

RESSALVA

Atendendo solicitação do(a)
autor(a), o texto completo desta
tese será disponibilizado
somente a partir de 18/01/2024.



UNIVERSIDADE ESTADUAL PAULISTA
"JÚLIO DE MESQUITA FILHO"
Campus de Botucatu



EFEITOS DA FLORIVORIA SOBRE A SINALIZAÇÃO QUÍMICA E VISUAL EM INTERAÇÕES PLANTA- POLINIZADOR

PRISCILA TEIXEIRA TUNES

Tese apresentada ao Instituto de Biociências,
Câmpus de Botucatu, UNESP, para obtenção do
título de Doutorado no Programa de Pós-
Graduação em Ciências Biológicas (Botânica),
Área de concentração Morfologia e Diversidade
Vegetal.

Botucatu – SP

2022



UNIVERSIDADE ESTADUAL PAULISTA
"JÚLIO DE MESQUITA FILHO"
Campus de Botucatu



UNIVERSIDADE ESTADUAL PAULISTA

"Júlio de Mesquita Filho"

INSTITUTO DE BIOCÊNCIAS DE BOTUCATU

EFEITOS DA FLORIVORIA SOBRE A SINALIZAÇÃO
QUÍMICA E VISUAL EM INTERAÇÕES PLANTA-
POLINIZADOR

PRISCILA TEIXEIRA TUNES

ORIENTADORA: PROF^a DR^a ELZA GUIMARÃES

Tese apresentada ao Instituto de Biociências,
Câmpus de Botucatu, UNESP, para obtenção do
título de Doutorado no Programa de Pós-
Graduação em Ciências Biológicas (Botânica),
Área de concentração Morfologia e Diversidade
Vegetal.

Botucatu – SP

2022

FICHA CATALOGRÁFICA ELABORADA PELA SEÇÃO TÉC. AQUIS. TRATAMENTO DA INFORM.
DIVISÃO TÉCNICA DE BIBLIOTECA E DOCUMENTAÇÃO - CÂMPUS DE BOTUCATU - UNESP
BIBLIOTECÁRIA RESPONSÁVEL: ROSANGELA APARECIDA LOBO-CRB 8/7500

Tunes, Priscila Teixeira.

Efeitos da florivoria sobre a sinalização química e visual em interações planta-polinizador / Priscila Teixeira Tunes. - Botucatu, 2022

Tese (doutorado) - Universidade Estadual Paulista "Júlio de Mesquita Filho", Instituto de Biociências de Botucatu

Orientador: Elza Maria Guimarães Santos

Capes: 20306008

1. Compostos orgânicos voláteis. 2. Comunicação visual. 3. Herbivoria. 4. Polinização.

Palavras-chave: Area floral; Compostos orgânicos voláteis (COVs) florais; Comunicação química; Comunicação visual; Florivoria.

AGRADECIMENTOS

À Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (Capes), pelas bolsas de doutorado (Código 001) e PDSE (# 88882.433249/2018-01) concedidas.

À Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo (FAPESP) pela concessão do Auxílio Regular Processo 2018/14146-0 para a Prof^a. Dr^a Elza Guimarães, que permitiu a realização de toda a intensiva amostragem em campo, bem como das análises de refletância, anatômicas e químicas através dos equipamentos e insumos concedidos, além da apresentação de resultados parciais em evento internacional de grande relevância na área.

Ao Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal, IBB, Unesp pelo suporte para a realização do doutorado.

À Prof^a. Dr^a Elza Guimarães, minha orientadora, mais do que isso, minha mentora, pela excelente e constante orientação, pela confiança em mim depositada, pelo apoio e incentivo durante os altos e baixos do desenvolvimento deste trabalho e da vida, e por ser um exemplo de pessoa e profissional ética e comprometida com a Ciência. Levarei seus ensinamentos comigo por toda vida. Agradeço por todos os anos em que tive a chance e o prazer de ser sua aluna e aprender com você.

Ao Prof. Dr. Stefan Dötterl, Universidade Paris Lodron de Salzburgo, Áustria, pela sua colaboração em três dos capítulos desta tese, por ter aceitado me receber em seu laboratório por seis meses, por fornecer toda a infraestrutura necessária para a realização das atividades durante meu período de doutorado sanduíche, e por estar sempre disposto a dividir seu vasto conhecimento sobre Ecologia Química.

Ao Dr. Miguel Rodríguez-Gironés, Estación Experimental de Zonas Áridas, CSIC, Almería, Espanha, por aceitar me receber durante três meses em seu laboratório

para a realização de experimentos envolvendo comportamento de abelhas, por auxiliar na elaboração do desenho experimental empregado e por fornecer a infraestrutura para realização do trabalho.

Ao Dr. Roman Fuchs por realizar as corridas das amostras de voláteis florais no CG-MS, pelo extenso treinamento envolvendo todas as etapas de realização de análises de compostos voláteis em CG-MS, uso e manutenção básica dos equipamentos e por toda a ajuda durante a realização de meu Doutorado Sanduíche em Salzburgo, Áustria.

À Dr.^a. Francismeire Jane Telles por auxiliar na elaboração do desenho experimental utilizado no Capítulo 2, pelo treinamento em métodos para estudo de comportamento animal e pela amizade e companhia durante a realização de meu Doutorado Sanduíche em Almería, Espanha.

Ao Instituto Florestal do Estado de São Paulo, por autorizar a realização de parte desse estudo em sua área, e aos funcionários da Estação Ecológica de Santa Bárbara, por estarem sempre dispostos a nos receber e nos ajudar.

Aos funcionários da Finca Experimental "La Hoya", Estación Experimental de Zonas Áridas, CSIC, Almería, Espanha, pelo auxílio e apoio de infraestrutura para realização dos experimentos envolvendo comportamento de abelhas.

Aos amigos do Laboratório de Ecologia e Evolução das Interações Planta-Animal, pela convivência, pela ajuda no campo, e por todos os bons momentos compartilhados.

SUMÁRIO

RESUMO.....	9
ABSTRACT.....	11
INTRODUÇÃO GERAL.....	13
Referências bibliográficas.....	21
CAPÍTULO 1 - DESVENDANDO OS MODULADORES ECOLÓGICOS DA FLORIVORIA EM ESCALA DE COMUNIDADE.....	30
Resumo.....	31
Introdução.....	33
Material e métodos.....	34
Resultados.....	37
Discussão.....	42
Referências.....	46
Apêndice 1.....	50
Apêndice 2.....	53
CAPÍTULO 2 - ALTERAÇÕES NA SIMETRIA FLORAL E NA ÁREA FLORAL AFETAM A ESCOLHA DAS ABELHAS?.....	54
Resumo.....	55
Introdução.....	57
Material e métodos.....	58
Resultados.....	62
Discussão.....	63
Referências.....	67
Apêndice 1.....	73

Apêndice 2.....	74
Apêndice 3.....	75
Apêndice 4.....	76
Apêndice 5.....	77
Apêndice 6.....	78
Apêndice 7.....	79
Apêndice 8.....	80
Apêndice 9.....	81
CAPÍTULO 3 - A REDUÇÃO DA ÁREA DE OSMÓFOROS POR FLORÍVOROS AFETA A QUANTIDADE	
TOTAL DE ODORE EMITIDO PELAS FLORES?.....	82
Resumo.....	83
Introdução.....	84
Material e métodos.....	85
Resultados.....	87
Discussão.....	92
Referências.....	95
Apêndice 1.....	101
Apêndice 2.....	102
CAPÍTULO 4 - EFEITOS DA FLORIVORIA SOBRE O ODORE FLORAL DE ESPÉCIES VEGETAIS COM	
DIFERENTES SISTEMAS DE POLINIZAÇÃO.....	105
Resumo.....	106
Introdução.....	108
Material e métodos.....	109
Resultados.....	114
Discussão.....	117

