detectar a presença da árvore como um todo (escala maior). Outra possível explicação é que outros

fatores, como a disponibilidade de néctar e pólen nas flores, ou a presença de outras plantas co-ocorrentes na paisagem podem ter influenciado a escolha das abelhas. A presença de abelhas e outros visitantes (moscas e borboletas) em outras inflorescências que não aquelas manipuladas e filmadas em cada indivíduo de Sapucaia sugere que os polinizadores podem ser atraídos por outras características das flores, como a quantidade e a qualidade do recurso ofertado a nível da flor, o que guiaria diferenças na visitação e comportamento de manipulação dentre as flores em uma mesma inflorescência ou entre inflorescências de uma mesma planta ou entre plantas na paisagem. Além disso, diversos estudos têm mostrado a importância da vizinhança em comunidades vegetais para a seleção de recursos principalmente por insetos herbívoros (e.g., Kim & Underwood 2015, Huang et al. 2017) e por polinizadores (e.g., Bruckman & Campbell 2014, Fitch et al. 2022). Diferentes composições das comunidades vegetais em torno das Sapucaias amostradas e manipuladas em nosso estudo podem ser responsáveis por adicionar ruído à seleção das plantas para forrageio por abelhas em escalas maiores, como a das paisagens urbanas e merece ser examinada com cautela. A presença de outras espécies de plantas que também oferecem recursos para abelhas generalistas na vizinhança das Sapucaias pode ser responsável pela ausência de diferenças na visitação entre os ramos em uma escala mais local.

Características visuais como cor estão ligadas à sinalização de recurso, o que é bem evidenciado para atração de plantas que ofertam néctar (Ortiz et al. 2020). Em *Tibouchina pulchra* (Melastomataceae), espécie de árvore da Mata Atlântica, há sinalização do recurso a diferentes distâncias visuais para abelhas, em um sistema que os padrões de cores dessa espécie com retenção das flores velhas são preferidos pelas abelhas na hora de decidir o forrageio, enquanto a menores distâncias as abelhas são direcionadas ao recurso honestamente, de forma que as abelhas reconhecem as flores velhas e flores

novas, com recurso (Brito et al. 2015). Já em outros sistemas, como da planta *Costus arabicus*, os morfotipos brancos e vermelhos possuem diferença na visitação por polinizadores com diferentes capacidades visuais, explicado pela atratividade mediada pelas cores e não por preferência do polinizador por uma cor específica (Bergamo et al. 2015). Outros estudos mostram a diferença na percepção visual por abelhas em flores de uma espécie quando estão com ou sem recursos, em que após a depleção do néctar há mudança da cor da flor (veja de Melo et al. 2018). As abelhas possivelmente não distinguem as flores da Sapucaia de suas folhas a longas distâncias e, portanto, as folhas poderiam servir como *display* na escala da árvore ou da paisagem. Considerando uma visão global (de longe), abelhas claramente distinguem as folhas cor de rosa do fundo (background) de folhas verdes. Pode ser que a uma distância na escala da paisagem as Sapucaias sejam localizadas pelo contraste cromático na faixa do azul, em uma paisagem verde ou cinza, já que as folhas rosas e flores refletem na região da luz azul e da verde, e não apenas na região da luz verde. Estudos mostram que esta faixa de luz é muito utilizada na localização das flores em um ambiente (Dyer et al., 2016), em que há uma preferência inata de abelhas como *Tetragonula carbonaria* por flores com maior contraste cromático nesta região do espectro. O contraste do receptor S para ultravioleta parece ter maior importância na localização do recurso a curta distância, devido a refletância das flores nesta faixa, enquanto que as folhas rosas não possuem o mesmo padrão. Assim, o contraste cromático acontece nesta região. Isso quer dizer que em uma visão local (de perto) as abelhas distinguem o fundo de folhas rosas das flores, onde se localizam os recursos, utilizando principalmente a região UV do espectro. Os estaminoides se contrastam bem com capuz estaminal e pétalas, significando que em uma visão bem local as abelhas podem utilizar o contraste para localização do recurso no fundo violeta da flor.

