

UNIVERSIDADE FEDERAL DO RIO DE JANEIRO
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO DO MUSEU NACIONAL
DEPARTAMENTO DE BOTÂNICA

FENOLOGIA REPRODUTIVA E A INFLUÊNCIA DA
HERBIVORIA NO SUCESSO REPRODUTIVO DE TRÊS
ESPÉCIES SIMPÁTRICAS DE *CHAMAECRISTA* MOENCH.
(FABACEAE-CAESALPINIOIDEAE).



GILMAR MOREIRA DA SILVA

RIO DE JANEIRO

2020



FENOLOGIA REPRODUTIVA E A INFLUÊNCIA DA HERBIVORIA NO

SUCESSO REPRODUTIVO DE TRÊS ESPÉCIES SIMPÁTRICAS DE
CHAMAECRISTA MOENCH. (FABACEAE-CAESALPINIOIDEAE).

GILMAR MOREIRA DA SILVA

Dissertação de Mestrado apresentada ao
Programa de Pós-Graduação em Ciências
Biológicas (Botânica), Museu Nacional,
Universidade Federal do Rio de Janeiro
como parte dos requisitos necessários à
obtenção do título de Mestre em Ciências
Biológicas (Botânica).

Orientadoras:

Prof^a. Dra. Heloisa Alves de Lima Carvalho

Prof^a. Dra. Ana Tereza Araújo Rodarte

Rio de Janeiro
2020

FENOLOGIA REPRODUTIVA E A INFLUÊNCIA DA HERBIVORIA NO SUCESSO
REPRODUTIVO DE TRÊS ESPÉCIES SIMPÁTRICAS DE *CHAMAECRISTA* MOENCH.
(FABACEAE-CAESALPINIOIDEAE).

Gilmar Moreira da Silva

Orientadoras: Prof^a. Dra. Heloisa Alves de Lima Carvalho

Prof^a. Dra. Ana Tereza Araújo Rodarte

Dissertação de Mestrado apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ciências Biológicas
(Botânica), Museu Nacional, Universidade Federal do Rio de Janeiro como parte dos
requisitos necessários à obtenção do título de Mestre em Ciências Biológicas (Botânica).

Aprovada por:

Dr. Ruy José Válka Alves

Dra. Daniela Rodrigues

Dra. Marina Muniz Moreira

Dra. Andréa Ferreira da Costa

Dra. Ana Tereza Araújo Rodarte

Ficha catalográfica

Silva, Gilmar Moreira da,

Fenologia reprodutiva e a influência da herbivoria no sucesso reprodutivo de três espécies simpátricas de *Chamaecrista* Moench. (Fabaceae-Caesalpinioideae) / Gilmar Moreira da Silva, Rio de Janeiro: UFRJ/Museu Nacional, 2020

55 p.

Dissertação (mestrado) – Universidade Federal do Rio de Janeiro/Museu Nacional, Programa de Pós-Graduação em Ciências Biológicas (Botânica), 2020.

Orientadoras: Heloisa Alves de Lima Carvalho e Ana Tereza Araújo Rodarte.

Bibliografia.

1. Fenologia. 2. Herbivoria. I. Lima, Heloisa Alves Carvalho & Rodarte, Ana Tereza Araujo. II Universidade Federal do Rio de Janeiro, Programa de Pós-graduação em Ciências Biológicas. III Título.

DEDICATÓRIA

Dedico esta dissertação
à memória de meus avós paternos:
Ester da Costa Silva e Moises Silva e
minha avó materna: Maria Aparecida Moreira.
E você estava esperando voar
Mas, como chegar até as nuvens
Com os pés no chão?

AGRADECIMENTOS

Quero aqui agradecer a todos aqueles que contribuíram para elaboração dessa dissertação, seja de maneira direta ou indireta.

Agradeço a todos os meus familiares pela minha formação como pessoa.

Destaco a importância de meus pais, Lucimar Moreira e Gilberto da Costa Silva por toda a dedicação e sacrifícios feitos por mim e por meus irmãos. Sou incondicionalmente grato pela maneira como vocês muitas vezes abriram mãos dos seus sonhos para que nossa criação fosse possível; a todos os meus tios paternos, com os quais tive mais contato durante a infância, e foram grandes influenciadores da minha personalidade e visão de mundo que me trouxeram até aqui; aos meus irmãos, Kátia e João Victor, pessoas muito importantes na minha vida; e aos meus avós Ester da Costa Silva, Moises Silva e Maria Aparecida Moreira, fundamentais na constituição da minha família e a base para todo o nosso sucesso e tudo aquilo que nos tornamos.

Ao amor da minha vida, Gabriela Menezes, pelo apoio incondicional dado em todos os momentos mais difíceis do caminho até aqui. Obrigado por ter sido o meu ponto de refúgio, o meu abrigo!!!

Agradeço imensamente às minhas orientadoras Heloisa Alves de Lima Carvalho e Ana Tereza Araújo Rodarte pelo imenso apoio e intensa participação na elaboração desta dissertação. Apesar de ambas terem passado por problemas de saúde e pessoais durante os dois anos deste projeto, nunca deixaram de estar ao meu lado tanto em campo quanto escrevendo e foram fundamentais de muitas maneiras. Cada uma à sua maneira,

contribuiu unicamente para minha formação como mestre. Foram meses e meses de muito trabalho ao meu lado e de longas discussões sobre nossos dados, resultados e a melhor maneira de apresentá-los. A preocupação, o carinho e o zelo dado a mim por elas é algo que vou guardar comigo por toda minha vida profissional e que certamente estenderei aos meus futuros alunos.

Agradeço a toda a equipe de biólogos e estagiários do laboratório LABFLOR, os quais em muitos momentos me ajudaram com o trabalho de campo e se tornaram grandes amigos que guardo imensa admiração, a saber: Rachel Sadala, Robson Cunha, Marcia Rocha, Luciene Leão, Maicon Arenas, Lucas Heleno, Rhaonny Bernal, Daniele Cabral e Thamara Cunha. Foram anos maravilhosos de trabalho ao lado de cada um de vocês.

Agradeço à revisora desta dissertação, Cristine Benevides, pela imensa colaboração e apoio em diversos momentos do projeto; À Marina Muniz pela ajuda na análise de alguns dados; A todos os professores do Programa de Pós-Graduação em Botânica do Museu Nacional, principalmente ao professor Ruy Alves pelos anos de longas conversas em trabalhos de campo e a algumas sugestões dadas ao projeto.

Agradeço também aos professores e profissionais da Pós-graduação de Zoologia do

Museu Nacional: professor Luiz A. A. Costa, professora Marcela Laura Monné e Felipe Rodrigo Vivallo Martinez apoio na identificação de alguns animais desta dissertação.

Agradeço aos motoristas da garagem do Museu Nacional, em especial aos amigos: Israel, Seu Mauro, Seu João, Seu Eliseu, Seu Paulo e Elias, não só pela condução em segurança aos campos de estudo, mas também pelo enorme companheirismo e auxílio de uma forma geral nos trabalhos de campo.

Agradeço também a todos os meus amigos pessoais e profissionais que fiz ao longo da minha vida acadêmica e profissional por todos os momentos que vivemos juntos e por serem importantes na minha vida de alguma maneira. Todos vocês são parte desta dissertação!!!

TABELA

Tabela 1: Índices de correlação de Spearman (para $p < 0.05$), obtidos entre as fenofases (índices de intensidade para botões, flores, frutos verdes e frutos maduros) e fatores abióticos temperatura máxima e mínima ($^{\circ}\text{C}$) e pluviosidade (mm) das espécies *Chamaecrista brachystachia*, *C. cathartica* e *C. catharticoides*, no período de novembro de 2017 a novembro de 2019, no Parque Estadual do Ibitipoca. 16

Tabela 2: Interações planta/inseto em *Chamaecrista brachystachya*, *C. cathartica* e *C. catharticoides*, no Parque Estadual de Ibitipoca, Minas Gerais, Brasil. Os zeros (0) mostram períodos em que a interação poderia ocorrer, ou seja botões, flores e/ou frutos presentes, mas não foi observada. 22

Tabela 3: Índices de herbivoria para botões (Bo), flores (Fl), sementes verdes (Sv), sementes maduras (Sm) de *Chamaecrista brachystachya*, *Chamaecrista cathartica* e *Chamaecrista catharticoides*. A intensidade das cores usadas refere-se à intensidade da herbivoria. 28

Tabela 4: Porcentagem de estruturas florais danificadas por herbívoros em *Chamaecrista brachystachya* (n=36), *Chamaecrista cathartica* (n=28) e *Chamaecrista catharticoides* (n=294) no Parque Estadual do Ibitipoca, Minas Gerais, Brasil. As estruturas danificadas foram: gineceu (G), estames (E), pétala central (PC) e pétala externa (PE). 28

Tabela 5: Porcentagem de frutificação de flores inteiras e danificadas com gineceu mantido em *Chamaecrista brachystachya*, *Chamaecrista cathartica* e *Chamaecrista catharticoides* no Parque Estadual do Ibitipoca, Minas Gerais, Brasil.

33

FIGURA

Figura 1: Parque Estadual do Ibitipoca (PEIB), Minas Gerais, Brasil. (a) Mapa do estado de Minas Gerais; (b) O Parque e seu entorno; (c) Localização de indivíduos das três espécies no PEIB. *Chamaecrista brachystachya* (círculos amarelos); *Chamaecrista cathartica* (círculos vermelhos); *Chamaecrista catharticoides* (círculos brancos). Fonte: <http://maps.google.com/>.

06

Figura 2: Dados climáticos para a região de Juiz de Fora (aproximadamente 100 km da área de estudo) entre os meses de novembro 2017 e novembro 2019. Fonte: INMET – Juiz de Fora.

07

Figura 3: Fenologia reprodutiva de *Chamaecrista brachystachya*, *Chamaecrista cathartica* e *Chamaecrista catharticoides* entre os meses de novembro de 2017 e novembro de 2019, no Parque Estadual do Ibitipoca, Minas Gerais, Brasil. Fenofases: botões (**Bo**), flores (**Fl**), frutos imaturos (**Fr-Im**) e frutos maduros (**Fr-M**).

12

Figura 4: Percentuais de atividade e de intensidade das fenofases de emissão de botões (**A, C, E**) e flores (**B, D, F**) de *Chamaecrista brachystachya*, *Chamaecrista cathartica* e entre novembro de 2017 e março de 2018, no Parque Estadual do Ibitipoca, Minas Gerais, Brasil.

13

Figura 5: Percentuais de atividade e de intensidade (Fournier) das fenofases de desenvolvimento de frutos (**A, C, E**) e de liberação das sementes (**B, D, F**) de *Chamaecrista brachystachya*, *Chamaecrista cathartica* e *Chamaecrista catharticoides*, entre novembro de 2017 e março de 2018, no Parque Estadual do Ibitipoca, Minas Gerais, Brasil.

15

Figura 6: Espécies estudadas no Parque Estadual do Ibitipoca, Minas Gerais, Brasil. Hábito de *Chamaecrista brachystachya* (**A**) e o nectário extrafloral (**B**); hábito de *Chamaecrista catharticoides* (**C**); hábito de *Chamaecrista cathartica* (**D**) e tricomas secretores (**E**).

17

Figura 7: Detalhes da Flor de *Chamaecrista catharticoides* exemplificando a morfologia floral das três espécies e a enantiostilia.

19

Figura 8: Interações planta/inseto das espécies do estudo no Parque Estadual do Ibitipoca, Minas Gerais, Brasil. *Bombus morio* na flor de *Chamaecrista cathartica* (**a**); Clytrini na flor de *Chamaecrista catharticoides* (**b**); *Trigona spinipes* no botão de *Chamaecrista brachystachya* (**c**) e na flor de *C. catharticoides* (**d**). Abelha pilhando pólen na flor de *C. catharticoides* (**e**); Vespa no botão de *C. catharticoides* (**f**). Aranha predando vespa em flor de *C. catharticoides* (**g**) e *Apiomerus sp.* em *C. catharticoides* (**h**).

24

Figura 9: Porcentagem de herbivoria nos botões de *Chamaecrista brachystachya* (n=79), *Chamaecrista cathartica* (n=184) e *Chamaecrista catharticoides* (n=456) e nas flores de *C. brachystachya* (n=108), *C. cathartica* (n=198) e *C. catharticoides* (n=717), dados distribuídos mensalmente nos anos de novembro de 2017 a agosto de 2019 para floração e de março de 2018 a agosto de 2019 para botões, no Parque Estadual de Ibitipoca, MG, Brasil.

26

Figura 10: Porcentagem de herbivoria em diferentes fases reprodutivas, a partir dos índices de herbivoria de sementes verdes de *Chamaecrista brachystachya* (n=1537), *Chamaecrista cathartica* (n=737) e *Chamaecrista catharticoides* (n=2788) e de sementes maduras de *C. brachystachya* (n=1015), *C. cathartica* (n=414) e *C.*

catharticoides (n=2365), no Parque Estadual do Ibitipoca, Minas Gerais, Brasil.

27

Figura 11: Efeito da retirada das sépalas secretoras na herbivoria de botões e na produção de frutos em *Chamaecrista catartica* no Parque Estadual do Ibitipoca, Minas Gerais, Brasil. (a) porcentagem de botões inteiros, danificados e abortados no grupo tratamento (com sépalas secretoras manualmente retiradas) (n=52); (b) porcentagem de botões inteiros, danificados, abortados e ressecados no grupo controle (com sépalas secretoras mantidas) (n=53); (c) porcentagem de botões do grupo tratamento que formaram frutos (n=28); (d) porcentagem de botões do grupo controle que se tornaram frutos (n=30). Experimentos realizados entre janeiro e abril de 2019 para todos os tratamentos.

29

Figura 12: Efeito da retirada das sépalas secretoras na herbivoria de botões e na produção de frutos em *Chamaecrista catharticoides* no Parque Estadual do Ibitipoca, Minas Gerais, Brasil. (a) porcentagem de botões inteiros, danificados e abortados no grupo com sépalas secretoras manualmente retiradas (n=257); (b) porcentagem de botões inteiros, danificados e abortados no grupo controle (com sépalas secretoras mantidas) (n=225); (c) porcentagem de botões do grupo tratamento que formaram frutos (n=274); (d) porcentagem de botões do grupo controle que se tornaram frutos (N=248). Experimentos realizados entre agosto de 2018 e junho de 2019 para os tratamentos.

30

Figura 13: Proporção fruto / flor de *Chamaecrista brachystachya* (A), *Chamaecrista cathartica* (B) e *Chamaecrista catharticoides* (C) entre os meses de dezembro de 2017 e agosto de 2019 no Parque Estadual do Ibitipoca, Minas Gerais, Brasil. Números acima dos percentuais representam o n amostral.

32

Figura 14: Correlação entre as taxas de herbivoria floral e o sucesso reprodutivo de *Chamaecrista brachystachya*, *Chamaecrista cathartica* e *Chamaecrista catharticoides* no Parque Estadual do Ibitipoca, Minas Gerais, Brasil. (eixo 1 = porcentagem de herbivoria, eixo 2 = sucesso reprodutivo).

34

RESUMO x ABSTRACT x 1 – INTRODUÇÃO 01 2 – MATERIAL E MÉTODOS 05

2.1 - Área de Estudo 05 2.2 - Fenologia 07 2.3 - Biologia Floral 07 2.4 - Interações insetos – planta 09 2.4.1 - Herbivoria das partes reprodutivas 09 2.4.2 - Estruturas de defesa 09 2.4.2.1 - Papel das sépalas com tricomas secretores contra a herbivoria 10 2.5 - Proporção fruto flor 11

3 – RESULTADOS 13 3.1 – Fenologia da Floração 13 3.1 – Fenologia da Frutificação 15 3.1.2 – Fenologia da Frutificação 13 3.2 - Biologia Floral 17 3.3 - Interações insetos /plantas 20 3.3.1 – Polinização 20 3.3.2 – Predação de herbívoros 21 3.3.3 – Pilhagem de recurso nas flores 21 3.3.4 – Herbivoria 21 3.4 – Flutuação dos índices de florivoria e da granivoria ao longo do período de estudo 26 3.5 – Papel dos tricomas secretores contra granivoria em botões e flores em pós-antese 29 3.6– Sucesso reprodutivo 32 4 – DISCUSSÃO 35 5 – CONCLUSÃO 44 6 –

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS 52

RESUMO

A herbivoria é uma relação ecológica antagonista na qual animais alimentam-se de plantas. Estima-se que esta relação tenha surgido há pelo menos 300 milhões de anos. Insetos foram um dos primeiros grupos a explorar os benefícios da herbivoria, sendo atualmente os herbívoros mais representativos, com muitas espécies especializadas nesta função. Nas angiospermas, tipos específicos de herbivoria, como danos em botões e flores (florivoria), e sementes (granivoria) podem comprometer o sucesso reprodutivo de forma direta ou indireta. A presença de nectários extraflorais que atraem formigas em algumas espécies de *Chamaecrista* é reconhecida como uma estratégia de defesa contra a herbivoria. Alguns autores acreditam que tricomas secretores de óleo-resina

presentes por todo o corpo de outras espécies deste gênero também atuem dificultando a atuação de herbívoros. Tais estruturas nunca ocorrem juntas em uma mesma espécie. Além disso, a ampla variedade de estratégias fenológicas encontradas entre as espécies de *Chamaecrista* podem estar associadas a estratégias de escape temporal aos herbívoros. Assim sendo, tais características poderiam ser classificadas em defensivas (morfológicas – tricomas secretores e nectários extraflorais) e de escape (diferentes estratégias fenológicas). O presente trabalho teve como objetivo estudar as estruturas

de defesa, a fenologia de estruturas reprodutivas, e a flutuação na quantidade de florívoros e granívoros ao longo do ano em *Chamaecrista brachystachya* (portadora de nectários extraflorais), *C. cathartica* e *C. catharticoides* (portadoras de tricomas secretores), para estimar o impacto negativo das interações antagonistas no sucesso reprodutivo destas espécies. O estudo foi desenvolvido no Parque Estadual do Ibitipoca, Minas Gerais, onde estas espécies ocorrem em simpatria. As fenofases reprodutivas de floração e de frutificação foram acompanhadas no campo, ao longo de dois anos de estudo. A florivoria, a granivoria e o sucesso reprodutivo foram registrados mensalmente nas fases de botão e flor e frutos verdes e maduros tendo as sementes como foco. *Chamaecrista brachystachya* e *C. cathartica* apresentaram floração anual e regular, concentrada no verão; *C. catharticoides* floresceu ao longo de todo o ano, com maior intensidade no verão. *Trigona spinipes* e um besouro da tribo Clytrini foram os principais florívoros para as três espécies. A flor foi a unidade reprodutiva mais atacada em *C. brachystachya* e *C. cathartica* e sementes maduras em *C. catharticoides*. *Chamaecrista catharticoides* apresentou a maior riqueza de herbívoros e os maiores índices para todas as estruturas analisadas, principalmente no período mais seco e frio do ano. As três espécies apresentaram indícios de características de escape como defesa contra a herbivoria. Sépalas portadoras de tricomas secretores de óleo-resina em *C. catharticoides* e *C. cathartica* foram positivas e significativamente relevantes para a defesa contra a herbivoria em botões e em frutos em início de desenvolvimento. As três espécies tiveram diminuição no sucesso reprodutivo decorrente da interação com florívoros e granívoros, entretanto, esta diminuição foi estatisticamente significativa somente para *C. catharticoides*.

ABSTRACT

Herbivory is an antagonist relationship in which animals feed on plants. This relationship is estimated to have arisen at least 300 million years ago. Insects were one of the first group to explore the benefits of herbivory become currently the most representative herbivores, with many species specialized in this function. In angiosperms, specific types of herbivory, like in buds and flower (florivory), and seed damage (granivory) can compromise the reproductive success directly or indirectly. The presence of extrafloral nectaries that attract ants in some *Chamaecrista* species is recognized like a defense strategy against herbivory. Some authors believe that extrafloral nectaries of oleo-resin presents in total plants body of another species this genus also act making it difficult the herbivory action. Such structures never occur together in the same species. Furthermore, the wide variety of phenologic strategies

found in *Chamaecrista* species can be associated with time space strategies to herbivores. Therefore, such characteristics could be classified as defensive (morphological – secretory trichomes and extrafloral nectaries) and escape (different phenological strategies). This study aimed to evaluate defense structures, reproductive phenology and the fluctuation in the number of florivores and granivores throughout the year in *Chamaecrista brachystachya* (with extrafloral nectaries), *C. cathartica* and *C. catharticoidea* (with secreting trichomes), to estimate the impact of herbivory on the reproductive success of these species. The study was developed at the Ibitipoca State Park, Minas Gerais, where they occur in sympatry. The flowering and fruiting reproductive phenophases were followed in the field between November / 2017 and November / 2019. Herbivory and fruit / flower ratios were recorded monthly in buds, flowers (florivory) and green and ripe fruits phases. In fruits, herbivory was estimated from the amount of damaged seeds (granivory). *Chamaecrista brachystachya* and *C. cathartica* presented annual and regular flowering, concentrated in the summer; *C. catharticoidea* bloomed throughout the year, with greater intensity in the summer. *Trigona spinipes* and a beetle from the Clytrini tribe were the main herbivores for the three species. The flower was the most attacked reproductive unit in *C. brachystachya* and *C. cathartica* and mature seeds in *C. catharticoidea*. *Chamaecrista catharticoidea* presented the largest herbivore guild and the highest herbivory rates, mainly in the driest and coldest period of the year. The three species showed evidence of escape characteristics as a defense against herbivory. Sepals bearing oil-resin-secreting trichomes in *C. catharticoidea* and *C. cathartica* were positive and significantly relevant for the defense against herbivory in buds and early-developing fruits. The three species had a decrease in reproductive success due to the interaction with florivores and granivores, however, this decrease was statistically significant only for *C. catharticoidea*.

