

WILLAMS COSTA DE OLIVEIRA

**INTRASPECIFIC VARIATION IN REPRODUCTIVE TRAITS BETWEEN DIPLOID
AND AUTOTETRAPLOID *Libidibia ferrea* TREES (LEGUMINOSAE): HIGHER
REPRODUCTIVE SUCCESS OF POLYPLOIDS IN A MIXED TROPICAL URBAN
POPULATION**

Recife

2020

WILLAMS COSTA DE OLIVEIRA

**INTRASPECIFIC VARIATION IN REPRODUCTIVE TRAITS BETWEEN DIPLOID
AND AUTOTETRAPLOID *Libidibia ferrea* TREES (LEGUMINOSAE): HIGHER
REPRODUCTIVE SUCCESS OF POLYPLOIDS IN A MIXED TROPICAL URBAN
POPULATION**

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal do Centro de Biociências, da Universidade Federal de Pernambuco como requisito para obtenção do título de Mestre em Biologia Vegetal.

Área de Concentração: Ecologia e Conservação

Linha de Pesquisa: Ecologia de Populações e Comunidades

Orientadora: Dra. Ariadna Valentina Lopes

Co-orientador: Dr. Oswaldo Cruz-Neto

Recife

2020

Catálogo na fonte
Elaine C Barroso
(CRB4 1728)

Oliveira, Willams Costa de

Intraspecific variation in reproductive traits btween diploid and autotetraploid *Libidibia férrea* trees (Leguminosae): higher reproductive success of polyploids in a mixed tropical urban population / Willams Costa de Oliveira – 2020.

73 f.: il., fig., tab.

Orientadora: Ariadna Valentina Lopes

Coorientador: Oswaldo Cruz-Neto

Dissertação (mestrado) – Universidade Federal de Pernambuco. Centro de Biociências. Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal, 2020. Inclui referências e anexo.

1. Fertilização de plantas 2. Leguminosa 3. Urbanização I. Lopes, Ariadna Valentina (orient.) II. Cruz-Neto, Oswaldo (coorient.) III. Título

571.8642

CDD (22.ed.)

UFPE/CB – 2021-023

WILLAMS COSTA DE OLIVEIRA

**INTRASPECIFIC VARIATION IN REPRODUCTIVE TRAITS BETWEEN DIPLOID
AND AUTOTETRAPLOID *Libidibia ferrea* TREES (LEGUMINOSAE): HIGHER
REPRODUCTIVE SUCCESS OF POLYPLOIDS IN A MIXED TROPICAL URBAN
POPULATION**

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal como requisito para obtenção do título de Mestre em Biologia Vegetal.

Aprovada em: 11/02/2020

BANCA EXAMINADORA:

Dra. Ariadna Valentina de Freitas e Lopes (Orientadora)

Universidade Federal de Pernambuco

Dra. Laís Angélica de Andrade Pinheiro Borges (Examinadora Externa)

Universidade Federal da Paraíba

Dra. Fernanda Maria Pereira de Oliveira (Examinadora Externa)

Universidade Federal de Pernambuco

AGRADECIMENTOS

Agradeço aos meus pais, por todo suporte ao longo da vida e toda dedicação para me proporcionarem uma excelente educação: ao meu pai, Elivaldo, agradeço por todo apoio e amor e à minha mãe, Ana Paula, agradeço por todo sacrifício que fez para me colocar no mundo, para me criar com tanto amor e com muita amizade, estando sempre ao meu lado, me dando todo suporte necessário. Minha mãe é e sempre será uma grande inspiração para mim, como pessoa e como profissional. Mãe, te amo demais. Gratidão a vocês dois pela vida e por cada batalha para me criarem sempre proporcionando ótimas experiências.

À minha bisavó (Mãe), que é um anjo na minha vida, que sempre cuidou e zelou por mim. Que me criou com tanto amor. A saudade vem batendo forte, mas sei que você continua pensando em mim com as melhores das intenções. Amo poder voltar à minha cidade natal e te ver, rever seu sorriso e ouvir a senhora me chamando de “menino de ouro”. Obrigado por sempre torcer por mim e vibrar fortemente por cada conquista minha. Seu “Lilo” te ama!

À minha avó (Iba) e ao meu avô, que são dois amores de pessoas, que participaram da minha criação e sempre me deram muito amor e carinho, que sempre estiveram ao meu lado e torcem incansavelmente pelo meu sucesso. Gratidão por cada abraço dado ao longo da vida.

À minha querida e amada tia Ní, uma pessoa maravilhosa e de coração tão grande. Gratidão por sempre vibrar por minhas conquistas e por me emanar boas energias, torcendo pelo meu sucesso pessoal e profissional.

À toda minha família que, de forma direta, sempre me passou energias positivas e lindas para mim e que estiveram sempre torcendo pelo meu sucesso.

Ao meu grande amor, Maxi, com quem venho construindo uma linda história de amor, amadurecimento, aprendizado, respeito, luta e muito carinho. Gratidão por me proporcionar momentos incríveis, fora da zona acadêmica, principalmente por cada dia empolgante de filmes e discussões pós-filmes nos cinemas da Fundação Joaquim Nabuco e São Luiz. Sou muito grato por torcer muito por mim e se aventurar nessa grande montanha russa que é a vida. Gratidão por todo o suporte linguístico (Consultoria linguística, como você chama) e por continuar me auxiliando com o meu inglês enferrujado. Te amo imensamente! Eterna Gratidão! Dedico este trabalho a ti.

Ao meu querido e incrível Co-orientador, Oswaldo. Obrigado por cada ajuda, por cada conselho e ideias que se somaram grandemente para o meu crescimento pessoal e profissional. Te agradeço pela vivência leve e repleta de respeito. Não posso deixar de agradecer por cada conversa incrível que tivemos e por você me instigar tanto, me fazendo sempre pensar muito sobre o meu papel dentro da Academia. Obrigado por tudo, Oswaldo!

À minha amada Ori (Ariadna), que sempre me deu muito suporte. Com você aprendi muito sobre empatia, respeito, reciprocidade e perseverança. Você é uma grande inspiração para mim. Pouco adiantaria todo meu entusiasmo se eu não tivesse ao meu lado uma orientadora que compra minhas ideias, que me provoca de forma positiva, me motiva, me impulsiona, me faz crescer e me oferece todo apoio. Este apoio vai além do profissional e se estende para o pessoal, atingindo o meu emocional. Obrigado pela amizade linda que desenvolvemos, por sempre ouvir minhas demandas e dar o seu máximo para me lançar à frente. Obrigado por acreditar em mim, no meu potencial. Não posso deixar de agradecer por cada conselho que você me deu, por cada ombro amigo, por cada sorriso que você me arrancou. Obrigado por tudo mesmo! Querida, eu te amo demais como pessoa e profissional. Não quero nunca perder você! Você tem um lugar muito especial na minha vida. Vamos sempre com tudo! Você é incrível e sou grato por ter te encontrado nessa vida, como professora, orientadora e amiga.

À minha grande e amada amiga Jéssica (Jess), com quem eu sempre aprendi e continuo aprendendo muito. Gratidão eterna a você, amiga. Muito mais que os momentos de sorrisos descontraídos, de conversas aleatórias, e dos momentos de café com leite e bolos e biscoitos na sala de Ori, eu sou grato por cada conversa que nos levava a momentos de reflexões. Eu te acho super incrível e merecedora de tudo de mais lindo. Sou muito grato por sua amizade e por todo auxílio que você vem me dando desde a escrita do meu primeiro artigo. Contemos sempre um com o outro. Gratidão!

Também agradeço a todos os integrantes do Laboratório de Biologia Floral e Reprodutiva, em especial à Marcela Tomaz, pela amizade, por cada momento de aprendizado e risos ao longo desses anos, pelos cafés e, também, pelos lanches mais gostosos. Por fim, à natureza e à vida.

“To laugh often and much, to win the respect of intelligent people and the affection of children, to earn the appreciation of honest critics and endure the betrayal of false friends, to appreciate beauty, to find the best in others, to leave the world a bit better, whether by a healthy child, a garden patch... to know even one life has breathed easier because you have lived. This is to have succeeded!”

Emerson.

RESUMO

A poliploidia e a urbanização podem alterar os atributos funcionais das plantas, levando a variações intraespecíficas. No geral, em ecossistemas naturais, indivíduos poliploides apresentam folhas e flores maiores e menor sucesso reprodutivo comparado aos diploides. Por outro lado, os poliploides podem ter melhor desempenho fisiológico em ambientes estressantes. Pouco se sabe sobre a relação entre ploidia e atributos reprodutivos de plantas, como fenologia, número de flores por inflorescência ou quantidade de pólen e óvulos/flor. Neste estudo, objetivamos entender o sucesso reprodutivo entre citótipos de uma população mista em ecossistema urbano tropical. Dessa forma, hipotetizamos que os indivíduos autotetraploides de *Libidibia ferrea* apresentam floração e frutificação mais longas e assíncronas, flores maiores, mais flores/inflorescência, grãos de pólen maiores e em maiores quantidades, mais óvulos/flor, maior frequência de visitantes florais e maior sucesso reprodutivo em comparação com os indivíduos diploides. O estudo foi realizado na única população mista de *L. ferrea* encontrada na cidade do Recife. Intensidade, duração e sincronia de fenofases reprodutivas foram observadas durante 24 meses. Foram medidos morfologicamente 23 atributos florais em 30 flores de cinco indivíduos por citótipo. Verificamos o tamanho dos grãos de pólen, a razão pólen/flor, a viabilidade polínica, a razão óvulo/flor e pólen/óvulo. O sucesso reprodutivo foi estimado a partir da formação de frutos e sementes por fruto. Observamos que os indivíduos autotetraploides tiveram menor duração da floração, maior intensidade de frutificação, baixos níveis de sincronia de floração e alto nível de sincronia de frutificação, flores maiores, mais flores por inflorescência, maior frequência de visitas de polinizadores efetivos e maior sucesso reprodutivo que os diploides. Embora seja previsto que os diploides apresentem maior sucesso reprodutivo em uma população mista, documentamos o contrário, o que pode ser uma evidência de alguma vantagem dos poliploides em ecossistema urbano tropical.

Palavras-chaves: Atributos florais. Fenologia reprodutiva. Polinização. Poliploidia. Sucesso reprodutivo. Urbanização.

ABSTRACT

Polyploidy and urbanization may alter the functional traits of plants, leading to intraspecific variations. Overall, in natural ecosystems, polyploid individuals have larger leaves and flowers and less reproductive success compared to diploids. On the other hand, polyploids may have better physiological performance in stressful environments. Little is known about the relationship between ploidy and plant reproductive traits, such as phenology, number of flowers by inflorescence or amount of pollen and ovules/flower. In this study, we aimed to understand the reproductive success among cytotypes of a mixed population in a tropical urban ecosystem. Thus, we hypothesized that autotetraploid individuals of *Libidibia ferrea* will have longer and asynchronous flowering and fruiting, larger flowers, more flowers/inflorescence, larger and more numerous pollen grains/flower, more ovules/flower, higher frequency of flower visitors and higher reproductive success compared to diploid individuals. The study was carried out in the only mixed population of *L. ferrea* found in Recife. Intensity, duration and synchrony of reproductive phenophases were observed for 24 months. Twenty-three floral attributes were morphologically measured in 30 flowers of five individuals per cytotype. Among them we verified pollen size, pollen/flower ratio, pollen viability, ovule/flower and pollen/ovule ratio. Reproductive success was estimated by fruit- and seed-set. We observed that autotetraploid individuals had shorter flowering duration, higher fruiting intensity, low flowering synchrony and high fruiting synchrony, larger flowers, more flowers per inflorescence, higher frequency of visits by effective pollinators and higher reproductive success than diploids. Although diploids are expected to have higher reproductive success in a mixed population, we have documented the opposite, which may be evidence of some advantage of polyploids in a tropical urban ecosystem.

Keywords: Floral traits. Pollination. Polyploidy. Reproductive phenology. Reproductive success. Urbanization.

LISTA DE FIGURAS

Figura 1 – Reproductive phenology of diploid and autotetraploid individuals of *Libidibia ferrea* occurring in an urban mixed population in the city of Recife, Pernambuco, Brazil. Flowering (A) and Fruiting intensity (B) of diploid and autotetraploid individuals and precipitation in millimeters per month in Recife.

Figura 2 – Results of the principal component analysis (PCA) related to floral traits size of diploids compared to tetraploids. The PCA was based on 18 variables: CL, Calyx Length; CD, Calyx Diameter; COL, Corolla Length; COD, Corolla Diameter; SL, Sepals Length; SD, Sepals Diameter; FPL, Flag Petal Length; FPD, Flag Petal Diameter; PL, Petal Length; PD, Petal Diameter; SML, Stamen Length; FIL, Filament Length; ATL, Anther Length; OVL, Ovary Length; OVD, Ovary Diameter; STL, Style Length; SGL, Stigma Diameter; PTL, Pistil Length.

LISTA DE TABELAS

Tabela 1 – Floral traits of *Libidibia ferrea* (Leguminosae) in a mixed tropical urban population: comparisons between diploid and tetraploid trees (N= 30 for all floral traits).

Tabela 2 – Reproductive success of *Libidibia ferrea* cytotypes (Leguminosae) in an urban mixed population (N= 50 for all attributes).

Tabela S1 – Flowering (upper part) and fruiting (lower part) of diploid (D) and tetraploid (T) trees of *Libidibia ferrea* (Leguminosae) at individual level in a mixed tropical urban population [phenophase intensity (*sensu* Fournier 1974): yellow= up to 25%; light orange= 25% to 50%; dark orange= 50% to 75%; red= 75% to 100%)].

SUMÁRIO

1	INTRODUÇÃO	11
2	FUNDAMENTAÇÃO TEÓRICA.....	15
2.1	VARIAÇÕES INTRAESPECÍFICAS	15
2.2	ECOLOGIA DA POLINIZAÇÃO	16
2.2.1	Polinização biótica.....	17
2.2.2	Melitofilia	18
2.3	POLIPLOIDIA EM ANGIOSPERMAS	19
2.3.1	Origem dos poliploides.....	20
2.3.2	Poliploidia e polinização	21
2.3.3	Consequências ecológicas da poliploidia	22
2.4	ECOLOGIA URBANA.....	23
2.4.1	Fenologia de plantas em ecossistemas urbanos	24
2.4.2	Polinização em ecossistemas urbanos	25
3	CAPÍTULO 1 – Intraspecific variation in reproductive traits between diploid and autotetraploid <i>Libidibia ferrea</i> trees (Leguminosae): higher reproductive success of polyploids in a mixed tropical urban population	27
4	CONCLUSÕES GERAIS	59
	REFERÊNCIAS	60
	ANEXO – NORMAS DE SUBMISSÃO AO PERIÓDICO.....	73

1. INTRODUÇÃO

Variações intraespecíficas podem surgir a partir de fatores hereditários e plasticidade (MATESANZ et al., 2012; VIOLLE et al., 2012) em níveis populacionais e de comunidades, podendo ser importantes para auxiliar as espécies a permanecerem e sobreviverem às mudanças ambientais em diferentes escalas (NORBERG et al., 2001). Em adição, variações intraespecíficas podem ser relatadas ao longo de gradientes ambientais, tais como urbano-rural (COCHARD et al., 2019) e, portanto, alguns estudos relatam que as condições ambientais dos ecossistemas urbanos podem funcionar como um filtros ambientais, selecionando as espécies com atributos funcionais capazes de se estabelecer e persistir na comunidade (LORTIE et al., 2004; ARONSON et al., 2016). Além disso, variações intraespecíficas também estão associadas ao evento de poliploidia, podendo afetar aspectos da fisiologia e morfologia das plantas, assim como as habilidades de dispersão e, também, o processo de polinização, afetando o sucesso reprodutivo das espécies (LEVIN, 1975; SEGRAVES; THOMPSON, 1999; BORGES et al., 2012).

Indivíduos poliploides podem ocorrer em simpatria com seus parentais diploides (LEVIN, 1983; HUSBAND; SCHEMSKE, 1998; PETIT et al., 1999). Ainda que os citótipos coocorram na população, alguns mecanismos de isolamento reprodutivo podem surgir, contribuindo para a manutenção dos citótipos no ecossistema. Esses mecanismos podem ser representados principalmente por mudanças na fenologia reprodutiva, nos tamanhos dos atributos florais e na guilda de polinizadores efetivos (LEVIN, 1975; SEGRAVES; THOMPSON, 1999; BORGES et al., 2012). Sabendo-se disso, o *modelo da exclusão dos citótipos em minorias* prevê que indivíduos poliploides irão sobreviver menos em populações mistas, quando comparado com os seus parentais diploides que encontram-se em maioria dentro da população (LEVIN, 1975). Dessa forma, os citótipos poliploides tornam-se, mais suscetíveis a receber gametas haploides dos indivíduos diploides e formar zigotos triploides, reduzindo o sucesso reprodutivo e afetando diretamente a permanência do citótipo nas gerações seguintes, até levar à exclusão do citótipo poliploide da população mista (LEVIN, 1975). Contudo, já se sabe que poliploides podem apresentar certa vantagem para sobreviver às mudanças climáticas atuais e futuras, bem como em ambientes mais perturbados e com aumento nos níveis de nitrogênio do solo (e.g. MADLUNG, 2013; VAN DE PEER et al., 2017; SESSA, 2019; RICE et al., 2019; ZIGELSKI et al., 2019).

O processo de urbanização vem provocando redução de habitats naturais, comprometendo as dinâmicas ecossistêmicas de populações e comunidades de plantas e

animais (BALDOCK et al., 2015; HALL et al., 2017; OLIVEIRA et al., 2019). O rápido processo de expansão de áreas urbanas em todo mundo provocou sérias mudanças na paisagem (KAREIVA et al., 2007), no clima (IMMHOFF et al., 2010), no pH e aumento da disponibilidade de nitrogênio no solo (KAYE et al., 2006; ENLOE et al., 2015). Essas mudanças nos aspectos abióticos podem levar a variações intraespecíficas e favorecer, por exemplo, espécies poliploides, uma vez que estas se beneficiam das condições ambientais fornecidas pelo ecossistema urbano (LEVIN, 2019; THOMPSON et al., 2019). Primariamente, os polinizadores são rapidamente afetados a partir da falta de recursos e habitats adequados para forrageio e nidificação (e.g. OLIVEIRA et al., 2019). Além disso, áreas urbanas podem levar a aumentos em estruturas florais, redução na quantidade de grãos de pólen produtor por flor, comprometimento do processo de polinização e redução do sucesso reprodutivo, quando comparados com áreas naturais (e.g. OLIVEIRA et al., 2019).

Desta forma, o objetivo desta dissertação foi avaliar o sucesso reprodutivo de citótipos diploides e autotetraploides de uma espécie de planta lenhosa em ecossistema urbano tropical. Esta dissertação apresenta um manuscrito que versa sobre a variação intraespecífica nos atributos e no sucesso reprodutivo de citótipos diploides e autopoliploides de *Libidibia ferrea* (Leguminosae) ocorrentes em uma população mista plantada em ecossistema urbano tropical. A escolha de indivíduos de *Libidibia ferrea* como modelo, se deveu ao fato da espécie ser autopoliploide e apresentar autoincompatibilidade genética, além de ser polinizada por abelhas de porte médio-grande, apresentando, portanto, sistema especializado de polinização, e ocorrer comumente em espaços verdes urbanos tropicais.

REFERÊNCIAS

- ARONSON, M.F.J.; LEPCZYK, C.A.; EVANS, K.L.; GODDARD, M.A.; LERMAN, S.B.; MCIVOR, J.S.; NILON, C.H.; VARGO, T. Biodiversity in the city: key challenges for urban green space management. **Frontiers in Ecology and the Environment**, v. 15, n. 4, p. 189-196, 2017.
- BALDOCK, K.C.R.; GODDARD, M.A.; HICKS, D.M.; KUNIN, W.E.; MITSCHUNAS, N.; OSGATHORPE, L.M.; POTTS, S.G.; ROBERTSON, K.M.; SCOTT, A.V.; STONE, G.N.; VAUGHAN, I.P.; MEMMOTT, J. Where is the UK's pollinator biodiversity? The importance of urban areas for flower-visiting insects. **Proceedings of the Royal Society B Biological Science**, v. 282, p. 20142849, 2015.
- BORGES, L.A.; SOUZA, L.G.R.; GUERRA, M.; MACHADO, I.C.; LEWIS, G.P.; LOPES, A.V. Reproductive isolation between diploid and tetraploid cytotypes of *Libidibia ferrea* (= *Caesalpinia ferrea*) (Leguminosae): ecological and taxonomic implications. **Plant Systematics and Evolution**, v. 298, p. 1371-1381, 2012.
- COCHARD, A.; PITHON, J.; BRAUD, F.; BEAUJOUAN, V.; BULOT, A.; DANIEL, H. Intraspecific trait variation in grassland plant communities along urban-rural gradients. **Urban Ecosystems**, vol. 22, p. 583-591, 2019.
- ENLOE, H.A.; LOCKABY, B.G.; ZIPPERER, W.C.; SOMERS, G.L. Urbanization effects on soil nitrogen transformations and microbial biomass in the subtropics. **Urban Ecosystems**, 2015.
- HALL, D.M.; CAMILO, G.R.; TONIETTO, R.K.; OLLERTON, J.; AHRNE, K.; ARDUSER, M.; ASCHER, J.S.; BALDOCK, K.C.R.; FOWLER, R.; FRANKIE, G.; GOULSON, D.; GUNNARSSON, B.; HANLEY, M.E.; JACKSON, J.J.; LANGELLOTTO, G.; LOWENSTEIN, D.; MINOR, E.S.; PHILPOTT, S.M.; POTTS, S.G.; SIROHI, M.F.; SPEVAK, E.M.; STONE, G.N.; THRELFALL, C.G. The city as a refuge for insect pollinators. **Conservation Biology**, v. 31, p. 24-29, 2017.
- HUSBAND, B.C.; SCHEMESKE, D.W. Cytotype distribution at a diploid-tetraploid contact zone in *Chamerion (Epilobium) angustifolium* (Onagraceae). **American Journal of Botany**, v. 85, n. 12, p. 1688-1694, 1998.
- IMHOFF ZHANG, M.L.P.; WOLFE, R.E.; BOUNOUA, L. Remote sensing of the urban heat island effect across biomes in the continental USA. **Remote Sensing Environment**, v. 114, p. 504-513, 2010.
- KAREIVA, P.; WATTS, S.; MCDONALD, R.; BOUCHER, T. Domesticated nature: shaping landscapes and ecosystems for human welfare. **Science**, v. 316, p. 1866-1869, 2007.
- KAYE, J.P., GROFFMAN, P.M., GRIMM, N.B., BAKER, L.A., POUYAT, R.V. A distinct urban biogeochemistry? **Trends in Ecology and Evolution** v. 21, p. 192-199, 2006.
- LEVIN, Donald. Minority cytotype exclusion in local plant populations. **Taxon**, v. 24, n. 1, p. 35-43, 1975.