As cores têm um papel central na atração dos polinizadores (Ortiz et al. 2020), mas com base nos resultados deste estudo, sugerimos que outros aspectos devem ser explorados em pesquisas futuras para entender melhor a relação entre as folhas cor-de-rosa da árvore *Lecythis pisonis* e a visitação de abelhas às flores. Deve-se avaliar, por exemplo, se a presença de folhas cor-de-rosa afeta outros polinizadores, como borboletas ou pássaros, comumente vistos nas plantas estudadas. Isso poderia ajudar a entender se a estratégia das folhas coloridas é específica para abelhas ou se também atrai outros polinizadores. Seria indicado também realizar experimentos controlados em condições de laboratório para eliminar possíveis influências externas, como condições climáticas ou mesmo a competição com outras plantas por polinizadores, a depender da comunidade de plantas no entorno das sapucaias. Isso permitiria uma análise mais precisa do efeito das folhas cor-de-rosa na visitação de abelhas às flores. Outros traços florais que são importantes para as abelhas visitantes e polinizadoras, como a disponibilidade de néctar e também o tamanho das flores devem ser avaliados (nesse estudo controlamos apenas pelo número de flores nas inflorescências filmadas) uma vez que tais traços florais podem também ter um impacto maior na visitação de abelhas do que a presença das folhas cor-de-rosa. Tal conjunto de características das flores, dos indivíduos e da paisagem poderia fornecer *insights* sobre quais características florais e ambientais são mais importantes na atração de polinizadores.

Embora nossos resultados não tenham confirmado nossa hipótese inicial de que as folhas cor-de-rosa aumentariam a atratividade floral e a visitação de abelhas às flores de *L. pisonis* na escala espacial aqui avaliada, eles fornecem uma base para pesquisas futuras na área de interações entre insetos e plantas mediadas pela cor e têm implicações importantes para o manejo adequado de paisagens urbanas modificadas.

5. CONCLUSÃO

Neste trabalho avaliamos a visitação floral em Sapucaias para testar experimentalmente se o tamanho do *display* influencia na interação das abelhas com as Sapucaias. Levantamos o questionamento de se as folhas rosas afetariam a interação, ao remover as folhas coloridas dos ramos. A nova condição colocada para atração das abelhas mostrou que há uma plasticidade na localização do recurso, que independe do tamanho de *display* da planta na escala do ramo. A atração das abelhas em Sapucaias pode acontecer em uma visão global, em que uma mancha rosa é localizada no meio natural ou urbano. Dessa forma, é possível pensar que a distribuição das Sapucaias na cidade tem influência no comportamento das abelhas que a localizam e utilizam o recurso. Além disso, podemos dizer que após localizar o recurso, as abelhas são guiadas utilizando o canal ultravioleta no contraste com a folha rosa. Mostramos como uma planta que muda de cor durante a fenofase de floração não utiliza as folhas não-verdes como um *display* de atração visual para abelhas de pequeno, médio e grande porte. Podemos supor que outros fatores são preponderantes na interação, como características florais ou a composição de espécies na paisagem.

