

UNIVERSIDADE FEDERAL DO RIO DE JANEIRO
MUSEU NACIONAL
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM CIÊNCIAS BIOLÓGICAS
(BOTÂNICA)

TESE DE DOUTORADO



**BIOLOGIA FLORAL, POLINIZAÇÃO E FENOLOGIA REPRODUTIVA DE
ESPÉCIES DE ERICACEAE Juss. EM VEGETAÇÃO DE CAMPO RUPESTRE**

MAICON DOUGLAS ARENAS DE SOUZA

Rio de Janeiro

2023



**UNIVERSIDADE FEDERAL DO RIO DE JANEIRO
MUSEU NACIONAL
DEPARTAMENTO DE BOTÂNICA
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM CIÊNCIAS BIOLÓGICAS
(BOTÂNICA)**

**BIOLOGIA FLORAL, POLINIZAÇÃO E FENOLOGIA REPRODUTIVA DE
ESPÉCIES DE ERICACEAE Juss. EM VEGETAÇÃO DE CAMPO RUPESTRE**

Tese de Doutorado apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ciências Biológicas (Botânica), Museu Nacional, Universidade Federal do Rio de Janeiro, como parte dos requisitos necessários para obtenção do título de Doutor em Ciências Biológicas (Botânica).

Maicon Douglas Arenas de Souza

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

Rio de Janeiro
2023

**BIOLOGIA FLORAL, POLINIZAÇÃO E FENOLOGIA REPRODUTIVA DE
ESPÉCIES DE ERICACEAE Juss. EM VEGETAÇÃO DE CAMPO RUPESTRE**

Maicon Douglas Arenas de Souza

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

Tese submetida ao Programa de Pós-graduação em Ciências Biológicas
(Botânica) da Universidade Federal do Rio de Janeiro, Museu Nacional, como parte dos
requisitos necessários à obtenção do Grau de Doutor.

Aprovada por:

Dra. Ana Tereza Araújo Rodarte (UFRJ) – Presidente

Dra. Ligia Silveira Funch (UEFS)

Dra. Rejane Gomes Pimentel (UFRRJ)

Dra. Genise Vieira Somner (UFRRJ)

Dra. Bárbara de Sá Haiad (UFRJ)

Membros Suplentes:

Dr. André Luiz Gomes da Silva (UFF) – Suplente Externo

Dra. Ana Cláudia Macêdo Vieira (UFRJ) – Suplente Interno

FICHA CATALOGRÁFICA

S729b Souza, Maicon Douglas Arenas de
Biologia floral, polinização e fenologia
reprodutiva de espécies de Ericaceae Juss. em
vegetação de campo rupestre / Maicon Douglas Arenas
de Souza. -- Rio de Janeiro, 2023.
134 f.

Orientadora: Heloisa Alves de Lima Carvalho.
Coorientadora: Ana Tereza Araújo Rodarte.
Tese (doutorado) - Universidade Federal do Rio
de Janeiro, Museu Nacional, Programa de Pós-Graduação
em Ciências Biológicas (Botânica), 2023.

1. Campos rupestres. 2. Ericaceae. 3. Fenologia
reprodutiva. 4. Sistemas de polinização. 5.
Autoincompatibilidade. I. Carvalho, Heloisa Alves
de Lima, orient. II. Rodarte, Ana Tereza Araújo,
coorient. III. Título.

DEDICATÓRIA

*Aos meus pais, Silvana e Porfirio,
E aos meus avós, Aparecida e Antonio (in memoriam).*

*Chegar para agradecer e louvar.
Louvar o ventre que me gerou
O orixá que me tomou,
E a mão da doçura de Oxum que consagrou.
Louvar a água de minha terra
O chão que me sustenta, o palco, o massapê,
A beira do abismo,
O punhal do susto de cada dia.
Agradecer as nuvens que logo são chuva,
Sereniza os sentidos
E ensina a vida a reviver.
Agradecer os amigos que fiz
E que mantém a coragem de gostar de mim, apesar de mim...
Agradecer a alegria das crianças,
As borboletas que brincam em meus quintais, reais ou não.
Agradecer a cada folha, a toda raiz, as pedras majestosas
E as pequeninas como eu, em Aruanda.
Agradecer o sol que raia o dia,
A lua que como o menino Deus espraia luz
E vira os meus sonhos de pernas pro ar.
Agradecer as marés altas
E também aquelas que levam para outros costados todos os males.
Agradecer a tudo que canta no ar,
Dentro do mato sobre o mar,
As vozes que soam de cordas tênues e partem cristais.
Agradecer os senhores que acolhem e aplaudem esse milagre.
Agradecer,
Ter o que agradecer.
Louvar e abraçar!*

Abraçar e agradecer | Maria Bethânia

AGRADECIMENTOS

Nessa longa caminhada conheci muitas pessoas, pessoas com as quais tive a oportunidade de aprender muito e estabelecer magníficas conexões. Sou muito grato por tudo o que vivenciei e mais grato ainda por ter tido a sorte de receber tão preciosa ajuda para a realização deste trabalho. Claramente que o apoio, o carinho, a compreensão, as trocas e as experiências ultrapassam as paredes da academia e não se sustentam apenas numa visão cartesiana a qual estamos tão habituados. Desde já, a minha profunda gratidão!

Primeiramente agradeço à inteligência suprema e causa primária de todas as coisas a qual me oportunizou a existência, Deus, em todas as suas ramificações. Deus presente nos orixás, presente nos santos, presente na poesia e nas flores, e também no morador de rua, ali mesmo no Maracanã, chamado de Seu João. Deus Seu João sempre tinha algo para me ensinar, e do seu olhar e sorriso sinceros eu jamais me esquecerei! Meu muito obrigado!

Agradeço também aos meus pais, Silvana Arenas de Souza e Porfirio de Souza, pelo apoio durante toda essa jornada. Sem vocês eu jamais teria conseguido. Amo muito vocês!

A minha avozinha, Aparecida Viel Arenas, pelo aprendizado constante e ao auxílio sempre que possível, e ao meu avozinho, Antonio Arena Arenas (*in memoriam*) pela intensa energia espiritual (saudades eternas). Amo muito, muito, vocês!

Gostaria de agradecer também ao meu irmão Lucas, pelo apoio e conselhos. Obrigado pelo carinho e confiança!

Não poderia jamais deixar de agradecer a minha filha felina Minerva e ao meu filho canino Romeu! Companhias inseparáveis de profunda dedicação e amor!

De maneira importantíssima, agradeço ao Labflor! Tive a honra de experienciar momentos incríveis, tanto profissional quanto pessoal. Dentre seus integrantes, em primeiro momento devo minha extrema gratidão a minha orientadora, Profa. Heloisa Lima, ou simplesmente Helô. Helô sempre se mostrou mais do que uma orientadora; por muitas vezes

figurou como amiga e mãe! Meu muito obrigado pela orientação, ajuda em campo e laboratório, pelas discussões, pelas conversas agradáveis e descontraídas, pelos conselhos, pelo cuidado, e por ter me possibilitado uma passagem agradabilíssima pelo laboratório. Outra pessoa importantíssima e a quem devo muitíssimo é a minha coorientadora, Profa. Ana Rodarte, ou simplesmente Aninha! Me identifiquei com a Profa. Ana desde o primeiro momento! Muito obrigado, Aninha, pela companhia maravilhosa no campo e no laboratório, obrigado por toda ajuda imensurável e ricos conhecimentos fenológicos, pelas risadas, conselhos, carinho e preocupação, bem como pela contribuição para a minha formação! Te levarei para sempre comigo! Não menos importante, devo minha gratidão aos demais integrantes do Labflor - figuras indispensáveis para a concretização desse trabalho - sendo eles: Luciene, Lucas, Daniele, Robson, Gilmar e Raquel (Equipe do Parque Estadual do Ibitipoca – PEI). Com certeza a presença de vocês tornou os dias de campo, em Ibitipoca, muito mais divertidos e leves. Obrigado por toda ajuda, companhia e amizade. Amei estar com vocês!

Devo também meus agradecimentos às Dras. Marina e Cristine, as quais puderam contribuir cuidadosamente com esse trabalho. Muito obrigado!

Agradeço aos meus amigos, conhecidos também como segunda família. Muito obrigado, Willian, Ariana, Greiciele, Joelma, Kemely e Bruna, que mesmo longe, estavam perto! Agradeço por me ouvirem, aconselharem, compreenderem, incentivarem e, ainda, por me ajudar nos momentos de tanta tensão. Não só por esses, mas inclusive pelos momentos de descontração, que também são fundamentais para a vida.

Aos queridos amigos cariocas que fiz nesse curto espaço de tempo, mas que os laços se perpetuam: Flávia, Rodrigo e Phelipe. Agradeço muito por ter conhecido vocês e pela conexão que estabelecemos! Gratidão pelos risos, desabafos, companhia, festas e aventuras (risos)! Vocês são muito especiais!

À Zilma Jubini, por ter me “aturado” por quase quatro anos como inquilino de seu imóvel. Zilma foi muito importante, por vezes fazendo papel de amiga e mãe (até mesmo para minha filha felina Minerva, quando das minhas viagens mensais). Muito obrigado por tudo, Zilma. Sentirei saudades (inclusive da sua admirável horta)!

Agradeço ao IEF/MG (Instituto Estadual de Florestas) pela licença concedida a fim de desenvolver essa pesquisa, e a toda equipe do PEI (Parque Estadual do Ibitipoca) pelo suporte e atenção. Muito obrigado!

Muito obrigado também aos professores e biólogos do Departamento de Entomologia do Museu Nacional (UFRJ) pela identificação taxonômica de alguns insetos, a saber: Thamara Zacca (borboletas e mariposas), Alexandre Soares (esfingídeo), Prof. Felipe Vivallo (abelhas). Meu muito obrigado também ao Edvandro Abreu (beija-flor), biólogo associado ao Laboratório de Ecologia de Aves da UERJ. A todos, muito obrigado!

À Universidade Federal do Rio de Janeiro (UFRJ), ao Museu Nacional (MN) e ao Programa de Pós-graduação em Ciências Biológicas (Botânica) pela qualificação.

A todos aqueles que contribuíram direta ou indiretamente, pela amizade e ajuda. Muitíssimo obrigado!

SUMÁRIO

INTRODUÇÃO.....	01
ESTRUTURA DA TESE.....	05
ÁREA DE ESTUDO.....	06
ESPÉCIES ESTUDADAS.....	07
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	09

CAPÍTULO 1: FENOLOGIA REPRODUTIVA DE ESPÉCIES DE ERICACEAE OCORRENTES EM CAMPOS RUPESTRES, MG

INTRODUÇÃO.....	19
MATERIAL E MÉTODOS.....	22
RESULTADOS.....	28
DISCUSSÃO.....	45
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	52

CAPÍTULO 2: BIOLOGIA FLORAL E SISTEMAS DE POLINIZAÇÃO EM ESPÉCIES DE ERICACEAE DA SERRA DO IBITIPOCA, MG

INTRODUÇÃO.....	65
MATERIAL E MÉTODOS.....	69
RESULTADOS.....	73
DISCUSSÃO.....	94
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	101

CAPÍTULO 3: *BIOLOGIA REPRODUTIVA EM TRÊS ESPÉCIES DE Agarista (ERICACEAE) DO SUDESTE DO BRASIL*

INTRODUÇÃO.....	110
MATERIAL E MÉTODOS.....	113
RESULTADOS.....	115
DISCUSSÃO.....	117
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	122
CONSIDERAÇÕES FINAIS.....	130

LISTA DE FIGURAS

CAPÍTULO 1: FENOLOGIA REPRODUTIVA DE ESPÉCIES DE ERICACEAE OCORRENTES EM CAMPOS RUPESTRES, MG

FIGURA 1: Localização do Parque Estadual do Ibitipoca (PEI), Minas Gerais, Brasil. 22

FIGURA 2: Diagrama climático para a região de Juiz de Fora, MG (aproximadamente 100 km da área de estudo), de março de 2017 a dezembro de 2019, mostrando meses superúmidos (branco, >100 mm), úmidos (cinza, <100 mm) e secos (preto, stress úmido), INMET – Juiz de Fora. 23

FIGURA 3: Área de estudo no Parque Estadual do Ibitipoca, MG. **A.** Espécies marcadas ao longo da trilha Cachoeira dos Macacos e do Circuito Janela do Céu, englobando a trilha do Cruzeiro e a trilha da Lombada; **B-D.** Detalhe das trilhas. **B.** Cachoeira dos Macacos; **C.** Cruzeiro; **D.** Lombada. Marcador azul: *Agarista eucalyptoides*; lilás: *A. ericoides*; vermelho: *A. hispidula*; laranja: *A. oleifolia*; rosa: *Gaylussacia chamissonis*; branco: *G. densa*; verde: *G. decipiens* e amarelo: *Gaultheria eriophylla*. 24

FIGURA 4: Percentuais de intensidade (linha azul) e de atividade (linha vermelha) para a floração de oito espécies de Ericaceae estudadas durante o período de 2017 a 2019, no Parque Estadual do Ibitipoca, Minas Gerais, Brasil. 29

FIGURA 5: Percentuais de intensidade (linha azul) e atividade (linha vermelha) para a frutificação das oito espécies de Ericaceae estudadas durante o período de 2017 a 2019 no Parque Estadual do Ibitipoca, Minas Gerais, Brasil. 30

FIGURA 6: Períodos de floração e de frutificação de oito espécies de Ericaceae do Parque Estadual do Ibitipoca, Minas Gerais, Brasil, anos de 2017 a 2019 (**Bo** = botões; **Fl** = flores; **Fr_Im** = frutos imaturos; **Fr_M** = frutos maduros; n = número de indivíduos observados; estação fria e seca (março a setembro), com fundo cinza; estação quente e chuvosa (outubro a março), com fundo branco. 31

FIGURA 7: Percentuais de intensidade e atividade para a floração de quatro espécies de *Agarista* estudadas durante o período de 2017 a 2019 no Parque Estadual do Ibitipoca, Minas Gerais, Brasil 34

FIGURA 8: Percentuais de intensidade e atividade para a floração de três espécies de *Gaylussacia* e uma *Gaultheria* estudadas durante o período de 2017 a 2019 no Parque Estadual do Ibitipoca, Minas Gerais, Brasil. 36

FIGURA 9: Percentuais de intensidade e atividade para a frutificação de quatro espécies de *Agarista* estudadas durante o período de 2017 a 2019 no Parque Estadual do Ibitipoca, Minas Gerais, Brasil. 40

FIGURA 10: Percentuais de intensidade e atividade para a frutificação de três espécies de *Gaylussacia* e uma *Gaultheria* estudadas durante o período de 2017 a 2019 no Parque Estadual do Ibitipoca, Minas Gerais, Brasil. 42

FIGURA 11: Espécies de Ericaceae do Parque Estadual do Ibitipoca, Minas Gerais, Brasil. **A.** Inflorescências de *Agarista ericoides*. **B.** Inflorescências de *Agarista hispidula*. **C.** Flores e frutos de *Agarista eucalyptoides*. **D – E.** Frutos verdes e maduros de *Agarista oleifolia*. **F.** Frutos de *Agarista hispidula* em desenvolvimento. **G.** *Agarista oleifolia*. 43

FIGURA 12: Espécies de Ericaceae do Parque Estadual do Ibitipoca, Minas Gerais, Brasil. **A.** Inflorescências de *Gaylussacia chamissonis*. **B.** Inflorescências de *Gaylussacia decipiens*. **C.** Inflorescências de *Gaultheria eriophylla*. **D.** Inflorescências de *Gaylussacia densa*. **E.** Frutos verdes e maduros de *Gaylussacia decipiens*. **F.** Frutos verdes e maduros de *Gaylussacia densa*. 43

CAPÍTULO 2: BIOLOGIA FLORAL E SISTEMAS DE POLINIZAÇÃO EM ESPÉCIES DE ERICACEAE DA SERRA DO IBITIPOCA, MG

FIGURA 1: (A) Área de estudo no Parque Estadual do Ibitipoca, MG. As espécies foram marcadas ao longo da “trilha Cachoeira dos Macacos” (B) e do “Circuito Janela do Céu”,

que engloba a “Trilha do Cruzeiro” e a “Trilha da Lombada” (C e D). Marcador azul: *Agarista eucalyptoides* (populações A e B); lilás: *A. ericoides* (populações A e B); vermelho: *A. hispidula*; laranja: *A. oleifolia*; rosa: *Gaylussacia chamissonis*; branco: *G. densa*; verde: *G. decipiens* e amarelo: *G. eriophylla*. 69

FIGURA 2: Inflorescências das espécies de Ericaceae no Parque Estadual do Ibitipoca, Minas Gerais, Brasil. **A.** *Agarista eucalyptoides*; **B.** *Agarista ericoides*; **C.** *Agarista hispidula* e **D.** *Agarista oleifolia*. 73

FIGURA 3: Inflorescências das espécies de Ericaceae no Parque Estadual do Ibitipoca, Minas Gerais, Brasil. **A.** *Gaylussacia densa*; **B.** *Gaylussacia decipiens*; **C.** *Gaylussacia chamissonis*; e **D.** *Gaultheria eriophylla*. 74

FIGURA 4: *Agarista eucalyptoides* no Parque Estadual do Ibitipoca, Minas Gerais, Brasil. **A.** Inflorescência (setas: gotas de néctar); e **B.** Tubo floral em corte longitudinal (seta: apresentação secundária de pólen). 77

FIGURA 5: *Agarista hispidula* no Parque Estadual do Ibitipoca, Minas Gerais, Brasil. **A.** Inflorescência; **B.** Flor em vista lateral; **C.** Flor em corte longitudinal (notar ausência de hercogamia e ocorrência de apresentação secundária de pólen - seta). 77

FIGURA 6: *Agarista ericoides* no Parque Estadual do Ibitipoca, Minas Gerais, Brasil. **A.** Inflorescência (setas: gotas de néctar); **B.** Flor em corte longitudinal (seta: apresentação secundária de pólen). 78

FIGURA 7: *Gaultheria eriophylla* no Parque Estadual do Ibitipoca, Minas Gerais, Brasil. **A.** Inflorescência; **B.** Abertura da corola; **C.** Corola em corte longitudinal (seta: apresentação secundária de pólen). 78

FIGURA 8: *Gaylussacia decipiens* no Parque Estadual do Ibitipoca, Minas Gerais, Brasil. **A.** Inflorescência; **B.** Abertura da corola; **C.** Corola em corte longitudinal. 78

FIGURA 9: *Gaylussacia densa* no Parque Estadual do Ibitipoca, Minas Gerais, Brasil. **A.** Inflorescência; **B.** Flor em vista lateral; **C.** Corola em corte longitudinal; **D.** Seta: néctar acumulado entre os estames e o pistilo. 79

FIGURA 10: *Gaylussacia chamissonis* no Parque Estadual do Ibitipoca, Minas Gerais, Brasil. **A.** Inflorescência; **B.** Abertura da corola; **C.** Corola em corte longitudinal. 79

FIGURA 11: Porcentagem de visitas por grupos funcionais de visitantes florais nas espécies de Ericaceae no Parque Estadual do Ibitipoca, Minas Gerais, Brasil. Legenda: Ab-m-g = abelhas médias e grandes; Ab-p = abelhas pequenas; Vp = vespas; Lep-di = lepidópteros diurnos; Lep-no = lepidópteros noturnos; Esf = esfingídeos; Mos = moscas; Colep = coleópteros; Bj-fl = beija-flores; colunas azuis = polinizadores; colunas vermelhas = pilhadores. Para outras informações, vide tabela 7. 86

FIGURA 12: Visitantes florais da ordem Hymenoptera coletando néctar e pólen em espécies de Ericaceae presentes no Parque Estadual do Ibitipoca, Minas Gerais, Brasil. *Agarista eucalyptoides*: **A.** *Apis mellifera*; **B.** *Augochloropsis* sp. *Gaylussacia chamissonis*: **C.** *Apis mellifera*. *Agarista ericoides*: **D.** *Bombus morio*; **E.** *Bombus brasiliensis*. *Gaylussacia densa*: **F.** *Bombus brasiliensis*. 87

FIGURA 13: Visitantes florais da ordem Hymenoptera coletando néctar e pólen em espécies de Ericaceae presentes no Parque Estadual do Ibitipoca, Minas Gerais, Brasil. *Gaylussacia densa*: **A.** *Bombus morio*; **B.** *Melipona quadrifasciata*. *Gaylussacia decipiens*: **C.** *Apis mellifera*; **D.** *Auglochlora* sp1; **E.** *Trigona* sp. e **F.** *Nannotrigona testaceicornis*. 88

FIGURA 14: Visitantes florais da ordem Lepidoptera coletando néctar em espécies de Ericaceae presentes no Parque Estadual do Ibitipoca, Minas Gerais, Brasil. *Gaylussacia densa*: **A.** *Aellopos* aff. *fadus*; **B.** *Ypthimoides patricia*; **C.** *Badecla badaca*; **D.** *Ctenucha* aff. *rubriceps* e **E.** *Ctenucha divisum*. *Gaylussacia decipiens*: **F.** *Ypthimoides renata*. 89

FIGURA 15: Visitantes florais da ordem Lepidoptera coletando néctar em espécies de Ericaceae presentes no Parque Estadual do Ibitipoca, Minas Gerais, Brasil. *Agarista*

eucalyptoides: **A.** *Ctenucha* sp. *Agarista oleifolia*: **B.** *Cosmosoma* sp.; **C.** *Ypthimoides renata*. *Agarista ericoides*: **D.** *Ctenucha divisum*; **E.** Hesperidae. 90

FIGURA 16: Beija-flores coletando néctar em flores de *Agarista hispidula* no Parque Estadual do Ibitipoca, Minas Gerais, Brasil. **A e B.** *Stephanoxis lalandi*; **C.** Beija-flor não identificado. 91

FIGURA 17: Pilhadores florais em espécies de Ericaceae presentes no Parque Estadual do Ibitipoca, Minas Gerais, Brasil. *Agarista ericoides*: **A.** *Campsomeris* sp.; **B.** Coleoptera sp3 roubando pólen. *Gaylussacia decipiens*: **C.** Coleoptera sp. *Gaylussacia chamissonis*: **D.** *Campsomeris* sp. *Gaylussacia densa*: **E.** Diptera sp. e **F.** Vespidae sp. pilhando néctar. 92

FIGURA 18: **A-C:** Pilhadores florais em espécies de Ericaceae presentes no Parque Estadual do Ibitipoca, Minas Gerais, Brasil. *Agarista hispidula*: **A.** Formicidae sp.; **B.** Vespidae sp. *Agarista oleifolia*: **C.** Vespidae sp. *Agarista eucalyptoides*: **D.** Aracnídeo capturando abelha – predadores aguardando a presa. 93

LISTA DE TABELAS

CAPÍTULO 1: FENOLOGIA REPRODUTIVA DE ESPÉCIES DE ERICACEAE OCORRENTES EM CAMPOS RUPESTRES, MG

TABELA 1: Frequência, regularidade e duração do florescimento de espécies de Ericaceae acompanhadas no período de março de 2017 a dezembro de 2019 no Parque Estadual do Ibitipoca, MG, Brasil. 32

TABELA 2: Índice de sincronismo (IS) da floração das oito espécies de Ericaceae entre os meses de julho a dezembro durante o período de 2017 a 2019. Onde: *N* - número de indivíduos marcados e acompanhados e *n* - número de indivíduos que não floresceram no ano. Parque Estadual do Ibitipoca, Minas Gerais, Brasil. 37

TABELA 3: Correlações de Spearman entre as variáveis climáticas temperatura (máxima e mínima) e precipitação e fenofases reprodutivas (índices de atividade para flores e frutos maduros) de espécies de Ericaceae acompanhadas no período de março de 2017 a dezembro de 2019 no Parque Estadual do Ibitipoca, MG, Brasil. Tmax.: temperatura máxima; Tmin.: temperatura mínima; PPT: precipitação. * Correlação significativa ($p < 0,05$). 44

CAPÍTULO 2: BIOLOGIA FLORAL E SISTEMAS DE POLINIZAÇÃO EM ESPÉCIES DE ERICACEAE DA SERRA DO IBITIPOCA, MG

TABELA 1: Forma de vida (arb-arbustiva e subarb-subarbustiva) e atributos florais: forma da corola (ur-urceolada, tub-tubular e camp-campanulada), cor (br-branca, am-amarelada, esv-esverdeada, ro-rosa e ver-vermelha), odor, período de antese e apresentação secundária de pólen de oito espécies de Ericaceae do Parque Estadual do Ibitipoca, Minas Gerais. 75

TABELA 2: Média \pm Desvio Padrão (Mínimo – Máximo) das medidas (mm) das estruturas florais de oito espécies de Ericaceae realizadas em 5 indivíduos ($n = 30$ flores) do Parque Estadual do Ibitipoca, Minas Gerais, Brasil. (Comp.: comprimento; Larg.: largura). 76

TABELA 3: Proporção de flores hercogâmicas de *Agarista hispidula* em 5 indivíduos (n = 30 flores/ indivíduo) no Parque Estadual do Ibitipoca, Minas Gerias, Brasil. 80

TABELA 4: Número de flores iniciando a antese durante o dia e durante a noite em quatro indivíduos de *Agarista eucalyptoides* no Parque Estadual do Ibitipoca, Minas Gerais. 80

TABELA 5: Média do volume (μl) e concentração (%) do néctar coletado em flores de oito espécies de Ericaceae do Parque Estadual do Ibitipoca, Minas Gerais, Brasil. 81

TABELA 6: Longevidade floral nas espécies de Ericaceae no Parque Estadual do Ibitipoca, Minas Gerais, Brasil. n = 20 (4 flores em 5 indivíduos, por espécie). 82

TABELA 7: Visitantes florais das espécies de Ericaceae no Parque Estadual do Ibitipoca, Minas Gerais. Frequência (R = raro; PF = pouco frequente; F = frequente; MF = muito frequente); recurso coletado (P = pólen; N = néctar; T = tecidos florais); atividade forrageira (Po = polinizador; Pi = pilhador; Po/Oc = polinizador ocasional; SD = sem dado). 86

CAPÍTULO 3: BIOLOGIA REPRODUTIVA EM TRÊS ESPÉCIES DE *Agarista* (ERICACEAE) DO SUDESTE DO BRASIL

TABELA 1: Experimentos relativos ao sistema de reprodução das espécies de *Agarista* do Parque Estadual do Ibitipoca (PEI), Minas Gerais, Brasil. ISI = Índice de autoincompatibilidade (SI = sistema autoincompatível; ILP = Índice de limitação polínica; LP = limitação polínica). 116

RESUMO

Ericaceae é uma família diversificada de plantas lenhosas que pode ser encontrada em uma gama de habitats. No Brasil a família está representada por 12 gêneros e 98 espécies, das quais 71 são endêmicas. Vaccinioideae é a subfamília mais heterogênea, abarcando o maior número de gêneros e consistindo em cinco tribos. A maioria das ericáceas apresenta flores perfeitas, protândricas, muitas vezes caracterizadas pela liberação dos grãos de pólen maduros ainda no estágio de botão floral, além de apresentarem anteras poricidas. A família é visitada por uma grande diversidade de polinizadores, incluindo insetos, aves e mamíferos, inclusive por visitantes diurnos e noturnos. Objetivamos estudar a morfologia e a biologia floral, a fenologia da floração e da frutificação, a reprodução e a polinização em oito espécies de Ericaceae ocorrentes em áreas de campos rupestres no Parque Estadual do Ibitipoca, MG, durante os anos de 2017 a 2019. A área de estudo, bem como os indivíduos das diferentes espécies foram demarcados ao longo de duas trilhas do parque. As observações envolveram o acompanhamento fenológico mensal, a análise dos atributos florais e do néctar, a atividade dos visitantes florais e técnicas de polinização manual intra e interespecíficas. O padrão de floração da comunidade de Ericaceae mostrou-se sazonal, anual e regular, com pico de floração na transição do período frio e seco para o quente e chuvoso, com maior oferta de frutos na estação quente e chuvosa. A regularidade observada nos três anos acompanhados, sobretudo ao longo do segundo semestre, sugere uma grande previsibilidade na oferta de néctar para a ampla diversidade de polinizadores desse ambiente, mesmo com distribuição variável dos recursos ao longo dos meses, revelando um importante valor na manutenção e oferta de recursos alimentares. Além disso, a ocorrência de ciclos reprodutivos em estações bem definidas do campo rupestre indica uma importância destacada da sazonalidade climática na definição do comportamento fenológico das espécies. As flores das espécies são pequenas, longevas, com corolas variando entre urceoladas tubulares a campanuladas, e cores brancas, esverdeadas a rosas e vermelhas. A maioria é odorífera e diurna, tendo néctar e pólen como recursos florais. Dentre elas, *Agarista eucalyptoides* apresentou antese diurna e noturna. As três espécies de *Agarista* estudadas apresentaram sistemas de reprodução autoincompatíveis, duas com limitação polínica. Foram registradas visitas de 44 espécies de visitantes florais, envolvendo diversas ordens. Abelhas e beija-flores foram os principais polinizadores das espécies. As abelhas puderam ser categorizadas em dois grupos

funcionais: médias/grandes e pequenas. A maior parte dos visitantes utilizaram o néctar como fonte principal ou única de recurso floral. Diferenças na morfologia floral das espécies não foram suficientes para excluir grupos secundários de polinizadores, indicando sistemas de polinização com diferentes graus de especialização e generalização. *Agarista* e *Gaultheria* apresentaram sistema de polinização com especialização funcional e fenotípica, ao passo que *Gaylussacia* exibiu tendência a uma polinização generalista.

Palavras-chave: Campos rupestres, Ericaceae, fenologia reprodutiva, sistemas de polinização, autoincompatibilidade.

ABSTRACT

Ericaceae is a diverse family of woody plants that can be found in a range of habitats. In Brazil, the family is represented by 12 genera and 98 species, of which 71 are endemic. Vaccinioideae is the most heterogeneous subfamily, encompassing the largest number of genera and consisting of five tribes. Most ericaceae have perfect, protandrous flowers, often characterized by the release of mature pollen grains still at the flower bud stage, in addition to having poricidal anthers. The family is visited by a wide range of pollinators, including insects, birds and mammals, including diurnal and nocturnal visitors. We aimed to study the morphology and floral biology, flowering and fruiting phenology, reproduction and pollination in eight species of Ericaceae occurring in areas of rupestrian grasslands in Parque Estadual do Ibitipoca, MG, from 2017 to 2019. The studied area, as well as the individuals of different species were marked along two trails in the park. Observations involved monthly phenological monitoring, analysis of floral and nectar attributes, activity of floral visitors, and intra and interspecific manual pollination techniques. The flowering pattern of the Ericaceae community was seasonal, annual and regular, with a flowering peak in the transition from the cold and dry period to the hot and rainy season, with a greater supply of fruits in the hot and rainy season. The regularity observed in the three years followed, especially during the second semester, suggests a great predictability in the supply of nectar for the wide diversity of pollinators in this environment, even with variable distribution of resources over the months, revealing an important value in the maintenance and supply of food resources. In addition, the occurrence of reproductive cycles in well-defined seasons in the rupestrian grassland indicates the outstanding importance of climatic seasonality in defining the phenological behavior of the species. The flowers of the species are small, long-lived, with corollas ranging from tubular to campanulate urceolates, and white, greenish to pink and red colors. Most are odoriferous and diurnal, having nectar and pollen as floral resources. Among them, *Agarista eucalyptoides* showed diurnal and nocturnal anthesis. The three species of *Agarista* studied showed self-incompatible reproduction systems, two with pollen limitations. Visits of 44 species of floral visitors, involving different orders, were recorded. Bees and hummingbirds were the main pollinators of the species. Bees could be categorized into two functional groups: medium/large and small. Most visitors used nectar as the main or only source of

floral resource. Differences in the floral morphology of the species were not enough to exclude secondary groups of pollinators, indicating pollination systems with different degrees of specialization and generalization. *Agarista* and *Gaultheria* showed a pollination system with functional and phenotypic specialization, while *Gaylussacia* showed a tendency to a generalist pollination.

Keywords: Rupestrian grasslands, Ericaceae, reproductive phenology, pollination systems, self-incompatibility.

1. INTRODUÇÃO GERAL

Ericaceae é uma família diversificada de plantas lenhosas ou herbáceas, terrestres, epifíticas ou epilíticas (Stevens 1971), que podem ser encontradas em uma variedade de habitats, em grande parte das regiões de clima temperado e em áreas frias (especialmente montanhas) dos trópicos (Luteyn 2002). A família abrange aproximadamente 4.100 espécies pertencentes a 124 gêneros (Judd et al. 2008).

A classificação filogenética mais recente reconhece 9 subfamílias e 20 tribos (Freudenstein et al. 2016, APG IV 2016). A região Neotropical, centro de diversidade e de endemismo (Luteyn 2002), abriga 46 gêneros (70% endêmicos) e aproximadamente 800 espécies, cerca de 94% endêmicas (Luteyn 2002). No Brasil a família está representada por 12 gêneros e 98 espécies, das quais 71 são endêmicas, sendo *Agarista* G. Don ex G. Don e *Gaylussacia* Kunth os gêneros que possuem maior diversidade de espécies (Souza & Lorenzi 2012, BFG 2015). Os representantes de Ericaceae são predominantemente arvoretas heliófilas, que preferem habitats de pH ácido. Muitas espécies são consideradas boas colonizadoras, em função de características como propagação vegetativa, autocompatibilidade, alta produção de frutos com muitas sementes, dispersão à longa distância por pássaros, sementes resistentes a grandes variações ambientais e embriões adaptados a uma rápida germinação (Luteyn 2002).

Vaccinioideae é a subfamília mais heterogênea, incluindo o maior número de gêneros e cinco tribos, a saber: Andromedaeae, Gaultherieae, Lyonieae, Oxydendreae e Vaccinieae (Kron & Luteyn 2005). O gênero *Agarista*, inserido na tribo Lyonieae, compreende 31 espécies, ocorrendo predominantemente nas Américas, com apenas uma espécie na África, *A. salicifolia* (Lam.) G. Don. No Brasil, são encontradas 21 espécies com distribuição predominante nos campos rupestres da Cadeia do Espinhaço até os campos de altitude nas regiões Sul e Sudeste do país (Judd 1995, BFG 2015), mas também ocorrendo em planícies litorâneas (Rodarte et al. 2022). O gênero *Gaultheria*, inserido na tribo Gaultherieae, é representado por 115 espécies de distribuição cosmopolita (Kinoshita & Romão 2012), sendo oito espécies e um híbrido no Brasil (BFG 2015), a maioria em vegetação de campo de altitude e campo rupestre (Romão et al. 2020). O gênero *Gaylussacia*, inserido na tribo Vaccinieae, abrange 54 espécies, com padrão de distribuição geográfica disjuncto, ocorrendo no leste da América do Norte e na América do Sul, com 43 espécies no Brasil (BFG 2015), não possuindo representantes na América Central

(Kinoshita-Gouvêa 1980, Romão 2011). No Brasil as espécies ocorrem em campos de altitude, campos rupestres, planície litorânea e bordas de rio (Romão et al. 2020)

Estima-se que cerca de 87,5% das angiospermas dependam, em algum momento, de animais como polinizadores, embora algumas espécies com flores bissexuais sejam capazes de produzir sementes por meio da autopolinização espontânea (autogamia) e outras utilizem vetores abióticos, como o vento e a água, para a polinização cruzada poder acontecer (Ollerton et al. 2011). Esse grupo de plantas apresenta uma variedade de interações com animais e, frequentemente, têm adaptações mútuas associadas com a polinização (Bawa 1990, Engel & Irwin 2003, Taura & Laroca 2004). Assim, a grande diversidade de atributos florais, que são produtos de pressões seletivas, aumenta o sucesso reprodutivo das plantas através da atração e da orientação dos polinizadores mais efetivos (Schiestl & Johnson 2013). Logo, a morfologia floral tem se ajustado para atrair diferentes vetores, além de facilitar o acesso ao néctar ou outras recompensas florais, enquanto induz o transporte de pólen, fundamental para a reprodução sexuada (Stiles 1981, Fenster et al. 2004).

Em Ericaceae, dentre as diversas causas prováveis para a diversificação da família nos Neotrópicos, aborda-se, por exemplo, o arranjo em mosaico das paisagens montanhosas, determinadas por irregularidades físicas e químicas que, por sua vez, fornecem uma gama de habitats distintos (Luteyn 2002). Não obstante, as interações com os polinizadores também são de fundamental importância, uma vez que combinações particulares de características florais têm sido consideradas como um reflexo dos tipos de polinizadores (Fenster et al. 2004). Nesse sentido, a família é visitada por uma grande diversidade de polinizadores, incluindo insetos, aves e mamíferos (Luteyn 2002, Freitas et al. 2006, Schneemilch et al. 2011, Turner et al. 2012), abrangendo visitantes diurnos e noturnos (Navarro 1999, Johnson et al. 2011, Cutler et al. 2012, Benning 2015, Moreira et al. 2019).

A maioria das ericáceas apresenta flores perfeitas, protândricas, muitas vezes caracterizadas pela liberação dos grãos de pólen maduros ainda no estágio de botão floral (Luteyn 2002) e pela presença de anteras poricidas (Herman & Palser 2000). Nas regiões temperadas e subtropicais os representantes da família são geralmente entomófilos, mas, no Neotrópico, especialmente na região sudeste do Brasil, um dos cinco centros de diversidade da família, há registro de espécies com flores polinizadas primariamente por abelhas ou por beija-flores (Luteyn 2002, Freitas et al. 2006). Recentemente, a polinização por lepidópteros diurnos e noturnos também foi descrita (Moreira et al. 2017).

Luteyn (2002) afirma que gêneros mais basais de Ericaceae tendem a apresentar flores superovariadas, frutos do tipo cápsula e síndrome de polinização entomófila, em latitudes ou habitats temperados, ao passo que os gêneros mais derivados (i.e., tribo Vaccinieae) exibem flores inferovariadas, frutos carnosos e síndrome de polinização troquilófila, em latitudes ou habitats tropicais, sugerindo, para este último caso, que a dispersão para ambientes tropicais foi acompanhada de mudança do sistema de polinização por insetos para um sistema de polinização por beija-flores (Luteyn 2002). Para as ericáceas neotropicais, o autor (l.c.) afirma que as flores de quase todos os taxa superovariados são pequenas, perfumadas e polinizadas primariamente por abelhas, enquanto que aquelas maiores que 10 mm, não odoríferas, com corola tubular vermelha a alaranjada e ovário ínfero (tribo Vaccinieae) são polinizadas por beija-flores.

No que se refere ao sistema reprodutivo, a autocompatibilidade parece bem estabelecida para a família, tanto no Neotrópico quanto na região temperada (Middleton 1991, Escaravage & Wagner 2004, Navarro et al. 2007, Navarro et al. 2008, Pereira 2008). No Brasil, há registro de apenas dois estudos sobre a biologia reprodutiva em espécies de Ericaceae, um realizado com *Gaylussacia brasiliensis*, classificada como autocompatível (Araújo et al. 2011), e o outro o de uma população de *Agarista revoluta*, em vegetação de restinga, com presença de indivíduos autocompatíveis e autoincompatíveis ocorrendo lado a lado (Moreira et al 2017).

Em se tratando acerca dos registros de fenologia da floração em espécies de Ericaceae, esses também são raros e referem-se a casos isolados como o de *Gaylussacia brasiliensis*, que exhibe floração contínua com maior produção de flores durante a estação seca (Araújo et al. 2011), e o de *Agarista revoluta*, cuja floração é anual e totalmente incluída na estação seca (Moreira 2014). A única abordagem fenológica mais abrangente refere-se a oito espécies da Serra da Bocaina, que apresentam floração contínua ou anual longa (> 5 meses), ocorrendo grande sobreposição dos eventos florais e frequentes oportunidades de hibridização (Freitas et al. 2006). Além disso, o mesmo autor relata a presença de um híbrido na área, “*Gaylussacia hybrid*”, sugerindo que barreiras pré-zigóticas relacionadas a diferenças nos períodos de picos de floração podem não ser eficientes para garantir o isolamento reprodutivo.

Apesar das interessantes características que a família Ericaceae apresenta, ainda são escassos os estudos relacionados à fenologia, sistemas reprodutivos, diversidade de

caracteres florais e de polinização, principalmente das espécies brasileiras e, em especial, daquelas presentes nos campos rupestres.

O Parque Estadual do Ibitipoca (PEI), em Minas Gerais, apresenta uma diversidade de fitofisionomias, das quais o campo rupestre ocupa a maior parte. O PEI é uma das unidades de conservação mais visitadas no Brasil (Salimena-Pires 1997, Rodela 1998, Vitta 2002), sendo o turismo apontado como a causa de maior pressão antrópica sobre a área (Costa et al. 1998, Menini-Neto & Salimena 2013). Adicionalmente, além de ser classificada por Costa et al. (1998) na categoria de “Extrema Importância Biológica”, a Serra do Ibitipoca está entre as áreas prioritárias para a conservação da flora estadual, na categoria de importância biológica especial (Drummond et al. 2005).

