UNIVERSIDADE FEDERAL DE PERNAMBUCO
CENTRO DE BIOCIÊNCIAS
PÓS-GRADUAÇÃO EM BIOLOGIA VEGETAL

KELAINE DE MIRANDA DEMETRIO

FLORIVORIA EM ESPÉCIES OCORRENTES EM CAATINGA, NORDESTE DO BRASIL: FENOLOGIA, FREQUÊNCIA E ATRIBUTOS FLORAIS RELACIONADOS

RECIFE
2013

KELAINE DE MIRANDA DEMETRIO

FLORIVORIA EM ESPÉCIES OCORRENTES EM CAATINGA, NORDESTE DO BRASIL: FENOLOGIA, FREQUÊNCIA E ATRIBUTOS FLORAIS RELACIONADOS

Tese apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal, Departamento de Botânica, da Universidade Federal de Pernambuco, como parte dos requisitos para obtenção ao título de Doutor.

Orientadora: Profª. Drª. Isabel Cristina Machado
Coorientadora: Profª. Drª. Ariadna Valentina Lopes

Área de Concentração: Ecologia
Linha de Pesquisa: Biologia Floral e da Reprodução

RECIFE
2013

Catalogação na fonte
Elaine Barroso
CRB 1728

Demétrio, Kelaine de Miranda
Florivoria em espécies ocorrentes em Caatinga, Nordeste do Brasil: fenologia, frequência e atributos florais relacionados. / Recife: O Autor, 2013.

71 folhas: il., fig., tab.
Orientadora: Isabel Cristina Machado
Coorientador: Ariadna Valentina Lopes
Tese (doutorado) – Universidade Federal de Pernambuco. Centro de Biociências. Biologia Vegetal, Recife, 2013.
Inclui referências e anexo

1. Polinização 2. Flores 3. Fenologia vegetal I. Machado, Isabel Cristina (orient.) II. Lopes, Ariadna Valentina (coorient.) III. Título

571.8642 CDD (22.ed.) UFPE/CCB-2017- 565

KELAINE DE MIRANDA DEMETRIO

FLORIVORIA EM ESPÉCIES OCORRENTES EM CAATINGA, NORDESTE DO BRASIL: FENOLOGIA, FREQUÊNCIA E ATRIBUTOS FLORAIS RELACIONADO

Tese apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal, Departamento de Botânica, da Universidade Federal de Pernambuco, como parte dos requisitos para obtenção ao título de Doutor.

Aprovada em 29/05/2013

COMISSÃO EXAMINADORA:

Drª. Isabel Cristina Machado (Orientadora) – UFPE

Drª. Laís Angélica Borges – UFPB

Drª. Ana Virgínia Leite – UFRPE

Drª. Sandra Freitas de Vasconcelos – UFPE

Drª. Inara Roberta Leal – UFPE

AGRADECIMENTOS

Gostaria de agradecer a todos que direta ou indiretamente contribuíram para minha formação, aprendizagem e amadurecimento, com amor, carinho, apoio, companheirismo, críticas e ensinamentos durante todo o curso e em especial,

A Deus, por abençoar cada viagem permitindo que tudo desse certo.

Às minha orientadora, Profª Drª Isabel Cristina Machado e coorientadora Profª Drª Ariadna Valentina Lopes, pelas suas orientações e amizade, pela paciência e sabedoria, por todas as críticas e incentivos, e por serem um exemplo de vida para mim.

A Marcos Gabriel Mendes, meu amado marido, pelo seu amor, carinho, amizade, companheirismo e dedicação diária, além das ajudas de campo, estando sempre disposto a ajudar.

Ao meu pai, Geilson, à minha mãe, Renimar (Rena), à minha irmã Carina, ao meu cunhado Pablo e a Vinha por terem me apoiado durante todo o curso, pelo amor, pelo carinho e pelos ensinamentos diários, por serem a melhor família que alguém poderia ter.

Aos meus amigos Elâine Ribeiro, Marcos Meiado, José Domingo (Zezinho), Fernanda Maria e Sr. Gilcean (Sr. Gil), pela ajuda de campo, na montagem das parcelas, sem os quais não poderia terminar ou ao menos começar este trabalho. E a Sr. Gil e Zezinho que foram nossos motoristas em muitas viagens.

Ao meu amigo José Nildo, popularmente conhecido como Dizão, e minha Tia Maria de Lourdes (Lourdinha) por fazer de Parnamirim uma segunda casa para mim, me dando todo apoio e estrutura necessária para o bom andamento do trabalho.

A Dona Lica, Seu Flávio, Seu Eurico e Seu Ivo e todos que fazem parte da estação da UFRPE em Parnamirim, disponibilizando o alojamento e estando sempre dispostos a ajudar.

A Murilo e Cacá, que foram meus ajudantes de campo.

Aos amigos do Laboratório Polinizar, por tornar o ambiente sempre agradável.

A Jean Santos e Inara Roberta Leal por terem sido relatores do projeto inicial desta tese contribuindo com valiosas sugestões.

A Profª Inara Roberta Leal pela apresentação da área de estudo e por permitir que me integrasse ao seu grupo acompanhando seus alunos e vice e versa.

Ao pessoal do LIPA, Elâine Ribeiro, Marcos Meiado, Fernanda Maria, José Domingos (Zezinho), Kátia Rito, Gabriela Burle, Laura Leal e Débora Valença, pela companhia nas viagens de campo.

Aos amigos de turma do Doutorado, pelo agradável convívio durante as disciplinas.
Ao Hildebrando e a equipe da coordenação sempre dispostos a ajudar.
A FACEPE inicialmente e depois ao CNPq pelo apoio Financeiro.

RESUMO

Os seres vivos mantêm entre si interações fundamentais para manutenção e equilíbrio da biodiversidade, a exemplo da interação planta-florívoro. O estudo desta interação é essencial devido à interferência direta e indireta na reprodução das plantas, seja devido à perda de gametas ou da atratividade para polinizadores. Assim, entender como a florivoria se dá em nível de comunidade e como varia em resposta a fenologia das espécies vegetais e frequência de seus atributos florais é essencial para a descrição de padrões de distribuição de recursos na comunidade e identificação de espécies/atributos mais vulneráveis a florivoria. Utilizando uma amostragem de 61 espécies da comunidade arbóreo-arbustiva em uma floresta tropical seca, no Nordeste do Brasil, esta tese buscou reconhecer (i) como a intensidade e amplitude da interação planta-florívoro varia temporal e espacialmente com as fenofases de floração e brotamento em ambiente com sazonalidade marcante; e (ii) qual combinação de atributos e síndromes de polinização são mais susceptíveis a florivoria. Os resultados mostraram que a intensidade e amplitude da florivoria respondem de maneira distinta ao brotamento e a floração da comunidade e acompanham a variação sazonal dessas fenofases. De maneira geral, a redução na oferta de recursos durante o ano, tanto de brotos como de flores, determina a florivoria, restringindo sua ocorrência (reduz a amplitude) a sítios com maior disponibilidade de recursos, ao mesmo tempo em que aumenta a sua intensidade local. Além disso, cada atributo floral apresentou um estado mais susceptível a florivoria (flores muito grandes, amarelas, estandarte e que ofereçam pólen como recurso principal), e diferentes síndromes de polinização, também apresentaram vulnerabilidade diferenciada. Assim, sugerimos que essa maior susceptibilidade de alguns estados de atributos representa um padrão determinístico real de florivoria sobre subgrupos de atributos florais específicos, cujas espécies que agrupem atributos favoráveis à atração de florívoros, apresentarão maior vulnerabilidade pelo efeito somado de suas características florais. Esta tese sugere a existência de um ajuste fino entre a disponibilidade espaço-temporal de recursos e a florivoria, ao mesmo tempo em que a florivoria afeta a comunidade selecionando atributos de história de vida relacionadas a estratégias de reprodução, sendo as espécies que fornecem tais recursos a chave principal para a manutenção de florivoria na Caatinga em níveis ecológicos sustentáveis.

Palavras-chaves: Estratégias reprodutivas. Índice de dano floral. Sazonalidade. Síndrome de polinização.

ABSTRACT

Living beings present essential interactions for the maintenance and balance of biodiversity, such as plant-florivore. The study of this interaction is essential due to the direct and indirect interference in the plant reproduction, either due to loss of gametes or attractiveness to pollinators. Thus, understanding how florivory occurs at the community level and varies in response to plant species phenology and the frequency of floral traits is essential for the description of patterns of distribution of resources in the community and the identification of species/attributes more vulnerable to florivory. Using a dataset of 61 species trees and shrubs in a dry tropical forest in northeastern Brazil, this thesis aim to recognize (i) how the intensity and extent of florivory varies temporally and spatially with the phenophases of flowering and leaf flushing in an environment with marked seasonality, and (ii) which combination of traits and pollination syndromes are more likely to suffer florivory. The results showed that the intensity and extent of florivory respond differently to the leaf flushing and flowering of the community and follow the seasonal variation of these phenophases. In general, the reduction in the food sources (flowers and leaf buds) during the year, determines florivory, restricting its occurrence (reduced extent) to sites with greater availability of food sources, while increasing its intensity locally. Additionally, each floral trait presented a state more susceptible to florivory (very large flowers, yellow, standard and providing the main resource as pollen) and different pollination syndrome also present unique vulnerability. Thus, we suggest that this increased susceptibility of some trait states is a actual deterministic florivory pattern on the specific subset of floral traits, whose species that grouping trait states favorable to attracting florivores, present the greatest vulnerability to florivory. This thesis presents the existence of a fine-tuning between the spatial-temporal availability of resources and florivory, while florivory affects community selecting life history traits related to reproduction, and species that provide such resources may be a key to maintaining florivory in Caatinga at sustainable ecological levels.

Keywords: Reproductive strategies. Floral damage index. Seasonality. Pollination syndrome.

SUMÁRIO

1 APRESENTAÇÃO 9
2 FUNDAMENTAÇÃO TEÓRICA 10
2.1 Florivoria: definição 10
2.2 Florivoria: efeitos diretos e indiretos 11
2.3 Fenologia na Caatinga 12
2.4 Atributos florais na Caatinga 14
3 REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS 16
4 CAPÍTULO 1. DISPONIBILIDADE ESPAÇO-TEMPORAL DE RECURSOS COMO REGULADORES DA INTENSIDADE E AMPLITUDE DA FLORIVORIA DE ESPÉCIES NA CAATINGA, NORDESTE DO BRASIL 23
4.1 Resumo 25
4.2 Introdução 26
4.3 Material e Métodos 28
4.4 Resultados 32
4.5 Discussão 33
4.6 Agradecimentos 36
4.7 Referências Bibliográficas 36
4.8 Figuras 42
5 CAPÍTULO 2. DIFERENTES ESTRATÉGIAS FLORAIS E SÍNDROMES DE POLINIZAÇÃO DETERMINAM A INTENSIDADE DE FLORIVORIA NA CAATINGA, NORDESTE DO BRASIL. 48
5.1 Resumo 50
5.2 Introdução 51
5.3 Material e Métodos 54
5.4 Resultados 57
5.5 Discussão 59
5.6 Agradecimentos 64
5.7 Literatura Citada 64
5.8 Figuras 70
6 CONCLUSÕES 74
ANEXO 75

1 APRESENTAÇÃO

A polinização é um processo chave para manutenção e equilíbrio da biodiversidade de um ecossistema. Em algumas circunstâncias este equilíbrio pode ser afetado, como na na alteração da aparência das flores por herbívoros florais (florívoros) ou extinção local de um polinizador. Florivoria é qualquer dano causado por um consumidor aos verticilos de proteção e/ou reprodutivo das flores ou botões florais. E, estes danos têm interferências direta e indireta na interação planta-polinizador podendo acarretar a diminuição do sucesso reprodutivo das plantas e da atratividade dos polinizadores, sendo de extrema relevância entender como funcionam as interações planta-florívoro.

Devido a grande importância da interação planta-florívoro, recentemente está havendo um crescente número de publicações com enfoque nas interferências causadas pelos florívoros no sucesso reprodutivo das plantas, em níveis específicos ou de populações. No entanto, estudos de comunidade ainda são ausentes, e entender o funcionamento da interação planta-florívoro em escala espaço-temporal ou quais características florais são mais vulneráveis a florivoria é de grande importância. Para isso estudos fenológicos, de atributos florais e síndromes de polinização são fundamentais, uma vez que os atributos florais servem como sinalizadores de atração para os polinizadores, sendo também potencialmente atrativos para florívoros; e através destes estudos podemos saber como se distribui diferentes tipos de recursos, e como se dão as interações em escala temporal e espacial, para diferentes grupos funcionais, como polinizadores e herbívoros.

Assim, para testar as hipóteses e atender aos objetivos que foram propostos, esta tese foi dividida em dois módulos complementares que pretendem avaliar: (1) o comportamento espaço-temporal da florivoria, e (2) os atributos florais e síndromes de polinização mais susceptíveis a florivoria, utilizando a Caatinga como modelo de floresta tropical seca. Os dois módulos resultaram em dois capítulos da tese, na qual o primeiro relacionou a florivoria (intensidade e amplitude) com as fenofases de floração e brotamento a fim de avaliar o comportamento da florivoria ao longo do ano com os principais recursos (flores e brotos foliares) disponíveis aos florívoros. E por último, o segundo capítulo abordou a relação entre a florivoria e os atributos florais e as síndromes de polinização das espécies ocorrentes na área de estudo, testando quais estados de atributos e quais síndromes são mais vulneráveis a florivoria.

2 FUNDAMENTAÇÃO TEÓRICA

2.1 Florivoria: definição

Os seres vivos mantêm entre si uma série de interações ou relações fundamentais para manutenção e equilíbrio da biodiversidade, podendo ser citadas, por exemplo, as interações planta-herbívoro, planta-polinizador ou planta-dispersor. Diversos estudos envolvendo estas interações já foram realizados em todos os continentes, porém, uma relação também muito importante tem recebido menos atenção, são as interações planta-florívoro (McCALL & IRWIN, 2006). Florivoria é qualquer tipo de dano causado por um consumidor aos botões em desenvolvimento ou flores maduras antes do desenvolvimento de sementes, incluindo danos às brácteas, sépalas, pétalas, estames, pistilos, bem como aos grãos de pólen e óvulos (McCALL & IRWIN, 2006). Este tipo de florivoria pode interferir de forma direta ou indireta no *fitness* das plantas, pois herbívoros que comem estruturas florais reduzem o sucesso reprodutivo de muitas espécies (INOUYE, 1982; EVANS et al., 1989; WALLACE; O'DOWD, 1989; ENGLISH-LOEB; KARBAN, 1992; CUNNINGHAM, 1995), sendo razoável acreditar que essa redução é primariamente devido à perda direta de gametas. Florívoros, no entanto, podem diminuir indiretamente o sucesso reprodutivo pela redução dos serviços prestados pelos polinizadores, uma vez que, quando atacam flores, os danos podem degradar as propriedades atrativas das flores, diminuir o tamanho do display floral e ainda diminuir quantitativamente e qualitativamente o recurso para o polinizador (KRUPNICK et al., 1999).

De uma forma geral, a florivoria pode abranger desde a remoção completa da flor, a partes da mesma, como pétalas ou estames em diferentes proporções de dano. Estes danos podem ser causados por diferentes tipos de herbívoros, de grande a pequeno porte (WILLMER, 2011). Ao estimar a importância relativa dos herbívoros no que diz respeito à quantidade de material vegetal que consomem, os insetos estão entre os herbívoros mais vorazes. Poucas espécies de plantas parecem estar livres de herbivoria e de insetos, e para isto, desenvolveram vários tipos de adaptações para reduzir a quantidade de dano sofrido por herbívoros. Estas defesas incluem compostos secundários tóxicos, látex, assim como várias defesas estruturais, como espinhos e/ou tricomas (EHRLICH; RAVEN, 1964, MAURICIO; RAUSHER, 1997; LANKAU, 2007). No entanto, é evidente que nem todas as plantas são bem defendidas e que os mecanismos de defesas são variados dentro do corpo das plantas e em diferentes estruturas, como flores e folhas (McCALL; KARBAN, 2006; STRAUSS et al., 2004; ZANGERL; RUTLEDGE, 1996). McCALL & IRWIN (2006) escreveram uma importante revisão sobre florivoria, que relata os efeitos diretos e indiretos da florivoria nas plantas e a relação entre

florivoria e as estratégias de defesa dos vegetais. Os autores ainda adaptaram teorias de defesas químicas contra herbívoros para fazer predições sobre como as plantas poderiam se defender contra florívoros. Além de defesas químicas, as plantas parecem apresentar estratégias de defesas reprodutivas como período de floração e atributos florais (e.i. tamanho e cor floral), podendo apresentar diferentes graus de susceptibilidade a florivoria (LEEGE; WOLFE, 2002; BOTTO-MAHAN et al., 2011).

2.2 Florivoria: efeitos diretos e indiretos

Alguns estudos de caso envolvendo florivoria abordam como os florívoros interferem de maneira direta e indireta no sucesso reprodutivo e na atração de polinizadores, ressaltando a importância deste tipo de pesquisa. A remoção de flores não afeta apenas a reprodução das espécies, mas altera também, a aparência geral das plantas, a fenologia e, possivelmente, sua capacidade de alocação de recurso para novas flores (WILLMER, 2011). SHARAF & PRICE (2004) demonstraram, por exemplo, que a pastagem em *Ipomopsis aggregata* (Polemoniaceae) aumenta a rebrota de flores, mas em compensação provoca um atraso na fenologia de floração da planta, causando a perda do pico de visitas dos beija-flores, principais polinizadores, resultando em menos flores visitadas e menos frutos formados. Neste último estudo, não houve preferência dos polinizadores entre plantas que apresentavam flores com ou sem dano.

Segundo WILLMER (2011), o dano floral pode acontecer de diferentes formas, e cada dano pode apresentar diferentes efeitos como: 1) efeito de advertência (no qual, a alteração da forma ou no tecido da corola afeta potencialmente a escolha do polinizador ou o comportamento dos movimentos intrafloral durante a polinização); 2) efeito no recurso (alteração no recurso, normalmente pólen ou néctar, modifica o comportamento e constância dos visitantes) e 3) efeito do dano nas estruturas reprodutivas (afeta a produção e dispersão e/ou deposição de grãos de pólen, alterando os processos de fertilização). Todos esses efeitos influenciam substancialmente na polinização e no sucesso reprodutivo das plantas. Um desses efeitos bem documentados é o da advertência, no qual flores com danos são evitadas por seus visitantes como em *Erigeron* (Asteraceae) (KARBAN; STRAUSS, 1993), *Isomeris* (Capparaceae) (KRUPNICK et al., 1999), *Oenothera* (Onagraceae) (MOTHERSHEAD; MARQUIS, 2000) e *Rudbeckia* (Asteraceae) (HAMBÄCK, 2001).