Introdução

A herbivoria é uma interação ecológica entre plantas e animais na qual os animais alimentam-se das plantas, constituindo uma relação antagonista (Del-Claro, 2012). Estima-se que tal relação tenha surgido há pelo menos 300 milhões de anos (Labandeira, 2002), servindo de ponto de partida coevolutivo para o surgimento de relações mutualísticas como a polinização (Del-Claro, 2012). Por serem pequenos, capazes de voar e possuírem ciclos de vida curtos, insetos certamente foram um dos primeiros grupos a explorar os benefícios da herbivoria (Del-Claro, 2012). Esse tipo de relação inseto-planta perdura por milhões de anos e ainda hoje há grande riqueza de espécies de insetos herbívoros e estratégias de defesas nas plantas atacadas

por eles.

O passar de milhões de anos de coevolução entre plantas e seus herbívoros levaram ao surgimento de herbívoros especializados, como também de estratégias defensivas complexas contra a herbivoria (Pilson, 2000; Cariveau *et al.*, 2004; Parachnowitsch & Caruso, 2008; Johnson *et al.*, 2015). Existem ao menos três categorias de resposta à herbivoria em plantas: 1- “escape”, que determina as chances das plantas de serem encontradas por herbívoros (florescer em momentos livres da presença de herbívoros); 2- “defensivas”, que envolvem características que determinam o quanto de tecido vegetal será perdido pela herbivoria (químicas – compostos secundários; físicas – espinhos e tricomas secretores; biológicas – atrativos de predadores de herbívoros); 3- “de tolerância”, que envolvem características que permitem às plantas manterem seu *fitness* apesar da herbivoria (Marquis, 2012).

Qualquer parte do corpo de uma planta pode servir de alimento para um herbívoro, incluindo as partes reprodutivas (Lima *et al.*, 2010; McCall & Irwin, 2006; Steets *et al.*, 2006; Hulme & Benkan, 2002; Banerjee, 1987; Parkin, 1940). A herbivoria em flores, denominada florivoria (Del-Claro, 2012), ocorre tanto na fase de botão, quanto no período de abertura da flor e pode reduzir o sucesso reprodutivo de maneira direta, quando os tecidos florais são consumidos, e/ou de maneira indireta, quando o consumo dos tecidos florais ou vegetativos impacta no display floral afetando a atratividade de polinizadores e conseqüentemente a polinização (Haas & Lortie, 2020; Söber *et al.*, 2010; McCall & Irwin, 2006; Krupnic *et al.*, 1999). Abelhas, um dos principais grupos de polinizadores, exemplificam esse caso, uma vez que tendem a evitar flores que apresentam pétalas e/ou estames com danos (Krupnic *et al.*, 1999). Além disso, possíveis adaptações fenológicas nas plantas contra a herbivoria são limitadas, pois mudanças no período de floração podem afetar o encontro temporal entre flores e polinizadores (Brody, 1997) levando à limitação polínica e conseqüentemente à redução do sucesso reprodutivo (Freitas *et al.*, 2010;

2

Knight *et al.*, 2006; Ashman *et al.*, 2004). A herbivoria em sementes, também conhecida como granivoria, pré e pós dispersão, é outro tipo importante de herbivoria em estruturas reprodutivas que pode impactar diretamente o sucesso reprodutivo de uma planta atuando sobre o recrutamento de novos indivíduos (Zwolak & Crone, 2012; Hulme & Benkman, 2002). Assim sendo, a herbivoria em estruturas reprodutivas tem grande influência sobre a reprodução das plantas, principalmente quando flores, frutos e sementes são os alvos dos herbívoros (Hulme & Benkan, 2002; Krupnic *et al.*, 1999).

Chamaecrista (L) é um dos maiores gêneros da família Fabaceae, subfamília Caesalpinioideae, atualmente com cerca de 330 espécies distribuídas em 6 seções (Conceição *et al.*, 2009), sendo considerado um gênero monofilético (Conceição *et al.*, 2009; Irwin &

Barneby, 1981). Suas espécies historicamente dividem-se em 6 seções e algumas subseções (Irwin & Barneby 1982). A distribuição é circuntropical com maior ocorrência nas Américas, principalmente no Brasil, onde são encontradas aproximadamente 263 espécies (Flora do Brasil, 2020). O padrão de diversificação parece ter ocorrido de espécies inicialmente arbóreas presentes em florestas úmidas para arbustos ocorrentes em savanas (Conceição *et al.*, 2009).

No Brasil, *Chamaecrista* está presente em vários domínios fitogeográficos como a amazônia, mata atlântica (incluindo restigas), cerrado e os pampas (Rando & Pirani, 2011; Rodarte, 2008; Camargo & Miotto, 2004), entretanto a maioria das espécies encontram-se em áreas de campo rupestre, onde distribuem-se em populações disjuntas, porém com sobreposição interespecífica (simpatria), entre a Chapada Diamantina (BA) e a Serra do Cipó (MG) (Costa, 2007; Madeira & Fernandes, 1999; Irwin & Barneby, 1982).

Com relação às características florais, *Chamaecrista* possui flores pentâmeras, zigomorfas ou assimétricas, hermafroditas, com corola amarela, cálice verde, gineceu único, com ou sem enantiofilia, ovário monocarpelar, androceu composto por dez estames os quais possuem anteras poricidas, pólen como único recurso floral e flores polinizadas por abelhas grandes, que possuem a capacidade de vibrar as anteras promovendo assim a liberação dos grãos de pólen (Irwin e Barneby 1982). As características florais, principalmente o androceu, e o tipo de polinizador das flores de *Chamaecrista* especificam a síndrome de polinização vibrátil ou “buzz *pollination*” (Buchmann, 1983), como é chamada, sendo assim uma polinização especializada (Gottsberger & Silberbauer-Gottsberger, 1988).

Estudos sobre interações entre espécies de *Chamaecrista* e herbívoros, principalmente herbivoria de partes florais ou de frutos e sementes, têm apontado para uma estreita relação entre *Chamaecrista* e insetos da ordem Coleoptera, mais especificamente das famílias Bruchidae e Chrysomelidae (Madeira *et al.*, 2013; Cotarelli & Vieira, 2009). Nascimento & Dell-Claro (2007)

3

também relatam a ação de herbívoros florais em *Chamaecrista*, especialmente coleópteros Burpestidae (*Agrilus* sp., *Tetragonoschema* sp.), que se alimentam das pétalas. As espécies de *Chamaecrista* são diversas com relação às estratégias fenológicas reprodutivas, variando desde contínuas até anuais (Costa, 2007; Madeira e Fernandes, 1999; Newstrom *et al.*, 1974). As diferentes estratégias fenológicas podem significar, entre outros fatores, baixa limitação filogenética ao nível de gênero e adaptações às condições bióticas e abióticas locais, em comunidades com sobreposição de espécies de *Chamaecrista* (Costa, 2007; Madeira e Fernandes, 1999). Entre as condições bióticas destacam-se a competição por polinizadores e a herbivoria (Vilela *et al.* 2014; Cotarelli & Vieira, 2009; Costa, 2007). Nectários extraflorais e

tricomas secretores de óleo-resina são estruturas reconhecidamente atuantes contra a herbivoria em espécies de *Chamaecrista* (Nascimento & Del-Claro, 2008; Simão, 2005). Nectários extraflorais funcionam como atrativos para formigas, as quais executam a defesa da planta (Francino, 2010; Nascimento & Del-Claro, 2010) enquanto que tricomas secretores de óleo-resina dificultam o acesso de herbívoros aos tecidos vegetais, dificultando o seu consumo (Meira *et al.*, 2014; Simão, 2005).

Para o presente estudo foram selecionadas três espécies de *Chamaecrista* ocorrentes no Parque Estadual do Ibitipoca: *Chamaecrista brachystachya* (Benth.) Conc., L.P. Queiroz & G.P. Lewis, *Chamaecrista cathartica* var. *cathartica* (Mart.) H.S. Irwin & Barneby var. *cathartica* e *Chamaecrista catharticoides* (H.S. Irwin & Barneby) H.S. Irwin & Barneby. As três espécies são endêmicas do Brasil (Filardi *et al.*, 2014).

As espécies em foco constituem um importante modelo para estudos envolvendo fenologia reprodutiva e interações com herbívoros e polinizadores uma vez que: (i) ocorrem em simpatria no PEIB; (ii) exibem variação de padrões fenológicos (estratégias de floração e frutificação dos tipos anual, subanual e contínua), hábito, distribuição e habitat; (iii) são unicamente polinizadas por abelhas vibratórias; (iv) diferem quanto à presença de estruturas defensivas: *Chamaecrista catharticoides* e *C. cathartica* têm tricomas secretores por toda planta; e *C. brachystachya* tem nectários extraflorais.

Este trabalho teve como objetivo estudar três espécies de *Chamaecrista* no Parque Estadual do Ibitipoca, MG, relacionando a atuação das estruturas de defesa das espécies (nectários extraflorais ou tricomas secretores), dados de fenologia reprodutiva, polinização e herbivoria de partes reprodutivas afim de compreender a influência das interações inseto-planta no sucesso reprodutivo das espécies.

As principais questões que nortearam o trabalho foram: (i) As diferentes estratégias fenológicas apresentam relação com os índices de herbivoria e riqueza de herbívoros? (ii) A

4

espécie com maior período de floração mostra maior riqueza de herbívoros e na flutuação dos índices de herbivoria, em função de possíveis variações na intensidade da floração e na sazonalidade do clima ao longo do ano? (iii) Os tricomas secretores de óleo-resina apresentam efetividade contra a herbivoria? (iv) A herbivoria nas espécies estudadas afeta positiva ou negativamente o sucesso reprodutivo das mesmas?

2- Materiais e Métodos

2.1- Espécies estudadas

Chamaecrista brachystachya (Benth.) Conc., L.P. Queiroz & G.P. Lewis, um arbusto

medindo entre 1 e 2 metros, ocorre nos estados de Pernambuco, Bahia, Sergipe e Minas Gerais (Filardi *et al.*, 2014). Esta espécie é citada para campos rupestres ao norte da Cadeia do Espinhaço (Filardi *et al.*, 2014) e para a Serra da Mantiqueira, próxima à Serra Negra e próxima à área de estudo (Salimena *et al.*, 2013), no entanto no PEIB ela ocorre em ambientes próximos a margens de rios e cachoeiras. *Chamaecrista brachystachya* é a única espécie que possui nectários extraflorais neste estudo e pertence à seção baseophyllum (Costa, 2006).

Chamaecrista cathartica var. *cathartica* (Mart.) H.S.Irwin & Barneby var. *cathartica* é um subarbusto medindo entre 0,5 e 1 metro de altura, ocorre nos estados da Bahia, Goiás, Minas Gerais, São Paulo, e Paraná, em ambientes de caatinga e cerrado. Esta variedade ocupa diferentes formações campestres, sendo predominante em campos rupestres (Filardi *et al.*, 2014; Irwin & Barneby, 1982). No PEIB ocorre próximo a ou em bordas florestais.

Chamaecrista catharticoides é um arbusto medindo entre 1,5 e 2,5 metros, tem distribuição mais restrita ocorrendo principalmente em áreas de campo rupestre no estado de Minas Gerais (Flora do Brasil, 2020). *Chamaecrista cathartica* e *Chamaecrista catharticoides* possuem tricomas secretores de óleo resina por todo o corpo e fazem parte da seção *absus* (Costa, 2006).

2.2 - Área de estudo

A pesquisa foi realizada no Parque Estadual do Ibitipoca (PEIB), sudeste do Estado de Minas Gerais, Brasil, entre os municípios de Santa Rita de Ibitipoca e Lima Duarte (21°40' - 21°44'S e 43°52' - 43°55'W). O Parque Estadual do Ibitipoca faz parte do complexo da Mantiqueira (Filardi *et al.* 2014) e apresenta um mosaico vegetacional onde predominam os campos rupestres (Filardi *et al.*, 2014; Alves & Kolbek, 2010; Rapini *et al.*, 2008; Andrade & Souza, 1995; Giuliatti & Pirani, 1987), sendo considerado uma área de extrema importância

5

biológica (Silveira *et al.*, 2015). A vegetação do parque apresenta um mosaico que se divide em tipos distintos de fitofisionomias, onde predomina o campos rupestre e devido às características geográficas, altitudinais e climáticas estão no domínio térmico tropical e na faixa altitudinal supermontana (Oliveira *et al.*, 2013).

Nas dependências do parque, *C. brachystachya* ocorre com indivíduos próximos entre si, na encosta oeste da Cachoeira dos Macacos próximo ao curso d'água; *C. cathartica* ocorre de forma dispersa entre as proximidades do Centro de visitantes até cerca de 400m ao longo da trilha da Lombada; *C. catharticoides* ocorre com maior frequência em dois pontos do Circuito das Águas (Trilha da Cachoeira dos Macacos), porém indivíduos isolados podem ser encontrados em outros pontos do circuito e nas proximidades do restaurante até o Centro de visitantes (Fig.1)

6

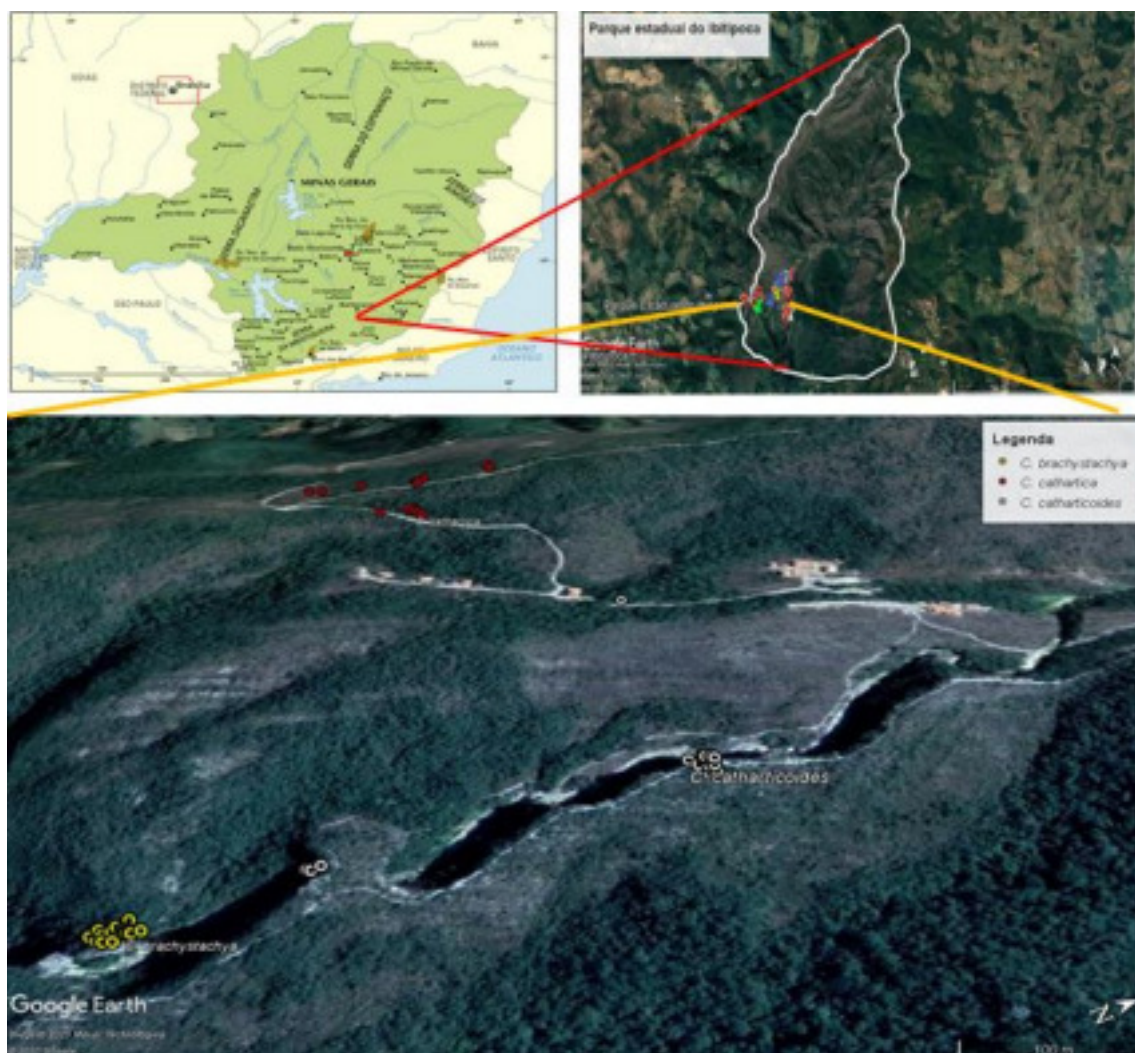


Figura 1: Parque Estadual do Ibitipoca (PEIB), Minas Gerais, Brasil. (a) Mapa do estado de Minas Gerais; (b) O Parque e seu entorno; (c) Localização de indivíduos das três espécies no PEIB. *Chamaecrista brachystachya* (círculos amarelos); *Chamaecrista cathartica* (círculos vermelhos); *Chamaecrista catharticoides* (círculos brancos). Fonte: <http://maps.google.com/>.

O clima da região é do tipo Cwb: mesotérmico úmido, com verões amenos e invernos frios e secos (Alvares *et al.* 2014) e precipitação anual média de 1.532mm e a temperatura média de 18,9°C (CETEC, 1983). O regime de precipitação apresenta ciclo bem definido, com verão chuvoso e inverno seco, sendo junho, julho e agosto os meses mais secos e novembro, dezembro e janeiro os mais chuvosos. Os meses que apresentaram déficit hídrico foram maio a julho em 2018 e maio a agosto em 2019, sendo que julho de 2019 foi o mês com menores índices de pluviosidade total (4,7mm) Fonte: INMET – Estação – 83692, Juiz de Fora, MG (aproximadamente 100 km da área de estudo) (Fig.2).

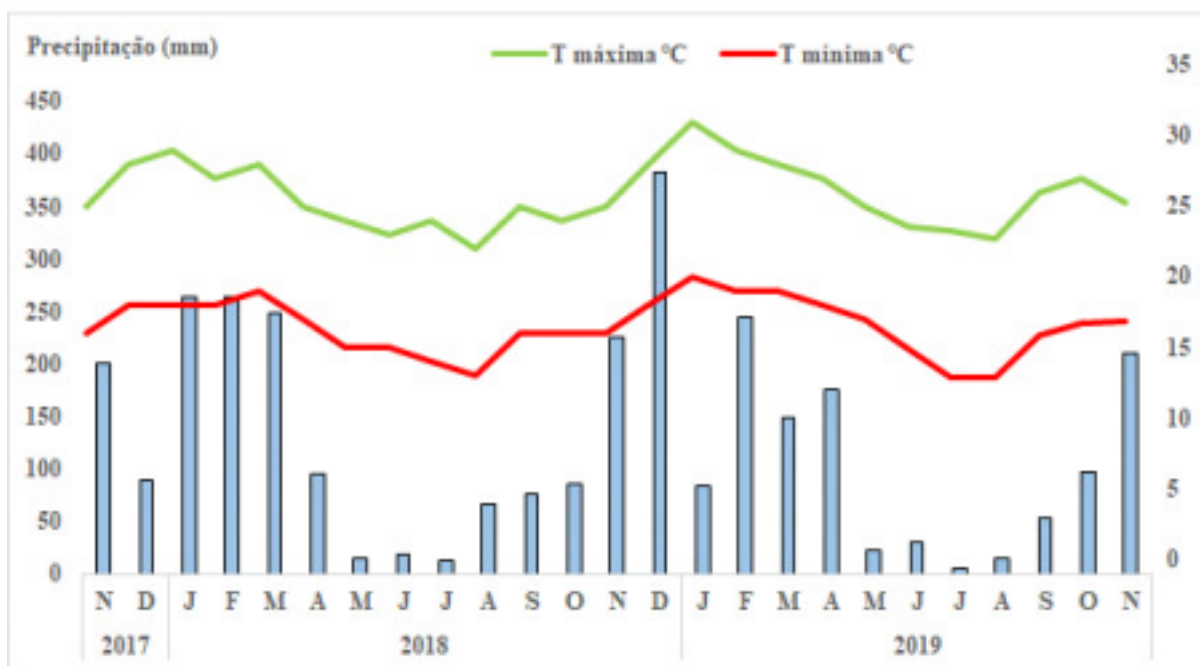


Figura 2: Dados climáticos para a região de Juiz de Fora entre os meses de novembro 2017 e novembro 2019. Fonte: INMET – Juiz de Fora.

2.2 - Fenologia

Para os estudos fenológicos foram marcados 20 indivíduos de cada espécie e acompanhados mensalmente entre os meses de novembro/2017 a novembro/2019, adotando-se a proposta de Fournier & Charpantier (1975) de que a amostra deve ser maior que cinco indivíduos para cada espécie. Foram acompanhadas as fenofases reprodutivas de floração (botões e flores) e de frutificação (frutos em desenvolvimento - verdes e frutos em dispersão - maduros).

