



**UNIVERSIDADE FEDERAL DE UBERLÂNDIA
INSTITUTO DE BIOLOGIA
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA,
CONSERVAÇÃO E BIODIVERSIDADE**



**INTERAÇÕES PLANTA-POLINIZADOR E PLANTA- FLORÍVOROS
NO CERRADO: EXPLORANDO AS DEPENDÊNCIAS DA DENSIDADE**

LUDIMILA JULIELE CARVALHO LEITE

2023

Ludimila Juliele Carvalho Leite

**INTERAÇÕES PLANTA-POLINIZADOR E PLANTA- FLORÍVOROS
NO CERRADO: EXPLORANDO AS DEPENDÊNCIAS DA DENSIDADE**

Dissertação apresentada à Universidade
Federal de Uberlândia, como parte das
exigências para obtenção do título de Mestre
em Ecologia e Conservação de Recursos
Naturais.

Orientadora:

Dra. Helena Maura Torezan Silingardi

UBERLÂNDIA

Junho – 2023

Dados Internacionais de Catalogação na Publicação (CIP)
Sistema de Bibliotecas da UFU, MG, Brasil.

L533i
2023 Leite, Ludimila Juliele Carvalho, 1997-
 Interações planta-polinizador e planta- florívoros no Cerrado
 [recurso eletrônico] : explorando as dependências da densidade /
 Ludimila Juliele Carvalho Leite. - 2023.

 Orientadora: Helena Maura Torezan Silingardi.
 Dissertação (Mestrado) - Universidade Federal de Uberlândia,
 Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Conservação de Recursos
 Naturais.

 Modo de acesso: Internet.

 Disponível em: <http://doi.org/10.14393/ufu.di.2023.8069>

 Inclui bibliografia.

 Inclui ilustrações.

 1. Ecologia. I. Silingardi, Helena Maura Torezan, 1968-, (Orient.).
 II. Universidade Federal de Uberlândia. Programa de Pós-Graduação em
 Ecologia e Conservação de Recursos Naturais. III. Título.

CDU: 574

André Carlos Francisco
Bibliotecário - CRB-6/3408



UNIVERSIDADE FEDERAL DE UBERLÂNDIA

Coordenação do Programa de Pós-Graduação em Ecologia, Conservação e Biodiversidade

Av. Pará, 1720, Bloco 2D, Sala 26 - Bairro Umuarama, Uberlândia-MG, CEP 38405-320
Telefone: (34) 3225-8641 - www.ppgeco.ib.ufu.br - ecologia@umuarama.ufu.br



ATA DE DEFESA - PÓS-GRADUAÇÃO

Programa de Pós-Graduação em:	Ecologia, Conservação e Biodiversidade				
Defesa de:	Dissertação de Mestrado Acadêmico, número 329, PPGECEB				
Data:	vinte e sete de julho de dois mil e vinte e três	Hora de início:	14:00	Hora de encerramento:	17:30
Matrícula do Discente:	12122ECR008				
Nome do Discente:	Ludimila Juliele Carvalho Leite				
Título do Trabalho:	Interações planta-polinizador e planta- florívoros no cerrado: explorando as dependências da densidade				
Área de concentração:	Ecologia				
Linha de pesquisa:	Ecologia de comunidades e biodiversidade				
Projeto de Pesquisa de vinculação:	Resiliência em redes de interações ecológicas no cerrado: impacto do fogo intenso na biodiversidade interativa				

Reuniu-se por videoconferência a Banca Examinadora designada pelo Colegiado do Programa de Pós-graduação em Ecologia, Conservação e Biodiversidade assim composta pelos doutores: Vanessa Stefani Sul Moreira INBIO/UFU; Nicolás Pelegrin - INBIO/UFU e Helena Maura Torezan Silingardi - INBIO/UFU, orientador(a) do(a) candidato(a).

Iniciando os trabalhos o(a) presidente da mesa, Dr(a). Helena Maura Torezan Silingardi, apresentou a Comissão Examinadora e o(a) candidato(a), agradeceu a presença do público e concedeu ao(à) Discente a palavra para a exposição do seu trabalho. A duração da apresentação do(a) Discente e o tempo de arguição e resposta foram conforme as normas do Programa.

A seguir o(a) senhor(a) presidente concedeu a palavra, pela ordem sucessivamente, aos(às) examinadores(as), que passaram a arguir o(a) candidato(a). Ultimada a arguição, que se desenvolveu dentro dos termos regimentais, a Banca, em sessão secreta, atribuiu o resultado final, considerando o(a) candidato(a):

Aprovado.

Esta defesa faz parte dos requisitos necessários à obtenção do título de Mestre.

O competente diploma será expedido após cumprimento dos demais requisitos, conforme as normas do Programa, a legislação pertinente e a regulamentação interna da UFU.

Nada mais havendo a tratar foram encerrados os trabalhos. Foi lavrada a presente ata que após lida e achada conforme foi assinada pela Banca Examinadora.



Documento assinado eletronicamente por **Helena Maura Torezan Silingardi, Professor(a) do Magistério Superior**, em 27/07/2023, às 17:16, conforme horário oficial de Brasília, com fundamento no art. 6º, § 1º, do [Decreto nº 8.539, de 8 de outubro de 2015](#).



Documento assinado eletronicamente por **Vanessa Stefani Sul Moreira, Professor(a) do Magistério Superior**, em 27/07/2023, às 17:16, conforme horário oficial de Brasília, com fundamento no art. 6º, § 1º, do [Decreto nº 8.539, de 8 de outubro de 2015](#).



Documento assinado eletronicamente por **Nicolás Pelegrin, Professor(a) do Magistério Superior**, em 27/07/2023, às 17:17, conforme horário oficial de Brasília, com fundamento no art. 6º, § 1º, do [Decreto nº 8.539, de 8 de outubro de 2015](#).



A autenticidade deste documento pode ser conferida no site https://www.sei.ufu.br/sei/controlador_externo.php?acao=documento_conferir&id_orgao_acesso_externo=0, informando o código verificador **4627196** e o código CRC **AA925B26**.

“É fácil de subestimar e impossível de exagerar a importância dos polinizadores e do serviço de polinização que eles provêm às plantas”

Ollerton, 2021.

*Dedico,
a quem dedicou uma vida inteira a mim, minha mãe Eliane.*

AGRADECIMENTOS

À Universidade Federal de Uberlândia - UFU pela concessão de infraestrutura e suporte financeiro. Ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico-CNPq, processo 131192/2021-3, pela concessão da bolsa de mestrado. Ao Programa de Pós-graduação em Ecologia, Conservação e Biodiversidade pelo título.

À minha querida orientadora, professora Helena Maura Torezan Silingardi. Você é inspiração, Maura! Como mulher, mãe, professora, cientista e todas as outras faces que pode ter. Obrigada pelo acolhimento, pelas palavras sempre gentis, cobertas de carinho e sabedoria. Obrigada por ter acreditado em mim e ter me conduzido durante todo o processo para a construção desse trabalho. Também quero agradecer ao professor Kleber Del Claro, coordenador do laboratório que um dia sonhei em fazer parte. Obrigada por todo o conhecimento que não se cansa em transmitir. Acredito que ensinar é um dom e vocês dois transformam a vida de muitos alunos através dele.

Aos meus colegas de laboratório, Ruan, Cinara, Iasmim e todos os outros que se tornaram minha família aqui em Uberlândia. Muito obrigada por estarem comigo fazendo os dias cansativos de coleta no Cerrado mais leves. Agradeço também àqueles que se tornaram minha casa longe de casa: Gabriela e José (e Mag). Por todo o apoio, por todas as revisões, por todas as ideias compartilhadas, por todos os perrengues, por secarem minhas lágrimas, por me darem força quando o desânimo chegava e por vibrarem comigo por essa conquista.

Agradeço às amigas de toda uma vida: Isadora Gomes, Isadora Andrade, Gabrielle e Stéphanie. Vocês são um lugar seguro para onde voltar. Muito obrigada por sempre estarem comigo, vibrando e me apoiando em todos os meus sonhos.

Ao Lucas que, em tão pouco tempo se tornou parte importante da minha vida. Agradeço por compreender minha dedicação a este projeto, por me apoiar e por acreditar mais em mim do que eu mesma. A confiança e a admiração que sinto virem de você me inspiram e me impulsionam a não desistir.

À minha família. Minha querida mãe, Eliane, que nunca mediu esforços e, mesmo com seu pouco estudo, sempre reconheceu o poder da educação e me ensinou a valorizar a oportunidade de estudar. Obrigada mãe, por todo apoio e por ser meu exemplo de mulher, minha primeira referência. Aos meus irmãos, Isadora e Álvaro, vocês são as pessoas mais importantes na minha vida! Amo muito vocês! Ao Edilson que veio somar em nossas vidas e por ser tão cuidadoso com minha mãe. Compartilho mais essa vitória com vocês!

Ao meu querido pai, Mazinho, que hoje não está mais fisicamente perto de mim. Toda a minha vida e conquistas são para honrar seu nome. Espero que tenha orgulho de mim, pai, e saiba que é também por você!

Muito obrigada, meu padroeiro Senhor do Bonfim, sem a fé que me move, eu nada seria!

ÍNDICE

INTRODUÇÃO	8
MATERIAIS E MÉTODOS	6
Área e período de estudo	6
Espécies focais	7
Metodologia para testar H1 – Frutificação em função da densidade e do sistema reprodutivo	8
Metodologia para testar H2-Visitação em função da densidade	10
Metodologia para testar H3- Florivoria em função da densidade	10
Metodologia para testar H4-Frutificação em função da florivoria e da densidade.....	11
Análises estatísticas.....	11
RESULTADOS	11
H1- Frutificação em função da densidade e do sistema reprodutivo.....	11
H2 – Visitação floral em função da densidade.....	13
H3- Florivoria em função da densidade	16
H4- Frutificação natural em função da florivoria pós-polinização e da densidade	18
DISCUSSÃO.....	19
CONCLUSÕES.....	26
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	27

RESUMO

Carvalho-Leite, L. J. 2023. Interações planta-polinizador e planta-florívoros no Cerrado: Explorando as dependências da Densidade. Dissertação de Mestrado em Ecologia e Conservação de Recursos Naturais. UFU. Uberlândia-MG. 40 páginas.

A densidade de espécies vegetais dentro de uma população vem sendo discutida como um dos fatores com efeitos significativos sobre as interações de herbivoria e polinização. Para a herbivoria, populações de plantas mais adensadas são prejudicadas pela facilitação do encontro dos herbívoros, sendo denominada dependência negativa da densidade, relatada por Janzen e Connell como um dos mecanismos de manutenção da diversidade tropical. Já para a polinização, essa facilitação do encontro das flores pelos polinizadores é vantajosa para o sucesso reprodutivo e crescimento populacional. Entretanto, herbívoros florais usam os mesmos sinalizadores da flor para encontrá-la, como fazem os polinizadores. Adicionalmente, a análise da frutificação não depende somente das densidades das plantas no campo, mas também do tipo de sistema reprodutivo de cada espécie. O objetivo deste estudo foi investigar a reprodução de *Peixotoa tomentosa* A. Juss. e *Byrsonima intermedia* A. Juss. (Malpighiaceae) considerando os efeitos das variações na densidade sobre a atratividade de polinizadores e ação de florívoros. A hipótese principal foi que a densidade populacional afeta a produção de frutos. Para isso foram realizados dois tratamentos, com indivíduos agrupados (N=30) e isolados (N=30) em área de Cerrado. Flores foram marcadas e acompanhadas para registro da frutificação e, polinizações controladas foram realizadas a fim de identificar o sistema reprodutivo prevalente de cada espécie. Observações focais foram realizadas para identificar os principais visitantes florais e para determinar os polinizadores, além de investigar se as taxas de visitação eram afetadas pela densidade de plantas coespecíficas. Flores foram marcadas e coletadas para análise da área total e área perdida pela ação de florívoros, outras flores foram ensacadas no dia posterior à antese para verificarmos se a ação de florívoros pós-polinização afeta a frutificação em plantas agrupadas. Nossos resultados demonstram que a frutificação em ambas as espécies foi dependente positivamente da densidade. *Peixotoa tomentosa* foi caracterizada como uma espécie autocompatível e agamospérmica, enquanto *B. intermedia* é autoincompatível e depende exclusivamente da ação dos polinizadores para se reproduzir. As taxas de visitação floral variaram apenas em *B. intermedia*, na qual plantas agrupadas tiveram mais visitas que as isoladas. Abelhas consideradas potenciais polinizadoras somente foram observadas visitando flores de *B. intermedia*, provavelmente em razão do tempo maior após o distúrbio ambiental causado pelas geadas e pelo fogo. Adicionalmente, mais flores de indivíduos isolados de *P. tomentosa* foram danificadas por florívoros enquanto em *B. intermedia* não houve diferenças no número de flores atacadas e na área consumida por eles em ambos os tratamentos. O dano posterior à polinização não causou diferença na frutificação de *P. tomentosa*, mas sim em *B. intermedia*, possivelmente devido à algum detalhe na manipulação das inflorescências. Os resultados obtidos no presente estudo evidenciam que interações planta-polinizador e planta-florívoros são condicionadas pelas densidades de plantas distribuídas em populações naturais. Acréscimos na frutificação mediada pelos polinizadores e dano devido à florivoria perpassam pela atração desses agentes, impulsionada pelo *display* floral multiplicado em populações mais densas ou a partir do tamanho e quantidade das flores em indivíduos isolados.

Palavras-chave: Abelha, herbívoro floral, agrupamento, isolamento, Malpighiaceae.

Essa dissertação dará origem a um manuscrito que será enviado para a revista Flora.