De modo similar, SÁNCHEZ-LAFUENTE (2007) realizou um estudo com a herbivoria da corola, sucesso na polinização e predação de frutos em *Linaria lilacina* (Scrophulariaceae) e comprovou que a florivoria (que ocasiona modificação da corola pela remoção do labelo inferior) afeta a frequência de visitas dos polinizadores e reduz a produção de sementes. Além

dos efeitos da advertência, KRUPNICK et al. (1999) e KRUPNICK & WEIS (1999) mostraram as consequências da herbivoria floral nos serviços dos polinizadores e o efeito sobre o sucesso reprodutivo nos órgãos feminino e masculino de *Isomeris arborea* (Capparaceae) e demonstraram que flores sadias produzem três vezes mais néctar e o dobro de anteras que flores com danos (efeito no recurso). Além disso, *I. arborea*, uma espécie andromonóica, sofre o efeito do dano nas estruturas reprodutivas, através da perda direta de gametas nos órgãos femininos e da diminuição do fluxo polínico dos órgãos masculinos.

Os efeitos da florivoria sobre o sistema reprodutivo de uma planta pode ser altamente variável. Mais recentemente PENET et al. (2009) sugeriram que a florivoria pode diminuir o número de flores, levando a diminuição da autofecundação por diminuição da geitonogamia e ao aumento da autopolinização em *Fragaria virginiana* (Rosaceae), comprovando que a florivoria aumenta a endogamia, aqui através do aumento da autopolinização, causado pela diminuição do display floral. Igualmente, outro fator fundamental para os resultados gerais da florivoria é o momento do dano. Assim, a florivoria na fase de botão produz maior redução na produção de frutos em *Iris gracilipes* (Iridaceae) que danos causados na fase de flor ou de formação de fruto (OGURO; SAKAI, 2009). Além disso, registro de que a florivoria pode ter influência na evolução dos sistemas sexuais das plantas foi mencionado por ASHMAN (2002). No Brasil, o único trabalho realizado com este enfoque demonstra a influência da florivoria de uma espécie de caranguejo sobre a frequência de visitas de beija-flores em *Aechmea pectinata* (Bromeliaceae), comprovando a redução do sucesso reprodutivo da espécie vegetal de forma direta e indireta (CANELA; SAZIMA, 2003).

2.3 Fenologia na Caatinga

Fenologia é o estudo dos eventos cíclicos da vida, de fundamental importância para a compreensão da influência do clima sobre a vegetação, avaliação de mudança futura do clima e para a análise das interações entre plantas e animais, como a polinização, dispersão e herbivoria (RATHCKE; LACEY, 1985; VAN SCHAIK et al., 1993; MORELLATO, 2003). Fatores abióticos como chuva, temperatura, umidade relativa do ar e comprimento do dia são reguladores da reprodução e crescimento das espécies de uma comunidade, enquanto as interações bióticas como a planta-animal determinam a diversidade e manutenção desta comunidade (RATHCKE; LACEY, 1985; VAN SCHAIK et al., 1993).

Com relação aos estudos fenológicos de comunidade, um dos primeiros trabalhos, em floresta tropical, foi realizado por FOURNIER & SALAS (1966), sendo encontrados, posteriormente, vários estudos realizados em diferentes países da América Central, que

demonstraram, de uma forma geral, que a maioria das espécies estudadas apresenta pico de floração e frutificação dentro da estação seca (FRANKIE et al., 1974; CROAT, 1975; FOURNIER, 1976; OPLER et al., 1980; BULLOCK; SOLÍS-MAGALHANES, 1990; KANG; BAWA, 2003). No entanto, no estudo realizado por BAWA et al. (2003), na Costa Rica, a maioria das espécies arbóreas floresceram durante a estação chuvosa.

No Brasil, encontramos abordagens fenológicas para diversos tipos vegetacionais, como Floresta Amazônica (ARAÚJO, 1970; ALENCAR et al., 1979; PIRES-O'BRIEN, 1993), Mata Atlântica (MORELLATO; LEITÃO-FILHO, 1996; MORELLATO et al., 2000) Brejos de Altitude (LOCATELLI; MACHADO, 2004), Mata de Araucária (MARQUES et al., 2004), Restinga (TALORA; MORELLATO, 2000; MEDEIROS et al., 2007), Manguezal (NADIA et al., 2012) e Caatinga (BARBOSA et al., 1989; MACHADO et al., 1997; GRIZ; MACHADO, 2001; BARBOSA et al., 2003). A maior parte desses estudos demonstra padrões fenológicos sazonais, acompanhando a estacionalidade climática, e englobam principalmente árvores e arbustos.

A sazonalidade na Caatinga é um evento marcante e bastante comum na fenofase reprodutiva e vegetativa das espécies (BARBOSA et al., 1989; MACHADO et al., 1997; GRIZ; MACHADO, 2001; BARBOSA et al., 2003), sendo influenciada principalmente pela precipitação (MACHADO et al., 1997). Conhecer a fenologia das plantas de uma determinada região é de extrema importância, pois através deste conhecimento podemos saber como se distribui diferentes tipos de recursos, em escala temporal, para diferentes grupos funcionais, como polinizadores, dispersores ou herbívoros. Sabendo que a Caatinga é um ambiente sazonal, é esperado que as interações interespecíficas planta-animal também sejam sazonais e relacionadas às fenofases vegetais.

A Caatinga é um mosaico de floresta tropical seca com vegetação predominante arbustivo-arbóreo e esclerofila, que ocupa 70% do Nordeste Brasileiro, com um total de aproximadamente 800.000 km^2 abrangendo uma estreita faixa do Estado de Minas Gerais e oito dentre os nove Estados da região Nordeste (LEAL et al., 2003; PADRO, 2003). A Caatinga apresenta um tipo vegetacional exclusivo, ocorrendo apenas no Brasil (MMA, 2002), sendo reconhecida como uma das 37 grandes regiões naturais do planeta (GIL, 2002). Dessa forma, sua conservação é importante para manutenção dos padrões regionais e globais do clima, da disponibilidade de água potável, de solos agricultáveis e de parte importante da biodiversidade do planeta (TABARELLI; SILVA, 2003).

2.4 Atributos florais na Caatinga

A morfologia das flores complexas pode ter evoluído para realizar duas funções principais e complementares. A primeira função é atrair e permitir o acesso aos polinizadores eficientes e restringir o acesso a visitantes ilegítimos ou ineficazes. A segunda é proteger os órgãos relacionados com as funções sexuais e os recursos produzidos para atração de polinizadores, contra visitantes indesejados (incluindo pilhadores, herbívoros e predadores) (ENDRESS, 1994; PROCTOR et al., 1996; SÁNCHEZ-LAFUENTE, 2007).

As flores apresentam imensa variação de formas, cores, tamanhos, entre outros atributos. Os atributos florais, morfológicos, fisiológicos ou ecológicos, estão relacionados principalmente com os vetores de polinização, e as análises destas características podem auxiliar a determinar os polinizadores de uma dada espécie (FAEGRI; PIJL, 1979; ENDRESS, 1994; PROCTOR et al., 1996). Um conjunto de atributos florais determinam as diferentes síndromes de polinização (FAEGRI; PIJL, 1979; WILLMER, 2011), as quais constituem um importante guia para estudos de ecologia da polinização ao nível da comunidade.

A atração de polinizadores é um fator crítico para o sucesso reprodutivo da maioria das angiospermas (KEARNS et al., 1998). Entretanto, todas as estratégias utilizadas para atração mutualísticas envolvendo os polinizadores, são também potencialmente atrativas para antagonistas, como pilhadores (MALOOF; INOUYE, 2000; GALEN; CUBA, 2001; IRWIN et al., 2001) e florívoros (NITAO; ZANGERL 1987; ZANGERL; RUTLEDGE, 1996; WOLFE, 1997). Assim como os polinizadores, antagonistas também podem exercer pressões nas características florais (STRAUSS; WHITTALL, 2006). Como exemplo podemos citar a mudança na coloração das pétalas de *Raphanus sativus* (Brassicaceae) em consequência da herbivoria foliar (STRAUSS et al., 2004). Talvez a grande oportunidade para a conflitante seleção de polinizadores, pilhadores e herbívoros por características florais é quando juntos, polinizadores e antagonistas de plantas, usam os mesmos atrativos para localizar e manipular plantas (BRODY; MITCHELL, 1997).

Assim como diferentes atributos, as plantas podem apresentar diferentes tipos de sistemas sexuais (BAWA, 1980, *sensu* RICHARDS 1986). DARWIN (1876) foi o primeiro a compreensivelmente documentar e explicar os diferentes tipos de sistemas sexuais das plantas. O entendimento do sexo das plantas é importante, pois sua principal função é a perpetuação da espécie. Mudança nos padrões dos sistemas sexuais pode influenciar profundamente a variação genética, especiação e diversificação evolutiva (BARRETT, 1998). A evolução do sistema reprodutivo pode estar sujeito à ação de agentes não polinizadores, especialmente os herbívoros

(STRAUSS; WHITTALL, 2006). Registro de que a florivoria pode ter influência na evolução dos sistemas sexuais das plantas foi mencionado por ASHMAN (2002).

De uma forma geral, os estudos de polinização de espécies da Caatinga centram-se principalmente sobre estudos de espécies individuais (PINHEIRO et al., 1991; VOGEL; MACHADO, 1991; MACHADO; SAZIMA, 1995; LEWIS; GIBBS, 1999; KIILL; DRUMMOND, 2001; QUIRINO; MACHADO, 2001; MACHADO et al., 2002; LOCATELLI; MACHADO, 2004; ALVINO et al., 2011; NEVES et al., 2011), com poucos estudos ao nível da comunidade (ver MACHADO 1990, 1996; MACHADO; LOPES, 2002, 2003, 2004). Importantes estudos de comunidade para a Caatinga foram desenvolvidos por MACHADO & LOPES (2003, 2004), no quais as autoras analisaram os padrões gerais das flores de 147 espécies de três diferentes localidades, o que permitiu descrever e calcular as proporções dos diferentes atributos florais e sistema sexuais para as plantas da Caatinga, possibilitando a comparação com outros ecossistemas. Os resultados de MACHADO & LOPES (2004) mostram que a diversidade e singularidade na vegetação e na biologia reprodutiva nas plantas da Caatinga é um assunto de fundamental importância.

Atributos florais como cor, forma, odor e tamanho têm sido utilizados nos estudos de comunidade em diferentes ecossistemas, não apenas pela importância na relação planta-polinizador, mas também por influenciar no sucesso reprodutivo da planta (MACHADO; LOPES, 2003, 2004). A polinização é uma fase crítica na reprodução das plantas e, portanto, na manutenção e evolução das espécies e comunidades. Embora a maioria dos estudos de polinização foque em uma ou poucas espécies, uma perspectiva da comunidade é importante para direcionar o caminho para estudos específicos, para comparar diferentes ecossistemas, para a partilha de conhecimento e competição por recursos e seus efeitos sobre a estrutura da comunidade, e para orientar programas de conservação nos ecossistemas ameaçados (SAUNDERS et al., 1991; RATHCKE; JULES, 1993; AIZEN; FEINSINGER, 1994; MURCIA, 1995, 2002; KEARNS; INOUYE, 1997; RANTA et al., 1998; RENNER, 1998). Além disso, há uma ausência de estudos em nível de comunidades que mostre relação entre atributos florais, síndromes de polinização, sistemas sexuais e florivoria, ou como a florivoria se comporta numa comunidade em escala espaço-temporal e a relação com a fenologia das espécies vegetais da comunidade evidenciando a importância do presente estudo.

3 REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

AIZEN, M.A.; FEISINGER, P. Forest fragmentation, pollination, and plant reproduction in a chaco dry forest, Argentina. **Ecology**, v. 75, p.330-351, 1994.

ALENCAR, J.C.; ALMEIDA, R.A.; FERNANDES, N.P. Fenologia de espécies florestais em floresta tropical úmida de terra firme da Amazônia Central. **Acta Amazonica**, v. 1, p. 63-97, 1979.

ALVINO, L.D.; QUIRINO, Z.G.M.; MACHADO, I.C. Fenologia reprodutiva, biologia floral e polinização de *Allamanda blanchetii* A.DC., uma Apocynaceae endêmica da Caatinga. **Revista Brasileira de Botânica**, v. 34, p. 211-222, 2011.

ARAUJO, V.C. Fenologia de essências florestais amazonicas I. **Boletim do INPA**, v.4, p. 1-25, 1970.

ASHMAN, T. The role of herbivory in the evolution of separate sexes from hermaphroditism. **Ecology**, v. 83, p. 1175-1184, 2002.

BARBOSA, D.C.A.; ALVES, J.L.H.; PRAZERES, S.M.; PAIVA, A.M.A. Dados fenológicos de 10 espécies arbóreas de uma área de Caatinga (Alagoinha – PE). **Acta Botanica Brasilica**, v. 3, p. 109-117, 1989.

BARBOSA, D.C.A.; BARBOSA, M.C.A.; LIMA, L.C.M. Fenologia de espécies lenhosas da Caatinga. In: LEAL, I.R.; TABARELLI, M.; SILVA, J.M.C. (eds.). **Ecologia e Conservação da Caatinga.** Recife, Universidade Federal de Pernambuco. 2003, p. 657-693.

BARRETT, S.C.H. The evolution of mating strategies in flowering plants. **Trends in Plant Science**, v. 3, p. 335-341, 1998.

BAWA, K.S. Evolution of dioecy in flowering plants. **Annual Review of Ecology and Systematics**, v. 11, p. 15-39, 1980.

BAWA, K.S.; KANG, H.; GRAYUM, M. Relationship among time, frequency and, duration of flowers in Tropical Rain Forest Trees. **American Journal of Botany**, v. 90, p. 877-887. 2003.

BOTTO-MAHAN, C.; RAMÍREZ, P.A.; OSSA, C.G.; MEDEL, R.; OJEDA-CAMACHO, M.; GONZÁLEZ, A.V. Floral herbivory affects female reproductive success and pollinator visitation in the perennial herb *Alstroemeria ligtu* (Alstroemeriaceae). **International Journal of Plant Science**, v. 172, p. 1130-1136, 2011.

BRODY, A.K.; MITCHELL, R.J. Effects of experimental manipulation of inflorescence size on pollination and pre-dispersal seed predation in the hummingbird-pollinated plant *Ipomopsis aggregata*. **Oecologia**, v. 110, p. 86–93. 1997.

BULLOCK, S.H.; SOLÍS-MAGALLANES, A. Phenology of canopy trees of a tropical deciduos forest in Mexico. **Biotropica**, v. 22, p. 22-35, 1990.

CANELA, M.B.F.; SAZIMA, M. Florivory by the crab *Armases angustipes* (Grapsidae) influences hummingbird visits to *Aechmea pectinata* (Bromeliaceae). **Biotropica**, v. 35, p. 289-294. 2003.

CROAT, T.B. Phenological behavior of habit and habitat clases on Barro Colorado Island (Panama Canal Zone). **Bitropica**, v. **7**, p. 270-277, 1975.

CUNNINGHAM, S.A. Ecological constraints on fruit initiation by *Calyptrogyne ghiesbreghtiana* (Arecaceae): floral herbivory, pollen availability, and visitation by pollinating bats. **American Journal of Botany**, v. 82, p. 1527-1536, 1995.

DARWIN, C. **The Effects of Cross and Self Fertilisation in the Vegetable Kingdom.** John Murray, London, 1876.

EHRLICH P, RAVEN P. Butterflies and plants: a study in coevolution. **Evolution**, v. 18, p. 586–608, 1964.

ENDRESS, P.K. **Diversity and evolutionary biology of tropical flowers.** Cambrigde University Press, Cambrigde, 1994.

ENGLISH-LOBE, G.M.; KARBAN, R. Consequences of variation in flowering phenology for seed head herbivory and reproduction success in *Erigeron glaucus* (Compositae). **Oecologia**, v. 89, p. 588-595, 1992.

EVANS, E.W.; SMITH, C.C. & GENDRON, R.P. Timing of reprodution in a prairie legume: seasonal impacts of insects consuming flowers and seeds. **Oecologia**, v. 78, p. 220-230, 1989.

FAEGRI, K.; VAN DER PIJL, L. **The principles of pollination ecology.** Pergamon Press, Oxford, 1979.

FOURNIER, L.A.; SALAS, S. Algunas observaciones sobre la dinámica de floración en el bosque humédo de Villa Colón. **Revista de Biologia Tropical**, v. 14, p. 75-85, 1966.

FOURNIER, L. A. Observaciones fenológicas en el bosque humedo premontano de San Pedro de Montes Oca, Costa Rica. **Turrialba**, v. 26, p. 54-59, 1976.

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.

GALEN, C.; CUBA, J. Down the tube: pollinators, predators, and the evolution of flower shape in the alpine skypilot, *Polemonium viscosum*. **Evolution**, v. 55, p. 1963-1971, 2001.

GIL, P.R. **Wilderness: earth's last wild places.** CEMEX, S. A., Cidade do México, 2002.

GRIZ, L.M.S.; MACHADO, I.C. Fruiting phenology and seed dispersal syndromes in caatinga, a tropical dry forest in the northeast of Brazil. **Journal of Tropical Ecology**, v. 17, p. 303-321, 2001.

HAMBÄCK, P.A. Direct and indirect effects of herbivory: feeding by spittlebugs affects pollinator visitation rates and seedset of *Rudbeckia hirta*. **Ecoscience**, v. 8, p. 45-50, 2001.

INOUYE, D.W. The consequences of herbivory: a mixed blessing for *Jurinea mollis* (Asteraceae). **Oikos**, v. 39, p. 269-272, 1982.

IRWIN, R.E., BRODY, A.K.; WASER, N.M. The impact of floral larceny on individuals, populations, and communities. **Oecologia**, v. 129, p. 161-168, 2001.

KANG, H.; BAWA, K.S. Effects of successional status, habit, sexual systems, and pollinators on flowering patterns in Tropical Rain Forest Trees. **American Journal of Botany**, v. 90, p. 865-875, 2003.

KARBAN, R.; STRAUSS, S.Y. Effects of herbivories on growth and reprotuction of their perennial host, *Erigeron glaucus*. **Ecology**, v. 74, p. 39-46, 1993.

KEARNS, C.A.; INOUYE, D.W. Pollinators, flowering plants, and conservation biology. **BioScience**, v. 47, p. 297-307, 1997.

KEARNS, C.A.; INOUYE, D.W.; WASER, N.M. Endangered mutualisms: the conservation of plant-pollinator interactions. **Annual Review of Ecology and Systematics**, v. 29, p. 83-112, 1998.

KIILL, L.H.P.; DRUMMOND, M.A. Biologia floral e sistema reprodutivo de *Gliricidia sepium* (Jacq.) Steud. (Fabaceae - Papilionoidae) na região de Petrolina, Pernambuco. **Ciência Rural**, v. 31, p. 597–601, 2001.

