



UNIVERSIDADE FEDERAL RURAL DE PERNAMBUCO- UFRPE

PROGRAMA DE PÓS GRADUAÇÃO EM BOTÂNICA- PPGB

ANA CAROLINA SABINO DE OLIVEIRA

**ATRATIVIDADE FLORAL PARA AGENTES ANTAGONISTAS E HONESTIDADE
FLORAL NA ESPÉCIE *Senna rugosa* (FABACEAE)**

RECIFE- PERNAMBUCO

2021

ANA CAROLINA SABINO DE OLIVEIRA

**ATRATIVIDADE FLORAL PARA AGENTES ANTAGONISTAS E HONESTIDADE
FLORAL NA ESPÉCIE *Senna rugosa* (FABACEAE)**

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Botânica, nível Mestrado, da Universidade Federal Rural de Pernambuco-PPGB/UFRPE, como parte dos requisitos necessários para obtenção do título de Mestre em Botânica

Orientador:

Prof. Dr. Natan Messias de Almeida
Departamento de Biologia/UNEAL
PPGB/UFRPE

Coorientadores:

Prof. Dr. Jefferson Thiago Souza
Departamento de Biologia/UECE

Prof. Dr. Vinícius Lourenço Garcia de Brito
Instituto de Biologia/UFU

RECIFE-PERNAMBUCO

2021

Dados Internacionais de Catalogação na Publicação
Universidade Federal Rural de Pernambuco
Sistema Integrado de Bibliotecas
Gerada automaticamente, mediante os dados fornecidos pelo(a) autor(a)

- O48a Oliveira, Ana Carolina Sabino de
Atratividade floral para agentes antagonistas e honestidade floral na espécie *Senna rugosa* (Fabaceae) / Ana Carolina Sabino de Oliveira. - 2021.
64 f. : il.
- Orientador: Natan Messias de Almeida.
Coorientador: Jefferson Thiago Souza e Vinicius Lourenco Garcia de Brito.
Inclui referências.
- Dissertação (Mestrado) - Universidade Federal Rural de Pernambuco, Programa de Pós-Graduação em Botânica, Recife, 2021.
1. Enantiostilia. 2. Sinalização floral. 3. Florivoria. 4. Ladrões de pólen. 5. Confiabilidade de sinais. I. Almeida, Natan Messias de, orient. II. Brito, Jefferson Thiago Souza e Vinicius Lourenco Garcia de, coorient. III. Título

CDD 581

ANA CAROLINA SABINO DE OLIVEIRA

**ATRATIVIDADE FLORAL PARA AGENTES ANTAGONISTAS E HONESTIDADE
FLORAL NA ESPÉCIE *Senna rugosa* (FABACEAE)**

Dissertação defendida e aprovada em: 22 / 02 / 2021

Orientador:

Prof. Dr. Natan Messias de Almeida (Titular)
Universidade Estadual de Alagoas- UNEAL

Examinadores:

Isabel Cristina Sobreira Machado (Titular)
Universidade Federal de Pernambuco- UFPE

Anselmo Nogueira (Titular)
Universidade Federal do ABC- UFABC

Gudryan Jackson Barônio (Suplente)
Universidade Federal dos Vales do Jequitinhonha e Mucuri – UFVJM

Cibele Cardoso de Castro (Suplente)
Universidade Federal Rural de Pernambuco – Unidade Acadêmica de Garanhuns-
UAG/UFRPE

*Dedico aos meus pais, Elmo e Elena, e minha irmã Débora,
que estão e estarão sempre comigo!*

“Toda a nossa ciência comparada com a realidade, é primitiva e infantil- e, no entanto, é a coisa mais preciosa que temos”

Albert Einstein

AGRADECIMENTOS

Agradeço ao ser superior do universo que me permitiu chegar até aqui.

Aos meus pais, Elena e Elmo, e minha irmã Débora, que mesmo diante de momentos delicados nunca deixaram de acreditar em mim e no caminho que eu escolhi seguir.

Aos meus queridos orientadores Prof. Natan Messias, Prof. Jefferson Thiago e Prof. Vinícius Brito, por estarem comigo neste processo e por me apresentarem diariamente a ciência e a educação como caminhos capazes de mudar realidades e mentalidades, obrigada pela humanidade de vocês.

À banca examinadora: Prof^a Isabel Cristina Sobreira Machado e o Prof. Anselmo Nogueira pela disponibilidade e por todas as contribuições.

À todos os integrantes do meu querido Grupo de Pesquisa ECOEM (Grupo de Pesquisa em Ecologia e Conservação de Ecossistemas) por todo o suporte, parcerias e aprendizados compartilhados, em especial ao Prof. Célio pelo auxílio na identificação dos táxons e aos meus queridos amigos Mychelle, Mikael, Sabrina, Gabrielle e Marlos.

À Universidade Estadual do Ceará- UECE, por todo o apoio logístico.

Ao Instituto Chico Mendes de Conservação da Biodiversidade- ICMBio, por autorizar a coleta de dados na Floresta Nacional do Aparipe- FLONA, e por todo o apoio logístico.

À Universidade Federal Rural de Pernambuco- UFRPE e ao Programa de Pós-graduação em Botânica em nome dos professores e funcionários, por toda a contribuição na minha formação e aquisição do título de Mestre.

Por fim, ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico- CNPq, pela bolsa concedida.

Muito obrigada!

LISTA DE FIGURAS

Capítulo 1: Attraction of florivores and larcenists and interaction between antagonists in *Senna rugosa* (Fabaceae)

Figura 1: Flowers of the species *Senna rugosa*. **A.** Flower with signs of continuous natural florivory. **B.** Flower with signs of discontinuous natural florivory. **C.** Flower with simultaneous continuous and discontinuous natural florivory. **D.** Anthers before the neutral red test. **E.** Anthers after neutral red test. **F.** Anthers before exposure to ammonium hydroxide. **G.** Anthers after exposure to ammonium hydroxide. **H.** Flower without signs of natural florivory. **I.** Flower submitted to manual florivory at the base of the petals. **J.** Flower submitted to manual florivory at the tip of the petals..... **39**

Figura 2: Relative frequency (%) of florivory along the gradient of floral size in the specie *Senna rugosa*..... **40**

Figura 3: Probability of occurrence of florivory **a** In different parts of the flower and **b** In different forms in the species *Senna rugosa*..... **41**

Capítulo 2: Confiabilidade do recursos e preferência de visitantes: honestidade floral na espécie *Senna rugosa* (Fabaceae)

Figura 1: (a) Flor de *Senna rugosa*; Anteras de *Senna rugosa* antes (b) depois (c) de ser submetida ao hidróxido de amônio. A região das anteras apresentou um escurecimento, indicando a região UV absorvente..... **61**

Figura 2: Relação entre os tamanhos das (a) anteras, (b) gineceu e (c) corola, com o número de grãos de pólen..... **61**

Figura 3: : Relação entre área da (a) corola e (b) anteras com a preferência de visitantes em *Senna rugosa*..... **61**

SUMÁRIO

LISTA DE FIGURAS	vii
RESUMO	x
ABSTRACT	xi
INTRODUÇÃO GERAL	12
REVISÃO DE LITERATURA	14
Recursos e atrativos florais	14
<i>Pólen</i>	<i>14</i>
<i>Perfume floral</i>	<i>15</i>
<i>Sinalização e atratividade</i>	<i>16</i>
Interações antagonistas	17
<i>Florivoria</i>	<i>17</i>
<i>Roubo de pólen</i>	<i>19</i>
Honestidade floral	20
Características reprodutivas do gênero <i>Senna</i>	22
<i>Enantiofilia</i>	<i>22</i>
<i>Polinização por vibração (Buzz pollination)</i>	<i>23</i>
<i>Captação e deposição de pólen</i>	<i>24</i>
REFERÊNCIAS	27
CAPÍTULO 1	35
Abstract	36
Introduction	36
Materials and Methods	37
<i>Study area</i>	<i>37</i>
<i>Studied species</i>	<i>38</i>
<i>Experimental design</i>	<i>38</i>
<i>Location of osmophores and UV absorption patterns</i>	<i>38</i>
<i>Natural florivory patterns</i>	<i>38</i>
<i>Florivory simulations and guilds of floral visitors</i>	<i>38</i>
<i>Data analysis</i>	<i>39</i>
Results	40
<i>Location of osmophores and UV absorption areas</i>	<i>40</i>
<i>Focal observations of visitors and florivore guilds</i>	<i>40</i>
<i>Influence of flower size on natural florivory patterns</i>	<i>40</i>
<i>Attraction of robbers</i>	<i>41</i>

Discussion	41
Acknowledgements	42
References	43
CAPÍTULO 2	46
Resumo	48
Introdução	49
Materiais e métodos	50
<i>Área de estudo</i>	50
<i>Espécie estudada</i>	51
<i>Áreas de absorção e reflexão UV</i>	51
<i>Ocorrência da honestidade floral</i>	52
<i>Dimensões das estruturas x oferta de pólen</i>	52
<i>Dimensões florais x Preferência dos visitantes</i>	52
<i>Análise de dados</i>	53
Resultados	53
<i>Áreas de absorção UV</i>	53
<i>Dimensões florais x quantidade de grãos de pólen</i>	53
<i>Dimensões florais x preferência de visitantes</i>	54
Discussão	54
Agradecimentos	56
Referências	56
CONSIDERAÇÕES FINAIS	62
PERIÓDICOS	63

RESUMO

Os sinais emitidos pelas flores podem auxiliar nas estratégias de forrageamento de mutualistas e antagonistas. Esta sinalização pode ser afetada por agentes antagonistas como florívoros e ladrões de pólen. A florivoria pode ser ainda mais prejudicial em espécies com maior nível de especialização, como as do gênero *Senna* que apresentam enantioestilia monomórfica. Além disso, os sinais florais podem indicar relações existentes entre qualidade e quantidade de recurso, esta relação é chamada de honestidade floral e é pouco estudada em flores de pólen e em ambientes naturais. Este estudo teve como objetivo investigar os padrões de florivoria natural e sua influência na atração de ladrões de pólen, bem como a honestidade floral na espécie *Senna rugosa*. O capítulo um traz resultados acerca da influência do tamanho floral na quantidade, locais e formas da florivoria e sua influência na atração de ladrões de pólen. Observamos que flores menores apresentam maior quantidade de florivoria e que o tamanho floral afeta os padrões de local e a forma desta florivoria em *Senna rugosa*, mas esse atributo parece não ser o principal atrativo para ladrões de pólen. A florivoria não determinou a atração destes antagonistas. No segundo capítulo foi observado que flores menores possuíam maior quantidade de grãos de pólen, e que o tamanho da corola não foi o fator determinante na atração de visitantes, ao contrário do tamanho das anteras. De forma geral, os resultados aqui observados mostram que florívoros de *S. rugosa* podem se guiar pelo tamanho floral para decisões de forrageamento e que ladrões de pólen podem ter sido instigados às visitas mais pelo consumo de pólen do que pelos sinais visuais. Além disso, a maior quantidade de pólen em flores menores pode indicar sinais específicos para abelhas experientes. Este estudo traz informações importantes acerca de interações antagonistas e os padrões de honestidade de sinais em uma espécie enantioestílica, sendo relevantes para o entendimento de sua reprodução e conservação das populações e interações desta espécie.

Palavras-chave: Enantioestilia, sinalização floral, florivoria, ladrões de pólen, confiabilidade de sinais.

ABSTRACT

The signals emitted by the flowers can assist in the foraging strategies of mutualists and antagonists. This signaling can be affected by antagonistic agents such as florivores and pollen thieves. Florivory can be even more harmful in species with a higher level of specialization, such as those of the genus *Senna*, which have monomorphic enantiostyly. Besides, floral signs can indicate relationships between quality and quantity of resources, this relationship is called floral honesty and is little studied in pollen flowers and natural environments. This study aimed to investigate the patterns of natural florivory and its influence on the attraction of pollen thieves, as well as floral honesty in the species *Senna rugosa*. Chapter one provides results on the influence of floral size on the quantity, locations, and forms of florivory and its influence on the attraction of pollen thieves. We observed that smaller flowers have a greater amount of florivory and that the floral size affects the location patterns and the shape of this florivory in *Senna rugosa*, but this attribute does not seem to be the main attraction for pollen thieves. The florivory did not determine the attraction of these antagonists. In the second chapter, it was observed that smaller flowers had a larger amount of pollen grains and that the size of the corolla was not the determining factor in attracting visitors, unlike the size of the anthers. In general, the results observed here show that *S. rugosa* florivores may be guided by the floral size for foraging decisions, and those pollen thieves may have been instigated to visit more by pollen consumption than by visual signs. Besides, the greater amount of pollen in smaller flowers may indicate specific signs for experienced bees. This study provides important information about antagonistic interactions and the standards of honesty of signals in an enantiostylic species, being relevant to the understanding of their reproduction and conservation of populations and interactions of this species.

Keywords: Enantiostyly, floral signage, florivory, pollen thieves, sign reliability.

INTRODUÇÃO GERAL

Dentre as interações entre agentes antagonistas e flores que ocorrem nos ambientes naturais, uma delas é a florivoria, que trata-se de uma interação planta-animal que pode afetar negativamente a relação das plantas e seus visitantes (MCCALL; IRWIN, 2006), definida como qualquer dano causado às flores ou botões florais (INOUE, 1980, MCCALL; IRWIN, 2006, MCCALL, 2008) que diminui a quantidade de visitas florais e/ou altera o comportamento dos visitantes (STRAUSS, 1997, MALO; LEIRANA-ALCOCER; PARRA-TABLA, 2001). A florivoria pode afetar diretamente a visita de polinizadores que respondem às sinalizações apresentadas pelas flores (GUMBERT, 2000). Porém, tais sinais podem atrair também visitantes indesejados como os antagonistas, sobretudo florívoros, o que representa um desafio ao sucesso reprodutivo (INOUE, 1980, BALDWIN *et al.*, 1997, MCCALL; IRWIN, 2006, SCHIESTL, 2015, KNAUER; SCHIESTL, 2016), chamado por alguns autores de “dilema da sinalização” (SCHIESTL; JOHNSON, 2013).

Esta interação antagônica pode afetar também espécies que possuem pétalas com funções específicas, como é o caso de espécies de *Senna* (COSTA; COSTA; RAMALHO, 2006, MARAZZI; ENDRESS, 2008), no qual é frequente a ocorrência de florívoros nas estruturas reprodutivas (NASCIMENTO; DEL-CLARO, 2007, COTARELLI; VIEIRA, 2009, COTARELLI; ALMEIDA, 2015;). Espécies deste gênero apresentam a enantiostilia (TORRES, 2009, ALMEIDA *et al.*, 2015a, ALMEIDA *et al.*, 2015b, ALMEIDA *et al.*, 2016, PINHEIRO-COSTA *et al.*, 2018), polimorfismo no qual os indivíduos apresentam flores recíprocas direitas e esquerdas (FERRER *et al.*, 2011), que formam imagens especulares uma das outras (FENSTER, 1995, BARRETT, 2002). Estas espécies apresentam flores com anteras poricidas, que dependem da vibração por abelhas fêmeas para a liberação de pólen, processo conhecido como *buzz pollination* (Flores de pólen; VOGEL, 1978, BUCHMANN, 1983, ALMEIDA, 2014).

Um dos fatores que pode ser afetado diretamente pela florivoria é a atração de ladrões de pólen em flores de *buzz pollination*, uma vez que a perda de tecido por florívoros pode alterar os sinais emitidos pela flor (VEGA-POLANCO *et al.*, 2020). Os ladrões de pólen considerados habituais possuem uma morfologia e/ou comportamento de forrageamento que dificultam o contato efetivo com o estigma, considerados visitantes ilegítimos (WEISS, 1996, VEGA-POLANCO *et al.*, 2020). A frequência da ocorrência de roubo de pólen é pouco conhecida e estes agentes podem afetar diretamente a evolução de polimorfismos florais (HARGREAVES; HARDER; JOHNSON, 2009). Diante disso, apesar de vários estudos

tratarem sobre a relação de florívoros, polinizadores e sinais de atração (GODSCHALX *et al.*, 2016, SCHIESTL 2015, KNAUER; SCHIESTL, 2016), é necessário entender também a florivoria e sua influência em espécies com polimorfismos específicos, como a enantiofilia, tendo em vista que nestas espécies os danos podem ser ainda mais agravados (COTARELLI; ALMEIDA, 2015).

Com relação à sinalização floral, os sinais emitidos pelas flores podem, além de auxiliar nas estratégias de forrageamento de mutualistas e antagonistas, indicar relações existentes entre qualidade e quantidade de recurso (KNAUER; SCHIESTL, 2017). Esta relação é chamada de honestidade floral, caracterizada pela associação direta de dimensões de estruturas florais e quantidade de recurso ofertado, analisada através da sinalização da flor e tendo como principal objeto de estudo o néctar, sendo flores de pólen pouco estudadas (MAKINO; SAKAI, 2007, SCHIESTL, 2015). A honestidade floral é um tema discutido em estudos recentes (KNAUER; SCHIESTL, 2015, SCHIESTL, 2015). A perda de área da flor pode ocasionar menos visitas devido à alteração da quantidade e qualidade de caracteres florais (MCCALL; IRWIN, 2006) e reduzir a precisão desta sinalização.

Para entender estratégias evolutivas é indispensável a compreensão da honestidade de sinais emitidos, considerando a preferência de sinais honestos por animais (CHENEY; SEYFARTH, 1988), sobretudo a sua relação com a atração de mutualistas e antagonistas, tendo em vista que flores de pólen possuem padrões específicos de sinalização (VOGEL, 1977, OSCHE, 1983). A honestidade pode ser afetada pelo contexto da comunidade, portanto mais estudos são necessários para entender sua importância em ambientes naturais (JUNKER; PARACHNOWITSCH, 2015).

Diante do exposto, essa dissertação tem como principais objetivos: i) Investigar a influência do tamanho floral na quantidade, local e forma da florivoria natural; ii) Investigar a influência do tamanho floral e florivoria na frequência de ladrões de pólen; e iii) Analisar a relação do tamanho das estruturas florais (Anteras, gineceu e corola) com a quantidade de grãos de pólen ofertada e a atração dos visitantes.

REVISÃO DE LITERATURA

Nesta revisão são abordados aspectos relacionados às características reprodutivas do gênero *Senna*, recursos e atrativos florais, florivoria e honestidade floral. Os critérios utilizados foram artigos científicos publicados entre 1871 e 2020, consultados nas bases de dados: Google Acadêmico, Web of Science, Plataforma de Periódicos Capes e sites de periódicos.

Recursos e atrativos florais

Pólen

A chamadas “flores de pólen” possuem pólen como único recurso, servindo tanto para polinização como para a alimentação (OLIVEIRA et al., 2010) e as abelhas são o principal grupo de animais visitantes (ROULSTON; CANE, 2000). Em geral, estas flores possuem um sistema floral chamado de heteranteria, que consiste na presença de dois ou mais conjuntos de estames diferentes em uma única flor, e essas diferenças podem estar relacionadas à alguns diferentes fatores como localização, cor, morfologia e tamanho (VOGEL, 1978, VALLEJO-MARÍN et al., 2010). Este sistema é encontrado em larga escala na subtribo Cassiinae (*Cassia*, *Senna* e *Chamaecrista*) (MARAZZI; CONTI; ENDRESS, 2007, MARAZZI; ENDRESS, 2008).

Em alguns casos nestas flores, as abelhas coletam o pólen principalmente nos estames mais curtos e centrais, que são os de alimentação, já os estames de polinização são mais longos, acompanham o pistilo também longo e lançam pólen no dorso do polinizador, sendo captado posteriormente pelo estigma (MÜLLER, 1882). Tendo em vista que os grãos de pólen consistem em um recurso necessário tanto para as abelhas quanto para as plantas, a divisão de trabalho entre estames, além de evitar uma perda completa de pólen (LUO; ZHANG; RENNER, 2008, VALLEJO-MARÍN et al., 2009), é uma solução que reduz o conflito gerado tanto pela demanda de alimentação das larvas de abelhas quanto para a polinização das flores (OLIVEIRA et al., 2010).

Porém, flores do gênero *Senna* podem apresentar diversos tipos de heteranteria (MARAZZI; CONTI; ENDRESS, 2007). Em uma parte considerável dos casos, este sistema aparenta não ter a eficiência sugerida pela hipótese da divisão do trabalho: o pistilo é longo, deslocado lateralmente e curvado para cima, terminando de forma pontiaguda (MARAZZI;

ENDRESS, 2008) e em muitos casos, os estames considerados inferiores são mais curtos que o pistilo, e até tão curtos quanto os estames de alimentação (AMORIM et al., 2017).

Perfume floral

Uma grande variedade de plantas produz flores que emitem sinalizações multissensoriais aos seus polinizadores com o objetivo de atraí-los, e são essenciais para a comunicação na natureza e sua detecção para constituir os sinais sensoriais multimodais (RAGUSO; WILLIS, 2002, WRIGHT; SCHIESTL, 2009). Uma destas sinalizações é a emissão de perfume floral, que estabelece uma relação antiga de comunicação entre plantas com flores, polinizadores e inimigos naturais (RAGUSO, 2008) e que se mostra de grande importância, sobretudo em circunstâncias em que o acesso às flores através de sinais visuais é mais difícil, como polinizadores de flores noturnas (RAGUSO; WILLIS, 2002, RAGUSO *et al.*, 2003).