ABSTRACT

The density of plant species within a population has been discussed as one of the factors with significant effects on herbivory and pollination interactions. Regarding herbivory, denser plant populations are hindered by the facilitation of herbivore encounters, referred to as negative density dependence, reported by Janzen and Connell as one of the mechanisms for maintaining tropical diversity. On the other hand, for pollination, this facilitation of flower encounters by pollinators is advantageous for reproductive success and population growth. However, floral herbivores use the same flower cues to locate them, just like pollinators do. Additionally, fruiting analysis depends not only on plant densities in the field but also on the reproductive system type of each species. The objective of this study was to investigate the reproduction of *Peixotoa tomentosa* A. Juss. and *Byrsonima intermedia* A. Juss. (Malpighiaceae), considering the effects of density variations on pollinator attractiveness and florivore action. The main hypothesis was that population density affects fruit production. For this purpose, two treatments were conducted, with individuals grouped (N=30) and isolated (N=30) in a Brazilian savanna area. Flowers were marked and monitored to record fruiting and controlled pollinations were performed to identify the prevalent reproductive system of each species. Focal observations were conducted to identify the main floral visitors and determine the pollinators, as well as investigate if visitation rates were affected by the density of conspecific plants. Flowers were marked and collected for analysis of total area and area lost due to florivore action, while other flowers were bagged the day after anthesis to determine if post-pollination florivore action affects fruiting in grouped plants. Our results demonstrate that fruiting in both species was positively dependent on density. *Peixotoa tomentosa* was characterized as a self-compatible and agamosperm species, while *B. intermedia* is self-incompatible and exclusively depends on pollinator action for reproduction. Floral visitation rates varied only in *B. intermedia*, where grouped plants received more visits than isolated ones. Bees considered potential pollinators were only observed visiting *B. intermedia* flowers, likely due to a long time after environmental disturbances caused by frosts and fires. Additionally, more flowers from isolated *P. tomentosa* individuals were damaged by florivores, while in *B. intermedia*, there were no differences in the number of attacked flowers, or the area consumed by them in both treatments. Post-pollination damage did not cause a difference in fruiting for *P. tomentosa*, but it did for *B. intermedia*, possibly due to some detail in the manipulation of inflorescences. The results obtained in this study demonstrate that plant-pollinator and plant-florivore interactions are conditioned by plant densities in natural populations. Increases in pollinator-mediated fruiting and damage due to florivory are influenced by the attraction of these agents, driven by multiplied floral displays in denser populations or by the size and quantity of flowers in isolated individuals.

Keywords: Bee, floral herbivore, grouping, isolation, Malpighiaceae.

INTRODUÇÃO

No início dos anos 1970 dois pesquisadores publicaram independentemente seus trabalhos sobre a biodiversidade com conclusões muito semelhantes, porém em ambientes muito distintos (Janzen 1970; Connell 1971). A partir de então seus estudos passaram a ser apresentados como a Hipótese de Janzen-Connell para a manutenção da biodiversidade tropical (Clark & Clark 1984), que atualmente integra a denominada Teoria da Coexistência Moderna (Hulsmann *et al.* 2021). Esta hipótese propõe que a diversidade de espécies em florestas tropicais (Connell 1970; Janzen 1970; Connell 1978; Schupp 1992), florestas temperadas (Comita *et al.* 2014) e ambientes marinhos com animais de vida sésil (Connell 1978) é mantida pelo controle populacional exercido pelos inimigos naturais.

A hipótese postula que, sob a ação dos inimigos naturais, o ambiente imediatamente próximo ao indivíduo gerador torna-se inóspito para o estabelecimento e desenvolvimento de sementes e plântulas (Connell 1970; Janzen 1970; Schupp 1992), criando uma dependência negativa da densidade de coespecíficos experimentada pelas populações de plantas (Hulsmann *et al.* 2021). Desse modo, a presença da planta mãe serviria como um sinalizador para herbívoros específicos, patógenos e predadores, ao evidenciar a presença intensa de frutos, sementes e plântulas (Schupp 1992). Portanto, a dispersão das sementes aumentaria as chances de sobrevivência da plântula, e reduziria a densidade de indivíduos coespecíficos próximos à planta mãe. Isso resultaria em um mecanismo de espaçamento que impediria a dominância do ambiente por uma única espécie e permitiria a colonização dos espaços vagos por indivíduos de outras espécies (Janzen 1970; Schupp 1992).

Essa hipótese considera tanto a distância da planta mãe como a densidade de coespecíficos como fatores que afetam o encontro e o conseqüente ataque dos inimigos naturais (Janzen 1970; Comita *et al.* 2014). Ela também postula que há um mecanismo de estabilização natural das populações de plantas e de seus inimigos específicos, permitindo que esses animais encontrem e destruam mais indivíduos jovens das espécies vegetais abundantes pelo fato delas serem mais facilmente encontradas (hipótese da Mortalidade Compensatória segundo Connell 1978). Assim, plantas de espécies raras e difíceis de serem localizadas por seus herbívoros e predadores podem se reproduzir com menos ataques, e suas sementes podem encontrar locais disponíveis com as características mínimas necessárias para se desenvolver no ambiente.

A herbivoria nos indivíduos adultos também é um dos fatores que afeta, direta ou indiretamente, as taxas de fecundidade das espécies vegetais. Como os herbívoros podem se alimentar de vários tecidos das plantas, a gravidade dos danos causados por eles é relacionada com a parte danificada. A herbivoria foliar, por exemplo, diminui a taxa fotossintética que, como em uma reação em cadeia, acarreta prejuízos ao desenvolvimento do indivíduo, traduzidos em atrasos no crescimento, floração, diminuição do display floral e na disponibilidade de recursos da flor (McCall & Irwin 2006).

Danos causados pelo consumo de qualquer parte de botões ou flores (cálice, corola, gineceu e androceu) caracteriza a relação antagônica chamada florivoria, uma interação muito importante com impactos diretos e indiretos sobre o sucesso reprodutivo das plantas, e que contribui para a seleção de caracteres florais (Boaventura *et al.* 2022), e alterações nas taxas de visitação flora e frutificação (Ferreira & Torezan-Silingardi 2013). No entanto, ainda há muitas lacunas sobre a magnitude desses efeitos a serem preenchidas.

Quando se trata de prejuízos ao fitness individual, os danos causados pelos florívoros são ainda mais diretos, podendo afetar as taxas de crescimento populacional e a estrutura das comunidades (McCall & Irwin 2006; Boaventura *et al.* 2022). Ao se alimentarem dos tecidos das flores, os florívoros afetam estruturas que estão relacionadas à sinalização e recompensa para os polinizadores, tendo como efeito indireto a redução da visitação e consequente produção de frutos através da polinização (Ferreira & Torezan-Silingardi 2013). Estes danos são muito caros à planta, visto que as flores despendem grande gasto energético para sua produção, e se forem polinizadas irão usar muita energia para desenvolver os frutos (Boaventura *et al.* 2022). Tal qual a herbivoria, a florivoria também pode ser afetada pela densidade de plantas presentes em uma população, pois traços florais importantes para a atração dos polinizadores como cor, duração, tamanho, arranjo e fenologia das flores, também contribuem para a atração dos florívoros (McCall & Irwin 2006; Moreira *et al.* 2019). Isso é corroborado por outros autores que indicam que as taxas de herbivoria e florivoria são intimamente relacionadas, de modo que quando uma aumenta, a outra também segue essa tendência (Boaventura *et al.* 2022).

Além das interações antagônicas de herbivoria e florivoria, as relações mutualísticas também vêm recebendo atenção quanto à densidade e sua relação com a biodiversidade associada (Bergamo *et al.* 2020). Um exemplo disso é a polinização via vetores animais. Essa interação é importante, pois antes mesmo das sementes estarem disponíveis para sofrer ou não os efeitos previstos pela teoria Janzen-Connell, elas precisam ser produzidas e para isso, a maioria das plantas superiores necessita da reprodução sexuada viabilizada pela polinização.

Estima-se que de 80 a 87% das estimadas 352.000 espécies de plantas com flores dependam em algum grau do transporte polínico realizado pelos animais (Ackerman 2000; Ollerton *et al.* 2011; Ollerton 2021). Na região tropical esse número chega a 94% (Ollerton *et al.* 2011) e no Cerrado varia entre 80% (Silva *et al.* 2014) e 86% (Silberbauer-Gottsberger & Gottsberger 1988). Essa alta dependência é causada pela grande riqueza de espécies alógamas, ou seja, com sistemas reprodutivos autoincompatíveis baseados na polinização cruzada entre indivíduos diferentes da mesma espécie. A polinização cruzada garante maior variabilidade genética e maior quantidade de sementes produzidas.

A atração do polinizador é facilitada por adaptações morfológicas florais selecionadas ao longo da evolução para indicar a presença da flor aos animais como cor, formato, odores, e recursos como pólen, néctar, óleo floral, dentre outros (Faegri e van der Pilj 1979). Tais características, além de sinalizar a presença do recurso importante para o polinizador, ainda são responsáveis por garantir a fidelidade do mesmo, assegurando que novas visitas sejam realizadas (Faegri e van der Pilj 1979). Neste caso, a polinização é vista como um subproduto dessa visita, visto que a intenção do visitante é quase sempre coletar recurso alimentar. Sob essa ótica, populações grandes e/ou com plantas próximas umas das outras teriam o display de atração floral multiplicado, o que pode facilitar o encontro das flores pelos polinizadores e aumentar a taxa de visitação (Grindeland 2005; Essenberg 2012). Desse modo, para a polinização a dependência da densidade seria positiva e não negativa como postula a hipótese de Janzen-Connell, abrindo espaço para outras abordagens.

Por exemplo, o conceito apresentado pelo Efeito Allee considera que populações com baixa densidade de indivíduos coespecíficos podem experimentar decréscimos nas taxas de fecundidade e crescimento (Allee 1927; Courchamp *et al.* 1999; Stephens & Sutherland 1999). Nas plantas, o Efeito Allee está relacionado a fatores ecológicos e genéticos (Johnson 2009). Se uma população de plantas é muito pequena ou seus indivíduos encontram-se muito isolados, a sinalização através dos atrativos florais pode ser ineficiente, afetando o encontro e a polinização de suas flores (Cheptou & Avendãno 2006; Essenberg 2012), além de poder também gerar mudanças no comportamento dos polinizadores (Pettersson & Sjödin 2000; Ghazoul 2004). Em ambientes muito fragmentados a atração desses agentes pode ser prejudicada por eles não conseguirem alcançar todos os fragmentos isolados e acabarem preferindo visitar apenas alguns mais próximos (Bruninga-Socolar *et al.* 2022). O impacto desse isolamento pode ser ainda maior quando avaliado sob a ótica dos sistemas reprodutivos das plantas. Plantas autoincompatíveis (alógamas) teriam suas taxas de fecundidade afetada

diretamente, experimentando uma queda no seu crescimento populacional através da limitação polínica (Ashman *et al.* 2004). Já as plantas autocompatíveis (autógamas) presentes em ambientes fragmentados e com limitação de polinizadores, podem não ter seu sucesso reprodutivo afetado em um curto espaço de tempo. Dessa forma, a autocompatibilidade pode ser uma alternativa às pressões seletivas experimentadas por plantas em populações muito pequenas ou isoladas (Stephens & Sutherland 1999; Rodger *et al.* 2013), isso também vale para espécies apomíticas, capazes de produzir sementes viáveis na ausência do grão de pólen (Cheptou 2004; Morgan *et al.* 2005). No entanto, a longo prazo espécies autocompatíveis e apomíticas poderão sofrer depressão por endogamia pela baixa variabilidade genética da população.

A densidade das populações e as interações de competição intra e interespecíficas influenciam as interações mutualistas e antagonistas presentes, e são consideradas fontes mantenedoras da biodiversidade na população (Essenberg 2012, Rivest 2023). Portanto, existem custos e benefícios de se estar em uma comunidade vegetal com muitos indivíduos coespecíficos, especialmente para plantas alógamas. Por exemplo, um indivíduo pode ter suas flores encontradas mais facilmente e visitadas com maior frequência pelos polinizadores, o que resulta em um ganho no fitness da planta. Entretanto, esse mesmo indivíduo pode estar sujeito a maiores taxas de herbivoria e quando os herbívoros são aqueles que causam danos às pétalas e/ou estruturas reprodutivas das flores, pode acontecer o inverso, com prejuízos ao fitness simplesmente pelo fato de as flores não contarem mais com sua estratégia de atração, como as pétalas intactas, ou não serem mais capazes de produzirem sementes (Ferreira & Torezan-Silingardi 2013).

Portanto, considerando (i) as dependências positivas e negativas da densidade; (ii) as interações de polinização e de herbivoria floral, e (iii) os diferentes níveis de dependência de polinizadores, nosso **objetivo geral** é investigar como variações na densidade populacional afetam a reprodução de duas espécies com sistemas reprodutivos diferentes

Nossa **hipótese principal** é que a densidade populacional afeta a produção de frutos. Objetivos secundários, hipóteses secundárias, e cada detalhamento usado estão detalhadas na Tabela 1.

TABELA 1. Representação das hipóteses secundárias (HS), objetivos secundários (OS), fatores analisados, predições, metodologias, figuras e tabelas que apresentam seus resultados.