KRUPNICK, G.A.; WEIS, A.E.; CAMPBELL, D.R. The consequence of floral herbivory for pollination service to *Isomeris arborea*. **Ecology**, v. 80, p. 125-134, 1999.

KRUPNICK, G.A.; WEIS, A.E. The effects of floral herbivory on male and female reproductive success in *Isomeris arborea*. **Ecology**, v. 80, p. 135-149, 1999.

LANKAU, R.A. Specialist and generalist herbivores exert opposing selection on a chemical defense. **New Phytologist**, v. 175, p. 176-184, 2007.

LEAL, I.R.; TABARELLI, M.; SILVA, J.M.C. **Ecologia e Conservação da Caatinga.** Editora Universitária. Universidade Federal de Pernambuco, Recife, 2003.

LEEGE, L.M.; WOLFE, L.M. Do floral herbivores respond to variation in flower characteristics in *Gelsemium sempervirens* (Loganiaceae), a distylous vine? **American Journal of Botany**, v. 89, p. 1270-1274, 2002.

LEWIS, G.; GIBBS, P. Reproductive biology of *Caesalpinia calycina* and *C. pluviosa* (Leguminosae) of the Caatinga of north-eastern Brazil. **Plant Systematics and Evolution**, v. 217, p. 43–53, 1999.

LOCATELLI, E.; MACHADO, I.C. Fenologia de espécies arbóreas de uma mata serrana (brejos de altitude) em Pernambuco, Brasil. In. PORTO, K.; CABRAL, J.J.; TABARELLI, M. (orgs.). **Brejos de altitude em Pernambuco e Paraíba: história natural, ecologia e conservação.** Ministério do Meio Ambiente, Brasília, 2004, p. 255-276.

MACHADO, I.C.S. Biologia floral de espécies de Caatinga no município de Alagoinha (PE). Tese de Doutorado. Campinas, Universidade Estadual de Campinas, 1990.

MACHADO, I.C.S.; SAZIMA, M. Biologia da polinização e pilhagem por beija-flores em *Ruellia asperula* Lindau (Acanthaceae) na Caatinga de Pernambuco. Revista Brasileira de Botânica, v. 18, p. 27–33, 1995.

MACHADO, I.C.S. Biologia floral e fenologia. In: SAMPAIO, E.V.S.B.; MAYO, S.J.; BARBOSA, M.R.V. (eds). Pesquisa botânica nordestina: progresso e perspectivas. Recife, Editora Universitária da UFPE, 1996, p.161–172.

MACHADO, I.C.; BARROS, L.M.; SAMPAIO, E.V.S.B. Phenology of Caatinga species at Serra Talhada, PE, Northeastern Brazil. **Biotropica**, v. 29, p. 57-68, 1997.

MACHADO, I.C.; LOPES, A.V. A Polinização em ecossistemas de Pernambuco: uma revisão do estado atual do conhecimento In: TABARELLI, M.; SILVA, J.M.C., orgs. Diagnóstico da biodiversidade de pernambuco. Recife: Secretaria de Ciência Tecnologia e Meio Ambiente, Fundação Joaquim Nabuco e Editora Massangana, 2002, p. 583–596.

MACHADO, I.C.; LOPES, A.V. Recursos florais e sistema de polinização e sexuais em caatinga. In: LEAL, I.R.; TABARELLI, M.; SILVA, J.M.C. (eds.). **Ecologia e Conservação da Caatinga.** Universidade Federal de Pernambuco, Recife, 2003, p. 515-563.

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.

MALOOF, J.E.; INOUYE, D.W. Are nectar robbers cheaters or mutualists? **Ecology**, v. 81, p. 2651-2661. 2000.

MARQUES, M.C.M.; ROPER, J.J.; SALVALAGGIO, A.P.B. Phenological patterns among plant life forms in a Subtropical Forest in Southern Brazil. **Plant Ecology**, v. 173, p. 203-213, 2004.

MAURICIO, R.; RAUSHER, M.D. Experimental manipulation of putative selective agents provides evidence for the role of natural enemies in the evolution of plant defense. **Evolution**, v. 51, p. 1435–1444, 1997.

MCCALL, A.C.; IRWIN, R.E. Florivory: the intersection of pollination and herbivory. **Ecology**, v. 9, p. 1351-1365, 2006.

MCCALL, A.C.; KARBAN, R. Induced defense in Nicotiana attenuata (Solanaceae) fruit and flowers. **Oecologia**, v. 146, p. 566-571, 2006.

MINISTÉRIO DO MEIO AMBIENTE. **Avaliação e ações prioritárias para a conservação da biodiversidade da caatinga.** Universidade Federal de Pernambuco, Fundação International do Brasil – Fundação Biodiversitas, EMBRAPA Semi-Árido, 2002.

MEDEIROS, D.P.W.; LOPES, A.V.; ZICKEL, C.S. Phenology of woody species in tropical coastal vegetation, northeastern Brazil. **Flora**, v. 202, p. 513-520, 2007.

MOTHERSHEAD, K.; MARQUIS, R.J. Fitness Impacts of Herbivory through Indirect Effects on Plant-Pollinator Interactions in *Oenothera macrocarpa*. **Ecology**, v. 81, p. 30-40, 2000.

MORELLATO, L.P.C. South America. In: SCHWARTZ (Ed.), **Phenology: An Integrative Environmental Science.** Kluwer, Dordrecht, The Netherlands, 2003, p. 75–92.

MORELLATO, L.P.C.; LEITÃO-FILHO, H.F. Reprodutive phenology of climbers in a Southeasthern Brazilian Forest. **Biotropica**, v. 28, p. 180-191, 1996.

MORELLATO, L.P.C.; TALORA, D.C.; TAKAHASI, A.; BENCKER, C.C.; ROMERA, E.C.; ZIPPARRO, V.B. Phenology of Atlantic Rain Forest trees: a comparative study. **Bitropica**, v. 32, p. 811-823, 2000.

MURCIA, C. Forest fragmentation and the pollination of neotropical plants. In: SCHELHAS, J.; GREENBERG, R. eds. **Forest patches in tropical landscapes.** London: Island Press, 1995, p.19–36.

MURCIA, C. Ecología de la polinización. In: GUARIGUATA, M.R.; KATTAN, G.H. eds. **Ecología y conservación de Bosques neotropicales.** Cartago: Ediciones LUR, 2002, p. 493-530.

NADIA, T.L.; MORELLATO, P.L.C.; MACHADO, I.C. Reproductive phenology of a northeast Brazilian mangrove community: Environmental and biotic constraints. **Flora**, v. 207, p. 682-692, 2012.

NEVES, E.L.; MACHADO, I.C.; VIANA, B.F. Sistemas de polinização e de reprodução de três espécies de *Jatropha* (Euphorbiaceae) na Caatinga, semi-árido do Brasil. **Revista Brasileira de Botânica**, v. 34, p. 541-551, 2011.

NITAO, J.K.; ZANGERL, A.R. Floral development and chemical defense allocation in wild parsnip (*Pastinaca sativa*). **Ecology**, v. 68, p. 521-529, 1987.

OGURO, M.; SAKAI, S. Floral herbivory at different stages of flower development changes reproduction in *Iris gracilipes* (Iridaceae). **Plant Ecology**, v. 202, p. 221-234, 2009.

OPLER, P.A.; FRANKIE, G.W.; BAKER, H.G. Comparative phenological studies of treelet and shrub species in tropical wet and dry forests in the lowlands of Costa Rica. **Journal of Ecology**, v. 68, p. 167-188, 1980.

PENET, L.; COLLIN, C.L.; ASHMAN, T.-L. Florivory increases selfing: an experimental study in the wild strawberry, *Fragaria virginiana*. **Plant Biology**, v. 11, p. 38-45, 2009.

PINHEIRO, M.C.B.; ORMOND, W.T.; CASTRO, A.C. Biologia da reprodução e fenologia de *Zizyphus joazeiro* Mart. (Rhamnaceae). **Revista Brasileira de Biologia**, v. 51, p. 143–152. 1991.

PIRES-O'BRIEN, M.J. Phenology of tropical trees from Jari, Lower amazon, I. phenology of eight forest communities. **Boletim do Museu Paraense Emílio Goeldi**, v. 9, p. 67-92, 1993.

PRADO, D.E. As caatingas da América do Sul. In: Leal, I.R.; Tabarelli, M.; Silva, J.M.C. (eds.). **Ecologia e Conservação da Caatinga.** Universidade Federal de Pernambuco, Recife, 2003, p. 3-73.

PROCTOR, M.; YEO, P.; LACK, A. **The natural history of pollination.** Harper Collins Publishers, London, 1996.

QUIRINO, Z.G.M.; MACHADO, I.C.S. Biologia da polinização e da reprodução de três espécies de *Combretum* Loefl. (Combretaceae). **Revista Brasileira de Botânica**, v. 24, p.181-193, 2001.

RANTA, P.; BLOM, T.; NIEMELÄ, J.; JOENSUU, E.; SIITONEN, M. The fragmented Atlantic rain forest of Brazil: size, shape and distribution of forest fragments. **Biodiversity and Conservation**, v. 7, p. 385-403, 1998.

RATHCKE, B.; LACEY, E.P. Phenological Patterns of Terrestrial Plants. **Annual Review of Ecology and Systematics**, v. 16, p. 179-214, 1985.

RATHCKE, B.J.; JULES, E.S. Habitat fragmentation and plant-pollinator interactions. **Current Science**, v. 65, p. 273-277, 1993.

RENNER, S. Effects of habitat fragmentation on plant pollinator interactions in the tropics. In: NEWBERY, D.M.; PRINS, H.H.T.; BROWN, N.D. eds. **Dynamics of tropical communities.** Oxford: Blackwell Science. 1998.

RICHARDS, A.J. **Plant breeding systems.** Allen and Unwin, London, 1986.

SÁNCHEZ-LAFUENTE, A.M. Corolla herbivory, pollination success and fruit predation in complex flowers: an experimental study with *Linaria lilacina* (Scrophulariaceae). **Annals of Botany**, v. 99, p. 355-364, 2007.

SAUNDERS, D.A.; HOBBS, R.J.; MARGULES, C.R. Biological consequences of ecosystem fragmentation: a review. Conservation Biology, v. 5, p. 18-32, 1991.

SHARAF, K.E.; PRICE, M.V. Does pollination limit tolerance to browsing in *Ipomopsis aggregata*? **Oecologia**, v. 138, p. 396-404, 2004.

STRAUSS, S.Y.; IRWIN, R.E.; LAMBRIX, V.M. Optimal defense theory and flower petal colour predict variation in the secondary chemistry of wild radish. **Journal of Ecology**, v. 92, p. 132–141, 2004.

STRAUSS, S.Y.; WHITALL, J.B. Non-pollinator agents of selection on floral traits. In: HARDER, L.D.; BARRETT, S.C.H. (Eds) **Ecology and Evolution of Flowers.** Oxford University Press, New York, 2006, p. 120-139.

TABARELLI, M.; SILVA, J.M.C. Áreas e ações prioritárias para a conservação da biodiversidade da caatinga. In: LEAL, I.R.; TABARELLI, M.; SILVA, J.M.C. (eds.). **Ecologia e Conservação da Caatinga.** Universidade Federal de Pernambuco, Recife, 2003, p. 777-796.

TALORA, D.C.; MORELLATO, P.C. Fenologia de espécies arbóreas em floresta de planície litorânea do sudeste do Brasil. **Revista Brasileira de Botânica**, v. 23, p. 13-26, 2000.

VAN SCHAIK, C.P.; TERBORGH, J.W.; WRIGHT, S.J. The Phenology of Tropical Forests: Adaptive Significance and Consequences for Primary Consumers. **Annual Review of Ecology and Systematics**, v. 24, p. 353-377, 1993.

VOGEL, S.; MACHADO, I.C. Pollination of four sympatric species of *Angelonia* (Scroph.) by oil-collecting bees in NE Brazil. **Plant Systematics and Evolution**, v. 178, p. 153–178, 1991.

WALLACE, D.D.; O'DOWD, D.J. The effect of nutrients and inflorescence damage by insects on fruit-set by *Banksia spinulosa*. **Oecologia**, v. 79, p. 482-488, 1989.

WILLMER, P. The Interactions of Pollination and Herbivory. In: **Pollination and Floral Ecology.** Princeton University Press, 2011, p. 554-564.

WOLFE, L.M. Differential flower herbivory and gall formation on males and females of *Neea psychotrioides*, a dioecious tree. **Biotropica**, v. 29, p. 169-174, 1997.

ZANGERL, A.R.; RUTLEDGE, C.E. The probability of attack and patterns of constitutive and induced defense: a test of optimal defense theory. **American Naturalist**, v. 147, p. 599-608, 1996.

Disponibilidade espaço-temporal de recursos como reguladores da intensidade e amplitude da florivoria de espécies na Caatinga, Nordeste do Brasil

Manuscrito a ser enviado ao periódico *Annals of Botany*

Disponibilidade espaço-temporal de recursos como reguladores da intensidade e amplitude da florivoria de espécies na Caatinga, Nordeste do Brasil

Kelaine de Miranda Demetrio[1,*], Gabriel Mendes[1,2], Ariadna Valentina Lopes[2] e Isabel Cristina Machado[2]

[1]Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal, Universidade Federal de Pernambuco, Recife 50670-901, Brasil; [2]Departamento de Botânica, Universidade Federal de Pernambuco, Recife 50670-901, Brasil.

Florivoria vs. Fenologia

*For correspondence. E-mail: kelainemd@yahoo.com.br

4.1 RESUMO

- *Contexto e objetivos:* Apesar da florivoria integrar as forças seletivas da polinização e herbivoria em um só fenômeno com implicações no sucesso reprodutivo e desenvolvimento da comunidade, pouco se sabe como a florivoria responde espaço-temporalmente a disponibilidade de recursos oferecidos pela comunidade de plantas em ambientes com alta sazonalidade. Neste estudo identificamos variações na intensidade e amplitude da florivoria em resposta às fenofases de brotamento e floração da comunidade arbóreo-arbustiva na Caatinga pernambucana.

- *Métodos:* Com base em 510 indivíduos amostrados em 10 parcelas de 10x50m, foram calculados dois aspectos da florivoria na comunidade: o índice de dano floral (intensidade) e a proporção de espécies com dano (amplitude).

- *Principais resultados:* Nas 71 espécies estudadas foram encontrados todos os padrões de floração, de contínuo a supra-anual, tendo apresentado os verticilos de proteção (sépalas e pétalas) como as principais estruturas florivoradas (85,96%). A amplitude da florivoria na comunidade respondeu significativamente à floração ($r^2 = 0,91$; $p < 0,0001$) e brotamento foliar ($r^2 = -0,64$; $p = 0,0334$). Já a intensidade da florivoria respondeu apenas ao brotamento ($r^2 = -0,68$; $p = 0,0201$).

- *Conclusões:* Este resultado reforça a ideia de que a redução na oferta de recursos durante o ano, tanto de brotos como de flores, restringe a ocorrência da interação a sítios com maior disponibilidade desses recursos, ao mesmo tempo em que aumenta a intensidade da florivoria. Essa dinâmica no padrão de florivoria em comunidade de plantas em ambientes sazonais exerce grande influência principalmente sobre espécies com floração assincrônica coma a comunidade, quando operam como único recurso para florívoros. Este trabalho sugere que o equilíbrio da disponibilidade temporal de recursos para florívoros e a proporção de espécies que fornecem tais recursos é a chave principal para a manutenção de florivoria na Caatinga em níveis ecológicos sustentáveis.

Palavras-chave: Brotamento, Caatinga, floração, índice de dano floral, sazonalidade.

4.2 INTRODUÇÃO

A relação planta-florívoro interfere de forma direta e indireta na reprodução das plantas, seja devido à perda de gametas ou de atratividade para polinizadores (Inouye 1982, Evans *et al*. 1989, Wallace & O'Dowd 1989, English-Loeb & Karban 1992, Cunningham 1995, Krupnick *et al*. 1999). Tal relação planta-florívoro integra as forças seletivas da polinização e herbivoria (McCall & Irwin 2006) em um só fenômeno com implicações no sucesso reprodutivo em vários níveis de organização biológica, seja específico, populacional ou de comunidades. Embora alguns estudos já tenham avaliado os efeitos da florivoria em nível específico (Karban & Strauss 1993, Penet *et al.* 2009) e populacional (Krupnick *et al*. 1999; Cascante-Marín *et al.* 2009, Faast & Facelli 2009), pouco se sabe como a florivoria responde espaço-temporalmente a disponibilidade de recursos oferecidos pela comunidade de plantas em ambientes com alta sazonalidade.

De uma forma geral, estudos de ecologia e de evolução sugerem que a fenologia de floração tenha se desenvolvido para atingir o máximo sucesso reprodutivo (Strauss & Whittall 2006, Elzinga et al. 2007). Por exemplo, mudanças temporais na intensidade da florivoria são observadas (Evans *et al*. 1989; English-Loeb and Karban 1992; Bishop and Schemske 1998; Pilson 2000; Mahoro 2002; Sharaf & Price 2004; Juenger et al. 2005; Tarayre et al. 2007; Oguro and Sakai 2009) e indicam uma regulação existente no tempo de floração das espécies para evitar a florivoria (Elzinga et al. 2007). Além disso, a abundância e composição de herbívoros de uma comunidade podem variar geograficamente (Lewinsohn et al. 2005), e a variação espacial na florivoria pode ser um importante agente para diferenciar a fenologia de floração (Kawagoe & Kudoh 2010). Assim, o estudo da fenologia em escala de comunidade é de extrema importância, pois através dele podemos saber como se distribui diferentes tipos de recursos, e como se dão as interações em escala temporal e espacial, para grupos funcionais distintos, como polinizadores, dispersores e herbívoros.

Naturalmente, a florivoria apresenta relação direta com a fenologia de floração das espécies (Kawagoe & Kudoh 2010), uma vez que a flor é o principal ou único recurso dos florívoros. Assim, é razoável acreditar que esta relação direta entre a florivoria e a fenologia de floração se estenda para o nível da comunidade. Embora estudos recentes tenham demonstrado que inimigos naturais, como herbívoros e florívoros, possam atuar como reguladores tanto de características florais como da fenologia de floração (Strauss & Irwin 2004; Elzinga et al. 2007; Kolb et al. 2007; Strauss & Whittall 2006; Ehrlén & Münzbergová 2009), fatores abióticos como precipitação, exercem forte influência sobre a fenologia da comunidade (Machado *et al.* 1997) em ambientes com grande sazonalidade. Tal variação climática pode estender ou encurtar no espaço e no tempo a fenologia de floração e consequentemente as interações ecológicas entre planta e florívoro (Elzinga et al. 2007). Assim, como resultado da fenologia, a florivoria pode apresentar variações espaciais e temporais ao longo do ano, principalmente se considerarmos que ambientes com grande sazonalidade sejam determinantes para as fenofases das espécies (Machado *et al.* 1997, Williams *et al*. 1999), permitindo diferentes tipos de sincronia de floração e diferentes padrões de oferta de recurso aos florívoros.