REFERÊNCIAS

- Archetti, M., 2009. Classification of hypotheses for the evolution of autumn colours. *Oikos* 118, 328–333. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2008.17164.x>.
- Aronson, M.F.J., Lepczyk, C.A., Evans, K.L., Goddard, M.A., Lerman, S.B., MacIvor, J.S., Nilon, C.H., Vargo, T., 2017. Biodiversity in the city: key challenges for urban green space management. *Front. Ecol. Env.* 15, 189-196. <https://doi.org/10.1002/fee.1480>.
- Arnon, R., Kesar, T., Hempel de Ibarra, N., Cohen, D., Shmida, A., 2009. Learning of colored targets with vertical and horizontal components by bumblebees (*Bombus terrestris* L.). *Israel J. Plant Sci.* 57, 193-201.
- Avarguès-Weber, A., Dyer, A.G., Ferrah, N., Giurfa, M., 2015. The forest or the trees: Preference for global over local image processing is reversed by prior experience in honeybees. *Proc. R. Soc. B* 282. <https://doi.org/10.1098/rspb.2014.2384>.
- Ayers, A.C., Rehan, S.M., 2021. Supporting bees in cities: How bees are influenced by local and landscape features *Insects*, 12, 1-18. <https://doi.org/10.3390/insects12020128>.
- Bartomeus, I., Gravel, D., Tylianakis, J. M., Aizen, M.A., Dickie, I.A., Bernard-Verdier, M., 2016. A common framework for identifying linkage rules across different types of interactions. *Funct. Ecol.* 30, 1894–1903. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.12666>.
- Belo Horizonte, P. de B.H., 2021. Inventário das árvores de Belo Horizonte-SIIA BH. <https://prefeitura.pbh.gov.br/meio-ambiente/inventario-das-arvores> (accessed 12 November 2023).
- Bergamo, P.J., Rech, A.R., Brito, V.L.G., Sazima, M., 2016. Flower colour and visitation rates of *Costus arabicus* support the 'bee avoidance' hypothesis for red-reflecting hummingbird-pollinated flowers. *Funct. Ecol.* 30, 710-720. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.12537>.
- Blaauw, B.R., Isaacs, R., 2014. Larger patches of diverse floral resources increase insect pollinator density, diversity, and their pollination of native wildflowers. *Basic and Applied Ecology* 15, 701-711. <https://doi.org/10.1016/j.baae.2014.10.001>.
- Boscolo, D., Tokumoto P.M., Ferreira P.A., Ribeiro J.W., Santos J.S.D., 2017. Positive responses of flower visiting bees to landscape heterogeneity depend on functional connectivity levels. *Perspectives in Ecology and Conservation* 15, 18-24. <https://doi.org/10.1016/j.pecon.2017.03.002>.
- Brito, V.L.G., Weynans, K., Sazima, M., Lunau, K., 2015. Trees as huge flowers and flowers as oversized floral guides: The role of floral color change and retention of old flowers in *Tibouchina pulchra*. *Frontiers in Plant Science*, 6, 1-10. <https://doi.org/10.3389/fpls.2015.00362>.
- Brooks, M., Kristensen, K., van Benthem, K., Magnusson, A., Berg, C., Nielsen, A., Skaug, H., Mächler, M., Bolker, B., 2017. *glmmTMB* Balances Speed and Flexibility Among Packages for Zero-inflated Generalized Linear Mixed Modeling. *R Journal*, 9, 378-400. <https://doi.org/10.32614/RJ-2017-066>.
- Bruckman, D., Campbell, D.R., 2014. Floral neighborhood influences pollinator assemblages and effective pollination in a native plant. *Oecologia*, 176(2), 465-76. <https://doi.org/10.1007/s00442-014-3023-6>.