A vegetação de campo rupestre encontra-se distribuída entre afloramentos rochosos frequentes em altitudes superiores a 900 m, predominantemente na Cadeia do Espinhaço (Silveira et al. 2016) e abarca cerca de 15% das plantas brasileiras, abrangendo aproximadamente 6000 espécies (Fernandes 2016). Nessas áreas são encontradas muitas espécies endêmicas ou com uma distribuição restrita (Giulietti et al. 1997, Rapini et al. 2008). Estudos mostram que o campo rupestre é provavelmente a vegetação aberta mais antiga do leste da América do Sul, compreendendo uma grande diversidade e taxa de endemismo (Alves et al. 2014, Silveira et al. 2016). Caracteristicamente, os solos das pastagens rupestres são pobres em nutrientes, ácidos e rasos, com baixa capacidade de retenção de água (Benites et al. 2007, Schaefer et al. 2016). Além disso, as altas temperaturas causadas pela passagem do fogo e pela ocorrência de secas são alguns dos estressores recorrentes das plantas pertencentes à essa vegetação (Morales et al. 2014, Silveira et al. 2016). Assim, espécies que fazem parte de uma distribuição restrita nos campos rupestres estão fortemente sob pressão seletiva (Fernandes 2016).

As espécies registradas para o PEI representam cerca de 18% das Ericaceae ocorrentes no Brasil e aproximadamente 32% das espécies de Minas Gerais (Cabral et al. 2017). Nele, são encontrados representantes de Vaccinioideae, a saber: gênero *Agarista*, 8 espécies; *Gaultheria*, 2 espécies e *Gaylussacia*, 11 espécies, podendo subsidiar estudos que melhor contribuam para o entendimento da biologia floral, biologia reprodutiva, fenologia e sistemas de polinização do grupo.

1.1 - OBJETIVOS

Definir para espécies da família Ericaceae presentes nos campos rupestres da Serra do Ibitipoca, MG, os padrões fenológicos referentes à floração e à frutificação, os atributos florais e as relações com os sistemas de polinização identificados e os sistemas de cruzamento observados em espécies de *Agarista*, a partir de experimentos de polinização manual, com ênfase na presença de autoincompatibilidade.

1.2 - ESTRUTURA DA TESE

Esta tese está dividida em três capítulos:

Capítulo 1 – “Fenologia reprodutiva de espécies de Ericaceae ocorrentes em campos rupestres, MG” – este capítulo busca caracterizar a fenologia reprodutiva de oito espécies de Ericaceae representativas dos campos rupestres e avaliar se as fenofases de floração estão sequencialmente distribuídas ou superpostas ao longo do ano.

Capítulo 2 – “Biologia floral e sistemas de polinização em espécies de Ericaceae da Serra do Ibitipoca, MG” - este capítulo busca caracterizar a biologia floral e investigar o grau de especialização dos sistemas de polinização em oito espécies de Ericaceae dos gêneros *Agarista*, *Gaylussacia* e *Gaultheria* em área de campo rupestre e verificar se os caracteres florais apresentados pelas mesmas sugerem seus principais polinizadores.

Capítulo 3 – “Biologia reprodutiva em três espécies de *Agarista* (Ericaceae) do sudeste do Brasil” – este capítulo busca estudar o sistema reprodutivo em *A. eucalyptoides*, *A. ericoides* e *A. hispidula*, ocorrentes na Serra do Ibitipoca, Minas Gerais, com ênfase na limitação polínica e na presença de polimorfismo para sistemas de incompatibilidade.

1.3 - ÁREA DE ESTUDO

O trabalho foi realizado no Parque Estadual do Ibitipoca (PEI), situado a sudeste do Estado de Minas Gerais, Brasil, entre os municípios de Santa Rita de Ibitipoca, Lima Duarte e Bias Fortes (21°40' - 21°44'S e 43°52' - 43°55'W) (Fig. 1). O Parque faz parte do complexo da Mantiqueira (Filardi et al. 2014) e apresenta um mosaico vegetacional onde predominam os campos rupestres (Giulietti et al. 1987, Andrade & Souza 1995, Rapini et al. 2008, Alves & Kolbek 2010, Filardi et al. 2014), considerados de extrema importância biológica (Silveira et al. 2016).

O PEI possui uma área de 1.488 ha e relevo formado por escarpas altas ou colinas (Forzza et al. 2013), sendo o ponto mais baixo em torno de 1.200 m de altitude e o ponto culminante, a Lombada ou Pico do Ibitipoca, na vertente oeste, que atinge 1.784 m de altitude (Salimena-Pires 1997, Rodela 1998). Sua área é legalmente protegida desde 1965 pelo Instituto Estadual de Florestas (IEF), embora sua fundação date de 1973 (Menini Neto & Salimena 2013), consistindo na menor Unidade de Conservação (UC) do estado e uma das mais visitadas do Brasil (Vitta 2002, Forzza et al. 2013).

A grande variação topográfica e altitudinal na região permite a formação de um mosaico de paisagens e fitofisionomias de grande riqueza florística e a presença de várias espécies endêmicas (Forzza et al. 2013, Oliveira & Mendonça-Filho 2013). Rodela (1998) divide em sete os tipos vegetacionais presentes no parque: remanescentes de floresta estacional semidecidual montana, floresta ombrófila densa altimontana, mata ciliar e capão de mata, cerrado de altitude, campo rupestre, campo herbáceo-graminoso e campo encharcável.

O clima da região é do tipo Cwb - mesotérmico úmido, com verões amenos e invernos frios (Köppen 1948, Alvares et al. 2013). A precipitação total média anual é de 1532 mm e a temperatura média é de 18,9 °C (CETEC 1983). A precipitação ocorre em ciclos bem definidos, com chuvas no verão e invernos secos. O período mais seco do ano vai de junho a agosto, enquanto que o mais úmido vai de novembro a janeiro.

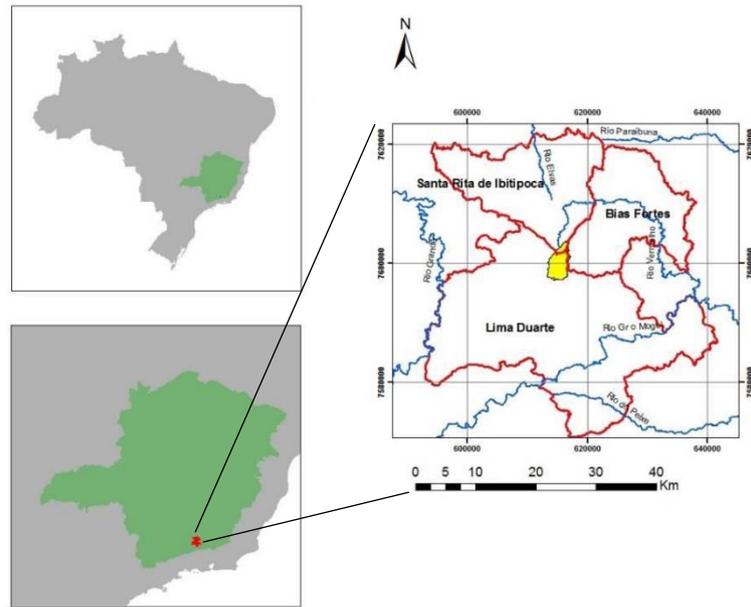


Figura 1. Localização do Parque Estadual do Ibitipoca (PEI), Minas Gerais, Brasil. Fonte: Teixeira-Silva et al. 2017).

1.4 - ESPÉCIES ESTUDADAS

Agarista eucalyptoides (Cham. & Schldl.) G.Don apresenta hábito arbustivo ou arbóreo, com cerca de 4 a 6 metros de altura. Pode ser encontrada ao longo do percurso denominado “Ponte de Pedra” até o outro ponto do parque conhecido como “Cachoeira dos Macacos”, a uma altitude de aproximadamente 1.300 metros. Ocorre nos domínios do Cerrado, Mata Atlântica e Pampa das regiões Nordeste, Sul e Sudeste (Romão et al. 2020a).

Agarista ericoides Taub. apresenta-se como arbusto ereto, com aproximadamente 50 cm a 1,5 metros de altura. É encontrada com variação na amplitude altitudinal da área estudada, tanto no ponto conhecido como “Lombada” do PEI, a aproximadamente 1.700 m, como também ao longo da “Ponte de Pedra” a 1.200 m. A espécie é endêmica da região sudeste do Brasil, ocorrendo no estado de Minas Gerais, somente em vegetação de campo rupestre (Romão et al. 2020b).

Agarista hispidula (DC.) J.D. Hook. ex Nied. apresenta-se como arbusto ereto de 50 cm a 1,5 metros de altura, mas comumente encontrada com cerca de 1 metro de altura. Geralmente está distribuída na parte mais alta do parque, em afloramentos rochosos dos campos rupestres, a uma altitude de aproximadamente 1.700 metros. É endêmica do Brasil, ocorrendo em áreas de maior altitude da Floresta Atlântica, em Minas Gerais, Rio de Janeiro e São Paulo, e pelo Brasil Central em Goiás (Romão et al. 2020c).

Agarista oleifolia (Cham.) G. Don apresenta-se como arbusto, arvoreta ou árvore de 1 a 6 metros de altura, sendo encontrada na parte mais baixa do parque a uma altitude de 1.400 m. Ocorre em áreas de maiores altitudes da Floresta Atlântica no Espírito Santo até o Paraná, distribuindo-se também pelo Brasil Central em Goiás e Mato Grosso e ao longo da Cadeia do Espinhaço em Minas Gerais e Bahia (Romão et al. 2020d).

Gaylussacia chamissonis Meisn. apresenta-se como arbusto de 0,30 a 0,60 m de altura e é encontrada a uma altitude de 1.400 m. Normalmente ocorre entremeada com *G. decipiens* ou muito próximas. É endêmica da Região Sudeste do Brasil, ocorrendo em Minas Gerais, Rio de Janeiro e São Paulo (Romão et al. 2020e).

Gaylussacia densa Cham. apresenta-se como arbusto de aproximadamente 1 metro de altura e ocorre na parte mais alta do parque, a aproximadamente 1.700 m de altitude. É endêmica do Brasil, ocorrendo nos domínios do Cerrado e Floresta Atlântica, da Bahia ao Paraná (Romão et al. 2020f).

Gaylussacia decipiens Cham. apresenta-se como arbusto de 0,30 a 0,60 m de altura, a uma altitude de 1.400 a 1.700 m no parque e, em alguns casos, próxima a cursos d'água. É endêmica de Minas Gerais, Rio de Janeiro e São Paulo (Romão et al. 2020g).

Gaultheria eriophylla (Pers.) Sleumer ex Burt var. *eriophylla*, única das duas variedades da espécie que ocorre no Brasil, apresenta-se como arbusto ou subarbusto com cerca de 0,30 m a 1 metro de altura, podendo ser encontrada na parte alta do parque, próximo à “Janela do Céu” e também ao “Cruzeiro”, a uma altitude de 1.700 m. É endêmica da Região Sudeste (Romão et al. 2020h).

1.5 - REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Alvares, C.A.; Stape, J.L.; Sentelhas, P.C.M.G.; Leonardo, J. & Sparovek, G. (2013). Köppen's climate classification map for Brazil. **Meteorologische Zeitschrift**, 22:711–728.
- Alves, R.J.V & Kolbek, J.C.A.N. (2010). Campo rupestre vegetation is floristically delimited based on vascular plant genera? **Plant. Ecology**, 207:67-79.
- Alves, R.J.V.; Silva, N.G.; Oliveira, J.A.; Medeiros D. (2014). Circumscribing campo rupestre megadiverse brazilian rocky montane savannas. **Brazilian Journal of Biology**, 74:355–362.
- Andrade, P.M. & Souza, H.C. (1995). Contribuição ao conhecimento da vegetação do Parque Estadual do Ibitipoca, Lima Duarte, MG. **Revista Árvore**, 19:249-261.
- Angiosperm Phylogeny Group (APG) IV. (2016). An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG IV. **Botanical Journal of the Linnean Society**, 181:1-20.
- Araújo, F.P.; Farias, Y.E.F. & Oliveira, P.E. (2011). Biologia floral e visitantes de *Gaylussacia brasiliensis* (Spr.) Meissner (Ericaceae) - uma espécie com anteras poricidas polinizada por beija-flores. **Acta Botanica Brasilica**, 25:387-394.
- Bawa K.S. (1990). Plant-pollinator interactions in tropical rain forests. **Annual Review of Ecology and Systematic**, 21:399-422.
- Benites, V.M.; Schaefer, C.E.R.; Simas, F.N.B. & Santos, H.G. (2007). Soil associated with rock outcrops in the Brazilian mountain ranges Mantiqueira and Espinhaço. **Revista Brasileira de Botânica**, 30:569–577.
- Benning, J. (2015). Odd for an Ericad: nocturnal pollination of *Lyonia lucida* (Ericaceae). **American Midland Naturalist**, 174:204-217.

BFG Brazilian Flora Group. (2015). Growing knowledge: an overview of seed plant diversity in Brazil. **Rodriguésia**, 66:1085-1113.

Cabral, A.; Romão, G.O. & Menini-Neto, L. (2017). Ericaceae no Parque Estadual do Ibitipoca, Minas Gerais, Brasil. **Boletim de Botânica da Universidade de São Paulo**, 35:75-93.

CETEC (Fundação Centro Tecnológico de Minas Gerais). (1983). **Diagnóstico ambiental do Estado de Minas Gerais**. Editora CETEC.

Costa, C.M.R.; Hermann, G.; Martins, C.S.; Lins, L.V.; Lamas, I.R. (Orgs.) (1998). **Biodiversidade em Minas Gerais: um atlas para sua conservação**. Belo Horizonte: Fundação Biodiversitas. 94 p.

Cutler, G.C.; Reeh, K.W.; Sproule, J.M. & Ramanaidu, K. (2012). Berry unexpected: nocturnal pollination of lowbush blueberry. **Canadian Journal of Plant Science**, 92:707–711.

Drummond, G.M.; Martins, C.S.; Machado, A.B.M.; Sebaio, F.A. & Antonini, Y. (2005). **Biodiversidade em Minas Gerais, um atlas para sua conservação**. Belo Horizonte: Fundação Biodiversitas.

Engel, E.C. & Irwin, R.E. (2003). Linking pollinator visitation and pollen receipt. **American Journal of Botany**, 90 (11):1612-1618.

Escaravage, N. & Wagner, J. (2004). Pollination effectiveness and pollen dispersal in *Rhododendron ferrugineum* (Ericaceae) population. **Plant Biology**, 6:606-615.

Fægri, K. & van der Pijl, L. (1979). **Principles of pollination ecology**. 3 ed. London, Pergamon Press.

Fenster, C.B.; Armbruster, W.S.; Wilson, P.; Dudash, M.R. & Thomson, J.D. (2004). Pollination syndromes and floral specialization. **Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics**, 35:375-403.

Fernandes, G.W. The megadiverse rupestrian grassland. (2016). *In*: G.W. Fernandes (Ed.) **Ecology and conservation of mountaintop grasslands in Brazil**. Springer International Publishing, pp. 3–12.

Filardi, F.L.R.; Ribeiro, R.D.; Pinto, R.B.; Mansano, V.F. (2014). Leguminosae no Parque Estadual do Ibitipoca, Minas Gerais, Brasil. **Boletim de Botânica da Universidade de São Paulo**, 32 (1): 9-42.

Forzza, R.C.; Menini-Neto, L.; Salimena, F.R.G., Zappi D. (2013). **Flora do Parque Estadual do Ibitipoca e seu entorno**. Ed. UFJF, Juiz de Fora, 384p.

Freitas, L.; Galetto, L. & Sazima, M. (2006). Pollination by hummingbirds and bees in eighth syntopic species and a putative hybrid of Ericaceae in Southeastern Brazil. **Plant Systematics and Evolution**, 258:46-61.

Freudenstein, J.V.; Broe, M.B.; Feldenkris, E.R. (2016). Phylogenetic relationships at the base of Ericaceae: Implications for vegetative and mycorrhizal evolution. **Taxon**, 65 (4):794–804.

Giulietti, A.M.; Menezes, N.L.; Pirani, J.R.; Meguro, M.; Wanderley, M.G.L. (1987). Flora da Serra do Cipó, Minas Gerais: caracterização e lista das espécies. **Boletim de Botânica da Universidade de São Paulo**, 9:1-151.

Giulietti, A.M.; Pirani, J.R.; Harley, R.M. (1997). Espinhaço range region, eastern Brazil. *In*: Davis S.D., Heywood V.H., Herrera-Macbride O., Villa-Lobos J., Hamilton A.C. (Eds.) **Centres of plant diversity: a guide and strategy for their conservation**. IUCN **Publication Unit, Cambridge**, pp. 397–404.

Hermann, P.M. & Palser, B.F. (2000). Stamen development in Ericaceae I. Anther wall, microsporogenesis, inversion, and appendages. **American Journal of Botany**, 87:934-957.

INMET (Instituto Nacional de Meteorologia). (2017-2019). Disponível em <https://portal.inmet.gov.br/dadoshistoricos>, estação 83692, Juiz de Fora, acesso em diferentes dias entre 2017 e 2019.

Johnson, K.A.; McQuillan, P.B. & Kirkpatrick, J.B. (2011). Nocturnal mammals, diurnal lizards, and the pollination ecology of the cryptic flowering *Acrotriche serrulata* (Ericaceae). **International Journal of Plant Sciences**, 172:173-182.

Judd, W.S. (1995). *Agarista* G. Don. In: J.L. Luteyn, W.S. Judd, S.E. Clemants, G.M. Diggs, P.D. Sørensen, J.L. Dorr & G.D. Wallace (Eds.). Ericaceae – part II. The superior ovaried genera. **Flora Neotropica Monograph**, 66:295-344.

Judd, W.S., Campbell C.S., Kellogg E.A., Stevens P.F. & Donoghue M.J. (2008). **Plant systematics, a phylogenetic approach**. 3a ed. Sinauer Associates Inc., Sunderland.

Kinoshita, L.S. & Romão, G.O. (2012). Flora Fanerogâmica do Estado de São Paulo: Ericaceae. In: M.G.L. Wanderley, G.J. Shepherd, T.S. Melhem, A.M. Giulietti & S.E. Martins (Orgs.). **Flora Fanerogâmica do Estado de São Paulo**. Instituto de Botânica, São Paulo. 7:151-172.

Kinoshita-Gouvêa, L.S. (1980). **Estudos taxonômicos e fitogeográficos da família Ericaceae no Brasil**. In: Programa de Pós-graduação em Botânica. Universidade de São Paulo, 319 p.

Köppen, W. (1948). **Climatologia: con un estudio de los climas de la tierra**. México, D.F. Fondo del Cultura Económica, Edición; 1, 478 p.

Kron, K.A.; Judd, W.S.; Stevens, P.F.; Crayn, D.M.; Anderberg, A.A.; Gadek, P.A.; Quinn, C.J. & Luteyn, J.L. (2002). Phylogenetic classification of Ericaceae: molecular and morphological evidence. **The Botanical Review**, 68:335–423.

Kron, K.A. & Luteyn, J.L. (2005). Origins and biogeographic patterns in Ericaceae: new insights from recent phylogenetic analyses. **Biologiske Skrifter**, p. 479-500.

- Luteyn, J.L. (2002). Diversity, adaptation and endemism in Neotropical Ericaceae: biogeographical patterns in the Vaccinieae. **The Botanical Review**, 68:55-87.
- Menini-Neto, L. & Salimena, F.R.G. (2013). História do Arraial de Conceição de Ibitipoca e a criação do Parque Estadual do Ibitipoca. In: R.C. Forzza, L. Menini-Neto, F.R.G. Salimena & D. Zappi (eds.) **Flora do Parque Estadual do Ibitipoca e seu entorno**. Editora UFJF. Juiz de Fora, p. 16-26.
- Middleton, D. (1991). Ecology, reproductive biology and hybridization in *Gaultheria* L. **Edinburgh Journal of Botany**, 48:81-89.
- Morales, M.; Garcia, Q.S.; Siqueira-Silva, A.I.; Silva, M.C.; Munné-Bosch, S. (2014). Tocotrienols in *Vellozia gigantea* leaves: occurrence and modulation by seasonal and plant size effects. **Planta**, 240:437–446.
- Moreira, M.M. (2014). **Agarista revoluta (Ericaceae): Biologia floral, reprodutiva e polinização**. In: Programa de Pós-graduação em Botânica, Museu Nacional. Universidade Federal do Rio de Janeiro, 84 p.
- Moreira, M.M.; Miranda, A.S. & Lima, H.A. (2017). *Agarista revoluta* (Ericaceae): a generalist plant with self-compatible and self-incompatible individuals. **Flora**, 234:7-14.
- Moreira, M.M.; Miranda, A.S.; de Sá-Haiad, B.; Santiago-Fernandes, L. R. & Lima H.A. (2019). Diurnal versus nocturnal pollinators and the effect of anthesis onset on the reproductive success of *Agarista revoluta* (Ericaceae). **Plant Systematics and Evolution**, 305(5):375-384.
- Navarro L. (1999). Pollination ecology and effect of nectar removal in *Macleania bullata* (Ericaceae). **Biotropica**, 31:618-625.
- Navarro, L.; Ayensa, G. & Guitián, P. (2007). Adaptation of floral traits and mating system to pollinator unpredictability: the case of *Disterigma stereophyllum* (Ericaceae) in southwestern Colombia. **Plant Systematics and Evolution**, 266:165-174.

- Navarro, L.; Guitián, P. & Ayensa, G. (2008). Pollination ecology of *Disterigma stereophyllum* (Ericaceae) in southwestern Colombia. **Plant Biology**, 10:512-518.
- Oliveira, C.N.S. & Mendonça-Filho, C.V. (2013). **Fenologia de espécies simpátricas de *Chamaecrista* (Leguminosae) no Espinhaço Meridional**. 64º Congresso Nacional de Botânica.
- Ollerton, J.; Winfree, R. & Tarrant, S. (2011). How many flowering plants are pollinated by animals? **Oikos**, 120:321–326.
- Pereira, M.F. (2008). Reproductive biology of *Vaccinium cylindraceum* (Ericaceae), an endemic species of Azores archipelago. **Canadian Journal of Botany**, 86:359-366.
- Rapini, A.; Ribeiro, P.L.; Lambert, S. & Pirani, J.R. (2008). A flora dos campos rupestres da Cadeia do Espinhaço. **Megadiversidade**, 4:16–24.
- Rodarte, A.T.A.; Benevides, C.R.; Moreira, M.M.; Greco, A.V.; Leão, L.C.S.; Oliveira, P.; Lima, H.A. (2022). Flowering Phenology in a Restinga Community: 7 Years of Study. In **Aspects of Brazilian Floristic Diversity: From Botany to Traditional Communities** (pp. 3-45). Cham: Springer International Publishing.
- Rodela, L.C. (1998). Cerrados de altitude e campos rupestres do Parque Estadual de Ibitipoca, sudeste de Minas Gerais: distribuição e florística por subfisionomias da vegetação. **Revista do Departamento de Geografia**, 12:163-189.
- Romão, G.O. (2011). **Revisão taxonômica de *Gaylussacia* Kunth (Ericaceae) e estudos da filogenia do gênero**. In: Programa de Pós-graduação em Biologia Vegetal. Universidade Estadual de Campinas,.494 p.
- Romão, G.O.; Cabral, A.; Santos, F.B.D. & Kinoshita, L.S. (2020a). *Agarista* in Flora do Brasil 2020. Jardim Botânico do Rio de Janeiro. Disponível em: <http://reflora.jbrj.gov.br/reflora/floradobrasil/FB122010>>. Acesso em: 09 out. 2021.

Romão, G.O.; Cabral, A.; Santos, F.B.D. & Kinoshita, L.S. (2020b). *Agarista* in Flora do Brasil 2020. Jardim Botânico do Rio de Janeiro. Disponível em:

<<http://reflora.jbrj.gov.br/reflora/floradobrasil/FB28639>>. Acesso em: 09 out. 2021.

Romão, G.O.; Cabral, A.; Santos, F.B.D. & Kinoshita, L.S. (2020c). *Agarista* in Flora do Brasil 2020. Jardim Botânico do Rio de Janeiro. Disponível em:

<<http://reflora.jbrj.gov.br/reflora/floradobrasil/FB745>>. Acesso em: 09 out. 2021.

Romão, G.O.; Cabral, A.; Santos, F.B.D. & Kinoshita, L.S. (2020d). *Agarista* in Flora do Brasil 2020. Jardim Botânico do Rio de Janeiro. Disponível em:

<<http://reflora.jbrj.gov.br/reflora/floradobrasil/FB7462>>. Acesso em: 09 out. 2021.

Romão, G.O.; Cabral, A.; Santos, F.B.D. & Kinoshita, L.S. (2020e). *Gaylussacia* in Flora do Brasil 2020. Jardim Botânico do Rio de Janeiro. Disponível em:

<<http://reflora.jbrj.gov.br/reflora/floradobrasil/FB7486>>. Acesso em: 09 out. 2021.

Romão, G.O.; Cabral, A.; Santos, F.B.D. & Kinoshita, L.S. (2020f). *Gaylussacia* in Flora do Brasil 2020. Jardim Botânico do Rio de Janeiro. Disponível em:

<<http://reflora.jbrj.gov.br/reflora/floradobrasil/FB17328>>. Acesso em: 09 out. 2021.

Romão, G.O.; Cabral, A.; Santos, F.B.D. & Kinoshita, L.S. (2020g). *Gaylussacia* in Flora do Brasil 2020. Jardim Botânico do Rio de Janeiro. Disponível em:

<<http://reflora.jbrj.gov.br/reflora/floradobrasil/FB7488>>. Acesso em: 09 out. 2021.

Romão, G.O.; Cabral, A.; Santos, F.B.D. & Kinoshita, L.S. (2020h). *Gaultheria* in Flora do Brasil 2020. Jardim Botânico do Rio de Janeiro. Disponível em:

<<http://reflora.jbrj.gov.br/reflora/floradobrasil/FB28643>>. Acesso em: 09 out. 2021.

Salimena-Pires, F.R. Aspectos fisionômicos e vegetacionais do Parque Estadual de Ibitipoca, Minas Gerais, Brasil. (1997). In: G.C. Rocha (Coord.). **Anais do 1º Seminário de Pesquisa sobre o Parque Estadual de Ibitipoca**. Juiz de Fora, Núcleo de Pesquisa em Zoneamento Ambiental da UFJF. p. 61-60.

Schaefer, C.E.; Cândido, H.G.; Corrêa, G.R.; Nunes, J.A. & Arruda, D.M. Soils associated with rupestrian grasslands. (2016). *In*: G.W Fernandes (Ed.), **Ecology and conservation of mountain-top grasslands in Brazil**. Springer International, Switzerland, p. 55–68.

Schiestl, F.P. & Johnson, S.D. (2013). Pollinator-mediated evolution of floral signals. **Trends in Ecology & Evolution**, 28:307-315.

Schneemilch, M.; Williams, C. & Kokkinn, M. (2011). Floral visitation in the Australian native shrub genus *Acrotriche* R.Br (Ericaceae): an abundance of ants (Formicidae). **Australian Journal of Entomology**, 50:130-138.

Silveira, F.A.; Negreiros, D.; Barbosa, N.P.; Buisson, E.; Carmo, F.F.; Carstensen, D.W. & Lambers, H. (2016). Ecology and evolution of plant diversity in the endangered campo rupestre: a neglected conservation priority. **Plant and Soil**, 403(1-2):129-152.

Souza, V.C. & Lorenzi, H. (2012). **Botânica Sistemática: guia ilustrado para identificação das famílias de fanerógamas nativas e exóticas do Brasil, baseado em APG III**. 3ª ed. Instituto Plantarum, Nova Odessa. 768 p.

Stevens, P.F. (1971). A classification of the Ericaceae: sub-families and tribes. **Botanical Journal of the Linnean Society**, 64:1-53.

Stiles, F.G. (1981). Geographical aspects of bird-flower coevolution, with particular reference to Central America. **Annals of the Missouri Botanical Garden**, 68:323–351.

Taura, H.M. & Laroça, S. (2004). Biologia da polinização: interações entre as abelhas (Hymenoptera, Apoidea) e as flores de *Vassobia breviflora* (Solanaceae). **Acta Biológica Paranaense**, 33:143–162.

Teixeira-Silva, C.M.; Pires, L.O.; Constância-Júnior, C.P. & Vieira, F.F. (2017). Geoespeleologia da Gruta das Casas- Parque Estadual do Ibitipoca- PEI, Sudeste de Minas Gerais. *In*: M.A Rasteiro., C.M Teixeira-Silva., S.G Lacerda. (Orgs.). Congresso Brasileiro

de Espeleologia 34 p. 381-394. Disponível em

http://www.cavernas.org.br/anais34cbe/34cbe_381-394.pdf, acesso em 5/02/2022.

Turner, R.C.; Midgley, J.J.; Barnard, P.; Simmons, R.E. & Johnson, S.D. (2012).

Experimental evidence for bird pollination and corolla damage by ants in the short-tubed flowers of *Erica halicacaba* (Ericaceae). **South African Journal of Botany**, 79:25-31.

Vitta, F. Diversidade e conservação da flora nos campos rupestres da Cadeia do Espinhaço em Minas Gerais. (2002). *In*: E.L. Araújo; A.N. Moura; E.V.S.B. Sampaio; L.M.S.

Gestinari & J.M.T. Carneiro (Eds.). **Biodiversidade, Conservação e Uso Sustentável da Flora do Brasil**. Recife, Universidade Federal Rural de Pernambuco/Sociedade Botânica do Brasil, pp. 90-94.

CAPÍTULO 1

**FENOLOGIA REPRODUTIVA DE ESPÉCIES DE ERICACEAE OCORRENTES
EM CAMPOS RUPESTRES, MG**

1. INTRODUÇÃO

Os estudos de fenologia reprodutiva tropical normalmente concentram-se em nível de comunidade e, muitas vezes, em espécies arbóreas (Frankie et al. 1974, Alencar et al. 1979, Putz 1979, Opler et al. 1980, Talora & Morellato 2000, Bencke & Morellato 2002, Mantovani et al. 2003); poucos são os que possuem enfoque na população e nos indivíduos que a compõem, bem como aqueles comparativos dentro de uma família (Gentry 1974, Stiles 1975, Bulhão & Figueiredo 2002, Martin-Gajardo & Morellato 2003, Machado & Semir 2006) ou de um gênero (Snow 1965, Stiles 1975, Araújo et al. 1994), principalmente em espécies herbáceas ou arbustivas.

O padrão de floração de uma população é definido pelos indivíduos que a compõem, sendo que a variação entre os indivíduos determina a sincronia populacional e a abundância de flores durante o período de floração. Desse modo, a polinização das flores de um indivíduo é influenciada por seu próprio padrão de produção de flores e/ou por sua sincronia com coespecíficos (Augspurger 1983), uma vez que poderá ocorrer um aumento na disponibilidade de parceiros reprodutivos e, por conseguinte, a probabilidade de sucesso na reprodução, sobretudo no caso de espécies autoincompatíveis, dioicas ou com polimorfismo nos sistemas sexuais (Rocca & Sazima 2006), que dependem exclusivamente de agentes polinizadores para que ocorra o fluxo de pólen (Frankie et al. 1974, Bawa 1990).

Além do mais, fatores abióticos e bióticos influenciam no melhor período reprodutivo e na duração do período de florescimento das espécies. Dentre os fatores abióticos, os índices de precipitação e temperatura possuem grande importância em ecossistemas tropicais (Morellato et al. 2000, Talora & Morellato 2000, Marques & Oliveira 2004, Rodarte 2008) e, com relação aos bióticos, as interações de competição por polinizadores têm sido frequentemente sugeridas como um importante fator, podendo acarretar em limitação na polinização e redução na produção de sementes (Rathcke & Lacey 1985, Schaick et al. 1993, Kudo 2006). Contudo, essa competição pode ser minimizada e a polinização otimizada quando ocorre pouca ou nenhuma sobreposição de florescimento, no caso de espécies que partilham polinizadores (Opler et al. 1976, Rathcke & Lacey 1985, Schaick et al. 1993, Fenner 1998).

O aumento da temperatura, da umidade e da disponibilidade de polinizadores geralmente estão associados com a fenofase de floração (Morellato et al. 1989, Morellato 1991, Morellato et al. 2000). Frequentemente tem sido observado em florestas com clima

mais sazonal um incremento nesta fenofase no período de transição da estação mais seca e fria para a mais quente e chuvosa, ou mesmo na estação mais quente e chuvosa (Morellato 1991, Reys et al. 2005). Dessa maneira, Morellato & Leitão-Filho (1990, 1996), Morellato et al. (1989) e van Schaik et al. (1993) sugerem que vegetações com climas mais sazonais apresentem maior periodicidade na produção de folhas, flores e frutos, sendo a alternância das estações seca e úmida apontada como o principal fator envolvido no desencadeamento das fenofases.

A vegetação de campo rupestre está sujeita a condições climáticas bastante sazonais (Alves et al. 2014). Variações na disponibilidade de água são resultado da distribuição pluviométrica sazonal, que se concentra durante o verão (Silveira et al. 2016). A ocorrência de secas rigorosas e as altas temperaturas são alguns dos estresses recorrentes às plantas de campos rupestres (Morales et al. 2015, Silveira et al. 2016). Além disso, os solos do campo rupestre são ácidos, rasos e bastante pobres em nutrientes (Oliveira et al. 2015). Geralmente, o campo rupestre ocorre em altitudes acima de 900 m até 2033 m, com invernos secos e verões úmidos bem marcados (Silveira et al. 2016). A precipitação anual varia entre 800 e 1500 mm, com dois a cinco meses secos (Alves et al. 2014).

Assim sendo, acredita-se que as espécies nativas de plantas desse ecossistema desenvolveram uma gama de adaptações para contornar a sazonalidade da escassez de água, bem como a falta de nutrientes do solo, a presença dos fortes ventos e a alta irradiação solar. Essas adaptações englobam ajustes fisiológicos, bioquímicos, morfológicos, estruturais e fenológicos para a sobrevivência (Negreiros et al. 2014, Oliveira et al. 2016). Todavia, os estudos fenológicos, fundamentais para conectar as interações planta-animal e apoiar a conservação biológica (Morellato et al. 2016), ainda são pouco compreendidos em campo rupestre.

O Parque Estadual do Ibitipoca (PEI) é uma unidade de conservação e apresenta em sua área um mosaico de formações vegetais, das quais o campo rupestre ocupa a maior extensão. Nele, a família Ericaceae está representada por 18 táxons pertencentes a 17 espécies, englobando os gêneros *Agarista*, *Gaultheria* e *Gaylussacia* (Cabral et al. 2017). As espécies registradas para o PEI representam cerca de 18% das Ericaceae ocorrentes no Brasil e aproximadamente 32% das espécies de Minas Gerais (Cabral et al. 2017). Também são raros os registros sobre a fenologia da floração para a maioria das espécies neotropicais da família, especialmente as de campo rupestre. Normalmente, os estudos referem-se a casos isolados (Melampy 1987, Fuchs et al. 2010, Araújo et al. 2011, Chamorro & Nates-Parra

2015, Moreira et al. 2017), sendo a única abordagem fenológica mais abrangente a que se refere a oito espécies da Serra da Bocaina, no estado do Rio de Janeiro, Brasil (Freitas et al. 2006).

Portanto, o presente capítulo teve por objetivo caracterizar a fenologia reprodutiva de oito espécies de Ericaceae representativas nos campos rupestres e avaliar se as fenofases de floração estão sequencialmente distribuídas ou sobrepostas ao longo do ano. Além do mais, devido à forte sazonalidade presente no campo rupestre, com uma estação seca bastante marcada, acreditamos que as condições ambientais (temperaturas e índices de precipitação) apresentem forte correlação no desencadeamento das fenofases reprodutivas nas espécies. As seguintes questões nortearam o trabalho: Em quais épocas as fenofases ocorrem? Há sobreposição de floração? Os picos de floração coincidem? As espécies apresentam comportamento fenológico sazonal? Os fatores climáticos estão correlacionados com os índices quantitativos obtidos para floração e frutificação das espécies?

2. MATERIAL E MÉTODOS

2.1. Área de Estudo

O trabalho foi realizado no Parque Estadual do Ibitipoca (PEI), situado a sudeste do Estado de Minas Gerais, Brasil, entre os municípios de Santa Rita de Ibitipoca, Lima Duarte e Bias Fortes ($21^{\circ}40' - 21^{\circ}44'S$ e $43^{\circ}52' - 43^{\circ}55'W$) (Fig. 1).



Figura 1: Localização do Parque Estadual do Ibitipoca (PEI), Minas Gerais, Brasil.

O clima da região é do tipo Cwb - mesotérmico úmido, com verões amenos e invernos frios e secos (Köppen 1948). No período de estudos, a temperatura média anual foi de $19^{\circ}C$ (2017) e $21^{\circ}C$ (2018 e 2019), sendo o mês de janeiro/2019 o mais quente ($31^{\circ}C$) e o mês de julho/2017 o mais frio ($12^{\circ}C$). A precipitação total anual foi de 943,5 mm (2017), 1.754,7 mm (2018) e 1.360,2 mm (2019), sendo que dezembro/2018 foi o mês de maior precipitação (381,7 mm) e julho/2019 o de menor (4,7 mm). Os meses que apresentaram déficit hídrico foram de junho a setembro em 2017, maio a julho em 2018 e maio a agosto em 2019 (INMET 2017-2019) (Fig. 2).

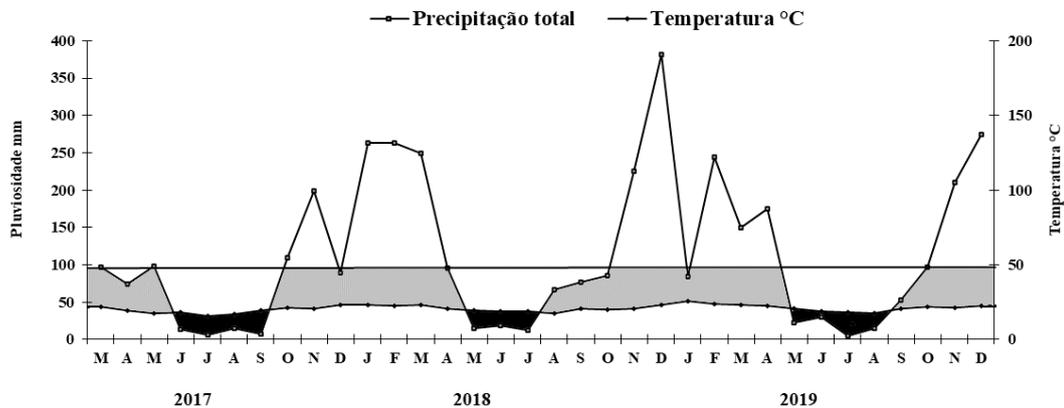


Figura 2. Diagrama climático para a região de Juiz de Fora, MG (aproximadamente 100 km da área de estudo), de março de 2017 a dezembro de 2019, mostrando meses superúmidos (branco, >100 mm), úmidos (cinza, <100 mm) e secos (preto, stress úmido). Fonte: INMET-<https://portal.inmet.gov.br/dadoshistoricos>, Juiz de Fora.

A área de estudo foi demarcada ao longo da “trilha Cachoeira dos Macacos” (Fig.3 A, B) e do “Circuito Janela do Céu”, que inclui a “trilha do Cruzeiro” e “trilha da Lombada” (Fig. 3 A, C, D), sendo as espécies marcadas ao longo das trilhas. Ao todo, foram selecionadas oito espécies, o que representa aproximadamente 47% das espécies de Ericaceae registradas no parque. No caso de *Agarista eucalyptoides* e *A. ericoides*, as amostras foram duplicadas para investigar diferentes situações, a saber: para *A. eucalyptoides* foram marcados 25 indivíduos ao longo da trilha da Cachoeira dos Macacos (População 1) e outros 25 afastados da borda da mesma trilha (População 2), com condições de luminosidade diferentes da primeira amostra. Já para *A. ericoides*, foram marcados 25 indivíduos a uma altitude de 1.200 metros (População 1), e outros 25 em uma cota altimétrica de aproximadamente 1.700 metros, na área da Lombada (População 2) (Fig. 3).

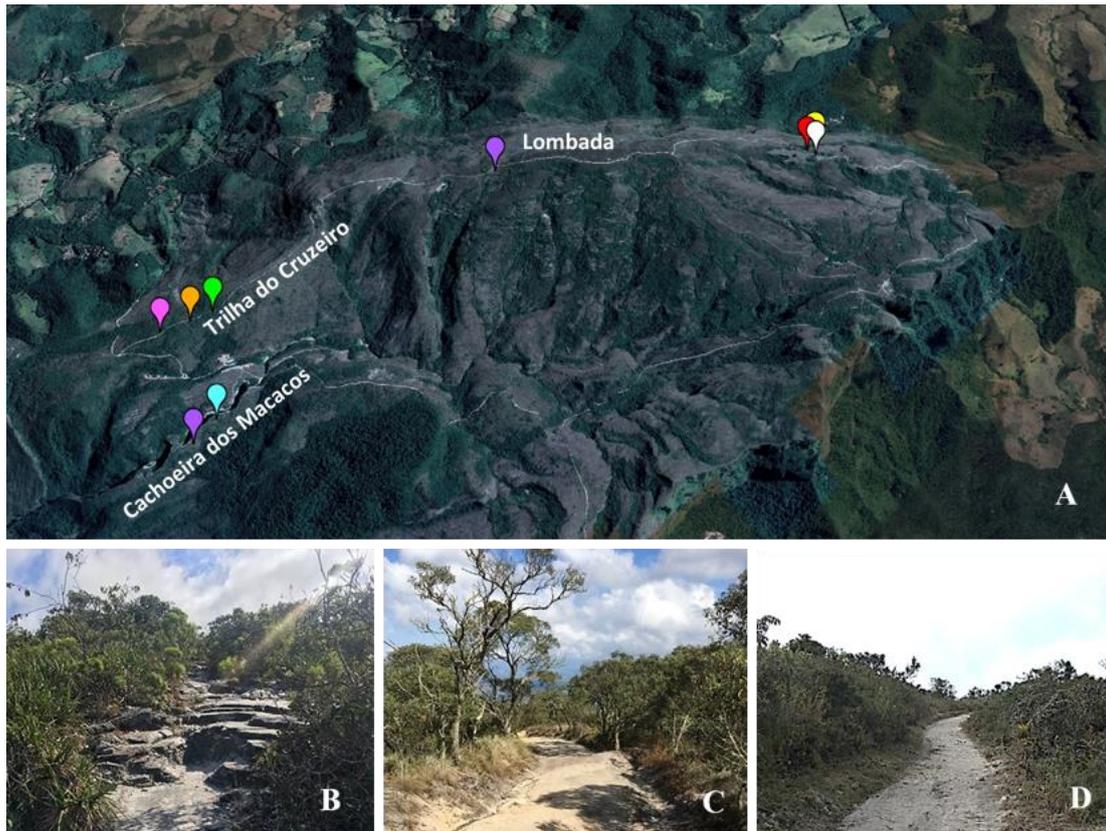


Figura 3. Área de estudo no Parque Estadual do Ibitipoca, MG. **A.** Espécies marcadas ao longo da trilha Cachoeira dos Macacos e do Circuito Janela do Céu, englobando a trilha do Cruzeiro e a trilha da Lombada; **B-D.** Detalhe das trilhas. **B.** Cachoeira dos Macacos; **C.** Cruzeiro; **D.** Lombada. Marcador azul: *Agarista eucalyptoides*; lilás: *A. ericoides*; vermelho: *A. hispidula*; laranja: *A. oleifolia*; rosa: *Gaylussacia chamissonis*; branco: *G. densa*; verde: *G. decipiens* e amarelo: *Gaultheria eriophylla*.