LEVIN, Donald. Polyploidy and novelty in flowering plants. **The American Naturalist**, v. 122, n. 1, p. 1-25, 1983.

LEVIN, Donald. Plant speciation in the age of climate change. **Annals of Botany**, vol. mcz108, p. 1-7, 2019.

LORTIE, C.J.; BROOKER, R.W.; CHOLER, P.; KIKVIDZE, Z.; MICHALET, R.; PUGNAIRE, F.I.; CALLAWAY, R.M. Rethinking plant community theory. **Oikos** v. 107, p. 433–438, 2004.

MADLUNG, Andreas. Polyploidy and its effects on evolutionary success: old questions revisited with new tools. **Heredity**, v. 110, p. 99-104, 2013.

NORBERG, J.J., SWANEY, D.P., DUSHOFF, J.J., LIN, J.J., CASAGRANDE, R.R., LEVIN, S.A. Phenotypic diversity and ecosystem functioning in changing environments: a theoretical framework. **Proceedings of the National Academy of Science**, v. 98, p. 11376–11381, 2001.

OLIVEIRA, W.; SILVA, J.L.S.; OLIVEIRA, M.T.P.; CRUZ-NETO, O.; SILVA, L.A.P.; BORGES, L.A.; SOBRINHO, M.S.; LOPES, A.V. Reduced reproductive success of the endangered tree brazilwood (*Paubrasilia echinata*, Leguminosae) in urban ecosystem compared to Atlantic forest remnant: lessons for tropical urban ecology. **Urban Forestry & Urban Greening**, v. 41, p. 303 – 312, 2019.

PETIT, C.; BRETAGNOLLE, F.; FELBER, F. Evolutionary consequences of diploid-polyploid hybrid zones in wild species. **Trends in Ecology and Evolution**, v. 14, p. 306–311, 1999.

RICE, A.; SMARDA, P.; NOVOSOLOV, M.; DRORI, M.; GLICK, L.; SABATH, N.; MEIRI, S.; BELMAKER, J.; MAYROSE, I. The global biogeography of polyploidy plants. **Nature**, v. 3, p. 265-273, 2019.

SEGRAVES, K.A.; THOMPSON, J.N. Plant polyploidy and pollination: floral traits and insect visits to diploid and tetraploid *Heuchera grossulariifolia*. **Evolution**, v. 53, n. 4, p. 1114-1127, 1999.

SESSA, E.B. Polyploidy as a mechanism for surviving global change. **New Phytologist**, v. 221, p. 5-6, 2019.

VAN DE PEER, Y.; MIZRACHI, E.; MARCHAL, K. The evolutionary significance of polyploidy. **Nature Reviews**, p. 1-14, 2017.

VIOLLE, C., ENQUIST, B.J., MCGILL, B.J., JIANG, L., ALBERT, C.H., HULSHOF, C., et al. The return of the variance: intraspecific variability in community ecology. **Trends in Ecology and Evolution** v. 27, p. 244–252, 2012.

ZIGELSKI, P.; RUDOLPH, B.; OLDELAND, J.; LAGES, F.; JÜRGENS, N.; FINCKH, M. The tough, the wet and the hidden: Evolutionary strategies of a polyploid tropical tree in a changing environment. **Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics**, v. 30, p. 1-12, 2019.

2. FUNDAMENTAÇÃO TEÓRICA

2.1 Variações intraespecíficas

Variações intraespecíficas podem surgir através de vários mecanismos, tais como adaptação local, seleção artificial, fatores hereditários e plasticidade fenotípica (MATESANZ et al., 2012; VIOLLE et al., 2012), sendo representadas, de forma geral, em cerca de 40% das espécies (KATTGE et al., 2011). Dessa forma, quando variações intraespecíficas estão presentes em níveis populacionais e de comunidades, podem ser importantes para auxiliar as espécies a se adaptarem e sobreviverem às mudanças ambientais (NORBERG et al., 2001). Recentemente, vem crescendo os estudos a níveis de variações em atributos dentro das espécies (e.g. HENN et al., 2018; ROCHES et al., 2018; COCHARD et al., 2019; UMAÑA; SWENSON, 2019), no entanto, a maioria dos estudos em ecologia ainda concentram-se em investigar as variações interespecíficas, enquanto estudos relacionados aos efeitos das variações intraespecíficas continuam sendo pouco estudados (e.g. VIOLLE et al., 2012; ROCHES et al., 2018). Adicionalmente, a relação entre variações intraespecíficas em atributos funcionais e processos ecossistêmicos vem sendo investigada e associada a mudanças na provisão de funções ecossistêmicas (e.g. ALBERTI, 2015; KREMER et al., 2016).

Atualmente, muitos estudos estão direcionando suas investigações para os efeitos das atividades antrópicas sobre a biodiversidade (e.g. GIRÃO et al., 2007; LOPES et al., 2009; USHIMARU et al., 2014; BALDOCK et al., 2015; HALL et al., 2017; HOU et al., 2019; OLIVEIRA et al., 2019), pois estas estão alterando drasticamente os ecossistemas naturais, convertendo-os em assentamentos urbanos, levando a perda de biodiversidade (e.g. KAREIVA et al., 2007; SETO et al., 2013) e, também, aumentando às variações fenotípicas dentro das espécies (ROCHES et al., 2019). Com isso, mudanças rápidas na variação intraespecífica podem levar a consequências negativas para as comunidades e ecossistemas (ROCHES et al., 2019). Neste sentido, estudos tem apresentado como comunidades de plantas respondem a influências dos ecossistemas urbanos (ARONSON et al., 2016; M. OLIVEIRA em revisão). Alguns estudos, ainda, estão relatando como as condições ambientais do ecossistema urbano pode funcionar como um filtro ambiental para alguns atributos. Sendo assim, estes filtros ambientais servem, portanto, para selecionar as espécies que apresentam determinados atributos funcionais capazes de estabelecer e persistir na comunidade, uma vez que conseguem se adaptar às condições ambientais nas quais estão inseridos (LORTIE et al., 2004; ARONSON et al., 2016).

Adicionalmente, as variações intraespecíficas podem ser associadas à poliploidia. Neste sentido, variações intraespecíficas de atributos reprodutivos dos citótipos, podem afetar a fisiologia, a morfologia, as habilidades de dispersão de plantas, assim como, a polinização, comprometendo, conseqüentemente, a reprodução (LEVIN, 1975; SEGRAVES; THOMPSON, 1999; BORGES et al., 2012). Ainda, essas variações podem levar a mudanças na densidade populacional, afetando a estrutura de comunidades e as dinâmicas adaptativas (WELBORN; LANGERHANS, 2015). Dessa forma, os estudos sobre a relação entre variações intraespecíficas em atributos reprodutivos e poliploidia, como investigações sobre a fenologia, atributos florais, modos de reprodução e capacidade de dispersão são importantes para entender a dinâmica populacional de populações poliploides, tais como populações mistas (e.g. CASTRO et al., 2012; VISGER et al., 2016), fornecendo informações e novidades sobre possíveis caminhos evolutivos e forças que auxiliam na coexistência de espécies (ARRIGO; BARKER, 2012; WELLBORN et al., 2015). Dessa forma, o crescente conhecimento sobre a distribuição de plantas e variações intraespecíficas tornam-se importantes para entender como dinâmica evolutiva e a história das espécies poliploides podem ser afetadas por fatores ecológicos (KARUNARATHNE et al., 2018).

2.2 Ecologia da Polinização

Abordagens antropocêntricas entendem as plantas enquanto organismos que não possuem mobilidade. No entanto, mesmo não podendo se locomover como animais e humanos, as plantas apresentam diversas estratégias fisiológicas, morfológicas e evolutivas que as conferem, indiretamente, mobilidade. Sendo assim, a polinização e a dispersão de sementes são dois processos ecológicos que foram fundamentais para a ocupação do ambiente terrestre e, posteriormente, para a diversificação das angiospermas em todo o planeta Terra. As plantas podem apresentar reprodução assexuada e sexuada, contudo, a reprodução sexuada confere aumento das chances de recombinação genética e reduz as probabilidades da formação de homozigotos. No entanto, implicações negativas também podem ser associadas ao sexo, como a dependência de vetores externos para a realização do fluxo gênico e, conseqüentemente, aumento da variabilidade genética. Dessa forma, as plantas precisam investir estrutural e fisiologicamente para poder obter ganhos. Com isso, fica claro que os benefícios às plantas precisam ser maiores que os custos, uma vez que a reprodução sexuada só se torna vantajosa se os ganhos conferidos ao processo de polinização forem maiores do que duas vezes os ganhos

obtidos por reprodução vegetativa ou autogamia (FISCHER, 1930). Nesse sentido, a polinização é um processo que, de forma efetiva, otimiza a reprodução das plantas com flores.

Sabendo-se disso, a polinização é, portanto, definida como o processo de reprodução sexuada que ocorre em todas as angiospermas, onde os grãos de pólen são transferidos das anteras das flores, onde são produzidos, para o estigma de outra flor mesma espécie (i.e. polinização cruzada) ou para a mesma flor (i.e. autopolinização) (WILLMER, 2011). Os vetores que realizam a transferência dos grãos de pólen podem ser abióticos (e.g. água e vento) ou bióticos, tais como abelhas, borboletas, besouros, moscas, vespas, aves, morcegos e outros vertebrados e insetos (FAEGRI; PIJL, 1979). As abelhas, no entanto, representam o grupo mais importante de insetos que visitam flores, sendo responsável pela polinização de mais espécies de plantas do que qualquer outro grupo (KLEIN et al., 2007). Portanto, a atração de polinizadores confere um forte ganho às angiospermas, por favorecer o cruzamento e o *crossing-over*.

2.2.1 Polinização biótica

Durante os caminhos da ecologia da polinização, Federico Delpino (1868-1875) foi o primeiro a elaborar uma classificação para os tipos florais, estabelecendo dois sistemas florais. O primeiro classifica as flores quanto a forma e função (e.g. tubulares, papilionadas, labiadas); enquanto a segunda classificação resultou na descoberta de que alguns tipos florais são associados a determinados visitantes florais. Após essa descoberta, outros pesquisadores testaram e ampliaram a classificação proposta por Delpino (e.g. MÜLLER, 1873). Mais tarde, Stefan Vogel realizou um estudo que objetivava obter uma classificação natural dos tipos florais com base nas características das flores e o modo de polinização (VOGEL, 1954). A partir disso, Vogel chegou a um sistema, classificado por ele como estilos florais, baseado em uma combinação de características morfológicas, fisiológicas, fenológicas e ecológicas de uma determinada flor a um possível polinizador, gerando um sistema que, posteriormente, foi classificado como síndromes da polinização (VOGEL, 1954; PIJL, 1960; FAEGRI; PIJL, 1979). As síndromes de polinização biótica, portanto, incluem a melitofilia (i.e. polinização por abelhas), esfingofilia (esfingídeos), falenofilia (mariposas), psicofilia (borboletas), miiiofilia (moscas), sapromiiofilia (moscas varejeiras), cantarofilia (besouros), ornitofilia (aves) e quiropterofilia (morcegos), enquanto que as síndromes da polinização abióticas estão classificadas em anemofilia (vento) e hidrofilia (água) (FAEGRI; PIJL, 1979).

Atualmente, estima-se que cerca de 90% das angiospermas do mundo sejam polinizadas por animais (OLLERTON et al., 2011) e como necessitam da transferência de grãos de pólen para fertilizar, se reproduzir e, conseqüentemente, manter suas populações para que outros animais se alimentem ou se abriguem, a polinização se torna um processo ecológico indispensável na manutenção do ecossistema, reprodução e evolução das plantas com flores (WILLMER, 2011). A polinização é, portanto, uma função ecológica chave para a manutenção de comunidades biológicas ao redor do mundo. Além disso, a polinização é um serviço ecossistêmico essencial para o bem-estar humano, uma vez que um terço dos principais produtos agrícolas que consumimos depende da ação dos polinizadores (KLEIN et al., 2007). Os polinizadores têm um importante papel para a produção de muitos frutos que são consumidos pelo homem, tendo grande e forte contribuição para produção agrícola mundial (GIANNINI et al., 2015; DICKS et al. 2016). Além disso, a polinização contribui gerando benefícios para a produção de fibras, biocombustíveis, cosméticos, medicamentos e, ainda servindo de inspiração literária e religiosa (i.e. benefícios socioculturais) (IPBES, 2016).

Dessa forma, devido a grande importância da polinização biótica, várias sínteses globais e avaliações temáticas sobre polinização estão sendo realizadas (IPBES, 2016). No entanto, os resultados geram uma preocupação generalizada, com fortes evidências de declínios nas populações de espécies de animais polinizadores sendo registrados devido, principalmente, a perda e fragmentação de habitat, introdução de espécies exóticas e uso exacerbado de agrotóxicos (e.g. POTTS et al., 2010; WINFREE et al., 2011; IPBES, 2016; DICKS et al., 2016). A expansão dos centros urbanos, por exemplo, provocou redução de habitats naturais e isso, conseqüentemente, resultou no comprometimento das comunidades de plantas e animais, bem como o processo de polinização (BALDOCK et al., 2015; HALL et al., 2017; HOU et al., 2019; OLIVEIRA et al., 2019). Recentemente, um grupo de pesquisadores propuseram dez medidas políticas para a conservação dos polinizadores e dentre as propostas é possível destacar a redução de agroquímicos, aumento de medidas para conservação e restauração, incluindo as paisagens agrícolas e urbanas (DICKS et al., 2016). Em adição, pesquisadores em todo mundo estão alertando à humanidade para os riscos que perturbações antrópicas, mudanças climáticas e cegueira botânica podem gerar para a conservação da biodiversidade e para as interações ecológicas, como a polinização (RIPPLE et al., 2017; RIPPLE et al., 2019; OLIVEIRA et al., 2019).

2.2.2 Melitofilia

A melitofilia é a síndrome de polinização, onde as flores são polinizadas por abelhas (FAEGRI; PIJL, 1979). Nesse sistema de polinização, as flores apresentam antese diurna, cores que variam do ultravioleta ao amarelo e geralmente apresentam guias de néctar ou pólen. Em geral, as flores são delicadas e podem ser labiadas, papilionadas, em forma de disco ou infundibuliformes. Frequentemente, apresentam odor agradável ao olfato humano, com néctar em pequenas quantidades, mas com alta concentração de açúcares. Em adição, podem oferecer pólen, néctar, óleo, resinas e voláteis florais como recursos florais (VOGEL, 1954; PIJL, 1960; FAEGRI; PIJL, 1979). De forma geral, abelhas são os principais polinizadores em muitos ecossistemas ao redor do mundo (WILLMER, 2011). No que diz respeito às florestas tropicais, a polinização biótica é essencial, uma vez que polinização pelo vento e autopolinização são raras (WILLMER, 2011). Nesses ecossistemas, abelhas de médio à grande porte são os polinizadores mais abundantes nas copas das árvores, estabelecendo relações com flores especializadas (WILLMER, 2011). Contudo, mesmo nas áreas em que outros polinizadores aparecem em maior abundância e diversidade que as abelhas, a melitofilia ainda pode representar maior importância em termos de efetividade da polinização (WILLMER, 2011).

2.3 Poliploidia em Angiospermas

A poliploidia (i.e. duplicação de todo genoma) é considerada como um importante mecanismo de especiação simpátrica nas angiospermas (e.g. RAMSEY; SCHEMSKE, 1998; SOLTIS; SOLTIS, 2000; WOOD et al., 2009), mas também ocorre dentro de outros grupos de organismos eucarióticos (e.g. OTTO; WHITTON, 2000; PAWLOWSKA; TAYLOR, 2004; GREGORY; MABLE, 2005; ALBERTIN; MARULLO, 2012). Estimativas mais conservadoras apontam que a poliploidia ocorre em até 35% das angiospermas (STEBBINS, 1971), no entanto outras pesquisas evidenciam que o evento de poliploidia aparece em pelo menos 70% das espécies de plantas com flores (e.g. GOLDBLATT, 1980; MASTERSON, 1994; LEITCH; BENNET, 1997), podendo ter contribuído para a diversificação das plantas com flores e, inclusive, para a sobrevivência ao evento de extinção do Cretáceo-Paleógeno (abreviado para K-Pg daqui em diante) (FAWCETT et al., 2009; SOLTIS & BURLEIGH, 2010; JIAO et al., 2011). Além disso, os poliploides podem ainda ser classificados a partir da sua origem, podendo ser autopoliploides ou aloploploides (STEBBINS, 1947; STEBBINS, 1971). Os autopoliploides, surgem quando há duplicação do mesmo genoma e os aloploploides, por sua vez, se originam a partir da duplicação de genomas distintos (STEBBINS, 1947; STEBBINS, 1971; RAMSEY; SCHEMSKE, 1998).

Em adição, indivíduos poliploides podem ocorrer em simpatria com seus parentais diploides (i.e. populações mistas), mas também podem existir populações exclusivamente poliploides ou diploides (i.e. citótipos separados espacialmente) (LEVIN, 1983; HUSBAND; SCHEMSKE, 1998; PETIT et al., 1999). Mesmo que citótipos diploides e poliploides co-ocorram em uma mesma população, pode haver algum mecanismo de isolamento reprodutivo que contribua para a manutenção dos citótipos no ambiente. Esses mecanismos podem ser representados principalmente por, (a) mudanças na fenologia reprodutiva, (b) mudanças nos tamanhos dos atributos florais, (c) mudança na guilda de polinizadores efetivos e (d) formação de híbridos reprodutivamente estéreis (LEVIN, 1975; SEGRAVES; THOMPSON, 1999; BORGES et al., 2012). Sendo assim, o *modelo da exclusão dos citótipos em minorias* prevê que indivíduos poliploides sobrevivam menos em populações mistas, pois representam os citótipos em minoria, quando comparado com os seus parentais diploides que encontram-se em maioria dentro da população (LEVIN, 1975). Os citótipos poliploides tornam-se, portanto, mais suscetíveis a receber gametas haploides dos indivíduos diploides e formar zigotos triploides, já que quanto menor a frequência de um citótipo, menor é probabilidade de cruzamento intraploidia e, consequentemente, menor será o sucesso reprodutivo, afetando diretamente a permanência do citótipo nas gerações posteriores, até levar à exclusão do citótipo em minoria da população mista (LEVIN, 1975). No entanto, pesquisas mais recentes indicam que ser poliploide pode representar uma vantagem para sobreviver às mudanças climáticas atuais e futuras, bem como em ambientes mais perturbados e em condições de estresse (e.g. MADLUNG, 2013; VAN DE PEER et al., 2017; SESSA, 2019; RICE et al., 2019; ZIGELSKI et al., 2019).

2.3.1 Origem dos poliploides

A poliploidia ocorre a partir de falhas nos processos de mitose ou meiose, gerando gametas com mais de um conjunto cromossômico e com consequente formação de gametas diploides ($2n$) ou de zigotos triploides (RAMSEY; SCHEMESKE, 1998). Indivíduos triploides, por sua vez, podem servir como uma ponte para a formação de indivíduos tetraploides ($4n$), a partir da junção de seu gameta triploide ($3n$) com um gameta haploide (n) proveniente de um citótipo diploide presente na população (RAMSEY; SCHEMESKE, 1998; SCHINKEL et al., 2017). Os poliploides, no entanto, podem ser formados por diferentes rotas: (a) *autotetraploides*, por ponte triploide, pela união de dois gametas não reduzidos ou duplicação de células somáticas em população diploide; (b) *alotetraploides*, por ponte triploide, por

cruzamentos interespecíficos em população diploide ou via hibridização de outros citótipos (auto- ou aloploidos); e (c) *maiores níveis de ploidia*, pela união de gametas reduzidos e não reduzidos dentro de uma população poliploide (RAMSEY; SCHEMESKE, 1998).