Hipóteses secundárias e objetivos secundários	Variável resposta	Predição	Análise estatística	Resultados
<p>HS 1. A frutificação é diferentemente afetada pela densidade populacional, dependendo do sistema reprodutivo da planta</p> <p>OS 1. Determinar o tipo de sistema reprodutivo de duas espécies vegetais</p> <p>OS 2. Avaliar a frutificação sob a influência da densidade populacional</p>	Número de frutos formados	Plantas autógamas e partenocárpicas apresentarão taxas de frutificação mais semelhantes entre indivíduos independente da densidade, diferentemente das plantas alógamas.	GLM's, Índice de autoincompatibilidade e Índice de Eficácia Reprodutiva	Tab. 2 e 3 Fig. 3
<p>HS 2. A taxa de visitação é dependente do grau de isolamento das plantas</p> <p>OS 3. Conferir o número de visitas florais em populações com diferentes densidades de plantas</p> <p>OS 4. Identificar os visitantes florais como polinizadores ou pilhadores</p>	Riqueza e abundância de espécies visitantes, número de visitas de flores visitadas. Comportamento durante a visita.	Plantas próximas de seus coespecíficos serão mais visitadas que plantas isoladas.	GLM Kruskal-Wallis Anova em blocos aleatorizados	Tab. 4 Fig. 4
<p>H3. A taxa de florivoria é dependente do grau de isolamento das plantas</p> <p>OS 5. Determinar a quantidade de flores danificadas pela florivoria e a área consumida por florívoros, considerando a densidade de plantas coespecíficas</p>	Quantidade de flores e área floral danificada	Florívoros afetarão em maior quantidade e intensidade plantas agrupadas do que plantas isoladas.	GLM Anova em blocos aleatorizados	Fig. 5
<p>H4. A florivoria pós polinização reduz o sucesso reprodutivo das plantas</p> <p>OS 6. Verificar o tamanho total das flores em cada tratamento.</p> <p>OS 7. Verificar a influência da florivoria sobre a frutificação denso dependente</p>	Tamanho das flores Área danificada por florívoros Número de frutos formados	Flores expostas à florivoria pós polinização produzirão menos frutos do que aquelas protegidas	GLM Chi-quadrado	Tab. 5 Fig. 6

MATERIAIS E MÉTODOS

Área e período de estudo

As coletas de campo foram realizadas de abril a dezembro de 2022 dentro da Reserva Particular do Patrimônio Natural do Clube Caça e Pesca Itororó de Uberlândia (CCPIU) (18°59'569" S- 48°18'351" W), Uberlândia, Minas Gerais (Fig. 1 A-B). A reserva possui elevação de 860 metros acima do nível do mar e uma área de 640 ha com vegetação típica das fitofisionomias de vereda, campo limpo, campo sujo, campo cerrado, cerrado *strictu sensu* e cerradão (Réu-Júnior & Del Claro, 2005). A região é caracterizada por duas estações definidas, sendo a seca de maio a setembro e a chuvosa de outubro a abril, classificada como Aw segundo a escala de Koopen (Alvares et al, 2013). A temperatura média anual é de 22°C e a precipitação chega a 1600mm. Em julho de 2021, durante um inverno rigoroso, a reserva passou por dois eventos de geada que afetaram intensamente a vegetação. Logo após, no início de setembro, houve um incêndio que destruiu a vegetação que ainda se recuperava do frio intenso (Fig. 1 C-D) e a partir de então a flora e a fauna local vêm se recuperando.

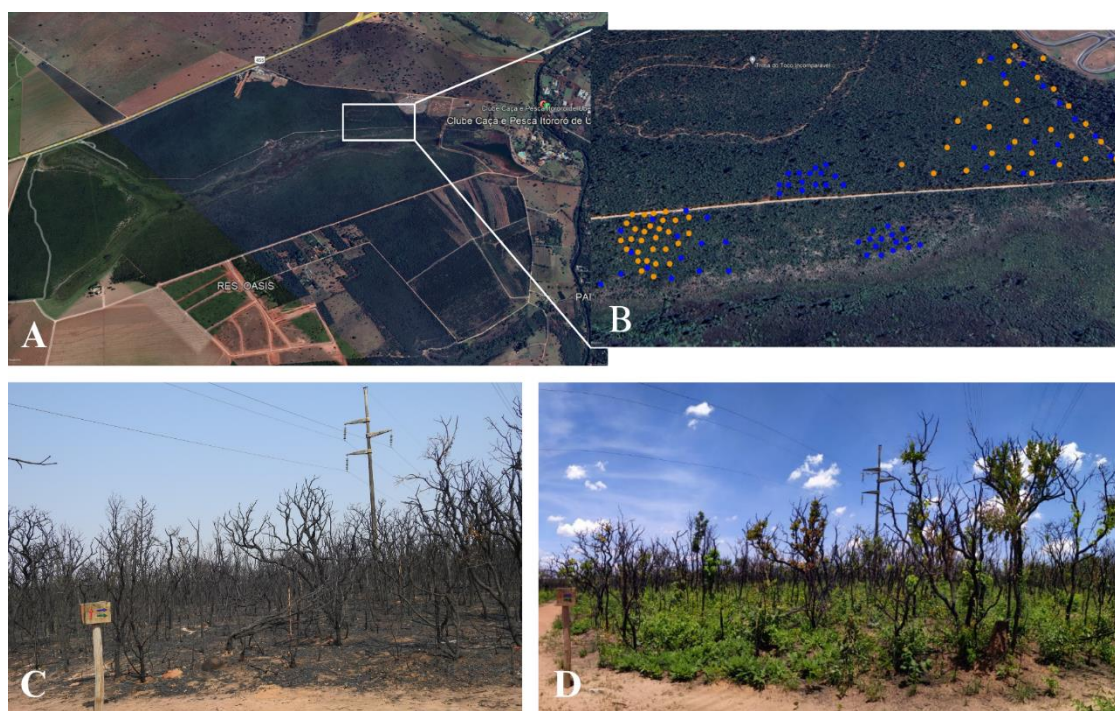


FIGURA 1. Área de estudo. A: Reserva Particular do Patrimônio Natural do Clube Caça e Pesca Itororó de Uberlândia; B: Área de coletas de dados mostrando a distribuição de *Peixotoa tomentosa* (laranja) e *Byrsonima intermedia* (azul); C: área atingida pelo fogo em setembro de 2021; D: área em recuperação em dezembro de 2021. Fonte: A-B Google Earth, C-D José Henrique Pezzonia.

Espécies focais

Peixotoa tomentosa A. Juss. e *Byrsonima intermedia* A. Juss. pertencem à família Malpighiaceae, são espécies nativas e endêmicas do Brasil, muito comuns no Cerrado (Almeida 2020) e na área de estudo ocorrem nas fitofisionomias de Cerrado *sensu strictu* e campo cerrado. Ambas são lenhosas, têm hábito arbustivo e produzem grande quantidade de flores amarelas muito visitadas por abelhas das tribos Centridini, Tapinotaspidiini e Tetrapedini (Barônio & Torezan-Silingardi 2016) em busca de óleo e pólen (Vogel 1990; Barônio *et al.* 2017). As flores são bissexuadas e zigomorfas, com cinco pétalas unguiculadas sendo uma delas diferenciada em pétala estandarte. O cálice apresenta glândulas de óleo (elaióforos) posicionadas no intervalo entre as pétalas, sendo 8 em *P. tomentosa* e 10 em *B. intermedia*.

Peixotoa tomentosa (Fig. 2 A-B) tem um par de nectários extraflorais presentes na base do limbo foliar, próximo do pecíolo. Possui estípulas interpeciolares decíduas que são a característica marcante que auxilia na identificação das espécies congêneres (Andersson, 1982; Almeida 2020). Suas inflorescências são do tipo umbela com 4 flores, com pétalas de margem fimbriada. As flores possuem cinco estames e cinco estaminódios posicionados na mesma altura e ovário súpero, tricarpelar (Andersson 1982; Almeida 2020). *Peixotoa tomentosa* é uma espécie partenocárpica, ou seja, frutifica mesmo com a ausência de grãos de pólen (Torezan-Silingardi, observação pessoal). O fruto é do tipo esquizocárpico e se divide espontaneamente em três partes independentes chamadas samarídeos. Cada samarídeo contém apenas uma semente e uma asa dorsal que facilita a dispersão anemocórica. Cada flor de *P. tomentosa* pode formar até três samarídeos (Barroso *et al.* 2004). *Byrsonima intermedia* (Figura 2C e D) não produz nectários extraflorais, possui inflorescências do tipo espiga nas axilas terminais, com grande quantidade de flores com pétalas de margem ondulada, dez estames com anteras introrsas e sem estaminódios (Oliveira *et al.* 2007). *Byrsonima intermedia* é altamente dependente de polinizadores, sendo caracterizada como alógama (Torezan-Silingardi em preparação). Cada flor produz um fruto do tipo drupa com pirênio único de até três sementes e polpa carnosa apreciada por frugívoros (Barroso *et al.* 2004).

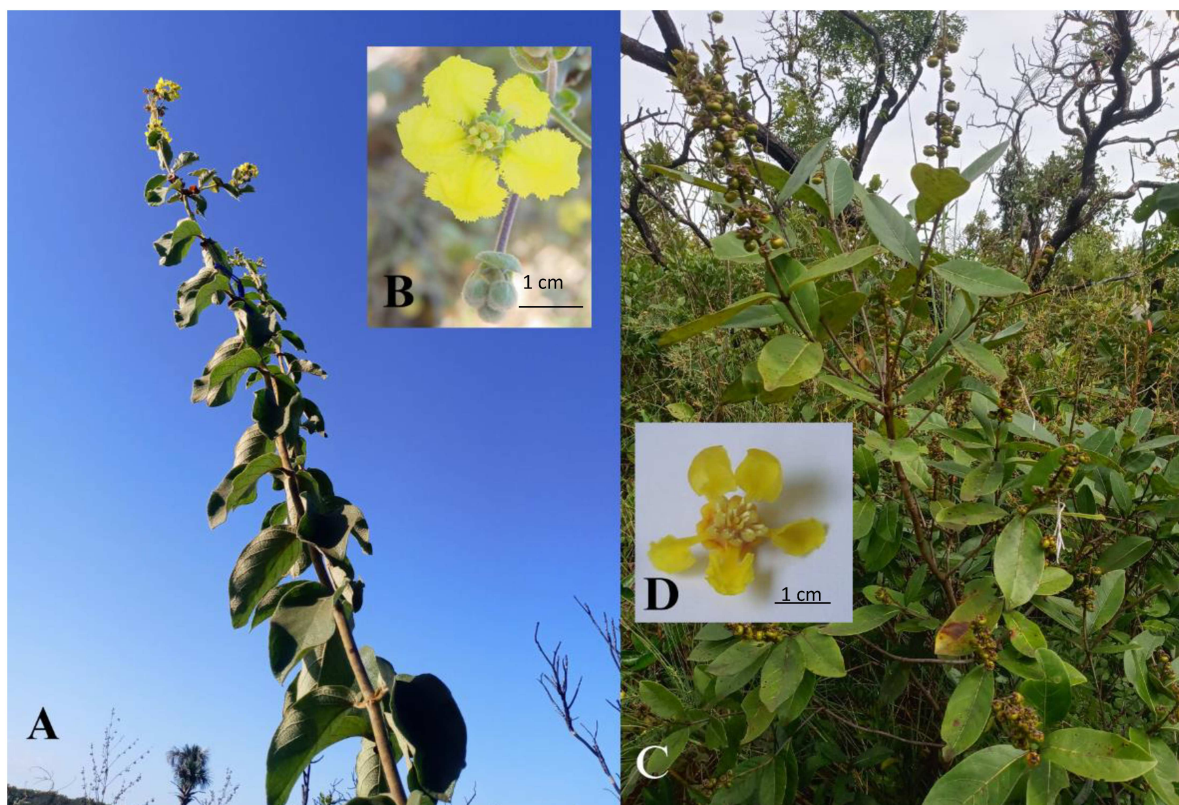


FIGURA 2. Espécies de estudo. *Peixotoa tomentosa*: A- ramo, B- flor. *Byrsonima intermedia*: C- ramo, D- flor.

Metodologia para testar H1 – Frutificação em função da densidade e do sistema reprodutivo

Para testarmos se as duas espécies com sistemas reprodutivos diferentes têm sua frutificação natural afetada de forma oposta dependendo da densidade, primeiramente investigamos o sistema reprodutivo através de testes de polinização controlada em *P. tomentosa* ($n = 25$) e *B. intermedia* ($n = 15$). Foram realizados cinco tratamentos de polinização identificados com linhas de algodão colorido no pecíolo: i) agamospermia, botões em pré-antese foram emasculados com o auxílio de uma pinça de ponta fina; ii) autopolinização espontânea, botões foram ensacados; iii) autopolinização manual, flores recém abertas receberam pólen proveniente da própria flor; iv) polinização cruzada, flores recém abertas receberam pólen proveniente de três indivíduos diferentes e distantes pelo menos 20 m; v) controle, as flores permaneciam livres para a polinização natural. Os quatro primeiros tratamentos tiveram os botões ensacados com sacos de tecido *Voil* 100% polyester a fim de evitar a visitação por agentes vetores de pólen, mas permitir a entrada de luz solar e a troca de

gases. As polinizações manuais foram realizadas no período da manhã. A frutificação foi registrada um mês após a realização dos tratamentos.

Para investigarmos a relação entre a frutificação e a densidade populacional, foram conduzidos dois tratamentos, cada um com 30 plantas, totalizando 60 indivíduos por espécie. No tratamento com baixa densidade manipulamos a densidade natural dos indivíduos, selecionando apenas aqueles afastados de seus coespecíficos por no mínimo 20 metros. Plantas da mesma espécie florescendo dentro do raio de 20 metros tiveram todas as suas inflorescências em fase inicial de desenvolvimento podadas. No tratamento com alta densidade, utilizamos áreas com plantas coespecíficas distantes no máximo cinco metros entre si. Em ambos os tratamentos, cada planta teve 10 botões florais marcados com linha de algodão na fase de pré-antese, totalizando 300 botões florais por tratamento por espécie, e 1.200 no experimento todo. Trinta dias após a abertura da flor realizamos a contagem de frutos formados.