2.2 - Fenologia

Para os estudos fenológicos foram marcados 25 indivíduos de cada espécie, com exceção de *Gaultheria eriophylla*, para a qual foram encontrados somente 7 indivíduos na área, adotando-se a proposta de Fournier & Charpantier (1975) de que a amostra deve ser maior que cinco indivíduos para cada espécie. Os mesmos indivíduos selecionados foram acompanhados durante todo o período de estudo. Foram acompanhadas as fenofases reprodutivas de floração (botões e flores) e de frutificação (frutos imaturos e maduros) entre os meses de março/2017 a dezembro/2019.

O percentual de atividade (% atividade), método que considera a presença e ausência do evento fenológico, indicando a porcentagem de indivíduos que está

manifestando determinado evento, num determinado mês (Bencke & Morellato 2002), foi calculado de acordo com a fórmula:

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

Onde: N= número total de indivíduos

A intensidade de cada evento fenológico foi avaliada visualmente através de 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).

Para o cálculo da intensidade da fenofase, os dados semi-quantitativos foram organizados em planilhas do Excel e calculado o percentual de Fournier (% Fournier) para cada mês, da seguinte maneira: soma de todos os valores semi-quantitativos mensais (\sum Fournier), dividida pelo valor máximo dado para a categoria (=3) e multiplicado pelo número total de indivíduos (N), utilizando a seguinte fórmula:

$$\% \text{ Fournier} = (\sum \text{ Fournier} / 3 \times N) \times 100$$

Para avaliar a sincronia do evento da floração foi calculado o índice de sincronismo da floração para cada espécie (X_i) e para cada evento de floração, de acordo com a seguinte fórmula proposta por Augspurger (1983):

$$X_i = \sum_n ij / (N-1) f_i$$

Onde:

ij = número de meses em que ambos os indivíduos i e j estão em floração sincrônica;

f_i = número de meses em que o indivíduo i floresceu;

N = número total de indivíduos da amostra.

O Índice de sincronismo X_i varia de 0 a 1. Valores iguais a 0 indicam eventos não sincrônicos, ou seja, não há sobreposição nos períodos de floração dos indivíduos da população; valores iguais a 1 indicam perfeita sincronia, ou seja, os períodos de floração dos indivíduos da população se sobrepõem; valores intermediários mais próximos de 0 tendem a refletir eventos menos sincrônicos, ao passo que valores intermediários mais próximos de 1 tendem a refletir eventos mais sincrônicos.

A sobreposição de floração das espécies de Ericaceae estudadas e daquelas visitadas por abelhas (*Agarista eucalyptoides*, *A. ericoides*, *Gaylussacia chamissonis*, *G. densa* e *G. decipiens*, conforme resultados apresentados no capítulo dois deste trabalho) foi estimada de acordo com o índice de sobreposição de nicho (Pianka 1983). Os dados foram organizados em uma matriz onde cada espécie de planta foi representada em uma linha (i), cada mês em uma coluna (j) e a intensidade da floração (% de intensidade calculados mensalmente) em células (ij). O índice de sobreposição (O_{jk}) varia de 0 a 1 (valores mais próximos de 0 indicam segregação no florescimento entre as espécies; valores mais próximos de 1 indicam tendência de florescimento agregado das espécies). Para determinar a significância estatística na sobreposição fenológica foi usada uma análise de modelo nulo para comparar o índice observado e 1000 valores simulados aleatoriamente. O algoritmo RA3 (reorganiza os valores da linha e retém a amplitude de nicho) foi utilizado nesta análise. Os cálculos foram realizados usando o software EcoSim (Gotelli & Entsminger 2001) adaptado para R. Quando os valores observados são inferiores aos valores gerados, ocorre um padrão de fenologia agregado, e os valores observados mais elevados indicam um padrão de fenologia segregado (Gotelli & Graves 1996).

As fenofases de floração foram descritas segundo Newstrom et al. (1994), considerando a frequência, regularidade e duração, como se segue:

- *Frequência*, baseada no número de ciclos por unidade de tempo (ano):
contínua - indivíduos florescem de forma contínua ou quase ao longo de todo o ano; **subanual** – fases múltiplas de floração durante o ano; **anual** - apenas um ciclo por ano; **supra anual** – ciclos de floração com intervalos maiores do que 1 ano.
- *Regularidade*, dada pela variação em comprimento das fases de floração e intervalos de não floração, podendo ser **regular** ou **irregular**.
- *Duração*, avaliada pela amplitude de tempo (meses) em cada ciclo ou fenofase:
breve – floração de uma a quatro semanas (um mês); **intermediária** – de dois a quatro meses; **longa** – mais de quatro meses.

A correlação entre as fenofases de floração e frutificação e os fatores climáticos (médias mensais de temperatura máxima e de temperatura mínima e pluviosidade total mensal) foi testada através da análise de correlação de Spearman (r_s), significância de 0,05 (Statistica 7.1- 2005). Os dados climáticos utilizados no trabalho são oriundos das estações convencionais do Instituto Nacional de Meteorologia (INMET), disponibilizados no Banco de Dados Meteorológicos para Ensino e Pesquisa (BDMEP) para a estação de Juiz de Fora – MG.

O material botânico foi depositado no herbário do Museu Nacional (R)/Universidade Federal do Rio de Janeiro.

3. RESULTADOS

3.1. Fenologia reprodutiva da comunidade

3.1.1. Floração

A produção de flores no grupo de espécies de Ericaceae estudadas (n= 232 indivíduos de 8 espécies) concentrou-se nos meses de julho a dezembro, entre o final da estação fria e seca e o início da estação quente e úmida, nos três anos avaliados (Fig. 4), mostrando sazonalidade do evento. No entanto, os percentuais de intensidade e de atividade de floração mantiveram-se sempre baixos, nunca excedendo 50%. Os maiores valores de ambos os percentuais foram observados de setembro a novembro (Fig. 4), com registro de pico de floração em outubro (2017 e 2018) e em outubro/novembro (em 2019), período que corresponde ao pico de florescimento de pelo menos cinco das oito espécies estudadas. Apenas alguns eventos de floração ocorreram fora desse período, sendo que os menores percentuais de intensidade e de atividade foram registrados nos meses de março a maio, sempre inferiores a 5%, e envolveram eventos florais em indivíduos de *Gaylussacia densa*, *Agarista eucalyptoides* e *G. decipiens*, espécies que apresentaram florações do tipo subanual e irregular (Tab. 1).

Vale destacar que a cada ano observamos uma redução dos valores dos percentuais de atividade e de intensidade devido ao aumento na quantidade de indivíduos que não floresceram. Essa quantidade praticamente dobrou a cada ano, sendo 24 indivíduos em 2017, 49 em 2018 e 102 em 2019 (Fig. 4).

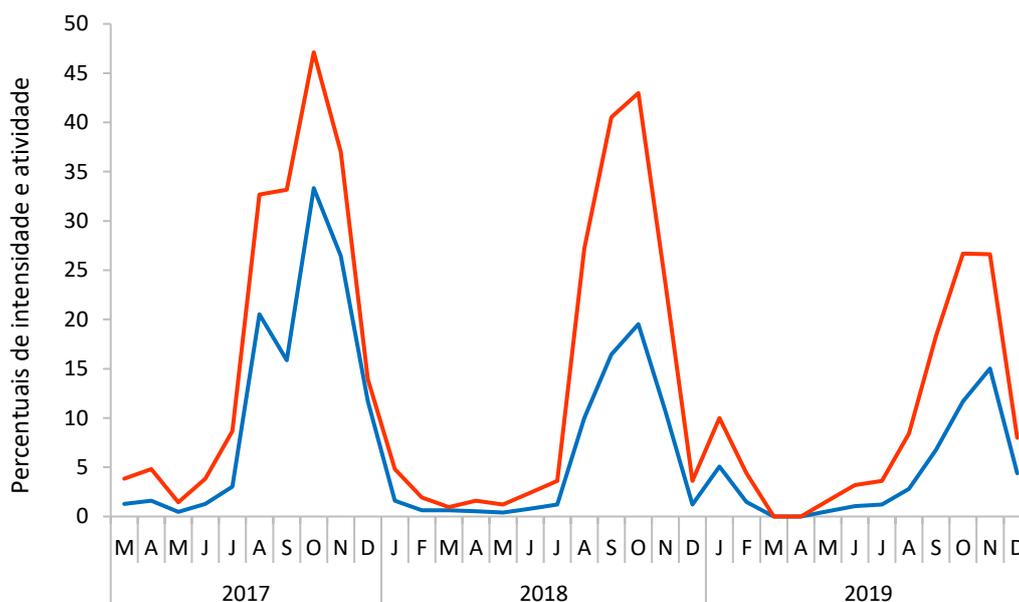


Figura 4. Percentuais de intensidade (linha azul) e de atividade (linha vermelha) para a floração de oito espécies de Ericaceae estudadas durante o período de 2017 a 2019, no Parque Estadual do Ibitipoca, Minas Gerais, Brasil. (n = 232 indivíduos).

3.1.2. Frutificação

A maturação dos frutos, com a conseqüente liberação das sementes, iniciou-se no mês de outubro/novembro, alcançando a maior disponibilidade de frutos maduros entre dezembro e março, na estação quente e úmida, nos três anos avaliados, mostrando sazonalidade do evento (Fig. 5). Apenas *Gaylussacia densa* iniciou a maturação dos frutos entre os meses de janeiro e fevereiro. Os percentuais de atividade alcançaram valores máximos em janeiro/fevereiro de 2018 (75% e 74%, respectivamente) e em dezembro de 2018 (48%); os de intensidade alcançaram apenas 52%, em fevereiro de 2018 (Fig. 5). Durante a estação fria e seca, principalmente entre junho e setembro, os percentuais de intensidade e de atividade da frutificação da comunidade de Ericaceae foram muito baixos, raramente ultrapassando 20% de atividade e 7% de intensidade.

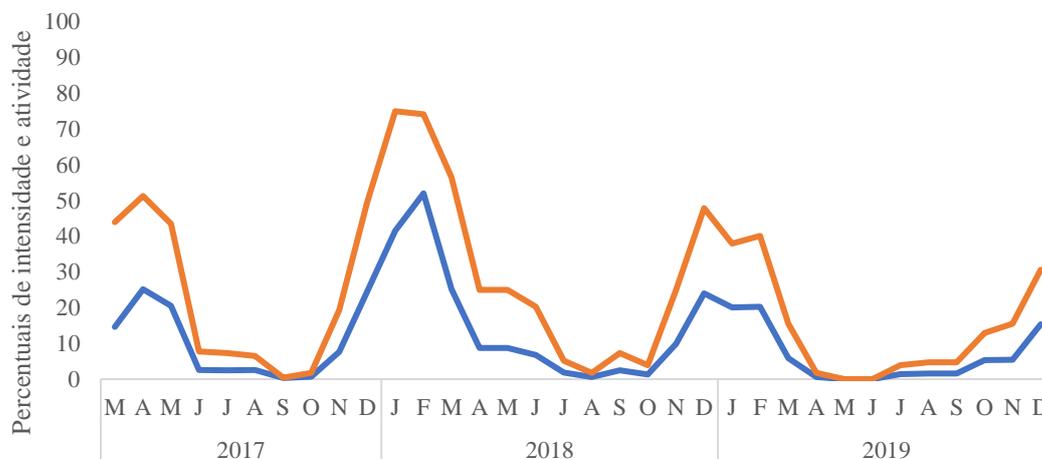


Figura 5. Percentuais de intensidade (linha azul) e atividade (linha vermelha) para a frutificação das oito espécies de Ericaceae estudadas durante o período de 2017 a 2019 no Parque Estadual do Ibitipoca, Minas Gerais, Brasil. (n = 232 indivíduos).

3.2. Perfil fenológico reprodutivo das espécies

Os registros de floração (botões e flores) e de frutificação (frutos em desenvolvimento e maduros) das espécies de Ericaceae estão apresentados na Figura 6, juntamente com gráfico mostrando dados de pluviosidade, temperatura máxima e temperatura mínima mensais, ao longo do período de acompanhamento das plantas.

anual. Quanto à extensão do evento, predominou a floração com duração breve ou breve a intermediária (Fig. 6, Tab. 1). Quanto à regularidade, a floração anual tendeu a ser mais regular e predominou nas espécies de *Agarista* e *Gaultheria*. Em *Gaylussacia*, o tipo de floração predominante foi o subanual e irregular, com duração breve a intermediária (Fig. 6, Tab. 1).

Tabela 1. Frequência, regularidade e duração do florescimento de espécies de Ericaceae acompanhadas no período de março de 2017 a dezembro de 2019 no Parque Estadual do Ibitipoca, MG, Brasil.

Espécie	Frequência	Regularidade	Duração
<i>Agarista eucalyptoides</i>	anual a subanual	irregular	Longa
<i>Agarista ericoides</i>	Anual	regular	Longa
<i>Agarista hispidula</i>	Anual	regular	Intermediária
<i>Agarista oleifolia</i>	Anual	regular	Intermediária
<i>Gaylussacia chamissonis</i>	Subanual	irregular	breve a intermediária
<i>Gaylussacia densa</i>	Subanual	irregular	breve a intermediária
<i>Gaylussacia decipiens</i>	anual a subanual	irregular	Intermediária
<i>Gaultheria eriophylla</i>	anual, raro subanual	regular	Intermediária

Agarista

As espécies de *Agarista* acompanhadas floresceram na estação fria e seca ou na transição para a estação quente e chuvosa, exibindo uma floração anual e regular (Fig. 7). Somente *A. eucalyptoides*, em 2017, apresentou floração do tipo subanual, com vários pequenos eventos de emissão de botões e de flores na estação quente e chuvosa, entre as florações de 2017 e 2018 (Figs. 7 A, B, C, D), caracterizando um padrão irregular. Nesta espécie, não houve diferença entre o comportamento fenológico nas duas populações analisadas, beira (1) e interior da trilha (2) (Figs. 7 A, B, C, D), destacando-se os meses de julho a setembro como os de maiores percentuais de atividade e de intensidade para a fenofase. O pico de florescimento para a espécie ocorreu, nos três anos de estudo, entre os

meses de agosto e setembro, quando os percentuais de atividade e de intensidade chegaram a 100% e a 60%, respectivamente, em 2017 (Figs. 7 A, B, C, D).

A população (1) de *Agarista ericoides* (indivíduos marcados a 1200 m de altitude) emitiu botões de junho a novembro e floresceu por cerca de 5 meses, de julho a novembro, com percentuais máximos de atividade e de intensidade de 90% e 50%, respectivamente, em outubro de 2017 (Figs. 7 E, F). A população (2) (indivíduos marcados a 1700 m de altitude) apresentou períodos mais curtos, tanto de emissão de botões, de agosto a novembro, como de emissão de flores, em todos os anos acompanhados (Figs. 7 E, F, G, H); em 2017, o período de floração ficou restrito apenas ao mês de novembro, quando os percentuais de atividade e de intensidade da floração registraram valores de 90% e de 64%, respectivamente (Fig. 7 H). Nesta espécie, os picos de floração repetiram-se ao longo dos anos de estudo, sempre entre outubro e novembro (Fig. 7 H).

Agarista oleifolia e *Agarista hispidula* foram as espécies mais regulares quanto aos ciclos de emissão de botões e flores (Figs. 7 I, J, K, L). Em *A. oleifolia* a emissão de botões foi breve e estendeu-se entre agosto e setembro, nos três anos acompanhados. A maior intensidade de emissão de botões em *A. oleifolia* ocorreu em agosto de 2017 (76%) (Fig. 7 I). A floração, por sua vez, estendeu-se de setembro a novembro, com picos em outubro e novembro (2017), não ultrapassando mais do que 20% de intensidade (Fig. 7 J). *A. oleifolia* foi a única espécie que em todo o período analisado mais da metade dos indivíduos (56%) da população continuaram em estágio vegetativo (Figs. 7 I, J). Caracteristicamente, *A. oleifolia* também foi a única espécie em que todos os indivíduos perderam suas folhas a cada ano (obs. pessoal), entre a transição do fim do período seco e frio para o início do mais úmido e quente.

Em *A. hispidula* a emissão de botões estendeu-se de agosto a novembro, com máximo de intensidade em setembro de 2017 (76%) (Fig. 7 K). Os picos de floração ocorreram sempre no mês de outubro (81%, em 2017) (Fig. 7 L).

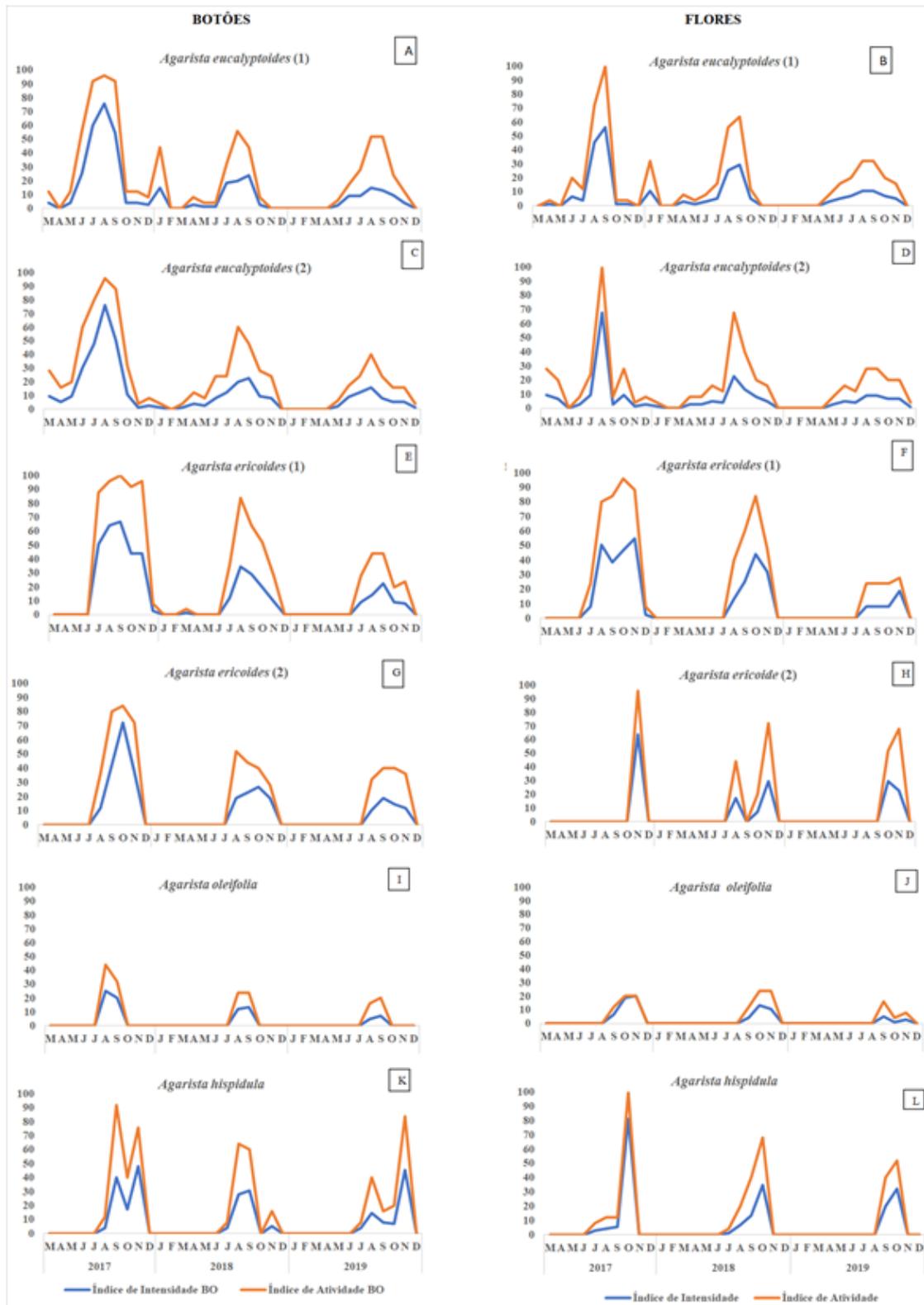


Figura 7. Percentuais de intensidade e atividade para a floração de quatro espécies de *Agarista* estudadas durante o período de 2017 a 2019 no Parque Estadual do Ibitipoca, Minas Gerais, Brasil.

Gaylussacia

Gaylussacia chamissonis e *Gaylussacia decipiens* emitiram botões na transição da estação fria e seca para a quente e úmida, de modo praticamente sobreposto, enquanto *Gaylussacia densa* foi a última espécie a emitir botões, já na estação quente e úmida. As três espécies apresentaram floração na estação quente e úmida, embora os picos não tenham sido observados nos mesmos meses em cada ano analisado (Figs. 8 A-F).

Em *Gaylussacia chamissonis*, o pico de botões e flores ocorreu no mês de novembro por dois anos (2017 e 2019), e em 2018 o pico de botões foi registrado em setembro e o de flores em outubro (Figs. 8 A, B). *Gaylussacia decipiens* foi a espécie que apresentou maiores mudanças entre os períodos de pico para botões e flores. Os picos de emissão de botões ocorreram em setembro, agosto e novembro nos anos de 2017, 2018 e 2019, respectivamente, e a maior intensidade de floração ocorreu nos meses subsequentes à da emissão de botões, sendo em outubro (100%) de 2017, onde todos os indivíduos floresceram e em intensidade máxima, e em setembro e novembro de 2018 e 2019, respectivamente (Figs. 8 C, D). Em *Gaylussacia densa* os picos de botões ocorreram sempre entre novembro e dezembro de cada ano, alcançando percentuais de intensidade 79% e, de flores, sempre entre os meses de dezembro e janeiro, chegando a 92% (Figs. 8 E, F).

Nos três anos acompanhados a floração entre as espécies de *Gaylussacia* foi um tanto sequencial, de modo que se inicia com *G. decipiens*, seguida por *G. chamissonis* e por fim *G. densa*, sendo que todas apresentam um padrão subanual e irregular, com pequenos eventos de floração ao longo dos anos.

Gaultheria

Gaultheria eriophylla apresentou regularidade e perfil anual na produção de botões e de flores na transição do período frio e seco para o quente e úmido em todos os anos acompanhados. Alguns raros eventos e pouco expressivos de emissão de botões e flores foram observados no primeiro semestre de 2017 e 2018. Os picos de botões e de flores aconteceram sempre em setembro e outubro, respectivamente, de cada ano, alcançando um percentual máximo de 45% em 2017 (Figs. 8 G, H).

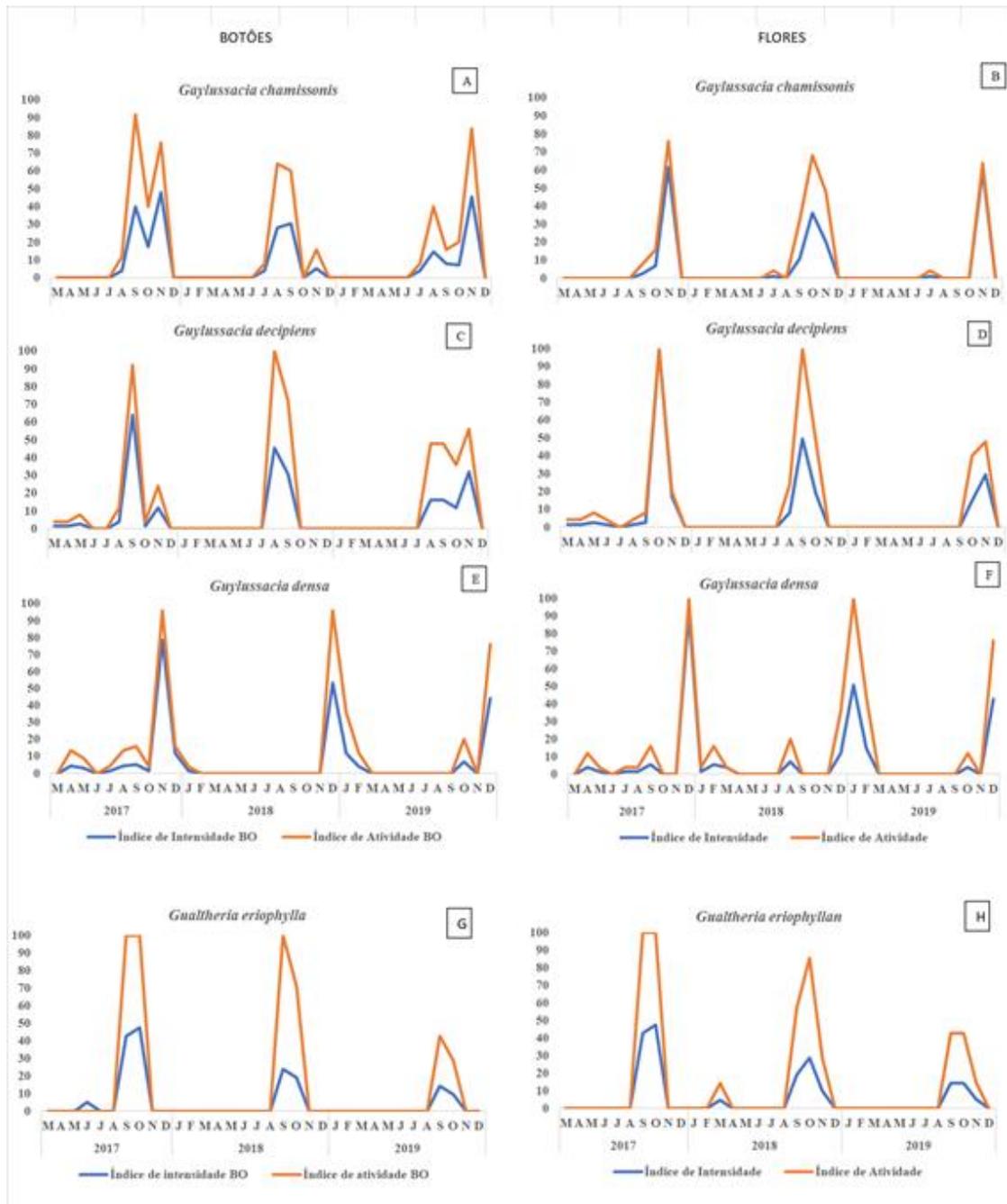


Figura 8. Percentuais de intensidade e atividade para a floração de três espécies de *Gaylussacia* e uma *Gaultheria* estudadas durante o período de 2017 a 2019 no Parque Estadual do Ibitipoca, Minas Gerais, Brasil.

3.2.1.1. Sincronismo

Sincronismo de floração para as espécies

No primeiro ano de estudo (2017), os índices de sincronismo da floração calculados ficaram muito próximos de 1 para a maioria das espécies estudadas, indicando períodos de floração muito sincrônicos entre os indivíduos. Nos anos seguintes, observou-se redução dos índices, paralelamente ao aumento do número de indivíduos que não floriram no período (Tab. 2). A porcentagem de indivíduos que não floriu foi 10% em 2017, 17% em 2018 e 54% em 2019.

Os maiores índices de sincronismo foram registrados para *G. decipiens*, *A. ericoides*, *G. densa* e *A. hispidula* (Tab. 2). Por outro lado, *A. oleifolia* foi a única espécie que apresentou índices de sincronismo próximos de 0, refletindo uma floração bastante assincrônica entre os indivíduos, principalmente em função do número de indivíduos que não floresceram nos três anos acompanhados.

Tabela 2. Índice de sincronismo (IS) da floração das oito espécies de Ericaceae entre os meses de julho a dezembro durante o período de 2017 a 2019. Onde: *N* - número de indivíduos marcados e acompanhados e *n* - número de indivíduos que não floresceram no ano. Parque Estadual do Ibitipoca, Minas Gerais, Brasil.

Espécies	N	2017		2018		2019	
		IS	n	IS	n	IS	n
<i>A. eucalyptoides</i> (A)	25	0,82		0,37	6	0,11	12
<i>A. eucalyptoides</i> (B)	25	0,75		0,42	4	0,06	17
<i>A. ericoides</i> (A)	25	0,82		0,61	1	0,11	13
<i>A. ericoides</i> (B)	25	0,92	1	0,44	5	0,41	18
<i>A. hispidula</i>	25	0,86		0,44	4	0,24	12
<i>A. oleifolia</i>	25	0,03	20	0,06	17	0,02	21
<i>G. chamissonis</i>	25	0,56	3	0,43	3	0,39	9
<i>G. densa</i>	25	0,86		0,81		0,20	14
<i>G. decipiens</i>	25	0,91		0,73		0,53	6
<i>Gualtheria eriophyllan</i>	7	0,5		0,59		0,13	4

Sobreposição de floração entre as espécies de Ericaceae

Ao considerar todas as espécies da comunidade de Ericaceae estudada, o valor do índice de sobreposição foi $O_{jk} = 0,45$ (observado) e 0,22 (gerado). Embora todas elas floresçam no segundo semestre do ano, o índice de sobreposição observado sendo maior do que o gerado indica que as espécies apresentam picos de intensidade de floração em meses distintos, tendendo a um padrão segregado. Quando consideradas somente as espécies de Ericaceae visitadas por abelhas, o valor do índice foi $O_{jk} = 0,38$ observado e 0,20 gerado, indicando uma tendência maior à segregação dos picos de floração entre as Ericaceae melitófilas.

3.2.2. Frutificação

A maior disponibilidade de frutos maduros, para todas as espécies, se concentrou no período mais quente e úmido ao longo dos anos (Figs. 6, 9, 10). De modo geral, as espécies de *Agarista* apresentaram um período de frutificação mais longo quando comparado às espécies de *Gaylussacia* e *Gaultheria*, sendo que as populações de *A. eucalyptoides* frutificaram durante quase todo o decorrer dos anos (Figs. 9 A-D).

Agarista

A maior produção de frutos nas duas populações de *A. eucalyptoides* ocorreu entre novembro e dezembro, alcançando 67% de intensidade. A população 1 apresentou maior disponibilidade de frutos imaturos (87%) em janeiro de 2018. Os picos de maturação, para ambas, foram registrados de dezembro a fevereiro, chegando a 77% (Figs. 9 A-D). Nessa espécie a disponibilidade de frutos foi praticamente contínua ao longo dos anos acompanhados.

Para *A. ericoides* (1) o período de maior frutificação ocorreu anualmente em dezembro, sendo 84% o maior percentual de intensidade registrado, e o de dispersão em fevereiro (85%) (Figs. 9 E, F). A segunda população (2) apresentou semelhança com a primeira somente no primeiro ano de estudo, em 2017 (47%), porém nos anos seguintes os maiores índices foram registrados em novembro (Figs. 9 G, H). A maior quantidade de frutos maduros foi assinalada em janeiro de cada ano e, diferente da população 1, a frutificação

ocorreu de forma mais curta e menos intensa, raramente ultrapassando quatro meses e 40% de intensidade (Figs. 9 E, F, G, H).

Tanto em *A. hispidula*, quanto em *A. oleifolia*, houve regularidade no período de frutificação e maturação dos frutos e com duração não maior do que quatro a seis meses. Para *A. oleifolia*, a maior intensidade de frutos imaturos ocorreu em novembro, com dispersão em dezembro e janeiro, todavia, em 2019 a frutificação e a dispersão ocorreram concomitantemente em novembro, com taxas inferiores a 3% (Figs. 9 I, J). *Agarista hispidula* apresentou pico de frutificação em novembro (81%) e de dispersão entre dezembro e janeiro (63%), durante todo o período analisado (Figs. 9 K, L).

Os frutos no gênero *Agarista* são cápsulas verdes quando jovens e de cor castanha na maturidade, com sementes castanho-amareladas, leves, diminutas e dispersas pelo vento. As espécies de *Agarista*, assim como *Gaultheria eriophylla*, durante o processo de crescimento e maturação dos frutos, o pedicelo sofre uma torção de 180°, de forma que a cápsula, antes pêndula, passa a ereta (Figs. 11 C, D, E, F).

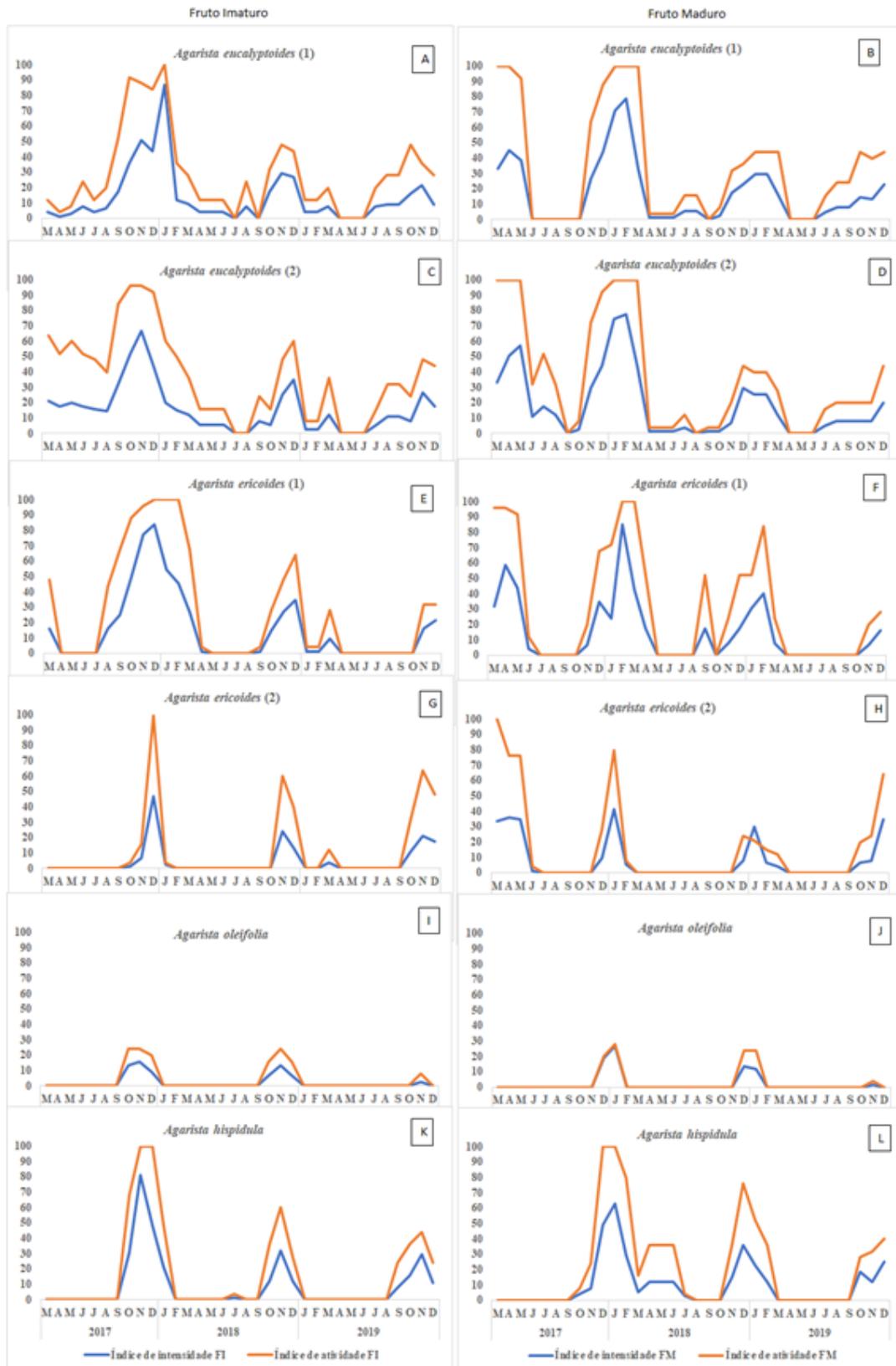


Figura 9. Percentuais de intensidade e atividade para a frutificação de quatro espécies de *Agarista* estudadas durante o período de 2017 a 2019 no Parque Estadual do Ibitipoca, Minas Gerais, Brasil.

Gaylussacia

Para *G. chamissonis*, os picos de frutos imaturos foram registrados entre novembro e dezembro de cada ano, alcançando o percentual máximo de 93% de intensidade, enquanto que a maturação teve o maior pico em fevereiro (2018), com 79% de intensidade (Figs. 10 A, B). Nessa espécie, os frutos são bagas carnosas, verdes quando juvenis, tornando-se negros a vináceos quando maduros e com dispersão zoocórica.

Gaylussacia decipiens apresentou os maiores percentuais de frutos imaturos entre outubro e janeiro, quando alcançou 79% de intensidade, e de frutos maduros em fevereiro (85%), nos anos de 2017 e 2018 (Figs. 10 C, D). No decorrer do primeiro ano de estudo também foram observados pequenos períodos de frutificação. Seus frutos quando estão imaturos apresentam coloração verde-avermelhada e quando amadurecem ficam completamente vermelhos ou negros (Fig. 12 E).

Gaylussacia densa é uma das últimas espécies a iniciar a frutificação. Os meses mais abundantes de frutos imaturos ocorreram em janeiro, fevereiro e março de 2018, com valores acima de 84% de intensidade, coincidindo com o primeiro registro de acompanhamento fenológico dessa espécie, que apresentou 100% de intensidade em março (2017). A maior maturação para a espécie ocorreu no mês de abril, em 2017 e nos meses de fevereiro e março, em 2018, embora, no ano de 2019, *G. densa* tenha concentrado sua produção de frutos em janeiro e fevereiro e dispersão em fevereiro (Figs. 10 E, F). Os frutos dessa espécie, quando imaturos são verde-arroxeados e, quando maduros, negros a vináceos (Fig. 12 F).

Gaultheria

Gaultheria eriophylla apresentou maiores percentuais de intensidade para frutos imaturos em novembro, e maduros no mês de dezembro, nos primeiros anos. Todavia, no ano de 2019 a espécie permaneceu com índices $\leq 10\%$, tanto para frutos verdes, quanto para maduros (Figs. 10 G, H). Assim como as espécies do gênero *Agarista*, seus frutos quando juvenis se apresentam com a cor verde e quando maduros as cápsulas possuem coloração castanha.