Referências.....	122
Apêndice 1.....	130
Apêndice 2.....	144
Apêndice 3.....	147
CAPÍTULO 5 - INTERSECÇÃO ENTRE FLORÍVORA E POLINIZAÇÃO: ALTERAÇÕES NO CONTORNO FLORAL NÃO DESENCORAJAM A POLINIZAÇÃO POR BEIJA- FLORES.....	148
Resumo.....	149
Introdução.....	149
Material e métodos.....	150
Resultados.....	154
Discussão.....	155
Referências.....	160
Informação suplementar.....	163
Figura suplementar 1.....	163
Figura suplementar 2.....	163
Tabela suplementar 1.....	164
Tabela suplementar 2.....	165
Comprovante de submissão.....	166
CONSIDERAÇÕES FINAIS.....	167

TUNES, P. **EFEITOS DA FLORIVORIA SOBRE A SINALIZAÇÃO QUÍMICA E VISUAL EM INTERAÇÕES PLANTA-POLINIZADOR.** 2022. 168p. TESE (DOCTORADO) – INSTITUTO DE BIOCÊNCIAS, UNESP – UNIVERSIDADE ESTADUAL PAULISTA, BOTUCATU.

RESUMO - Interações bióticas demandam o estabelecimento prévio de vias de comunicação planta-animal, as quais são essencialmente moduladas por sinais visuais e químicos. Dentre os caracteres relacionados à polinização, a cor, o padrão de coloração, a forma floral e a emissão de compostos voláteis florais desempenham papel fundamental na atração dos polinizadores. Entretanto, as pistas visuais e químicas podem ser utilizadas para a localização das flores não apenas pelos polinizadores, mas também por florívoros, sendo que a atuação de ambos pode ser simultânea e conflitante. A interface florívoro-flor-polinizador, ainda pouco explorada, constitui-se em um sistema apropriado e bastante interessante para o entendimento das complexas interações envolvendo angiospermas e seus visitantes florais. Esse cenário indica a importância de ampliarmos e aprofundarmos estudos envolvendo interações múltiplas para alcançarmos uma compreensão mais consistente sobre o processo de polinização animal, que media a reprodução de cerca de 94% das espécies vegetais tropicais. Há lacunas substanciais nas pesquisas sobre a ocorrência da florivoria em sistemas naturais, especialmente sobre os fatores ambientais e ecológicos que modulam esta interação e seus efeitos sobre a polinização e reprodução das plantas. Apesar de haver um crescente número de publicações que têm se concentrado nos efeitos da florivoria sobre o sucesso reprodutivo vegetal, são poucos os estudos que exploram as modificações decorrentes da florivoria nos atrativos florais químicos e visuais e nas vias de comunicação entre planta e polinizador. Nesse sentido, o presente estudo visa ampliar o conhecimento sobre as bases das interações florívoro-planta-polinizador. Assim, apresentamos cinco capítulos em que exploramos, de forma complementar, diversos aspectos da interação florívoro-flor-polinizador, envolvendo a incidência da florivoria, seus possíveis moduladores ambientais, seu impacto sobre os atrativos florais químicos e visuais, e seu o impacto sobre a polinização de espécies vegetais tropicais. Em síntese, verificamos que uma ampla gama de espécies vegetais sofre florivoria e que a ação dos florívoros afetou os caracteres químicos e visuais de maneira espécie-específica, sendo que, na maioria dos casos, a florivoria não afetou as características do odor floral. Adicionalmente, constatamos que a simetria floral, a área

floral e a integridade de seu contorno não são essenciais para a manutenção da interação com abelhas polinizadoras. Deste modo, concluímos que os efeitos da florivoria sobre atrativos florais isolados pode não ser suficiente para gerar uma resposta comportamental dos polinizadores que seja prejudicial à polinização, especialmente porque diversos grupos de polinizadores se utilizam de pistas multimodais para forragear e visitar flores. Nosso estudo destaca a complexidade intrínseca às interações florívoro-flor-polinizador e ressalta a necessidade de aprofundarmos nossos conhecimentos sobre o tema para que possamos desvendar e compreender padrões macroecológicos de florivoria e suas possíveis consequências para a comunicação flor-polinizador e, conseqüentemente, para a polinização das espécies vegetais.

Palavras-chave: área floral, compostos orgânicos voláteis (COVs) florais, comunicação química, comunicação visual, florivoria, simetria floral, herbivoria floral, polinização.

ABSTRACT

Biotic interactions demand the previous establishment of plant-animal communication pathways, which are essentially modulated by visual and chemical cues. Among the traits related to pollination, floral colour, colour patterns, floral shape and the emission of floral volatile compounds present a crucial role on pollinator attraction. However, the visual and chemical cues can be used to locate flowers not only by the pollinators, but also by florivores, being that both can act concomitantly and contrastingly. The florivore-flower-pollinator interface, still poorly explored, constitutes an appropriate and interesting system to understand complex antagonist-plant-mutualist interactions. This scenario highlights the importance of broadening and deepening studies regarding multiple interactions to reach a more consistent comprehension of the process of animal pollination, which mediates the reproduction of approximately 94% of tropical plant species. There are substantial gaps in the research on the occurrence of florivory in natural systems, especially regarding the environmental and ecological factors that drive this interaction and its effects on plant species pollination and reproduction. Besides the growing number of papers focussing on the effects of florivory on plant reproductive success, there are few studies that explore the changes induced by florivory on floral chemical and visual attractants and on plant-pollinator communication pathways. Therefore, the present study aims to help to fill several existing gaps in the study of florivore-flower-pollinator interactions. Thus, we present five chapters in which we explore, in a complementary manner, several facets of the florivore-flower-pollinator interaction, involving the incidence of florivory, its possible environmental drivers, its effect on floral visual and chemical attractants, and its effect on tropical plant species pollination. In summary, we verified that an ample array of plant species shows signs of florivory, however, florivore's effect on floral chemical and visual attractants was species-specific, being that, in most cases, florivory did not affect chemical attractants. Additionally, we verified that floral symmetry, floral area and its outline integrity are not essential for the maintenance of plant-pollinator interactions. Therefore, we conclude that the effects of florivory on single floral attractants might not be enough to trigger a pollinator behavioural response that is detrimental to pollination, especially because many pollinator groups rely on multimodal cues to make their foraging decisions and visit flowers. Our study showcases the intrinsic complexity of florivore-flower-pollinator interactions and highlights the need to broaden our knowledge regarding this subject to unravel and understand macroecological patterns of florivory and its possible

consequences for flower-pollinator communication and, consequently, for plant species reproduction.

Keywords: chemical communication, floral area, floral herbivory, floral symmetry, floral volatile organic compounds (VOCs), florivory, pollination, visual communication.