Análise estatística

As análises foram realizadas utilizando o software R 4.2.3 (R Core Team 2023). Para caracterizar o sistema reprodutivo prevalente das duas espécies, utilizamos um Modelo Linear Generalizado (GLM) com distribuição Binomial seguido de um teste Chi-quadrado a fim de avaliar se o número de frutos formados para cada tratamento de polinização manual foi diferente. Na sequência, para classificar cada uma das espécies em autocompatível ou autoincompatível foi calculado o Índice de Autoincompatibilidade (IAI) através da divisão da porcentagem de frutos formados por autopolinização manual pela porcentagem de frutos formados pela polinização cruzada, com valores inferiores a 0,25 indicando espécies autoincompatíveis (Bullock 1985). O Índice de Eficácia Reprodutiva (IER) também foi calculado através da divisão da porcentagem de frutificação cruzada pela porcentagem de frutificação natural (Zapata & Arroyo 1978). Este índice indica qual é o resultado da frutificação sob as melhores condições de polinização.

Para avaliar responder à hipótese 1, se a densidade de indivíduos coespecíficos afeta a frutificação em ambas as espécies, utilizamos outro GLM com distribuição Binomial, visto que os dados indicavam ausência ou presença de frutos (0 ou 1, respectivamente). Nesta e em todas as análises que se seguem, nós verificamos a adequação dos dados às premissas de normalidade e homoscedasticidade através do pacote “DARHMa”, e a qualidade do modelo com base na distribuição dos resíduos através do pacote “performance”. Admitimos um nível de significância de $p < 0.05$ para a diferença entre as médias em todas as análises (Silva *et al.* 2022).

Metodologia para testar H2-Visitação em função da densidade

Para testarmos se as plantas próximas de seus coespecíficos (alta densidade) foram mais visitadas que plantas isoladas (baixa densidade), realizamos observações focais em dez indivíduos por tratamento e nas plantas já usadas para testar a H1 em cada espécie. Cada planta foi observada por um período de uma hora de manhã e uma hora à tarde e sempre em dias ensolarados, com 20 horas por tratamento, 40 horas por espécie e 80 horas no total. Foram registrados o horário de chegada de cada visitante na flor, a quantidade de flores visitadas por ele, a presença de interação agonística com outros visitantes na flor ou na planta, a parte da flor contactada e o comportamento do visitante a fim de o caracterizarmos como polinizador ou pilhador de recursos. Os visitantes foram fotografados, filmados e, quando possível, coletados e armazenados em potes de plástico para posterior identificação.

Análise estatística

Para compararmos se houve diferença entre o número de espécies visitantes florais entre os tratamentos utilizamos GLM com distribuição de Poisson, seguido de uma Anova tipo II para avaliar a significância das preditoras do modelo. O número de visitas registradas para cada tratamento foi analisado através de um teste de Kruskal-Wallis de análise de variância não-paramétrica, pois estes dados não se adequavam às premissas de normalidade e homoscedasticidade. Para avaliarmos o número de flores visitadas pelos polinizadores entre os tratamentos, conduzimos uma análise de Anova em blocos aleatorizados incluindo cada planta como fator aleatório através do pacote “lmer”.

Metodologia para testar H3- Florivoria em função da densidade

Para testarmos se a florivoria é dependente do grau de isolamento das plantas, 10 botões florais íntegros e na pré-antese foram marcados em 10 plantas nos Tratamentos de baixa e de alta densidade já usadas para testar a H1, totalizando 200 flores por espécie. A integridade das estruturas florais foi conferida no segundo dia após a antese para constatar se houve ou não dano causado por herbívoros nas pétalas ou nas estruturas reprodutivas. Nesta ocasião, as flores foram acondicionadas em potes de plástico e transportadas ao laboratório onde foram fotografadas sobre papel branco. As fotografias foram posteriormente analisadas utilizando o software ImageJ para a análise da área total e da área perdida no caso das flores danificadas, a unidade de medida utilizada foi milímetros quadrados (mm²).

Análise estatística

A fim de testarmos se o número de flores danificadas por florívoros é afetado pela densidade de plantas coespecíficas (H3), realizamos um GLM com distribuição binomial seguido por uma Anova Tipo II para avaliar a significância das preditoras do modelo. Para verificarmos se a média da área floral danificada é afetada pela densidade das populações nos tratamentos, conduzimos uma Anova em blocos aleatorizados onde incluímos cada planta como um fator aleatório, utilizando o pacote “lmer”. Esta mesma abordagem foi utilizada a fim de verificarmos se a área total destas flores diferia entre plantas isoladas e agrupadas.

Metodologia para testar H4-Frutificação em função da florivoria e da densidade

Para testarmos se a frutificação natural é afetada pela florivoria, comparamos os resultados de frutificação com e sem ensacamento posterior à polinização. Para isso utilizamos outras 10 flores por indivíduo de *P. tomentosa* (36 plantas, sendo 17 com baixa e 19 com alta densidade) e de *B. intermedia* (60 plantas, sendo 30 com baixa e 30 com alta densidade), usando os mesmos indivíduos da H1. As flores foram marcadas com linhas de algodão na fase de pré antese, deixadas livres para a polinização natural e ensacadas com tecido polyester no dia posterior para impedir o acesso dos florívoros. Os frutos produzidos foram contados um mês após a data da antese.

Análise estatística

Assim como na H1, aqui também utilizamos um GLM com distribuição Binomial, para analisar se a produção de frutos é afetada pela densidade das plantas nas populações. Além desta análise, conduzimos a modelagem dos dados utilizando um GLM com distribuição binomial e função de ligação “logit”, considerando a interação entre os fatores analisados (Tratamentos: isolado e agrupado e acesso dos florívoros: livre e ensacado). Após a modelagem utilizamos a estatística Chi-quadrado para verificar as diferenças entre os grupos.

RESULTADOS

H1- Frutificação em função da densidade e do sistema reprodutivo

Peixotoa tomentosa apresentou período de floração do final de abril até meados de agosto de 2022, enquanto *B. intermedia* floresceu depois, entre o final de outubro de 2022 e meados de fevereiro de 2023. Os testes de polinização controlada mostraram que *P. tomentosa*

é uma espécie autocompatível (autógama), capaz de formar frutos mesmo sem a presença de grãos de pólen (agamospermia) ou de polinizadores, com diferença significativa entre o número de frutos formados por tratamento (GLM $X^2=12.052$, $df=4$, $p=0.01697$) (Tabela 2). Os resultados dos tratamentos de polinização controlada realizados em *B. intermedia* mostraram que a espécie necessita da transferência de pólen entre indivíduos para formar frutos, portanto ela foi considerada uma espécie auto-incompatível (alógama), com diferença significativa entre a frutificação de cada grupo (GLM $X^2=96;114$, $df=4$, $p<2.2e-16$) (Tabela 3). O único fruto formado no tratamento de agamospermia possivelmente é o resultado de uma contaminação acidental por pólen de outro indivíduo durante o processo de emasculação.

TABELA 2. Frutificação de *P. tomentosa* após diferentes tratamentos de polinização.

Tratamento	N flores/ N frutos	% de frutificação	Nº de samarídeos
Agamospermia	46/16	34,78	34
Autopolinização espontânea	46/5	10,86	11
Autopolinização manual	41/9	21,95	25
Polinização Cruzada	31/5	16,12	15
Controle	50/5	10,0	15
Índice de autoincompatibilidade	$21,95 / 16,12 = 1,36$		
Índice de eficácia reprodutiva	$10 / 16,12 = 0,62$		

TABELA 3. Frutificação de *B. intermedia* após diferentes tratamentos de polinização.

Tratamento	N flores/ N frutos	% de frutificação
Agamospermia	29/1	3,44
Autopolinização espontânea	30/0	0
Autopolinização manual	28/0	0
Polinização Cruzada	30/24	80
Controle	30/17	56,6
Índice de autoincompatibilidade	$0 / 80 = 0$	
Índice de eficácia reprodutiva	$56,6 / 80 = 0,71$	

A frutificação foi afetada positivamente pelo aumento da densidade nas duas espécies observadas (Fig. 3). Flores de *P. tomentosa* produziram 34% de frutos no tratamento de alta densidade e 21% no de baixa densidade, com diferença significativa entre as médias dos dois grupos (GLM $X^2=12.616$, $df=1$, $p<0.0003826$). *Byrsonima intermedia* produziu 68% de frutos no tratamento de alta densidade e 30% no de baixa densidade, com diferença estatística entre as médias dos dois grupos (GLM $X^2=87.291$, $df=1$, $p=2.2e-16$).

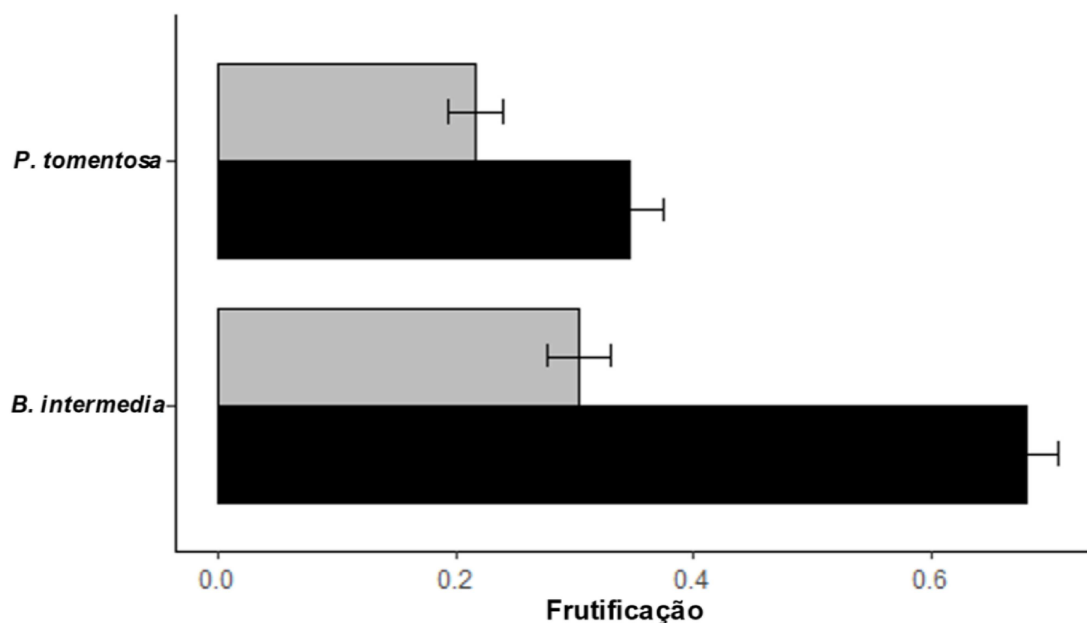


FIGURA 3. Média de frutos formados dependendo da densidade das plantas, considerando o tratamento de alta densidade (preto) e o de baixa intensidade (cinza).

H2 – Visitação floral em função da densidade

Quinze espécies pertencentes às famílias Apidae, Halictidae e Syrphidae foram observadas realizando visitas às flores de *P. tomentosa* e *B. intermedia*. Não houve diferença estatística significativa entre o número de espécies visitantes florais dependente da densidade para *P. tomentosa* (5 sp – baixa densidade, 3 sp – alta densidade) (GLM $X^2= 0.50534$, $df= 1$, $p=0.4772$), nem para *B. intermedia* (16 sp - baixa densidade, 17 sp – alta densidade) (GLM $X^2= 0.030308$, $df=1$, $p=0.8618$). Apenas *P. tomentosa* apresentou diferença na quantidade de visitas, com plantas do tratamento baixa densidade (N= 14) recebendo mais visitas do que o tratamento alta densidade (N=4) (Kruskal-Wallis $X^2=1.236$, $df=1$, $p=0.2662$). Plantas de *B. intermedia* tiveram quantidades de visitas semelhantes entre si nos dois tratamentos (Kruskal-Wallis $X^2= 0.0051667$, $df=1$, $p=0.9427$). Todos os visitantes florais de *P. tomentosa*

apresentaram comportamento exclusivo de pilhadores de pólen e/ou óleo, enquanto em *B. intermedia* foram registradas visitas tanto de espécies polinizadoras quanto de pilhadoras (Tab. 4). O comportamento apto a transferir pólen entre as visitas observado em *B. intermedia* variou dependendo da densidade das plantas, com maior riqueza de espécies no tratamento de alta densidade tanto para as abelhas Centridini (4 espécies – alta densidade, 3 espécies – baixa densidade), quanto para Exomalopsini (1 espécie – alta densidade). As abelhas *Centris flavifrons*, *Centris sp.*, *Epicharis bicolor*, *Epicharis sp.* (Centridini) e *Exomalopsis analis* (Exomalopsini) coletaram óleo por raspagem e pólen por vibração e foram mais frequentes em arbustos no tratamento de alta densidade (N=29) do que no de baixa densidade (N=8) de *B. intermedia*, com diferença estatística ($X^2=0.37806$, $df=1$, $p=0.038$). *Peixotoa tomentosa* e *B. intermedia* compartilharam três espécies de abelhas Meliponini e uma espécie de díptero Syrphidae visitando suas flores em ambos os tratamentos. As abelhas *Paratrigona lineata*, *Tetragonisca angustula* e *Trigona spinipes*, sempre coletavam pólen por raspagem das anteras ou raspavam óleo dos elaióforos, mas sem tocar os estigmas. A espécie de Syrphidae foi observada se alimentando de pólen diretamente das anteras tanto nas flores de *P. tomentosa* (Tratamento de baixa densidade, N=5), quanto de *B. intermedia* (Tratamento de baixa densidade, N=7, e de alta densidade, N=3).