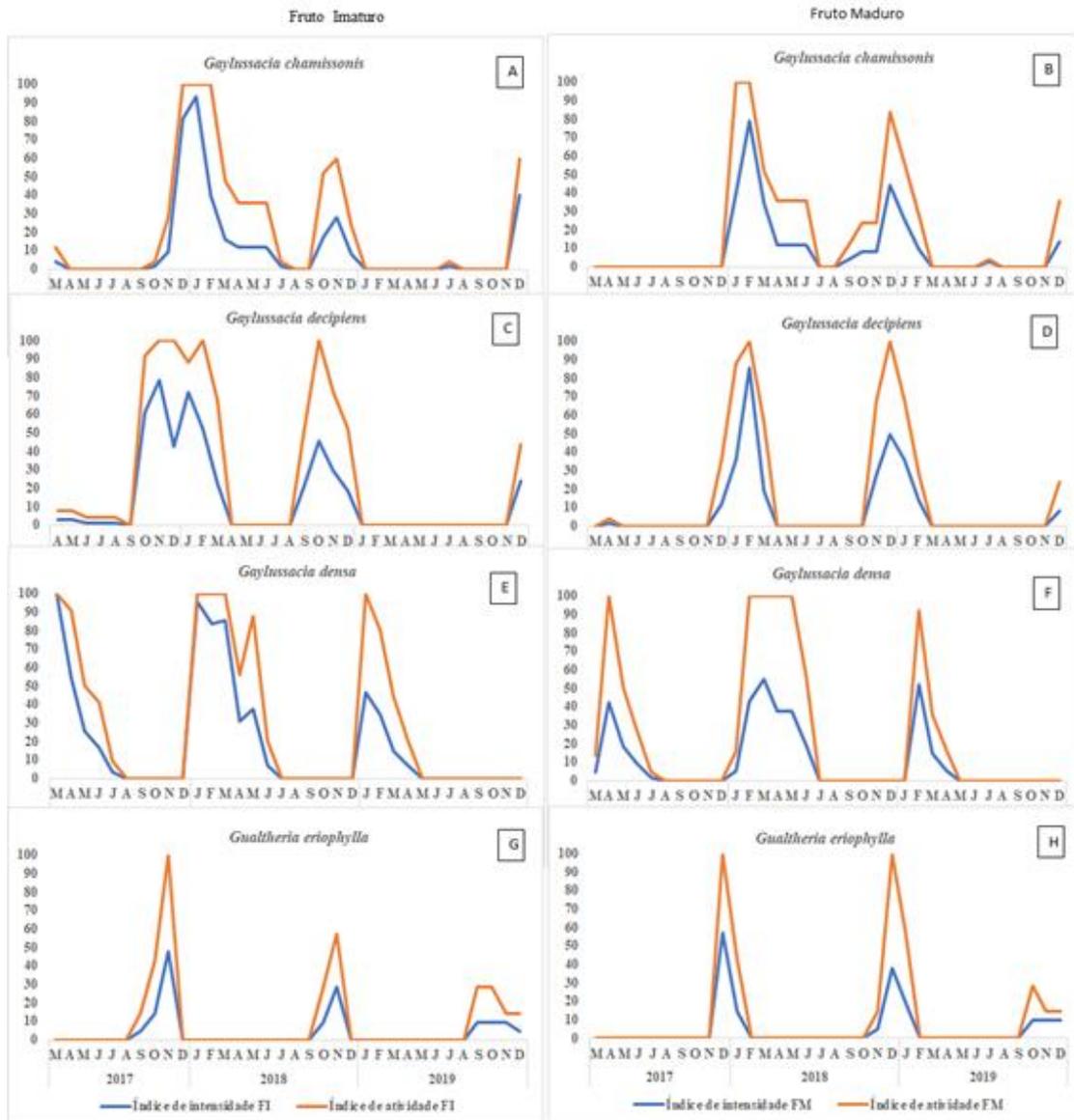


Figura 10. Percentuais de intensidade e atividade para a frutificação de três espécies de *Gaylussacia* e uma *Gaultheria* estudadas durante o período de 2017 a 2019 no Parque Estadual do Ibitipoca, Minas Gerais, Brasil.



Figura 11. Espécies de Ericaceae do Parque Estadual do Ibitipoca, Minas Gerais, Brasil. **A.** Inflorescências de *Agarista ericoides*. **B.** Inflorescências de *Agarista hispidula*. **C.** Flores e frutos de *Agarista eucalyptoides*. **D – E.** Frutos verdes e maduros de *Agarista oleifolia*. **F.** Frutos de *Agarista hispidula* em desenvolvimento. **G.** Inflorescências de *Agarista oleifolia*.



Figura 12. Espécies de Ericaceae do Parque Estadual do Ibitipoca, Minas Gerais, Brasil. **A.** Inflorescências de *Gaylussacia chamissonis*. **B.** Inflorescências de *Gaylussacia decipiens*. **C.** Inflorescências de *Gaultheria eriophylla*. **D.** Inflorescências de *Gaylussacia densa*. **E.** Frutos verdes e maduros de *Gaylussacia decipiens*. **F.** Frutos verdes e maduros de *Gaylussacia densa*.

3.3. Correlação com fatores abióticos

Na fenofase de floração, apenas as duas populações (1 e 2) de *Agarista eucalyptoides* apresentaram correlação negativa significativa com temperatura (máxima e mínima) e precipitação; já *Agarista ericoides* (população 1) e *Agarista hispidula* apresentaram correlação negativa significativa com temperatura mínima (Tab. 3).

Entretanto, quanto à fenofase frutos maduros, a maioria das espécies apresentou correlação positiva significativa com os três fatores abióticos testados, salvo *Gaylussacia densa*. Somente *Agarista eucalyptoides* (população 2), apresentou correlação positiva significativa com precipitação e temperatura mínima e *Agarista oleifolia* com temperatura máxima e mínima (Tab. 3).

Tabela 3. Correlações de Spearman entre as variáveis climáticas temperatura (máxima e mínima) e precipitação e fenofases reprodutivas (índices de atividade para flores e frutos maduros) de espécies de Ericaceae acompanhadas no período de março de 2017 a dezembro de 2019 no Parque Estadual do Ibitipoca, MG, Brasil. Tmax.: temperatura máxima; Tmin.: temperatura mínima; PPT: precipitação. * Correlação significativa ($p < 0,05$).

Espécies	Flores			Frutos maduros		
	Tmax.	Tmin.	PPT	Tmax.	Tmin.	PPT
<i>A. eucalyptoides</i> (1)	-0,45*	-0,69*	-0,61*	0,47*	0,53*	0,60*
<i>A. eucalyptoides</i> (2)	-0,50*	-0,59*	-0,49*	0,27	0,34*	0,44*
<i>A. ericoides</i> (1)	-0,20	-0,36*	0,12	0,47*	0,64*	0,63*
<i>A. ericoides</i> (2)	-0,11	-0,09	0,23	0,42*	0,51*	0,49*
<i>A. hispidula</i>	-0,24	-0,36*	-0,31	0,60*	0,55*	0,57*
<i>A. oleifolia</i>	-0,01	-0,07	0,11	0,50*	0,44*	0,33
<i>G. chamissonis</i>	-0,18	-0,20	-0,01	0,43*	0,45*	0,44*
<i>G. densa</i>	0,34	0,30	0,28	0,04	0,28	0,17
<i>G. decipiens</i>	-0,32	-0,23	-0,03	0,55*	0,54*	0,54*
<i>G. eriophylla</i>	0,08	0,01	0,07	0,54*	0,44*	0,46*

4. DISCUSSÃO

A floração para a comunidade de ericáceas estudada mostrou-se sazonal, anual e regular, sendo a sazonalidade de florescimento frequentemente relatada para outras espécies de campo rupestre (Dutra et al. 2009, Fernandes et al. 2012, Ranieri et al. 2012, Costa et al. 2016). O pico de floração da comunidade ocorreu na transição do período frio e seco para o quente e úmido e a maior oferta de frutos ocorreu na estação quente e úmida. Em estudo fenológico realizado com seis espécies de arbustos endêmicos (Arecaceae, Fabaceae, Lythraceae, Melastomataceae e Polygonaceae) de campos rupestres da Serra do Cipó, MG, também foi observado um padrão significativamente sazonal nas fenofases reprodutivas, com a maioria das espécies com floração concentrada na estação chuvosa (Belo et al. 2013). Na Chapada Diamantina, BA, quatro das cinco espécies de bromélias em uma área de campo rupestre apresentaram floração na transição do fim do período frio e seco e início do quente e chuvoso, sendo apenas uma com floração contínua (Santana & Machado 2010). No entanto, floração concentrada na estação seca foi observada para espécies de *Chamaecrista* (Fabaceae) na Serra do Cipó (Costa et al. 2007).

No que se refere às espécies acompanhadas, observou-se diversidade de padrões de floração, principalmente entre as espécies dos gêneros estudados. A frequência anual foi registrada nas espécies de *Agarista* e em *Gaultheria eriophylla*, a frequência subanual nas espécies de *Gaylussacia*, não tendo sido observada nenhuma espécie com floração contínua. O único estudo sobre a fenologia da floração para uma comunidade de Ericaceae foi desenvolvido em Floresta de Altitude na Serra da Bocaina, RJ (Freitas et al. 2006), onde as espécies de *Agarista* (*A. hispidula*, *A. oleifolia*) também apresentaram floração anual; no entanto, espécies de *Gaylussacia* apresentaram padrão contínuo (*G. jordanensis*), anual (*G. densa*, *G. chamissonis*) e subanual (“*Gaylussacia* híbrid”); e espécies de *Gaultheria* apresentaram padrão contínuo (*G. eriophylla* e *G. serrata*) ou anual (*G. sleumeriana*). Diferentemente dos nossos resultados, onde houve predomínio de florações com duração intermediária (dois a quatro meses), a maioria das espécies da Bocaina teve uma floração prolongada (maior que cinco meses), enquanto apenas *Agarista oleifolia* e *Gaultheria sleumeriana* foram caracterizadas com floração com duração intermediária (Freitas et al. 2006). Em estudos com espécies isoladas, o tipo contínuo foi registrado para *Gaylussacia brasiliensis*, em borda de uma ilha de mata de galeria em Minas Gerais (Araújo et al. 2011) e em área de restinga, no Rio de Janeiro (Rodarte et al. 2021). Por fim, o padrão anual, com

duração intermediária foi exibido por *Agarista revoluta* em área de restinga, no Rio de Janeiro (Rodarte et al. 2021). Em relação à regularidade, houve uma tendência para a maioria das espécies do gênero *Agarista* e para *Gaultheria eriophylla* a apresentarem picos de floração nos mesmos meses ao longo dos anos. Já para as espécies do gênero *Gaylussacia* e para *Agarista oleifolia*, os picos de floração variaram ligeiramente no decorrer dos anos.

O aumento da temperatura e da disponibilidade de água parecem ser fatores abióticos importantes para desencadear o período reprodutivo das espécies da família, sobretudo em campo rupestre, onde as plantas estão sujeitas a diferentes estressores ambientais, tais como: solo distrófico, ácido, arenoso, raso e com baixa capacidade de retenção de água, toxicidade de alumínio, alta radiação solar, velocidade do vento e oscilação térmica (Benites et al. 2007, Negreiros et al. 2014), características que tornam os campos rupestres ambientes com recursos limitados (Tilman 1982).

As oito espécies estudadas floresceram principalmente entre julho e dezembro, ao passo que, entre janeiro e junho, apenas foi registrada floração de *Gaylussacia densa*, inclusive exibindo um pico em janeiro de 2018, e alguns eventos pouco expressivos de *Agarista eucalyptoides* e *G. decipiens*. Marcadamente, nos meses de setembro e outubro de cada ano, foi possível observar de cinco a oito espécies com flores. Os altos índices de sincronismo e de percentuais de atividade registrados para a floração de praticamente todas as espécies, em 2017, mostraram que a cada mês a maioria dos indivíduos de uma determinada espécie está em floração, sendo seguida por outra no mês seguinte e assim sucessivamente, sugerindo um padrão com agregação intermediária, mas com picos bem marcados e relativamente não superpostos. Cabe ressaltar que o decréscimo nos percentuais de atividade, de intensidade e de sincronismo da floração de praticamente todas as espécies nos anos de 2018 e 2019, foi decorrente do fato de que nem todos os indivíduos marcados floresceram novamente no período de estudos. Sugere-se que indivíduos possam florescer em intervalos maiores do que um ano, ou seja, ainda que a espécie floresça anualmente, indivíduos alternam-se na produção de flores de um ano pra outro. No entanto, somente estudos de longa duração poderão evidenciar com clareza o possível padrão supra anual para os indivíduos das espécies estudadas. Em ecossistemas de floresta tropical e subtropical, os ritmos fenológicos podem ser bastante variáveis entre os anos, principalmente para a floração e frutificação e, muitas das vezes, essas variações não são reveladas em estudos de curto prazo (Engel & Martins 2005). Newstrom et al. (1994) também alertam que, para

árvores tropicais, são necessários pelo menos cinco anos para reconhecer e descrever a grande diversidade de padrões fenológicos reprodutivos.

Concluimos de nossas observações e análises que as espécies estudadas, apesar de apresentarem alguma sobreposição nos períodos de floração, exibem picos sequenciais, especialmente as cinco espécies que são principalmente polinizadas por abelhas e que apresentam atributos florais relacionados à atração destes insetos (Capítulo 2). *Agarista eucalyptoides* e *A. ericoides* (arbustos) possuem flores tubulares, com corola urceolada, brancas, nectaríferas e odoríferas, enquanto que *Gaylussacia chamissonis*, *G. densa* e *G. decipiens* (subarbustos a arbustos) possuem flores com forma de sino, corola campanulada, brancas, nectaríferas e com presença de odor somente para as primeiras. *Agarista eucalyptoides* apresentou pico de floração em agosto e setembro e, em sequência, *A. ericoides*, nos meses de outubro e novembro. Fato semelhante foi observado para *Gaylussacia chamissonis*, *G. decipiens* e *G. densa*, que, em geral, também floresceram sequencialmente. Em 2017, *G. decipiens* teve pico em outubro e *G. chamissonis* em novembro, enquanto em 2018, *G. decipiens* apresentou maior produção de flores em setembro e, em sequência, *G. chamissonis* em outubro. Entretanto, em novembro de 2019, as espécies apresentaram picos de floração simultaneamente. *Gaylussacia densa*, por sua vez, foi sempre a última espécie a florir, apresentando picos de floração em dezembro e janeiro. O padrão de floração, com picos tendendo a sequenciais, destas espécies que apresentam atributos florais atrativos para abelhas pode ser interpretado como uma estratégia de fixação destes polinizadores potenciais na área de ocorrência das espécies, garantindo a disponibilidade de néctar e, paralelamente, o serviço da polinização (Rathcke & Lacey 1985, Moeller 2005). Picos sequenciais de floração têm sido interpretados como resultado evolutivo que possibilita o compartilhamento de um mesmo polinizador (Stiles 1977, Waser 1978, Grant 1981). Nesse sentido, a competição por polinizadores em espécies vegetais simpátricas, pode atuar como força seletiva no período de floração, fazendo com que a divergência nesses períodos seja estabelecida e mantida (Waser 1978, Feinsinger 1983). O ritmo sequencial pode constituir uma fraca barreira de isolamento reprodutivo pré-polinização, uma vez que períodos de florescimento, mesmo que moderadamente separados, podem reduzir significativamente as oportunidades de polinizações interespecíficas, estabelecendo um possível mecanismo de isolamento temporal entre as espécies (Nilsson 1983).

Em espécies polinizadas sobretudo por aves e morcegos a floração sequencial é ainda mais frequente (Fischer et al. 1992), como no caso de *Agarista hispidula* e *Gaultheria eriophylla*. Ambas as espécies apresentam inflorescências com atributos semelhantes: flores nectaríferas, urceoladas e cores vívidas, sendo visitadas exclusivamente por beija-flores e com floração marcada entre os meses de setembro - outubro e outubro - novembro. A floração sequencial associada a sinais florais semelhantes, além da disposição dos indivíduos em estratos semelhantes, pode contribuir para uma “imagem de procura” alimentar pelo respectivo polinizador (Thomson 1980), promovendo otimização no uso do mesmo polinizador. Fato semelhante também foi reportado por Araújo et al. (2011) ao estudarem espécies polinizadas por beija-flores em uma ilha de mata de galeria (vegetação predominante de cerrado *sensu stricto*).

Quanto à frutificação, evento diretamente relacionado às condições que influenciam o sucesso da dispersão e estabelecimento das plântulas (Rathcke & Lacey 1985, Morellato et al. 2000, Pedroni et al. 2002), a maioria das espécies aqui estudadas tiveram as maiores taxas de frutificação e de dispersão registradas na estação quente e chuvosa. Caracteristicamente, tanto o desenvolvimento, quanto a maturação dos frutos em *Gaylussacia* foram observados marcadamente nessa época. As espécies desse gênero possuem frutos carnosos e, portanto, requererem maior disponibilidade de água para seu desenvolvimento (Chen et al. 2017) e, além disso, a frutificação nesse período se torna um importante fator para manter os frutos mais atrativos aos dispersores e por períodos mais longos, o que resulta em maior sucesso na dispersão (Batalha & Mantovanni 2000, Batalha & Martins 2004, Lenza & Klink 2006). Além do mais, as espécies que apresentam frutos carnosos e dispersos por animais, como as de *Gaylussacia*, também são de extrema importância no que se refere à manutenção da oferta de recursos sob a forma de alimento para a fauna ao longo do ano (Figliolia & Kageyama 1995), principalmente em formações vegetais sob clima sazonal, onde há períodos de escassez de frutos (Galetti & Pedroni 1994, Develey & Peres 2000), como as de campos rupestres. Esses frugívoros são imprescindíveis como agentes efetivos na dispersão das sementes dessas espécies, levando-as a longa distância, e possibilitando a sua regeneração e a colonização de outras áreas (Figliolia & Kageyama 1995). Dessa forma, uma estratégia de produção maciça de frutos em determinado período, como visto em *Gaylussacia*, pode eventualmente se confirmar como espécies-chave na manutenção dessa oferta ao longo do ano para os dispersores.

Em *Agarista* e *Gaultheria*, gêneros que comportam espécies cujos frutos são cápsulas com numerosas sementes, muito leves e diminutas, algumas espécies apresentaram desenvolvimento e disponibilidade de frutos por períodos mais longos, ainda assim, também com maior concentração na estação quente e chuvosa. Todavia, o fato de frutificarem por períodos mais longos, alcançando até mesmo a época mais seca e fria, parece ser uma importante estratégia na dispersão das sementes dessas espécies, uma vez que nessa estação, os ventos fortes e constantes característicos de campos rupestres são potencializados, e a dispersão, facilitada (Frankie et al. 1974, Rathcke & Lacey 1985, Escobar et al. 2018). Outra característica interessante observada tanto em *Agarista* quanto em *Gaultheria* é que durante a maturação dos frutos o pedicelo sofre uma torção de 180°, fazendo com que a cápsula, antes pêndula, se torne ereta, evidenciando um possível mecanismo de facilitação na dispersão das sementes através do uso dos ventos presentes no ambiente.

Sabe-se que nos campos rupestres a vegetação é bastante heterogênea, ocorrendo em ambientes rochosos, de topo de montanha (> 900 m acima do nível do mar) (Bitencourt et al. 2016, Fernandes 2016), sendo controlada pela topografia, pelas condições pedoambientais e também microclimáticas (Alves & Kolbek 2010, Schaefer et al. 2016, Silveira et al. 2016). Essas características geram uma notável heterogeneidade de hábitat e, conseqüentemente, uma grande diversidade (e combinações) de fatores necessários para a germinação de sementes (Marques et al. 2014). Sabe-se que em ecossistemas tropicais, como é o caso dos campos rupestres, a disponibilidade de água no solo é o principal fator limitante para o estabelecimento e crescimento de mudas e, portanto, o período de amadurecimento e de dispersão dos frutos é um fator chave para determinar a aptidão das plantas (Baskin & Baskin 2014). Nesse contexto, considerando os resultados do presente estudo, ao observar a disponibilidade variável de recursos hídricos no campo rupestre e a dispersão de sementes de Ericaceae no final da estação seca ou inclusive na estação chuvosa, permite que a germinação ocorra com os eventos de chuva da estação úmida (Salazar et al. 2011, Le Stradic et al. 2018), maximizando o período de crescimento e permitindo um mecanismo de garantia para o estabelecimento das plântulas, pois possibilita que as mudas desenvolvam um sistema de enraizamento eficiente e/ou acumulem reservas suficientes para sobreviver à estação seca subsequente (Frankie et al. 1974, Franco 2002).

De modo geral para as espécies, com exceção de *A. eucalyptoides*, não foi encontrada correlação entre a fenofase de floração e as variáveis meteorológicas testadas, todavia, é plenamente possível notar que essa fenofase apresentou picos nos meses de maior

precipitação em todos os anos. Em áreas tropicais com clima sazonal, a maioria das ervas e arbustos florescem na estação chuvosa, sendo que diversos trabalhos têm obtido resultados semelhantes em espécies do cerrado e campos de altitude, além dos campos rupestres (Barros & Caldas 1980, Mantovani & Martins 1988, Carvalho & Oliveira 2003, Dutra et al. 2005, Munhoz & Felfili 2005, Freitas et al. 2006, Conceição et al. 2007). Além disso, a porcentagem de indivíduos com flor sofreu decréscimos com a diminuição da temperatura e da precipitação, sendo um padrão similar a este também observado em outras espécies de campos rupestres (Fonseca 2012, Costa et al. 2016), campos sujos (Ramos 2011) e cerrado sentido estrito (Pirani et al. 2009).

Por outro lado, a fenofase de frutos maduros, com exceção de *Gaylussacia densa*, apresentou correlação positiva significativa com as variáveis de temperatura e precipitação. Nota-se, nesse sentido, que a influência de tais variáveis foi responsável por desencadear a frutificação nessas espécies. Segundo Milani (2013), os fatores ambientais são responsáveis por regular e intensificar os processos de maturação dos frutos, o que justifica os frutos maduros apresentarem correlação com as variáveis meteorológicas testadas. Além do mais, a frutificação e a maturação ocorrendo durante o período de maior disponibilidade hídrica sugere que ambientes com alta sazonalidade climática, como na região estudada, ofereçam condições muito restritivas tanto para o desenvolvimento quanto para o amadurecimento dos frutos durante todo o ano. Isso acaba sendo reforçado pela ocorrência de picos de frutificação na estação mais chuvosa e quente, e confirmado pela correlação positiva com esses fatores abióticos. De modo diferente, em locais com ausência de períodos secos a frutificação ocorre durante todo o ano, devido às condições pouco restritivas para o contínuo desenvolvimento e amadurecimentos dos frutos (Morellato et al. 2000). A época de frutificação está relacionada, inclusive, ao tipo de fruto e à síndrome de dispersão (Morellato et al. 1989).

O ritmo fenológico reprodutivo observado na comunidade de Ericaceae é fundamental para o entendimento da organização espaço-temporal dos recursos disponíveis no ambiente associados à fauna (Talora & Morellato 2000), bem como de grande importância para compreender as interações planta-animal nesse ambiente. De nossos estudos, a regularidade observada nos três anos acompanhados, com ocorrência de floração principalmente ao longo do segundo semestre, sugere uma grande previsibilidade na oferta de néctar para a ampla diversidade de polinizadores desse ambiente, mesmo com distribuição variável dos recursos ao longo dos meses. No entanto, outros fatores também podem ser

levados em consideração ao se tratar dos campos rupestres, como as secas rigorosas e a ocorrência menos previsível, mas comum, da passagem do fogo (Morales et al. 2015, Silveira et al. 2016) que podem mudar completamente a disponibilidade de recursos ao longo do tempo.

A comunidade de Ericaceae estudada apresenta valor relevante na manutenção e oferta de recursos alimentares para uma fauna de visitantes e polinizadores bastante diversificada, e a ocorrência de ciclos reprodutivos em estações bem definidas do campo rupestre sugere uma importância destacada da sazonalidade climática na definição do comportamento fenológico das espécies.

5. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Alencar, J.C.; Almeida, R.A.; Fernandes, N.P. (1979). Fenologia de espécies florestais em floresta tropical úmida de terra firme na Amazônia Central. **Acta Amazônica**, 9(1):163-198.
- Alves, R.J.V.; Kolbek, J.C.A.N. (2010). Campo rupestre vegetation is floristically delimited based on vascular plant genera?. **Plant Ecology**, 207:67-79.
- Alves, R.; Silva, N.G.; Oliveira, J.A.; Medeiros, D. (2014). Circumscribing campo rupestre-megadiverse Brazilian rocky montane savanas. **Brazilian Journal of Biology**, 74:355–362.
- Araújo, A.C.; Fischer, E.A.; Sazima, M. (1994). Floração sequencial e polinização de três espécies de *Vriesea* (Bromeliaceae) na região de Juréia, sudeste do Brasil. **Revista Brasileira de Botânica**, 17:113-118.
- Araújo F.P.; Barbosa A.A.A.; Oliveira P.E. (2011). Floral resources and hummingbirds on an island of flooded forest in Central Brazil. **Flora**, 206:827-835.
- Augspurger, C.K. (1983). Phenology, flowering synchrony, and fruit set of six neotropical shrubs. **Biotropica**, 15:257-267.
- Barros, M.A.G.; Caldas, L.S. (1980). Acompanhamento de eventos fenológicos apresentados por cinco gêneros nativos do Cerrado (Brasília DF). **Brasil Florestal**, 42:7-14.
- Baskin, C.C.; Baskin, J.M. (2014). **Seeds: Ecology, Biogeography, and Evolution of Dormancy and Germination, 2nd edition**. Elsevier/Academic Press, San Diego.
- Batalha, M.A. & Mantovani, W. (2000). Padrões fenológicos das espécies de um cerrado disjunto: comparação entre as floras herbácea subarbustivas e arbustivo-arbóreas. **Revista Brasileira de Biologia**, 60(1):129-145.

Batalha, M.A. & Martins, F.R. (2004). Reproductive phenology of the cerrado plant community in Emas National Park. **Australian Journal of Botany**, 52(2):149-161.

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

Belo, R.M.; Negreiros, D.; Fernandes, G.W.; Silveira, A.O.S.; Ranieri, B.D.; Morellato, P.C. (2013). Fenologia reprodutiva e vegetativa de arbustos endêmicos de campo rupestre na Serra do Cipó, Sudeste do Brasil. **Rodriguésia**, 64(4):817-828.

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

Benites V.M.; Schaefer C.E.R.; Simas F.N.B.; Santos H.G. (2007). Soil associated with rock outcrops in the Brazilian mountain ranges Mantiqueira and Espinhaço. **Brazilian Journal of Botany**, 30:569– 577.

BFG. (2015). Growing knowledge: an overview of Seed Plant diversity in Brazil. **Rodriguésia**, 66:1085-1113.

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

Bitencourt, C.; Rapini, A.; Damascena, L.S.; Junior, P.M. (2016). The worrying future of the endemic flora of a tropical mountain range under climate change. **Flora**, 218:1–10.

Bulhão, C.F.; Figueiredo, P.S. (2002). Fenologia de espécies arbóreas em uma área de cerrado marginal no nordeste do Maranhão. **Revista Brasileira de Botânica**, 25:361-369.

Cabral, A.; Romão, G.O.; Menini Neto, L. (2017). Ericaceae no Parque Estadual do Ibitipoca, Minas Gerais, **Brasil. Boletim de Botânica**, 35:75-93.

Carvalho, D.A.; Oliveira, P. E. (2003). Biologia reprodutiva e polinização de *Senna sylvestris* (Vell.) H.S. Irwin & Barneby (Leguminosae, Caesalpinioideae). **Brazilian Journal of Botany**, 26(3):319-328.

CETEC. (1983). **Diagnóstico ambiental do estado de Minas Gerais**, Série de Publicações Técnicas. Belo Horizonte.

Chamorro, F.J.; Nates-Parra, G. (2015). Floral and reproductive biology of *Vaccinium meridionale* (Ericaceae) in the Eastern Andes of Colombia. **Revista de Biología Tropical**, 63:1197–1212.

Chen, S.W.F.; Husu, M.; Fang, H.; Tsai, S.; Liang, Y. (2017). Effect of harvest season, maturity and storage temperature on storability of carambola Honglong fruit. **Scientia Horticulturae**, 220:42-51.

Conceição, A.A.; Funch, L.S. & Pirani, J.R. (2007). Reproductive phenology, pollination and seed dispersal syndromes on sandstone outcrop vegetation in the “Chapada Diamantina”, northeastern Brazil: population and community analyses. **Brazilian Journal of Botany**, 30(3):475-485.

Costa, T.R.; De Moura, C.C.; Machado, E.L.M.; Gonzaga, A.P.D.; Titon, M. (2016). Fenologia reprodutiva de *Lychnophora pohlii* Sch. Bip. (Asteraceae) em área de campo rupestre, Diamantina, MG. **Heringeriana**, 10(1):23-34.

Costa, C.B.N.; Lambert, S.M.; Borba, E.L. & Queiroz, L.P. (2007). Post-zygotic reproductive isolation between sympatric taxa in the *Chamaecrista desvauxii* Complex (Leguminosae–Caesalpinioideae). **Annals of Botany**, 99:625-635.

Develey, P.F.; Peres, C.A. (2000). Resource seasonality and the structure of mixed species bird flocks in a coastal Atlantic Forest of southeastern Brazil. **Journal of Tropical Ecology**, 16:33–53.

Dutra, V.F. (2005). **Leguminosae Adans. nos campos rupestres do Parque Estadual do Itacolomi, Minas Gerais, Brasil: florística, preferência por habitat, aspectos reprodutivos e distribuição geográfica**. Dissertação de Mestrado, Universidade Federal de Viçosa, Viçosa, 171p.

Dutra V.F.; Vieira M.F.; Pinto F.C.; Garcia-Lima H.C. (2009). Fenologia reprodutiva, síndromes de polinização e dispersão em espécies de Leguminosae dos campos rupestres do Parque Estadual do Itacolomi, Minas Gerais, Brasil. **Rodriguésia**, 60(2):371-360.

Engel V.L.; Martins F.R. (2005). Reproductive phenology of Atlantic Forest tree species in Brazil: an eleven year study. **Tropical Ecology**, 46:1-16.

Escobar, D.F.E.; Silveira, F.A.O.; Morellato, L.P.C. (2018). Timing of seed dispersal and seed dormancy in Brazilian savanna: two solutions to face seasonality. **Annals of Botany**, 121:1197–1209.

Feinsinger, P. (1983). **Coevolution and pollination**. In D. J. Futuyma and M. Slatkin (Eds.). *Coevolution*, Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts. p. 282-310.

Fenner, M. (1998). The phenology of growth and reproduction in plants. **Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics**, 1:78-91.

Fernandes, G.W.; Barbosa, N.P.U.; Negreiros, D.; Paglia, A.P. (2012). Challenges for the conservation of vanishing megadiverse rupestrian grasslands. **Natureza & Conservação**, 12:162–165.

Fernandes, G.W. (2016). **Ecology and Conservation of Mountaintop Grasslands in Brazil**. Springer International Publishing, New York.

Figliolia, M.B.; Kageyama, P.Y. (1995). Ecofisiologia de sementes de *Inga uruguensis* Hook et Arn. em condições de laboratório. **Informativo Abrates**, 5(1):185.

Fischer, E.A.; Jimenez, F.; Sazima, M. (1992). Polinização por morcegos em duas espécies de Bombacaceae na Estação Ecológica de Juréia, São Paulo. **Revista Brasileira de Botânica**, 15(1):67-72.

Fonseca, D.C. (2012). **Autoecologia de *Baccharis platypoda* DC. (Asteraceae): distribuição espacial, fenologia e herbivoria**. Dissertação de Mestrado, Universidade Federal dos Vales do Jequitinhonha e Mucuri, Diamantina, MG. 92p.

Fournier, L.A. & Charpantier, C.O. (1975). El tamaño da amostra y la frecuencia de las observaciones en el estudio de las característica fenologicas de los árboles tropicales. **Turrialba**, 25:45-48.

Fournier, L.A. (1974). Un método quantitativo para la medición de características fenológicas en árboles. **Turrialba**, 24:422-423.

Franco, A.C. (2002). *Ecophysiology of woody plants*. In: Oliveira, P.S. & Marquis, R.J. (eds.) **The Cerrados of Brazil: ecology and natural history of a Neotropical savana**. Columbia University Press, New York. 91-120.

Frankie, G.W.; Baker, H.G.; Opler, P.A. (1974). Comparative phenological studies of trees in tropical wet and dry forests in the lowlands of Costa Rica. **Journal of Ecology**, 62:881-913.

Freitas, L.; Galetto, L. & Sazima, M. (2006). Pollination by hummingbirds and bees in eight syntopic species and a putative hybrid of Ericaceae in Southeastern Brazil. **Plant Systematics and Evolution**, 258:46-61.

Fuchs, E.J.; Ross-Ibarra, J.; Barrantes, G. (2010). Reproductive biology of *Macleania rupestris* (Ericaceae), a pollen-limited neotropical cloud-forest species in Costa Rica. **Journal of Tropical Ecology**, 26(3):351-354.

Galetti, M.; Pedroni, F. (1994). Seasonal diet of capuchin monkeys (*Cebus apella*) in a Semideciduous Forest in south-east Brazil. **Journal of Tropical Ecology**, 10:27-39.

Gentry, A.H. (1974). Flowering phenology and diversity in tropical Bignoniaceae. **Biotropica**, 6:64-68.

Gotelli, N.J.; Entsminger, G.L. (2001). **ECOSIM: Null models software for Ecology** (version 7.0). Acquired Intelligence Inc. & Kesity-Bear.

Gotelli, N.J. & G.R. (1996). Graves. **Null models in ecology** Smithsonian Inst. Press, 368 p.

Grant, V. (1981). **Plant speciation, 2nd edn.** Columbia University Press, New York.

Inmet (**Instituto Nacional de Meteorologia**) (2017-2019). Disponível em <https://portal.inmet.gov.br/dadoshistoricos>, estação 83692, Juiz de Fora, acesso em diferentes dias entre 2017 e 2019.

Koepfen, W. (1948). Climatologia: con un estudio de los climas de la tierra. México, D.F. **Fondo del Cultura Económica**, 1 ed. 478 p.

Kudo, G. (2006). Flowering phenologies of animalpollinated plants: reproductive strategies and agents of selection. In: L. D. Harder & S. C. H. Barrett (Eds.), **Ecology and Evolution of Flowers**, 139–158.

Le Stradic, S.; Hernandez, P.; Fernandes, G.W.; Buisson, E. (2018). Regeneration after fire in campo rupestre: short- and long-term vegetation dynamics. **Flora**, 238:191–200.

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

- Machado, C.G.; Semir, J. (2006). Fenologia da floração e biologia floral de bromeliáceas ornitófilas de uma área de Mata Atlântica de Sudeste brasileiro. **Revista Brasileira de Botânica**, 29(1):163-174.
- Mantovani, W.; Martins, F.R. (1988). Variações fenológicas das espécies do cerrado da Reserva Biológica de Moji Guaçu, estado de São Paulo. **Revista Brasileira de Botânica**, 11:101-112.
- Mantovani, M.; Ruschel, A.R.; Reis, M.S.; Puchalski, A. & Nodari, R.O. (2003). Fenologia reprodutiva de espécies arbóreas em uma formação secundária da Floresta Atlântica. **Revista Árvore**, 27(4):451-458.
- Marques, M.C.M.; Oliveira, P.E.A.M. (2004). Fenologia de espécies do dossel e do sub-bosque de duas Florestas de Restinga na Ilha do Mel, sul do Brasil. **Revista Brasileira de Botânica**, 27:713-123.
- Marques, A.R.; Atman, A.P.F.; Silveira, F.A.O.; Lemos-Filho, J.P. (2014). Are seed germination and ecological breadth associated? Testing the regeneration niche hypothesis with bromeliads in a heterogeneous neotropical montane vegetation. **Plant Ecology**, 215:517–529.
- Martin-Gajardo, I.S.; Morellato, L.P.C. (2003). Fenologia de Rubiaceae do sub-bosque em floresta Atlântica no sudeste do Brasil. **Revista Brasileira de Botânica**, 26(3):299-309.
- Melampy, M.N. (1987). Flowering phenology, pollen flow and fruit production in the Andean shrub *Befaria resinosa*. **Oecologia**, 73:293–300.
- Milani, J.E.F.; Roderjan, C.V.; Kersten, R.A.; Galvão, F. (2013). Fenologia vegetativa e reprodutiva de *Schinus terebinthifolius* Raddi (Anacardiaceae) em um fragmento de Floresta Ombrófila Mista Aluvial–Araucária (PR). **Estudos de Biologia**, 35(85):135-142.

Moeller, D.A. (2005). Pollinator community structure and sources of spatial variation in plant–pollinator interactions in *Clarkia xantiana* ssp. *xantiana*.

Oecologia, 142: 28–37.

Morales, M.; Garcia, Q.S.; Munné-Bosch, S. (2015). Ecophysiological response to seasonal variations in water availability in the arborescent, endemic plant *Vellozia gigantea*. **Tree physiology**, 35(3):253–265.

Moreira, M.M.; Miranda, A.S.; de Lima, H.A. (2017). *Agarista revoluta* (Ericaceae): a generalist plant with self-compatible and self-incompatible individuals. **Flora**, 234:7–14.

Morellato, L.P.C.; Leitão Filho, H.F. (1990). Estratégias fenológicas de espécies arbóreas em florestas mesófilas na Serra do Japi, Jundiaí, SP. **Revista Brasileira da Biologia**, 50:163-173.

Morellato, L.P.C.; Leitão Filho, H.F. (1996). Reproductive phenology of climbers in a southeastern Brazilian forest. **Biotropica**, 28:180-191.

Morellato, L.P.C. (1991). **Estudo da fenologia de árvores, arbustos e lianas de uma floresta semidecídua no sudeste do Brasil**. Tese de Doutorado, Instituto de Biologia da Universidade Estadual de Campinas. 176p.

Morellato, L.P.C.; Rodrigues, R.R.; Leitão Filho, H.F.; Joly, C.A. (1989). Estudo comparativo da fenologia de espécies arbóreas de floresta de altitude e floresta mesófila semidecídua na Serra do Japi, Jundiaí, São Paulo. **Revista Brasileira de Botânica**, 12:85-98.

Morellato, L.P.C.; Talora, D.C.; Takahasi, A.; Bencke, C.C.; Romera, E.C.; Ziparro, V.B. (2000). Phenology of atlantic rain forest trees: A comparative study. **Biotropica**, 32(4b):811–823.

Morellato, L.P.C.; Alberton, B.; Alvarado, S.T.; Borges, B.D.; Buisson, E.; Camargo, M.G.G.; Cancian, L.F.; Carstensen, D.W.; Escobar, D.F.; Leite, P.T.P.; Mendoza, I.;

Rocha, N.M.W.B.; Silva, T.S.F.; Soares, N.C.; Staggemeier, V.G.; Streher, A.S.; Vargas, B.C.; Peres, C.A. (2016). Linking plant phenology to conservation biology. **Biological conservation**, 195:60–72.

Munhoz, C.B.R.; Felfili, J.M. (2005). Fenologia do estrato herbáceo-subarbusivo de uma comunidade de campo sujo na Fazenda Água Limpa no Distrito Federal, Brasil. **Acta Botânica Brasilica**, 19(4):979-988.

Negreiros, D.; Le Stradic, S.; Fernandes, G.W.; Rennó, H.C. (2014). CSR analysis of plant functional types in highly diverse tropical grasslands of harsh environments. **Plant Ecology**, 215(4):379–388.

Newstrom, L.E.; Frankie, W.G.; Baker, H.G. (1994). A new classification for plant phenology based on flowering patterns in lowland tropical rain forest trees at La Selva, Costa Rica. **Biotropica**, 26:141-159.

Nilsson, L.A. (1983). Mimesis of bellflower (*Campanula*) by the red helleborine orchid *Cephalanthera rubra*. **Nature**, 305:799–800.

Oliveira, R.S.; Galvão, H.C.; de Campos, M.C.R.; Eller, C.B.; Pearse, S.J.; Lambers, H. (2015). Mineral nutrition of campos rupestres plant species on contrasting nutrient-impooverished soil types. **New Phytologist**, 205(3):1183–1194.

Oliveira, R.; Abrahão, A.; Pereira, C.; Teodoro, G.S.; Brum, M.; Alcantara, S.; Lambers, H. (2016). Ecophysiology of campos rupestres plants. In: Fernandes, G.W. (Ed.), **Ecology and Conservation of Mountaintop Grasslands in Brazil**. Springer, p. 227–274.

Opler, P.A.; Frankie, G.W.; Baker, H.G. (1976). Rainfall as a factor in the release, timing, and synchronization of anthesis by tropical trees and shrubs. **Journal of Biogeography**, 3(3):231-236.

Opler, P.A.; Frankie, G.W.; Baker, H.G. (1980). Comparative phenological studies of treelet and shrub species in tropical wet and dry in the lowland of Costa Rica. **The Journal of Ecology**, 68:167-188.

Pedroni, F.; Sanchez, M.; Santos, F.A.M. (2002). Fenologia da copaíba (*Copaifera langsdorffii* Desf. - Leguminosae, Cesalpinioideae) em uma floresta semidecídua no sudeste do Brasil. **Revista Brasil Botânica**, 25(02):183-194.

Pianka, E.R. (1983). **Evolutionary ecology**. 3 ed. New York: Harper & Row, 356p.

Pirani, F.R.; Sanchez, M.; Pedroni, F. (2009). Fenologia de uma comunidade arbórea em cerrado sentido restrito, Barra do Garças, MT, Brasil. **Acta Botanica Brasilica**, 23(4):1096-1110.

Putz, F.E. (1979). A seasonality in Malaysian tree phenology. **The Malaysian Forester (Malaysia)**, 42:1-28.

Ramos, D.M. (2011). **Comportamento fenológico de gramíneas em um campo sujo de Cerrado: da indução de floração à emergência de plântulas**. Dissertação de Mestrado Universidade de Brasília, Brasília, DF. 90p.

Ranieri, B.D.; Negreiros, D.; Lana, T.C.; Pezzini, F.F.; Fernandes, G.W. (2012). Fenologia reprodutiva, sazonalidade e germinação de *Kielmeyera regalis* Saddi (Clusiaceae), espécie endêmica dos campos rupestres da Cadeia do Espinhaço, Brasil. **Acta Botanica Brasilica**, 26:632–641.

Rathcke, B. & Lacey, E.P. (1985). Phenological patterns of terrestrial plants. **Annual Review of Ecology Systematics**, 16:179-214.

Reys, P.; Galetti, M.; Morellato, L.P.; Sabino, J. (2005). Fenologia reprodutiva e disponibilidade de frutos de espécies arbóreas em mata ciliar no Rio Formoso, Mato Grosso do Sul. **Biota Neotropica**, 5(2):309-318.

Rocca, M.A. & Sazima, M. (2006). The dioecious, sphingophilous species *Citharexylum myrianthum* (Verbenaceae): pollination and visitor diversity. **Flora-Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants**, 201(6): 440–450.

Rodarte, A.T.A. (2008). **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.

Rodarte, A.T.A.; Lima, H.A. de; Benevides, C.M.; Moreira, M.M.; Grego, A.V.; São Leão, L.C.; Oliveira, P. de; Medeiros, T.A. (2021). Flowering phenology in a restinga community: seven years of study. In: Barbara e Maria (Eds.) **Aspects of Brazilian Floristic Diversity: From Botany to Traditional Communities**.