O percentual de atividade (% atividade), método que considera a presença e ausência dos eventos fenológicos, indica a porcentagem de indivíduos que está manifestando determinada fenofase num determinado mês (Bencke & Morrelatto, 2002). O percentual de atividade também estima a sincronia entre indivíduos, levando em conta que quanto maior o número de indivíduos manifestando uma mesma fenofase, maior é a sincronia da fenofase na população (Bencke & Morellato, 2002). O percentual de atividade foi calculado pela fórmula:

$$\% \text{ Atividade} = (\sum \text{ indivíduos manifestando o evento} \times 100) / N.$$

Para o cálculo da intensidade dos eventos fenológicos (fenofases), utilizou-se uma escala semi-quantitativa (Fournier, 1974 modificada por Bianchini *et al.*, 2006), de acordo com a intensidade do evento no indivíduo, representada por quatro categorias: 0 – ausência do evento;

1 – evento com baixa intensidade (1 a 33% dos ramos manifestando o evento); 2 – evento com média intensidade (34 a 66% dos ramos manifestando o evento); 3 – evento com alta intensidade (67 a 100% dos ramos manifestando o evento). Os dados foram obtidos por avaliações visuais baseadas proporcionalmente à quantidade de flores, botões e frutos por indivíduo. Para o cálculo da intensidade da fenofase, os dados semi-quantitativos foram organizados em planilhas do Excel 2017 e calculado o percentual de intensidade para cada mês, da seguinte maneira (Fournier, 1974): soma de todos os valores semi-quantitativos mensais (\sum Fournier), dividido pelo valor máximo dado para a categoria (=3) e multiplicado pelo número total de indivíduos (N), utilizando a seguinte fórmula: **% intensidade = (\sum Fournier / 3 x N) x 100.**

Os padrões de floração e frutificação observados foram classificados quanto à frequência: contínua – floração durante todo o ano; anual – um episódio de floração por ano; subanual – um episódio de floração ao longo de alguns anos, de acordo com Newstrom *et al.* (1994).

Foi testada a correlação entre as fenofases (emissão de botões, floração, frutos verdes e frutos maduros), a partir dos índices de intensidade, e os fatores climáticos (médias mensais de temperatura máxima e de temperatura mínima e pluviosidade total mensal), através da análise de correlação de Spearman (r) e significância de 0,05 (Statistica 7.1- 2005).

2.3 - Biologia floral

Para melhor embasar os estudos de polinização e florivoria, flores de ambas as espécies foram analisadas no campo durante todo o período de antese, a fim de determinar horário de abertura, longevidade e possíveis modificações na estrutura floral ao longo do período de atividade.

Trinta flores de *C. catharticoides* e *C. brachystachya* e *C. cathartica* foram coletadas, escolhidas entre cerca de 15 indivíduos, para medição e caracterização das pétalas. A proporção dos morfos para enantioestilia foi analisada no campo por contagem de 10 flores em 5 indivíduos em *C. brachystachya* e *C. catharticoides* e o total de flores disponíveis em indivíduos de *C. cathartica* totalizando cerca de 10 indivíduos. A terminologia utilizada para classificar as pétalas das flores foi a de Costa (2007).

Flores foram coletadas para a pesquisa de osmóforos a partir do método de imersão em solução de vermelho neutro em diluição de 1:1000 (Vogel, 1990). A percepção de odores florais foi feita a partir de flores frescas colocadas em frascos de vidro, mantidos tampados por cerca de 30 minutos para melhor concentração do odor; partes florais (pétalas, estames e gineceu)

testadas separadamente para identificar possíveis áreas particulares de secreção de odor (Dafni, 1992).

2.4 – Interações insetos - planta

A avaliação das interações insetos/plantas foi feita mensalmente ao longo dos anos de estudo e também através da observação direta destinada unicamente a esse objetivo. As observações diretas foram feitas em meses de maior atividade de floração e frutificação (3-5 horas por mês) tendo como foco os indivíduos mais floridos da população. O comportamento dos insetos visitantes foi cuidadosamente acompanhado e descrito, para posterior classificação da interação. No caso dos herbívoros, foram analisadas as estruturas que esses animais danificam.

Os insetos foram classificados em quatro categorias: **Polinizadores** – visitantes com capacidade de vibrar as anteras fazendo a retirada legítima de pólen; **Furtadores** – visitantes que roubam pólen sem danificar as anteras ou outras estruturas florais; **Herbívoros** – visitantes que se alimentam das estruturas florais, frutos e sementes; **Predadores** – visitantes que atacam outros visitantes.

A frequência de interações observadas no campo, ao longo dos meses, foi classificada da seguinte forma: **3 – Muito presente** (acima de 2 indivíduos presentes ao mesmo tempo por todo o dia); **2 – Presença moderada** (até 2 indivíduos presentes ao mesmo tempo em grande parte do dia); **1 – Pouco presente** (indivíduos vistos esporadicamente naquele mês); **0 - Ausente**. Os dados foram expressos em tabelas.

2.4.1 - Herbivoria das partes reprodutivas

A herbivoria foi registrada mensalmente nas fases de botão e flor (florivoria) e frutos verdes e maduros, tendo como foco a análise do ataque às sementes (granivoria). Os resultados obtidos foram plotados em gráficos comparativos para os quatro itens supracitados, onde foram representados por porcentagem a cada mês. Como índice de herbivoria utilizamos a quantidade de estruturas reprodutivas danificadas sobre o número total de estruturas avaliadas.

Botões foram coletados e levados ao laboratório para abertura e análise de sinais de herbivoria ou presença de herbívoros em seu interior. Os herbívoros encontrados foram identificados por especialistas dos respectivos grupos taxonômicos, sempre que possível, e apresentados em tabela com a frequência e a espécie em que ocorreu. As análises foram feitas

entre março de 2018 e agosto de 2019.

As flores foram analisadas em campo na busca por indícios de herbivoria ou presença de possíveis herbívoros em seu interior. Quando possível, flores danificadas foram marcadas e acompanhadas para a verificação da ocorrência de frutificação após a herbivoria. As partes florais danificadas por herbivoria foram contadas e apresentadas em tabela. As análises foram feitas entre dezembro de 2017 e agosto de 2019.

Frutos verdes e maduros foram coletados e levados ao laboratório para abertura, contagem e análise de possíveis granívoros. Quando encontrados dentro dos frutos, estes animais foram colocados em placas de Petri e mantidos vivos para completarem seu desenvolvimento quando fases larvais, ou até se dispersarem do fruto quando fases adultas. Adultos foram identificados por especialistas dos respectivos grupos taxonômicos sempre que possível. As análises foram feitas entre novembro de 2017 e agosto de 2019.

Os animais presentes em botões, frutos verdes e frutos maduros coletados tiveram sua frequência calculada a partir de método análogo à frequência de visitantes observados no campo: **3 – Muito presente** (animal presente em mais de 66% das unidades reprodutivas); **2 – Presença moderada** (animal presente em 33% a 66% das unidades reprodutivas); **1 – Pouco presente** (animal presente em menos de 33% das unidades reprodutivas); **0 – Ausente**.

2.4.2 Papel dos tricomas secretores das sépalas contra a herbivoria

Para estimar o papel dos tricomas secretores das sépalas como inibidores da herbivoria dos botões em *C. cathartica* e *C. catharticoides*, dois grupos de botões intactos foram marcados com linhas coloridas: grupo 1- tiveram suas sépalas secretoras retiradas e foram mantidos expostos aos possíveis herbívoros, por um intervalo de quatro dias; grupo 2- controle (não foram manipulados). Após os quatro dias, botões de ambos os grupos foram analisados quanto à presença de danos oriundos da herbivoria. A partir das análises, os botões foram classificados em 4 categorias: **Inteiros** – aqueles que não sofreram danos; **Danificados** – sofreram algum dano oriundo de herbivoria; **Ressecados** – que estavam secos e amarronzados; **Abortados** – que caíram dos indivíduos. Esse procedimento foi repetido mensalmente entre os meses de agosto de 2018 e agosto de 2019 para *C. cathartica* (n total = 105) e *C. catharticoides* (n total = 393).

Paralelamente, o sucesso reprodutivo dos botões marcados foi acompanhado no mês seguinte para estimar a relevância das sépalas secretoras para a defesa contra a herbivoria na pós antese,

fruto.

O efeito da remoção das sépala dos botões florais na proporção de botões predados e de frutos formados, em duas espécies de plantas, foi avaliado através de um modelo linear generalizado. Em ambos os modelos gerados (modelo 1 para avaliar a predação em botões e modelo 2 para avaliar formação de frutos) nós utilizamos os tratamentos (dois níveis: com e sem sépala) e a espécie de planta (dois níveis: *C. cathartica* e *C. catharticoides*) como fatores fixos.

A presença (1) ou ausência (0) de predação em botões e a presença (1) ou ausência (0) de frutos formados foram utilizadas como variáveis respostas, para os modelos 1 e 2 respectivamente. Para rodar os modelos nós utilizamos a função glm, família binomial e link logit. Após rodar os modelos nós realizamos um pós-test, utilizando a função lsmeans do pacote lsmeans, com o objetivo de avaliar as diferenças entre os distintos níveis das variáveis tratamento e espécies. Todas as análises foram realizadas no software R versão 3.5.3.

2.5 Proporção fruto flor

O sucesso reprodutivo foi estimado através da marcação ao acaso, mensal de flores para acompanhamento no mês seguinte da formação de frutos. O número de flores total foi variável para as três espécies (*C. brachytachya* n=167, *C. cathartica* n=232, *C. catharticoides* n=830), de acordo com a disponibilidade entre os indivíduos. Paralelamente, para avaliar se flores danificadas mantinham alguma possibilidade de formar frutos, algumas flores foram marcadas com linha de cores diferentes para flores danificadas e inteiras. Entre as flores danificadas foram marcadas somente as que mantinham o gineceu. Foi testada a correlação entre as proporções fruto/flor obtidas mensalmente ao longo do período de estudos e a quantidade de herbivoria registrada no mês anterior, através da análise de correlação de Spearman (r_s) (Statistica 7.1-2005).

O material testemunho foi depositado no herbário do Museu Nacional/UFRJ.

3 - Resultados

3.1 – Fenologia da floração

Chamaecrista brachystachya e *C. cathartica* apresentaram floração anual e regular, concentrada no verão e no verão/outono, respectivamente; *C. catharticoides* apresentou floração contínua, com maior intensidade no verão (Figs. 3, 4).

Em *C. brachystachya* a floração teve duração intermediária (2 a 4 meses) estendendo-se

de dezembro/2017 a março/2018 (com picos de atividade de 37% e de intensidade de 14% em março) e de janeiro a fevereiro/2019 (com picos de atividade de 59% e de intensidade de 35% em fevereiro) (Fig. 4). Nessa espécie observou-se descontinuidade no período de floração de 2018/2019 (Fig. 3).

Em *C. cathartica* a floração também apresentou duração intermediária (5 meses), estendendo-se de janeiro a maio nos dois anos de estudo (Figs. 3, 4). Nos dois períodos reprodutivos de *C. cathartica* observou-se menores percentuais de atividade e de intensidade de flores em relação aos percentuais de emissão de botões (Fig. 4). Nesta espécie, os percentuais de atividade e de intensidade da floração foram muito baixos, não ultrapassando, respectivamente, 32% e 14% em março de 2018 e 27% e 2% em março/ 2019 (Fig. 4).

A floração em *C. catharticoides* foi contínua ao longo dos anos de estudo, com altos percentuais entre outubro e maio, os quais atingiram 100% de atividade e 37% de intensidade em janeiro de 2018 e março de 2019, respectivamente (Figs. 3, 4). No inverno, somente *C. catharticoides* estava florescendo, embora com índices de atividade e intensidade mais baixos do que no verão, a saber 10% e 3% em agosto dos dois anos (Fig. 4). Assim como em *C. cathartica*, houve redução dos percentuais de atividade e de intensidade da floração em relação à fenofase de emissão de botões (Fig. 4). Ocorreu sobreposição de florescimento entre as três espécies no verão, precisamente nos meses de janeiro, fevereiro e março/2018 e janeiro e fevereiro/2019, período considerado chuvoso (Fig. 3).

13

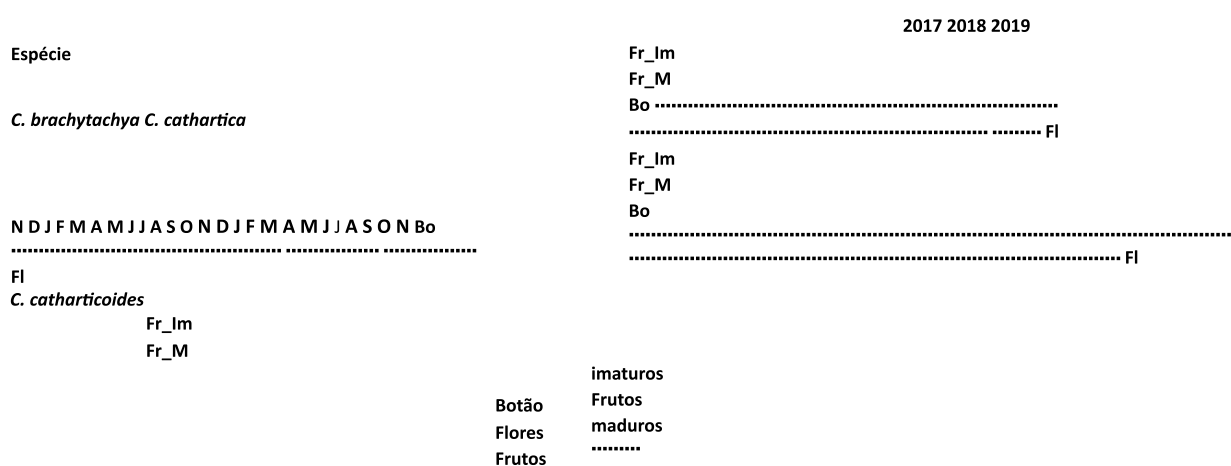


Figura 3: Fenologia reprodutiva de *Chamaecrista brachystachya*, *Chamaecrista cathartica* e *Chamaecrista catharticoides* entre os meses de novembro de 2017 e novembro de 2019, no Parque Estadual do Ibitipoca, Minas Gerais, Brasil. Fenofases: botões (**Bo**), flores (**Fl**), frutos imaturos (**Fr-Im**) e frutos maduros (**Fr-M**).

14

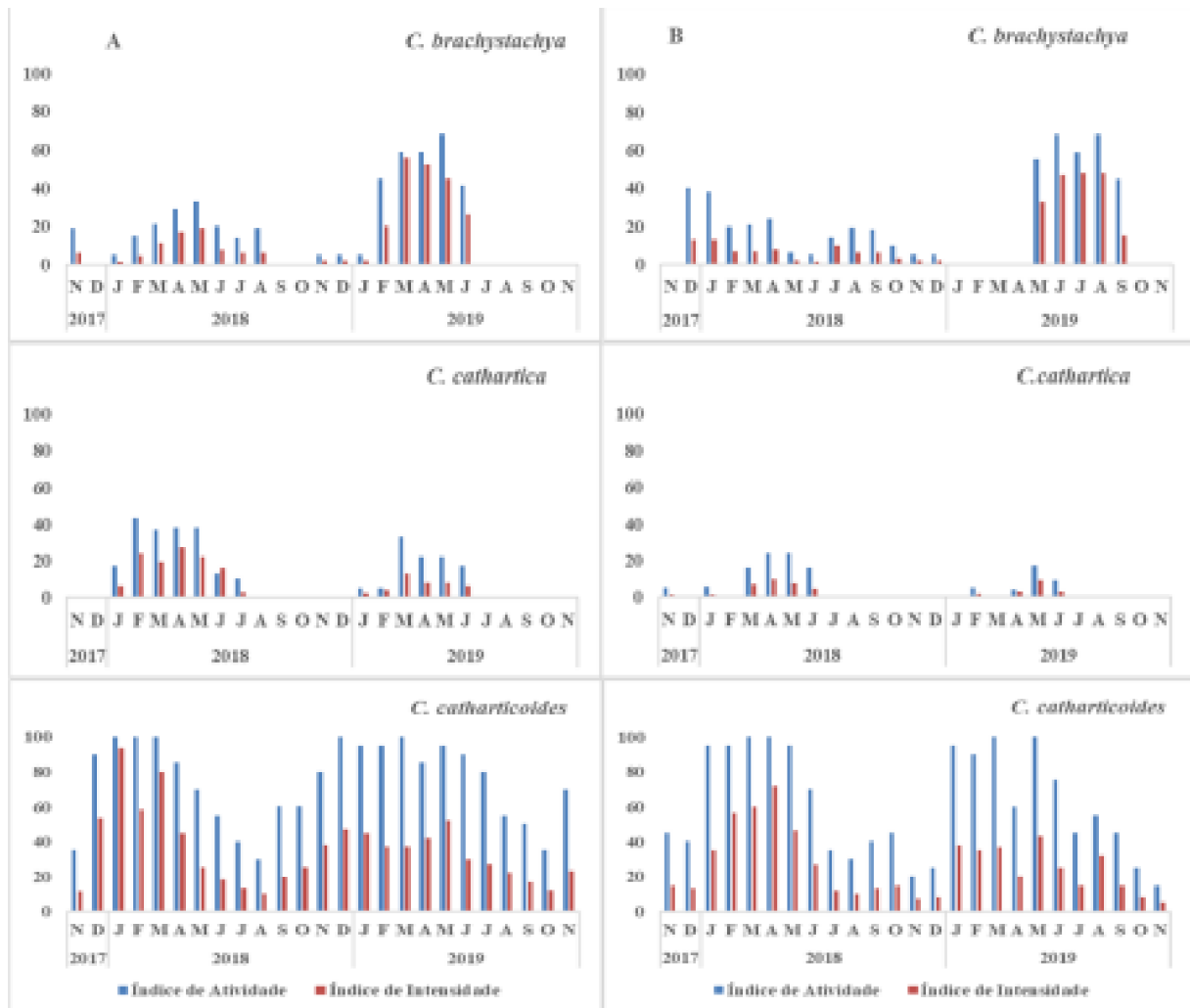


Figura 4: Percentuais de atividade (linha azul) e de intensidade (linha vermelha) das fenofases de emissão de botões (A, C, E) e flores (B, D, F) de *Chamaecrista brachystachya*, *Chamaecrista cathartica* e *Chamaecrista catharticoides* e entre novembro de 2017 e março de 2018, no Parque Estadual do Ibitipoca, Minas Gerais, Brasil.

3.1.2 Fenologia da frutificação

O período de desenvolvimento dos frutos de *C. brachystachya* foi de janeiro a agosto de 2018 e novembro a junho 2018/2019; em *C. cathartica* ocorreu entre os meses de janeiro a julho nos dois anos de estudo. Os maiores percentuais de atividade e de intensidade desta fenofase ocorreram em março, abril e maio, mas não ultrapassaram 68% e 56% em *C. brachystachya*, e 43% e 27% em *C. cathartica*, respectivamente. Para *C. brachystachya* houve maiores picos de atividade e de intensidade no ano de 2019 (Figs. 3, 5).

Frutos em desenvolvimento foram registrados durante todo o período de estudo em *C. catharticoides*, com percentuais de atividade e de intensidade que chegaram a 100% e 93%,

respectivamente, em janeiro/2018, período quente e chuvoso (Figs. 3, 5). Observou-se queda

dos percentuais analisados durante o inverno, chegando a apenas 30% (atividade) e 10% (intensidade) em agosto de 2018.

Chamaecrista brachystachya liberou sementes por quase todo o período avaliado, com exceção dos períodos de janeiro a abril e outubro e novembro de 2019. Os períodos com maiores percentuais de atividade e de intensidade variaram entre os anos, a saber, dezembro/2017 (40% e 13%, respectivamente) e agosto/2019 (68% e 48%, respectivamente) (Fig. 5).

Chamaecrista cathartica liberou sementes nos meses de janeiro a junho, verão/outono, sempre com baixos percentuais de atividade e de intensidade. Valores máximos de 24% e 10%, respectivamente, foram registrados em abril de 2018 (Figs. 3, 5).

O período de liberação das sementes foi contínuo para *C. catharticoides*, em geral com altos percentuais de atividade e de intensidade, tendo-se registrado valores máximos em abril de 2018 (100% e 72%) e valores mínimos em novembro de 2019 (15% e 5%) (Fig. 5).