A relação de atratividade estabelecida com os polinizadores e o perfume floral ao longo do processo evolutivo foi amplamente discutida, tanto por sua função única (PICHERSKY; GANG, 2000), quanto em conjunto com a sinalização visual (RAGUSO; WILLIS, 2002). E alguns autores mostram uma relação positiva destes aromas florais com a polinização por abelhas (WHITTEN; YOUNG; WILLIAMS, 1989, KULLENBERG *et al.*, 1973, HOWELL; ALARCÓN, 2007).

Estes aromas florais são compostos principalmente por óleos voláteis (VOGEL, 1963), produzidos por estruturas altamente especializadas chamadas de osmóforos (STERN; CURRY; PRIDGEON, 1987). Os osmóforos são formados por uma camada de células epidérmicas, ou por papilas secretoras podendo ser encontrados em algumas partes da inflorescência, como pétalas, sépalas, anteras ou brácteas (CSEKE; KAUFMAN; KIRAKOSYAN, 2007, PANSARIN; PANSARIN; SAZIMA, 2014).

Embora os sinais de odor emitidos pelos osmóforos sejam importantes para que os polinizadores associem à recompensa oferecida (WRIGHT; SCHIESTL, 2009), eles podem ser arriscados por atrair visitantes indesejados ao indivíduo, como herbívoros (BALDWIN et al., 1997). O perfume floral é um sinal de atração primário em plantas que possuem relações olfativas especializadas, como é mostrado em algumas investigações (AYASSE *et al.*, 2003, SCHIESTL, 2015) e sua principal relevância é sua função de mediação entre as flores e seus visitantes (RAGUSO, 2008).

Plantas polinizadas por animais alocam uma proporção significativa de recursos para funcionar como atrativos aos polinizadores (TANG; HUANG, 2007). As flores, ao longo do processo evolutivo, desenvolveram uma ampla diversidade de sinais que funcionam como atrativos aos polinizadores, indicando a presença de recompensas (BRITO; TELLES; LUNAU, 2014, MELO *et al.*, 2018).

Uma característica universal para o gênero *Senna* é a corola amarela, que possui uma grande importância na atração de polinizadores (MARAZZI; CONTI; ENDRESS, 2007), não ocorrendo visitas em flores cujas pétalas foram removidas (DULBERGER, 1981). As pétalas trazem a cor bastante perceptível, o que torna a flor um atrativo visual bastante evidente (CARVALHO, 1999). No cerrado, flores que são visitadas por abelhas coletoras de pólen exibem flores com cores muito atraentes e, em sua maioria, possuem anteras porcidas (GOTTSBERGER; SILBERBAUER-GOTTSBERGER, 1988).

Muitas flores possuem como atrativos elementos que refletem na faixa ultravioleta (UVA) (GULDBERG; ATSATT, 1975, CHITTKA *et al.*, 1994). Abelhas são sensíveis à esse espectro UV e são em maioria tricromatas sensíveis aos comprimentos de onda azul, verde e ultravioleta (GULDBERG; ATSATT, 1975, VOROBYEV; OSORIO, 1998, LAND; NILSSON, 2002, BRITO; TELLES; LUNAU, 2014, DE CAMARGO *et al.*, 2019). As flores que tem como agentes polinizadores as abelhas refletem principalmente em uma ou duas das três faixas relevantes de comprimentos de onda (CHITTKA *et al.*, 1994, LUNAU; WACHT; CHITTKA, 1996, DYER *et al.*, 2016) e disputam a atenção de seus agentes polinizadores (BRITO; TELLES; LUNAU, 2014). Esta forte relação entre abelhas e a existência de padrões de coloração perceptíveis aos polinizadores, mas não à visão humana, produzidos por áreas da flor que absorvem luz UV, é conhecida à bastante tempo (HARBORNE, 2014).

Flores de pólen possuem padrões específicos com o aumento do efeito da sinalização do androceu, que desempenha um importante papel neste processo (VOGEL, 1977, OSCHE, 1983). Diversos experimentos realizados apontam contrastes entre a sinalização exercida pela corola e a sinalização das anteras através da absorção UV, que de acordo com alguns autores são características que tiveram coevolução com a visão de cores em insetos polinizadores (KEVAN, 1972, OSCHE, 1983). Porém, outros estudos apontam que os sinais de cores das flores e a visão das abelhas não é um exemplo de coevolução, tendo em vista que,

filogeneticamente, a visão tricromática das abelhas é antiga e muito conservada ao longo da evolução (CHITTKA, 1996).

Flores de espécies do gênero *Senna* possuem áreas de absorção UV nas anteras e pétalas refletoras de UV, como foi observado no estudo de Borges (2010) usando *Senna macranthera* como modelo. Porém, Souza, Coutinho e Funch (2012) em seu estudo com *Senna cana*, verificaram que nessa espécie não haviam pigmentos que refletiam raios ultravioleta. Borges (2010) também afirma que quase nenhuma outra espécie do grupo foi investigada quanto à este parâmetro, não sendo possível ainda ter conclusões sobre a extensão dessa característica no grupo.

Outro mecanismo considerado como atrativo de polinizadores em *Senna* são as anteras menores, com função de fornecer pólen para alimentação ou servir de ponto de fixação para abelhas durante a visita (LOPES; MACHADO, 1996, CARVALHO, 1999), no qual Lopes e Machado (1996) afirmam que as mesmas também produzem pólen viável, podendo ser utilizado também para a fecundação. Carvalho (1999) também afirma que, a partir de suas observações em *Senna silvestris*, o pólen destas anteras específicas funciona apenas como um atrativo aos polinizadores ou como ponto de fixação das abelhas, porém contrapõe a ideia de alimentação das anteras menores, afirmando que estas não parecem ser utilizadas nem para alimentação e nem para polinização.

Interações antagonistas

Florivoria

A florivoria é definida como qualquer dano causado às flores ou botões florais, e seus efeitos tem sido menos estudados quando comparado à estudos que tratam sobre danos à outras partes da planta, como a herbivoria foliar (INOUYE, 1980, MCCALL; IRWIN, 2006, MCCALL, 2008). Esta interação planta-animal pode afetar tanto direta quanto indiretamente a reprodução da planta, prejudicando o *fitness* masculino e feminino (STRAUSS, 1997). Diretamente ela afeta pelo consumo dos órgãos sexuais, sendo estes as anteras, estigma e ovário e conseqüente perda dos gametas. Indiretamente, a florivoria pode dificultar o processo de polinização ao reduzir a atratividade floral e o número de flores expostas e afetar a oferta de recompensa aos polinizadores (MALO; LEIRANA-ALCOCER; PARRA-TABLA, 2001, KRUPNICK; WEIS; CAMPBELL, 1999).

Um mecanismo de resistência contra florívoros é o aumento do *display* floral, incluindo botões florais e flores, com o objetivo de saciar os herbívoros mais eficientemente e evitar que causem danos maiores às estruturas reprodutivas da planta (COLEY; BARONE, 1996). Outra forma de defesa é a produção de compostos químicos que conferem uma ação protetora à planta por torná-la impalatável para a maioria dos herbívoros florais, reduzindo significativamente a predação (MELLO; SILVA-FILHO, 2002).

Outro fator que está diretamente relacionado com a ocorrência e intensidade do processo de florivoria são as características morfológicas de cada espécie afetada, estes traços individuais das espécies podem estar associados com a quantidade de biomassa vegetal perdida nessa interação antagônica (RIBEIRO; PIMENTA; FERNANDES, 1994). Uma destas características que podem influenciar na ocorrência de florivoria são as síndromes florais (FENSTER et al., 2004), que atraem polinizadores específicos, mas também podem atrair grupos de florívoros específicos que podem causar danos não só aos indivíduos de uma espécie, como estender-se também para toda a comunidade vegetal (MCCALL; IRWIN, 2006).

Com relação à quantidade de biomassa vegetal que é perdida nesta interação, ainda não existe um consenso, apesar de sua importância (BOAVENTURA DE CASTRO, 2018). Tal padrão pode ser explicado através da Hipótese de Defesa Ótima, que sugere que os tecidos vegetais mais valiosos para o *fitness* da planta, dentre elas as estruturas reprodutivas, seriam mais bem defendidos. Sendo assim, flores tornam-se menos propensas a perderem biomassa para insetos em relação à outras partes da planta, como caules, folhas maduras e raízes (GODSCHALX et al., 2016).

Esta interação antagonista pode afetar diretamente a visita de polinizadores que respondem às sinalizações oferecidas pela flor (GUMBERT, 2000), sobretudo em espécies que possuem pétalas com funções específicas (COSTA; COSTA; RAMALHO, 2006, MARAZZI; ENDRESS, 2008). Tucker (2003) afirma que em espécies da família Fabaceae é possível identificar pétalas com função de atração com padrões de reflexão UV e pétalas modificadas que servem como plataforma para pouso do polinizador.

Para espécies da subtribo Cassiinae, que inclui o gênero *Senna*, é frequente a ocorrência de florívoros nas estruturas reprodutivas (NASCIMENTO; DEL-CLARO, 2007, COTARELLI; VIEIRA, 2009, COTARELLI; ALMEIDA, 2015). Apresentam-se como florívoros comuns na subtribo Cassiinae coleópteros, ortópteros, abelhas do gênero *Trigona*, além de lagartas de lepidópteros (SILVA; RIBEIRO-COSTA; JOHNSON, 2003, SARI;

RIBEIRO-COSTA; ROPER, 2005, COTARELLI; VIEIRA, 2009, COTARELLI; ALMEIDA, 2015).

Tendo em vista a relevância desta interação no estabelecimento das comunidades vegetais e na sua implicação nas redes tróficas, quando ocorrem observações em biomas com alto índice endêmico e rápida degradação, esta e outras interações se tornam ainda mais relevantes (FERREIRA, 2013). A influência das relações entre florívoros sobre a evolução e ecologia das plantas ainda é pouco compreendida, tornando-se necessários estudos desta interação, principalmente em ambientes ameaçados pela degradação intensa, como os ambientes tropicais (TOREZAN-SILINGARDI, 2007). Além disso, a florivoria pode ser ainda mais prejudicial em espécies com maior nível de especialização (GLAUM; KESSLER, 2017).

Roubo de pólen

O pólen atua diretamente na reprodução das plantas como portador dos gametas masculinos, e sua remoção por agentes antagonistas pode afetar diretamente as chances de sucesso reprodutivo do indivíduo (DO CARMO; FRANCESCHINELLI; DA SILVEIRA, 2004). Também conhecidos na literatura como ladrões de pólen, estes agentes antagonistas consomem pólen sem efetivar o processo de polinização, podendo afetar diretamente ou indiretamente o *fitness* da planta ao reduzir a quantidade de pólen disponível e a atratividade das flores (HARGREAVES; HARDER; JOHNSON, 2009; SOLÍS-MONTERO; VERGARA; VALLEJO-MARÍN, 2015).

O roubo de pólen pode ocasionar a limitação polínica no nível de população e afetar indiretamente a reprodução quando influenciam o comportamento de polinizadores que realizam visitas subsequentes (HARGREAVES; HARDER; JOHNSON, 2009). A presença de pólen na maioria das vezes atua como atrativo floral, no qual polinizadores de flores de pólen identificam a ausência para evitar flores recentemente visitadas (DOBSON; BERGSTRÖM, 2000; LUNAU, 2000) e isto pode causar uma diminuição da atratividade destes dispersores de pólen (HARGREAVES; HARDER; JOHNSON, 2009).

Levando em consideração que as abelhas são os principais visitantes florais existentes (DANFORTH et al., 2006), e que são também os ladrões de pólen mais bem documentados, este antagonismo possivelmente é mais amplamente difundido do que o indicado pela literatura, causando potenciais prejuízos ao sucesso reprodutivo e produção de sementes, mesmo que esta influência seja menos óbvia, portanto, provavelmente o roubo de

pólen receberá mais atenção em estudos futuros por ser um antagonismo que impacta diversos aspectos essenciais na reprodução das plantas (HARGREAVES; HARDER; JOHNSON, 2009).

Honestidade floral

A honestidade floral é um tema discutido em estudos recentes (KNAUER; SCHIESTL, 2015, SCHIESTL, 2015). Este termo refere-se à relação direta de dimensões de estruturas florais, com a quantidade de recurso ofertado aos visitantes, tendo como principal objeto de estudo o néctar (MAKINO; SAKAI, 2007, SCHIESTL, 2015), sendo flores de pólen pouco estudadas. A sinalização honesta diz respeito à uma correlação entre um sinal observável e uma qualidade não observável (SZÁMADÓ, 2011).

Os polinizadores realizam as visitas florais com o objetivo de buscar recompensas e vão em busca de flores com uma alta qualidade e quantidade de recompensa. Os mesmos confiam nos sinais florais relacionados à recompensa oferecida, como cheiro, forma e cor, e dessa forma podem analisar o seu ganho potencial (WADDINGTON; HOLDEN, 1979, KNAUER; SCHIESTL, 2015). Com isso, a validade deste sinal floral irá depender da relação confiável entre o montante da recompensa oferecida em diferentes flores e o sinal floral, sendo um fator para que o sinal seja "honesto" a precisão com a qual os polinizadores irão detectar a sinalização desta oferta (detectabilidade), como também a correlação com a recompensa oferecida (confiabilidade) (MCLINN; STEPHENS, 2006, MAKINO; SAKAI, 2007).

Além dos traços florais que sinalizam a provável quantidade de recompensa oferecida, os polinizadores utilizam suas experiências de decisões de forrageamento e as variações de quantidade e qualidade do recurso para escolhas das flores (ARMBRUSTER; WEBSTER, 1982, ARMBRUSTER; HERZIG, 1984, CARTAR, 1991, SHAFIR; BECHAR; WEBER, 2003). Contudo, a interação entre as escolhas dos polinizadores e a seleção natural ainda são pouco compreendidas (FENSTER et al., 2004).

Quando a relação flor-polinizador é analisada quanto à honestidade de sinais, diversos estudos mostram que animais desvalorizam sinais não confiáveis (CHENEY; SEYFARTH, 1988, HARE; ATKINS, 2001). A capacidade de polinizadores distinguirem a honestidade do sinal floral e a recompensa oferecida não foi verificada experimentalmente (KNAUER; SCHIESTL, 2015). Os sinais florais honestos que são emitidos pela própria recompensa são os mais notórios (WRIGHT; SCHIESTL, 2009). Mas, sinais florais que não são emitidos pela recompensa, como o odor emitido pelos osmóforos, também podem ser honestos com os

polinizadores quando estão relacionados diretamente com a qualidade e quantidade da recompensa, sendo sinais honestos “indiretos” (KNAUER; SCHIESTL, 2015).

Alguns estudos demonstraram uma relação positiva entre a atração de polinizadores e produção de recursos com as dimensões florais apresentadas, sobretudo com o tamanho da corola (WILLSON; BERTIN, 1979, BELL, 1985, GALEN; NEWPORT, 1987, STANTON; PRESTON, 1988), porém outros experimentos como o de Stanton e Young (1994) demonstraram que não existe uma correlação entre o tamanho da corola e a produção de pólen, tendo como foco espécies produtoras de néctar. Portanto, quando analisada a variação do tamanho floral intraespecífica e a eficiência destas visitas, poucos estudos abordaram esta relação (GALEN; NEWPORT, 1987).

Todavia, além da variação no tamanho da corola, os sinais emitidos pelo pólen e néctar também desempenham um papel importante na atração dos polinizadores (HANSEN *et al.*, 2007, HOWELL; ALARCÓN, 2007). Alguns autores afirmam que o pólen pode também funcionar como um sinal visual dito honesto aos polinizadores (LUNAU, 2000, HANSEN *et al.*, 2007) e em alguns casos, esta função de sinalização pode ser assumida completamente pelas anteras (LUNAU, 2000).

Em plantas, pouco se sabe sobre os pressupostos da evolução de sinais considerados honestos aos polinizadores (KNAUER; SCHIESTL, 2015). Porém, existem três mecanismos que viabilizam essa honestidade de recursos e que não são excludentes um ao outro, sendo estes a restrição genética, a limitação de recursos na produção de recompensas e sinais e a verificação levando à sanção contra trapaceiros (SZÁMADÓ, 2011, RAIHANI; THORNTON; BSHARY, 2012). Com relação à “restrição genética”, as correlações entre os traços florais são geradas por pleiotropia, desequilíbrio de ligação ou uma combinação dos dois fatores, a “limitação de recursos” prediz que a produção tanto de sinais quanto de recompensas é cara, e portanto a sinalização honesta deve ser mantida (KNAUER; SCHIESTL, 2015), já a “verificação levando à sanção contra trapaceiros” é associada à capacidade do polinizador em diferenciar sinais honestos e desonestos e avaliar a confiabilidade dos sinais considerados honestos (KNAUER; SCHIESTL, 2015, RAIHANI; THORNTON; BSHARY, 2012).

A importância ecológica destes padrões de sinalização honesta oferecida aos polinizadores deve-se ao fato dos visitantes florais poderem receber sinalizações florais que irão direcionar à realização de visitas preferenciais e com maior potencial (MAKINO; SAKAI, 2007) e evidências de diferenças adaptativas em diferentes grupos de polinizadores abrem

novos caminhos para o estudo da evolução da honestidade destas sinalizações em plantas (BENITEZ-VIEYRA et al., 2014).

Características reprodutivas do gênero *Senna*

Enantiostilia

A enantiostilia trata-se de um tipo de hercogamia recíproca que vêm ganhando ênfase em estudos recentes, sendo caracterizada por apresentar morfos florais que diferem reciprocamente com relação ao posicionamento do pistilo e das anteras (BARRETT, 2002). Neste polimorfismo, o pistilo é deslocado para a direita ou esquerda, criando flores com imagens especulares umas das outras (BARRETT; JESSON; BAKER, 2000, JESSON; BARRETT, 2002). Para a deposição e captura de pólen, as flores direitas depositam o pólen no lado direito do corpo do polinizador e capturam no lado esquerdo, em flores esquerdas ocorre o inverso (BAHADUR; UNIVERSITYWARANGAL; NANNA, 1991).

A enantiostilia caracteriza-se como monomórfica quando as flores com o pistilo voltado à direita e à esquerda estão localizados na mesma inflorescência ou no mesmo indivíduo, ou dimórficas, quando este polimorfismo é considerado geneticamente verdadeiro, tendo em vista que a população é formada por indivíduos somente com flores direitas ou esquerdas (BARRETT; JESSON; BAKER, 2000, JESSON; BARRETT, 2002). A maioria das espécies classificadas como enantiostílicas são monomórficas (JESSON et al., 2003b).

Cerca de oito ordens de angiospermas possuem o polimorfismo da enantiostilia, sendo sete Eudicotiledôneas (Fabales, Malpighiales, Myrtales, Dipsacales, Lamiales, Solanales e Gentianales) e duas monocotiledôneas (Asparagales e Commelinales), tratando-se de 10 famílias de Monocotiledôneas e Eudicotiledôneas do tipo monomórfica e 3 famílias de monocotiledôneas e dicotiledôneas do tipo dimórfica (BARRETT, 2002, BEZERRA, 2008).

Este polimorfismo floral ocorre em espécies da Subtribo Cassiinae (GOTTSBERGER; SILBERBAUER-GOTTSBERGER, 1988), o qual inclui o gênero *Senna* Mill., que também possui flores enantiostílicas, como é relatado em vários estudos (RIBEIRO; LOVATO, 2004, TORRES, 2009, SANTOS, 2013, ALMEIDA *et al.*, 2015a, ALMEIDA *et al.*, 2016, PINHEIRO-COSTA *et al.*, 2018), além de outros traços florais como a presença de deiscência por antera poricida e ausência de néctar floral, sendo caracterizadas como flores de pólen (BUCHMANN, 1974, IRWIN; BARNEBY, 1982). Além de *Senna*, a Subtribo Cassiinae inclui os Gêneros *Cassia* L. e *Chamaecrista* Moench (IRWIN; BARNEBY, 1982).

Apesar dos estudos sobre a enantiostilia não serem recentes, pouco se sabe sobre a sua real funcionalidade, e alguns estudos tem procurado mostrar as razões da existência de flores com este polimorfismo (BARRETT, 2002). Alguns autores afirmam que uma das funcionalidades da enantiostilia é a proteção ao pistilo durante o processo de vibração exercido pelos polinizadores, como é o caso Dulberger (1981), ele afirma que a enantiostilia surgiu com o objetivo de proteger o pistilo contra os danos causados durante o processo de polinização por vibração realizado pelas abelhas. Porém, Westerkamp (2004) reitera que as flores já são adaptadas a este processo, por isso, esta proteção não teria eficácia. Contudo, vários estudos mostram que o processo de enantiostilia surgiu a partir de pressões do processo de seleção natural como uma forma de aumentar as taxas de xenogamia (polinização cruzada) e diminuir a ocorrência de geitonogamia (polinização indireta) e autopolinização, favorecendo a variabilidade genética nas populações (BARRETT; JESSON; BAKER, 2000, FENSTER, 1995, WESTERKAMP, 2004, LAPORTA, 2005), tendo em vista que flores enantiostílicas doam e recebem pólen somente de morfos específicos (ALMEIDA *et al.*, 2013a).