Abelhas *Tetragonisca angustula* e uma espécie do gênero *Trigonisca* foram observadas raspando nectários extraflorais nas folhas próximas das inflorescências de *P. tomentosa*. Outros visitantes foram registrados para ambas as espécies, como formigas (*Camponotus crassus*, *C. blandus*, *Ectatomma tuberculatum*) e vespas das famílias Sphecidae, Pompilidae e Vespidae (subfamílias Eumeninae e Polistinae), em especial *Bachygastra lecheguana* e *Polystes versicolor* (subfamília Polistinae). Formigas e vespas foram registradas com comportamentos mutualísticos de defesa induzida, através dos NEFs pelas formigas, e de predação de herbívoros pelas vespas. Aranhas foram observadas com comportamento de predação apenas em *P. tomentosa*. A herbivoria floral ocorreu nas pétalas, causada por lagartas de Lepidóptero em uma planta no tratamento de baixa densidade de *P. tomentosa* (Geometridae) e em uma planta no tratamento de alta densidade de *B. intermedia* (Licaenidae), bem como por grilos (Orthoptera: Romaleidae) e besouros (Curculionidae) em indivíduos de *P. tomentosa* no tratamento de baixa densidade.

TABELA 4. Riqueza e abundância de abelhas visitantes florais e recurso coletado por espécie conforme a densidade. As siglas indicam coleta de pólen por raspagem (PR) ou por vibração (PV), coleta de óleo (O), e comportamento apto a polinizar (*).

Visitante floral Tribo, Espécie	<i>Peixotoa tomentosa</i>		<i>Byrsonima intermedia</i>		Recurso coletado
	Alta densidade	Baixa densidade	Alta densidade	Baixa densidade	
Apini					
<i>Apis mellifera</i>	-	1	-	-	PR
Centridini					
<i>Centris flavifrons</i>	-	-	1	-	O*
Centris sp.	-	-	1	1	PV*/O*
<i>Epicharis bicolor</i>	-	-	10	4	PV*/O*
<i>Epicharis</i> sp.	-	-	13	3	PV*/O*
Exomalopsini					
<i>Exomalopsis analis</i>	-	-	4	-	O*
Halictini					
<i>Agapostemon</i> sp.	-	-	2	3	PR
Dialictus sp.	-	-	-	1	PR
Meliponini					
<i>Paratrigona lineata</i>	1	1	5	12	PR
<i>Plebeia saiqui</i>	-	-	3	-	O
<i>Tetragona clavipes</i>	-	-	1	-	O
<i>Tetragonisca angustula</i>	2	3	3	1	PR/O
<i>Trigona spinipes</i>	1	4	2	5	PR/O
<i>Trigonisca</i> sp	-	-	-	1	PR
Total das abelhas	4	9	46	31	

A quantidade de flores visitadas variou por tratamento para *P. tomentosa* com mais visitas no tratamento de baixa densidade (N=18) do que no de alta densidade (N=3) (F=8.301, df=1, p= 0.009567). Já em *B. intermedia*, o número de flores visitadas não foi diferente entre

os grupos de baixa (N=101) e alta densidade (N=107) ($F= 0.0399$, $df=1$, $p= 0.8439$). *Peixotoa tomentosa* e *B. intermedia* foram visitadas em horários semelhantes, nos períodos da manhã e tarde. Indivíduos no tratamento de alta densidade de *P. tomentosa* somente foram visitados entre as 14:00-15:00h, enquanto os de baixa densidade apresentaram visitantes florais entre 10:00 e 11:00h, e das 14:00 às 17:00h. *Byrsonima intermedia*, por sua vez, apresentou dois picos de visitas, com maior frequência de manhã (10:00-11:00h) e menor à tarde (15:00-16:00h) (Fig. 4).

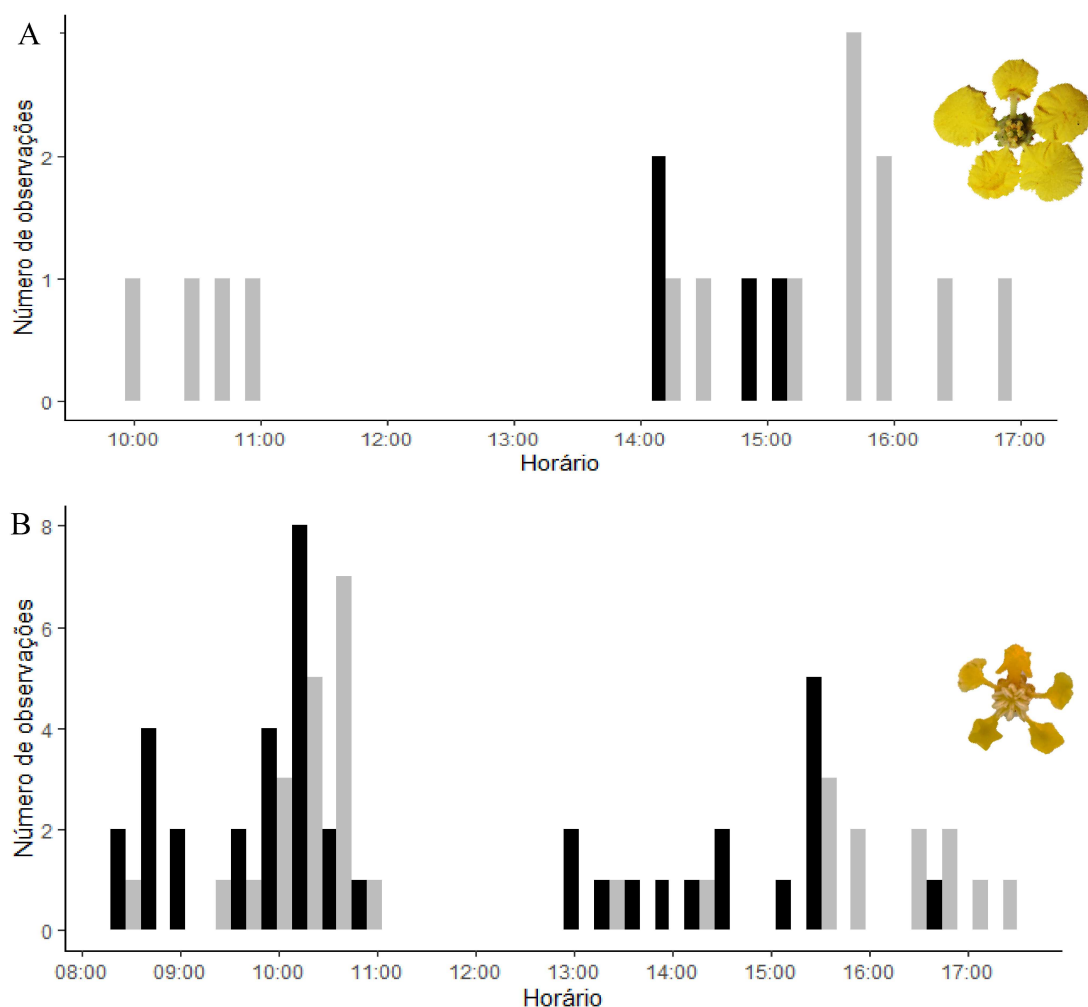


FIGURA 4. Visitantes florais em *Peixotoa tomentosa* (A) e *Byrsonima intermedia* (B) em função do horário e do tipo de tratamento: alta densidade (preto) e baixa densidade (cinza).

H3- Florivoria em função da densidade

As pétalas das flores de ambas as espécies foram parcialmente consumidas por florívoros independentemente da densidade (Fig. 5). *Peixotoa tomentosa* teve 36% das flores

agrupadas e 55% das flores isoladas apresentando dano (GLM $X^2=7.3253$, $df=1$, $p=0.006799$), no entanto a área consumida tanto no tratamento de alta densidade ($0.32263\text{mm}^2 \pm 0.3851515$ média \pm desvio padrão), enquanto no de baixa densidade ($0.36260\text{mm}^2 \pm 0.4476348$ não diferiu estatisticamente entre os tratamentos ($F=0.0659$, $df=1$, $p=0.7977$). *Byrsonima intermedia* teve 71% das flores danificadas em ambos os tratamentos, e a área consumida pelos florívoros em plantas em alta densidade ($0.27863\text{mm}^2 \pm 0.4797141$ média \pm desvio padrão) e em plantas em baixa densidade ($0.46769\text{mm}^2 \pm 0.479410$) não diferiu estatisticamente ($F=1.8151$, $df=1$, $p=0.1795$). Flores de *P. tomentosa* de plantas do tratamento de baixa densidade tiveram pétalas com área maior ($32.41350\text{mm}^2 \pm 0.50125470.746$ média \pm desvio padrão) do que aquelas do tratamento de alta densidade ($8.659931\text{mm}^2 \pm 0.5102746$, com diferença estatística entre si ($F=529.81$, $df=1$, $p=2.2e-16$). A área das flores de *B. intermedia*, não diferiu quando comparamos os tratamentos de alta densidade ($9.851479\text{mm}^2 \pm 0.5012547$ média \pm desvio padrão) e de baixa densidade ($10.962989\text{mm}^2 \pm 0.5102475$) ($F=2.8629$, $df=1$, $p=0.09229$).

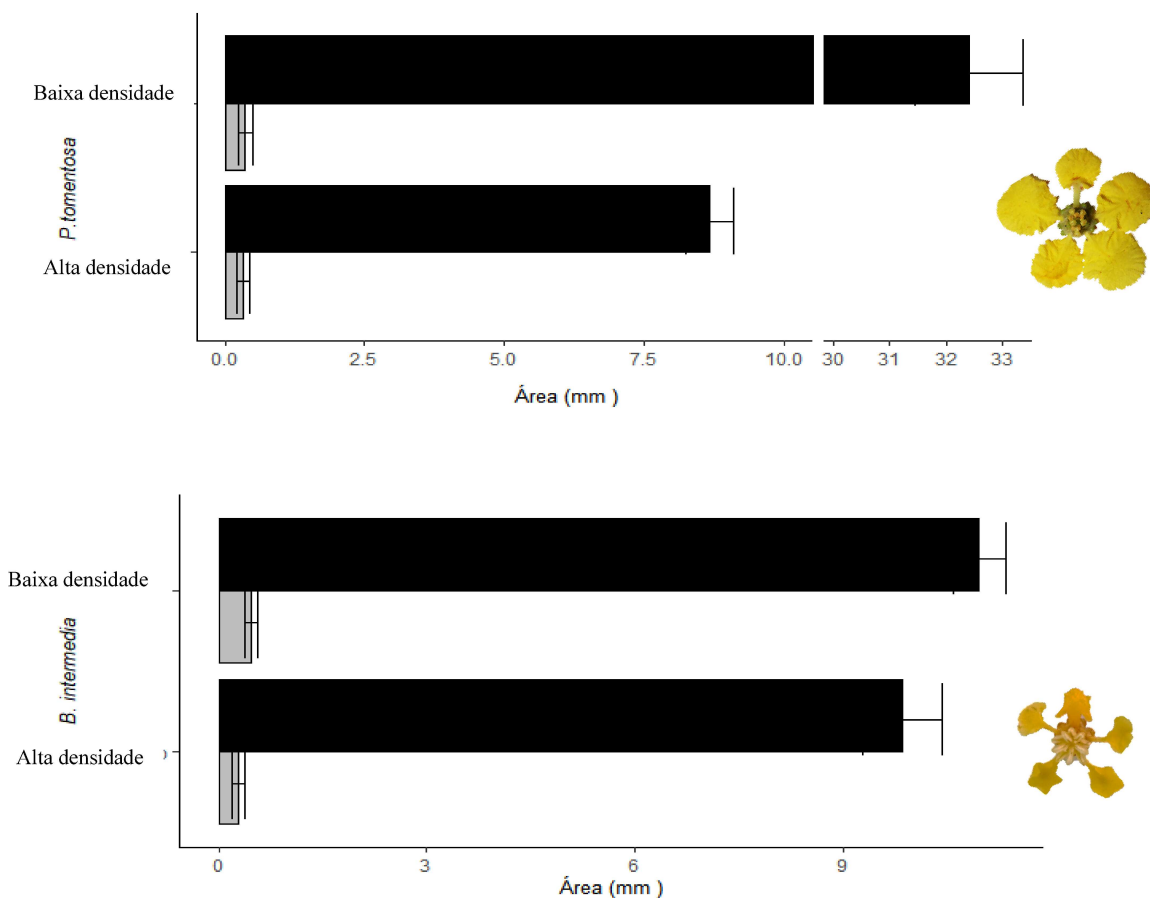


FIGURA 5: Área total das flores (preto) e área consumida (cinza) por florívoros em *P. tomentosa* e *B. intermedia* de acordo com as densidades. Cada tratamento contou com 100 flores.

H4- Frutificação natural em função da florivoria pós-polinização e da densidade

A frutificação foi maior nas plantas agrupadas que nas isoladas para ambas as espécies, mas o isolamento dos florívoros pós-polinização teve efeitos distintos entre elas (Tab. 5). Flores ensacadas de *P. tomentosa* frutificaram mais no tratamento de alta densidade (34%) que no de baixa densidade (23%), com diferença estatística entre eles (GLM $X^2= 5.862$, $df=1$, $p=0.01547$). No entanto, não houve efeito distinto sobre a frutificação quando se considerou flores com e sem ensacamento localizadas no mesmo tratamento de densidade (GLM $X^2=1144.4$, $df=1$, $p=0.8824$), indicando que a densidade é o fator com efeito principal sobre a produção de frutos e não houve interação entre os dois fatores analisados (GLM $X^2 =0.0786$, $df=1$, $p=0.7793$)

Nas flores ensacadas de *B. intermedia* houve maior frutificação no tratamento de alta densidade que no de baixa densidade, com diferença estatística entre os grupos (GLM $X^2= 46.737$, $df=1$, $p=8.117e-12$). Entretanto, ao contrário do observado para *P. tomentosa*, *B. intermedia* apresentou queda na produção de frutos com o ensaque das flores pós-polinização (GLM $X^2=19.189$, $df=1$, $p=1.184e-05$) e com diminuição da densidade de coespecíficos (GLM $X^2=131.548$, $df=1$, $p=2.2e-16$ (Tab. 5 e Fig. 6), também sem interação entre esses dois fatores (GLM $X^2= 2.481$, $df=1$, $p= 0.1153$).