INTRODUÇÃO GERAL

Os processos de evolução e radiação das Angiospermas e dos diversos grupos de insetos ocorrem de modo entrelaçado (Labandeira, 2001; Labandeira, 2002). Os animais usam uma diversidade de caracteres florais como pistas para localizar flores no ambiente (Schaefer e Ruxton, 2011; Willmer, 2011) e tais características podem ser moduladas por interações com florívoros (consumidores de flores) e polinizadores (Andrews *et al.*, 2007, Jogesh *et al.*, 2017). Florívoros podem afetar o sucesso reprodutivo das plantas diretamente ao se alimentarem de estruturas reprodutivas (por exemplo, óvulos e pólen); ou indiretamente, alimentando-se de verticilos florais estéreis, alterando caracteres florais e potencialmente afetando a atração e a visitação dos polinizadores (McCall e Irwin, 2006). Dentre os caracteres florais relacionados à polinização, a cor e os padrões de coloração (Lunau *et al.*, 2011; Schaeffer e Ruxton 2011; Papiorek *et al.*, 2016), a forma floral (Willmer, 2011) e a emissão de compostos voláteis florais (Dudareva *et al.* 2006) desempenham papel fundamental, isolada ou conjuntamente, na atração dos polinizadores. Adicionalmente, é importante ressaltar que, além de estes sinais serem emitidos adequadamente pelas flores, eles precisam ser discriminados pelo polinizador a partir de suas capacidades sensoriais (Chittka e Thomson, 2001; Knauer e Schiestl, 2015) para que a interação se estabeleça.

Os efeitos diretos da florivoria sobre a reprodução das plantas são facilmente mensuráveis, já que são decorrentes da depleção das estruturas reprodutivas em si; entretanto, os efeitos indiretos são mais difíceis de determinar, pois envolvem potenciais modificações na comunicação planta-polinizador, as quais podem levar os polinizadores a negligenciarem as flores danificadas (Mothershead e Marquis, 2000 e referências; Malo *et al.*, 2001). Estudos sobre as implicações evolutivas das interações ecológicas geralmente avaliam os efeitos par a par (Irwin, 2006), como por exemplo, o modelo da

diversificação mediada por polinizadores (van der Niet e Johnson, 2012). Entretanto, estudos recentes têm investigado as pressões seletivas exercidas por distintos grupos de animais antófilos, como os florívoros, além dos polinizadores (Caballero *et al.*, 2013, Jogesh *et al.*, 2017). Há lacunas substanciais nas pesquisas sobre a ocorrência da florivoria em sistemas naturais, especialmente sobre os fatores ambientais e ecológicos que modulam esta interação e seus efeitos sobre a polinização e reprodução das plantas (Haas e Lortie, 2020). Em uma abordagem complementar Boaventura *et al.* (2021) propõem uma sistematização dos padrões globais enfocando como os caracteres florais podem afetar os danos florais visando compreender a dinâmica eco-evolutiva das interações florívoro-flor.

Há um crescente número de publicações que tem se concentrado nos efeitos da florivoria sobre o sucesso reprodutivo vegetal (Tabela 1). Esses estudos revelam resultados variados, incluindo negativos (McCall, 2008; Kessler e Halitschke, 2009; Tsuji *et al.*, 2016), neutros (Mothershead e Marquis, 2000; Leavitt e Robertson, 2006; Sober *et al.*, 2009; Tunes *et al.*, *in prep*, Capítulo 4 desta tese) e até mesmo efeitos positivos da florivoria sobre sucesso reprodutivo da planta em alguns cenários específicos (Botto-Mahan *et al.*, 2011). Esse panorama indica a importância de ampliarmos e aprofundarmos estudos envolvendo interações múltiplas para alcançarmos uma compreensão mais consistente sobre o processo de polinização animal, que medeia a reprodução de cerca de 94% das espécies vegetais tropicais (Ollerton *et al.*, 2011).

Os 90 estudos envolvendo florivoria levantados na Tabela 1, englobam mais de 70 espécies vegetais distintas e os florívoros associados a elas. Entretanto, é notável que os estudos em sua maioria englobam uma espécie ou um pequeno conjunto de espécies vegetais, faltando estudos que explorem a florivoria em um contexto de comunidade. Adicionalmente, aproximadamente 45% dos trabalhos focam no efeito da florivoria sobre

Tabela 1. Relação dos estudos envolvendo florivoria publicados em periódicos científicos incluindo a(s) espécie(s) vegetal(is) amostrada(s), seus florívoros, a variável referente à florivoria mensurada em cada estudo e os principais enfoques dos mesmos. Os artigos compilados nessa tabela estão listados no ‘Google Scholar’ no período de 1945 a 2021 contendo termos-chave (florivor* OU florivore* OU “flower antagonis*” OU “floral damage” OU “flower damage” OU herbivor* E pollinat* OU herbivor* E flower*). BR= biologia reprodutiva, DF= medidas de danos florais, DO= defesa ótima, NA = informação não apresentada no estudo original, O= outro, RN= roubo de néctar, SR= sucesso reprodutivo.

Espécie vegetal	Florívoros	Florivoria	Foco do estudo	Referência
<i>Castilleja indivisa</i>	Lagartas de mariposas	Frequência de ataques	SR	Adler <i>et al.</i> , 2001
<i>Castilleja indivisa</i>	Lagartas de mariposas	Frequência de ataques	SR	Adler, 2000
<i>Brassica napus</i>	Besouros e lagartas	NA	SR	Åhman <i>et al.</i> , 2009
<i>Banisteriopsis malifolia</i>	Besouros	Frequência de ataques	O	Alves-silva <i>et al.</i> , 2015
<i>Banisteriopsis malifolia</i>	Lagartas	Frequência de ataques	O	Alves-silva <i>et al.</i> , 2018
<i>Fragaria virginiana</i>	Besouros	Frequência de ataques	DF BR	Ashman <i>et al.</i> , 2004
<i>Eutrochium dubium</i>	Lagartas e larvas de moscas e besouros	Frequência de ataques	DF	Bertin <i>et al.</i> , 2010
Diversas espécies	Diversos grupos incluindo vertebrados e invertebrados	Frequência de ataques e % removida da área das flores	O	Boaventura <i>et al.</i> , 2021
<i>Protea neriifolia</i>	Roedores	Frequência de ataques	DF	Botha e Pauw, 2017
<i>Alstroemeria ligtu</i> va. <i>Simsii</i>	Lagartas de Lepidoptera e larvas de besouros	Frequência de ataques	SR	Botto-Mahan <i>et al.</i> , 2011
<i>Impatiens capensis</i>	Besouros e gafanhotos	% removida da área das flores	DF	Boyer <i>et al.</i> , 2016
<i>Viola riviniana</i>	Lesmas, besouros e lagartas	% removida da área das flores	DF	Breadmore e Kirk, 1998
<i>Tristerix aphyllus</i>	NA	Frequência de ataques	SR	Caballero <i>et al.</i> , 2013
<i>Aphelandra aurantiaca</i>	Besouros, lagartas e gafanhotos	Frequência de ataques	SR	Calvo-Irabién e Islas-Luna, 1999
<i>Aechmea pectinata</i>	Caranguejo	Frequência de ataques	DF SR	Canela e Sazima, 2003