A meiose é o processo chave para a formação de gametas e, portanto, para a reprodução sexuada em todos os organismos eucarióticos (SPEIJER et al., 2015). Durante a meiose pode haver disfunção no processo de divisão celular, havendo uma não-redução meiótica, que por sua vez vem sendo indicada como o principal mecanismo de formação de gametas diploides (BRETAGNOLLE; THOMPSON, 1995; DE STORME; GEELEN, 2013). Quando esses gametas diploides participam do processo de reprodução, tornam-se uma importante via para a formação de poliploides (BRETAGNOLLE; THOMPSON, 1995; DE STORME; GEELEN, 2013). Em um primeiro passo, gametas diploides podem formar indivíduos triploides (i.e. fusão de um gameta diploide com um haploide) ou citótipos tetraploides, através da junção de dois gametas diploides (SCHINKEL et al., 2017). Havendo formação de indivíduos triploides e com esses participando de um processo de reprodução dentro de uma população, pode resultar em formação de indivíduos diploides ou podem servir como ponte para formação de poliploides (e.g. auto- ou alotetraploides) (SCHINKEL et al., 2017).

2.3.2 Poliploidia e polinização

A poliploidia desempenha um papel muito importante na evolução e manutenção da biodiversidade de plantas (SOLTIS; SOLTIS, 1993, 1995; SOLTIS et al., 2009). Estima-se, por exemplo, que mais da metade de todas as angiospermas tenham poliploides em suas linhagens (GOLDBLATT, 1980; MASTERSON, 1994; LEITCH; BENNET, 1997). Dois efeitos visíveis da poliploidia em angiospermas são mudanças na fenologia reprodutiva e no tamanho de verticilos florais (VAN DIJK et al., 1992; SEGRAVES; THOMSON, 1999; BORGES et al., 2012; POSTER et al., 2017; PORTURAS et al., 2019). A fenologia reprodutiva pode apresentar mudanças no início (i.e. antecipada ou tardia) e na duração (i.e. mais curta ou mais longa) da floração, separando temporalmente os poliploides dos seus parentais diploides (VAN DIJK et al., 1992; SEGRAVES; THOMSON, 1999; BORGES et al., 2012; POSTER et al., 2017) e até mesmo de alguns polinizadores (e.g. SEGRAVES; ANNEBERG, 2016; OLIVEIRA et al., 2019). Além disso, mudanças na morfologia floral podem ser observadas, com flores apresentando maior tamanho que as dos seus parentais diploides (VAMOSI et al., 2007; BORGES et al., 2009; GROSS; SCHIESTL, 2015; POSTER ET AL., 2017; PORTURAS et al., 2019).

Os resultados dessas mudanças refletem nas interações planta-polinizador e no sucesso reprodutivo das angiospermas (i.e., formação de frutos em condições naturais) (SEGRAVES; THOMPSON, 1999; BORGES et al., 2012; SEGRAVES; ANNEBERG, 2016; PORTURAS et al., 2019). O tamanho das flores pode espelhar uma mudança na guilda de polinizadores, devido ao comportamento do visitante floral com relação à flor, podendo visitantes de pequeno porte, por exemplo, atuarem como polinizadores efetivos em flores de citótipos diploides, mas quando em contato com flores maiores de indivíduos poliploides o seu corpo não toca todas ou nem entra em contato com as estruturas reprodutivas, mudando a sua efetividade (e.g. ocasional ou pilhador) (e.g. SEGRAVES; THOMPSON, 1999; BORGES et al., 2012; SEGRAVES; ANNEBERG, 2016; OLIVEIRA et al., 2019). Além disso, os visitantes florais dos poliploides podem ser bem diferentes dos seus parentais diploides (TAYLOR; SMITH, 1979; THOMPSON et al., 2004; THOMPSON; MERG, 2008; BORGES et al., 2012). Essas condições, portanto, podem favorecer o estabelecimento dos citótipos poliploides dentro da população, pois a diferença de polinizadores pode evitar o retrocruzamento com os diploides (SEGRAVES; THOMPSON, 1999; VAMOSI et al., 2007; SEGRAVES; ANNEBERG, 2016).

Ainda assim, em populações mistas indivíduos poliploides representam o citótipo em minoria e são propensos a receber grãos de pólen dos seus progenitores diploides (LEVIN, 1975). Como mencionado acima, mudanças na floração podem acontecer e separar temporalmente os citótipos dentro da população mista (VAN DIJK et al., 1992; SEGRAVES; THOMPSON, 1999; BORGES et al., 2012; POSTER et al., 2017). No entanto, pode haver sobreposição nos períodos de floração de diploides e poliploides (BORGES et al., 2012), com consequente compartilhamento de polinizadores e seguida redução no sucesso reprodutivo dos poliploides (BORGES et al., 2012; PORTURAS et al., 2019) e, para sobreviver à exclusão do citótipo minoritário, é preciso haver mecanismos de isolamento reprodutivo (e.g. quebra da autoincompatibilidade) para que poliploides sobrevivam e se estabeleçam, a curto prazo, em populações mistas (BORGES et al., 2012; VAN DE PEER et al., 2017).

2.3.3 Consequências ecológicas da poliploidia

No geral, assume-se que sob condições de estresse e em habitats perturbados, poliploides são mais bem-sucedidos que seus parentais diploides (LEVIN, 1983; STEBBINS, 1985), podendo chegar a competir com os citótipos diploides no ambiente (COMAI, 2015). Poliploides, por exemplo, podem ter resistido à extinção em massa que ocorreu durante o período K-Pg (FAWCETT et al., 2009; JIAO et al., 2011). No entanto, ao ponto que algumas

mudanças são vantajosas para os poliploides, muitas outras podem ser prejudiciais (COMAI, 2015). Aumentos na temperatura e reduções nos volumes de precipitação alteram os ecossistemas e afetam diretamente as comunidades de plantas (MALHI et al., 2008; RITO et al., 2017; ARNAN et al., 2018; SILVA et al., 2019). Os efeitos mais visíveis são na distribuição geográfica e diversidade das espécies (LOARIE et al., 2008; RITO et al., 2017). No entanto, a poliploidia pode favorecer a ocupação de novos nichos, permitindo que citótipos poliploides ocupem ambientes que seus parentais diploides não consigam, devido a capacidade de adaptação a novas condições ambientais (RAMSEY; SCHEMSKE, 1998). Atualmente, já se sabe que poliploides sobrevivem mais em condições de maiores estresses, habitats perturbados e podem se adaptar melhor para sobreviver às mudanças climáticas atuais e futuras (LEVIN, 1983; STEBBINS, 1985; CAI et al., 2019; SESSA, 2019). Ainda assim, poliploides (e.g. tetraploides) possuem uma distribuição geográfica ainda muito restrita a pequenas áreas e em populações de ploidia única, sendo muito rara a presença de populações mistas na natureza (e.g. LEVIN, 1975; CASTRO et al., 2019).

Além disso, estudos já revelaram que poliploides são mais frequentes em ambientes extremos, como os xéricos (LÖVE; LÖVE, 1949; LÖVE, 1953). Sabendo-se disso, poliploides apresentam algumas características morfológicas e fisiológicas que os conferem mais vantagens nesses habitats perturbados, que os seus progenitores diploides (BORGES et al., 2012; SOLTIS et al., 2010; CORNEILLIE et al., 2019). Poliploides apresentam, por exemplo, células com parede celular mais espessa, folhas com estômatos maiores, mais protegidos e em menor densidade que indivíduos diploides, os permitindo maior eficiência no uso da água para sobreviver em ambientes com déficit hídrico e altas temperaturas (MELARAGNO et al., 1993; HODGSON et al., 2010; CORNEILLIE et al., 2019; ALBUQUERQUE, 2019). Apesar disso, ainda existe uma grande lacuna no estado da arte com relação aos aspectos ecofisiológicos de poliploides.

2.3 Ecologia Urbana

Atualmente, mais da metade da população humana mundial vive em centros urbanos (UNITED NATIONS, 2010). A urbanização provoca mudanças profundas na paisagem natural devido às perturbações antrópicas (KAREIVA et al., 2007; SETO et al., 2013). A expansão dos centros urbanos cria perturbações que prejudicam espécies nativas e geralmente propiciam habitat para um número reduzido de espécies que se adaptam bem às condições urbanas, como as espécies exóticas (e.g. MCKINNEY, 2008; MORO et al., 2014; BALDOCK et al., 2015;

FIGUEIROA et al., 2018; M. OLIVEIRA no prelo). Adicionalmente, populações e comunidades de plantas e animais que ocorrem nesses ecossistemas urbanos, incluindo os processos ecológicos existentes, são afetados negativamente pela urbanização (FONTAINE et al., 2006; VERBOVEN et al., 2012; USHIMARU et al., 2014; BALDOCK et al., 2015; HALL et al., 2017; HOU et al., 2019; OLIVEIRA et al., 2019).

Os serviços ecossistêmicos prestados pela polinização em ecossistemas urbanos, assim como em áreas naturais, são importantes para a manutenção da biodiversidade (e.g. LUGO, 2010; HALL et al., 2017; OLIVEIRA et al., 2019). No entanto, nestas condições, aumento em tamanho floral, redução na quantidade de grãos de pólen produtor por flor, falhas no processo de polinização e redução na formação de frutos e sementes são esperadas, assim como redução na guilda de polinizadores (HOU et al., 2019; OLIVEIRA et al., 2019). Os efeitos mais visíveis da urbanização sobre os processos ecológicos, portanto, são exemplificados por animais polinizadores enfrentando redução de recursos (e.g. GOULSON et al. 2005) e as plantas, por sua vez, redução no sucesso reprodutivo (e.g. HOU et al., 2019; OLIVEIRA et al., 2019). No entanto, ainda existe uma grande lacuna com relação aos conhecimentos sobre ecologia urbana em ecossistemas tropicais (e.g. MORO et al., 2014; OLIVEIRA et al., 2019; M. TOMAZ, no prelo), com a maioria dos estudos direcionados para regiões temperadas (e.g. VAN ROSSUM, 2010; USHIMARU et al., 2014; VERBOVEN et al., 2014; BALDOCK et al. 2015; HALL et al., 2017; FIGUEIROA et al., 2018; HOU et al., 2019).

2.4.1 Fenologia de plantas em ecossistemas urbanos

A fenologia é definida como o período de crescimento e reprodução das plantas e comportamento animal, bem como de eventos biológicos cíclicos (LIETH, 1974). A emissão de estruturas reprodutivas, por exemplo, pode ser influenciada por fatores abióticos, como a sazonalidade climática (e.g. BORGES et al., 2009; OLIVEIRA et al., 2019), ou bióticos, como interações com polinizadores (RENNER; ZOHNER, 2018). Nas regiões neotropicais a estação seca é o período correspondente à época de floração de muitas espécies arbóreas (e.g. FRANKIE et al., 1974; BORGES et al., 2009). Alguns estudos utilizam dados de registros fenológicos para detectar alterações na floração em resposta a modificações climáticas geradas pela urbanização (e.g. NEIL; WU, 2006; GORDO; SANZ, 2010; IMHOFF et al., 2010; LI et al., 2011; XIAO et al., 2016; LI et al., 2017; LIU et al., 2018; REED et al., 2019). Além disso, outros estudos investigam os efeitos da densidade populacional humana e da temperatura

(ambas como proxy para urbanização) sobre a fenologia de plantas em escala regional e ao longo de um gradiente de urbanização (LI et al., 2019).

Atualmente, os estudos sobre fenologia estão aumentando em número e ganhando grandes dimensões, sendo associados à urbanização e às mudanças climáticas (LU et al., 2006; NEIL; WU, 2006; CLELAND et al., 2007; GORDO; SANZ, 2010; WOLKOVICH et al., 2012; ZHAO et al., 2013; LI et al., 2017; REED et al., 2019). Alterações na temperatura (e.g. ilhas de calor) e nos regimes de precipitação implicam diretamente em mudanças na fenologia (e.g. início das emissões de estruturas reprodutivas ou vegetativas e o comprimento do período da fenofase) (LU et al., 2006; IMHOFF et al., 2010; FOTIOU et al., 2011; ZHAO et al., 2013; KAZAN; LYONS, 2016; LI et al., 2017; REED et al., 2019; OLIVEIRA et al., 2019; LI et al., 2019). Sendo assim, mudanças em fenofases reprodutivas são esperadas sob condições de alterações em precipitação, microclima, fotoperíodo e disponibilidade de água e nutrientes no solo (e.g. NORD; LYNCH, 2009; IMHOFF et al., 2010; SCAVEN; RAFFERTY, 2013; ATHAYDE; MORELLATO, 2014; ENLOE et al., 2015; KAZAN; LYONS, 2016; MAJETIC et al., 2017). Contudo, variações espaciais na temperatura geradas por ilhas de calor não são adequadas para entender como a fenologia das plantas irá se comportar diante de mudanças climáticas futuras (i.e. aumento nas temperaturas) (WOHLFAHRT et al., 2019).

2.4.2 Polinização em ecossistemas urbanos

A expansão dos centros urbanos vem provocando redução de habitats naturais e isso, consequentemente, resulta no comprometimento das comunidades de plantas e animais, bem como no processo de polinização (BALDOCK et al., 2015; HALL et al., 2017; HOU et al., 2019; OLIVEIRA et al., 2019). Recentemente, um grupo de pesquisadores propuseram dez medidas políticas para a conservação dos polinizadores e dentre as propostas é possível destacar a redução de agroquímicos, aumento de medidas para conservação e restauração, incluindo as paisagens agrícolas e urbanas (DICKS et al., 2016). O rápido processo de urbanização em todo mundo provocou sérias mudanças na paisagem devido à fragmentação de habitats naturais (KAREIVA et al., 2007), no clima (IMHOFF et al., 2010), no pH e na disponibilidade de nutrientes no solo (KAYE et al., 2006; ENLOE et al., 2015). Primariamente, os polinizadores são rapidamente afetados pela urbanização através da falta de recursos florais e habitats adequados para forrageio e nidificação, sendo os polinizadores autóctones diretamente afetados por estas mudanças na paisagem (e.g. OLIVEIRA et al., 2019). Neste sentido, o declínio de polinizadores causado pela alteração e perda de habitat vem sendo reportado em vários estudos,

com alguns revelando os efeitos do aumento da urbanização sobre a abundância, riqueza e diversidade de polinizadores em áreas urbanas (e.g. BALDOCK et al., 2015; HALL et al., 2017; BALDOCK et al., 2019; OLIVEIRA et al., 2019).

Sendo assim, o declínio de polinizadores leva a um efeito negativo no processo de polinização, uma vez que as redes de interação planta-polinizador são alteradas ou sofrem afrouxamento, resultando em falhas na polinização e levando à reduções no sucesso reprodutivo das populações e comunidades de plantas (e.g. USHIMARU et al., 2014; OLIVEIRA et al., 2019; HOU et al., 2019). Contudo, os efeitos da urbanização sobre os polinizadores e sobre a polinização ainda são controversos, uma vez que alguns estudos demonstram que a abundância e riqueza de espécies de polinizadores pode responder de forma positiva, negativa ou neutra à urbanização (e.g. BALDOCK et al., 2015; HALL et al., 2017; OLIVEIRA et al., 2019; BALDOCK et al., 2019). Isso pode estar relacionado à ampla gama de estudos realizados em ecossistemas urbanos em regiões temperadas, que conferem um microclima mais ameno que os ecossistemas urbanos tropicais, que estão destacando impactos negativos da urbanização sobre as comunidades de polinizadores e sobre a polinização (e.g. OLIVEIRA et al., 2019).

CAPÍTULO 1

**Intraspecific variation in reproductive traits between diploid and autotetraploid
Libidibia ferrea trees (Leguminosae): higher frequency of pollinators and reproductive
success of polyploids in a mixed tropical urban population**

**Willams Oliveira^{1,a}, Jéssica L.S. Silva^{2,b}, Oswaldo Cruz-Neto^{2,c}, Marcela T.P. Oliveira^{1,d},
Isabelle Fernandes de Albuquerque^{1,e}, Laís Angélica Borges^{3,f}, Ariadna V. Lopes^{2,g,*}**

¹Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal, Centro de Biociências (CB), Universidade Federal de Pernambuco (UFPE), Pernambuco, 50372-970, Brazil

²Departamento de Botânica, Centro de Biociências (CB), Universidade Federal de Pernambuco (UFPE), Pernambuco, 50372-970, Brazil.

³Departamento de Biociências, Centro de Ciências Agrárias, Universidade Federal da Paraíba (UFPB), 58397-000, Brazil

*Corresponding author. E-mail: avflopes@ufpe.br

ORCID

^a <https://orcid.org/0000-0001-8345-7986>

^b <https://orcid.org/0000-0001-8519-0891>

^c <https://orcid.org/0000-0002-6625-7568>

^d <http://orcid.org/0000-0003-3410-3334>

^e <https://orcid.org/0000-0001-9096-4484>

^f <https://orcid.org/0000-0002-8458-3527>

^g <https://orcid.org/0000-0001-5750-5913>

Abstract

In mixed-ploidy populations, newly formed polyploids initially occur at low frequencies when compared to diploids. However, polyploidy may lead to some changes in morphology, phenology, and physiology, which promote reproductive isolation and favor polyploid establishment and reproductive success. Additionally, intraspecific variation in floral traits, phenology, and plant-pollinator interactions may also be associated with abiotic conditions of stressful habitats (e.g. urban areas) that may affect plant reproductive output in distinct ways. Polyploid individuals usually have larger flowers and, when irregular meiosis occurs, tend to have lower reproductive success than diploids in natural ecosystems. Nevertheless, in stressful habitats, polyploids may have better physiological performance. Here, we investigated intraspecific variation in reproductive traits of diploid and autotetraploid *Libidibia ferrea* trees in a mixed tropical urban population. Overall, we assessed ploidy levels, reproductive phenology, flowering synchrony, floral and reproductive biology, pollination and fruit and seed set in this urban population. Diploids flowered for 6–7 months/year, and autotetraploids flowered for 3–5 months/year. Although autotetraploids and diploids exhibited some overlap in flowering period, diploids flowered alone for 2–3 months, and flowering synchrony was low between and within cytotypes, which also differed in fruiting intensity. Autotetraploids had significantly more flowers/inflorescences, larger flowers and pollen grains, a higher frequency of visits by effective pollinators and higher fruit- and seed-set when compared to diploids, despite having a shorter flowering period. Our findings reveal advantages for polyploids in a tropical urban ecosystem. These results are important for understanding the mechanisms involved in the reproductive responses of polyploid plants in urban ecosystems.

Keywords: Floral traits, pollination, polyploidy, reproductive phenology, reproductive success, urban ecosystem

Key Message: Autotetraploid trees of *Libidibia ferrea* produce more and larger flowers and have a higher frequency of effective pollinators and reproductive success than diploids, which may represent some advantage for polyploids in urban ecosystems.

Introduction

Polyploidy, i.e. the possession of three or more chromosome sets by an organism, is an important mechanism of adaptation and speciation in plants (Ramsey and Schemske 1998). The evolutionary success of polyploids is associated with their origin, establishment, and persistence (Thompson and Lumaret 1992). Newly formed polyploids initially occur at low frequencies when compared to their diploid progenitors in mixed-ploidy populations (Levin 1975). Thus, in these conditions, polyploids become more susceptible to receiving haploid gametes from diploid individuals and forming triploid zygotes, which usually develop into sterile adults, resulting in a reproductive barrier known as triploid block (Felber 1991; Köhler et al. 2010). Therefore, the lower the frequency of a cytotype in a population, the higher the probability of interploidy crossing. Consequently, the reproductive success of this cytotype will be lower, directly affecting its persistence in later generations, eventually leading to its local extinction in a mixed population; a model known as minority cytotype exclusion (e.g. Levin 1975; Husband 2000; Kolár et al. 2017).

Despite the prediction of the minority cytotype exclusion model, the evolution of polyploids has played a major role in plant diversification, through the numerous changes in morphology, physiology and geographical distribution that make them differ from their diploid progenitors (Stebbins 1950; Ramsey and Schemske 2002). The success of many polyploids in angiosperms is mainly related to intraspecific variation in reproductive phenology and flower morphology (e.g., Petit et al. 1997; Segraves and Thompson, 1999; Karunarathne et al. 2018). For example, flowering may begin earlier or later or last for a shorter or a longer period depending on the cytotype (Segraves and Thomson 1999; Segraves and Anneberg 2016; Poster et al. 2017). Regarding floral morphology, polyploids usually produce more and larger flowers than diploids (Vamosi et al. 2007; Gross and Schiestl 2015; Poster et al. 2017; Porturas et al. 2019). Additionally, polyploids generally produce more nectar than diploids (Blarer et al. 2002; Thompson and Merg 2008). Therefore, the variation found between diploids and polyploids can make flowers differently attractive, which may affect pollinator diversity and floral visitation rate between cytotypes (e.g., Segraves and Thompson 1999; Thompson and Merg 2008; Borges et al. 2012). These conditions may promote the reduction of backcrossing of polyploids with their diploid progenitors, leading to reproductive isolation and favoring the establishment of polyploid individuals within mixed populations (Segraves and Thompson 1999; Vamosi et al. 2007; Segraves and Anneberg 2016).