Salazar, A.; Goldstein, G.; Franco, A.C.; Miralles-Wilhelm, F. (2011). Timing of seed dispersal and dormancy rather than persistence in soil seed-banks, control recruitment of woody plants in Neotropical savannas. **Seed Science Research**, 21(2):103–116.

Santana, C.S.; Machado, C.G. (2010). Fenologia de floração e polinização de espécies ornitófilas de bromeliáceas em uma área de campo rupestre da Chapada Diamantina, BA, Brasil. **Brazilian Journal of Botany**, 33(3):469-477.

Schaefer, C.E.; Corrêa, G.R.; Candido, H.G.; Arruda, D.M.; Nunes, J.A.; Araujo, R.W.; Rodrigues, P.M.S.; Filho, E.I.F.; Pereira, A.F.S.; Brandão, P.C.; Neri, A.V. (2016). The physical environment of rupestrian grasslands (Campos Rupestres) in Brazil: geological, geomorphological and pedological characteristics, and interplays. In: Fernandes, G.W. (Ed.), **Ecology and Conservation of Mountaintop Grasslands in Brazil, Chapter 2**. Springer International Publishing, New York, pp. 15–53.

Schaick, C.P.; Terborgh, J.W. & Wright, S.J. (1993). The phenology of tropical forests: Adaptive significance and 51 consequences for primary consumers. **Annual Review of ecology and Systematics**, 24:353-377.

Silveira, F.A.; Negreiros, D.; Barbosa, N.P.; Buisson, E.; Carmo, F.F.; Carstensen, D.W. & Lambers, H. (2016). Ecology and evolution of plant diversity in the endangered campo rupestre: a neglected conservation priority. **Plant and Soil**, 403(1-2):129-152.

Snow, D.W. (1965). A possible selective factor in the evolution of fruiting seasons in tropical forest. **Oikos**, 15:274-281.

Stiles, F.G. (1975). Ecology flowering phenology, and hummingbird pollination of some Costa Rican *Heliconia* species. **Ecology**, 56(2): 285-301.

Statsoft, I.N.C. (2001). STATISTICA (data analysis software system), version 6. **Tulsa, USA**, 150:91-94.

Stiles, F.G. (1977). Coadapted pollinators: the flowering seasons of hummingbird-pollinated plants in a tropical forest. **Science**, 198:1177-1178.

Talora, D.C.; Morellato, L.P.C. (2000). Fenologia de espécies arbóreas em floresta de planície litorânea do sudeste do Brasil. **Revista Brasileira de Botânica**, 23(1):13-26.

Thomson, J.D. (1980). Skewed flowering distribution and pollinator attraction. **Ecology**, 61:572- 579.

Tilman, D. (1982). **Resource Competition and Community Structure**. Princeton university press.

Van Schaik, C.P.; Terborgh, J.W.; Wright, S.J. (1993). The phenology of tropical forests: Adaptive significance and consequences for primary consumers. **Annual Review of ecology and Systematics**, 24:353-377.

Waser, N.M. (1978). Competition for hummingbird pollination and sequential flowering in two Colorado wildflowers. **Ecology**, 59(5):934-944.

CAPÍTULO 2

**BIOLOGIA FLORAL E SISTEMAS DE POLINIZAÇÃO EM ESPÉCIES DE
ERICACEAE DA SERRA DO IBITIPOCA, MG**

1. INTRODUÇÃO

As Ericaceae constituem uma família cosmopolita, cujas espécies encontram-se distribuídas nas regiões temperadas e tropicais, neste último caso predominantemente nas áreas frias como as montanhas (Luteyn 2002). Elas parecem ter sofrido especiação explosiva e grande radiação adaptativa nos Neotrópicos, onde concentram-se em cinco regiões biogeográficas ou centros de diversidade, sendo um deles o sudeste do Brasil (Luteyn 2002). Esta região normalmente não é considerada como de grande importância na biogeografia da família Ericaceae, todavia parece ser importante para os gêneros *Agarista*, *Gaylussacia* e *Gaultheria*, da subfamília Vaccinioideae (Luteyn 1989, Stevens 1995, Floyd 2002). Das 66 espécies de Vaccinioideae que ocorrem no Sudeste do Brasil, apenas duas ocorrem em outras regiões, o que sugere evolução desses grupos na região (Luteyn 2002).

As ericáceas apresentam uma grande diversidade de características florais, tais como: cores, formas, tamanhos, recursos e períodos de antese. De modo geral, os traços florais que caracterizam o *design* floral e as recompensas podem modificar as ações dos vetores de pólen aumentando o sucesso reprodutivo (Navarro et al. 2007). Na família, em geral as flores são perfeitas, protândricas e muitas vezes são caracterizadas pela liberação dos grãos de pólen ainda em estágio de botão floral (Luteyn 2002), além de comumente apresentarem anteras poricidas (Hermann & Palser 2000). Ademais, as flores de grande parte das espécies montanas são vistosas e apresentam grande variação entre as espécies, o que sugere que a adaptação a uma variedade de polinizadores tem sido importante na radiação adaptativa da família (Navarro et al. 2007). Outras características interessantes também já foram reportadas para o grupo, como a apresentação secundária de pólen em aglomerados nas extremidades das pétalas, sugerida para *Elliottia* (Copeland 1943), ou na superfície interna superior da corola, relatada para espécies de *Agarista* e *Gaultheria* (Freitas et al. 2006, Moreira et al. 2017).

Os representantes da família são visitados por uma ampla diversidade de polinizadores, tais como insetos, aves e mamíferos (Luteyn 2002, Freitas et al. 2006, Schneemilch et al. 2011, Turner et al. 2012), alguns até mesmo com flores atrativas para visitantes diurnos e noturnos (Navarro 1999, Johnson et al. 2011, Cutler et al. 2012, Benning 2015, Moreira et al. 2019). Particularmente, o grupo neotropical apresenta uma variedade de exibições florais nas quais duas síndromes destacam-se: a ornitofilia e a melitofilia (Navarro et al. 2007). Para Luteyn (2002), entre as Ericaceae, espécies

aparentemente adaptadas à polinização por beija-flores, e, portanto, com especialização na polinização, destacam-se na tribo Vaccinieae e possuem flores com ovário ínfero, inodoras e com corola tubular vermelha ou laranja; nestes casos a polinização é mais especializada e outras características incluem frutos carnosos e epifitismo facultativo, em latitudes ou habitats tropicais. Por outro lado, a maioria das espécies aparentemente adaptadas à polinização por insetos possuem ovário súpero e flores perfumadas, com corola branca e urceolada; nestes casos a polinização pode ser menos especializada e outras características incluem frutos capsulares e forma de vida terrestre, em latitudes ou habitats temperados.

No entanto, para o gênero *Gaylussacia*, por exemplo, existem espécies claramente ornitófilas, mas também outras melitófilas, ainda que as características florais nem sempre sejam totalmente ajustadas a uma determinada síndrome (Freitas et al. 2006, Navarro et al. 2008). Combinações particulares de características florais podem ser consideradas como um reflexo dos tipos de polinizadores (Fenster et al. 2004). As interações entre plantas e polinizadores são vistas como um mecanismo central na diversificação de muitas linhagens de angiospermas (Grant 1981, Stebbins 1970), conseqüentemente, os estudos que envolvem a biologia da polinização denotam grande importância na indicação de quais características florais são conservadas entre os táxons e quais são aquelas que divergem sob a influência de diferentes tipos de polinizadores (Freitas et al. 2006).

O conceito de síndromes de polinização se apoia na ideia de que a grande diversidade de traços florais, advinda de pressões seletivas, pode aumentar o sucesso reprodutivo das plantas através da atração e orientação de polinizadores mais efetivos (Schiestl & Johnson 2013), entretanto, em diversos casos esse conceito acaba por não se sustentar, uma vez que determinado conjunto de caracteres florais de uma espécie não só seleciona os polinizadores mais efetivos, mas também visitantes menos efetivos (Stebbins 1970, Ollerton et al. 2009). Desta forma, apesar de a ideia de síndrome implicar especialização de um grupo funcional de polinizadores, diversos estudos têm demonstrado que grande parte das plantas é visitada por diferentes grupos funcionais de polinizadores, tendendo à uma generalização (Waser et al. 1996, Ollerton et al. 2009, Rosas-Guerrero et al. 2014).

Ainda, em se tratando de generalização, é importante ressaltar que nesses sistemas nem todos os polinizadores irão garantir o mesmo sucesso reprodutivo às flores, já que os visitantes florais podem ter diferentes frequências de visita, bem como diferir quanto à

eficácia na remoção e deposição do pólen (Stebbins 1970, Miyake & Yahara 1999, Wolff et al. 2003).

A maior parte dos estudos realizados com ericáceas neotropicais acerca de sistemas de polinização está concentrada em ambientes montanhosos e úmidos, não havendo abordagens com espécies que ocorram em ambientes com condições severas decorrentes de fatores climáticos, edáficos e biológicos, como os campos rupestres, exceto o realizado com *Agarista revoluta* (Spreng.) J. D. Hook. ex Nied., em uma área de restinga no sudeste do Brasil (Moreira et al. 2017). Para campos rupestres, não há informações disponíveis. Recentemente, os campos rupestres foram propostos como uma das antigas paisagens inférteis com estabilidade climática do mundo (teoria de OCBIL - *Old Climatically-Buffered, Infertile Landscapes*) (Silveira et al. 2016), proposta por Hopper (2009), devido às semelhanças observadas entre as características previstas pela teoria e aquelas observadas nos campos rupestres, como por exemplo: regime climático marcado por invernos secos e verões úmidos, diversidade de solos e mosaicos vegetacionais associados, solos lixiviados e nutricionalmente empobrecidos, persistência de linhagens antigas que continuam a diversificar, alta riqueza florística, além de evolução de estratégias reprodutivas visando reduzir a endogamia em pequenas populações. Isso significa que as plantas que evoluíram sob essas condições ambientais podem exibir uma série de características adaptativas que permitiram a sobrevivência sob condições específicas desse ecossistema, como por exemplo, a convergência em sistemas de polinização e dispersão de sementes (Demetrio & Coelho 2018). Ambientes com essas características também tendem a ter uma menor abundância de agentes polinizadores e maior imprevisibilidade no serviço de polinização, o que pode causar limitação de pólen (Knight et al. 2005).

Mesmo diante de interessantes características em Ericaceae, ainda poucos são os estudos que envolvem a compreensão da biologia da polinização, sobretudo nos gêneros *Agarista*, *Gaylussacia* e *Gaultheria* e, principalmente das espécies brasileiras presentes em pastagens rupestres. Face ao exposto, esse trabalho objetivou compreender a polinização ao investigar o grau de especialização dos sistemas de polinização em oito espécies pertencentes aos gêneros *Agarista*, *Gaylussacia* e *Gaultheria* em áreas de campos rupestres e verificar se os caracteres florais apresentados pelas mesmas sugerem seus principais polinizadores, podendo ser interpretados como sistemas de polinização especializados. As seguintes questões nortearam o trabalho:

- (1) As características florais das espécies preveem seus principais polinizadores?

- (2) Quais atributos florais estão mais relacionados aos grupos de polinizadores registrados?
- (3) Os sistemas de polinização das espécies tendem à especialização?
- (4) As espécies compartilham polinizadores?

2. MATERIAL E MÉTODOS

2.1. Área de estudo

A área de estudo foi demarcada ao longo da “trilha Cachoeira dos Macacos” (B) e do “Círculo Janela do Céu”, que inclui a “trilha do Cruzeiro” e a “trilha da Lombada” (C e D), sendo os indivíduos das diferentes espécies marcados ao longo das trilhas (Figura 1).

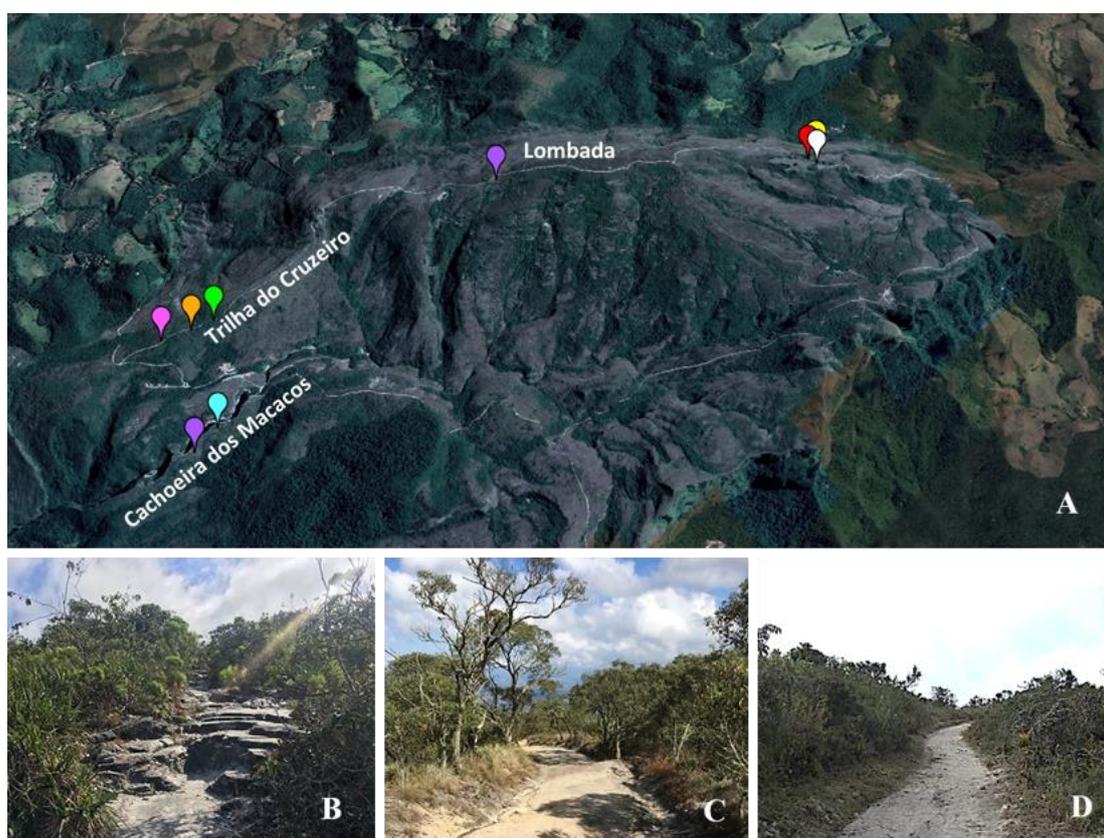


Figura 1. (A) Área de estudo no Parque Estadual do Ibitipoca, MG. As espécies foram marcadas ao longo da “trilha Cachoeira dos Macacos” (B) e do “Círculo Janela do Céu”, que engloba a “Trilha do Cruzeiro” e a “Trilha da Lombada” (C e D). Marcador azul: *Agarista eucalyptoides* (populações A e B); lilás: *A. ericoides* (populações A e B); vermelho: *A. hispidula*; laranja: *A. oleifolia*; rosa: *Gaylussacia chamissonis*; branco: *G. densa*; verde: *G. decipiens* e amarelo: *Gaultheria eriophylla*.

2.2. Biologia e morfologia floral

As observações florais em campo envolveram o horário de antese, presença de odor, e mudanças ao longo da antese. Para isso, o horário de abertura e o período de atividade das flores foram determinados com base no acompanhamento de 20 botões em pré-antese, selecionados ao acaso, em diferentes ramos de 5 indivíduos de cada espécie. As flores em fase inicial de antese foram acompanhadas diariamente (12 em 12 horas) até a pós-antese.

A proporção de flores que iniciam a antese durante o dia e durante a noite, para *Agarista eucalyptoides*, foi estimada em 4 indivíduos (n= 206 flores totais), durante 4 dias consecutivos (três dias e três noites). As observações de flores iniciando a antese foram feitas ao final da tarde (17-18h), para registro de flores abertas ao longo do dia, e no início da manhã (7-8h), para registro de flores abertas ao longo da noite.

A proporção de flores hercogâmicas em *Agarista hispidula* foi estimada a partir da análise de 30 flores, em 5 indivíduos.

No laboratório de Biologia Floral e Reprodutiva (Labflor) do Museu Nacional (UFRJ) e no laboratório do Centro de Pesquisas do Parque Estadual do Ibitipoca (PEI), MG, foram realizadas as seguintes observações: morfologia e morfometria floral (comprimento e largura da corola, abertura da corola, comprimento dos estames e do estilete), cor e forma da corola, presença de osmóforos, viabilidade dos grãos de pólen, receptividade estigmática e atributos relacionados à produção de néctar.

Para detectar a presença de osmóforos, flores frescas e em antese de cada espécie foram imersas em solução de vermelho neutro em diluição aquosa de 1:1000, por 20 minutos e, em seguida, lavadas em água corrente para registro das áreas coradas (Vogel 1990, Dafni et al. 2005). Para verificar a receptividade estigmática, aproximadamente 15 flores de cada espécie foram testadas através do método de H₂O₂ a 3% (Kearns & Inouye 1993), que consiste em gotejar peróxido de hidrogênio na região estigmática e verificar a reação através da formação de bolhas na mesma. A viabilidade polínica foi estimada avaliando 100 grãos de pólen por flor (n= 5 flores) de cinco indivíduos de cada espécie, através do uso de carmim acético e com o auxílio de um microscópio óptico para a quantificação (Dafni et al. 2005). As medidas das dimensões florais foram tomadas em 30 flores de 5 indivíduos por espécie, com o auxílio de um paquímetro digital e um microscópio estereoscópico.

2.2.1. Néctar

Para avaliar os atributos relacionados à produção de néctar, inúmeras inflorescências foram isoladas de agentes polinizadores com sacos de voil, ainda em fase de botão e avaliadas no dia seguinte, após 24 h (volume acumulado). Para a análise do volume de néctar acumulado em flores de *Agarista eucalyptoides*, que apresentou antese diurna e noturna, foram utilizadas 134 flores com antese iniciando de dia e 143 com antese iniciando de noite. Os tratamentos foram realizados sempre entre 3 a 7 indivíduos diferentes de cada espécie, de acordo com a disponibilidade de flores, e sempre por volta das 9:00 horas da manhã e 19:00 horas da noite.

O volume de néctar foi aferido com auxílio de papéis de filtro Wathman n° 1, cortados uniformemente e em formato triangular. Os triângulos, por sua vez, foram inseridos nos nectários para a extração do néctar de cada flor e a altura da área de absorção medida foi comparada com a da área de absorção de um volume conhecido de igual concentração de solutos (Dafni et al. 2005). Para avaliar a concentração de solutos, o néctar de 1 a 10 flores, dependendo da espécie, foi coletado e acumulado em seringas graduadas e a concentração medida com o auxílio de um refratômetro de bolso (Atago PAL-1- Japão, concentração variando de 0 a 53%).

2.3. Visitantes florais

A observação dos visitantes florais e polinizadores foi feita pelo método de observação focal (Dafni et al. 2005), sendo que para avaliar a riqueza de espécies de visitantes as observações foram realizadas ao longo do dia e da noite, no caso de *Agarista eucalyptoides*, no período de 7h00 às 18h00 e de 19h00 às 0h00. As sessões tiveram duração variável de uma a quatro horas ininterruptas e totalizaram 298 horas de observação. Foram anotados os visitantes florais, suas frequências de visitas e o número de flores visitadas.

A especialização do sistema de polinização foi avaliada a partir de nove grupos funcionais, a saber: coleópteros, moscas, abelhas médias/grandes, abelhas pequenas, vespas, lepidópteros diurnos, lepidópteros noturnos, esfingídeos e beija-flores. Para classificar os visitantes florais quanto à frequência de visitas utilizou-se quatro classes: muito frequente (MF >100); frequente (F - entre 99-50); pouco frequente (PF - entre 49-10); raro (R - entre 9-1). Quanto à atividade forrageira, os visitantes foram classificados em: polinizadores (Po),

aqueles que tocam a superfície estigmática receptiva com a mesma área do corpo com a qual transportam pólen da mesma espécie; polinizadores ocasionais (Po/Oc), os que visitam as flores em busca de alimento e contatam as estruturas reprodutivas apenas ocasionalmente; e pilhadores (Pi), os que coletam o recurso floral sem promover a polinização, às vezes causando danos às peças florais (sensu Inouye 1980 modificado). Os visitantes foram fotografados e/ou coletados com auxílio de rede entomológica e registrados, sendo que os dados sobre seu comportamento, horário de visita e tipos de recursos obtidos foram devidamente anotados. Posteriormente o material coletado foi submetido à identificação taxonômica por especialistas do Departamento de Entomologia do Museu Nacional (UFRJ).

3. RESULTADOS

3.1 Morfologia e Biologia floral

As espécies possuem inflorescências axilares, racemosas, multifloras com algumas dezenas de flores pentâmeras, diclamídeas, simpétalas, perfeitas, pêndulas, com simetria radial, tendo néctar e pólen como recursos florais (Figuras 2 e 3). Os ovários são súperos com centenas de óvulos em *Agarista* e *Gaultheria* e são ínferos, com dez óvulos, em *Gaylussacia*. Somente *Agarista hispidula*, *Gaylussacia decipiens* e *Gaultheria eriophylla* não são odoríferas (Tabela 1).

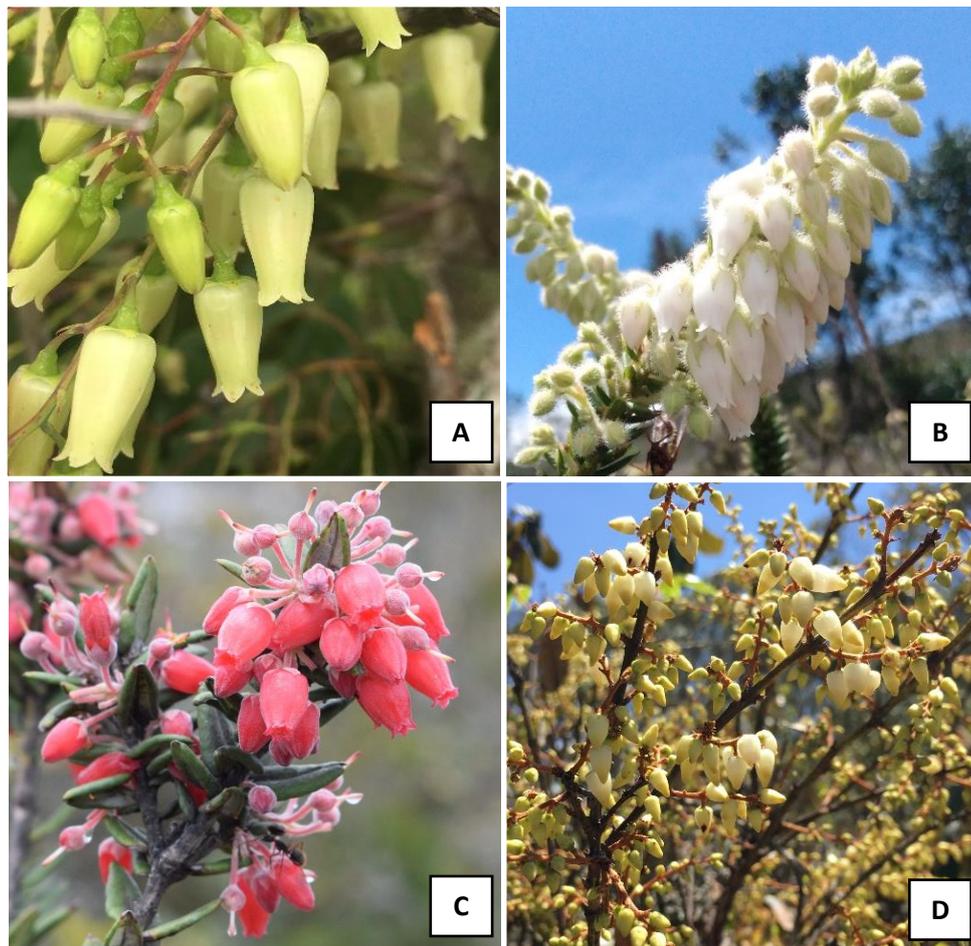


Figura 2. Inflorescências das espécies de Ericaceae no Parque Estadual do Ibitipoca, Minas Gerais, Brasil. **A.** *Agarista eucalyptoides*; **B.** *Agarista ericoides*; **C.** *Agarista hispidula* e **D.** *Agarista oleifolia*.



Figura 3. Inflorescências das espécies de Ericaceae no Parque Estadual do Ibitipoca, Minas Gerais, Brasil. **A.** *Gaylussacia densa*; **B.** *Gaylussacia decipiens*; **C.** *Gaylussacia chamissonis*; e **D.** *Gaultheria eriophylla*.

As flores são pequenas, medindo de 6 a 14 mm de comprimento e de 3 a 7 mm de largura (Tabela 2). A forma das corolas varia entre urceoladas tubulares a campanuladas (Tabela 1), com a região apical diferenciada em lacínias curtas que delimitam uma pequena fauce com diâmetro médio de 0,60 a 2,5 mm nas espécies de *Agarista* e *Gaultheria*, e de 2,0 a 5,5 mm nas espécies de *Gaylussacia* (Tabela 2). As lacínias das flores odoríferas reagiram ao vermelho neutro, corando-se de vermelho, e possivelmente correspondem a osmóforos, ao contrário das flores inodoras (*Agarista hispidula*, *Gaultheria eriophylla* e *Gaylussacia decipiens*) que não tiveram reação colorimétrica. O odor exalado é agradável, adocicado e varia entre o suave e o forte, sendo que em *A. eucalyptoides* o odor parece ser mais suave durante o dia, tornando-se mais forte à noite.

As corolas são predominantemente brancas, mas são rosas a avermelhadas em *A. hispidula*, e rosas com cálice alaranjado em *G. eriophylla*; nas flores brancas podem ocorrer leves tons esverdeados, amarelados ou rosados (Figuras 2 e 3). A porção externa da corola apresenta revestimento piloso denso em *G. eriophylla*, esparso em *A. ericoides*, *Gaylussacia chamissonis* e em *G. densa*, e tomentoso em *Agarista hispidula*; apenas *A. oleifolia*, *A. eucalyptoides* e *Gaylussacia decipiens* são externamente glabras. A pubescência no interior da corola, particularmente próxima à sua abertura, formando um anel de pelos, está presente em *A. ericoides*, *A. hispidula*, *G. densa* e *Gaultheria eriophylla*; o interior da corola é glabro em *A. eucalyptoides*, *A. oleifolia*, *Gaylussacia chamissonis* e *G. decipiens*.

Tabela 1. Forma de vida (arb-arbustiva e subarb-subarbustiva) e atributos florais: forma da corola (ur-urceolada, tub-tubular e camp-campanulada), cor (br-branca, am-amarelada, esv-esverdeada, ro-rosa e ver-vermelha), odor, período de antese e apresentação secundária de pólen de oito espécies de Ericaceae do Parque Estadual do Ibitipoca, Minas Gerais, Brasil.

Espécie	Forma de vida	Flor				
		Forma	Cor	Odor	Antese	Apresentação secundária de pólen
<i>Agarista eucalyptoides</i>	arb	ur/tub	br/esv	forte, doce	diurna/noturna	presente
<i>Agarista ericoides</i>	subarb	ur/tub	br	suave, doce	diurna	presente
<i>Agarista hispidula</i>	subarb	ur/tub	rosa/verm	inodora	diurna	presente
<i>Agarista oleifolia</i>	arb	ur/tub	br/am	suave, doce	diurna	presente
<i>Gaylussacia decipiens</i>	subarb	camp	br	inodora	diurna	ausente
<i>Gaylussacia chamissonis</i>	subarb	camp	br	suave, doce	diurna	ausente
<i>Gaylussacia densa</i>	subarb	ur/tub	br/rosa	suave, doce	diurna	ausente
<i>Gaultheria eriophylla</i>	subarb	ur	ro	inodora	diurna	presente

Tabela 2. Média \pm Desvio Padrão (Mínimo – Máximo) das medidas (mm) das estruturas florais de oito espécies de Ericaceae realizadas em 5 indivíduos (n = 30 flores) do Parque Estadual do Ibitipoca, Minas Gerais, Brasil. (Comp.: comprimento; Larg.: largura).

Espécie	Comp. corola	Larg. Corola	Abertura corola	Comp. estames	Comp. estilete
<i>Agarista eucalyptoides</i>	13,66 \pm 0,72 (11,40 - 15,50)	6,06 \pm 0,28 (5,60 - 6,60)	2,49 \pm 0,45 (1,60 - 3,20)	6,52 \pm 0,69 (4,80 - 8,00)	10,66 \pm 0,65 (8,90 - 11,56)
<i>Agarista ericoides</i>	11,48 \pm 0,75 (9,70 - 13,40)	5,66 \pm 0,42 (4,70 - 6,40)	2,42 \pm 0,32 (1,70 - 2,90)	6,59 \pm 0,64 (4,90 - 7,70)	8,64 \pm 0,71 (7,30 - 10,70)
<i>Agarista hispidula</i>	9,64 \pm 0,60 (8,65 - 11,03)	6,75 \pm 0,51 (5,43 - 7,58)	1,65 \pm 0,15 (1,41 - 1,91)	4,23 \pm 0,42 (3,31 - 4,80)	5,08 \pm 0,43 (4,07 - 5,63)
<i>Agarista oleifolia</i>	7,49 \pm 0,41 (6,71 - 8,59)	4,93 \pm 0,31 (4,28 - 5,54)	1,93 \pm 0,15 (1,73 - 2,29)	3,78 \pm 0,42 (3,03 - 4,42)	5,62 \pm 0,67 (4,04 - 6,34)
<i>Gaylussacia decipiens</i>	8,43 \pm 0,64 (7,20 - 10,20)	6,28 \pm 0,58 (5,00 - 7,60)	5,09 \pm 0,72 (3,50 - 7,60)	4,76 \pm 0,38 (3,70 - 5,40)	6,86 \pm 0,58 (6,10 - 8,90)
<i>Gaylussacia chamissonis</i>	7,35 \pm 0,66 (5,90 - 8,70)	4,26 \pm 0,58 (2,80 - 5,40)	3,29 \pm 0,43 (2,40 - 4,30)	4,15 \pm 0,68 (2,40 - 5,10)	5,51 \pm 0,46 (4,70 - 6,70)
<i>Gaylussacia densa</i>	9,17 \pm 0,40 (8,49 - 9,70)	4,14 \pm 0,20 (3,80 - 4,57)	2,13 \pm 0,22 (1,73 - 2,50)	5,96 \pm 0,37 (5,30 - 6,60)	7,62 \pm 0,30 (7,16 - 8,20)
<i>Gaultheria eriophylla</i>	5,86 \pm 0,28 (5,45 - 6,39)	2,99 \pm 0,34 (2,58 - 3,53)	0,60 \pm 0,14 (0,40 - 0,87)	1,76 \pm 0,19 (1,60 - 2,00)	2,45 \pm 0,15 (2,10 - 2,63)

O androceu é formado por dez estames, dialistêmones, inclusos no tubo da corola e organizados como um anel em torno da base do ovário em *Agarista* (Figuras 4-6) e *Gaultheria* (Figura 7) e em torno do estilete e sobre o ovário em *Gaylussacia* (Figuras 8-10). Os filetes são pilosos, levemente achatados dorsiventralmente e se distinguem em uma região apical estreita e uma basal alargada, formando uma câmara entre os estames e o pistilo, local onde o néctar é acumulado. Em *Gaylussacia* as anteras são estreitas distalmente com duas tecas longo-tubulosas, em torno do estilete, com poros mais (em *G. chamissonis*) ou menos (em *G. decipiens*) distantes da região estigmática e em *Gaultheria eriophylla* (Figura 7) as anteras são curtas e oblongas, com dois apêndices terminais em cada antera. Nas espécies de *Agarista* as anteras são em forma de fole e os filetes são distalmente curvos (geniculados), formando um anel que circunda a base do ovário, posicionando as anteras em torno da base do estilete em *A. eucalyptoides*, no meio do estilete em *A. ericoides* e em diferentes alturas em *A. hispidula* (Figuras 4-6). As anteras variam entre alaranjadas, castanhas ou amarelas, são dorsifixas e a deiscência ocorre por dois poros apicais; os grãos de pólen são apresentados em tétrades. A viabilidade do pólen foi alta para todas as espécies, variando de 90 a 95% (n= 500 grãos de pólen, 5 flores para cada espécie): *Agarista eucalyptoides* (93%), *Agarista ericoides* (95,8%), *Agarista hispidula* (95,2%), *Agarista oleifolia* (95,8%), *Gaylussacia decipiens* (90,6%), *Gaylussacia chamissonis* (91,8%), *Gaylussacia densa* (93,2%) e *Gaultheria eriophylla* (92,6%).

Em *Agarista* e *Gaultheria*, apesar de possuírem anteras poricidas, os grãos de pólen já se encontram maduros e são liberados espontaneamente ainda no estágio de botão, sendo que parte destes pode ser depositada na face interior da porção superior da corola, no caso das espécies com corola urceolada tubular, caracterizando uma apresentação secundária de pólen (Figuras 4 B, 5 C, 6 B e 7 C). Em *Gaylussacia*, apesar de já se encontrarem maduros ainda em estágio de botão e prontos para serem dispersos, não ocorre apresentação secundária de pólen. Para as três espécies de *Gaylussacia*, foi observado, por meio de simulações e com o auxílio de um estereomicroscópio, que os grãos de pólen são liberados através de pequenas vibrações nas anteras ou pressionando-as.

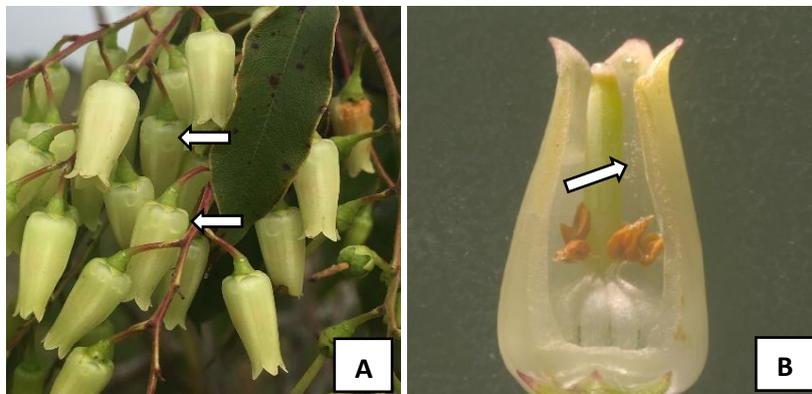


Figura 4. *Agarista eucalyptoides* no Parque Estadual do Ibitipoca, Minas Gerais, Brasil. **A.** Inflorescência (setas: gotas de néctar); e **B.** Tubo floral em corte longitudinal (seta: apresentação secundária de pólen).

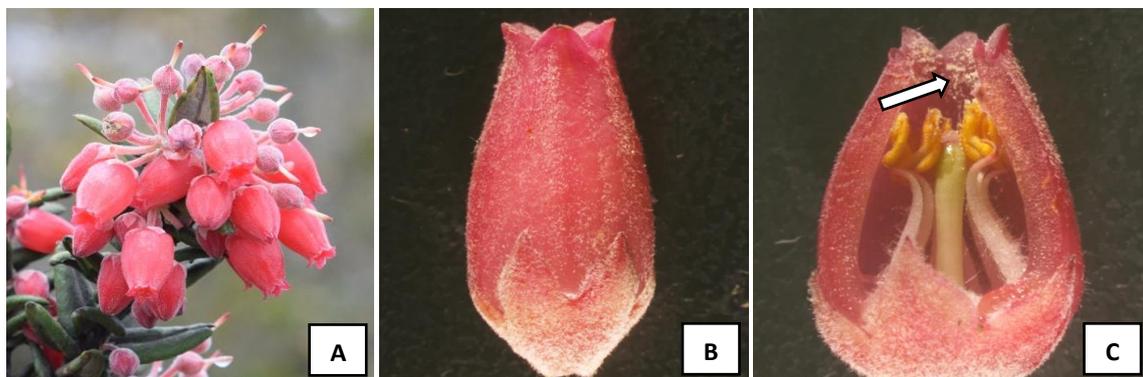


Figura 5. *Agarista hispidula* no Parque Estadual do Ibitipoca, Minas Gerais, Brasil. **A.** Inflorescência; **B.** Flor em vista lateral; **C.** Flor em corte longitudinal (notar ausência de hercogamia e ocorrência de apresentação secundária de pólen - seta).

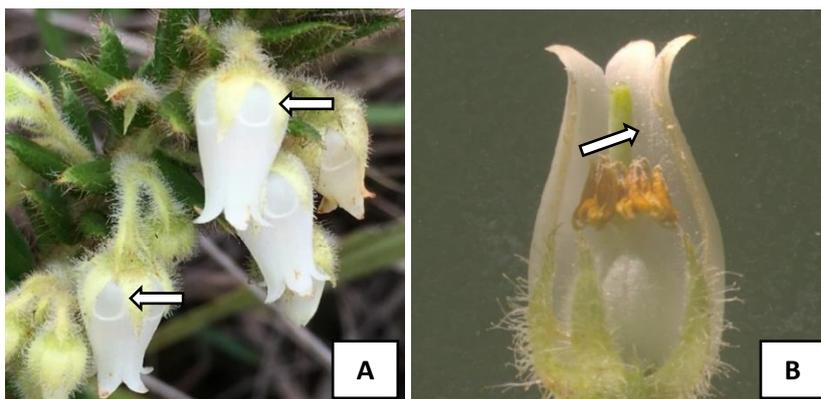


Figura 6. *Agarista ericoides* no Parque Estadual do Ibitipoca, Minas Gerais, Brasil. **A.** Inflorescência (setas: gotas de néctar); **B.** Flor em corte longitudinal (seta: apresentação secundária de pólen).

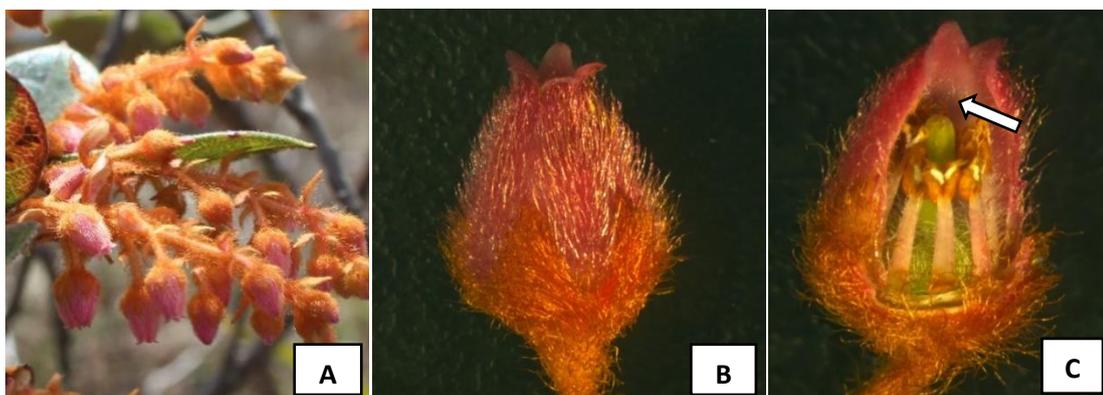


Figura 7. *Gaultheria eriophylla* no Parque Estadual do Ibitipoca, Minas Gerais, Brasil. **A.** Inflorescência; **B.** Abertura da corola; **C.** Corola em corte longitudinal (seta: apresentação secundária de pólen).



Figura 8. *Gaylussacia decipiens* no Parque Estadual do Ibitipoca, Minas Gerais, Brasil. **A.** Inflorescência; **B.** Abertura da corola; **C.** Corola em corte longitudinal.



Figura 9. *Gaylussacia densa* no Parque Estadual do Ibitipoca, Minas Gerais, Brasil. **A.** Inflorescência; **B.** Flor em vista lateral; **C.** Corola em corte longitudinal; **D.** Seta: néctar acumulado entre os estames e o pistilo.



Figura 10. *Gaylussacia chamissonis* no Parque Estadual do Ibitipoca, Minas Gerais, Brasil. **A.** Inflorescência; **B.** Abertura da corola; **C.** Corola em corte longitudinal.

O estilete é ereto e cilíndrico; está inserido no interior da corola em *Agarista hispidula*, *Gaultheria eriophylla* e *Gaylussacia decipiens*; ultrapassa ligeiramente a abertura da corola, em *Agarista eucalyptoides*, *Agarista oleifolia* e *Gaylussacia densa*; e está posicionado no nível da constrição da corola, em *Agarista ericoides* e *Gaylussacia chamissonis*. O estigma é truncado a obtuso em todas as espécies e uma gota viscosa translúcida revela a sua receptividade (Figuras 4 B, 5 C, 6 B, 9 C).

As flores apresentam hercogamia de aproximação em todas as espécies (Tabela 2). Todavia, em *Agarista hispidula*, flores hercogâmicas e não hercogâmicas (Figura 5 C) ocorrem nos indivíduos numa proporção de cerca de 7:3 (Tabela 3).

Tabela 3. Proporção de flores hercogâmicas de *Agarista hispidula* em 5 indivíduos (n = 30 flores/ indivíduo) no Parque Estadual do Ibitipoca, Minas Gerias, Brasil.

Ind.	Hercogamia	
	Presente	Ausente
1	77%	23%
2	63%	37%
3	73%	27%
4	70%	30%
5	70%	30%

Em todas as espécies a antese floral é diurna, exceto em *Agarista eucalyptoides*, que possui flores que iniciam a antese de dia e flores que iniciam de noite (Tabela 4).