- Burger, H., Dötterl, S., Ayasse, M., 2010. Host-plant finding and recognition by visual and olfactory floral cues in an oligolectic bee. *Funct. Ecol.* 24, 1234-1240. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2010.01744.x>.
- Cartar, R.V., 2004. Resource tracking by bumble bees: responses to plant-level differences in quality. *Ecology* 85(10), 2764-2771. <https://doi.org/10.1890/03-0484>.
- Cavalcante, M.C., Oliveira, F.F., Maués, M.M., Freitas, B.M., 2014. Pollination Requirements and the Foraging Behavior of Potential Pollinators of Cultivated Brazil Nut (*Bertholletia excelsa* Bonpl.) Trees in Central Amazon Rainforest. *Psyche*, doi:10.1155/2012/978019.
- Chittka, L., 1992. A The colour hexagon: a chromaticity diagram based on photoreceptor excitations as a generalized representation of colour opponency. *J. Comp. Physiol. A*, 170, 533-543. <https://doi.org/10.1007/BF00199331>.
- Cornelissen, T., Lourenço, G.M., Costa, F.V., Boaventura, M.G., Pignataro, T., Lima, J., Vieira, S., Dolabela, B., 2023. In Angeoletto, F., Tryjanowski, P., Fellowes, M. (Eds.), *Ecology of Tropical Cities: Natural and Social Sciences Applied to the Conservation of Urban Biodiversity*. Springer Nature Publishers (In press).
- de Melo, B.T., Mota, T., Schlindwein, C., Antonini, Y., Oliveira, R., 2018. Floral colour change in *Byrsonima variabilis* (Malpighiaceae) as a visual cue for pollen but not oil foraging by oil-collecting bees. *Sci. Nat.* 105. <https://doi.org/10.1007/s00114-018-1572-y>.
- Dyer, A.G., Neumeyer, C., 2005. Simultaneous and successive colour discrimination in the honeybee (*Apis mellifera*). *J. Comp. Physiol. A*, 191, 547-557. <https://doi.org/10.1007/s00359-005-0622-z>.
- Dyer, A.G., 2006. Bee discrimination of flower colours in natural settings by the bumblebee species *Bombus terrestris* (Hymenoptera: Apidae). *Entomol. Gen.* 28, 257–268. <https://doi.org/10.1127/entom.gen/28/2006/257>.
- Dyer, A.G., Spaethe, J., Prack, S., 2008. Comparative psychophysics of bumblebee and honeybee colour discrimination and object detection. *J. Comp. Physiol. A*, 194, 617-627. <http://10.1007/s00359-008-0335-1>.
- Dyer, A.G., Boyd-Gerny, S., Shrestha, M., Lunau, K., Garcia, J.E., Koethe, S., Wong, B.B.M., 2016. Innate colour preferences of the Australian native stingless bee *Tetragonula carbonaria* Sm. *J. Comp. Physiol. A*, 202, 603-613. <https://doi.org/10.1007/s00359-016-1101-4>.
- Erickson, M.F., Pessoa, D.M.A., 2022. Determining factors of flower coloration. *Acta Botanica Brasilica*, 36, e2021abb0299. <https://doi.org/10.1590/0102-33062021abb0299>.
- Elmqvist, T., Fragkias, M., Goodness, J., Güneralp, B., Marcotullio, P.J., McDonald, R.I., Parnell, S., Schewenius, M., Sendstad, M., Seto, K.C., Wilkinson, C., 2013. *Urbanization, Biodiversity and Ecosystem Services: Challenges and Opportunities*. Springer, London. https://doi.org/10.1007/978-94-007-7088-1_11.
- Endler, J., 1993. The Color of Light in Forests and Its Implications. *Ecological Monographs*, 63(1), 1–27.

Fitch, G., Gonzalez, J., Oana, A. M., Oliver, M., Vandermeer, J., 2022. Integrating effects of neighbor interactions for pollination and abiotic resources on coffee yield in a multi-strata agroforest. *Biotropica*, 54, 1226–1237. <https://doi.org/10.1111/btp.13145>.

Földesi, R., Howlett, B. G., Grass, I. and Batáry, P., 2021. Larger pollinators deposit more pollen on stigmas across multiple plant species – a meta-analysis. *J. Appl. Ecol.* 58, 699–707. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.13798>.

Grab, H., Brokaw, J., Anderson, E., Gedlinske, L., Gibbs, J., Wilson, J., Loeb, G., Isaacs, R., Poveda, K., 2019. Habitat enhancements rescue bee body size from the negative effects of landscape simplification. *Journal of Applied Ecology*, 56, 2144-2154. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.13456>.

Green, J.P., Foster, R., Wilkins, L., Osorio, D., Hartley, S.E. 2015. Leaf Colour as a Signal of Chemical Defence to Insect Herbivores in Wild Cabbage (*Brassica oleracea*). *PLoS One* 10(9), e0136884. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0136884>.