Polinização por vibração (Buzz pollination)

Aproximadamente 15.000 a 20.000 espécies de angiospermas possuem flores que liberam pólen apenas por pequenas aberturas nas pontas das anteras (poros), sendo assim chamadas de anteras poricidas (BUCHMANN, 1983). Desta forma, os insetos visitantes para este tipo floral recorrem ao uso de vibrações, também chamadas de zumbidos pelo seu componente audível, para realizar a extração do pólen contido nas anteras, sendo o principal mecanismo para a polinização em angiospermas com anteras poricidas (BUCHMANN; HURLEY, 1978, CARDINAL; BUCHMANN; RUSSELL, 2018).

Na subtribo Cassiinae de forma geral e nas espécies do gênero *Senna*, as flores apresentam anteras heteromorfas, deiscência poricida e dependem exclusivamente de abelhas que realizam vibração para a liberação de seu pólen, o que caracteriza “buzz pollination” (BUCHMANN, 1983, GOTTSBERGER; SILBERBAUER-GOTTSBERGER, 1988, (ALMEIDA *et al.*, 2015b). Estas espécies, chamadas de flores de pólen (OLIVEIRA *et al.*, 2010), são polinizadas exclusivamente por abelhas fêmeas, tendo em vista que os machos não necessitam deste recurso. Estes polinizadores são abelhas grandes (FRANKIE *et al.*, 1983) capazes de envolver as peças florais e praticar a vibração (GOTTSBERGER; SILBERBAUER-GOTTSBERGER, 1988), pois, de acordo com Coleman e Coleman (1982), a diminuição do tamanho da abelha reduz a sua eficácia como polinizador e torna raro o contato deste com o

estigma da flor. Este comportamento é conhecido como polinização por vibração ou “*buzz-pollination*” (BUCHMANN; HURLEY, 1978). Os estudos que investigam o papel destas abelhas especialistas como polinizadoras mostram a sua efetividade, evidenciando a sua importância na manutenção de espécies vegetais (SCHLINDWEIN, 2004).

As abelhas que visitam flores com anteras poricidas são alocadas em três categorias de acordo com o método que usam para obter o pólen, descritas por Michener (1962), Wille (1963) e Buchmann e colaboradores (1977). Elas se dividem em abelhas vibráteis, sendo estas as que conseguem obter pólen através de vibrações, abelhas mordedoras, que fazem pequenos buracos com as mandíbulas nas anteras tubulares e coletam o pólen com o auxílio da probóscide, e abelhas coletoras, que são aquelas que coletam o pólen deixado na corola por outros tipos de abelhas, sem a necessidade de agitar ou morder as anteras, tendo a subcategoria “*miking*”, que são as abelhas espremedoras.

Tendo em vista o acesso extremamente limitado ao pólen pelos poros, as abelhas fêmeas necessitaram, ao longo do processo evolutivo, desenvolver comportamentos que fossem capazes de liberar o pólen das anteras, sendo eles instintivos ou aprendidos nos primeiros encontros florais (MICHENER, 1962). Ao pousarem na corola, as abelhas enrolam seu lado ventral nas anteras e agarram os estames fortemente com suas mandíbulas, depois disso elas tremem seus grandes músculos de voo indiretos e contraem os músculos torácicos, que geram fortes vibrações oriundas de suas contrações chegando até as anteras, isso faz com que o pólen seja liberado pelos poros e forme uma nuvem quando entra em contato com o ar (BUCHMANN; HURLEY, 1978, KING, 1993, KING; BUCHMANN, 2003). O pólen expelido pousa no corpo do polinizador, sendo favorecido pela atração de forças eletrostáticas (BUCHMANN; HURLEY, 1978), como é relatado também em diversos outros estudos (LINSLEY; CAZIER, 1963, BUCHMANN, 1974, BUCHMANN; HURLEY, 1978, CORBET; HUANG, 2014).

Captação e deposição de pólen

No tocante ao processo de disposição de pólen no processo reprodutivo destas espécies, Almeida e colaboradores (2013a) verificaram em seu estudo que essa captação do pólen pelo estigma ocorre antes da retirada dos grãos de pólen pelas abelhas da sua região ventral e alguns autores sugerem a existência de métodos diretos e indiretos para a sua concretização (WESTERKAMP, 2004, LAPORTA, 2005).

Estudos com espécies que apresentam flores de pólen, demonstram a ocorrência de deposição direta e indireta de pólen no corpo do polinizador. Na deposição direta o pólen é liberado pelas anteras no corpo do polinizador (DUTRA et al., 2009a). Alguns estudos mostram este padrão para espécies enantioústicas das famílias Solanaceae e Malpighiaceae (JESSON; BARRETT, 2002, BEZERRA, 2008). As anteras estão localizadas no lado oposto do gineceu, fazendo com que a deposição direta de pólen ocorra no lado inverso ao da captação, sendo isto válido para algumas espécies de Cassiinae (LAPORTA, 2005).

A deposição indireta de pólen ocorre quando outras estruturas da flor, como as pétalas, participam do processo, consistindo no contato do pólen primeiro com as pétalas e depois com o corpo do polinizador (ALMEIDA *et al.*, 2015b, WESTERKAMP, 2004). As flores de *Senna* geralmente possuem uma ou mais pétalas modificadas, tanto em forma quanto em tamanho (MARAZZI; ENDRESS, 2008). Estas pétalas podem se apresentar todas simétricas, mas extremamente côncavas ou uma pétala inferior assimétrica côncava e oposta ao pistilo da flor (AMORIM et al., 2017) e funcionam como prolongamentos dos estames (WESTERKAMP, 2004). Para algumas espécies enantioústicas, Dutra e colaboradores (2009) destacam a presença de uma pétala vexilar interna modificada em grau variável, com a função de envolver as anteras e receber o pólen ventralmente durante o processo de vibração que passa por toda a parte ventral da pétala para então ser depositado no corpo do polinizador.

Alguns estudos apresentam mecanismos de deposição indireta em espécies da subtribo Cassiinae (GOTTSBERGER; SILBERBAUER-GOTTSBERGER, 1988, WESTERKAMP, 2004, DUTRA *et al.*, 2009), outros mostram esse processo especificamente em espécies de *Senna* (BORGES, 2010, ALMEIDA *et al.*, 2015a, AMORIM *et al.*, 2017). Sobre este método de deposição, Delgado-Salinas e Sánches (1977) propuseram que os grãos de pólen passam por um processo de ricochete após atingir as pétalas modificadas até serem depositados no dorso das abelhas. Em estudos anteriores, já haviam indícios de ricocheteamento de pólen em espécies de Cassiinae, porém mantinham-se despercebidos como um novo mecanismo de polinização (DELGADO-SALINAS; SÁNCHEZ, 1977, TODD, 1882).

Westerkamp (2004) ao observar a polinização indireta em espécies do gênero *Cassia*, verificou que as anteras de polinização ejetam um jato de pólen paralelo à superfície ventral da abelha, e o mesmo respeitaria as leis físicas da reflexão até chegarem ao dorso da abelha, no qual o ângulo de incidência é igual ao ângulo de reflexão. Este jato de pólen ejetado do tubo da antera alcança a primeira pétala e é ricocheteado a partir de sua superfície vibratória, depois disso, encontra a mesma ou outra pétala, dependendo da espécie, e é ricocheteada

novamente antes de chegar ao dorso da abelha, processo este chamado de “polinização por ricochete”

Outro mecanismo de deposição indireta de pólen foi observado por Almeida e colaboradores (2013b) em um estudo sobre a enantiostilia e sua funcionalidade em *Chamaecrista ramosa*. Os autores investigaram a ocorrência de um mecanismo similar, porém foi denominado de “looping”, tendo em vista o posicionamento das anteras, movimentos de vibração dos visitantes e a deposição de pólen que ocorre devido à formação do arco da pétala durante as visitas, permitindo que os grãos de pólen percorram a pétala realizando um movimento circular e alcancem o dorso do visitante.

REFERÊNCIAS

- ALMEIDA, N. M. DE et al. Enantiostyly in *Chamaecrista ramosa* (Fabaceae-Caesalpinioideae): floral morphology , pollen transfer dynamics and breeding system. **Plant Biology**, v. 15, n. i, p. 369–375, 2013a.
- ALMEIDA, N. M. et al. Floral polymorphism in *Chamaecrista flexuosa* (Fabaceae-Caesalpinioideae): a possible case of atypical enantiostyly? **Annals of botany**, v. 112, p. 1117–1123, 2013b.
- ALMEIDA, N. M. **Enantiostilia e relações reprodutivas em espécies da subtribo Cassiinae (Fabaceae-Caesalpinioideae)**. [s.l: s.n.].
- ALMEIDA, N. M. et al. Breeding systems of enantiostylous Cassiinae species (Fabaceae, Caesalpinioideae). **Flora: Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants**, v. 215, p. 9–15, 2015a.
- ALMEIDA, N. M. et al. Enantiostylous types of Cassiinae species (Fabaceae-Caesalpinioideae). **Plant Biology**, v. 17, n. 3, p. 740–745, 2015b.
- ALMEIDA, N. M. et al. Bicarpellate gynoecium in two species of *Senna* (Fabaceae, Caesalpinioideae, Cassiinae). **Acta Botanica Brasilica**, v. 30, n. 2, p. 326–328, 2016.
- AMORIM, T. et al. Ricochet pollination in *Senna* (Fabaceae) – petals deflect pollen jets and promote division of labour among flower organs. **International Journal of Laboratory Hematology**, v. 38, n. 1, p. 42–49, 2017.
- ARMBRUSTER, W. S.; HERZIG, A. L. Partitioning and Sharing of Pollinators by Four Sympatric Species of *Dalechampia* (Euphorbiaceae) in Panama. **Annals of the Missouri Botanical Garden**, v. 71, n. 1, p. 1–16, 1984.
- ARMBRUSTER, W. S.; WEBSTER, G. L. Divergent Pollination Systems in Sympatric Species of South American *Dalechampia*. **The American Midland Naturalist**, v. 108, n. 2, p. 325–337, 1982.
- ARROYO, M. T. **Breeding systems and pollination biology in Leguminosae**. [s.l.] Advances in legume systematics, 1981.
- AYASSE, M. et al. Pollinator attraction in a sexually deceptive orchid by means of unconventional chemicals. n. August 2002, p. 517–522, 2003.
- BAHADUR, B.; UNIVERSITYWARANGAL, K.; NANNA, R. S. SEM studies of pollen in relation to enantiostyly and heteranthery in *Cassia* (Caesalpinioideae). **Journal of Palynology**, v. 91, p. 7–22, 1991.
- BALDWIN, I. A. N. T. et al. Patterns and consequences of benzyl acetone floral emissions from *Nicotiana attenuata* plants. **Journal of chemical Ecology**, v. 23, n. 10, p. 2327–2343, 1997.
- BARRETT, S. C. H. The evolution of plant sexual diversity. **Nature reviews. Genetics**, v. 3, n. 4, p. 274–84, 2002.
- BARRETT, S. C. H.; JESSON, L. K.; BAKER, A. M. The Evolution and Function of Styler Polymorphisms in Flowering Plants. **Annals of botany**, v. 85, p. 253–265, 2000.
- BELL, G. On the function of flowers. **Proceedings - Royal Society of London, Series B**, v. 224, n. 1235, p. 223–265, 1985.
- BENITEZ-VIEYRA, S. et al. The evolution of signal-reward correlations in bee- and

- hummingbird-pollinated species of *Salvia*. **Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences**, v. 281, n. 1782, 2014.
- BEZERRA, E. L. S. Guilda de flores de óleo do Parque Nacional do Catimbau: Fenologia, polinização e sistema reprodutivo. 2008.
- BOAVENTURA DE CASTRO, M. G. **Padrões de florivoria e herbivoria em plantas tropicais e redes de interações tróficas associadas**. [s.l: s.n.].
- BORGES, P. Biologia reprodutiva de espécies lenhosas de leguminosae na caatinga. 2010.
- BRITO, V.; TELLES, F.; LUNAU, K. Ecologia cognitiva da polinização. **Editora Projeto Cultural**, p. 527, 2014.
- BUCHMANN, S. L. Buzz pollination of *Cassia quiedondilla* (Leguminosae) by bees of the genera *Centris* and *Melipona*. **Bull. South. Calif. Acad. Sci.**, v. 73, p. 171–173, 1974.
- BUCHMANN, S. L. Buzz pollination in angiosperms. n. 3, p. 73–113, 1983.
- BUCHMANN, S. L.; HURLEY, J. P. A biophysical model for buzz pollination in angiosperms. **Journal of Theoretical Biology**, v. 72, n. 4, p. 639–657, 1978.
- BUCHMANN, S. L.; JONES, C. E.; COLIN, L. J. Vibratile pollination of *Solanum douglasii* and *S. xanti* (Solanaceae) in Southern California. **The Wasmann Journal of Biology**, v. 35, n. 1, p. 1–25, 1977.
- CARDINAL, S.; BUCHMANN, S. L.; RUSSELL, A. L. The evolution of floral sonication, a pollen foraging behavior used by bees (Anthophila). **Evolution**, v. 72, n. 3, p. 590–600, 2018.
- CARTAR, R. V. A test of risk-sensitive foraging in wild bumble bees. **Ecology**, v. 72, n. 3, p. 888–895, 1991.
- CARVALHO, D. A. Biologia reprodutiva e polinização vibrátil em *Senna sylvestris* (VELL.) I. &B. (CAESALPINIACEAE). 1999.
- CHENEY, D. L.; SEYFARTH, R. M. Assessment of meaning and the detection of unreliable signals by vervet monkeys. **Animal Behaviour**, v. 36, n. 2, p. 477–486, 1988.
- CHITTKA, L. et al. Ultraviolet as a component of flower reflections, and the colour perception of hymenoptera. **Vision Research**, v. 34, n. 11, p. 1489–1508, 1994.
- CHITTKA, L. **Does bee color vision predate the evolution of flower color?**, 1996.
- COLEMAN, J. R.; COLEMAN, M. A. Reproductive Biology of an Andromonoecious *Solanum* (*S. palinacanthum* Dunal). **Biotropica**, v. 14, n. 1, p. 69–75, 1982.
- COLEY, P. D.; BARONE, J. A. Herbivory and plant defenses in tropical forests. **Annual Review of Ecology and Systematics**, v. 27, p. 305–335, 1996.
- CORBET, S. A.; HUANG, S.-Q. Buzz pollination in eight bumblebee-pollinated *Pedicularis* species: does it involve vibration-induced triboelectric charging of pollen grains? **Annals of botany**, v. 114, n. 8, p. 1665–74, 2014.
- COSTA, C. B. N.; COSTA, J. A. S.; RAMALHO, M. Biologia reprodutiva de espécies simpátricas de Malpighiaceae em dunas costeiras da Bahia, Brasil. **Revista Brasileira de Botânica**, v. 29, n. 1, p. 103–114, 2006.
- COTARELLI, V. M.; ALMEIDA, N. M. DE. Florivoria em *Senna macranthera* var. *pubibunda* (Benth.) H.S.Irwin & Barneby (Caesalpinioideae-Fabaceae). **Natureza on line**, v. 13, p. 45–49, 2015.

- COTARELLI, V. M.; VIEIRA, A. O. S. Herbivoria floral em *Chamaecrista trachycarpa* (Vog.) H.S. Irwin & Barneby, em uma área de campo natural (Telêmaco Borba, Pr, Brasil). **Semina: Ciências Biológicas e da Saúde**, v. 30, n. 1, p. 91–98, 2009.
- CSEKE, L. J.; KAUFMAN, P. B.; KIRAKOSYAN, A. The Biology of Essential Oils in the Pollination of Flowers. **Natural Product Communications**, v. 2, 2007.
- DANFORTH, B. N. et al. The history of early bee diversification based on five genes plus morphology. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America**, v. 103, n. 41, p. 15118–15123, 2006.
- DE CAMARGO, M. G. G. et al. How flower colour signals allure bees and hummingbirds: a community-level test of the bee avoidance hypothesis. **New Phytologist**, v. 222, n. 2, p. 1112–1122, 2019.
- DELGADO-SALINAS, A. O.; SÁNCHEZ, M. S. Biología floral del género *Cassia* en la región de Los Tuxtlas, Veracruz. **Botanical Sciences**, v. 23, n. 2, p. 5–52, 1977.
- DO CARMO, R. M.; FRANCESCHINELLI, E. V.; DA SILVEIRA, F. A. Introduced honeybees (*Apis mellifera*) reduce pollination success without affecting the floral resource taken by native pollinators. **Biotropica**, v. 36, n. 3, p. 371–376, 2004.
- DOBSON, H. E. M.; BERGSTROM, G. Plant Systematics and Evolution The ecology and evolution of pollen odors. **Plant Syst. Evol**, v. 222, p. 63–87, 2000.
- DULBERGER, R. The Floral Biology of *Cassia didymobotrya* and *C. auriculata* (Caesalpinaceae). **American Journal of Botany**, v. 68, n. 10, p. 1350–1360, 1981.
- DUTRA, V. F. et al. Fenologia reprodutiva, síndromes de polinização e dispersão em espécies de leguminosae dos campos rupestres do Parque Estadual do Itacolomi, Minas Gerais, Brasil. 2009a.
- DUTRA, V. F. et al. Fenologia reprodutiva, síndromes de polinização e dispersão em espécies de Leguminosae dos Estadual. **Rodriguésia**, v. 60, n. 2, p. 371–387, 2009b.
- DYER, A. G. et al. Innate colour preferences of the Australian native stingless bee *Tetragonula carbonaria* Sm. **Journal of Comparative Physiology A**, v. 202, n. 9, p. 603–613, 2016.
- FENSTER, C. B. Mirror image flowers and their effect on outcrossing rate in *Chamaecrista fasciculata* (leguminosae). **American Journal of Botany**, v. 82, n. 1, p. 46–50, 1995.
- FENSTER, C. B. et al. Pollination syndromes and floral specialization. **Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics**, v. 35, p. 375–403, 2004.
- FERREIRA, C. A. **Polinização e herbivoria floral no gênero *Banisteriopsis* (Malpigiaceae) em área de Cerrado de Uberlândia, MG.** [s.l: s.n.].
- FERRER, M. M. et al. Las diferentes formas de las flores : pistilos cambiantes, o de cómo volar entre espejos o ser una especie flexible. **Bioagrociencias**, v. 4, n. 1, p. 6–17, 2011.
- FRANKIE, G. B. et al. Characteristics and organization of the large bee pollination system in the Costa Rican dry forest. In: **Characteristics and organization of the large bee pollination system in the Costa Rican dry forest.** [s.l: s.n.]. p. 411–447.
- GALEN, C.; NEWPORT, M. E. A. Bumble bee behavior and selection on flower size in the sky pilot, *Polemonium viscosum*. **Oecologia**, v. 74, p. 20–23, 1987.
- GLAUM, P.; KESSLER, A. Functional reduction in pollination through herbivore-induced

- pollinator limitation and its potential in mutualist communities. **Nature Communications**, v. 8, n. 1, p. 1–10, 2017.
- GODSCHALX, A. L. et al. Is protection against florivory consistent with the optimal defense hypothesis? **BMC Plant Biology**, v. 16, n. 1, p. 1–9, 2016.
- GOTTSBERGER, G.; SILBERBAUER-GOTTSBERGER, I. Evolution of Flower Structures and Pollination in Neotropical Cassiinae (Caesalpiniaceae) Species. **Phyton (Austria)**, v. 28, n. 2, p. 293–320, 1988.
- GULDBERG, L. D.; ATSATT, P. R. Frequency of Reflection and Absorption of Ultraviolet Light in Flowering Plan. **The American Midland Naturalist**, v. 93, n. 1, p. 35–43, 1975.
- GUMBERT, A. Color choices by bumble bees (*Bombus terrestris*): innate preferences and generalization after learning. p. 36–43, 2000.
- HANSEN, D. M. et al. Coloured nectar: Distribution, ecology, and evolution of an enigmatic floral trait. **Biological Reviews**, v. 82, n. 1, p. 83–111, 2007.
- HARBORNE, J. B. **Introduction to ecological biochemistry**. [s.l: s.n.].
- HARE, J. F.; ATKINS, B. A. The squirrel that cried wolf: Reliability detection by juvenile Richardson's ground squirrels (*Spermophilus richardsonii*). **Behavioral Ecology and Sociobiology**, v. 51, n. 1, p. 108–112, 2001.
- HARGREAVES, A. L.; HARDER, L. D.; JOHNSON, S. D. Consumptive emasculation: The ecological and evolutionary consequences of pollen theft. **Biological Reviews**, v. 84, n. 2, p. 259–276, 2009.
- HOWELL, A. D.; ALARCÓN, R. *Osmia* bees (Hymenoptera: Megachilidae) can detect nectar-rewarding flowers using olfactory cues. **Animal Behaviour**, v. 74, n. 2, p. 199–205, 2007.
- INOUYE, D. W. The Terminology of Floral Larceny. v. 73, n. 4, p. 1514–1518, 1980.
- IRWIN, H. S.; BARNEBY, R. S. **The American cassiinaea synoptical revision of leguminosae tribe cassieae subtribe cassiinae in the New World**, 1982.
- JESSON, L. K. et al. The development of enantiostyly. **American Journal of Botany**, v. 90, n. 2, p. 183–195, 2003a.
- JESSON, L. K. et al. The development of enantiostyly. **American Journal of Botany**, v. 90, n. 2, p. 183–195, 2003b.
- JESSON, L. K.; BARRETT, S. C. H. Enantiostyly: solving the puzzle of mirror-image flowers. **Nature**, v. 417, n. 6890, p. 707, 2002.
- JUNKER, R. R.; PARACHNOWITSCH, A. L. Working towards a holistic view on flower traits-how floral scents mediate plant-animal interactions in concert with other floral characters. **Journal of the Indian Institute of Science**, v. 95, n. 1, p. 43–67, 2015.
- KEVAN, P. G. Floral colors in the high arctic with reference to insect-flower relations and pollination. **Canadian Journal of Botany**, v. 50, n. 11, p. 2289–2316, 1972.
- KING, M. J. Buzz foraging mechanism of bumble bees. **Journal of Apicultural Research**, v. 32, n. 1, p. 41–49, 1993.
- KING, M. J.; BUCHMANN, S. L. Floral Sonication by Bees : Mesosomal Vibration by *Bombus* and *Xylocopa* , but Not *Apis* (Hymenoptera : Apidae), Ejects Pollen from Poricidal