Tabela 4. Número de flores iniciando a antese durante o dia e durante a noite em quatro indivíduos de *Agarista eucalyptoides* no Parque Estadual do Ibitipoca, Minas Gerais, Brasil.

Indivíduo	Número de inflorescências	Total de botões	Flores diurnas	Flores noturnas
1	6	105	21	33
2	1	17	1	6
3	5	67	14	14
4	1	17	8	0
Total	13	206	44	53

O néctar é produzido por um disco nectarífero, com projeções interestaminais, localizado na base do ovário em *Agarista* e *Gaultheria*, e contínuo, bem definido, em volta do estilete e no topo do ovário em *Gaylussacia*. A secreção de néctar se inicia ainda no estágio de botão floral e se estende até o final da antese, sendo que nas espécies do gênero *Agarista* o volume de néctar pode extravasar e ficar acumulado em cinco gotas na base da corola, entre as pétalas e os estames, configurando uma apresentação secundária de néctar (Figuras 4 A e 6 A), o qual não foi observado em *Gaylussacia*. O volume de néctar acumulado foi baixo, variando de 0,33 a 5,53 μL e a concentração foi diluída (< 15%) para a maioria das espécies, apenas *Agarista eucalyptoides* apresentou néctar mais concentrado (Tabela 5).

Tabela 5. Média do volume (μl) e concentração (%) do néctar coletado em flores de oito espécies de Ericaceae do Parque Estadual do Ibitipoca, Minas Gerais, Brasil.

Espécie	Volume	Concentração ^a	N
<i>A. eucalyptoides</i> (dia)	1,22 \pm 0,60	23,20 (4,46)	5 (30)
<i>A. eucalyptoides</i> (noite)	1,53 \pm 0,71	24,49 (4,76)	5 (30)
<i>A. ericoides</i>	3,09 \pm 1,26	17,58 (4,76)	5 (30)
<i>A. oleifolia</i>	1,50 \pm 0,61	8,73 (5,40)	3 (30)
<i>A. hispidula</i>	5,53 \pm 2,02	9,54 (2,36)	5 (30)
<i>G. decipiens</i>	0,33 \pm 0,16	17,00 (5,66)	7 (30)
<i>G. chamissonis</i>	0,41 \pm 0,24	9,61 (5,16)	5 (30)
<i>G. densa</i>	0,58 \pm 0,33	14,11 (6,03)	5 (30)
<i>Gaultheria eriophylla</i>	0,33 \pm 0,10	12,05 (8,23)	3 (30)

^a Entre parênteses, média do número de flores utilizadas para aferir cada medida de concentração de solutos; N: número de plantas amostradas; entre parênteses, número total de medidas.

A pré-antese caracteriza-se por apresentar uma pequena abertura na corola, lacínias não deflexas e estigma não receptivo. O estigma torna-se receptivo algumas horas após a abertura floral, quando as anteras já estão deiscentes e o pólen já está secundariamente exposto, em *Agarista* e *Gaultheria*, e pronto para ser liberado, por vibração, em *Gaylussacia*. Assim sendo, ocorre uma pequena separação temporal das funções masculina e feminina, caracterizando uma protandria parcial, visto que é limitada a um pequeno período de tempo. Ainda no estágio de pré-antese, a região das lacínias torna-se gradativamente deflexa. Horas depois, o estigma antes seco, torna-se brilhoso e aos poucos, úmido, ficando completamente coberto por uma secreção translúcida que aumenta gradativamente e que, em seguida, adquire um aspecto leitoso. Na pós-antese a corola é caracterizada pela alteração de cor, que se torna levemente marrom ou ferrugínea, o estigma marrom, e há redução na disponibilidade dos recursos florais. O fim da antese caracteriza-se pela queda da corola.

A longevidade floral variou entre quatro e sete dias para *Gaylussacia*, entre cinco e sete dias para *Gaultheria* e de seis a nove dias para *Agarista*, sendo *A. eucalyptoides* a espécie com a maior longevidade floral (Tabela 6).

Tabela 6. Longevidade floral nas espécies de Ericaceae no Parque Estadual do Ibitipoca, Minas Gerais, Brasil. n = 20 (4 flores em 5 indivíduos, por espécie).

Ind.	<i>Gaylussacia chamissonis</i>					<i>Gaylussacia decipiens</i>					<i>Gaylussacia densa</i>					<i>Gaultheria eriophylla</i>				
	Duração da flor				média/dias	Duração da flor				média/dias	Duração da flor				média/dias	Duração da flor				média/dias
	1	2	3	4		1	2	3	4		1	2	3	4		1	2	3	4	
1(n=4fl)	4	6	5	4	5	4	6	5	6	5	6	4	6	6	5	5	6	7	6	6
2(n=4fl)	7	5	5	5	6	5	6	5	5	5	5	5	5	7	5	6	6	6	7	6
3(n=4fl)	5	5	6	6	6	5	5	7	6	6	6	7	7	7	8	7	5	5	7	6
4(n=4fl)	7	6	6	6	6	6	6	6	6	6	7	6	6	5	6	5	7	6	5	6
5(n=4fl)	4	5	4	5	4	5	5	5	5	5	6	6	6	6	6	6	6	5	7	6

Ind.	<i>Agarista eucalyptoides</i>					<i>Agarista ericoides</i>					<i>Agarista hispidula</i>					<i>Agarista oleifolia</i>				
	Duração da flor				média/dias	Duração da flor				média/dias	Duração da flor				média/dias	Duração da flor				média/dias
	1	2	3	4		1	2	3	4		1	2	3	4		1	2	3	4	
1(n=4fl)	9	7	6	7	7	6	6	6	7	6	7	7	7	6	7	7	6	6	7	6
2(n=4fl)	8	9	8	9	8	6	7	6	6	6	8	7	8	6	7	6	7	7	6	6
3(n=4fl)	8	8	8	9	8	7	7	6	7	7	7	8	7	7	7	7	6	7	7	7
4(n=4fl)	9	8	8	8	8	6	6	7	8	7	8	8	7	7	7					
5(n=4fl)	7	8	9	8	8	7	6	7	7	7	8	7	6	8	7					

3.2. Polinização

3.2.1. Visitantes florais

Foi registrado um total de 44 espécies de visitantes florais, envolvendo diversas ordens de insetos, tais como: Coleoptera, Diptera, Hymenoptera e Lepidoptera, além de visitas de duas espécies de beija-flores (Tabela 7). Dentre esses, há registro de apenas dois visitantes noturnos, da ordem Lepidoptera, os quais visitaram *Agarista eucalyptoides* e de um esfingídeo de hábito diurno, o qual visitou *Gaylussacia densa* pela manhã e *Gaylussacia decipiens*, à tarde. Abelhas representaram o maior número de visitantes (13 spp. - 32% dos visitantes florais), seguidas de lepidópteros (10 spp. - 24%), vespas (8 spp. - 20%), coleópteros (5 spp. - 12%), moscas (3 spp. - 7%) e beija-flores (2 spp. - 5%).

A maioria dos visitantes florais utilizou o néctar como fonte principal ou única de recurso floral, exceto uma única abelha (*Melipona* sp2), que obteve o pólen como recurso exclusivo de *A. eucalyptoides*. Dentre as demais espécies de abelhas, outras que também utilizaram pólen como recurso, além do néctar, foram: *Apis mellifera*, *Bombus morio*, *Bombus brasiliensis*, *Augochloropsis* sp., *Augochlora* sp1, *Augochlora* sp2 e *Melipona* sp1. Além dessas, espécies de Coleoptera também obtiveram o pólen como recurso (Tabela 7).

Das espécies registradas, cerca de 60% foram consideradas como possíveis polinizadoras, visto que pelo comportamento durante a visita houve contato com as estruturas reprodutivas das flores.

Mais da metade das espécies de Ericaceae estudadas, com exceção de *Agarista hispidula* e *Gaultheria eriophylla*, possui abelhas como seus principais polinizadores.

Agarista eucalyptoides recebeu visitas de abelhas médias/grandes e pequenas, como *Apis mellifera* e *Augochloropsis* sp., respectivamente. Além disso, abelhas médias/grandes também foram notadamente as que mais visitaram *Agarista ericoides*, sendo *Bombus morio* e *Bombus brasiliensis* muito frequentes em suas visitas. Não diferente, *Gaylussacia chamissonis* e *Gaylussacia densa* também receberam visitas frequentes de abelhas médias/grandes. Nesse caso, *Apis mellifera*, de longe, foi o visitante mais frequente para ambas as espécies, e, ainda em *G. densa*, *Bombus morio* também foi muito comum. Além do mais, dentre as Ericaceae, *G. densa* foi a que mais recebeu visitas de lepidópteros, com destaque para *Ctenucha* aff. *rubriceps* e *Ypthimoides patricia* (Tabela 7 e Figura 11). As abelhas pequenas, como *Augochlora* sp1, foram mais avistadas em *Gaylussacia decipiens* (Tabela 7).

Gaultheria eriophylla recebeu visitas exclusivamente de um beija-flor, *Stephanoxis lalandi*; e *Agarista hispidula*, de dois, *Stephanoxis lalandi* e uma outra espécie não identificada, sendo essa a mais frequente. Para *Agarista oleifolia*, há registro de apenas uma visita realizada por dois representantes de Lepidoptera (*Ypthimoides renata* e *Cosmosoma* sp.) em 30 horas de observação (Tabela 7 e Figura 11).

Em *Gaylussacia decipiens*, as pequenas abelhas, como *Augochlora* sp1, forrageiam de forma muito rápida. Inicialmente pousam diretamente na corola, adentram e agarram-se aos estames, enquanto direcionam a língua ao fundo da corola à procura de néctar. Nesse momento, as partes ventrais do corpo da abelha tocam o estigma, favorecendo a deposição de pólen xenogâmico. Também se constatou que *Augochlora* spp., por muitas das vezes, vibra durante a coleta de pólen enquanto agarrada às anteras. Já as abelhas muito pequenas, como *Nannotrigona testaceicornis*, adentram completamente a corola, direcionando a cabeça entre os estames, a fim de alcançar o néctar. Nessa hora, a abelha pressiona a antera com sua cabeça e então libera os grãos de pólen sobre seu tórax.

Por outro lado, abelhas um pouco maiores, categorizadas como médias/grandes, como *Apis mellifera*, ao visitar as flores campanuladas, introduzem apenas a cabeça e o tórax no interior da flor, também tocando o estigma durante a visita e recebendo o pólen quando pressionam a antera com a cabeça, enquanto estão acessando o néctar. Nas flores tubulares, essas abelhas apenas inserem a cabeça e a língua na entrada da corola e recebem o pólen que é ali apresentado secundariamente, enquanto tocam o estigma. As abelhas grandes, por sua vez, como *Bombus morio*, agarram-se à flor e a flores adjacentes, inserem a cabeça na corola e introduzem sua língua que alcança o fundo da corola para coletar o néctar (apresentado

secundariamente). Durante a coleta de néctar, a cabeça toca o estigma, que então recebe o pólen xenogâmico ali aderido, enquanto recebe novos grãos de pólen advindos diretamente das anteras e, além disso, da porção superior interna da corola, onde estão apresentados secundariamente.

Já os beija-flores, visitantes exclusivos de *Agarista hispidula* e de *Gaultheria eriophylla*, pairam por baixo das flores e então inserem o bico em seu interior, ao mesmo tempo em que tocam o estigma com o bico cheio de pólen. Nesse momento, o bico toca as anteras e então recebe novos grãos de pólen, além daqueles também depositados na face interna da corola.

Dentre os visitantes ilegítimos pilhadores de néctar e de pólen, destacam-se os coleópteros, que fazem furo na base ou na lateral da corola para ter acesso aos recursos, além de moscas, vespas e formigas que, por vezes, ficam somente na entrada da corola coletando o pólen apresentado secundariamente, outras vezes coletam néctar de flores já sem corola ou já perfuradas, há também os coleópteros muito pequenos que vão diretamente ao néctar. Ainda assim, em diversas ocasiões, *Apis mellifera* pilha o néctar de flores já perfuradas.

Ainda, em vários casos, uma espécie de polinizador visitou mais de uma espécie de Ericaceae, como é o caso, por exemplo, das abelhas médias/grandes *Bombus morio* e *Apis mellifera*, que visitaram *Agarista eucalyptoides*, *A. ericoides*, *Gaylussacia chamissonis* e *G. densa*; bem como *Bombus brasiliensis* que visitou *Agarista ericoides* e *Gaylussacia densa*. O mesmo ocorreu com pequenas abelhas, como *Augochloropsis* sp., que visitou *Agarista eucalyptoides* e *Gaylussacia densa*; *Dialictus* sp1. em *A. eucalyptoides* e *A. ericoides*; e por fim, *Nannotrigona testaceicornis*, que visitou *A. eucalyptoides* e *Gaylussacia decipiens* (Tabela 7). Eventos semelhantes envolveram beija-flores, uma vez que *Stephanoxis lalandi* visitou as flores de *Agarista hispidula* e *Gaultheria eriophylla*; lepidópteros, como *Ctenucha* sp. ao visitar *A. eucalyptoides* e *G. chamissonis*; *Ctenucha divisum*, em flores de *A. ericoides* e *G. densa*; *Ypthimoides renata*, em *A. oleifolia*, *G. chamissonis* e *G. decipiens*; *Cosmosoma* sp. em *A. oleifolia* e *G. chamissonis* e, por fim, o esfingídeo *Aellopos* aff. *fadus* em *G. decipiens* e *G. densa*, realizando visitas tanto no período matutino, por volta das 10h, quanto no fim da tarde, às 16h aproximadamente (Tabela 7).

Tabela 7. Visitantes florais das espécies de Ericaceae no Parque Estadual do Ibitipoca, Minas Gerais, Brasil. Frequência (R = raro; PF = pouco frequente; F = frequente; MF = muito frequente); recurso coletado (P = pólen; N = néctar; T = tecidos florais); atividade forrageira (Po = polinizador; Pi = pilhador; Po/Oc = polinizador ocasional; SD = sem dado).

Espécies	Grupo funcional	Número de visitas	Frequência	Recurso coletado	Atividade forrageira	
<i>A. eucalyptoides</i>	<i>Apis mellifera</i> Linnaeus, 1758	Abelhas médias/grandes	70	F	N/P	Po/Pi
	<i>Melipona</i> sp2	Abelhas médias/grandes	5	R	P	Po
	<i>Bombus morio</i> Swederus, 1787	Abelhas médias/grandes	2	R	N/P	Po
	<i>Augochloropsis</i> sp.	Abelhas pequenas	42	PF	N/P	Po
	<i>Dialictus</i> sp1	Abelhas pequenas	11	PF	N	Po
	<i>Trigona spinipes</i> Fabricius, 1793	Abelhas pequenas	6	R	N	Po
	<i>Nannotrigona testaceicornis</i> Lepeletier, 1836	Abelhas pequenas	1	R	N	Po/Oc
	Beija-flor não identificado	Beija-flores	1	R	N	Po/Oc
	Coleoptera sp1	Coleópteros	1	R	P/N	Pi
	Vespidae sp1	Vespas	4	R	N	Pi
	<i>Ctenucha</i> sp.	Lepidóptero diurno	1	R	N	Po/Oc
	Lepidoptera sp1	Lepidóptero noturno	2	R	N	Po
	Lepidoptera sp2	Lepidóptero noturno	1	R	N	Po
	<i>A. ericoides</i>	<i>Bombus morio</i> Swederus, 1787	Abelhas méd./grandes	284	MF	N/P
<i>Bombus brasiliensis</i> Lepeletier, 1836		Abelhas méd./grandes	150	MF	N/P	Po
<i>Apis mellifera</i> Linnaeus, 1758		Abelhas méd./grandes	24	PF	N/P	Po/Pi
<i>Dialictus</i> sp1		Abelhas pequenas	2	R	N	Po/Oc
<i>Campsomeris</i> sp.		Vespidae	1	R	N	Pi
Coleoptera sp2		Coleóptero	3	R	P/N/T	Pi
Coleoptera sp3		Coleóptero	2	R	P/N/T	Pi
Coleoptera sp4		Coleóptero	4	R	P/N/T	Pi
Hesperiidae		Lepidóptero diurno	1	R	N	Po/Oc
<i>Ctenucha divisum</i> Walker, 1856		Lepidóptero diurno	1	R	N	Po/Oc
<i>A. hispidula</i>		Beija-flor não identificado	Beija-flores	64	F	N
	<i>Stephanoxis lalandi</i> Vieillot, 1818	Beija-flores	3	R	N	Po
	Vespidae sp2	Vespas	5	R	N	Pi
	Vespidae sp3	Vespas	1	R	N	Pi
<i>A. oleifolia</i>	<i>Yphthimoides renata</i> Stoll, 1780	Lepidóptero diurno	1	R	N	SD
	<i>Cosmosoma</i> sp.	Lepidóptero diurno	1	R	N	SD
	Vespidae sp4	Vespas	1	R	N	Pi
<i>G. decipiens</i>	<i>Corymura</i> sp.	Abelhas méd./grandes	4	R	N	Po
	<i>Augochlora</i> sp1	Abelhas pequenas	20	PF	N/P	Po
	<i>Augochlora</i> sp2	Abelhas pequenas	6	R	N/P	Po
	<i>Nannotrigona testaceicornis</i> Lepeletier, 1836	Abelhas pequenas	5	R	N	Po
	<i>Yphthimoides renata</i> Stoll, 1780	Lepidóptero diurno	2	R	N	Po/Oc
	Coleoptera sp5	Coleóptero	1	R	N	Pi
	Diptera sp1	Moscas	1	R	N	Pi
	<i>Aellopos</i> aff. <i>fadus</i> Cramer, 1775	Sphingidae	1	R	N	Po/Oc
<i>G. chamissonis</i>	<i>Apis mellifera</i> Linnaeus, 1758	Abelhas méd./grandes	37	PF	N/P	Po
	<i>Bombus morio</i> Swederus, 1787	Abelhas méd./grandes	7	R	N/P	Po
	<i>Melipona</i> sp1	Abelhas méd./grandes	3	R	N/P	Po
	<i>Cosmosoma</i> sp.	Lepidóptero diurno	1	R	N	Po
	<i>Yphthimoides renata</i> Stoll, 1780	Lepidóptero diurno	1	R	N	Po
	<i>Ctenucha</i> sp.	Lepidóptero diurno	7	R	N	Po
	Diptera sp2	Moscas	3	R	N	Pi
	Vespidae sp5	Vespas	1	R	N	Pi
	<i>G. densa</i>	<i>Apis mellifera</i> Linnaeus, 1758	Abelhas méd./grandes	365	MF	N/P
<i>Bombus morio</i> Swederus, 1787		Abelhas méd./grandes	127	MF	N/P	Po
<i>Bombus brasiliensis</i> Lepeletier, 1836		Abelhas méd./grandes	120	MF	N/P	Po
<i>Melipona anthidioides</i> Lepeletier, 1836		Abelhas méd./grandes	2	R	N	Po
<i>Melipona quadrifasciata</i> Lepeletier, 1836		Abelhas méd./grandes	1	R	N	Po
<i>Augochloropsis</i> sp.		Abelhas pequenas	1	R	N/P	Po/Oc
Beija-flor não identificado		Beija-flores	3	R	N	Po/Oc
<i>Ctenucha divisum</i> Walker, 1856		Lepidóptero diurno	3	R	N	Po
<i>Badecla badaca</i> Hewitson, 1868		Lepidóptero diurno	1	R	N	Po
<i>Ctenucha</i> aff. <i>rubriceps</i> Walker, 1854		Lepidóptero diurno	49	PF	N	Po
<i>Yphthimoides patricia</i> Hayward, 1957		Lepidóptero diurno	45	PF	N	Po
Diptera sp3		Moscas	1	R	N	Pi
<i>Aellopos</i> aff. <i>fadus</i> Cramer, 1775		Sphingidae	7	R	N	Po/Oc
Vespidae sp6		Vespas	3	R	N	Pi
Vespidae sp7		Vespas	1	R	N	Pi
Vespidae sp8	Vespas	1	R	N	Pi	
<i>Gaultheria</i>	<i>Stephanoxis lalandi</i> Vieillot, 1818	Beija-flores	9	R	N	Po

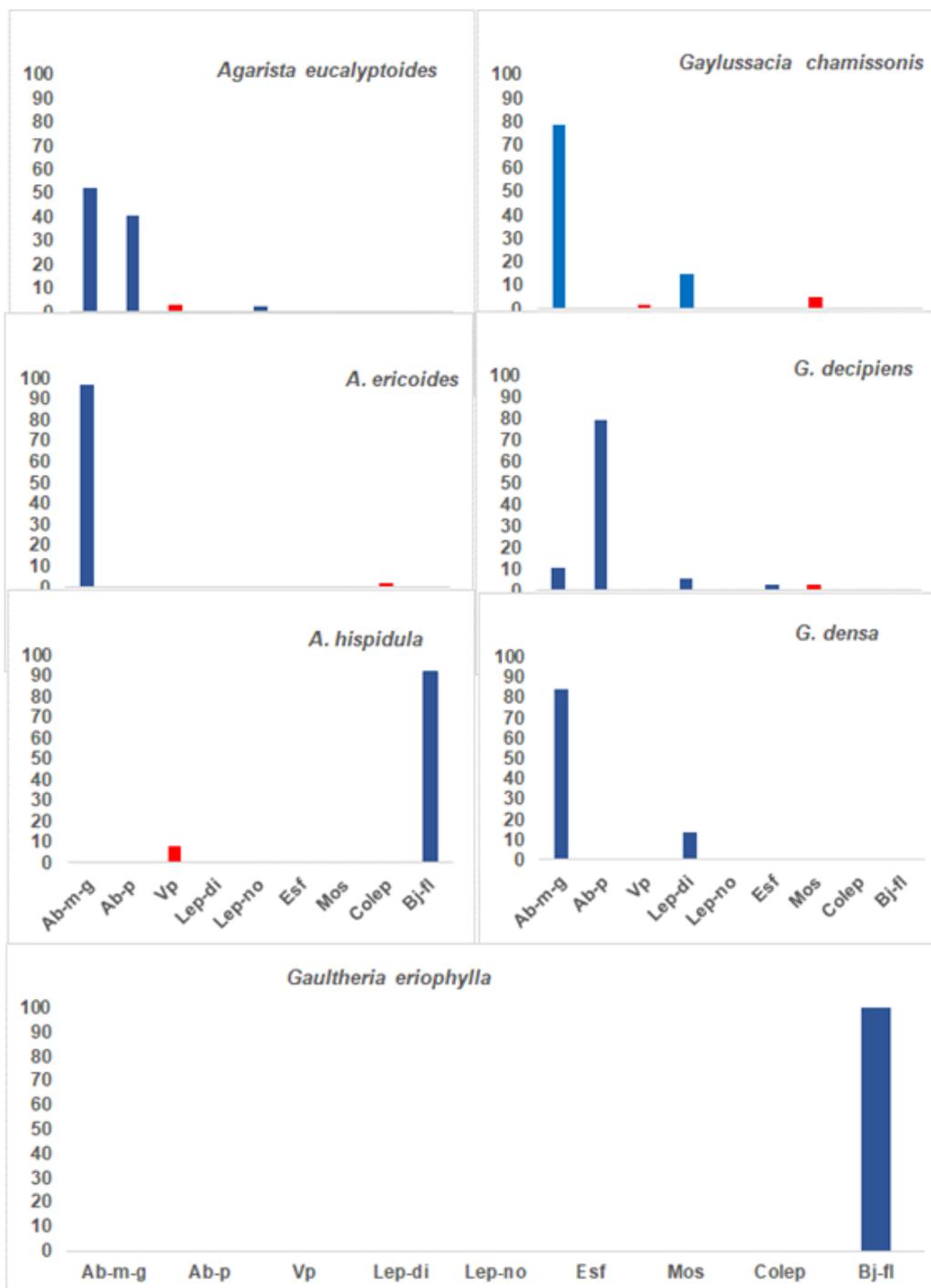


Figura 11. Porcentagem de visitas por grupos funcionais de visitantes florais nas espécies de Ericaceae no Parque Estadual do Ibitipoca, Minas Gerais, Brasil. Legenda: Ab-m-g = abelhas médias e grandes; Ab-p = abelhas pequenas; Vp = vespas; Lep-di = lepidópteros diurnos; Lep-no = lepidópteros noturnos; Esf = esfingídeos; Mos = moscas; Colep = coleópteros; Bj-fl = beija-flores; colunas azuis = polinizadores; colunas vermelhas = pilhadores. Para outras informações, vide tabela 7.

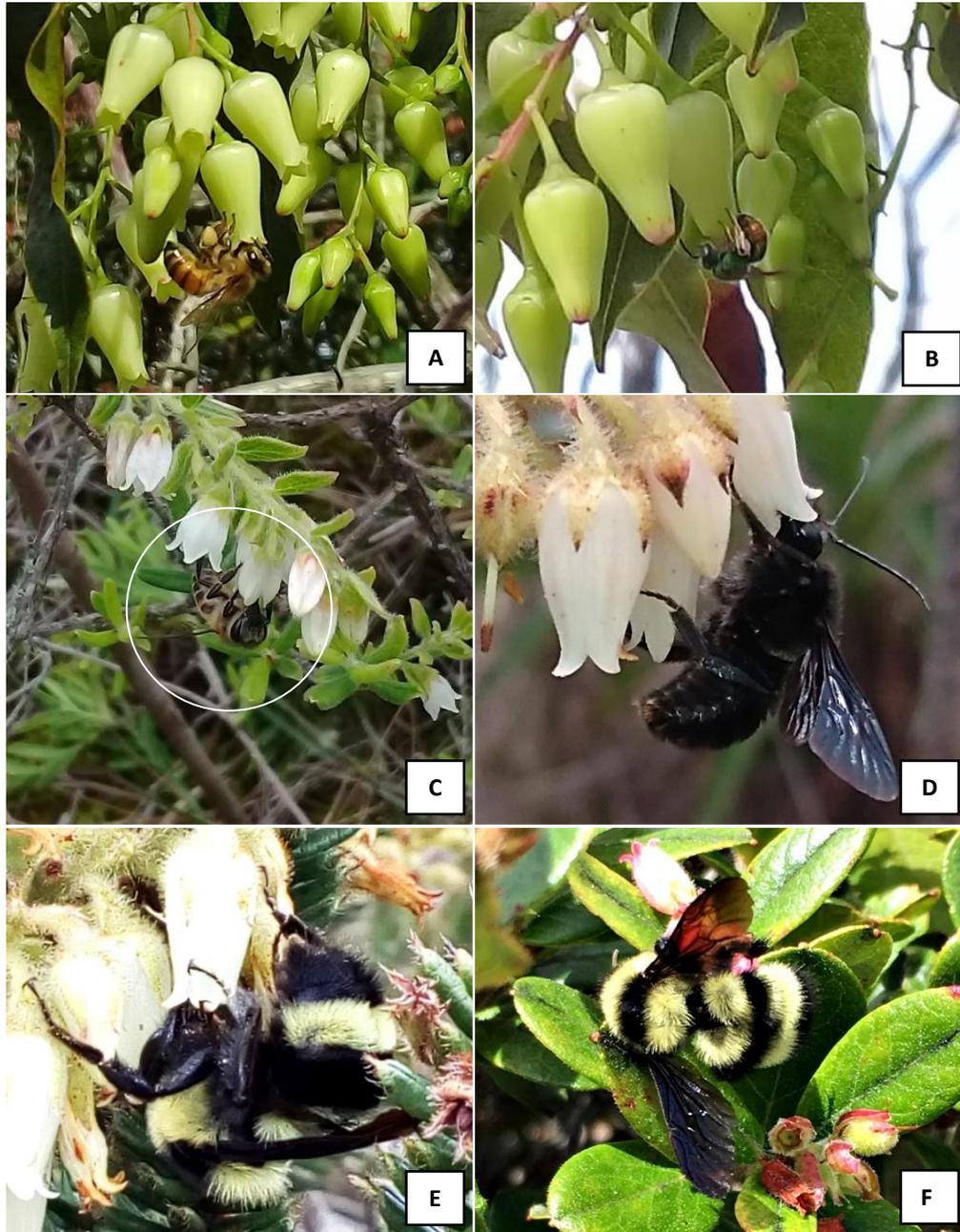


Figura 12. Visitantes florais da ordem Hymenoptera coletando néctar e pólen em espécies de Ericaceae presentes no Parque Estadual do Ibitipoca, Minas Gerais, Brasil. *Agarista eucalyptoides*: **A.** *Apis mellifera*; **B.** *Augochloropsis* sp. *Gaylussacia chamissonis*: **C.** *Apis mellifera*. *Agarista ericoides*: **D.** *Bombus morio*; **E.** *Bombus brasiliensis*. *Gaylussacia densa*: **F.** *Bombus brasiliensis*.

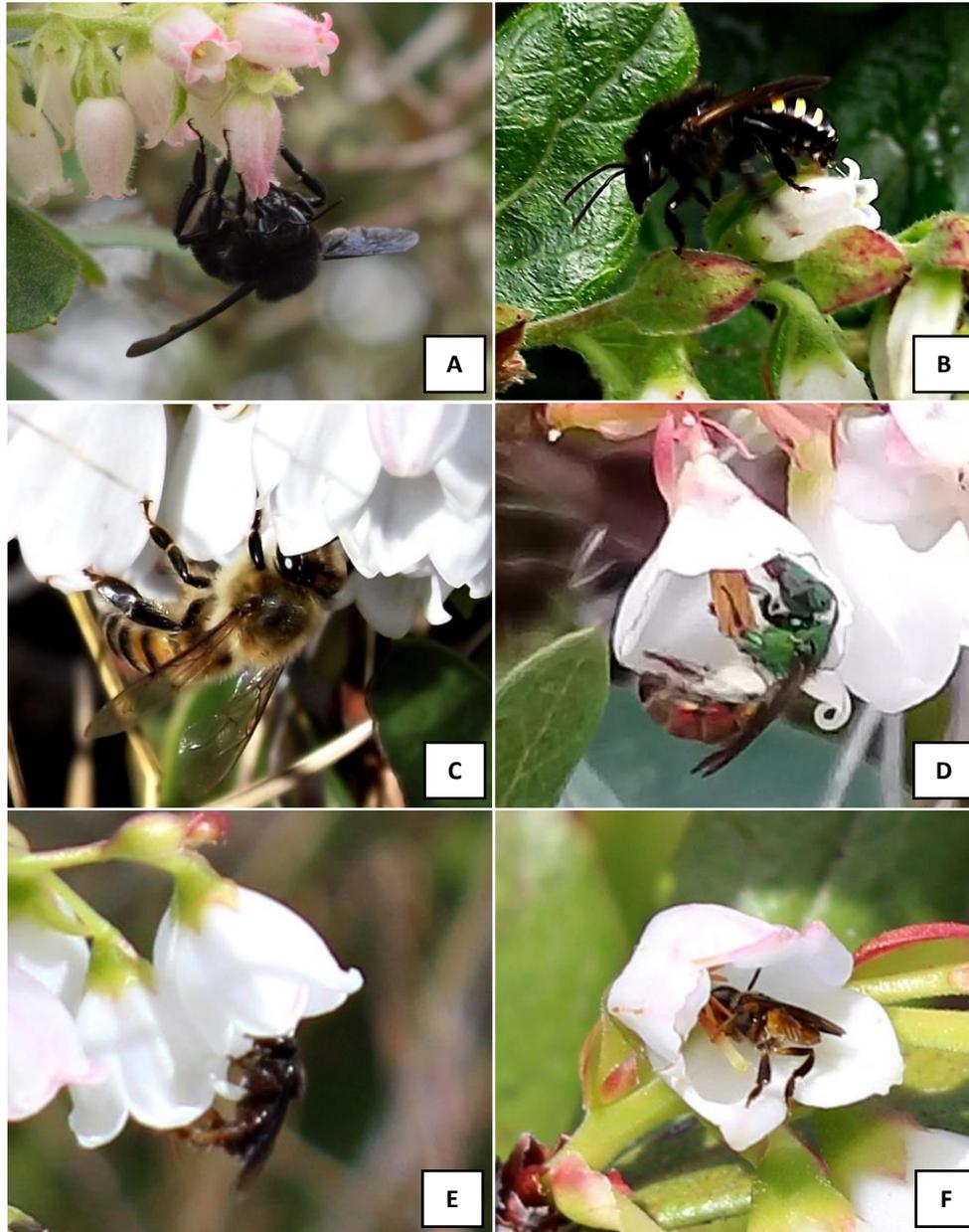


Figura 13. Visitantes florais da ordem Hymenoptera coletando néctar e pólen em espécies de Ericaceae presentes no Parque Estadual do Ibitipoca, Minas Gerais, Brasil. *Gaylussacia densa*: **A.** *Bombus morio*; **B.** *Melipona quadrifasciata*. *Gaylussacia decipiens*: **C.** *Apis mellifera*; **D.** *Auglochloa* sp1; **E.** *Trigona* sp. e **F.** *Nannotrigona testaceicornis*.

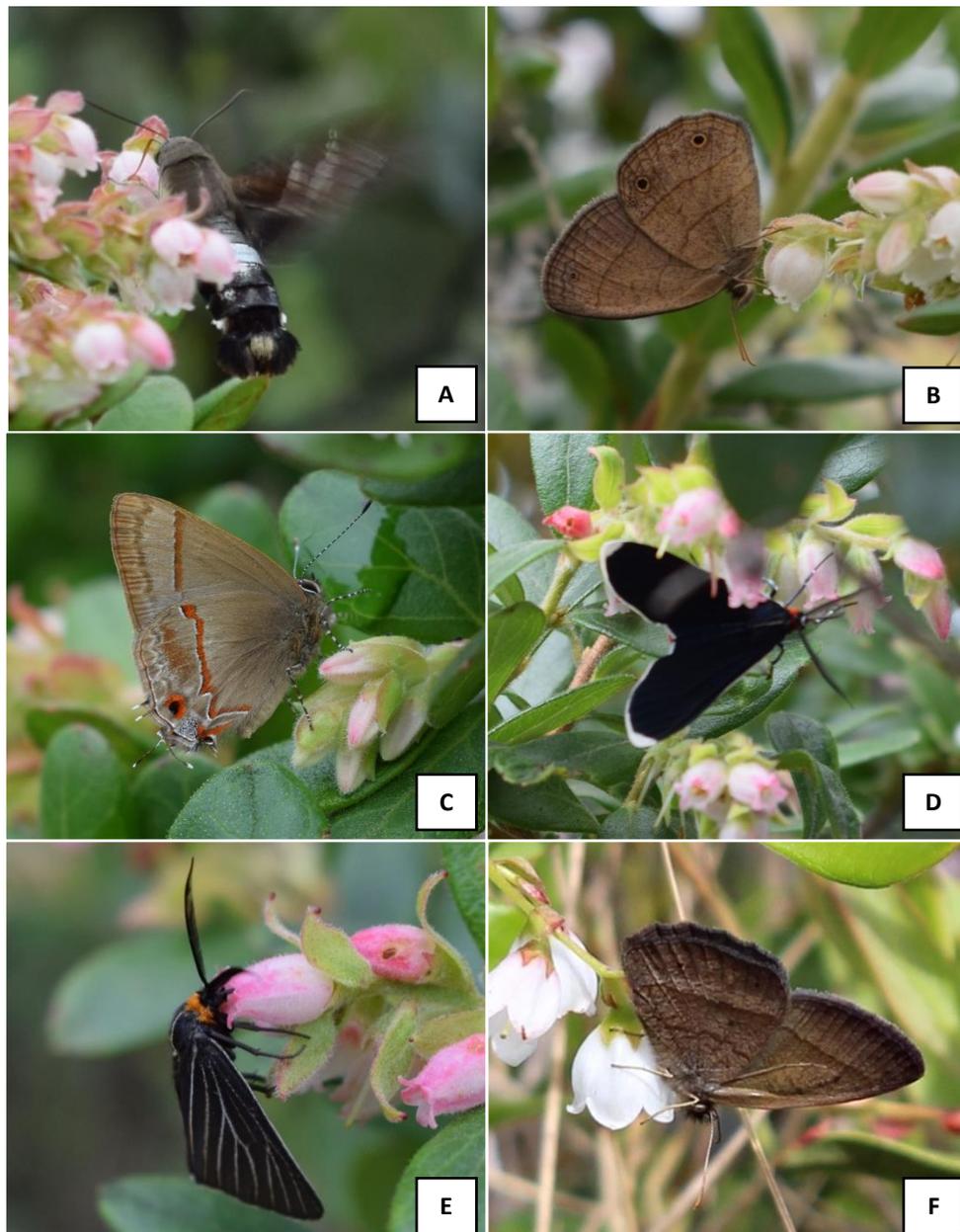


Figura 14. Visitantes florais da ordem Lepidoptera coletando néctar em espécies de Ericaceae presentes no Parque Estadual do Ibitipoca, Minas Gerais, Brasil. *Gaylussacia densa*: **A.** *Aellopos* aff. *fadus*; **B.** *Ypthimoides patricia*; **C.** *Badecla badaca*; **D.** *Ctenucha* aff. *rubriceps* e **E.** *Ctenucha divisum*. *Gaylussacia decipiens*: **F.** *Ypthimoides renata*.



Figura 15. Visitantes florais da ordem Lepidoptera coletando néctar em espécies de Ericaceae presentes no Parque Estadual do Ibitipoca, Minas Gerais, Brasil. *Agarista eucalyptoides*: **A.** *Ctenucha* sp. *Agarista oleifolia*: **B.** *Cosmosoma* sp.; **C.** *Ypthimoides renata*. *Agarista ericoides*: **D.** *Ctenucha divisum*; **E.** Hesperiiidae.

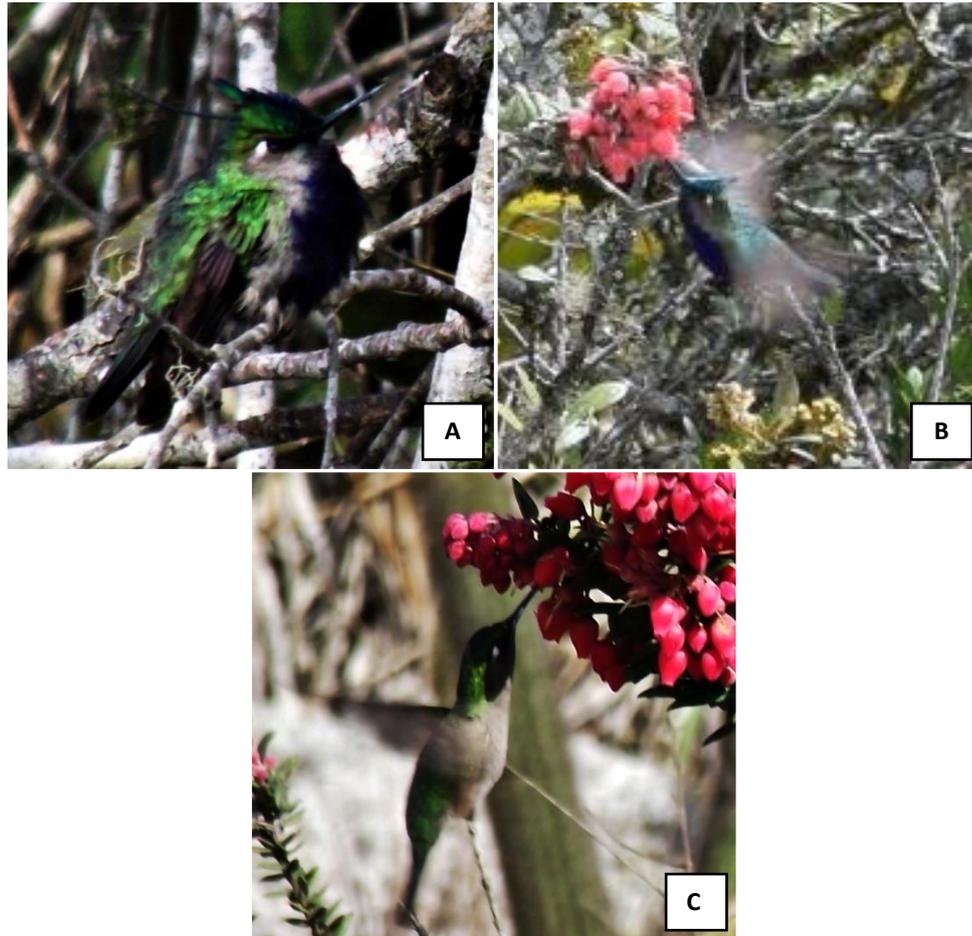


Figura 16. Beija-flores coletando néctar em flores de *Agarista hispidula* no Parque Estadual do Ibitipoca, Minas Gerais, Brasil. A e B. *Stephanoxis lalandi*; C. Beija-flor não identificado.