<i>Centrosema virginianum</i>	Besouros	Frequência de ataques	SR	Cardel e Koptur, 2010
<i>Loasa tricolor</i>	Lagartas de Lepidoptera e larvas de besouros	% removida da área das flores	SR	Cares-Suarez <i>et al.</i> , 2011
<i>Dryas octopetala</i>	Renas	Frequência de ataques	SR	Cooper e Wookey, 2003
<i>Calypstrogyne ghiesbreghtiana</i>	Esperanças	Frequência de ataques	BR SR	Cunningham, 1995
<i>Eryngium yuccifolium</i>	Lagartas de mariposas	NA	SR	Danderson e Molano-Flores, 2010
<i>Ursinia calenduliflora</i>	Besouros	Frequência de ataques	DF SR	de Jager e Ellis, 2014
<i>Turnera sp.</i>	NA	Frequência de ataques	BR	Dutton <i>et al.</i> , 2016
<i>Arctostaphylos pungens</i>	Lagartas	Frequência de ataques	SR DF RN	Eliyahu <i>et al.</i> , 2015
<i>Caladenia rigida</i>	Aves	Frequência de ataques	DF	Faast e Facelli, 2009
<i>Banisteriopsis malifolia</i>	Lagartas de Lepidoptera e tesourinhas	% removida da área das flores	SR	Ferreira e Torezan-Silingardi, 2013
<i>Acacia nigrescens</i>	Girafas	% removida da área das flores	DF	Fleming <i>et al.</i> , 2006
<i>Anemone multifida</i>	Lagartas	Frequência de ataques	SR DF	Gavini <i>et al.</i> , 2019
<i>Iris hexagona</i>	Cervídeos	Frequência de ataques	DF	Geddes e Mopper, 2006
<i>Silene ciliata</i>	Besouros	Frequência de ataques	BR	Gimenez-Benavides <i>et al.</i> , 2008
<i>Echinopsis rhodotricha</i>	Cervídeos e porcos	Frequência de ataques	DF	Gomes <i>et al.</i> , 2016
<i>Impatiens capensis</i>	Gafanhotos, esperanças e besouros	Frequência de ataques	DF RN	Gorden e Adler, 2013
<i>Impatiens capensis</i>	Gafanhotos, esperanças e besouros	% removida da área das flores	DF RN	Gorden e Adler, 2016
Diversas espécies	Lagartas de Lepidoptera, besouros, larvas de besouros e larvas de moscas	NA	SR O	Haas e Lortie, 2020
<i>Taraxacum officinale</i>	Lesma	Frequência de ataques	DF	Honěk e Martinková, 2014
<i>Gelsemium sempervirens</i>	Lagartas	Frequência de ataques	SR DF RN	Irwin <i>et al.</i> , 2014
<i>Gelsemium sempervirens</i>	Lagartas	Frequência de ataques	SR DF RN	Irwin <i>et al.</i> , 2018
<i>Oenothera toumeyi</i>	Lagartas	Frequência de ataques	NA	Jogesh <i>et al.</i> , 2017
<i>Peraxilla tetrapetala</i>	Lagartas	Frequência de ataques	DF	Kelly <i>et al.</i> , 2008
<i>Nicotiana attenuata</i>	Lagartas	Frequência de ataques	BR DF RN	Kessler <i>et al.</i> , 2008

<i>Polemonium viscosum</i>	Besouros e gafanhotos	Frequência de ataques	BR DF RN	Kessler <i>et al.</i> , 2013
<i>Isomeris arborea</i>	Larvas de besouros	NA	SR	Krupnick e Weis, 1999
<i>Isomeris arborea</i>	Larvas de besouros	Frequência de ataques	SR	Krupnick <i>et al.</i> , 1999
<i>Rafflesia</i> sp.	Carnívoros, cervídeos, macacos, pangolins e roedores	Frequência de ataques	DF	Kusuma <i>et al.</i> , 2018
<i>Lepidium papilliferum</i>	Besouros e lagartas	NA	SR	Leavitt e Robertson, 2006
<i>Pedicularis gruinna</i>	Lagartas	Frequência de ataques	SR	Liao <i>et al.</i> , 2013
<i>Pastinaca sativa</i>	Lagartas de mariposas	NA	SR	Lohman <i>et al.</i> , 1996
<i>Satyrrium ciliatum</i>	Larvas	Frequência de ataques	BR	Lu <i>et al.</i> , 2012
<i>Brassica nigra</i>	Lagartas de Lepidoptera	NA	SR	Lucas-Barbosa <i>et al.</i> , 2013
<i>Yucca baccata</i>	Gado	Frequência de ataques	SR	Lybbert e St Clair, 2017
<i>Philodendron bipinnatifidum</i>	Besouros	Frequência de ataques	DF	Maldonado <i>et al.</i> , 2015
<i>Myrmecophikz tibicinis</i>	Formigas	Frequência de ataques	DF	Malo <i>et al.</i> , 2001
<i>Opuntia macrocentra</i>	Lagartas	Frequência de ataques	BR	Mandujano, 2013
<i>Anemone nemorosa</i>	Cervídeo e roedores	% removida da área das flores	DF	Mårell <i>et al.</i> , 2009
<i>Ariocarpus fissuratus</i>	Besouros	Frequência de ataques	BR	Martínez-Peralta e Mandujano, 2011
<i>Nemophila menziesii</i>	Lagartas de Lepidoptera	Frequência de ataques	DF	McCall e Barr, 2012
<i>Nicotiana attenuata</i>	Lagartas	Frequência de ataques	DO	McCall e Karban, 2006
<i>Raphanus sativus</i>	Lagartas, tesourinhas e besouros	Frequência de ataques	DF	McCall <i>et al.</i> , 2013
<i>Nemophila menziesii</i>	Lagartas	Frequência de ataques	SR O	McCall, 2008
<i>Nemophila menziesii</i>	Lagartas	Frequência de ataques	SR	McCall, 2010
<i>Mimulus guttatus</i>	Gafanhotos e besouros	Frequência de ataques	DF	Meindl <i>et al.</i> , 2013
<i>Heliconia spathocircinata</i>	Larvas de moscas	Frequência de ataques	SR	Missagia e Alves, 2017
<i>Oenothera macrocarpa</i>	Gafanhotos e besouros	Frequência de ataques	SR	Mothershead e Marquis, 2000
<i>Silene germana</i>	Lagartas	Frequência de ataques	BR SR	Narbona <i>et al.</i> , 2018
<i>Macleania bullata</i>	Besouros	Frequência de ataques	SR RN	Navarro, 2001
<i>Iris gracilipes</i>	Lagartas	Frequência de ataques	SR	Oguro e Sakai, 2009
<i>Adenocaulon himalaicum</i>	Lagartas, larvas e lesmas	Frequência de ataques	SR	Oguro e Sakai, 2015

<i>Iris gracilipes</i>	Lagartas	Frequência de ataques	DO	Onodera <i>et al.</i> , 2014
<i>Tillandsia achyrostachys</i>	Lagartas	Frequência de ataques	DF SR	Orozco-Ibarrola <i>et al.</i> , 2015
<i>Tillandsia carlos-hankii</i>	Roedores	Frequência de ataques	DF	Palacios-Mosquera <i>et al.</i> , 2019
<i>Tragopogon dubius</i>	Roedores	Frequência de ataques	O	Pearson <i>et al.</i> , 2012
<i>Gesneria pauciflora</i>	Lagartas	Frequência de ataques	BR SR	Pérez <i>et al.</i> , 2018
<i>Opuntia microdasys</i>	Lagartas	Frequência de ataques	BR DF	Piña <i>et al.</i> , 2010
<i>Bletia patula</i>	Besouros	% removida da área das flores	O	Recart <i>et al.</i> , 2013
<i>Glycine max</i>	Lagartas	% removida da área das flores	DF	Reisig <i>et al.</i> , 2017
<i>Phlox hirsuta</i>	Besouros	Frequência de ataques	SR	Ruane <i>et al.</i> , 2014
<i>Digitalis purpurea</i>	Lagartas	Frequência de ataques	DF	Sletvold e Grindeland, 2008
<i>Verbascum nigrum</i>	Besouros	Frequência de ataques	SR	Söber <i>et al.</i> , 2010
<i>Verbascum nigrum</i>	Besouros	Frequência de ataques	SR	Söber <i>et al.</i> , 2009
<i>Ipomoea hederifolia</i>	Lagartas	Frequência de ataques	DF SR	Sowell e Wolfe, 2010
<i>Pinguicula moranensis</i>	Formigas e vespas	Frequência de ataques	DF	Suárez-Piña <i>et al.</i> , 2016
<i>Brassica napus</i>	Besouros	NA	SR	Sutter e Albrecht, 2016
<i>Ageratum conyzoides</i>	Gafanhotos	Frequência de ataques	DO	Tan e Tan, 2017
<i>Cistus ladanifer</i>	Formigas e besouros	Frequência de ataques	DF	Teixido <i>et al.</i> , 2011
<i>Iris hexagona</i>	Cervídeo	Frequência de ataques	DF	Tobler <i>et al.</i> , 2006
<i>Eurya japonica</i>	Lagartas	Frequência de ataques	DF	Tsuji e Sota, 2010
<i>Eurya japonica</i>	Lagartas	Frequência de ataques	DF	Tsuji e Sota, 2013
<i>Mimulus aurantiacus</i>	Esperanças, gafanhotos e lagartas	Frequência de ataques	DF	Tsuji <i>et al.</i> , 2016
<i>Solanum carolinense</i>	Roedores e lagarta de Lepidoptera	Frequência de ataques	BR	Wise e Hébert, 2010
<i>Iris bulleyana</i>	Vespas	Frequência de ataques	SR DF RN	Ye <i>et al.</i> , 2017
<i>Pastinaca sativa</i>	Lagartas de mariposas	NA	SR	Zangerl e Berenbaum, 2009