TABELA 5. Frutificação em função do tratamento e do acesso de florívoros para *Peixotoa tomentosa* e *Byrsonima intermedia*.

Espécie	Tratamento	Acesso de florívoros	Frutificação (%)
<i>Peixotoa tomentosa</i>	Alta densidade	Livre	34%
		Ensacado	34%
	Baixa densidade	Livre	21%
		Ensacado	23%
<i>Byrsonima intermedia</i>	Alta densidade	Livre	68%
		Ensacado	50%
	Baixa densidade	Livre	30%
		Ensacado	23%

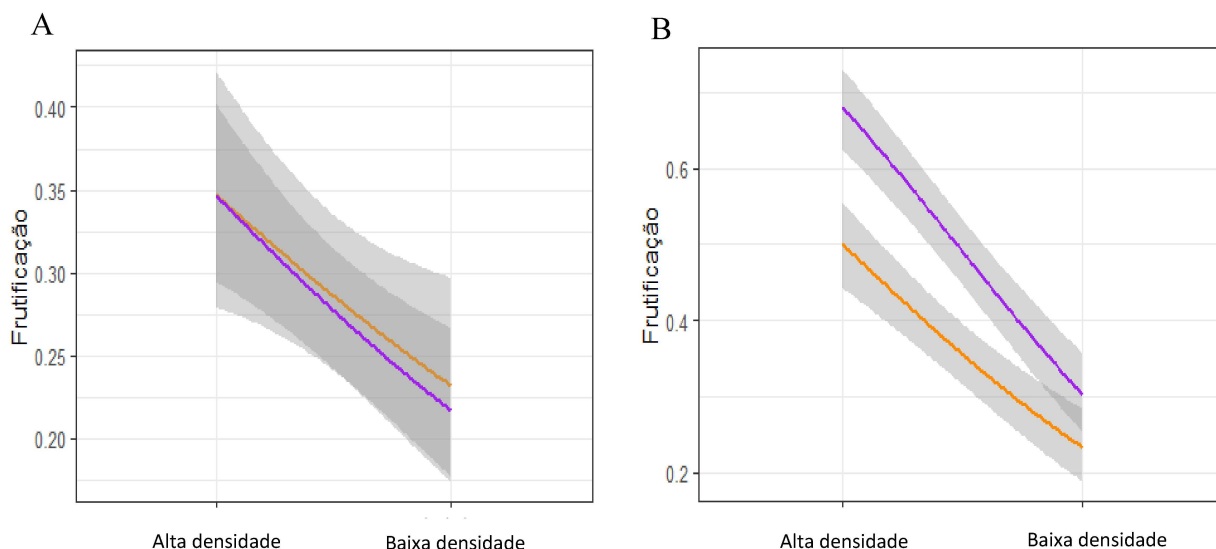


FIGURA 6. Média de frutos produzidos para *Peixotoa tomentosa* (A) e *Byrsonima intermedia* (B) em função da densidade e da florivoria. Flores encasadas (laranja), flores livres (azul).

DISCUSSÃO

Os resultados obtidos confirmam nossa hipótese 1, de que a densidade populacional condiciona a frutificação nas duas espécies investigadas, porém isso ocorre diferentemente entre plantas partenocárpicas e plantas alógamas. A hipótese 2 foi confirmada, evidenciando que o grau de isolamento das plantas afetou as taxas de visitação de artrópodes nos ramos, entretanto, com resultados discrepantes para *P. tomentosa* e *B. intermedia*, principalmente quando avaliamos a visita de abelhas polinizadoras. A hipótese 3 foi parcialmente confirmada, pois a relação entre densidade populacional e florivoria teve resultados distintos para *P. tomentosa* e *B. intermedia*. A hipótese 4 foi refutada, já que o ensaque das flores após a polinização, não aumentou as taxas de frutificação como esperado.

Peixotoa tomentosa e *B. intermedia* apresentaram períodos de floração compatíveis com o já relatado na literatura (Torezan-Silingardi 2007; Barônio *et al* 2017; Vilela *et al.* 2018). Através dos dados de polinização manual constatou-se que *P. tomentosa* é uma espécie autocompatível (IAI=1.36), com possibilidade de formação de frutos mesmo na ausência de grãos de pólen através da agamosperma. Esse modo de reprodução não é comum em espécies de Malpighiaceae, apesar de também já ter sido relatado em outras espécies de *Peixotoa* (Andersson 1982), em *Banisteriopsis pubipetala* (Sigrist & Sazima 2004) e *Byrsonima rotunda*

(Mendes *et al.* 2011). O fato de a polinização cruzada ter resultado em menos frutos do que a autopolinização manual pode ser atribuído ao uso de pólen de três doadores diferentes, que pode ter gerado um grande aglomerado de grãos no estigma e um emaranhamento excessivo dos tubos polínicos no estilete, gerando competição e impedindo a chegada até o ovário adequadamente (Streher *et al.* 2020).

Apesar da agamosperma ser rara, a autocompatibilidade é bem documentada para Malpighiaceae, com registros na literatura para espécies dos gêneros *Banisteriopsis* e *Tetrapteris* (Sigrist & Sazima, 2004), *Byrsonima* (Barros 1992; Batista *et al.* 2005; Benezar & Pessoni 2006; Amorin & de Marco 2011; Mendes *et al.* 2011), incluindo através da autopolinização manual em *B. intermedia* (Oliveira *et al.* 2007). Estes resultados são semelhantes com os apresentados neste estudo, visto que aqui *B. intermedia* é considerada completamente autoincompatível (IAI=0), não frutificando através de nenhuma das manipulações com pólen do mesmo indivíduo ou com agamosperma. Ambas as espécies tiveram sua frutificação natural (controle) inferior à frutificação obtida através da polinização cruzada manual, o que evidencia a falta de polinizadores na área. Assim, fica evidente que a análise do índice de eficácia reprodutiva deve ser feita com cautela em espécies de áreas em regeneração, como é o caso apresentado aqui, já que os serviços de polinização ainda estão aquém do necessário.

Como esperávamos, a maior densidade de indivíduos coespecíficos teve efeito positivo sobre as taxas de frutificação tanto para *B. intermedia*, quanto para *P. tomentosa*. Em estudo semelhante com *Byrsonima coccolobifolia*, Amorim e De Marco (2011) não encontraram relação direta entre o grau de isolamento dos indivíduos e a produção de frutos, bem como Johnson *et al.* (2009). Neste último, o único parâmetro que sofreu efeito do tamanho da população foi a taxa de autopolinização, que diminuiu conforme o acréscimo da densidade de coespecíficos. Isso evidencia que populações maiores tendem a ter mais polinização cruzada, resultando em variabilidade genética e prevenindo a depressão endogâmica. No caso de espécies autoincompatíveis como *B. intermedia*, o cruzamento entre indivíduos aparentados em populações esparsas pode ser causa de efeitos negativos nas taxas de crescimento populacional, consequentemente pode levar a população ao declínio (Efeito Allee).

Assim como o predito pela hipótese Janzen-Connell para o aumento da atração de herbívoros mediado pela maior presença de indivíduos coespecíficos (Janzen 1970; Connell 1978), acréscimos na frutificação são atribuídos à maximização da atração dos polinizadores via percepção visual (Melo *et al.* 2018; Underwood *et al.* 2020). Estudos mostram que a maior

abundância de flores abertas, aumenta o *display* de atração floral e culmina em uma relação positiva entre a densidade dos polinizadores e o número de flores visitadas (Grindeland *et al.* 2005; Makino 2007; Melo *et al.* 2018). Neste caso, a vizinhança coespecífica atua como facilitadora do encontro das flores pelos polinizadores (Agren 1996; Bergamo *et al.* 2020), e gera resultados positivos sobre as taxas de visitação floral (Grindeland *et al.* 2005; Bruninga-Socolar *et al.* 2016). Essa atração está intimamente relacionada aos mecanismos de atração das flores e à percepção cognitiva dos polinizadores. Os sinais florais são o mecanismo mais importante de permanência dessas interações via aprendizagem e associação entre o estímulo floral e a oferta de recursos (Chittka & Thomsom 2001). Além disso, a maior concentração de recursos em plantas mais próximas pode reduzir em até 76% o gasto energético no forrageio das abelhas já que a distância entre as flores é reduzida, fazendo com que elas mostrem preferência por fragmentos mais densos (Barley *et al.* 2022).

Nossos resultados indicam uma relação positiva do *display* floral com a frutificação para *P. tomentosa* e *B. intermedia*, entretanto, com conclusões divergentes a respeito das taxas de visitação e número de flores visitadas nessas duas espécies. Apesar de não constarmos diferença na riqueza de visitantes florais nos tratamentos de ambas as espécies focais, mais flores foram visitadas por abelhas pilhadoras no tratamento isolado de *P. tomentosa*, indicando que as taxas de visitação dessa espécie foram afetadas negativamente pela alta densidade. Neste caso, a facilitação do encontro é substituída pela competição intraespecífica por polinizadores efetivos em populações de plantas adensadas (Spigler & Chang 2009; Johnson *et al.* 2012; Ward *et al.* 2013; Menge *et al.* 2017; Hurtado *et al.* 2023), principalmente quando a abundância deles não é satisfatória. Além disso, pode haver a diluição da visitação no tratamento agrupado, devido à alta oferta de flores, e com abelhas visitando vários indivíduos e menos flores por planta (Underwood *et al.* 2020). Na dependência da densidade negativa, a abundância dos visitantes florais é fundamental para o fitness da planta focal (Rivest 2023).

Em *B. intermedia*, entretanto, a densidade não teve efeito sobre o número de flores visitadas no geral, provavelmente por essa espécie produzir grande quantidade de inflorescências racemosas e terminais com muitas flores abertas em um único dia, traço característico desse gênero (Oliveira *et al.* 2007, Mendes *et al.* 2011) e oposto ao encontrado em *P. tomentosa*. Cada planta de *P. tomentosa* tem poucas flores abertas por dia, uma inflorescência dessa espécie possui quatro flores que podem ou não ter antese simultânea. *Byrsonima intermedia*, por sua vez, possui uma inflorescência na ponta de cada ramo, com numerosas flores abertas no mesmo dia. Sendo assim, um único indivíduo isolado de *B.*

intermedia já detêm um maior *display* floral e grande quantidade de recursos que atraem muitos visitantes (Bergamo *et al.* 2020).

Apesar disso, a maior densidade de indivíduos foi fator importante para a frequência de visitas de abelhas polinizadoras, com diferença expressiva no número de registros entre o tratamento agrupado (N=29) e isolado (N=8). Consideramos que neste caso, fica explícita a facilitação do encontro das flores pelos polinizadores de *B. intermedia*, que resultaram em maiores taxas de frutificação. Resultados semelhantes foram encontrados por Grindeland *et al.* (2005) e Bruninga-Socular *et al.* (2016) que indicaram efeitos positivos da densidade de flores coespecíficas sobre as taxas de visitação de abelhas do gênero *Bombus*. Bruninga-Socular *et al.* (2016), entretanto, ressaltaram que as taxas de visitação das abelhas podem estar condicionadas não somente à densidade de flores da espécie de planta focal, mas também com a densidade de plantas floridas que coexistem na mesma área. Essa abordagem vem sendo utilizada adicionando mais um fator a ser considerado nas relações de facilitação ou competição que podem condicionar as interações planta-polinizador (Bergamo *et al.* 2020; Hurtado *et al.* 2023).

Durante o período de estudo, indivíduos de *P. tomentosa* não receberam visitas de abelhas consideradas como potenciais polinizadoras, sendo visitadas somente por pilhadoras generalistas de pólen e/ou óleo. Barônio & Torezan-Silingardi (2016) registraram na mesma área 10 espécies polinizadoras de *P. tomentosa*, entre abelhas dos gêneros *Centris* e *Epicharis* (Centridini) e das espécies *Lophopedia pygmaea* e *Monoeca aff brasiliensis* (Tapinotaspidiini). Tais abelhas têm fortes associações com espécies de Malpighiaceae através coleta de óleo floral (Vogel 1990; Sigrist & Sazima 2004; Alves-dos-Santos *et al.* 2007) e são reconhecidas por nidificarem no solo ou em cavidades preexistentes nos galhos das árvores (Michener 2000). A ausência dessas abelhas na área de estudo durante o período de floração de *P. tomentosa*, provavelmente é devido a ocorrência de dois eventos de geadas e um grande incêndio poucos meses antes (julho e setembro de 2021). Nessa ocasião, os ninhos das abelhas presentes na vegetação ou no solo raso possivelmente foram consumidos pelo fogo e, quando as primeiras plantas começaram a florir, a comunidade de abelhas ainda estava se reestabelecendo.

Essa hipótese é reforçada pelo fato de representantes da tribo Centridini terem sido registrados fazendo visitas em flores de *B. intermedia*, aproximadamente um ano após o último evento de fogo. Essas abelhas foram observadas coletando óleo através da raspagem dos elaióforos nas bases das sépalas, e pólen através de vibração. A fricção do corpo das abelhas na coleta de óleo causa a ruptura de células da superfície estigmática e a aderência dos grãos de pólen (Sigrist e Sazima 2004). Oliveira *et al.* (2007) consideraram as abelhas do gênero

Epicharis como polinizadoras efetivas de *B. intermedia* devido à alta frequência de visitas que também foi registrada no presente estudo. Adicionalmente, *Exomalopsis analis* foi registrada coletando óleo com comportamento semelhante aos das abelhas Centridini em indivíduos agrupados de *B. intermedia*. Sazan *et al.* (2014) indicaram essa espécie de abelha como visitante de *B. cydoniifolia*, mas coletando pólen diretamente das anteras. Outra espécie do mesmo gênero, *E. fulvofasciata*, foi considerada polinizadora de *B. intermedia* e *B. pachyphylla*, entretanto, não foi registrada coletando óleo, mas sim pólen através da vibração (Rabelo *et al.* 2016). *Exomalopsis analis* pode ser considerada uma polinizadora eventual dessa espécie pelo tamanho pequeno das flores, mas talvez não seja para *P. tomentosa* já que esta flor tem tamanho maior. Em um cenário hipotético, se indivíduos de *B. intermedia* estivessem aptos a produzir flores logo após os eventos de queimada relatados, provavelmente os resultados de taxa de visitação e identidade dos visitantes seriam semelhantes aos obtidos para *P. tomentosa*. Contudo, o sucesso reprodutivo dessa espécie seria gravemente afetado pela ausência de abelhas na área, visto sua autoincompatibilidade e dependência dos polinizadores como vetores de pólen.