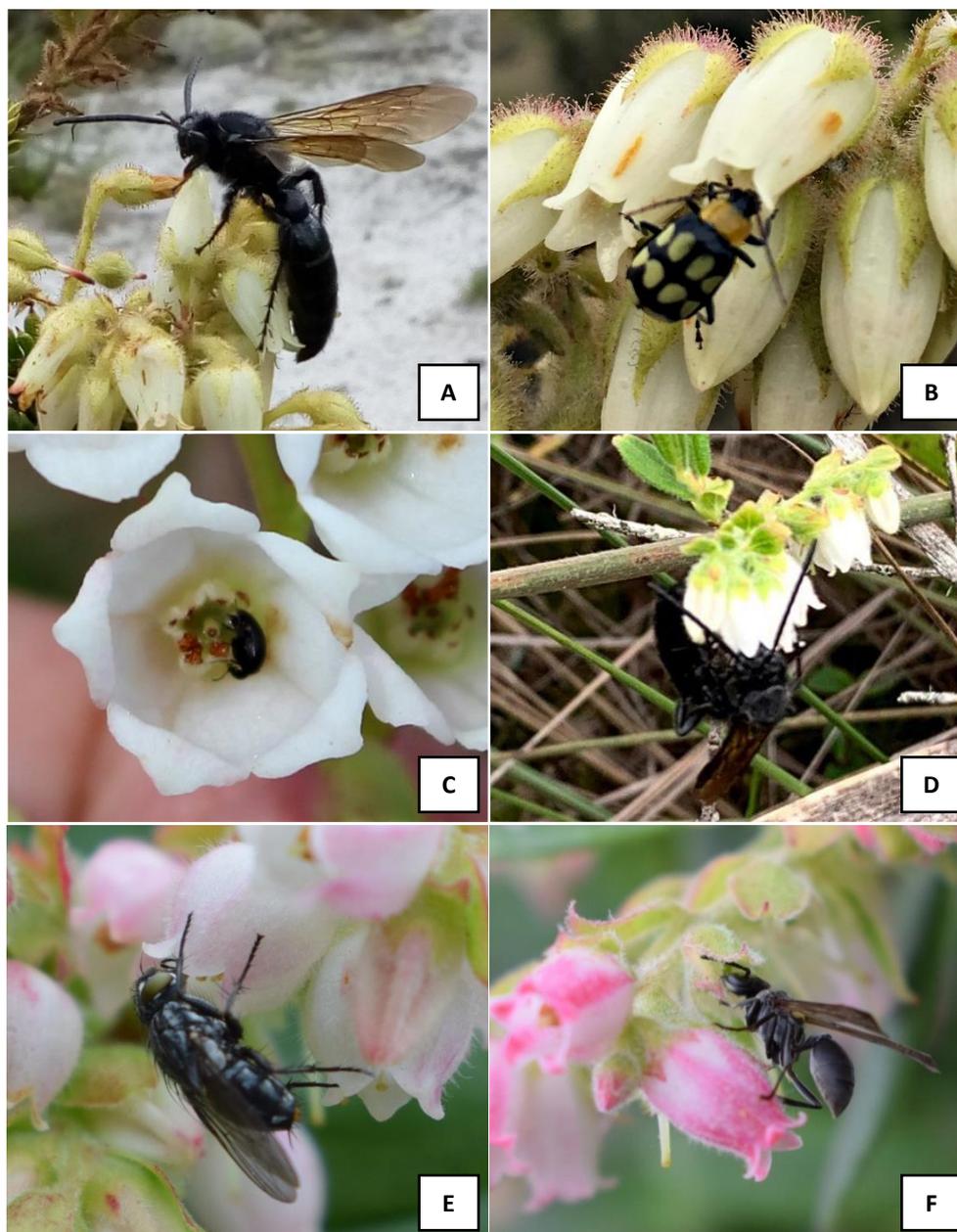


Figura 17. Pilhadores florais em espécies de Ericaceae presentes no Parque Estadual do Ibitipoca, Minas Gerais, Brasil. *Agarista ericoides*: **A.** *Campsomeris* sp.; **B.** Coleoptera sp. roubando pólen. *Gaylussacia decipiens*: **C.** Coleoptera sp. *Gaylussacia chamissonis*: **D.** *Campsomeris* sp. *Gaylussacia densa*: **E.** Diptera sp. e **F.** Vespidae sp. pilhando néctar.



Figura 18. A-C: Pilhadores florais em espécies de Ericaceae presentes no Parque Estadual do Ibitipoca, Minas Gerais, Brasil. *Agarista hispidula*: **A.** Formicidae sp.; **B.** Vespidae sp. *Agarista oleifolia*: **C.** Vespidae sp. *Agarista eucalyptoides*: **D.** Aracnídeo capturando abelha – predadores aguardando a presa.

4. DISCUSSÃO

As espécies estudadas apresentam flores perfeitas, hercogâmicas do tipo aproximação (Webb & Lloyd 1986), nectaríferas, embora com anteras poricidas típicas de flores de pólen, pêndulas, com protandria incompleta, características essas que são bem estabelecidas para algumas espécies da família (Luteyn 2002). Todavia, relatos de dioiccia e ginodioiccia (Middleton 1991, Anderson et al. 2000, Chamorro & Nates-Parra 2015), além de hermafroditismo com protandria completa (Navarro et al. 2007, Navarro 2001) também já foram registrados para outras espécies de Ericaceae.

A maioria das espécies apresentou antese diurna, também presente na maior parte das espécies de Ericaceae neotropicais estudadas (Navarro 1999, Navarro 2001, Freitas et al. 2006, Navarro et al. 2007, Navarro et al. 2008, Fuchs et al. 2010, Araújo et al. 2011, Chamorro & Nates-Parra 2015), entretanto, *Agarista eucalyptoides* apresentou flores com início de antese durante o dia e durante a noite, fato reportado somente para uma outra espécie neotropical, a saber, *Agarista revoluta*, em uma área de restinga (Moreira et al. 2017). Outro registro, esse na Austrália, relata que *Acrotriche serrulata* R. Br. (Ericaceae) possui flores com antese diurna e noturna visitadas tanto por mamíferos noturnos quanto por lagartos diurnos (Johnson et al. 2011).

A longevidade floral variou entre seis e nove dias para *Agarista*, cinco e sete dias para *Gaultheria* e entre quatro e sete dias para *Gaylussacia*. Essa prolongada duração pode significar um aumento nas chances de polinização e na formação de frutos (Rathcke 2003), além de contribuir para a atração de polinizadores através do *display* floral (Stiles 1981). Durações semelhantes foram reportadas para outras espécies de Ericaceae neotropicais, com períodos de longevidade entre quatro e onze dias (Navarro 1999, Navarro 2001, Freitas et al. 2006, Navarro et al. 2007, Navarro et al. 2008, Araújo et al. 2011, Chamorro & Nates-Parra 2015, Moreira et al. 2017), assim como para espécies da família na região temperada, que possuem longevidade em torno de nove dias (ver referências em Rathcke 2003). Um estudo realizado nos Estados Unidos com *Kalmia latifolia* L. (Ericaceae) registrou que as flores podem durar, se não polinizadas, de duas a três semanas (Rathcke 2003).

A viabilidade do pólen foi alta, acima de 90% para todas as espécies, o que está dentro da faixa descrita para a família, tanto no Brasil (84,5% a 99,3%) quanto na Europa (87,8% a 97,8%) (Jacquemart & Thompson 1996, Dogterom et al. 2000, Freitas et al. 2006, Araújo et al. 2011, Moreira et al. 2017), muito embora existam relatos que espécies de

Gaultheria L., no Equador, apresentaram taxas muito altas de grãos de pólen inviáveis, variando de 0 a 70% em *Gaultheria myrsinoides* e *G. reticulata*, classificadas como ginodioicas (Middleton 1991). Segundo Middleton (1991), uma possível razão pela qual a ginodioica não foi relatada nessas espécies antes é que ela se manifesta sem nenhuma alteração morfológica nas flores ou anteras e, portanto, pode ser facilmente ignorada.

O néctar foi o principal recurso disponibilizado nas flores, sendo coletado por quase todos os visitantes registrados, com exceção de *Melipona* sp2. Para Luteyn (2002), a maioria das Ericaceae possui o néctar como principal recurso floral. Os volumes aqui encontrados foram os menores já registrados para as espécies brasileiras de ericáceas (Buzato et al. 2000, Freitas et al. 2006, Araújo et al. 2011). Quanto à concentração de açúcares no néctar, nota-se que os valores obtidos para *Gaylussacia* spp. se assemelham aos das demais espécies do gênero (Freitas et al. 2006, Araújo et al. 2011). *Agarista hispidula* e *A. oleifolia* apresentaram as menores concentrações de açúcares no néctar (9,54% e 8,73%), embora os valores registrados para as mesmas espécies na Serra da Bocaina tenham sido maiores, a saber 22,6% e 12,4%, respectivamente (Freitas et al. 2006); para *A. oleifolia* também há registro de 11,5%, em São Paulo (Buzato et al. 2000). Por outro lado, a concentração do néctar observado em *A. eucalyptoides* (23,20%) e *A. ericoides* (17,58%) assemelha-se ao de *A. revoluta* (16%), na restinga (Moreira et al. 2017). Assim como em *A. revoluta* (Moreira et al. 2017), as flores das espécies de *Agarista* do PEI possuem apresentação secundária deste recurso, uma vez que o néctar, produzido no nectário localizado na base do ovário, extravasa e fica acumulado em cinco gotas, no receptáculo floral, entre os estames e a corola, sendo esse modo de apresentação de néctar muitas vezes associado a flores pêndulas, em forma de sino ou tubulares (Pacini et al. 2003).

O baixo volume e a baixa concentração de açúcares registrados para o néctar de todas as espécies de Ericaceae do parque podem estar associados aos diversos fatores estressantes presentes nos campos rupestres (Johnson 2006, Phillips et al. 2009). Caracteristicamente, esta vegetação enfrenta alto estresse ambiental devido aos solos deficientes em nutrientes, alta irradiância, grandes variações de temperatura, baixa disponibilidade de água e incêndios frequentes (Benites et al. 2007, Fernandes 2016, Figueira et al. 2016, Schaefer et al. 2016).

Menores concentrações de açúcares no néctar foram observadas nas duas espécies polinizadas por beija-flores e uma tendência de maiores concentrações de açúcares nas espécies polinizadas por abelhas. Nas síndromes clássicas de polinização, é particularmente

claro que flores ornitófilas tendem a apresentar grandes quantidades de néctar diluído, enquanto as melitófilas, quantidades moderadas de néctar concentrado (Faegri & van der Pijl 1979, Fenster et al. 2004). Os resultados obtidos para a concentração dos néctares das espécies estudadas estão, em geral, de acordo com o esperado, mas, foi surpresa o fato das flores de *G. chamissonis* apresentarem uma baixa concentração de açúcares no néctar, apesar de visitadas por abelhas de porte médio/grande e, paralelamente, as flores de *G. decipiens*, apresentarem néctar com uma maior concentração de açúcares, consumido principalmente por abelhas de pequeno porte, já que a produção diária de açúcar por flor está em geral correlacionada com o tamanho do corpo e a exigência energética dos polinizadores (Brown et al. 1978). Segundo Nepi (2007), a forma como o néctar se apresenta e o grau de exposição são muito significativos do ponto de vista funcional. Assim, a abertura da corola menor em *G. chamissonis* pode ajudar a restringir grandes taxas de evaporação do néctar, resultando em maior volume e menor concentração, diferente de *G. decipiens*, com corola bem aberta, com néctar exposto, que pode evaporar prontamente, resultando em menor volume e maior concentração.

Nas espécies aqui estudadas, abelhas, beija-flores, borboletas, mariposas, vespas e coleópteros foram os visitantes florais registrados, embora abelhas e beija-flores tenham se destacado como principais polinizadores, enquanto borboletas e mariposas tenham frequentemente se comportado como polinizadores ocasionais. A polinização por lepidópteros diurnos foi importante apenas em *Gaylussacia densa*, embora abelhas de médio e grande porte tenham sido os principais polinizadores da espécie. Vale dizer que visitas realizadas por borboletas e outros insetos que não abelhas são raras para a família no neotrópico (Luteyn 2002), mas ver Moreira et al. (2017).

Agarista eucalyptoides, *A. ericoides*, *Gaylussacia decipiens*, *G. densa* e *G. chamissonis*, que apresentam flores brancas a branco-esverdeadas, campanuladas ou tubulares e perfumadas (salvo *G. decipiens*) foram polinizadas principalmente por abelhas, enquanto *Agarista hispidula* e *Gaultheria eriophylla*, cujas flores são vermelhas ou rosas com sépalas vívidas alaranjadas, inodoras, tubulares a urceoladas foram polinizadas por beija-flores. Além das abelhas, *Gaylussacia densa* e *Agarista eucalyptoides* foram polinizadas ainda por borboletas, beija-flor, mariposas noturnas e esfingídeos. Dados de espécies dos gêneros *Agarista*, *Gaylussacia* e *Gaultheria* brasileiros, além de outras espécies neotropicais de diferentes regiões, também fornecem apoio à essa relação entre a morfologia floral e a polinização por abelhas ou beija-flores, principalmente (Melampy 1987, Luteyn

1995, Freitas et al. 2006, Navarro et al. 2008, Fuchs et al. 2010, Araújo et al. 2011, Chamorro & Nates-Parra, 2015). Nos campos rupestres, a polinização por insetos (principalmente por abelhas) representa cerca de 70% das espécies de plantas, enquanto as polinizadas por aves são representadas por 10 a 15% da diversidade de plantas polinizadas por animais (Jacobi & Carmo 2011, Carstensen et al. 2014).

De acordo com Luteyn (2002), o tamanho das flores e a posição do ovário também foram consideradas características importantes para sugerir polinizadores das espécies de Ericaceae neotropicais. Assim, espécies com ovário súpero, flores menores que 10 mm e corola branca urceolada seriam polinizadas primariamente por abelhas, enquanto que espécies com ovário ínfero, flores maiores que 10 mm e coloração vermelha a alaranjada, pertencentes à tribo Vaccinieae, seriam polinizadas por beija-flores. Os atributos relacionados à posição do ovário e ao tamanho da flor, propostos para indicar a melitofilia ou ornitofilia, não foram confirmados e, portanto, não definem os polinizadores. Das Ericaceae estudadas, foram observadas tanto espécies com ovário súpero polinizadas por beija-flores quanto espécies com ovário ínfero polinizadas por abelhas; além disso, flores maiores que 10 mm foram polinizadas por abelhas e flores menores que 10 mm foram polinizadas por abelhas e por beija-flores. Nossos resultados confirmam as observações de outros autores (Navarro 1999, Freitas et al. 2006, Fuchs et al. 2010, Araújo et al. 2011).

O grau de generalização e especialização dos sistemas de polinização tem sido discutido intensamente (Waser et al. 1996, Aguilar et al. 2015, Ollerton et al. 2015, Britto et al. 2017). A utilização de síndromes de polinização como ferramenta para predizer o principal polinizador de plantas tem sido questionada por alguns autores (Waser et al. 1996, Ollerton et al. 2009), embora outros tenham constatado que as síndromes podem prever o grupo de polinizadores mais eficaz (Rosas-Guerrero et al. 2014) ou, em alguns casos, o grupo de polinizadores secundários que correspondem aos polinizadores ancestrais (Ollerton et al. 2015).

Em nosso estudo, ao comparar as espécies de Ericaceae entre si, algumas apresentaram sistemas de polinização especialista (abelhas ou beija-flores) e outras generalista (abelhas, borboletas, mariposas, esfingídeos, beija-flores). Acerca da classificação das plantas em generalistas ou especialistas, Ollerton et al. (2007) propõem interpretar os sistemas de polinização a partir de três bases diferentes: ecológica (número efetivo de polinizadores com as quais a planta interage, ou seja, quantas espécies de polinizadores estão envolvidas na relação); funcional (diversidade de polinizadores que

atuam em uma planta em um nível taxonômico mais elevado, por exemplo, a nível de família ou um nível superior) e fenotípica (refere-se às adaptações exibidas pela flor).

Agarista ericoides, *A. hispidula* e *Gaultheria eriophylla* exibiram sistema de polinização com especialização funcional e fenotípica. *Agarista ericoides* apresenta flores brancas, urceoladas tubulares, perfumadas, com antese diurna, pólen e néctar como recursos, este mais concentrado. Essa espécie foi principalmente visitada por abelhas médias/grandes, como *Bombus brasiliensis* e, sobretudo, *Bombus morio*; raríssimas vezes observada a polinização por lepidópteros diurnos ou por pequenas abelhas, considerados polinizadores ocasionais. Assim, as observações apontam características típicas para uma especialização melitófila, mais direcionada ao grupo funcional das abelhas médias/grandes. *Agarista hispidula* e *Gaultheria eriophylla* apresentam flores vermelhas ou rosas com sépalas alaranjadas, tubulares a urceoladas, inodoras, com antese diurna e néctar como recurso. Essas espécies foram polinizadas exclusivamente por beija-flores, apontando para sistemas de polinização ornitófilo. Tanto os beija-flores, polinizadores de *Agarista hispidula*, assim como as abelhas maiores e mais robustas, como *Bombus morio* e *Bombus brasiliensis*, polinizadoras de *Agarista ericoides* devem ter grande importância para a produção de frutos por estas espécies, uma vez que elas apresentam sistema reprodutivo autoincompatível, sendo dependentes de polinizações cruzadas intraespecíficas (vide capítulo 3). De um modo geral, em habitats imprevisíveis, os beija-flores e as abelhas de grande porte se adequam melhor a condições ambientais variáveis, podendo transportar grandes quantidades de pólen a longas distâncias (Buzato et al. 2000, Ramalho 2004, Viana & Kleinert 2006).

Todas as demais espécies exibiram tendência a uma polinização mais generalista. As flores são brancas, em geral perfumadas, com corolas campanuladas (em *G. chamissonis* e *G. decipiens*) ou urceoladas (em *G. densa* e *Agarista eucalyptoides*), atrativas para diversos grupos de visitantes. A polinização das três espécies de *Gaylussacia* apresentou generalização funcional e ecológica, já que as flores receberam visitas de uma variedade de potenciais polinizadores, principalmente, abelhas (de porte médio/grande em *G. chamissonis* e *G. densa* e de pequeno porte em *G. decipiens*), mas também borboletas e um esfingídeo diurno. Pelo menos para *G. chamissonis* e *G. decipiens* as corolas das flores não excluem visitantes e o néctar é de fácil acesso, de modo que a polinização também pode ser interpretada como generalista fenotípica. Segundo a teoria de OCBIL (ver Hopper 2009), os campos rupestres são considerados ambientes antigos, estáveis climaticamente e inférteis, o que impõe individualmente aos organismos fortes pressões seletivas a respeito de

estratégias de sobrevivência (Fernandes 2016), e que se alinha à ideia de uma menor previsibilidade na disponibilidade de polinizadores (Aizen & Feinsinger 1994, Kearns et al. 1998). Assim, a polinização mais generalista pode trazer vantagem para o sucesso reprodutivo. Os traços florais menos restritivos dessas espécies irão permitir a transferência de pólen por diversas espécies de polinizadores presentes na área (Navarro et al. 2007, 2008), estabelecendo um sistema de polinização mais generalista do ponto de vista ecológico. Salienta-se que em plantas com um sistema de polinização generalista, nem todos os visitantes contribuirão igualmente para o sucesso reprodutivo das plantas, porque esses visitantes podem variar em frequência e eficácia (Stebbins 1970). Dessa forma, outros estudos experimentais que abordem não somente a frequência, mas também a eficácia dos polinizadores, seriam promissores.

A polinização generalista de *Agarista eucalyptoides* envolve polinizadores diurnos e noturnos. Esta espécie apresentou a maior concentração de néctar dentre as espécies estudadas, com características muito semelhantes para os dois períodos avaliados. A espécie é visitada por diferentes grupos funcionais de polinizadores, sendo eles abelhas pequenas e médias/grandes, borboletas e beija-flor no período diurno, e mariposas, no noturno. Todavia, abelhas são responsáveis pelo maior número de visitas às flores. As características florais em *A. eucalyptoides* como a corola branca, um néctar mais concentrado, o odor forte adocicado, além da grande visitação por abelhas podem ser consistentes para refletir um sistema de polinização melitófilo, embora a espécie também seja visitada por lepidópteros no período noturno. Estudos adicionais são necessários para avaliar a efetividade desses dois grupos de polinizadores no sucesso reprodutivo da espécie. Moreira et al. (2019), ao estudarem a polinização em *A. revoluta*, espécie também com antese diurna e noturna, visitada durante o dia por abelhas e durante a noite por mariposas, sugeriram que a baixa concentração do néctar, o maior volume de néctar durante a noite, somados aos demais atributos florais da espécie podem ser interpretados como adaptações às mariposas noturnas, polinizadores com maior efetividade na produção de frutos e sementes, fato que, ainda que não testados, aparentemente não se aplica aos resultados obtidos para *A. eucalyptoides*.

Para *Agarista oleifolia*, apenas foram registradas duas visitas de lepidópteros diurnos. Para essa mesma espécie, na Serra da Bocaina, também foi verificada uma baixa visitação, apenas uma visita de *Bombus atratus* (Freitas et al. 2006). Moreira et al. (2017) afirmam que muitos estudos em Ericaceae podem ter negligenciado possíveis polinizadores noturnos, sobretudo em espécies que apresentam flores esbranquiçadas e perfumadas, uma

vez que as observações se concentram apenas durante o dia. As flores brancas e perfumadas de *A. oleifolia* podem indicar a ocorrência de polinização noturna, mas, para esta espécie não foi possível avaliar as visitas noturnas, tanto pela dificuldade logística quanto pela baixa quantidade de flores na área de estudo.

Nossos resultados indicaram sistemas de polinização com diferentes graus de especialização e generalização nas Ericaceae de campos rupestres. *Agarista ericoides*, *Agarista hispidula* e *Gaultheria eriophylla* apresentaram correlação entre os traços florais e o tipo de polinizador, principalmente relacionada à polinização melitófila ou ornitófila, ou seja, as flores que aparentavam ser fenotipicamente especializadas também foram mais especializadas funcional e ecologicamente de acordo com sua forma e biologia floral. Por outro lado, *Agarista eucalyptoides*, *Gaylussacia chamissonis*, *Gaylussacia decipiens* e *Gaylussacia densa*, espécies que possuem flores que pareciam fenotipicamente especializadas implicaram sistema de polinização mais generalista, atraindo e sendo polinizadas por uma diversidade de polinizadores.

Por estarem em um ambiente que possui restrições intrínsecas, uma das hipóteses a ser levantada é que as pressões exercidas pelas condições ambientais dos campos rupestres podem estar sendo mais determinantes para os sistemas de polinização em Ericaceae do que os atributos morfológicos de suas flores. Como é sabido, em habitats de altas altitudes e com condições adversas, beija-flores e abelhas de grande porte são importantes polinizadores, os quais foram atrelados às espécies mais especializadas, enquanto que a polinização mais generalista, presente nas demais espécies, traz a vantagem da transferência de pólen pela diversidade de polinizadores disponíveis no ambiente, mitigando os efeitos relacionados à limitação nos serviços de polinização devido à escassez de vetores de pólen e às flutuações dos polinizadores mais efetivos.

5. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

Aguilar, R.; Martén-Rodríguez, S.; Avila-Sakar, G.; Ashworth, L.; Lopeazaraiza-Mikel, M.; Quesada, M. (2015). A global review of pollination syndromes: a response to Ollerton et al. 2015. **Journal of Pollination Ecology**, 17:126–128.

Aizen, M.A. & Feinsinger, P. (1994). Forest fragmentation, pollination, and plant reproduction in a Chaco dry forest, Argentina. **Ecology**, 75(2):330-351.

Anderson, G.J.; Bernardello, G.; Lopez, P.; Stuessy, T.F. & Crawford, D.J. (2000). Dioecy and wind pollination in *Pernettya rigida* (Ericaceae) of the Juan Fernández Islands **Botanical Journal of the Linnean Society**, 132:121-141.

Araújo, F.P.; Farias, Y.E.F.; Oliveira, P.E. (2011). Biologia floral e visitantes de *Gaylussacia brasiliensis* (Spr.) Meissner (Ericaceae) - uma espécie com anteras poricidas polinizada por beija-flores. **Acta Botanica Brasilica**, 25:387-394.

Benning, J. (2015). Odd for an Ericad: nocturnal pollination of *Lyonia lucida* (Ericaceae). **American Midland Naturalist**, 174:204-217.

Benites, V.M.; Schaefer, C.E.R.; Simas, F.N.B.; Santos, H.G. (2007). Soil associated with rock outcrops in the Brazilian mountain ranges Mantiqueira and Espinhaço. **Brazilian Journal of Botany**, 30:569– 577.

Brito, V.L.; Rech, A.R.; Ollerton, J. & Sazima, M. (2017). Nectar production, reproductive success and the evolution of generalised pollination within a specialised pollenrewarding plant family: a case study using *Miconia theizans*. **Plant Systematics and Evolution**, 1–10.

Brown, J.H.; Calder, W.A. & Kodric-Brown, A. (1978). Correlates and consequences of body size in nectar-feeding birds. **American Zoologist**, 18:687–700.

Buzato, S.; Sazima, M.; Sazima, I. (2000). Hummingbird-pollinated floras at three Atlantic Forest sites. **Biotropica**, 32:824–841.

Carstensen, D.W.; Sabatino, M.; Trojelsgaard, K.; Morellato, L.P.C. (2014). Beta diversity of plant-pollinator networks and the spatial turnover of pairwise interactions. **PLoS One** 9:e112903.

Chamorro, F.J. & Nates-Parra, G. (2015). Floral and reproductive biology of *Vaccinium meridionale* (Ericaceae) in the Eastern Andes of Colombia. **Revista de Biología Tropical**, 63:1197–1212.

Copeland, H.F. (1943). A study, anatomical and taxonomic, of the genera of Rhododendroideae. **American Midland Naturalist**, 30:533–625.

Cutler, G.C.; Reeh, K.W.; Sproule, J.M. & Ramanaidu, K. (2012). Berry unexpected: nocturnal pollination of lowbush blueberry. **Canadian Journal of Plant Science**, 92:707–711.

Dafni, A.; Kevan, P.G. & Husband, B.C. (2005). **Practical Pollination Biology**. Cambridge, Ontario, Canada.

Demetrio, G.R.; Coelho, F.F. (2018). The role of soil conditions on *Leiothrix* (Eriocaulaceae) endemic species distribution and abundance on campos rupestres. **Flora**, 238:87–93.

Dogterom, M.; Winston, M.L. & Mukai, A. (2000). Effect of pollen load and size and source (self, outcross) on seed and fruit production in Highbush Blueberry cv. 'Bluecrop' (*Vaccinium corymbosum*; Ericaceae). **American Journal of Botany**, 87:1584-1591.

Faegri, G. & Van Der Pijl L. (1979). **The Principles of Pollination Ecology**. Third Revised Edition edn. Pergamon Press, London.

- Fenster, C.B.; Armbruster, S.; Wilson, P.; Dudash, M.R. & Thomson, J.D. (2004) Pollination syndromes and floral specialization. **Annual Review Evolution Systematics**, 35:375-403.
- Fernandes, G.W. (2016). (Ed.). **Ecology and Conservation of Moutaintop Grasslands in Brazil**. Switzerland: Springer International Publishing.
- Figueira, J.E.C.; Ribeiro, K.T.; Ribeiro, M.C.; Jacobi, C.M.; França, H.; Neves, A.C.O.; Conceição, A.A.; Mourão, F.A.; Souza, J.M.; Miranda, C.A.K. (2016). Fire in rupestrian grasslands: plant response and management. In: Fernandes, G.W. (Ed.), **Ecology and Conservation of Mountain-top Grasslands in Brasil**. Springer International, Switzerland, p. 415–448.
- Floyd, J.W. (2002). Phylogenetic and biogeographic patterns in *Gaylussacia* (Ericaceae) based on morphological, nuclear DNA, and chloroplast DNA variation. **Systematic Botany**, 27:99–115.
- Freitas, L.; Galetto, L.; Sazima, M. (2006). Pollination by hummingbirds and bees in eighth syntopic species and a putative hybrid of Ericaceae in Southeastern Brazil. **Plant Systematics and Evolution**, 258:46-61.
- Fuchs, E.J.; Ross-Ibarra, J.; Barrantes, G. (2010). Reproductive biology of *Macleania rupestris* (Ericaceae), a pollen-limited neotropical cloud-forest species in Costa Rica. **Journal of Tropical Ecology**, 26(3):351-354.
- Grant, V. (1981). **Plant speciation, 2nd edn**. Columbia University Press, New York.
- Hermann P.M. & Palser B.F. (2000). Stamen development in Ericaceae, I. Anther wall, microsporogenesis, inversion, and appendages. **American Journal of Botany**, 87:934-957.
- Hopper, Sd. (2009). OCBIL theory: towards an integrated understanding of the evolution, ecology and conservation of biodiversity on old, climatically buffered, infertile landscapes. **Plant and Soil**, 322:49–86.

- Inouye, D.W. (1980). The terminology of floral larceny. **Ecology**, 61:1251-1253.
- Jacobi, C.M.; Carmo, F.F. (2011). Life-forms, pollination and seed dispersal syndromes in plant communities on ironstone outcrops, SE Brazil. **Acta Botanica Brasilica**, 25:395–412.
- Jacquemart, A.L. & Thompson, J.D. (1996). Floral and pollination biology of three sympatric *Vaccinium* (Ericaceae) species in the Upper Ardennes, Belgium. **Canadian Journal of Botany**, 74(2):210-221.
- Johnson, S.D. (2006) Pollinator-driven speciation in plants. In: Harder LD, Barrett SCH (eds) **The ecology and evolution of flowers**. Oxford University Press, Oxford, UK, p. 296–306.
- Johnson, K.A.; McQuillan, P.B. & Kirkpatrick, J.B. (2011). Nocturnal mammals, diurnal lizards, and the pollination ecology of the cryptic flowering *Acrotriche serrulata* (Ericaceae). **International Journal of Plant Sciences** 172:173-182.
- Kearns, C.A. & Inouye, D. (1993). **Techniques for pollinations biologists**. University press of Colorado, Colorado.
- Kearns, C.A.; Inouye, D.W.; Waser, N.M. (1998). Endangered mutualisms: the conservation of plant-pollinator interactions. **Annual review of ecology and systematics**, 83-112.
- Knight, T.M.; Steets, J.A.; Vamosi, J.C.; Mazer, S.J.; Burd, M.; Campbell, D.R.; Dudash, M.R.; Johnston, M.O.; Mitchell, R.J. & Ashman, T.L. (2005). Pollen limitation of plant reproduction: pattern and process. **Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics**, 36:467-497.

- Luteyn, J.L. (1989). Speciation and diversity of Ericaceae in neotropical montane vegetation. In: Holm-Nielsen L. B., Nielsen I. C., Balslev H. (eds.) **Tropical forests: botanical dynamics, speciation and diversity**, 297–310.
- Luteyn, J.L. (1995). Gaultheria Linnaeus. In: Luteyn J. L. (ed.) **Flora Neotropica 66: Ericaceae, Part II, The superior-ovaryed genera**, 384–488.
- Luteyn, J.L. (2002). Diversity, adaptation and endemism in Neotropical Ericaceae: biogeographical patterns in the Vaccinieae. **The Botanical Review** 68:55-87.
- Melampy, M.N. (1987). Flowering phenology, pollen flow and fruit production in the Andean shrub *Befaria resinosa*. **Oecologia**, 73:293–300.
- Middleton, D. (1991). Ecology, reproductive biology and hybridization in *Gaultheria* L. **Edinburgh Journal of Botany** 48:81-89.
- Miyake, T. & Yahara, T. (1999). Theoretical evaluation of pollen transfer by nocturnal and diurnal pollinators: When should a flower open? **Oikos**, 86:233-240.
- Moreira, M.M.; Miranda, A.S.; de Lima, H.A. (2017). *Agarista revoluta* (Ericaceae): a generalist plant with self-compatible and self-incompatible individuals. **Flora**, 234:7–14.
- Moreira, M.M.; Miranda, A.S.; De Sa-Haiad, B.; Santiago-Fernandes, L.R.; De Lima, H.A. (2019). Diurnal versus nocturnal pollinators and the effect of anthesis onset on the reproductive success of *Agarista revoluta* (Ericaceae). **Plant Systematics and Evolution**, 305(5):375-384.
- Navarro, L. (1999). Pollination ecology and effect of nectar removal in *Macleania bullata* (Ericaceae). **Biotropica**, 31:618–625.
- Navarro, L. (2001). Reproductive biology and effect of nectar robbing on fruit production in *Macleania bullata* (Ericaceae). **Plant Ecology**, 152:59–65.

Navarro, L.; Ayensa, G. & Guitián, P. (2007). Adaptation of floral traits and mating system to pollinator unpredictability: the case of *Disterigma stereophyllum* (Ericaceae) in southwestern Colombia. **Plant Systematics and Evolution** 266:165-174.

Navarro, L.; Ayensa, G.; Guitián, P. (2008). Pollination ecology of *Disterigma stereophyllum* (Ericaceae) in south-western Colombia. **Plant biology**, 10:512-518.

Nepi, M. (2007). Nectary structure and ultrastructure. In: **Nectaries and Nectar** (eds. Nicolson SW, Nepi M & Pacini E). Springer Netherlands, p. 395.

Ollerton, J.; Killick, A.; Lamborn, E.; Watts, S. & Whiston, M. (2007). Multiple meanings and modes: on the many ways to be a generalist flower. **Taxon**, 56:717-728.

Ollerton, J.; Alarcón, R.; Waser, N.M.; Price, M.V.; Watts, S.; Cranmer, L.; Hingston, A.; Peter, C.I. & Rotenberry, J. (2009). A global test of the pollination syndrome hypothesis. **Annals of Botany**, 103:1471-1480.

Ollerton, J.; Rech, A.R.; Waser, N.M.; Price, M.V. (2015). Using the literature to test pollination syndromes—some methodological cautions. **Journal of Pollination Ecology**, 16:119–125.

Pacini, E.; Nepi, M. & Vesprini, J.L. (2003). Nectar biodiversity: a short review. **Plant Systematics and Evolution**, 238:7-21.

Phillips, R.D.; Hopper, S.D.; Dixon, K.W. (2009). Pollination ecology, floral evolution and the possible impact of climate change in the Southwest Australian Biodiversity Hotspot. **Philosophical Transactions: Biological Sciences**, 365(1539):517–528.

Ramalho, M. (2004). Stingless bees and mass flowering trees in the canopy of atlantic Forest: a tight relationship. **Acta Botanica Brasilica**, 18:37–47.

Rathcke, B.J. (2003). Floral longevity and reproductive assurance: seasonal patterns and an experimental test with *Kalmia latifolia* (Ericaceae). **American Journal of Botany**, 90:1328-1332.

Rosas-Guerrero, V.; Aguilar, R.; Marten-Rodríguez, S.; Ashworth, L.; Lopezaraiza-Mikel, M.; Bastida, M.J. & Quesada, M. (2014). A quantitative review of pollination syndromes: do floral traits predict effective pollinators? **Ecology Letters**, 17:400.

Schaefer, C.E.; Corrêa, G.R.; Candido, H.G.; Arruda, D.M.; Nunes, J.A.; Araújo, R.W.; Rodrigues, P.M.S.; Filho, E.I.F.; Pereira, A.F.S.; Brandão, P.C.; Neri, A.V. (2016). The physical environment of rupestrian grasslands (Campos Rupestres) in Brazil: geological, geomorphological and pedological characteristics, and interplays. In: Fernandes, G.W. (Ed.), **Ecology and Conservation of Mountaintop Grasslands in Brazil, Chapter 2**. Springer International Publishing, New York, p. 15–53.

Schiestl, F.P. & Johnson, S.D. (2013). Pollinator-mediated evolution of floral signals. **Trends in Ecology & Evolution**, 28:307-315.

Schneemilch, M.; Williams, C. & Kokkinn, M. (2011). Floral visitation in the Australian native shrub genus *Acrotriche* R.Br (Ericaceae): an abundance of ants (Formicidae). **Australian Journal of Entomology**, 50:130-138.

Silveira, F.A.; Negreiros, D.; Barbosa, N.P.; Buisson, E.; Carmo, F.F.; Carstensen, D.W. & Lambers, H. (2016). Ecology and evolution of plant diversity in the endangered campo rupestre: a neglected conservation priority. **Plant and Soil**, 403(1-2):129-152.

Stebbins, G.L. (1970). Adaptive radiation of reproductive characteristics in angiosperms, I: pollination mechanisms. **Annual Review of Ecology and Systematics**, 1:307-326.

Stevens, P.F. (1995) Familial and infrafamilial relationships. In: **Flora Neotropica 66: Ericaceae, Part II, The superior-ovary genera**. The New York Botanical Garden, New York, 1–12.

Stiles, F.G. (1981). Geographical aspects of bird-flower coevolution, with particular reference to Central America. **Annals of the Missouri Botanical Garden** 68:323–351.

Turner, R.C.; Midgley, J.J.; Barnard, P.; Simmons, R.E. & Johnson, S.D. (2012). Experimental evidence for bird pollination and corolla damage by ants in the short-tubed flowers of *Erica halicacaba* (Ericaceae). **South African Journal of Botany**, 79:25-31.

Viana, B.F. & Kleinert, A.M.P. (2006). Structure of bee-flower system in the coastal sand dune of Abaeté, northeastern Brazil. **Revista Brasileira de Entomologia**, 50:53–63.

Vogel, S. (1990). **The role of scent glands in pollination: On the structure and function of osmophores**. Amerind vxi, New Delhi.

Waser, N.M.; Chittka, L.; Price, M.V.; Williams, N.M. & Ollerton, J. (1996). Generalization in pollination systems, and why it matters. **Ecology**, 77:1043-1060.

Webb, C.J. & Lloyd, D.G. (1986). The Avoidance of Interference between the Presentation of Pollen and Stigmas in Angiosperms II. Herkogamy. **New Zealand Journal of Botany**, 24:163-178.

Wolff, D.; Braun, M. & Liede, S. (2003). Nocturnal versus diurnal pollination success in *Insertia laevis* (Rubiaceae): A sphingophilous plant visited by hummingbirds. **Plant biology**, 5:71-78.

CAPÍTULO 3

**BIOLOGIA REPRODUTIVA EM TRÊS ESPÉCIES DE *Agarista*
(ERICACEAE) DO SUDESTE DO BRASIL**

1. INTRODUÇÃO

O sucesso reprodutivo a partir de autopolinizações e polinizações cruzadas, a influência da biologia floral e do comportamento dos visitantes florais sobre as taxas de autofertilização e de fertilização cruzada e sobre a produção e a qualidade de sementes constituem eventos de interesse nos estudos de reprodução das Angiospermas. Desde Darwin (1877), sabe-se que, apesar de importantes vantagens potenciais associadas à autofertilização, muitas espécies de plantas com flores exibem diversas adaptações estruturais, fisiológicas e ecológicas que favorecem o cruzamento, entre elas a dependência de vetores bióticos de pólen, a ocorrência de flores conspícuas, a separação temporal (dicogamia) e/ou espacial (hercogamia) das estruturas reprodutivas e a presença de um sistema de autoincompatibilidade (Raduski et al. 2010).

A autoincompatibilidade (SI) é o mecanismo mais comum e filogeneticamente mais difundido para evitar a autofertilização em plantas cossexuais (De Nettancourt 1997), prevenindo a autofertilização através de processos normais e por gametas viáveis, com base na similaridade genética dos mesmos (Franklin-Tong 2008). Aproximadamente 50% das espécies de mais de 100 famílias de angiospermas apresentam algum dos mecanismos de autoincompatibilidade (Igic et al. 2008), os quais têm um aspecto em comum: manter uma alta taxa de heterozigose na população (Frankel & Galun 2012). Por outro lado, linhas de evidência independentes indicam que a mudança de SI para autocompatibilidade (SC) é uma das transições evolutivas mais frequentes em plantas com flores, atestando que mutações que conferem autofertilidade frequentemente surgem em populações naturais (Stebbins 1974, Igic et al. 2008, Barrett 2010). Um amplo levantamento dos fatores correlacionados com a limitação do pólen em angiospermas revelou que espécies autoincompatíveis apresentam significativamente mais limitação polínica do que aquelas que são autocompatíveis e que essa associação se mantém em espécies com diferentes histórias de vida (Larson & Barrett 2000, Knight et al. 2005), sugerindo que a limitação polínica possa ser uma condição relativamente favorável para a invasão de mutações para autofertilidade.

Ericaceae é uma grande família cosmopolita, representada por cerca de 4.000 espécies em 125 gêneros, e encontra-se amplamente distribuída em áreas temperadas e subárticas, e em áreas tropicais, frequentemente em altas elevações (Fang et al. 2007). A região Neotropical é o centro de diversidade e endemismo da família (Luteyn 2002), onde estão representados 46 gêneros, sendo 70% endêmicos, e aproximadamente 800 espécies,

cerca de 94% endêmicas (Luteyn 2002). Em geral as ericáceas ocorrem em ambientes montanhosos, frios, abertos e úmidos (Luteyn 1989), mas também algumas espécies podem ser encontradas no nível do mar, em áreas de restinga. No Brasil, *Agarista* G. Don ex G. Don e *Gaylussacia* Kunth são os gêneros com maior diversidade de espécies (Souza & Lorenzi 2012, BFG 2015).

Luteyn (2002) assinala que o fato de muitas espécies de ericáceas apresentarem uma alta densidade de flores e produzirem frutos abundantes sugere que muitas possam ser autocompatíveis. Os estudos realizados tanto na região temperada, envolvendo espécies de *Gaultheria* (Reader 1977, Mirick & Quinn 1981), *Vaccinium* (Jacquemart & Thompson 1996, Pereira 2008), *Rhododendron* (Escaravage et al. 1997), quanto no neotrópico, envolvendo espécies de *Befaria* (Melampy 1987), *Gaultheria* (Middleton 1991), *Gaylussacia* (Araújo et al. 2011) e *Vaccinium* (Chamorro & Nates-Parra 2015), mostram que a autocompatibilidade parece ser bem estabelecida para a família. Por outro lado, casos de autoincompatibilidade em *Macleania bullata* (Navarro 1999, 2001), *Erica* spp. (Arendse et al. 2021) e *Acrotriche serrulata* (Schneemilch & Steggle 2010) já foram relatados.