16

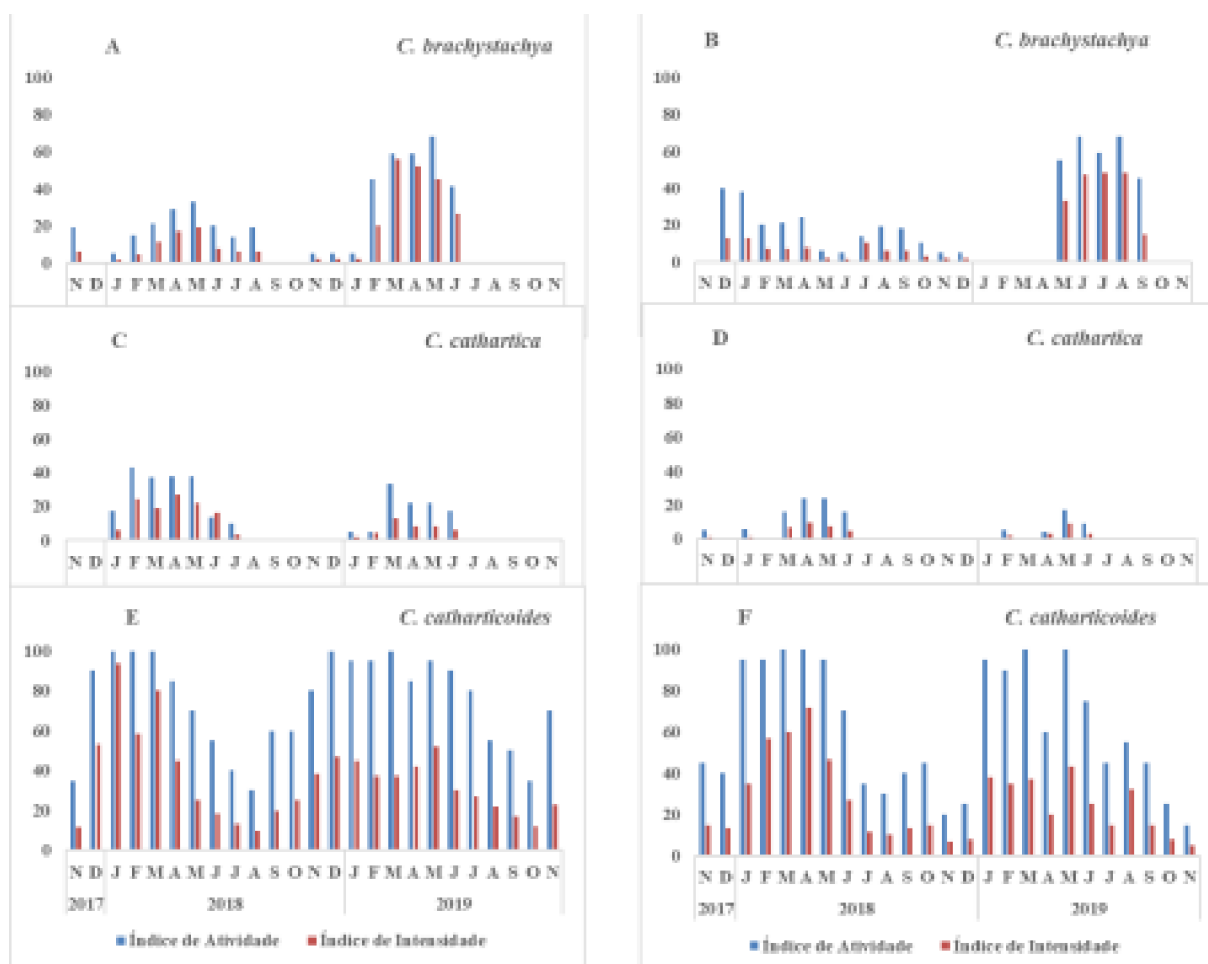


Figura 5: Percentuais de atividade (linha azul) e de intensidade (linha vermelha) (Fournier) das fenofases de frutos verdes (A, C, E) e frutos maduros (B, D, F) de *Chamaecrista brachystachya*, *Chamaecrista cathartica* e *Chamaecrista catharticoides*, entre novembro de 2017 e março de 2018, no Parque Estadual do Ibitipoca, Minas Gerais, Brasil.

Para todas as espécies estudadas houve correlação positiva significativa entre a intensidade de

emissão de botões e temperaturas máxima e mínima e pluviosidade total (Tab. 1). A intensidade da floração e a intensidade de frutos maduros de *Chamaecrista catharticoides* também apresentaram correlação positiva significativa com os mesmos parâmetros climáticos (Tab. 1). Para desenvolvimento de frutos (frutos verdes) só foi observada correlação negativa significativa entre *C. brachystachya* e a temperatura mínima (Tab. 1).

17

Tabela 1: Índices de correlação de Spearman (para $p < 0.05$), obtidos entre intensidade das fenofases (botões, flores, frutos verdes e frutos maduros) e fatores abióticos Temperaturas máxima e mínima ($^{\circ}\text{C}$) e Pluviosidade (mm) das espécies *Chamaecrista brachystachya*, *Chamaecrista cathartica* e *Chamaecrista catharticoides*, no período de novembro de 2017 a novembro de 2019, no Parque Estadual do Ibitipoca, Minas Gerais, Brasil.

Botões

Pluviosidade T. máxima T. mínima

C. brachystachya 0,53 0,58 0,54

C. cathartica 0,51 0,73 0,61

C. catharticoides 0,49 0,5 0,49

Flores

C. brachystachya -0,35 -0,28 -0,09

C. cathartica -0,19 -0,15 -0,31

C. catharticoides 0,79 0,65 0,55

Frutos verdes

C. brachystachya -0,39 -0,48 -0,39

C. cathartica -0,01 0,09 0

C. catharticoides 0,08 0,4 0,27

Frutos maduros

C. brachystachya 0,01 0,17 0,01

C. cathartica 0,09 0,24 0,08

C. catharticoides 0,69 0,7 0,73

3.2. Biologia floral

As espécies estudadas apresentam hábito arbustivo, com 1 a 2,5 m de altura em *C. brachystachya* e *C. catharticoides*, ou subarbustivo, com 0,5 a 1 m de altura em *C. cathartica*. As folhas são compostas, com folíolos glabros em *C. brachystachya* ou com tricomas secretores

nas folhas jovens em *C. catharticoides* e *C. cathartica*. Em *C. brachystachya* nectários extraflorais estão presentes nas raques, tanto na junção entre os folíolos como também em áreas livres (Fig. 6).

18



Figura 6: Espécies estudadas no Parque Estadual do Ibitipoca, Minas Gerais, Brasil. Hábito de *Chamaecrista brachystachya* (A) e o nectário extrafloral (B); hábito de *Chamaecrista catharticoides* (C); hábito de *Chamaecrista cathartica* (D) e tricomas secretores de *C. catharticoides* (E).

As flores são pentâmeras, assimétricas e disponibilizam apenas pólen como recurso floral. Não exalam odor perceptível e não foi observada reação que sugerisse presença de osmóforos no teste do vermelho neutro. No entanto, em *C. catharticoides*, as folhas jovens dos

apicais exalam odor percebido à curta distância da planta e em *C. cathartica* também há odor em tais meristemas, porém não perceptível a longa distância.

As flores iniciam a antese ao longo de todo o dia e o período de atividade prolonga-se por cerca de dois dias; após esse período as pétalas fecham-se, permanecendo assim durante o início do desenvolvimento dos frutos.

As sépalas são arredondadas e glabras em *C. brachystachya*; em *C. cathartica* e *C. catharticoides* elas são elípticas, se sobrepõem na fase de botão e apresentam tricomas secretores em quantidade variável de acordo com a posição da sépala nessa fase (sépalas com maior área de superfície em contato com o meio externo têm maior área de superfície coberta por tricomas).

As pétalas são amarelas, quatro externas e uma interna, diferenciadas na forma e aqui chamadas: plataforma, maior, lateral direita e lateral esquerda; a quinta pétala, interna, apresenta maior grau de diferenciação (Fig. 7). Em *C. brachystachya* ela envolve parcialmente os estames, sendo denominada de pétala falcada. Em *C. cathartica* e *C. catharticoides*, a quinta pétala também envolve parcialmente os estames e enrola-se em direção ao ápice, formando um tubo que se abre em posição de oposição ao gineceu (Fig. 7), sendo denominada pétala tubular.

Os dez estames, amarelos, centrais e indiferenciados, têm anteras poricidas; em *C. brachystachya*, algumas anteras apresentam poro direcionado para a pétala curvada; em *C. cathartica* e *C. catharticoides*, os estames são pilosos (tricomas não secretores) e algumas anteras apresentam poro envolvido pela pétala tubular (Fig. 7).

Gineceu monocarpelar, verde em *C. brachystachya* e verde a amarelado em *C. cathartica* e *C. catharticoides*; ovário súpero, com superfície externa pilosa em *C. cathartica* e *C. catharticoides*. As três espécies apresentam enantiostilia do tipo monomórfica, com proporção 1:1 entre flores destrógiras e levógiras nos indivíduos.

Frutos em forma de vagem; em *C. brachystachya* são glabros, contendo entre 6 e 12 sementes; em *C. cathartica* são muito pilosos (tricomas secretores), contendo entre 3 e 7 sementes; em *C. catharticoides* apresentam tricomas nas margens (não secretores) contendo entre 3 e 6 sementes.

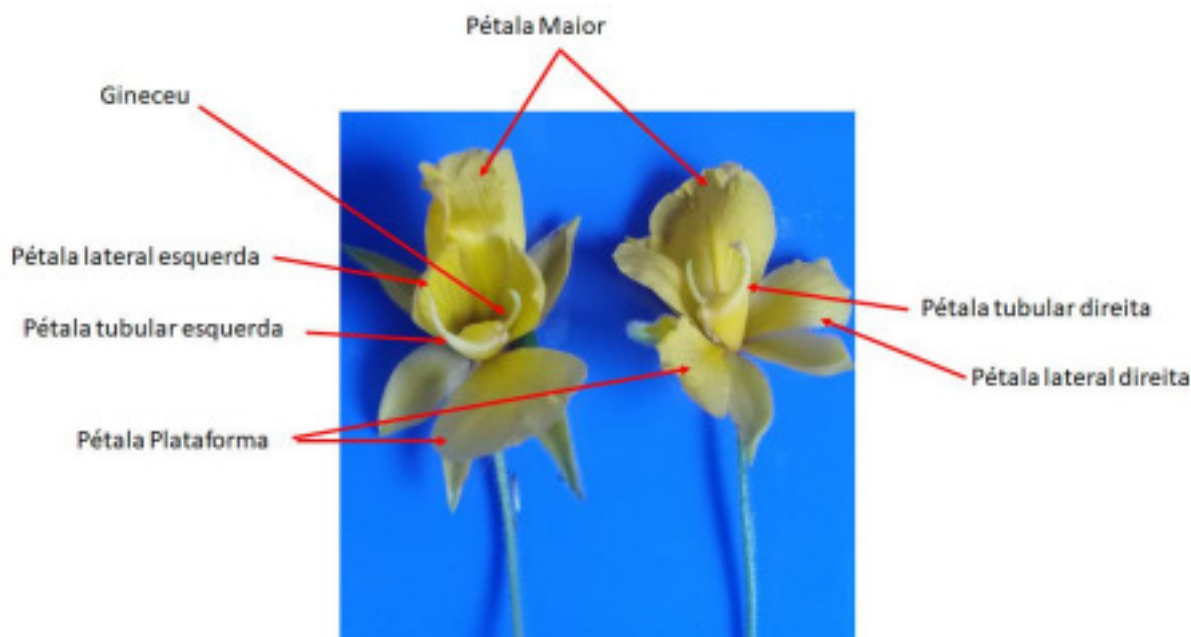


Figura 7: Detalhes da Flor de *Chamaecrista catharticoides* exemplificando a morfologia floral das três espécies e a enantiostilia.

3.3. Interações insetos /plantas

As interações variaram de mutualísticas (polinização e predação de herbívoros) a antagonísticas (pilhagem e herbivoria). Todos os interagentes foram artrópodes na fase adulta (insetos e aracnídeos) e larvas (insetos). As ordens representadas foram Coleoptera, Hemiptera, Hymenoptera, Lepidoptera, Diptera, Thysanoptera e Araneae (Tab. 2)

3.3.1 Polinização

Chamaecrista cathartica e *C. brachystachya* tiveram *Bombus morio* como único polinizador observado, ao passo que *C. catharticoides* também foi polinizada por uma espécie de Euglossini, *Centris* sp. e *Bombus* sp. (Tab. 2). O principal polinizador para as três espécies foi *Bombus morio* (Fig. 8 a). As visitas foram sempre em várias flores por indivíduo e a maioria dos indivíduos vizinhos com flores também foram visitados. Durante a visita, todos os polinizadores se seguravam nas pétalas e promoviam a vibração das anteras para a exteriorização dos grãos de pólen.

21

3.3.2 Predação de herbívoros

Predadores foram representados por aranha (Thomisidae) e vespas (s/id. 13 e s/id. 5) em *C. catharticoides* e de um hemíptero do gênero *Apiomerus* sp. em *C. cathartica* e *C. catharticoides* (Fig.8 h). Em *C. catharticoides*, a aranha amarela da família Thomisidae (aranha caranguejo) foi observada camuflada sobre a flor, também amarela, capturando uma vespa (Fig. 8). Em *C. brachystachya* uma espécie de vespa (s/id.5) foi vista fazendo furos nas pétalas de

flores com seu ferrão e esse comportamento pode estar associado à presença de uma pequena lagarta (s/id.4) que faz ninhos de seda dentro das flores. Em outro momento essa mesma espécie de vespa foi vista atacando essa lagarta fora da flor, sobre as folhas de *C. brachystachya*, o desfecho dessa interação não pôde ser acompanhado. O hemíptero *Apiomerus* sp. foi visto raspando suas pernas dianteiras na superfície de um botão com sépalas portadoras de tricomas secretores de *C. cathartica*. Após ser coletado, seu corpo estava coberto de uma substância pegajosa muito semelhante à secreção dos tricomas.

3.3.3 Pilhagem de recurso nas flores

Uma única espécie de abelha, atuou como pilhadora (s/id. 2) de pólen e esteve presente somente em *C. brachystachya* e *C. catharticoides*. Muito pequena, essa abelha mordida os ápices das anteras para alargar o poro e, assim, usar a língua para ter acesso a pequenas quantidades de grãos de pólen levados às corbículas, com auxílio das pernas.

3.3.4 Herbivoria

Os animais que atuaram como herbívoros nas espécies estudadas foram todos insetos, pertencentes a cinco ordens: Coleoptera (6), Diptera (2), Hymenoptera (1), Lepidoptera (2) e Thysanoptera (1). A herbivoria ocorreu ao longo de todo o dia e envolveu danos a botões, flores, frutos verdes e frutos maduros. Houve registro de um mesmo herbívoro em mais de uma espécie e mais de uma estrutura reprodutiva danificada por um mesmo herbívoro (Tab. 2). Alguns herbívoros destacaram-se na sua frequência e/ou no comportamento durante a herbivoria.

Trigona spinipes – Esta espécie de abelha foi o mais frequente florívoro nas flores de *C. catharticoides*, embora presente nas três espécies (Fig. 8 c, d). A visita às flores foi demorada, podendo estender-se por mais de uma hora. As visitas quase sempre resultavam em coleta de pólen; como as anteras são porcidas e esses animais não possuem a capacidade de vibrar, danificavam por inteiro as anteras para ter acesso ao recurso. Nesse processo, as anteras eram destruídas, e algumas vezes, também o gineceu e pétalas. *Trigona spinipes* danificou também botões fechados ou semiabertos, ainda que recobertos por sépalas portadoras de tricomas

22

secretores (em *C. catharticoides* e *C. cathartica*) (Fig. 8 d). Nesses botões, a abelha mastigava as sépalas e as pétalas até ter acesso às anteras e ao pólen. A visita aos botões era mais demorada do que às flores. A abelha não apresentou interesse em pétalas para coleta, já que em flores onde essas estruturas estavam entre a abelha e o pólen, foi comum vê-la mastigar as pétalas e descartá

las para fora da flor. Em *C. brachystachya*, essa abelha foi observada sendo afastada de um

botão floral pelas formigas associadas aos nectários extraflorais, presentes unicamente nesta espécie. **Coleóptero (tribo Clytrini)** – Foi registrado nas três espécies, com visitas muito demoradas às flores para consumo de pétalas e, principalmente, de anteras e grãos de pólen. Foi frequente o encontro sexual de indivíduos apenas nas flores de *C. catharticoides* (Fig. 8 b). As fêmeas chegavam primeiro às flores e começavam a se alimentar das anteras e do pólen. Nesse intervalo de tempo, um macho se aproximava e começava a copular com ela, alternando momentos de cópula e de alimentação. Outros machos vez ou outra se aproximavam e tentavam retirar o primeiro macho da posição de cópula nas costas da fêmea, promovendo pequenos toques em seu dorso, ou somente assistiam a cópula. Uma possível evidência de ovoposição dessa espécie, na flor de *C. catharticoides*, foi vista no mês de maio de 2019 (Fig. 8 b).

Coleóptero (*Sennius* sp.) - Somente *C. catharticoides* apresentou herbívoros em ambos os tipos de frutos, e o principal herbívoro registrado foi *Sennius* sp. (larvas em frutos verdes e adultos em frutos verdes e maduros). Este coleóptero também foi registrado no interior de botões de *C. cathartica*. As larvas de *Sennius* sp. permaneciam imóveis no interior dos botões e frutos em que estiveram presentes. Nos frutos encontravam-se dentro das sementes, envoltas por um muco de aparência viscosa. Indivíduos adultos ocorreram entre 1 e 3 indivíduos por fruto; voavam assim que os frutos eram abertos, possivelmente indivíduos jovens que terminaram o período de desenvolvimento larval.

Thysanoptera- Foram muito comuns em *C. catharticoides*, causando danos às anteras das flores.

Larvas de Insetos – Coleópteros em fase larval foram muito frequentes no interior dos botões das três espécies e, em geral, não deixavam vestígios externos de sua presença dentro dos botões. Em seu interior as larvas se alimentavam de todas as estruturas florais em formação e, em consequência de sua atividade, uma massa de restos de verticilos florais e fezes se formava. A larva extremamente ativa de um coleóptero (s/id.7), observada nos botões de *C. cathartica* e nos frutos de *C. catharticoides*, deslocava-se na forma de “mede palmos” e lançava uma linha de seda para deslocar-se entre superfícies em desnível. Em frutos, essa larva perfurava a semente e se alimentava dela, algumas vezes envolvendo-a com a linha de seda. Foram observados frutos com uma a três larvas, assim como frutos com mais de uma semente danificada por uma única

23

larva. Uma larva de díptera (s/id.8) esteve sempre presente em grupos de indivíduos onde alguns já se encontravam na fase de pupa. Essas larvas, que também estiveram presentes em frutos de *C. catharticoides*, tinham pouca mobilidade.

24

Tabela 2: Interações planta/inseto em *Chamaecrista brachystachya*, *C. cathartica* e *C. catharticoides*, no Parque Estadual de Ibitipoca, Minas Gerais, Brasil. Os zeros (0) mostram períodos em que a interação poderia ocorrer, ou seja botões, flores e/ou frutos presentes, mas não foi observada.

	2018	2019	Espécie	Ordem	Espécie	Visitante	Estrutura
	#						
	D	J	F	M	A	M	J
<i>C. brachystachya</i>							
Hymenoptera <i>Bombus morio</i> (Swederus, 1787) Polinizador	1	1	1	1	1	1	1
Hymenoptera s/id. 2 Pilhador	1						
Coleoptera s/id. 3 (larva) Herbivoro Botão	0	0	0	0	0	1	0
Coleoptera Clytrini Lacordaire, 1848 Herbivoro Flor	0	0	0	1	0	0	0
Hymenoptera <i>Trigona spinipes</i> (Fabricius, 1793) Herbivoro Flor	0	0	1	0	0	0	0
Lepidoptera s/id. 4 (larva) Herbivoro Flor	0	0	0	0	1	0	0
Hymenoptera s/id. 5 Predador	1						
Araneae s/id.6 Predador	1						
<i>C. cathartica</i>							
Hymenoptera <i>Bombus morio</i> (Swederus, 1787) Polinizador	1	1					
Coleoptera s/id. 7 (larva) Herbivoro Botão	0	0	0	1	0	0	0
Coleoptera <i>Senniuis</i> Bridwell, 1946 (larva) Herbivoro Botão	0	0	0	0	0	0	0
Diptera s/id. 8 (larva) Herbivoro Botão	0	0	0	0	1	0	0
Lepidoptera s/id. 9 (lagarta) Herbivoro Botão	0	0	0	0	0	0	0
Coleoptera Clytrini Lacordaire, 1848 Herbivoro Flor	0	0	0	0	0	1	0
Coleoptera Curculionidae Herbivoro Flor	1	1	1	0	0	1	0
Hymenoptera <i>Trigona spinipes</i> (Fabricius, 1793) Herbivoro Flor	0	0	1	0	0	0	0
Hemiptera <i>Apiomerus</i> Hahn, 1831 Predador	1	1	1	1	1	1	1
Hymenoptera <i>Centris</i> sp. Polinizador	1	1	1	1	1	1	1
Hymenoptera <i>Bombus morio</i> (Swederus, 1787) Polinizador	3	1	1	1	3	1	1
Hymenoptera <i>Bombus</i> sp. Polinizador	1						
Hymenoptera s/id. 2 Pilhador	1						
Coleoptera s/id. 7 (larva) Herbivoro Botão	0	0	0	1	1	1	1
Coleoptera <i>Senniuis</i> Bridwell, 1946 Herbivoro Botão	0	0	1	0	0	0	0
Diptera s/id.8 (larva) Herbivoro Botão	0	0	0	1	1	0	1
Coleoptera Clytrini Lacordaire, 1848 Herbivoro Flor	1	1	1	0	1	1	3
Coleoptera s/id. 10 (adulto) Herbivoro Flor	0	0	0	0	0	0	0
Hymenoptera <i>Trigona spinipes</i> (Fabricius, 1793) Herbivoro Flor	1	1	1	0	1	2	3
Thysanoptera s/id. 11 (adulto) Herbivoro Flor	2	2	1	1	1	0	1
Coleoptera s/id. 7 (larva) Herbivoro Fruto verde	1	1	1	1	1	0	1
Coleoptera <i>Senniuis</i> Bridwell, 1946 (larva) Herbivoro Fruto verde	0	0	0	0	0	0	0
Coleoptera <i>Senniuis</i> Bridwell, 1946 (adulto) Herbivoro Fruto verde	0	0	0	0	0	1	0
Diptera s/id.8 (larva) Herbivoro Fruto verde	0	0	0	1	0	0	0
Hymenoptera s/id. 12 (larva) Herbivoro Fruto verde	0	0	0	0	0	0	0
Coleoptera s/id. 7 (larva) Herbivoro Fruto maduro	1	1	1	2	1	1	0
Coleoptera <i>Senniuis</i> Bridwell, 1946 (adulto) Herbivoro Fruto maduro	0	0	0	0	1	0	0
Diptera s/id.8 (larva) Herbivoro Fruto maduro	0	0	0	0	0	0	0
Hymenoptera s/id. 12 (larva) Herbivoro Fruto maduro	0	0	0	0	0	0	0
Hemiptera <i>Apiomerus</i> Hahn, 1831 Predador	1						
Araneaea Thomisidae Sundevall, 1833 Predador	1	1					
Hymenoptera s/id 13 (adulto) Predador	1	1	1	1	1	1	1
Hymenoptera s/id. 5 Predador	1	1	1	1	1	1	1
Verão (D J F)							
Outono (M A M)							
Inverno (J J A)							
Primavera (S O N)							



Figura 8: Interações planta/inseto das espécies do estudo no Parque Estadual do Ibitipoca, Minas Gerais, Brasil. *Bombus morio* na flor de *Chamaecrista cathartica* (a); Clytrini na flor de *Chamaecrista catharticoides* (b); *Trigona spinipes* no botão de *Chamaecrista brachystachya* (c) e na flor de *C. catharticoides* (d). Abelha pilhando pólen na flor de *C. catharticoides* (e); Vespa no botão de *C. catharticoides* (f). Aranha predando vespa em flor de *C. catharticoides* (g) e *Apiomerus sp.* em *C. catharticoides* (h).