Características utilizadas para a atração de polinizadores como a cor, o tamanho, a longevidade e o arranjo em inflorescências são importantes também para avaliar a frequência de ataque e os níveis de florivoria nas plantas (Boaventura *et al.* 2022). As flores organizadas em inflorescências, são mais atacadas por florívoros pois oferecem maior quantidade de alimento concentrado no tempo e no espaço. No presente estudo, utilizamos as abordagens da hipótese Janzen-Connell, frequentemente utilizada para herbívoros foliares e patógenos (Comita & Stump 2020), a fim de testar se os níveis de herbivoria floral seriam também determinados pelo agrupamento de flores no Cerrado, onde obtivemos resultados contrastantes. Ao contrário do que postula essa hipótese, flores em indivíduos isolados de *P. tomentosa* tiveram taxas de florivoria maiores do que aqueles agrupados, enquanto em *B. intermedia* não identificamos efeitos significativos.

Neste caso, consideramos que a florivoria em *P. tomentosa* sofreu efeitos positivos da maior densidade, visto que plantas mais próximas foram menos danificadas. Isto é relatado para a diluição da predação (ou mecanismos de escape do predador) em populações mais densas nos conceitos do Efeito Allee (Stephens & Sutherland 1999). A diluição da predação na florivoria é relatado por Boaventura *et al.* (2022) como o fator que permite que flores em inflorescências sejam menos danificadas, por exemplo. No presente estudo, além da densidade não ter sido um fator preditor para a florivoria em *B. intermedia*, (espécie que possui inflorescências grandes e

numerosas) estas foram mais danificadas do que as pequenas inflorescências de *P. tomentosa*. Desse modo, podemos considerar que a concentração de recursos em *B. intermedia* atrai mais florívoros, independente da densidade de coespecíficos, assim como foi constatado para os polinizadores. No entanto, sua grande quantidade de flores numa mesma inflorescência permite que muitas flores escapem dos herbívoros e frutifiquem, mesmo que outras sejam perdidas devido ao dano.

Sob essa ótica, flores nos tratamentos agrupados deveriam ter sido mais atacadas do que aquelas em plantas isoladas, o que não foi constatado. Através dos dados de área total das flores de *P. tomentosa*, podemos supor que flores mais danificadas no tratamento isolado podem ser relacionadas ao fato de possuírem área expressivamente maior do que as agrupadas. Segundo Feeny (1976) na Hipótese de Aparência das Plantas, espécies (ou populações dentro de espécies) com flores maiores sofrem maior nível de dano. Entretanto, a revisão bibliográfica de Boaventura *et al.* (2022) evidencia que poucos estudos trazem o tamanho total das flores em comparação com a área perdida, fazendo deste um dado que precisa ser mais bem explorado em outros sistemas de modo que essa hipótese seja realmente corroborada ou refutada

Ademais, Menge *et al.* (2017) demonstraram que o grau de isolamento de indivíduos em uma população também afeta traços fenotípicos como, por exemplo, o tamanho das plantas. Em seu estudo, a altura dos indivíduos foi negativamente relacionada com a densidade das populações, de modo que plantas em populações com indivíduos mais isolados eram maiores que aqueles agrupados. Esse fato nos faz levantar a hipótese de que o isolamento de indivíduos pode alterar características fenotípicas que priorizem flores maiores como uma estratégia para aumentar as chances de serem localizadas pelos polinizadores em meio à vegetação. Além disso, essa plasticidade fenotípica das flores também já foi relacionada ao ataque prévio de organismos antagonistas (florívoros, herbívoros e patógenos) (Rusman *et al.* 2019a). Desse modo, plantas podem mudar características na morfologia, cores, voláteis e produção de néctar e pólen de suas flores (Rusman *et al.* 2019b) a fim de se tornarem mais atrativas aos polinizadores. Rusman *et al.* (2019b) mostram que plantas infestadas por lagartas herbívoras tinham flores 18% maiores do que aquelas sem a ação de herbívoros, com acréscimo de 7% na área de suas pétalas. Essa plasticidade fenotípica é adaptativa e indica uma resposta do organismo às pressões seletivas exercidas por herbívoros e florívoros. Tal fato corrobora os resultados de visitação e florivoria das flores de indivíduos isolados de *P. tomentosa* registrados aqui.

Adaptar-se a ação desses organismos pode significar mitigação de prejuízos, visto que a florivoria afeta o fitness da planta através de efeitos diretos e indiretos sobre o número de frutos e sementes produzidos (Aguirrebengoa *et al.* 2023). Efeitos diretos são observados naqueles sistemas onde o herbívoro pode se alimentar da flor inteira, já os indiretos estão ligados à queda na capacidade atração visual e olfativa dos polinizadores (Gélvez-Zúñiga *et al.* 2018). Tais resultados reprodutivos são exemplificados neste estudo através da baixa produção de frutos em flores de *P. tomentosa* nos indivíduos isolados. Além disso, são corroborados pelos dados obtidos no teste da hipótese quatro. Neste caso, flores isoladas de *P. tomentosa* tiveram um acréscimo discreto nas taxas de frutificação, indicando que flores protegidas dos florívoros podem formar mais frutos quando os indivíduos estavam isolados de seus coespecíficos, sendo mais fácil de escapar o ataque. Este resultado reafirma a ação de florívoros já discutida nas flores de *P. tomentosa* deste grupo. Entretanto, em *B. intermedia* aconteceu o contrário do predito: um efeito inesperado de diminuição do número de frutos nas plantas ensacadas em ambos os tratamentos. Esse resultado é incompatível com o que esperávamos e pode ser justificado por erros metodológicos durante o ensaque das flores, que podem ter sido isoladas com o Voil antes da visita dos polinizadores. Outra hipótese levantada é que, como flores de *Byrsonima* são bem menores e mais delicadas, o ensacamento das inflorescências pode ter causado danos a elas, que foram abortadas mesmo após uma polinização adequada.

CONCLUSÕES

Este estudo mostrou que a densidade é um fator importante e capaz de alterar a polinização com consequências diretas e indiretas sobre a frutificação, assim, plantas mais adensadas tiveram maior frutificação que plantas menos adensadas, mesmo considerando espécies com distinta dependência de polinizadores. Espécies autógamas e agamospérmicas, assim como espécies alógamas, apresentam incremento na frutificação pelo aumento da densidade de plantas. Áreas em recuperação após um distúrbio ambiental severo podem apresentar serviços de polinização insuficientes, evidenciado no presente estudo pela maior taxa de frutificação encontrada nas polinizações manuais, indicando que a quantidade de polinizadores na área ainda é insuficiente. A riqueza de espécies visitantes florais não foi distinta entre plantas mais ou menos adensadas. No entanto, a riqueza de polinizadores foi estatisticamente maior apenas em *B. intermedia* (que teve florescimento posterior em outubro/2022). Em *B. intermedia*, a maior frutificação nos indivíduos agrupados está relacionada à facilitação da atração predita pelo Efeito Allee. A abundância de abelhas foi semelhante entre plantas da mesma espécie, independente da densidade. Entretanto a espécie que floresceu no início do processo de recuperação (*P. tomentosa*) apresentou pouca quantidade de abelhas visitantes, em comparação com a espécie que floresceu alguns meses depois (*B. intermedia*). O dano floral causado por herbívoros foi presente nas duas espécies, mas com diferença estatística somente para a densidade de indivíduos em *P. tomentosa*. Nesta espécie, mais flores foram atacadas nos indivíduos isolados, contrário do proposto pela Hipótese Janzen-Connell. Quando se considera o dano posterior à polinização e sua influência na frutificação, notou-se que não houve diferença para *P. tomentosa*. No entanto, *B. intermedia* apresentou maior frutificação nas flores mantidas livres para visitaç o, do que nas flores ensacadas após a polinização, fato justificado por algum detalhe na manipulação das inflorescências. Sugerimos que mais estudos investiguem como a densidade das plantas focais, assim como a presença de outras espécies floridas no entorno, alteram a quantidade de visitantes florais, sejam eles mutualistas ou antagonistas. Esses estudos podem também considerar plantas com sistemas de polinização distintos, com maior ou menor necessidade de animais polinizadores.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Ackerman, J.D., 2000. Abiotic pollen and pollination: ecological, functional, and evolutionary perspectives. *Plant Syst Evol.* 222:167–185. https://doi.org/10.1007/978-3-7091-6306-1_9
- Agren, J., 1996. Population size, pollinator limitation, and seed set in the self-incompatible herb *Lythrum salicaria*. *Ecology*, 77(6):1779-1790. <https://doi.org/10.2307/2265783>
- Allee, W.C., 1927. Animal aggregations. *The Quarterly Review of Biology*, 2(3):367-398. <https://doi.org/10.1086/394281>
- Almeida, R.F., 2020. *Peixotoa* in Flora do Brasil 2020. Jardim Botânico do Rio de Janeiro. <https://floradobrasil2020.jbrj.gov.br/reflora/floradobrasil/FB19480> (Acesso em 19 de abril de 2023)
- Alvares, C.A. *et al.*, 2013. Köppen's climate classification map for Brazil. *Meteorologische zeitschrift*, 22(6):711-728. <https://doi.org/10.1127/0941-2948/2013/0507>
- Alves-dos-Santos, I., Machado, I.C., Gaglianone, M.C., 2007. História natural das abelhas coletoras de óleo. *Oecologia Brasiliensis*, 11(4), 544-557. <https://doi.org/10.4257/oeco.2007.1104.06>
- Amorim, M.E., De Marco, P., 2011. Pollination of *Byrsonima coccolobifolia*: short-distance isolation and possible causes for low fruit production. *Brazilian Journal of Biology*, 71: 709-717. <https://doi.org/10.1590/S1519-69842011000400016>
- Andersson, C., 1982. A monograph of the genus *Peixotoa* (Malpighiaceae). *Contr. Univ. Mich. Herb.* 15:1-92.
- Aguirrebengoa, M., Müller, C., Hambäck, P.A., González-Megías, A., 2023. Density-Dependent Effects of Simultaneous Root and Floral Herbivory on Plant Fitness and Defense. *Plants*, 12(2):283. <https://doi.org/10.3390/plants12020283>
- Ashman, T.L. *et al.*, 2004. Pollen limitation of plant reproduction: ecological and evolutionary causes and consequences. *Ecology*. 85(9):2408-2421. <https://doi.org/10.1890/03-8024>
- Barley, T.A., Martinez-Algarin, M.G., Bauer, J.T., 2022. The effects of flower patch density on pollinator visitation. *Environmental Entomology*, 51(2):482-491. <https://doi.org/10.1093/ee/nvab143>
- Barônio, G.J., Torezan-Silingardi, H.M., 2016. Temporal niche overlap and distinct bee ability to collect floral resources on three species of Brazilian Malpighiaceae. *Apidologie*. 48:168-180. <https://doi.org/10.1007/s13592-016-0462-6>
- Barônio, G.J. *et al.*, 2017. Characterization of Malpighiaceae flower-visitor interactions in a Brazilian savannah: How do floral resources and visitor abundance change over time. *Flora: Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants*. 234:126–134. <https://doi.org/10.1016/j.flora.2017.07.015>
- Barros, M.A.G., 1992. Fenologia da floração, estratégias reprodutivas e polinização de espécies simpátricas do gênero *Byrsonima* Rich (Malpighiaceae). *Revista Brasileira de Biologia*, 52(2):343-353.