Além disso, podemos sugerir que a florivoria ocorra em dois níveis (vertentes) complementares, porém distintos. O primeiro é a intensidade da relação entre planta-florívoro no nível do indivíduo. Esse padrão está refletido na intensidade do dano floral, que abrange desde danos parciais (como pétalas ou estames) até a remoção completa da flor (Willmer 2011). Neste caso, a intensidade da florivoria responderia positivamente ao ambiente em escassez de recursos (poucos indivíduos florescendo ou muitos florescendo, mas com flores diminutas), quando florívoros se concentrariam em determinados locais, fontes de recurso. E o segundo padrão é a amplitude dessa interação no nível da comunidade, representada pelo número de espécies da comunidade que apresenta tal interação. Assim, amplitude da florivoria responderia positivamente a abundância de recurso (comunidade florescendo), momento em que as

interações estão espacialmente dispersas em toda a comunidade. Neste contexto, espera-se que intensidade e amplitude da florivoria respondam distintamente as fenofases de floração e brotamento da comunidade. Assim, apenas analisando essa duas vertentes em conjunto, podemos inferir como a florivoria varia temporal e espacialmente em resposta à fenologia e à distribuição das espécies na comunidade.

Em ambientes sazonais como a Caatinga, a precipitação é ainda mais determinante para as fenofases reprodutivas e vegetativas das espécies (Machado *et al.* 1997, Griz & Machado 2001, Barbosa *et al.* 2003), e é esperado que as interações interespecíficas planta-animal sejam ainda mais intensas e dependentes da sazonalidade. Baseado na ideia de que flores e brotos foliares atuem como dois recursos alternativos que compõem a dieta dos herbívoros florívoros e que a quantidade e distribuição do recurso entre as espécies de planta na comunidade são fatores determinantes para a expressão da interação planta-animal, neste estudo testamos as hipótese de que (i) a amplitude da florivoria responda positivamente a intensidade de floração e negativamente ao brotamento; e que (ii) a intensidade da florivoria responda negativamente a intensidade de floração e brotamento.

4.3 MATERIAL E MÉTODOS

Área de estudo

O estudo foi desenvolvido em uma paisagem de Caatinga no município de Parnamirim (8°5’S; 39°34’W; Fig. 01), localizada no sertão do Estado de Pernambuco, na microrregião de Salgueiro, nordeste do Brasil (Fig. 01). O clima da região é considerado Tropical Semiárido (BSwh’) com temperatura e precipitação médias anuais de 26°C e 569mm, respectivamente, com estação chuvosa entre os meses de janeiro e abril. A área estudada está à altitude média de 393m e apresenta dois tipos de solo predominantes: regossolo e bruno não-cálcico (Santos *et al.* 1992). A vegetação é representada por uma caatinga hiperxerófila, com trechos de Floresta

Caducifólia em uma fisionomia predominantemente arbustivo-arbórea (CPRM - Serviço Geológico do Brasil 2005, Santos *et al.* 1992).

Atualmente, a Caatinga ocupa 70% do Nordeste Brasileiro, com ca. 800.000km^2, abrangendo uma estreita faixa do Estado de Minas Gerais e oito dentre os nove Estados da região Nordeste (Leal *et al*. 2003, Padro 2003). Hoje, ela é considerada uma das grandes áreas naturais do planeta (Wilderness; Gil 2002), consistindo em um ecossistema de floresta tropical seca que apresenta alto grau de endemicidade de grupos vegetais e animais (Leal *et al*. 2003). Apesar de reter mais de 70% de sua distribuição original, esse ecossistema apresenta grande influência antrópica, que vai desde assentamentos urbanos ao uso da terra pela pecuária e latifúndios de monocultura (Sampaio *et al.* 1995, MMA 2002). Um dos maiores problemas desse ecossistema é o processo de desertificação em diversos pontos da região, potencializada pela extração irregular de biomassa vegetal e aumento da exposição dos solos (MMA 1998). Este cenário torna a Caatinga um interessante e eficiente modelo de floresta tropical seca para se compreender fenômenos biológicos relacionados à sazonalidade ambiental em diversos níveis de organização biológica.

Desenho amostral e levantamento florístico

Foram amostradas dez (10) áreas de interior de caatinga através de parcelas de 50 x 10m distanciadas entre si no mínimo 400m, distribuídas em quatro principais áreas na paisagem de estudo, de forma a abranger os diferentes tipos vegetacionais da região. Em cada parcela foram identificados todos os indivíduos de habito arbóreo, arbustivo e trepadeiras, incluindo as cactáceas. Os ramos coletados com estruturas vegetativas e reprodutivas das espécies foram herborizados e identificados para registro do estudo. O material foi incorporado ao acervo do Herbário UFP – Geraldo Mariz, da Universidade Federal de Pernambuco como espécime-testemunho.

Fenologia da comunidade

Para obtenção dos dados fenológicos foram marcados e acompanhados mensalmente até cinco indivíduos por espécie em cada parcela, no período de janeiro de 2010 a dezembro de 2011. Em cada comunidade, foram avaliadas as fenofases de brotamento e floração. Ambas fenofases foram determinadas segundo o percentual de intensidade de Fournier (1974), em uma escala semi-quantitativa, com a aplicação de cinco categorias, sendo a primeira categoria 0 (zero), indicando ausência de fenofase, e as categorias subsequentes de 1 à 4, com incrementos de 25% na intensidade da fenofase. A frequência de floração foi classificada segundo Newstrom *et al*. (1994) como anual (um ciclo de floração por ano); contínua (floração ao longo de todo ano, podendo haver um curto intervalo sem flores); sub-anual (mais de um ciclo de floração no período de um ano) ou supra-anual (intervalos de floração maiores do que um ano).

Florivoria: intensidade e amplitude do dano floral

Consideramos como florivoria a presença de dano nos verticilos de proteção e reprodutivos das espécies amostradas, com exceção dos grãos de pólen (ver McCall & Irwin, 2006). Para a obtenção dos dados de florivoria, foram coletadas e fixadas em álcool 70%, 10 flores por espécie coletadas em no mínimo dois indivíduos por parcela. No caso de apenas o indivíduo de acompanhamento fenológico estar em floração dentro da parcela, era então selecionado o indivíduo da mesma espécie mais próximo a este.

Em cada flor amostrada foi determinado o percentual de área perdida por florivoria, agrupando as flores em seis categorias de dano: categoria 0 (flor intacta), categoria 1 (de 1 a 5% de dano), categoria 2 (de 6 a 11%), categoria 3 (de 12 a 24%), categoria 4 (de 25 a 49%) e categoria 5 (de 50 a 100% de dano), procedimento adaptado de García-Guzmán & Dirzo (2004). Estas categorias foram definidas a partir da análise de imagens digitalizadas das flores no

software Scion Image. Flores que apresentavam dificuldades metodológicas no processo de escaneamento foram categorizadas através da medição manual da área projetada sobre papel milimetrado.

A partir deste material foi realizada a medição do índice de dano floral (IDF) calculado através da formula:

$$IDF = [\sum (n_i.i)]/N$$

,onde n_i é o número de flores em cada categoria de dano, i é a categoria de dano e N é o número total de flores amostradas de cada espécie (adaptado de García-Guzmán & Dirzo 2004). Por fim, foi calculada mensalmente a proporção de espécies com florivoria (PEF) nas parcelas. Neste trabalho utilizamos estas duas medidas distintas de florivoria para se reconhecer as variações espaciais e temporais da interação planta-florívoro na comunidade. Ambas as medidas (IDF e PEF) fazem referência a mecanismos diferenciados da interação planta-florívoro. O IDF representa a magnitude da florivoria e o grau da interação planta-florívoro no nível do indivíduo. Já a PEF representa a amplitude de florivoria e grau da interação planta-florívoro no nível da comunidade.

Análises estatísticas

Para testar as hipóteses, foram aplicadas duas regressões lineares múltiplas para reconhecer as relações causais entre os fatores fenológicos brotamento e floração da comunidade e a florivoria. Como variável resposta, utilizamos primeiro o IDF médio e posteriormente a PEF das comunidades. Todas as variáveis que apresentaram distorções quanto à normalidade dos dados após o teste de Mann-Whitney foram submetidas à transformação (Zar 2010). Para melhor compreensão do padrão fenológico, foi construído o fenograma de floração para as espécies da comunidade. Por fim, foi construído um fenograma circular da comunidade e foi utilizado o teste de Rayleigh para análise dos dados fenológicos (brotamento e floração)

quanto à sazonalidade das fenofases (Zar 2010.). Os testes estatísticos circulares foram realizados no software Oriana 4.0 e as demais análises estatísticas no software JMP v6.

4.4 RESULTADOS

As comunidades amostradas apresentaram em média 25,1 (±3,48) espécies e 50,3 (±8,16) indivíduos por parcela. No total, foram marcados 510 indivíduos para acompanhamento fenológico distribuídos em 71 espécies, 54 gêneros e 23 famílias, sendo Fabaceae (22,54%), Euphorbiaceae (14,08%), Cactaceae (9,86%) e Malvaceae (8,45%) as famílias mais representativas (Fig. 02).

Todos os padrões de floração propostos por Newstrom *et al*. (1994) foram encontrados (Tab. 01) variando desde contínuo, como em *Jatropha ribifolia* (Euphorbiaceae), que floresceu durante todos os meses do ano, à supra-anual, como *Triplaris gardneriana* (Poligonaceae), que floresceu apenas no segundo ano de observação e *Hymenaea martiana* (Fabaceae) que não floresceu ao longo do período de observação. Além disso, *Capparis hastata* (Capparaceae) e *Mimosa tenuiflora* (Fabaceae) foram exemplos de espécie sub-anuais, e *Croton sonderianus* (Euphorbiaceae), *Fraunhofera multiflora* (Celastraceae), *Libidibia ferrea* (Fabaceae) exemplos de espécies com padrão de floração anual.

No total, 61 espécies floresceram durante o ano e todas apresentaram grande variação do IDF, sendo os verticilos de proteção (sépalas e pétalas), as principais estruturas florivoradas (85,96%), seguidas de menores proporções de danos no gineceu e androceu (70,17%). Ambos os modelos de regressão múltipla apresentaram significância estatística (Tab. 02). A florivoria representada pelo PEF respondeu significativamente a ambas as fenofases, sendo esta relacionada positivamente com a floração ($r^2 = 0,91$; $p < 0,0001$; Fig. 04b) e negativamente com o brotamento ($r^2 = -0,64$; $p = 0,0334$). Já a florivoria representada pelo IDF respondeu

significativamente apenas a fenofase de brotamento foliar, sendo relacionadas negativamente (r^2 = -0,68; p = 0,0201; Fig. 04a).

4.5 DISCUSSÃO

O índice de dano floral e a proporção de espécies com dano floral respondem de maneira distinta ao brotamento e a floração da comunidade de plantas e acompanha a variação sazonal dessas fenofases da comunidade. Tanto a intensidade quanto a amplitude da florivoria são afetadas diretamente pela disponibilidade de recursos, seja de brotos foliares e/ou de flores para os herbívoros. Esse resultado reforça a ideia da existência de maior complexidade no padrão de florivoria em comunidade de plantas em ambientes sazonais e sugere uma variação tanto temporal quanto espacial dessa interação. Ou seja, a redução na oferta de recursos durante o ano, tanto de brotos como de flores, restringe a ocorrência (reduz a amplitude) de interação a sítios com maior disponibilidade desses recursos, ao mesmo tempo em que aumenta a intensidade da florivoria.

A relação negativa entre a intensidade do dano floral e o brotamento foliar, sugere que o incremento de brotos no ambiente diminui a intensidade de florivoria, independente da intensidade de floração. Isso ocorre devido a herbívoros generalistas, principalmente durante a estação chuvosa, direcionarem a herbivoria ao consumo de brotos foliares com menores quantidades de compostos secundários (Coley & Barone 1996). Apesar de existir maiores níveis de defesa contra herbívoros em tecidos mais valiosos para fitness da planta (McCall & Irwin 2006) e defesas induzidas em tecidos reprodutivos (McCall & Karban 2006, Strauss et al. 2004, Zangerl & Rutledge 1996), na estação seca, insetos especialistas passariam a forragear ambos brotos e flores das poucas espécies florescendo, o que tornaria a repelência química do tecido floral uma estratégia de proteção aos verticilos florais pouco eficiente contra insetos especialistas. Neste sentido, o brotamento foliar atuaria como um fator que acaba favorecendo

o deslocamento da florivoria para tecidos vegetativos com menores defesas (Coley & Barone 1996, McCall & Irwin 2006) e que comprometem menos a reprodução das plantas. Assim, esse efeito do brotamento sobre a intensidade da florivoria resulta na preservação dos tecidos reprodutivos.

Embora este estudo apresente evidências de que a intensificação do brotamento foliar reduza não só a intensidade do dano floral, mas também a amplitude da florivoria na comunidade, a fenologia de floração surge como fator determinante de quanto à comunidade é espacialmente atingida pela florivoria. Ou seja, o maior número de espécies em floração na comunidade resulta em uma distribuição espacial do recurso mais ampla e consequentemente, a interação planta-florívoro se dará de forma mais extensa em toda comunidade. Além disso, na estação chuvosa, momento em que há o pico das fenofases de brotamento e floração na Caatinga (Machado *et al.* 1997, Barbosa *et al.* 2003), também há maior riqueza e abundância de insetos (Wolda 1988, Zanella 2003, Creão-Duarte et al. 2005, Hernández 2005, Hernández 2007) devido a maior disponibilidade de recursos. Assim, a floração sincronizada da comunidade, a maior disponibilidade de recurso e o maior número de insetos herbívoros no ambiente resultariam no aumento da amplitude da florivoria na comunidade.

Considerações ecológicas da intensidade e amplitude da florivoria

De maneira geral, fatores abióticos em ecossistemas que apresentam severidade de condições ambientais atuam como os principais determinantes das respostas biológicas das comunidades vegetais (Machado *et al*. 1997, Williams *et al*. 1999). O regime de precipitação na Caatinga atua como o principal fator determinante das respostas fenológicas relacionadas tanto a processos vegetativos de regeneração da estrutura do habitat (e.g. brotamento) como também a aspectos relacionados à reprodução (e.g. floração) (Machado *et al*., 1997).

Nosso modelo baseado na intensidade e amplitude da florivoria sugere um padrão para florestas sazonais com efeitos claros sobre aspectos reprodutivos em nível populacional. No início da estação chuvosa, poucas espécies florescem e se inicia o brotamento foliar na comunidade. A florivoria apresenta então baixa amplitude e baixa intensidade (Fig. 05A), como resposta a pouca floração e brotamento, afetada por um período anterior de seca e escassez de recursos. Uma vez iniciada a estação de crescimento da comunidade, há o aumento gradativo no número de animais presentes na comunidade, e consequentemente da herbivoria. Florescer em sincronia com a comunidade reduz o efeito da florivoria sobre as espécies uma vez que apesar da florivoria aumentar gradativamente em amplitude, este dano permanece diluído na comunidade (Fig. 05B). Provavelmente, a baixa intensidade de dano é explicada pelo aumento de brotos que servem como recurso para herbívoros, entre eles os florívoros durante a estação reprodutiva. Nesse momento (estação chuvosa) a comunidade atinge seu pico fenológico e apresenta o máximo de floração. Após o pico de precipitação, a amplitude da florivoria atinge seu máximo e a comunidade inteira compartilha da interação (Fig. 05B-C). A partir daí, inicia-se a redução na disponibilidade de recurso, determinada principalmente pela queda de folhas. A intensidade do dano começa então a aumentar e a amplitude a diminuir, restringindo a florivoria a poucas espécies que florescem isoladamente (Fig. 05D).

Florescer durante a estação seca na Caatinga, momento quando poucas espécies estão em floração, pode ser uma estratégia reprodutiva para evitar competição por polinizador (Sakai *et al.*, 2005), no entanto, as flores tornam-se importante fonte de recurso para herbívoros, induzindo as espécies a apresentarem mecanismos de defesa relacionados aos atributos florais, como o tamanho da flor (ver segundo capítulo). Assim, a presença de flores ao longo do ano se constitui uma importante fonte de recurso não apenas para os polinizadores, mas também para os herbívoros, visto que a Caatinga é um ambiente de floresta seca com baixa disponibilidade de recurso por até oito meses no ano (Machado *et al*. 1997), muitas vezes com ausência quase

que total de folhas, evidenciando assim a importância da interação planta-florívoro. Este trabalho sugere a existência de um ajuste muito fino entre a disponibilidade temporal de recursos (fenofases das espécies) para florívoros da comunidade e a proporção de espécies que fornecem tais recursos é a chave principal para a manutenção de florivoria na Caatinga em níveis ecológicos sustentáveis e perpetuar as relações interespecíficas de maneira equilibrada neste ecossistema.

4.6 AGRADECIMENTOS

Ao Cepan (Centro de Pesquisas Ambientais do Nordeste), à UFRPE – EAIP (Estação de Agricultura Irrigada de Parnamirim), na pessoa de Eurico Lustosa do Nascimento Alencar, a Dra. Inara Leal (UFPE) e aos amigos do LIPA (Laboratório de Interação Planta-Animal – UFPE) pelo suporte logístico em campo e ajudas de campo. A Dra. Tarcila Nadia (UFPE) pela ajuda nas análises de estatística circular. Ao LAMEPE (Laboratório de Meteorologia de Pernambuco) por disponibilizar os dados pluviométricos e à FACEPE (Fundação de Amparo à Ciência e Tecnologia de Pernambuco) e ao CNPq (Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico) pelo financiamento da pesquisa.

4.7 REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

Barbosa DCA, Barbosa MCA, Lima LCM. 2003. Fenologia de espécies lenhosas da Caatinga. p. 657-693. In: I.R Leal, M. Tabarelli, J.M.C. Silva (eds.). *Ecologia e Conservação da Caatinga.* Recife, Universidade Federal de Pernambuco.

Bishop JG, Schemske DW. 1998. Variation in Flowering Phenology and its consequences for lupines colonizing Mount St. Helens. *Ecology* **79**: 534-546.

Coley PD, Barone JA. 1996. Herbivory and plant defenses in Tropical Forests. *Annual Review of Ecology and Systematics* **27**: 305–35.

CPRM – Serviço Geológico do Brasil. 2005. Projeto cadastro de fontes de abastecimento por água subterrânea. Diagnóstico do município de Parnamirim, Estado de Pernambuco. Recife, CPRM/PRODEEM.