The well-succeeded establishment of polyploid lineages in mixed populations due to intraspecific variation has been an important tool to understand population dynamics and cytotype coexistence, as well as for gathering information on evolutionary pathways and adaptive diversification (Arrigo and Barker 2012; Castro et al. 2019; Wellborn and Langerhans 2015; Visger et al. 2016). Polyploidization events may also have contributed to angiosperm diversification and even to angiosperm survival during the Cretaceous-Paleogene (K-Pg) mass extinction event (e.g., Fawcett et al. 2009; Soltis and Burleigh 2010; Jiao et al. 2011; Levin and Soltis 2018; Levin 2019a, b). The K-Pg boundary transition was marked by multiple environmental impacts accompanied by climate change (Keller et al. 2002; Beerling et al. 2002; Cai et al. 2019). This period is marked by the survival of polyploid species, mainly angiosperms (Fawcett et al. 2009; Soltis and Burleigh 2010), a fact associated with higher production of non-reduced gametes due to environmental stress (Mason et al. 2011; Pécrix et al. 2011; Mai et al. 2019). Thus, the survival and persistence of polyploid species during the K-Pg mass extinction are largely related to the set of genetic, physiological, and morphological attributes of polyploids (Fawcett et al. 2009; Soltis and Burleigh 2010). Usually, polyploids show morphological and physiological characteristics that confer them more advantages in stressful habitats than diploids (Soltis et al. 2009; Corneillie et al. 2019). Moreover, as polyploid plants usually have thicker and larger cell walls, and their stomata are more protected and present in lower density than in diploids (e.g., Melaragno et al. 1993; Hodgson et al. 2010; Corneillie et al. 2019), polyploidy may represent an advantage to survival in the current and projected scenarios of climate change and anthropogenically disturbed environments in general (e.g., Van de Peer et al. 2017; Rice et al. 2019; Zigelski et al. 2019; Levin 2019a). Concerning stressful environments, urban areas represent an important scenario for autopolyploidy, as unreduced gametes may be generated in higher rates due to elevated temperature conditions resulting from urbanization (Thompson et al. 2018).

The expansion of urban areas leads to rapid land-use change (Seto et al. 2013), which represent an extreme level of human disturbances in ecosystems, illustrated by the conversion of land in dense urban settlements (Niemelä 1999). Urban ecosystems are characterized mainly by higher pollutant gas rates and higher temperatures in relation to surrounding rural areas (e.g., Neil and Wu 2006; Luber and McGeehin 2008; Jochner and Menzel 2015), as well as increased soil nitrogen levels (Kaye et al. 2006; Enloe et al. 2015) and reduced soil water availability (Pickett et al. 2011; McGrine 2016). On a local scale, changes in climatic conditions lead to the formation of heat islands (Imhoff et al. 2010; Li et al. 2011) that may lead to variations in the

functional traits of plant species in urban green areas (Grimm et al. 2008). Urban climate can promote intra- and interspecific variation in plant populations and communities, which include morphological, anatomical, physiological and phenological changes (Bulbovas et al. 2010; Fotiou et al. 2011; Zhao et al. 2013; Cochard et al. 2019). Therefore, as a result of human disturbances and climate change, tropical urban areas show less pollinator diversity, low functional diversity of plant reproductive traits, disrupting plant-pollinator interactions, and, consequently, reducing fruit and seed set in some plants (Hou et al. 2019; Oliveira et al. 2019a, b; Oliveira et al. 2020). In addition to these conditions and their effects on plant reproduction, genetic variation intrinsic to polyploidy may represent a determining factor that can lead to higher reproductive success of autopolyploids in urban areas.

Here, we aimed to evaluate the reproductive phenology, floral traits, pollinator frequency, and fruit- and seed-set in a mixed-ploidy population to understand the reproductive success between cytotypes in a tropical urban area. For this, we tested the hypothesis that the reproductive success of autotetraploid individuals of a plant species can benefit from an urban environment compared to diploids. To test our hypothesis, we used the neotropical tree *Libidibia ferrea* (Mart. ex Tul.) L.P. Queiroz (Leguminosae) as a model, as this species is self-incompatible (i.e. rely on pollinators to set fruits), pollinated by medium to large bees (i.e. specialized pollination system [drastically affected by climate change (e.g., Silva et al. 2019)]), and its diploid individuals show higher reproductive success than polyploids in natural ecosystems (Borges et al. 2012).

Materials and Methods

Study site

This study was carried out in the city of Recife, Pernambuco, Brazil. The metropolis occupies an area of 21,843.6 ha and has a population of 1,530,272 inhabitants (IBGE 2010). The climate type is As, hot humid tropical (Köppen 1931), with average annual rainfall and temperature of 2,272.9 mm and 25.4°C, respectively. Fieldwork was conducted in a public square named Euclides da Cunha (08°05'84'' S; 34°90'35'' W), where a mixed population of *L. ferrea* cytotypes composed of 11 planted trees occurs. This is the only place in the city where a mixed population was registered. Furthermore, as far as we know, there is no record of any other mixed urban population of the species in the study city.

Study species

Libidibia ferrea (Mart. ex Tul.) L.P. Queiroz (Leguminosae) is an arboreal species endemic to Brazil, naturally occurring in the Atlantic forest and Caatinga dry forest (Queiroz 2009). The species presents a noticeable morphological variation in leaves and flowers (Queiroz 2009) and present diploid ($2n = 24$) and autotetraploid individuals ($2n = 48$) (Borges et al. 2012), with regular meiosis (Beltrão and Guerra 1990). Flowers are yellow, hermaphroditic, and arranged in panicles, and the species is self-incompatible and pollinated mainly by medium to large bees (Borges et al. 2012). In the Caatinga dry forest, the reproductive success, as represented by natural fruit set, is higher in diploid individuals than in polyploids (Borges et al. 2012).

Ploidy levels

Ploidy levels of *L. ferrea* trees found in the area were measured using a flow cytometer approach. For these analyses, young leaves from each tree, previously stored in silica gel, were used to prepare a nucleus suspension using 750 µl of WPB buffer, which was posteriorly stained with 20 µl of propidium iodide (1 mg/mL) (*sensu* Loureiro et al. 2007). Then, the ploidy levels of the samples were estimated using a CyFlow SL flow (Partec, Görlitz, Germany). The control species used was *Zea mays* CE-777 ($2C=5.43$ pg). Finally, the mean size of the nuclear genome of the sample was measured in picograms (pg) by analysis of histograms using the software FloMax® (Partec®).

Flowering and fruiting intensities and synchrony

The reproductive phenology (flowering and fruiting) was observed monthly in 10 trees (six diploids and four autotetraploids) for 24 months (from June 2016 to May 2018). We recorded the intensity of phenological events through a semi-quantitative scale proposed by Fournier (1974), with five categories: (0) absence of phenophase, (1) phenophase ranging from 1 to 25%, (2) from 26% to 50%, (3) from 51% to 75%, and (4) from 76% to 100%. To measure reproductive synchrony (flowering and fruiting) within and among cytotypes, we used the synchrony index (*S*) proposed by Freitas and Bolmgren (2008). For this, the level of synchronization of an individual in relation to all other sampled individuals (*di*) was calculated to observe changes in flowering and fruiting synchrony within and between cytotypes. We calculated (*di*), which is based on the intensity and number of censuses in which the analyzed phenophases were exhibited for *L. ferrea* cytotypes. We then estimated the value of *S* for the cytotypes based on the average of *di* values for the studied period. *S* values range from 0 to 1. The *S* index represents a more accurate measure of the phenophase synchrony in comparison to

other widely used indices because it also considers the phenophase intensity, not just the overlap, at the individual or population level (see Freitas and Bolmgren 2008 for more information).

We are aware of the limitations of the reduced sample size. However, if the existence of mixed populations of the species in natural ecosystems is a rare condition (as is for many polyploids), mixed populations in urban areas are even rarer.

Floral traits

To analyze the dimensions of floral traits, we collected 30 flowers from five tetraploid and six diploid individuals (N= 11 individuals) during a flowering peak of all individuals at the same time (Mar/2019). The flowers were fixed in 70% ethanol, and their structures were measured using a digital caliper. Specifically, we measured the length of the calyx, corolla, sepals, petals, flag petal, stamens, filament, anther, pistil, ovary, and style and the diameter of the following structures: calyx and corolla, sepals, petals, flag petal, ovary and stigma.

We measured pollen and ovule traits of 30 floral buds per cytotype. Anthers were opened in histological slides under a stereomicroscope, and all pollen grains were removed using a dissecting needle. Then, we counted the number of pollen grains and measured the polar diameter of 400 pollen grains per cytotype (i.e. 20 per flower) in an optical microscope with the aid of a micrometer eyepiece. Pollen viability was analyzed by observing the presence of cytoplasm after exposure of pollen grains to 2% acetic carmine (Radford et al. 1974). We also counted the number of ovules per ovary in 30 flowers and obtained the pollen/ovule ratio, *sensu* Cruden (1977).

Floral visitors, flower production and reproductive success

To verify the frequency of floral visitors, we used four individuals per cytotype. The individuals had 25 flowers marked per day and were observed during four days from 0500 h to 1330 h, within 30-min intervals every hour, summing up 24 h per cytotype (i.e., 6 h per individual) and 100 observed flowers per cytotype. All observations were made at similar weather conditions (i.e. absence of rain or strong winds), during the flowering peak, and by only one observer. We classified the visitors according to their behavior when visiting the flower as: a) effective pollinators, when the floral visitor always contacted both male and female reproductive structures of the flower in the same visit; b) occasional pollinators, when the visitor did not contact the flower reproductive structures in all visits; and c) nectar thieves, when the visitor

collected the floral resource without coming into contact with both flower reproductive structures (Oliveira et al. 2019a).

Flower production and reproductive success of diploid and tetraploid cytotypes were measured by counting the number of flowers, fruit and seed set under natural conditions. For this, we counted the total number of flowers per inflorescence ($N = 10$ inflorescences/tree), the total number of fruits formed in the same inflorescences, and the number of seeds formed per fruit (e.g., Ushimaru et al. 2014; Cruz-Neto et al. 2018; Oliveira et al. 2019a). Furthermore, previous reproductive biology experiments performed by our team with a mixed natural population of *Libidibia ferrea* detected that the species is self-incompatible and inter-incompatible, i.e., fruits are only formed by intraploidy cross-pollination (Borges et al. 2012). Therefore, bagged flowers were not used here as a control to assess reproductive success.

Data analysis

We used the Shapiro-Wilk test to check the normality of all data. To check for differences between the reproductive synchrony of each cytotype, we used a *t*-test. Regarding differences in fruit and between cytotypes, we used generalized linear models (GLMs) (Sokal and Rohlf 1981) with a binomial distribution and “logit” link function. Also, general linear models with Gaussian distribution and “identity” link function were used to compare the size of flower traits, number and size of pollen grains, pollen viability, number of ovules per ovary, frequency of floral visitors and fruit set. We checked for differences in the morphometry of floral traits between diploids and tetraploids by using principal component analysis (PCA). All analyses were performed using R 3.6.0 (R Core Team, 2016).

Results

Ploidy levels, Flowering and Fruiting

Of the 11 individuals that occurred in the population, six were diploids ($2n = 24$), and five were autotetraploids ($2n = 48$). Diploids flowered from six to seven months per year, while tetraploids had a shorter flowering period, from three to five months per year (Fig. 1a). Regarding flowering at the individual level, each diploid and tetraploid tree flowered from one to six and one to five months, respectively (Online Resource 1). Diploids had more flowering events than tetraploids, but the maximum intensity of this phenophase in diploids was approximately 2.5 times lower than in tetraploids (21% and 56%, respectively). However, the results of flowering intensity were not significant ($t = -0.25$, $P = 0.80$). The flowering synchrony

index values were similar between diploids ($S = 0.071$) and tetraploids ($S = 0.053$) ($t = 0.46$, $P = 0.65$). The flowering synchrony index of the entire (mixed) population was 0.062.

Diploids fruited during the whole observation period, and tetraploids fruited during almost all months (Fig. 1b). At the individual level, both diploid and tetraploid individuals fruited from one to 10 months (Online Resource 1). The maximum fruiting intensity was lower (29%) in the diploid population than in the tetraploid population (56%; $t = -2.05$, $P = 0.048$). Tetraploids had a longer fruiting overlap and showed high fruiting synchrony ($S = 0.65$), while diploids had low fruiting synchrony ($S = 0.36$). However, the variation observed in the fruiting synchrony index was not significant ($t = -0.32$; $P = 0.76$). Fruiting synchrony was also low ($S = 0.32$) when considering all individuals of the mixed population.

Floral traits

Flowers of autotetraploid individuals had significantly higher values (size and/or number) in 18 out of the 23 analyzed floral traits when compared to diploids (Table 1). The first two PCA axes explained 60.2% of the observed variation between diploid and tetraploid flowers and are mainly associated with differences in flag petal diameter and corolla diameter (Fig. 2). The traits that did not differ between cytotypes were anther length, number of pollen grains per flower, pollen viability, number of ovules per flower and pollen/ovule ratio. Considering the number of ovules per flower, we observed that diploids had four to eight ovules in each ovary, while in tetraploids, it ranged from four to 11 ovules per ovary (Table 1).

Floral visitors, Flower production and Reproductive success

In the studied mixed tropical urban population, flowers of tetraploids were visited by five species of bees and one of hummingbird, while diploid flowers were visited by three species of bees and one of hummingbird (Table 2). The floral visitors observed visiting both cytotypes of flowers were *Centris analis* and *Xylocopa grisescens*, considered effective pollinators, *Trigona spinipes*, which behaved as a nectar thief (Table 2), and the hummingbird *Amazilia lactea*, which acted as an occasional pollinator (Table 2). The bees *Apis mellifera* and *Xylocopa frontalis* only visited tetraploid flowers, acting as effective pollinators (Table 2). Diploids and tetraploids had similar numbers of visits per flower ($t = -1.64$; $P = 0.102$). However, when we considered pollinator behavior, flowers of tetraploids received significantly more visits of effective pollinators than diploids ($t = 4.91$; $P < 0.0001$). On the other hand, flowers of diploids

received significantly more visits of occasional pollinators when compared to tetraploids ($t = -8.95$; $P < 0.0001$). No differences were found in relation to nectar thief visits ($t = -0.21$; $P = 0.83$).

Tetraploids produced more flowers per inflorescence than diploids (20–58 and 7–38, respectively – $t = 10.66$; $P < 0.0001$, Table 3). Likewise, tetraploids had higher natural fruit set than diploids (6.2% and 4.2%, respectively – $z = 2.85$; $P = 0.0043$) (Table 3). In addition, seed set was also significantly higher in tetraploids than in diploids ($t = -2.59$; $P = 0.01$, Table 3).

Discussion

Our study indicates that tetraploids had a) higher fruiting intensity, b) larger flowers, c) more flowers per inflorescence, d) a higher frequency of visits by effective pollinators, and e) higher fruit and seed set than diploids. Therefore, our results suggest that the reproductive success of polyploid trees in a mixed population may be higher in comparison to diploids in an urban ecosystem. The floral traits (larger flowers and more pollen) and higher flower production and reproductive success of polyploid *L. ferrea* in urban areas may be associated with environmental (increases in temperature and soil nitrogen availability in urban ecosystems) and/or intrinsic factors (morpho- and physiological aspects of polyploids), which confer advantages to polyploids in stressful habitats when compared to diploids. Therefore, our hypothesis is fully accepted.

The effects of polyploidy on plant phenology, floral traits and reproduction have been widely described in natural populations (e.g., Van Dijk et al. 1992; Segraves and Thomson 1999; Husband and Schemske 2000; Vamosi et al. 2007; Thompson and Merg 2008; Borges et al. 2012; Gross and Schiestl 2015; Poster et al. 2017; Porturas et al. 2019) and are newly described in urban ecosystems in this study. Overall, in natural mixed populations, diploids usually have earlier and longer flowering period than tetraploids (Segraves and Thomson 1999; Borges et al. 2012; Poster et al. 2017) and shorter floral structures than polyploids (Segraves and Thomson 1999; Husband and Schemske 2000; Vamosi et al. 2007; Borges et al. 2012; Gross and Schiestl 2015; Poster et al. 2017; Porturas et al. 2019), resulting in an interploidy barrier. However, in some cases, flowering overlap is reported, and in these cases, pollinators are often shared across ploidies; as tetraploid individuals are minority, they receive a large pollen load from diploid individuals that would generate unviable individuals (i.e. triploids) (Levin, 1975), resulting in lower reproductive success and increasing the chances of being eliminated over time (e.g., Thompson and Merg 2008). In addition to such intraspecific variations, polyploid plants are more tolerant to biotic and abiotic stresses. Due to phenotypic

plasticity, it is expected that they will be able to adapt and persist longer than diploids in environmental change conditions (e.g., high temperatures and increased CO₂ concentration), while diploids can become the disadvantaged cytotype (Levin 2019). Additionally, environments with high temperatures, such as urban ecosystems, can favor the formation of unreduced gametes (2n) and favor autopolyploid speciation (Thompson et al. 2018). Considering this, we can expect that in response to the abiotic environmental conditions associated with the effects of genetic variation intrinsic to polyploidy, in stressful habitats, tetraploid cytotypes can benefit even in reproductive aspects, which is reinforced by our data.

Polyploid plants, due to whole genome duplication, show larger cells and organs (“gigas” effect) than diploids and, thus, are generally differentiated from diploids mainly by a set of changes in physiology, phenology, and morphology (Stebbins 1950; Ramsey and Schemske 2002). Polyploidy has several effects on plant physiology, affecting plant growth and development (Ramsey and Schemske 2002), and as a consequence, polyploid plants often present slower growth rates when compared to diploids (Levin 2002; Corneillie et al. 2019), leading to changes in flowering phenology (i.e., later and longer) and reduced fertility, possibly due to meiotic irregularity (e.g., Stebbins 1971; Ramsey and Schemske 2002; Pegoraro et al. 2016, 2019). In general, diploids flower earlier than polyploids, but sometimes there is still overlap in phenophases between cytotypes (Gross et al. 2015; Laport et al. 2016; Poster et al. 2017). When in sympatric populations, differences in flowering time may contribute to polyploid success by reducing the share of pollinators and, consequently, interploidy gene flow (e.g., Segraves and Thompson et al. 1999; Pegoraro et al. 2016, 2019). We documented that diploids had longer flowering periods starting earlier than tetraploids, with a short flowering overlap period, which corroborates this pattern. Nevertheless, we observed that tetraploids had greater fruiting intensity than diploids in an urban ecosystem. Overlap in flowering periods between diploids and tetraploids can lead to interploidy competition for pollinators and favor the exchange of genetic material between cytotypes through the sharing of pollen grains, promoting interploidy cross-pollination and, consequently, resulting in triploid individual formation (i.e. sterile or unviable) (Levin 1975; Borges et al. 2012; Poster et al. 2017).

Genetic alterations such as dysfunction during meiosis have been indicated as the main mechanism for unreduced (2n) gamete formation (Bretagnolle and Thompson 1995; De Storme and Geelen 2013). Generally, autopolyploid individuals have irregular meiosis, i.e., in the first step, diploid gametes may form triploid individuals through the fusion of one diploid gamete with a haploid gamete or form tetraploid cytotypes by the combination of two diploid gametes

(Schinkel et al. 2017). If triploid individuals are formed and subsequently participate in the reproductive process within a population, it may result in the formation of diploid individuals or may serve as a bridge to polyploid formation (auto- or allotetraploids) (Schinkel et al. 2017). However, *Libidibia ferrea* presents regular meiosis, which allows for normal gamete formation (Beltrão and Guerra, 1999). This mechanism, already reported in the natural ecosystem (Beltrão and Gerra, 1999), benefits pollen viability, without significant differences between diploid and tetraploid cytotypes. Therefore, regarding changes in morphology, polyploidy leads to larger floral sizes, and more pollen, ovules, and seeds (Ramsey and Schemske 2002, and references therein). Additionally, in mixed populations, polyploids usually share pollinators with diploids and have lower reproductive success than diploids (e.g., Segraves and Thompson 1999; Borges et al. 2012). These changes can be related to incidental phenotypic effects due to increased gene dosage, DNA content or cell size (Ramsey and Schemske 2002). Here, we observed almost the same changes, except for higher flower production and no significant differences in pollen and ovule numbers. Also, we documented that tetraploids received significantly more visits of effective pollinators, some of them exclusively visiting tetraploid flowers, with less sharing of pollinators. Fruit- and seed-set were higher in tetraploids. Changes in the number and size of floral traits in tetraploids, resulting from factors intrinsic to polyploidy, may directly affect the pollinator visitation rate (making flowers more attractive), which, in association with flowering isolation from diploids in mixed populations, can benefit pollination success. Additionally, higher flower production in polyploids may result in the secretion of more nectar and receiving more floral visitors than diploids (Blarer et al. 2002; Thompson and Merg 2008).