Gomes, S., Cornelissen, T., 2022. Dano foliar por insetos em Sapucaias (*Lecythis pisonis*): Coloração da folha como defesa anti-herbivoria? Dissertação (Mestrado em Ciências Biológicas) – Instituto de Ciências Biológicas, Universidade Federal de Minas Gerais, Belo Horizonte, 2022.

Hall, D. M., Camilo, G. R., Tonietto, R. K., Ollerton, J., Ahrné, K., Arduser, M., Ascher, J. S., Baldock, K. C. R., Fowler, R., Frankie, G., Goulson, D., Gunnarsson, B., Hanley, M. E., Jackson, J. I., Langellotto, G., Lowenstein, D., Minor, E. S., Philpott, S. M., Potts, S. G., ... Threlfall, C. G., 2017. The city as a refuge for insect pollinators. *Conservation Biology* 31(1), 24–29. <https://doi.org/10.1111/cobi.12840>.

Hansen, D. M., Van der Niet, T., Johnson, S. D., 2012. Floral signposts: testing the significance of visual ‘nectar guides’ for pollinator behaviour and plant fitness. *Proc. R. Soc. B.* 279, 634–639. <https://doi.org/10.1098/rspb.2011.1349>.

Härtel, S., Steffan-Dewenter, I., 2014. Ecology: Honey Bee Foraging in Human-Modified Landscapes. *Current Biology* 24(11), 524-526. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2014.04.052>.

Huang, W., Zwimpfer, E., Hervé, M.R., Bont, Z., Erb, M., 2018. Neighbourhood effects determine plant–herbivore interactions below-ground. *J Ecol.* 106, 347–356. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12805>.

Jenkins, D. G., Brescacin, C. R., Duxbury, C. V., Elliott, J. A., Evans, J. A., Grablow, K. R., Hillegass, M., Lyon, B. N., Metzger, G. A., Olandese, M. L., Pepe, D., Silvers, G. A., Suresch, H. N., Thompson, T. N., Trexler, C. M., Williams, G. E., Williams, N. C. and Williams, S. E., 2007. Does size matter for dispersal distance? *Global Ecol. Biogeogr.* 16, 415–425. <https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2007.00312.x>

Kim, T.N., Underwood, N., 2015. Plant neighborhood effects on herbivory: damage is both density and frequency dependent. *Ecology*, 96: 1431-1437. .