Creão-Duarte AJ, Souza OE, Rothéa RRAD. 2005. Membracidae (Hemiptera, Auchenorrhyncha) e suas plantas hospedeiras na região do Curimataú, Paraíba. Pp 394-404. In: F.S. de Araújo; M.J.N. Rodal & M.R.V. Barbosa, (orgs.), *Análise das Variações da Biodiversidade do Bioma Caatinga: Suporte a Estratégias Regionais de Conservação.* Ministério do Meio Ambiente. 445 p.

Cunningham SA. 1995. Ecological constraints on fruit initiation by *Calyptrogyne ghiesbreghtiana* (Arecaceae): floral herbivory, pollen availability, and visitation by pollinating bats. *American Journal of Botany* **82**: 1527-1536.

Ehrlén J, Münzbergová Z. 2009. Timing of flowering: opposed selection on different fitness components and trait covariation. *The American Naturalist* **173**: 819-830.

Elzinga JA, Atlan A, Biere A, Gigord L, Weis AE, Bernasconi G. 2007. Time after time: flowering phenology and biotic interactions. *TRENDS in Ecology and Evolution* **22**: 432:439.

English-Lobe GM, Karban R. 1992. Consequences of variation in flowering phenology for seed head herbivory and reproduction success in *Erigeron glaucus* (Compositae). *Oecologia* **89**: 588-595.

Evans EW, Smith CC, Gendron RP. 1989. Timing of reprodution in a prairie legume: seasonal impacts of insects consuming flowers and seeds. *Oecologia* **78**: 220-230.

Faast R, Facelli JM. 2009. Grazing orchids: impact of florivory on two species of *Caladenia* (Orchidaceae). *Australian Journal of Botany* **57**: 361-372.

Fournier LA. 1974. Un metodo cuantitativo para la medición de características fenologicas en árboles. *Turrialba* **24**: 422-423.

García-Guzmán G, Dirzo R. 2004. Incidence of leaf pathogens in the canopy of a Mexican tropical wet forest. *Plant Ecology* **172**: 41-50.

Gil PR. 2002. *Wilderness: earth's last wild places*. CEMEX, S. A., Cidade do México.

Griz LMS, Machado IC. 2001. Fruiting phenology and seed dispersal syndromes in Caatinga, a tropical dry forest in the northeast of Brazil. *Journal of Tropical Ecology* **17**: 303-321.

Inouye DW. 1982. The consequences of herbivory: a mixed blessing for *Jurinea mollis* (Asteraceae). *Oikos* **39**: 269-272.

Hernández MIM. 2005. Besouros Scarabaeidae (Coleoptera) da área do Curimataú, Paraíba. Pp. 369-380. In: F.S. de Araújo; M.J.N. Rodal & M.R.V. Barbosa, (orgs.), *Análise das Variações da Biodiversidade do Bioma Caatinga: Suporte a Estratégias Regionais de Conservação.* Ministério do Meio Ambiente. 445 p.

Hernández MIM. 2007. Besouros escarabeíneos (Coleoptera Scarabaeidae) da Caatinga Paraibana. *Oecol. Bras.* **11**: 356-364.

Juenger T, Morton TC, Miller RE, Bergelson J. 2005. Scarlet gilia resistance to insect herbivory: the effects of early season browsing, plant apparency, and phytochemistry on patterns of seed fly attack. *Evolutionary Ecology* **19**: 79–101.

Karban R, Strauss SY. 1993. Effects of herbivories on growth and reprotuction of their perennial host, *Erigeron glaucus*. *Ecology* **74**: 39-46.

Kawagoe T, Kudoh H. 2010. Escape from floral herbivory by early flowering in *Arabidopsis halleri* subsp. *gemmifera*. *Oecologia* **164**: 713-720.

Kolb A, Ehrlén J, Eriksson O. 2007. Ecological and evolutionary consequences of spatial and temporal variation in pre-dispersal seed predation. *Perspect Plant Ecology, Evolution and Systematics* **9**: 79-100.

Krupnick GA, Weis AE, Campbell DR. 1999. The consequence of floral herbivory for pollination service to *Isomeris arborea*. *Ecology* **80**: 125-134.

Krupnick GA, Weis AE. 1999. The effects of floral herbivory on male and female reproductive success in *Isomeris arborea*. *Ecology* **80**: 135-149.

Leal IR, Tabarelli M, Silva JMC. 2003. *Ecologia e Conservação da Caatinga.* Editora Universitária. Universidade Federal de Pernambuco, Recife.

Lewinsohn TM, Freitas AVL, Prado PI. 2005. Conservation of terrestrial invertebrates and their habitats in Brazil. *Conservation Biology* **19**: 640-645.

Machado IC, Barros LM, Sampaio EVSB. 1997. Phenology of Caatinga species at Serra Talhada, PE, Northeastern Brazil. *Biotropica* **29**: 57-68.

Mahoro S. 2002. Individual flowering schedule, fruit set, and flower and seed predation in *Vaccinium hirtum* Thunb. (Ericaceae). *Canadian Journal of Botany* **80**: 82–92.

McCall AC, Irwin RE. 2006. Florivory: the intersection of pollination and herbivory. *Ecology* **9**: 1351-1365.

McCall AC, Karban R. 2006. Induced defense in *Nicotiana attenuata* (Solanaceae) fruit and flowers. *Oecologia* **146**: 566-571.

MMA – Ministério do Meio Ambiente, dos Recursos Hídricos e da Amazônia Legal. 1998. Desetificação: caracterização e impactos. Brasília.

MMA – Ministério do Meio Ambiente, dos Recursos Hídricos e da Amazônia Legal. 2002. Avaliação e ações prioritárias para conservação da biodiversidade da Caatinga. Universidade Federal de Pernambuco, Conservation International do Brasil e Fundação Biodiversitas, Brasília.

Newstrom LE, Frankie GW, Baker HG. 1994. A new classification for plant phenology based on flowering patterns in lowland Tropical Rain Forest Trees at La Selva, Costa Rica. *Biotropica* **26**: 141-159.

Oguro M, Sakai S. 2009. Floral herbivory at different stages of flower development changes reproduction in *Iris gracilipes* (Iridaceae). *Plant Ecology* **202**: 221-234.

Prado DE. 2003. As caatingas da América do Sul. Pp. 3-73. In I. R. Leal; M. Tabarelli & J. M. C. Silva (eds.). *Ecologia e Conservação da Caatinga.* Universidade Federal de Pernambuco, Recife.

Penet L, Collin CL, Ashman T-L. 2009. Florivory increases selfing: an experimental study in the wild strawberry, *Fragaria virginiana*. *Plant Biology* **11**: 38-45.

Pilson D. 2000. Herbivory and natural selection on flowering phenology in wild sunflower, *Helianthus annuus*. *Oecologia* **122**: 72-82.

Sakai S, Momose K, Yumoto T, Nagamitsu T, Nagamasu H, Karim AAH, Nakashizuka T, Inoue T. 2005. Plant Reproductive Phenology and General Flowering in a Mixed Dipterocarp Forest. In: Roubik DW, Sakai S, Karim AAH (Eds), *Pollination Ecology and the Rain Forest*. Springer Science, New York, USA.

Sampaio EVSB. 1995. Overview of the Brazilian Caatinga. In: Bullock SH, Mooney H, Medina E, eds. *Seasonally dry tropical forests.* Cambridge: Cambridge University Press, 35–63.

Santos MFAV, Ribeiro MR, Sampaio EVSB. 1992. Semelhanças vegetacionais em sete solos de Caatinga. *Pesquisa Agropecuária Brasileira* **27**: 305-314.

Sharaf, K. E. & Price, M. V. 2004. Does pollination limit tolerance to browsing in *Ipomopsis aggregata*? *Oecologia* **138**: 396-404.

Strauss SY, Irwin RE. 2004. Ecological and evolutionary consequence of multispecies plant-animal interaction. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* **35**: 435-66.

Strauss SY, Irwin RE, Lambrix VM. 2004. Optimal defence theory and flower petal colour predict variation in secondary chemistry of wild radish. *Journal of Ecology* **92**:132–141.

Strauss SY, Whitall JB. 2006. Non-pollinator agents of selection on floral traits. *In*: Harder, L. D. & Barrett, S.C.H. (Eds) *Ecology and Evolution of Flowers.* Pp 120-139. Oxford University Press, New York.

Tarayre M, Bowman G, Schermann-Legionnet A, Barat M, Atlan A. 2007. Flowering phenology of *Ulex europaeus*: ecological consequences of variation within and among populations. *Evolutionary Ecology* **21**: 395-409.

Wallace DD, O'Dowd DJ. 1989. The effect of nutrients and inflorescence damage by insects on fruit-set by *Banksia spinulosa*. *Oecologia* **79**: 482-488.

Williams RJ, Bronwyn AM, Eamus D, Duff GA. 1999. Reproductive Phenology of Woody Species in a North Australian Tropical Savanna. *Biotropica* 31: 626–636.

Wolda H. 1988. Insect Seasonality: Why? *Annual Review of Ecology and Systematics* **19**: 1-18.

Zanella FCV, Martin CF. 2003. Abelhas da caatinga: biogeografia, ecologia e conservação. Pp 75-143. In: I. Leal; M. Tabarelli & J.M.C. da Silva, (eds.), *Ecologia e Conservação da Caatinga.* Ed. Universitária da UFPE. 804 p.

Zangerl AR, Rutledge CE. 1996. The probability of attack and patterns of constitutive defense: a test of optimal defence theory. *American Naturalist* **147**:599–608.

Zar JH. 2010. *Biostatical analysis.* Fifth ed. Prentice Hall Inc., New Jersey.

4.8 FIGURAS

Figura 1. Localização da área de estudo. Município de Parnamirim, sertão do Estado de Pernambuco, Nordeste do Brasil.

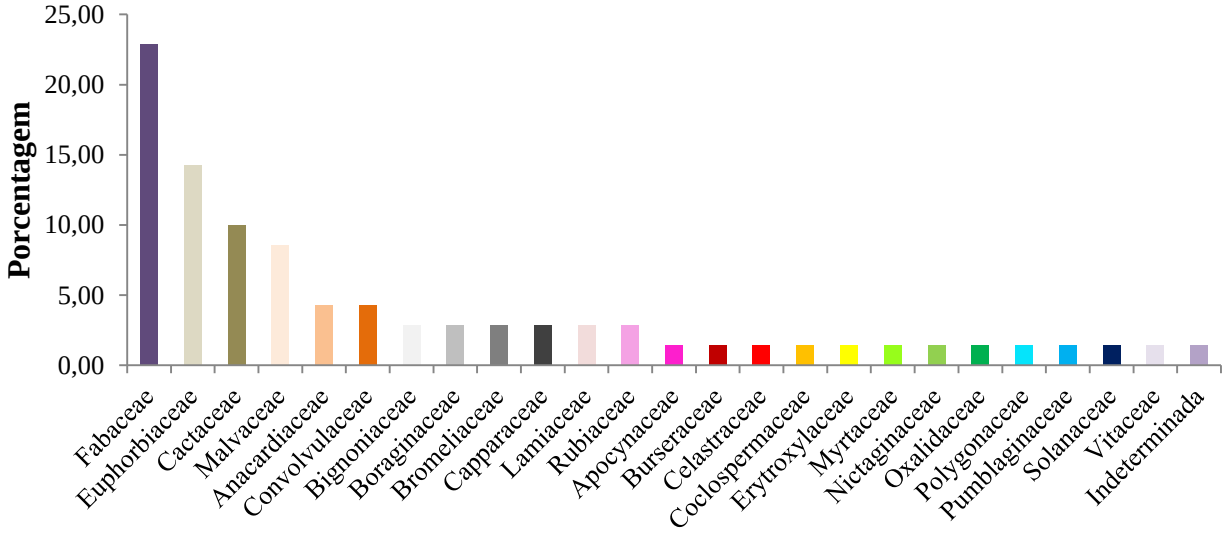


Figura 2. Porcentagem de famílias vegetais presente no estudo. Município de Parnamirim, PE.

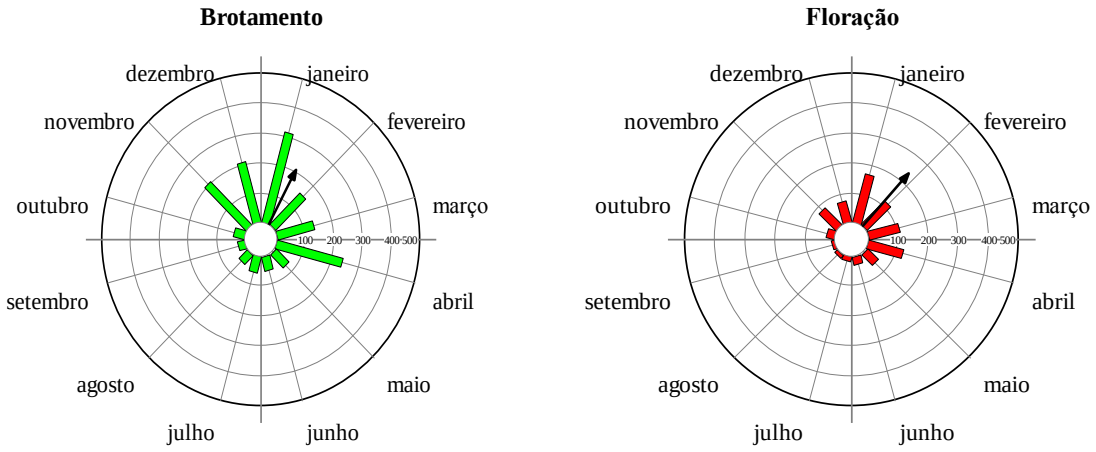


Figura 3. Fenogramas das fenofases de brotamento e floração da comunidade de plantas no município de Parnamirim, PE, Nordeste do Brasil.

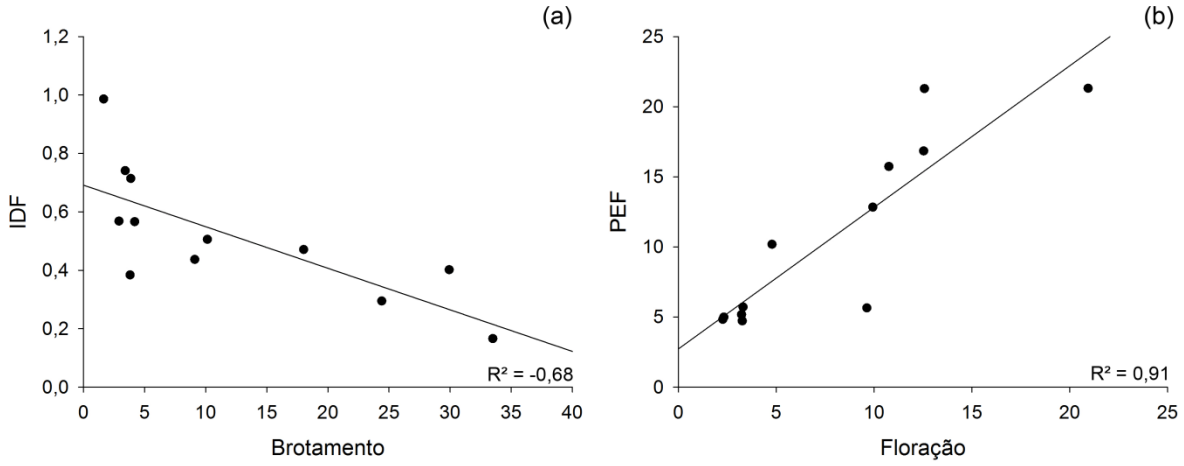


Figura 4. Relações entre o índice de dano floral (IDF) médio e o brotamento foliar (R^2 = -0,68; p = 0,0201) (A). Relação entre a proporção de espécies florivoradas (PEF) e o brotamento foliar (R^2 = -0,64; p = 0,0334) (B) e a floração (R^2 = 0,91; p <0,0001) (C) das espécies estudadas em Parnamirim, PE, Nordeste do Brasil.