o sucesso reprodutivo das espécies vegetais e/ ou focam nas medidas dos danos florais em si. Apenas 11% dos estudos utilizam medidas referentes à porcentagem das áreas das flores removida pelos florívoros. Tal medida aporta informações extremamente relevantes sobre como os florívoros podem afetar a reprodução das espécies vegetais, uma vez que a remoção completa ou parcial das flores por estes animais tem significados biológicos distintos (McCall e Irwin, 2006 e referências). No primeiro cenário, ao consumir completamente as flores, o florívoro necessariamente afeta a reprodução da espécie vegetal, pois erradica a chance de que a flor consumida se torne um fruto. Por outro lado, ao consumir parcialmente as flores, o florívoro não erradica diretamente a chance de tal flor se tornar um fruto, pois a flor ainda pode ser visitada e polinizada, mas, nesse cenário, é possível que a florivoria deflagre algum tipo de resposta por parte do polinizador. É notável que, apesar do crescente número de publicações sobre os efeitos da florivoria sobre a reprodução das espécies vegetais, a grande maioria dos estudos foca exclusivamente no resultado dessa interação, ou seja, em componentes do sucesso reprodutivo em si. São poucos os estudos que exploram as modificações decorrentes da florivoria sobre os caracteres químicos e visuais e sobre as vias de comunicação entre planta e polinizador, buscando identificar os mecanismos subjacentes ao resultado final da interação.

Nesse sentido, o presente estudo visa ampliar nosso entendimento sobre as interações florívoro-planta-polinizador. No Capítulo 1, caracterizamos a florivoria em uma comunidade de cerrado e exploramos fatores ecológicos que poderiam atuar como possíveis moduladores da florivoria em uma comunidade de cerrado. Investigamos se a florivoria é influenciada pela distribuição espacial das espécies de plantas, pela distribuição espacial das unidades de atração do polinizador, pelo tamanho da unidade de atração do polinizador, pelo tipo de unidade de atração do polinizador e pela relação

filogenética entre as espécies vegetais da comunidade. Já no Capítulo 2, investigamos se tais mudanças de simetria e área da corola causadas pela florivoria afetam o comportamento de abelhas polinizadoras. Por sua vez, no Capítulo 3, identificamos as áreas da corola que correspondem aos osmóforos (estrutura secretora responsável pela emissão do odor floral), detalhamos sua estrutura em espécies de plantas com diferentes sistemas de polinização. Assim, comparamos a porção floral portadora de osmóforos com o padrão natural da florivoria, com o objetivo de identificar se os florívoros estão consumindo essas porções, e investigamos se a florivoria afetava a quantidade total de odor floral emitido pelas flores consumidas devido à remoção do tecido secretor. No Capítulo 4, apresentamos um estudo focado na resposta química local das flores à florivoria natural e em como esta poderia afetar os atrativos químicos florais em espécies vegetais com distintos sistemas de polinização. Por fim, no Capítulo 5, pretendemos elucidar se a florivoria afeta concomitantemente os atrativos visuais e químicos, o recurso de néctar e, finalmente, o sucesso da polinização em uma espécie vegetal polinizada por beija-flores. Neste capítulo, abrangemos todos os componentes da interação florívoro-flor-polinizador, desde os níveis de florivoria natural e os florívoros da espécie vegetal, passando por mudanças induzidas por florivoria sobre os atrativos visuais e químicos e sobre o néctar, até a realização de testes experimentais para investigar se as mudanças florais induzidas pela florivoria desencorajam a polinização por beija-flores.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Adler, L. S. (2000). Alkaloid uptake increases fitness in a hemiparasitic plant via reduced herbivory and increased pollination. *The American Naturalist*, 156(1), 92-99.
- Adler, L. S., Karban, R., & Strauss, S. Y. (2001). Direct and indirect effects of alkaloids on plant fitness via herbivory and pollination. *Ecology*, 82(7), 2032-2044.
- Åhman, I., Lehrman, A., & Ekbom, B. (2009). Impact of herbivory and pollination on performance and competitive ability of oilseed rape transformed for pollen beetle resistance. *Arthropod-Plant Interactions*, 3(2), 105-113.
- Alves-Silva, E., Bächtold, A., & Del-Claro, K. (2018). Florivorous myrmecophilous caterpillars exploit an ant-plant mutualism and distract ants from extrafloral nectaries. *Austral Ecology*, 43(6), 643-650.
- Alves-Silva, E., Bächtold, A., Barônio, G. J., Torezan-Silingardi, H. M., & Del-Claro, K. (2015). Ant-herbivore interactions in an extrafloral nectaried plant: are ants good plant guards against curculionid beetles? *Journal of natural history*, 49(13-14), 841-851.
- Andrews, E. S., Theis, N., & Adler, L. S. (2007). Pollinator and herbivore attraction to *Cucurbita* floral volatiles. *Journal of chemical ecology*, 33(9), 1682-1691.
- Ashman, T. L., Knight, T. M., Steets, J. A., Amarasekare, P., Burd, M., Campbell, D. R., ... & Wilson, W. G. (2004). Pollen limitation of plant reproduction: ecological and evolutionary causes and consequences. *Ecology*, 85(9), 2408-2421.
- Bertin, R. I., Connors, D. B., & Kleinman, H. M. (2010). Differential herbivory on disk and ray flowers of gynomonocious asters and goldenrods (Asteraceae). *Biological Journal of the Linnean Society*, 101(3), 544-552.
- Boaventura, M. G., Villamil, N., Teixido, A. L., Tito, R., Vasconcelos, H. L., Silveira, F. A. O., Cornelissen, T. (2021). Revisiting florivory: an integrative review and global patterns of a neglected interaction. *New Phytologist*. doi:10.1111/nph.17670
- Botha, P. W., & Pauw, A. (2017). Rodents and baboons reduce seed cone production of *Protea neriifolia*. *South African Journal of Botany*, 108, 303-307.
- Botto-Mahan, C., Ramírez, P. A., Gloria Ossa, C., Medel, R., Ojeda-Camacho, M., & González, A. V. (2011). Floral herbivory affects female reproductive success and pollinator visitation in the perennial herb *Alstroemeria ligtu* (Alstroemeriaceae). *International Journal of Plant Sciences*, 172(9), 1130-1136. Boyer et al., 2016