- Kuppler, J., Kotowska, M.M., 2021. A meta-analysis of responses in floral traits and flower–visitor interactions to water deficit. *Glob Change Biol* 27, 3095-3108. <https://doi.org/10.1111/gcb.15621>.
- Kursar, T. A., Coley, P. D., 1992. Delayed Greening in Tropical Leaves: An Antiherbivore Defense? *Biotropica*, 24(2), 256-262. <https://doi.org/10.2307/2388520>.
- Lev-Yadun, S., 2016. Visual Signaling by Plants to Animals *via* Color, in: *Defensive (anti-herbivory) Coloration in Land Plants*. Springer, Cham, 25-26. https://doi.org/10.1007/978-3-319-42096-7_11.
- Lucas-Barbosa, D., Sun, P., Hakman, A., Beek, T.A., Loon, J.J.A., Dicke, M., 2015. Visual and odour cues: plant responses to pollination and herbivory affect the behaviour of flower visitors. *Funct. Ecol.* 431-441. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.12509>.
- Lunau, K., Wacht, S., Chittka, L., 1996. Colour choices of naïve bumble bees and their implications for colour perception. *J. Comp. Physiol. A* 178, 477-489. <https://doi.org/10.1007/BF00190178>.
- Maia, R., Gruson, H., Endler, J.A., White, T.E., 2019. *pavo 2*: New tools for the spectral and spatial analysis of colour in R. *Methods Ecol Evol.* 10, 1097–1107. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.13174>.
- Martins, A.E., Arista, M., Morellato, L.P.C., Camargo, M.G.G., 2021a. Color signals of bee-pollinated flowers: the significance of natural leaf background. *American Journal of Botany*, 108, 788-797. <https://doi.org/10.1002/ajb2.1656>.
- Martins, A.E., Camargo, M.G.G., Morellato, L.P.C., 2021b. Flowering Phenology and the Influence of Seasonality in Flower Conspicuousness for Bees. *Frontiers in Plant Science* 11, 1-11. <https://doi.org/10.3389/fpls.2020.594538>.
- Menzies, I.J., Youard, L.W., Lord, J.M., Carpenter, K.L., van Klink, J.W., Perry, N.B., Schaefer, H.M. and Gould, K.S., 2016. Leaf colour polymorphisms: a balance between plant defence and photosynthesis. *J Ecol*, 104, 104-113. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12494>.
- Milet-Pinheiro, P. Ayasse, M., Schindwein, C., Dobson, H.E.M., Dötterl, S., 2012. Host location by visual and olfactory floral cues in an oligolectic bee: innate and learned behaviour. *Behavioral Ecology* 23(3), 531–538. <https://doi.org/10.1093/beheco/arr219>.
- Mitchell, R.J., Karron, J.D., Holmquist, K.G., Bell, J.M., 2004. The influence of *Mimulus ringens* floral display size on pollinator visitation patterns. *Funct. Ecol* 18, 116-124. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2004.00812.x>.
- Mori, S.A., Prance, G.T., 1981. The “Sapucaia” group of *Lecythis* (Lecythidaceae). *Brittonia* 33(1), 70-80.
- Oke, C., Bekessy, S.A., Frantzeskaki, N., Bush, J., Fitzsimons, J. A., Garrard, G. E., Grenfell, M., Harrison, L., Hartigan, M., Callow, D., Cotter, B., Gawler, S., 2021. Cities should respond to the biodiversity extinction crisis. *npj Urban Sustain* 1, 11. <https://doi.org/10.1038/s42949-020-00010-w>.

- Ortiz, P.L., Fernández-Díaz, P., Pareja, D., Escudero, M., Arista, M., 2021. Do visual traits honestly signal floral rewards at community level? *Funct Ecol* 35, 369-383. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.13709>.
- Peitsch, D., Fietz, A., Hertel, H., De Souza, J., Ventura, D.F., Menzel, R., 1992. The spectral input systems of hymenopteran insects and their receptor-based colour vision. *J. Comp. Physiol. A* 170, 2340-2340.
- Peralta, G., Webber, C.J., Perry, G.L.W., Stouffer, D.B., Vázquez, D.P., Tylianakis, J.M., 2023. Scale-dependent effects of landscape structure on pollinator traits, species interactions and pollination success. *Ecography* 5. <https://doi.org/10.1111/ecog.06453>.
- Potascheff, C.M., Mori, S.A., Lombardi, J.A., 2014. Pollination ecology of the Cerrado species *Eschweilera nana* (Lecythidaceae subfam. Lecythidoideae). *Brittonia* 66(2): 191–206. <https://doi.org/10.1007/s12228-013-9314-0>.
- Renner, S.S., Zohner, C.M., 2019. The occurrence of red and yellow autumn leaves explained by regional differences in insolation and temperature. *New Phytologist* 224(4), 1464–1471. <https://doi.org/10.1111/nph.15900>.
- Renoult, J.P., Valido, A., Jordano, P., Schaefer, H.M., 2014. Adaptation of flower and fruit colours to multiple, distinct mutualists *New Phytol* 201, 678-686. <https://doi.org/10.1111/nph.12539>.
- Reverté, S., Retana, J., Gómez, J.M., Bosch J., 2016. Pollinators show flower colour preferences but flowers with similar colours do not attract similar pollinators. *Ann Bot.* 118(2), 249-57. <https://doi.org/10.1093/aob/mcw103>.
- Roddy, A.B., Martínez-Perez, C., Teixido, A.L., Cornelissen, T.G., Olson, M.E., Oliveira, R.S. and Silveira, F.A.O., 2021. Towards the flower economics spectrum. *New Phytol*, 229, 665-672. <https://doi.org/10.1111/nph.16823>.
- Rowe, L., Gibson, D., Bahlai, C.A., Gibbs, J., Landis, D.A., Isaacs, R., 2020. Flower traits associated with the visitation patterns of bees. *Oecologia* 193, 511-522. <https://doi.org/10.1007/s00442-020-04674-0>.
- Silva, V.H.D., Gomes, I.N., Cardoso, C.F.J., Bosenbecker, C., Silva, J.L.S., Cruz-Neto, O., Oliveira, W., Stewart, A.B., Lopes, A. V., Maruyama, P. K., 2023. Diverse urban pollinators and where to find them. *Biological Conservation*, 281, 110036. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2023.110036>.
- Silveira, F. A., Melo, G. A. R., Almeida, E. A. B., 2002. *Abelhas brasileiras: sistemática e identificação*. 1. ed. Belo Horizonte: [s.n.].
- Solís-Montero, L., Vallejo-Marín, M., 2017. Does the morphological fit between flowers and pollinators affect pollen deposition? An experimental test in a buzz-pollinated species with anther dimorphism. *Ecol Evol.* 7, 2706–2715. <https://doi.org/10.1002/ece3.2897>.
- Staab, M., Pereira-Peixoto, M.H., Klein, A.M., 2020. Exotic garden plants partly substitute for native plants as resources for pollinators when native plants become seasonally scarce. *Oecologia* 194, 465-480. <https://doi.org/10.1007/s00442-020-04785-8>.
- Teixido, A. L., Dayrell, R. L. C., Arruda, A. J., Azevedo, L. O., Junqueira, P. A., Messeder, J. V. S., Silveira, F. A. O., 2018. Differential gender selection on flower size