Despite intrinsic effects of polyploidy, environmental factors can also promote changes in polyploid plants (e.g., Soltis et al. 2009; Laport and Ramsey 2015). Generally, tetraploids are more successful in stressful habitats (e.g., higher temperature, CO₂ and soil nutrient composition) than diploids due to physiological and morphological alterations (Soltis et al. 2009; Corneillie et al. 2019). Urban ecosystems show higher temperatures, i.e. heat island formation (Imhoff et al. 2010), increased atmospheric CO₂ (Canadell et al. 2009), and soil nitrogen availability (Wang et al. 2017). Under these conditions, some flowering plants may show changes in phenology (e.g., start and duration) related to increases in CO₂, local temperature, photoperiod, nitrogen concentration and decrease in relative humidity that act as triggering signals that promote flowering (Lu et al. 2006; Springer and Ward 2007; Mimet et al. 2009; Athayde and Morellato 2014; Kazan and Lyons 2016; Oliveira et al. 2019a). Additionally, polyploids are more tolerant to high temperatures and other environmental

stresses (Soltis et al. 2009; Corneillie et al. 2019; Levin and Soltis 2018; Levin 2019); thus, we can expect earlier flowering in diploids when compared to polyploids, as the first are more sensitive to environmental stress factors. Additionally, it has been reported that in nitrogen-poor soils, diploids produce more flowers than tetraploids (Bales and Hersch-Green 2019). Accordingly, our results show that diploids flowered earlier and longer than tetraploids; however, flowering intensity was higher in tetraploids, which also produced more flowers per inflorescence than diploids. Indeed, high soil nutrient concentrations (e.g. nitrogen) tend to result in increased flower production and flower size in some plant species (e.g. Muñoz et al. 2005; Friberg et al. 2017; Majetic et al. 2017); as urban areas have greater soil nitrogen availability, similar results could be expected for this ecosystem. Nevertheless, little is known about how climate conditions or soil nutrients affect pollen size, quantity or viability in polyploids (e.g., Tian et al. 2018; Bales and Hersch-Green 2019; Mai et al. 2019). Moreover, climate change conditions have led to a worldwide decline in pollinators (Potts et al. 2010), and tropical urban areas specifically show decreases in pollinator abundance and richness (e.g., Hou et al. 2019; Oliveira et al. 2019a, b). Likewise, some plants can be sensitive to microclimatic factors and nitrogen availability in urban areas; as a consequence, decreases in plant reproductive success in urban areas have been reported in some studies (e.g., Geslin et al. 2013; Hermansen et al. 2017; Hou et al. 2019; Oliveira et al. 2019a). Additionally, when soil nitrogen is more abundant, tetraploids have higher reproductive success than diploids, and when nitrogen is lower, diploids have an advantage (Bales and Hersch-Green 2019). Therefore, our results follow these patterns, with tetraploids showing greater fruit and seed set in urban ecosystems that have high soil nitrogen abundance.

Concerning reproductive success, self-incompatible Leguminosae species usually have high rates of flower and fruit abortion and low fruit set (e.g., Arroyo 1976; Koptur 1984; Borges et al. 2009; Cruz-Neto et al. 2018). This includes *Libidibia ferrea* in natural populations, where diploids and tetraploids showed only 3.3% and 2.7% fruit set, respectively (Borges et al. 2012). Although the reproductive success of both cytotypes was low in the urban area, the values were higher than those in natural populations. Moreover, tetraploids showed significantly greater reproductive success (6.2%) than diploids (4.2%). Given these results, it is reasonable to predict that reproductive efficacy in polyploids may be the result of reproductive barriers in the mixed population and is improved due to polyploidy-intrinsic factors associated with other abiotic conditions in tropical urban areas.

In summary, we conclude that the reproductive success of autotetraploid trees of *Libidibia ferrea* benefits from a tropical urban environment when compared to diploids, which can be evidence of some polyploid advantage in an urban ecosystem. In this sense, tropical urban areas may be a good opportunity for *ex-situ* conservation of polyploids. Additionally, our findings contribute to understanding the mechanisms involved in reproductive responses and other ecological aspects of polyploid plants in urban ecosystems. To our knowledge, this is the first study to compare the reproductive success of diploids and polyploids in urban areas, which may have implications for urban forestry planning and plant *ex-situ* conservation. Finally, we also emphasize that more studies related to polyploidy in urban areas are needed and should focus on understanding how biotic and abiotic mechanisms impact polyploids in urban ecosystems.

Author contribution statement WO and AVL conceived the study and designed experiments; WO, JLSS, and MTO collected the data; WO and IFA performed ploidy level analysis; WO and OCN analyzed the data; WO led the writing of the first draft of the manuscript; WO, JLSS, OCN, LAB, and AVL wrote, revised and edited the manuscript.

Acknowledgements We thank A. Pedrosa-Harand and L.G.R. Souza for help and permission to use the Flow Cytometer of the Laboratory of Cytogenetics and Plant Evolution of the Federal University of Pernambuco.

Funding This work was supported by the Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq): Grants to AVL (#481755/2013-6, #309505/2018-6); Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES): Grant to OCN (APQ-0789- 2.05/16), for all authors (Grant code 001); and Grants from Fundação de Amparo à Ciência e Tecnologia do Estado de Pernambuco (FACEPE) to JLSS (IBPG-0774-2.03/13), MTPO (IBPG-0420-2.03/14) and OCN (BCT-0208-2.05/17).

Compliance with ethical standards

Conflict of interest The authors declare that they have no conflicts of interest.

References

- Arrigo N, Barker MS (2012) Rarely successful polyploids and their legacy in plant genomes. *Current Opinion in Plant Biology* 15: 140–146.
- Arroyo MTK (1976) Geitonogamy in animal pollinated tropical angiosperms: a stimulus for the evolution of self-incompatibility. *Taxon* 25: 543-548.
- Athayde EA, Morellato LPC (2014) Anthropogenic edges, isolation and the flowering time and fruit set of *Anadenanthera peregrina*, a cerrado savanna tree. *International Journal of Biometeorology* 58: 443-454.
- Bales AL, Hersch-Green (2019) Effects of soil nitrogen on diploid advantage in fireweed, *Chamerion angustifolium* (Onagraceae). *Ecology and Evolution* 9: 1095-1109.
- Beerling DJ, Lomax BH, Royer DL, Upchurch GR, Kump LR (2002) An atmospheric $p\text{CO}_2$ reconstruction across the Cretaceous-Tertiary boundary from leaf megafossils. *Proceedings of the National Academy of Science of the United States of America* 99: 7836-7840.
- Beltrão GTA, Guerra M (1990) Citogenética de angiospermas coletadas em Pernambuco—III. *Ciência e Cultura* 42: 839-845
- Blarer A, Keasar T, Shmida A (2002) Possible Mechanisms for the Formation of Flower Size Preferences by Foraging Bumblebees. *Ethology* 108: 341-351.
- Borges LA, Sobrinho MS, Lopes AV (2009) Phenology, pollination, and breeding system of the threatened tree *Caesalpinia echinata* Lam. (Fabaceae), and a review of studies on the reproductive biology in the genus. *Flora* 204:111–130
- Borges LA, Souza LGR, Guerra M, Machado IC, Lewis GP, Lopes AV (2012) Reproductive isolation between diploid and tetraploid cytotypes of *Libidibia ferrea* (= *Caesalpinia ferrea*) (Leguminosae): ecological and taxonomic implications. *Plant Systematics and Evolution* 298: 1371-1381.
- Bretagnolle F, Thompson JD (1995) Gametes with the somatic chromosome number: mechanism of their formation and role in the evolution of autopolyploidy plant. *New Phytologist* 129: 1-22.
- Bulbovas P, Moraes RM, Rinaldi MCS, Cunha AL, Delitti WBC, Domingos M (2010) Leaf antioxidant fluctuations and growth responses in saplings of *Caesalpinia echinata* Lam. (brazilwood) under an urban stressing environment. *Ecotoxicology and Environmental Safety* 73: 664-670.

- Cai L, Xi Z, Amorim AM et al (2019) Widespread ancient whole-genome duplications in Malpighiales coincide with Eocene global climatic upheaval. *New Phytologist* 221: 565-576.
- Canadell JG, Ciais P, Dhakal S et al. (2009) The human perturbation of the carbon cycle. UNESCO-SCOPE-UNEP, Paris.
- Castro M, Loureiro J, Serrano M et al (2019) Mosaic distribution of cytotypes in a mixed-ploidy plant species, *Jasione montana*: nested environmental niches but low geographical overlap. *Botanical Journal of the Linnean Society* 190: 51-66.
- Cochard A, Pithon J, Braud F, Beaujouan V, Bulot A, Daniel H (2019) Intraspecific trait variation in grassland plant communities along urban-rural gradients. *Urban Ecosystems* 22: 583-591.
- Corneillie S, De Storme N, Van Acker R et al (2019) Polyploidy affects plant growth and alter cell wall composition. *Plant Physiology* 179: 74-87.
- Cruden RW (1977) Pollen-ovule ratios: a conservative indicator of breeding systems in flowering plants. *Evolution* 3: 1-46.
- Cruz-Neto O, Silva JSS, Woolley MM, Tabarelli M, Lopes AV (2018) Pollination partial recovery across monospecific plantations of a native tree (*Inga vera*, Leguminosae) in the Atlantic forest: lessons for restoration. *Forestry Ecology and Management* 427: 383-391.
- De Storme N, Geelen D (2013) Sexual polyploidization in plants – cytological mechanisms and molecular regulation. *New Phytologist* 198: 670-684.
- Enloe HA, Lockaby BG, Zipperer WC, Somers GL (2015) Urbanization effects on soil nitrogen transformations and microbial biomass in the subtropics. *Urban Ecosystems* 18: 963-976.
- Fawcett JA, Maere S, Van de Peer Y (2009) Plants with double genomes might have had a better chance to survive the Cretaceous–Tertiary extinction event. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 106: 5737-5742.
- Felber F (1991) Establishment of a tetraploid cytotype in a diploid population: Effect of relative fitness of the cytotypes. *Journal of Evolutionary Biology* 4: 195-207.
- Fotiou C, Damialis A, Krigas N, Halley JM, Vokou D (2011) *Parietaria judaica* flowering phenology, pollen production, viability and atmospheric circulation, and expansive ability in the urban environment: impacts of environmental factors. *International Journal of Biometeorology* 55: 35-50.
- Fournier LA (1974) Un metodo cuantitativo para la medición de características fenológicas en árboles. *Turrialba* 24: 422-423.

- Freitas L, Bolmgren K (2008) Synchrony is more than overlap: measuring phenological synchronization considering time length and intensity. *Revista Brasileira de Botânica* 31: 721-724.
- Friberg M, Waters MT, Thompson JN (2017) Nutrient availability affects floral scent much less than other floral and vegetative traits in *Lithophragma bolanderi*. *Annals of Botany* 120: 471-478.
- Geslin B, Gauzens B, Thebault E, Dajoz I (2013) Plant pollinator networks along a gradient of urbanization. *PLoS One* 8: e63421.
- Grimm NB, Faeth SH, Golubiewski NE et al (2008) Global change and the ecology of cities. *Science* 319: 756-760.
- Gross K, Schiestl FP (2015) Are tetraploid more successful? Floral signals, reproductive success and floral isolation in mixed-ploidy populations of a terrestrial orchid. *Annals of Botany* 115: 263-273.
- Hermansen TD, Minchinton TE, Ayre D (2017) Habitat fragmentation leads to reduced pollinator visitation, fruit production and recruitment in urban mangroves forests. *Oecologia* 185: 221-231
- Hodgson JG, Sharafi M, Jalili A et al (2010) Stomatal vs. genome size in angiosperms: the somatic tail wagging the genomic dog? *Annals of Botany* 105: 573-584.
- Hou Q, Pang X, Wang Y et al (2019). Urbanization threatens the pollination of *Gentiana dahurica*. *Nature* 9: 1-9.
- Husband BC (2000) Constraints on polyploid evolution: a test of the minority cytotype exclusion principle. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 267: 217-223.
- Husband BC, Schemske DW (1998) Cytotype distribution at a diploid-tetraploid contact zone in *Chamerion (Epilobium) angustifolium* (Onagraceae). *American Journal of Botany* 85: 1688-1694.
- Imhoff Zhang MLP, Wolfe RE, Bounoua L (2010) Remote sensing of the urban heat island effect across biomes in the continental USA. *Remote Sensing Environment* 114: 504–513.
- Jochner S, Menzel A (2015) Urban phenological studies – past, present, future. *Environmental Pollution* 203: 250-261.
- Karunarathne P, Schedler M, Martínez EJ, Honfi AI, Novichkova A, Hojsgaard D (2018) Intraspecific ecological niche divergence and reproductive shifts foster cytotype displacement and provide ecological opportunity to polyploids. *Annals of Botany* 121: 1183-1196.

- Kaye JP, Groffman PM, Grimm NB, Baker LA, Pouyat RV (2006) A distinct urban biogeochemistry? *Trends in Ecology and Evolution* 21: 192-199.
- Kazan K, Lyons R (2016) The link between flowering time and stress tolerance. *Journal of Experimental Botany* 67: 47-60.
- Keller G, Stinnesbeck W, Adatte T, Stüben D (2002) Multiple impacts across the Cretaceous-Tertiary boundary. *Earth-Science Review* 1283: 1-37.
- Köhler C, Scheid OM, Erilova A (2010) The impact of the triploid block on the origin and evolution of polyploid plants. *Trends in Genetics* 26: 142-148.
- Kolár F, Certner M, Suda J et al. (2017) Mixed-Ploidy Species: Progress and Opportunities in Polyploid Research. *Trends in Plant Science* 22: 1041-1055.
- Köppen W (1931) *Die Klimate der Erde: Grundriss der klimKolaakunde*. Walter de Guyter, Berlin.
- Koptur S (1984) Outcrossing and pollinator limitation of fruit set: breeding systems of neotropical *Inga* trees (Fabaceae: Mimosoideae). *Evolution* 38: 1130-1143.
- Laport RG, Mincley RL, Ramsey J (2016) Ecological distributions, phenological isolation, and genetic structure in sympatric and parapatric populations of the *Larrea tridentata* polyploid complex. *American Journal of Botany* 103: 1358-1374.
- Laport RG, Ramsey J (2015) Morphometric analysis of the North American creosote bush (*Larrea tridentata*, Zygophyllaceae) and the microspatial distribution of its chromosome races. *Plant Systematics and Evolution* 301: 1581-1599.
- Levin DA (1975) Minority cytotype exclusion in local plant populations. *Taxon* 24: 35-43.
- Levin DA (1983) Polyploidy and novelty in flowering plants. *The American Naturalist* 122: 1-25.
- Levin DA (2019a) Plant speciation in the age of climate change. *Annals of Botany* mcz108: 1-7.
- Levin DA (2019b) Why polyploid exceptionalism is not accompanied by reduced extinction rates. *Plant Systematics and Evolution* 305: 1-11.
- Levin DA, Soltis DE (2018) Factors promoting polyploid persistence and diversification and limiting diploid speciation during the K–Pg interlude. *Current Opinion in Plant Biology* 42: 1-7.
- Li J, Song C, Cao L, Zhu F, Meng X, Wu J (2011) Impacts of landscape structure on surface urban heat islands: a case study of Shanghai, China. *Remote Sensing Environment* 115: 3249–3263.

- Loureiro J, Rodriguez E, Dolezel J, Santos C (2007) Two new nuclear isolation buffers for plant DNA flow cytometry: A test with 37 species. *Annals of Botany* 100: 875-888.
- Lu PL, Yu Q, Liu JD, Lee XH (2006) Advance of tree-flowering dates in response to urban climate change. *Agricultural and Forest Meteorology* 138: 120-131.
- Luber G, McGeehin M (2008) Climate change and extreme heat events. *American Journal of Preventive Medicine* 35: 429-435.
- Madlung A (2013) Polyploidy and its effects on evolutionary success: old questions revisited with new tools. *Heredity* 110: 99-104.
- Mai Y, Li H, Suo Y, Fu J, Sun P et al. (2019) High temperature treatment generates unreduced pollen in persimmon (*Diospyrus kaki* Thunb.). *Scientia Horticulturae* 258: 108774.
- Majetic CJ, Feters AM, Beck OM, Stachnik EF, Beam KM (2017) *Petunia* floral trait plasticity in response to soil nitrogen content and subsequent impacts on insect visitation. *Flora* 232: 183-193.
- Manson AS, Nelson MN, Yan G, Cowling WA (2011) Production of viable male unreduced gametes in Brassica interspecific hybrids is genotype specific and stimulated by cold temperatures. *BMC Plant Biology* 11: 103.
- McGrine SJ (2016) Impacts of urbanization on hydrological and water quality dynamics, and urban water management: a review. *Hydrological Sciences Journal* 61: 2295-2311.
- Melaragno JE, Mehrotra B, Coleman A (1993) Relationship between endopolyploidy and cell size in epidermal tissue of Arabidopsis. *The Plant Cell* 5: 1661-1668.
- Mimet A, Pellissier V, Quenol H, Aguejda R, Dubreuil V, Roze F (2009) Urbanisation induces early flowering: evidence from *Platanus acerifolia* and *Prunus cerasus*. *International Journal of Biometeorology* 53: 287-298.
- Muñoz AA, Celedon-Neghme C, Cavieres LA, Arroyo MTK (2005) Bottom-up of nutrient availability on flower production, pollinator visitation, and seed output in a high-Andean shrub. *Oecologia* 143: 126-135.
- Neil K, Wu J (2006) Effects of urbanization on plant flowering phenology: a review. *Urban Ecosystems* 9: 243-257.
- Niemelä J (1999) Is there a need for a theory of urban ecology? *Urban Ecosystems* 3: 57-65.
- Oliveira MTP, Silva JLS, Cruz-Neto O et al. (2020) Urban green areas retain just a small fraction of tree reproductive diversity of the Atlantic forest. *Urban Forestry and Urban Greening* 54: 126779.

- Oliveira W, Silva JLS, Oliveira MTP et al. (2019a) Reduced reproductive success of the endangered tree brazilwood (*Paubrasilia echinata*, Leguminosae) in urban ecosystem compared to Atlantic forest remnant: lessons for tropical urban ecology. *Urban Forestry and Urban Greening* 41: 303-312.
- Oliveira W, Silva JLS, Oliveira MTP et al. (2019b) Flowering and fruiting synchronization, pollen number, floral visitors and reproductive success of *Paubrasilia echinata* (brazilwood; Leguminosae) in tropical urban ecosystem in comparison to Atlantic forest remnant: A dataset description. *Data in Brief* 25:1-7.
- Pécirix Y, Rallo G, Folzer H et al. (2011) Polyploidization mechanisms: Temperature environment can induce diploid gamete formation in *Rosa* sp. *Journal of Experimental Botany* 62: 3587-3597
- Pegoraro L, Cafasso D, Rinaldi R, Cozzolino S, Scopece G (2016) Habitat preference and flowering-time variation contribute to reproductive isolation between diploid and autotetraploid *Anacamptis pyramidalis*. *Journal of Evolutionary Biology* 29: 2070-2082.
- Pegoraro L, De Vos JM, Cozzolino S, Scopece G (2019) Shift in flowering time allows diploid and autotetraploid *Anacamptis pyramidalis* (Orchidaceae) to coexist by reducing competition for pollinators. *Annals of Botany* 191: 274-284.
- Petit C, Lesbros P, Ge X, Thompson JD (1997) Variation in flowering phenology and selfing rate across a contact zone between diploid and tetraploid *Arrhenatherum elatius* (Poaceae). *Heredity* 70: 31-40.
- Pickett STA, Cadenasso ML, Grove JM et al (2011) Urban ecological systems: scientific foundations and a decade of progress. *Journal of Environmental and Management* 92: 331-362
- Porturas LD, Anneberg TJ, Curé AE, Wang S, Althoff DM, Segraves KA (2019) A meta-analysis of the whole genome duplication and the effects on flowering traits in plants. *American Journal of Botany* 106: 1-8.
- Poster LS, Handel SN, Smouse PE (2017) Corolla size and temporal displacement of flowering times among sympatric diploid and tetraploid highbush blueberry (*Vaccinium corymbosum*). *Botany* 95: 1-10.
- Queiroz LP (2009) Leguminosas da Caatinga. Editora da Universidade Estadual de Feira de Santana, Feira de Santana.
- R Core Team (2016) R: A Language and Environment for Statistical Computing. URL. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <https://www.R-project.org/>.S.

- Ramsey J, Schemske DW (1998) Pathways, mechanisms and rates of polyploidy formation in flowering plants. *Annual Review of Ecology and Systematics* 29: 467-501.
- Ramsey J, Schemske DW (2002) Neopolyploidy in flowering plants. *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics* 33: 589-639.
- Rice A, Smarda P, Novosolov M et al (2019) The global biogeography of polyploidy plants. *Nature* 3: 265-273.
- Schinkel CCF, Kirchheimer B, Dullinger S, Geelen D, De Storme N, Hörandl E (2017) Pathways to polyploidy: indications of a female triploid bridge in the alpine species *Ranunculus kuepferi* (Ranunculaceae). *Plant Systematics and Evolution* 303: 1093-1108.
- Segraves KA, Anneberg TJ (2016) Species interactions and plant polyploidy. *American Journal of Botany* 103: 1326-1335.
- Segraves KA, Thompson JN (1999) Plant polyploidy and pollination: floral traits and insect visits to diploid and tetraploid *Heuchera grossulariifolia*. *Evolution* 53: 1114-1127.
- Sessa EB (2019) Polyploidy as a mechanism for surviving global change. *New Phytologist* 221: 5-6.
- Seto KC, Parnell S, Elmqvist T (2013) A global outlook on urbanization. In: Elmqvist T, Fragkias M, Goodness J et al. (Eds), *Urbanization, Biodiversity and Ecosystem Services: Challenges and Opportunities – A Global Assessment*. Springer, pp. 1–12.
- Silva JLS, Cruz-Neto O, Peres CA, Tabarelli M, Lopes AV (2019) Climate change will reduce suitable Caatinga dry forest habitat for endemic plants with disproportionate impacts on specialized reproductive strategies. *PLoS ONE* 14: e0217028.
- Sokal RR, Rohlf FJ (1981) *Biometry: The Principles and Practice of Statistics in Biological Research*, 2nd ed. W.H. Freeman and Company, San Francisco.
- Soltis DE, Albert VA, Leebens-Mack J et al. (2009) Polyploidy and angiosperm diversification. *American Journal of Botany* 96: 336-348.
- Soltis DE, Burleigh G (2010) Surviving the K-T mass extinction: New perspectives in polyploidization in angiosperms. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 106: 5455-5456.
- Soltis PS, Soltis DE (2000) The role of genetic and genomic attributes in the success of polyploids. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 91: 7051-7057.
- Springer CJ, Ward JK (2007) Flowering time and elevated atmospheric CO₂. *New Phytologist* 176: 243-255.
- Stebbins GL (1950) *Variation and evolution in plants*. Columbia, New York.