3.4. Distribuição da herbivoria ao longo do ciclo reprodutivo das espécies A herbivoria de botões, flores, frutos verdes e maduros, de um modo geral, ocorreu ao longo de todos os meses

de floração e frutificação das espécies estudadas (Figs. 9 e 10). A tabela 2 reúne para as três espécies estudadas os índices de intensidade de herbivoria de cada uma das estruturas reprodutivas danificadas. Os resultados mostram que houve variação entre as três espécies com relação à intensidade de herbivoria e à estrutura danificada. *Chamaecrista brachystachya* foi a espécie com menor índice de herbivoria em botões, com registro somente no mês de outubro (Fig. 9; Tab. 3). Em 2018, percentuais de herbivoria nas flores variaram de 35 a 40% ao longo dos meses, em 2019 um grande pico (80%) de herbivoria foi registrado em janeiro. Os estames foram as estruturas florais mais danificadas, alcançando 94,4% das flores avaliadas (Tab. 3). Em sementes verdes e maduras, *C. brachystachya* foi novamente a espécie com menor quantidade de herbivoria com percentuais que variaram de 2 a 15 ao longo dos meses avaliados (Fig. 10; Tab. 3).

Chamaecrista cathartica apresentou herbivoria em todos os meses em que floriu e frutificou; as flores foram as estruturas mais danificadas (Tab. 3), sendo a pétala externa a estrutura mais frequentemente danificada pelos herbívoros (Tab. 4). Em 2018 a herbivoria de botões alcançou 62% no mês de maio, já em 2019 não ultrapassou 40%, em fevereiro. Percentuais de herbivoria nas flores variaram de 20 a 46% no período estudado. Sementes verdes e maduras tiveram percentuais de herbivoria que não chegaram a 40% ao longo do estudo.

Chamaecrista catharticoidea apresentou os maiores percentuais de herbivoria para praticamente todas as estruturas reprodutivas analisadas (Tab. 3). Flores e frutos apresentaram maiores percentuais durante o período seco, com 100% das flores danificadas em julho de 2018 e julho e agosto de 2019. Nas flores, os estames constituíram a estrutura mais procurada pelos herbívoros (Tab. 4). Outubro de 2018 para botões e dezembro do mesmo ano para flores foram os meses de menor herbivoria. Em sementes maduras a herbivoria foi consideravelmente intensa, tendo alcançado o maior índice entre todos os itens analisados e entre as três espécies (0,60) (Tab. 3).

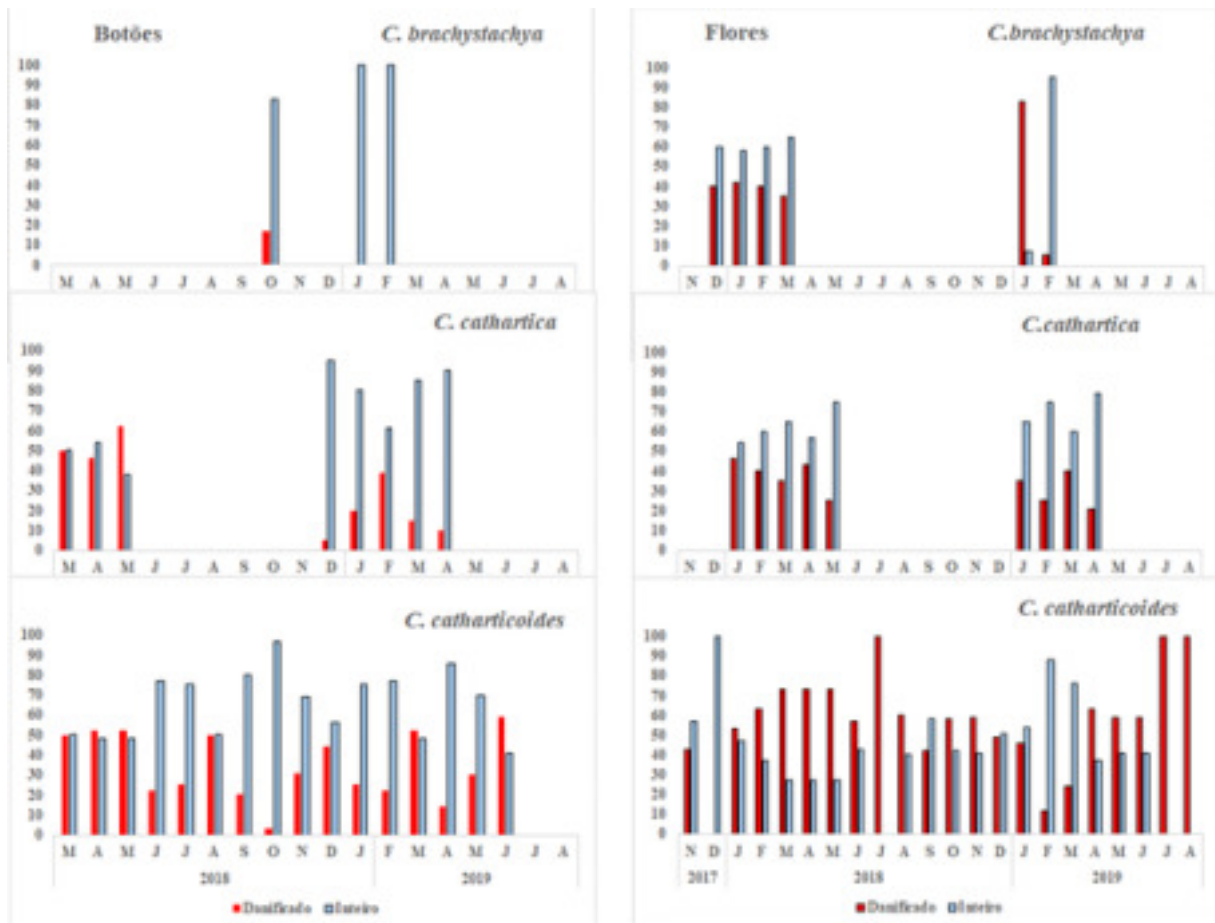


Figura 9: Porcentagem de herbivoria nos botões (coluna a esquerda) de *Chamaecrista brachystachya* (n=79), *Chamaecrista cathartica* (n=184) e *Chamaecrista catharticoides* (n=456) e nas flores (coluna a direita) de *C. brachystachya* (n=108), *C. cathartica* (n=198) e *C. catharticoides* (n=717), dados distribuídos mensalmente nos anos de novembro de 2017 a agosto de 2019 para floração e de março de 2018 a agosto de 2019 para botões, no Parque Estadual de Ibitipoca, MG, Brasil.

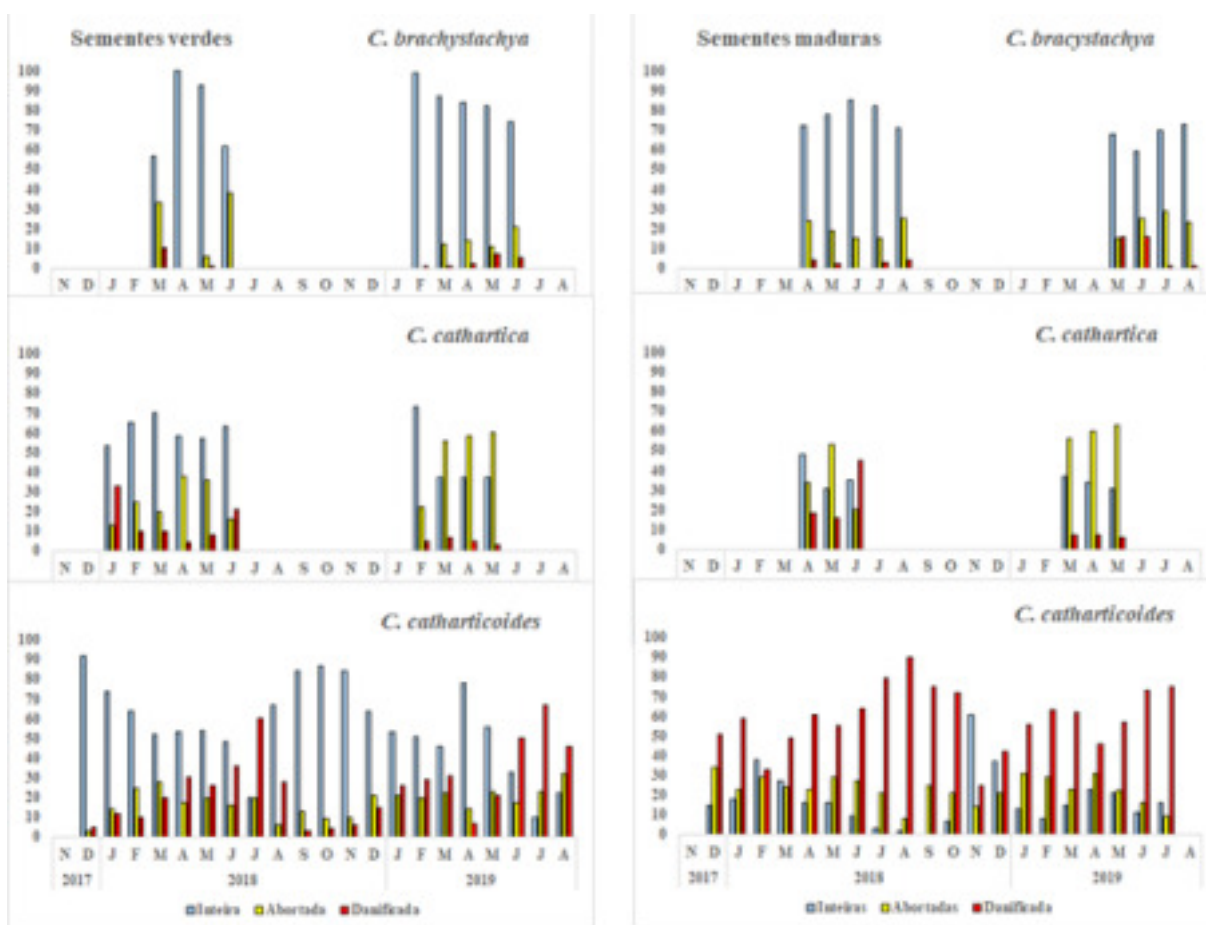


Figura 10: Percentagem de herbivoria em sementes verdes e maduras de *Chamaecrista brachystachya* (n=1537), *Chamaecrista cathartica* (n=737) e *Chamaecrista catharticoides* (n=2788) e de sementes maduras de *C. brachystachya* (n=1015), *C. cathartica* (n=414) e *C. catharticoides* (n=2365), no Parque Estadual do Ibitipoca, Minas Gerais, Brasil.

29

Tabela 3: Índices de herbivoria (ver metodologia) para botões (**Bo**), flores (**Fl**), sementes verdes (**Sv**), sementes maduras (**Sm**) de *Chamaecrista brachystachya*, *Chamaecrista cathartica* e *Chamaecrista catharticoides*. A intensidade das cores reflete a intensidade da herbivoria.

00 - 0,25 0,26 - 0,50 0,51 - 0,75 0,76 - 1,00

Espécies	Intensidade da herbivoria (%)			
	Bo	Fl	Sv	Sm
<i>C. brachystachya</i>	0,06 (n=79)	0,40 (n=108)	0,02 (n=1537)	0,05 (n=1015)
<i>C. cathartica</i>	0,30 (n=184)	0,35 (n=198)	0,08 (n=737)	0,14 (n=414)
<i>C. catharticoides</i>	0,30 (n=456)	0,52 (n=717)	0,25 (n=2.788)	0,60 (n=2.365)

Tabela 4: Porcentagem de estruturas florais danificadas por herbívoros em *Chamaecrista brachystachya* (36 flores), *Chamaecrista cathartica* (28 flores) e *Chamaecrista catharticoides* (294 flores) no Parque Estadual do Ibitipoca, Minas Gerais, Brasil. As estruturas danificadas foram: gineceu (G), estames (E), pétala central (PC) e pétala externa (PE).

Espécie	Estruturas florais danificadas (%)			
	G	E	PC	PE
<i>C. brachystachya</i>	50	94,4	5,6	0
<i>C. cathartica</i>	14,2	35,7	10,7	89,2
<i>C. catharticoides</i>	59,9	80,6	33,3	30,6

3.5. Efetividade dos tricomas secretores contra herbivoria em botões e flores em pós-antese

Chamaecrista cathartica e *C. catharticoides* apresentam sépalas portadoras de tricomas secretores de uma substância pegajosa com aspecto de resina. As sépalas envolvem totalmente os botões jovens e, após o período de antese, em função do fechamento das mesmas, as sépalas também envolvem o fruto em início de desenvolvimento. Os resultados dos experimentos realizados para avaliar a efetividade das sépalas portadoras de tricomas secretores, como inibidoras da herbivoria nos botões e nos frutos dessas espécies estão apresentados nas figuras 11 e 12.

30

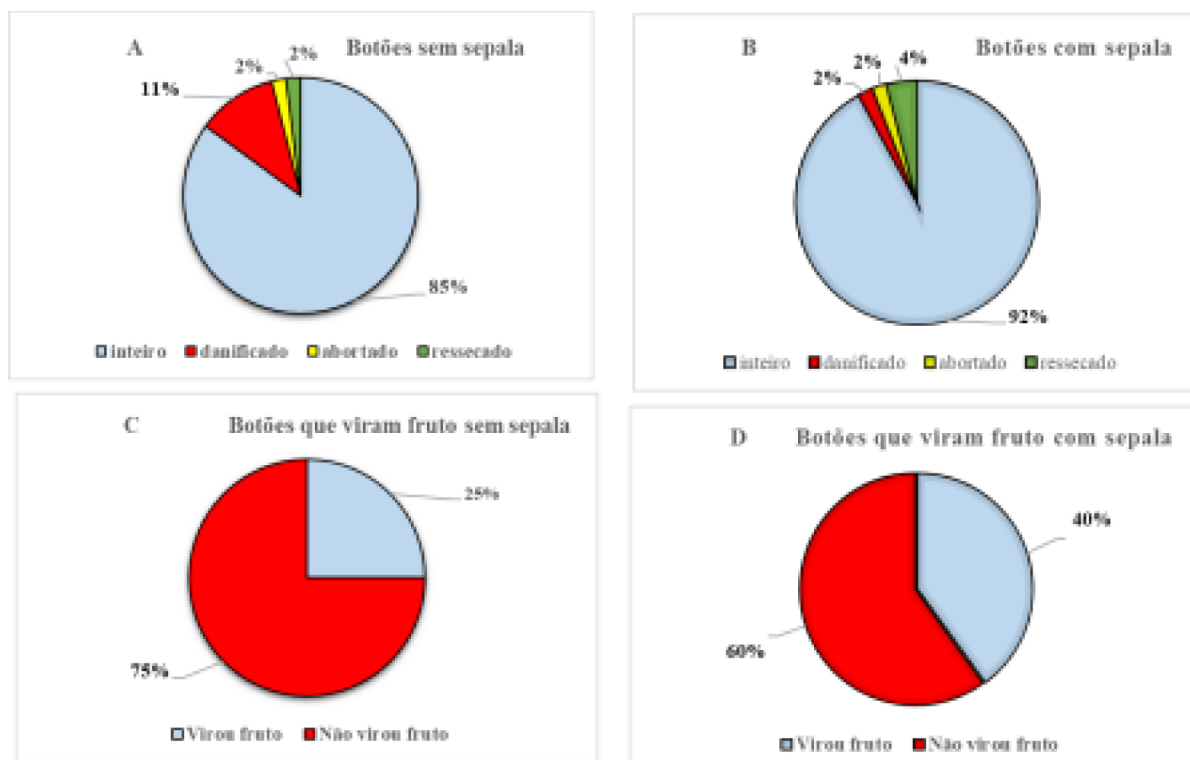


Figura 11: Efeito da retirada das sépalas secretores na herbivoria de botões e na produção de

frutos em *Chamaecrista catartica* no Parque Estadual do Ibitipoca, Minas Gerais, Brasil. (A) porcentagem de botões inteiros, danificados e abortados no grupo tratamento (com sépalas secretoras manualmente retiradas) (n=52); (B) porcentagem de botões inteiros, danificados, abortados e ressecados no grupo controle (com sépalas secretoras mantidas) (n=53); (C) porcentagem de botões do grupo tratamento que formaram frutos (n=28); (D) porcentagem de botões do grupo controle que se tornaram frutos (n=30). Experimentos realizados entre janeiro e abril de 2019 para todos os tratamentos.

31

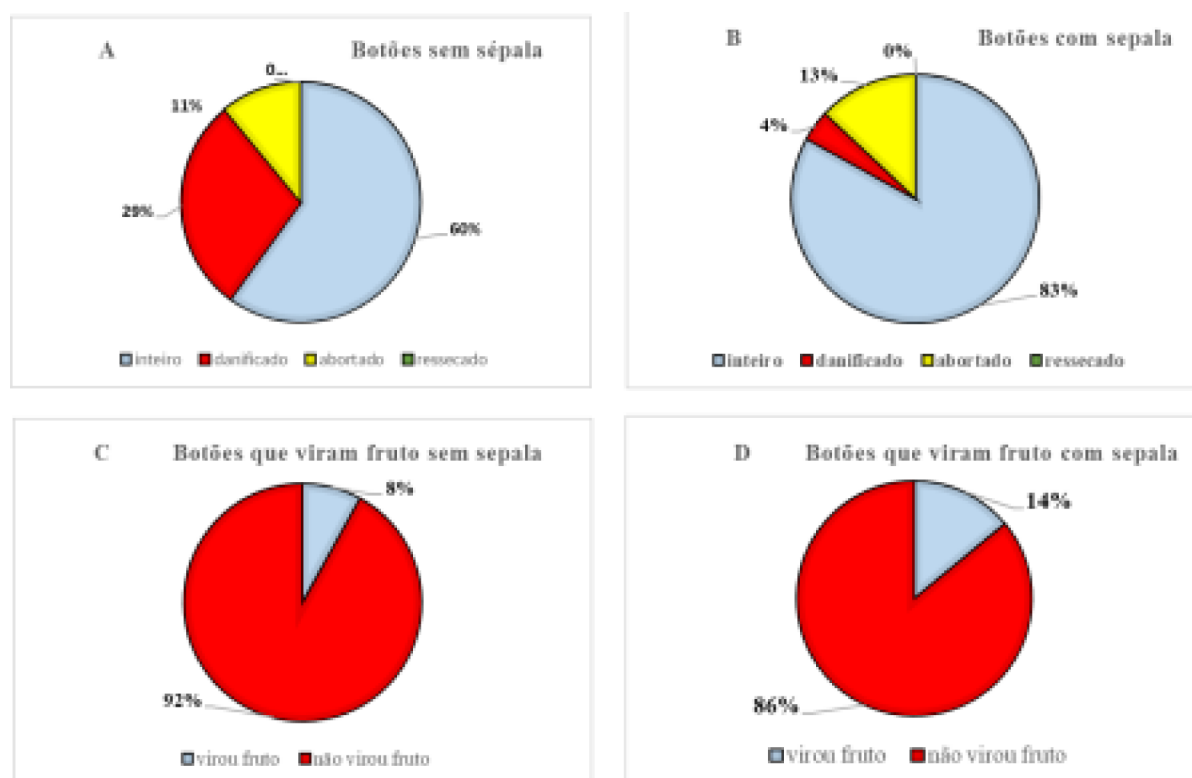


Figura 12: Efeito da retirada das sépalas secretoras na herbivoria de botões e na produção de frutos em *Chamaecrista catharticoidea* no Parque Estadual do Ibitipoca, Minas Gerais, Brasil. (A) porcentagem de botões inteiros, danificados e abortados no no grupo com sépalas secretoras manualmente retiradas (n=257); (B) porcentagem de botões inteiros, danificados e abortados no grupo controle (com sépalas secretoras mantidas) (n=225); (C) porcentagem de botões do grupo tratamento que formaram frutos (n=274); (D) porcentagem de botões do grupo controle que se tornaram frutos (N=248). Experimentos realizados entre agosto de 2018 e junho de 2019 para todos os tratamentos.