- Barroso, G.M. *et al.*, 2004. Frutos e sementes: morfologia aplicada à sistemática de dicotiledôneas. Viçosa: Ufv, v. 1.
- Batista, J.A., Pacheco, J.F.M., Santos, L.M., 2005. Biologia Reprodutiva de Três Espécies de *Byrsonima* Rich. Ex Kunth (Malpighiaceae) em um Cerrado Sensu Stricto no Campus da Universidade Estadual de Goiás, Anápolis, Goiás, Brasil. *Revista de Biologia Neotropical*, 2(2):109-122.
- Benezar, R. M., Pessoni, L.A., 2006. Biologia floral e sistema reprodutivo de *Byrsonima coccolobifolia* (Kunth) em uma savana amazônica. *Acta amazonica*, 36:159-168. <https://doi.org/10.1590/S0044-59672006000200005>
- Bergamo, P.J. *et al.*, 2020. Pollination outcomes reveal negative density-dependence coupled with interspecific facilitation among plants. *Ecology Letters*. 23(1):129-139. <https://doi.org/10.1111/ele.13415>
- Boaventura, M.G. *et al.*, 2022. Revisiting florivory: an integrative review and global patterns of a neglected interaction. *New phytologist*. 233(1):132–144. <https://doi.org/10.1111/nph.17670>
- Bruninga-Socolar, B., Crone, E.E., Winfree, R., 2016. The role of floral density in determining bee foraging behavior: a natural experiment. *Natural Areas Journal*, 36(4): 392-399. <https://doi.org/10.3375/043.036.0406>
- Bruninga-Socolar, B., Winfree, R., Crone, E.E., 2022. The contribution of plant spatial arrangement to bumble bee flower constancy. *Oecologia*. 198(2):471-481. <https://doi.org/10.1007/s00442-022-05114-x>
- Bullock S.H., 1985. Breeding systems in the flora of a tropical deciduous forest in Mexico. *Biotropica*. 17 (4): 287-301. <https://doi.org/10.2307/2388591>
- Cheptou, P.O., 2004. Allee effect and self-fertilization in hermaphrodites: reproductive assurance in demographically stable populations. *Evolution*. 58: 2613-2621. <https://doi.org/10.1111/j.0014-3820.2004.tb01615.x>
- Cheptou, P.O., Avendaño, V.L.G., 2006. Pollination processes and the Allee effect in highly fragmented populations: Consequences for the mating system in urban environments. *New Phytologist*. 172(4): 774–783. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2006.01880.x>
- Chittka, L., & Thomson, J. D., 2001. *Cognitive ecology of pollination*. Cambridge: Cambridge University Press: p. 344. <https://doi.org/10.1017/CBO9780511542268>
- Clark, D.A., Clark, D.B., 1984. Spacing Dynamics of a Tropical Rain Forest Tree: Evaluation of the Janzen-Connell Model. *The American Naturalist*. Disponível em: <<https://about.jstor.org/terms>>. <https://doi.org/10.1086/284316>
- Comita, L.S. *et al.*, 2014. Testing predictions of the Janzen-Connell hypothesis: A meta-analysis of experimental evidence for distance- and density-dependent seed and seedling survival. *Journal of Ecology*. 102(4): 845–856. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12232>
- Comita, L.S., Stump, S.M., 2020. Natural enemies and the maintenance of tropical tree diversity: Recent insights and implications for the future of biodiversity in a changing World1. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 105(3), 377-392. <https://doi.org/10.3417/2020591>

- Connell, J.H., 1971. On the role of natural enemies in preventing competitive exclusion in some marine animals and in rain forest trees. Pages 298-312 in P. J. Den Boer and G. Gradwell, eds. Dynamics of populations. PUDOC, Wageningen.
- Connell, J.H., 1978. Diversity in tropical rain forests and coral reefs: high diversity of trees and corals is maintained only in a nonequilibrium state. *Science*. 199(4335): 1302-1310. <https://doi.org/10.1126/science.199.4335.1302>
- Courchamp, F., Clutton-Brock, T., Grenfell, B., 1999. Inverse density dependence and the Allee effect, *Trends Ecol. Evol.* 14:405–410. [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(99\)01683-3](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(99)01683-3)
- Essenberg, C.J., 2012. Explaining variation in the effect of floral density on pollinator visitation. *American Naturalist*. 180(2): 153–166. <https://doi.org/10.1086/666610>
- Feeny, P., 1976. Plant apparency and chemical defense. Biochemical interaction between plants and insects, 1-40. https://doi.org/10.1007/978-1-4684-2646-5_1
- Faegri, K., Pijl, L. van der., 1979. The principles of pollination ecology. Pergamon Press. <https://doi.org/10.1016/B978-0-08-023160-0.50020-7>
- Ferreira, C.A., Torezan-Silingardi, H.M., 2013. Implications of the floral herbivory on Malpighiaceae plant fitness: Visual aspect of the flower affects the attractiveness to pollinators. *Sociobiology*. 60(3): 323–328. <https://doi.org/10.13102/sociobiology.v60i3.323-328>
- Gélvez-Zúñiga, I., Teixido, A.L., Neves, A.C., Fernandes, G.W., 2018. Floral antagonists counteract pollinator-mediated selection on attractiveness traits in the hummingbird-pollinated *Collaea cipoensis* (Fabaceae). *Biotropica*, 50(5): 797-804. <https://doi.org/10.1111/btp.12574>
- Ghazoul, J., Shaanker, R.U., 2004. Sex in space: Pollination among spatially isolated plants. *Biotropica*. 36(2): 128-130. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7429.2004.tb00304.x>
- Grindeland, J.M., Sletvold, N., IMS, R.A., 2005. Effects of floral display size and plant density on pollinator visitation rate in a natural population of *Digitalis purpurea*. *Functional Ecology*. 19(3): 383–390. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2005.00988.x>
- Hülsmann, L., Chisholm, R.A., Hartig, F., 2021. Is Variation in Conspecific Negative Density Dependence Driving Tree Diversity Patterns At large Scales? *Trends in Ecology and Evolution*. 36(2): 151-163. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2020.10.003>
- Hurtado, M., Godoy, O., & Bartomeus, I., 2023. Plant spatial aggregation modulates the interplay between plant competition and pollinator attraction with contrasting outcomes of plant fitness. *Web Ecology*, 23(1), 51-69. <https://doi.org/10.5194/we-23-51-2023>
- Janzen, D.H., 1970. Herbivores and the number of tree species in tropical forests. *The American Naturalist*. 104(940): 501-528. <https://doi.org/10.1086/282687>
- Johnson, S.D., Torninger, E., Ågren, J., 2009. Relationships between population size and pollen fates in a moth-pollinated orchid. *Biology Letters*. 5(2): 282–285. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2008.0702>

- Johnson, S.D., Hollens, H., Kuhlmann, M., 2012. Competition versus facilitation: conspecific effects on pollinator visitation and seed set in the iris *Lapeirousia oreogena*. *Oikos*, 121(4): 545-550. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2011.19516.x>
- Makino, T.T., Ohashi, K., Sakai, S., 2007. How do floral display size and the density of surrounding flowers influence the likelihood of bumble bee revisitation to a plant? *Functional Ecology*, 21(1): 87-95. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2006.01211.x>
- McCall, A.C., Irwin, R.E., 2006. Florivory: The intersection of pollination and herbivory. *Ecology Letters*. 9(12):1351-1365. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2006.00975.x>
- Melo, L.R.F., da Cunha Guimarães, B.M., Barônio, G.J., de Oliveira, L.C., Cardoso, R. K.D.O.A., Araújo, T.N., Telles, F.J. 2018. Como as abelhas percebem as flores e por que isto é importante? *Oecologia Australis*, 22(4). <https://doi.org/10.4257/oeco.2018.2204.03>
- Mendes, F.N., Rêgo, M.M.C., Albuquerque, P.M.C.D., 2011. Fenologia e biologia reprodutiva de duas espécies de *Byrsonima* Rich. (Malpighiaceae) em área de Cerrado no Nordeste do Brasil. *Biota neotropica*, 11, 103-115. <https://doi.org/10.1590/S1676-06032011000400011>
- Menge, E.O., Greenfield, M.L., McConchie, C.A., Bellairs, S.M., Lawes, M.J., 2017. Density-dependent reproduction and pollen limitation in an invasive milkweed, *Calotropis procera* (Ait.) R. Br. (Apocynaceae). *Austral Ecology*, 42(1):61-71. <https://doi.org/10.1111/aec.12401>
- Michener, C.D., 2000. The bees of the world (Vol. 1). JHU press.
- Moreira X., *et al.*, 2019. A meta-analysis of herbivore effects on plant attractiveness to pollinators. *Ecology*. 100: e02707. <https://doi.org/10.1002/ecy.2707>
- Morgan, M.T., Wilson, W.G., Knight, T.M., 2005. Plant population dynamics, pollinator foraging, and the selection of self-fertilization. *The American Naturalist*. 166: 169-183. <https://doi.org/10.1086/431317>
- Ollerton, J., Winfree, R., Tarrant, S., 2011. How many flowering plants are pollinated by animals? *Oikos*. 120(3): 321–326. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2010.18644.x>
- Ollerton, Jeff., 2021. Pollinators and pollination: nature and society. Pelagic Publishing Ltd. <https://doi.org/10.53061/JAOK9895>
- Oliveira, M.B. *et al.*, 2007. Sistema reprodutivo e polinização de *Byrsonima intermedia* A. Juss. (Malpighiaceae) em Mato Grosso do Sul, Brasil. *Revista Brasileira de Biociências*. 5: 756-758.
- Pettersson, M.W.; Sjödin, E., 2000. Effects of experimental plant density reductions on plant choice and foraging behaviour of bees (Hymenoptera: Apoidea). *Acta Agriculturae Scandinavica, Section B-Plant Soil Science*, 50(1): 40-46. <https://doi.org/10.1080/090647100750014402>
- Rabelo, L.S., Bastos, E.M.A.F., Augusto, S.C., 2016. Food niche of *Exomalopsis* (*Exomalopsis*) *fulvofasciata* Smith (Hymenoptera: Apidae) in Brazilian savannah: the importance of oil-producing plant species as pollen sources. *Journal of Natural History*, 50(29-30): 1859-1873. <https://doi.org/10.1080/00222933.2016.1169328>

- R Core Team. 2023. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <https://www.R-project.org/>.
- Réu-Júnior, W.F., Del Claro, K., 2005. Interações formigas-Malpighiaceae, *Byrsonima intermedia* (A. Juss.) e *Heteropterys pteropetala* (HBK), no cerrado: atratividade ligada aos nectários extraflorais e defesa biológica à planta. Tese de Doutorado. Universidade de São Paulo.
- Rivest, S., 2023. Interspecific variation in plant abundance can contribute to the diversity and evolutionary assembly of floral communities. *Oikos*. p. e09532. <https://doi.org/10.1111/oik.09532>
- Rodger, J.G., van Kleunen, M., Johnson, S.D., 2013. Pollinators, mates and Allee effects: The importance of self-pollination for fecundity in an invasive lily. *Functional Ecology*. 27(4): 1023–1033. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.12093>
- Ruiz, T.Z., Arroyo M.T.K., 1978. Plant reproductive ecology of a secondary deciduous tropical forest in Venezuela. *Biotropica*. 10 (3): 221-230. <https://doi.org/10.2307/2387907>
- Rusman, Q., Poelman, E. H., Nowrin, F., Polder, G., & Lucas-Barbosa, D., 2019a. Floral plasticity: herbivore-species-specific-induced changes in flower traits with contrasting effects on pollinator visitation. *Plant, Cell & Environment*, 42(6): 1882-1896. <https://doi.org/10.1111/pce.13520>
- Rusman, Q., Lucas-Barbosa, D., Poelman, E.H., & Dicke, M., 2019b. Ecology of plastic flowers. *Trends in Plant Science*, 24(8): 725-740. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2019.04.007>
- Sazan, M.S., Bezerra, A.D.M., Freitas, B.M., 2014. Oil collecting bees and *Byrsonima cydoniifolia* A. Juss. (Malpighiaceae) interactions: the prevalence of long-distance cross pollination driving reproductive success. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, 86: 347-358. <https://doi.org/10.1590/0001-3765201420130049>
- Sigrist, M. R., Sazima, M., 2004. Pollination and reproductive biology of twelve species of neotropical Malpighiaceae: stigma morphology and its implications for the breeding system. *Annals of Botany*, 94(1): 33-41. <https://doi.org/10.1093/aob/mch108>
- Silberbauer-Gottsberger, I. L. S. E.; Gottsberger, G. A polinização de plantas do cerrado. *Revista Brasileira de Biologia*, v. 48, n. 4, p. 651-663, 1988.
- Silva, C.I., *et al.*, 2014. Guia ilustrado de abelhas polinizadoras no Brasil. São Paulo: Universidade de São Paulo.
- Silva F.R., *et al.*, 2022. Análises ecológicas no R. Nupeea: Recife, PE, Canal 6: São Paulo. 640 p. ISBN 978-85-7917-564-0.
- Spigler, R.B., Chang, S.M., 2009. Pollen limitation and reproduction varies with population size in experimental populations of *Sabatia angularis* (Gentianaceae). *Botany*. 87(3): 330–338. <https://doi.org/10.1139/B08-146>
- Streher NS, Bergamo PJ, Ashman TL, Wolowski M, Sazima M (2020) Effect of heterospecific pollen deposition on pollen tube growth depends on the phylogenetic relatedness between donor and recipient. *AoB Plants* 12(4) <https://doi.org/10.1093/aobpla/plaa016>

- Stephens, P.A., Sutherland, W.J.; Freckleton, R.P., 1999. What Is the Allee Effect? *Oikos*. p. 185-190. <https://doi.org/10.2307/3547011>
- Schupp, E.W., 1992. The Janzen-Connell model for tropical tree diversity: population implications and the importance of spatial scale. *The American Naturalist*. 140(3): 526-530. <https://doi.org/10.1086/285426>
- Torezan-Silingardi, H.M., Varanda, E.M., 2007. A influência dos herbívoros florais, dos polinizadores e das características fenológicas sobre a frutificação de espécies da família Malpighiaceae em um cerrado de Minas Gerais. Tese de Doutorado. Universidade de São Paulo.
- Underwood, N., Hambäck, P.A., & Inouye, B.D., 2020. Pollinators, herbivores, and plant neighborhood effects. *The Quarterly Review of Biology*, 95(1): 37-57. <https://doi.org/10.1086/707863>
- Vilela, A.A., Del Claro, V.T.S., Torezan-Silingardi, H.M., Del-Claro, K., 2018. Climate changes affecting biotic interactions, phenology, and reproductive success in a savanna community over a 10-year period. *Arthropod-plant interactions*, 12: 215-227. <https://doi.org/10.1007/s11829-017-9572-y>
- Vogel, S. *et al.*, 1990. History of the Malpighiaceae in the light of pollination ecology. *Memoirs of the New York Botanical Garden*. 55: 130-142.
- Ward, M., Johnson, S.D., Zalucki, M.P., 2013. When bigger is not better: intraspecific competition for pollination increases with population size in invasive milkweeds. *Oecologia*, 171: 883-891. <https://doi.org/10.1007/s00442-012-2463-0>
- Zapata, T.R., Arroyo, M.T.K., 1978. Plant reproductive ecology of a secondary deciduous tropical forest in Venezuela. *Biotropica*, 221-230. <https://doi.org/10.2307/2387907>