in two Neotropical savanna congeneric species. *Plant Ecology* 219(1), 89–100. <https://doi.org/10.1007/s11258-017-0780-4>.

Trunschke, J., Lunau, K., Pyke G.H., Ren, Z.X., Wang, H., 2021. Flower Color Evolution and the Evidence of Pollinator-Mediated Selection. *Frontiers in Plant Science*, 12. <https://doi.org/10.3389/fpls.2021.617851>.

Van Der Kooi, C.J., Spaethe, J., 2022. Caution with colour calculations: Spectral purity is a poor descriptor of flower colour visibility. *Annals of Botany* 130, 1-9. <https://10.1093/aob/mcac069>.

Van Der Kooi, C.J., Reuvers, L., Spaethe, J., 2023. Honesty, reliability, and information content of floral signals. *iScience* 26, 107093-107093. <https://doi.org/10.1016/j.isci>.

Wong, D.C.J., Pichersky, E., Peakall, R., 2023. Many different flowers make a bouquet: Lessons from specialized metabolite diversity in plant–pollinator interactions. *Current Opinion in Plant Biology* 73, 102332. <https://doi.org/10.1016/j.pbi.2022.102332>.

ANEXOS

Material Suplementar



Figura S1. Localização das árvores de Sapucaia amostradas neste estudo (pontos vermelhos). As duas regiões amostradas foram a Pampulha (painel superior) e Centro Sul (painel inferior) de Belo Horizonte. Alguns pontos estão sobrepostos impossibilitando sua visualização.