- Anthers. **Journal of the Kansas Entomological Society**, v. 76, n. 2, p. 295–305, 2003.
- KNAUER, A. C.; SCHIESTL, F. P. Bees use honest floral signals as indicators of reward when visiting flowers. **Ecology Letters**, v. 18, n. 2, p. 135–143, 2015.
- KNAUER, A. C.; SCHIESTL, F. P. The effect of pollinators and herbivores on selection for floral signals : a case study in *Brassica rapa*. **Evolutionary Ecology**, v. 31, n. 2, p. 285–304, 2017.
- KRUPNICK, G. A.; WEIS, A. E.; CAMPBELL, D. R. The consequences of floral herbivory for pollinator service to *Isomeris arborea*. **Ecology**, v. 80, n. 1, p. 125–134, 1999.
- KULLENBERG, B. et al. **Observations on scent marking by *Bombus Latr.* and *Phithyrus Lep. Males (Hum., Apidae)* and localization of site of production of the secretion**, 1973.
- LAND, M. F.; NILSSON, D.-E. Animal eyes. **Experimental and Clinical Psychopharmacology**, v. 1, n. 1–4, p. 271, 2002.
- LAPORTA, C. Floral biology and reproductive system of enantiostylous *Senna corymbosa* (Caesalpinaceae) *Cecilia*. v. 53, 2005.
- LINSLEY, E. G.; CAZIER, M. A. Further observations on bees which take pollen from plants of the genus *Solanum*. **Pan-Pac. Entomol.**, v. 39, n. 1, 1963.
- LOPES, A. V. D. F. E.; MACHADO, I. C. S. Biologia floral de *Swartia pickelii* Killip ex Ducke (Leguminosae-Papilionoideae) e sua polinização por *Eulaema* spp. (Apidae-Euglossini). **Revista Brasileira de Botânica**, v. 19, n. 1, p. 17–24, 1996.
- LUNAU, K. The ecology and evolution of visual pollen signals. **Plant Systematics and Evolution**, v. 222, n. 1–4, p. 89–111, 2000.
- LUNAU, K.; WACHT, S.; CHITTKA, L. Colour choices of naive bumble bees and their implications for colour perception. **Journal of Comparative Physiology**, v. 178, n. 4, p. 477–489, 1996.
- LUO, Z.; ZHANG, D.; RENNER, S. S. Why two kinds of stamens in buzz-pollinated flowers? Experimental support for Darwin's division-of-labour hypothesis. **Functional Ecology**, v. 22, n. 5, p. 794–800, 2008.
- MAKINO, T. T.; SAKAI, S. Experience changes pollinator responses to floral display size: From size-based to reward-based foraging. **Functional Ecology**, v. 21, n. 5, p. 854–863, 2007.
- MALO, J. E.; LEIRANA-ALCOCER, J.; PARRA-TABLA, V. Population Fragmentation, Florivory, and the Effects of Flower Morphology Alterations on the Pollination Success of *Myrmecophila tibicinis* (Orchidaceae). **Biotropica**, v. 33, n. 3, p. 529–534, 2001.
- MARAZZI, B.; CONTI, E.; ENDRESS, P. K. Diversity in Anthers and Stigmas in the Buzz - Pollinated Genus *Senna* (Leguminosae , Cassiinae). **International Journal of Plant Science**, v. 168, n. 4, p. 371–391, 2007.
- MARAZZI, B.; ENDRESS, P. K. Patterns and development of floral asymmetry in *Senna* (Leguminosae, Cassiinae). **American Journal of Botany**, v. 95, n. 1, p. 22–40, 2008.
- MCCALL, A. C. Florivory affects pollinator visitation and female fitness in *Nemophila menziesii*. **Oecologia**, v. 155, n. 4, p. 729–737, 2008.
- MCCALL, A. C.; IRWIN, R. E. Florivory: The intersection of pollination and herbivory. **Ecology Letters**, v. 9, n. 12, p. 1351–1365, 2006.

- MCLINN, C. M.; STEPHENS, D. W. What makes information valuable: signal reliability and environmental uncertainty. **Animal Behaviour**, v. 71, n. 5, p. 1119–1129, 2006.
- MELLO, M. O.; SILVA-FILHO, M. C. Plant-insect interactions: an evolutionary arms race between two distinct defense mechanisms. **Brazilian Journal of Plant Physiology**, v. 14, n. figure 1, p. 71–81, 2002.
- MELO, L. R. F. et al. Como as abelhas percebem as flores e por que isto é importante? **Oecologia Australis**, v. 22, n. 04, p. 362–389, 2018.
- MICHENER, C. D. Bees from Flowers with Tubular Anthers. **Biol. Trop**, v. 10, n. 2, p. 167–175, 1962.
- MÜLLER, H. Two kinds of stamens with different functions in same flowers. **Nature**, v. 27, n. 30, 1882.
- NASCIMENTO, E. A.; DEL-CLARO, K. Floral Visitors of *Chamaecrista debilis* (Vogel) Irwin & Barneby (Fabaceae - Caesalpinioideae) at Cerrado of Estação Ecológica de Jataí, São Paulo State, Brazil. **Ecological Modelling**, v. 134, n. 2–3, p. 275–282, 2007.
- OLIVEIRA, B. F. D. et al. Vigor de *Bauhinia cheilantha* e sua vulnerabilidade a herbívoros em uma área de caatinga. **Curso de Campo Ecologia da Caatinga, PPG Ecologia, UFRN**, p. 12–14, 2010.
- OSCHE, V. G. Optische Signale in der Coevolution von Pflanze und Tier. **Plant Biology**, v. 96, n. 1, p. 1–27, 1983.
- PANSARIN, L. M.; PANSARIN, E. R.; SAZIMA, M. Osmophore structure and phylogeny of *Cirrhaea* (Orchidaceae, Stanhopeinae). p. 369–383, 2014.
- PICHERSKY, E.; GANG, D. R. Genetics and biochemistry of secondary metabolites in plants : an evolutionary perspective. v. 5, n. 10, p. 439–445, 2000.
- PINHEIRO-COSTA, B. K. et al. Trade off between quantity and size of pollen grains in the heterandrous flowers of *Senna pendula* (Fabaceae). **Acta Botanica Brasilica**, v. 32, n. 3, p. 446–453, 2018.
- RAGUSO, R. A. et al. Fragrance chemistry , nocturnal rhythms and pollination “syndromes” in *Nicotiana*. **Phytochemistry**, v. 63, p. 265–284, 2003.
- RAGUSO, R. A. Wake Up and Smell the Roses : The Ecology and Evolution of Floral Scent. 2008.
- RAGUSO, R. A.; WILLIS, M. A. Synergy between visual and olfactory cues in nectar feeding by naïve hawkmoths, *Manduca sexta*. **Animal Behaviour**, v. 64, n. 5, p. 685–695, 2002.
- RAIHANI, N. J.; THORNTON, A.; BSHARY, R. Punishment and cooperation in nature. **Trends in Ecology & Evolution**, v. 27, n. 5, p. 288–295, 2012.
- RIBEIRO, R. A.; LOVATO, M. B. Mating system in a neotropical tree species, *Senna multijuga* (Fabaceae). **Genetics and Molecular Biology**, v. 27, n. 3, p. 418–424, 2004.
- RIBEIRO, S. P.; PIMENTA, H. R.; FERNANDES, G. W. Herbivory by Chewing and Sucking Insects on *Tabebuia ochracea*. v. 26, n. 3, p. 302–307, 1994.
- ROULSTON, T. H.; CANE, J. H. Pollen nutritional content and digestibility for animals. **Plant Systematics and Evolution**, v. 222, n. 1–4, p. 187–209, 2000.

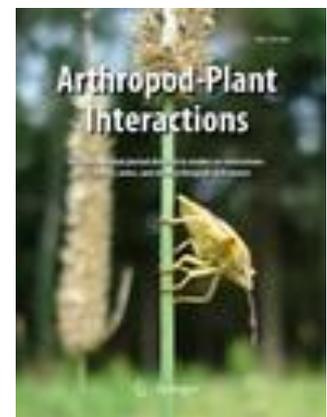
- SANTOS, J. P. O gênero *Senna* Mill. (Leguminosae, Caesalpinioideae, Cassinae) na região Centro-Oeste do Brasil, com ênfase nas espécies ocorrentes no estado de Goiás. 2013.
- SARI, L. T.; RIBEIRO-COSTA, C. S.; ROPER, J. J. Dinâmica populacional de bruquíneos (Coleoptera, Chrysomelidae) em *Senna multijuga* (Rich.) H. S. Irwin & Barneby (Caesalpinaceae). **Revista Brasileira de Zoologia**, v. 22, n. 1, p. 169–174, 2005.
- SCHIESTL, F. P. Ecology and evolution of floral volatile-mediated information transfer in plants. **New Phytologist**, v. 206, n. 2, p. 571–577, 2015.
- SCHIESTL, F. P.; JOHNSON, S. D. Pollinator-mediated evolution of floral signals. **Trends in Ecology and Evolution**, v. 28, n. 5, p. 307–315, 2013.
- SCHLINDWEIN, C. Abelhas Solitárias e Flores : Especialistas são Polinizadores Efetivos? p. 1–8, 2004.
- SHAFIR, S.; BECHAR, A.; WEBER, E. U. Cognition-mediated coevolution – context-dependent evaluations and sensitivity of pollinators to variability in nectar rewards. **Plant Systematics and Evolution**, v. 238, p. 195–209, 2003.
- SILVA, J. A. P.; RIBEIRO-COSTA, C. S.; JOHNSON, C. D. Sennius Bridwell (Coleoptera, Bruchidae): novas espécies predadoras de sementes de *Chamaecrista* Moench (Caesalpinaceae) da Serra do Cipó, Santana do Riacho, Minas Gerais, Brasil. **Revista Brasileira de Zoologia**, v. 20, n. 2, p. 269–277, 2003.
- SOLÍS-MONTERO, L.; VERGARA, C. H.; VALLEJO-MARÍN, M. High incidence of pollen theft in natural populations of a buzz-pollinated plant. **Arthropod-Plant Interactions**, v. 9, n. 6, p. 599–611, 2015.
- SOUZA, I. M.; COUTINHO, K.; FUNCH, L. S. Estratégias fenológicas de *Senna cana* (Nees & Mart.) H.S. Irwin & Barneby (Fabaceae: Caesalpinioideae) como mecanismo eficiente para atração de polinizadores. **Acta Botanica Brasilica**, v. 26, n. 2, p. 435–443, 2012.
- STANTON, M.; PRESTON, R. Ecological Consequences and Phenotypic Correlates of Petal Size Variation in Wild Radish, *Raphanus Sativus* (Brassicaceae). **American Journal of Botany**, v. 75, n. 4, p. 528–539, 1988.
- STANTON, M.; YOUNG, H. J. Selecting for floral character associations in wild radish, *Raphanus sat & s L*. **Journal of Evolutionary Biology**, v. 7, n. 3, p. 271–285, 1994.
- STERN, W. L.; CURRY, K. J.; PRIDGEON, A. M. Osmophores of stanhopea (orchidaceae). **American Journal of Botany**, v. 74, n. 9, p. 1323–1331, 1987.
- STRAUSS, S. Y. Floral Characters Link Herbivores, Pollinators, and Plant *Fitness*. **Ecology**, v. 70, n. 6, p. 1640–1645, 1997.
- SZÁMADÓ, S. The cost of honesty and the fallacy of the handicap principle. **Animal Behaviour**, v. 81, n. 1, p. 3–10, 2011.
- TANG, L. L.; HUANG, S. Q. Evidence for reductions in floral attractants with increased selfing rates in two heterandrous species. **New Phytologist**, v. 175, n. 3, p. 588–595, 2007.
- TODD, J. E. On the flowers of *Solanum rostratum* and *Cassia chamaecrista*. **The American Naturalist**, v. 16, n. 4, p. 281–287, 1882.
- TOREZAN-SILINGARDI, H. M. A influência dos herbívoros dos polinizadores e das características fenológicas sobre a frutificação de espécies da família Malpighiaceae em um cerrado de Minas Gerais. v. Doctoral T, p. 180, 2007.

- TORRES, M. W. Biologia reprodutiva e polinização de *Senna multijuga* no Parque Nacional de Itatiaia. 2009.
- TUCKER, S. C. Floral Development in Legumes. **Plant Physiology**, v. 131, n. March 2003, p. 911–926, 2003.
- VALLEJO-MARÍN, M. et al. Division of labour within flowers: Heteranthery, a floral strategy to reconcile contrasting pollen fates. **Journal of Evolutionary Biology**, v. 22, n. 4, p. 828–839, 2009.
- VALLEJO-MARÍN, M. et al. Trait correlates and functional significance of heteranthery in flowering plants. **New Phytologist**, v. 188, n. 2, p. 418–425, 2010.
- VEGA-POLANCO, M. et al. Does florivory affect the attraction of floral visitors to buzz-pollinated *Solanum rostratum*? **Arthropod-Plant Interactions**, v. 14, n. 1, p. 41–56, 2020.
- VOGEL, S. Das sexuelle Anlockungsprinzip der Catasetinen- und Stanhopeen-Blüten und die wahre Funktion ihres sogenannten Futtergewebes. **Das sexuelle Anlockungsprinzip**. v. 110, n. 2, p. 308–337, 1963.
- VOGEL, S. Nektarien Und Ihre Ökologische Bedeutung. **Apidologie**, v. 8, n. 4, p. 321–335, 1977.
- VOROBYEV, M.; OSORIO, D. Receptor noise as a determinant of colour thresholds. Receptor noise as a determinant of colour thresholds. **The Royal Society**, v. 265, n. 1394, 1998.
- WADDINGTON, K. D.; HOLDEN, L. R. Optimal foraging: on flower selection by bees. **The American Naturalist**, v. 114, n. 2, p. 179–196, 1979.
- WEISS, M. R. Pollen-Feeding Fly Alters Floral Phenotypic Gender in *Centropogon solanifolius* (Campanulaceae). **Biotropica**, v. 28, n. 4, p. 770–773, 1996.
- WESTERKAMP, C. Rocoche pollination in Cassias- and how bees explain enantiostyly. In: **Solitary Bees Conservation , Rearing and Management for Pollination**. [s.l: s.n.]. p. 225–230.
- WHITTEN, W. M.; YOUNG, A. M.; WILLIAMS, N. H. Function of glandular secretions in fragrance collection by male euglossine bees (Apidae : Euglossini). **Journal of chemical Ecology**, v. 15, n. 4, p. 1285–1295, 1989.
- WILLE, A. Behavioral adaptations of bees for pollen collecting from Cassia flowers. v. 11, p. 205–210, 1963.
- WILLSON, M. F.; BERTIN, R. I. Flower-visitors, nectar production, and inflorescence size of *Asclepias syriaca*. **Canadian Journal of Botany**, v. 57, n. 12, p. 1380–1388, 1979.
- WRIGHT, G. A.; SCHIESTL, F. P. The evolution of floral scent: The influence of olfactory learning by insect pollinators on the honest signalling of floral rewards. **Functional Ecology**, v. 23, n. 5, p. 841–851, 2009.

CAPÍTULO 1

Attraction of florivores and larcenists and interaction between antagonists in *Senna rugosa* (Fabaceae)

Artigo publicado no periódico: ARTHROPOD-PLANT INTERACTIONS



Qualis: A2

Fator de Impacto: 1.466



Attraction of florivores and larcenists and interaction between antagonists in *Senna rugosa* (Fabaceae)

Ana Carolina Sabino Oliveira¹ · Jefferson Thiago Souza² · Vinícius Lourenço Garcia de Brito³ · Natan Messias Almeida⁴

Received: 25 January 2021 / Accepted: 1 June 2021
© The Author(s), under exclusive licence to Springer Nature B.V. 2021

Abstract

Florivory and floral larceny are very common antagonistic interactions in nature. Florivory can be especially harmful to species with polymorphisms because it may hinder the transfer of pollen in one of the floral morphs. Flower size is one of the floral signals that can influence the attraction of these antagonists. In addition, little is known about the effects of florivory on other antagonistic interactions. Thus, the objective of this study was to investigate the natural patterns of florivory and the relationship between florivory and robbery in the attraction of larcenists in the species *Senna rugosa*. All flowers damaged by florivores were collected for measurement of natural patterns of florivory with aid of the ImageJ software. Florivory were simulated by holes in the base of the petals and photographs and focal observations were made to assess the effect of flower area and florivory on the attraction of floral larcenists. Smaller flowers had higher florivory rates. In larger flowers, the inner part of the corolla and the anthers had a greater probability of suffering florivory. Although the damage caused by florivory occurred discontinuously regardless of flower size, larger flowers presented continuous marks of florivory more frequently than smaller ones. Larcenists visited flowers regardless of flower size or damaged parts. Thus, flower size and florivory are not determinant factors for the attraction of floral larcenists in enantiostylous *S. rugosa*.

Keywords Antagonistic interactions · Floral signaling · Enantiostyly · Flower size · Floral larceny

Introduction

Most angiosperms reproduce by means of mutualistic agents, the pollinators (Ollerton et al. 2011). However, plants also interact with antagonistic agents such as leaf and floral herbivores, floral larcenists, and seed predators. Similarly, to mutualistic interactions, antagonistic interactions have profound ecological and evolutionary consequences for plants

(Liao et al. 2013; Johnson et al. 2015). Floral traits are under selection pressure imposed by herbivores that, in general, decrease plant fitness (Kessler et al. 2013). Thus, herbivory is the focus of most studies addressing antagonistic relationships between plant and insects (McCall and Irwin 2006; McCall 2008; Kozlov et al. 2015; Gorden and Adler 2016).

Floral herbivory or florivory is an interaction in which florivores cause damage to flowers and/or flower buds and its effects are much less studied than those of leaf herbivory (McCall and Irwin 2006; McCall 2008). The consequences of florivory include temporary or permanent changes in the morphology and/or physiology of floral structures, which in turn can alter the frequency and behavior of visitors by modifying the appearance of the flowers and the quantity and quality of resources (Karban and Strauss 1993; Malo et al. 2001; McCall and Irwin 2006). The consequences of the damages can be enhanced by the disfiguration of the floral shape by continuous florivory (Karban and Strauss 1993; McCall 2008), which differs from discontinuous florivory, when scattered holes are made in the petals by florivores. The impact of such antagonistic relationships, mainly with

Handling Editor: Heikki Hokkanen.

✉ Ana Carolina Sabino Oliveira
carolsabino.bio@gmail.com

¹ Graduate Program in Botany, Federal Rural University of Pernambuco, Recife, Pernambuco 52171-900, Brazil

² School of Education, Sciences and Languages of Iguatu, State University of Ceará, Ceará, Brazil

³ Institute of Biology, Federal University of Uberlândia, Uberlândia, Minas Gerais 38400-902, Brazil

⁴ State University of Alagoas, Campus III, Palmeira dos Índios, Brazil

Published online: 06 June 2021

Springer

Content courtesy of Springer Nature, terms of use apply. Rights reserved.

florivores, on the evolution and ecology of plants is still poorly understood and in need of further study (Torezan-Silingardi 2007).

Florivory can deter visitors that respond to floral signals such as color, scent, ultraviolet patterns, and size, considering that different florivore guilds can consume different floral parts (Land and Nilsson 2002; McCall and Irwin 2006; Schiestl and Johnson 2013; Muola et al. 2017). However, these cues and signals do not attract exclusively mutualistic animals but also other antagonists that can potentially impact plant reproduction (Irwin et al. 2004; McCall and Irwin 2006; Schiestl 2015; Knauer and Schiestl 2017). Bees that respond to these signals can be effective pollinators or act as antagonists, such as pollen thieves (Hargreaves et al. 2009), and can therefore also be affected by florivory. Some plants need to attract their pollinating agents and at the same time deter antagonists responding to the same signals, which is called by some authors the “signaling dilemma” (Schiestl and Johnson 2013). On the other hand, florivores may prefer damaged flowers (Sletvold 2019). Research is still needed to elucidate which flower parts present higher florivory rates.