Foi observado que a remoção das sépalas dos botões florais de ambas as espécies teve um efeito significativo na proporção de botões predados ($\chi = 51.308$, $gl = 1$, $p = 7.895e^{-13}$) e que as espécies diferiram com relação à predação ($\chi = 7.102$, $gl = 1$, $p = 0.008$). Não observamos interação entre a remoção das sépalas e a identidade das espécies ($\chi = 0.016$, $gl = 1$, $p = 0.898$). Plantas sem sépala apresentaram uma maior proporção de botões predados do que plantas com sépalas (Odds ratio [com sépala/ sem sépala] = 0.115, $Z = -3.789$, $p = 0.0002$). *C. catharticoidea* apresentou uma maior proporção de botões predados do que *C. cathartica* (Odds ratio [com sépala/ sem sépala] = 0.364, $Z = -1.771$, $p = 0.0765$).

32

Com relação a proporção de frutos formados, foi observado que a remoção das sépalas dos botões florais de ambas as espécies teve um efeito significativo na formação de frutos ($\chi = 6.5493$, $gl = 1$, $p = 0.01049$) e que as espécies diferiram com relação à formação ($\chi=16.2015$, $gl = 1$, $p = 5.695e^{-05}$). Não observamos interação entre a remoção das sépalas e a identidade das espécies ($\chi = 0.0013$, $gl=1$, $p = 0.97069$). Plantas com sépala apresentaram uma maior proporção de frutos formados do que plantas sem sépalas (Odds ratio [com sépala/ sem sépala] = 1.98, $Z = 2.097$, $p = 0.0360$). *C. cathartica* apresentou uma maior proporção de frutos formados do que *C. catharticoides* (Odds ratio [com sépala/ sem sépala] = 3.88, $Z = 4.173$, $p < 0001$).

3.6. Proporção fruto /flor

Chamaecrista brachystachya apresentou os maiores sucessos reprodutivos em março de 2018 e março de 2019 (29% e 64%, respectivamente); *C. cathartica* em março e abril de 2018 (56% e 51%, respectivamente) e em fevereiro e abril de 2019 (72% e 65%, respectivamente); e *C. catharticoides* em janeiro de 2018 (50%) e dezembro e abril de 2019 (65% e 64%, respectivamente) (Fig. 13). Nesta última, os menores sucessos reprodutivos ocorreram na temporada seca, quando, inclusive, ocorreram dois meses em que o sucesso reprodutivo foi zero (agosto de 2018 e 2019) (Fig. 13).

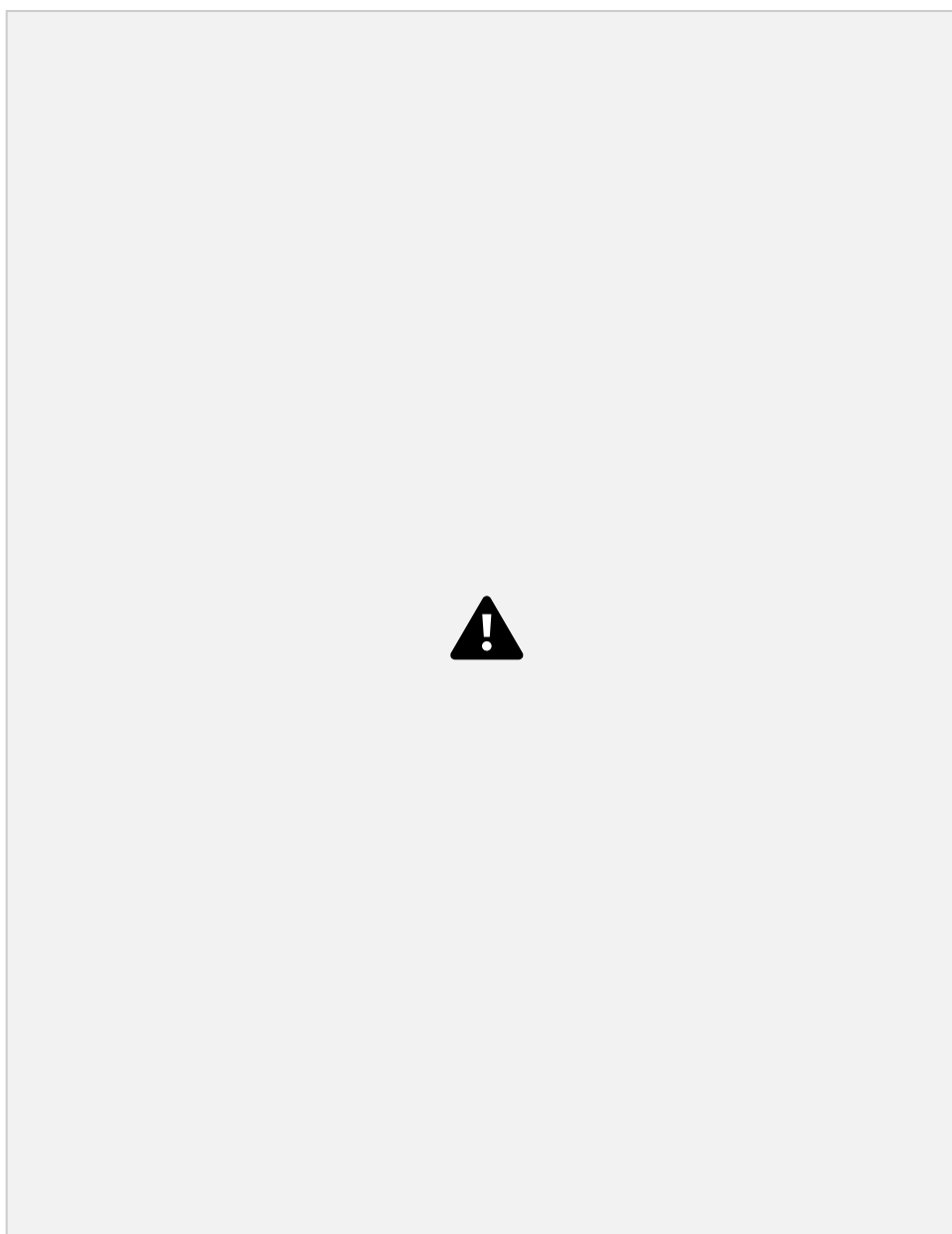


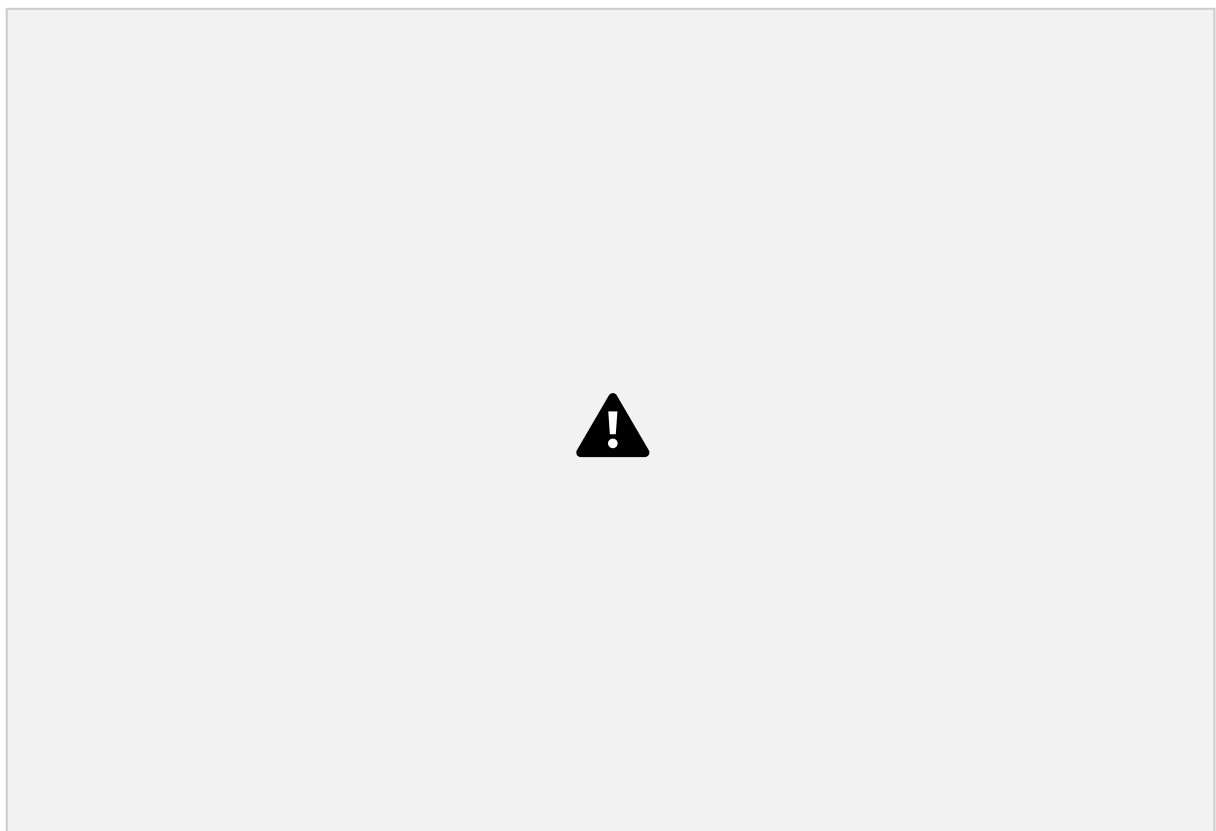
Figura 13: Proporção fruto / flor de *Chamaecrista brachystachya* (A), *Chamaecrista cathartica* (B) e *Chamaecrista catharticoides* (C) entre os meses de dezembro de 2017 e agosto de 2019 no Parque Estadual do Ibitipoca, Minas Gerais, Brasil. Números acima dos percentuais representam o n amostral.

Flores danificadas das três espécies são capazes de formar frutos, desde que o gineceu esteja intacto (Tabela 5).

Tabela 5: Porcentagem de frutificação de flores inteiras e danificadas com gineceu mantido em *Chamaecrista brachystachya*, *Chamaecrista cathartica* e *Chamaecrista catharticoides* no Parque Estadual do Ibitipoca, Minas Gerais, Brasil.

Espécie	Flor	Inteira (virou fruto)	Danificada com gineceu (virou fruto)
<i>C. brachystachya</i>		50% (n=46)	33% (n=24)
<i>C. cathartica</i>		51% (n=137)	42% (n=43)
<i>C. catharticoides</i>		31% (n=438)	28% (n=149)

O impacto da herbivoria das flores no sucesso reprodutivo das espécies estudadas foi testada através da correlação entre as porcentagens mensais de herbivoria nas flores (Fig. 9) e as proporções fruto/ flor obtidas no mês seguinte (Fig. 13). Os resultados mostraram que há uma correlação negativa entre esses dois parâmetros (Fig. 14), significativa apenas para *C. catharticoides* (Correlação de Spearman $r_s = -0,636425$; $p < 0,05$).



Chamaecrista brachystachya, *Chamaecrista cathartica* e *Chamaecrista catharticoides* no Parque Estadual do Ibitipoca, Minas Gerais, Brasil. (eixo 1 = percentagem de herbivoria, eixo 2 = sucesso reprodutivo).

IV- Discussão

Fenologia

As três espécies floresceram predominantemente na estação chuvosa. *Chamaecrista catharticoides* apresentou floração contínua, enquanto que *C. brachystachya* e *C. cathartica* apresentaram floração anual (Newstrom, 1994). *Chamaecrista cathartica* limitou a maior parte do seu ciclo reprodutivo (botões, flores e frutos) a alguns meses do ano (de janeiro a julho) e *C. brachystachya*, apesar de apresentar uma floração mais intensa e mais curta, estendeu a fenofase de frutificação ao longo de praticamente todo o ano.

Chamaecrista cathartica é encontrada de forma bastante dispersa nas bordas de matas no PEIB e floresce no verão / outono. No entanto, na Serra do Cipó (SDC), região de condições climáticas semelhantes às do PEIB, outra variedade dessa mesma espécie (*Chamaecrista cathartica* var. *paucijuga*) apresentou floração contínua (Madeira e Fernandes, 1999). A maioria das espécies da seção Absus estudadas (Costa, 2007; Madeira & Fernandes, 1999), apresentam floração e frutificação contínuas, sugerindo que o padrão de florescimento contínuo seja comum nessa seção. Assim, *C. cathartica* diferencia-se do grupo. *Chamaecrista cathartica* var. *paucijuga* embora floresça continuamente, dispersa sementes somente nos períodos com clima mais favorável para a dispersão autocórica - o inverno (Lenza & Klink, 2006; Madeira & Fernandes, 1999). Madeira & Fernandes (1999) associaram o hábito subarbutivo com ramos dispersos e a baixa biomassa de *C. cathartica* var. *paucijuga* a uma maior suscetibilidade ao clima, o que impacta a estratégia fenológica. *Chamaecrista cathartica* não é a primeira espécie de *Chamaecrista* a apresentar variação fenológica entre populações; *C. desvauxii* var. *lastipula* floresce quase continuamente no Parque Municipal do Mucugê BA (Costa 2007), mas concentra a floração no período chuvoso na Serra do Cipó (Madeira & Fernandes, 1999). As três espécies supracitadas são pequenas, herbáceas e com baixa biomassa, possivelmente com fenofases mais afetadas pelas condições locais, como sugerido por Madeira & Fernandes (1999).

Chamaecrista catharticoides, pertencente à seção Absus, é a única espécie do nosso estudo a apresentar continuidade de florescimento ao longo de todo o ano. O pico de floração é na primavera e verão, coincidindo com o período de florescimento de suas congêneras no parque. Como relatado anteriormente, as espécies da seção Absus já estudadas (Costa, 2007;

Madeira & Fernandes, 1999) florescem continuamente, assim como *C. catharticoides*. No entanto, esta espécie é o primeiro registro para *Chamaecrista* de floração contínua com pico de

florescimento na primavera / verão e grande discrepância em intensidade e atividade entre as estações do ano. Todas as demais espécies não exibem pico de floração ou o pico ocorre no inverno (Costa, 2007; Madeira & Fernandes, 1999). Além disso, as espécies estudadas que possuem floração anual dessa seção (*C. cipoana* e *C. semafora*), a exceção de *C. cathartica* no PEIB, apresentam florescimento somente durante o inverno (Madeira & Fernandes, 1999).

Nossas três espécies e uma quarta espécie, também ocorrente no parque e não incluída no trabalho (*C. desvauxii* var. *malacophylla*), florescem unicamente ou mais intensamente no verão. Uma comunidade de *Chamaecrista* com florescimento predominantemente no verão é uma novidade em estudos fenológicos do gênero. Mesmo na SDC, onde as condições climáticas assemelham-se às do PEIB, há uma predominância de florescimento durante o inverno (Madeira & Fernandes, 1999). De fato, *Chamaecrista* apresenta diversas características que sugerem maior adaptação ao florescimento no período mais frio e seco: 1- presença de adaptações foliares promotoras de retenção de água (Coutinho *et al*, 2013); 2- em nossas observações de campo, dias chuvosos, mesmo no verão, apresentaram poucos ou nenhum polinizador; Pinheiro *et al.*, (1988) constataram que as flores de *C. ramosa* em ambiente de restinga têm a polinização inviabilizada em dias chuvosos devido à falha na deiscência da antera e à má qualidade do pólen, 3- as espécies apresentam dispersão autocórica de sementes, que são mais frequentemente dispersas durante períodos secos (Lenza & Klink 2006).

A correlação positiva e significativa entre temperatura e pluviosidade e o período de emissão de botões das três espécies estudadas sugere que o período quente e chuvoso é um importante determinante da fenofase de floração na localidade estudada. Embora os fatores abióticos sejam reconhecidamente importantes na delimitação dos ciclos fenológicos (Cleland *et al.*, 2007; Anderson *et al.*, 2005; Menzel, 2003), aspectos bióticos são cada vez mais citados no contexto dos padrões fenológicos, principalmente de comunidades (Kudo 2006; Brody, 1997; Biere & Holders, 1996). Nossos resultados apontam para o fato de que outras influências ambientais, como a herbivoria e a disponibilidade de polinizadores, devem ter um papel importante na construção dos padrões fenológicos observados em Ibitipoca.

Os resultados também mostram que no inverno há uma massiva ação de herbívoros nas flores e frutos de *C. catharticoides*, atingindo os maiores níveis registrados nos anos de estudo, em alguns meses chegando a 100% de flores danificadas. *Chamaecrista brachystachya* e *C. cathartica* não florescem durante o período de maior herbivoria e *C. catharticoides* diminui muito a produção de flores e frutos durante esse período. Esse padrão de florescimento pode ser

interpretado como uma estratégia de escape no tempo, que são aquelas que influenciam a capacidade dos herbívoros de encontrar as plantas no período de maior produção de tecidos vulneráveis (Marquis, 2012). Essa estratégia parece bem evidenciada em *C. brachystachya*,

cujas flores são as unidades reprodutivas mais danificadas pelos herbívoros; nesta espécie o período de floração não ultrapassa três meses. No entanto, frutos, tanto verdes quanto maduros, sofrem pouquíssima herbivoria e têm um período de desenvolvimento longo, estando presentes por muitos meses durante o ano.

As três espécies estudadas florescem com ampla sobreposição e sofrem danos por antagonistas em comum, principalmente *Trigona spinipes* e o besouro da tribo Clytrini. Tais fatores sugerem uma estratégia denominada “*associational resistance*” (Brody, 1997; Wahl & Hay, 1995; Augspurger, 1981), que consiste em obter vantagens contra a herbivoria a partir do florescimento conjunto de espécies que têm herbívoros em comum. Assim, florescer conjuntamente no verão, além de ser o período de menor frequência de herbívoros, também favorece a saciedade e a dispersão dos herbívoros em espécies diferentes, diminuindo o impacto individual. Em *C. catharticoides*, nossos resultados apontam para uma queda no sucesso reprodutivo, acompanhada de um aumento dos índices de herbivoria durante os meses de julho a setembro, período em que a espécie floresce de forma assincrônica com as demais congêneras (inverno). Tais observações corroboram os resultados de Augspurger (1981), que registra para plantas de *Hybanthus prunifolius*, em floração assincrônica com a população, um aumento dos danos decorrentes de herbivoria e diminuição das visitas de polinizadores, impactando o sucesso reprodutivo. Possivelmente a assincronia da floração de *C. catharticoides* em relação às demais espécies estudadas contribuiu fortemente para que seu sucesso reprodutivo fosse o único significativamente afetado pela herbivoria.

Paralelamente, ressalta-se ainda que as três espécies apresentam síndrome de polinização vibrátil (Irwin & Barneby, 1982; Buchmann & Hurley, 1978;) e são principalmente polinizadas por *Bombus morio*. A disputa pelo mesmo polinizador é citada como uma forte pressão seletiva para o sequenciamento dos períodos de floração das espécies de uma comunidade (Marques & Lemos Filho, 2008; Waser, 1978;), cenário não observado no PEIB para as espécies de *Chamaecrista*. A ocorrência de períodos de floração sobrepostos, de flores muito semelhantes, de polinizadores compartilhados e de mecanismos genéticos de isolamento reprodutivo (Costa, 2007) sugere que as espécies estudadas apresentem uma estratégia de florescimento mais relacionada com uma facilitação do que com uma competição (Kudo, 2006). Como veremos mais adiante, as três espécies são provavelmente isoladas reprodutivamente (Costa 2007), de modo que não ocorre hibridização.

A maior concentração de herbívoros no inverno em *C. catharticoides* sugere que as flores e sementes dessa espécie sejam um importante recurso durante esse período, uma vez que essas são as únicas flores e sementes de *Chamaecrista* disponíveis. As relações entre herbívoros e plantas, principalmente nos trópicos, costumam apresentar algum nível de

especificidade (Marquis & Braker, 1994; McCormick *et al.*, 2012) o que reforça tal hipótese.

Em suma, acreditamos que as características fenológicas da comunidade de *Chamaecrista* no PEIB sejam influenciadas pelo clima, herbivoria, limitação filogenética e disponibilidade de polinizadores, onde alguns desses fatores avaliados podem afetar mais significativamente uma ou outra espécie, o que está em conformidade com muitos trabalhos que relacionam as características fenológicas das plantas de uma comunidade a diversos fatores, sejam eles bióticos e/ou abióticos (Bloor *et al.*, 2010; Costa, 2007; Madeira & Fernandes, 1999; Brody 1997; Linhart, 1991).

Interações inseto-planta

Quatro tipos principais de interações inseto-planta relacionados a partes reprodutivas foram observados nas plantas desse estudo: polinização, predação de herbívoros, pilhagem e herbivoria (florivoria e granivoria). *Chamaecrista catharticoidea* foi a única a apresentar todos os tipos de interações, muito provavelmente por florescer continuamente e assim atrair mais insetos interagentes.