De um modo geral, a presença de um sistema de autoincompatibilidade (SI) há muito vem sendo interpretada com base em classificações discretas, muitas vezes binárias, ou seja, espécies com SI não são autoférteis enquanto aquelas que não possuem SI são autoférteis (Goodwillie et al. 2005). No entanto, está se tornando cada vez mais claro que há variação na autofertilidade tanto dentro como entre populações de espécies com SI, podendo esta variação ser decorrente de mutações que conferem autofertilidade parcial ou completa (Good-Avila et al. 2008). Recentemente, foi registrado para *Agarista revoluta*, ericácea típica de restinga do sudeste brasileiro, limitação polínica e presença de sistema autocompatível e autoincompatível entre os indivíduos de uma mesma área, numa proporção de 6:10, respectivamente, nos experimentos de produção de frutos a partir de autopolinizações controladas (Moreira et al. 2017). Jacquemart & Thompson (1996) também registraram limitação polínica e autocompatibilidade parcial, incluindo alguma habilidade para autopolinização espontânea, para três espécies de *Vaccinium*, em área florestal na Bélgica.

Agarista eucalyptoides (Cham. & Schltdl.) G. Don, *Agarista ericoides* Taub. e *Agarista hispidula* (DC.) Hook. ex Nied. ocorrem nos campos rupestres da Serra do Ibitipoca, MG. Este complexo de vegetação é endêmico do Brasil, geralmente restrito a altitudes de 900 a mais de 2.000 m, constituindo a vegetação aberta mais antiga do leste da

América do Sul, com grande diversidade e alta taxa de endemismo (Alves et al. 2014, Silveira et al. 2016). Nos campos rupestres, as comunidades vegetais encontram-se adaptadas à heterogeneidade da paisagem de montanhas e apresentam níveis variados de tolerância às restrições ambientais e fatores do solo (Negreiros et al. 2014, Fernandes 2016), tais como baixa disponibilidade de nutrientes, solos ácidos e rasos, arenosos e com baixa capacidade de retenção de água (Benites et al. 2007, Schaefer et al. 2016).

A megadiversidade presente nos campos rupestres, a escassez de estudos reprodutivos de suas espécies nativas e a oportunidade de avaliar o sistema de autoincompatibilidade em três espécies de *Agarista*, possivelmente polimórficas para essa característica, são aspectos que incentivaram a pesquisa aqui proposta.

Este trabalho teve por objetivo estudar o sistema reprodutivo em *Agarista eucalyptoides*, *Agarista ericoides* e *Agarista hispidula*, ocorrentes na Serra do Ibitipoca, Minas Gerais, abordando as seguintes questões: (i) as espécies possuem sistema reprodutivo autocompatível, como a maioria dos representantes de Ericaceae? (ii) há produção de frutos por autogamia? (iii) indivíduos variam quanto ao índice de autoincompatibilidade, a ponto de haver indivíduos autocompatíveis e indivíduos autoincompatíveis nas populações estudadas? (iv) no caso de ocorrer polimorfismo para autoincompatibilidade, a ocorrência de limitação polínica pode sugerir uma condição favorecedora desse polimorfismo?

2. MATERIAL E MÉTODOS

2.1. Área de estudo

O estudo foi realizado em área de vegetação de campo rupestre, no Parque Estadual do Ibitipoca (PEI), localizado na região 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).

2.2 Biologia floral

Para a análise das flores em campo, foram consideradas as seguintes características florais: forma e principal cor da corola, recursos florais, período de antese e presença de odor. Em *Agarista hispidula*, para investigar a presença de hercogamia, foi avaliado um conjunto de 150 flores em 5 indivíduos (n= 30 flores/ indivíduo). Para tal, as flores foram coletadas ao acaso e analisadas sob microscópio estereoscópio no laboratório do Centro de Pesquisas do Parque Estadual do Ibitipoca (PEI), MG.

2.3. Sistema reprodutivo

Para o estudo do sistema reprodutivo foram utilizados experimentos de polinização manual, realizados em campo. Inflorescências contendo apenas botões florais foram previamente isoladas com sacos de “voil” e, dentro dos dois dias seguintes ao ensacamento, as flores recém abertas foram manualmente polinizadas e identificadas quanto ao tipo de experimento realizado, observando-se o limite de 2 a 3 flores manipuladas por inflorescência. Todas as flores não tratadas experimentalmente, bem como os botões que não iniciaram a antese foram removidos das inflorescências trabalhadas. As polinizações manuais foram realizadas com o auxílio de estilete, sempre pela manhã, em flores com até um dia de antese. Após os tratamentos, as inflorescências foram novamente isoladas até a senescência das flores ou o desenvolvimento dos frutos. Foram aplicados os seguintes tratamentos de polinização:

- A) Autopolinização espontânea: botões em pré-antese ensacados e não manipulados foram mantidos dessa forma;
- B) Autopolinização manual: flores em antese e com estigmas receptivos (úmidos) foram polinizadas com grãos de pólen transferidos da mesma flor;

- C) Polinização cruzada (xenogamia): flores em antese e com estigmas receptivos (úmidos) foram polinizadas com grãos de pólen transferidos de flor de outra planta, distante pelo menos 30 metros;
- D) Polinização natural (controle): flores em antese foram identificadas, marcadas e expostas ao ambiente (não ensacadas) para avaliar a produção de frutos por polinização natural.

Esses testes foram conduzidos em 11 diferentes indivíduos para *A. eucalyptoides*, 15 indivíduos para *A. ericoides* e 7 indivíduos para *A. hispidula*. Os resultados observados para os tratamentos foram computados para cada indivíduo de cada espécie. No total, foram manipuladas 150 flores para cada tratamento, exceto em *A. hispidula*, cujo número de flores manipuladas foi adequado à disponibilidade das mesmas no campo. A partir da proporção de frutos formados foi calculada a porcentagem de frutificação. As flores utilizadas nos quatro experimentos foram acompanhadas até a senescência das flores ou a maturação dos frutos.

A autoincompatibilidade foi avaliada através do cálculo do índice de autoincompatibilidade, ISI, (*sensu* Lloyd & Schoen 1992), calculado pela divisão da razão fruto/flor após o tratamento de autopolinização manual pela razão fruto/flor após o tratamento de polinização cruzada. Os indivíduos foram classificados como autocompatíveis (SC) se $ISI \geq 0,30$, e como autoincompatíveis (SI) se $ISI < 0,30$ (Ramirez & Brito 1990).

A classificação das espécies quanto à autogamia foi obtida pelo índice de autogamia (IAg) calculado através da divisão do percentual de frutos obtidos por autopolinizações espontâneas pelo percentual de frutos resultantes de autopolinizações manuais. Foram consideradas autogâmicas espécies onde o IAg foi maior do que 0.75 (Ruiz-Zapata & Arroyo 1978).

Para verificar a ocorrência de limitação polínica (LP) foi utilizado o índice de limitação polínica (ILP), proposto por Larson & Barrett (2000) e calculado a partir da fórmula $ILP = 1 - (F_c / F_{pc})$, onde F_c é a proporção de frutos formados pela polinização natural (Controle) e F_{pc} é a proporção de frutos formados pela polinização cruzada manual. Valores negativos ou menores ou iguais a 0.20 indicam ausência de LP, sendo a LP considerada extrema quando acima de 0.80 (Freitas et al. 2010).

3. RESULTADOS

As espécies estudadas apresentam flores tubulares, urceoladas, perfeitas, hercogâmicas e nectaríferas. As anteras são poricidas, mas o pólen é secundariamente apresentado sobre a superfície superior interna da corola. Apenas *Agarista hispidula* não possui flores odoríferas e, nesta espécie, 29% das flores (n= 44) não apresentaram hercogamia. A antese das flores é diurna, com exceção de *A. eucalyptoides* que apresentou antese diurna e noturna, e um odor mais forte à noite. *Agarista eucalyptoides* apresenta flores de cor branco-esverdeada, *A. ericoides* flores brancas e *A. hispidula* flores cor de rosa (para mais detalhes, vide capítulo 2). Os frutos produzidos pelas três espécies são cápsulas loculicidas, verdes quando juvenis e castanhas na maturidade, com muitas sementes castanho-amareladas, diminutas e dispersadas pelo vento.

Os resultados dos experimentos para avaliar o sistema de reprodução estão sumariados na Tabela 1. A produção de frutos nos experimentos de autopolinização espontânea foi rara e ocorreu apenas em *A. hispidula*, numa razão média, muito baixa, de 0,05. Dos 7 indivíduos testados, três produziram frutos por autogamia, em razões fruto/flor que não ultrapassaram 0,21 (Tabela 1).

O tratamento referente à polinização cruzada manual foi o mais bem sucedido em *A. eucalyptoides* e *A. hispidula*, cujas razões fruto/flor alcançaram 0,59 e 0,50, respectivamente. Nestas espécies as razões fruto/flor após a polinização natural foram mais baixas (0,18 e 0,23, respectivamente), em relação à polinização cruzada manual, acusando limitação polínica para ambas as espécies, não sendo considerada extrema em nenhum dos dois casos (Tabela 1). Em *Agarista ericoides* a razão fruto/flor após a polinização natural (0,77) foi superior à razão fruto/flor após a polinização cruzada manual (0,55), acusando a ausência de limitação polínica. Nas três espécies houve grande variação interindividual nas taxas de produção de frutos após a polinização cruzada manual, a saber: entre 0,1 e 1,0 para *A. ericoides* e *A. eucalyptoides*; e entre 0,29 e 0,63 para *A. hispidula*.

O tratamento referente à autopolinização manual revelou que as três espécies apresentam sistema reprodutivo autoincompatível, ou seja, com ISIs $\leq 0,30$ (Tabela 1). Para *A. ericoides*, quando calculado o ISI para cada indivíduo avaliado, todos foram considerados autoincompatíveis ($0,00 \leq \text{ISI} < 0,25$) (Tabela 1). No caso de *A. eucalyptoides*, apenas um indivíduo apresentou sistema autocompatível (ind. 6; ISI = 0,75) e, para os demais, o ISI variou de 0,00 a 0,17 (Tabela 1). Para *A. hispidula*, também apenas um dos sete indivíduos

avaliados, apresentou ISI para autocompatibilidade (ind. 7; ISI = 0,44), enquanto que para os demais, o ISI variou de 0,00 a 0,20 (Tabela 1).

Tabela 1. Experimentos relativos ao sistema de reprodução das espécies de *Agarista* do Parque Estadual do Ibitipoca (PEI), Minas Gerais, Brasil. ISI = Índice de autoincompatibilidade (SI = sistema autoincompatível; ILP = Índice de limitação polínica; LP = limitação polínica).

Tratamentos	Flores (n)	Frutos (n)	Razão fruto/flor Média *
<i>Agarista eucalyptoides</i> n = 11 indivíduos			
Polinização cruzada	110	65	0,59 (0,10 - 1,0)
Autopolinização manual	150	8	0,05 (0,0 - 0,30)
Autopolinização espontânea	150	0	0,00
Polinização natural	150	27	0,18 (0,0 - 0,40)
ISI = 0,08; (0,00 - 0,75) *; SI	ILP = 0,69; com LP		
<i>Agarista ericoides</i> n = 15 indivíduos			
Polinização cruzada	150	83	0,55 (0,10 - 1,0)
Autopolinização manual	150	6	0,04 (0,0 - 0,20)
Autopolinização espontânea	150	0	0,00
Polinização natural	150	116	0,77 (0,0 - 1,0)
ISI = 0,07; (0,00 - 0,25) *; SI	ILP = - 0,40; sem LP		
<i>Agarista hispidula</i> n = 07 indivíduos			
Polinização cruzada	72	36	0,50 (0,29 - 0,63)
Autopolinização manual	62	7	0,11 (0,0 - 0,28)
Autopolinização espontânea	127	6	0,05 (0,0 - 0,21)
Polinização natural	120	27	0,23 (0,10 - 0,30)
ISI = 0,22; (0,00 - 0,44) *; SI	ILP = 0,54; com LP		IAG = 0,45

*entre parênteses valores máximo e mínimo obtidos para os indivíduos avaliados.

4. DISCUSSÃO

A presença de sistemas de autoincompatibilidade, confirmada pelos índices de autoincompatibilidade obtidos a partir dos experimentos de polinização controlados, mostra que as três espécies são dependentes de xenogamia para a formação de frutos. Diversas características das flores das espécies estudadas são frequentemente associadas à promoção da polinização cruzada, como flores atrativas, presença de recurso floral, hercogamia, longevidade (Torres-Díaz et al. 2011, Arroyo et al. 2017). Nos Neotrópicos, as ericáceas ocorrem predominantemente em habitats úmidos e semiperturbados, em regiões montanhosas frias (Luteyn 1989). Luteyn (1989) sugere que a forte capacidade de colonização de muitas dessas espécies significa que elas devam ser autocompatíveis, o que difere do encontrado nas espécies que estudamos.

No entanto, apesar de apresentarem índices característicos de autoincompatibilidade ($ISIs < 0,3$), duas das três espécies estudadas (*A. eucalyptoides* e *A. hispidula*) apresentaram pelo menos um indivíduo autocompatível (SC) na população amostrada, e as três apresentaram indivíduos com alguma capacidade de produzir frutos por autopolinização manual. A presença de indivíduos SI e SC ou parcialmente SC na mesma população foi anteriormente registrada, em proporções maiores, para *A. revoluta*, em vegetação de restinga, sendo a espécie classificada por Moreira et al. (2017) como um caso de sistema misto de cruzamento. Casos desse tipo podem representar polimorfismo ou transição de sistemas SI para SC, mais comum do que a transição inversa (Goodwillie 1999, Iqic et al. 2008, Barrett 2010).

Sistemas reprodutivos autoincompatíveis, como os das espécies de *Agarista* estudadas, são altamente dependentes de algum vetor de pólen para o sucesso na produção de frutos e sementes. Embora indivíduos com algum grau de autocompatibilidade tenham sido identificados nas populações das espécies estudadas, apenas *A. hispidula* foi capaz de produzir frutos por autogamia (sem a intervenção de um vetor de pólen), embora o Índice de Autogamia (Lloyd & Shoen 1992) obtido ($IAg = 0,45$) não a caracterize como uma espécie autogâmica ($IAg > 0,75$), de acordo com Ruiz-Zapata & Arroyo (1978). Para todas as espécies estudadas foi constatada a presença de hercogamia de aproximação (vide capítulo 2), ou seja, as estruturas reprodutivas estão espacialmente separadas na flor e dispostas de forma que o estigma é contatado primeiro pelos polinizadores (Webb & Lloyd 1986, Freitas et al. 2006). A presença de hercogamia previne a transferência intrafloral de pólen,

favorecendo a polinização cruzada e reduzindo a interferência entre a deposição de pólen sobre o polinizador (função masculina) e a recepção de pólen pelo estigma (função feminina) (Webb & Lloyd 1986, Barrett 2002). Em *A. hispidula*, no entanto, a ausência de hercogamia em algumas flores e a parcial autocompatibilidade de alguns indivíduos concorrem para que haja algum sucesso na produção de frutos sem a ação de vetores de pólen. Os campos rupestres são considerados ambientes antigos, climaticamente estáveis e inférteis (teoria de OCBIL, veja Hopper 2009), o que impõe, individualmente aos organismos, fortes pressões seletivas a respeito de estratégias de sobrevivência (Fernandes 2016), e que se alinha à ideia de uma menor previsibilidade na disponibilidade de polinizadores (Aizen & Feinsinger 1994, Kearns et al. 1998). A possibilidade de produzir frutos e sementes por autogamia em *A. hispidula* pode representar uma estratégia de garantia reprodutiva, ou seja, de compensação por uma falha no recebimento de pólen cruzado (Goodwillie et al. 2005).

A seleção para garantia reprodutiva sob incerteza de polinização é a explicação mais comum para a autogamia em várias espécies de plantas (Wyatt 1988, Arroyo & Squeo 1990). No entanto, a vantagem da garantia reprodutiva por autogamia pode ficar comprometida pelos efeitos negativos da depressão por endogamia (Lande & Schemske 1985), que podem ser amplificados sob condições ambientais adversas (Armbruster & Reed 2005). Alguns estudos identificaram depressão endogâmica para ericáceas. Navarro (2001) constatou uma produção significativamente maior de frutos com pólen xenogâmico, em comparação à autopolinização e à polinização suplementar, para *Macleania bullata*. Não diferente, vários estudos com *Vaccinium* spp. evidenciaram que o número de sementes viáveis depende da quantidade e qualidade da fonte de pólen. Bell (1957) observou que em *V. angustifolium* Ait. var. *laevifolium*, 77,7% das sementes por baga eram imperfeitas e que bagas maiores tinham uma proporção muito maior de sementes perfeitas. Geralmente, o cruzamento maximiza a porcentagem de frutos, peso de baga, número de sementes por baga e peso de sementes (Guillaume & Jacquemart 1999, Hokanson & Hancock 2000, Nuortila et al. 2002). Ainda em *Vaccinium*, embora muitas espécies sejam autocompatíveis (Eck 1990), foi observado que quando os insetos polinizadores são excluídos ou mesmo após as autopolinizações manuais, as espécies produzem menos sementes, significando que a ocorrência de autogamia espontânea é muito baixa (MacKenzie 1994, Jacquemart & Thomson 1996, Hokanson & Hancock 2000) ou resulta em um alto nível de depressão precoce por endogamia (Raspé et al. 2004). Adicionalmente, Jaynes (1968) ao estudar 11 diferentes populações de *Kalmia latifolia* descobriu que a depressão por endogamia também se manifesta como uma redução

no crescimento em altura e na sobrevivência das plântulas, bem como no conjunto reduzido de sementes. Estudos envolvendo a ocorrência de depressão por endogamia nas espécies de *Agarista* são ainda necessários.

Dentre as três espécies estudadas, apenas *A. ericoides* não apresentou limitação polínica (LP). A presença de inúmeras inflorescências e de flores com numerosos óvulos, característicos do gênero *Agarista*, pode ter favorecido a ocorrência de LP (Knight et al. 2005, Freitas et al. 2010). Essa abundância no número de flores por indivíduo, embora potencialmente possa aumentar a atratividade e a disponibilidade de pólen, propicia que grande parte dos grãos de pólen seja transferida entre flores de um mesmo indivíduo, elevando um fluxo geitonogâmico e, muitas vezes, reduzindo a quantidade de sementes viáveis (Lloyd & Shoen 1992); em sendo as espécies autoincompatíveis, esse indicador se torna ainda mais crítico. Além disso, de acordo com Knight et al. (2005), existe uma correlação positiva entre o número de óvulos e a limitação polínica, concluindo-se que uma maior quantidade de óvulos é favorecida em ambientes de polinização altamente imprevisível. Isto é, um alto número de óvulos e/ou flores é uma condição adaptativa em ambientes estocásticos de polinização favorecendo o aumento das oportunidades não usuais e imprevisíveis de chegada de grandes cargas de pólen de alta qualidade, no estigma (Ashman et al. 2004).

A família a qual cada espécie pertence também é um fator relevante na ocorrência de LP, de acordo com Freitas et al. (2010). Para a família Ericaceae, no Brasil, há apenas dois registros que abordam a limitação polínica. O primeiro foi descrito no cerrado, para *Gaylussacia brasiliensis*, região Sudeste, Minas Gerais (Araújo et al. 2011), e o segundo para *Agarista revoluta*, em área de restinga, região Sudeste, Rio de Janeiro (Moreira et al. 2017). Este, portanto, é o terceiro registro de LP para as Ericaceae brasileiras e o primeiro dentro de ecossistema de campo rupestre, o qual atualmente faz parte do domínio Cerrado (Alves & Kolbek 1994, Alves et al. 2014, Silveira et al. 2016).

Alguns autores sugerem que em ambientes com condições restritivas, como os campos rupestres, a limitação polínica e a imprevisibilidade do polinizador também podem selecionar traços florais que aumentem a atração dos polinizadores existentes (Aizen & Feinsinger 1994, Kearns et al. 1998, Knight et al., 2005), amortecendo as flutuações no ambiente de polinização (Martén-Rodríguez & Fenster, 2010). *Agarista hispidula* possui traços florais típicos de polinização ornitófila (flores inodoras, tubulares urceoladas, pêndulas, com cor vermelho vívido, néctar abundante e diluído), com visitas exclusivas de

beija-flores (capítulo 2), sugerindo uma forte pressão seletiva favorecendo a especialização na polinização (Schemske & Bradshaw 1999). Em *Agarista ericoides*, as flores também apresentam atributos típicos de uma especialização, neste caso para melitofilia (ver Faegri & van der Pijl 1979); esses atributos também foram assinalados para outras espécies de Ericaceae polinizadas por abelhas em ambientes altos e úmidos (Luteyn 1989, 2002): flores urceoladas tubulares, alvas, diurnas, perfumadas, tendo pólen e néctar como recursos. De acordo com as observações *in loco*, a espécie foi frequentemente visitada por abelhas robustas (capítulo 2). Em dois estudos com outras espécies de Ericaceae do Sudeste do Brasil, um realizado em Floresta de Altitude na Serra da Bocaina, RJ (Freitas et al. 2006) e o outro na borda de uma ilha de mata de galeria em Minas Gerais (Araújo et al. 2011), também foram registrados sistemas de polinização especializados, tendo himenópteras (abelhas e vespas) ou beija-flores como principais polinizadores.

Por outro lado, em *Agarista eucalyptoides*, as flores branco-esverdeadas, urceoladas tubulares, perfumadas, tendo pólen e néctar como recursos apresentaram antese diurna e noturna, possibilitando visitas de diferentes guildas de polinizadores diurnos (abelhas pequenas, abelhas grandes, vespas e beija-flores) e noturnos (mariposas) (capítulo 2). Nesse caso, ao invés de especialização na polinização, o conjunto "misto" de atributos florais dessa espécie pode ser ligado a um sistema de polinização generalista, favorecendo a transferência de pólen por outros grupos funcionais de polinizadores presentes na área, ampliando as chances de polinização (Navarro et al. 2007, 2008; Moreira et al. 2017, 2019).

Nossos resultados ainda revelaram uma grande amplitude interindividual nos valores de produção de frutos a partir dos experimentos de polinização cruzada manual, principalmente em *A. ericoides* e *A. eucalyptoides* (razões fruto/flor entre 0,10 e 1,0). Moreira et al. (2017) também registraram esse padrão entre os indivíduos de *A. revoluta* em vegetação de restinga e sugeriram que tal fato poderia ser decorrente de uma baixa diversidade de alelos S na população estudada, promovendo uma limitação nos cruzamentos intercompatíveis (Busch & Schoen 2008).

Conclui-se que a flexibilidade de caracteres florais, levando a diferentes sistemas de polinização, combinada com variações envolvendo os sistemas reprodutivos certamente favorecem a capacidade dessas espécies em colonizar áreas perturbadas (Navarro et al. 2007). Não obstante, estudos futuros detalhados que abordem os sistemas de reprodução, as características florais e a polinização em diferentes espécies neotropicais de Ericaceae nos

ajudariam a melhor compreender em como e até que ponto essas características são responsáveis pelo sucesso reprodutivo em habitats montanos com condições adversas.

5. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Aizen, M.A. & Feinsinger, P. (1994). Forest fragmentation, pollination, and plant reproduction in a Chaco dry forest, Argentina. **Ecology**, 75(2):330-351.
- Alves, R.J.V. & Kolbek, J. (1994). Plant species endemism in savana vegetation on table mountains (Campo Rupestre) in Brazil. **Vegetatio**, 113:125–139.
- Alves, R.J.V.; Silva, N.G.; Oliveira, J.A.; Medeiros, D. (2014). Circumscribing campo rupestre megadiverse brazilian rocky montane savannas. **Brazilian Journal Biology**, 74:355–362.
- Araújo, F.P.; Farias, Y.E.F.; Oliveira, P.E. (2011). Biologia floral e visitantes de *Gaylussacia brasiliensis* (Spr.) Meissner (Ericaceae) - uma espécie com anteras poricidas polinizada por beija-flores. **Acta Botanica Brasilica**, 25:387-394.
- Arendse, B.; Johnson, S.D.; Van Der Niet, T.; Midgley, J.J. (2021). Breeding systems and pollen-ovule ratios in Erica species (Ericaceae) of the Cape Floristic Region. **International Journal of Plant Sciences**, 182(2):151-160.
- Armbruster, P. & Reed, D.H. (2005). Inbreeding depression in benign and stressful environments. **Heredity**, 95:235–242.
- Arroyo, M.T.K.; Pacheco, D.A.; Dudley, L.S. (2017). Functional role of long-lived flowers in preventing pollen limitation in a high elevation outcrossing species. **AoB Plants**, 9(6):plx050.
- Arroyo, M.T.K. & Squeo, F. (1990). Relationship between Plant Breeding Systems and Pollination. **Biological Approaches and Evolutionary Trends in Plants**. S. Kawano, 205-227.
- Ashman, T.-L.; Knight, T.M.; Steets, J.A.; Amarasekare, P.; Burd, M.; Campbell, D.R.; Dudash, M.R.; Johnston, M.O.; Mazer, S.J.; Mitchell, R.J.; Morgan, M.T.; Wilson W.G.

(2004). Pollen limitation of plant reproduction: ecological and evolutionary causes and consequences. **Ecology**, 85:2408-2421.

Barrett, S.C. (2010). Understanding plant reproductive diversity. **Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences**, 365:99–109.

Barrett, S.C. (2002). The evolution of plant sexual diversity. **Nature Reviews Genetics**, 3: 274–284.

Bell, H.P. (1957). The development of the blueberry seed. **Canadian Journal of Botany**, 35(2):139-150.

Benites, V.M.; Schaefer, C.E.R.; Simas, F.N.B.; Santos, H.G. (2007). Soil associated with rock outcrops in the Brazilian mountain ranges Mantiqueira and Espinhaço. **Brazilian Journal of Botany**, 30:569– 577.

BFG Brazilian Flora Group. (2015). Growing knowledge: an overview of Seed Plant diversity in Brazil. **Rodriguésia**, 66:1085-1113.

Busch, J.W. & Schoen, D.J. (2008). The evolution of self-incompatibility when mates are limiting. **Trends in plant science**, 13:128–136.

Chamorro, F.J. & Nates-Parra, G. (2015). Floral and reproductive biology of *Vaccinium meridionale* (Ericaceae) in the Eastern Andes of Colombia. **Revista de Biología Tropical**, 63:1197–1212.

Darwin, C.R. (1877). **The effects of cross and self fertilisation in the vegetable kingdom**. 2ª edição. London, John Murray, Ams PressInc.

De Nettancourt, D. (1997). Incompatibility in angiosperms. **Sexual Plant Reproduction**, 10(4):185-199.

Eck, P. (1990). **The American Cranberry**. New Brunswick: Rutgers University Press.

Escaravage, N.; Pornon, A.; Doche, B.; Till-Bottraud, I. (1997). Breeding system in an alpine species: *Rhododendron ferrugineum* L. (Ericaceae) in the French northern Alps. **Canadian Journal of Botany**, 75(5):736-743.

Faegri, G. & Van Der Pijl L. (1979). **The Principles of Pollination Ecology**. Third Revised Edition edn. Pergamon Press, London.

Fernandes, G.W. (2016). (Ed.). **Ecology and Conservation of Moutaintop Grasslands in Brazil**. Switzerland: Springer International Publishing.

Frankel, R. & Galun, E. (2012). **Pollination mechanisms, reproduction and plant breeding**. Springer Science & Business Media.

Franklin-Tong, V.E. (2008). Self-incompatibility in flowering plants. **Evolution, diversity, and mechanisms**, 305.

Freitas, L.; Galetto, L.; Sazima, M. (2006). Pollination by hummingbirds and bees in eight syntopic species and a putative hybrid of Ericaceae in Southeastern Brazil. **Plant Systematics and Evolution**, 258:46-61.

Freitas, L.; Wolowski, M.; Sigiliano, M.I. (2010). Ocorrência de limitação polínica em plantas da Mata Atlântica. **Oecologia Australis**, 14:251-265. 2010.

Good-Avila, S.V.; Mena-Alí, J.I.; Stephenson, A.G. (2008). Genetic and Environmental Causes and Evolutionary Consequences of Variations in Self-Fertility in Self Incompatible Species. In: V.E. Franklin-Tong (Ed). **Self-incompatibility in flowering plants**. Springer, Berlin, Heidelberg, p.33-51.

Goodwillie, C. (1999). Multiple origins of self-compatibility in *Linanthus* Section *Leptosiphon* (Polemoniaceae): Phylogenetic evidence from internal-transcribed-spacer sequence data. **Evolution**, 53:1387–1395.

Goodwillie, C.; Kalisz, S.; Eckert, C.G. (2005). The evolutionary enigma of mixed mating systems in plants: Occurrence, theo-retical explanations, and empirical evidence. **Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics**, 36:47–79.

Guillaume, P. & Jacquemart, A.-L. (1999). Early-inbreeding depression in *Vaccinium myrtillus* and *V. vitis-idaea*. **Protoplasma**, 208:107-114.

Hokanson, K. & Hancock, J. (2000). Early-acting inbreeding depression in three species of *Vaccinium* (*Ericaceae*). **Sexual Plant Reproduction**, 13:145-150.

Hopper, Sd. (2009). OCBIL theory: towards an integrated understanding of the evolution, ecology and conservation of biodiversity on old, climatically buffered, infertile landscapes. **Plant and Soil**, 322:49–86.

Igic, B.; Lande, R.; Kohn, J.R. (2008). Loss of self-incompatibility and its evolutionary consequences. **International Journal of Plant Sciences**, 169(1):93-104.

Jacquemart, A.L. & Thompson, J.D. (1996). Floral and pollination biology of three sympatric *Vaccinium* (*Ericaceae*) species in the Upper Ardennes, Belgium. **Canadian Journal of Botany**, 74(2):210-221.

Jaynes, R.A. (1968). Self-incompatibility and inbreeding depression in 3 laurel (*Kalmia*) species. In: **Proceedings of the American Society for Horticultural Science**. 701 North Saint Asaph Street, Alexandria, VA 22314-1998: Amer Soc Horticultural Science, p. 618.

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

Knight, T.M.; Steets, J.A.; Vamosi, J.C.; Mazer, S.J.; Burd, M.; Campbell, D.R.; Dudash, M.R.; Johnston, M.O.; Mitchell, R.J.; Ashman, T.-L. (2005). Pollen limitation of plant reproduction: pattern and process. **Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics**, 36:467-497.

Lande, R. & Schemske, D.W. (1985). The evolution of self-fertilization and inbreeding depression in plants. 1. Genetic models. **Evolution**, 39:24–40.

Larson, B.M.H. & Barrett, S.C. (2000). A comparative analysis of pollen limitation in flowering plants. **Biological Journal of the Linnean Society**, 69:503-520.

Lloyd, D.G. & Schoen, D.J. (1992). Self- and Cross-Fertilization in Plants. I. Functional dimensions. **International Journal of Plant Sciences**, 153(3, Part 1):358-369.

Luteyn, J.L. (1989). Speciation and diversity of Ericaceae in neotropical montane vegetation. **Tropical forests-botanical dynamics, speciation and diversity**, 297–310.

Luteyn, J.L. (2002). Diversity, adaptation and endemism in Neotropical Ericaceae: biogeographical patterns in the Vaccinieae. **The Botany Review**, 68:55-87.

Mackenzie, K.E. (1994). Pollination requirements of the American cranberry. **Journal of Small Fruit & Viticulture**, 2:33-44.

Martín-Rodríguez, S. & Fenster, C.B. (2010). Pollen limitation and reproductive assurance in Antillean Gesneriaceae: a specialist vs. generalist comparison. **Ecology**, 91:155–165.

Melampy, M.N. (1987). Flowering phenology, pollen flow and fruit production in the Andean shrub *Befaria resinosa*. **Oecologia**, 73:293–300.

Middleton, D. (1991). Ecology, reproductive biology and hybridization in *Gaultheria* L. **Edinburgh Journal of Botany**, 48(1):81-89.

Mirick, S. & Quinn, J. (1981). Some observations on the reproductive biology of *Gaultheria procumbens* (Ericaceae). **American Journal of Botany**, 68:1298-1305.

Moreira, M.M.; Miranda, A.S.; De Sa-Haiad, B.; Santiago-Fernandes, L.R.; De Lima, H.A. (2019). Diurnal versus nocturnal pollinators and the effect of anthesis onset on the

- reproductive success of *Agarista revoluta* (Ericaceae). **Plant Systematics and Evolution**, 305(5):375-384.
- Moreira, M.M.; Miranda, A.S.; de Lima, H.A. (2017). *Agarista revoluta* (Ericaceae): a generalist plant with self-compatible and self-incompatible individuals. **Flora**, 234:7–14.
- Navarro, L.; Ayensa, G.; Guitián, P. (2008). Pollination ecology of *Disterigma stereophyllum* (Ericaceae) in south-western Colombia. **Plant biology**, 10:512-518.
- Navarro, L. (1999). Pollination ecology and effect of nectar removal in *Macleania bullata* (Ericaceae). **Biotropica**, 31:618–625.
- Navarro, L. (2001). Reproductive biology and effect of nectar robbing on fruit production in *Macleania bullata* (Ericaceae). **Plant Ecology**, 152:59–65.
- Navarro, L.; Ayensa, G.; Guitián, P. (2007). Adaptation of floral traits and mating system to pollinator unpredictability: the case of *Disterigma stereophyllum* Ericaceae in southwestern Colombia. **Plant Systematics and Evolution**, 266:165–174.
- Negreiros, D.; Le Stradic, S.; Fernandes, G.W.; Rennó, H.C. (2014). CSR analysis of plant functional types in highly diverse tropical grasslands of harsh environments. **Plant Ecology**, 215:379–388.
- Nuortila, C.; Tuomi, J.; Laine, K. (2002). Inter-parent distance affects reproductive success in two clonal dwarf shrubs, *Vaccinium myrtillus* and *Vaccinium vitis-idaea* (Ericaceae). **Canadian Journal of Botany**, 80:875-884.
- Pereira, M.F. (2008). Reproductive biology of *Vaccinium cylindraceum* (Ericaceae), an endemic specie of Azores archipelago. **Botany**, 86(4):359-366.
- Raduski, A.R.; Rieseberg, L.H.; Strasburg, J.L. (2010). Effective population size, gene flow, and species status in a narrow endemic sunflower, *Helianthus neglectus*, compared to

its widespread sister species, *H. petiolaris*. **International Journal of Molecular Sciences**, 11:492–506.

Ramirez, N. & Brito, Y. (1990). Reproductive biology of a tropical palm swamp community in the Venezuelan llanos. **American Journal of Botany**, 77(10):1260–1271.

Raspé, O.; Guillaume, P.; Jacquemart, A.-L. (2004). Inbreeding depression and biased paternity after mixed-pollination in *Vaccinium myrtillus* L. (*Ericaceae*). **International Journal of Plant Sciences**, 165(5): 765-771.

Reader, R.J. (1977). Bog ericad flowers: self-compatibility and relative attractiveness to bees. **Canadian Journal of Botany**, 55:2279–2287.

Ruiz-Zapata, T. & Arroyo, M.T.K. (1978). Plant reproductive ecology of a secondary deciduous forest in Venezuela. **Biotropica**, 10:221–230.

Schaefer, C.E.; Corrêa, G.R.; Candido, H.G.; Arruda, D.M.; Nunes, J.A.; Araújo, R.W.; Rodrigues, P.M.S.; Filho, E.I.F.; Pereira, A.F.S.; Brandão, P.C.; Neri, A.V. (2016). The physical environment of rupestrian grasslands (Campos Rupestres) in Brazil: geological, geomorphological and pedological characteristics, and interplays. In: Fernandes, G.W. (Ed.), **Ecology and Conservation of Mountaintop Grasslands in Brazil, Chapter 2**. Springer International Publishing, New York, p. 15–53.

Schneemilch M. & Steggle E. (2010). The mating system of *Acrotriche serrulata* (*Ericaceae*). **Australian Journal of Botany**, 58:124–132.

Silveira, F.A.O.; Negreiros, D.; Barbosa, N.P.U.; Buisson, E.; Carmo, F.F.; Carstensen, D.W.; Conceição, A.A.; Cornelissen, T.G.; Echternacht, L.; Fernandes, G.W.; Garcia, Q.S.; Guerra, T.J.; Jacobi, C.M.; Lemos-Filho, J.P.; Le Stradic, S.; Morellato, L.P.C.; Neves, F.S.; Oliveira, R.S.; Schaefer, C.E.; Viana, P.L.; Lambers, H. (2016). Ecology and evolution of plant diversity in the endangered campo rupestre: an neglected conservation priority. **Plant and soil**, 403(1):129–152.

Souza, V.C. & Lorenzi, H. (2012). **Botânica Sistemática: guia ilustrado para identificação das famílias de fanerógamas nativas e exóticas do Brasil, baseado em APG III**. 3ª ed. Instituto Plantarum, Nova Odessa. p. 768.

Schemske, D.W. & Bradshaw Jr., H.D. (1999). Pollinator preference and the evolution of floral traits in monkeyflowers (*Mimulus*). **Proceedings of the National Academy of Sciences**, 96(21):11910–11915.

Stebbins, G.L. (1974). Adaptive Shifts and Evolutionary Novelty: A Compositionist Approach. In: Ayala, F.J., Dobzhansky, T. (eds). **Studies in the Philosophy of Biology**. Palgrave, London. p. 285-306.

Torres-Díaz, C.; Gomez-Gonzalez, S.; Stotz, G.C.; Torres-Morales, P.; Paredes B.; Pérez-Millaqueo, M.; Gianoli, E. (2011). Extremely long-lived stigmas allow extended cross-pollination opportunities in a high Andean plant. **PLoS One**, 6(5): e19497.

Webb, C.J. & Lloyd, D.G. (1986). The avoidance of interference between the presentation of pollen and stigmas in angiosperms II. Herkogamy, **New Zealand Journal of Botany**, 24(1):163-178.

Wyatt, R. (1988). Phylogenetic aspects of the evolution of self-pollination. In **Plant evolutionary biology**, p. 109-13.

CONSIDERAÇÕES FINAIS

Para finalizar este trabalho podemos ressaltar os seguintes aspectos:

A floração para a comunidade de ericáceas é sazonal, anual e regular, com pico de floração na transição do período frio e seco para o quente e úmido e a maior oferta de frutos na estação quente e úmida. As espécies apresentam uma diversidade de padrões de floração. Frequência anual foi registrada nas espécies de *Agarista* e em *Gaultheria eriophylla*, e frequência subanual nas espécies de *Gaylussacia*. Apesar de não sido encontrada correlação entre a floração e as variáveis meteorológicas testadas, com exceção de *A. eucalyptoides*, é possível notar que essa fenofase apresenta picos nos meses de maior precipitação em todos os anos. Por outro lado, para a fenofase de frutos maduros, exceto em *Gaylussacia densa*, houve correlação positiva significativa com as variáveis de temperatura e precipitação. Em *Agarista* e *Gaultheria* os frutos são cápsulas, e em *Gaylussacia*, bagas carnosas.

As flores de Ericaceae são perfeitas, pentâmeras, pêndulas, tendo pólen e néctar como recursos florais. A forma das corolas varia entre urceoladas tubulares a campanuladas, predominantemente brancas, mas também rosas a avermelhadas ou com tons esverdeados, amarelados e rosados. A maioria das flores são odoríferas, exceto em *Agarista hispidula*, *Gaylussacia decipiens* e *Gaultheria eriophylla*. Todas as espécies apresentam antese diurna, com exceção de *A. eucalyptoides*, que apresenta antese diurna e noturna. Em *Agarista* e *Gaultheria* os grãos de pólen estão maduros e são liberados ainda em estágio de botão floral, parte desses sendo apresentados secundariamente na porção superior da corola. Em *Gaylussacia*, apesar de estarem maduros na fase de botão, não ocorre apresentação secundária. A hercogamia de aproximação está presente em todas as espécies, mas em *A. hispidula* há flores hercogâmicas e não hercogâmicas em uma proporção de 7:3.

As espécies são visitadas por diversas ordens de insetos, mas foram polinizadas principalmente por abelhas e beija-flores, além de mariposas e borboletas, ocasionalmente, apresentando diferentes graus de especialização e generalização nos sistemas de polinização. *A. ericoides*, *A. hispidula* e *G. eriophylla* apresentam especialização funcional e fenotípica. *A. ericoides* é polinizada principalmente por abelhas médias e grandes, enquanto *A. hispidula* e *G. eriophylla* são polinizadas exclusivamente por beija-flores. As demais espécies exibiram tendência à polinização generalista. Em *Gaylussacia*, a polinização é generalista funcional e ecologicamente, uma vez que receberam visitas de abelhas, borboletas e

esfingídeo diurno. Em *A. eucalyptoides*, a polinização generalista envolve polinizadores diurnos e noturnos. A espécie é visitada por diferentes grupos funcionais de polinizadores, sendo eles abelhas pequenas e médias/grandes, borboletas e beija-flor durante o dia, e mariposas, à noite. Contudo, as abelhas são responsáveis pelo maior número de visitas às flores.

A. ericoides, *A. eucalyptoides* e *A. hispidula* apresentam sistemas reprodutivos autoincompatíveis, dependentes, portanto, de algum vetor de pólen para o sucesso na produção de frutos e sementes. Apesar de indivíduos com algum grau de autocompatibilidade tenham sido identificados nas populações das espécies estudadas, apenas *A. hispidula* foi capaz de produzir frutos por autogamia, embora não seja caracterizada como uma espécie autogâmica. A formação de frutos oriundos de polinizações naturais foi alta em *A. hispidula* e baixa em *A. ericoides* e *A. eucalyptoides*, indicando limitação polínica para essas últimas.