- Stebbins GL (1971) Chromosomal evolution in higher plants. Edward Arnold, London.
- Stebbins GL (1985) Polyploidy, hybridization, and the invasion of new habitats. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 72: 824-832.
- Thompson JD, Lumaret R (1992) The evolutionary dynamics of polyploid plants: origins, establishment and persistence. *Trends in Ecology and Evolution* 7: 302-307.
- Thompson JN, Merg KF (2008) Evolution of polyploidy and diversification of plant-pollinator interactions. *Ecology* 89: 2197-2206.
- Thompson KA, Reiseberg LH, Schluter D (2018) Speciation and the city. *Trends in Ecology and Evolution* 33: 815-826.
- Tian M, Zhang Y, Liu Y, Kang X, Zhang P (2018) High temperature exposure did not affect induced 2n pollen viability in *Populus*. *Plant, Cell & Environment* 41: 1383-1393.
- United Nations (2010) World urbanization prospects: The 2009 revision. United Nations, New York.
- Ushimaru S, Kobayashi A, Dohzono I (2014) Does urbanization promote floral diversification? Implications from changes in herkogamy with pollinator availability in an urban-rural area. *The American Naturalist* 184: 258–267.
- Vamosi JC, Goring SJ, Kennedy BF et al (2007) Pollination, floral display, and the ecological correlates of polyploidy. *Functional Ecosystems and Communities* 1: 1-9
- Van de Peer Y, Mizrachi E, Marchal K (2017) The evolutionary significance of polyploidy. *Nature Reviews* 18: 411-424.
- Van Dijk P, Hartog M, Van Delden W (1992) Single cytotype areas in autopolyploid *Plantago media*. L. *Biological Journal of the Linnean Society* 46: 315-331.
- Visger CJ, Germain-Aubrey CC, Patel M et al (2016) Niche divergence between diploid and autotetraploid *Tolmiea*. *American Journal of Botany* 103: 1396–1406.
- Wang H, Marshall CW, Cheng M et al (2017) Changes in land use driven by urbanization impact nitrogen cycling and the microbial community composition in soils. *Scientific Reports* 7: 44049.
- Wellborn GA, Langerhans RB (2015) Ecological opportunity and the adaptive diversification of lineages. *Ecology and Evolution* 5: 176–195.
- Zhao J, Zhang Y, Song F, Xu Z, Xiao L (2013) Phenological response of tropical plants to regional climate change in Xishuangbanna, south-western China. *Journal of Tropical Ecology* 29: 161-172.

Zigelski P, Rudolph B, Oldeland J, Lages F, Jürgens N, Finckh M (2019) The tough, the wet and the hidden: Evolutionary strategies of a polyploid tropical tree in a changing environment. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 38: 1-12.

Table 1. Floral traits of *Libidibia ferrea* (Leguminosae) in a mixed tropical urban population: comparisons between diploid and tetraploid trees (N= 30 for all floral traits).

Floral trait	Mean $\pm$ SD (mm)		Estimate	Std. error	t value	P value
	Diploid	Tetraploid				
Calyx						
Length	4.40 $\pm$ 0.65	4.91 $\pm$ 0.66	0.50	0.16	2.99	0.004
Diameter	11.64 $\pm$ 1.68	16.17 $\pm$ 1.32	4.52	0.39	11.58	< 0.0001
Corolla						
Length	8.16 $\pm$ 1.12	10.72 $\pm$ 1.26	2.56	0.30	8.30	< 0.0001
Diameter	13.71 $\pm$ 1.19	18.23 $\pm$ 1.17	4.52	0.29	15.32	< 0.0001
Sepals						
Length	6.51 $\pm$ 1.02	9.05 $\pm$ 0.66	2.53	0.22	11.40	< 0.0001
Diameter	2.92 $\pm$ 0.60	4.46 $\pm$ 0.40	1.53	0.13	11.60	< 0.0001
Flag Petal						
Length	7.97 $\pm$ 0.91	9.80 $\pm$ 1.06	1.82	0.25	7.11	< 0.0001
Diameter	5.00 $\pm$ 1.16	8.45 $\pm$ 0.81	3.44	0.26	13.24	< 0.0001
Petals						
Length	8.62 $\pm$ 1.03	9.46 $\pm$ 0.66	0.83	0.22	3.71	0.0004
Diameter	5.45 $\pm$ 0.98	6.29 $\pm$ 0.79	0.83	0.23	3.61	0.0006
Stamen Length	9.45 $\pm$ 1.20	11.54 $\pm$ 0.58	2.09	0.24	8.57	< 0.0001
Filament Length	9.00 $\pm$ 1.20	10.85 $\pm$ 0.71	1.84	0.25	7.25	< 0.0001
Anther Length	1.37 $\pm$ 1.80	1.63 $\pm$ 0.22	0.25	0.33	0.77	0.44
Pollen grains/flower	5265.83 $\pm$ 1203.31	5552.33 $\pm$ 613.42	286.5	246.6	1.16	0.25
Pollen size	8.61 $\pm$ 1.32	10.16 $\pm$ 0.55	1.55	0.07	21.64	< 0.0001
Pollen viability	98.08 $\pm$ 2.03%	98.74 $\pm$ 1.09%	0.65	0.42	1.56	0.12
Pistil Length	11.96 $\pm$ 1.27	14.66 $\pm$ 1.08	2.69	0.30	8.83	< 0.0001
Stigma Diameter	0.34 $\pm$ 0.07	0.43 $\pm$ 0.09	0.09	0.03	3.19	0.002
Style Length	6.30 $\pm$ 0.87	7.91 $\pm$ 0.84	1.60	0.22	7.23	< 0.0001
Ovary						
Length	4.73 $\pm$ 0.71	6.25 $\pm$ 0.51	1.52	0.16	9.49	< 0.0001
Diameter	1.19 $\pm$ 0.19	1.52 $\pm$ 0.60	0.32	0.11	2.85	0.005
Ovules/ovary	5.9 $\pm$ 1.70	6.7 $\pm$ 2.15	0.76	0.50	1.53	0.13
Pollen/ovule ratio	965.70 $\pm$ 381.52	912.97 $\pm$ 306.29	-52.72	89.33	-0.59	0.55

Table 2. Reproductive success of *Libidibia ferrea* cytotypes (Leguminosae) in a mixed tropical urban population (N= 50 for all attributes).

Attributes	Mean $\pm$ SD (min. – max.)		Estimate	Std. error	<i>t</i> or <i>z</i> value	<i>P</i> value
	Diploid	Tetraploid				
Flowers/inflorescence	19.26 $\pm$ 7.73	37.22 $\pm$ 9.06	17.96	1.68	<i>t</i> = 10.66	<0.0001
Fruit-set (fruit/inflorescence)	0.72 $\pm$ 0.60 (0-3)	2.12 $\pm$ 1.21(1-5)	0.55	0.19	<i>z</i> = 2.85	0.0043
Seed-set (seed/fruits)	2.44 $\pm$ 1.84	3.38 $\pm$ 1.99	0.74	0.39	<i>t</i> = -2.59	0.01

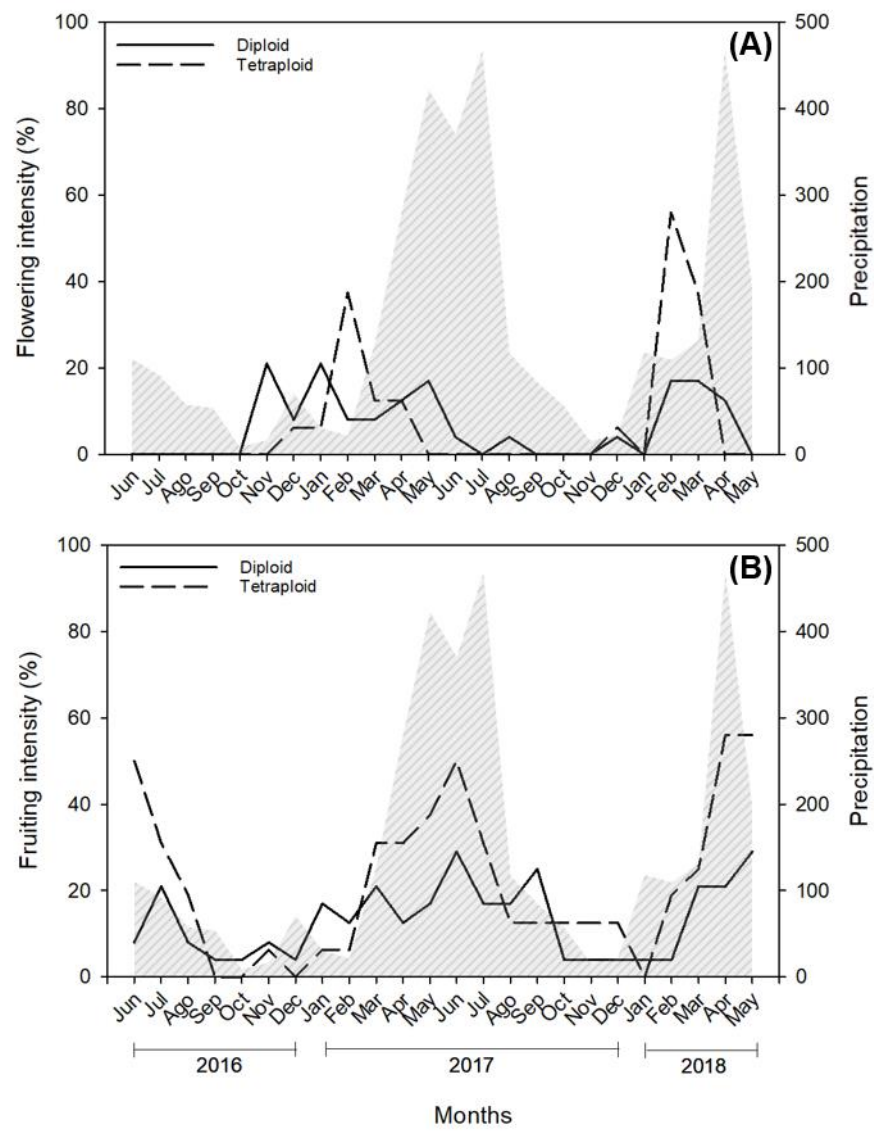
Table 3. Frequency (mean $\pm$ S.D.), number of species and visiting behavior of floral visitors of diploid (D) and autotetraploid (T) individuals of *Libidibia ferrea* occurring in a mixed tropical urban population (EP=effective pollinator; OP=occasional pollinator; NT=nectar thief).

Floral visitors	Diploid	Tetraploid	Behavior	<i>t</i> test	<i>P</i>
Bees	N spp= 3	N spp= 5			
Hymenoptera – Apidae					
<i>Apis mellifera</i> Linnaeus, 1758	-	0.55 $\pm$ 1.28	EP (T)		
<i>Centris analis</i> Fabricius, 1804	0.08 $\pm$ 0.39	0.11 $\pm$ 0.45	EP (D/T)	<i>t</i> = -0.54	0.59
<i>Trigona</i> cf. <i>spinipes</i> Fabricius, 1793	0.08 $\pm$ 0.34	0.10 $\pm$ 0.33	NT (D/T)	<i>t</i> = -0.21	0.83
<i>Xylocopa frontalis</i> Olivier, 1789	-	0.96 $\pm$ 1.87	EP (T)		
<i>Xylocopa grisescens</i> Lepeletier, 1841	0.43 $\pm$ 0.86	0.10 $\pm$ 0.54	EP (D/T)	<i>t</i> = 4.00	0.0002
Hummingbirds	N spp= 1	N spp= 1			
Apodiformes – Trochilidae					
<i>Amazilia</i> cf. <i>lactea</i> Lesson, 1832	1.91 $\pm$ 1.81	0.21 $\pm$ 0.57	OP (D/T)	<i>t</i> = 7.93	<0.0001

FIGURE LEGENDS

Figure 1. Reproductive phenology of diploid and autotetraploid individuals of *Libidibia ferrea* occurring in an urban mixed population in the city of Recife, Pernambuco, Brazil. Flowering (A) and Fruiting intensity (B) of diploid and autotetraploid individuals and precipitation in millimeters per month in Recife.

Figure 2. Results of the principal component analysis (PCA) related to floral trait size of diploids compared to tetraploids. The PCA was based on 18 variables: CL, Calyx Length; CD, Calyx Diameter; COL, Corolla Length; COD, Corolla Diameter; SL, Sepal Length; SD, Sepal Diameter; FPL, Flag Petal Length; FPD, Flag Petal Diameter; PL, Petal Length; PD, Petal Diameter; SML, Stamen Length; FIL, Filament Length; ATL, Anther Length; OVL, Ovary Length; OVD, Ovary Diameter; STL, Style Length; SGL, Stigma Diameter; PTL, Pistil Length.

**Figure 1**

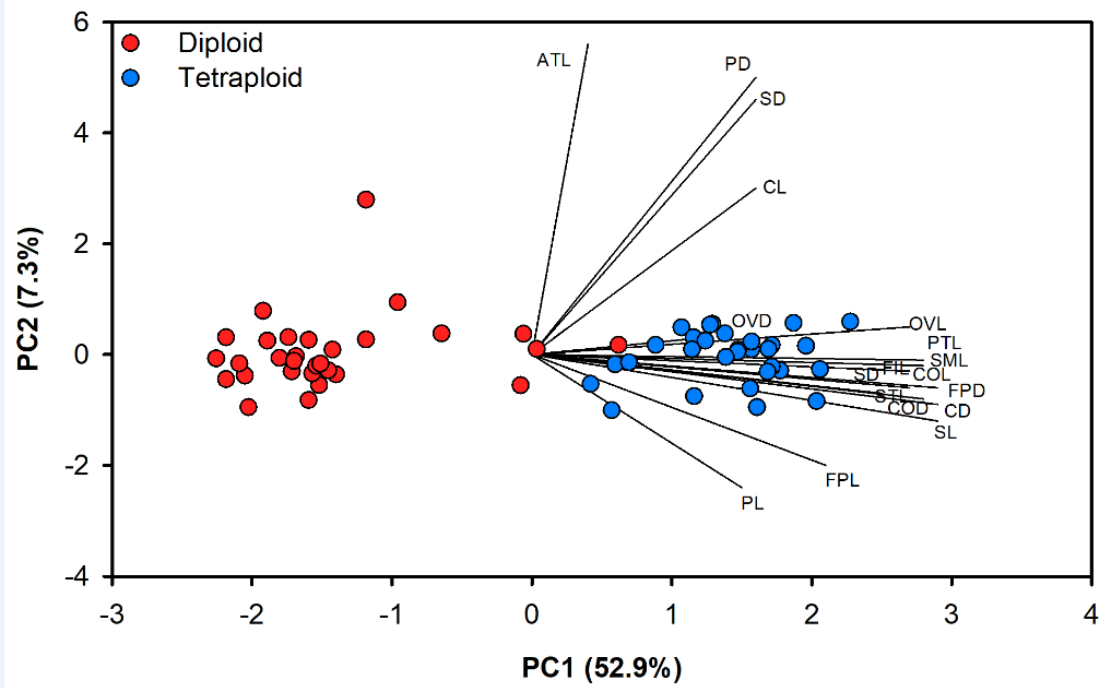


Figure 2.

SUPPLEMENTAL MATERIAL

Intraspecific variation in reproductive traits between diploid and autotetraploid *Libidibia ferrea* trees (Leguminosae): higher frequency of pollinators and reproductive success of polyploids in a mixed tropical urban population

Willams Oliveira¹, Jéssica Luiza Souza e Silva², Oswaldo Cruz-Neto², Marcela Tomaz Pontes de Oliveira¹, Isabelle Fernandes de Albuquerque¹, Laís Angélica Borges³ and Ariadna Valentina Lopes^{2*}

¹*Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal, Centro de Biociências (CB), Universidade Federal de Pernambuco (UFPE), Pernambuco, 50372-970, Brazil*

²*Departamento de Botânica, Centro de Biociências (CB), Universidade Federal de Pernambuco (UFPE), Pernambuco, 50372-970, Brazil.*

³*Departamento de Ciências Biológicas, Centro de Ciências Agrárias, Universidade Federal da Paraíba (UFPB), 58397-000, Brazil*

**Author for correspondence: avflopes@ufpe.br*

Table S1. Flowering (upper part) and fruiting (lower part) of diploid (D) and tetraploid (T) trees of *Libidibia ferrea* (Leguminosae) at individual level in a mixed tropical urban population [phenophase intensity (*sensu* Fournier 1974): yellow= up to 25%; light orange= 25% to 50%; dark orange= 50% to 75%; red= 75% to 100%)].

[illegible][illegible]

CONCLUSÕES GERAIS

A urbanização pode favorecer o sucesso reprodutivo de indivíduos autotetraploides de *Libidibia ferrea* em relação aos diploides, o que pode ser uma evidência de alguma vantagem dos poliploides em um ecossistema urbano tropical. Destaca-se a importância de entender a ecologia dos poliploides nos ecossistemas urbanos, uma vez que esse citótipo se beneficia de habitats estressantes e diploides, por sua vez, podem ser excluídos pela seleção ambiental. Portanto, os ecossistemas urbanos podem ser uma boa oportunidade para a conservação *ex situ* de poliploides. Com relação aos polinizadores e à polinização de *Libidibia ferrea*, os indivíduos tetraploides apresentaram maior frequência de visitas de polinizadores efetivos do que os diploides e tiveram alguns polinizadores exclusivos. Diploides e tetraploides compartilharam poucos visitantes efetivos, o que resulta em menor fluxo gênico interploidia. Esse resultado é importante para entender o maior sucesso reprodutivo dos tetraploides em relação aos diploides, revelando que flores maiores e em maior quantidade por inflorescência em ecossistema urbano tropical são mais atrativas para os polinizadores. No entanto, de um modo geral, as condições da urbanização ameaçam a diversidade de polinizadores e a reprodução de plantas. Desse modo, a relação entre poliploidia e ecossistemas urbanos reforça a importância da conservação e manutenção da interação planta-polinizador em áreas urbanas tropicais. Assim, a poliploidia pode ser um importante mecanismo evolutivo para manter, por exemplo, a reprodução de plantas polinizadas por abelhas com estratégia reprodutiva especializada, como *Libidibia ferrea*. Ademais, esses achados podem ajudar os cientistas a entender os mecanismos envolvidos nas respostas reprodutivas das plantas poliploides nos ecossistemas urbanos e outros aspectos ecológicos dos poliploides na população urbana mista. No entanto, mais estudos relacionados à poliploidia em áreas urbanas são necessários e devem se concentrar no entendimento de mecanismos bióticos e abióticos que possam beneficiar autopoliploides no ecossistema urbano tropical.

REFERÊNCIAS

- ALBERTI, M. Eco-evolutionary dynamics in an urbanizing planet. **Trends in Ecology and Evolution**, v. 30, p. 114–126, 2015.
- ALBERTIN, W.; MARULLO, P. Polyploidy in fungi: evolution after whole-genome duplication. **Proceedings of the Royal Society B Biological Science**, v. 279, p. 2497-2509, 2012.
- ALBUQUERQUE, Isabelle Fernandes. **Morfologia, distribuição, origem e filogeografia de citótipos diploides e tetraploides de *Libidibia ferrea* (Leguminosae)**. Tese (Doutorado em Biologia Vegetal) - Universidade Federal de Pernambuco, Pernambuco, Recife, 2019.
- ANDRADE-LIMA, Dardamo. The Caatinga dominium. **Revista Brasileira de Botânica**, v. 4, p. 149-153, 1981.
- ARNAN, X.; LEAL, I.R.; TABERELLI, M.; ANDRADE, J.F.; BARROS, M.F.; CÂMARA, T.; JAMELLI, D.; KNOECHELMANN, C.M.; MENEZES, T.G.C.; MENEZES, A.G.S.; OLIVEIRA, F.M.O.; PAULA, A.S.; PEREIRA, S.C.; RITO, K.F.; SFAIR, J.C.; SIQUEIRA, F.S.; SOUZA, D.G.; SPECHT, M.J.; VIEIRA, L.A.; ARCOVERDE, G.B.; ANDERSEN, A.N. A framework for deriving measures of chronic anthropogenic disturbance: Surrogate, direct, single and multi-metric indices in Brazilian Caatinga. **Ecological Indicators**, p. 274-282, 2018.
- ARONSON, M.F.J.; LEPCZYK, C.A.; EVANS, K.L.; GODDARD, M.A.; LERMAN, S.B.; MCIVOR, J.S.; NILON, C.H.; VARGO, T. Biodiversity in the city: key challenges for urban green space management. **Frontiers in Ecology and the Environment**, v. 15, n. 4, p. 189-196, 2017.
- ATHAYDE, E.A.; MORELLATO, L.P.C. Anthropogenic edges, isolation and the flowering time and fruit set of *Anadenanthera peregrina*, a Cerrado savanna tree. **International Journal of Biometeorology**, v. 58, p. 443-454, 2014.
- AYALA-AZCÁRRAGA, C.; DIAZ, D.; ZAMBRANO, L. Characteristics of urban parks and their relation to user well-being. **Landscape and Urban Planning**, v. 189, p. 27-35, 2019.
- BALDOCK, K.C.R.; GODDARD, M.A.; HICKS, D.M.; KUNIN, W.E.; MITSCHUNAS, N.; OSGATHORPE, L.M.; POTTS, S.G.; ROBERTSON, K.M.; SCOTT, A.V.; STONE, G.N.; VAUGHAN, I.P.; MEMMOTT, J. Where is the UK's pollinator biodiversity? The importance of urban areas for flower-visiting insects. **Proceedings of the Royal Society B Biological Science**, v. 282, p. 20142849, 2015.
- BORGES, L.A.; SOBRINHO, M.S.; LOPES, A.V. Phenology, pollination and breeding system of the threatened tree *Caesalpinia echinata* Lam. (Fabaceae), and a review of studies on the reproductive biology in the genus. **Flora**, v. 204, p. 111–130, 2009.
- BORGES, L.A.; SOUZA, L.G.R.; GUERRA, M.; MACHADO, I.C.; LEWIS, G.P.; LOPES, A.V. Reproductive isolation between diploid and tetraploid cytotypes of *Libidibia ferrea* (= *Caesalpinia ferrea*) (Leguminosae): ecological and taxonomic implications. **Plant Systematics and Evolution**, v. 298, p. 1371-1381, 2012.