Polinização

As flores das três espécies compartilham as características mais comuns do gênero, tais como: flores zigomorfas, amarelas, estames com anteras porcidas sem heteranteria, recurso pólen para polinizadores e frutos de dispersão autocórica. A pétala central das espécies estudadas apresenta ampla diferenciação, com importantes consequências para a dispersão do pólen e para o sucesso da função masculina. Como descrito por Costa (2007), nas espécies da seção *Absus*, aqui representadas por *C. cathartica* e *C. catharticoidea*, a pétala central tem forma tubular e envolve os ápices das anteras porcidas; quando as anteras são vibradas pelo polinizador os grãos de pólen são direcionados por ricochete através da pétala tubular para a lateral do tórax do polinizador, sempre do lado oposto ao posicionamento do estigma, de modo que a polinização pleurotrípica só ocorre durante a visitação a flores de morfos enantioestílicos diferentes, reduzindo a transferência de pólen intraplanta. Já nas espécies da seção *Baseophyllum*, aqui representadas por *C. brachytachya*, a pétala central é do tipo falcada e após a vibração, direciona os grãos de pólen liberados das anteras para o dorso do polinizador; nesse caso, a polinização é nototrípica,

podendo ocorrer a polinização intramorfo enantioestílicos, aumentando as chances de polinização intraplanta (Costa, 2007). Essas características isolam reprodutivamente *C. brachytachya* de *C. cathartica* e *C. catharticoidea*. As duas últimas são possivelmente isoladas por interincompatibilidade (Costa, 2007)

Todas as espécies estudadas apresentam síndrome de polinização vibrátil (Buchman, 1983) e são polinizadas, principalmente, por *Bombus morio*. Destaca-se a baixa diversidade de polinizadores encontrada nas três espécies, que não é compatível com outros registros para o gênero (Costa, 2007; Nascimento & Del-Claro, 2007). *Bombus morio* foi o principal polinizador em *C. catharticoides*; em *C. brachyastachya* e *C. cathartica* foi o único polinizador observado durante todo o período de coleta de dados e de observações focais. Destaca-se, entretanto, que uma outra espécie de *Bombus*, visitante das flores de *C. catharticoides*, foi vista em *C. cathartica* no verão de 2020 (observação pessoal, Gilmar Moreira da Silva). *Bombus morio* foi uma das abelhas visitantes mais frequentes nas flores de outras plantas da comunidade e mostrou variação de comportamentos de coleta de recursos, sugerindo ser um importante polinizador na área. Rainhas e operárias visitaram as flores de *C. catharticoides*, sendo as rainhas mais frequentes durante a primavera, em conformidade com o padrão de sazonalidade encontrado por Laroca (1976), em área de planície costeira no estado do Paraná. Talvez por isso, rainhas não tenham sido avistadas em *C. brachyastachya* e *C. cathartica* uma vez que estas espécies florescem mais intensamente no verão e verão/outono, respectivamente.

Predação de herbívoros

A predação de herbívoros foi a interação mutualística menos aparente durante nossas observações pelo fato de o encontro predador/presa não ocorrer com muita frequência. No entanto, indícios diretos e indiretos desse tipo de interação, observados no campo, puderam ser associados aos exemplos descritos na literatura sobre o tema (Romero & Vasconcellos-Neto, 2012 e referências citadas).

As aranhas foram algumas vezes encontradas fazendo “ninhos” de teia nas flores de *C. catharticoides*, porém é difícil saber se esse comportamento reflete o forrageio de captura de presas do tipo “senta-espera” (Romero & Vasconcellos-Neto, 2012) porque a teia obstruía o acesso às flores e limitava a atração de possíveis visitantes florais. Os ataques bem-sucedidos aconteceram apenas quando a aranha estava camuflada sobre a flor e tiveram como alvo outros predadores ou florívoros, mas nunca polinizadores, ratificando o teor mutualístico dessa interação (planta-aranha) e remetendo ao conceito de interações entre interações, o qual prediz

40

que as relações ecológicas entre dois organismos são influenciadas por interações com terceiros (Brostein, 2012).

Uma aranha da família Thomisidae foi autora do ataque a uma vespa (S/id 13). Essa família é conhecida por ocorrer em plantas com tricomas secretores no sudeste brasileiro (Romero & Vasconcellos-Neto 2003). Esses autores relacionam a associação dessas aranhas a plantas com tricomas secretores pelo fato desses tricomas aderirem presas em potencial,

facilitando a captura pelas aranhas (Romero & Vasconcellos-Neto, 2012). Assim sendo, a associação de aranhas com *C. catharticoïdes* pode ser também mediada pelos tricomas secretores, que nesse caso agiriam também como uma defesa indireta (Marquis 2012) (vide discussão de tricomas secretores).

Algumas espécies de vespas interagiram com os tricomas secretores das folhas jovens de *C. catharticoïdes* o que pode também estar relacionado à ação de defesa indireta mediada por esses tricomas. Em *C. brachystachya*, vespas reforçam o repertório defensivo ao lado das formigas associadas aos nectários extraflorais dessa espécie. A vespa s/id 5 foi vista atacando a lagarta s/id.4, cujo comportamento foi semelhante ao da lagarta *Eunica bechina* na interação com formigas em *Caryocar brasiliense* (Oliveira *et al.*, 2012).

O hemíptero do gênero *Apiomerus* foi também um possível predador de herbívoros nas flores de *C. cathartica* e *C. catharticoïdes*. Apesar de seu comportamento de predação não ter sido observado, esse gênero é conhecidamente formado por animais predadores (Dyer 1997; Cade *et al.*, 1978), inclusive de abelhas (Silva & Santana 2004; Silva & Amaral 1973). Em *C. cathartica* esse hemíptero foi mais frequente e isso pode ser um dos motivos de polinizadores terem sido mais dificilmente observados nessa espécie, o que transformaria tal hemíptero em um antagonista para a planta. *Apiomerus* sp. foi visto coletando secreção produzida pelos tricomas de *C. cathartica*, comportamento semelhante à de uma espécie norte americana desse gênero que coleta secreção de plantas da família Asteraceae para usar na proteção de seus ovos (Choe & Rust, 2007). Novos estudos são necessários para entender como esse animal utiliza a secreção de *C. cathartica*.

Herbivoria

Florivoria

A florivoria é comum em sistemas naturais, muitas vezes ultrapassando a herbivoria de folhas em magnitude e impacto (McCwall & Irwin 2006). Nossos dados e observações de campo mostram que essa é a situação das espécies de *Chamaecrista* do PEIB. De fato, a florivoria foi o tipo de herbivoria mais intensa nas três espécies. A flor é uma estrutura complexa e

multifuncional e a cada órgão floral são atribuídas funções específicas (proteção para sépalas, atração para pétalas, função sexual masculina para o androceu e função sexual feminina para o gineceu), embora frequentemente ocorram variações, principalmente relacionadas às funções de proteção e de atração (Teixeira *et al.*, 2014). O fato de as espécies estudadas terem apresentado distinção entre as estruturas florais mais danificadas sugere que a florivoria tenha implicação ecológica diferenciada para cada espécie. Diversos autores atribuem aos impactos da florivoria

o surgimento de pressões seletivas capazes de direcionar a diversificação de características florais (McCwall & Irwin 2006; Frame 2003).

Em *C. brachystachya* e *C. cathartica*, as flores apresentaram maiores índices de herbivoria. Em *C. brachystachya* houve uma grande discrepância entre o índice de florivoria (0,43) e os outros índices de herbivoria (botões e frutos, todos menores que 0,1); em *C. cathartica* somente o índice de herbivoria de botões (0,27) chegou próximo ao de florivoria (0,35). Já em *C. catharticoides* a flor foi a segunda estrutura mais atacada, ficando atrás somente do índice de herbivoria de sementes maduras (0,60), porém, ainda assim, a florivoria dessa espécie foi a maior entre todas as espécies (0,52). Em *C. brachystachya* e *C. catharticoides* grande parte das flores danificadas tiveram os estames como alvo do ataque (cerca de 95% e 81%, respectivamente).

Nessas espécies o impacto da florivoria deve ser maior sobre a função masculina com as seguintes possíveis consequências: diminuição da quantidade de grãos de pólen disponíveis para a polinização, causando provavelmente uma limitação polínica (Knight *et al.*, 2006; Ashman *et al.*, 2004); diminuição da quantidade de recursos disponíveis para os polinizadores, já que o pólen é o único recurso destas flores (Buchmann, 1983); diminuição do *display* floral pela perda dos estames atrativos (Pinheiro *et al.*, 1988).

Em *C. brachystachya*, flores danificadas obtiveram 17% menos frutificação que flores inteiras, mesmo quando o gineceu não foi danificado, sugerindo que a perda de poder atrativo é, indiretamente, um dos fatores que diminui o sucesso reprodutivo. Em *C. catharticoides* a diferença na frutificação entre flores inteiras e danificadas foi somente de 3%, porém essa espécie apresenta maior grau de florivoria e mesmo as flores inteiras têm quantidade de frutificação menor que as flores danificadas das outras duas espécies. Tal fato corrobora os resultados obtidos por Krupnick *et al.*, (1999) para *Isomeris arborea* de que flores intactas em plantas muito atacadas produzem menos frutos do que flores intactas em plantas pouco atacadas. Entretanto não se pode descartar a possibilidade de que a baixa frutificação tenha sido resultado de danos ocorridos após a marcação da flor inteira.

Em *C. cathartica* as estruturas florais mais atacadas foram as pétalas externas, as quais participam da atração de polinizadores à longa distância (Pinheiro *et. al.*, 1988) e que, quando

comprometidas, podem levar à diminuição da frutificação pela diminuição de visitas dos polinizadores e não pelo dano direto causado aos gametas (Leavitt & Robertson, 2006). De fato, *C. cathartica* também apresentou diferença na frutificação entre flores inteiras e danificadas (9%), porém menor do que em *C. brachystachya*, (17%). Como *C. brachystachya* tem maior perda de estames e *C. cathartica* maior perda de pétalas, a maior frutificação das flores danificadas de *C. cathartica* pode significar que a florivoria tendo estames como foco pode ser

mais limitante à frutificação do que aquela que foca as pétalas.

O comportamento florívoro de *Trigona spinipes* é bem conhecido (Boiça *et al.*, 2004) e tem a capacidade de impactar negativamente a atratividade floral (Rego *et al.*, 2018). *Trigona spinipes*, assim como a maioria dos demais florívoros e pilhadores observados, causam danos às anteras, uma vez que têm como principal foco a coleta de pólen e não são capazes de vibrar as anteras poricidas. Por serem capazes de mastigar as sépalas portadoras de tricomas secretores, *T. spinipes* pode coletar o pólen das anteras antes da abertura da flor causando danos às pétalas.

O besouro da tribo Clytrini demonstrou um comportamento de florivoria muito semelhante ao de *Trigona sp.* e nesse aspecto essas espécies parecem sofrer redundância de nicho (Blüthgen, 2012). Porém, a reprodução desse coleóptero parece estar muito relacionada às flores de *C. catharticoides* porque encontros sexuais dessa espécie foram vistos somente nessas flores. Se essa relação é espécie / específica, a distribuição do besouro pode ser limitada à distribuição de *C. catharticoides* que é uma espécie endêmica do estado de Minas Gerais (Flora do Brasil, 2020; Filardi *et al.*, 2014). Também encontramos indícios de uma possível ovoposição do besouro na flor de *C. catharticoides*. Novos estudos são necessários para essas confirmações.

Granivoria

A quantidade de granivoria foi bastante variável entre as três espécies. *Chamaecrista brachystachya* sofreu a menor quantidade de danos em sementes verdes e maduras (0,02 e 0,05, respectivamente), enquanto que *C. catharticoides*, espécie com maior quantidade de granivoria, teve números muito maiores, em ambos os tipos de sementes, a saber, sementes verdes 0,25 e sementes maduras 0,60. *Chamaecrista cathartica* foi a intermediária com 0,08 em sementes verdes e 0,14 em sementes maduras. Nas três espécies as sementes maduras sofrem mais danos que as verdes, sugerindo que o maior período de exposição aumenta as chances de granivoria. Crawley (1992) mostra que espécies aparentadas podem sofrer números desproporcionais de granivoria devido à quantidade de sementes que produzem em um dado período de tempo, onde plantas que produzem mais sementes sofrem mais perdas que aquelas que produzem menos sementes. Assim sendo, a maior quantidade de granivoria encontrada em *C. catharticoides* deve

43

estar associada à produção contínua de sementes. *Chamaecrista brachystachya* e *C. cathartica* possuem números de granivoria abaixo da quantidade média para muitas espécies em diversos ecossistemas, onde cerca de 50% das sementes são perdidas (Hulme & Benkman, 2002). *Chamaecrista catharticoides* está 10% acima da média; somado ao fato de que a granivoria representou o maior índice de herbivoria para esta espécie, concluímos que a perda de sementes é o fator mais impactante na reprodução da mesma.

Chamaecrista cathartica e *C. catharticoides*, que são as espécies que sofrem mais granivoria, têm tricomas secretores como possíveis mecanismos de defesa contra o ataque a frutos e conseqüentemente de sementes (Conceição *et al.*, 2009; Meira *et al.*, 2014). Já em *C. brachystachya* a proteção é supostamente provida por formigas associadas aos nectários extraflorais, uma vez que os frutos dessa espécie são glabros. Madeira *et al.* (2013) constatam que na SDC, espécies de *Chamaecrista* com grandes tricomas secretores nos frutos são mais propensas à granivoria por besouros especialistas da família Bruchidae do que espécies que possuem tricomas menores, devido ao fato de que vespas, predadoras das larvas desses besouros, ovopositam melhor em frutos com tricomas menores. Como *C. brachystachya* não possui tricomas secretores, seu baixo índice de granivoria pode estar relacionado a uma maior facilidade de ovoposição das vespas em herbívoros no interior de tais frutos. Estudos para avaliar o impacto dos nectários extraflorais associados a formigas na prevenção da granivoria em *Chamaecrista* ainda são necessários, visto que até o momento, esses estudos abrangem apenas o efeito protetor dos nectários extraflorais sobre partes vegetativas (Del-Claro & Nascimento, 2010).

Em *C. catharticoides*, besouros bruquídeos do gênero *Sennius*, que são especialistas em granivoria em espécies de *Chamaecrista* na SDC (Silva *et al.*, 2003), estiveram presentes. As espécies desse gênero são conhecidas por atacarem mais frequentemente plantas com distribuição restrita (Madeira & Fernandes, 2003), caso de *C. catharticoides*, endêmica de Minas Gerais (Filardi *et al.*, 2014).

Assim sendo, as características que parecem influenciar a dinâmica de granivoria de nossas espécies são a extensão do período de produção de sementes, as características dos frutos, e o comportamento dos granívoros.

Tricomas secretores

As sépalas portadoras de tricomas secretores dos botões e os tricomas secretores dos frutos de *C. cathartica* e *C. catharticoides* já foram postulados como estruturas de defesa contra a herbivoria em espécies de *Chamaecrista* da seção Absus (Meira *et al.*, 2014; Conceição *et al.*, 2009). Nossos dados comprovam a função defensiva dessas sépalas, não só nos botões como

também no início de desenvolvimento dos frutos, uma vez que elas são persistentes e, ao final da antese, dobram-se sobre o gineceu. Assim sendo, somos os primeiros a demonstrar que esses tricomas têm função defensiva em estruturas reprodutivas. Anteriormente, sua eficácia defensiva era comprovada somente para estruturas vegetativas (Simão, 2005). Em *C. catharticoides* esses tricomas podem constituir características defensivas diretas, por inviabilizar e/ou inibir a herbivoria, e indiretas, caso, como discutido anteriormente, sejam

capazes de atrair aranhas e vespas que capturam herbívoros presos a eles (Romero & Vasconcellos, 2012 e citações). No entanto, novos estudos são necessários para confirmação do segundo cenário.

Muitas abelhas Meliponini coletam resinas vegetais de partes vegetativas e de flores para construção e proteção do ninho (Armbruster & Webster, 1979). No PEIB *T. spinipes* foi observada diversas vezes coletando resina das glândulas de óleo-resina localizadas no cálice e no pedicelo de flores de *Vellozia intermedia* e *Barbacenia flava* (Sadala *et al.*, 2016) e, embora Meira *et al.* (2014) também tenham encontrado óleo-resina para os tricomas secretores de *Chamaecrista*, nunca registramos a coleta de resina por essas abelhas. Glândulas de óleo-resina, de um modo geral, têm um número variado de funções, como por exemplo: redução da dessecação, proteção contra raios ultravioleta, aumento da reflexão da luz e redução da temperatura interna. Em *V. intermedia* outros benefícios como esses foram sugeridos para as glândulas de óleo-resina e a proteção contra a herbivoria foi considerada secundária (Sadala *et al.*, 2016).

V - Conclusão

As diferentes estratégias fenológicas refletem nas taxas de herbivoria e guilda de herbívoros?

Essa hipótese se mostrou verdadeira uma vez que *C. catharticoides*, espécie de florescimento contínuo, apresentou maiores índices de herbivoria em todas as estruturas reprodutivas e maior riqueza (25) e frequência de interagentes quando comparado com as duas espécies anuais, as quais obtiveram apenas nove interagentes.

A espécie com maior período de floração mostra maior riqueza na guilda de herbívoros e na dinâmica da herbivoria, em função de possíveis variações na intensidade da floração e na sazonalidade do clima ao longo do ano?

Chamaecrista catharticoides foi de fato a espécie que apresentou o maior número de herbívoros e a quantidade de herbivoria variou ao longo do ano. Em frutos e flores, a quantidade de herbivoria e de herbívoros foi maior nos períodos mais secos e frios onde essas unidades foram

45

menos produzidas. Além disso, essa foi a única espécie a ter o sucesso reprodutivo significativamente impactado pela herbivoria.

Estruturas e formas de defesa apresentam efetividade contra a herbivoria? Nossos resultados comprovam que os tricomas secretores de *C. cathartica* e *C. catharticoides* diminuem a herbivoria em botões e frutos em início de desenvolvimento. Não testamos a efetividade das

formigas associadas aos nectários extraflorais de *C. brachystachya* para unidades reprodutivas, porém pudemos observar que ao menos botões são protegidos por essas formigas.

A herbivoria nas espécies estudadas afeta o sucesso reprodutivo das mesmas? A herbivoria afeta o sucesso reprodutivo das três espécies, porém em quantidades diferentes e com variação entre as estruturas reprodutivas danificadas. As flores foram as unidades reprodutivas mais atacadas e as três espécies mostraram uma relação negativa entre florivoria e frutificação. No entanto somente em *C. catharticoides* a florivoria impactou significativamente a frutificação. Embora não tenha sido testado estatisticamente, o impacto da granivoria foi muito alto principalmente em *C. catharticoides* onde nossos resultados apontam que mais da metade sementes de frutos sofrem danos.

46

Referências Bibliográficas

ALVARES, C.A.; STAPE, J.L.; SENTELHAS, P. C; GONÇALVES, J. L. M; SPAROVEK, G. Koppen's climate classification map for Brazil. **Meteorologische Zeitschrift**, 22(6), 711–728. 2014.

ALVES, R.J.V; KOLBEK, J.C.A.N. Campo rupestre vegetation is floristically delimited based on vascular plant genera? **Plant Ecology**. 207:67-79. 2010.

ARMBRUSTER, W.S.; WEBSTER, G.L. Pollination of Two Species of *Dalechampia* (Euphorbiaceae) in Mexico by Euglossine Bees. **Biotropica**, 11(4): 278-283.1979.

ANDERSON, D.P.; NORDHEIM, E.V.; MOERMOND, T.C.; GONE, Z.B.B; BOESCH C. Factors Influencing Tree Phenology in Taï National Park, Cote d'Ivoire. **Biotropica**, 37(4): 631–640. 2005.

ANDRADE, P.M; SOUZA, H.C. Contribuição ao conhecimento da vegetação do Parque Estadual do Ibitipoca, Lima Duarte, Minas Gerais. **Revista Árvore**, 19: 249-261. 1995.

ASHAMAN, T-L; KNIGHT, T.M; STEETS, J.A.; AMARASERAKE, P.; BURD, M.; CAMPBELL, D.C.; DUDASH, M.R.; JOHNSTON, S.J.; MAZER, R.J; MARTIN, T.M; WILSON, W.G. Pollen limitation of plant reproduction: ecological and evolutionary causes and consequences. **Ecology**, 85(9): 2408– 2421. 2004.

AUGSPURGUER, C.K. Reproductive Synchrony of a Tropical Shrub: Experimental Studies on Effects of Pollinators and Seed Predators in *Hybanthus Prunifolius* (Violaceae). **Ecology**, 62(3): 775-788. 1981

BANERJEE, B. Can leaf aspect affect herbivory? a case study with tea. **Ecology**, 68(4): 839-843. 1987

47

BENCKE, C.S.C.; MORELLATO L.P.C. Comparação de dois métodos de avaliação da fenologia de plantas, sua interpretação e representação. **Revista Brasileira de Botânica**, 25(3): 269-275. 2002.

BIANCHINI, E.; PIMENTA, J.A.; SANTOS, F.A.M. Fenologia de *Chrysophyllum gonocarpum* (Mart. & Eichler) Engl. (Sapotaceae) em floresta semidecídua do sul do Brasil. **Revista Brasileira de Botânica**, 29: 595-602. 2006.

BIERE, A.; HONDERS, S. J. Impact of flowering phenology of *Silene alba* and *S. dioica* on susceptibility to fungal infection and seed predation. **Oikos**, 77(3): 467-480. 1996

BRODY, A.K. Effects of pollinators herbivores and seed predators on flowering phenology. **Ecology**, 78(6): 1624-1631. 1997.

BLOOR, J. M.; PICHON, P.; FACILMAGNE, R.; LEADLEY, P.; SOUSUANNA, J-F. Effects of Warming, Summer Drought, and CO₂ Enrichment on Aboveground Biomass Production, Flowering Phenology, and Community Structure in an Upland Grassland Ecosystem. **Ecosystems**, 13: 888– 900. 2010.