Another category of antagonists that can negatively affect the reproduction of plants are illegitimate visitors who visit the flower in search of resources and can exceptionally lead to pollination: the larcenists and include pollen thieves, which cause damage to flowers during visitation, and pollen robbers, that do not cause damage (Freitas 2018). Since consumed pollen grains can no longer participate in siring opportunities, pollen larcenists directly affect the male component of reproduction. This effect is even more harmful in plants that have pollen as the only resource provided to their pollinators (Hargreaves et al. 2009). A common group of pollen larcenists is the habitual thieves, which have a morphology and/or foraging behavior that hinder the effective contact with the female structure of the flowers, considered illegitimate visitors (Vega-Polanco et al. 2020). Thus, pollen larceny can have an important influence on the attributes of plants with floral polymorphisms (Hargreaves et al. 2009).

The occurrence of florivores in the petals and stamens of plant species of the subtribe Cassiinae, which includes the genera *Cassia*, *Chamaecrista*, and *Senna*, is quite frequent. Coleopterans and bees are the most frequent larcenists of plants in these Fabaceae genera (Nascimento and Del-Claro 2007; Cotarelli and Vieira 2009; De Almeida et al. 2013; Almeida et al. 2015a, Cotarelli and De Almeida 2015). Plant species in this group generally present enantiostyly, characterized by the presence of individuals with reciprocal flowers in the position of the style, with a deflection of the style to the left or right side of the floral axis in the same individual (monomorphic enantiostyly) or to only one side in all the flowers of the same individual (dimorphic enantiostyly; Barrett 2002). Enantiostyly favors the occurrence of xenogamy (cross-pollination), in which plants transmit only part of

their alleles to the next generation (Barrett 2002; Ribeiro and Lovato 2004; Torres 2009; Santos 2013; Almeida et al. 2015a, b, 2016; Pinheiro-Costa et al. 2018; Cardoso et al. 2018). Thus, flowers with different morphologies form mirror images of each other (Barrett 2002; Jesson and Barrett 2002).

Although several studies have addressed how florivory affects pollinator frequency (reviewed in McCall and Irwin 2006), the effects on other interactions are largely unknown (Gorden and Adler 2016). Modifications of floral signals caused by florivores can reduce the attraction of pollen thieves to buzz-pollinated flowers (Vega-Polanco et al. 2020). Florivory can be even more harmful in plant species with a higher level of specialization (Glaum and Kessler 2017), such as those of the genus *Senna* that present monomorphic enantiostyly. In such plants, pollen transfer may be prevented if pollinators do not visit them due to floral damage in one of the floral morphs. In theory, this may amplify the losses caused by florivory because a given flower can only pollinate half of the population’s flowers (Cotarelli and De Almeida 2015).

In this work, we investigated the influence of flower size on the attraction of florivores and larcenists, and the effect of florivory in different locations of the petal on the attraction of larcenists in the species *Senna rugosa* (G. Don) H.S. Irwin & Barneby. Specifically, we address the following questions: (1) Does flower size affect the rate, location, and form of florivory? (2) Does flower size and florivory in different locations of the petal affect the attraction of larcenists? We hypothesize that: (1) Larger flowers will have a higher rate of florivory on the periphery of the corolla in a continuous way; (2) Flower size and florivory in different locations of the petal decrease the attraction of larcenists.

Materials and methods

Study area

The study was carried out in the Araripe National Forest (FLONA Araripe), the first sustainable use conservation unit established in Brazil (created by Decree-Law no 9226, May 2nd 1946), located within the geographic coordinates 39° 13' 28" and 39° 36' 33" west longitude and 07° 11' 42" and 07° 28' 38" south latitude. The vegetation of this area can be classified as cerrado (Ribeiro and Walter 1998). According to the Köppen classification, the climate is tropical rainy with an average annual temperature of 25 °C (Mendonça et al. 2010). The soils in the FLONA Araripe are of the yellow latosol and red–yellow latosol types, which are deep with good drainage, high acidity, toxic aluminum levels, and low fertility, characteristics that determine a set of phytophysiognomies known as Cerrado (Bezerra 2004). The

area of the FLONA Araripe is covered by semi-perennial rainforest (11%), transitional zones between rainforest and cerrado (49%), savannah (27%), shrub vegetation typical of nutrient-poor soils (2%), and rainforests degraded by fires (11%) (Esmeraldo et al. 2011). This is the only preserved area of Cerrado in the state of Ceará, located at an altitude of 800 m to 900 m, embedded in the semi-arid domain of Caatinga, and thus disjunct from its biome. The FLONA Araripe is considered by the Ministry of the Environment as a priority for conservation and in need of scientific research (Costa and Araújo 2007).

Studied plant specie

Senna rugosa (G.Don) H.S.Irwin & Barneby is a shrub that occurs from north to south in Brazil, predominantly in open areas of the Cerrado, Caatinga, and pastures (Irwin and Barneby 1982a, b; Santos 2013). *S. rugosa* blooms between March and June (Santos et al. 2020). The individuals produced an average of 10 to 20 flowers. This is a monomorphic enantiostylous species (Barrett 2002; Jesson and Barrett 2002) with asymmetrical flowers (Dantas and Silva 2013) that present an asymmetric spoon-shaped lower petal that is always opposite to the pistil (Amorim et al. 2019). In these plants, flowers are daily produced. *Senna rugosa* also has a floral system called heterantery, which consists in the presence of flowers with two or more types of anthers with different morphologies and functions (Irwin and Barneby 1982a, b; Vallejo-Marín et al. 2010). The androecium is composed of three types of stamens: three longer stamens, in which at least two of them reach the length of the gynoecium; four medium sized stamens in the center of the flower; and three adaxial staminodes (Gottsberger and Silberbauer-Gottsberger 1988). The anthers are bulky, with rigid and thick walls and apical pores at the tip that direct the pollen grains ejected during the vibrations of the bees (Gottsberger and Silberbauer-Gottsberger 1988; Amorim et al. 2019), a mechanism known as buzz pollination, necessary for pollen release due to the presence of poricidal anthers (Buchmann and Hurley 1978; Almeida et al. 2015b). These peculiarities of the floral structures in *Senna* probably evolved in response to the process of buzz pollination (Marazzi et al. 2007). The pistil is deflected to the side and turned toward the anthers (Gottsberger and Silberbauer-Gottsberger 1988; Amorim et al. 2019). This species represents a relevant model to identify responses of an enantiostylous species to the investigated antagonistic interactions.

Experimental design

In this study, we used plants naturally occurring in the study site. This population has an average of 40 and 50 individuals of plants distancing 10 m to 15 m from each other.

Location of osmophores and UV absorption patterns

To identify the location of floral osmophores, 40 flowers were dipped in 1% neutral red solution diluted in distilled water for 40 min and then washed with water (modified from Vogel 1990). One right and one left styled flower from each of 20 plant individuals was used to this end.

Two flowers from each of 30 plant individuals, totaling 60 flowers, were used to identify UV-absorbing areas. The flowers were placed in plastic containers and exposed to cottons soaked with ammonium hydroxide for 40 min (Dafni et al. 2005). Subsequently, the flowers were photographed for later measurement of the darkened area that indicated UV absorption. Measurements of the areas were made using the ImageJ 5.0 software (Soft imaging System GmbH, Munster, Germany).

Natural florivory patterns

To verify the influence of flower size on the rates, location and forms of florivory in *S. rugosa*, all flowers of 21 plant individuals were analyzed, totaling 664 flowers. Of this total, 243 flowers that showed some indication of florivory were collected and subsequently photographed for measurement of the total and remaining area of the flower. Measurements were performed using the ImageJ 5.0 software (Soft Imaging System GmbH, Munster, Germany). All flowers were examined to detect whether florivory occurred in the tip or base of the petals, and whether florivory occurred continuously, with removal of plant tissue at the edges of the petals, or discontinuously, with damage in scattered patterns (Fig. 1a–c).

Florivory simulations and guilds of floral visitors

The experiments were carried out during the flowering peak from 27 to 30 May 2019. Freshly opened and intact flowers ($n = 178$; 30 plant individuals) were used to evaluate the influence of flower size and florivory on the attraction of larcenists. Three groups of flowers were defined: (1) 60 control flowers without any holes (Fig. 1h), (2) 56 flowers with holes in the base of the petals (Fig. 1i); (3) 62 flowers with holes in the tip of the petals (Fig. 1j). For florivory simulations, two holes of standardized size of 0.181 cm² were artificially simulated in each of the flower petals using polypropylene tubes. These holes were simulated following florivory patterns observed in nature.

One hundred and thirty-one (131) hours of focal observations were performed during four consecutive sunny days between 8 am and 5 pm. The richness, frequency and behavior of floral visitors in each flower were noted during the observation period. All observed flowers were also photographed from front and top view with a paperboard holder with a scale that remained at the same distance

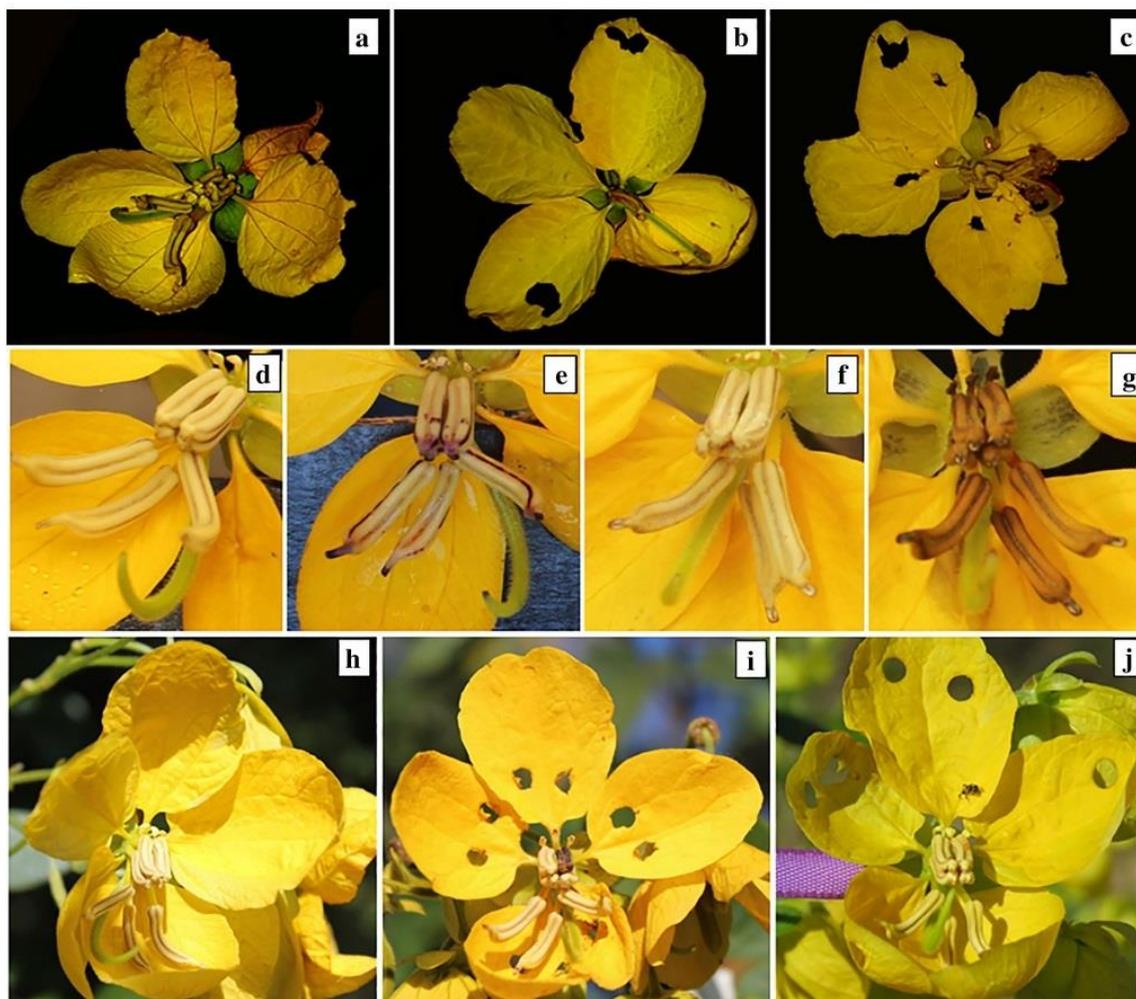


Fig. 1 Flowers of the species *Senna rugosa*. **a** Flower with signs of continuous natural florivory. **b** Flower with signs of discontinuous natural florivory. **c** Flower with simultaneous continuous and discontinuous natural florivory. **d** Anthers before the neutral red test. **e** Anthers after neutral red test. **f** Anthers before exposure to ammo-

nium hydroxide. **g** Anthers after exposure to ammonium hydroxide. **h** Flower without signs of natural florivory. **i** Flower submitted to manual florivory at the base of the petals. **j** Flower submitted to manual florivory at the tip of the petals

from the flower in all photographs. Flower area measurements were performed using the ImageJ 5.0 software (Soft Imaging System GmbH, Munster, Germany). In the case of flowers subjected to manual florivory, 1.81 cm², corresponding to the area of the simulated holes, were subtracted from the total area.

To characterize the guilds of floral visitors, insects visiting the flowers of *S. rugosa* for four hours in the morning were collected. To prevent that these collections interfered with visiting patterns, they were made after the period of focal observations. Visitors were collected using a hand

net, manually placed in Eppendorf tubes, and dipped in 70% alcohol for later identification.

Data analysis

To assess whether larger flowers are subject to greater consumption by florivores, we used a simple linear regression at significance level of 0.05. In this case, floral area was the explanatory variable and the percentage of corolla consumed was the response variable. We also evaluated the probability of occurrence of florivory in different parts of the flower as

well as the probability of occurrence of different forms of florivory using nominal logistic regression models. In the first case, floral area was considered the explanatory variable and the presence or absence of florivory in different parts of the flower (tip of the petals, base of the petals, or anther) was considered the response variable. The same reasoning was used in the second analysis, that is, floral area was considered the explanatory variable and form of florivory (continuous or discontinuous), the response variable.

A multivariate analysis of variance through the approach of generalized linear models (GLM/MANOVA) was used to evaluate the effect of flower size and florivory in different parts of the flower on the visitation frequency of larcenists. In the first case, floral area was considered the explanatory variable and frequency of visitation by larcenists the response variable. In the second case, florivory in different parts of the flower (tip or base of the petals) was the explanatory variable and frequency of visitation by larcenists the response variable. We assumed the flowers from the same plant as random effects in the fit by GLM model. Bonferroni-adjusted *p* values were used in the comparison of means as recommended for multiple tests (Gotelli and Ellison 2011).

All assumptions related to the tests were verified, including a priori tests of normality (Shapiro–Wilk), homoscedasticity (Levene), and autocorrelation. All analyses were performed using the statistical package Statistica 7.0 (STATSOFT, TULSA, OK, USA).

Results

Location of osmophores and UV absorption areas

Stigmas and anthers reacted with neutral red solution indicating that flowers of *S. rugosa* emit odors from their reproductive parts (Fig. 1d–e). In anthers, osmophores occurred from the base to the apex in structures called longitudinal grooves present on the sides of the anthers. A similar pattern was found for UV-absorbing areas, which became brownish in the anthers (Fig. 1f–g).

Focal observations of visitors and florivore guilds to experimentally damaged flowers

There were 20 visits (3%) of the bee *Xylocopa* sp. and 689 visits (97%) of other species of bees with larcenist behavior, among them *Trigona* sp. and *Plebeia droryana* as robbers and *Augochlora* sp. as pollen thief. Of all floral larcenists, 536 visits (75.59%) were made by *P. droryana*. During the observations, only five florivores were registered in activity.

Visitors exhibited different behaviors during visits. *Xylocopa* sp. is considered an effective pollinator of *S. rugosa* because its size facilitates the contact with the stigma during

visits. Other bee species were smaller in size, which is why they acted more frequently as larcenists when occasionally contacted the stigma. The most frequent species among them was *P. droryana*. Species that acted as larcenists had peak activity between 10 am and 11 am, ceasing at 5 pm. Species observed with florivorous behavior consumed petals and anthers. Visitors with chewing mouth parts, considered florivores of *S. rugosa*, were of the orders Blattodea, Orthoptera, Neuroptera, Coleoptera and Hymenoptera (families Formicidae and Vespidae).

Influence of flower size on natural florivory patterns

Of the 664 flowers observed, 37% showed signs of florivory. Smaller flowers tended to have a higher rate of florivory in *S. rugosa* ($r^2 = 20.76$; $F_{(1,241)} = 6.13$; $p < 0.05$) (Fig. 2).

Among the flowers that presented signs of florivory; 100% had damage to the corolla and 69.26% in the anthers. Among the consumed corollas, 22% were damaged in the tip and 10% in the base, and 68% in both regions. Flower size affected the probability of florivory in different flower parts ($\chi^2 = 15.14$; $p < 0.0001$). Although the probability of consumption on the tip of the petals did not change with flower size, the probability of florivory in the base of the petal and in the anthers was positively correlated with flower size (base of the petals: $\chi^2 = 17.73$; $p < 0.00001$; anthers: $\chi^2 = 15.14$; $p < 0.0001$) (Fig. 3).

Regarding the form of florivory, 31% of the flowers presented continuous (Fig. 1a), 5% discontinuous (Fig. 1b), and 64% both continuous and discontinuous patterns of damage (Fig. 1c). However, when these forms were analyzed according to flower size, size affected the probability of occurrence of the continuous form only ($\chi^2 = 0.24$; $p > 0.05$).

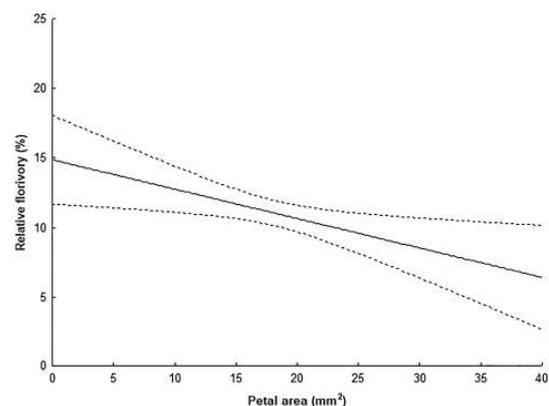


Fig. 2 Relative frequency (%) of florivory along the gradient of floral size in the specie *Senna rugosa*

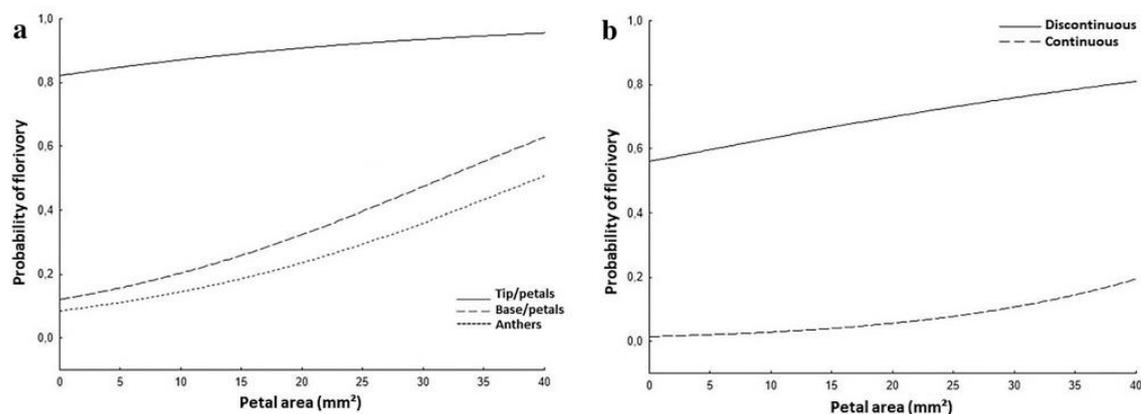


Fig. 3 Probability of occurrence of florivory **a** In different parts of the flower and **b** In different forms in the species *Senna rugosa*

Attraction of larcenists

Although the frequency of signs of florivory on the tip part of the corolla was higher than in other parts of the flower, both flower size and florivory rates in different parts of the corolla (tip or base) did not affect the attraction of floral larcenists ($F = 0.16$; $p > 0.05$).

Discussion

Although our work is focused on the effect of florivory on the reproductive success of single flowers, there is a considerable prevalence of this antagonism throughout the entire flowering time potentially affecting the reproductive success of plant individuals considering their entire life cycle. Flower size influenced the natural patterns of florivory in *S. rugosa*. Smaller flowers tended to have a larger area consumed; the tip or base of the petals had greater risk of being consumed; and consumption occurred more often in a discontinuous way. However, neither flower size nor previous florivory in different parts of the corolla were a limiting factor for the attraction of larcenists.