- Boyer, M. D. H., Gorden, N. L. S., Barber, N. A., & Adler, L. S. (2016). Floral damage induces resistance to florivory in *Impatiens capensis*. *Arthropod-Plant Interactions*, 10(2), 121-131.
- Breadmore, K. N., & Kirk, W. D. (1998). Factors affecting floral herbivory in a limestone grassland. *Acta Oecologica*, 19(6), 501-506.
- Caballero, P. et al. (2013). Testing non-additive effects of nectar-robbing ants and hummingbird pollination on the reproductive success of a parasitic plant. *Plant ecology*, 214(4), 633-640.
- Calvo-Irabién, L. M. A., & Islas-Luna, A. (1999). Predispersal predation of an understory rainforest herb *Aphelandra aurantiaca* (Acanthaceae) in gaps and mature forest. *American Journal of Botany*, 86(8), 1108-1113.
- Canela, M. B. F., & Sazima, M. (2003). Florivory by the crab *Armases angustipes* (Grapsidae) influences hummingbird visits to *Aechmea pectinata* (Bromeliaceae). *Biotropica*, 35(2), 289-294.
- Cardel, Y. J., & Koptur, S. (2010). Effects of florivory on the pollination of flowers: an experimental field study with a perennial plant. *International Journal of Plant Sciences*, 171(3), 283-292.
- Cares-Suárez, R., Poch, T., Acevedo, R. F., Acosta-Bravo, I., Pimentel, C., Espinoza, C., Cares, R. A., Muñoz, P., González, A. V., Botto-Mahan, C. (2011). Do pollinators respond in a dose-dependent manner to flower herbivory?: An experimental assessment in *Loasa tricolor* (Loasaceae). *Gayana Botanica*, 68(2), 176-181.
- Chittka, L.; Thomson, J. D. (Eds.). (2001). *Cognitive ecology of pollination: animal behaviour and floral evolution*. Cambridge University Press.
- Cooper, E. J., & Wookey, P. A. (2003). Floral herbivory of *Dryas octopetala* by Svalbard reindeer. *Arctic, Antarctic, and Alpine Research*, 35(3), 369-376.
- Cunningham, S. A. (1995). Ecological constraints on fruit initiation by *Calypstrogyne ghiesbreghtiana* (Arecaceae): floral herbivory, pollen availability, and visitation by pollinating bats. *American Journal of Botany*, 82(12), 1527-1536.
- Danderson, C. A., & Molano-Flores, B. (2010). Effects of herbivory and inflorescence size on insect visitation to *Eryngium yuccifolium* (Apiaceae) a prairie plant. *The American Midland Naturalist*, 163(1), 234-246.
- de Jager, M. L., & Ellis, A. G. (2014). Floral polymorphism and the fitness implications of attracting pollinating and florivorous insects. *Annals of Botany*, 113(2), 213-222.

- Dudareva, N. et al. (2006). Plant volatiles: recent advances and future perspectives. *Critical reviews in plant sciences*, 25(5), 417-440.
- Dutton, E. M., Luo, E. Y., Cembrowski, A. R., Shore, J. S., & Frederickson, M. E. (2016). Three's a crowd: trade-offs between attracting pollinators and ant bodyguards with nectar rewards in *Turnera*. *The American Naturalist*, 188(1), 38-51.
- Eliyahu, D., McCall, A. C., Lauck, M., & Trakhtenbrot, A. (2015). Florivory and nectar-robbing perforations in flowers of pointleaf manzanita *Arctostaphylos pungens* (Ericaceae) and their effects on plant reproductive success. *Arthropod-plant interactions*, 9(6), 613-622.
- Faast, R., & Facelli, J. M. (2009). Grazing orchids: impact of florivory on two species of *Caladenia* (Orchidaceae). *Australian Journal of Botany*, 57(4), 361-372.
- Ferreira, C. A., & Torezan-Silingardi, H. M. (2013). Implications of the floral herbivory on Malpighiaceae plant fitness: visual aspect of the flower affects the attractiveness to pollinators. *Sociobiology*, 60(3), 323-328.
- Fleming, P. A., Hofmeyr, S. D., Nicolson, S. W., & Du Toit, J. T. (2006). Are giraffes pollinators or flower predators of *Acacia nigrescens* in Kruger National Park, South Africa? *Journal of tropical ecology*, 22(3), 247-253.
- Gavini, S. S., Quintero, C., & Tadey, M. (2019). Ecological role of a flower-dwelling predator in a tri-trophic interaction in northwestern Patagonia. *Acta Oecologica*, 95, 100-107.
- Geddes, N. A., & Mopper, S. (2006). Effects of environmental salinity on vertebrate florivory and wetland communities. *Natural Areas Journal*, 26(1), 31-37.
- Giménez-Benavides, L., Escudero, A., & Iriondo, J. M. (2008). What shapes the altitudinal range of a high mountain Mediterranean plant? Recruitment probabilities from ovule to seedling stage. *Ecography*, 31(6), 731-740.
- Gomes, V. G. N., Koroiva, R., & Araujo, A. C. (2016). Vertebrate florivory on the short-columnar cactus *Echinopsis rhodotricha* K. Schum. in the Brazilian Chaco. *Plant Ecology*, 217(12), 1481-1487.
- Gorden, N. L. S., & Adler, L. S. (2013). Abiotic conditions affect floral antagonists and mutualists of *Impatiens capensis* (Balsaminaceae). *American journal of botany*, 100(4), 679-689.
- Gorden, N. L. S., & Adler, L. S. (2016). Florivory shapes both leaf and floral interactions. *Ecosphere*, 7(6), e01326.

- Haas, S. M., & Lortie, C. J. (2020). A systematic review of the direct and indirect effects of herbivory on plant reproduction mediated by pollination. *PeerJ*, 8, e9049.
- Honěk, A., & Martinková, Z. (2014). Floral herbivory of an invasive slug on a native weed. *Plant Protection Science*, 50(3), 151-156.
- Irwin, R. E. (2006). The consequences of direct versus indirect species interactions to selection on traits: pollination and nectar robbing in *Ipomopsis aggregata*. *The American Naturalist*, 167(3), 315-328.
- Irwin, R. E., Warren, P. S., & Adler, L. S. (2018). Phenotypic selection on floral traits in an urban landscape. *Proceedings of the Royal Society B*, 285(1884), 20181239.
- Irwin, R. E., Warren, P. S., Carper, A. L., & Adler, L. S. (2014). Plant–animal interactions in suburban environments: implications for floral evolution. *Oecologia*, 174(3), 803-815.
- Jogesh, T. et al. (2017). Herbivory as an important selective force in the evolution of floral traits and pollinator shifts. *AoB Plants*, 9(1).
- Kelly, D., Ladley, J. J., Robertson, A. W., & Crowfoot, L. (2008). Flower predation by *Zelleria maculata* (Lepidoptera) on *Peraxilla* mistletoes: effects of latitude and fragmentation, and impact on fruit set. *New Zealand Journal of Ecology*, 186-196.
- Kessler, A., & Halitschke, R. (2009). Testing the potential for conflicting selection on floral chemical traits by pollinators and herbivores: predictions and case study. *Functional Ecology*, 23(5), 901-912.
- Kessler, D., Diezel, C., Clark, D. G., Colquhoun, T. A., & Baldwin, I. T. (2013). *Petunia* flowers solve the defence/apparency dilemma of pollinator attraction by deploying complex floral blends. *Ecology letters*, 16(3), 299-306.
- Kessler, D., Gase, K., & Baldwin, I. T. (2008). Field experiments with transformed plants reveal the sense of floral scents. *Science*, 321(5893), 1200-1202.
- Knauer, A. C., & Schiestl, F. P. (2015). Bees use honest floral signals as indicators of reward when visiting flowers. *Ecology letters*, 18(2), 135-143.
- Krupnick, G. A., & Weis, A. E. (1999). The effect of floral herbivory on male and female reproductive success in *Isomeris arborea*. *Ecology*, 80(1), 135-149.
- Krupnick, G. A., Weis, A. E., Campbell, D. R. (1999). The consequences of floral herbivory for pollinator service to *Isomeris arborea*. *Ecology* 80: 125–134.
- Kusuma, Y. W. C., Noerwana, O., & Isagi, Y. (2018). New evidence for flower predation on three parasitic *Rafflesia* species from Java. *Tropical Conservation Science*, 11, 1940082918796011.