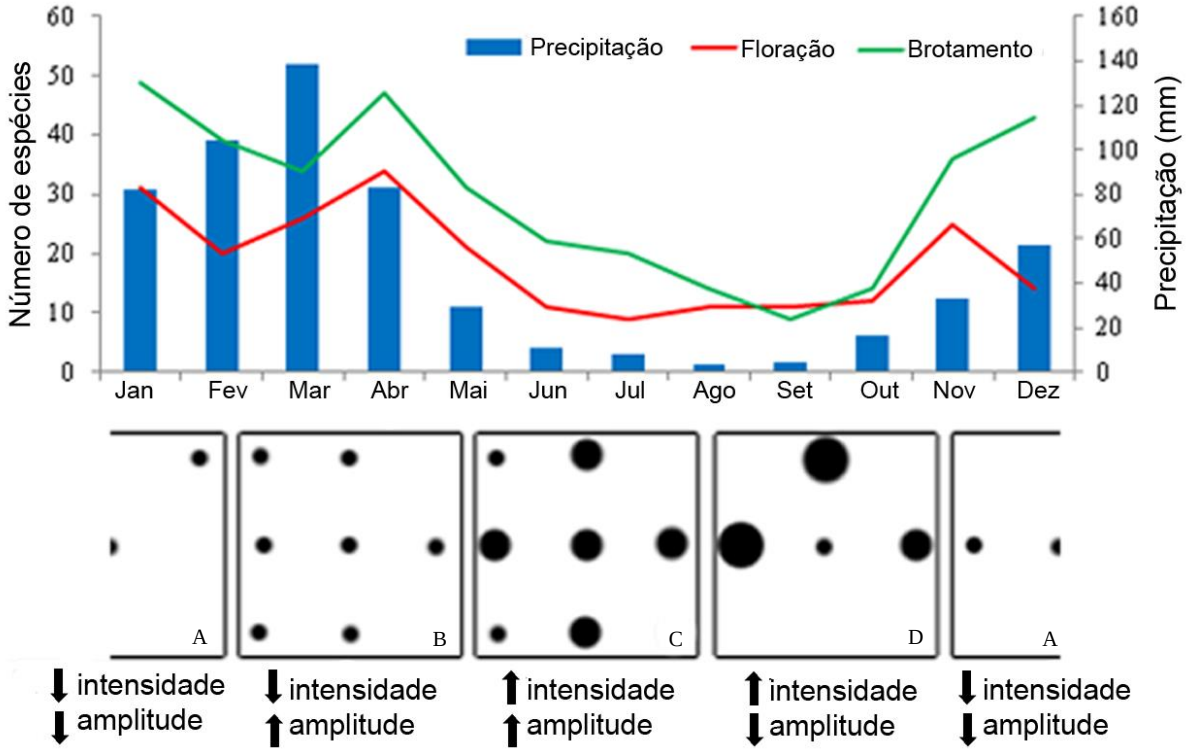
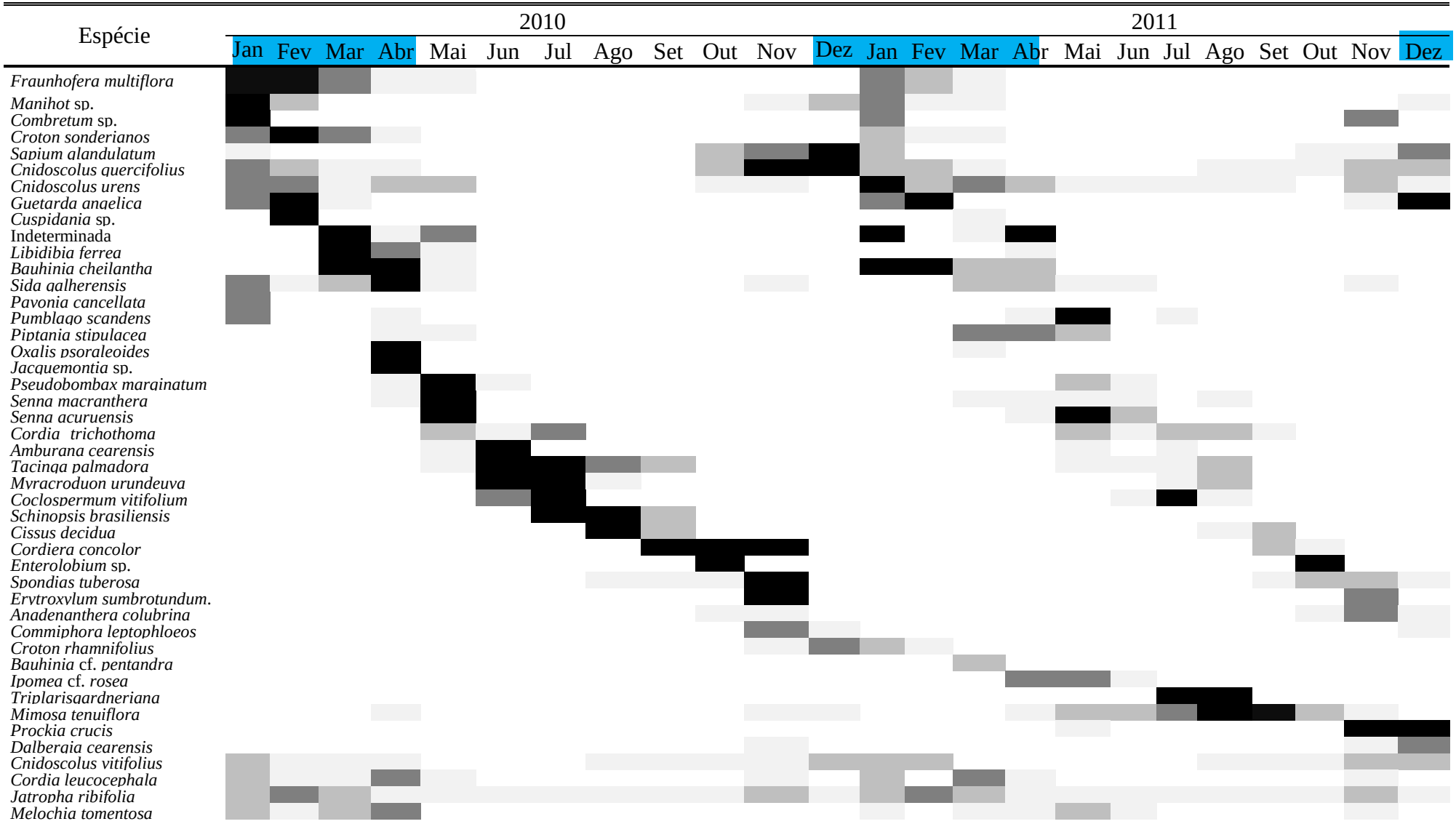


Figura 5. Possível comportamento da florivoria em intensidade (tamanho dos círculos) e amplitude (n° de círculos) ao longo do ano em comparação a precipitação média histórica, ao número de espécies em floração e em brotamento no município de Parnamirim, PE.

Tabela 1. Fenograma da intensidade de floração das espécies estudadas em Parnamirim, PE, Nordeste do Brasil, de acordo com Fournier *et al.* 1974 (= 4; = 3; = 2; =1; = 0; = estação chuvosa).



Poincianella microphylla
Cereus jamacuru
Helicteres cf. *mollis*
Ditaxis desertorum
Parapiptadenia zehntneri
Pilosocereus gounellei
Pilosocereus pachycladus
Poincianella pyramidalis
Herissantia tiubae
Solanum gardneri
Tacinga inamoena
Arrojadoa rhodantha
Aspidosperma pyrifolium
Bromelia laciniosa
Capparis hastata
Guapira laxa
Handroanthus impetiginosus
Ipomoea asarifolia
Melocactus zehntneri
Hymenaea cf. *martiana*
Neoglaziovia variegata
Capparis sp.
Chloroleucum sp.

Tabela 2. Resultados da análise de estatística circular para as fenofases e IDF das espécies de Caatinga estudadas em Parnamirim, PE, Nordeste do Brasil.

Variáveis	Fenofases	
	Brotamento	Floração
Nº de obs.(N)	1535	819
Ângulo médio	27,349°	40,408°
Mês de pico	Janeiro	Fevereiro
Desvio padrão circular	75,945°	70,213°
Comprimento médio do vetor (r)	0,415	0,472
Teste de Rayleigh	0,00	0,00

Diferentes estratégias florais e síndromes de polinização determinam a intensidade de florivoria na Caatinga, Nordeste do Brasil.

Manuscrito a ser enviado ao periódico *Plant Biology*

Diferentes estratégias florais e síndromes de polinização determinam a intensidade de florivoria na Caatinga, Nordeste do Brasil.

Kelaine de Miranda Demetrio[1], Gabriel Mendes[1,2], Ariadna Valentina Lopes[2] & Isabel Cristina Machado[2]

[1]Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal, Universidade Federal de Pernambuco, Recife, PE, Brasil

[2]Departamento de Botânica, Universidade Federal de Pernambuco, Recife, PE, Brasil

Kelaine de Miranda Demetrio

Universidade Federal de Pernambuco, Departamento de Botânica, Rua Prof. Moraes Rego, 1235, Cidade Universitária, Recife, PE, Brasil, 50670-901

Fone: +55 81 21268845

Fax: +55 81 21268348

5.1 Resumo

As flores apresentam variações de atributos relacionadas com seu principal grupo polinizador, que são críticos para o sucesso reprodutivo na maioria das angiospermas. Porém, diferentes atributos florais também podem apresentar atratividade diferenciada para florívoros. Considerando as variações de cor, forma, tamanho e recurso floral como importantes na atração de insetos, neste estudo sugerimos que o consumo sobre material reprodutivo pode ser relacionado aos atributos florais mais atrativos aos florívoros. Utilizando uma amostragem de 10 parcelas de 10x50m na comunidade arbóreo-arbustiva na Caatinga, e um conjunto de quatro atributos florais (cor, forma, tamanho e recompensa floral), além da síndrome de polinização, buscamos quais estados destes atributos apresentam maiores índices de dano floral (IDF) na comunidade. Analisando individualmente os atributos, os resultados mostram que flores amarelas ($F = 4,4748$; $p = 0,0019$), em forma de estandarte ($F = 6,2481$; $p < 0,0001$), muito grandes ($F = 18,5460$; $p < 0,0001$) e que ofereciam pólen como recurso floral primário ($t = -2,81$; $p = 0,0055$) apresentam os maiores IDF na comunidade. Além disso, dentre as síndromes de polinização analisadas, quiropterofilia e melitofilia apresentaram os maiores IDF ($F = 6,8502$; $p < 0,0001$). Como esperado, para todos os atributos florais, existem estados que apresentam uma susceptibilidade natural maior a florivoria. Da mesma forma, as diferentes combinações destes atributos, representadas pelas síndromes de polinização, também apresentam vulnerabilidade diferenciada. Nossos dados mostram que essa maior susceptibilidade de alguns estados de atributos à florivoria parece não ser dependente de sua frequência na comunidade, mas sim representa um padrão determinístico real de florivoria sobre subgrupos de atributos florais específicos. Esse padrão reforça a ideia que a interação com antagonistas pode ser um fator tão importante na seleção de atributos florais quanto à interação com polinizadores. Assim, espécies que agrupam o subconjunto de atributos mais atrativo aos florívoros, certamente apresentarão maior vulnerabilidade pelo efeito somado de suas características.

Palavras-chave: Atributos florais, floresta seca, índice de dano floral, herbivoria.

5.2 Introdução

As flores apresentam variações de formas, cores, tamanhos, entre outros atributos, que servem como sinalizadores e atrativos para polinizadores, sendo este um fator crítico para o sucesso reprodutivo da maioria das angiospermas (Kearns *et al*. 1998, Willmer 2011). No entanto, muitas das estratégias utilizadas para esta atração mutualística são também potencialmente atrativas para antagonistas, como os florívoros (Nitao & Zangerl 1987, Zangerl & Rutledge 1996, Wolfe 1997). Tais estratégias de vida (características florais) estão relacionadas com o principal grupo polinizador de uma dada espécie (Faegri & Pijl 1979, Endress 1994, Proctor *et al*. 1996). Ao mesmo tempo, diferentes espécies de plantas com atributos florais distintos também podem apresentar intensidades de dano diferente, sugerindo uma atratividade diferenciada dos florívoros por determinados atributos florais (Leege & Wolfe 2002, Botto-Mahan *et al.* 2011). Apesar de vários estudos já terem mostrado a importância e influência da frequência de atributos em diversos ecossistemas na atração de polinizadores e no sucesso reprodutivo das plantas (Machado & Lopes 2003, 2004), pouco se sabe a respeito do perfil das espécies mais sujeitas a florivoria.

O dano causado pela florivoria afeta não só o sucesso reprodutivo da planta pela perda de gametas e pela redução na frequência dos serviços de polinização, mas, também a disponibilidade de recursos para o polinizador (Krupnick *et al.* 1999). Tais efeitos, em nível populacional, podem limitar a capacidade reprodutiva da espécie vegetal e, em nível de comunidade, comprometer a oferta de recursos para diversos outros animais que interagem com a comunidade de plantas (Willmer 2011). Além do impacto instantâneo e evidente da florivoria sobre a comunidade, considera-se hoje que a interação planta-florívoro pode ser um fator de coevolução determinante para a expressão dos caracteres das plantas, tão forte quanto à interação de plantas com seus polinizadores, pois raramente

polinização e herbivoria operam independentemente nos processos evolutivos (Strauss & Armbruster 1997, Strauss & Whittall 2006). Assim pode-se sugerir que a florivoria, tem sido um mecanismo fundamental do processo evolutivo e desenvolvimento das comunidades vegetais (Strauss & Whittall 2006).

Neste contexto, os insetos tem papel fundamental, pois são reconhecidamente os herbívoros mais vorazes no que diz respeito à quantidade de material vegetal que consomem em florestas tropicais (Coley & Barone 1996). Assim, o consumo sobre material reprodutivo pode ser relacionado às características ou atributos florais mais atrativos a este grupo. Considerando que um dos principais sentidos dos insetos é a visão, é esperado que atributos como cor, forma e tamanho floral sejam importantes fatores de atração para os herbívoros. De modo geral, os insetos possuem características semelhantes de visão (Briscoe & Chittka 2001) com três pontos ótimos nos comprimentos de onda próximos de 350, 450 e 550nm (Chittka 1996, Briscoe & Chittka 2001). As cores mais perceptíveis aos insetos estão entre o violeta, verde e amarelo (~380-590 nm), diferentemente das cores vermelha e laranja (~590-704 nm; Chittka 1996, Briscoe & Chittka 2001). Quanto à forma das flores, o arranjo floral das pétalas e estames e a localização do recurso influenciam na escolha da flor tanto por polinizadores como por florívoros (Galen & Cuba 2001, Leege & Wolfe 2002, McCall & Barr 2012). Desta forma, flores com estruturas mais expostas e de fácil acesso possuem uma susceptibilidade maior a herbivoria floral. Além disso, o tamanho floral é reconhecidamente um fator relevante para atração não só para polinizadores (McCall & Irwin 2006, Teixido *et al*. 2011) como também para os florívoros, sendo as flores maiores mais visíveis e de fácil localização (McCall & Irwin 2006, McCall & Barr 2012).

Além dos atributos visuais, o recurso floral é a fonte de recompensa e atrativo primário dos visitantes florais (Faegri & Pijl 1979). Dos recursos florais disponíveis

(pólen, néctar, óleo, resina ou perfume) apenas o néctar e o pólen são utilizados para alimentação. O néctar é a principal secreção vegetal rica em açúcar, que pode conter baixos níveis de aminoácidos, proteínas, lipídios, vitaminas, compostos secundários, bem como outros compostos orgânicos e minerais (Baker & Baker 1983). O pólen, no entanto, é principalmente uma fonte de compostos nitrogenados, além de esteróis, lipídios e carboidratos (Roulston & Cane 2000). Por outro lado, recursos como o óleo, resina ou perfume, são recursos utilizados principalmente por abelhas para alimentação de larvas, construção de ninhos e atração de fêmeas, respectivamente (Dressler 1982, Armbruster 1984, Buchmann 1987, Vogel & Machado 1991, Armbruster 1996, Michener 2000, Alves dos Santos et al. 2007). Por fim, os odores florais são conhecidos como sinônimos de atrativo para polinizadores (Faegri e Van der Pijl 1979), no entanto, muitos dos mesmos compostos também podem funcionar como chamarizes para antagonistas ou atração de inimigos naturais de herbívoros (Theis 2006, Andrews et al 2007).

Em síntese, da mesma forma, conjuntos específicos de atributos florais determinam diferentes síndromes de polinização através de características morfológicas, fisiológicas e ecológicas (Faegri & Pijl 1979, Endress 1994, Proctor *et al*. 1996; Willmer 2011), estas mesmas características podem determinar o potencial de atratividade (vulnerabilidade) de uma flor para o florívoro. Considerando que a cor, a forma, o tamanho e o recurso floral sejam importantes fatores de atração para os insetos, neste estudo sugerimos que diferentes estados destes atributos são determinantes para a intensidade do dano floral. Utilizando uma comunidade arbustivo-arbórea de Caatinga em um ambiente de sazonalidade marcante, testamos as hipóteses de que (i) flores com cores mais visíveis aos insetos (lilás-verde-amarelo); (ii) em formato aberto (disco e estandarte); (iii) maiores (muito grandes) e (iv) que apresentem néctar com recurso floral, apresentam maior índice de dano floral. Além disso, esperamos que as flores com

síndromes de polinização que ofereçam mais recursos utilizados por insetos (melitofilia) devam ser as mais florivoradas na comunidade. Neste estudo identificaremos quais atributos florais apresentam maior susceptibilidade à florivoria por insetos na Caatinga, e em seguida, abordaremos as implicações ecológicas da florivoria sobre tais atributos florais, em nível de comunidade.

5.3 Material e Métodos

Área de estudo

O estudo foi realizado em uma área de Caatinga do município de Parnamirim, (8°5'S 39°34'W e 393 m de altitude), localizada no sertão do Estado de Pernambuco, a 570 quilômetros de Recife. A Caatinga é uma região do nordeste do Brasil ocupada por floresta tropical seca e vegetação arbustiva, pastagens e sistemas agrícolas (Sampaio, 1995; MMA, 2002). É o quarto maior ecossistema do Brasil, depois da Floresta Amazônica, do Cerrado e da Mata Atlântica (Aguiar *et al*. 2002), cobrindo quase 800.000 km² (MMA, 2002), que é quase 50% da região Nordeste e 8,6% do país (Hueck, 1972). A Caatinga apresenta um tipo vegetacional exclusivo, ocorrendo apenas no Brasil (MMA 2002), sendo reconhecida como uma das 37 grandes regiões naturais do planeta (Gil 2002). Os meses chuvosos na região vão de janeiro a abril e o clima da área de estudo é considerado Tropical Semi-árido (BSwh') com temperatura e precipitação médias anuais de 26°C e 569 mm, respectivamente. A vegetação local é representada por uma Caatinga hiperxerófila, com trechos de Floresta Caducifólia e apresenta uma fisionomia predominantemente arbustiva-arbórea (CPRM - Serviço Geológico do Brasil, 2005).

Desenho amostral e levantamento florístico

Foram selecionadas e percorridas mensalmente, no período de 12 meses, 10 parcelas de 50x10m em quatro áreas diferentes em solo e vegetação, abrangendo a maior

variedade de espécies vegetais possível. Foram coletadas amostras de espécies de diferentes hábitos vegetais (arbustos, árvores, trepadeiras e cactos) para o estudo de atributos florais, síndromes de polinização e florivoria da comunidade. Os ramos coletados com estruturas vegetativas e reprodutivas das espécies estudadas foram herborizados e identificados para registro do estudo. O material foi depositado no Herbário UFP – Geraldo Mariz, da Universidade Federal de Pernambuco como espécime-testemunho.

Atributos florais

Para cada espécie foi registrados atributos florais como (i) cor, (ii) forma, (iii) tamanho e (iv) recompensa floral, além da (v) síndrome de polinização (Tabela 1). Para as flores das espécies coletadas foram utilizadas cinco categorias de cor, levando em consideração a cor predominante das pétalas e/ou sépalas: 1-branca, 2-esverdeada (incluindo bege e creme), 3-amarela, 4-lilás/violeta (incluindo azul) e 5-vermelho (incluindo laranja e rosa). Para o tipo floral, as flores foram classificadas quanto à morfologia da corola e do cálice e disposição dos elementos reprodutivos, considerando-se sete categorias: 1-tubo, 2-goela, 3-disco, 4-pincel, 5-estandarte, 6-câmara e 7-inconspícuo (< 4mm), adaptado de Faegri & Pijl (1979). Para a determinação do tamanho floral, no mínimo 10 flores por espécie foram mensuradas com o auxílio de um paquímetro digital. As flores foram classificadas como 1-pequenas (≤ 10 mm), 2-médias (>10 e ≤20 mm), 3-grandes (> 20mm e ≤30mm) e 4-muito grandes (≥ 30mm) (Machado & Lopes 2003, 2004). Para as flores tubulares foi considerado o comprimento do tubo e para as flores não tubulares foi considerado o diâmetro da corola (distância entre as pontas opostas dos lacínios). Cinco classes de recurso florais foram consideradas: 1-pólen, 2-néctar, 3-óleo, 4-resina e 5-perfume. Em todas as classes apenas o atrativo primário foi

levado em consideração. Por fim, as síndromes de polinização das espécies foram agrupadas em guildas de acordo com o principal vetor de polinização, segundo classificação de Faegri & Pijl (1979). As síndromes foram inferidas em campo (sempre que possível complementado com observação dos visitantes florais) e confirmadas através de análises das estruturas florais em material fixado em álcool 70%, além de consultas a literatura especializada disponível.