Flower size has been cited as a trait selected not only by pollinators but also by antagonistic agents (Sletvold 2019). Florivores may have similar preferences to pollinators or show opposite preferences in relation to the same floral trait (Gómez 2003, 2008; McCall and Barr 2012; Sletvold 2019). Some studies show that larger flowers are generally associated with greater attraction of pollinators (Galen 1999; Mothershead and Marquis 2000; Arista and Ortiz 2007; Knauer and Schiestl 2017) and our study showed that flowers of *S. rugosa* with smaller corollas had greater amount of plant tissue consumed by florivores. In this way, some florivores can select flower sizes by preferring flowers with

smaller corollas that provide easier access to rewards (Galen 1999) and consequently favor larger flowers in the population. Larger flowers provide greater attraction for pollinators, and larger flowers have been shown to favor the male function of flowers (Strauss et al. 2001). Apparently, the selection by visitors and florivores are working in concert in *S. rugosa* to select for larger flower size. Higher florivory rates in smaller flowers may be also explained by the location of UV-absorbing areas in this plant species. It is common for pollen flowers to absorb UV light in their center, which corresponds to the anther area (Lunau 2000; Lunau et al. 2017), due to the presence of flavonoid pigments that absorb this light (Scogin et al. 1977). This is exactly the case of the flowers of *S. rugosa*. Compounds that absorb UV light in the floral tissue can act to protect against florivore insects (Gronquist et al. 2001), and smaller flowers may have less amounts of these compounds.

In our study, florivores preferred the corollas over the reproductive structures (anthers or pistils). In fact, the diameter of the corolla is more associated with the attraction of florivores than the anthers in other plants, as *Nemophila menziesii* (McCall and Barr 2012). One possible explanation is the presence of oxalate crystals in the anther walls; in buzz-pollinated plant species with poricidal anthers, such as *S. rugosa*, crystals are mixed with pollen (D'arcy and Keating 1996). This compound has, among other functions, a protective effect against herbivores (González-Becerril 2011) and must, therefore, reduce the incidence of florivory in anthers.

Florivory in the tip of the petals had a high probability of occurrence in all flower sizes. However, florivory in the base of the petals was greater in bigger flowers. This pattern may be explained by the food preferences of different visitors guilds. Florivore groups include generalists, specialists in certain plants, and specialists in a certain type of tissue

(McCall and Irwin 2006; McCall 2008). Therefore, different guilds consume different parts of the flower (McCall and Irwin 2006) or even show preference for anthers and pollen (Kirk et al. 1995). Some florivores of the orders Diptera and Coleoptera are also able to perceive the UV band, which in *S. rugosa* is concentrated in the anthers (Briscoe and Chittka 2001). Thus, although lower florivory rates occur in larger flowers and UV-absorbing areas contribute to the protection (Gronquist et al. 2001), antagonists that are guided by UV signaling may have expressed a higher specificity for anthers and consumed them and their surroundings.

The discontinuous pattern of florivory, which does not drastically change the floral shape, was the most frequent in *S. rugosa*. Damage to the corolla can deter pollinator visitation, but the harm can be amplified if the corolla is disfigured (Karban and Strauss 1993; McCall 2008). A greater probability of continuous florivory was observed in larger flowers. Pollinator behaviors can be guided by flower symmetry and size as a means of quantitative assessment of the reward before the visit (Bell 1985). Thus, this pattern suggests that larger flowers would be less damaged by continuous florivory, considering that flower size is also a variable that influences attraction.

Our study showed that natural populations of *S. rugosa* have a high incidence of visitation of larcenists. This pattern has been reported for other buzz-pollinated species (Solís-Montero et al. 2015), and other species of the subtribe Cassiinae (Nascimento and Del-Claro 2007; De Almeida et al. 2013). These species also present heteranthery, characterized by the presence of more than one type of stamen, differentiated by color, shape and size of the anther, on the same flower, in which two types of anthers are distinguishable, namely, feeding and pollinating anthers, supporting the “division-of-labor hypothesis” (Vallejo-Marín et al. 2009, 2010). Despite the presence of heteranthery, the effects of pollen larceny can be enhanced in plants that have pollen as the only resource (Hargreaves et al. 2009). In contrast to nectar theft that affects reproduction only indirectly, male fitness can be directly impacted by pollen theft (Hargreaves et al. 2009). Furthermore, in pollen flowers, pollen generally acts as an attractive cue and its availability determines the foraging choices of pollinators (Lunau 2000); thus, larcenists can reduce floral attractiveness for pollinators potentially decreasing pollen dispersal (Hargreaves et al. 2009).

Flower size did not affect the attraction of larcenists in *S. rugosa*, suggesting that the antagonists do not use this attribute as parameter to choose which flowers to visit. Visitors acting as larcenists in *S. rugosa*, especially individuals of the bee *P. droryana*, which was the most abundant, chewed anthers to gain access to pollen. This may indicate that bees that acted in pollen larceny may have been more motivated to visit flowers for pollen consumption than only by visual cues, as found in other studies (Hargreaves et al.

2009; Gorden and Adler 2016). In addition, petals appear to be responsible for long distance signaling and attraction of both legitimate and illegitimate visitors, while anthers are decisive in short distance decisions (Martins et al. 2018). Therefore, anther integrity may have played a determining role for the choice of larcenists at a close range.

Our study also showed that damage caused in different parts of the corolla, which have different distances from the areas where osmophores are concentrated and UV light is absorbed, did not affect the attraction of larcenists. Although other experiments with artificial florivory have showed similar results (Gorden and Adler 2016), most of such previous studies claimed that florivory commonly affects attractiveness to pollinators (reviewed by McCall and Irwin 2006) and illegitimate visitors (Vega-Polanco et al. 2020). In this sense, some studies have pointed out that petals have little effect on attraction (Andersson 1994; Tsuji et al. 2016). On the other hand, although petals and stamens are involved in the attraction, damage to the anthers can cause a drastic reduction in attraction because the UV light absorbing area is concentrated there, considering that the response tends to be stronger to stamens because they work as the main attraction for bees in these plant species (Luo et al. 2008; Russell et al. 2016; Camargo et al. 2019; Brito et al. 2020). Our experiments did not affect the total area occupied by the anthers; therefore, damage to petals has a negligible effect on attracting of larcenists.

Our findings show that flower size can directly affect aspects of the natural florivory, but this attribute does not seem to be the main attraction for larcenists in enantiostylous *S. rugosa*. Florivory in different parts of the corolla did not affect the attraction of these antagonistic agents, which emphasizes the importance of understanding how floral cues act in different insect–plant relationships. These results highlight the need for studies focusing on aspects related to antagonistic interactions in plant species with floral polymorphisms, such as enantiostyly, and specific signaling patterns, considering that antagonistic interactions may have their consequences aggravated in plant species with complex reproduction patterns (Glaum and Kessler 2017). Further knowledge not only on interactions between mutualisms and antagonisms but also between different antagonisms is necessary for a better understanding interactions in natural environments. Future studies should consider different contexts and the effects caused by different antagonistic guilds to identify patterns of how antagonists interact with each other and how they can jointly affect plant reproduction and thus shed light on other aspects of this knowledge gap.

Acknowledgements We are grateful to the Chico Mendes Institute for Biodiversity Conservation—ICMBio for authorizing the study and collections in the Araripe National Forest – FLONA Araripe, to Professor MSc Célio Moura Neto for helping to identify the taxa of the guilds of floral visitors, and the members of the Research Group in Ecology

and Ecosystem Conservation—ECOEM/UECE for their help during data collection. We would also like to thank the National Council for Scientific and Technological Development—CNPq for the Master's scholarship granted to the first author.

References

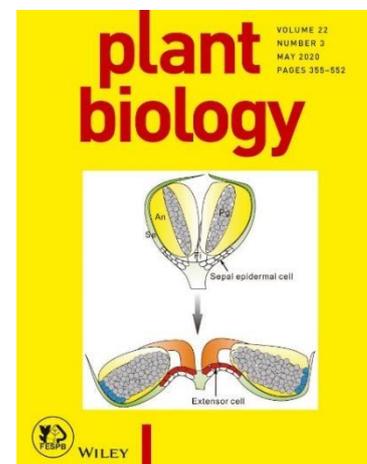
- Almeida NM, Bezerra TT, Oliveira CRS et al (2015a) Breeding systems of enantiostylous Cassiinae species (Fabaceae, Caesalpinioideae). *Flora Morphol Distrib Funct Ecol Plants* 215:9–15. <https://doi.org/10.1016/j.flora.2015.06.003>
- Almeida NM, Cotarelli VM, Souza DP et al (2015b) Enantiostylous types of Cassiinae species (Fabaceae-Caesalpinioideae). *Plant Biol* 17:740–745. <https://doi.org/10.1111/plb.12283>
- Almeida NM, Siqueira Filho JA, Oliveira PE et al (2016) Bicarpetate gynoeceum in two species of *Senna* (Fabaceae, Caesalpinioideae, Cassiinae). *Acta Bot Brasílica* 30:326–328. <https://doi.org/10.1590/0102-33062016abb0106>
- Amorim TM, Soares AA, Westerkamp C (2019) More on Buzz Pollination- Pollen Rebounds in Asymmetric Flowers. In: Bahadur B, Krishnamurthy KV, Ghose M, Adams SJ. *Asymmetry in plants: Biology of handedness* 1a ed. CRC Press, pp 333–354
- Andersson S (1994) Floral stability, pollination efficiency, and experimental manipulation of the corolla phenotype in *Nemophila menziesii* (Hydrophyllaceae). *Am J Bot* 81:1397–1402. <https://doi.org/10.1002/j.1537-2197.1994.tb15624.x>
- Arista M, Ortiz PL (2007) Differential gender selection on floral size: an experimental approach using *Cistus salvifolius*. *Journ Ecol* 95:973–982. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2007.01276.x>
- Barrett SCH (2002) The evolution of plant sexual diversity. *Nat Rev Genet* 3:274–284. <https://doi.org/10.1038/nrg776>
- Bell G (1985) On the function of flowers. *Proc - R Soc London, Ser B* 224:223–265. <https://doi.org/10.1098/rspb.1985.0031>
- Bezerra FWP (2004) Plano de Manejo da Floresta Nacional do Araripe
- Briscoe AD, Chittka L (2001) The evolution of color vision in insects. *Annu Rev Entomol* 46:471–510
- Brito VLG, Leite FB, Telles FJ et al (2020) The attractive role of floral elements in heterantherous species without pronounced stamen differences. *Arthropod Plant Interact*. <https://doi.org/10.1007/s11829-020-09794-1>
- Buchmann SL, Hurley JP (1978) A biophysical model for buzz pollination in angiosperms. *J Theor Biol* 72:639–657. [https://doi.org/10.1016/0022-5193\(78\)90277-1](https://doi.org/10.1016/0022-5193(78)90277-1)
- Cardoso JCF, Viana ML, Matias R et al (2018) Towards a unified terminology for angiosperm reproductive system. *Acta Bot Brasílica* 32:329–348. <https://doi.org/10.1590/0102-33062018abb0124>
- Camargo MGG, Lunau K, Batalha MA et al (2019) How flower colour signals allure bees and hummingbirds: a community-level test of the bee avoidance hypothesis. *New Phytol* 222:1112–1122. <https://doi.org/10.1111/nph.15594>
- Costa IR, Araújo FS (2007) Organização comunitária de um enclave de cerrado sensu stricto no bioma Caatinga, chapada do Araripe, Barbalha, Ceará. *Acta Bot Brasílica* 21:281–291. <https://doi.org/10.1590/s0102-33062007000200004>
- Cotarelli VM, De Almeida ANM (2015) Florivoria em *Senna macranthera* var. *pudibunda* (Benth.) H.S. Irwin & Barneby (Caesalpinioideae-Fabaceae). *Nat Line* 13:45–49
- Cotarelli VM, Vieira AOS (2009) Herbivoria floral em *Chamaecrista trachycarpa* (Vog.) H.S. Irwin & Barneby, em uma área de campo natural (Telêmaco Borba, Pr, Brasil). *Semin Ciências Biológicas e Da Saúde* 30:91–98. <https://doi.org/10.5433/1679-0367.2009v30n1p91>
- D'arcy WG, Keating RC (1996) *The anther: form, function and phylogeny*. Cambridge University Press, 1996.
- Dafni A, Kevan PG, Husband BC (2005) *Practical pollination biology*. University of Haifa, Haifa, Institute of Evolution
- Dantas MM, Silva MJ (2013) O gênero *Senna* Mill. (Leguminosae, Caesalpinioideae, Cassieae) no Parque Estadual da Serra Dourada, GO. *Brasil Hoehnea* 40:99–113
- De Almeida ANM, de Castro CC, Leite AVDL et al (2013) Enantiostyly in *Chamaecrista ramosa* (Fabaceae- Caesalpinioideae): floral morphology, pollen transfer dynamics and breeding system. *Plant Biol* 15:369–375. <https://doi.org/10.1111/j.1438-8677.2012.00651.x>
- Esmeraldo ACC, Albuquerque BLM, Costa MAC (2011) A importância da conservação/preservação ambiental da floresta nacional do araripe para a região do cariri – Ceará/Brasil. *Rev Geográfica América Cent* 7:1–10
- Freitas L (2018) Precisamos falar sobre o uso impróprio de recursos florais. *Rodriguesia* 69:2223–2228. <https://doi.org/10.1590/2175-7860201869446>
- Galen C (1999) Do Flowers Vary? the functional ecology of variation in flower size and form within natural plant populations *Candace*. *Bioscience* 49:631–640
- Glaum P, Kessler A (2017) Functional reduction in pollination through herbivore-induced pollinator limitation and its potential in mutualist communities. *Nat Commun* 8:1–10. <https://doi.org/10.1038/s41467-017-02072-4>
- Gómez JM (2003) Herbivory reduces the strength of pollinator-mediated selection in the Mediterranean herb *erysimum medohispanicum* : consequences for plant specialization. *Am Nat* 162:242–256
- Gómez JM (2008) Sequential conflicting selection due to multispecific interactions triggers evolutionary trade-offs in a monocarpic Herb. *Evolution (NY)* 62:668–669. <https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.2007.00312.x>
- González-Becerril AA (2011) *Morfología del androceo de Solanum rostratum* (Solanaceae) y presentación de polen en anteras dimórficas. Bacherol thesis, Facultad de Ciencias, UNAM.
- Gorden NL, Adler LS (2016) Florivory shapes both leaf and floral interactions. *Ecosphere* 7:1–15. <https://doi.org/10.1002/ecs2.1326>
- Gotelli NJ, Ellison AM (2011) *Princípios de estatística em ecologia*. Artmed Editora
- Gottsberger G, Silberbauer-Gottsberger I (1988) Evolution of flower structures and pollination in neotropical cassiinae (caesalpinioideae) species. *Phyt* 28:293–320
- Gronquist M, Bezzerides A, Attygalle A et al (2001) Attractive and defensive functions of the ultraviolet pigments of a flower (*Hypericum calycinum*). *Proc Natl Acad Sci U S A* 98:13745–13750. <https://doi.org/10.1073/pnas.231471698>
- Hargreaves AL, Harder LD, Johnson SD (2009) Consumptive emasculation: the ecological and evolutionary consequences of pollen theft. *Biol Rev* 84:259–276. <https://doi.org/10.1111/j.1469-185X.2008.00074.x>
- Irwin HS, Barneby RC (1982a) *The American Cassiinae*. Bronx, New York
- Irwin HS, Barneby RS (1982b) *The American cassiinae synoptical revision of leguminosae tribe cassieae subtribe cassiinae in the New World*. New York Botanical Garden Bronx, New York
- Irwin RE, Adler LS, Brody AK (2004) The dual role of floral traits: pollinator attraction and plant defense. *Ecology* 85:1503–1511
- Jesson LK, Barrett SCH (2002) Enantiostyly: solving the puzzle of mirror-image flowers. *Nature* 417:707. <https://doi.org/10.1038/417707a>
- Johnson MTJ, Campbell SA, Barrett SCH (2015) Evolutionary interactions between plant reproduction and defense against herbivores. *Annu Rev* 46:191–213. <https://doi.org/10.1146/annurev-ecolsys-112414-054215>

- Karban R, Strauss SY (1993) Effects of herbivores on growth and reproduction of their perennial host, *Erigeron glaucus*. *Ecology* 74:39–46. <https://doi.org/10.2307/1939499>
- Kessler D, Diezel C, Clark DG et al (2013) Petunia flowers solve the defence/apparency dilemma of pollinator attraction by deploying complex floral blends. *Ecol Lett* 16:299–306. <https://doi.org/10.1111/ele.12038>
- Kirk WDJ, Ali M, Breadmore KN (1995) The effects of pollen beetles on the foraging behaviour of honey bees. *J Apic Res* 34:15–22. <https://doi.org/10.1080/00218839.1995.11100881>
- Knauer AC, Schiestl FP (2017) The effect of pollinators and herbivores on selection for floral signals: a case study in *Brassica rapa*. *Evol Ecol* 31:285–304. <https://doi.org/10.1007/s10682-016-9878-8>
- Kozlov MV, Lanta V, Zverev V, Zvereva EL (2015) Background losses of woody plant foliage to insects show variable relationships with plant functional traits across the globe. *J Ecol* 103:1519–1528. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12471>
- Land MF, Nilsson D-E (2002) Animal eyes. *Exp Clin Psychopharmacol* 1:271. <https://doi.org/10.1037/1064-1297.1.1-4.173>
- Liao K, Gituru RW, Guo YH, Wang QF (2013) Effects of floral herbivory on foraging behaviour of bumblebees and female reproductive success in *Pedicularis gruinata* (Orobanchaceae). *Flora Morphol Distrib Funct Ecol Plants* 208:562–569. <https://doi.org/10.1016/j.flora.2013.08.007>
- Lunau K (2000) The ecology and evolution of visual pollen signals. *Plant Syst Evol* 222:89–111. <https://doi.org/10.1007/BF00984097>
- Lunau K, Konzmann S, Winter L et al (2017) Pollen and stamen mimicry: the alpine flora as a case study. *Arthropod Plant Interact* 11:427–447. <https://doi.org/10.1007/s11829-017-9525-5>
- Luo Z, Zhang D, Renner SS (2008) Why two kinds of stamens in buzz-pollinated flowers? experimental support for Darwin's division-of-labour hypothesis. *Funct Ecol* 22:794–800. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2008.01444.x>
- Malo JE, Leirana-Alcocer J, Parra-Tabla V (2001) Population fragmentation, florivory, and the effects of flower morphology alterations on the pollination success of *myrmecophila tibicinis* (orchidaceae). *Biotropica* 33:529–534. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7429.2001.tb00207.x>
- Marazzi B, Conti E, Endress PK (2007) Diversity in anthers and stigmas in the buzz-pollinated genus *senna* (leguminosae, cassiinae). *Int J Plant Sci* 168:371–391
- Martins AE, Gélvez-Zúñiga I, Queiroz SNP, Paiva B (2018) Flower attractiveness traits are affected differently by florivores in *Tibouchina clavata* (Pers.) Wurdack. In: *Annals of the XII International Pollination Course*, pp 23–30
- McCall AC (2008) Florivory affects pollinator visitation and female fitness in *Nemophila menziesii*. *Oecologia* 155:729–737. <https://doi.org/10.1007/s00442-007-0934-5>
- Mccall AC, Barr CM (2012) Why do florivores prefer hermaphrodites over females in *Nemophila menziesii* (Boraginaceae)? *Oecologia* 170:147–157. <https://doi.org/10.1007/s00442-012-2278-z>
- McCall AC, Irwin RE (2006) Florivory: The intersection of pollination and herbivory. *Ecol Lett* 9:1351–1365. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2006.00975.x>
- Mendonça LAR, Frischkorn H, Santiago MF et al (2010) Identificação de mudanças florestais por 13C e 15N dos solos da Chapada do Araripe, Ceará. *Rev Bras Eng Agríc e Ambient* 14:314–319. <https://doi.org/10.1590/s1415-43662010000300012>
- Mothershead K, Marquis RJ (2000) Fitness impacts of herbivory through indirect effects on plant-pollinator interactions in *Oenothera macrocarpa*. *Ecology* 81:30–40. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2000\)081\[0030:fiolti\]2.0.co;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2000)081[0030:fiolti]2.0.co;2)
- Muola A, Weber D, Malm LE et al (2017) Direct and pollinator-mediated effects of herbivory on strawberry and the potential for improved resistance. *Front Plant Sci* 8:1–10. <https://doi.org/10.3389/fpls.2017.00823>
- Nascimento EA, Del-Claro K (2007) Floral Visitors of *Chamaecrista debilis* (Vogel) Irwin & Barneby (Fabaceae - Caesalpinioideae) at Cerrado of Estação Ecológica de Jataí, São Paulo State, Brazil. *Ecol Modell* 134:275–282. [https://doi.org/10.1016/S0304-3800\(00\)00352-5](https://doi.org/10.1016/S0304-3800(00)00352-5)
- Ollerton J, Winfree R, Tarrant S (2011) How many flowering plants are pollinated by animals? *Oikos* 120:321–326. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2010.18644.x>
- Pinheiro-Costa BK, Mesquita-Neto JN, Rego JO, Schindwein C (2018) Trade off between quantity and size of pollen grains in the heterandrous flowers of *Senna pendula* (Fabaceae). *Acta Bot Brasilica* 32:446–453. <https://doi.org/10.1590/0102-33062018abb0132>
- Ribeiro JF, Walter T (1998) Fitofisionomias do bioma Cerrado. *Embrapa Cerrados - Capítulo em livro científico* 89–166
- Ribeiro RA, Lovato MB (2004) Mating system in a neotropical tree species, *Senna multijuga* (Fabaceae). *Genet Mol Biol* 27:418–424. <https://doi.org/10.1590/S1415-47572004000300018>
- Russell AL, Golden RE, Leonard AS, Papaj DR (2016) Bees learn preferences for plant species that offer only pollen as a reward. *Behav Ecol* 27:731–740. <https://doi.org/10.1093/beheco/aru213>
- Santos JP (2013) O gênero *Senna* Mill. (Leguminosae, Caesalpinioideae, Cassiinae) na região Centro-Oeste do Brasil, com ênfase nas espécies ocorrentes no estado de Goiás. Masters dissertation, Universidade Federal de Goiás
- Santos TT, Oliveira ACS, Queiroz RB, Silva JS (2020) O gênero *Senna* (Leguminosae-Caesalpinioideae) no município de Caetité, Bahia. *Brasil Rodriguesia*. <https://doi.org/10.1590/2175-7860202071002>
- Schiestl FP (2015) Ecology and evolution of floral volatile-mediated information transfer in plants. *New Phytol* 206:571–577. <https://doi.org/10.1111/nph.13243>
- Schiestl FP, Johnson SD (2013) Pollinator-mediated evolution of floral signals. *Trends Ecol Evol* 28:307–315. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2013.01.019>
- Scogin R, Young DA, Jones CE (1977) Anthochlor pigments and pollination biology. II. The ultraviolet floral pattern of *Coreopsis gigantea* (Asteraceae). *Bull Torrey Bot Club* 104:155. <https://doi.org/10.2307/2484361>
- Sletvold N (2019) The context dependence of pollinator-mediated selection in natural populations. *Int J Plant Sci* 180:934–943. <https://doi.org/10.1086/705584>
- Solís-Montero L, Vergara CH, Vallejo-Marín M (2015) High incidence of pollen theft in natural populations of a buzz-pollinated plant. *Arthropod Plant Interact* 9:599–611. <https://doi.org/10.1007/s11829-015-9397-5>
- Strauss SY, Conner JK, Lehtilä KP (2001) Effects of foliar herbivory by insects on the fitness of *Raphanus raphanistrum*: damage can increase male fitness. *Am Nat* 158:496–504. <https://doi.org/10.1086/323116>
- Torezan-Silingardi HM (2007) A influência dos herbívoros dos polinizadores e das características fenológicas sobre a frutificação de espécies da família Malpighiaceae em um cerrado de Minas Gerais. Doctoral Thesis, Universidade de São Paulo
- Torres MW (2009) Biologia reprodutiva e polinização de *Senna multijuga* no Parque Nacional de Itatiaia
- Tsuji K, Dharmi MK, Cross DJR et al (2016) Florivory and pollinator visitation: a cautionary tale. *AoB Plants* 8:1–7. <https://doi.org/10.1093/aobpla/plw036>
- Vallejo-Marín M, Da Silva EM, Sargent RD, Barrett SCH (2010) Trait correlates and functional significance of heteranthy in flowering plants. *New Phytol* 188:418–425. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2010.03430.x>