BRETAGNOLLE, F.; THOMPSON, J.D. Gametes with the somatic chromosome number: mechanism of their formation and role in the evolution of autopolyploidy plant. **New Phytologist**, v. 129, p. 1-22, 1995.

CAI, L.; XI, Z.; AMORIM, A.M.; SUGUMARAN, M.; REST, J.S.; LIU, L.; DAVIS, C.C. Widespread ancient whole-genome duplications in Malpighiales coincide with Eocene global climatic upheaval. **New Phytologist**, v. 221, p. 565-576, 2019.

CALIXTO JÚNIOR, J.T.; SANTANA, G.M.; LIRA FILHO, J.A. Análise quantitativa da arborização urbana de Lavras da Mangabeira, CE, Nordeste do Brasil. **Revista da Sociedade Brasileira de Arborização Urbana**, v. 4, n. 3, p. 99-109, 2009.

CASTRO, M.; LOUREIRO, J.; SERRANO, M.; TAVARES, D.; HUSBAND, B.C.; SIOPA, C.; CASTRO, S. Mosaic distribution of cytotypes in a mixed-ploidy plant species, *Jasione montana*: nested environmental niches but low geographical overlap. **Botanical Journal of the Linnean Society**, v. 190, p. 51-66, 2019.

CLELAND, E.E.; CHUINE, I.; MENZEL, A.; MOONEY, H.A.; SCHWARTZ, M.D. Shifting plant phenology in response to global change. **Trends in Ecology and Evolution**, v. 22, n. 7, p. 357-365, 2007.

COMAI, Luca. The advantages and disadvantages of being polyploidy. **Nature**, v 6, p. 836-846, 2015.

CORNEILLIE, S.; DE STORME, N.; VAN ACKER, R.; FANGEL, J.U.; DE BRUYNE, M.; DE RYCKE, R.; GEELLEN, D.; WILLATS, W.G.T.; VANHOLME, B; BOERJAN, W. Polyploidy affects plant growth and alter cell wall composition. **Plant Physiology**, v. 179, p. 74-87, 2019.

CRUDEN, Robert William. Pollen-ovule ratios: a conservative indicator of breeding systems in flowering plants. **Evolution**, v. 3, p. 1-46, 1977.

CRUZ-NETO, O.; SILVA, J.S.S.; WOOLLEY, M.M.; TABARELLI, M.; LOPES, A.V. Pollination partial recovery across monospecific plantations of a native tree (*Inga vera*, Leguminosae) in the Atlantic forest: lessons for restoration. **Forestry Ecology and Management**, v. 427, p. 383–391, 2018.

DE HAAN, L.; ZOOMERS, A. Exploring the frontier of livelihood research. **Development and Change**, v. 36, p. 27-47, 2005.

DE STORME, N; GEELLEN, D. Sexual polyploidization in plants – cytological mechanisms and molecular regulation. **New Phytologist**, v. 198, p. 670-684, 2013.

DICKS, L.V.; VIANA, B.; BOMMARCO, R.; BROSI, B.; ARIZMENDI, M.C.; CUNNINGHAM, S.A.; HILL, R.; LOPES, A.V.; PIRES, C.; TAKI, H.; POTTS, S.G. Ten policies for pollinators. **Science**, v. 354, p. 975-976, 2016.

ENLOE, H.A.; LOCKABY, B.G.; ZIPPERER, W.C.; SOMERS, G.L. Urbanization effects on soil nitrogen transformations and microbial biomass in the subtropics. **Urban Ecosystems**, 2015.

FAEGRI, K.; PIJL, VAN DER. **The principles of pollination ecology**. New York: Pergamon Press, 1979.

FAWCETT, J.A.; MAERE, S.; VAN DE PEER, Y. Plants with double genomes might have had a better chance to survive the Cretaceous–Tertiary extinction event. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 106, n. 14, p. 5737–5742, 2009.

FIGUEROA, J.A.; CASTRO, S.A.; REYES, M.; TEILLIER, S. Urban park area and age determine the richness of native and exotic plants in parks of a Latin American city: Santiago as a case study. **Urban Ecosystems**, v. 21, n. 4, p. 645–655, 2018.

FONTAINE, C., DAJOZ, I., MERIGUET, J., LOREAU, M. Functional diversity of plant-pollinator interaction webs enhances the persistence of plant communities. **PLoS Biology**, v. 4, p. 129–135, 2006.

FORREST, J. K. R. Plant-pollinator interactions and phenological change: what can we learn about climate impacts from experiments and observations? **Oikos**, v. 124, p. 4–13, 2015.

FOTIOU, C.; DAMIALIS, A.; KRIGAS, N.; HALLEY, J.M.; VOKOU, D. *Parietaria judaica* flowering phenology, pollen production, viability and atmospheric circulation, and expansive ability in the urban environment: impacts of environmental factors. **International Journal of Biometeorology**, v. 55, p. 35–50, 2011.

FOURNIER, Luis. Un método cuantitativo para la medición de características fenológicas en árboles. **Turrialba**, v. 24, p. 422–423, 1974.

FRANKIE, G.W.; BAKER, H.G.; OPLER, P.A. Comparative phenological studies of trees in tropical lowland wet and dry forest sites of Costa Rica. **Journal of Ecology**, v. 62, p. 881–913, 1974.

FREITAS, L.; BOLMGREN, K. Synchrony is more than overlap: measuring phenological synchronization considering time length and intensity. **Revista Brasileira de Botânica**, v. 31, n. 4, p. 721–724, 2008.

GARIGLIO, M.A.; SAMPAIO, E.V.S.B.; CESTARO, L.A.; KAGEYAMA, P.Y. **Uso sustentável e conservação dos recursos florestais da Caatinga**. Brasília: Serviço Florestal Brasileiro, 2010.

GATERSLEBEN, B.; ANDREWS, M. When walking in nature is not restorative—The role of prospect and refuge. **Health and Place**, v. 20, p. 91–101, 2013.

GIANNINI, T.C.; BOFF, S.; CORDEIRO, G.D.; CARTOLANO, E.A.; VEIGA, A.K.; IMPERATRIZ-FONSECA, V.L.; SARAIVA, A.M. Crop pollinators in Brazil: a review of reported interactions. **Apidologie**, v. 46, p. 209–223, 2015.

GIRÃO, L.C., LOPES, A.V., TABARELLI, M., BRUNA, E.M. Changes in tree reproductive traits reduce functional diversity in a fragmented Atlantic forest landscape. **PLoS One** v. 2, p. e908, 2007.

GOLDBLATT, Peter. Polyploidy in angiosperms: monocotyledons. In: LEWIS, Walter. **Polyploidy: biological relevance**. 1. ed. New York: Plenum Press, 1980. p. 219-239.

GOMES, V.G.N.; QUIRINO, Z.G.M.; MACHADO, I.C. Pollination and seed dispersal of *Melocactus ernestii* Vaupel Subsp. *ernestii* (Cactaceae) by lizards: an example of double mutualism. **Plant Biology**, v. 16, p. 315–322, 2014.

GORDO, O.; SANZ, J.J. Impact of climate change on plant phenology in Mediterranean ecosystems. **Global Change Biology**, v. 16, p. 1082-1106, 2010.

GOULSON, D.; HANLEY, M.E.; DARVILL, B.; ELLIS, J.S.; KNIGHT, M.E. Causes of rarity in bumblebees. **Biological Conservation**, v. 122, p. 1-8, 2005.

GREGORY, T.R.; MABLE, B.K. Polyploidy in animals. In: GREGORY, T.R. **The Evolution of the Genome**. 1. ed. New York: Academic Press, 2005. p. 428-443.

GROSS, K.; SCHIESTL, F.P. Are tetraploid more successful? Floral signals, reproductive success and floral isolation in mixed-ploidy populations of a terrestrial orchid. **Annals of Botany**, v. 115, p. 263-273, 2015.

HALL, D.M.; CAMILO, G.R.; TONIETTO, R.K.; OLLERTON, J.; AHRNE, K.; ARDUSER, M.; ASCHER, J.S.; BALDOCK, K.C.R.; FOWLER, R.; FRANKIE, G.; GOULSON, D.; GUNNARSSON, B.; HANLEY, M.E.; JACKSON, J.J.; LANGELOTTO, G.; LOWENSTEIN, D.; MINOR, E.S.; PHILPOTT, S.M.; POTTS, S.G.; SIROHI, M.F.; SPEVAK, E.M.; STONE, G.N.; THRELFALL, C.G. The city as a refuge for insect pollinators. **Conservation Biology**, v. 31, p. 24–29, 2017.

HENN, J.J., BUZZARD, V., ENQUIST, B.J., HALBRITTER, A.H., KLANDERUD, K., MAITNER, B.S. et al. Intraspecific trait variation and phenotypic plasticity mediate Alpine plant species response to climate change. **Frontiers in Plant Science** v. 9, 2018.

HODGSON, J.G.; SHARAFI, M.; JALILI, A.; DÍAZ, S.; MONTSERRAT-MARTÍ, G.; PALMER, C.; CERABOLINI, B.; PIERCE, S.; HAMZEHEE, B.; ASRI, Y.; JAMZAD, Z.; WILSON, P.; RAVEN, J.A.; BAND, S.R.; BASCONCELO, S.; BOGARD, A.; CARTER, G.; CHARLES, M.; CASTRO-DÍEZ, P.; CORNELISSEN, J.H.C.; FUNES, G.; JONES, G.; KHOSHNEVIS, M.; PÉREZ-HARGUINDEGUY, N.; PÉREZ-RONTOMÉ, M.C.; SHIRVANY, F.A.; VENDRAMINI, F.; YAZDANI, S.; ABBAS-AZIMI, R.; BOUSTANI, S.; DEHGHAN, M.; GUERRERO-CAMPO, J.; HYND, A.; KOWSARY, E.; KAZEMI-SAEED, F.; SIAVASH, B.; VILLAR-SALVADOR, P.; CRAIGIE, R.; NAQINEZHAD, A.; ROMO-DÍEZ, A.; TORRES ESPUNY, L.; SIMMONS, E. Stomatal vs. genome size in angiosperms: the somatic tail wagging the genomic dog? **Annals of Botany**, v. 105, p. 573-584, 2010.

HOU, Q.; PANG, X.; WANG, Y.; SUN, K.; JIA, L.; ZHANG, S.; LI, Q. Urbanization threaten the pollination of *Gentiana dahurica*. **Nature**, v. 9, p. 1-9, 2019.

HUSBAND, B.C.; SCHEMESKE, D.W. Cytotype distribution at a diploid-tetraploid contact zone in *Chamerion (Epilobium) angustifolium* (Onagraceae). **American Journal of Botany**, v. 85, n. 12, p. 1688-1694, 1998.

IMHOFF ZHANG, M.L.P.; WOLFE, R.E.; BOUNOUA, L. Remote sensing of the urban heat island effect across biomes in the continental USA. **Remote Sensing Environment**, v. 114, p. 504–513, 2010.

IPBES. **Summary for policymakers of the assessment report of the Intergovernmental Science-Policy Platform on Biodiversity and Ecosystem Services on pollinators, pollination and food production**. Germany: Secretariat of the Intergovernmental Science-Policy Platform on Biodiversity and Ecosystem Services, 2016.

IPCC – Intergovernmental Panel on Climate Change. **Climate Change 2001: Impacts, Adaptation and Vulnerability- Contribution of Working Group 2 to the IPCC Third Assessment Report**. United Kingdom: Cambridge University Press, 2001.

JIAO, Y.; WICKETT, N.J.; AYYAMPALAYAM, S.; CHANDERBALI, A.S.; LANDHERR, L.; RALPH, P.E.; TOMSHO, L.P.; HU, Y.; LIANG, H.; SOLTIS, P.S.; SOLTIS, D.E.; CLIFTON, S.W.; SCHLARBAUM, S.E.; SCHUSTER, S.C.; MA, H.; LEEBENS-MACK, J.; DEPAMPHILIS, C.W. Ancestral polyploidy in seed plants and angiosperms. **Nature**, vol. 473, p. 97-102, 2011.

JORDANO, Pedro. Patterns of mutualistic interactions in pollination and seed dispersal: connectance, dependence asymmetries and coevolution. **The American Naturalist**, v. 129, p. 657-677, 1987.

KAREIVA, P.; WATTS, S.; MCDONALD, R.; BOUCHER, T. Domesticated nature: shaping landscapes and ecosystems for human welfare. **Science**, v. 316, p. 1866–1869, 2007.

KATTGE, J.; DÍAZ, S.; LAVOREL, S.; PRENTICE, I.C.; LEADLEY, P.; BONISCH, G.; GARNIER, E. TRY—a global database of plant traits. **Global Change Biology** v. 17, p. 2905–2935, 2011.

KAYE, J.P., GROFFMAN, P.M., GRIMM, N.B., BAKER, L.A., POUYAT, R.V. A distinct urban biogeochemistry? **Trends in Ecology and Evolution** v. 21, p. 192-199, 2006.

KAZAN, K.; LYONS, R. The link between flowering time and stress tolerance. **Journal of Experimental Botany**, v. 67, n. 1, p. 47-60, 2016.

KLEIN, A.M.; VAISSIÈRE, B.E.; CANE, J.H.; STEFFAN-DEWENTER, I.; CUNNIGHAM, S.A.; KREMEN, C.; TSCHARNTKE, T. Importance of pollinators in changing landscapes for world crops. **Proceedings of the Royal Society B Biological Science**, v. 274, p. 303–313, 2007.

KOPPEN, Wladimir Peter. **Grundriss der klimakunde**. Berlin: Walter de Gruyter, 1931.

KREMER, P.; HAMSTEAD, Z.; HAASE, D.; MCPHEARSON, T.; FRANTZESKAKI, N.; ANDERSSON, E.; KABISCH, N.; LARONDELLE, N.; RALL, E.L.; VOIGT, A.; BARÓ, F.; BERTRAM, C.; GÓMEZ-BAGGETHUN, E.; HANSEN, R.; KACZOROWSKA, A.; KAIN, J-H.; KRONENBERG, J.; LANGEMEYER, J.; PAULEIT, S.; REHDANZ, K.; SCHEWENIUS, M.; VAN HAM, C.; WURSTER, D.; ELMQVIST, T. Key insights for the future of urban ecosystem services research. **Ecology and Society**, v. 21, n. 2, p. 29, 2016.

LEAL, F.C.; LOPES, A.V.; MACHADO, I.C. Polinização por beija-flores em uma área de Caatinga no Município de Floresta, Pernambuco, Nordeste do Brasil. **Revista Brasileira de Botânica**, v. 29, p. 379–389, 2006.

LEAL, I.R.; SILVA, J.M.C.; TABARELLI, M.; LACHER, T.E. Changing the course of biodiversity conservation in the Caatinga of Northeastern Brazil. **Conservation Biology**, p. 701-706, 2005.

LEITCH, I.J.; BENNETT, M.D. Polyploidy in angiosperms. **Trends in Plant Sciences**, v. 2, p. 470-476, 1997.

LEVIN, Donald. Minority cytotype exclusion in local plant populations. **Taxon**, v. 24, n. 1, p. 35-43, 1975.

LEVIN, Donald. Polyploidy and novelty in flowering plants. **The American Naturalist**, v. 122, n. 1, p. 1-25, 1983.

LI, J.; SONG, C.; CAO, L.; ZHU, F.; MENG, X.; WU, J. Impacts of landscape structure on surface urban heat islands: a case study of Shanghai, China. **Remote Sensing Environment**, v. 115, p. 3249–3263, 2011.

LI, X.; ZHOU, Y.; ASRAR, G.R.; MAO, J.; LI, X.; LI, W. Response of vegetation phenology to urbanization in the conterminous United States. **Global Change Biology**, v. 23, n. 7, p. 2818–2830, 2017.

LIANG, Y.; LI, J.; VALIMAKI, S.K. Impacts of urbanization on plant diversity: a case study in built-up areas of Beijing. **Forestry Studies in China**, v. 10, n. 3, p. 179-188, 2008.

LIETH, Helmut. Seasonality and phenology in a dry tropical Forest in Ghana. **Journal of Ecology**, v. 70, p. 791–806, 1974.

LIU, J.; WILSON, M.; HU, G.; LIU, J.; WU, J.; YU, M. How does habitat fragmentation affect the biodiversity and ecosystem functioning relationship? **Landscape Ecology**, v. 33, p. 341–352, 2018.

LOARIE, S.R.; CARTER, B.E.; HAYHOE, K.; MCMAHON, S.; MOE, R.; KNIGHT, C.A.; ACKERLY, D.D. Climate change and the future of California's Endemic Flora. **PLoS ONE**, v. 3, p. e2502, 2008.

LOPES, A.V.; GIRÃO, L.C.; SANTOS, B.A.; PERES, C.A.; TABARELLI, M. Long-term erosion of tree reproductive trait diversity in edge-dominated Atlantic forest fragments. **Biological Conservation** v. 142, p. 1154-1165, 2009.

LORAM, A.; THOMPSON, K.; WARREN, P.H.; GASTON, K.J. Urban domestic gardens (XII): The richness and composition of the flora in five UK cities. **Journal of Vegetation Science**, v. 19, p. 321-330, 2008.

LORTIE, C.J.; BROOKER, R.W.; CHOLER, P.; KIKVIDZE, Z.; MICHALET, R.; PUGNAIRE, F.I.; CALLAWAY, R.M. Rethinking plant community theory. **Oikos** v. 107, p. 433–438, 2004.

LOUREIRO, J.; RODRIGUEZ, E.; DOLEZEL, J.; SANTOS, C. Two new nuclear isolation buffers for plant DNA flow cytometry: A test with 37 species. **Annals of Botany**, v. 100, p. 875–888, 2007.

LÖVE, Askill. Subarctic polyploidy. **Hereditas**, v. 39, p. 113-124, 1953.

LÖVE, A.; LÖVE, D. The geobotanical significance of polyploidy. **Portugaliae Acta Biologica**, p. 273–352, 1949.

LU, P.L.; YU, Q.; LIU, J.D.; LEE, X.H. Advance of tree-flowering dates in response to urban climate change. **Agricultural and Forest Meteorology**, v. 138, p. 120–131, 2006.

LUGO, Ariel. Let's not forget the biodiversity of the cities. **Biotropica**, v. 42, n.5, p. 576–577, 2010.

MACHADO, I.C.; LOPES, A.V. Floral traits and pollination systems in the Caatinga, a Brazilian tropical dry forest. **Annals of Botany**, v. 94, p. 365-376, 2004.

MADLUNG, Andreas. Polyploidy and its effects on evolutionary success: old questions revisited with new tools. **Heredity**, v. 110, p. 99-104, 2013.

MAGRIN, G.O.; MARENGO, J.A.; BOULANGER, J.P.; BUCKERIDGE, M.S.; CASTELLANOS, E.; POVEDA, G.; SCARANO, F.R. VICUNA, S. Regional Aspects. Contribution of Working Group II to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. In: BARROS, V.R.; FIELD, C.B.; DOKKEN, D.J.; MASTRANDREA, M.D.; MACH, K.J.; BILIR T.E. (ed.). **Climate Change 2014: Impacts, Adaptation, and Vulnerability**. United Kingdom: Cambridge University Press, 2014. p. 1499–1566.

MAJETIC, C.J.; FETTERS, A.M.; BECK, O.M.; STACHNIK, E.F.; BEAN, K.M. Petunia floral trait plasticity in response to soil nitrogen content and subsequent impacts in insect visitation. **Flora**, v. 232, p. 183-193, 2017.

MALHI, Y.; ROBERTS, J. T.; BETTS, R. A.; KILLEEN, T. J.; LI, W.; NOBRE, C. A. Climate changes, deforestation, and the Fate of the Amazon. **Science**, v. 139, p. 169-172, 2008.