Florivoria

Como ocorrência de florivoria, consideramos a existência de danos aos verticilos de proteção e reprodutivos, com exceção aos grãos de pólen, segundo McCall & Irwin (2006). Para a obtenção dos dados de florivoria, 10 flores por espécie por parcela foram coletadas e fixadas em álcool 70% para medição do índice de dano floral (IDF) em laboratório. As flores foram selecionadas aleatoriamente em no mínimo dois e no máximo 10 indivíduos dentro da parcela ou no perímetro de 10m fora da parcela. Para cada flor selecionada foi determinada a florivoria (porcentagem de área perdida), agrupando as flores em seis categorias de dano: categoria 0 (flor intacta), categoria 1 (de 1 a 5% de dano), categoria 2 (de 6 a 11%), categoria 3 (de 12 a 24%), categoria 4 (de 25 a 49%) ou categoria 5 (de 50 a 100% de dano), procedimento adaptado de García-Guzmán & Dirzo (2004). A florivoria foi estimada previamente através da visualização direta com uma descrição detalhada dos danos, e posteriormente através da imagem digital das flores escaneadas e analisadas no software Scion Image. Flores que apresentavam dificuldades metodológicas no processo de escaneamento foram categorizadas através da medição manual da área projetada sobre papel milimetrado. Por fim, foi calculado o IDF para cada espécie a partir da fórmula:

$$IDF = [\sum (n_i.i)]/N$$

, onde n_i é o número de flores em cada categoria de dano, *i* é a categoria de dano e *N* é o número total de flores amostradas de cada espécie (García-Guzmán & Dirzo 2004). A partir do IDF foi vista a contribuição relativa de cada estado de atributo floral no conjunto de flores que apresentaram dano. Além disso, florívoros presentes nas flores fixadas ou observados em campo foram capturados e fixados em álcool 70% para identificação.

Análise estatística

Foram utilizadas análises de variância (ANOVA) e testes-t para se reconhecer diferenças significativas entre os IDF em diferentes estados de atributos, analisando cada atributo (cor, forma, tamanho, recompensa floral e síndrome de polinização) como fatores individualmente. As análises foram realizadas com os valores médios do IDF (variável resposta) por espécies/parcela. Todos os procedimentos foram realizados no software JMP 6.0 (SAS).

5.4 Resultados

No total foram amostradas 71 espécies distribuídas em 54 gêneros e 23 famílias, com média de 25,1 (±3,48) espécies por parcela, sendo as famílias Fabaceae (21,6%), Euphorbiaceae (12,1%), Cactaceae (9,4%) e Malvaceae (9,4%) as mais representativas. Os danos florais apresentaram variadas formas em diferentes estruturas, incluindo danos nos verticilos de proteção (brácteas, sépalas e/ou pétalas) e/ou reprodutivos (gineceu e/ou androceu) (Figura 1). No total foram analisadas 61 espécies que floresceram durante o ano de estudo e apresentaram o índice de dano variando de zero a cinco (índice máximo de 50 a 100%), sendo os verticilos de proteção, sépalas e pétalas, as principais estruturas florivoradas (85,96%). Porém, em menor proporção, houve também registros de danos ao gineceu e androceu (70,17%). Os principais florívoros destas espécies foram larvas de

Lepidoptera, Diptera e Coleoptera, assim como ninfas de Homopteras, Orthopteras e Thysanoptera, e adultos de Coleoptera, Homopteras, Orthopteras e Thysanoptera.

Os resultados das análises para cada atributo encontram-se na Tabela 2. Com relação ao atributo cor, as flores amarelas apresentaram a maior média de IDF, se diferenciando significativamente das vermelhas, brancas e esverdeadas ($F = 4,4748$; $p = = 0,0019$; Figura 3A). Para o atributo forma, flores estandarte apresentaram a maior média de IDF, diferindo significativamente das flores do tipo tubo, disco e inconspícua ($F = 6,2481$; $p < 0,0001$; Figura 3B). Já para o tamanho floral, flores muito grandes foram significativamente mais florivoradas do que as flores médias, e estas mais que flores pequenas ($F = 18,5460$; $p < 0,0001$; Figura 3C). Apenas uma espécie com flores na categoria grande foi encontrada, sendo esta retirada da análise para se evitar respostas em função de características de uma única espécie. Quanto ao recurso floral, apenas os recursos néctar e pólen foram encontrados, sendo as flores com o recurso primário pólen significativamente mais florivoradas ($t = -2,81$; $p = 0,0055$; Figura 3D). Por fim, a síndrome de polinização quiropterofilia e melitofilia apresentaram IDF significativamente maiores que DPI ($F = 6,8502$; $p < 0,0001$; Figura 3E).

A comunidade apresentou 37,9% de flores brancas, 24,1% esverdeadas, 15,5% amarelas, 13,7% vermelhas e 8,6% lilases. Todas as cores apresentaram algum percentual de dano, sendo as cores branca (34,17%), amarela (25,75%) e creme/esverdeada (19,85%), as que apresentaram maior frequência de dano na comunidade (Figura 4A). A proporção de formas florais entre as espécies estudadas foi de 34,5% tubo, 29,3% disco, 13,8% pincel, 10,3% estandarte, 6,9% inconspícuo e 5,2% goela. Dentre as espécies com dano floral, 30,28% foram tubo, 23,32% disco e 19,74% estandarte, 14,56% pincel, 4,6% goela e 2,62% inconspícua (Figura 4B). Na comunidade 42,4% das espécies foram da categoria pequena, 28,8% muito grandes e 27,1% médias. Apesar disso, a frequência de

diferentes tamanhos nas espécies com dano floral foi de 48,79% para muito grandes, seguida de 26,5% para médias e 23,03% para pequenas (Figura 4C). Para o recurso floral, 92,98% das espécies apresentaram como recurso primário o néctar e 7,02% apresentaram pólen. Isso se reflete na comunidade com dano floral, a qual aproximadamente 85% das espécies foram nectaríferas. Finalmente, a síndrome de polinização mais frequente na comunidade foi a melitofilia (36,8%), seguida de DPI (33,3%), psicofilia (8,8%), quiropterofilia, esfingofilia e ornitofilia, essas três últimas com 7% cada. Na comunidade com danos, 43,59% das espécies foram melitofilas, seguidas de DPI (17,99%), quiropterofilia (12,12%), esfingofilia (11,28%), ornitofilia (9,95%) e psicofilia (5,07%) (Figura 4D).

5.5 Discussão

Padrão de florivoria sobre os atributos da comunidade

As combinações das distintas classes de atributos apresentados pelas flores de todas as espécies analisadas mostraram diferentes susceptibilidades aos danos florais. Como esperado, as cores que fazem parte do espectro de visão dos insetos (amarela e lilás; Briscoe & Chittka 2001) foram as mais florivoradas, sendo também as flores amarelas as com maior frequência relativa de dano, quando comparada a sua proporção de ocorrência. Apesar de a cor verde estar dentro do espectro de visão da maioria dos insetos, ela apresentou a menor média de dano da comunidade, o que pode estar relacionado ao tamanho das flores (um dos principais fatores de atração dos florívoros), uma vez que a maioria das flores esverdeadas é pequena.

Outro fator de atratividade também importante é a forma das flores (Galen & Cuba 2001), que constitui o tipo floral. Nossos dados demonstram que dentre os diferentes tipos florais, o estandarte apresentou a maior média de IDF da comunidade. Apesar de ser a

quarta forma mais frequente na comunidade, este estado ocupa o terceiro lugar na frequência relativa de espécies com dano, representando até 20% de todas as formas florivoradas. Nesse caso, também, pode haver uma ligação entre cor e forma, visto que as espécies que apresentaram altos valores de IDF foram as espécies *Poincianella pyramidalis*, *P. mycrophilla* e *Libidibia ferrea*, todas da família Fabaceae, com flores da cor amarela e tipo estandarte.

Outro atributo relacionado à atratividade, talvez o mais relevante, é o tamanho das flores (McCall & Irwin 2006, McCall & Barr 2012), uma vez que está diretamente relacionado à quantidade de recurso disponível (Jonhson *et al.* 1995, Brunet & Sweet 2006, Teixido *et al.* 2011). Como esperado, flores maiores apresentam mais danos que flores menores, tanto em intensidade de dano quanto em frequência relativa de dano na comunidade, embora flores pequenas sejam mais frequentes. Estes dados sugerem que o dano floral não dependa apenas da frequência relativa de um estado de atributo na comunidade, já que as flores pequenas foram as mais abundantes, porém as que apresentaram menor frequência relativa de dano. Além disso, essa preferência por flores maiores foi observada também, em nível específico, para *Fragaria virginiana* (Rosaceae) e *Cistus ladanifer* (Cistaceae), quando tanto florívoros quanto polinizadores preferiram flores maiores (Ashman *et al*. 2004, Penet *et al*. 2009, Teixido *et al*. 2011).

Quanto ao recurso floral, a alta proporção de flores com néctar era esperado, já que este é o principal recurso floral das plantas da Caatinga encontrado em 71,5% das espécies (Machado & Lopes 2004). No entanto, as flores com pólen (como recurso principal) apresentaram os maiores valores de IDF. De uma forma geral, flores de pólen possuem anteras grandes e atrativas que podem fornecer importantes nutrientes via pólen para os florívoros (McCall & Irwin 2006). Além disso, o alto IDF das flores de pólen pode está ligado ao fato destas flores serem em sua maioria muito grandes e amarelas (e.i.

Senna macranthera e *S. acuruensis*). De modo geral, a redução dos recursos florais tem interferência direta e indireta na atração dos polinizadores e no sucesso reprodutivo de espécies vegetais (Krupnick & Weis 1999, Krupnick *et al*. 1999).

Os atributos cor e tamanho parecem estar sempre envolvidos na atração dos florívoros, e em conjunto com outros atributos, podem potencializar a atração de florívoros. Isso pode ser evidenciado indiretamente através de atributos como forma. Por exemplo, flores estandarte (alta florivoria), apresentam coloração amarela, por outro lado, flores verdes (baixa florivoria) são em geral flores pequenas. Em síntese, cada atributo floral apresenta seu estado mais susceptível a florivoria. Porém, espécies que agrupem um subconjunto de atributos favoráveis a atração de florívoros, certamente apresentarão maior vulnerabilidade pelo efeito somado de suas características florais.

Implicações ecológicas da florivoria na comunidade

A diversidade dos fenótipos florais reflete a especialização pelo balanço entre reprodução e defesa da planta, com base nas interações planta-animal (polinizadores e herbívoros) e as características florais que promovem essas interações. Como esperado, para todos os atributos florais na comunidade, existem estados de atributos que apresentam uma susceptibilidade natural maior a florivoria. Da mesma forma, as diferentes combinações destes atributos, representadas pelas síndromes de polinização estudadas, também apresentam vulnerabilidade diferenciada à florivoria. Essa maior susceptibilidade de alguns estados de atributos à florivoria parece não ser dependente de sua frequência relativa na comunidade, mas sim representa um padrão determinístico real de florivoria sobre subgrupos de atributos florais específicos.

Uma evidência da florivoria direcionada a determinados atributos é a diferença entre os valores de dano floral para as síndromes melitofilia e DPI. Apesar de ambas

serem relacionadas à atração de insetos polinizadores, elas apresentam diferenças bem evidentes. Por exemplo, a melitofilia, apesar de apresentar flores distribuídas em diversas classes de tamanho, agrupa as características mais vulneráveis a florivoria na comunidade se consideramos cor, forma e recurso. De maneira geral, flores amarelas ou lilases fazem parte do espectro de visão dos insetos (Chittka 1996, Briscoe & Chittka 2001), da mesma forma que flores estandarte, em sua maioria estão relacionadas à atração desse mesmo grupo polinizador (abelhas). Além disso, o pólen como recurso floral é exclusivo de flores melitófilas. Dessa forma, o conjunto desses atributos torna essa síndrome bastante atrativa para grande parte dos insetos, inclusive dos florívoros, responsáveis pelo aumento da florivoria nesta síndrome. Por outro lado, a síndrome DPI reúne todos os estados dos atributos menos vulneráveis a florivoria, como flores esverdeadas, inconspícuas, pequenas e com néctar como recurso floral, apresentando a menor média de IDF da comunidade. Apesar dessa síndrome ser a segunda mais frequente na comunidade (sendo a primeira melitofilia), ela apresentou frequência de dano em aproximadamente metade das amostras, sugerindo ser composta por um conjunto de atributos pouco atrativos, o que compreendemos como uma forma de defesa contra florivoria (q.v. McCall & Irwin 2006) baseada na seleção de atributos menos vulneráveis ao longo da evolução.

Sabe-se que a interação com antagonistas pode ser um fator ainda mais importante na seleção de atributos florais do que a interação com polinizadores (Strauss Whitall 2007), caso os antagonistas consigam superar a resistência da planta e afetar seu *fitness*. Neste sentido, isso exige que as espécies desenvolvam estratégias alternativas contra antagonistas. Surpreendentemente, apesar da melitofilia, neste estudo, ser a síndrome mais susceptível a florivoria, ela é responsável por um grande percentual das síndromes em florestas tropicais (Bawa et al. 1985, Kress & Beach, 1994), bastante frequente no Cerrado (Silberbauer-Gottsberger & Gottsberger 1988) e Restinga (Ormond et al. 1993),

e chegando a mais de 43% das espécies da Caatinga (Machado & Lopes 2004). Assim, pode-se dizer que a melitofilia é uma síndrome bem sucedida, apesar de ser a mais florivorada. Esse sucesso na distribuição da síndrome melitófila pode indicar um equilíbrio nas interações entre planta, polinizadores e florívoros, uma vez que se trata de um processo coevolutivo antigo, onde as abelhas (principais polinizadoras) apresentam grande eficiência de polinização (Bawa 1990, Endress 1994, Fenster *et al.* 2004), garantindo o sucesso reprodutivo das espécies. Além disso, espécies melitófilas investem em grande produção de flores principalmente nas estações de crescimento (Machado *et al*. 1997), quando o recurso se torna abundante, podendo reduzir o impacto dos florívoros na população (dados não publicados, cap1).

Da mesma forma, a quiropterofilia e a esfingofilia que apresentaram as maiores médias de IDF, são representadas principalmente por flores brancas e muito grandes (Faegri & Pijl 1979). Flores enquadradas nessas síndromes são primordialmente noturnas, e os principais florívoros dessas espécies são abelhas do gênero *Trigona*, que apresentam hábito diurno. Desta forma, o momento do dano também se torna um importante fator para o sucesso reprodutivo das espécies vegetais (Oguro & Sakai 2009), visto que os tubos polínicos das flores polinizadas na noite anterior já devem ter atingido os óvulos no momento da florivoria, sem maiores consequências negativas a reprodução sexuada destas plantas (Rocha 2007).

Assim, embora algumas espécies possuam atributos florais favoráveis a florivoria, admitimos que elas também possam apresentar mecanismos de defesa não só morfológicos (com a síndrome DPI), mas também comportamentais como estratégias expressas pelo ajuste fenológico de floração da espécie em sincronia com a comunidade (ver capítulo 1), antecipação da antese e da visitação de polinizadores ao evento de florivoria e o investimento na maior produção de flores em conjunto com serviços de

polinização eficientes, que são exemplos de estratégias em nível específico para burlar a susceptibilidade das espécies a florivoria.

5.6 Agradecimentos

Ao CEPAN (Centro de Pesquisas Ambientais do Nordeste), à UFRPE – EAIP (Estação de Agricultura Irrigada de Parnamirim), na pessoa de Eurico Lustosa do Nascimento Alencar, à Dra. Inara Leal (UFPE) e aos amigos do LIPA (Laboratório de Interação Planta-Animal – UFPE) pelo suporte logístico em campo e ajudas de campo. À FACEPE (Fundação de Amparo à Ciência e Tecnologia de Pernambuco) e ao CNPq (Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico) pelo financiamento da pesquisa.

5.7 Literatura Citada

Aguiar J.; Lacher, T. and Silva, J.M.C. (2002). The Caatinga. In: Gil, P.R., ed.,*Wilderness: Earth's last wild places.* Mexico: CEMEX, 174–181.

Alves dos Santos, I.; Machado, I.C. and Gaglianone, M.C. (2007). História natural das abelhas coletoras de óleo. *Oecologia Brasiliensis* **11**: 242-255.

Andrews, E.S.; Theis, N. and Adler, L.S. (2007). Pollinator and herbivore attraction to *Cucurbita* floral volátiles. *Journal of Chemistry Ecology* **33**: 1682-1691.

Armbruster, W.S. (1984). The role of resin in Angiosperm pollination: ecological and chemical considerations. *American Journal of Botany* **71**: 1149-1160.

Armbruster, W.S. (1996). Evolution of floral morphology and function: an integrative approach of adaptation, constraint, and compromise in *Dalechampia* (Euphorbiaceae). In: Lloyd, D. G. and Barrett, S. C. H. (eds.). *Floral biology. Studies on floral evolution in animal-pollinated plants.* Chapman & Hall, New York. p. 241-271.

Ashman, T.; Cole, D.H. and Bradburn, M. (2004). Sex-differential resistance and tolerance to herbivory in a gynodioecious wild strawberry. *Ecology* **85**: 2550-2559.

Baker H.G. and Baker I. (1983). A brief historical review of the chemistry of floral nectar. In: *The Biology of Nectaries*, ed. B Bentley, T Elias, pp. 126–52. New York: Columbia University Press

Bawa, K.S.; Bullock, S.H.; Perry, D.R.; Coville, R.E. and Grayum, M.H. (1985). Reproductive biology of tropical lowland rain forest trees. II. Pollination systems. *American Journal of Botany* **72**: 346–356.

Bawa, K. S. (1990). Plant-pollinator interactions in Tropical rain forests. *Annual Review of Ecology and Systematics* **21**: 399-422.

Botto-Mahan, C.; Ramírez, P.A.; Ossa, C.G.; Medel, R.; Ojeda-Camacho, M. and González, A.V. (2011). Floral herbivory affects female reproductive success and pollinator visitation in the perennial herb *Alstroemeria ligtu* (Alstroemeriaceae). *International Journal of Plant Science* **172**: 1130-1136.

Briscoe, A.D. and Chittka, L. (2001). The evolution of color vision in insects. *Annual Review Entomology* **46**: 471-510.

Brunet, J. and Sweet, H.R. (2006). Impact of insect pollinator group and floral display size on outcrossing rate. *Evolution* **60**: 234-246.

Buchmann, S.L. (1987). The ecology of oil flowers and their bees. *Annual Review of Ecology and Systematics* **18**: 343-369.

Chittka, L. (1996). Does bee color vision predate the evolution of flower color? *Naturwissenschaften* **83**: 136-138.

Coley, P.D. and Barone, J.A. (1996). Herbivory and plant defenses in Tropical Forests. *Annual Review of Ecology and Systematics* **27**: 305–35.