- Vallejo-Marín M, Manson JS, Thomson JD, Barrett SCH (2009) Division of labour within flowers: heteranthery, a floral strategy to reconcile contrasting pollen fates. *J Evol Biol* 22:828–839. <https://doi.org/10.1111/j.1420-9101.2009.01693.x>
- Vega-Polanco M, Rodríguez-Islas LA, Escalona-Domenech RY et al (2020) Does florivory affect the attraction of floral visitors to buzz-pollinated *Solanum rostratum*? *Arthropod Plant Interact* 14:41–56. <https://doi.org/10.1007/s11829-019-09723-x>
- Vogel S (1990) The role of scent glands in pollination: on the structure and function of osmophores
- Publisher's Note** Springer Nature remains neutral with regard to jurisdictional claims in published maps and institutional affiliations.

**Confiabilidade de recursos e preferência de visitantes: honestidade floral na espécie
Senna rugosa (Fabaceae)**

Manuscrito a ser submetido ao periódico: PLANT BIOLOGY



Qualis: A1

Fator de Impacto: 2.156

Confiabilidade do recursos e preferência de visitantes: honestidade floral na espécie *Senna rugosa* (Fabaceae)

Ana Carolina Sabino de Oliveira¹; Jefferson Thiago Souza²; Vinícius Lourenço Garcia de Brito³; Sabrina Silva Oliveira²; Natan Messias de Almeida⁴

¹Programa de Pós-Graduação em Botânica, Universidade Federal Rural de Pernambuco, 52171-900 Recife, Pernambuco, Brasil. ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-4601-055X>

²Faculdade de Educação, Ciências e Letras de Iguatu, Universidade Estadual do Ceará, Ceará, Brasil

³Instituto de Biologia, Universidade Federal de Uberlândia, 38400-902 Uberlândia, Minas Gerais, Brasil

⁴Universidade Estadual de Alagoas, Campus III, Palmeira dos Índios, Brasil

Autor para correspondência: carolsabino.bio@gmail.com

Resumo

O uso de sinais florais é uma das formas pela qual os visitantes identificam os recursos. A relação direta entre as dimensões de estruturas florais e a quantidade de recurso ofertado é chamada de honestidade floral, sendo flores de pólen pouco estudadas e a maioria dos estudos em ambientes controlados. Diante disso, objetivamos investigar a honestidade floral através da confiabilidade e preferência dos visitantes da espécie *Senna rugosa*. Foram verificadas as áreas de absorção UV em 60 flores de 30 indivíduos. Para analisar a relação entre tamanhos florais e número de grãos de pólen foram coletadas todas anteras de 94 flores e contados os grãos de pólen com Câmara de Neubauer. Foram realizadas 131 horas de observações em 60 flores de 30 indivíduos. Todas as flores foram fotografadas e medidas com o *software* ImageJ 5.0. A área de absorção UV foi identificada na região das anteras. O tamanho da corola está relacionada de forma inversamente proporcional com a quantidade de grãos de pólen: à medida que o tamanho da corola aumenta o número de grãos de pólen produzidos diminui. A área das anteras e gineceu não apresentaram relação. Foram observadas 2,75% de visitas da *Xylocopa* sp. e 95,66% de outras espécies de abelhas, dentre estas a *Plebeia droryana* foi a mais frequente (68,89%). O tamanho da corola não está relacionado com a frequência de visitas, ao contrário da área das anteras. Nosso estudo traz informações relevantes acerca dos padrões de honestidade de sinais para flores de pólen e a função dos tamanhos florais na atração.

Palavras-chave: Confiabilidade de sinais, Sinalização, Espécie enantiofílca, Flor de pólen.

Introdução

Dentre as estratégias de forrageamento, o uso de sinais emitidos pela flor é uma das formas pela qual os visitantes identificam a presença de recursos (Chittka & Thomson 2001). Esta relação direta existente entre as dimensões de estruturas florais e a quantidade de recurso ofertado, indicada pela sinalização da flor para atrair visitantes, é chamada de honestidade floral, tendo como principal objeto de estudo o néctar e com poucos estudos em flores de pólen (Makino & Sakai 2007; Schiestl 2015). A honestidade floral é um tema discutido em estudos recentes (Knauer & Schiestl 2015; Schiestl 2015). Esta sinalização é fundamental nas relações planta-polinizador, e em flores que o recurso está oculto estes sinais são ainda mais importantes (Armbruster *et al.* 2005; Chittka & Raine 2006; Raguso 2008).

Sinais considerados honestos são aqueles que possuem correlação entre o sinal observável e a qualidade do não observável (Számadó 2011) e os sinais considerados mais evidentes para polinizadores são aqueles emitidos pelo próprio recurso, como pólen ou néctar, considerados sinais honestos diretos (Howell & Alarcón 2007; Pélabon *et al.* 2012; Knauer & Schiestl 2015). No entanto, a sinalização que não é emitida pela recompensa também pode ser honesta quando está correlacionada positivamente com o recurso, chamada de sinalização honesta indireta, como o diâmetro da corola e sinais olfativos (Fenster *et al.* 2006; Benitez-Vieyra *et al.* 2010; Knauer & Schiestl 2015).

Além de corresponder à quantidade de recurso ofertado pela flor, os sinais emitidos precisam ser eficientes na atração de polinizadores (Knauer & Schiestl 2015). Portanto, a validade da sinalização emitida pela flor depende de dois critérios: a confiabilidade, que se refere à correlação existente entre os sinais e a recompensa, e a detectabilidade, que diz respeito à precisão com que os polinizadores conseguem identificar esta sinalização (McLinn & Stephens 2006; Makino & Sakai 2007). Porém, pouco se conhece sobre os motivos para a evolução de sinais honestos em plantas (Knauer & Schiestl 2015).

O padrão de sinalização de recurso em flores de pólen ocorre através da absorção e reflexão de luz ultravioleta (Vogel 1977; Osche 1983; Lunau 2000) no qual flores amarelas possuem uma periferia refletora de UV e centro absorvente de UV (Papiorek *et al.* 2016). A área de absorção atua na atração dos polinizadores e é considerada guias de recurso em flores de pólen (Laporta 2005, Lunau *et al.* 2017). As anteras podem assumir este papel de sinalização, sobretudo em espécies com cor amarela intensa, tamanho relativamente grande e ocorrência de *buzz pollination* (Lunau 2000), como espécies do gênero *Senna*. No entanto, esta conformação dos padrões UV não parece ser comum à todas as espécies de *Senna* (Souza *et al.* 2012). Apesar

de experimentos evidenciarem sua ocorrência no gênero, ainda não é possível obter conclusões acerca do alcance desta característica no grupo (Borges 2010).

Os estudos que tratam da importância da sinalização honesta na comunicação vêm sendo desenvolvidos principalmente com foco nas relações reprodutivas em animais, sobretudo na seleção sexual, porém, estas investigações são de grande importância nas relações planta-polinizador (Schaefer *et al.* 2004; Számadó 2011). Apesar da vasta literatura sobre as interações entre plantas e seus polinizadores, pouco se conhece sobre a relação entre sinais visuais e recompensas (Ortiz *et al.* 2020). Além disso, os estudos que identificam a relação entre sinalização e oferta de recurso comumente ocorrem em ambientes controlados e com espécies que ofertam néctar (Makino & Sakai 2007; Schiestl 2015). Portanto, são necessários estudos que busquem entender estas variáveis em ambientes naturais e como polinizadores respondem à esta sinalização (Junker & Parachnowitsch 2015, Knauer & Schiestl 2015).

Diante disso, este estudo foi norteado pelas seguintes questões: 1) Os tamanhos das estruturas florais (anteras, gineceu e corola) estão associadas à quantidade de grãos de pólen?; 2) Os tamanhos das estruturas florais (anteras, gineceu e corola) estão associadas com a atração dos visitantes florais?. Hipotetizamos que: 1) Os tamanhos das estruturas florais estão associadas à quantidade de grãos de pólen ofertado; 2) Os tamanhos das estruturas florais possuem correlação com a atração de visitantes.

Materiais e métodos

Área de estudo

O estudo foi realizado na Floresta Nacional do Araripe (FLONA Araripe). A FLONA possui a vegetação compreendida na fisionomia de cerrado (Coutinho 1978, Ribeiro & Walter 1998), sendo a única área de cerrado preservada no estado do Ceará, localizada em uma altitude de 800m a 900m, encravado no domínio semiárido da Caatinga. Os solos encontrados na FLONA são de baixa fertilidade, elevada acidez, profundos, com teores tóxicos de alumínio e de boa drenagem, sendo estas características constituintes de fitofisionomias chamadas de cerrado, e são classificados nos tipos latossolo amarelo e latossolo vermelho-amarelo (Bezerra 2004). De acordo com o sistema de classificação de Köppen, o clima é o Tropical quente úmido (Aw) com temperatura média anual entre 24° e 26°C. De acordo com Esmeraldo *et al.* (2011) a FLONA Araripe é composta por 10,95% de Floresta úmida semiperenifólea, 48,53% de transição floresta úmida/cerrado, 27,49% de cerrado, 1,52% de carrasco e 11,52% de floresta úmida degradada pelo fogo. A FLONA foi a primeira unidade de

conservação (UC) de uso sustentável do Brasil (Decreto-Lei Nº 9.226 de 146 2/05/1946) e ocorre nos estados de Pernambuco, Ceará e Piauí. A Unidade de Conservação é considerada pelo Ministério do Meio Ambiente carente de investigação científica e prioridade para a conservação (Costa & Araújo 2007).

Espécie estudada

Senna rugosa é uma espécie comum no Cerrado brasileiro (Irwin & Barneby 1982, Dantas & Silva 2013) e possui flores assimétricas que apresentam a enantioestilia (Barrett 2002, Jesson & Barrett 2002, Dantas & Silva 2013). Possui uma pétala inferior assimétrica que se encontra oposta ao pistilo (Amorim *et al.* 2019). O pistilo é deslocado para o lado e apontado em direção as anteras (Gottsberger & Silberbauer-Gottsberger 1988, Amorim *et al.* 2019). Suas flores possuem a heteranteria, um sistema floral no qual a flor é composta por dois conjuntos de anteras fortemente dimórficos (Irwin & Barneby 1982, Vallejo-Marín *et al.* 2010). Os estames são divididos em: três mais longos, no qual pelo menos dois deles atingem o gineceu, quatro médios centrais e três estaminódios e as anteras são volumosas e possuem na ponta poros apicais (Gottsberger & Silberbauer-Gottsberger 1988) que direcionam os grãos de pólen durante o mecanismo conhecido como *Buzz pollination*, no qual as abelhas vibram as anteras para que o pólen seja liberado (Buchmann & Hurley 1978, Almeida *et al.* 2015b, Amorim *et al.* 2019) (Fig 1, a).

Áreas de absorção e reflexão UV

Para a detecção das áreas de absorção UV foram utilizadas 60 flores de 30 indivíduos. As flores foram colocadas em recipientes de plástico e expostas à pedaços de algodão embebidos em hidróxido de amônio durante 40 minutos (NH₄OH) (Dafni *et al.* 2005), após este tempo foram verificadas às áreas da flor que alteraram a cor com à exposição ao reagente.

Ocorrência da honestidade floral

Tamanhos das estruturas florais x oferta de pólen

Para analisar a relação dos tamanhos das estruturas florais e oferta de pólen foram marcados 30 indivíduos da população e utilizadas 94 flores distribuídas entre estes. Como

critério para a escolha, as flores necessitavam ser do dia e estarem iniciando sua antese para evitar que florívoros ou polinizadores já estivessem visitado a flor. A coleta aconteceu na primeira hora de antese das flores. Foram coletadas todas anteras de cada flor com o auxílio de uma pinça e imersas com álcool 70% em tubos eppendorf.

Posteriormente, foram realizadas contagens de grãos de pólen com o uso da Câmara de Neubauer (Maêda 1985; da Silva *et al.* 2017). A solução utilizada neste processo continha a mistura de ácido láctico e glicerina com a razão de 3:1. A contagem foi feita por antera, no qual era adicionado em um vidro de relógio 1 ml da solução e todo o pólen contido na antera. Em seguida, com o auxílio de uma pipeta era adicionado a mistura na Câmara de Neubauer de modo a preencher todo o volume da câmara, e posteriormente levado ao microscópio óptico, no qual eram contados os grãos de pólen presentes em oito quadrantes laterais específicos (0,0008 ml). Diante disso, para cada antera era realizado o seguinte cálculo de proporção simples: O volume dos quadrantes contabilizados (0,0008 ml, fixo) multiplicado por x (número de grãos de pólen por antera) é igual à soma dos grãos de pólen contabilizados nos oito quadrantes multiplicado pelo volume total da câmara de Neubauer (1ml, fixo). Logo após a realização deste processo para cada antera da flor, foram somados todos os valores obtidos (quatro anteras de alimentação + três de polinização) e obtido o total de grãos de pólen por flor.

Todas as flores foram fotografadas em campo na sua parte frontal utilizando um suporte de papel-cartão com uma régua ao lado para servir como escala, mantendo padrões no distanciamento estabelecidos. O tamanho das anteras, gineceu e corola das flores foram medidos com o *software* ImageJ 5.0 (Soft Imaging System GmbH, Munster, Germany).

Tamanhos das estruturas florais x Preferência dos visitantes

Para analisar a preferência dos visitantes foram realizadas 131 horas de observações focais de visitantes florais em 30 indivíduos e 60 flores intactas distribuídas entre eles. Tais observações foram realizadas entre 8 e 17 horas em dias consecutivos. Todas as flores foram fotografadas em campo na sua parte frontal utilizando também um suporte de papel-cartão com uma régua ao lado como escala e com padrões no distanciamento. A área total da flor e a área dos estames foram medidas utilizando o *software* ImageJ 5.0 (Soft Imaging System GmbH, Munster, Germany). Posteriormente, foi avaliada a ocorrência de diferentes frequências e comportamentos dos visitantes em flores com diferentes tamanhos nas estruturas.

Análise de dados

Para verificar a relação dos tamanhos das estruturas florais (anteras, gineceu e corola) com o número de grãos de pólen foi utilizada uma regressão linear múltipla, tendo como variáveis preditoras o tamanho das anteras, gineceu e corola e como variável resposta a quantidade de grãos de pólen. Para verificar a relação entre o tamanho da corola e anteras e a frequência de visitantes também foi utilizado o teste de regressão linear múltipla, tendo como variáveis preditoras o tamanho da corola e anteras, e como variável resposta a frequência de visitas.

Para adequação dos testes utilizados foram verificados todos os pressupostos relacionados. Fizemos a priori testes de normalidade e homocedasticidade. Todas as análises foram realizadas com o Programa R v.4.1.0 (R Core Team, 2021).

Resultados

Áreas de absorção UV

O experimento realizado com hidróxido de amônio ocasionou o escurecimento das anteras, que adquiriram uma coloração amarronzada (Fig. 1, b-c). Esta reação indica a presença de UV absorvente nesta região.

Tamanhos das estruturas florais x quantidade de grãos de pólen

A área da corola apresentou uma associação inversamente proporcional com o número de grãos de pólen. Com o aumento da corola, o número de grãos de pólen produzidos diminuiu. A área das anteras e do gineceu não apresentaram relação com o número de grãos de pólen ($F= 6,82$; $p < 0,0001$) (Fig 2, a-c).

Tamanhos das estruturas florais x preferência de visitantes

Durante as observações focais ocorreram 7 visitas (2,75%) da abelha *Xylocopa* sp. que é considerada um polinizador efetivo de *Senna rugosa* pois, devido ao seu porte, contacta o estigma no momento das visitas. Além disso, ocorreram 243 visitas (95,66%) de outras

espécies de abelhas, dentre elas *Trigona* sp. *Augochlora* sp. e *Plebeia droryana*, que contactavam o estigma apenas ocasionalmente. Dentre estes visitantes ilegítimos, a abelha *Plebeia droryana* foi a mais frequente, com 175 visitas (68,89%). A área da corola não apresentou associação com a frequência de visitas, no entanto, a área de estames está diretamente relacionada: quanto maior a área de estames, maior a frequência de visitantes florais ($F=4.974$; $p < 0,0001$) (Fig 3, a-b).

Discussão

Nossos achados apontam para uma relação inversamente proporcional entre tamanho da corola e quantidade de grãos de pólen por flor, com flores menores apresentando maior quantidade de grãos de pólen. Já para o gineceu e anteras esta associação não foi encontrada. Não foi verificada preferência dos visitantes entre os diferentes tamanhos de corola, no entanto, esta frequência de visitas apresentou uma relação diretamente proporcional com o tamanho das anteras.

Com relação ao padrão de absorção UV encontrado em *Senna rugosa*, o escurecimento das anteras aponta para a presença de pigmentos flavonoides que absorvem luz ultravioleta (Scogin *et al.* 1977). Padrões semelhantes foram encontrados para outras espécies do gênero, como *S. corymbosa* (Laporta 2005) e *S. macranthera* var. *pudibunda* (Borges 2010). As abelhas respondem de forma inata ao estímulo da cor amarela absorvente de UV, no qual é tido como uma estratégia de sinalização e desempenha um papel importante na atração. Este sinal floral no qual anteras absorvem UV é recorrente e relatado em diversos estudos (Lunau 2000, Heuschen *et al.* 2005; Papiorek *et al.* 2016; Lunau *et al.* 2017). No entanto, mesmo em espécies que possuem este padrão, a corola também possui seu papel na sinalização para os visitantes florais.