- Labandeira, C. C. (2001). The rise and diversification of insects. *Palaeobiology* II.
- Labandeira, C. C. (2002). The history of associations between plants and animals. Plant–animal interactions: an evolutionary approach, 248-261.
- Leavitt, H., & Robertson, I. C. (2006). Petal herbivory by chrysomelid beetles (*Phyllotreta* sp.) is detrimental to pollination and seed production in *Lepidium papilliferum* (Brassicaceae). *Ecological Entomology*, 31(6), 657-660.
- Liao, K., Gituru, R. W., Guo, Y. H., & Wang, Q. F. (2013). Effects of floral herbivory on foraging behaviour of bumblebees and female reproductive success in *Pedicularis gruinata* (Orobanchaceae). *Flora-Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants*, 208(10-12), 562-569.
- Lohman, D. J., Zangerl, A. R., & Berenbaum, M. R. (1996). Impact of floral herbivory by parsnip webworm (Oecophoridae: *Depressaria pastinacella* Duponchel) on pollination and fitness of wild parsnip (Apiaceae: *Pastinaca sativa* L.). *American Midland Naturalist*, 407-412.
- Lu, Y., Luo, Y. B., & Huang, S. Q. (2012). Effects of soil moisture and floral herbivory on sexual expression in a gynodioecious orchid. *Journal of Systematics and Evolution*, 50(5), 454-459.
- Lucas-Barbosa, D., van Loon, J. J., Gols, R., van Beek, T. A., & Dicke, M. (2013). Reproductive escape: annual plant responds to butterfly eggs by accelerating seed production. *Functional Ecology*, 27(1), 245-254.
- Lunau, K., Papiorek, S., Eltz, T., & Sazima, M. (2011). Avoidance of achromatic colours by bees provides a private niche for hummingbirds. *Journal of Experimental Biology*, 214(9), 1607-1612.
- Lybbert, A. H., & St. Clair, S. B. (2017). Wildfire and floral herbivory alter reproduction and pollinator mutualisms of *Yuccas* and *Yucca* moths. *Journal of Plant Ecology*, 10(5), 851-858.
- Maldonado, M., Sakuragui, C. M., Trigo, J. R., & Rodrigues, D. (2015). The selective florivory of *Erioscelis emarginata* matches its role as a pollinator of *Philodendron*. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 156(3), 290-300.
- Malo, J. E.; 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(3), 529-534.
- Mandujano, M. C. (2013). Reproductive ecology of *Opuntia macrocentra* (Cactaceae) in the northern Chihuahuan Desert. *The American Midland Naturalist*, 169(2), 274-285.

- Mårell, A., Archaux, F., & Korboulewsky, N. (2009). Floral herbivory of the wood anemone (*Anemone nemorosa* L.) by roe deer (*Capreolus capreolus* L.). *Plant Species Biology*, 24(3), 209-214.
- Martínez-Peralta, C., & Mandujano, M. C. (2011). Reproductive ecology of the endangered living rock cactus, *Ariocarpus fissuratus* (Cactaceae). *The Journal of the Torrey Botanical Society*, 138(2), 145-155.
- McCall, A. C. (2008). Florivory affects pollinator visitation and female fitness in *Nemophila menziesii*. *Oecologia*, 155(4), 729-737.
- McCall, A. C. (2010). Does dose-dependent petal damage affect pollen limitation in an annual plant? *Botany*, 88(6), 601-606.
- McCall, A. C., & Barr, C. M. (2012). Why do florivores prefer hermaphrodites over females in *Nemophila menziesii* (Boraginaceae)? *Oecologia*, 170(1), 147-157.
- McCall, A. C., & Irwin, R. E. (2006). Florivory: the intersection of pollination and herbivory. *Ecology letters*, 9(12), 1351-1365.
- McCall, A. C., & Karban, R. (2006). Induced defense in *Nicotiana attenuata* (Solanaceae) fruit and flowers. *Oecologia*, 146(4), 566-571.
- McCall, A. C., Murphy, S. J., Venner, C., & Brown, M. (2013). Florivores prefer white versus pink petal color morphs in wild radish, *Raphanus sativus*. *Oecologia*, 172(1), 189-195.
- Meindl, G. A., Bain, D. J., & Ashman, T. L. (2013). Edaphic factors and plant–insect interactions: direct and indirect effects of serpentine soil on florivores and pollinators. *Oecologia*, 173(4), 1355-1366.
- Missagia, C. C., & Alves, M. A. S. (2017). Florivory and floral larceny by fly larvae decrease nectar availability and hummingbird foraging visits at *Heliconia* (Heliconiaceae) flowers. *Biotropica*, 49(1), 13-17.
- Mothershead, K., & Marquis, R. J. (2000). Fitness impacts of herbivory through indirect effects on plant–pollinator interactions in *Oenothera macrocarpa*. *Ecology*, 81(1), 30-40.
- Narbona, E., Jaca, J., Del Valle, J. C., Valladares, F., & Buide, M. L. (2018). Whole-plant reddening in *Silene germana* is due to anthocyanin accumulation in response to visible light. *Plant Biology*, 20(6), 968-977.
- Navarro, L. (2001). Reproductive biology and effect of nectar robbing on fruit production in *Macleania bullata* (Ericaceae). *Plant Ecology*, 152(1), 59-65.

- Oguro, M., & Sakai, S. (2009). Floral herbivory at different stages of flower development changes reproduction in *Iris gracilipes* (Iridaceae). *Plant ecology*, 202(2), 221-234.
- Oguro, M., & Sakai, S. (2015). Relation between flower head traits and florivory in Asteraceae: a phylogenetically controlled approach. *American Journal of Botany*, 102(3), 407-416.
- Ollerton, J., Winfree, R., & Tarrant, S. (2011). How many flowering plants are pollinated by animals?. *Oikos*, 120(3), 321-326.
- Onodera, H., Oguro, M., & Sakai, S. (2014). Effects of nutrient contents and defense compounds on herbivory in reproductive organs and leaves of *Iris gracilipes*. *Plant ecology*, 215(9), 1025-1035.
- Orozco-Ibarrola, O. A., Flores-Hernández, P. S., Victoriano-Romero, E., Corona-López, A. M., & Flores-Palacios, A. (2015). Are breeding system and florivory associated with the abundance of *Tillandsia* species (Bromeliaceae)? *Botanical Journal of the Linnean Society*, 177(1), 50-65.
- Palacios-Mosquera, Y., Mondragón, D., & Santos-Moreno, A. (2019). Vertebrate florivory of vascular epiphytes: the case of a bromeliad. *Brazilian Journal of Biology*, 79, 201-207.
- Papiorek, S., Junker, R. R., Alves-dos-Santos, I., Melo, G. A., Amaral-Neto, L. P., Sazima, M., ... & Lunau, K. (2016). Bees, birds and yellow flowers: pollinator-dependent convergent evolution of UV patterns. *Plant Biology*, 18(1), 46-55.
- Pearson, D. E., Potter, T., & Maron, J. L. (2012). Biotic resistance: exclusion of native rodent consumers releases populations of a weak invader. *Journal of Ecology*, 100(6), 1383-1390.
- Pérez, M. E., Meléndez-Ackerman, E. J., & Monsegur-Rivera, O. A. (2018). Breeding system and pollination of *Gesneria pauciflora* (Gesneriaceae), a threatened Caribbean species. *Flora*, 242, 8-15.
- Piña, H. H., Montaña, C., & del Carmen Mandujano, M. (2010). *Olycella* aff. *junctolineella* (Lepidoptera: Pyralidae) florivory on *Opuntia microdasys*, a Chihuahuan Desert endemic cactus. *Journal of arid environments*, 74(8), 918-923.
- Recart, W., Ackerman, J. D., & Cuevas, A. A. (2013). There goes the neighborhood: apparent competition between invasive and native orchids mediated by a specialist florivorous weevil. *Biological Invasions*, 15(2), 283-293.