BLUTHGEN, N. Interações plantas-animais e a importância funcional da biodiversidade. In: (eds.) DEL-CLARO, K e TOREZAN-SILINGARDI, H.M. *Ecologia das interações plantas-animais: uma abordagem ecologia evolutiva*. **Technical Books**, 261-272. 2012.

BOIÇA JR, A.L.; SANTOS, T. M.; PASSILONGO, J. *Trigona spinipes* (Fabr.) (Hymenoptera: Apidae) em espécies de maracujazeiro: flutuação populacional, horário de visitação e danos às flores. **Neotrop Entomol.**, 33(2) 135-139. 2004.

Brostein, J.L. Antagonismos e mutualismos: interações entre plantas e animais. In: (eds.) DEL CLARO, K e TOREZAN-SILINGARDI, H.M. *Ecologia das interações plantas-animais: uma abordagem ecologia evolutiva*. **Technical Books**, 292-304. 2012.

BUCHMANN, S.L. Buzz pollination in Angiosperms. In: (C.E. JONES & R.J. LITTLE, eds.). *Handbook of experimental pollination biology*. **Van Nostrand Scientific and Academic Editions**, 73-113. 1983.

48

BUCHMANN, S.L.; HURLEY, J.P. A biophysical model for buzz pollination in angiosperms. **Journal of Theoretical Biology**, 72(4): 639-657. 1978.

CADE, W.H.; SIMPSON, P. H.; BRELAND O. P. *Apiomerus spissipes* (Hemiptera: Reduviidae): a predator of harvester ants in Texas. **Southwest Nat.** 3:195-197. 1978

CAMARGO, R.A.; MIOTTO, S.T.S. O Gênero *Chamaecrista* Moench (Leguminosae Caesalpinioideae) no Rio Grande do Sul. **Iheringia**, 59(2): 131-148, 2004.

Cariveau, D.; Irwin, R.E.; Brody, A. K.; Garcia-Mayeya, L. S.; von der Ohe, A. Direct and indirect effects of pollinators and seed predators to selection on plant and floral traits. – *Oikos* 104: 15–26. 2004.

CETEC. Diagnóstico ambiental de Minas Gerais, Belo Horizonte. 1983.

Chamaecrista in Flora do Brasil 2020 em construção. **Jardim Botânico do Rio de Janeiro**. Disponível em: <http://floradobrasil.jbrj.gov.br/reflora/floradobrasil/FB103779>>. Acesso em: 12 Mar. 2020.

CHOE, D-H; RUST, M. K. Use of Plant Resin by a Bee Assassin Bug, *Apiomerus flaviventris* (Hemiptera: Reduviidae). **Ann Entomol Soc Am**, 100(2): 320-326. 2007.

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

CONCEIÇÃO, A.S. Filogenia do Gênero *Chamaecrista* (Leguminosae-Caesalpinioideae) e Taxonomia do grupo Baseophyllum. Dissertação (Mestrado Botânica) Universidade Estadual de Feira de Santana, Departamento de Ciências Biológicas, Bahia. 2006.

CONCEIÇÃO, A.S.; QUEIROZ, L.P.; LEWIS, G. P.; ANDRADE, M. J. G.; ALMEIDA, P.R.M.; SCHNALDEBACH A.S.; BERG, C. VAN DER. Phylogeny of *Chamaecrista* Moench (Leguminosae-

49

Caesalpinioideae) based on nuclear and chloroplast DNA regions. Universidade Estadual de Feira de Santana. **Taxon**, 58 (4): 1168–1180. 2009.

CORTOPASSI-LAURINO, M.; KNOLL, F. R. N.; IMPERATRIZ-FONSECA, V. L. Nicho trófico e abundância de *Bombus morio* e *Bombus atratus* em diferentes biomas brasileiros. In: Melo, G. A. R. & Santos, I. A. (eds.). Apoidea neotropica: homenagem aos 90 anos de Jesus Santiago Moure. Ed. UNESCO, 285-295. 2003

COSTA, C.B.N. Mecanismo de isolamento reprodutivo em espécies simpátricas: Biologia reprodutiva de *Chamaecrista* (Leguminosae-Caesalpinioideae) em Mucugê, Bahia. Tese (Doutorado em Botânica) Universidade Estadual de Feira de Santana, Departamento de Ciências Biológicas, Bahia. 2007.

COTARELLI V.M., VIEIRA A.O.S. Herbivoria Floral em *Chamaecrista trachycarpa* (Vog.) H.S. Irwin & Barneby, em uma área de campo natural (Telêmaco Borba, PR, Brasil). **Semina: Ciências Biológicas e da Saúde**, 30(1): 91-98. 2009.

COUTINHO, Í.A.C.; FRANCINO, D.M.T.; MEIRA, R.M.S.A. Leaf anatomical studies of *Chamaecrista* subsect. Baseophyllum (Leguminosae, Caesalpinioideae): new evidence for the up-ranking of the varieties to the species level. **Plant Syst Evol**, 299:1709–1720. 2013.

CRAWLEY, MJ. Seed predators and plant population dynamics. In: (ed. M FENNER) *The Ecology of Regeneration in Plant Communities*, 157-192. **Wallingford**: CAB. 1992

DAFNI, A. Breeding systems. In: *Pollination ecology – A practical approach*. New York, Oxford University Press, 25-58. 1992.

DEL-CLARO, K. Multitrophic relationships, conditional mutualisms, and the study of interaction biodiversity in tropical savanas. **Neotropic Entomol.**, (33) 665–672. 2004.

DEL-CLARO, K. Origens e importância das relações plantas-animais para a ecologia e conservação. In: (eds.) DEL-CLARO, K e TOREZAN-SILINGARDI, H.M. *Ecologia das interações plantas-animais: uma abordagem ecologia evolutiva*. **Technical Books**: 37-50, 2012.

DYER, L. A. Effectiveness of caterpillar defenses against three species of invertebrate predators. **Journal of Research on the Lepidoptera**, 48(34): 48–68. 1997.

FILARDI, F.L.R.; RIBEIRO, R.D.; PINTO, R.B.; MANSANO, V.F. Leguminosae no Parque Estadual do Ibitipoca, Minas Gerais, Brasil. **Bol Bot Univ São Paulo**, 32 (1): 9-42. 2014.

FOURNIER, L.A. Un método cuantitativo para la medición de características fenológicas en árboles. **Turrialba**, 24: 422-423. 1974.

FOURNIER, L.A. & CHARPANTIER, C.O. El tamaño da amostra y la frecuencia de las observaciones en el estudio de las características fenológicas de los árboles tropicales. **Turrialba**, 25: 45-48 1975.

FRAME, D. Generalist flowers, biodiversity and florivory: implications for angiosperm origins. **Taxon**, 52: 681–685. 2003.

FRANCINO, D. M. T. Anatomia foliar de *Chamaecrista* Moench. (Leguminosae Caesalpinoideae) como subsídio à taxonomia e à filogenia. Tese (Doutorado em Botânica) - Universidade Federal de Viçosa. 2010.

FREITAS, L.; WOLOWSKI, M.; SIGILANO, M.I. Ocorrência de limitação polínica em plantas de mata atlântica. **Oecologia**, 14(1): 251-265. 2010

GIULIETTI, A.M.; PIRANI, J.R. Patterns of geographic distribution of some plant species from the Espinhaço Range, Minas Gerais and Bahia, Brazil. In: *Proceeding of a workshop on Neotropical distribution patterns* (P.E. VANZOLINI & W.R. HEYER eds.). **Academia Brasileira de Ciências**, Rio de Janeiro, 39-69, 1987.

GOTTSBERGER, G. & SILBERBAUER-GOTTSBERGER, I. Evolution of flower structures and pollination in Neotropical Cassiinae (Caesalpiniaceae) species. **Phyton**, 28: 293-320. 1988.

HAAS S. M.; LORTIE, C. J. A systematic review of the direct and indirect effects of herbivory on plant reproduction mediated by pollination. *PeerJ* 8: 9049. 2020.

HULME, P., AND C. W. BENKMAN. Granivory. In: C. M. HERRERA and O. PELLMYR, (eds). *Plant animal interactions*. Oxford Univ, 132–156, 2002

IRWIN, H.S. & BARNEBY, R.C. Tribe Cassieae Bronn. In: R.M. POLHILL & P. H. RAVEN (eds.). *Advances in legume systematics*. Part 1, Kew, **The Royal Botanic Gardens**. Pp. 97106. 1981.

IRWIN, H.S.;BARNEBY,R.C. The American Cassiinae: a synoptical revision of Leguminosae tribe Cassieae subtribe Casiinae in the New World. Part 2 of 2. **The New York Botanical Garden**, 455-918. 1982.

JOHNSON, M. T.J.; CAMPBELL, S. A.; BARRETT, S. C. H. Evolutionary Interactions Between Plant Reproduction and Defense Against Herbivores. **Ecol. Evol. Syst.** 46:191–213. 2015.

KNIGHT, M. T.; STEETS, J. A.; ASHMAN, T-L. A quantitative synthesis of pollen supplementation experiments highlights the contribution of resource reallocation to estimates of pollen limitation. **Botany**, 93(2): 271-277. 2006.

KRUPNICK, G.A; WEIS, A.E;CAMPBELL, D.R. The consequences of floral herbivory for pollinator service to isomeris arbórea. **Ecology**, 80(1). 125-134. 1999.

KUDO, G. Flowering phenologies of animal-pollinated plants: reproductive strategies and agents of selection. In: L. D. HARDER, AND S. C. H. BARRETT. **Ecology and evolution of flowers**. Oxford University Press, 139–158. 2006.

LABANDEIRA, C.C. The history of associations between plants and animals. In: *Plant animal interactions, na evolutionary approach* (eds. HERRERA, C.M.; PELLMYR, O.) Blackwell, **Oxford**, 26-76, 2002.

LAROCA, S. Sobre a binomia de *Bombus morio* (Hymenoptera, Apoidea). **Acta Biológica Paranaense**, 5(1/2): 107-127, 1976

LEAVITT, H.; ROBERTSON, I. C. Petal herbivory by chrysomelid beetles (*Phyllotreta* sp.) is detrimental to pollination and seed production in *Lepidium papilliferum* (Brassicaceae). **Ecological Entomology**, 31: 657–660. 2006.

LENZA, E.; KLINK, C.A. Comportamento fenológico de espécies lenhosas em um cerrado sentido restrito de Brasília, DF. **Revista Brasileira de Botânica** 29(4), 627-638. 2006

LIMA, R.L.; ANDREAZZE, R.; ANDRADE, H.T.A.; PINHEIRO, M.P.G. Riqueza de Famílias e Hábitos Alimentares em Coleoptera Capturados na Fazenda da EMPARN– Jiqui, Parnamirim / RN. **Entomologo Brasilis**, 3(1): 11-15. 2010

LINHART, Y. B.; Disease, parasitism and herbivory: Multidimensional challenges in plant evolution. **Trends in Ecology & Evolution**, 6(12): 392-396. 1991.

MADEIRA, J. A.; FERNANDES, G. W. Reproductive phenology of sympatric taxa of *Chamaecrista* (Leguminosae) in Serra do Cipó, Brazil. **Journal of Tropical Ecology**, 15(44): 463-479. 1999.

MADEIRA, J.A; FERNANDES, G.W; GONZÁLEZ-RODRÍGUEZ, A; REYES-CUEVAS, P. Tri-trophic interactions among congeneric sympatric host plants of *Chamaecrista*, seed predators and parasitoids. **Arthropod Plant Interact** 7:403–413. 2013.

MARQUES, A.R.; LEMOS-FILHO, J.P. Fenologia reprodutiva de espécies de bromélias na Serra da Piedade, MG, Brasil. **Acta Bot. Bras** 22: 417–424. 2008.

MARQUIS, R.J; BRAKER, H.E. Plant-herbivore interactions: diversity, specificity, and impact. In: MCDADE, L.A.; BAWA, K.S.; HESPENHEIDE, H.A.; HARTSHORN, G.S. (eds.) *La Selva: Ecology and Natural History of a Neotropical Rain Forest* . **Chicago**. 261-281. 1994

MARQUIS, R.J. Uma abordagem geral das defesas das plantas contra a ação dos herbívoros. In: *Ecologia das interações plantas-animais: uma abordagem ecológico-evolutiva* (Eds.) DEL CLARO, K; TORENZA-SILINGARDI, H.M. Technical **Books Editora Ltda**. Rio de Janeiro, p. 53-66, 2012.

53

MCCALL, A.C; IRWIN, R.E. Florivory: the intersection of pollination and Herbivory. **Ecology** 9: 1351–1365. 2006.

MCCORMICK, A. C.; UNSICKER, S. B.; GERSHENZON, J. The specificity of herbivore induced plant volatiles in attracting herbivore enemies. **Trends in Plant Science**, 17(5): 303-310. 2012.

MEIRA, R.M.S.A; FRANCINO, D.M.T; ASCENSÃO L. Oleoresin trichomes of *Chamaecrista dentata* (leguminosae): structure, function, and secretory products. **Int. Journal Plant Sci.**, 175(3): 336–345. 2014.

MENZEL, A. Plant phenological anomalies in germany and their relation to air temperature and nao. Climatic Change. Kluwer Academic Publishers. **Printed in the Netherlands**. 57: 243–263 2003.

NASCIMENTO, E. A. & DELL-CLARO, K. Floral visitors of *Chamaecrista debilis* (Vogel) H.S.Irwin & Barneby (Fabaceae-Caesalpinoideae) at Cerrado of estação ecológica do jataí, São Paulo State, Brazil. **Neotropical Entomology**, 36(4): 619-624. 2007.

NASCIMENTO, E.A; DEL-CLARO, K. Ant visitation to extrafloral nectaries decreases herbivory and increases fruit set in *Chamaecrista debilis* (Fabaceae) in a neotropical savanna. E.A. do Nascimento, K. Del-Claro / **Flora-Morphology**, 205: 754–756. 2010.

NEWSTROM, L.E; FRANKIE, G.W; BAKER, H.G. A New Classification for Plant Phenology Based on Flowering Patterns in Lowland Tropical Rain Forest Trees at La Selva, Costa Rica. Source: **Biotropica**, 26(2): 141-159. 1994

OLIVEIRA-FILHO, A.T. de; Fontes, M.A.L.; Viana, P.L.; Valente, A.S.M.; Salimena, R.G.; Ferreira, F.M. O mosaico de fitofisionomias do Parque Estadual do Ibitipoca. In: Flora do parque Estadual do Ibitipoca. (Edt.) FORZZA, R.C.; NETO, L.M.; SALIMENA, F.R.G.; ZAPPI, D. **Editora UFJF**, 53-93, 2013.

54

OLIVEIRA, P.S.; SENDOYA, S. F.; DEL-CLARO, K. Defesas abióticas contra herbívoros em plantas de cerrado: interações entre formigas, nectários extraflorais e insetos trofobiontes. In: (eds.) DEL CLARO, K e TOREZAN-SILINGARDI, H.M. *Ecologia das interações plantas-animais : uma abordagem ecologia evolutiva*. **Technical Books**: 157-165. 2012.

PARACHNOWITSCH, A. L.; CARUSO, C. M. Predispersal seed herbivores, not pollinators, exert selection on floral traits via female fitness. **Ecology**, 89(7) pp. 1802–1810. 2008

PARKIN, E. A. The digestive enzymes of some wood-boring beetle larvae. **J. exp. Biol.** 17: 364- 377. 1940.

PILSON, D. Herbivory and natural selection on flowering phenology in wild sunflower, *helianthus annuus*. **Oecologia** 122:72–82. 2000.

PINHEIRO, M.C.B.; ORMOND, W.C.; LEITE, C.O.; LIMA, H.A. Ecologia da polinização de *Chamaecrista ramosa* (Vog.) Irwin & Barneby. var. *ramosa*. **Revista Brasileira de Biologia**, 48(4): 665 – 672. 1988.

RAPINI, A.; RIBEIRO, P.L.; LAMBERT S.; PIRANI, J.R. A flora dos Campos rupestres da Cadeia do Espinhaço. **Megadiversidade**. 4: 16-24. 2008.

RANDO, J.G., PIRANI J.R. Padrões de distribuição geográfica das espécies de *Chamaecrista* sect. *Chamaecrista* ser. *Coriaceae* (Benth). H. S. Irwin & Barneby, Leguminosae- Caesalpinioideae¹. **Revista Brasil. Bot.**, 34(4): 499-513. 2011.

REGO, J. O.; OLIVEIRA, R; JACOBI, C. M.; SCHLINDWEIN, C. Constant flower damage caused by a common stingless bee puts survival of a threatened buzz-pollinated species at risk. **Apidologie**, 49: 276–286. (2018)

RODARTE, A.T.A. Caracterização espacial, temporal e biologia floral das espécies de restinga, com ênfase nos recursos florais. Tese (Doutorado em Botânica) Museu Nacional, Universidade Federal do Rio de Janeiro. Departamento de Botânica, Rio de Janeiro, RJ. 2008.

55

ROMERO, G. Q.; VASCONCELLOS-NETO, J. Natural history of *Minumenops argenteus* (Thomisidae): seasonality and diet on *Trichogonniopsis a adenantha* (Asteraceae). **Journal of Arachnology** 31; 287-304. 2003.

ROMERO, G. Q.; VASCONCELLOS-NETO, J. Interações entre aranhas e plantas: associações específicas e mutualismos. In: (eds.) DEL-CLARO, K e TOREZAN-SILINGARDI, H.M. *Ecologia das interações plantas-animais: uma abordagem ecologia evolutiva*. **Technical Books**: 243-256. 2012.

SADALA-CASTILHO, R.; MACHADO, S. R.; SÁ-HAIAD, B; LIMA, H. A. Oil-resin glands in Velloziaceae flowers: structure, ontogenesis and secretion. structure, ontogenesis and secretion. **Plant. Syst. Evol.**, 302: 585–599. 2016.

SALIMENA, F.R.G.; MATOZINHOS, C.N.; ABREU, N.L.; RIBEIRO, J.H.C.; MENINI NETO, L. Flora

fanerogâmica da Serra negra, Minas Gerais, Brasil. **Rodriguésia**, 64(2): 311-320, 2013.

SILVA, A. C.; SANTANA-GIL, H. R. Predation of *Apiomerus pilipes* (Fabricius) (Hemiptera, Reduviidae, Harpactorinae, Apiomerini) over Meliponinae bees (Hymenoptera, Apidae), in the State of Amazonas, Brazil. **Rev. Bras. Zool.** 21:769–774.

SILVA, A. L.; AMARAL, E. Nota prévia sobre alguns dados bionômicos do predador de abelhas *Apiomeus nigrilobus* Stal, 1872 obtidos em condições de laboratório. **Anais da E.A.V. – UFGO** n° 1 – 1973.

SILVA, J.A.P.; RIBEIRO-COSTA, C. S.; JOHNSON, C. D. *Sennius Bridwell* (Coleoptera, Bruchidae): novas espécies predadoras de sementes de *Chamaecrista* Moench (Caesalpinaceae) da Serra do Cipó, Santana do Riacho, Minas Gerais, Brasil. **Revista Brasileira de Zoologia**, 20 (2): 269-277. 2003.

SILVEIRA, F.A.; NEGREIROS, D.; BARBOSA, N.P.; BUISSON, E.; CARMO, F.F.; CARSTENSEN, D.W. & LAMBERS, H. Ecology and evolution of plant diversity in the endangered campo rupestre: a neglected conservation priority. **Plant and Soil**, 1-24. 2015.

SIMÃO, R. N. Herbivoria e Fogo: Seus efeitos em *Chamaecrista neesiana* (Mart. ex. Benth.) L.&B. (Caesalpinoidea) na vegetação de Cerrado. Dissertação (Mestrado em Ecologia e Conservação

56

de Recursos Naturais) Universidade Federal de Uberlândia, Instituto de Biologia, Minas Gerais. 2005.

SÖBER, V.; MOORA, M.; TEEDER, T. Florivores decrease pollinator visitation in a self incompatible plant. **Basic Ecology**, 11: 669–675. 2010.

STATSOFT INC. (2005) STATISTICA (data analysis software systems), version 7.1. Disponível em <www.Statsoft.com>.

STEETS, J.A.; HAMRICK, J.L.; ASHAMAN, T-L. Consequences of vegetative herbivory for maintenance of intermediate outcrossing in an annual plant. **Ecology**, 87(11): 2717–2727. 2006.

TEIXEIRA, S. P.; MARINHO, C. R.; PAULINO, J. V. A. FLOR: ASPECTOS MORFOFUNCIONAIS E

EVOLUTIVOS. In: (eds.) RECH, A. R.; AGOSTINI, K.; OLIVEIRA, P. E.; MACHADO, I. S. *Biologia da polinização*. Editora Projeto Cultura. pp. 45-70. 2014.

VILELA, A. A.; TOREZAN-SILINGARDI, H. M.; DEL-CLARO-K. Conditional outcomes in ant–plant– herbivore interactions influenced by sequential flowering. *Flora* 209 - 359–366. 2014.

VOGEL S. The role of scent glands in pollination: On the structure and fuction of osmophores. Rotterdam, Netherlands, 202 pp. 1990.

WAHL, M.; HAY, M.E. Associational Resistance and Shared Doom: Effects of Epibiosis on Herbivory. *Oecologia*, 102(3): 329-340. 1995.

WASER, N.M. Competition for Hummingbird Pollination and Sequential Flowering in Two Colorado Wildflowers. *Oecologia*, 59(5): 934-944. 1978.

ZWOLAK, R.; CRONE, E. E. Quantifying the outcome of plant–granivore interactions. *Oikos*, 121:20–27. 2012.