MASTERSON, Jane. Stomatal size in fossil plants: evidence for polyploidy in majority of angiosperms. **Science**, v. 264, p. 421-423, 1994.

MATESANZ, S., HORGAN-KOBELSKI, T., SULTAN, S.E. Phenotypic plasticity and population differentiation in an ongoing species invasion. **PLoS One**, v. 7, p. 44955, 2012.

MCKINNEY, Michael. Effects of urbanization on species richness: a review of plants and animals. **Urban Ecosystems**, v. 11, p. 161–176, 2008.

MELARAGNO, J.E.; MEHROTRA, B.; COLEMAN, A. Relationship between endopolyploidy and cell size in epidermal tissue of Arabidopsis. **The Plant Cell**, v. 5, p. 1661-1668, 1993.

MORO, M.F.; WESTERKAMP, C.; ARAÚJO, F.S. How much importance is given to native plants in cities' treescape? A case study in Fortaleza, Brazil. **Urban Forestry & Urban Greening**, v. 13, p. 365-374, 2014.

MÜLLER, Hermann. **Die Befruchtung der Blumen durch Insekten und die gegenseitigen Anpassungen beider. Ein Beitrag zur Erkenntnis des ursächlichen, Zusammenhanges in der organischen Natur**. Leipzig: Forgotten Books, 1873.

NATH, T.K.; HAN, S.S.Z.; LECHNER, A.M. Urban Green Space and well-being in Kuala Lumpur, Malaysia. **Urban Forestry & Urban Greening**, v. 36, p.34-41, 2018.

NEIL, K.; WU, J. Effects of urbanization on plant flowering phenology: a review. **Urban Ecosystems**, v. 9, p. 243–257, 2006.

NORBERG, J.J., SWANEY, D.P., DUSHOFF, J.J., LIN, J.J., CASAGRANDE, R.R., LEVIN, S.A. Phenotypic diversity and ecosystem functioning in changing environments: a theoretical framework. **Proceedings of the National Academy of Science**, v. 98, p. 11376–11381, 2001.

NORD, E.A.; LYNCH, J.P. Plant phenology: a critical controller of soil resource acquisition. **Journal of Experimental Botany**, v. 60, n. 7, p. 1927-1937, 2009.

NORMANDIN, É.; VEREECKEN, N.J.; BUDDLE, C.M., FOURNIER, V. Taxonomic and functional trait diversity of wild bees in different urban settings. **PeerJ**, v. 5, p. e3051, 2017.

OLIVEIRA, W.; SILVA, J.L.S.; OLIVEIRA, M.T.P.; CRUZ-NETO, O.; SILVA, L.A.P.; BORGES, L.A.; SOBRINHO, M.S.; LOPES, A.V. Reduced reproductive success of the endangered tree brazilwood (*Paubrasilia echinata*, Leguminosae) in urban ecosystem compared to Atlantic forest remnant: lessons for tropical urban ecology. **Urban Forestry & Urban Greening**, v. 41, p. 303 – 312, 2019.

OLLERTON, J.; WINFREE, R.; TARRANT, S. How many flowering plants are pollinated by animals? **Oikos**, vol. 120, p. 321-326, 2011.

OTTO, S.P.; WHITTON, J. Polyploidy incidence and evolution. **Annual Review of Genetics**, v. 34, p. 402-437, 2000.

PAKER, Y.; YOM-TOV, Y.; ALON-MOZES, T.; BARNEA, A. The effects of plant richness and urban garden structure on bird species richness, diversity and community structure. **Landscape and Urban Planning**, v. 122, p. 186-195, 2014.

PAWLOWSKA, T.E.; TAYLOR, J.W. Organization of genetic variation in individuals of arbuscular mycorrhizal fungi. **Nature**, v. 427, p. 733-737, 2004.

PAZHOUHANFAR, M.; MUSTAFA KAMAL, M.S. Effect of predictors of visual preference as characteristics of urban natural landscapes in increasing perceived restorative potential. **Urban Forestry & Urban Greening**, v. 13, n. 1, p. 145–151, 2014.

PELLEGRINO, G.; BALLUSCI, F. Effects of human disturbance on reproductive success and population viability of *Serapias cordigera* (Orchidaceae). **Botanical Journal of the Linnean Society**, v. 176, p. 408–420, 2014.

PETIT, C.; BRETAGNOLLE, F.; FELBER, F. Evolutionary consequences of diploid-polyploid hybrid zones in wild species. **Trends in Ecology and Evolution**, v. 14, p. 306–311, 1999.

PIJL, van der. Ecological aspects of flower evolution. **Evolution**, v. 14, p. 403-416, 1960.

PORTURAS, L.D.; ANNEBERG, T.J.; CURÉ, A.E.; WANG, S.; ALTHOFF, D.M.; SEGRAVES, K.A. A meta-analysis of the whole genome duplication and the effects on flowering traits in plants. **American Journal of Botany**, v. 106, n. 3, p. 1-8, 2019.

POSTER, L.S.; HANDEL, S.N.; SMOUSE, P.E. Corolla size and temporal displacement of flowering times among sympatric diploid and tetraploid highbush blueberry (*Vaccinium corymbosum*). **Botany**, p. 1-10, 2017.

POTTS, S.G.; BIESMIJER, J.C.; KREMEN, C.; NEUMANN, P.; SCHWEIGER, O.; KUNIN, W.E. Global pollinator declines: trends, impacts and drivers. **Trends in Ecology Evolution**, vol. 25, p. 345-353, 2010.

QUEIROZ, Luciano Paganucci. Leguminosas da Caatinga. Feira de Santana: Editora da Universidade Estadual de Feira de Santana, 2009.

R CORE TEAM. **R: A Language and Environment for Statistical Computing**. [Vienna]: R Foundation for Statistical Computing, c2016.

RADFORD, A.E.; DICKISON, W.C.; MASSEY, J.R.; BELL, C.R. Vascular Plant Systematics. Harper & Row Publishers, New York, 891p, 1974.

RAMSEY, J.; SCHEMSKE, D.W. Pathways, mechanisms and rates of polyploidy formation in flowering plants. **Annual Review of Ecology and Systematics**, v. 29, p. 467-501, 1998.

REED, P.B.; PFEIFER-MEISTER, L.E.; ROY, B.A.; JOHNSON, B.R.; BAILES, G.T.; NELSON, A.A.; BOULAY, M.C.; HAMMAN, S.T.; BRIDGHAM, S.D. Prairie plant phenology driven more by temperature than moisture in climate manipulations across a latitudinal gradient in the Pacific Northwest, USA. **Ecology and Evolution**, v. 9, p. 3637-3650, 2019.

RENNER, S.S.; ZOHNER, C.M. Climate Change and Phenological Mismatch in Trophic Interactions Among Plants, Insects, and Vertebrates. **Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics**, v. 49, p. 165-182, 2018.

RICE, A.; SMARDA, P.; NOVOSOLOV, M.; DRORI, M.; GLICK, L.; SABATH, N.; MEIRI, S.; BELMAKER, J.; MAYROSE, I. The global biogeography of polyploidy plants. **Nature**, v. 3, p. 265-273, 2019.

RITO, K. F.; ARROYO-RODRIGUES, V.; QUEIROZ, R. T.; LEAL, I. R.; TABARELLI, M. Precipitation mediates the effect of human disturbance on the Brazilian Caatinga vegetation. **Journal of Ecology**, v. 105, p. 828-838, 2017.

ROCHES DES, S., POST, D.M., TURLEY, N.E., BAILEY, J.K., HENDRY, A.P., KINNISON, M.T., SCHWEITZER, J.A., PALKOVACS, E.P. The ecological importance of intraspecific variation. **Nature Ecology and Evolution**, v. 2, p. 57–63, 2018.

SAMPAIO, Everaldo. Overview of the Brazilian Caatinga. *In*: BULLOCK, H.; MOONEY, H.A. (ed.). **Seasonally Dry Tropical Forests**. Cambridge: Cambridge University Press, 1995. p. 35–63.

SANTOS, A.R.; ROCHA, C.F.D.; BERGALLO, H.G. Native and exotic species in the urban landscape of the city of Rio de Janeiro, Brazil: Density, richness, and arboreal deficit. **Urban Ecosystems**, v. 13, n. 2, p. 209–222, 2010.

SCAVEN, V.L.; RAFFERTY, N.E. Physiological effects of climate warming on flowering plants and insect pollinators and potential consequences for their interactions. **Current Zoology**, v. 59, n. 3, p. 418–426, 2013.

SCHINKEL, C.C.F.; KIRCHHEIMER, B.; DULLINGER, S.; GEELLEN, D.; DE STORME, N.; HÖRANDL, E. Pathways to polyploidy: indications of a female triploid bridge in the alpine species *Ranunculus kuepferi* (Ranunculaceae). **Plant systematics and evolution**, v. 303, p. 1093–1108, 2017.

SEGRAVES, K.A.; ANNEBERG, T.J. Species interactions and plant polyploidy. **American Journal of Botany**, v. 103, n. 7, p. 1326–1335, 2016.

SEGRAVES, K.A.; THOMPSON, J.N. Plant polyploidy and pollination: floral traits and insect visits to diploid and tetraploid *Heuchera grossulariifolia*. **Evolution**, v. 53, n. 4, p. 1114–1127, 1999.

SESSA, E.B. Polyploidy as a mechanism for surviving global change. **New Phytologist**, v. 221, p. 5–6, 2019.

SETO, K.C.; PARNELL, S.; ELMQVIST, T. A global outlook on urbanization. *In*: 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. **Urbanization, Biodiversity and Ecosystem Services: Challenges and Opportunities – A Global Assessment**. New York: Springer, 2013. p. 1–12.

SILVA, J.M.C.; BARBOSA, L.C.F.; LEAL, I.R.; TABARELLI, M. The Caatinga: understanding the challenges. *In*: SILVA, J.M.C.; LEAL, I.R.; TABARELLI, M. (ed.). **Caatinga: The largest tropical dry forest region in South America**. Cham: Springer International Publishing, 2017b. p. 3–19.

SILVA, J.M.C.; LEAL, I.R.; TABARELLI, M. **Caatinga: The largest tropical dry forest region in South America**. Cham: Springer International Publishing, 2017a.

SOKAL, R.R.; ROHLF, F.J. **Biometry: The Principles and Practice of Statistics in Biological Research**. San Francisco: Freeman W.H., 1981.

SOLTIS, D.E.; ALBERT, V.A.; LEEBENS-MACK, J.; BELL, C.D.; PATERSON, A.H.; ZHENG, C.; SANKOFF, D.; DEPAMPHILIS, C.W.; WALL, P.K.; SOLTIS, P.S. Polyploidy and angiosperm diversification. **American Journal of Botany**, v. 96, p. 336-348, 2009.

SOLTIS, D.E.; BURLEIGH, G. Surviving the K-T mass extinction: New perspectives in polyploidization in angiosperms. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 106, n.14, p. 5455-5456, 2010.

SOLTIS, D.E.; SOLTIS, P.S. Molecular data and the dynamic nature of polyploidy. **Critical Reviews in Plant Science**, v. 12, p. 243-273, 1993.

SOLTIS, D.E.; SOLTIS, P.S. The dynamic nature of polyploidy genomes. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 92, p. 8089-8091, 1995.

SOLTIS, P.S.; SOLTIS, D.E. The role of genetic and genomic attributes in the success of polyploids. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 91, p. 7051-7057, 2000.

SOUZA, A.L.; FERREIRA, R.A.; MELLO, A.A.; PLÁCIDO, D.R.; SANTOS, C.Z.A.; GRAÇAS, D.A.S.; ALMEIDA JÚNIOR, P.P.; BARRETO, S.S.B.; DANTAS, D.M.; PAULA, J.W.A.; SILVA, T.L.; GOMES, L.P.S. Diagnóstico quantitativo e qualitativo da arborização das praças de Aracaju, SE. **Revista Árvore**, v. 35, n. 6, p. 1253-1263, 2011.

SPEIJER, D.; LUKES, J.; ELIAS, M. Sex is a ubiquitous, ancient, and inherent attribute of eukaryotic life. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 112, p. 8827–8834, 2015.

STEBBINS, George Ledyard. The types of polyploids: Their classification and significance. **Advances in Genetics**, v. 1, p. 403-429, 1947.

STEBBINS, George Ledyard. **Chromosomal evolution in higher plants**. London: Edward Arnold, 1971.

STEBBINS, George Ledyard. Polyploidy, hybridization, and the invasion of new habitats. **Annals of the Missouri Botanical Garden**, v. 72, p. 824-832, 1985.

TABARELLI, M.; LEAL, I.R.; SCARANO, F.R.; SILVA, J.M.C. The future of the Caatinga. In: SILVA, J.M.C.; LEAL, I.R.; TABARELLI, M. (ed.). **Caatinga: The largest tropical dry forest region in South America**. Cham: Springer International Publishing, 2017. p. 461-474.

TAYLOR, N.L.; SMITH, R.R. Red clover breeding and genetics. **Advances in Agronomy**, v. 31, p. 125-154, 1979.

THOMPSON, J.N.; MERG, K.F. Evolution of polyploidy and the diversification of plant-pollinator interactions. **Ecology**, v. 89, n. 8, p. 2197-2206, 2008.

THOMPSON, J.N.; NUISMER, S.L.; MERG, K. Plant polyploidy and the evolutionary ecology of plant/animal interactions. **Biological Journal of the Linnean Society**, v. 82, p. 511-519, 2004.

UMAÑA, M.N., SWENSON, N.G. Intraspecific variation in traits and tree growth along an elevational gradient in a subtropical forest. **Oecologia** v. 191, p. 153-164, 2019.

UNITED NATIONS. **World urbanization prospects: The 2009 revision**. New York: United Nations, 2010.

USHIMARU, S., KOBAYASHI, A., DOHZONO, I. Does urbanization promote floral diversification? Implications from changes in herkogamy with pollinator availability in an urban-rural area. **The American Naturalist**, v. 184, p. 258–267, 2014.

VAMOSI, J.C.; GORING, S.J.; KENNEDY, B.F.; MAYBERRY, R.J.; MORAY, C.M.; NEAME, L.A.; TUNBRIDGE, N.D.; ELLE, E. Pollination, floral display, and the ecological correlates of polyploidy. **Functional Ecosystems and Communities**, v. 1, n. 1, p. 1-9, 2007.

VAN DE PEER, Y.; MIZRACHI, E.; MARCHAL, K. The evolutionary significance of polyploidy. **Nature Reviews**, p. 1-14, 2017.

VAN DIJK, P., M. HARTOG, AND W. VAN DE1DEN. Single cytotype areas in autopolyploid *Plantago media*. L. **Biological Journal of the Linnean Society**, v. 46, p. 315-331, 1992.

VAN ROSSUM, Febienne. Reproductive success and pollen dispersal in urban populations of an insect-pollinated hay-meadow herb. **Perspective in Plant Ecology, Evolution and Systematics**, v. 12, p. 21–29, 2010.

VERBOVEN, H.A.F., BRYNS, R., HERMY, M. Sex in the city: reproductive success of *Digitalis purpurea* in a gradient from urban to rural sites. **Landscape and Urban Planning**, v. 106, 2012.

VIOLLE, C., ENQUIST, B.J., MCGILL, B.J., JIANG, L., ALBERT, C.H., HULSHOF, C., et al. The return of the variance: intraspecific variability in community ecology. **Trends in Ecology and Evolution** v. 27, p. 244–252, 2012.

VOGEL, Stefan. **Blütenbiologische Typen als Elemente der Sippengliederung, dargestellt anhand der Flora Südafrikas**. Botanische Studien, v. 1, 1954.

VOGEL, Stefan. **Floral-biological syndromes as elements of diversity within tribes in the flora of South Africa**. Aachen: Shaker Verlag, 1954.

WILLMER, Pat. **Pollination and floral ecology**. Princeton: Princeton University Press, 2011.

WINFREE, R.; BARTOMEUS, I.; CARIVEU, D.P. Native pollinators in anthropogenic habitats. **Annual Review of Ecology, Evolution and Systematic**, v. 42, p. 1-22, 2011.

WOLKOVICH, E.M.; COOK, B.I.; ALLEN, J.M.; CRIMMINS, T.M.; BETANCOURT, J.L.; TRAVERS, S.E.; PAU, S.; REGETZ, J.; DAVIES, T.J.; KRAFT, N.J.B; AULT, T.R.; BOLMGREN, K.; MAZER, S.J.; MCCABE, G.J.; MCGILL, B.J.; PARMESAN, C.; SALAMIN, N.; SCHWARTZ, M.D.; CLELAND, E.E. Warming experiments underpredict plant phenological responses to climate change. **Nature**, p. 1-4, 2012.

WOOD, T.E.; TAKEBAYASHI, N.; BARKER, M.S.; MAYROSE, I.; GREENSPOON, P.B.; RIESEBERG, L.H. The frequency of polyploid speciation in vascular plants. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 106, n. 33, p. 13875-13879, 2009.

XIAO, Y.; LI, X.; CAO, Y.; DONG, M. The diverse effects of habitat fragmentation on plant-pollinator interactions. **Plant Ecology**, v. 217, p. 857–868, 2016.

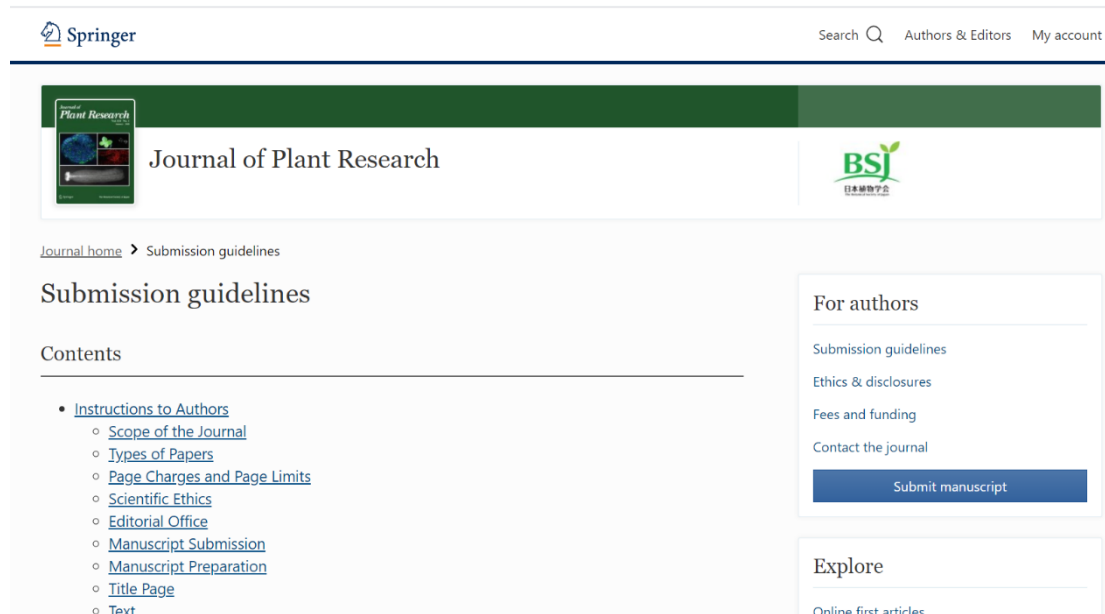
ZHAO, J.; ZHANG, Y.; SONG, F.; XU, Z.; XIAO, L. Phenological response of tropical plants to regional climate change in Xishuangbanna, south-western China. **Journal of Tropical Ecology**, v. 29, p. 161-172, 2013.

ZIGELSKI, P.; RUDOLPH, B.; OLDELAND, J.; LAGES, F.; JÜRGENS, N.; FINCKH, M. The tough, the wet and the hidden: Evolutionary strategies of a polyploid tropical tree in a changing environment. **Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics**, v. 30, p. 1-12, 2019.

ANEXO

Normas para publicação no periódico *Journal of Plant Research*

Disponível em: <https://www.springer.com/journal/10265/submission-guidelines>



The screenshot shows the Springer website for the *Journal of Plant Research*. The page is titled "Submission guidelines" and includes a navigation menu with links to "Journal home" and "Submission guidelines". The main content area lists the "Contents" of the guidelines, starting with "Instructions to Authors" and followed by a list of sub-topics: "Scope of the Journal", "Types of Papers", "Page Charges and Page Limits", "Scientific Ethics", "Editorial Office", "Manuscript Submission", "Manuscript Preparation", "Title Page", and "Text". On the right side, there is a "For authors" section with links to "Submission guidelines", "Ethics & disclosures", "Fees and funding", and "Contact the journal", along with a "Submit manuscript" button. Below this is an "Explore" section with a link to "Online first articles".

Springer

Search Q Authors & Editors My account

Journal of Plant Research

BSJ 日本植物学会

[Journal home](#) > [Submission guidelines](#)

Submission guidelines

Contents

- [Instructions to Authors](#)
 - [Scope of the Journal](#)
 - [Types of Papers](#)
 - [Page Charges and Page Limits](#)
 - [Scientific Ethics](#)
 - [Editorial Office](#)
 - [Manuscript Submission](#)
 - [Manuscript Preparation](#)
 - [Title Page](#)
 - Text

For authors

- [Submission guidelines](#)
- [Ethics & disclosures](#)
- [Fees and funding](#)
- [Contact the journal](#)

[Submit manuscript](#)

Explore

- [Online first articles](#)