- Reisig, D., Suits, R., Burrack, H., Bacheler, J., & Dunphy, J. E. (2017). Does florivory by *Helicoverpa zea* (Lepidoptera: Noctuidae) cause yield loss in soybeans? *Journal of economic entomology*, 110(2), 464-470.
- Ruane, L. G., Rotzin, A. T., & Congleton, P. H. (2014). Floral display size, conspecific density and florivory affect fruit set in natural populations of *Phlox hirsuta*, an endangered species. *Annals of Botany*, 113(5), 887-893.
- Schaefer, H. M.; Ruxton, G. D. (2011). *Plant-animal communication*. OUP Oxford.
- Sletvold, N., & Grindeland, J. M. (2008). Floral herbivory increases with inflorescence size and local plant density in *Digitalis purpurea*. *Acta Oecologica*, 34(1), 21-25.
- Söber, V., Moora, M., & Teder, T. (2010). Florivores decrease pollinator visitation in a self-incompatible plant. *Basic and Applied Ecology*, 11(8), 669-675.
- Söber, V., Teder, T., & Moora, M. (2009). Contrasting effects of plant population size on florivory and pollination. *Basic and Applied Ecology*, 10(8), 737-744.
- Sowell, D. R., & Wolfe, L. M. (2010). Pattern and consequences of floral herbivory in four sympatric Ipomoea species. *The American Midland Naturalist*, 163(1), 173-185.
- Suárez-Piña, J., Rueda-Almazán, J. E., Ayestarán, L. M., & Alcalá, R. E. (2016). Effect of light environment on intra-specific variation in herbivory in the carnivorous plant *Pinguicula moranensis* (Lentibulariaceae). *Journal of Plant Interactions*, 11(1), 146-151.
- Sutter, L., & Albrecht, M. (2016). Synergistic interactions of ecosystem services: florivorous pest control boosts crop yield increase through insect pollination. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 283(1824), 20152529.
- Tan, M. K., & Tan, H. T. W. (2017). Between florivory and herbivory: inefficacy of decision-making by generalist floriphilic katydids. *Ecological Entomology*, 42(2), 137-144.
- Teixido, A. L., Méndez, M., & Valladares, F. (2011). Flower size and longevity influence florivory in the large-flowered shrub *Cistus ladanifer*. *Acta oecologica*, 37(5), 418-421.
- Tobler, M. A., Van Zandt, P. A., Hasenstein, K. H., & Mopper, S. (2006). Growth and reproduction of a clonal plant in response to salinity and florivory. *Wetlands*, 26(3), 803-812.
- Tsuji, K., & Sota, T. (2010). Sexual differences in flower defense and correlated male-biased florivory in a plant–florivore system. *Oikos*, 119(11), 1848-1853.

- Tsuji, K., & Sota, T. (2013). Florivores on the dioecious shrub *Eurya japonica* and the preferences and performances of two polyphagous geometrid moths on male and female plants. *Entomological Science*, 16(3), 291-297.
- Tsuji, K., Dhimi, M. K., Cross, D. J., Rice, C. P., Romano, N. H., & Fukami, T. (2016). Florivory and pollinator visitation: a cautionary tale. *AoB Plants*, 8:plw036
- van der Niet, T., & Johnson, S. D. (2012). Phylogenetic evidence for pollinator-driven diversification of angiosperms. *Trends in ecology & evolution*, 27(6), 353-361.
- Willmer, P. (2011). *Pollination and floral ecology*. Princeton University Press.
- Wise, M. J., & Hébert, J. B. (2010). Herbivores affect natural selection for floral-sex ratio in a field population of horsenettle, *Solanum carolinense*. *Ecology*, 91(4), 937-943.
- Ye, Z. M., Jin, X. F., Wang, Q. F., Yang, C. F., & Inouye, D. W. (2017). Pollinators shift to nectar robbers when florivory occurs, with effects on reproductive success in *Iris bulleyana* (Iridaceae). *Plant Biology*, 19(5), 760-766.
- Zangerl, A. R., & Berenbaum, M. R. (2009). Effects of florivory on floral volatile emissions and pollination success in the wild parsnip. *Arthropod-Plant Interactions*, 3(3), 181-191.

CONSIDERAÇÕES FINAIS

Através deste estudo, verificamos que, de modo geral, a florivoria resultou em poucos e pequenos danos em espécies vegetais de cerrado. Sendo que a florivoria sofrida por uma espécie vegetal não é modulada por sua distribuição espacial, nem pela distribuição espacial de suas unidades de atração, nem pelo tamanho de suas unidades de atração, nem com base em suas relações filogenéticas, mas está associada ao tipo de unidade de atração apresentado pelas espécies vegetais. Os fatores que podem estar contribuindo para os baixos níveis de florivoria observados podem estar associados a distintos mecanismos de escape aos florívoros, à especificidade de sinalização das flores aos polinizadores, ou ainda à presença de compostos defensivos nas flores. Adicionalmente, diversos desses fatores podem atuar concomitantemente, moldando o cenário natural descrito neste estudo.

Além de buscarmos identificar os fatores moduladores da florivoria em escala de comunidade, buscamos compreender os efeitos da florivoria sobre potenciais atrativos florais que atuam nas vias de comunicação flor-polinizador, integrando aspectos visuais e químicos das relações florívoro-planta-polinizador. Esses aspectos são essenciais para a compreensão da dinâmica dessas interações, bem como para a determinação das consequências da ocorrência de uma interação no sucesso da outra. Neste sentido, o presente estudo representa mais um passo em direção ao entendimento de potenciais influências da florivoria sobre os caracteres florais utilizados pelos polinizadores para localizar e visitar as flores.

Nossos dados apontam para a existência de efeitos espécie-específicos da florivoria sobre a quantidade total de voláteis florais emitidos após os danos. Entretanto, na maioria dos casos, a florivoria não afetou o odor floral, indicando que a comunicação química entre planta e polinizador pode ser substancialmente estável. Adicionalmente, constatamos que a simetria floral, a área da superfície floral e a integridade de sua forma não são essenciais para a manutenção da interação planta-polinizador. Assim, concluímos que, de modo geral, a florivoria apresenta efeitos muito mais moderados e sutis sobre os caracteres florais do que os reportados na literatura sobre o efeito da herbivoria foliar. Adicionalmente, por a florivoria ser uma interação bem estabelecida desde o início do Período Cretáceo, precedendo até mesmo a interação de polinização, é possível que o sistema florívoro-flor-polinizador apresente uma grande estabilidade, sendo menos

responsivo do que se supõe, permitindo assim a manutenção desses sistemas complexos com pouca ou nenhuma consequência negativa para a reprodução das espécies vegetais.