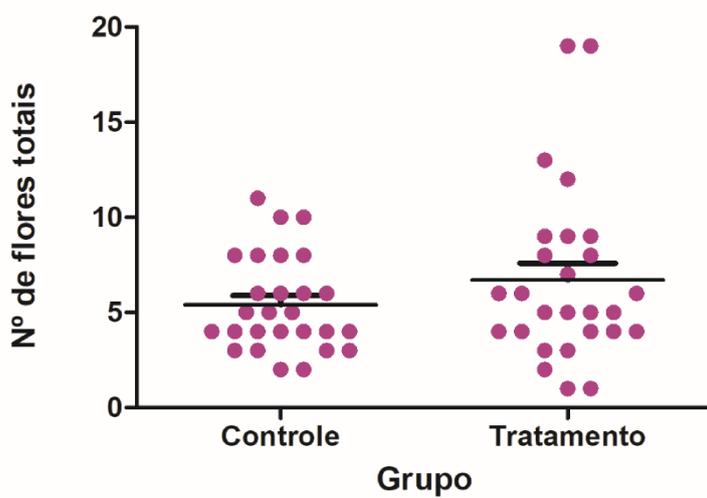
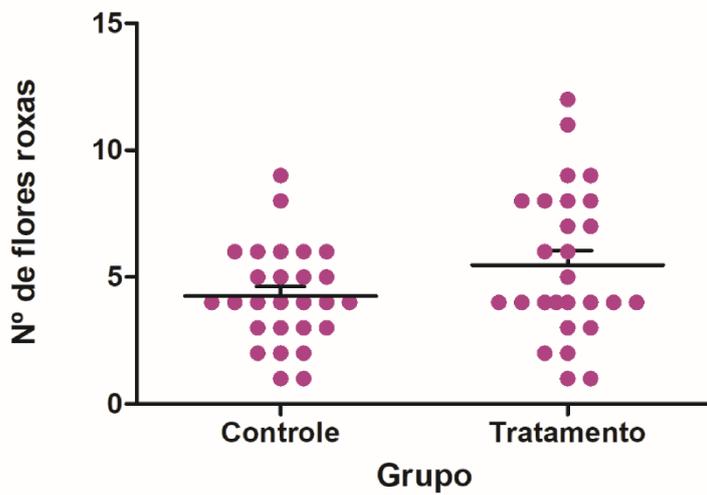
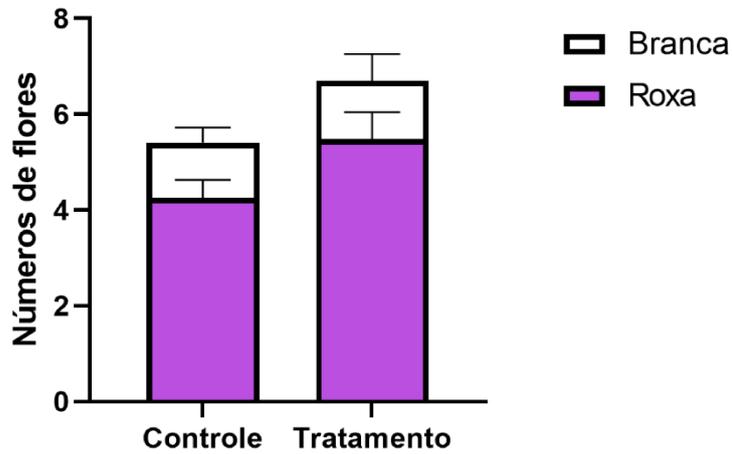


Figura S2. Número médio de flores roxas e brancas nos ramos controle e tratamento (painel superior). Número de flores roxas entre os ramos (painel intermediário) e número de flores roxas e brancas (painel inferior).

Tabela S3. Contraste cromático (Delta S) entre as estruturas da flor e folha de sapucaia. Medidas de Delta S foram calculados com base no modelo do hexágono e, portanto, refletem a distância euclidiana entre duas coordenadas em um espaço percentual bidimensional em que quanto maior o Delta S maior é o contraste entre as estruturas. O contraste do receptor foi calculado utilizando Dyer & Neumeyer, 2005. Quanto mais distante do valor 1.0 maior é o contraste da estrutura com o objeto.

Cor do fundo	Estruturas florais e folhas	DeltaS	Contraste do receptor
Verde	Pétala	0.254	S: 1.56; M: 2.22; L: 0.52
	Folha rosa	0.216	S: 0.86; M: 2.08; L: 0.71
Rosa	<i>Folhas rosa</i>		
	Pétala	0.182	S: 1.79, M: 1.06, L: 0.73
	Capuz estaminal	0.195	S: 2.11, M: 1.02, L: 0.69
	Antera	0.071	NA
	Estaminoide	0.076	NA