Sobre a relação entre os tamanhos florais e o número de grãos de pólen por flor, apesar da relação positiva entre tamanho da corola e a quantidade de néctar ter sido relatada por vários estudos (Benitez-Vieyra *et al.* 2010; Knauer & Schiestl 2015; Ortiz *et al.* 2020), nosso estudo com uma flor de pólen mostrou que o tamanho da corola está inversamente relacionado ao número de grãos de pólen por flor em *S. rugosa*. Sinais como o tamanho da corola que não são emitidos pela recompensa, ou seja, sinais indiretos, podem não estar associados diretamente à recompensa, o que poderia levar a uma sinalização não confiável, ou desonesta (Schaefer *et*

al. 2004; Knauer & Schiestl 2015). Contudo, existem evidências de que esta sinalização indireta pode atuar de forma honesta na atração (Knauer & Schiestl 2015).

O padrão encontrado para o tamanho da corola pode estar associado às estratégias utilizadas pela planta para atrair agentes específicos ao longo do gradiente floral. Além disso, a capacidade associativa de abelhas e o aprendizado rápido da distribuição de recursos já é documentada (Biernaskie *et al.* 2009). As funções da aparência e recompensa são diferentes na atração de polinizadores. Enquanto abelhas que visitam ocasionalmente podem realizar suas escolhas sem ter como principal critério estes sinais visuais, as abelhas efetivas ou regulares poderiam aprender a associar flores menores com maior quantidade de recurso sem considerar a aparência, e esta capacidade de aprendizagem pode determinar a eficácia (Makino & Sakai 2007, Sun *et al.* 2018). Os visitantes efetivos servem como fieis vetores de pólen, enquanto os visitantes ocasionais podem transportar pólen na população para indivíduos distantes (Makino *et al.* 2007). Espécies de *S. rugosa* possuem uma alta variação de tamanhos florais, isto pode ocorrer devido à necessidade em obter vantagens tanto de visitantes ocasionais quanto regulares (Makino & Sakai 2007).

Sobre a relação do tamanho da corola com atração de visitantes, não encontramos esta associação. Das visitas realizadas nas flores observadas, 95,66% foram de abelhas consideradas visitantes ocasionais, que atuavam no roubo de pólen e contactavam o estigma apenas ocasionalmente durante as visitas. Apesar da relação positiva entre *display* floral individual ou de inflorescências e a atração de visitantes (Melo *et al.* 2018), abelhas com comportamento pilhador que forrageiam em busca de pólen podem adquirir a capacidade de modificar suas preferências de acordo com as circunstâncias (Russell *et al.* 2016). Diante disso, estas abelhas podem ter sido instigadas mais pela busca de recompensa através do consumo de pólen do que pelo tamanho da corola (Hargreaves *et al.* 2009; Gorden & Adler 2016), resultando em visitas sem preferências para esta variável.

O tamanho das anteras apresentou uma relação direta com a frequência de visitantes. Neste estudo também verificamos que a área UV absorvente em flores de *S. rugosa* é localizada inteiramente na área das anteras. Diante disso, a cor amarela das anteras capaz de absorver raios ultravioletas desempenham um papel importante na atração de abelhas que respondem de forma inata à este sinal, sobretudo para forrageadores de pólen (Russell *et al.* 2016; Lunau & Wester 2017). Além disto, a corola parece ser responsável pela atração de forrageadores de pólen à longa distância, enquanto que estas pistas emitidas pelas anteras podem ser mais detectáveis à curta distância (Dafni & Kevan 1996; Russell 2016, Martins *et al.* 2018), sendo decisivas na escolha dos visitantes. Portanto, para *S. rugosa* o tamanho da

corola não está associado à quantidade de recompensa, ao contrário da área das anteras que é considerado um sinal floral honesto e crucial na atratividade desta espécie.

Levando estes achados em consideração é possível verificar a ocorrência de estratégias não comumente encontradas na literatura, como a relação inversamente proporcional entre o tamanho das estruturas florais e quantidade de grãos de pólen por flor. Isto aponta para a necessidade de estudos que levem em consideração particularidades das espécies para identificar os padrões de honestidade floral, como *S. rugosa*, que além de ser uma espécie enantiostílica e possuir apenas pólen como recurso, apresentou também altas taxas de visitantes ocasionais, o que mostra que espécies com estas características podem ter estratégias específicas para garantir seu sucesso reprodutivo. Nosso estudo traz informações relevantes acerca da honestidade de sinais para flores de pólen, evidenciando que o gradiente de tamanhos florais pode ser estratégico para alguns grupos de visitantes e não ser o principal critério para a decisão de outros. Estudos futuros devem considerar diferentes guildas de visitantes com diferentes comportamentos e suas preferências, com o objetivo de esclarecer e aprimorar outros pontos nesta lacuna do conhecimento.

Agradecimentos

Agradecemos ao Instituto Chico Mendes de Conservação da Biodiversidade- ICMBio pela autorização do estudo e coletas na Floresta Nacional do Araripe- FLONA, aos integrantes do Grupo de Pesquisa em Ecologia e Conservação de Ecossistemas- ECOEM/UECE pela ajuda durante a coleta de dados. Agradecemos também do Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico- CNPq pela bolsa de Mestrado concedida à primeira autora deste estudo.

Referências

- Almeida N.M., Cotarelli V.M., Souza D.P., Novo R.R., Siqueira Filho J.A., Oliveira P.E., Castro C.C. (2015) Enantiostylous types of Cassiinae species (Fabaceae- Caesalpinioideae). *Plant Biology* **17**:740–745.
- Amorim T.M., Soares A.A., Westerkamp C. (2019) *Asymmetry in plants: Biology of handedness*.
- Armbruster W.S., Antonson L., Pélabon C. (2005) Phenotypic selection on *Dalechampia*

- blossoms: Honest signaling affects pollination success. *Ecology* **86**:3323–3333.
- Barrett S.C.H. (2002) The evolution of plant sexual diversity. *Nature reviews Genetics* **3**:274–84. [online] URL: <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/11967552>
- Benitez-Vieyra S., Ordano M., Fornoni J., Boege K., Domínguez C.A. (2010) Selection on signal-reward correlation: Limits and opportunities to the evolution of deceit in *Turnera ulmifolia* L. *Journal of Evolutionary Biology* **23**:2760–2767.
- Bezerra F.W.P. (2004) Plano de Manejo da Floresta Nacional do Araripe.
- Biernaskie J.M., Walker S.C., Geegar R.J. (2009) Bumblebees learn to forage like bayesians. *American Naturalist* **174**:413–423.
- Borges P. (2010) Biologia reprodutiva de espécies lenhosas de leguminosae na caatinga.
- Buchmann S.L., Hurley J.P. (1978) A biophysical model for buzz pollination in angiosperms. *Journal of Theoretical Biology* **72**:639–657.
- Chittka L., Raine N.E. (2006) Recognition of flowers by pollinators. *Current Opinion in Plant Biology* **9**:428–435.
- Chittka L., Thomson J.D. (2001) Adaptation, constraint, and chance in the evolution of flower color and pollinator color vision.
- Costa I.R., Araújo F.S. (2007) Organização comunitária de um enclave de cerrado sensu stricto no bioma Caatinga, chapada do Araripe, Barbalha, Ceará. *Acta Botanica Brasilica* **21**:281–291.
- Coutinho L.M. (1978) O conceito do cerrado. *Revista Brasileira de Botânica*:17–23.
- Dafni A., Kevan P.G. (1996) Floral symmetry and nectar guides : ontogenetic constraints from floral development , colour pattern rules and functional significance. *Botanical Journal of the Linnean Society* **120**:371–377.
- Dafni A., Kevan P.G., Husband B.C. (2005) *Practical pollination biology*.
- Dantas M.M., Silva M.J. (2013) O gênero *Senna* Mill . (Leguminosae , Caesalpinioideae , Cassieae) no Parque Estadual da Serra Dourada , GO , Brasil. *Hoehnea* **40**:99–113.
- Esmeraldo A.C.C., Albuquerque B.L.M., Costa M.A.C. (2011) A importância da conservação/preservação ambiental da floresta nacional do araripe para a região do cariri – Ceará/Brasil. *Revista Geográfica de América Central* **7**:1–10.

- Fenster C.B., Cheely G., Dudash M.R., Reynolds R.J. (2006) Nectar reward and advertisement in hummingbird-pollinated *Silene virginica* (Caryophyllaceae). *American Journal of Botany* **93**:1800–1807.
- Gorden N.L., Adler L.S. (2016) Florivory shapes both leaf and floral interactions. *Ecosphere* **7**:1–15.
- Gotelli N.J., Ellison E.M. (2011) *Princípios de estatística em ecologia*.
- Gottsberger G., Silberbauer-Gottsberger I. (1988) Evolution of Flower Structures and Pollination in Neotropical Cassiinae (Caesalpiniaceae) Species. *Phyton (Austria)* **28**:293–320.
- Hargreaves A.L., Harder L.D., Johnson S.D. (2009) Consumptive emasculation: The ecological and evolutionary consequences of pollen theft. *Biological Reviews* **84**:259–276.
- Heuschen B., Gumbert A., Lunau K. (2005) A generalised mimicry system involving angiosperm flower colour, pollen and bumblebees' innate colour preferences. *Plant Systematics and Evolution* **252**:121–137.
- Howell A.D., Alarcón R. (2007) *Osmia* bees (Hymenoptera: Megachilidae) can detect nectar-rewarding flowers using olfactory cues. *Animal Behaviour* **74**:199–205.
- Irwin H.S., Barneby R.S. (1982) The American cassiinae synoptical revision of leguminosae tribe cassieae subtribe cassiinae in the New World.
- Jesson L.K., Kang J., Wagner S.L., Barreit S.C.H., Dengler N.G. (2003) The development of enantiostyly. *American Journal of Botany* **90**:183–195.
- Knauer A.C., Schiestl F.P. (2015) Bees use honest floral signals as indicators of reward when visiting flowers. *Ecology Letters* **18**:135–143.
- Laporta C. (2005) Floral biology and reproductive system of enantiostylous *Senna corymbosa* (Caesalpiniaceae) *Cecilia*. **53**
- Lunau K. (2000) The ecology and evolution of visual pollen signals. *Plant Systematics and Evolution* **222**:89–111.
- Lunau K., Konzmann S., Winter L., Kamphausen V., Ren Z.X. (2017) Pollen and stamen mimicry: the alpine flora as a case study. *Arthropod-Plant Interactions* **11**:427–447.
- Lunau K., Wester P. (2017) *Mimicry and Deception in Pollination*. Elsevier Ltd. [online]

URL: <http://dx.doi.org/10.1016/bs.abr.2016.10.005>

- Maêda J.M. (1985) Manual para uso da câmara de Neubauer para contagem de pólen em espécies florestais. Universidade Federal do Rio de Janeiro
- 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? :87–95.
- Makino T.T., Sakai S. (2007) Experience changes pollinator responses to floral display size: From size-based to reward-based foraging. *Functional Ecology* **21**:854–863.
- Martins A.E., Gélvez-Zúniga I., Queiroz S.N.P., Paiva B. (2018) Flower attractiveness traits are affected differently by florivores in *Tibouchina clavata* (Pers.) Wurdack. In: *Annals of the XII International Pollination Course*.pp 23–30.
- McLinn C.M., Stephens D.W. (2006) What makes information valuable: signal reliability and environmental uncertainty. *Animal Behaviour* **71**:1119–1129.
- Melo L.R.F., Guimarães B.M. da C., Barônio G.J., Oliveira L.C. de, Cardoso R.K. de O.A., Araújo T.N., Telles F.J. (2018) Como As Abelhas Percebem As Flores E Por Que Isto É Importante? *Oecologia Australis* **22**:362–389.
- Ortiz P.L., Fernández-Díaz O., Pereja D., Escuredo M., Arista M. (2020) Do visual traits honestly signal floral rewards at community level? *Functional Ecology*
- Osche V.G. (1983) Optische Signale in der Coevolution von Pflanze und Tier. *Plant Biology* **96**:1–27.
- Papiorek S., Junker R.R., Alves-dos-Santos I., Melo G.A.R., Amaral-Neto L.P., Sazima M., Wolowski M., Freitas L., Lunau K. (2016) Bees, birds and yellow flowers: Pollinator-dependent convergent evolution of UV patterns. *Plant Biology* **18**:46–55.
- Pélabon C., Thöne P., Hansen T.F., Armbruster W.S. (2012) Signal honesty and cost of pollinator rewards in *Dalechampia scandens* (Euphorbiaceae). *Annals of Botany* **109**:1331–1339.
- Raguso R.A. (2008) *Wake Up and Smell the Roses : The Ecology and Evolution of Floral Scent*.
- Ribeiro J.F., Walter T. (1998) Fitofisionomias do bioma Cerrado. *Embrapa Cerrados - Capítulo em livro científico (ALICE)*:89–166.

- Russell A.L., Golden R.E., Leonard A.S., Papaj D.R. (2016) Bees learn preferences for plant species that offer only pollen as a reward. *Behavioral Ecology* **27**:731–740.
- Schaefer H.M., Schaefer V., Levey D.J. (2004) How plant-animal interactions signal new insights in communication. *Trends in Ecology and Evolution* **19**:577–584.
- Schiestl F.P. (2015) Ecology and evolution of floral volatile-mediated information transfer in plants. *New Phytologist* **206**:571–577.
- Scogin R., Young D.A., Jones C.E. (1977) Anthochlor Pigments and Pollination Biology. II. The Ultraviolet Floral Pattern of *Coreopsis gigantea* (Asteraceae). *Bulletin of the Torrey Botanical Club* **104**:155.
- da Silva D.F., Pio R., Nogueira P.V., Silva P.A. de O., Figueiredo A.L. (2017) Viabilidade polínica e quantificação de grãos de pólen em espécies de fisális. *Revista Ciencia Agronomica* **48**:365–373.
- Souza I.M., Coutinho K., Funch L.S. (2012) Estratégias fenológicas de *Senna cana* (Nees & Mart.) H.S. Irwin & Barneby (Fabaceae: Caesalpinioideae) como mecanismo eficiente para atração de polinizadores. *Acta Botanica Brasilica* **26**:435–443.
- Sun S., Leshowitz M.I., Rychtář J. (2018) The signalling game between plants and pollinators. *Scientific Reports* **8**:1–8.
- Számadó S. (2011) The cost of honesty and the fallacy of the handicap principle. *Animal Behaviour* **81**:3–10. [online] URL: <http://dx.doi.org/10.1016/j.anbehav.2010.08.022>
- Vallejo-Marín M., Da Silva E.M., Sargent R.D., Barrett S.C.H. (2010) Trait correlates and functional significance of heteranthery in flowering plants. *New Phytologist* **188**:418–425.
- Vogel S. (1977) Nektarien Und Ihre Ökologische Bedeutung. *Apidologie* **8**:321–335.

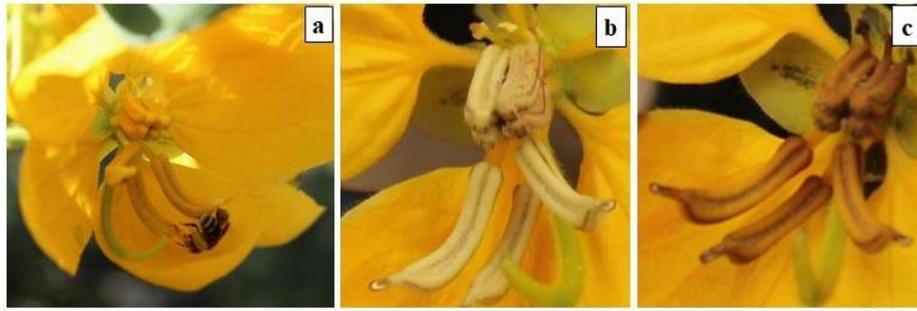


Fig. 1: (a) Flor de *Senna rugosa*; Anteras de *Senna rugosa* antes (b) depois (c) de ser submetida ao hidróxido de amônio. A região das anteras apresentou um escurecimento, indicando a região UV absorvente.

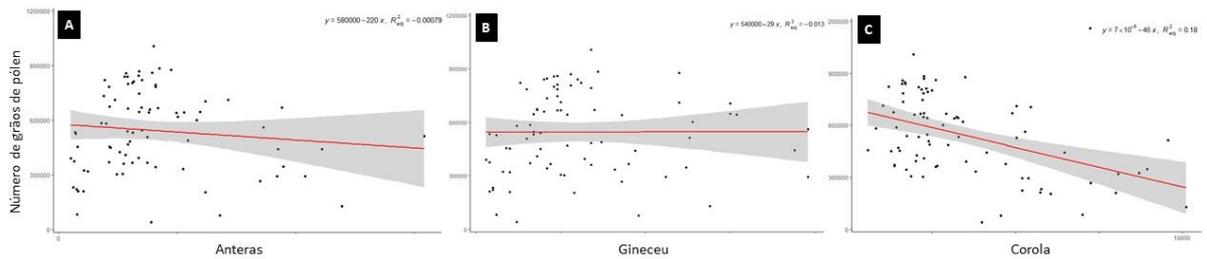


Fig. 2: Relação entre os tamanhos das (a) anteras, (b) gineceu e (c) corola, com o número de grãos de pólen

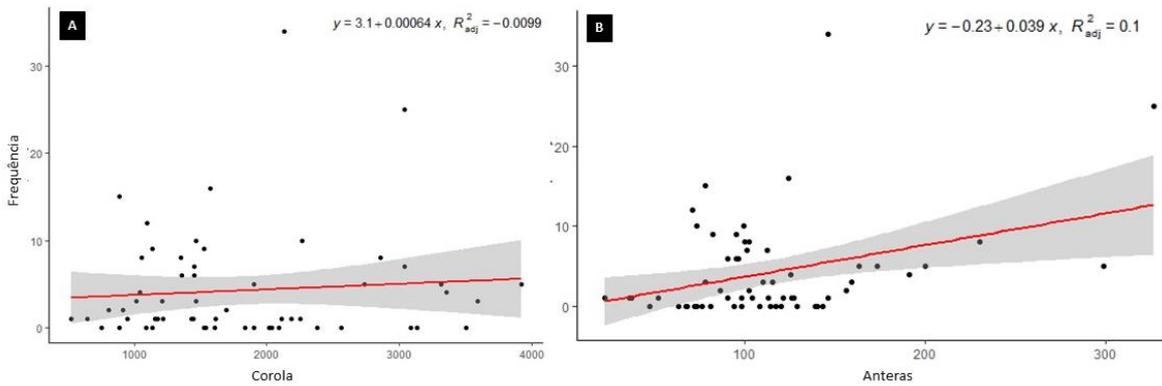


Fig. 3: Relação entre área da (a) corola e (b) anteras com a preferência de visitantes em *Senna rugosa*

CONSIDERAÇÕES FINAIS

Os resultados encontrados nesta Dissertação que objetivou investigar os padrões de florivoria natural e sua influência na atração de ladrões de pólen, bem como a honestidade floral na espécie *Senna rugosa*, são de grande importância no entendimento das interações entre esta espécie e agentes antagonistas, como florívoros e ladrões de pólen, considerando que esta possui a enantiostilia e padrões altamente específicos de reprodução, como também na compreensão das estratégias utilizadas para sinalização de recursos e otimização da atração de visitantes.

Flores menores são as mais atingidas pela ação de florívoros. O padrão descontínuo que não descaracteriza a forma da flor é a mais ocorrente, assim como o consumo da parte externa da corola. O que mostra que, para florívoros, o tamanho floral é o fator relevante, e que o fácil acesso ao recurso destas flores pode ser crucial para a escolha. No entanto, estes indícios de florivoria não determinaram a visitação de ladrões de pólen, bem como o tamanho floral, o que pode mostrar diferentes estratégias destes agentes antagonistas em relação às respostas à sinalização floral.

Flores menores também possuem maior quantidade de recurso nesta espécie que oferece apenas pólen, o que pode sugerir estratégias específicas utilizadas pela planta que podem ser aprendidas por abelhas que são consideradas polinizadoras efetivas de *S. rugosa*. Além disso, os visitantes que em sua maioria foram ladrões de pólen, não mostraram preferências entre diferentes tamanhos de corola, no entanto, apresentaram preferência por flores com área maior de anteras.

Diante disso, é possível afirmar que os dados aqui apresentados auxiliam no avanço da compreensão de interações antagonistas em espécies com maior nível de especialização com polimorfismos florais, como a enantiostilia, tendo em vista que estas espécies podem ter as consequências de antagonismos agravados. Além disso, o entendimento da sinalização em flores de pólen e que possuem relações especializadas com seus polinizadores traz subsídios para entender as estratégias utilizadas por uma espécie enantiostílica, e inferir sobre cenários ambientais que podem favorecer ou comprometer a reprodução e conservação desta espécie e do grupo que compartilha estas características reprodutivas.

PERIÓDICOS

Artigo 1: Attraction of florivores and larcenists and interaction between antagonists in *Senna rugosa* (Fabaceae)

- Publicado no periódico Arthropod-Plant Interactions- A2
- Link de acesso às normas:
<https://www.springer.com/journal/11829/submission-guidelines>

Artigo 2: Confiabilidade do recurso e preferência de visitantes: honestidade floral na espécie *Senna rugosa* (Fabaceae)

- Manuscrito a ser submetido ao periódico Plant Biology- A1
- Link de acesso às normas:
<https://onlinelibrary.wiley.com/page/journal/14388677/homepage/forauthors.html>