CPRM – Serviço Geológico do Brasil. (2005). *Projeto cadastro de fontes de abastecimento por água subterrânea. Diagnóstico do município de Parnamirim, Estado de Pernambuco.* Recife, CPRM/PRODEEM.

Dressler, R.L. (1982). Biology of the orchid bees (Euglossini). *Annual Review of Ecology and Systematics.* **13**: 373:394.

Endress, P.K. (1994). *Diversity and evolutionary biology of tropical flowers.* Cambrigde University Press, Cambrigde.

Faegri, K. and Van der Pijl, L. (1979). *The principles of pollination ecology*. Pergamon Press, Oxford.

Galen, C. and Cuba, J. (2001). Down the tube: pollinators, predators, and the evolution of flower shape in the alpine skypilot, *Polemonium viscosum*. *Evolution* **55**: 1963-1971.

García-Guzmán, G. and Dirzo, R. (2004). Incidence of leaf pathogens in the canopy of a Mexican tropical wet forest. *Plant Ecology* **172**: 41-50.

Gil, P.R. (2002). *Wilderness: earth's last wild places*. CEMEX, S. A., Cidade do México.

Hueck, K. (1972). A região da Caatinga do Nordeste brasileiro. In: *As florestas da América do Sul.* São Paulo: Ed. Universidade de Brasília e Ed. Polígono S.A., 306–327.

Jonhson, S.G.; Delph, L.F. and Elderkin, C.L. (1995). The effect of petal-size manipulation on pollen removal, seed set, and insect-visitor behavior in *Campanula americana*. *Oecologia* **102**: 174-179.

Kearns, C.A.; Inouye, D.W. and Waser, N.M. (1998). Endangered mutualisms: the conservation of plant-pollinator interactions. *Annual Review of Ecology and Systematics* **29**: 83-112.

Kress, W.J. and Beach, J.H. (1994). Flowering plant reproductive systems. In: McDade LA, Bawa KS, Hespenheide H, Hartshorn G, eds. *La Selva: ecology and natural history of a neotropical rain forest.* Chicago: University of Chicago Press, 161–182.

Krupnick, G.A.; Weis, A.E. and Campbell, D.R. (1999). The consequence of floral herbivory for pollination service to *Isomeris arborea*. *Ecology* **80**: 125-134.

Krupnick, G.A. and Weis, A.E. (1999). The effects of floral herbivory on male and female reproductive success in *Isomeris arborea*. *Ecology* **80**: 135-149.

Leege, L.M. and Wolfe, L.M. (2002). Do floral herbivores respond to variation in flower characteristics in *Gelsemium sempervirens* (Loganiaceae), a distylous vine? *American Journal of Botany* **89**: 1270-1274.

Machado, I.C.; Barros, L.M. and Sampaio, E.V.S.B. (1997). Phenology of Caatinga species at Serra Talhada, PE, Northeastern Brazil. *Biotropica* **29**: 57-68.

Machado, I.C. and Lopes, A.V. (2003). Recursos florais e sistema de polinização e sexuais em caatinga. Pp. 515-563. In: I. R. Leal; M. Tabarelli & J. M. C. Silva (eds.). *Ecologia e Conservação da Caatinga.* Universidade Federal de Pernambuco, Recife.

Machado, I.C. and Lopes, A.V. (2004). Floral traits and pollination systems in the Caatinga, a Brazilian Tropical Dry Forest. *Annals of Botany* **94**: 365-376.

McCall, A.C. and Irwin, R.E. (2006). Florivory: the intersection of pollination and herbivory. *Ecology* **9**: 1351-1365.

McCall, A.C. and Barr. C.M. (2012). Why do florivores prefer hermaphrodites over females in *Nemophila menziesii* (Boraginaceae)? *Oecologia* **170**: 147-157.

Michener, C.D. (2000). *The bees of the world.* The John Hopkins University Press, Baltimore, London.

MINISTÉRIO DO MEIO AMBIENTE. (2002). *Avaliação e ações prioritárias para a conservação da biodiversidade da caatinga.* Universidade Federal de Pernambuco, Fundação International do Brasil – Fundação Biodiversitas, EMBRAPA Semi-Árido.

Nitao, J.K. and Zangerl, A.R. (1987). Floral development and chemical defense allocation in wild parsnip (*Pastinaca sativa*). *Ecology* **68**: 521-529.

Oguro, M. and Sakai, S. (2009). Floral herbivory at different stages of flower development changes reproduction in *Iris gracilipes* (Iridaceae). *Plant Ecology* **202**: 221-234.

Ormond, W.T.; Pinheiro, M.C.B.; Lima, H.A.; Correia, M.C.R. and Pimenta, M.L. (1993). Estudo das recompensas florais das plantas da restinga de Maricá – Itaipuaçu, RJ. I – Nectaríferas. *Bradea* **6**: 179–195.

Penet, L.; Collin, C.L. and Ashman, T.L. (2009). Florivory increases selfing: an experimental study in the wild strawberry, *Fragaria virginiana*. *Plant Biology* **11**: 38-45.

Proctor, M., Yeo, P. and Lack, A. (1996). *The natural history of pollination.* Harper Collins Publishers, London.

Rocha, E. A. (2007). *Fenologia, biologia da polinização e da reprodução de Pilosocereus Byles & Rowley (Cactaceae) no Nordeste do Brasil.* Tese de doutorado. Universidade Federal de Pernambuco. Recife, Pernambuco.

Roulston, T. H. and Cane, J. H. (2000). Pollen nutritional content and digestibility for animals. *Plant Systematics and Evolution* **222**: 187-209.

Sampaio, E.V.S.B. (1995). Over view of the Brazilian Caatinga. In: Bullock, S.H.; Mooney, H.; Medina, E., eds. *Seasonally dry tropical forests.* Cambridge: Cambridge University Press, 35–63.

Silberbauer-Gottsberger, I. and Gottsberger, G. (1988). A polinização de plantas do Cerrado. *Revista Brasileira de Biologia* **48**: 651–663.

Strauss, S.Y. and Armbruster, W.S.(1997). Linking herbivory and pollination—new perspectives on plant and animal ecology and evolution.

Strauss, S.Y. and Whitall, J.B. (2006). Non-pollinator agents of selection on floral traits. *In*: Harder, L. D. & Barrett, S.C.H. (Eds) *Ecology and Evolution of Flowers.* Pp 120-139. Oxford University Press, New York.

Teixido, A.L.; Méndez, M. and Valladares, F. (2011). Flower size and longevity influence florivory in the large-flowered shrub *Cistus ladanifer*. *Acta Oecologia* **37**: 418-421.

Theis, N. (2006). Fragrance of Canada thistle (*Cirsium arvense*) attracts both floral herbivores and pollinators. *Journal of Chemical Ecology* **32**: 917-927.

Vogel, S. and Machado, I.C. (1991). Pollination of four sympatric species of *Angelonia* (Scrophulariaceae) by oil-collecting bees in NE. Brazil. *Plant Systematics and Evolution* **178**: 153-178.

Willmer, P. (2011). The Interactions of Pollination and Herbivory. Pp. 554-564. *In*: *Pollination and Floral Ecology.* Princeton University Press.

Wolfe, L.M. (1997). Differential flower herbivory and gall formation on males and females of *Neea psychotrioides,* a dioecious tree. *Biotropica* **29**: 169-174.

Zangerl, A.R. and Rutledge, C.E. (1996). The probability of attack and patterns of constitutive and induced defense: a test of optimal defense theory. *American Naturalist* **147**: 599-608.

5.8 Figuras

Figura 1. Flores de espécies presentes em Parnamirim (PE). Flor de *Herissantia tiubae* sem dano (A); flores com variados graus de danos: *Jatropha mollissima* (B); *Poincianella pyramidalis* (C e J); *Arrojadoa rhodantha* (D); *Coclospermum vitifolium* (E); *Senna macranthera* (F); *Senna acuruensis* (G); *Melochia tomentosa* (H); *Tarcinga palmadora* (I); *Cordia leucocephala* (K) e *Sida galheirensis* (L).

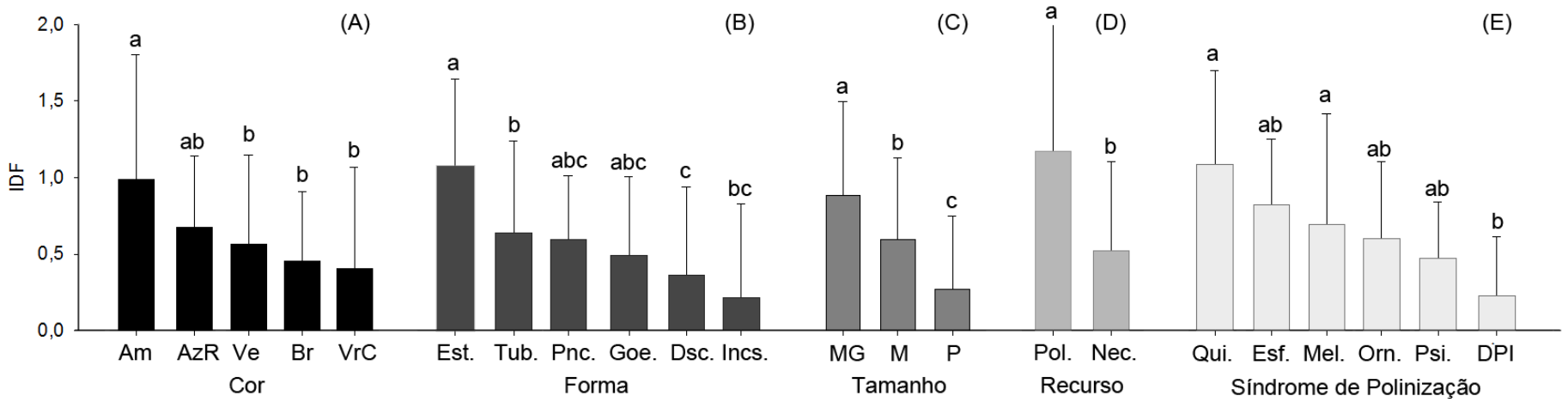


Figura 2. Resultados das análises de variância individuais para os índices de dano floral (IDF) em cada estado de atributos floral (A-D) e síndromes de polinização (E), na comunidade arbustivo-arborea numa floresta tropical seca, nordeste do Brasil. Legenda: (A) Cor: Am = amarela, AzR = azul/roxo, Ve = vermelho, Br = branco, Vrc = Esverdeado/creme; (B) Forma: Est = estandarte, Tub = tubo, Pnc = pincel, Goe = goela, Dsc = disco, Incs = inconspícua; (C) Tamanho: MG = muito grande, M = média, P = pequena; (D) Recurso: pólen, Nec = néctar; (E) Síndrome de polinização: Qui = quiropterofilia, Esf = esfingofilia, Mel = melitofilia, Orn = ornitofilia, Psi = psicofilia, DPI = diversos pequenos insetos.

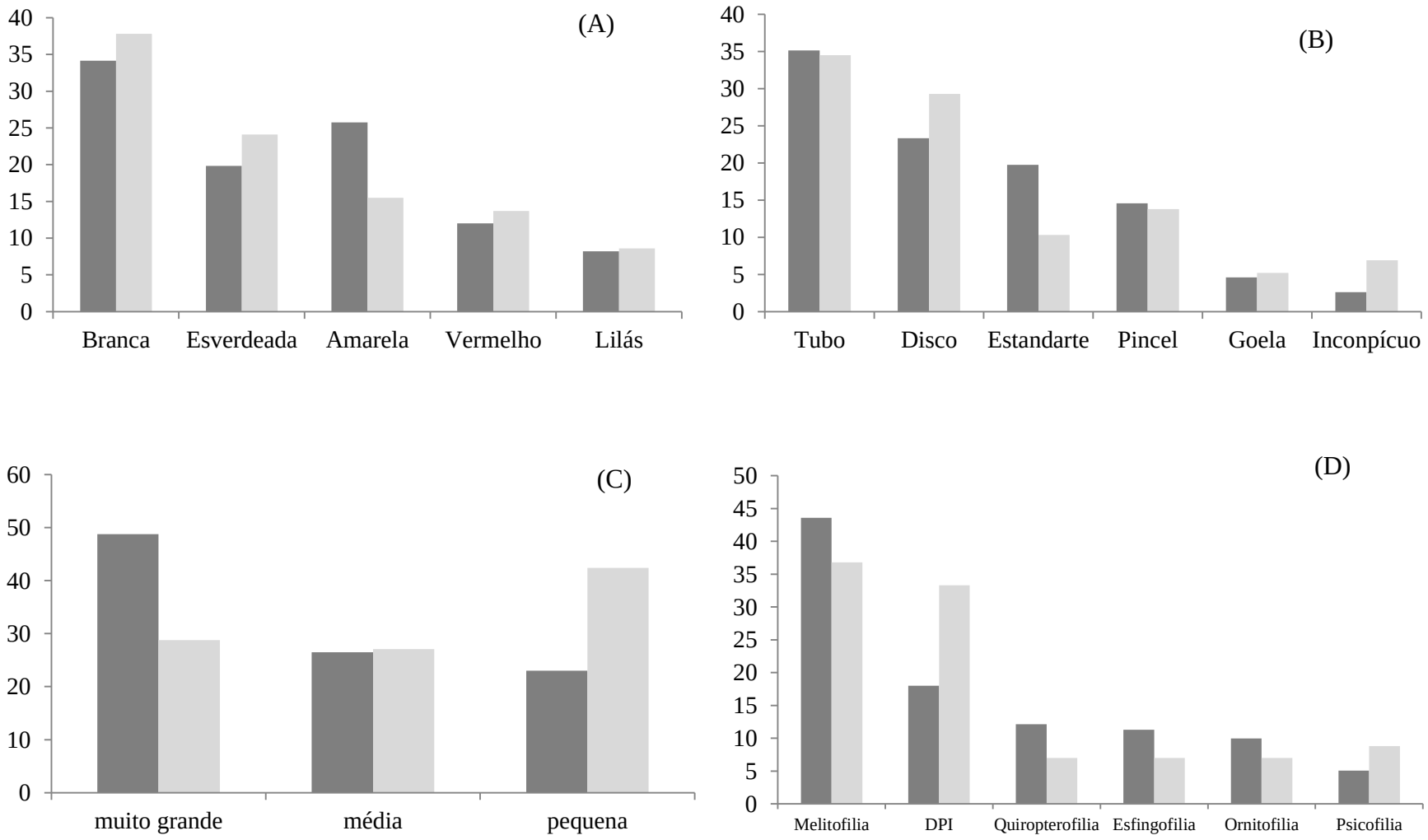


Figura 3. Frequência de espécies com dano na comunidade (A) e frequência do respectivo atributo floral na comunidade (A), Caatinga, NE do Brasil.

Tabela 1. Atributos reprodutivos e suas categorias das espécies vegetais adotadas neste estudo.

Atributos florais	**Categorias**
Cor	1-branca, 2-esverdeada (incluindo bege e creme), 3-amarela, 4-violeta (incluindo lilás e azul) e 5-vermelho (incluindo laranja e rosa);
Forma[1]	1-tubo, 2-goela, 3-disco, 4-pincel, 5-estandarte, 6-câmara e 7-inconspícuo (< 4mm);
Tamanho[2]	1-pequenas (≤ 10 mm), 2-médias (>10 e ≤20 mm), 3-grandes (> 20mm e ≤30mm) e 4-muito grandes (≥ 30mm);
Recompensa floral	1-pólen, 2-néctar, 3-óleo, 4-resina e 5-perfume;
Síndrome de Polinização[1]	1-Diverso Pequenos Insetos (DPI), 2-Esfingofilia, 3-Melitofilia, 4-Ornitofilia, 5-Psicofilia e 6-Quiropterofilia.

[1] adaptado de Faegri & Pijl (1979);
[2] de acordo com Machado & Lopes 2003, 2004;

Tabela 2. Resultados das análises de variância individuais para os índices de dano floral (IDF) nos atributos florais e síndromes de polinização, em uma comunidade arbustivo-arbórea em floresta tropical seca, nordeste do Brasil.

Atributos florais	**gl**	**SQ**	**F/t**	**p**
Cor	4	5,7746	4,4748	0,0019
Forma	5	9,4181	6,2481	<0,0001
Tamanho	2	10,6800	18,5460	<0,0001
Recompensa floral	1	2,8218	-2,8100	0,0055
Síndrome de Polinização	5	10,1632	6,8502	<0,0001

6 CONCLUSÕES

Esta tese contribui pioneiramente para o conhecimento da florivoria em nível de comunidade, esclarecendo o padrão espaço-temporal da florivoria em ambientes com sazonalidade marcante, a exemplo da Caatinga; além de indicar um padrão de florivoria direcionada a flores com características reprodutivas mais susceptíveis. A tese reforça a ideia de que a disponibilidade de recurso é um fator primordial que rege diferentes aspectos da florivoria sobre as espécies. A disponibilidade de brotos foliares e flores afetam em conjunto tanto a intensidade quanto a amplitude da florivoria de maneira diferenciada. A redução na oferta destes dois recursos durante estações mais restritivas do ano limita também a ocorrência da interação planta-florívoro a sítios com maior disponibilidade desses recursos (baixa amplitude), ao mesmo tempo em que aumenta a intensidade da florivoria sobre as poucas espécies que florescem. Os efeitos desse padrão dinâmico de florivoria são mais sensíveis principalmente sobre espécies com floração assincrônica a da comunidade, momento em que são o único recurso para florívoros. Ao mesmo tempo, determinados estados de atributos florais apresentam maior susceptibilidade a florivoria, reforçando a ideia de um padrão determinístico real de florivoria direcionada a subgrupos de atributos florais específicos. Assim, além da interação com polinizadores, a interação com antagonistas atua como pressão de seleção sobre atributos florais, sendo as espécies que agrupam o subconjunto de atributos mais atrativo aos florívoros, mais vulneráveis pelo efeito somado de suas características. Em síntese, a presença de flores ao longo do ano se constitui uma importante fonte de recurso não apenas para os polinizadores, mas também para os herbívoros, visto que a Caatinga é um ambiente de floresta seca com baixa disponibilidade de recurso durante um longo período do ano. Assim, o equilíbrio da disponibilidade temporal e espacial de recursos vegetais para florívoros e a proporção de espécies que fornecem recursos mais atrativos é a chave principal para a manutenção de florivoria na Caatinga em níveis ecológicos sustentáveis, perpetuando as relações interespecíficas de maneira equilibrada.

ANEXO

Normas para publicação no periódico *Annals of Botany* em:
http://www.oxfordjournals.org/our_journals/annbot/for_authors/index.html

Normas para publicação no periódico *Plant Biology* em:
http://onlinelibrary.wiley.com/journal/10.1111/(ISSN)1438-8677/homepage/ForAuthors.html